

De voordrachten uitgesproken tijdens het symposium 'Parasitaire Hymenoptera in relatie tot hun gastheren' leverden het materiaal voor deze uitgave. Het symposium vond plaats op 15 en 16 december 1977 in het Internationaal Agrarisch Centrum te Wageningen, en werd georganiseerd door de B.I.O.N. werkgemeenschappen 'Biosystematiek van Insekten' en 'Populatie Biologie'.

SLUIPWESPEN

in relatie tot hun gastheren

H. Klomp en J.T. Wiebes (redactie)



Centrum voor Landbouwpublicaties en Landbouwdocumentatie

Wageningen - 1979

ISBN 90 220 0690 5

© Centrum voor Landbouwpublikaties en Landbouwdocumentatie,
Wageningen, 1979.

Niets uit deze uitgave mag worden verveelvoudigd en/of openbaar
gemaakt door middel van druk, fotokopie, microfilm of op welke
andere wijze ook zonder voorafgaande schriftelijke toestemming
van de uitgever.

Bibliotheek
Planteziektenkundig Centrum
Binnenhaven 8 - Postbus 8122
6700 ER WAGENINGEN

Inhoud

INLEIDING

9

1. HET ONTSTAAN VAN DE PARASITAIRE LEVENSWIJZE (J.T. WIEBES, A.A. WIEBES-RIJKS, vakgroep Systematiek en Evolutiebiologie, RU Leiden en C. VAN ACHTERBERG, Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden)

11

Inleiding

11

Sluipwespen en hun verwanten

12

De parasitaire levenswijze

18

Verschillende groepen van sluipwespen

25

Alles hangt samen: een ingewikkeld geval

31

Samenvatting

39

2. BIOSYSTEMATISCH ONDERZOEK AAN SLUIPWESPEN (K.W.R. Zwart, vakgroep Entomologie, LH Wageningen)

40

Inleiding

40

Eenvormige soorten van het geslacht Aphytis

42

Dubbelgangers en halfsoorten

42

Drie dubbelgangers onder één naam

47

Variabele soorten van het geslacht Gelis

50

Seizoensdimorfisme, sexueel dimorfisme en vleugel-
dimorfisme

50

Vleugel- en kleurkenmerken in relatie tot de gastheer

53

Gastheer selectie

59

Conclusie

62

3. GROTE VROUWEN, KLEINE MANNETJES: EEN ZAAK VAN BELEGGING EN RENDEMENT (J. VAN DEN ASSEM, vakgroep Ethologie, RU Leiden)	64
Inleiding	64
Het voortplantingsgedrag	66
Hoeveelheid voedsel en sekse	70
Het model van Charnov	78
Communicatie in de balts	88
Afweging en conclusie	93
4. DE HEMOGENE AFWEERREACTIE VAN DE DENNESPANNER (H. KLOMP, Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Arnhem)	97
Inleiding	97
Afweerreacties van de gastheer	97
Weerstand van de parasiet	99
Fenologie van de dennespanner en zijn sluipwesp	102
Voorkeur van de wesp voor grote rupsen	105
Inkapseling van de parasiet in een veldpopulatie	107
Conclusie	110
5. HOE ZOEKEN EN BEOORDELEN PARASIETEN HUN GASTHEREN? (J.C. VAN LENTEREN en K. BAKKER, vakgroep Oecologie, RU Leiden)	111
Inleiding	111
Zoeken en beoordelen: een overzicht	111
Zoeken van het gastheermilieu	113
Zoeken van de gastheer	115
Beoordelen van de gastheer	117
Geschiktheid van de gastheer	121
Pseudeucoila bochei, een parasiet van Drosophila-soorten: een voorbeeld	121
Zoeken van het gastheermilieu	123
Zoeken van de gastheer	127
Beoordelen van de gastheer	131
Geschiktheid van de gastheer	138
Relatie met de biologische bestrijding	140

6. HOE REAGEREN PARASIETEN OP DE DICHTHEID VAN HUN GAST- HEREN? (K. BAKKER en J.C. VAN LENTEREN, vakgroep Oecologie, RU Leiden)	144
Inleiding	144
Het model van Nicholson	145
De modellen van Holling	150
Een experimentele toets	157
De betekenis van de resultaten	165
7. BIOLOGISCHE BESTRIJDING MET PARASIETEN (P. GRUYS, proefboomgaard "de Schuilenburg", TNO Lienden)	168
Inleiding	168
Effecten van bestrijding met parasieten	169
San José-schildluis	169
Appelbloedluis	171
Walnootluis	172
Witte vlieg	173
Rode Californische schildluis	174
Wintervlinder	177
Appelbladmineermot	179
Verklaring van de effecten	182
Besluit	187
GLOSSARIUM	188
LITERATUURLIJST	190
REGISTER VAN WETENSCHAPPELIJKE NAMEN	196



Een sluipwesp (*Teleutaea striata* (Grav.)) prikt een bladroller-
rups aan (foto A. van Frankenhuijzen).

Inleiding

Sluipwespen hebben hun naam te danken aan het Duitse werkwoord 'schlüpfen', sluipen in de betekenis van kruipen of uitkomen. Dit betreft dan de sluipwesp die uit een geparasiteerde gastheer kruipt. Er zijn op aarde zo'n honderdduizend soorten bekend, maar het werkelijke aantal is groter want men vindt er nog steeds nieuwe bij. Door hun ingewikkelde levenswijze zijn sluipwespen biologisch zeer interessant: zij moeten immers een geschikte gastheer vinden, die infecteren en de nakomelingschap moet zich ontwikkelen in of op de gastheer, die zich op de een of andere manier verzet! 'Gastheer' is wel een vriendelijke term maar 'prooi' zou beter passen, want de aanwezigheid van sluipwesplarven heeft uiteindelijk de dood tot gevolg. Al lange tijd worden de sluipwespen dan ook beschouwd als regulatoren van de aantallen van hun gastheren, in veel gevallen fytofage insecten, zowel van wilde planten als van cultuurplanten. Dank zij de sterfte veroorzaakt door de parasieten leven veel gastheren op een lager aantalsniveau dan dat wat de voedselhoeveelheid, althans op korte termijn, mogelijk maakt. Door dit vermogen zijn de sluipwespen vaak van groot nut voor de mens bij de bestrijding van de vijanden van de cultuurgewassen. 'Heeft', zo schreef al Oudemans (1900), 'de een of andere rupssoort zich onder gunstige omstandigheden tot in het ongelooflijke vermenigvuldigd, dan dralen de sluipwespen niet hetzelfde te doen en zij zullen in de regel de plaag weder doen verdwijnen'. Een nog onopgelost probleem is echter dat de sluipwespen soms wel dralen en het verdwijnen van de plaag duurt de mens dan vaak te lang.

In dit boek komen de volgende onderwerpen aan de orde:

- de verschillende groepen van sluipwespen,
- hoe moeilijk zij soms zijn te onderscheiden,
- hoe zij in de loop van de evolutie tot hun parasitaire levenswijze zijn gekomen,

- hoe hun ingewikkelde manier van voortplanting zou kunnen zijn ontstaan,
- het zoeken en beoordelen van gastheren door sluipwespen en het verweer dat die gastheren tegen de infectie hebben,
- hoe de reactie van sluipwespen is op de veranderlijke dichtheid en verspreiding van hun gastheren,
- en tenslotte, het gebruik dat de mens heeft gemaakt van sluipwespen en wat hij daarvan heeft geleerd over de interacties tussen parasiet- en gastheerpopulaties.

De hoofdstukken zijn geschreven door Nederlandse biologen die het betreffende probleem tot onderwerp van hun onderzoek hebben. Zij vormen de neerslag van lezingen die gehouden zijn tijdens een tweedaagse bijeenkomst, eind 1977 in Wageningen, onder auspiciën van BION, de stichting voor Zuiver Wetenschappelijk Onderzoek op het gebied van de Biologie in Nederland.

1 Het ontstaan van de parasitaire levenswijze

INLEIDING

Wanneer men zich afvraagt hoe een bepaalde levenswijze is ontstaan, moet men goed beseffen wat men precies vraagt, en waartoe men het vraagt. Men wil graag weten hoe de parasitaire levenswijze van sluipwespen zou kunnen zijn ontwikkeld uit de levenswijze die er aan is vooraf gegaan, en de vraag is dus: hoe kan een plantenetend insect zijn overgegaan tot het, uitsluitend en zeer kieskeurig, eten van dierlijk (in ons geval, insecten)voedsel? De bedoeling is de parasitaire levenswijze niet alleen technisch en functioneel te leren kennen, maar ook een indruk te krijgen van het historische proces dat tot de huidige toestand heeft geleid. Het historische deel van de kennis geeft men weer in een classificatie, waaruit de verwantschappen zijn af te lezen. Voor het gemak van de lezer wordt straks met zo'n overzicht begonnen, maar het is eigenlijk het eind van alle overwegingen, pas te verkrijgen na een diepgaande vergelijkende studie van de huidige en fossiele sluipwespen.

Om de functie van organen en gedragingen te begrijpen, moet men de verschillende vormen vergelijken. Dit geldt ook voor de ingewikkelde verhoudingen tussen soorten in een veelzijdig parasiet-gastheer-systeem, waarvan een voorbeeld wordt besproken. Hoever men met de vergelijking mag gaan, en waar men, juist in een functionele vergelijking, weer kennis van verwantschappen nodig heeft, vormt het onderwerp van de laatste paragraaf.

Daar dit eerste hoofdstuk tevens een algemene inleiding is, wordt een aantal algemene begrippen te berde gebracht waarop dan in latere hoofdstukken kan worden ingegaan.

Sluipwespen zijn vliesvleugelige insekten, Hymenoptera; zij worden verondersteld verwant te zijn met o.a. bladwespen, mieren, graafwespen, plooiwespen en bijen. De bladwespen vormen met de hout- en halmwespen een groep die wel wordt aangeduid met de namen Symphyta (plantwespen) of Sessiliventres (het achterlijf zit breed aan het borststuk vast, zie fig. 1a). Daar tegenover staan de Apocrita of Petiolata (met gesteeld achterlijf, fig. 1c-f); hiervan hoort een aantal groepen tot de sluipwespen. Sluipwespen hebben een duidelijke legboor (men noemt de groep ook wel Terebrantes); de andere Apocrita dragen een angel: deze Aculeata zijn uit sluipwespen ontwikkeld, en zij worden hier niet ingedeeld. Voor sommige groepen bestaan geen nederlandse namen; zij worden hier met de latijnse namen genoemd:

Symphyta (Sessiliventres)

Tenthredinoidea, bladwespen

Megalodontoidea, spinselfbladwespen

Siricoidea, houtwespen

Cephoidea, halmwespen

Apocrita (Petiolata)

Terebrantes

Ichneumonoidea

Ichneumonidae

Braconidae

Proctotrupoidea

Cynipoidea

Chalcidoidea

sluipwespen

Aculeata

Deze gebruikelijke indeling is gemaakt voor recente groepen, maar er is geprobeerd er ook ten dele de evolutionaire wordingsgeschiedenis in weer te geven, dat wil zeggen dat de genoemde groepen worden verondersteld verwantschapsgroepen te zijn. Nu is dat maar ten dele gelukt, namelijk alleen voor de kleine groepen; sommige grote groepen, zoals Symphyta en Terebrantes, zijn echter zeker geen goede groepen in die zin dat de onderdelen meer met elkaar dan met onderdelen van andere groepen verwant zijn. Hoe weet men dat?

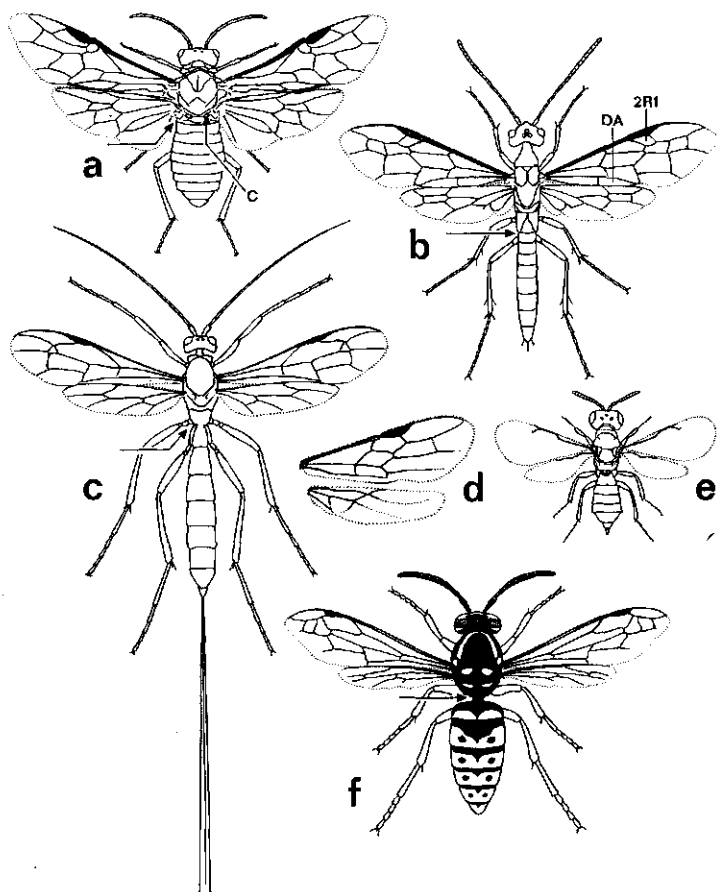
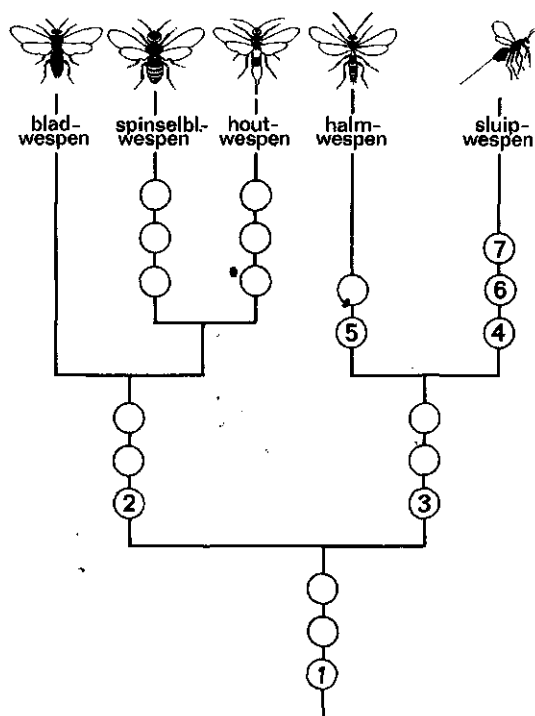


Fig. 1. Verschillende Hymenoptera, behorend tot de groepen: (a) Tenthredinoidea, bladwespen, c = cenchrus; (b) Cephoidea, halmwespen, 2R1 = tweede radiale cel, DA = lancetcel; (c-d) Ichneumonoidea, bij c een Ichneumonide, bij d de vleugels van een Braconide; (e) Chalcidoidea; (f) Aculeata (een plooiwesp). Bij de pijlen ziet men bij a en b de brede verbinding tussen de eerste achterlijfsring en het borststuk; bij c en f de wespetaille.

Tot een verwantschapsschema, een zogenaamd fylogenetische indeling, komt men door vergelijking van zoveel mogelijk kenmerken, voornamelijk van recente organismen. Fossielen zijn niet altijd bruikbaar, ten eerste omdat er geen biologische waarnemingen aan gedaan kunnen worden, zodat men uitsluitend is aangewezen op een vormvergelijking. Ten tweede, omdat de kenmerken die men aan fossielen kan zien niet altijd de meest bruikbare

Als grondplankenmerken, eigen aan de stamsoort van de Hymenoptera en sindsdien in een of andere vorm aanwezig in zijn afstammelingen, zijn die van de vleugels van belang: bijvoorbeeld het bezit van twee vliezige vleugels, maar hieraan is meteen al te begrijpen dat dit dan niet kan gelden als indelingscriterium binnen de Hymenoptera!

Men vindt het grondplan in grote trekken terug bij de recente bladwespen, die zich daaraan natuurlijk wel laten determineren, maar de fylogenetische saamhorigheid van de groep is niet gewaarborgd door het gemeenschappelijk bezit van zo'n primitieve toestand. Mogelijk is één van de bladwespgroepen meer verwant met Hymenoptera die bijvoorbeeld zo'n vleugeladering niet meer hebben, dan met andere bladwespgroepen die zo'n adering nog wel



14

hebben! Een menselijke vergelijking: de kleinzoon is niet het meest verwante familielid van zijn neef die, net als hij, zoveel op zijn opa lijkt; in tegendeel, hij is, meer dan met die neef, verwant met zijn broer, die er in sommige aspecten heel anders uit kan zien. Anders dan aan het gemeenschappelijk bezit van primitieve kenmerken, dat dus geen fylogenetische verwantschap waarborgt, zijn goede verwantschapsgroepen - alle afstammelingen omvattend die uit één voorouder zijn ontstaan - aan het gemeenschappelijk bezit van kenmerken te herkennen die bij hun gemeenschappelijke voorouder zijn ontstaan: men spreekt dan van 'afgeleide' kenmerken, afgeleid namelijk van de vader waarover het hier gaat. Het is dus van belang de transformatiereeksen, waarin de evolutionaire veranderingen van (relatief) primitief tot (relatief) afgeleid worden aangegeven, te bespreken. Een overzicht van de belangrijke kenmerken van de Hymenoptera (die dus moeten zijn opgetreden in de stamsoort, grotendeels liggend in onderdelen die aan fossielen niet of moeilijk zijn te zien) vindt men in de artikelen van Königsmann (1976-1977). Er wordt hier maar één grondplan-kenmerk genoemd, dat van belang is voor onze sluipwespen en hun verdere bespreking in dit boek (zie fig. 2, no. 1). Daarna komen andere eigenschappen, genummerd 2 tot 7, aan de orde, die kenmerkend zijn voor verschillende Hymenoptera-groepen.

1. Bij de Hymenoptera treft men een bijzondere manier van voortplanting aan: bevruchte eieren geven vrouwelijke individuen en uit onbevruchte eieren ontstaan mannetjes. Mannen zijn dus haploïd (zij hebben één stel chromosomen, in fig. 3 aange-

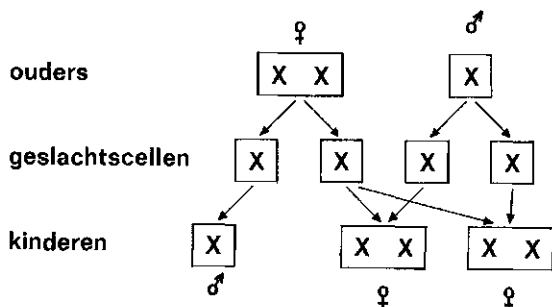


Fig. 3. Schema van de haplodiploïde voortplanting bij Hymenoptera.

reproductie zonder vrucht
dus
geven met X), vrouwen diploïd (zij hebben een dubbel stel chromosomen, aangegeven met XX); dit is de reden waarom men wel spreekt van 'haplodiploïdie', of maagdelijke voortplanting (parthenogenese) waarbij de mannetjes vaderloos zijn. Of een ei bevrucht wordt of niet, hangt er van af of een zaadcel uit het zaadreservoir wordt toegelaten tot het passerende ei. Er moet hierbij worden vermeld dat er talrijke uitzonderingen bestaan op de genoemde gang van zaken, maar toch is de haplodiploïdie kenmerkend voor de Hymenoptera: een onderdeel van het grondplan. In het derde hoofdstuk, over grote vrouwen en kleine mannetjes, zal blijken hoe belangrijk dit onderdeel is voor de verdere ontwikkeling van de sluipwespen en hun voortplanting.

Eerst nog iets over de al genoemde vleugeladering (fig. 1). In de groepen van de Symphyta is de vleugeladering tamelijk éénvormig. Er zijn enkele kleine verschillen, bijvoorbeeld tussen de halmwespen met een kenmerkende tweede radiale cel (fig. 1b: 2R1) en de blad- en houtwespen waarbij die cel niet zo smal en hoog is (fig. 1a). Een duidelijke vereenvoudiging ten opzichte van de oorspronkelijke toestand (fig. 1c-d) vindt men bij de primitieve sluipwespen, de Ichneumonoidea. Bij sommige andere groepen, zoals bij de Chalcidoidea (fig. 1e), is de vereenvoudiging nog verder voortgeschreden. Het is op het eerste gezicht verre van duidelijk, en op grond van alleen de vleugeladering moeilijk te besluiten, uit welke groep van de Symphyta (die alle de primitieve vleugeladering vertonen) de Apocrita zijn ontstaan; nauwkeuriger gezegd, welke groep van de recente Symphyta van dezelfde voorouder afstamt als de recente Apocrita (men bedenke dat beide sindsdien zijn veranderd). Toch is dit wel te argumenteren aan de hand van de andere kenmerken die door Königs-mann zijn besproken. De hieronder gebruikte nummering verwijst naar de nummers in de stamboom van fig. 2.

2. De blad- en houtwespen hebben 'cenchri' (zie fig. 1a, bij c), kleine blaasjes op het laatste deel van het borststuk. Als de voorvleugels over het achterlijf liggen, passen kleine veldjes met doorntjes - op elke vleugel één - precies op de cenchri. Men neemt aan dat dit dient om de vleugels in rust op de plaats te houden. Bij de halmwespen en de Apocrita vindt men geen cenchri en ook geen ruwe hechtveldjes op de vleugels.

3. De insnoering tussen het eerste en tweede achterlijfssegment is al even genoemd; men vindt haar al een beetje bij de halmwespen, maar meestal niet bij de blad- en houtwespen.

4. Bij de Apocrita is er niet alleen een insnoering tussen de eerste twee achterlijfssegmenten, maar ook een geleding die een grote beweeglijkheid tussen de eerste ring en het schijnbare achterlijf mogelijk maakt (fig. 1c). Zo'n geleding ontbreekt bij de halmwespen.

5. De bijzondere vorm van de tweede radiale cel in de voorvleugel van de halmwespen is hierboven al genoemd en afgebeeld in fig. 1b.

6. De Apocrita hebben nog als bijzonderheid dat zij niet de gesloten lancetvormige cel in de voorvleugel hebben, die bij alle Symphyta wel voorkomt (fig. 1b). Dit is een kenmerk waarvan wordt aangenomen dat het een oorspronkelijke toestand is, die niet op een nauwe verwantschap tussen alle Symphyta wijst en dus de nauwere verwantschap tussen halmwespen en sluipwespen niet tegenspreekt.

7. Alle Apocrita hebben als larve een gesloten darmstelsel, waarin de middendarm niet open met de endeldarm verbonden is. Pas als de larve volgroeid is komt een verbinding naar buiten tot stand en de larve defeceert vlak voor de verpopping. Men kan zich voorstellen dat dit, ten eerste, mogelijk wordt bij het gebruik van voedsel met weinig onverteerbare bestanddelen, en ten tweede, van groot belang is voor de parasitaire levenswijze, waarbij de larve zich vaak niet kan verwijderen van een plaats die door defecatie onbruikbaar is geworden.

Dit alles moge volstaan om de manier van argumenteren te illustreren, die men volgt bij het opstellen van een stamboom van de Hymenoptera. Voor de volledigheid zouden ook alle andere kenmerken moeten worden genoemd, vooral ook zulke die de saamhorigheid van de bladwespen bewijzen (maar die zijn er niet!), of die meer aannemelijk maken dat de Apocrita - in eerste instantie dus de sluipwespen - zijn ontstaan uit een voorouder die zij gemeen hebben met de huidige halmwespen. Halmwespen kent men al fossiel uit het onder-Krijt, ongeveer 130 miljoen jaren geleden, dus de Apocrita zijn tenminste zo oud: de eerste fossielen van die groep stammen uit het boven-Jura, ongeveer 150 miljoen jaren geleden.

Er is tot nu toe voornamelijk gekeken naar kenmerken 1-6. Het is niet van allemaal aannemelijk dat zij direct iets met de parasitaire levenswijze te maken hebben. Van de beweeglijkheid van het achterlijf kan men ^{vd sluipwesp} wel begrijpen dat zij nodig is voor het aanpakken van een gastheer. Het ligt dus voor de hand ook voor al naar de bouw van de legboor te kijken als naar de verwantschappen binnen de parasitaire Hymenoptera wordt gevraagd: dat is toch een belangrijk apparaat (Oeser, 1961, Rasnitsyn, 1968)!

Een van de opvallende veranderingen die de legboor bij de Hymenoptera heeft ondergaan, is dat het hele apparaat meer naar binnen is komen te liggen. Bij de Ichneumonidae is nog wel de basis van de legboor en van de legboorscheden van buiten te zien, ^{en symphyta} zoals ook bij de Symphyta het geval is, maar bij de andere sluipwespen is deze basis (en bij de angeldragers is de hele angel) meer en meer verstopt onder de buikplaat van de zevende achterlijfsring. In fig. 4 is een schema getekend van wat men te zien krijgt als men het gehele legboorapparaat, bij gedeeltelijke ontleding van het achterlijf, van de zijkant bekijkt. Als men de rug- en buikplaten van de achterlijfsringen verwijdert, ziet men de organen liggen (fig. 4b) die eerst van buiten maar ten dele zichtbaar waren. De eigenlijke legboor komt bloot als men ook de twee platen (T9, Vr2) en de legboorschede (v3) wegneemt (fig. 4b-c); zij wordt gevormd door twee onderdelen (v1 en v2, dat zijn wat men bij angeldragers respectievelijk lancet en stilet van de angel noemt), die een nauwe buis vormen waardoor het ei in of op de waard wordt gedeponeerd. Daartoe moet de legboor wel eerst naar buiten worden gebracht waarbij zij, als zij erg lang is, wordt gesteund door de legboorscheden (v3) en door de zevende ventrale plaat (S7), die functioneert als een goot waardoor de legboor wordt geleid. De manier waarop zo'n lange legboor kan worden gebruikt komt aan het eind van dit hoofdstuk nog ter sprake.

De ontwikkeling waarbij organen die, zoals de legboor, eerst aan de oppervlakte lagen, meer en meer naar binnen komen te liggen, kan ons de richting aangeven waarin de evolutie is verlopen. Wij herkennen er een mogelijke transformatiereeks in, die paral-

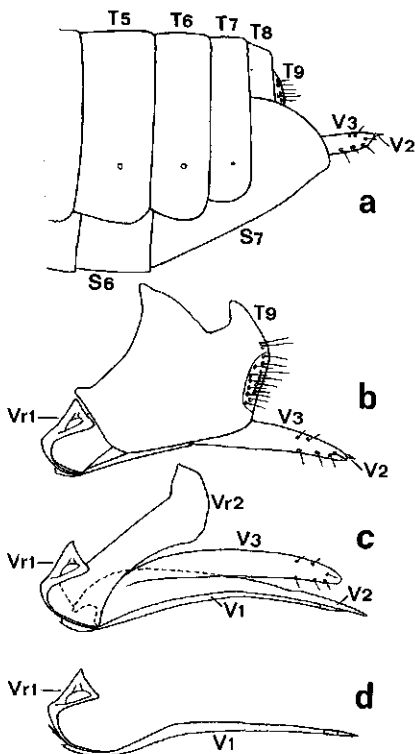


Fig. 4. Achterlijfspunt van een Braconide, in diverse stadia van ontleding (naar Oeser, 1961). (a) compleet zij-aanzicht, (b) de rug- (T5-8) en buikplaten (S6-7) verwijderd, (c) ook de vierkantige plaat (T9) verwijderd, (d) ook de langwerpige plaat (Vr2), de legboorschede (V3) en een deel (V2) van de legboor verwijderd: nu zijn alleen nog de driehoekige plaat (Vr1) en het andere deel (V1) van de legboor over.

lel zou moeten lopen met andere reeksen. Gezien de ligging van de legboor - wel meer naar binnen dan bij de blad-, hout- en halmwespen, maar nog niet zo ver als bij andere sluipwespen of bij angeldragers (waar de angel in rust geheel inwendig ligt) - kan men de Ichneumonidea primitieve sluipwespen noemen (zie de stamboom van fig. 5). Zijn zij dat ook op grond van andere reeksen?

Door de legboor passeert niet alleen het ei, maar ook een afscheiding van klieren in het achterlijf, die uitmonden aan de basis van de legboor. Bij de bladwespachtigen kent men klieren

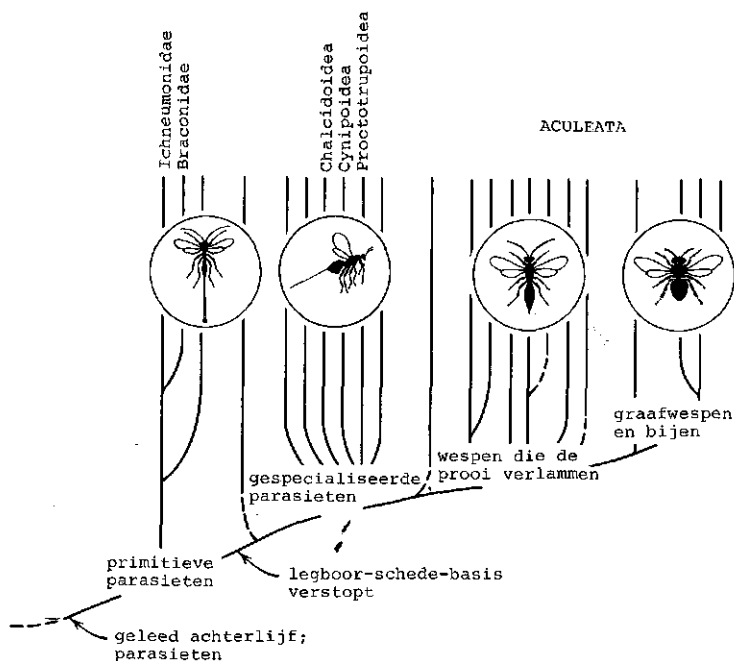


Fig. 5. Vereenvoudigde stamboom van de sluipwespen (sterk vereenvoudigd naar Ross, 1965).

als aanhangsels van het voortplantingsorgaan, die als functie het afschieden van een glijmiddel hebben om de weg door de legboorbuis te vergemakkelijken, of van een kitstof om het ei vast te plakken; voor sommige afgescheiden stoffen wordt een galvormende werking op de waardplant verondersteld. In de Apocrita komt daar een functie bij: het verdoven of verlammen van de waard of prooi. Robertson (1968) heeft het gifapparaat - want dat wordt het langzamerhand - in de verschillende groepen van de Hymenoptera onderling vergeleken. In fig. 6 is in een viertal schematische tekeningen de situatie weergegeven zoals die wordt aangetroffen bij een bladwesp, een houtwesp, een Ichneumonide en een Chalcidoide. Bij de bladwesp (fig. 6a) vindt men een groot klierreservoir aan de basis van de legboor, uitmondend juist achter de opening van het eikanaal: als een ei passeert wordt het omgeven met een dropje vocht uit de klier, die in veel filamenten over het reservoir ligt. De houtwesp (fig. 6b)

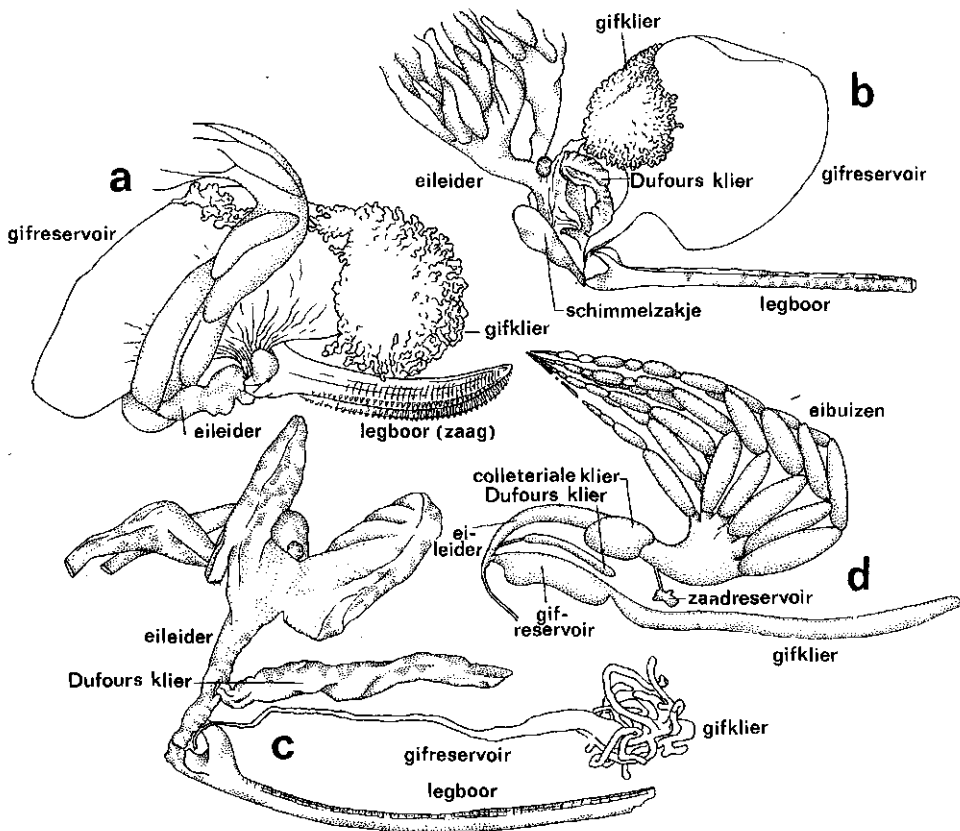


Fig. 6. Bijklieren en voortplantingsorganen van verschillende Hymenoptera (a-c, naar Robertson, 1968; d, naar Copland, 1976) behorend tot de volgende groepen: (a) Tenthredinoidea, bladwespen; (b) Siricoidea, houtwespen; (c) Ichneumonoidea; (d) Chalcidoidea.

heeft (behalve het zakje waarin de schimmeldraden worden meegebracht ter infectie van de nieuwe waardplant) een extra klier, die uitmondt in de eileider, vóór de klier die al bekend is van de bladwesp. De tweede klier, die genoemd wordt naar de ontdekker Dufour, scheidt een olie-achtige stof af, in tegenstelling tot het kleverige vocht uit de eerste klier. Vooruitlopend op de verdere evolutionaire ontwikkeling: bij een honingbij noemt men de ene klier de zuur-afscheidende gifklier, de andere de alkalische (Dufours) klier. Bij de Ichneumonoidea (fig. 6c) vindt men ook deze twee klieren, waarvan het aantal filamenten

afneemt en de uitmondingen zich langzamerhand verleggen: zo is een Braconide één van de eerste vormen waarbij Dufours klier, in plaats van in de eileider, vlak naast de gifklier uitmondt aan de basis van de ovipositor. Men ziet dus het optreden van een tweede klier en een verlegging van de uitmonding van die klier naar die van de gifklier, die bovendien verandert van veel filamenten tot minder (uiteindelijk een tweetal basale filamenten): ook in deze ontwikkeling zijn de Ichneumonoidea primitieve sluipwespen. Robertson stapt van de Ichneumonoidea ineens over op de Aculeata, en zij slaat de meer gespecialiseerde sluipwespen over. De Chalcidoidea zijn onlangs onderzocht door Copland: zie zijn artikel van 1976, het laatste uit een hele reeks. Er komt bij de Chalcidoidea een interessant stel klieren voor, de zogenaamde colleteriale klieren, die meestal in één paar (fig. 6d), maar bij sommige families ook wel in twee of zelfs drie paren aanwezig zijn. De functie van de afscheiding is bij de meeste niet bekend, maar in sommige gevallen wordt zij in verband gebracht met de voedingsbuis, gevormd met de legboor als het aangeprikte waardinsekt diep, bijvoorbeeld in planteweefsel, ligt. Door deze buis stijgen de lichaamssappen van de waard naar boven, en de parasietwesp likt ze op.

Er is nu telkens op de functie van de structuren gewezen die werden vergeleken, en het is gewenst de parasitaire levenswijze te bespreken. Men zegt wel dat sluipwespen geen echte parasieten zijn, omdat zij de waard uiteindelijk - soms al spoedig - doden en hem dus min of meer als prooi behandelen: men noemt ze daarom wel parasitoïden. In de jongste stadia zijn het parasieten, die de waard nog even laten leven; later meer predatoren, die hem ^{gastheer} opeten. Primitieve sluipwespen leggen hun ei (op) de gastheer. De waardinsekten zijn minder hulpeloos dan men misschien zou denken: men ziet nogal eens dat een aangevallen rups tegenstribbelt of zich, hangend aan een spinseldraad, naar beneden laat zakken; soms helpt dit, maar er is ook wel waargenomen dat de sluipwesp haar prooi achterna loopt langs de draad! In het algemeen helpt het natuurlijk niet, en het sluipwespei zit op de waard. Meestal is die verlamd of tenminste tijdelijk verdoofd, zodat de jonge larve veilig is voor te heftige bewegingen. De sluipwesplarve zuigt de waard leeg, van buiten; wij noemen dit een ectoparasiet.

Een meer gespecialiseerde levenswijze is in de waard: de sluipwesplarve, aan de buitenkant afgezet, boort zich in de waard, of het sluipwespel wordt al meteen in de waard afgezet en is van begin af aan een endoparasiet. Ook hier is de waard niet hulpeloos, want een bladluiskan bijvoorbeeld met de poten schoppen en zo de parasiet (proberen te) verjagen; maar bovendien kan het lichaamsvreemde element - het sluipwespel of de larve - worden 'ingekapseld'. In het vierde hoofdstuk leest men daar meer over.

Het lijkt geen twijfel dat de oorspronkelijke Hymenoptera planteneters waren, zoals nu nog de Symphyta - de naam zegt het al. Het is dan ook niet verbazend dat larven van bladwespen en van vlinders veel op elkaar lijken. Sommige bladwespachtigen zijn echter in de loop van de evolutie wat anders gaan doen, hetgeen een hele nieuwe wereld opende, namelijk parasiteren op andere larven: dat is waar het nu om gaat. Er is over deze verandering veel gespeculeerd, o.a. door Bradley (1958). Volgens deze auteur moet de eerste stap zijn geweest de vervanging van plantaardig door dierlijk voedsel. Dit lijkt, fysiologisch, niet zo'n fundamenteel verschil en men ziet in de verdere evolutionaire ontwikkeling meer dan eens een terugval naar plantaardig voedsel (en niet alleen in de evolutionaire ontwikkeling, ook binnen het individuele leven van één sluipwesplarve is dit mogelijk). Voorafgaand aan het parasitisme moet er een stadium zijn geweest waarin de larve, zonder onderscheid te maken, at van het planteweefsel en alle inktelarven die zij daarin aantrof. Langzamerhand moet er een afhankelijkheid van het dierlijk voedsel zijn ontstaan. De voedselhoeveelheid voor planteneters is, althans binnen het seizoen, volgens Bradley vrijwel ongelimiteerd, maar voor vleeseters is dat anders. Tenzij, bijvoorbeeld, een carnivore larve levend in een boortunnel van een planteneter van tunnel naar tunnel zou kunnen gaan en zich als een predator gedragen, zou zij beter kunnen wachten tot de waardlarve volgroeid is om haar dan pas op te eten. Bradley spreekt heel menselijk van een 'final feast': dat is nu juist, zegt hij, wat parasitaire Hymenoptera doen. Maar niet allemaal en in het algemeen juist niet de zogenaamde ectoparasieten!

Er is ook wel verondersteld, o.a. door de Rus Malyshev (in een alleraardigst, hoewel niet in alle onderdelen geloofwaardig,

boekje over de evolutie van de Hymenoptera; de engelse vertaling verscheen in 1968), dat de plantenetende wesp waaruit zich later sluipwespen zouden ontwikkelen, niet zo'n niets ontziend vreetpatroon had, maar gelocaliseerd aan galweefsel at. Het is goed voorstelbaar dat er zich vormen ontwikkelden die profiteerden van het galweefsel dat eigenlijk voor een ander bedoeld was - die ander, waarop zij in een latere fase van de evolutionaire ontwikkeling zullen gaan parasiteren! Zo'n geval werd bedoeld toen er gewezen werd op de gemakkelijke verwisseling van dierlijk en plantaardig voedsel, die bij een aantal parasitaire wespen wordt aangetroffen. Wij zullen hier weer op terugkomen als de wespen uit verschillende groepen die in gallen leven, besproken worden.

Uit deze en dergelijke suggesties krijgt men de indruk dat het overgaan op een parasitaire levenswijze op meer dan één manier zou kunnen gebeuren. Er is ook eigenlijk wel aanleiding om te denken dat het inderdaad op veel manieren is gebeurd, en het is wonderlijk te zien hoe verschillende auteurs of vasthouden aan de ene suggestie, of zich vastbijten in een andere. Als men de verschillende groepen van de Apocrita overziet, die genoemd zijn in de tabel aan het begin van dit hoofdstuk, komt men binnen veel groepen ontwikkelingen tegen waarvan men zich goed zou kunnen indenken dat het parallelle ontwikkelingen zijn, die in de verschillende groepen onafhankelijk van elkaar zijn opgetreden. Weliswaar zijn alle Ichneumonoidea en Proctotrupoidea parasitair, maar binnen de Cynipoidea en Chalcidoidea vindt men zowel parasieten als planteneters. Of die laatste dat wéér geworden zijn (voor de hoeveelste maal?) of altijd zijn gebleven, is niet in alle gevallen zeker te zeggen. Er is wel verondersteld dat een kleine groep van de Siricoidea onafhankelijk van de Apocrita parasitair is geworden: de Orussidae, die zouden parasiteren op in hout borende kevers. Dit is een geval dat mooi past in het model van Bradley, maar de parasitaire levenswijze van de Orussidae wordt tegenwoordig weer ontkend.

VERSCHILLENDE GROEPEN VAN SLUIPWESPEN

Zoals al meer dan eens is gebleken, lijken de Ichneumonoidea primitieve parasieten, hetgeen wil zeggen dat zij in een aantal opvallende kenmerken nog lijken op de vroegere Hymenoptera die net aan de parasitaire levenswijze waren begonnen. Het gevaar van zo'n opmerking is, dat men er uit zou kunnen opmaken dat die primitieve parasieten met hun levenswijze (nog) niet zo goed uit de voeten kunnen en dus maar zo gauw mogelijk verder moeten veranderen! Maar dat is natuurlijk niet waar. Men moet aannemen dat alle sluipwespen bij hun huidige levenswijze (en dat geldt dus ook voor vroegere wespen en hun toenmalige levenswijze) zijn aangepast. Doordat, in de gevallen waarvan nu sprake is, de waardinsekten onder invloed van de selectie die de sluipwespen uitoefenen, langzamerhand veranderen, veranderen de sluipwespen daardoor weer mee, en zo voort! Dit alles gaat, lijkt het, vrij geleidelijk, maar het is voorstelbaar dat ook een kleine verandering ineens een nieuwe, voorheen ongebruikte mogelijkheid biedt, waardoor zich iets betrekkelijk nieuws kan ontwikkelen. Op zich zelf is de parasitaire levenswijze zo iets nieuws. Ook binnen de sluipwespen zijn zulke stappen mogelijk, bijvoorbeeld van ecto- naar endoparasitisme, van larveparasitering naar ei- of popparasitering, of zelfs naar parasitering van volwassen insecten. Een overzicht van veel van deze gerealiseerde mogelijkheden vindt men in het boek van Askew (1971); een bespreking van de evolutionaire strategieën (als men zo'n woord mag gebruiken voor wat men argeloze sluipwespen zou kunnen noemen!) in het boek van Price (1975a).

Ichneumonidae en Braconidae zijn te onderscheiden aan de hand van het verloop van sommige aderen in de vleugels (fig. 1c-d), maar hoewel die vleugeladering bij de Ichneumonidae weinig variabel is, is zij dat bij de Braconidae juist erg. Iets dergelijks zou men kunnen zeggen van de levenswijze. De meeste Ichneumonidae parasiteren larven of poppen van vlinders en bladwespen, maar sommige hebben vliegelarven, weer andere spinnecocons tot waard. Meestal wordt het ei in of op een rups of bastaardrups (de bladwesplarve) afgezet en soms ontwikkelt de waard zich dan niet verder. De volwassen Ichneumonidae beantwoorden waarschijn-

verschillen
bij
Ichneumoni-
dae
variabel

lijk het meest aan wat men zich voorstelt bij sluipwespen: het zijn in het algemeen levendige, betrekkelijk grote dieren, met lange antennen en in veel gevallen een duidelijke, lange legboor. Van de Braconidae kan men zeggen dat er in ons gebied meer kleine vormen onder te vinden zijn; vergeleken met de Ichneumonidae is de waardeus veel groter. Slechts een paar (weliswaar grote) groepen zijn ectoparasitair, de meeste zijn endoparasieten van insektelarven. Hier, ^{andere parasieten} meer dan bij de Ichneumonidae, vindt men dat de larve wacht totdat het waardinsekt volgroeid is, waarna de parasiet zich snel ontwikkelt en verpopt naast de resten van zijn waard.

In het al genoemde boek van Price heeft Vinson (1975, p.14-48) een overzicht gegeven van de verschillende stappen die men in een geslaagde parasitering kan onderscheiden. Het ging om de Braconide Cardiochiles nigriceps Viereck, die parasiteert op Heliothis virescens (F.), een uil (Noctuidae) waarvan de rupsen op tabaksplanten leven. Eerst zoekt de parasiet de omgeving waarin zijn waard voorkomt en daarin de plant waarop de waard leeft: dit is de situering van de habitat ('habitat location'); daarna moet, op die plant, de waard worden gevonden ('host location'). Dit laatste gebeurt bij Cardiochiles, en ook bij andere parasieten, voornamelijk op de geur van stoffen die vrijkomen uit de beschadigde bladeren: daar zitten waarschijnlijk rupsen te eten! Dan moet de parasiet nagaan of het goede en geschikte rupsen betreft (respectievelijk 'host acceptance' en 'host suitability'): of er bijvoorbeeld niet al parasietlarven in zitten! Sommige parasieten zijn erg precies op de soort waard, en zij zijn ook in staat een al geparasiteerde waard te herkennen aan een beetje vloeistof uit Dufours klier, dat de vorige parasiet er op heeft achtergelaten. Dit merk ~~be~~lijft niet langer dan een aantal uren, zodat daarna superparasitisme mogelijk is: het verschijnsel dat er meer dan één parasietlarve van dezelfde soort in (zoals bij Cardiochiles) of op de waard aanwezig is. In hoofdstuk 5, dat gaat over de manier waarop parasieten hun gastheren zoeken en beoordelen, komt dit hele proces van keuren voor andere groepen parasieten nog eens aan de orde.

Een preciese keus op één gastheersoort, die andere soorten uitsluit, noemt men 'specifiek'. Cardiochiles nigriceps is een

specifieke parasiet van *Heliothis virescens*. Men gebruikt de term ook wel iets algemener, wanneer men zegt dat bepaalde groepen parasieten specifiek zijn voor – zich beperken tot – bepaalde groepen waardinsekten. In een overzicht van de waardrelaties van de Braconidae (fig. 7) is, naast de veronderstelde evolutionaire volgorde van ecto- naar endoparasitisme, te zien dat binnen een aantal ondergroepen het waardespectrum verloopt van keverlarven of rupsen, naar bastaardrupsen, vliegemenen, wantsen, gaasvliegen, mieren en bladluizen (Van Achterberg, 1976). In de laatste vier gevallen (de gaasvliegen zijn niet afgebeeld) is men wel bij een uitzonderlijk soort parasitisme beland: in imagoes, waarbij één soort soms zowel de larve als het volwassen insect parasiteren kan!

Op parasieten kunnen weer andere insecten parasiteren, bijvoorbeeld de genoemde parasieten van bladluizen zijn zelf weer waard voor Proctotrupoidea en Cynipoidea. Men noemt dit ver-

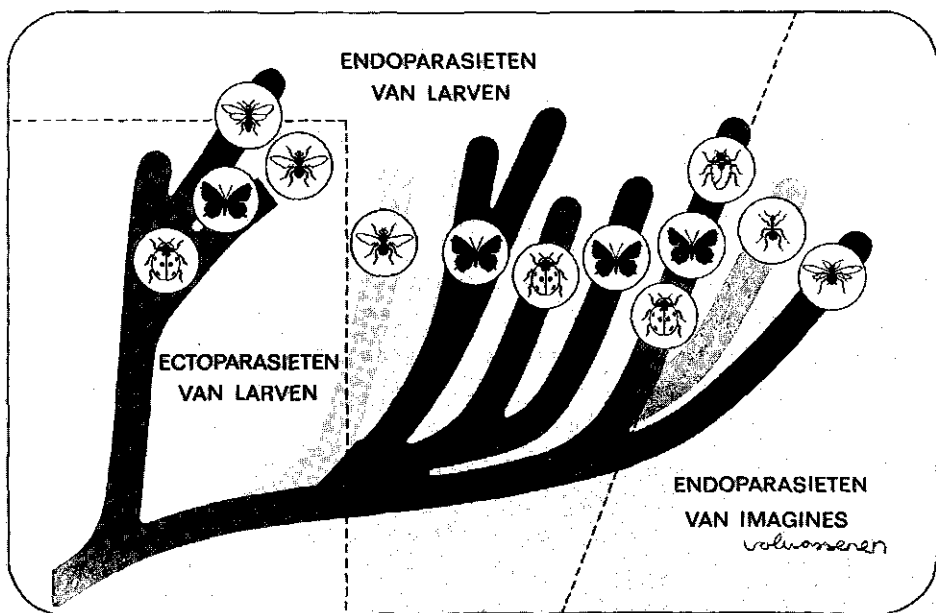


Fig. 7. Overzicht van de gastheerrelaties van de Braconidae. De verschillende gastheergroepen zijn aangegeven met vignettes van de volwassen insecten, maar alleen in de groepen die aan de rechterkant zijn afgebeeld betreft de parasitering ook inderdaad het volwassen insect.

schijnsel hyperparasitisme; het komt weer aan de orde bij de galwespen. Hyperparasitisme komt nauwelijks voor bij de Bracoonidae, maar wel verbreid bij de Ichneumonidae.

Proctotrupoidea zijn endoparasieten. Er is een recent overzichtsartikel over deze groep van Kozlov (1970), waaraan enige bijzonderheden worden ontleend. Er zijn hier organismen bij die een interessante parasitaire levenswijze hebben in die zin, dat zij het ei afzetten in het ei van de gastheer, terwijl de parasiet pas uitkomt als de waard al tot een volwassen larve is opgegroeid. Ook vertonen zij het verschijnsel polyembryonie: uit één ei ontstaan vele sluipwespen, doordat het een groot aantal malen deelt, waarna elk deel zich tot een afzonderlijk individu ontwikkelt wanneer de gastheer wat ouder is. Kozlov noemt twee groepen als nauw verwant en verbindt aan hun evolutionaire ontwikkeling een interessante hypothese. De Scelionidae zijn kleine solitaire ei-parasieten (één parasiet per gastheer) van allerlei insecten (en spinnen); veel Diapriidae zijn gregaire popparasieten (een aantal parasieten per gastheer) van vliegen. Bij het laatstgenoemde geval treedt dus superparasitisme op, maar hier niet in een vorm die vermeden zou moeten worden, maar als gewone gang van zaken. De overgang van de voorouderlijke Diapriidae naar de nieuwe niche - de eieren waarin de Scelionidae zich ontwikkelen - is, zegt Kozlov, niet moeilijk voorstelbaar omdat beide morfologisch en anatomisch weinig gedifferentieerd zijn. In de eieren bevindt zich namelijk het embryo nog in een vroeg stadium van ontwikkeling (als die al te ver is voortgeschreden kan de parasietlarve niet meer door de lichaamswand van het embryo heen komen); in de poppen wordt het weefsel als het ware opgelost ('histolyse') waardoor belemmerende structuren ontbreken. Dit is een mechanische 'verklaring', die men niet moet beschouwen als een beschrijving van hoe een popparasiet ineens eiparasiet zou kunnen zijn geworden. Het is wel voorstelbaar dat, onder dezelfde blijvende beperkingen die worden verondersteld in Kozlovs hypothese, de twee groepen zich in verschillende richtingen hebben ontwikkeld: de ene in de richting van de eiparasieten (solitair, want er is maar weinig voedsel), de andere in de richting van de popparasieten (die gregair konden zijn omdat er voedsel is voor veel parasieten). Er zijn,

overigens, gregaire eiparasieten bekend en solitaire popparasieten!

Onder de Cynipoidea treft men zowel plantenetende als parasitaire vormen aan, die in de twee grote onderafdelingen van de familie Cynipidae zijn te karakteriseren als respectievelijk galwespen en de hyperparasieten van bladluizen die al eerder zijn genoemd. Bij sommige galwespen vindt men een parasitisme dat zich onderscheidt van wat tot nu toe is besproken. Men noemt zulke parasieten inquillinen: zij doen de waard (nu in de echte zin des woords!) geen andere schade dan dat zij van zijn voedsel eten. De (echte) galwesplarve is omgeven door planteweefsel waarvan zij eet; in een groot aantal gevallen is dit meer dan zij als voedsel nodig heeft. In dat weefsel, de wand van de gal, vindt men andere Cynipidae die ook wel enige galvormende invloed kunnen hebben op dat weefsel – hetgeen te zien is aan de grootte van de gal, of aan het wandje dat zij om zich heen doen vormen – maar niet een eigen gal maken. Als de inquiline larven te dicht bij de centrale galkamer komen te liggen, drukken zij de rechtmatige galvormer dood of hongeren hem uit, overigens zonder hem op te eten.

Bij sluipwespen uit de groep der Chalcidoidea, die nu aan de orde komt, treft men ook enkele galvormers aan en ook galinquillinen die hier echter meestal de galwesplarve eerst doden en pas daarna van het galweefsel eten. De hier bedoelde parasieten behoren tot de grote familie der Eurytomidae, met zeer veel verschillende levenswijzen: sommige zijn galvormers, andere zaadeters, weer andere parasieten (en dan soms niet erg kieskeurig). De meeste Chalcidoidea, waarvan er in Nederland een duizend soorten voorkomen, zijn parasitair op andere insecten en vooral bij de Torymidae is dat van buiten duidelijk te zien aan de lange legboor van het vrouwtje.

Sommige families van de Chalcidoidea zijn duidelijk onderscheiden van de andere: dit geldt bijvoorbeeld voor de Chalcididae, vrij grote parasieten van poppen van diverse insecteorden. Bij andere lijkt het onderscheid tussen sommige groepen te vervagen als men ook tropische vormen in de vergelijking betreft, bijvoorbeeld tussen de Eurytomidae, Torymidae, Pteromalidae, enz. Het is moeilijk om onderscheid te maken tussen overeenkomsten die op evolutionaire verwantschap wijzen en andere die het gevolg

zijn van een convergente ontwikkeling door gelijke waardkeuzen.

Eulophidae, die o.a. veel minerende motten, vliegen en kevers parasiteren (van alle de onvolwassen stadia), hebben een klein aantal eibuizen (ovariolen) en grote eieren, en dus een lage eiproduktie. Deze eiproduktie (eigenlijk de voortplantingscapaciteit), postuleert Price (1975a; hij heeft het voornamelijk over Ichneumonidae), is vooral gecorreleerd met de waarschijnlijkheid een gastheer te vinden, en met de kans op overleving als parasiet in die gastheer. In de levenscyclus van een gastheer verwacht men betrekkelijk veel eieren die (betrekkelijk) gemakkelijk door de parasiet gevonden worden, maar een kleine overlevingskans bieden; maar een veel kleiner aantal poppen die moeilijker te vinden zijn, maar een grotere overlevingskans bieden. Hier tussen door speelt de vraag of de sluipwespen endo- dan wel ectoparasieten zijn. Bij endoparasieten is er een tendens tot vroege parasitering, die men begrijpt als men bedenkt dat of een later komende sluipwesp niet meer legt in een al geparasiteerde waard, of de oude (endoparasitaire) larve, als het op strijd met de jongere aankomt, vrijwel altijd wint, dus: bij een endoparasiet uiteindelijk betrekkelijk veel, kleine eieren, die in een vroeg stadium van de waard worden afgezet. Bij ectoparasieten is het normaliter de jonge larve, die zich ontwikkelt ten koste van een oudere als zij op hetzelfde waardinsekt wordt gedeponeerd: hier, dus, althans op deze grond, een tendens naar latere parasitering, met, betrekkelijk weinig, grote eieren.

Een en ander is wel vereenvoudigd, maar als model voor de 'strategie' kan het beeld dienen. Askew (in Price, 1975, p. 146; zie ook het oorspronkelijke artikel van Askew & Shaw, 1974) geeft een tabel, die hier in een plaatje wordt omgezet (fig. 8), waaruit blijkt dat men inderdaad bij parasieten van bepaalde minerende insecten de beschreven tendenzen vindt. Men bedenke wel dat het eigenlijk geen proces is wat men ziet, maar een toestand; te spreken van tendenzen is al half interpretatie van deze toestand! Het is moeilijk voorstelbaar, zegt Askew, dat een specifieke endoparasiet op zo'n bladmineerder of op een galvormend insekt zich nog vestigt in een parasietstelsel waar al veel ectoparasieten in zitten. Er zouden dan wel ineens ingewikkelde en preciese aanpassingen moeten ontstaan, wil de nieuwe endo-

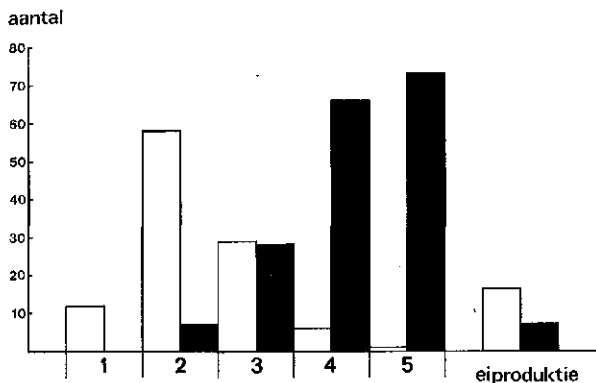


Fig. 8. Het aantal larven van een groep bladmineerders (in de larvale stadia 1-5), geparasiteerd door endoparasieten (ei of larve in het eerste stadium; open blokken) en ectoparasieten (alle stadia opgeteld; zwarte blokken); en de gemiddelde eiproduktie van deze parasieten. (Erg vereenvoudigd naar tabellen van Askew; in Price, 1975a).

parasiet niet aan de concurrentie van de ectoparasieten ten onder gaan. Het is gemakkelijker te begrijpen dat de endoparasieten zich gevestigd hebben vóór er ectoparasieten in het betreffende systeem waren. Vroeg of laat echter komen die ectoparasieten er toch en dan ontwikkelen zich de tendenzen als boven omschreven. Als dit juist is, zou men de 'volwassenheid' van een parasietencomplex kunnen afmeten aan het percentage ectoparasieten: bij de genoemde bladmineerders is dit duidelijk veel lager dan bij de Cynipidengallen op eiken. De eikegallen hebben bovendien wespen uit veel meer Chalcidoidea-families als parasieten (namelijk zes: Torymidae, Ormyridae, Eurytomidae, Pteromalidae, Eupelmidae, Eulophidae), tegen de bladmineerders vooral de ene der Eulophidae. In de eikegallen vindt men (nog?) een paar Eulophidae, die een erg hoge eiproduktie hebben en dus (al?) een eind gevorderd zijn in de beschreven ontwikkeling voor endoparasieten.

ALLES HANGT SAMEN: EEN INGEWIKKELD GEVAL

De parasietenfauna van eikegallen, waarmee de vorige paragraaf werd besloten, vormt een ingewikkeld geval. Men kan de Hymenoptera die, als larve, in deze gallen leven indelen in de volgen-

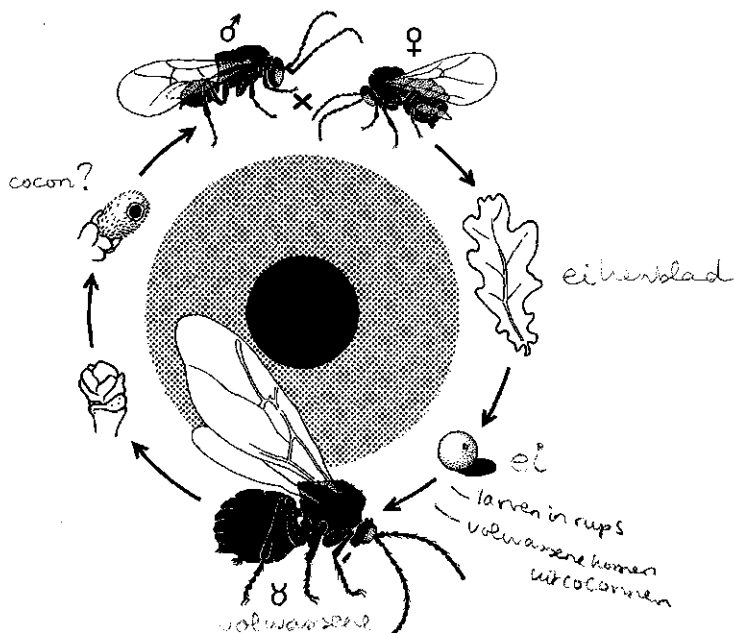


Fig. 9. Generatiewisseling bij *Cynips quercusfolii* op de eik (wespen en gal-
len zijn niet op dezelfde schaal getekend).

de categorieën: de galvormer (plantaardig voedsel), één of meer inquilinen (plantaardig voedsel), en een aantal al of niet specifieke parasieten en hyperparasieten van de galvormer of van de inquilinen. In de groep van de eikegallen treedt bovendien een verschijnsel op dat het geval extra ingewikkeld maakt: de generatiewisseling. De wespen bijvoorbeeld, die in de winter uit de bekende galappels komen (fig. 9) – alleen vrouwtjes, die zich maagdelijk voortplanten (de ongeslachtelijke generatie ♀) – verwekken in de loop van de lente fluweelgallen in slapende eikenknoppen, waaruit in de voorzomer vrouwtjes en mannetjes komen (de geslachtelijke generatie ♂ x ♀). Dit is dus een ander geval dan in het begin van dit hoofdstuk werd genoemd: onbevuchte vrouwtjes geven hier vrouwelijke zowel als mannelijke nakomelingen. Om de eieren die de geslachtelijke vrouwtjes leggen vormen zich in de zomer de galappels. De ontwikkeling van het parasietencomplex van deze galappels in de loop van de zomer, herfst en winter wordt beschreven in fig. 10. In een jong sta-

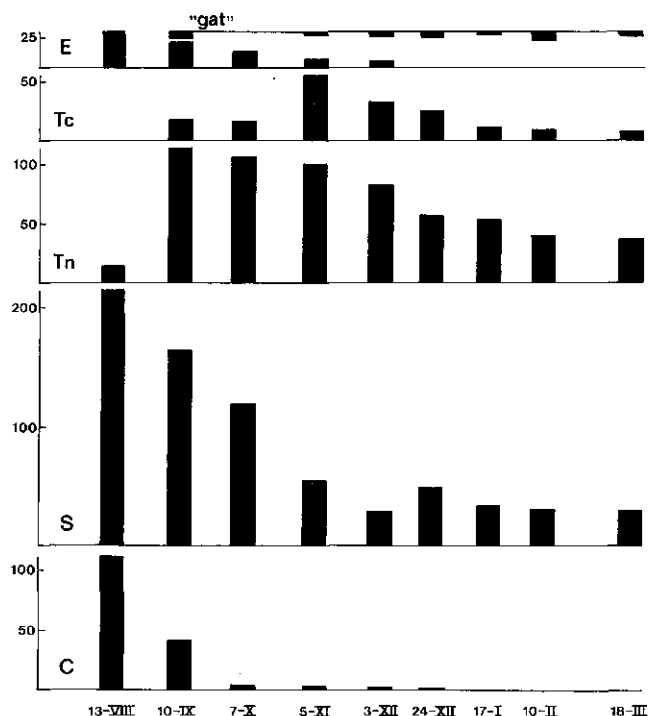


Fig. 10. Inhoud (aantal larven) in gestandaardiseerde monsters galappels genomen op verschillende tijdstippen in zomer, herfst en winter, verdeeld naar de soorten (van beneden naar boven): *Cynips quercusfolii*, de galvormer; *Synergus nervosus* Hartig, een inquilline; drie parasieten: *Torymus nigricornis* en *T. cingulatus* Nees (die beide ook als hyperparasiet van *Cynips* en *Synergus* kunnen optreden) en *Eurytoma brunniventris* (Ratz.) ('gat' zijn de kleine uitvlieggaatjes van deze sluipwespen).

dium van de galappel kan de galwesplarve al geparasiteerd zijn door *Eurytoma*, door de eerste generatie van *Torymus nigricornis* Boh. en door *Synergus*. De eerste twee kunnen ten opzichte van de galvormer *Cynips quercusfolii* L. ook hyperparasieten zijn. Aan het grote aantal gevallen waarin een *Synergus*-larve de *Cynips* in de centrale holte vervangen heeft, kan men zien dat de parasitering al gauw tenminste tweederde van het oorspronkelijke aantal betreft: alle gallen zijn toch als *Cynips* begonnen! In oktober is de parasitering soms zo ver voortgeschreden dat er bijna geen *Cynips* meer te vinden is. Zo erg is het, overigens, lang niet elk jaar.

Eurytoma is in zoverre bijzonder dat zij, in de lange tijd dat zij in de galappel parasiteert, verscheidene generaties achter elkaar heeft: de exemplaren die uitkomen - te zien aan het uitvlieg gat (fig. 10) in de gal - kunnen meteen in dezelfde of in een andere gal weer een larve parasiteren. Verder is van *Eurytoma* bekend dat zij, als zij aan de waardlarve niet genoeg voedsel heeft, overgaat op het eten van galweefsel - dit is waar in de derde paragraaf van dit hoofdstuk, over de parasitaire levenswijze, al naar werd verwezen. Het dierlijk voedsel is niet het meest kenmerkende van deze levenswijze, maar waarschijnlijk meer de manier van leven die bij het parasiteren past. Op een ogenblik zijn er geen (larven in) galappels meer om te parasiteren, en dan moet de parasiet omzien naar wat men alternatieve gastheren noemt. Dat geldt niet alleen voor *Eurytoma*, maar ook voor de *Torymus*-soorten, die één of twee generaties in de galappel hebben, en voor *Synergus*, die er maar één heeft.

In fig. 11 zijn de levenscycli van een aantal galwespen getekend: het zwarte deel van de binnenste cirkels geeft de geslachtelijke generatie aan (dat is dus bij de besproken *Cynips* het fluweelgalletje), het witte deel de ongeslachtelijke (in dat geval de galappel). Onderaan staan *Cynips quercusfolii* (A), met om de centrale cirkel heen de levenslijn van *Synergus* die ongeveer in juli begint te parasiteren, *Eurytoma* die iets later is, en *Torymus nigricornis* die in augustus begint. Als de *Cynips*-larven al ontpopt zijn en de geslachtelijke generatie in de fluweelgallen (het zwarte deel van de cirkel) al tot ontwikkeling komt, kunnen de parasieten nog 'overliggen' in de oude galappels. In mei verlaten toch de laatste de oude gallen en zij parasiteren bijvoorbeeld in het besgalletje (B, *Synergus* in gal van *Neuroterus quercusbaccarum* L.), of in het kruikgalletje (C, *Eurytoma* in gal van *Andricus solitarius* Fonsc.), of in aardappelgal- len (D, waar *Torymus* de larven van *Biorrhiza pallida* (Ol.) parasiteert of er als hyperparasiet bij optreedt). *Synergus* (in dit geval *S. gallaepomiformis* Fonsc.) uit de aardappelgal moet een deel van het jaar leven in weer een andere gal: de galnoot (E, *Andricus kollari* Hartig); een andere parasiet, *Olynx skia-neuros* (Ratz.), doet dit in de wattengal (F, *Andricus quercus-ramuli* (L.)). Het is niet zo dat al deze waardwisselingen zijn

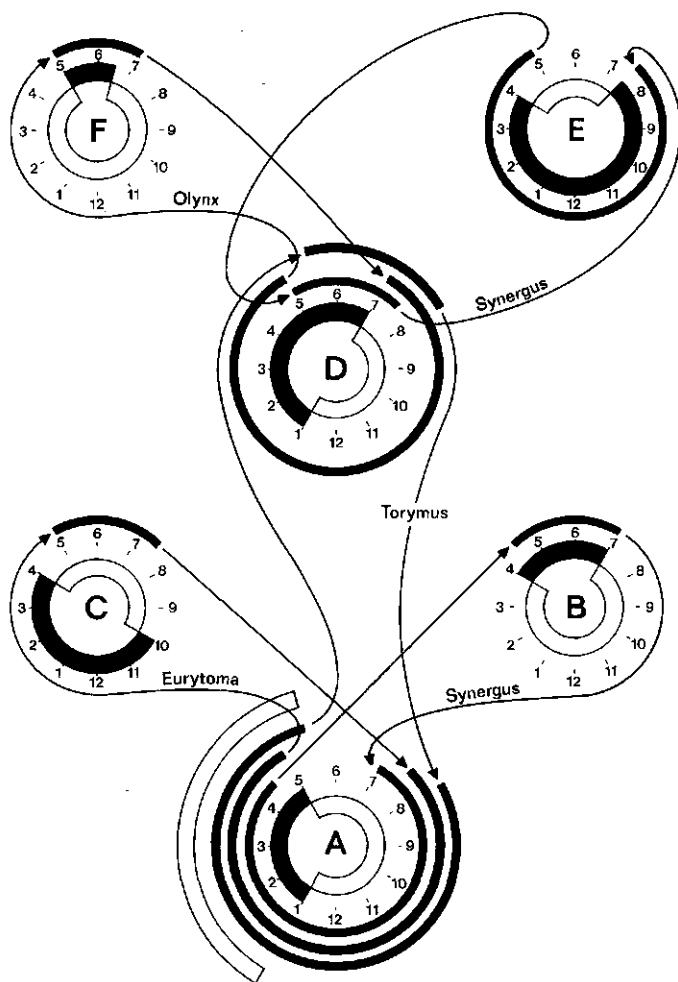


Fig. 11. Levenscycli van een aantal galwespen gecombineerd met die van sommige van hun parasieten. De cijfers 1-12 duiden de maanden van het jaar aan. Voor verdere verklaring wordt naar de tekst verwezen.

waargenomen, maar zij zijn gevolgtrekkingen uit de fenologie van de parasieten en de gallen; wèl zijn de parasieten uit de genoemde gallen gekweekt. In hoofdstuk 4 komt weer zo'n situatie met een alternatieve gastheer ter sprake, daar bij een Ichneumonide die afwisselend denne- en berkespanners als waard gebruikt. Het is bij sluipwespen kennelijk niets bijzonders, terwijl het waardspectrum nog maar voor weinig soorten volledig bekend is.

Een en ander mag dienen als waarschuwing tegen al te eenvoudige modellen met één gastheer en hooguit een paar specifieke parasieten. Zo'n model geeft in weinig gevallen de natuurlijke situatie; wel, overigens, bij nogal wat plagen van economisch belangrijke gewassen, maar dat komt uitgebreid aan de orde in hoofdstuk 7.

Wat is nu de samenhang tussen de informatie die tot nu toe is gegeven? Waarvoor is het zo belangrijk de ontwikkeling van de parasitaire levenswijze te kennen, en waartoe probeert men fylogenetische verwantschappen te bepalen? Het antwoord luidt: men heeft alle informatie nodig om de verwantschappen te bepalen, en de verwantschap is de achtergrond waartegen elke vergelijking dient te geschieden. Als men niet weet van verwantschap is elke kennis bijzonder, dat wil zeggen slechts bruikbaar voor het ene geval waarin zij werd verkregen. Naarmate organismen meer verwant zijn, is er meer aanleiding kennis van het ene toe te passen op het andere. Maar het belang van de kennis van verwantschappen gaat nog verder. Als wij van een bepaald orgaan of een bepaald gedrag de functie willen achterhalen, en wij zien het altijd optreden in een bepaalde situatie, dan ligt een oorzakelijk verband met die situatie voor de hand ... als tenminste alle andere dingen gelijk zijn. De (mate van) gelijkheid van die andere dingen, zou men kunnen zeggen, is in een aantal gevallen de (mate van) verwantschap. De vraag is namelijk: hoe onderscheidt men tussen historische verbanden (de verwantschap) en functionele verbandingen? In de culturele anthropologie noemt men dit, naar Darwins beroemde neef, 'Galtons probleem'. In een overzichtsartikel stellen Naroll & d'Andrade (1963) dat het in de culturele anthropologie alleen van belang is functionele verbandingen ('adhesions') te onderscheiden van historische, of de verspreiding van het kenmerk dat mensengroepen gemeen hebben nu stamt van een gemeenschappelijke voorouder of komt uit een gemeenschappelijk cultureel centrum. Voor ons, in de vergelijken-de biologie van organismen zonder cultuur, is Galtons probleem: zijn verschillende organismen - bijvoorbeeld sluipwespen - verschillend doordat zij onder verschillende omstandigheden functioneren, of stamt het verschil uit hun verschillende historische achtergrond, ongeacht het huidige functioneren?

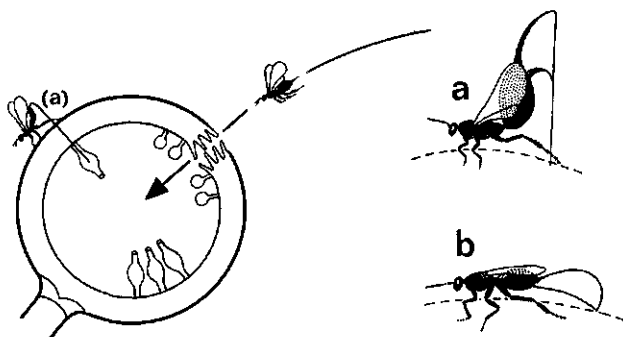


Fig. 12. Een jonge vijg (links) waarin een vijgewesp binnen gaat. (a) Een sluipwesp die van buiten prikt door het achterlijf hoog op te tillen, (b) één die de legboor achteruit lopend naar binnen duwt.

Fig. 12 geeft van het voorgaande een voorbeeld. Op kosten van de samenleving van de vijg en de vijgewesp (Wiebes, 1970), waarin de vijgewesp - beladen met stuifmeel uit de mannelijke vijgebloemen - in een jonge vijg naar binnen moet kruipen om er in de galbloemen eieren te leggen en om er de vrouwelijke bloemen te bestuiven, leven ook sluipwespen. Deze bestuiven de vijgebloemen niet; sommige kruipen wel in de vijg om er eieren te leggen, maar zij brengen geen stuifmeel mee. Andere leggen eieren van buiten af, door de schil van de vijg heen: zij hebben daartoe een lange legboor die zij, door het achterlijf hoog op te tillen, recht naar beneden in en door de schil heen duwen tot aan de galbloemen in het binnenste van de vijg. De parasieten die evenals de echte vijgewespen de vijg binnendringen, leggen hun eieren van binnen uit, dus in de nauwe ruimte van de vijg. Zij tillen het achterlijf niet hoog op, maar zoeken achter zich de goede plaats (een galbloem), zetten de scheden van de legboor vast en duwen achterwaarts lopend de legboor in de galbloem. Er is dus de volgende samenloop van omstandigheden:

OMSTANDIGHEDEN

HANDELIJZE

a. van buiten prikken - veel ruimte - achterlijf hoog optillen en boren

b. van binnen prikken - weinig ruimte - legboor achteruit lopend naar binnen duwen

Is dit nu een functionele verbinding, met andere woorden is er een oorzakelijk verband tussen de handelwijze en de omstandigheid waaronder het gebeurt? Of is de handelwijze historisch bepaald, ongeacht de huidige omstandigheden? Galtons probleem!

Er wordt nu nog een andere sluipwesp (c) in de vergelijking betrokken. Zij is verwant met de twee andere parasieten, méér met de binnen-prikker (b) dan met de buiten-prikker (a), legt echter wél van buiten, door de schil van de vijg heen: zij heeft dus meer functionele gelijkenis met a, maar een langere gemeenschappelijke historie met b. Wij herhalen de opsomming van de samenloop van de omstandigheden voor a en b, en voegen c toe:

OMSTANDIGHEDEN

HANDELWIJZE

- a. van buiten prikken — veel ruimte — achterlijf hoog optillen en boren
- b. van binnen prikken — weinig ruimte — legboor achteruit lopend naar binnen
duwen
- c. van buiten prikken — veel ruimte — legboor achteruit lopend naar binnen
duwen

De sluipwesp c handelt, onder dezelfde omstandigheden als a, toch net als b! De veronderstelde functionele verbinding (het oorzakelijk verband met de omstandigheden) valt dus door de mand en de historische samenhang is hier waarschijnlijk bepalend voor het gedrag. Galtons probleem voor de vijgeparasieten opgelost!

Een voorbeeld dient hier ter verduidelijking van een probleem, maar een erg duidelijk voorbeeld draagt het gevaar in zich het probleem te doen onderschatten. In het algemeen illustreert het voorbeeld van de vijgeparasieten dat géén functionele verbinding — hoe plausibel ook — voldoende bevestigd kan worden geacht als, door vergelijking van (liefst in verschillende mate) verwanten, de historische verbanden niet bekend zijn. Een moeilijkheid is dat in veel gevallen de mate van verwantschap wordt afgelezen aan wat functionele verbindingen zouden kunnen zijn (in brede zin, ook betrekking hebbend op bijvoorbeeld de morfologische bouw die de functie mogelijk maakt). Men moet hopen de verwantschapshypothesen op zoveel mogelijk onafhankelijke verbindingen te kunnen stoelen, om zodoende het gevaar van een cirkelredentie te ontlopen. Dit dwingt eens te meer tot een algemene ver-

gelijkende studie van (in dit geval) sluipwespen, bezien van vele kanten: over een aantal hiervan wordt bericht in de volgende hoofdstukken.

SAMENVATTING

De verwantschappen tussen de verschillende groepen van sluipwespen, die elk op zich goed afgesloten eenheden lijken, zijn niet erg duidelijk. Wél is het mogelijk voor een aantal kenmerkende bijzonderheden van de parasitaire levenswijze, evolutionaire ontwikkelingsreeksen op te stellen, zodat men zich toch een beeld kan vormen van ontstaan en ontwikkeling van deze levenswijze. Met voorbeelden uit de verschillende groepen kan men stadia van dit proces illustreren, zoals de plantenetende larve van de bladwespachtigen; het al wat beweeglijker wordende achterlijf van de halmwespen; de verandering in de ligging van het legboorapparaat; de vereenvoudiging in de bouw van de gifklier en de ontwikkeling van nieuwe klieren; de verandering van ectoparasitisme naar endoparasitisme (of niet zo direct, maar meer als twee verschillende strategieën?); en, tenslotte, de ontwikkeling binnen een ingewikkeld parasietencomplex zoals men vindt bij bladmineerders en eikegallen.

Speciale aandacht werd geschonken aan de argumentatie die aan de verschillende evolutiehypothesen ten grondslag ligt. Tegelijkertijd geeft dit hoofdstuk ook een overzicht van de verschillende aspecten van sluipwespen in relatie tot hun gastheren.

2 Biosystematisch onderzoek aan sluipwespen

INLEIDING

In het voorgaande hoofdstuk is uiteengezet dat de groep die als 'parasitaire Hymenoptera' wordt aangeduid, een samenvoeging is van een aantal families die gemeen hebben dat de larven van de betreffende soorten zich ontwikkelen ten koste van één enkel gastheerindividu. Zij vormen een belangrijk bestanddeel van onze fauna. Arndt (1940) berekende dat destijds uit Duitsland ruim 40.000 diersoorten bekend waren, waarvan ongeveer 10.000 zoöparasieten. Deze parasieten behoren voor het merendeel (7.200 soorten) tot de insekten. Niet minder dan zo'n 6.000 hiervan zijn parasitaire Hymenoptera, zodat deze groep ongeveer 15% van de totale fauna uitmaakt. Hoewel de hier genoemde aantallen inmiddels zijn veranderd, zal de verhouding vermoedelijk niet wezenlijk verschillen. Ook mag worden aangenomen dat het aandeel van de vliesvleugelige parasieten in de Nederlandse fauna niet in belangrijke mate zal verschillen van dat in de Duitse fauna.

De orde Hymenoptera is de op één na grootste van de insekten; het totaal aantal soorten wordt door Askew (1971) op 200.000 geschat. Vooral onder de parasitaire groepen bevinden zich enkele wel bijzonder grote families. Zo schat Townes (1969) dat de familie Ichneumonidae – de grotere sluipwespen – 60.000 soorten bevat, waarvan tot nu toe slechts 20% is beschreven. De betreffende familie is één van de grootste insektenfamilies en waarschijnlijk de grootste binnen de Hymenoptera.

Dergelijke aantallen gaan iets meer spreken bij vergelijking met die van meer bekende diergroepen. Het aantal soorten Ichneumoniden kan bijvoorbeeld worden vergeleken met het aantal soorten vogels. De klasse van de vogels telt volgens Farner & King (1971) 8.656 soorten, die in 148 families worden ondergebracht. Over de gehele wereld gerekend zijn er dus ongeveer zeven maal

zoveel soorten Ichneumoniden als er vogelsoorten zijn. Hierbij wordt er van uitgegaan dat de vogels taxonomisch zeer goed bestudeerd zijn en dat het aantal nog niet beschreven vogelsoorten procentueel erg klein is.

In tabel 1 zijn enkele getallen samengevat. Het blijkt dat een geslacht bij de vogels gemiddeld minder dan vier soorten omvat en bij de Ichneumoniden 48. Een Ichneumoniden-genus komt wat omvang betreft dus meer overeen met een vogelfamilie, die gemiddeld 58 soorten telt. Dit getal steekt bijzonder af bij het aantal soorten binnen de familie Ichneumonidae, dat 1000 maal zo groot is. Een vogelorde, tenslotte, omvat gemiddeld 271 soorten, terwijl de orde Hymenoptera zo'n 200.000 soorten telt. Het ligt voor de hand te veronderstellen dat de criteria die ten grondslag liggen aan de indeling van een vogelorde in families, subfamilies en genera niet geheel gelijk zullen zijn aan die welke bij het indelen van de Hymenoptera worden gehanteerd.

Vele Hymenoptera-taxa, in het bijzonder een aantal parasitaire, zijn grote complexe groepen. Binnen deze groepen kan aan de ene kant een enorme eenvormigheid voorkomen, waardoor vele soorten ook voor gespecialiseerde systematici moeilijk te onderscheiden zijn; aan de andere kant treedt soms juist een zeer grote variabiliteit binnen soorten op, die kan samenhangen met de gastheer van de parasiet. Om de grote gelijkenis tussen verschillende soorten en de variabiliteit binnen andere soorten te kunnen onderkennen is het noodzakelijk een taxonomische studie te verrichten, waarin naast morfologische ook andere kenmerken van de dieren worden betrokken. Dat is het terrein van de biosystema-

Tabel 1. Vergelijking van aantallen bij vogels (Farner & King, 1971) en bij de familie der sluipwespen (Ichneumonidae) (Townes, 1969).

	Vogels		Ichneumonidae
	totaal	gemiddeld per familie	
Soorten	8.656	58	60.000
Genera	2.268	15	1.250
Soorten/genus	3,8		48
Families	148		1
Ordes	32		
Soorten/orde	271		

tiek. In dit vakgebied worden gegevens uit andere biologische disciplines (als ethologie en ecologie) geïntegreerd, maar ook wordt veel gebruik gemaakt van speciale technieken, bijvoorbeeld van kruisingsproeven.

In het hierna volgende zullen enkele van deze technieken nader worden besproken aan de hand van twee groepen parasieten; in de ene groep zijn de soorten zeer eenvormig, terwijl in de andere groep juist sprake is van grote variabiliteit binnen de soorten.

EENVORMIGE SOORTEN VAN HET GESLACHT APHYTIS

Dubbelgangers en halfsoorten

Een fraai voorbeeld van biosystematisch onderzoek aan een groep soorten die een grote onderlinge gelijkenis vertonen, is te vinden in het werk aan het geslacht *Aphytis*. De soorten van dit genus zijn alle parasitair op schildluizen van de familie Diaspididae. Ze zijn vooral in subtropische gebieden veel toegepast bij biologische bestrijding en blijken daarbij vaak erg effectief te zijn.

Bij het zoeken naar mogelijkheden de 'California red scale' (*Aonidiella aurantii* (Mask.)) en enkele andere op *Citrus* voorkomende schildluissoorten biologisch te bestrijden, bleek dat morfologisch volkomen of nagenoeg identieke parasietpopulaties van verschillende herkomst tamelijk grote biologische verschillen te zien gaven (DeBach, 1959, 1960). Diverse populaties konden niet met elkaar worden gekruist, ook al waren ze uit dezelfde gastheersoort verkregen, en ook werden er verschillen in acceptatie van andere gastheersoorten geconstateerd. De morfologische gelijkenis bemoeilijkte een taxonomische onderscheiding zeer, ook al door de geringe grootte van de wespjes (ca. 1 mm). De verschillen in hun reacties ten opzichte van diverse schildluissoorten waren van wezenlijk belang voor hun toepassing bij een biologische bestrijding van deze gastheren. Het was daarom dringend gewenst de systematiek van *Aphytis* op te helderen. Dit zou dan geheel moeten berusten op een grondig biosystematisch onderzoek, waarbij ook andere dan morfologische kenmerken be-

studeerd zouden moeten worden.

Vanuit het 'Department of Biological Control' van de Universiteit van Californië te Riverside, is hierover sedert 1969 een aantal publikaties verschenen van P. DeBach en medewerkers. Hun werk heeft recentelijk geresulteerd in een revisie van het geslacht *Aphytis*, waarin 90 soorten worden behandeld die uit ongeveer evenveel verschillende gastheersoorten zijn verkregen (Rosen & DeBach, 1978). Dit aantal is hoger dan men veronderstelde voordat het onderzoek werd aangevangen, maar het is waarschijnlijk toch nog maar een deel van het totale aantal *Aphytis*-soorten. De eventuele parasieten van honderden potentiële gastheersoorten zijn namelijk nog niet onderzocht. De auteurs verwachten daarom dat een belangrijk deel van de soorten van *Aphytis* nog niet bekend zal zijn.

Met een tiental populaties uit zeer verschillende delen van de wereld deden Rao & DeBach (1969a) hybridisatieproeven. Vrijwel alle mogelijke kruisingen en hun reciproken zijn uitgevoerd. In bepaalde combinaties treden gemakkelijk paringen op tussen twee soorten; bij andere zeer moeilijk of in het geheel niet. Bij het grootste deel van de heterogame kruisingen zijn copulaties gestimuleerd door gebruik te maken van zgn. 'mating inducers'; in dit geval een zeer lichte narcose van de vrouwtjes met behulp van chloroform en de aanwezigheid van fijngewreven vrouwelijke dieren, die tot dezelfde populatie behoren als de mannetjes. Op deze wijze konden bij een aantal kruisingen hybriden worden verkregen, waar dit zonder 'mating inducers' onmogelijk was gebleken. Ook traden er tussen verschillende stammen paringen op zonder dat dit resulteerde in het ontstaan van hybriden.

Zoals in hoofdstuk 1 al is besproken, berust de geslachtsbepaling bij Hymenoptera in het algemeen op haplodiploidie, waarbij de mannelijke dieren het haploïde aantal chromosomen hebben en de vrouwelijke dieren diploïd zijn. Een vrouwelijk dier dat niet heeft gecopuleerd zal dus uitsluitend mannelijke nakomelingen krijgen. Een vrouwtje dat wel heeft gepaard kan in bepaalde gevallen óók alleen mannelijke nakomelingen voortbrengen; bijvoorbeeld indien er geen sperma wordt overgebracht of als de spermien niet in staat zijn de eicel te bevruchten ten gevolge van

genetische incompatibiliteit tussen twee soorten. Hierdoor is het al of niet slagen van een kruising te bepalen uit de aanwezigheid of afwezigheid van vrouwelijke dieren in de nakomelingschap. Als maat voor het welslagen kan dan o.a. het percentage vrouwelijke nakomelingen worden gebruikt, als dit wordt vergeleken met het percentage vrouwtjes in de nakomelingschap bij de homogame kruisingen. Daarnaast geeft ook de steriliteit of fertiliteit van de hybriden nog informatie.

Rao & DeBach verkregen zo een aantal gegevens over de mate van reproductieve isolatie tussen populaties. Aan de hand hiervan kon voor iedere combinatie een isolatie-index worden berekend, op grond waarvan de tien populaties in vier groepen zijn in te delen, zoals in fig. 13 is aangegeven. Slechts twee popu-

♂ \ ♀		africanus	lepidosaphes	fisheri	holoxanthus	melinus	lingnanensis	'2002'	'R-65-23'	'khunti'	coheni
1	africanus	51	—	—	—	—	—	—	X	—	—
2	lepidosaphes	—	52	—	—	—	—	—	X	—	—
3	fisheri	—	—	58	—	0	—	—	—	—	—
	holoxanthus	—	—	—	64	12	—	—	—	—	—
	melinus	—	—	st. 0.5	0	64	—	—	X	—	—
4	lingnanensis	—	—	—	—	—	66	14	st. 16	0	st. 1
	'2002'	—	—	—	—	—	25	64	26	0	2
	'R-65-23'	X	X	—	—	X	0	46	60	—	7
	'khunti'	—	—	—	—	—	7	1	—	73	51
	coheni	—	—	—	—	—	st. 9	9	0	50	75

Fig. 13. Resultaten van kruisingen tussen verschillende populaties van *Aphytis*. De donker omliggende vierkantjes op de diagonaal vertegenwoordigen de homogame kruisingen. De getallen geven het percentage vrouwtjes in de nakomelingschap aan. De hybriden zijn fertil, tenzij boven het getal 'st.' (=steriel) is vermeld. Bij de heterogame kruisingen zijn 'mating inducers' gebruikt (zie tekst), behalve in de gevallen waar het resultaat vet gedrukt is. — = geen hybriden verkregen; 0 = idem, maar wel copulaties waargenomen; x = kruising niet uitgevoerd (Gewijzigd naar Rao & DeBach, 1969a).

laties bleken niet met elkaar, noch met enige andere populatie gekruist te kunnen worden. Ook zijn de dieren op grond van kleine morfologische verschillen van elkaar en in geringe mate van andere te onderscheiden. Daarnaast zijn ze uit verschillende gastheersoorten verkregen en hebben ze een hoge gastheerspecificiteit. De auteurs concluderen dan ook dat deze beide populaties (*Aphytis africanus* Quednau en *A. lepidosaphes* Compere) ieder een goede soort vertegenwoordigen.

De overige acht populaties zijn duidelijk in twee groepen van respectievelijk drie en vijf te verdelen. Binnen deze groepen zijn de populaties op morfologische gronden in het geheel niet of met veel moeite van elkaar te onderscheiden. Onderling verschillen de twee groepen van populaties wel. Geen van deze populaties kan worden gekruist met een populatie van buiten de groep, maar binnen elke groep is hybridisatie mogelijk. De mate waarin dit plaats heeft kan zeer verschillen. In een aantal gevallen zijn de hybriden fertiel, in andere steriel (zie fig. 13). Binnen de eerste groep (*A. fisheri* DeBach, *A. holoxanthus* DeBach en *A. melinus* DeBach) wordt een hoge graad van reproductieve isolatie gevonden. Slechts in één geval (*A. melinus* ♀ x *A. holoxanthus* ♂) zijn fertiele vrouwelijke nakomelingen verkregen; echter alleen door gebruik te maken van 'mating inducers'. De reciproke kruising bleek onmogelijk. Het is daarom zeer onwaarschijnlijk dat een dergelijke kruising in de natuur tot stand zal komen.

Dergelijke, morfologisch bijna of volkomen identieke soorten, die reproductief geïsoleerd zijn, worden aangeduid met de term dubbelgangersoorten. Het Engelse equivalent hiervoor — 'sibling species' — wordt gedefiniëerd door Mayr et al. (1953) en is door Mayr in 1942 voor het eerst gebruikt.

De verhoudingen binnen de laatste groep — de zgn. *A. lingnansensis*-groep — zijn aanmerkelijk ingewikkelder. De populaties uit deze groep zijn niet alleen morfologisch meestal volkomen identiek, maar ook treedt hier veelvuldig hybridisatie op; soms zelfs zonder gebruik te maken van 'mating inducers'. De hybriden zijn vaak fertiel, en uit latere experimenten is gebleken dat ze dikwijls goed zijn terug te kruisen met één of beide oudersoorten (Rao & DeBach, 1969c).

Als we het percentage vrouwelijke nakomelingen in heterogame kruisingen echter vergelijken met dat in de homogame kruisingen, is het duidelijk dat er nagenoeg steeds een zekere reproductieve isolatie aanwezig is. In één combinatie ('khunti' en *A. coheni* DeBach) wordt een hoog percentage fertiele hybriden verkregen, waaruit men zou kunnen concluderen dat de beide populaties conspecifiek zijn. Het percentage vrouwelijke nakomelingen is echter wel lager dan bij de homogame kruising. Bovendien zijn de reacties van deze twee populaties ten opzichte van de overige drie uit de groep – ook wat betreft factoren die hier niet worden besproken – zo verschillend, dat er genetische verschillen aanwezig moeten zijn. Zo zijn bijvoorbeeld de hybriden van 'khunti' en *A. lingnanensis* (Compere) fertiel, terwijl die van *A. coheni* en *A. lingnanensis* steriel zijn. Evenzo copuleren dieren van de populatie '2002', ook zonder 'mating inducers', gemakkelijk met exemplaren van de populaties 'R-65-23' en *A. lingnanensis*. Ook hier worden fertiele nakomelingen verkregen; het percentage hybriden ligt alleen iets lager dan bij de kruising tussen 'khunti' en *A. lingnanensis* het geval is. De auteurs beschouwen deze drie paren van populaties ten opzichte van elkaar als 'semi-species' of halfsoorten. Dit in navolging van Mayr (1963), die van halfsoorten zegt dat het om populaties gaat waarbij genenuitwisseling nog steeds mogelijk is, zonder dat dit zo gemakkelijk gebeurt als tussen populaties van één soort. Kort gezegd: 'gedeeltelijke reproductieve isolatie'. Populaties van halfsoorten zullen in het algemeen geografisch geïsoleerd voorkomen.

In een ander artikel bespreken Rao & DeBach (1969b) experimenten waarbij vrouwelijke dieren van twee populaties gedurende korte tijd tezamen werden gebracht met mannelijke dieren van één van beide. Door sectie te verrichten kon vervolgens worden nagegaan welke individuen geïnsemineerd waren, zodat een eventuele preferentie kon worden vastgesteld. Vanzelfsprekend is het bij dergelijke experimenten noodzakelijk de populaties te kunnen onderscheiden. Dit kan gemakkelijk gebeuren door bepaalde pas uitgekomen dieren te voeden met honing waaraan een indifferente kleurstof is toegevoegd. Het blijkt dat alleen bij het duo 'khunti' en *A. coheni* het percentage heterogame inseminaties niet significant verschilt van het percentage homogame

inseminaties. Bij alle andere combinaties treden duidelijk meer homogame dan heterogame inseminaties op.

Op grond van deze en een aantal andere gegevens wordt een isolatiecoëfficiënt voor elk populatiepaar opgesteld. Geprobeerd wordt op deze wijze grenzen aan te geven teneinde het begrip halfsoort nader te definiëren. Paren van populaties waarvan de isolatiecoëfficiënt buiten deze grenzen valt, zullen hetzij tot één soort, hetzij tot twee goed afgegrensde soorten moeten behoren.

De drie reeds eerder genoemde paren worden ten opzichte van elkaar ook op deze wijze als halfsoorten beschouwd, terwijl de paren *A. lingnanensis* - 'khunti' en *A. lingnanensis* - *A. coheni* ten opzichte van elkaar op de grens van soort en halfsoort staan. Op grond van eerder genoemde argumenten lijkt het het beste te zijn als afzonderlijke soorten te beschouwen. Dat alle soorten binnen de *A. lingnanensis*-groep in verband met hun morfologische eenvormigheid als dubbelgangerssoorten worden beschouwd zal duidelijk zijn.

Drie dubbelgangers onder één naam

Tijdens een onderzoek naar parasieten van een aantal schadelijke schildluissoorten was gebleken dat een parasiet die als *Aphytis maculicornis* (Masi) bekend stond, in Californië zowel parasiteert op de op olijf voorkomende schildluis *Parlatoria oleae* (Colvée), als op de verwante *Parlatoria pergandii* Comstock die op *Citrus* leeft. Al eerder hadden Hafez & Doult (1954) aanwijzingen verkregen dat wat *Aphytis maculicornis* werd genoemd, in werkelijkheid waarschijnlijk enkele dubbelgangerssoorten zouden zijn. Dit heeft er toe geleid dat drie morfologisch volkomen identieke populaties van de 'soort' nader werden onderzocht door Khasimuddin & DeBach (1976a, 1976b). Zij bestudeerden de reproductieve isolatie tussen de populaties, zoals dat in bovenbeschreven proeven gebeurde, en daarnaast ook de gastheerpreferentie en temperatuurtolerantie van iedere populatie. De populaties zijn afkomstig uit verschillende landen, waar zij elk op een eigen gastheer parasiteren (tabel 2). Hybriden konden niet worden verkregen door mannelijke en vrouwelijke dieren van twee populaties simpelweg bij

Tabel 2. Herkomst van drie populaties van *Aphytis 'maculicornis'*.

Land	Gastheer	Waardplant
Californië	<i>Parlatoria pergandii</i>	sinaasappel
Iran	<i>Parlatoria oleae</i>	olijf
Pakistan	<i>Quadraspidiotus perniciosus</i> (= San José-schildluis)	appel

elkaar te plaatsen. Wel gelukte het als gebruik werd gemaakt van 'mating inducers'.

Inmiddels was gebleken dat *Aphytis*-soorten naast vrouwelijke seksferomonen, zoals al in het onderzoek van Rao & DeBach (1969a) werden gebruikt, ook mannelijke feromonen hebben (Khasimuddin & DeBach, 1975). De lichte narcose die de vrouwtjes in eerdere experimenten kregen toegediend - en die positief werkte op het totstandkomen van paringen tussen twee soorten - wordt overbodig als van mannelijke seksferomonen gebruik wordt gemaakt. Het stimulerende effect hiervan kan men bereiken door enkele mannelijke dieren van de populatie waartoe de vrouwtjes behoren, fijn te wrijven en zo in de ruimte te brengen waarin de vrouwtjes met de 'vreemde' mannetjes verblijven. Tegelijkertijd moeten, zoals ook in eerdere proeven was gebleken, enkele fijngewreven vrouwtjes van de populatie waartoe de mannetjes behoren, worden aangeboden. Op deze wijze copuleren de dieren met partners van de vreemde populatie onder invloed van de 'geur' van de andere sekse van hun eigen populatie. In tabel 3 is aangegeven van welke kruisingen Khasimuddin en DeBach op deze wijze hybriden konden verkrijgen. Het valt op dat van beide reciproke kruisingen steeds één wel en de ander geen hybriden oplevert. Alle drie populaties kunnen dus in bepaalde gevallen hybridiseren, zij het in geringe mate. De hybriden zijn dan steeds fertiel en kunnen gemakkelijk worden doorgekweekt. De auteurs verkregen overeenkomstige resultaten als zij mannelijke dieren tezamen brachten met vrouwtjes van een andere populatie, als tegelijkertijd ook levende vrouwtjes van de eigen populatie aanwezig waren. De dieren verbleven gedurende 24 uur bij elkaar en vervolgens gingen de onderzoekers door sectie na welke exemplaren geïnsemineerd waren. Bij 84 - 92% van de 'eigen' vrouwtjes was dit het geval; van de 'vreemde'

Tabel 3. Resultaten van kruisingen tussen drie populaties van *Aphytis* 'maculicornis', met en zonder gebruik van 'mating inducers' (naar Khasimuddin & DeBach, 1976a).

Herkomst ♀ x ♂	Gemiddeld aantal nakomelingen per ♀			
	totaal (♂♂ + ♀♀)		♀♀	
	met mat.ind.	zonder mat.ind.	met mat.ind.	zonder mat.ind.
Pakistan x Californië	25,4	17,6	9,8 (=39%)	0
Californië x Pakistan	27,4	29,8	0	0
Pakistan x Iran	23,0	22,6	5,6 (=24%)	0
Iran x Pakistan	27,8	29,6	0	0
Iran x Californië	24,4	15,8	6,4 (=26%)	0
Californië x Iran	19,4	24,2	0	0

Tabel 4. Aantal homogame en heterogame inseminaties bij 2 x 50 ♀♀ van verschillende populaties van *Aphytis* 'maculicornis', samengebracht met ♂♂ van één van beide populaties (naar Khasimuddin & DeBach, 1976b).

Herkomst ♀♀	Herkomst ♂♂	Inseminaties	
		homogaam	heterogaam
Pakistan + Iran	Pakistan	42 (=84%)	0
idem	Iran	46 (=92%)	3 (=6%)
Californië + Pakistan	Californië	46 (=92%)	1 (=2%)
idem	Pakistan	43 (=86%)	1 (=2%)
Iran + Californië	Iran	45 (=90%)	0
idem	Californië	42 (=84%)	1 (=2%)

vrouwtjes bleek slechts 0 - 6% geïnsemineerd te zijn (tabel 4). In een dergelijke proefopstelling treden, onder invloed van de aanwezigheid van vrouwelijke seksferomonen van de eigen soort, dus tenminste geslaagde copulaties op met vrouwtjes van een andere populatie. Of dit ook tot vorming van hybriden leidt, is niet nagegaan. In dit experiment ontbreken de mannelijke feromonen van één van beide populaties; we mogen veronderstellen dat bij aanwezigheid hiervan mogelijk meer copulaties tot stand zullen komen.

Geconcludeerd kan worden dat de drie populaties nagenoeg volledig reproductief geïsoleerd zijn en dat genenuitwisseling slechts in het laboratorium, onder bepaalde kunstmatige omstan-

digheden plaats heeft. De isolatie heeft een fysiologisch-ethologische basis, waarbij seksferomonen waarschijnlijk de belangrijkste rol spelen. De populaties zullen zich daardoor niet vermengen indien zij met elkaar in contact komen. Het is dus duidelijk dat het niet één soort - *Aphytis maculicornis* - betreft, maar dat de bestudeerde populaties tot drie dubbelgangerssoorten behoren. Deze conclusie wordt gesteund door enkele verschillen in gastheeracceptatie en in levensduur van de dieren bij verschillende temperaturen.

Het feit dat in de besproken experimenten drie vrij willekeurige populaties zijn onderzocht, wetttigt het vermoeden dat populaties van andere herkomst dan de onderzochte, voor een deel ook aparte soorten zullen blijken te zijn. Tot het complex 'siblings' onder de naam *A. 'maculicornis'* zullen dus zeer waarschijnlijk nog meer soorten behoren dan de hier besproken drie.

VARIABELE SOORTEN VAN HET GESLACHT *GELIS*

Seizoensdimorfisme, sexueel dimorfisme en vleugeldimorfisme

Al eerder is vermeld dat veel soorten parasieten een grote variabiliteit te zien geven. Deze kan soms zo groot zijn, dat men aanvankelijk veronderstelde met twee of meer soorten te doen te hebben. Een dergelijke conclusie is begrijpelijk, vooral als ook nog blijkt dat bepaalde vormen verschillende gastheren hebben. Inderdaad zijn er soorten die bepaalde gastheren wel en andere niet of minder graag accepteren. Dergelijke soorten worden monofaag genoemd als ze (in hoofdzaak) één gastheersoort hebben, of oligofaag als ze parasiteren op een gering aantal, vaak tamelijk verwante, gastheersoorten.

Het feit dat er twee of meer gastheersoorten in het spel zijn kan in bepaalde gevallen dus erop wijzen dat parasieten, of ze nu wel of niet van elkaar te onderscheiden zijn, tot twee soorten behoren. Een algemene regel is dit stellig niet. Het is ook heel goed mogelijk dat een parasiet twee tamelijk verschillende gastheersoorten accepteert en dat de nakomelingen die zich dan uit de beide gastheren ontwikkelen, goed van elkaar te onderscheiden zijn. Als de betreffende gastheren in verschillende

seizoenen voorkomen, kan het zo zijn dat de eerste generatie op gastheer A parasiteert en de tweede op gastheer B. De parasiet vertoont dan eventueel een dimorfisme dat seizoensgebonden is: voorjaars- en zomergeneratie zijn duidelijk van elkaar te onderscheiden. We spreken dan van seizoensdimorfisme. Dit is bijvoorbeeld het geval bij enkele *Torymus*-soorten, waarbij ondermeer de lengte van de legboor varieert, wat volgens Askew (1965) te maken kan hebben met de grootte van de gallen waarin zij hun eieren leggen. In een dergelijk geval kunnen zowel de gastheersoort als klimaatsfactoren bepalend zijn bij het ontstaan van twee vormen.

Wiebes-Rijks (1974) vermeldt het optreden van twee generaties van een *Torymus*-soort als parasiet van de veroorzaker van gal-appels op eik (fig. 10). De legboor is bij vrouwtjes van de tweede generatie duidelijk langer. Deze vrouwtjes leggen hun eieren in galappels die inmiddels groter zijn geworden, waardoor de ondertussen verpopte galwesp moeilijk bereikbaar is met een korte legboor. Beide generaties parasiteren hier op dezelfde gastheersoort; het enige verschil is dat de ene generatie op larven en de andere op poppen parasiteert.

Wanneer twee zeer verschillende gastheren geaccepteerd worden die tegelijkertijd beschikbaar zijn, kunnen dergelijke vormen door elkaar voorkomen. Goede voorbeelden daarvan vinden we bij enkele soorten van het Ichneumoniden-geslacht *Gelis*. Dit genus telt een groot aantal soorten die waarschijnlijk voor het merendeel polyfaag zijn; d.w.z. dat de soorten kunnen parasiteren op diverse, nogal uiteenlopende gastheren. Een aantal aspecten van de relaties tussen *Gelis*-soorten en hun gastheren werden tezamen met studenten aan de Landbouwhogeschool bestudeerd.

Een eerste moeilijkheid bij het onderscheiden van de verschillende *Gelis*-soorten wordt gevormd door een grote seksuele dimorfie. Bij de meesten zijn de mannetjes en vrouwtjes zo verschillend dat men ze niet direct zal herkennen als twee seksen van één soort. Daardoor is het grootste deel van de soorten oorspronkelijk aan de hand van slechts één sekse beschreven. Van veel soorten zijn ook nu nog alleen vrouwelijke of alleen mannelijke dieren bekend, en we weten niet welke bij elkaar horen. Een volgende hindernis bij het onderkennen van de soorten is dat er

binnen een sekse ook tamelijk grote verschillen kunnen optreden. Erg opvallend is bijvoorbeeld, dat bij een aantal soorten mannetjes voorkomen die normaal ontwikkelde vleugels hebben, naast mannelijke dieren waarbij de vleugels zich niet hebben ontwikkeld. In het laatste geval zijn er rudimenten van vleugels aanwezig in de vorm van minieme schubjes. We noemen een dergelijk verschijnsel vleugeldimorfisme.

De aan- of afwezigheid van vleugels gaat in het algemeen gepaard met een aantal andere morfologische verschillen, waardoor het moeilijk is van ongevleugelde en gevleugelde mannelijke dieren te zeggen of ze tot één soort behoren. Vooral in de algemene bouw van de thorax treden veranderingen op. Bij gevleugelde dieren is met name de mesothorax – het deel waar de grote voorvleugels zijn aangehecht – veel sterker ontwikkeld dan bij on-

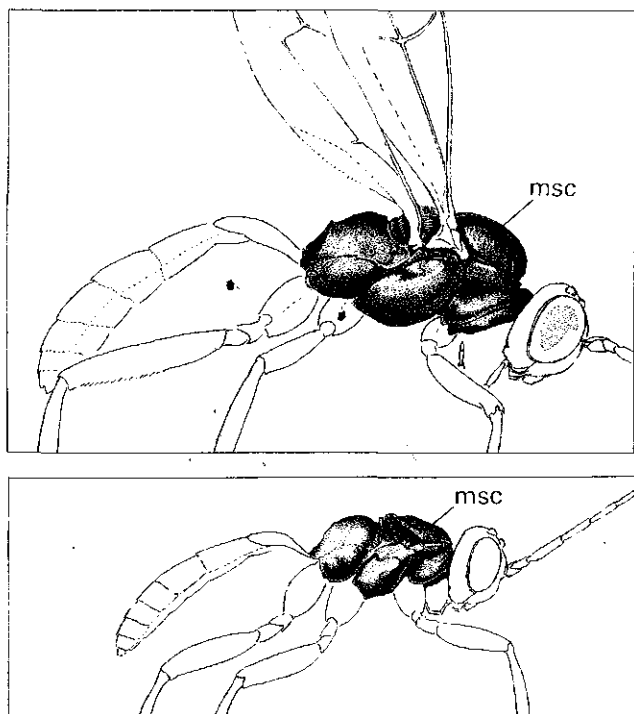


Fig. 14. Twee mannetjes van een *Gelis*-soort, bij dezelfde vergroting. Gevleugelde dieren zijn veelal groter en hebben een sterker ontwikkelde mesothorax, met een tamelijk bol mesoscutum (= msc).

gevleugelde dieren. Het mesoscutum - d.i. de dorsale bedekking van de mesothorax - is bij gevleugelde dieren meestal tamelijk bol terwijl het bij de ongevleugelde vrij vlak is; ook is het aanzienlijk breder. De verhoudingen tussen lengte, breedte en hoogte van de thorax kunnen hierdoor binnen een soort sterk variëren. In fig. 14 zijn twee mannetjes van één soort afgebeeld. Naast het verschil in grootte is er ook verschil in de ontwikkeling van de thorax. Die van het gevleugelde dier is in verhouding hoger. Soorten waarbij een dergelijke variabiliteit binnen een sekse voorkomt zijn oorspronkelijk vaak onder tenminste drie verschillende namen beschreven: twee voor de beide typen mannetjes en één voor het vrouwtje.

Vleugel- en kleurkenmerken in relatie tot de gastheer

Beschouwen we de *Gelis*-soorten waarvan de mannetjes vleugeldimorfie vertonen, dan blijkt dat op bepaalde gastheren zich nagenoeg uitsluitend vleugellose dieren ontwikkelen. De gevleugelde worden dan verkregen van andere gastheren, waarop zich echter ook vleugellose mannetjes kunnen ontwikkelen. Niet alle soorten vertonen vleugeldimorfisme, maar waar het voorkomt lijkt er steeds een duidelijke samenhang met bepaalde gastheren te zijn.

Bij de soort *Gelis agilis* (F.) is nagegaan of gevleugelde en vleugellose mannetjes ontstaan tengevolge van kwalitatieve verschillen tussen twee gastheersoorten, of dat het een gevolg is van de verschillen in grootte tussen beide gastheren. Kleinere gastheren blijken in het algemeen vleugellose dieren op te leveren, terwijl gevleugelde mannetjes uit grotere gastheren komen.

Vrouwtjes van *Gelis agilis* leggen hun eieren in cocons van diverse soorten sluipwespen. De larve van *Gelis* leeft ten koste van de larve of jonge pop die zich in de cocon bevindt. De *Gelis*-larve zit weliswaar binnen de cocon, maar buiten de larve (of pop) van zijn gastheer; het is dus een ectoparasiet. Daar de parasiet de gastheercocon niet kan verlaten, is hij voor zijn larvale ontwikkeling geheel aangewezen op het voedsel dat de gastheer binnen de cocon te bieden heeft. Het is dus duidelijk dat de adulte *Gelis* niet groter wordt dan de hoeveelheid beschikbaar

voedsel toelaat. Een grote gastheersoort betekent meer voedsel dan een kleine, waardoor de adulte *Gelis* groter kan worden. Vanzelfsprekend is er een grens aan het groter worden. Verschillende soorten kunnen een verschillende maximumgrootte bereiken. Een gastheer die nog meer voedsel biedt, wordt niet geheel opgegeten; er blijft iets over. We kunnen ons voorstellen dat een parasiet die zich in een cocon van een kleine gastheer bevindt, op een bepaald moment gaat verpoppen. Hij heeft dan al het beschikbare voedsel opgegeten. Een parasiet in een cocon van een grote gastheer zal ook gaan verpoppen; hetzij na alles te hebben opgegeten, hetzij als er nog iets van de gastheer over is. Door nu gastheercocons te openen op een zodanig tijdstip dat de parasietlarve zijn vreterij nog niet heeft beëindigd, is het mogelijk larven te krijgen die minder van de grote gastheer hebben gegeten dan zij zouden doen als ze niet uit de cocon waren gehaald. Dergelijke larven zullen in bepaalde gevallen normaal verpoppen. Op deze wijze is het dus mogelijk *Gelis*-larven te verkrijgen die relatief weinig van de grote gastheersoort hebben gegeten. Zo kunnen we volwassen parasieten krijgen die de grootte hebben van dieren uit kleine cocons, maar die als larven voedsel hebben gehad van een kwaliteit die vrijwel overeenkomt met die van het voedsel van hun grotere soortgenoten. Omgekeerd is het ook mogelijk *Gelis*-larven over te brengen naar een tweede gastheer, waardoor zij de dubbele hoeveelheid, of eventueel meer, voedsel beschikbaar krijgen van de kwaliteit 'kleine gastheersoort'.

De zo verkregen dieren tonen aan dat de ontwikkeling van vleugels grotendeels een gevolg is van 'veel voedsel' en dus meer samenhangt met de grootte (kwantiteit) dan met de kwaliteit van de gastheer. Onder een bepaalde grens ontstaan geen gevleugelde dieren, ook al heeft de larve het voedsel gegeten dat kwalitatief met dat van de gevleugelde dieren overeenkomt. Boven een andere grens ontstaan weer geen vleugelloze mannetjes, maar er is een tamelijk groot traject waarbinnen beide vormen optreden. Opvallend is wel dat de 'kleine gastheer' kennelijk niet noodt tot het eten van een grotere hoeveelheid voedsel. Ondanks overmaat voedsel blijft de maximale grootte bij gebruik van kleine gastheren namelijk geringer dan bij gebruik van grote

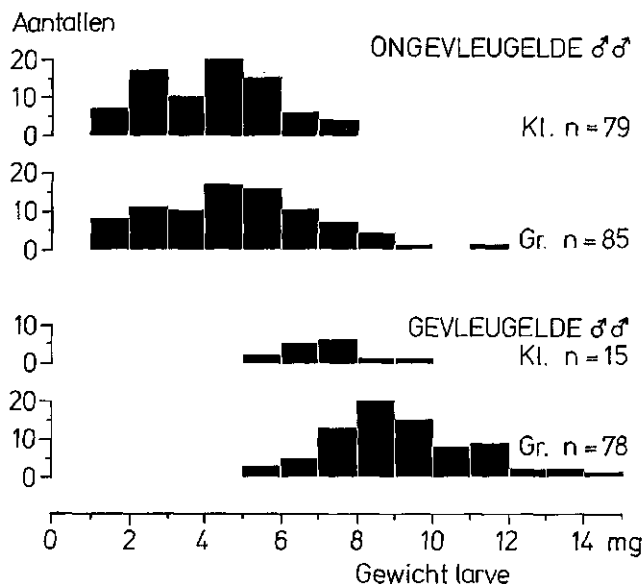


Fig. 15. Inspingewicht van larven van *Gelis agilis* die zich na het opnemen van variabele hoeveelheden voedsel afkomstig van twee gastheersoorten hebben ontwikkeld tot ongevleugelde en gevleugelde mannetjes (Kl. = op kleine gastheer; Gr. = op grote gastheer).

gastheren (fig. 15).

Bij bepaalde soorten zijn de mannelijke dieren altijd gevleugeld. Vleugeldimorfisme kennen we hier dus niet. Wel kan in een enkel geval de vleugelvorm variëren wanneer de dieren uit verschillende gastheren komen. Zo geeft fig. 16 een drietal voorvleugels weer van mannetjes die tot één soort behoren. De vleugels zijn bij verschillende vergroting afgebeeld; in werkelijkheid is de bovenste vleugel ruim tweemaal zo lang als de onderste. Kleine vleugels behoren bij kleine dieren die zich weer op kleine gastheren hebben ontwikkeld. Opvallend is dat bij deze soort de verhoudingen binnen de vleugel tamelijk sterk kunnen veranderen. Kleine exemplaren hebben verhoudingsgewijs duidelijk smallere vleugels. Een gevolg hiervan is dat de cellen in de vleugel ook van vorm moeten veranderen. Ook zij worden in de lengterichting van de vleugel enigszins gerekt. Dit is bijvoorbeeld duidelijk te zien in de tweede en derde discoidale cel en in de tweede brachiale cel (fig. 16).

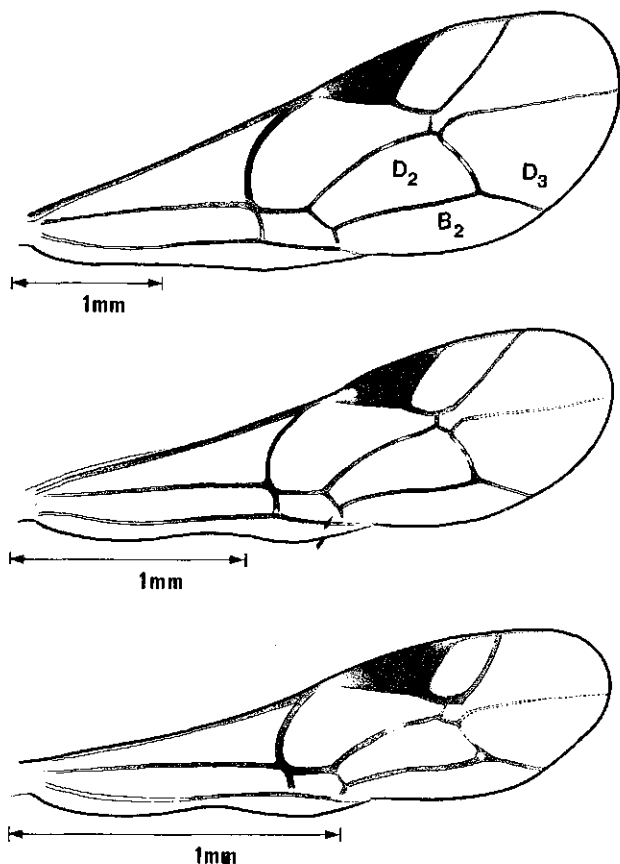


Fig. 16. Voorvleugels van drie mannetjes van één *Gelis*-soort, bij verschillende vergroting. (D2 en D3 = tweede en derde discoidale cel; B2 = tweede brachiale cel).

De verandering van dimensies is geen algemene regel. Andere soorten vertonen deze tendens niet of in zeer geringe mate. Wel kunnen weer geheel andere kenmerken veranderen, bijvoorbeeld het kleurpatroon. In dit verband kan de soort *Gelis meigenii* (Först.) worden genoemd, die o.a. als parasiet in cocons van de dennebladwesp *Diprion pini* (L.) optreedt. De mannetjes van deze soort hebben een hoofdzakelijk zwart achterlijf. De bovenzijde van het tweede en derde achterlijfssegment is echter, evenals de achterrand van het eerste, normaliter helder geelrood. De uit een alternatieve, veel kleinere gastheer verkregen mannetjes

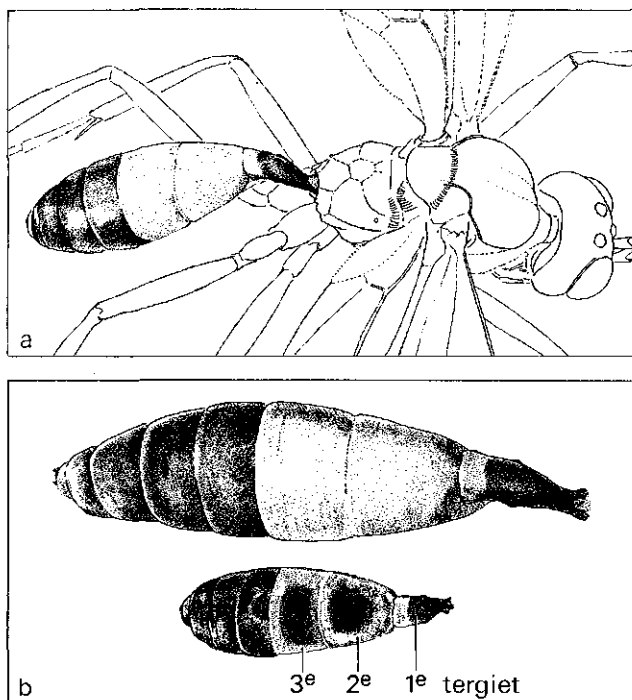


Fig. 17. *Gelis meigenii*-mannetjes. (a) Exemplaar gekweekt uit een grote gastheersoort; (b) achterlijven van twee mannetjes uit verschillende gastheersoorten, bij dezelfde vergroting. Kleine dieren hebben op het tweede en derde achterlijfssegment meestal een grote donkere vlek, die bij grote dieren ontbreekt.

vertonen op het tweede en derde achterlijfssegment vrijwel altijd een zeer grote donkere vlek (fig. 17). Op grond van deze tekening zijn de uit twee verschillende gastheren verkregen dieren, afgezien van het verschil in grootte, heel goed uit elkaar te houden. Daarnaast vertonen ze nog enkele andere kleurverschillen die iets minder uitgesproken zijn. Zo kan de kleur van het femur van de middenpoten bijvoorbeeld variëren van geelrood tot donkerbruin, afhankelijk van de gastheer.

Van een groot aantal dieren hebben we onder meer de volgende kenmerken bepaald: kleur en lengte tweede tot en met vierde achterlijfssegment, kleur coxae, lengte middentibia en het aantal antenneleden. Deze waarden zijn verwerkt met behulp van een computerprogramma dat erop is gericht om op elkaar gelijkende indi-

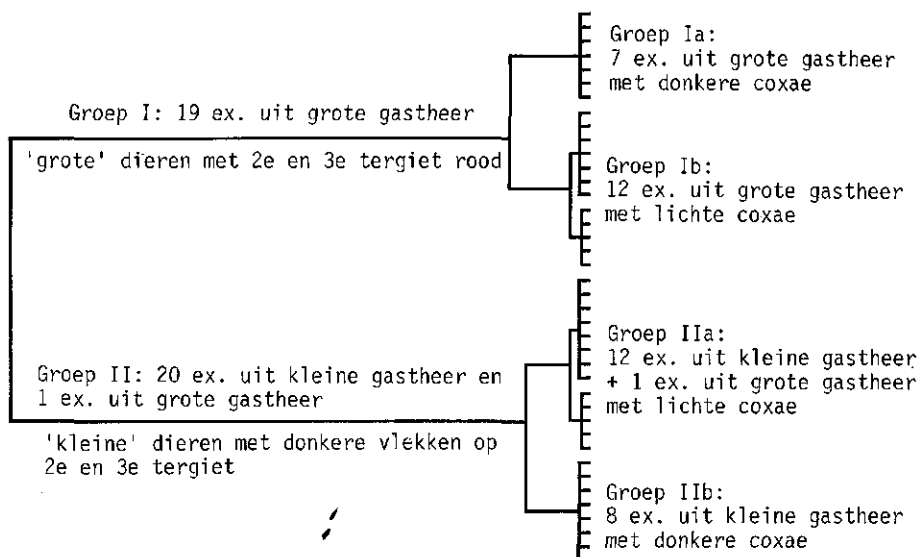


Fig. 18. Vereenvoudigd dendrogram waarin fenetische relaties van 40 mannetjes, afkomstig uit twee verschillende gastheersoorten, worden weergegeven. Voor verdere verklaring wordt verwezen naar de tekst.

viduen tot groepen samen te voegen. De bewerking resulteert in een zgn. dendrogram, zoals vereenvoudigd in fig. 18 is weergegeven. In een dergelijk dendrogram worden dieren op grond van hun uiterlijke overeenkomst – ook fenetische overeenkomst genoemd – in groepen samengevoegd. De individuen staan geheel rechts in de figuur, aan het uiteinde van de vertakkingen. Zij worden door verticale lijnen tot groepen gebundeld. Vervolgens worden op elkaar gelijkende groepen weer tot grotere eenheden samengevoegd. De lengte van de horizontale verbindingslijnen tussen de groepen is een maat voor de overeenkomst, in die zin dat hoe groter de afstand tot de verticale verbindingslijn, hoe minder fenetische overeenkomst er bestaat. Wordt de figuur van links naar rechts gelezen, dan vallen de 40 individuen uiteen in twee hoofdgroepen (I en II), die vrijwel volledig samenvallen met de dieren die uit beide gastheersoorten zijn verkregen. Iedere groep is vervolgens te verdelen in twee subgroepen (Ia en Ib, respectievelijk IIa en IIb). De groepen Ib en IIa zijn iets minder homogeen dan Ia en IIb, en zijn op hun

beurt weer in tweeën te splitsen.

Bij de clustering hebben alle vijf kenmerken een rol gespeeld, doch in verschillende mate. Voor elke splitsing kan nu afzonderlijk worden aangegeven in welke mate ieder kenmerk heeft bijgedragen tot de splitsing. Hieruit valt dan af te leiden welke waarde een kenmerk heeft om bepaalde groepen te kunnen onderscheiden. Het blijkt nu dat groep I van groep II verschilt door:

- het ontbreken van grote donkere vlekken op tweede en derde tergiet (zie ook fig. 17),
- duidelijk langere tergieten,
- langere middentibia en
- iets meer antenneleden.

De kenmerken zijn hier vermeld in volgorde van belangrijkheid. Wat betreft de kleur van de coxae is er geen verschil tussen de groepen; in beide komen dus dieren voor met donkere en met lichte coxae. Voor de opsplitsing van groep I in Ia en Ib en van groep II in IIa en IIb, is juist de kleur van de coxae het belangrijkste kenmerk. De overige kenmerken spelen hierbij nagenoeg geen rol.

Voor deze soort kon worden aangetoond dat het kleurpatroon in hoofdzaak samenhangt met de grootte van de dieren, en daarmee voornamelijk afhankelijk is van de grootte van de gastheer.

Gastheersselectie

Als we weten dat bepaalde parasieten polymorfisme vertonen, en dat dit kan samenhangen met de gastheerkeuze, dan rijst de vraag welke factoren die gastheerkeuze bepalen. Vanzelfsprekend zal het nagenoeg nooit voorkomen dat alle gastheersoorten op dezelfde tijd en op dezelfde plaats aanwezig zijn. Het aanbod wordt dus bepaald door seizoen en biotoop. Wel zal het voorkomen dat op een bepaalde plaats in een bepaalde periode bijvoorbeeld twee gastheersoorten beschikbaar zijn. In dat geval kunnen we ons voorstellen dat de parasiet geen voorkeur voor één van beide vertoont, een geringe of een sterkere voorkeur heeft, of zelfs een gastheersoort negeert als een andere beschikbaar is. Ook de mate van optreden van de verschillende gastheervormen (qua kleurpatroon, vleugelontwikkeling e.d.) hangt hiermee ten nauwste

samen.

Wat betreft de *Gelis*-soorten die in het laboratorium konden worden gekweekt, kan worden gesteld dat vrijwel alle soorten polyfaag zijn, maar wel een zekere voorkeur vertonen. Preferentie kan het duidelijkst worden aangetoond als beide gastheersoorten tegelijkertijd worden aangeboden, zodat de parasiet een werkelijke keuze heeft. *Gelis*-soorten die in een dergelijke situatie gastheercocons van verschillende grootte krijgen aangeboden, blijken vaak een voorkeur te hebben voor de grote cocons. Bij enkele is de voorkeur zo sterk dat bij voldoende aanbod van beide typen nagenoeg geen eieren in de kleine cocons worden gelegd. Ook als de dieren geen keuzemogelijkheid hebben, kunnen in cocons van een bepaalde gastheersoort meer eieren worden gelegd dan in cocons van een andere soort. Fig. 19 laat duidelijk zien dat twee groepen van elk vier vrouwtjes, die gedurende 16 opeenvolgende dagen dagelijks eenzelfde aantal cocons krijgen aangeboden, doch afwisselend grote en kleine, meer eieren leggen op de dagen dat de grote gastheercocons beschikbaar zijn. Dit experiment werd gedaan met twee *Gelis*-soorten waarvoor ook de

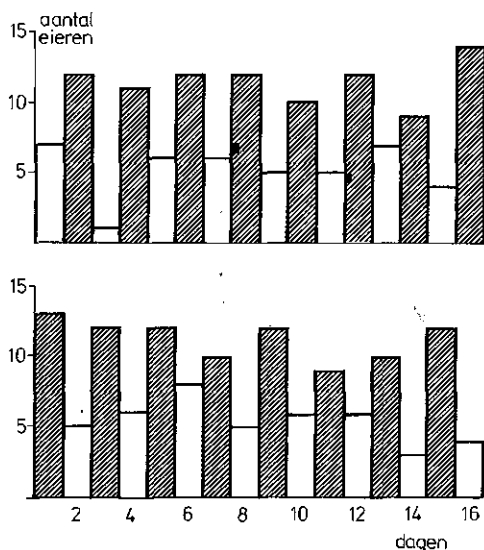


Fig. 19. Aantal eieren, dagelijks gelegd door vier vrouwtjes van twee *Gelis*-soorten, bij afwisselend aanbod van cocons van een grote (= gearceerde kolommen) en een kleine gastheersoort (= witte kolommen).

kleine gastheer zeer acceptabel is.

Om na te gaan of deze preferentie gegrond is op een voorkeur voor een bepaalde gastheer als 'soort', of is terug te brengen tot een voorkeur voor grotere cocons, is getracht de inhoud van cocons te verwisselen. Nu is het wel mogelijk een kleine gastheerlarve over te brengen naar een grote cocon, maar het omgekeerde niet. Bovendien is het bijna onmogelijk cocons weer goed te herstellen na er een nieuwe larve in overgebracht te hebben. Door gebruik te maken van kunstmatige cocons konden deze moeilijkheden worden omzeild. Fig. 20 toont een *Gelis*-vrouwtje dat een dergelijke cocon aanpikt. De uiterlijke kenmerken van de cocons blijven dezelfde, terwijl de inhoud kan worden gevarieerd. De reacties op zulke cocons zijn bij de verschillende soorten niet uniform; wel is het duidelijk dat de grootte van de gastheerlarve en daarmee waarschijnlijk de grootte van de cocon over het algemeen een belangrijke rol speelt. Een grote gastheerlarve wordt geprefereerd boven een kleine, als beide worden



Fig. 20. Vrouwtje van een *Gelis*-soort dat pikt in een kunstmatige cocon waarin zich een gastheerlarve bevindt.

aangeboden in uniforme coconnetjes. Als we in een kunstmatige cocon niet één maar drie kleine gastheerlarven aanbieden, is die hoeveelheid in gewicht ongeveer gelijk aan één grote. In een dergelijke test wordt verschillend gereageerd. In bepaalde gevallen worden de cocons gelijk gewaardeerd. De conclusie ligt dan voor de hand dat het de grootte van de gastheerlarve (= hoeveelheid voedsel) en dus ook de grootte van de cocon is, die bepalend is voor de voorkeur. In andere gevallen blijkt dat de dieren cocons met één exemplaar van de grote soort prefereren boven cocons met drie exemplaren van de kleine gastheer. Hier lijkt dus de kwaliteit van de gastheersoort het doorslaggevende criterium te zijn.

Als er sprake is van preferentie hoeft deze niet altijd uit te gaan naar de grootste van twee gastheren. Voorkeur voor een kleine soort komt ook voor. Van belang is dat als een parasietesoort een sterke voorkeur heeft voor één van twee gastheersoorten waarmee hij in contact komt, nagenoeg alle eieren in de geprefereerde gastheer zullen worden gelegd zolang deze in voldoende mate aanwezig is. Als de parasiet nu ook een polymorfisme vertoont dat samenhangt met de gastheer zullen vrijwel alle parasieten er ongeveer hetzelfde uitzien. Andere generaties kunnen dan een ander uiterlijk hebben, evenals dieren die in een gebied voorkomen waar de geprefereerde gastheer ontbreekt of minder talrijk is.

CONCLUSIE

In het bovenstaande zijn enkele voorbeelden gegeven van variabiliteit binnen soorten en van overeenkomst die er tussen verschillende soorten kan bestaan. Vanzelfsprekend zijn er ook veel soorten waarbij het vaststellen van de identiteit niet zulke problemen met zich meebrengt. Het zal duidelijk zijn dat het in bepaalde gevallen wel van belang is om na te gaan of deze identiteit goed bekend is. Wellicht zijn het speciaal een aantal groepen polyfage parasieten waarbij men zich moet realiseren dat sommige soorten niet zo polyfaag zijn als het lijkt, omdat er in feite enkele dubbelgangersoorten onder één naam schuilen. Andere blijken bij nadere beschouwing juist veel variabelere dan

was verwacht. Een vermeende tweede soort, die op een andere gastheer parasiteert, kan blijken niets anders te zijn dan een aan de gastheer gebonden modificatie van de eerste.

Hoe uitgebreider het gastheerspectrum van een parasiet, hoe meer kans op verschillen in grootte tussen de gastheren onderling. De factor grootte kan natuurlijk alleen dan een rol spelen bij het optreden van daarmee samenhangend polymorfisme, als de parasietesoort de potentie heeft om individuen van nogal uiteenlopende grootte te vormen. Daarnaast moet ook de potentie tot het vormen van verschillende morfen (structurele vormen en/of kleurvormen) aanwezig zijn; zo niet, dan zullen de exemplaren die zich uit verschillende gastheren ontwikkelen slechts verschillen in grootte.

Bij het bestuderen van populaties van insecten met hun gastheren moet zowel de variabiliteit binnen de soorten als de mogelijke eenvormigheid van verschillende soorten goed in het oog worden gehouden. Met name wanneer het gaat om het toepassen van parasieten bij een biologische bestrijding van plaaginsecten is vooral de eenvormigheid van belang. De biologische verschillen tussen nauw verwante en nagenoeg niet van elkaar te onderscheiden soorten, bijvoorbeeld in gastheeracceptatie, kunnen erg groot zijn. Het effect van het uitzetten van geïmporteerde parasieten tegen een schadelijk insect kan daardoor geheel verloren gaan als een minder goede of zelfs een totaal verkeerde parasiet wordt gebruikt; hoofdstuk 7 gaat hier uitvoerig op in. Het welslagen van een biologische bestrijdingscampagne is erg afhankelijk van het inzetten van de juiste parasiet. Hierdoor kan bio-systematisch onderzoek bij dergelijke projecten van groot belang zijn.

3 Grote vrouwen, kleine mannetjes

een zaak van belegging en rendement

INLEIDING

Bij vele soorten Chalcidoidea zijn de mannetjes kleiner dan de wijfjes, soms zelfs veel kleiner. In dit hoofdstuk zullen een aantal aspecten van deze vorm van seksuele dimorfie ter sprake komen en in een evolutioneel kader worden geplaatst. Een tweetal soortsnamen zal veelvuldig worden genoemd: *Lariophagus distinguendus* (Först.), een parasiet van graanklanderlarven, en *Nasonia vitripennis* (Walker), een parasiet van vliegpoppen. Deze beide soorten behoren tot de familie Pteromalidae, ze zijn zeer algemeen en ze behoren tot de nederlandse fauna.

Het onderzoek naar de veroorzaking en de betekenis van grootteverschillen tussen vrouwtjes en mannetjes van een soort maakt deel uit van werk met een algemenere probleemstelling, waar vragen aan de orde komen als: waarom seks, waarom maar twee seksen in plaats van een groter aantal, en, gegeven twee seksen, hoeveel van de ene en hoeveel van de andere?

De laatste vraag lijkt misschien overbodig omdat Ronald Fisher immers al in de dertiger jaren heeft aangetoond dat natuurlijke selectie ten gunste van een 1 op 1 verhouding werkt. Het is echter een feit dat bij Hymenoptera zeer afwijkende sekseverhoudingen voorkomen (Hamilton, 1967). Bij soorten als *Lariophagus distinguendus* of *Nasonia vitripennis* zijn mannetjes in de minderheid, onder bepaalde omstandigheden niet meer dan 20 - 25% van het totaal, bij sommige andere soorten, zoals *Melittobia acasta* (Walker), maakt het aantal mannetjes zelfs niet meer dan enkele percenten van het totaal uit. Een van de redenen van deze scheve verhouding is dat het bij deze dieren eerder regel dan uitzondering blijkt te zijn dat in een populatie een willekeurig mannetje met een willekeurig wijfje zal paren. Integendeel, concurrentie van mannetjes om vrouwtjes neemt vaak zeer plaatselijke

vormen aan, waardoor paringen beperkt blijven tot die tussen naaste buren. De kans op een paring met een bloedverwant wordt onder zulke omstandigheden sterk verhoogd; broer-zuster-paringen zijn waarschijnlijk geen zeldzaamheid.

Bovendien bezitten geïnsemineerde Hymenoptera-vrouwtjes het vermogen twee soorten eieren te leggen: bevruchte die dochters, en onbevruchte die zonen zullen opleveren. Met opzet wordt hier waar het om wijfjes gaat, de technische term 'geïnsemineerd' gebruikt, en niet het ten onrechte nogal eens gebezigde 'bevrucht', omdat bij insecten tussen de inseminatie (het inbrengen van sperma en het opslaan ervan in een spermatheca) en de bevruchting (het versmelten van een mannelijke en een vrouwelijke gameet) geruime tijd kan verstrijken, zelfs in de orde van weken of maanden: wijfjes worden geïnsemineerd, eieren bevrucht. Dit vermogen om tweeërlei eieren te leggen houdt de mogelijkheid in om, gegeven een aantal andere voorwaarden, het al dan niet bevruchten van een ei te laten afhangen van uitwendige factoren, bijvoorbeeld van de aard van de aangetroffen gastheer. Een moederwesp kan bij het nemen van de ene of de andere beslissing 'rekening houden' met het te verwachten rendement. De laatste vraag: - hoeveel van de ene en hoeveel van de andere sekse? - wordt op deze wijze herleid tot een echt beleggingsprobleem.

Hymenoptera zijn geschikte proefdieren gebleken voor het bestuderen van het soort vragen dat zoëven aan de orde werd gesteld. Langzamerhand is een aanzienlijke hoeveelheid feiten verzameld, en bijbehorende theorie gegenereerd - namen als die van MacArthur, Hamilton, Trivers kunnen in dit verband worden genoemd - maar het is toch nog steeds waar dat aan het gedrag zelf van de proefdieren, dat wil zeggen aan de preciese manier waarop dieren in een concrete situatie tot een concreet resultaat komen, naar verhouding weinig aandacht is geschonken.

In dit hoofdstuk zullen enkele gedragsaspecten van een seksuele dimorfie in grootte worden besproken. Bij *Lariophagus* en *Nasonia* is zo'n dimorfie zeer uitgesproken ontwikkeld. In het algemeen is het zo dat als er van een grootteverschil tussen de seksen sprake is, de mannetjes vrijwel altijd kleiner zijn dan de wijfjes. Het al eerder genoemde genus *Melittobia* maakt hierop een uitzondering; bij sommige soorten zijn de mannetjes even

groot of groter dan de vrouwtjes. Het ligt voor de hand dat een ontwikkeling van een grootteverschil tussen de seksen niet een geïsoleerd verschijnsel kan zijn, maar haar weerslag moet hebben op allerlei andere ontwikkelingen en daarmee functioneel moet samenhangen (Van den Assem, 1976). Om enkele van die relaties te noemen: een reductie van de afmetingen van een mannetje zal van invloed kunnen zijn op de efficiëntie van zijn balts, op de organisatie van het baltsgedrag zelf, op de concurrentiepositie van dat mannetje in relatie tot andere mannetjes en ten opzichte van wijfjes, op de paringspotentie (d.w.z. het aantal mogelijke inseminaties), op de levensduur van dat mannetje, enz. Hieronder zal een aantal van deze punten verder worden uitgewerkt.

HET VOORTPLANTINGSGEDRAG

Het voortplantingsgedrag van pteromaliden is een gecompliceerd gebeuren dat zal worden toegelicht aan de hand van fig. 21. Grofweg kan het verdeeld worden in twee fasen: een seksuele fase (de baltsfase) en een broedzorgfase. In de eerste fase staan interacties van een wijfje met een mannelijke soortgenoot centraal; ze is gericht op een paring met een inseminatie. Partners ontmoeten elkaar (hoe ze elkaar vinden blijft hier buiten be-

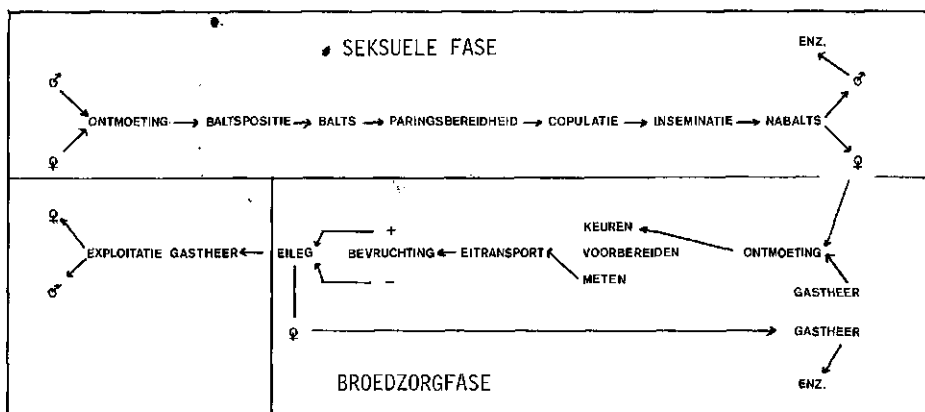


Fig. 21. Schematische voorstelling van de opeenvolgende stadia van het voortplantingsgedrag van *Lariophagus distinguendus* (of, meer in het algemeen, van Chalcidoidea).

schouwing), maar vóór het tot een copulatie komt moet het wijfje door baltsvertoon van het mannetje paringsbereid worden gemaakt. Voor het totstandkomen van een paring met spermaoverdracht is de actieve medewerking van het wijfje noodzakelijk; een copulatiepoging met een niet-receptief wijfje leidt slechts bij zeer hoge uitzondering tot (enige) inseminatie. Na een copulatie gaan de partners uiteen. Bij het mannetje zijn door de voorafgaande gebeurtenissen geen blijvende veranderingen op te merken: hij gaat op zoek naar een nieuwe partner en – als hij succes heeft – zal hij wederom door baltsvertoon een wijfje paringsbereid maken en met haar paren. Bij het vrouwtje zijn na een paring wel duidelijke veranderingen aantoonbaar. Bij balts van een volgend mannetje blijkt in de regel haar bereidheid om de copulatiehouding aan te nemen te zijn verdwenen. Het ligt voor de hand hier te denken aan een rechtstreeks effect van de voorafgaande paring en/of inseminatie; bij *Nasonia* en *Lariophagus* is echter gebleken dat paring en inseminatie bij dit proces geen rol spelen. Merkwaardig genoeg is het het aannemen van de copulatie-bereidheidshouding zelf, of een direct daarmee verband houdende factor, waardoor het opnieuw reageren wordt uitgesloten, althans zeer onwaarschijnlijk wordt gemaakt. Als een *Lariophagus* mannetje een wijfje door baltsvertoon copulatiebereid maakt, maar men verhindert een paring door dat mannetje, vóór hij genitaal contact kan maken, met een fijn waterverfpenseeltje van de rug van het wijfje te vegen, dan blijkt het wijfje na deze behandeling eerst in haar houding te volharden: ze blijft stilstaan alsof er gecopuleerd wordt en ze houdt dit zo lang vol als een normale copulatie duurt (bij *Lariophagus* is dit ongeveer 2 minuten). Wordt zo'n wijfje later opnieuw bebaltsd (door een ander mannetje) dan wordt ze niet nogmaals copulatiebereid. Veeft men een mannetje tijdens een balts van een wijfje af voor het wijfje de copulatiehouding heeft aangenomen, dan heeft een en ander geen effect. Voor *Nasonia* geldt een zelfde regel. Weliswaar kan een *Nasonia*-wijfje meestal meer dan eens de copulatiehouding aannemen, maar het aantal malen blijft toch strikt beperkt. Bovendien, voor een volgende keer paringsbereid is meer balts nodig om het wijfje zover te brengen, en paring noch inseminatie zelf zijn noodzakelijk om haar receptiviteit definitief uit te schakelen (Van den

Assem & Visser, 1976). (Definitief is waarschijnlijk te sterk uitgedrukt; na verloop van dagen kan een wijfje opnieuw copulatiebereid blijken te zijn. Men kan dit controleren door dagelijks een wijfje door een proefmannetje te laten bebaltsen; misschien is het wel zo dat de factoren die de bereidheid van het vrouwtje uitschakelen niet dezelfde zijn als die welke bereidheid uitgeschakeld houden).

In de broedzorgfase van de voortplanting staan interacties van een vrouwtje en een gastheer centraal, gericht op eileg door het vrouwtje, en verdere exploitatie van die gastheer door haar nakomelingen. In het vijfde hoofdstuk wordt besproken dat een wijfjesluipwesp bij het zoeken naar een gastheer niet lukraak te werk gaat, maar gebruik maakt van prikkels die van de gastheer zelf of van zijn specifieke milieu uitgaan. De klanderparasiet *Lariophagus* vindt zijn gastheer met behulp van, onder andere, chemische prikkels (Kaschef, 1959, 1963), terwijl wellicht ook temperatuurverschillen een rol kunnen spelen. (De zich in de graankorrels ontwikkelende klanderlarven produceren een zeer aanzienlijke hoeveelheid warmte.) Klanderlarven binnen een korrel knagen hoorbaar aan hun voedsel, maar de veronderstelde rol van geluid (Smirnov & Polejaeff, 1937) is in het huidige onderzoek nooit bevestigd kunnen worden. Voor een andere pteromalide-parasiet van klanders (*Choetospila elegans* Westw.) zijn er wél aanwijzingen dat de knaaggeluiden van larven van belang zijn voor het lokaliseren van de gastheer. Voor *Nasonia vitripennis* is waarschijnlijk gemaakt dat de gastheer (een vliegpop) met behulp van geurprikkels en visuele prikkels wordt gelocaliseerd en gevonden (Edwards, 1954).

Bij aantreffen van een gastheer treedt bij een sluiptwespwijfje een reeks handelingen op die samengevat kan worden onder de term 'keuren', waarna, als de uitslag positief is, voorbereiding tot eileg plaatsvindt. Bij de eileg kunnen, afhankelijk van de soort, één of meer bevruchte of onbevruchte eieren verschijnen. *Lariophagus* is een voorbeeld van een parasiet die één ei per gastheer legt; *Nasonia* legt meestal meer dan één ei per gastheer.

Er kan zich bij de eileg nog een interessante complicatie voordoen: al is een spermatheca gevuld dan nog kan onder bepaalde omstandigheden een bevruchting uitgesloten zijn. Het is name-

lijk gebleken dat gedurende een periode die direct op een inseminatie volgt, bevruchting van een ei niet plaatsvindt: het bevruchttingsmechaniek is buiten bedrijf. De duur van deze periode is nogal variabel, zij kan tot 24 uur aanhouden. De aard van de opgetreden stagnatie is niet duidelijk: zowel perifere als meer centrale oorzaken komen in aanmerking. Een perifere oorzaak is bijvoorbeeld een afsluitprop in het spermathecakanaal; meer centrale oorzaken zijn bijvoorbeeld inhibitieve processen in het zenuwstelsel, waardoor activering van de spermathecaklier uitblijft, met als gevolg dat geen sperma de spermatheca verlaat op een overigens geëigend ogenblik. Wel weten we dat als de inhibitie wordt opgeheven, dit op slag gebeurt.

Parasietwifjes die zojuist uit een gastheer tevoorschijn zijn gekomen en die, zoals de normale gang van zaken is, dan ogenblikkelijk kunnen worden geïnsemineerd, behoeven nog geen rijpe eieren in hun ovarium te hebben gevormd. Soms is het noodzakelijk dat een wifje eerst een gastheer vindt, aanprikt, en zich voedt met (naar valt aan te nemen eiwitrijke) lichaamsvloeistof van het slachtoffer, voor de laatste fase van de eirijping op gang wordt gezet. In zulke gevallen zal inhibitie van het bevruchttingsmechaniek nauwelijks van praktische betekenis zijn: als een wifje eenmaal aan eileg is toegekomen, is de stagnatie al opgeheven.

Het effect van inhibitie is wel belangrijk na een tweede, gelukte inseminatie (als het wifje wel direct kan beschikken over rijpe eieren). Bij *Nasonia* en waarschijnlijk ook bij *Lariophagus* en andere pteromaliden) gelukt een tweede inseminatie slechts als een wifje door eileg met bevruchting een zekere hoeveelheid sperma heeft opgebruikt. Mannelijke pteromaliden zijn niet in staat om bij een paring eerst het eventueel al in een spermatheca aanwezige sperma - resultaat van een vorige inseminatie door een ander mannetje - uit te pompen, of op andere wijze te verwijderen, een gang van zaken die bekend is van verschillende vliegesoorten en daar waarschijnlijk leidt tot een zeer effectieve concurrentie tussen mannetjes om nakomelingschap. Bij *Nasonia* (waarmee de meeste hier voor Pteromalidae vermelde gegevens zijn verkregen) blijft een tweede inseminatie beperkt tot het bijvullen van het daartoe beschikbare volume. Eenmaal binnen

een spermatheca geraakt het sperma van verschillende mannetjes geheel vermengd, hetgeen is af te leiden uit de resultaten van proeven waarin mannetjes werden gebruikt die genetisch zowel onderling als van het vrouwtje verschilden; verschillende oogkleurmutanten zijn voor zo'n onderzoek zeer geschikt (Saul et al., 1965). Na een tweede inseminatie bleek het bevruchttingsmechaniek opnieuw buiten werking: wijfjes legden gedurende enige tijd uitsluitend onbevruchte eieren. Onder bepaalde omstandigheden kan het aantal daarvan tot aanzienlijke waarden oplopen; de inhibitie wordt zodoende een factor van betekenis bij een onderzoek naar de getalsverhouding van de seksen binnen een nakomelingschap (Van den Assem & Feuth-de Bruijn, 1977).

HOEVEELHEID VOEDSEL EN SEKSE

In deze publikatie staat de relatie van de parasiet met zijn gastheer centraal. In de eerste plaats zal daarom een aantal onderzoekresultaten worden besproken uit de broedzorgfase van het voortplantingsgedrag dat direct betrekking heeft op seksuele dimorfie van afmetingen. Het gaat om de vraag of gastheerkenmerken een rol spelen bij de bepaling van de sekse van de gelegde eieren.

Het is bekend dat bij insecten de individuen zeer aanzienlijk kunnen variëren in lichaamsafmetingen, ook binnen één sekse. Dit gaat ook op voor *Nasonia* en *Lariophagus* (fig. 22). De hoeveelheid voedsel, die voor een individu beschikbaar was toen het nog in het larvestadium verkeerde, bepaalt in hoge mate zijn uiteindelijke grootte als volwassen exemplaar. Dit soort variatie in lichaamsomvang kan een toevallige worden genoemd. Daarenboven echter bestaan er systematische verschillen in afmetingen: bij vele soorten zijn de mannetjes gemiddeld kleiner dan de wijfjes. Zo'n constatering doet het vermoeden rijzen dat een geïnsemineerd vrouwtje, bij het beleggen van gastheren, met de afmeting daarvan rekening houdt voor het bepalen van het soort ei dat ze zal gaan leggen. De vragen waarom het hierbij uiteindelijk gaat, hebben betrekking op reproductieve vooruitzichten van grote en kleine nakomelingen: bestaan er in dit opzicht verschillen tussen grote en kleine zonen, en tussen grote en kleine dochters?



10



12



13



14



14



16



17



17



18



19



25



28

Fig. 22. Variatie in lichaamsomvang bij mannetjes van *Lariophagus distinguendus*. De getallen onder de afzonderlijke prentjes slaan op de leeftijd van de klanderlarve waarop het betreffende wespje volwassen werd. De dieren werden gefotografeerd terwijl zij op millimeter-papier liepen.

Zo ja, van welke aard zijn die verschillen en waardoor worden ze veroorzaakt? Gegeven een verschil, bijvoorbeeld onder omstandigheden waarbij zonen relatief betere vooruitzichten hebben, manipuleert een eileggend wijfje dan zodanig met seksebepalin-

gen dat gestreefd wordt naar een zo hoog mogelijk te verwachten resultaat? Proeven die met *Lariophagus* zijn uitgevoerd proberen op enkele van deze vragen een antwoord te geven.

Lariophagus distinguendus is een ectoparasiet waarvan de gastheer - de larve van de graanklander - uiteenlopende afmetingen kan hebben, al naar gelang het ontwikkelingsstadium van die gastheer. Een punt van belang is dat *Lariophagus* de gastheer bij het parasiteren permanent verlamt. Dit houdt in dat de gastheer niet verder kan groeien en dat de hoeveelheid voedsel die maximaal voor een wespenakomeling beschikbaar is, ook die hoeveelheid is die de moederwesp bij het parasiteren aantreft. Een kleine larve betekent dus een geringe hoeveelheid voedsel. Als het nu zo is dat mannetjeslarven met een kleinere portie toe kunnen om het volwassen stadium te bereiken dan vrouwtjeslarven, dan moet het uiterst doelmatig zijn die beschikbare hoeveelheid voedsel vóór de eileg op de een of andere manier te meten, en het al dan niet bevruchten van een ei van die bepaling (mede) afhankelijk te stellen. Wordt er gemeten? Het antwoord moet zijn: ja, zonder enige twijfel. Een tamelijk simpele proef kan dit aannemelijk maken (Van den Assem, 1971). Een aantal graanklanders (in totaal ongeveer 5000, niet op sekse geselecteerd) kreeg de gelegenheid gedurende 24 uur eieren af te zetten in tevoren gesteriliseerde tarwekorrels (in totaal ongeveer 22.000). Klanders en graan werden daarna weer gescheiden; de tarwe werd vervolgens verdeeld in porties van 50 korrels, die in een broedstoof bij 25°C bewaard bleven, totdat de zich erin ontwikkelende klanderlarven een leeftijd hadden bereikt die voor de proef werd vereist. Per portie van 50 korrels kreeg een *Lariophagus*-wifje (dat tevoren een standaard-voorbereiding had ondergaan) 24 uur de tijd om de aanwezige gastheren te parasiteren. Een aantal porties van 50 korrels bleef ongeparasiteerd en fungeerde als controle. Het bleek dat tussen de gastheer-leeftijdsklassen van 16 en 28 dagen een 100%-opbrengst werd verkregen, dat wil zeggen: de opbrengst (aan klanders) in de controles was niet verschillend van de opbrengst (aan wespen plus eventuele klanders) in de proefporties. Binnen dit leeftijdstraject vond een duidelijke verandering in de sekseverhouding van de wespenakomelingschap plaats: een in meerderheid mannelijk nakomeling-

totale opbrengst vergeleken met die van controle

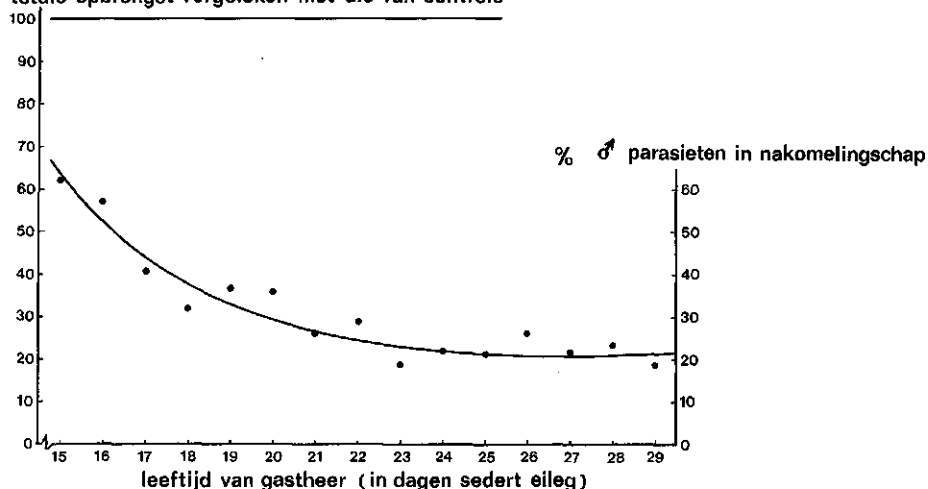


Fig. 23. Verandering in sekseverhouding binnen de nakomelingschap van *Lariophagus distinguendus*, opgegroeid op gastheren van een leeftijd tussen 15 en 28 dagen. Binnen dit bereik is de totale opbrengst van proefseries (aan wespen plus eventuele klanders) gelijk aan de totale opbrengst van de blanco's (aan klanders). Het percentage mannetjes neemt af van ongeveer 60% op jonge gastheren, tot ongeveer 20% op oude gastheren.

schap op de jongere gastheren veranderde in een overwegend vrouwelijk nakomelingschap op de oudere stadia (fig. 23). Omdat er hier van verlies geen sprake was, lijkt de conclusie gerechtvaardigd dat deze verandering in sekseverhouding door *Lariophagus*-wijffjes bij het parasiteren op actieve wijze tot stand gebracht werd: gegeven een gastheer van een bepaalde ouderdom, dan wordt het erop te leggen ei bevrucht of blijft onbevrucht. Ouderdom van de gastheer op zichzelf is voor de parasiet irrelevant en moeilijk direct vast te stellen. Het gaat om een hoeveelheid voedsel, om de afmetingen van een gastheer, en die afmetingen moeten door de parasiet op de een of andere wijze worden bepaald. Hoe dit precies gebeurt weten we (nog) niet; het is wel waarschijnlijk dat zintuigen die op de legboor gelegen zijn een belangrijke rol spelen.

Een onderzoeker kan voor zo'n bepaling gebruik maken van röntgenfotografie. Door klanders belegde korrels worden aan zachte röntgenstralen blootgesteld, zó dat de inhoud van die korrels op een negatief zichtbaar gemaakt kan worden. Een larve is hierop

niet rechtstreeks te meten - ze kan zich hebben samengetrokken of gestrekt - maar de grootste diameter van de door een larve in een korrel uitgevreten tunnel, die wel goed meetbaar is, blijkt in zeer hoge mate positief gecorreleerd te zijn met de omvang van de tunnelbewoner.

Bij aanbieden van larven van een bepaalde grootte, in plaats van een bepaalde leeftijd, bleek dat kleine larven vrijwel uitsluitend mannetjeswespen opleverden en grote larven voor een belangrijk deel vrouwtjeswespen. Daaruit werd de conclusie getrokken dat een *Lariophagus*-wifje bij de eileg inderdaad rekening houdt met de afmetingen van een gevonden gastheer, en dat ze het soort ei dat ze gaat leggen in overeenstemming brengt met de beschikbare hoeveelheid voedsel.

Een parasiet die op een zodanige wijze discrimineert, kan zijn gastheer over een breed bereik van afmetingen (dus ontwikkelingsstadia) efficiënt exploiteren. Weliswaar zullen ook kleine stadia groot worden als men tijd van leven heeft. Deze tijd van leven blijkt echter soms te ontbreken. Heeft men die tijd wel, dan kan de concurrentie, die eveneens actief is, een stap vóór zijn.

Als resultaat van meten en discrimineren ontstaat een verschil in grootte tussen de seksen: mannetjes zijn gemiddeld kleiner dan wifjes. Mannetjes worden niet noodzakelijkerwijs kleiner dan wifjes, althans niet bij *Lariophagus*. Een mannetje dat opgegroeid is op een maximaal grote gastheer doet wat zijn omvang betreft niet of nauwelijks voor een wifje onder. Het is de variatie in grootte van de beschikbare gastheren en het discrimineren door de moederwesp die zonen gemiddeld kleiner doen zijn dan dochters. Dit leidt direct tot de vraag of het voor een mannetje minder noodzakelijk is om zo groot mogelijk te worden dan voor een vrouwtje, of met andere woorden: als een eileggend wifje een relatief kleine gastheer aantreft, doet ze dan, in termen van vooruitzichten op reproductief succes van deze nakomeling (vooruitzichten op kleinkinderen dus) er beter aan er een zoon van te maken dan een dochter? Ook in een geval waarin ze almaar van die kleine gastheren aantreft? Dit is weer het beleggingsprobleem dat al eerder werd aangeroerd. Bovendien, waar ligt de kritische waarde van de gastheergrootte die het verschil

tussen de ene sekse en de andere bewerkstelligt? Dit laatste punt zal eerst worden toegelicht.

Voor het verkrijgen van een beter inzicht in de gang van zaken, werden in latere experimenten aan individuele *Lariophagus*-wijfjes de tarwekorrels, met daarin steeds een gastheer van bekende grootte, successief in plaats van simultaan aangeboden. Op deze wijze is te achterhalen in welke volgorde een bepaald wijfje bevruchte en onbevruchte eieren heeft geproduceerd. Omdat een wijfje voor een eileg tamelijk lange tijd nodig heeft (een periode van een uur is geen uitzondering) werd gebruik gemaakt van een zoveel mogelijk geautomatiseerde proefopstelling; de nodige apparatuur werd in de werkplaats voor fijn-mechanica van het Zoölogisch Laboratorium te Leiden vervaardigd (fig. 24). De opstelling bestaat uit twee onderdelen: een klokmechaniek en een vijftal identieke draaitafels met opbouw, ook wel de eileg-carroussels genaamd. Sluipwesp en gastheer ontmoeten elkaar in

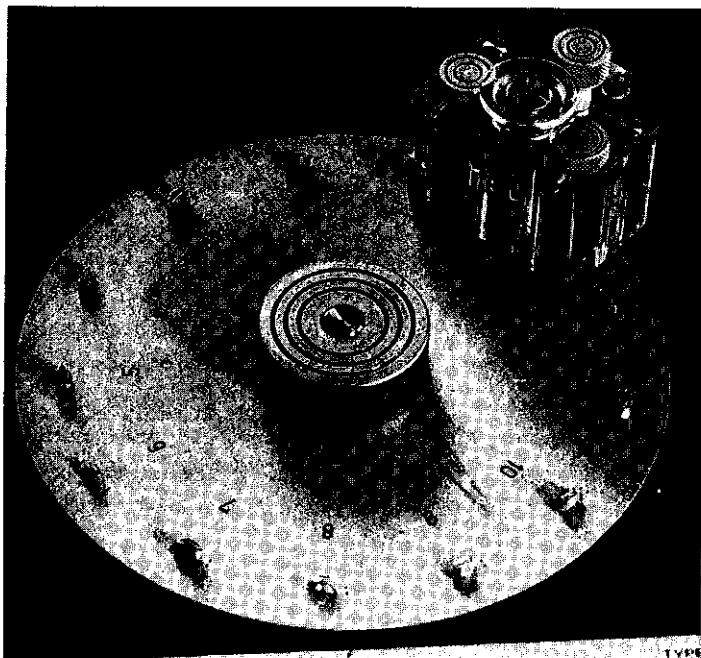


Fig. 24. Onderdeel van de eilegcarroussel. Voor verdere verklaring wordt verwezen naar de tekst.

zo'n carroussel; de vijf duplicaten maken het mogelijk proeven in vijfvoud gelijktijdig uit te voeren.

Een belangrijk onderdeel van een carroussel is de, ten opzichte van een vast raamwerk draaibare, centrale cirkel; cirkel en lijst sluiten praktisch naadloos op elkaar aan. Op die vaste lijst is een perspex-huisje bevestigd, dat over de cirkel heen uitsteekt (het huisje heeft daarmee een draaibare vloer); ook deze onderdelen sluiten bijzonder precies op elkaar, zonder dat de draaibeweging van de schijf wordt belemmerd. Het huisje heeft drie openingen: één van boven - afsluitbaar met een dekseltje - waardoor een sluipwespvrouwtje binnengebracht kan worden, en twee tegenover elkaar aan de onderzijde, boven de draaicirkel, poortjes eigenlijk, die beide door een dicht marterharen kwastje worden afgesloten.

Op de draaischijf zijn 12 nummers aangebracht, die corresponderen met de 12 plaatsen waar een tarwekorrel (met bekende inhoud) met een metalen veertje op de schijf kan worden vastgezet. Op een signaal uit de klok begint de schijf zeer langzaam te draaien, en wel zover dat de eerste korrel, door het ingangspoortje (door de borstel heen) het kamertje wordt binnengetrokken en in het centrum ervan tot stilstand komt. Korrel 1 blijft op die plaats liggen tot het volgende signaal uit de klok de schijf opnieuw in beweging zet: korrel 1 wordt dan door de uitgang afgevoerd en tegelijkertijd wordt korrel 2 door de ingang binnengebracht. Dit gaat zo door, tot alle korrels zijn afgewerkt. De cirkel is daarmee in een 'ruststand' gekomen - de 13^e plaats, in de figuur gemerkt met een letter E - van waaruit hij opnieuw moet worden gestart vóór aan een volgende ronde (met nieuwe korrels) kan worden begonnen. De verblijfsduur van de korrels in het kamertje is met de klok regelbaar. In veel proeven werd een periode van twee uur aangehouden. Met behulp van deze apparatuur kunnen aan *Lariophagus*-wifjes reeksen gastheren van bekende grootte worden aangeboden. Door alle korrels uit te kweken, zijn naderhand de eilegprestaties en de beslissingen (bevruchten of niet) van individuele wifjes te achterhalen.

Bestaat er een kritische waarde van gastheergrootte die de ene sekse van de andere zou scheiden? Eigenlijk lijkt het al bij voorbaat niet zo heel erg waarschijnlijk dat de beslissing 'al-

dan-niet-bevruchten' op grond van één, voor een bepaald wijfje starre drempelwaarde zou worden genomen. Dat zou dus betekenen: aantreffen van een gastheer groter dan een zekere afmeting leidt tot bevruchten van het erop te deponeren ei, één kleiner dan die waarde ontvangt een onbevrucht ei. Een wesp zou dan al heel snel in een onvoordelige situatie kunnen geraken door eieren te gaan produceren van uitsluitend één sekse (fig. 25). Een glijdende drempelwaarde, die naar bevind van zaken zou kunnen worden ingesteld, ligt meer voor de hand, ook al vereist zo iets een veel vernuftiger georganiseerd mechanisme dat eraan ten grondslag moet liggen. In zo'n mechanisme zou onder andere een geheugen-systeem en een vergelijkingssysteem moeten zijn opgenomen. Dat

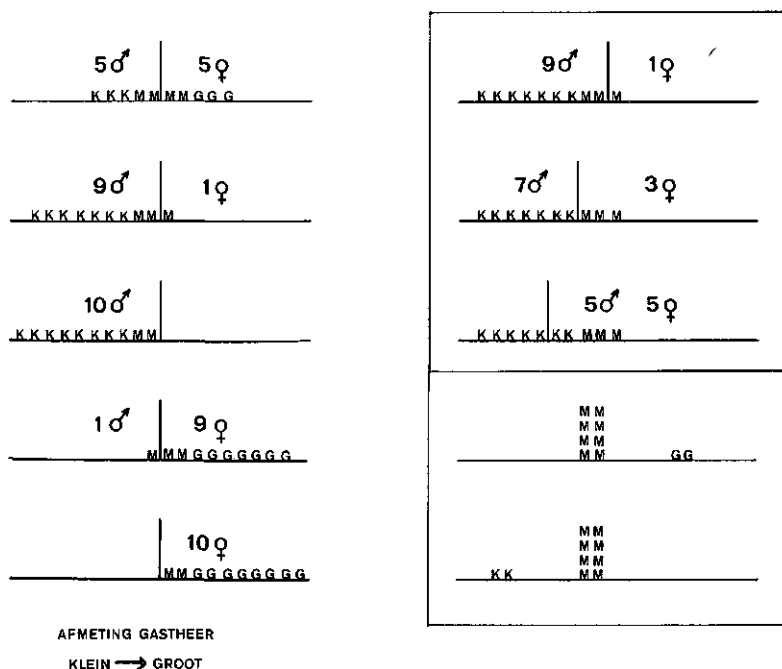


Fig. 25. Schematische voorstelling van de gevolgen van een starre en een instelbare bevruchtigsdrempel. Een starre drempel is aanwezig in de linker figuur; een instelbare in de rechter figuur, bovenste kader. Rechterfiguur, onderste kader, geeft het schema van een proefopstelling waaruit geconcludeerd werd dat een instelbare drempel waarschijnlijk is: M (middelmatig) wordt ten opzichte van G (groot) als relatief klein behandeld (veel mannetjes), M ten opzichte van K (klein) als relatief groot (minder mannetjes).

een instelbare drempel zeer waarschijnlijk is volgt uit de resultaten van een aantal proefreeksen.

Werd een *Lariophagus*-wijfje een serie maximaal grote gastheren aangeboden, dan was het resultaat een overmaat dochters, maar zonen ontstonden eveneens, tot circa 20% van het totaal. Reeksen waarin grote en kleine gastheren om en om werden afgewisseld gaven een goede overeenkomst met half om half. Het belangwekkendst waren reeksen waarin kleine en middelmatig grote gastheren werden afgewisseld, vergeleken met die waarin grote en middelmatig grote werden aangeboden. In het laatste geval was het percentage mannelijke nakomelingen op middelmatig grote gastheren gelegd significant groter dan het percentage mannelijke nakomelingen op middelmatig grote gastheren in het eerste geval. Middelmatig groot wordt dus door een parasiterende wesp ten opzichte van groot/als 'relatief klein' ervaren, en ten opzichte van klein als 'relatief groot'. Dat wil zeggen: géén vaste drempelwaarde bij het nemen van de beslissing 'al-dan-niet-bevruchten', maar naar alle waarschijnlijkheid een instelbare.

De problemen worden daarmee verschoven naar de vraag waardoor zo'n drempel verschuift, en op grond van welke informatie een wesp, gegeven een bepaalde samenstelling van de gastheerpopulatie, investeert in mannelijke en vrouwelijke nakomelingen. Verdere resultaten van proefreeksen met geselecteerde gastheren en geselecteerde tijdsduren tussen opeenvolgende aanbiedingen zullen een antwoord op deze vragen moeten leveren.

HET MODEL VAN CHARNOV

Dat een parasiet als *Lariophagus* bij het bepalen van de sekse van haar nakomelingschap gebruik moet maken van relatieve eigenschappen van gastheren om zo groot mogelijke resultaten te boeken, werd langs een geheel andere weg beredeneerd door Charnov. Hij ging daarbij uit van het ESS-concept (ESS = Evolutionary Stable Strategy) dat door Maynard Smith en Price is ontwikkeld (Maynard Smith, 1976). De vraagstelling van Charnov was: welke sekseverhouding in de nakomelingschap is een stabiele verhouding die dus door een parasietvrouwje moet worden aangehouden opdat haar nakomelingschap haar een zo groot mogelijk profijt zal op-

leveren - profijt uitgedrukt in termen van waarschijnlijke reproductieve vooruitzichten van die nakomelingen (uiteindelijk dus de opbrengst aan kleinkinderen). Wederom het probleem van belegging en zo hoog mogelijk rendement (Charnov, 1978a, 1978b).

Charnov maakt voor zijn redenties gebruik van een zeer eenvoudig model met twee afmetingen van gastheren: groot en klein; de proporties groot en klein zijn variabel. Er verandert niets wezenlijks als meer dan twee gastheerafmetingen worden geïntroduceerd, alleen de berekeningen worden ingewikkelder. Een essentiële veronderstelling is verder dat het er voor een mannelijke nakomeling minder toe doet om groter te worden (dat wil zeggen, op te groeien op een grote gastheer) dan voor een vrouwelijke. (Men zou kunnen tegenwerpen dat het proces in de evolutie andersom heeft plaatsgevonden: een mannetje heeft er minder bij te verliezen als hij kleiner wordt dan een vrouwtje; maar voor de theorie doet de richting van het proces niet ter zake.)

Natuurlijke selectie zal dié parasietwifjes bevoordelen, die een zodanige sekseverhouding in hun nakomelingschap aanhouden dat het produkt van aantallen zonen maal dochters maal hun waarschijnlijke reproductieve vooruitzichten een maximaal groot getal oplevert (zie bijvoorbeeld MacArthur, 1965; Charnov et al., 1976). Charnov toont nu aan dat als een eileggend wijfje zo effectief mogelijk binnen een gegeven populatie te werk wil gaan, ze verschillende regels ten aanzien van de sekseverhouding dient te hanteren, afhankelijk van de - variabele - samenstelling van de gastheerpopulatie. Een verschillende verhouding van mannetjes- en vrouwtjeseieren zal daarom moeten worden gelegd op grote, respectievelijk kleine gastheren, al naar gelang de verhouding waarin groot en klein vertegenwoordigd zijn. Dit houdt onder meer in dat een parasietwifje gebruik moet maken van relatieve gastheermaten bij haar beslissingen 'wel-of-niet-bevruchten'. Een starre drempelwaarde die de ene van de andere beslissing scheidt, is hiermee onverenigbaar.

Fig. 26 illustreert Charnov's denkbelden. Fig. 26a schematiseert het verband tussen waarschijnlijke voortplantingsvooruitzichten ("offspring fitness") en gastheergrootte (in het model: groot of klein). Per definitie is het voortplantingsvooruitzicht van een mannelijke of een vrouwelijke nakomeling die is opge-

VOORTPLANTINGSVOORUITZICHT

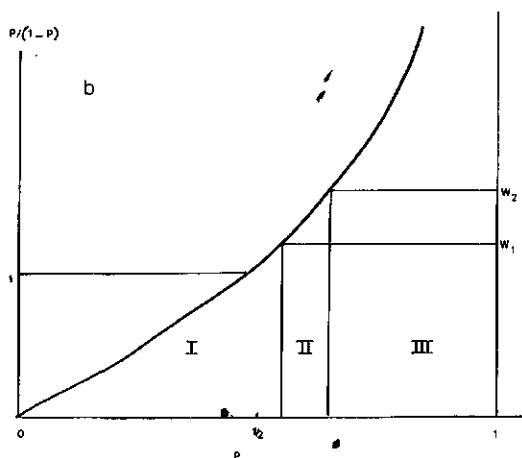
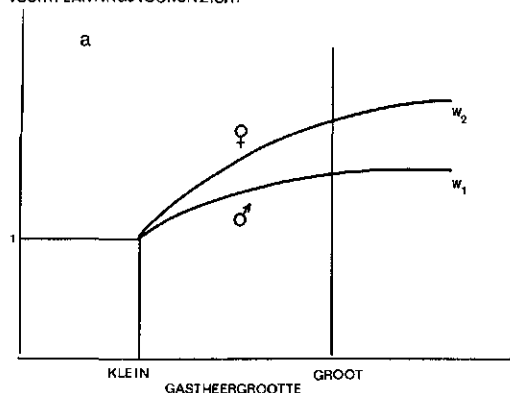


Fig. 26. (a) Verband tussen voortplantingsvooruitzichten (offsprong fitness) van mannelijke en vrouwelijke parasietnakomelingen, opgegroeid op gastheren van verschillende grootte. In dit eenvoudigste geval werd gebruik gemaakt van twee gastheerafmetingen: klein en groot. Voortplantingsvooruitzichten voor mannelijke wespen 1, resp. w_1 ; voor vrouwelijke wespen 1, resp. w_2 , waarbij $w_1 < w_2$. (b) Schematische voorstelling van de drie gebieden waarin verschillende regels ten aanzien van de sekseverhouding moeten worden gehanteerd door de parasiet om aan een maximaal te verwezenlijken profijt toe te komen. Voor verdere verklaring wordt verwezen naar de tekst. (Uit Charnov, 1978a.)

groeit ten koste van een kleine gastheer gelijk aan 1, een mannetje op groot is meer waard (w_1) en een wijfje op groot nog meer (w_2); w_1 en w_2 zijn dus relatieve maten binnen de twee seksen.

Fig. 26b schematiseert de ESS-sekseverhoudingen voor het model met de gastheerafmetingen groot en klein. P stelt de proportie klein voor, $(1-P)$ de proportie groot. Analyse van het model toonde aan dat er drie gebieden zijn te onderscheiden (de preciese ligging is afhankelijk van de waarde van W_1 en W_2) die ieder hun eigen regels ten aanzien van sekseverhoudingen hebben. Gebied I, met een kleine P -waarde, geldt bij een overmaat aan grote gastheren, gebied III bij een overmaat aan kleine.

Als r_1 de proportie mannelijke nakomelingen uit kleine gastheren voorstelt en r_2 die uit grote gastheren, dan gelden volgens Charnov voor de drie onderscheiden gebieden de volgende regels:

$$\text{I:} \quad P/(1-P) < W_1 \rightarrow r_1=1 \quad r_2 = \frac{W_1(1-P) - P}{2W_2(1-P)}$$

$$\text{II:} \quad W_1 < P/(1-P) < W_2 \rightarrow r_1=1 \quad r_2=0$$

$$\text{III:} \quad P/(1-P) > W_2 \rightarrow r_1 = \frac{P + (\frac{1}{2} - P)W_2}{2P} \quad r_2=0$$

Charnovs model is uitermate eenvoudig en de voorspellingen die het kan maken zijn gemakkelijk toetsbaar (bijvoorbeeld door de verhouding van grote en kleine gastheren te variëren). Omdat het model geen rekening houdt met een verhoogde waarschijnlijkheid van paringen tussen naaste bloedverwanten is het niet zonder meer bruikbaar voor het werk met graanklanders en *Lariophagus*, maar modificaties van het model zijn mogelijk. De voornaamste conclusie van Charnov stemt overeen met die uit het *Lariophagus*-onderzoek met de eilegcarrousel: bij de seksebepaling van het nakomelingschap maakt een wijfjeswesp gebruik van relatieve eigenschappen van gastheren. Ze bereikt daarmee een efficiëntie die door een concurrerende soortgenoot wel wordt geëvenaard, maar niet kan worden verbeterd omdat hier sprake is van een stabiele sekseverhouding in de zin van een ESS.

Tot zover het onderzoek omtrent aantalsverhoudingen van de seksen binnen een nakomelingschap. Een ander belangrijk aspect van het gastheermodel betreft de veronderstelling dat de voortplantingsvooruitzichten van kleine en grote mannetjes onderling

minder verschillen dan die van grote en kleine wijffjes. Aan dit punt zal nu aandacht worden besteed. Een aantal van de proefresultaten steunt deze basisveronderstelling van Charnov in hoge mate. Die resultaten zijn niet afkomstig van de klanderparasiet *Lariophagus*, maar van de verwante soort *Nasonia vitripennis* (waarbij de situatie nog iets gecompliceerder is doordat een *Nasonia*-wijffje meer dan één ei per gastheer legt). Als gastheer werden puparia van de bromvlieg *Calliphora erythrocephala* Meigen

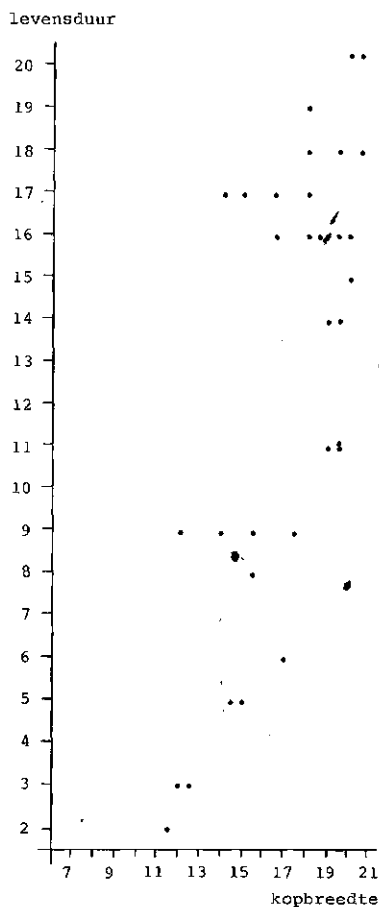


Fig. 27. Verband tussen de lichaamsgrootte (gemeten als kopbreedte, in oculairmicrometer-eenheden bij een vergroting van 25 maal) en de levensduur (in dagen) van *Nasonia*-vrouwtjes, gehouden onder zo constant mogelijke omstandigheden, bij 25°C en een gastheeraanbod van 5 *Calliphora*-puparia per 48 uur.

gebruikt. Ook *Nasonia* meet: er is een positieve correlatie te vinden tussen het aantal gelegde eieren en de pupariumgrootte.

Van een aantal *Nasonia*-wijffjes die in belangrijke mate in lichaamsomvang verschilden, maar voor het overige zoveel mogelijk waren gestandariseerd, werden levensduur en opbrengst aan nakomelingen bepaald bij een aanbod van 5 verse *Calliphora*-puparia per 48 uur. Deze wijffjes werden gehouden onder overigens zo constant mogelijke omstandigheden in een broedstoof bij 25°C. Uit de proeven resulteerden een aantal grafieken, waarin verschillende zaken tegen elkaar werden uitgezet. Voorbeelden daarvan zijn de figuren 27 en 28. De lichaamsomvang (uitgedrukt in breedte van de kop, gemeten in oculairmicrometer-eenheden, bij een vergroting van 25x) uitgezet tegen de levensduur geeft een positieve correlatie, maar wel een met nogal wat spreiding (fig. 27). Een deel van die spreiding komt waarschijnlijk op rekening van het feit dat eileggende wijffjes zelf ook de gastheer als voedselbron gebruiken; wijffjes die geen poppen kregen

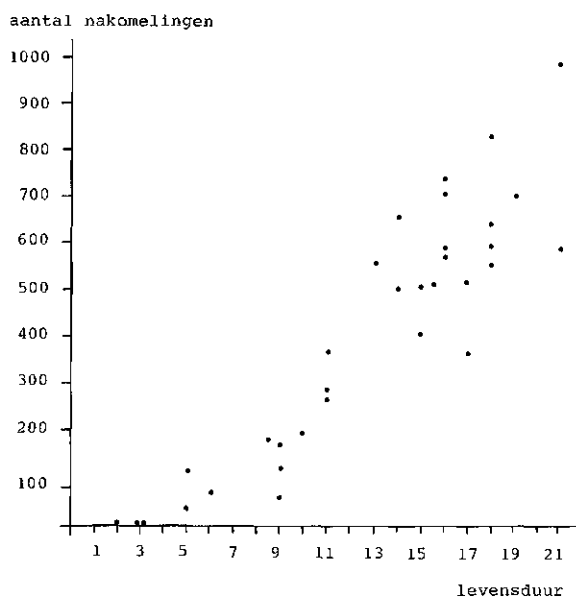


Fig. 28. Verband tussen de levensduur (in dagen) en het aantal volwassen nakomelingen van *Nasonia*-vrouwtjes, gehouden onder zo constant mogelijke omstandigheden, bij 25°C en een gastheeraanbod van 5 *Calliphora*-puparia per 48 uur.

aangeboden vertonen minder spreiding (maar werden minder oud). Een sterke positieve correlatie werd gevonden tussen het aantal nakomelingen en de levensduur: een lang leven maakt een aanzienlijk aantal nakomelingen waarschijnlijker (fig. 28).

De belangrijkste resultaten zijn samengevat in de tabellen 5 en 6. Hierin zijn de wijfjes ondergebracht in één van twee klassen: groot of klein (de reden om de grens tussen beide klassen bij kopbreedte 17,5 te trekken was om in beide klassen ongeveer gelijke aantallen individuen te krijgen). Grote en kleine wijfjes blijken in twee belangrijke aspecten wezenlijk van elkaar te verschillen: in het aandeel van geparasiteerde gastheren op het totaal van het gebodene en in het aantal nakomelingen per geparasiteerde gastheer. Omdat beide verschillen teweegebracht zouden kunnen worden door leeftijdseffecten alleen (grote wijf-

Tabel 5. Aantallen geparasiteerde gastheren en wespenakomelingen van kleine en grote *Nasonia*-vrouwtjes die eieren konden leggen in puparia van *Calliphora*-bromvliegen. Klein heeft kopbreedte 11,5-17,5 (15 individuen) en groot 17,5-21,5 (16 individuen). Maten in micrometereenheden.

	Klein	Groot
Totaal aantal puparia	320	560
Bromvlieg	91 (=28,4%)	39 (=6,9%)
Droog	57 (=17,8%)	98 (=17,5%)
Geparasiteerd	172 (=53,7%)	423 (=75,5%)
Totaal aantal wespenakomelingen	2973	9636
Gemiddeld aantal nakomelingen/puparium	17,3	22,8

Tabel 6. Parasiteringsresultaten van kleine en grote *Nasonia*-vrouwtjes in puparia van *Calliphora*, voor dezelfde parasietvrouwtjes op verschillende leeftijden A, B en C, waarbij A de laagste en C de hoogste leeftijd voorstelt.

Leeftijd	Klein			Groot		
	aantal puparia	percentage vliegen	aantal nakomelingen/puparium	aantal puparia	percentage vliegen	aantal nakomelingen/puparium
A	75	51	15,3	80	2,5	19,3
B	70	16	19,3	80	0	27,9
C	60	23	19,0	80	2,5	26,2

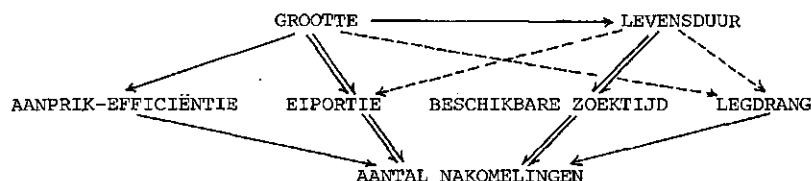


Fig. 29. Schematische samenvatting van een aantal causale factoren die de aantallen nakomelingen van *Nasonia*-vrouwtjes beïnvloeden.

jes worden gemiddeld ouder dan kleine), zijn voor dezelfde categorieën de parasiteringsresultaten voor gelijke leeftijden eveneens vergeleken. Er blijkt wel iets te veranderen: voor beide groepen nemen 'legselsgrootte' en 'percentage geparasiteerd' in de tijd toe, maar de verschillen blijven gehandhaafd. De conclusie lijkt daarom gerechtvaardigd dat grote vrouwtjes het beter doen dan kleine seksegenoten.

Met het schema in fig. 29 is geprobeerd de factoren die voor de wezenlijke verschillen tussen groot en klein relevant zijn, samen te vatten. Grote vrouwtjes hebben meer nakomelingen dan kleine door een hogere parasiteringsefficiëntie – wellicht mogelijk gemaakt door betere boorapparatuur – en een hogere fecunditeit; vrouwtjes die langer leven – en dat zijn vaker de grotere – hebben meer zoektijd beschikbaar en kunnen meer gastheren opsporen, waardoor een groter aantal parasiteringen mogelijk wordt en meer nakomelingen kunnen worden verkregen. Er zijn nog andere causale verbanden, maar die zijn minder uitgesproken (of nog niet zeker gesteld). De genoemde relaties geven echter al voldoende redenen waarom wijfjes zo groot als mogelijk dienen te worden.

Hoe staan de zaken er bij mannetjes voor als het voortplantingssucces van grote en kleine individuen wordt vergeleken? Voor meer succes bij de voortplanting is het voor een mannetje noodzakelijk dat hij één of meer vrouwelijke soortgenoten insemineert. Een wijfje is bij een ontmoeting nooit op slag paringsbereid, maar ze dient in die toestand gebracht te worden door de inwerking van prikkels die een mannelijke soortgenoot door zijn baltsvertoon kan produceren. In tabel 7 wordt het balts- en paringssucces van mannetjes van verschillende grootte vergeleken;

Tabel 7. Balts- en paringssucces van *Nasonia*-mannetjes van verschillende grootte; 1 is een groep grote individuen, 4 een groep dwergen.

	1	2	3	4
Aantal	48	25	24	28
Gemiddelde duur balts tot ♀ +	10,1	11,9	10,5	13,5
% ♂♂ + in 1e of 2e kopknikserie	73	80	79	71
% + copulatie	98	100	96	46
Gemiddelde duur copulatie (s)	14,6	15,8	15,4	15,9
Afschakelen receptiviteit ♂♂	+	+	+	+

de categorieën 1, 2 en 3 vertegenwoordigen de min of meer normaal aan te treffen spreiding in grootte, categorie 4 bestaat uit een geselecteerde groep dwergen. Uit de vergelijking blijkt dat wat betreft baltsucces een kleine man niet de mindere is van een grote soortgenoot: de duur van balts nodig om het wijfje copulatiebereid te maken verschilt tussen de categorieën nauwelijks, en ook de plaats in de balts waar het wijfje bereid wordt is dezelfde voor alle soorten mannetjes. Dit laatste punt verdient enige toelichting. Een *Nasonia*-mannetje voert tijdens zijn balts verschillende handelingen uit, die niet op een willekeurige wijze dooreen lopen, maar die in starre bewegingspatronen zijn gerangschikt. Eén van die handelingen wordt kopknikken genoemd: het mannetje beweegt daarbij zijn kop op en neer en hij maakt met uitgestoken monddelen contact met de antennen van het wijfje. Kopknikken wordt steeds in korte series vertoond. Als een wijfje copulatiebereid wordt, gebeurt dat zonder uitzondering bij een eerste kopknik van een serie; het mannetje stopt dan direct met zijn balts en gaat over tot copulatie.

Slechts bij het totstandbrengen van de eigenlijke paring blijkt de groep dwergen in het nadeel: genitaal contact is hier vaak niet mogelijk doordat het mannetje 'er niet bij kan'. De gemiddelde duur van een copulatie bleek voor alle categorieën gelijk, en ook het vermogen om door een balts met copulatiebereidheid van het vrouwtje verdere receptiviteit van dat vrouwtje negatief te beïnvloeden, was niet verschillend.

Grote mannetjes leven wel langer dan kleinere seksegenoten (fig. 30) en ook in het aantal wijfjes dat zij achter elkaar kunnen insemineren (30-40 tegen 15-25) zijn zij de meerdere van

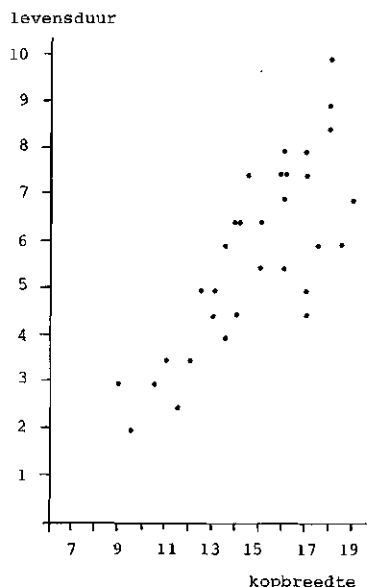


Fig. 30. Verband tussen de lichaamsgrootte (gemeten als kopbreedte) en de levensduur (in dagen) voor *Nasonia*-mannetjes, gehouden onder zo constant mogelijke omstandigheden bij 25°C, zonder voedsel.

kleine mannetjes. Het is echter zeer de vraag of deze beide pluspunten factoren met een reële betekenis zijn. Het lijkt van primair belang voor een mannetje om zich in een wat kortere tijd dan een wijfje te kunnen ontwikkelen: bij het uit de gastheer tevoorschijn komen van vrouwtjes kan hij ze zodoende direct bebaltsen en met ze copuleren. In alle onderzochte gevallen bleken wijfjes bij het uit de gastheer naar buiten komen direct copulatiebereid. Die bereidheid is echter strikt gelimiteerd, soms zelfs eenmalig. Omdat mannetjes bovendien sterk plaatsgebonden kunnen zijn – door hun gereduceerde vleugels kunnen *Nasonia*-mannetjes bijvoorbeeld niet vliegen – lijkt het waarschijnlijk dat de kans op een succesvolle paring niet over een heel mannelven constant is, maar juist aan het begin veel groter dan later. Een investering voor een lang leven – door gebruik van meer voedsel die dan ten koste zou kunnen gaan van zusjes – zou in wezen een onvoordelige zaak zijn.

Evenzo het aantal mogelijke inseminaties. Waarschijnlijk is

een aantal van 20 ruimschoots voldoende om aan het redelijkerwijs te verwachten te leveren aantal te voldoen. Een groter vermogen wordt daarmee zinloos en zelfs schadelijk.

Op grond van de hierboven besproken resultaten lijkt de conclusie gerechtvaardigd dat kleine mannetjes minder slecht af zijn dan kleine wijfjes ten opzichte van hun grotere seksegenoten. Aan een basisvoorwaarde van het gastheermodel dat eerder ter sprake kwam lijkt daarmee voldaan. Verder onderzoek op dit punt is noodzakelijk, ook met andere soorten. Niet alle klanderparasieten hanteren namelijk het *Lariophagus*-systeem bij de seksbepaling van hun nakomelingen. Tenminste één soort, *Choetospi-la elegans* Westw., gaat opvallend anders te werk en lijkt een verhouding 1 op 1, of daaromtrent, aan te houden.

COMMUNICATIE IN DE BALTS

Het mag dan zo zijn dat onder zekere voorwaarden de ontwikkeling van kleine mannetjes in de evolutie een voordelige zaak kan zijn, vanzelfsprekend kan het hierbij nooit gaan om een opzichzelfstaand proces. De ontwikkeling moet, functioneel gesproken, samenhangen met andere ontwikkelingen: uiteindelijk moeten ook kleine mannetjes volledig kunnen functioneren. Eén van die ontwikkelingen heeft betrekking op de organisatie van het baltsgedrag. Dit aspect slaat terug op de eerste fase van het voortplantingsgedrag - de seksuele fase - en dit punt zal als laatste onderdeel van dit hoofdstuk worden besproken.

Allereerst een inleidende opmerking. De geslachtsopening van een pteromalide-wijfje ligt midden onder het abdomen (dus niet op de achterlijfspunt - dat wil zeggen, strikt anatomisch gere-deneerd is er wel sprake van een ligging bij het laatste achterlijfssegment, maar morfologisch ligt dat niet achteraan). Voor het totstandbrengen van een copulatie dient een mannetje zich zo op te stellen dat genitaal contact kan plaatsvinden. Bij pteromaliden is dat in een positie schuin boven en achter het abdomen van het wijfje. Bij de paring buigt het mannetje zijn achterlijfspunt omlaag en maakt contact.

Bij een aantal taxonomische groepen is die paringspositie dezelfde als de positie die een mannetje inneemt tijdens de balts:

het mannetje baltst tot het wijfje receptief wordt – ze heft op dat moment het achterlijf om haar genitaal te openen; het mannetje bemerkt deze verandering van houding direct, stopt met balt-sen, kromt zijn achterlijf en gaat over tot paren. Op grond van dit kenmerk (baltspositie gelijk aan paringspositie) en andere kenmerken waarop hier niet zal worden ingegaan, kunnen zulke groepen in dit opzicht primitief worden genoemd.

Opmerkelijk is dat binnen een aantal grote families van de Chalcidoidea een verschuiving van de baltspositie van het mannetje naar frontaal heeft plaatsgevonden. Een *Nasonia*- of *Lariophagus*-mannetje bijvoorbeeld, baltst met het voorste pootpaar op de kop van het wijfje geplaatst (fig. 31). Hierbij dient vermeld dat het in deze gevallen om zeer stereotype eigenschappen gaat, die uitstekend dienst kunnen doen als taxonomisch kenmerk. De plaatsing van het voorste pootpaar op de kop van het wijfje, bijvoorbeeld, is één van de gedragskenmerken waarmee de onderfamilie

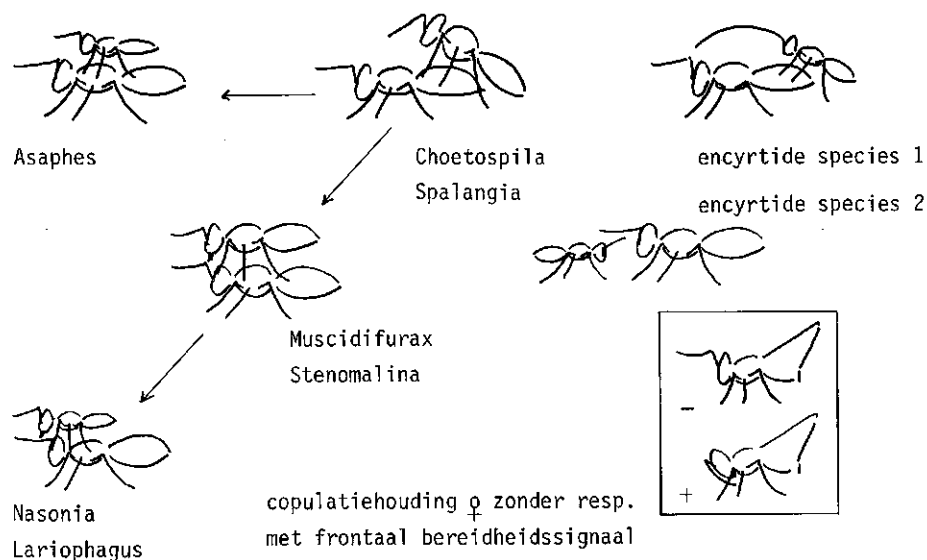


Fig. 31. De veranderingen van baltspositie van het mannetje ten opzichte van het vrouwtje, die binnen een aantal families der Chalcidoidea worden verondersteld te zijn opgetreden. In het kader rechts onder in de figuur is de copulatiehouding van een vrouwtje weergegeven: boven zonder, onder met het bereidheidssignaal zoals dat bij de Pteromalinae is aan te treffen. Encyrtide species 1 en 2: twee soorten van de familie der Encyrtidae: *Asaphes* en *Spalangia* zijn Pteromalidae die verder in de tekst niet worden genoemd.

Pteromalinae als biologische groep kan worden gedefinieerd, hetgeen met behulp van louter morfologische kenmerken niet goed gelukt (Graham, 1969). Behalve bij Pteromalidae zijn frontaal baltzende mannetjes gevonden bij Aphelinidae, Encyrtidae, Eulophidae, Eurytomidae en Torymidae; al met al dus een tamelijk algemeen verschijnsel.

Waarom steeds een verplaatsing in de richting van frontaal? Op deze vraag valt nog geen afdoende antwoord te geven. Een aannemelijke stelling is dat in deze positie een effectievere balts mogelijk is dan bij een meer caudale opstelling van het mannetje, omdat frontaal een grote concentratie van zintuigen is te vinden. Bij frontale baltsers zijn altijd contacten waar te nemen tussen de antennen van vrouwtje en mannetje, of tussen de monddelen (van het mannetje) en de antennen (van het vrouwtje), een enkele maal tussen de monddelen van beide. Het lijkt niet onwaarschijnlijk (en recent werk heeft positieve aanwijzingen in deze richting opgeleverd) dat vooral chemische prikkels in deze situatie een belangrijke rol spelen. Door de reductie van de afstand tussen de signaalbron en de signaalontvanger (de afstand kan praktisch tot nul worden verkleind) zou communicatie bij een frontale opstelling van het mannetje ondubbelzinniger kunnen zijn, dat wil zeggen, de identiteit van een partner zou door een wijfje (want voor haar is dit een zaak van het grootste belang) sneller, met veel minder kans op vergissingen, vastgesteld kunnen worden.

Bij Pteromalidae zijn soorten te vinden waarbij mannetjes en wijfjes ongeveer even groot zijn, en de mannetjes in een frontale positie baltsen. Deze mannetjes steken ver genoeg naar achter uit om de primaire beweging van het receptief worden van het vrouwtje – het heffen van het achterlijf – op directe wijze te percipiëren. Voorbeelden van zulke soorten zijn onder meer *Stenomalina liparae* (Gir.) – een parasiet van een boorvlieg die de bekende sigaargallen in riet veroorzaakt – en *Muscidifurax raptor* Gir. & Saund. – een parasiet van vliegpoppen. Interessant is dat er argumenten zijn om met enig recht te stellen dat deze soorten relatief primitief zijn binnen de groep van frontaal baltsende pteromaliden. Doorredenerend stuit men bij soorten met kleine mannetjes op een probleem: hoe merkt het mannetje daar dat op een bepaald moment het wijfje copulatiebereid

is geworden als gevolg van zijn baltsinspanning? Het mannetje steekt immers niet voldoende ver achterwaarts met zijn abdomen om de primaire beweging direct gewaar te worden. Functioneel gesproken is het noodzakelijk dat hij op zijn frontale plaats iets kan waarnemen dat synchroon loopt met het primaire gebeuren dat caudaal plaatsvindt. Zo'n begeleidende beweging zou dan als copulatiesignaal dienst kunnen gaan doen.

Een dergelijk signaal blijkt inderdaad aanwezig. Bij *Pteromalinae* bestaat het uit het omlaag klappen van de antennen door het wijfje op het moment dat zij haar achterlijf heft. Bij andere families kan dit signaal een andere bewegingsvorm hebben, maar het effect is identiek. Zodra het signaal wordt gegeven stopt een mannetje met zijn baltsvertoon, gaat snel achterwaarts, en schakelt over op paringsgedrag. Dat er in deze gevallen sprake is van een echt signaal blijkt uit een aantal toevallige waarnemingen, meestal gedaan aan *Masonia*. Niet altijd verliepen namelijk primaire beweging (abdomen heffen) en secundaire beweging (antennen omlaag klappen) volmaakt synchroon. Het kwam voor dat het wijfje haar antennen op de plaats hield: het mannetje balste dan verder alsof er niets was veranderd. Ook het omgekeerde gebeurde: soms klapte het wijfje haar antennen omlaag - of vertoonde de eerste intenties daartoe - zonder dat het achterlijf tegelijkertijd werd geheven; het mannetje (dat kennelijk 'op scherp staat') reageerde direct, deed achteraan gekomen onveranderlijk enkele copulatiepogingen en keerde daarna naar frontaal terug.

Het lijkt niet onlogisch te stellen dat de mogelijkheid om frontaal te kunnen vaststellen dat het wijfje caudaal paringsbereid is geworden een voorwaarde geweest kan zijn voor het ontstaan van kleine mannetjes. Bij een functioneel frontaal signaal wordt het mannetje namelijk onafhankelijk van de primaire bereidheidsbeweging. Signaaltvorming moet dus, volgens deze redenering, zijn voorafgegaan aan een reductie van afmetingen. Seksuele dimorfie wordt zodoende een geavanceerd (in de betekenis van afgeleid) kenmerk.

Deze laatste stelling, dat er bij het wijfje frontaal één of andere waarneembare verandering moet plaatsvinden synchroon met het bereid worden tot copulatie vóór een reductie van afmetingen

van mannetjes kan gaan optreden, behoeft enige aanvulling omdat ze in haar algemeenheid waarschijnlijk niet juist is: immers, er zijn ook andere wegen te bewandelen om tot hetzelfde doel te geraken. Wat dit laatste punt betreft lijken de Chalcidoidea onuitputtelijk; er valt veel te zeggen voor de bewering dat, wat er ook te bedenken valt, bij de Chalcidoidea altijd wel een groep te vinden is waar zo'n denkbeeld gerealiseerd blijkt! Een voor de hand liggende mogelijkheid voor kleine mannetjes om frontaal te kunnen baltsen zonder dat er sprake behoeft te zijn van een bereidheidssignaal door het wijfje, is die balts op te splitsen in zeer kortdurende fragmenten, en steeds, direct na het beëindigen van zo'n onderdeel, achterwaarts te snellen en een copulatiepoging te ondernemen. Als het wijfje ondertussen paringsbereid blijkt te zijn geworden, kan met succes worden gecopuleerd; is zij nog niet zover, dan keert het mannetje naar frontaal terug en herhaalt één en ander zo vaak als nodig. Dit is precies de gang van zaken die bij *Pteromalus puparum* (L.), een parasiet van vlinderpoppen, is te vinden. Het nadeel van zo'n systeem is dat een balts dan veel langer gaat duren (door het steeds heen en weer lopen op het wijfje gaat tijd verloren) als het geval zou zijn wanneer de balts als één sequentie zou worden afgewerkt, en worden gewacht met achterwaarts gaan tot het wijfje paringsbereidheid vertoonde.

Het wijfje *P. puparum* maakt bij het bereid worden tot copulatie een antennebeweging die er precies zo uitziet als die van alle andere waargenomen soorten Pteromalinae; of de beweging bij deze soort een signaalfunctie dient is niet bekend. In ieder geval lijkt een signaal door het wijfje bij deze soort volmaakt overbodig. Het is verleidelijk om in deze gang van zaken een oorspronkelijke toestand te zien, van waaruit, bijvoorbeeld, de *Nasonia*-situatie (wachten op signaal vóór het mannetje achterwaarts gaat) afgeleid kan worden. Toch is dat waarschijnlijk niet juist, onder andere omdat de naaste verwanten van *P. puparum* die waargenomen zijn, onder andere *P. venustus* (Walker) en *Habrocytus bedeguaris* (Thoms.), wel wachten op een antennesignaal. Bovendien is het tamelijk moeilijk om de balts van *P. puparum* op grond van andere criteria weinig geavanceerd te noemen. Het lijkt daarom aannemelijker de ontwikkeling bij *P. puparum*

secundair te noemen, geïnduceerd door excessieve concurrentie, en uit dien hoofde bijzonder functioneel; hieronder komt dit laatste punt nog nader ter sprake.

Bij de Chalcidoidea baltst een mannetje als regel ergens op het wijfje, maar bij tenminste één groep van Encyrtidae (mogelijk ook bij andere groepen en families) staat het mannetje op het substraat, naast of vóór het wijfje. Ook bij deze groep is er sprake van een verschuiving naar frontaal. In alle gevallen gaat het om zeer stereotype baltsposities, die in combinatie met de overige karakteristieken van het baltsgedrag uitstekende kenmerken voor taxonomisch werk opleveren.

Dat een reductie van afmetingen van het mannetje mogelijk is, ook al baltst hij niet in een frontale positie, blijkt uit de opstelling bij een encyrtide waarvan de soort onbekend is gebleven; deze mannetjes maken gebruik van een soort 'giraffe-principe', zeer lange antennen die zo ver naar voren reiken dat er met enig recht van een frontale communicatie kan worden gesproken, zonder dat de caudale (parings)positie tijdens de balts wordt prijsgegeven (fig. 31).

AFWEGING EN CONCLUSIE

Zowel de verplaatsing van de baltspositie naar voren als de reductie van lichaamsafmetingen van het mannetje roepen tegenkrachten op (tabel 8). Het verlaten van de plaats waar binnen

Tabel 8. Voor- en nadelen van verschillende factoren in de balts van parasitaire wespen.

<i>1 Verlaten van paringsplaats om elders te baltsen</i>	
Efficiëntere signaaluitwisseling	Kwetsbaarder voor concurrentie
<i>2 Reductie van lichaamsgrootte</i>	
Snellere ontwikkeling	Kortere levensduur
Meer voedsel voor zusters	Toename ontsnappingstijd
Geen verlies baltsefficiëntie	Beperkte inseminatiepotentie
	Kwetsbaarder bij intraspecifieke agressie?
Grens aan reductie door: grootte $\varnothing$ (tot-stand-brengen genitaal contact)	
ontsnappingseisen	
aantal waarschijnlijk uit te voeren inseminaties	
intraspecifieke agressie	

korte tijd moet worden gecopuleerd, betekent het nemen van een risico: omdat het voor een mannetje niet noodzakelijk is eerst te baltsen voor hij kan paren, ligt in deze gang van zaken gevaar voor concurrentie. De concurrent slaat inderdaad zijn slag als hij de gelegenheid krijgt. Een mannetje dat frontaal baltst en het wijfje daarbij paringsbereid maakt, kan, bij aankomst in de copulatiepositie, ervaren dat een ander hem juist vóór is geweest: een concurrent, die op het geëigende moment langs kwam, heeft reeds genitaal contact gemaakt. Bij *Nasonia vitripennis* werden een aantal van zulke gevallen waargenomen. Weliswaar zal vrijwel altijd het eerste mannetje nog copuleren nadat de concurrent zijn paring heeft beëindigd, maar tot een inseminatie kan het slechts komen als die concurrent een mannetje was dat zijn spermavoorraad reeds geheel of tendele had uitgeput; in alle andere gevallen (en dat zijn zeer waarschijnlijk de meest talrijke) leidt het tot niets.

Hierboven is de soort *Pteromalus puparum* ter sprake gebracht. Een geparasiteerde gastheer (een vlinderpop; poppen van koolwitjes zijn veel bezochte gastheren) kan vele tientallen, soms honderden parasieten opleveren. Onder zulke omstandigheden is de concurrentie tussen mannetjes om wijfjes waarschijnlijk zeer intens. De mannetjes van deze soort voeren steeds slechts één baltsbeweging uit en gaan dan zo snel mogelijk achterwaarts om een copulatiepoging te ondernemen. Een antennesignaal van het wijfje wordt niet afgewacht, misschien niet omdat dit een, zij het zeer geringe, vertraging zou betekenen die, omdat er altijd concurrenten in de buurt zijn, een mannetje fataal zou kunnen worden. De oplossing bij deze soort ligt in het steeds proberen of het wijfje al receptief is geworden. De antennebeweging door het wijfje gemaakt bij het receptief worden, lijkt onder deze omstandigheden haar betekenis als signaal te hebben verloren.

Wat de reductie van de afmetingen van een mannetje betreft, natuurlijk is daar een ondergrens voor aan te geven; een 'mannetje-als-zodanig' bestaat niet. Hierboven werd al aangegeven hoe de afmetingen van het vrouwtje in zekere zin bepalend zijn voor een minimale mannetjesmaat: een paring moet mogelijk blijven. Andere factoren die tegen een te sterke reductie inwerken, zijn de noodzakelijkheid om te blijven beschikken over stevige

monddelen (vooral van belang bij solitaire parasieten) en het zich actief teweer kunnen stellen tegen andere mannelijke soortgenoten. Stevige kaken blijken in veel gevallen een vereiste om zich uit een gastheer, of gastheerbehuizing, een weg naar buiten te kunnen knagen. In het geval van *Lariophagus*, bijvoorbeeld, moet een mannetje ontsnappen uit de tarwekorrel waarbinnen hij is opgegroeid. Zeer kleine mannetjes hebben daar meer tijd voor nodig dan de wat grotere; te klein zou kunnen betekenen dat ontsnappen niet meer mogelijk is, of, in een wat minder ernstig geval, het niet tijdig aanwezig zijn bij het tevoorschijn komen van wijfjes.

Kaken, maar evenzeer andere onderdelen, spelen een rol bij intraspecifieke agressie. Bij een aantal gregaire soorten (*Nasonia vitripennis* is een goed voorbeeld) verdedigen de mannetjes een soort (zeer tijdelijk) territorium op gastheerpuparia waarbinnen nog wijfjes aanwezig zijn. Paring treedt niet binnen het gastheerpuparium op maar er buiten. Het ligt voor de hand dat een mannetje in een gunstige opstelling, en dat is er een naast een knaaggaatje in de pupariumwand waaruit wijfjes tevoorschijn zullen komen, meer kans maakt op een paring dan mannetjes elders; het verjagen van concurrenten van zo'n gunstige plaats lijkt daarom een zeer functionele bezigheid. Het kan zijn (maar duidelijke gegevens op dit punt ontbreken nog) dat kleine mannetjes in zulke confrontaties ten opzichte van grotere seksegenoten een zeker nadeel ondervinden. Ook deze factor zou dan tegen een (te sterke) reductie van afmetingen van mannetjes inwerken.

In dit hoofdstuk zijn een aantal aspecten van de betrekkingen tussen sluipwespen en hun gastheren aan de orde gesteld, in het bijzonder die welke verband houden met voortplantingsgedrag. Als slotconclusie mag gelden dat aan die betrekkingen zeer vele facetten vallen te onderscheiden, waarbij steeds weer de subtiële wijze opvalt waarop de componenten over en weer in elkaar grijpen: een kleine verandering bij de een kan grote veranderingen bij de ander teweeg brengen. Generaliserende conclusies zijn moeilijk te trekken door de schier onoverzienbare veelheid van vormen en processen. Zo'n constatering maant tot grote voorzichtigheid. Aan de enorme complexiteit van parasiet-gastheerrelaties valt niet te ontkomen, maar vaak zal het nodig zijn,

terwille van de uitvoerbaarheid van een onderzoek of het maken van berekeningen en bouwen van modellen, die werkelijkheid te vereenvoudigen. Hoever mag men hierbij gaan? Uiteraard laat zich niet een algemeen geldend voorschrift formuleren. De praktijk leert echter dat men soms zeer ver gaat; in de literatuur zijn voorbeelden aan te wijzen van onderzoekers die niet schroomden een bijna totale reductie aan te brengen.

Een voorbeeld: bij enkele insecten kunnen cyclische schommelingen in aantallen in de loop der jaren worden waargenomen. Vele onderzoekers hebben zich ingespannen deze aantalsschommelingen te beschrijven en te verklaren. Tegenwoordig maakt men hierbij gebruik van simulatietechnieken met behulp van een computer. Een goede verklaring is er een met behulp waarvan men toetsbare voorspellingen kan doen die blijken te kloppen met volgende waarnemingen. Om de gang van zaken binnen een samenhangend complex van gastheer en parasieten overzichtelijk (en simuleerbaar) te houden, dient echter het aantal variabelen niet al te groot te worden. Als gevolg van het streven naar overzicht heeft men parasietencomplexen van tientallen verschillende soorten soms tot één enkele standaardparasiet teruggebracht. Bij zo'n procedure rijst direct de vraag op grond van welke overwegingen welke eigenschappen aan die bedachte totaalparasiet moeten worden toegekend. Reguleert zo'n constructie wel of niet de sekse van haar nakomelingschap? Het berekenen van gemiddelden heeft geen zin, omdat die resultaten zullen leiden tot niet reële (dat wil zeggen, niet stabiele) geslachtsverhoudingen. Het gevolg daarvan zal weer kunnen zijn dat verdere berekeningen tot niet erg zinvolle uitkomsten leiden. De realiteit zal door het gebruik van kunstgrepen mogelijk niet slechts worden gereduceerd, maar ook snel kunnen verkeren in haar tegendeel. De grote moeilijkheid is dat het aanbrengen van vereenvoudigingen in veel gevallen noodzakelijk is wil men onderzoek kunnen bedrijven, maar het moeten vereenvoudigingen blijven die de wezenlijke kenmerken van de te bestuderen parasiet-gastheer-relaties onverlet laten. Helaas staat nooit bij voorbaat vast wat in dit verband wezenlijk is, en wat niet.

4 De hemogene afweerreactie van de dennespanner

INLEIDING

In hoofdstuk 1 is ter sprake gekomen dat de gastheer zich de parasitering niet altijd laat welgevalen, maar zich verweren kan. Ook als het eerste deel van de parasitering, de infectie, gelukt is, beschikt de waard nog over afweermechanismen. Het zijn deze laatste die in dit hoofdstuk worden besproken, eerst in het algemeen, later meer toegespitst op het geval van de dennespanner, *Bupalus piniarius* L., en een parasitaire Ichneumonide, *Poecilostictus cothurnatus* (Grav.).

AFWEERREACTIES VAN DE GASTHEER

Niet elke infectie leidt tot een volwassen vrijlevende parasiet, doordat de waard over afweermechanismen beschikt. De meest algemene afweerreactie is de hemogene inkapseling, die hieronder uitvoerig besproken wordt. Kortgeleden is een ander type afweermechanisme ontdekt, de cuticulaire cystevorming, dat vanwege zijn unieke karakter eerst kort beschreven zal worden.

Door Arthur & Ewen (1975) werd waargenomen dat de rups van *Trichoplusia ni* (Hübner), behorende tot de uilenfamilie onder de vlinders, over een bijzondere afweer beschikt tegen de larve van *Banchus flavescens* Cresson. Deze wesp legt een ei in de lichaamsholte (hemocoel) van de rups. Tijdens de embryonale ontwikkeling vormt zich aan de dorsale zijde van het voorlaatste segment van de rups een verdikking (in een latere ontwikkelingsfase als cyste aangeduid) als gevolg van de ophoping van een vloeistof tussen het epidermale epitheel, dat de vloeistof afscheidt, en de cuticula (fig. 32). Kort na het uitkomen van het ei begeeft de larve van de parasiet zich naar het voorlaatste segment en doorboort het epitheel dat de cyste aan de ventrale

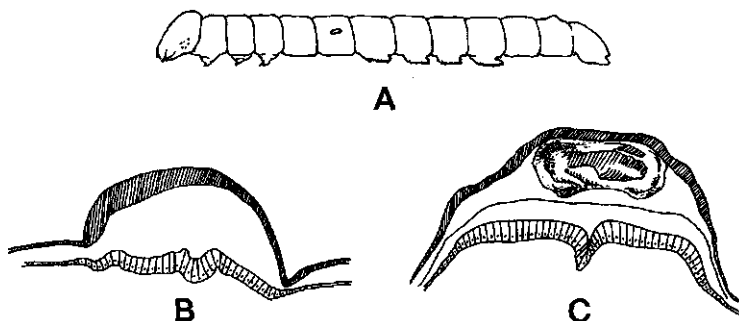


Fig. 32. Cuticulaire cystevorming bij de rups van *Trichoplusia ni* tegen de larve van de sluipwesp *Banchus flavescens*. (A) De rups met het ei van de wesp in de lichaamsholte en de eerste aanduiding van het ontstaan van de cyste op het voorlaatste segment. (B) De cyste op doorsnede kort voor het binnendringen van de larve van de parasiet. (C) De cyste na het binnendringen van de larve en kort voor het afwerpen van de oude cuticula; de nieuwe cuticula is reeds gevormd. (Naar Arthur & Ewen (1975), met toestemming van de auteurs en van de Entomological Society of America.)

zijde bekleedt. In de cyste sterft de larve binnen enkele dagen. Bij de eerstvolgende vervellingscyclus vormt het epitheel een nieuwe cuticula en wordt de oude met de inhoud van de cyste verwijderd.

In het veld is *B. flavescens* de normale jaarlijks voorkomende parasiet van een andere uil, *Mamestra configurata* Walker, waarin hij zich ongestoord kan ontwikkelen. In het laboratorium infecteert hij ook *T. ni*, maar steeds met de boven beschreven noodlottige afloop. Het is bekend dat *T. ni* andere parasieten heeft waartegen het afweermecanisme niet effectief is.

Het proces van de homogene inkapseling van eieren of larven van sluipwespen en sluipvliegen (fam. Tachinidae, Diptera) is reeds lang bekend en vele malen beschreven (Pantel, 1910; Salt, 1970; Götz, 1973; Nappi, 1975). Het bestaat uit een aggregatie en adhesie van bloedcellen aan het oppervlak van het object. De bloedcellen platten zich hierbij af en de celwanden van de binnenste laag van cellen verdwijnen, terwijl gelijktijdig pigment (melanine) wordt gevormd dat tegen het object wordt afgezet. Dit proces voltrekt zich als regel binnen twee dagen na het binnendringen van het ei of de larve in de lichaamsholte en resulteert in de dood van het ingekapselde organisme, waarschijn-

lijk door zuurstofgebrek.

Nadat het ei of de parasietlarve is gedood, laten de nog ronde cellen in de buitenste lagen van het kapsel geleidelijk los, zodat tenslotte een donkerbruin voorwerp resteert dat gedurende de rest van het leven van de gastheer in de lichaamsholte achterblijft. Zo kunnen, bijvoorbeeld, in het abdomen van een vlinder de kapsels worden aangetroffen van de parasieten die tijdens het larvale leven werden gedood.

De aldus beschreven verschijnselen hebben betrekking op de relatief gemakkelijk te bestuderen aspecten van het afweerproces. Een aantal fundamentele problemen zijn evenwel nog niet opgelost. Zo is het niet bekend hoe de bloedcellen worden geactiveerd en waardoor de cellen die direct tegen het ei of de larve worden afgezet desintegreren. Ook is niet bekend waardoor de afzetting van cellen voortgaat, wanneer het gehele oppervlak van het ei of de larve met bloedcellen is bedekt, noch waardoor de afzetting stopt wanneer het kapsel een bepaalde dikte heeft bereikt. Wel zijn hierover enkele hypothesen geformuleerd, maar deze zijn nog onvoldoende getoetst en de resultaten van de onderzoeken spreken elkaar soms tegen. Deze aspecten, die een sterk celbiologisch en biochemisch karakter dragen, worden in dit boek niet besproken. Hier staat het effect van het afweermechanisme op de levenskansen van de gastheer en de parasiet centraal.

WEERSTAND VAN DE PARASIET

Ondanks het bestaan van afweerreacties komen bij elke gastheer een of meer parasieten voor waar tegen het afweermechanisme als regel niet werkzaam is (Salt, 1968). Zo blijkt dat bij sommige soorten de eieren in het ovariool of in het oviduct van de wesp worden bekleed met een klierprodukt dat in het bloed van de gastheer de celreactie onderdrukt. Ook zijn er waarnemingen die suggereren dat het ei of de larve zelf een stof produceert die de immuniteitsreactie van de gastheer tegenwerkt. Weer andere soorten zetten hun eieren af in speciale organen van de gastheer, die ontoegankelijk zijn voor bloedcellen, of de larven dringen binnen in dergelijke organen na het verlaten van de eischaal (chorion). Zo is gebleken dat parasieten van de denne-

spanner, *Bupalus piniarius* L., die in grote delen van het verspreidingsgebied regelmatig op deze gastheer worden aangetroffen, het darmepitheel van de rups gebruiken als barrière tegen de inkapselende bloedcellen (Klomp & Teerink, 1978). Van deze parasieten behandelen we nu twee vliegen en een sluipwesp. De eerste vlieg, *Eucarcelia rutilla* (Vill.), legt haar eieren solitair op de huid van de voorste segmenten van de gastheer (fig. 33). Deze komen na enkele uren uit, waarna de made zich direct door de huid van de gastheer naar binnen boort. Zijn verblijf in de lichaamsholte is als regel van korte duur, omdat hij zich vestigt achter het epitheel van de voordarm. Dit deel van de darm is van ectodermale oorsprong en, evenals de huid, met een cuticula bekleed. De laatste blijft bij het binnendringen van de made intact en bovendien heelt de wonde in het epitheel snel, zodat de made in een gesloten ruimte verblijft. Hier maakt ze een rustperiode door, waarbij geen voedsel wordt opgenomen en de zuurstofbehoefte laag is.

De tweede vlieg, *Blondelia piniariae* Htg., legt haar eieren solitair in de lichaamsholte van de gastheer, waarbij met een sikkelvormig snijapparaat een snede in de huid wordt aangebracht (fig. 33). De eieren komen onmiddellijk na de afzetting uit en de jonge made begeeft zich na enkele minuten naar de middenarm, waarin met de mondhaak een snede wordt gemaakt. Door deze snede treedt de made de darm binnen en hecht zich vast aan de binnenzijde van het darmepitheel. De wonde in de darmwand heelt snel. Het orale einde van de made ligt vrij in het darmlumen, tussen de peritrofe membraan en het epitheel. Het caudale einde is door

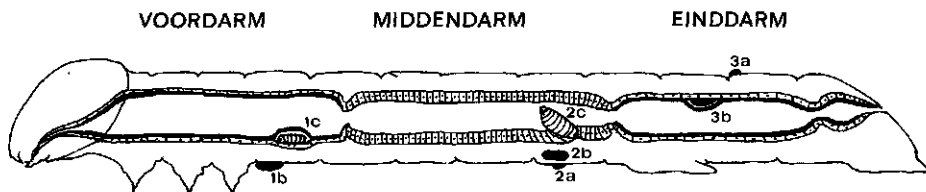


Fig. 33. Het darmkanaal van een dennespanner die geparasiteerd is door 1: *Eucarcelia rutilla*, 2: *Blondelia piniariae* en 3: *Poecilostictus cothurnatus*; a: litteken van de steekwond, b: het ei, c: de made. De zwarte bekleding van de voor- en einddarm stelt de cuticulaire intima voor.

middel van dorens vastgehecht aan het epitheel, waarbij de caudale stigmata via een kleine opening in het epitheel contact maken met een trachee op de darmwand van de gastheer. De made neemt kleine hoeveelheden voedsel op en vertoont een trage groei. In verband hiermee is zijn zuurstofbehoefte blijkbaar groter dan bij de eerste soort die niet groeit en geen contact heeft met het tracheesysteem van de waard.

De derde parasiet is een sluipwesp uit de familie Ichneumonidae, *Poecilostictus cothurnatus* (Grav.). Deze wesp legt haar eieren solitair tussen het epitheel en de culticulaire bekleding (intima) van de einddarm (fig. 33), waarbij de huid en het darm-epitheel ongeveer mediodorsaal door het leggende wijfje worden geperforeerd door middel van een lange dunne legbuis. Het chorion van het ei wordt zowel aan het epitheel als aan de intima vastgeplakt door middel van een door de wesp ingespoten kleefstof. Na de afzetting komt in het ei de embryonale ontwikkeling op gang. Microscopisch bezien leidt deze na enkele dagen tot een volledig gedifferentieerd embryo, maar de jonge larve verlaat het chorion pas als de rups volgroeid is en zich gaat verpoppen, zoals hierna zal blijken.

De opvatting dat het darmepitheel als barrière tegen de hemogene afweer van de gastheer functioneert, wordt gesteund door twee factoren. In de eerste plaats is nooit waargenomen dat eieren of larven van parasieten achter het epitheel worden ingekapseld. In de tweede plaats treedt bij alle drie de soorten wel inkapseling op wanneer de infectie niet volgens het beschreven patroon verloopt en de larve langer dan gewoonlijk in de lichaamsholte verblijft. Bij de sluipvlieg *E. rutilia* komt het bij uitzondering voor dat de vlieg een ei afzet op een van de laatste segmenten van de rups. De binnengedrongen made moet dan een lange weg afleggen door de hemocoel van de gastheer om de voordarm te bereiken. Herrebout (1969) heeft aangetoond dat een aanzienlijk deel van de maden uit zulke eieren in het bloed wordt ingekapseld.

Ook de maden van de vlieg *B. piniariae* worden onder bepaalde omstandigheden geëlimineerd. Dit kan gebeuren wanneer een rups na de eerste infectie nog eens door een vlieg wordt aangestoken. De made uit het tweede ei is in een aantal gevallen niet in staat

om de middendarm, waarin zich de made van de eerste infectie bevindt, binnen te dringen en wordt dan enkele dagen later ingekapseld in de hemocoel aangetroffen.

De larve van de sluipwesp wordt niet ingekapseld wanneer deze het chorion en de darmwand verlaat tijdens de verpopping van de gastheer. Weliswaar verblijft de larve daarna in de lichaamsholte van de pop, maar het bloed van dit stadium heeft het vermogen om larven van de wesp uit te schakelen kennelijk verloren. Er kunnen zich echter omstandigheden voordoen (die hierna uitvoerig worden beschreven) waarbij de larve de darmwand voor de verpopping verlaat en in het bloed van de rups wordt ingekapseld.

Uit het voorgaande zou de conclusie getrokken kunnen worden dat de gastheren over een afweermecanisme beschikken, maar dit slechts bij uitzondering gebruiken tegen de voor elke soort karakteristieke, regelmatig voorkomende parasieten. Alleen wanneer afwijkingen van het normale gedragspatroon optreden heeft inkapseling van de parasiet plaats. De vraag rijst hoe frequent zulke afwijkingen onder veldomstandigheden optreden en wat de oorzaak ervan is. Dit zal nu in een populatie van de dennespanner, voorkomend in een dennenbos op de Veluwe, worden nagegaan. Daartoe bestuderen we eerst de fenologie van de betrokken soorten.

FENOLOGIE VAN DE DENNESPANNER EN ZIJN SLUIPWESP

De vlinders van de dennespanner leggen hun eieren op dennebomen in hoofdzaak in juni. De larven verlaten de eieren in juni-juli, eten van de dennenaalden en hebben een trage groei. Zij doorlopen onder veldomstandigheden 5 of 6 stadia en verpoppen in oktober of november in de grond (zie fig. 35). De pop overwintert in diapauze. De ontpopping vindt in mei en juni plaats (behalve natuurlijk indien de pop geïnfecteerd is door een sluipwesp).

De sluipwespen verlaten de poppen van hun gastheer in juni en juli, maar infecteren de rupsen niet eerder dan eind augustus. Zoals reeds eerder werd beschreven komen hun eieren pas uit bij de verpopping van de gastheer, waarna de wespelarve in het eerste stadium tussen de lobben van het vetlichaam in de lichaamsholte van de pop overwintert. In het voorjaar wordt de wespelarve actief, doorloopt nog vier volgende stadia, doodt de

gastheer in april of mei en verpopt vervolgens binnen de harde, chitineuze pophuid van de gastheer. Enkele weken later verschijnen de eerste wespen boven de grond.

Bij vergelijking van de levenscyclus van gastheer en sluipwesp valt op dat de laatste wacht met parasiteren van rupsen totdat deze de oudere stadia hebben bereikt. De oorzaak hiervan zou een zeer lange preovipositie-periode kunnen zijn, waarin de eirijping van de wespen plaatsvindt. Een andere mogelijkheid is dat de parasieten een voorkeur voor grote rupsen hebben en met hun eiafzetting wachten tot grote rupsen aanwezig zijn. Beide mogelijkheden lijken evenwel onwaarschijnlijk, omdat door de lange wachtperiode de kans om te sterven voordat de eieren zijn afgezet aanmerkelijk zou toenemen.

Dit verschijnsel werd bestudeerd in een proef, waarin dennespanners van verschillende leeftijden aan een aantal wespen werden aangeboden en hun reacties werden vastgelegd. Bij de aanbieding werd een rups, gezeten op een dennetwijn, gedurende 5 minuten op ongeveer 1 cm afstand voor de antennen van de wesp gehouden. Hierbij was het gewenst dat alle stadia van de gastheer door elkaar konden worden gebruikt. Daartoe werd een deel van de eieren en jonge larven van de dennespanner bij de buiten heersende temperatuur en daglengte gekweekt, terwijl een ander deel bij verhoogde temperatuur (overdag 26°C, 's nachts 16°C) en korte dag (8 uren) werd gehouden. Dit had tot resultaat dat in juli rupsen van het tweede tot en met het vijfde stadium aanwezig waren. De vrouwtjes van de wesp kregen nu volgens een bepaald schema larven van verschillende grootte aangeboden, waarbij werd vastgesteld welk deel van de dieren de aangeboden gastheer met de ovipositor aanstak en welk deel van de steken tot eiafzetting leidde. De resultaten zijn samengevat in tabel 9.

Deze proeven tonen aan dat de wespen in juli tot ovipositie in staat zijn. Daarmee vervalt de mogelijkheid van de lange preovipositieperiode, waarvan hierboven sprake was. Verder blijkt dat de wespen een duidelijke voorkeur hebben om hun eieren in grote dennespanners af te zetten. Onder veldomstandigheden zijn deze in juli niet beschikbaar.

De waarneming dat de wespen in juli over rijpe eieren beschikken, deed vermoeden dat zij in de periode tot eind augustus een

Tabel 9. Resultaten van de aanbieding van larven van de dennespanner in verschillende stadia (in aselechte volgorde) aan vrouwtjes van de wesp *P. cothurnatus*. De wespen uit de proef met stadium 2 werden ook gebruikt in de proeven met stadium 3 en 4. (Samenvatting van gegevens van drs. J.C. van Veen, Vakgroep dierkunde, Landbouwhogeschool Wageningen, en de auteur.)

Stadium van de gastheer	Lengte van de gastheer (mm)	Aantal $\sigma\sigma$ van de parasiet	Percentage $\sigma\sigma$ dat de gastheer steekt	Percentage steken met ovipositie
2	9	10	0	-
3	14-16	31	10	33
4	15-20	13	69	78
4-5	18-22	73	85	97

Tabel 10. Verwerping (na contact met de antennen) en acceptatie als gastheer door de wesp *P. cothurnatus* van rupsen voorkomend op verschillende voedselplanten (Gegevens van drs. J.C. van Veen, Vakgroep dierkunde, Landbouwhogeschool Wageningen.)

Voedselplant	Aantal soorten	
	verworpen	geaccepteerd voor ovipositie
Den	7	0
Larijs	2	0
Beuk	1	0
Berk	10	2
Heide	5	0

of meer andere gastheersoorten aansteken. Daarbij werd in de eerste plaats gedacht aan soorten die in de zomer op dennebomen voorkomen. Het onderzoek dat J.C. van Veen (vakgroep Dierkunde, Landbouwhogeschool, Wageningen) hiernaar instelde toonde aan dat geen van de zeven daarvoor in aanmerking komende rupsesoorten voor de parasiet acceptabel is. Voorts bleek dat ook bij aanbod van rupsen voorkomend op andere in de streek groeiende planten de uitslag negatief was. Hierop waren echter twee uitzonderingen (tabel 10). Deze betroffen spanners, namelijk *Aethalura punctulata* (D. & S.) en *Cleora cinctaria* (D. & S.), beide levend van berkeblad. Niet alleen werden deze rupsen in het laboratorium gretig voor ovipositie geaccepteerd, maar ook werden wespen van de soort *Poecilostictus cothurnatus* gekweekt uit rupsen die in juli en augustus in het veld waren verzameld. Daarbij was interessant dat deze wespen in september uitkwamen en al na enkele dagen de dan

aanwezige grote dennespanners accepteerden voor ovipositie. De sluipwesp heeft dus waarschijnlijk twee generaties per jaar die alternerend denne- en berkespanners als gastheer gebruiken. Het voorkomen van nog andere alternatieve gastheren is niet uitgesloten.

VOORKEUR VAN DE WESP VOOR GROTE RUPSEN

In de voorgaande paragraaf is gebleken dat de wespen van de soort *P. cothurnatus* onder veldomstandigheden de rupsen van de dennespanner aansteken, wanneer deze de latere stadia hebben bereikt. Hierbij aansluitend werd gevonden dat de parasieten een duidelijke voorkeur hebben voor de latere stadia om hun eieren af te zetten. De vraag rijst nu wat de biologische betekenis is van deze voorkeur.

Om deze vraag te beantwoorden werd een proef opgezet waarin rupsen in het derde, vierde en vijfde stadium voor parasitering aan verschillende vrouwtjes van de wesp werden aangeboden (p. 103), wederom door elkaar in dezelfde tijd van het jaar (juli-augustus). Vervolgens werd op een aantal tijdstippen in de ontwikkeling van de rupsen en poppen sectie uitgevoerd om het lot van de parasiet te kunnen vaststellen. Deze tijdstippen werden in relatie tot de vervellingen van de rupsen bepaald en lagen één tot drie dagen voor of na een vervelling. Zo werd telkens een deel van de gastheren, die in het derde larvale stadium waren geïnfecteerd ter controle geopend voor en na de vervelling van stadium 3 naar 4, voor en na de vervelling van stadium 4 naar 5 en voor en na de vervelling van stadium 5 naar pop. Bij parasitering van het vierde en vijfde stadium nam het aantal controles overeenkomstig af.

De resultaten van deze proef zijn schematisch weergegeven in fig. 34. Kort samengevat luiden zij als volgt. Bij parasitering van een gastheer in het vijfde larvale stadium blijft het ei intact tot aan de vervelling naar het popstadium. Tijdens deze vervelling maakt de jonge larve met de sikkelvormige kaken (mandibulae) een gat in het chorion en in het darmepitheel en begeeft zich naar de lichaamsholte. In de pop verblijft hij tussen de lobben van het vetlichaam en eet daarvan aanvankelijk geringe hoeveelheden.

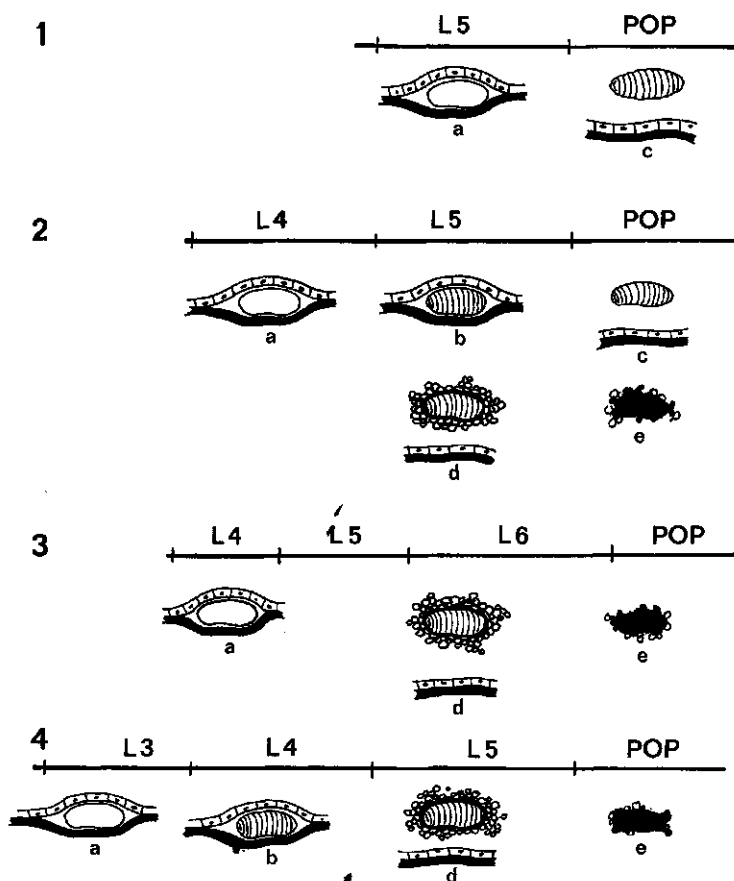


Fig. 34. Schematische weergave van de resultaten van een in de tekst beschreven proef. De lijnen hebben betrekking op dennespannerlarven die in verschillende stadia geparasiteerd zijn en die ten dele een verschillend aantal stadia in hun ontwikkeling doormaken. (1) Parasitering in het vijfde stadium en verpopping aan het eind van het vijfde stadium. (2) Parasitering in het vierde en verpopping aan het eind van het vijfde stadium. (3) Als 2, maar verpopping aan het eind van het zesde stadium. (4) Parasitering in het derde en verpopping aan het eind van het vijfde stadium. De figuurtjes a-e geven de toestand van de parasiet weer. a en b: ei in darmwand tussen epitheel en intima, c: larve vrij in lichaamsholte van de pop, d: larve ingekapseld in de lichaamsholte, e: resten van het kapsel in de lichaamsholte van de pop.

Bij parasitering in het vierde larvale stadium gebeurt in de regel hetzelfde. In ongeveer 20% van de gevallen verlaat de jonge larve het chorion en de darmwand bij de vervelling naar het

vijfde stadium en begeeft zich naar de lichaamsholte van de rups, waar hij wordt ingekapseld tengevolge van de hemogene afweerreactie van de waard. In de pop ligt het donkerbruine restant van dit kapsel tussen de vetlobben (cf. p. 99). Zoals reeds eerder werd opgemerkt heeft een deel van de dennespanners zes larvale stadia. Wanneer zulke rupsen in het vierde stadium worden geïnfecteerd, verlaten de jonge larven de darmwand bij de vervelling naar het zesde stadium en ondergaan hetzelfde lot als in het voorgaande geval.

Wanneer de rupsen in het derde stadium worden geparasiteerd (dit is, zoals boven werd uiteengezet, moeilijk voor de wesp, zodat relatief weinig gevallen voorhanden zijn), verlaat een groot deel van de jonge larven de darmwand bij de vervelling naar het vijfde stadium en deze worden eveneens in de lichaamsholte van de gastheer ingekapseld (fig. 34).

Uit deze proef blijkt dat de jonge larven op stereotiepe wijze reageren op de vervelling naar het popstadium: in alle gevallen verlaten ze de darmwand. Verder blijkt dat ze in de meeste gevallen onderscheid kunnen maken tussen een vervelling van het ene naar het volgende larvale stadium en een vervelling naar het popstadium. Treden echter tijdens het larvale leven van de gastheer twee vervellingen op nadat de infectie heeft plaatsgevonden, dan verlaten de parasieten in de regel de darmwand en worden ze door de gastheer gedood. Dit laatste gebeurt regelmatig bij infectie van het derde stadium. De biologische betekenis van de voorkeur voor de latere gastheerstadia is dus duidelijk: deze verhoogt de levenskansen van de parasiet aanmerkelijk.

INKAPSELING VAN DE PARASIET IN EEN VELDPOPULATIE

Uit het voorgaande is gebleken dat de wespen van de soort *P. cothurnatus* op de Veluwe een zomergeneratie hebben op berkespanners (en mogelijk op nog andere tot nu toe onbekende gastheren) en dat zij pas in augustus-september terugkeren naar de dennespanner. Verder is duidelijk geworden dat de wespen bij voorkeur eieren leggen in rupsen van het laatste stadium, maar dat ook het voorlaatste stadium acceptabel is (tabel 9). Tenslotte is gebleken dat bij parasitering van het laatste larvale stadium

geen sterfte door inkapseling optreedt, dat bij infectie van het vierde stadium de sterfte door hemogene afweer laag is, tenzij een aanzienlijk deel van de spanners zes ontwikkelingsstadia heeft, en dat de sterfte zeer hoog is bij parasitering van het derde stadium van de rups (fig. 34).

Hoe is nu de situatie met betrekking tot deze aspecten in de veldpopulatie op de Veluwe? Om dit na te gaan werd gedurende enkele nazomers het optreden van de vervellingen bij de rupsen vastgesteld en werd tevens de toename van het aantal geparasiteerde rupsen bepaald door middel van herhaalde bemonstering van de rupspopulatie op de bomen. (De eieren zijn bij sectie van de rups gemakkelijk te vinden). De resultaten hiervan zijn afgebeeld in fig. 35. Hieruit blijkt dat een aanzienlijk deel van de infectieperiode samenvalt met de aanwezigheid van spanners in het vierde stadium, niet alleen wanneer deze vijf stadia doormaken, maar

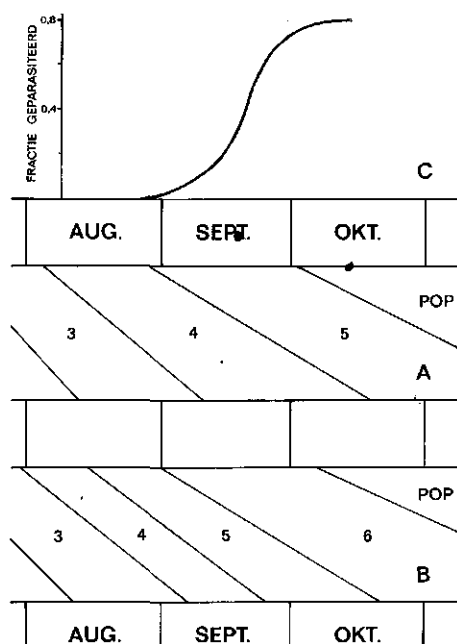


Fig. 35. Globale weergave van de overgang van de opeenvolgende, larvale stadia van de dennespanner voor (A) rupsen met vijf en (B) rupsen met zes stadia en (C) de toename van de fractie rupsen geparasiteerd door *P. cothurnatus* vastgesteld in de populatie op de Veluwe.

ook, zij het minder, wanneer er zes larvale stadia zijn. Het is dus te verwachten dat een noemenswaard deel van de larven van de parasiet door de hemogene afweerreactie van de gastheer geëlimineerd wordt, vooral in jaren waarin een groot deel van de rupsen zes stadia heeft. Dit laatste wordt ten dele bepaald door de larvale dichtheid (Klomp, 1966; Gruys, 1970). Bij dichtheden van 10 en meer rupsen per m² bosoppervlak heeft 0-10% van de larven zes stadia, maar bij lagere dichtheden kan deze fractie toenemen tot meer dan 60%.

In 1963, 1964 en 1965 werden in het dennenbos op de Veluwe enkele gegevens verzameld met betrekking tot dit aspect van de parasitering (tabel 11). Jaarlijks werd een deel van de volgroeide larven, die van de bomen vallen om in de grond te gaan verpoppen (p. 102), in trechters opgevangen. Bij deze dieren werd door sectie het aantal aanwezige eieren van de parasiet vastgesteld. Ook werd nagegaan welk deel van de larven van de wesp het chorion voortijdig had verlaten en in de lichaamsholte was ingekapseld (kolom 3). Uit tabel 11 blijkt dat het percentage rupsen met actieve afweer van jaar tot jaar sterk varieert en soms, zoals in 1965, hoge waarden kan bereiken. In 1964 en 1965 is dit percentage (kolom 4) aanzienlijk hoger dan het percentage eieren van *P. cothurnatus* dat het chorion voortijdig verlaat (kolom 3). Dit wordt veroorzaakt door de stijging van het superparasitisme, die in tabel 11 wordt weergegeven door de toename van het gemiddelde aantal eieren van de parasiet dat per geparasiteerde

Tabel 11. Overzicht van het optreden van de hemogene afweerreactie bij de dennespanner tegen de wesp *P. cothurnatus* in het dennenbos op de Veluwe tijdens drie opeenvolgende jaren. Kolom 1 geeft het aantal larven van de spanner per vierkante meter bosoppervlak in september.

	Larvale dichtheid gastheer	Percentage gastheerlarven met 6 stadia	Percentage larven van parasiet dat chorion voortijdig verlaat	Percentage geparasiteerde rupsen dat inkapselt	Gemiddeld aantal eieren per geparasiteerde gastheer
Kolom	1	2	3	4	5
1963	16	0-10	0	0	1,09
1964	4	40-60	16-19	33	1,44
1965	2,2	onbekend	23-29	67	2,11

gastheer aanwezig was (kolom 5). Parallel aan een stijging van het percentage larven met zes stadia in de populatie van de spanner van 1963 tot 1964 (voor de schatting hiervan, zie Klomp, 1966) treedt een aanmerkelijke verhoging op van het percentage parasietlarven dat het chorion voortijdig verlaat. Dit is in overeenstemming met de resultaten van de proef beschreven op p. 105. Helaas is het percentage gastheerlarven met zes stadia in 1965 onbekend.

CONCLUSIE

De dennespanner beschikt over een homogeen afweermechanisme tegen de sluipwesp *P. cothurnatus*. Dat deze wesp toch als karakteristieke parasiet van de spanner voorkomt, wordt mogelijk gemaakt doordat de wesp haar eieren afzet achter het darmepitheel dat als een barrière tegen de bloedcellen van de gastheer fungeert. Deze aanpassing is vooral effectief wanneer de gastheer-rupsen tijdens de latere stadia worden aangestoken, omdat de eieren dan bij de vervelling naar het popstadium uitkomen en de pop het vermogen tot inkapseling van deze parasiet mist. De synchronisatie van het voorkomen van deze rupsstadia met de eileggende wespen wordt gerealiseerd door alternerende parasitering van gastheren op de berk, waarop de parasiet een tweede generatie produceert die uitkomt wanneer de dennespanners het vereiste groeistadium hebben bereikt.

Afwijkingen van dit patroon treden op wanneer de jonge larve van de parasiet zijn 'schuilplaats' in de darmwand van de gastheer, in plaats van bij de pupale vervelling, reeds verlaat bij een larvale vervelling: hij wordt dan in het bloed ingekapseld en gedood. De kans op een onjuiste reactie op een vervelling wordt groter met de toename van het aantal larvale vervellingen dat na de parasitering optreedt. Dit leidt ertoe dat in sommige jaren, vooral die waarin een groot deel van de rupsen zes stadia doormaakt, bij meer dan de helft van de geparasiteerde spanners het afweermechanisme tegen deze, voor de gastheer karakteristieke parasiet werkzaam is.

5 Hoe zoeken en beoordelen parasieten hun gastheren?

INLEIDING

In hoofdstuk 1 is al gewezen op de ingewikkelde serie keuzen die een sluipwesp moet maken voordat zij overgaat tot het beleggen van de gastheer. Een gedegen kennis van dit hele proces wordt verkregen door autecologisch onderzoek. Men bestudeert hierbij de invloed van milieufactoren op de levenscyclus van een organisme en de aanpassingen van dit organisme aan het milieu. Deze relatie staat echter niet op zichzelf, maar vormt de basis voor werk op het gebied van de populatiedynamica en de biologische bestrijding van schadelijke insecten.

Bij de biologische bestrijding tracht men door het introduceren van parasieten, predatoren of ziekten de populatieaantallen van een schadelijk organisme op een acceptabel laag niveau te brengen en grote aantalsvariaties van de plaagsoort te vermijden. In de populatie-oecologie analyseert men de processen die de aantallen en de verspreiding van organismen bepalen.

ZOEKEN EN BEOORDELEN: EEN OVERZICHT

De parasiet die op een bepaald moment uit de pop kruipt bevindt zich meestal niet temidden van gastheren die in het juiste stadium verkeren om geparasiteerd te worden. Zij moet dus op zoek gaan naar geschikte gastheren om eieren af te kunnen zetten en eventueel om zich te kunnen voeden. Deze zoekfase tot en met de uiteindelijke parasitering wordt in een drietal stappen onderverdeeld (Doutt, 1964; Salt, 1935), te weten (fig. 36):

- het lokaliseren van het gastheermilieu,
- het vinden van de gastheren in dit milieu,
- het beoordelen van de geschiktheid van de gastheer.

Bij het parasiet-gastheeronderzoek wordt hier dan vaak nog

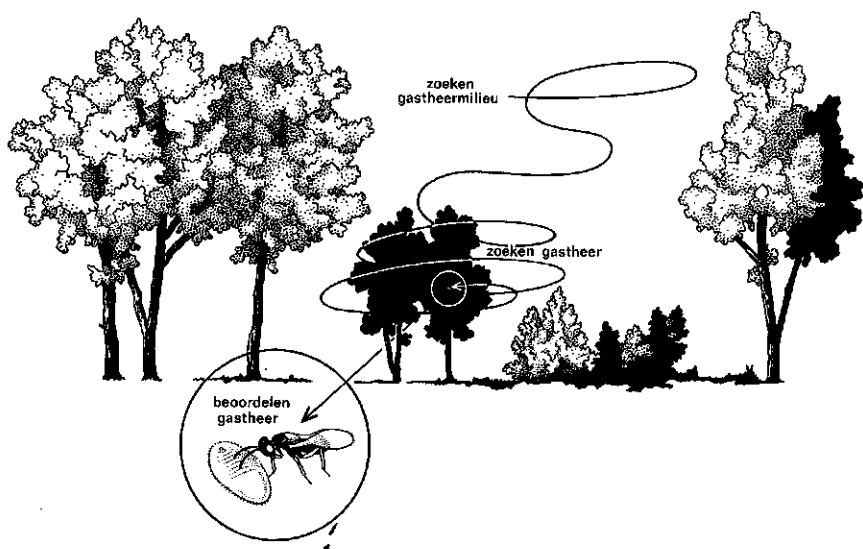


Fig. 36. Verschillende stappen bij het zoeken en beoordelen van gastheren.

een aspect aan toegevoegd: is de door de parasiet gekozen gastheer ook werkelijk geschikt? We kunnen door bestudering van dit aspect komen tot een uitspraak over de biologische betekenis van de gastheerselectie.

De genoemde drie stappen bepalen het gastheerspectrum van de parasiet: de gastheersoorten die in het gekozen milieu voorkomen en voor eileg geaccepteerd worden. Vooral de keuze van het gastheermilieu bepaalt het aantal gastheersoorten dat uiteindelijk geparasiteerd wordt. Vaak is het zo dat een bepaalde parasiet in het laboratorium veel meer gastheersoorten succesvol parasiteert dan in het veld, als men de gastheren maar in het geschikte milieu aanbiedt. Ook kunnen individuen van een soort die over het algemeen goed geaccepteerd wordt aan parasitering ontsnappen wanneer ze niet in het geprefereerde gastheermilieu voor komen. Zo parasiteert de wesp *Aphidius smithi* (Ras en Sharma) haar gastheren (bladluizen) wel als ze op boneplanten worden gekweekt en niet als de gastheer op tabaksplanten zit, doordat de parasiet zich bij het zoeken van het gastheermilieu alleen op het eerste gewas richt.

Hoewel hierna enkele algemeenheden volgen over het zoeken en

Tabel 12. Rol van de zintuigen bij het zoeken en beoordelen van gastheren.

	Zoeken gastheermilieu		Zoeken gastheer		Beoordelen gastheer	
	algemeen	zeldzaam	algemeen	zeldzaam	algemeen	zeldzaam
Reuk	x	-	x	-	-	x
Smaak	-	-	x	-	x	-
Gezicht	-	x	-	x	-	x
Gevoel	-	-	-	x	x	-
Gehoor	-	-	-	x	-	x
Combinatie	-	-	x	-	x	-

beoordelen van gastheren, moet duidelijk gesteld worden dat er eigenlijk maar bitter weinig over dit onderwerp bekend is. Hoewel er op dit moment zo'n 100.000 parasietsoorten zijn beschreven is maar van 200-300 sluipwespsoorten grofweg bekend hoe ze hun gastheren vinden en beoordelen. Slechts van enkele soorten (30-40) weet men welke factoren uit het milieu de parasiet naar zijn gastheren leiden en met behulp van welke zintuigen de informatie door de parasiet wordt verwerkt. De huidige beperkte kennis is samengevat in tabel 12.

Zoeken van het gastheermilieu

Bij de lange-afstandsoriëntatie kunnen vele factoren een rol spelen, zoals: luchtvochtigheid, temperatuur, geur, kleur en vorm van onderdelen van het milieu. De meest algemene factor lijkt de geur van het gastheermilieu te zijn (bijvoorbeeld de geur van de plant waarop een bladluisk leeft of de geur van het rottend vlees waarin de made voorkomt). Ook de geur van de gastheer of de geur van een gastheerprodukt wordt vaak genoemd als factor die lange-afstandsoriëntatie mogelijk maakt. Zo kunnen lokstoffen, die bij de communicatie tussen gastheersekse een rol spelen, de parasiet naar de gastheer leiden. Het wespje *Aphytis melinus* gaat af op de geur van de stof die haar gastheer (*Aonidiella aurantii*, een schildluisk) produceert om mannetjes te lokken (Sternlicht, 1973).

De rol van geurstoffen kan vaak op eenvoudige wijze in 'geurmeters' (olfactometers) worden aangetoond (fig. 37). In een der-

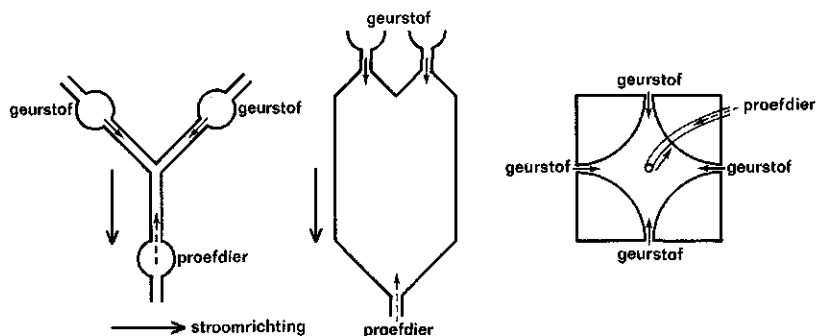


Fig. 37. Enkele olfactometers waarin de aantrekkende of afstotende werking van geurstoffen bepaald kan worden.

gelijk apparaat worden diverse geurstoffen tegelijkertijd aangeboden. De parasiet kan de desbetreffende aangeboden materialen niet zien. Men bepaalt de voorkeur van de parasiet op grond van het aantal keren dat het dier naar een bepaald geurgebied toe gaat of op grond van de tijd dat het in de verschillende geurgebieden blijft.

Voor parasieten die eieren leggen in gastheren die slechts op één plantesoort voorkomen (monofage gastheren) lijkt het zoeken van de waardplant als eerste schakel effectief. Twee voorbeelden: de bladluisparasiet *Diaeretiella rapae* (M'Int.) vindt het gastheermilieu op grond van geurstoffen die door de waardplant worden geproduceerd (Read et al., 1970); *Nasonia vitripennis*, parasiet van vliegpoppen, gaat af op de geur van rottend vlees waarin de poppen kunnen voorkomen (Laing, 1937).

Parasieten van polyfage gastheren oriënteren zich vrijwel nooit op de waardplanten waarop de gastheer voorkomt, maar op factoren die samengaan met het voorkomen van de gastheer. Witte vlieg (*Trialeurodes vaporariorum* (Westw.), een zgn. motluisc, geen echte vlieg) kan op veel verschillende planten voorkomen. *Encarsia formosa* Gahan, een parasiet die eieren legt in larven van de witte vlieg, gaat af op de geur van witte vlieg of op de geur van honingdauw die door de witte vlieg wordt gevormd. *Encarsia* reageert niet op de geur van de waardplant (Van Lenteren et al., 1977).

In een aantal gevallen is het zo dat een combinatie van fac-

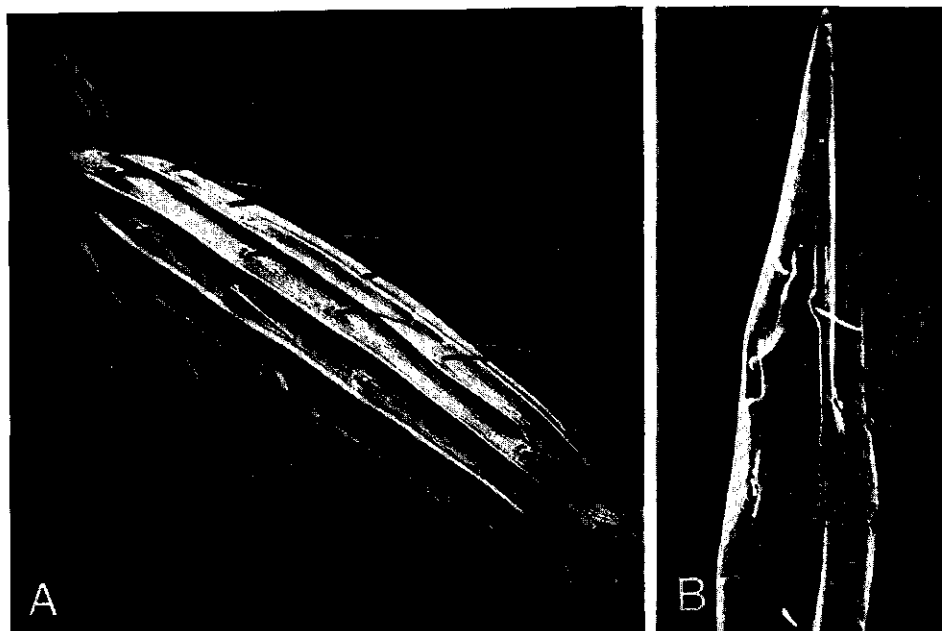


Fig. 38. Rasterlektronenmicroscop-opnamen van smaak- en reukzintuigen (de 'haartjes') die op (A) de antennen en (B) legboren van wespen voorkomen.

toren (bijvoorbeeld de waardplantgeur en de geur van de gastheer) een sterkere respons van de parasiet oplevert dan wanneer slechts één van beide voorkomt. Zo wordt de sluipwesp *Nemeritis canescens* Grav. aangetrokken door de geur van het gastheermedium (havermeel), maar als de gastheer, de meelmot *Anagasta kuehniella* (Zeller), in het meel voorkomt, is de aantrekking veel sterker (Thorpe, 1939). De receptoren waarmee de geursignalen worden opgevangen bevinden zich voornamelijk op de antennen van de sluipwesp (fig. 38). Vaak kan men aan de beweging en het richten van de antennen zien dat de wesp op een bepaalde geur reageert.

Zoeken van de gastheer

Als de parasiet het gastheermilieu heeft gevonden verandert het zoekgedrag sterk. De eerste fase - het zoeken op lange afstand - bestaat vaak uit vliegen en lopen. Gedurende de oriëntatie op

korte afstand lopen de wespen of staan zij stil. Sommige parasieten kunnen al vliegend een waardplant afzoeken naar gastheren. Zodra ze een plaats vinden waar het blad is beschadigd door het vreten van de gastheren of waar gastheren of gastheerprodukten aanwezig zijn, landt de wesp en dan vindt het typische gastheer-zoeken plaats: het blad of de stengel wordt met de antennen betrommeld totdat de wesp op een gastheer stuit (Van Lenteren et al., 1976a). De leidende factoren bij het zoeken naar de gastheer bestaan uit smaak- of geurstoffen die van de gastheer of van gastheerprodukten afkomstig zijn. De geurstoffen zijn minder vluchtig, of moeten in een hogere concentratie aanwezig zijn, dan de geurstoffen die de lange-afstandsoriëntatie bepalen: ze werken pas op een afstand van zo'n 10 cm. Het uiteindelijke vinden van de gastheer wordt in het algemeen bepaald door smaakstoffen. Van sommige van deze stoffen is de structuur bekend. Ze komen voor op de huid van de gastheer.

Er zijn parasieten waarbij geur en smaak een minder belangrijke rol spelen. *Aphidius matricariae* Haliday, een parasiet van de bladluis *Myzus persicae* (Sulzer), vindt als ze eenmaal op de waardplant is de gastheren met behulp van het gezichtsvermogen. *Asobara tabida* Nees, een parasiet van *Drosophila*-larven, lokaliseert haar gastheren via trillingen in het gastheermedium.

Bij het onderzoek naar de rol van allerlei factoren die het vinden van de gastheren bepalen, is het moeilijk de invloed van de smaakstoffen te scheiden van die van textuur, vorm en kleur van de gastheer en van diens beweging. Door ingenieuze proeven is men soms in staat om de deelinvloeden van allerlei factoren te bepalen. Uit één van die onderzoeken bleek dat bepaalde geur- en smaakstoffen de wesp aanzetten tot het uitbrengen van en steken met de legboor. Vorm, textuur en beweging van de gastheer spelen pas later, bij de uiteindelijke beoordeling, een belangrijke rol. Biedt men de juiste geur- of smaakstof aan zonder dat de gastheer aanwezig is, dan gaat de wesp de plaats waar de stof zich bevindt betasten en zij prikt met de legboor. Als de geur- of smaakstoffen van een gastheer worden verwijderd door hem te wassen, is er totaal geen reactie van de sluipwesp.

Veel onderzoekers gaan er van uit dat een wesp die zich in

het gastheermilieu bevindt lukraak rondloopt en gastheren toevallig ontmoet. Vooral de bouwers van mathematische modellen verwerken deze aanname. Er zijn echter parasieten die niet lukraak zoeken; ze merken het gebied dat ze al bezocht hebben met een geur- of smaakstof en mijden dit later. Dit heeft een meer efficiënte parasitering tot gevolg dan op grond van lukraak zoeken verwacht wordt. In hoofdstuk 6 wordt vermeld dat de sluipwesp *Pseudeucoila bochei* Weld een dergelijke merking vertoont.

Beoordelen van de gastheer

De periode tussen het vinden van de gastheer en de eigenlijke eileg is meestal erg kort. Het is daarom moeilijk na te gaan wat de parasiet precies doet. Soms neemt het vinden, beoordelen en de eileg minder dan één seconde in beslag en is onderzoek vrijwel onmogelijk. Gelukkig zijn er parasieten die hun gastheren voordat eileg plaatsvindt eerst uitgebreid onderzoeken.

Vooral tijdens de beoordeel-fase is de aanwezigheid van een combinatie van factoren van belang wil acceptatie van de gastheer plaatsvinden. Kennelijk is de hele beoordeling een ketenproces waarbij een aantal gastheerkenmerken aan bepaalde voorwaarden moet voldoen. Alleen als bepaalde geur- en smaakstoffen aanwezig zijn wordt de gastheer aan verder onderzoek onderworpen. Soms wordt de gastheer dan met de antennen betrommeld en ziet men de parasiet een bepaalde 'dans' op de gastheer uitvoeren. Gedurende die dans worden de vorm, de afmeting en de textuur van de gastheer bepaald. Voldoet een gastheer aan de juiste voorwaarden, dan vindt bij een ectoparasiet hierna meestal eileg plaats. Bij endoparasieten en sommige ectoparasieten volgt nog een fase van onderzoek: de legboor wordt in de gastheer gestoken en de samenstelling van de gastheerhemolymfe bepaalt of een ei wordt afgezet of niet.

Het beoordelen van de gastheer kan worden verdeeld in twee aspecten:

- gastheersselectie in enge zin: het selecteren van bepaalde gastheerstadia en gastheersoorten voor parasitering,
- gastheerdiscriminatie: het selecteren tussen ongeparasiteerde en reeds geparasiteerde gastheren, waarbij alleen de ongepara-

siteerde gastheren voor het afzetten van eieren worden gebruikt (Van Lenteren et al., 1978).

Het selectie- en discriminatiegedrag kunnen sterk verschillen. Tijdens de gastheersselectie zien we het al eerder beschreven ketenproces optreden. Als enkele factoren niet aan bepaalde voorwaarden voldoen (de gastheervorm is niet in orde, de smaak is niet juist, enz.) volgt er geen eileg. Op alle momenten in het ketenproces kan de wesp ophouden met de beoordeling. Parasieten vertonen dus vaak een echt selectiegedrag (Nell et al., 1976). Toch is er niet altijd sprake van selectie en kan ook op een andere manier bepaald worden welke gastheren ten prooi vallen aan de parasiet. De volgende voorbeelden tonen dat aan. Gastheren kunnen in bepaalde stadia aan parasitering ontkomen doordat hun cuticula te dik is om doorboord te worden, of omdat de activiteit van de gastheer te groot is en de parasiet geen gelegenheid krijgt om een ei te leggen. In publikaties wordt in zulke gevallen nogal eens over gastheersselectie gesproken terwijl van echte selectie geen sprake is. Immers, de wesp selecteert niet wat ze wil hebben, maar wordt in deze gevallen verhinderd een ei te leggen.

Bij gastheerdiscriminatie ziet men dat de normale beoordelingsketen op een voorspelbaar moment wordt afgebroken. Sommige parasieten merken het gebied waar (bijna) alle gastheren zijn geparasiteerd of het gebied wat doorzocht is met een bepaalde geur- of smaakstof en mijden dit gebied daarna. Zij komen dan niet meer in contact met de geparasiteerde gastheren zelf. Als het gastheergebied niet wordt gemerkt treden regelmatig contacten op met reeds geparasiteerde gastheren. Bij de groep ectoparasieten neemt de wesp meestal alleen op grond van een uitwendig smaakmerk waar of een gastheer al is geparasiteerd. Dit gebeurt vrij snel na het eerste contact van de antennen met de gastheer. De endoparasieten merken hun gastheer uitwendig en/of inwendig (tabel 13). Als de gastheren niet mobiel zijn (eieren, poppen, sessiele larvestadia) vindt uitwendige merking plaats terwijl meestal ook nog een inwendig merk wordt gegeven. Afwijzing van de gastheer treedt dan al bij het allereerste contact op, tijdens het betrommelen. Mocht de parasiet de reeds geparasiteerde gastheer toch accepteren, dan zien we dat vlak na het aanboren van

Tabel 13. Gastheerdiscriminatiepatronen van sluipwespen die stilliggende gastheren of bewegende gastheren parasiteren.

STILLIGGENDE GASTHEREN

contact met gastheer (meestal met antennen)
 ↓
 uitwendige beoordeling met antennen → afkeur 1
 ↓
 voorlopige acceptatie
 ↓
 aanboren gastheer met legboor
 ↓
 inwendige beoordeling met legboor → afkeur 2

Soorten waarbij dit discriminatiepatroon optreedt:
 gastheer: parasiet(en)

<i>Trialeurodes vaporariorum</i> :	<i>Encarsia formosa</i>
<i>Drosophila melanogaster</i> :	<i>Pachycrepoideus vindemniae</i>
<i>Aonidiella aurantii</i> :	<i>Aphytis lingnanensis</i>
	<i>A. melinus</i>
	<i>A. coheni</i>
<i>Crioceris asparagi</i> :	<i>Tetrastichus asparagi</i>

BEWEGENDE GASTHEREN

contact met gastheer (meestal direct met legboor)
 ↓
 inbrengen legboor
 ↓
 inwendige beoordeling met legboor → afkeur 1

Soorten waarbij dit discriminatiepatroon optreedt:
 gastheer: parasiet(en)

<i>Drosophila melanogaster</i> :	<i>Pseudeucoila bochei</i>
	<i>P. mellipes</i>
	<i>Cothonaspis</i> spp.
	<i>Asobara tabida</i>
	<i>Asobara</i> spp.
	<i>Aphaereta</i> spp.
<i>Liriomyza bryoniae</i> :	<i>Opius pallipes</i>

de gastheer de wesp de legboor er weer uittrekt.

Encarsia formosa maakt gebruik van een uit- en inwendig merk. Meestal ziet men dat de sluipwesp na het eerste contact met de reeds geparasiteerde gastheer, waarbij deze betrommeld wordt met de antennen, vertrekt. Als ze echter doorgaat met het trommelen en daarna overgaat tot het aanboren van de witte-vliegglarve, ziet men dat zodra de legboor in het gastheerlichaam terecht

komt, de wesp alsnog vertrekt. Waarneming van het uitwendig merk vindt plaats met receptoren op de antennen en misschien ook met receptoren op de voetleedjes (Van Lenteren et al., 1976b).

Sterk bewegende gastheren (vliegelarven, vlinderrupsen) worden door hun parasieten alleen inwendig gemerkt, en afkeuring vindt hier pas plaats nadat de legboor is ingebracht. Waarschijnlijk vindt alleen inwendige merking plaats omdat een uitwendig merk door de beweging van de gastheer op een andere, nog ongeparasiteerde gastheer kan worden overgebracht. Waarneming van het inwendige merk gebeurt d.m.v. de receptoren op de legboor (fig. 38).

Bij het bespreken van deze drie punten leek het misschien zo te zijn dat elke parasiet een bepaalde, gefixeerde 'streeplijst' afwerkt voordat eileg plaatsvindt. Veel onderzoekers gaan er inderdaad van uit dat een parasiet een volledig gefixeerd gedragspatroon heeft. Uit hoofdstuk 3 van dit boek blijkt al dat dit niet zo is, en sinds kort verschijnen er allerlei publikaties waarin het leervermogen van sluipwespen wordt genoemd. De sluipwesp associeert bijvoorbeeld een speciale kleur in de omgeving met het aanwezig zijn van de gastheer en richt zich daarop bij het zoeken van die gastheer. Zo is men in staat parasieten af te laten gaan op een bepaalde kleur nadat deze kleur is aangeboden samen met de gastheer. Dit kan weer afgeleerd worden door enige tijd gastheren zonder die kleur aan te bieden.

Ook is gevonden, dat bij het afzetten van eieren soms een leerperiode nodig is voordat het succesvol verloopt. De eerste pogingen tot eileg mislukken doordat de wesp haar legboor nog niet op het juiste moment en op de juiste plaats in de gastheer kan brengen, waardoor de gastheer ontsnapt. Het komt ook voor dat de wesp te veel verdovingsstof in de gastheer spuit waardoor deze sterft. Na enige mislukkingen ziet men dat het hele parasiteringsproces beter verloopt (Samson-Boshuizen et al., 1974). Er zijn sluipwespen die pas onderscheid tussen geparasiteerde en ongeparasiteerde gastheren kunnen maken nadat ze ongeparasiteerde gastheren hebben ontmoet. Er is na dat contact een vrijwel volledige verwerping van geparasiteerde gastheren, terwijl ze vóór het contact bijna alle geparasiteerde gastheren voor

eileg accepteren. Leren kan bij sluipwespen dus een belangrijke rol spelen.

Geschiktheid van de gastheer

Als eiafzetting heeft plaatsgevonden is het niet vanzelfsprekend dat zich in de gastheer een nieuwe parasiet zal ontwikkelen. Tal van invloeden kunnen de dood van de zich ontwikkelende parasiet tot gevolg hebben. Eén van de meest belangrijke is wel het vermogen van de gastheer om parasieteieren of -larven in te kapselen; zie voor een voorbeeld hoofdstuk 4.

Door de manier van zoeken van het gastheermilieu en de gastheer vindt eileg toch vaak plaats in de voor die parasiet geschikte gastheer en dit is het gevolg van de relatie die zich tussen die twee organismen heeft ontwikkeld. Sluipwespvrouwtjes die 'per ongeluk' een gastheer van een ongeschikte soort of leeftijd parasiteren leveren geen of weinig nieuwe sluipwespen op. Door natuurlijke selectie, waarbij de 'vergissers' direct gestraft worden, zal de bestaande relatie gehandhaafd worden. Maakt een parasiet een vergissing die niet fataal is (door een 'vreemd' gastheermilieu te kiezen en daar een gastheer van een 'vreemde' soort te parasiteren die wel goede nakomelingen oplevert), dan kan het gastheerspectrum uitgebreid worden als die nakomelingen ook 'vreemd gaan'. Succesvolle parasitering in een voor de sluipwesp 'vreemd gebied' kan leiden tot blijven zoeken in dat gebied: alweer een voorbeeld van leren bij sluipwespen. Veel verschillende sluipwespsorten werden in dit hoofdstuk gebruikt om allerlei onderdelen van het gedrag te illustreren. In tabel 14 is het zoek- en beoordeelpatroon van twee sluipwespen zo volledig mogelijk weergegeven. Voor meer gegevens over wat in dit hoofdstuk wordt besproken, wordt verwezen naar Douth (1959) en Vinson (1975, 1976).

PSEUDEUCOILA BOCHEI, EEN PARASIET VAN DROSOPHILA-SOORTEN: EEN VOORBEELD

In deze paragraaf zal aan de hand van het overzicht een bijzonder geval worden behandeld. Larven van *Drosophila*-soorten (o.a. het

Tabel 14. Zoek- en beoordelingsgedrag van twee sluipwespen.

A. *ENCARSIA FORMOSA*, parasiet van witte vlieg-larven (onderzoek Nell).

Zoeken gastheermilieu	vliegen ↓ gastheermilieu gevonden; oriëntatie op lange afstand op grond van geur van gastheer of geur gastheerprodukten m.b.v. receptoren op de antennen ↓	
Zoeken gastheer	lopen; het gastheermilieu wordt met de antennen betrommeld ↓ gastheer gevonden; oriëntatie op korte afstand op grond van reuk, smaak of gevoel m.b.v. receptoren op de antennen ↓	→ stopt zoeken; hinder van andere parasieten → gastheer niet gevonden; geen of te weinig gastheren aanwezig
Beoordeling gastheer	<u>betrommelen gastheer; uitwendige conditie wordt getest m.b.v. receptoren op de antennen</u> ↓ voorlopige acceptatie; gastheerhuid wordt doorboord met legboor ↓ legboor inbrengen; inwendige conditie van de gastheer wordt getest m.b.v. receptoren op de legboor ↓ gastheer geaccepteerd ↓ eileg	→ gastheer niet geaccepteerd; verkeerde soort reeds geparasiteerd → gastheer niet geaccepteerd; verkeerd stadium of reeds geparasiteerd
Geschiktheid gastheer	gastheer geschikt ↓ nieuwe parasiet	→ gastheer niet geschikt (zie fig. 50) ↓ parasietei, parasietlarve of parasietpop sterft

bananevliegje) leven in rottend fruit. De sluipwesp *Pseudeucoila bochei* zoekt hierin door regelmatig met haar legboor in de rotte laag te prikken. Vindt ze een gastheer, dan wordt de legboor ingebracht, de gastheer wordt gekeurd en er kan eileg volgen. Dit neemt ongeveer 25 seconden in beslag. Het ei levert na verloop van tijd een parasietlarve (fig. 39), maar de gastheer ontwik-

Tabel 14. Vervolg.

B. ASOBARA TABIDA, parasiet van Drosophila-larven (onderzoek Van Alphen).

Zoeken gastheer milieu	vliegen ↓ gastheermilieu gevonden; oriëntatie op lange afstand op grond van geur van gastheermilieu m.b.v. receptoren op de antennen ↓	
Zoeken gastheer	lopen en stilstaan ↓ gastheer gevonden; oriëntatie op korte afstand op grond van trillingen in het gastheermilieu ↓ doorboring gastheerhuid met legboor ↓	→ stopt zoeken; hinder van andere parasieten → gastheer niet gevonden; geen, te weinig of onbereikbare gastheren → gastheerhuid niet doorboord; huid te dik
Beoordeling gastheer	<u>inwendige conditie wordt getest op grond van smaak m.b.v. receptoren op de legboor</u> ↓ gastheer geaccepteerd ↓ eileg ↓	→ onderbreking testen: gastheer te actief → gastheer niet geaccepteerd; verkeerde soort, verkeerd stadium of reeds geparasiteerd
Geschiktheid gastheer	gastheer geschikt ↓ nieuwe parasiet	→ gastheer niet geschikt (zie fig. 50) ↓ parasietei, parasiet-larve of parasietpop sterft

kelt zich schijnbaar normaal verder. Zodra de gastheer verpopt vreet de parasiet het gastheerweefsel aan en verpopt dan zelf in de gastheerpop. Er kan maar één sluipwesp per gastheer opgroeien.

Zoeken van het gastheermilieu

Een pot met 500 wespevrouwtjes wordt in het midden van een kamer gezet (fig. 40). Op anderhalve meter vanuit het midden staat op onderling gelijke afstand een aantal flesjes waarin zich bevin-

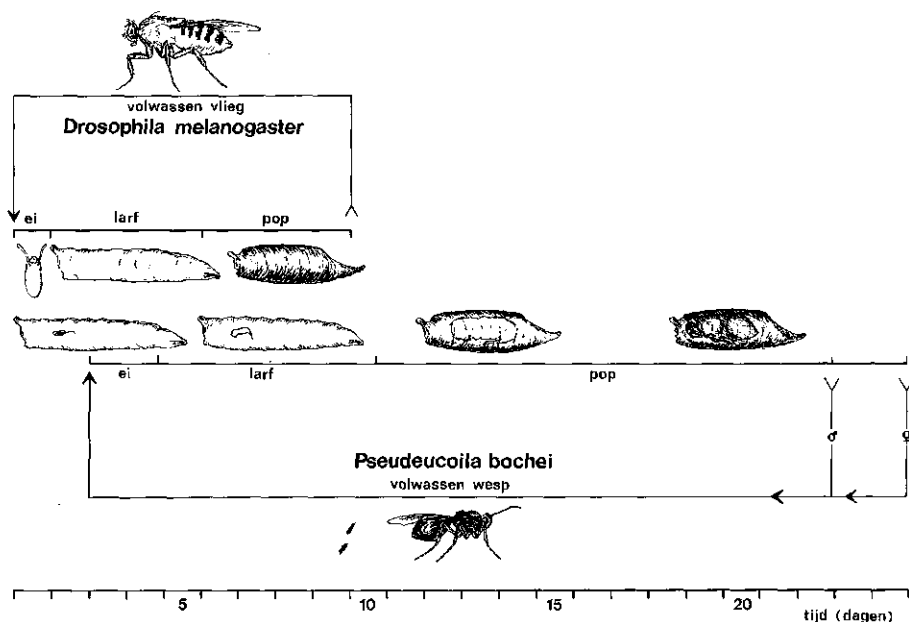


Fig. 39. Ontwikkeling van de sluipwesp *Pseudeucoila bochei* in de gastheer *Drosophila melanogaster*.

den: gist of gastheerlarven of gist met daarin gastheerlarven. Het deksel wordt van de wespepot gehaald en na 1 uur wordt het aantal binnengekomen wespen per flesje geteld. Een tweede telling volgt 5 uur na de start van de proef. Resultaat: in de flesjes met alleen gastheren bevinden zich geen sluipwespen, in de flesjes met gist bevinden zich evenveel sluipwespen als in die met gist en gastheren. Conclusie:

- wespen vliegen niet naar gastheren,
- wespen vliegen niet vaker naar 'gist + gastheren' dan naar 'gist' alleen,
- kenpelijk is de geur van gist en/of gistingsprodukten de factor die de wespen naar de plaats leidt waar gastheren voorkomen; de aanwezigheid van gastheren speelt hierbij geen rol.

Tast en smaak spelen geen rol bij deze lange-afstandsoriëntatie, gehoor waarschijnlijk ook niet. Als deze proef in het donker herhaald wordt krijgt men dezelfde resultaten: ook gezicht is dus niet van belang.

In een proef met de zgn. olfactometer van Petterson is ge-

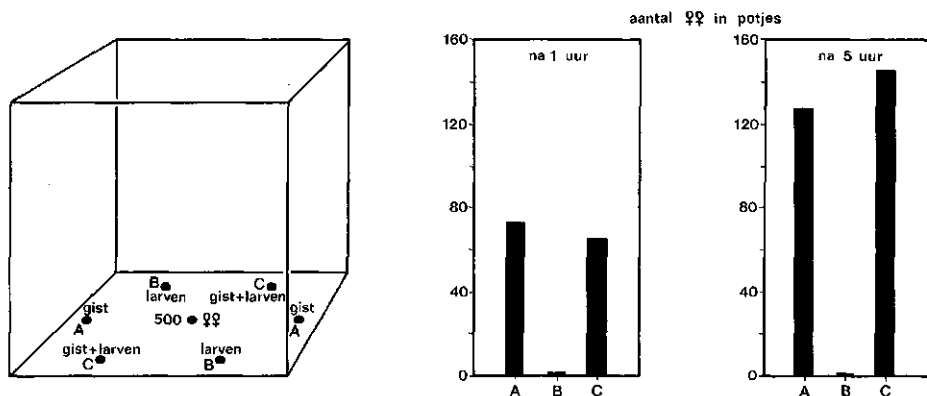


Fig. 40. Proefopzet en resultaten van een proef waarbij 500 *Pseudeucoila*-vrouwtjes in een kamer worden losgelaten waarin drie verschillende milieus worden aangeboden.

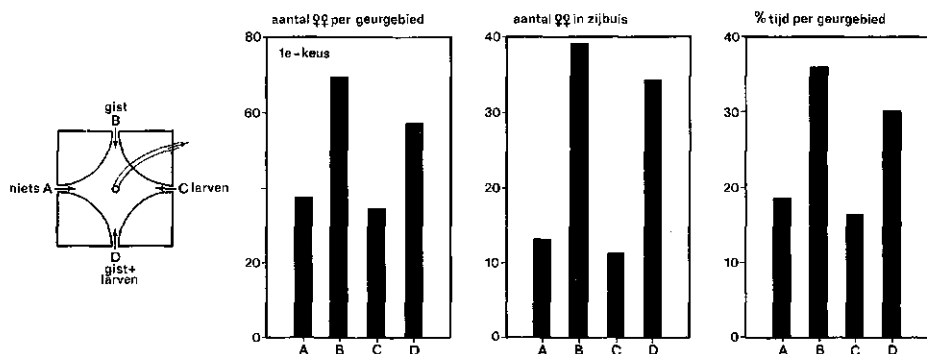


Fig. 41. Proefopzet en resultaten van een proef in een olfactometer waarin tegelijkertijd 4 verschillende geurcombinaties worden aangeboden (onderzoek Van Dongen).

toetst welke factoren bij de lange-afstandsoriëntatie van belang zijn. De proefopzet is als volgt (fig. 41). Tussen twee glazen platen bevindt zich een perspexplaat met een uitsparing die aansluit op vier zijkanalen. In één van de glazen platen zit in het midden een afzuigkanaal. De vier zijkanalen (de instroomopeningen) zijn verbonden met potjes waarin zich de te testen stoffen bevinden. Het te toetsen dier wordt door het afzuigkanaal naar binnen gebracht. Daarna wordt de lucht aange-

zogen en er ontstaan vier duidelijk gescheiden geurgebieden. Door de zijkanalen wordt agar- + gistgeur, agar- + gist- + gastheergeur, agar- + gastheergeur of alleen agargeur aangezogen. Tweehonderd wespen worden elk gedurende 20 minuten geobserveerd en er wordt genoteerd of zij vaker in één bepaald gebied verkeren dan in de andere, of zij één van de zijbuizen inlopen, enz.

De resultaten zijn in drieën gesplitst. In de grafiek ziet men dat de eerste keuze van de wesp - het eerste gebied waar een wesp heen loopt - vaker voor een gebied met 'gistgeur' of 'gist- + gastheergeur' is dan voor een gebied met 'gastheergeur' of 'agargeur'. In de volgende grafiek is uitgezet hoeveel vrouwtjes de zijbuisjes inlopen. De meeste lopen een buis in met 'gistgeur' of 'gist- + gastheergeur', en er lopen evenveel vrouwtjes de zijbuis in met 'gastheergeur' als die met 'agargeur'. In de derde grafiek is het percentage van de totale tijd dat de wespen in een bepaald geurgebied verblijven uitgezet. Ook hier is te zien dat de vrouwtjes het langst in gebieden met 'gistgeur' of 'gist- + gastheergeur' verblijven. Conclusies:

- wespen lopen vaker naar, en verblijven langer in een gebied met 'gistgeur' en 'gist- + gastheergeur' dan naar of in een gebied met 'gastheergeur' of met alleen 'agargeur',
- wespen lopen niet vaker naar, en verblijven niet langer in een gebied met 'gist- + gastheergeur' dan naar of in een gebied met 'gistgeur' alleen,
- wespen lopen niet vaker naar, en verblijven niet langer in een gebied met 'gastheergeur' dan naar of in een gebied met alleen 'agargeur',
- kennelijk vormt de geur van gist en/of gistingsprodukten de factor waarop de oriëntatie plaatsvindt. De aanwezigheid van gastheren speelt geen rol.

Onderzoek dat kort geleden in Frankrijk is verricht toonde aan dat aan *Pseudeucoila* verwante parasieten van *Drosophila*-larven zich vooral op ethanolgeur richten (Carton, 1976). Ook *Drosophila*'s zelf doen dit sterk. Op dit moment denkt men dan ook dat *Pseudeucoila* het gastheermilieu vindt door de ethanolgeur waar te nemen die uit het gistend milieu ontsnapt.

Een heel eenvoudig experiment laat zien dat ook het starten van het gastheerzoekgedrag wordt bepaald door de aanwezigheid van gist en/of gistingsprodukten. De proefopzet is als volgt. Er worden vier petrischaaltjes klaargemaakt, één met agar, een ander met agar + gist, een derde met agar + gastheren en de laatste met agar + gist + gastheren. Er wordt in één van de petrischaaltjes een wespevrouwkje losgelaten en ze mag daar dan één minuut blijven, daarna wordt ze in het volgende schaalpje gebracht. Resultaten: op 'agar' en op 'agar + gastheren' vertoont de wesp geen zoekgedrag, ze loopt heen en weer of zit stil. Bij de aanwezigheid van gist wordt wel gezocht: de legboor wordt uitgebracht en ze prikt één tot tweemaal per seconde in de gist (tabel 15). Conclusie:

- de aanwezigheid van gastheren ontlokt geen zoekrespons op korte afstand bij de parasiet,
- ook als de wesp zich op het gastheermilieu bevindt wordt het zoeken naar de gastheren zelf bepaald door de aanwezigheid van gist en/of gistingsprodukten,
- de wespen zoeken in 'gist' even goed als in 'gist + gastheren' (de prikfrequentie is even hoog), althans gedurende de minuut dat het experiment duurt.

Een volgende vraag is: wat bepaalt hoe lang de wesp blijft zoeken en waardoor vertrekt ze op een bepaald moment? Eén van de migratiefactoren is het niet of in onvoldoende mate aanwezig zijn van gastheren. Afhankelijk van de grootte van de aangetaste plek prikt de wesp een bepaalde tijd. Vindt ze in die bepaalde tijd niets, dan vertrekt ze. Gastheren die in lage dichtheden

Tabel 15. Overzicht van de activiteiten die door een *Pseudeucoila*-vrouwkje gedurende één minuut worden verricht in petrischaaltjes waarin zich verschillende materialen bevinden (onderzoek Steemers).

	Prikken ja/nee	Aantal prikken per minuut
Agar	nee	
Agar + gist	ja	91
Agar + larven	nee	
Agar + gist + larven	ja	87

voorkomen ontsnappen daardoor aan parasitering (in het volgende hoofdstuk wordt het belang hiervan verklaard). Vindt de wesp binnen die eerste korte zoekperiode een gastheer, dan blijft ze daarna nog vrij lang doorzoeken. Antennen, ogen en tarsen spelen geen rol bij de lokalisatie van de gastheer. Soms rijdt de parasiet een stukje mee op de rug van een in gist kruipende gastheer, terwijl ze dan toch niet in staat is hem te lokaliseren en parasiteren: ze prikt links en rechts in de gist zonder hem te raken.

Vindt ze wel een gastheer dan hangt het van de gastheersoort en -leeftijd af of ze er in slaagt de legboor in het gastheerlijk te brengen. Sommige gastheersoorten bezitten een te dikke huid of zijn te actief om geparasiteerd te worden. Met behulp van de volgende twee experimenten wordt dit nader onderzocht.

Daar bij het bekijken van parasiteringsgedrag blijkt dat de wesp soms niet door de huid van een gastheer komt, wordt van diverse soorten op diverse leeftijden de huiddikte gemeten met behulp van microscopische preparaten. Ook worden parasieten bij larven van verschillende leeftijden gebracht en wordt het gedrag gedurende enige tijd geobserveerd. Dit wordt met 15 vrouwtjes per gastheerleeftijd uitgevoerd. Daarbij wordt gelet op het aantal niet geslaagde pogingen tot eileg door het afglijden van de legboor op de gastheerhuid. Na afloop wordt de volgende verhouding berekend:

$$\frac{\text{aantal niet gesl. pogingen} + \text{aantal gesl. pogingen tot eileg}}{\text{aantal geslaagde pogingen tot eileg}}$$

Als de verhouding 1 is wil dat zeggen dat elk contact resulteert in eileg. Resulteren een aantal contacten niet in eileg omdat de gastheer een te dikke huid heeft, dan is de verhouding groter dan 1. Resultaten en conclusies (fig. 42): de huiddikte neemt toe bij het ouder worden van de gastheer, vooral tussen leeftijden van 48 en 72 uur. Het aantal keren dat een parasitering wordt afgebroken doordat de huid te dik is neemt ook toe. Vooral bij 72-uur oude larven vindt men vaak mislukkingen, 38 van de 39 pogingen lopen op niets uit.

Zoals gezegd mislukt parasitering ook wel door de afweeracti-

aantal niet gesl. pogingen + aantal gesl. pogingen tot eileg

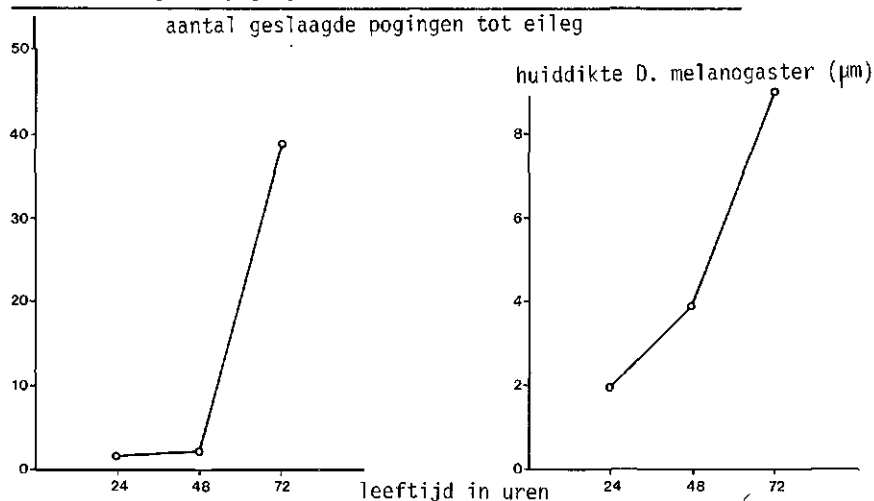


Fig. 42. Huiddikte van *Drosophila melanogaster*-larven bij drie leeftijden en het aantal mislukte pogingen tot eileg door de sluipwesp *Pseudeucoila* bij een toename van de huiddikte (onderzoek Van Battum e.a.).

viteit van de gastheer. Het meten van deze activiteit is erg moeilijk. Soms draait de gastheer om zijn lengte-as, in andere gevallen kruipt hij zeer snel weg. Omdat meting van deze activiteiten in het gistmedium onmogelijk is, wordt de kruipsnelheid van larven buiten het gastheermedium bepaald. Met behulp van een tekenspiegel wordt de route getekend die de larve aflegt op een agarbodem; iedere 10 seconden wordt een streepje gezet dwars op dit loopspoor. Na afloop wordt met een curvimeter de afgelegde afstand per 10 seconden bepaald. De eigenlijke proef bestaat uit het observeren van het gedrag van sluipwespen die bij larven van verschillende leeftijden worden gebracht: er wordt vooral gelet op de invloed van de activiteit op het mislukken van eileg. Het is eenvoudig om dit soort mislukkingen van die door een te dikke huid te onderscheiden. De wesp brengt hier namelijk eerst haar legboor in de gastheer. Door deze steek gaat de gastheer kruipen of om zijn lichaamsas draaien. Bij jonge larven slaagt de wesp er meestal in de larve te verdoven voordat ze in de gist wordt getrokken en moet loslaten. Ze kan de gastheer min of meer 'vasthouden' doordat ze op haar legboor een rij tandjes bezit op

een uitstekende richel (zie fig. 47). De wesp moet oudere larven noodgedwongen loslaten, anders wordt ze de gist ingetrokken. Het laatste komt soms voor en dan ziet men de wesp lange tijd bezig met het reinigen van haar lichaam.

Ook bij deze proef is berekend:

$$\frac{\text{aantal niet gesl. pogingen} + \text{aantal gesl. pogingen tot eileg}}{\text{aantal geslaagde pogingen tot eileg}}$$

Resultaten en conclusies (fig. 43): naarmate de larven ouder worden neemt de activiteit toe. Vooral eileg in larven met een leeftijd van 72 uur wordt vaak voortijdig beëindigd door een grote activiteit. Door de gelijktijdige toename van huiddikte en activiteit worden larven van deze leeftijd van *Drosophila melanogaster* vrijwel nooit geparasiteerd. Dezelfde experimenten zijn ook voor andere gastheersoorten verricht. Hieruit bleek dat bepaalde soorten nooit geparasiteerd worden, òf omdat ze op elke tijd een te dikke huid bezitten, òf omdat ze erg actief zijn. Weer andere soorten kunnen tot vlak voor de verpoping geparasiteerd worden daar ze weinig actief zijn en een dunne huid hebben.

$$\frac{\text{aantal niet gesl. pogingen} + \text{aantal gesl. pogingen tot eileg}}{\text{aantal geslaagde pogingen tot eileg}}$$

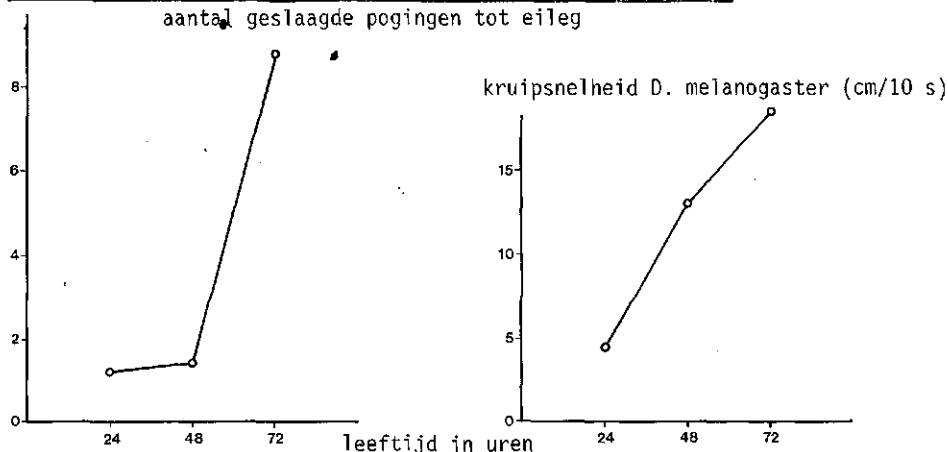


Fig. 43. Kruipsnelheid van *Drosophila melanogaster*-larven bij drie leeftijden en het aantal mislukte pogingen tot eileg door de sluipwesp *Pseudeucoila* bij een toename van de activiteit.

Als de gastheerhuid doorboord is vindt verdoving van de gastheer plaats. Dit gebeurt waarschijnlijk met stoffen uit de accessori-sche geslachtsklieren (in hoofdstuk 1 zijn deze klieren bespro-ken). Gedurende de eerste seconde dat de legboor in het gastheer-lichaam is wordt de conditie van de gastheer getest. Is de gast-heer van een 'goede soort' en nog niet geparasiteerd, dan wordt de legboor verder uit het achterlijf gebracht en vindt na 20-25 seconden de eiafzetting plaats. Tijdens of na de eiafzetting wordt een merkstof in de gastheer gespoten, waardoor de wesp bij latere ontmoetingen na kan gaan dat deze gastheer al is gepara-siteerd. De stof waarmee de gastheer verdoofd wordt is niet de-zelfde als de merkstof want verdoofde maar niet belegde gastheren worden bij latere ontmoetingen voor eileg geaccepteerd.

Tijdens die eerste seconde dat de legboor in het gastheerlijf zit wordt kennelijk getest of de gastheer in de geschikte staat voor parasitering verkeert. Al eerder werd vermeld dat gastheer-selectie in twee aspecten kan worden verdeeld, nl. gastheerselec-tie in enge zin (het selecteren van larven van bepaalde soorten of leeftijden) en gastheerdiscriminatie (het onderscheiden van geparasiteerde van ongeparasiteerde gastheren).

De gastheersselectie wordt met behulp van de volgende proefop-zet onderzocht. In een petrischaaltje worden gastheren van be-paalde soorten en leeftijden aan één sluipwesp aangeboden. Het vrouwtje wordt voortdurend geobserveerd; per soort of leeftijd worden 15 vrouwtjes getoetst. Bij dit experiment wordt gelet op het aantal keren dat de gastheer wordt afgekeurd nadat de leg-boor is ingebracht. De volgende verhouding is berekend:

$$\frac{\text{aantal afkeuringen} + \text{aantal keren eileg}}{\text{aantal keren eileg}}$$

Er zijn acht gastheertypen getoetst, nl. larven van *Drosophila melanogaster* Meigen en *D. funebris* F. die op het moment van pa-rasitering 24, 48 en 72 uur oud zijn, en larven van *D. hydei* Sturt. van 24 en 72 uur oud. De resultaten staan in tabel 16. De ver-houding verschilt bij de diverse gastheersoorten en -leeftijden.

Tabel 16. Verhouding van het aantal afkeuringen ten opzichte van het aantal keren eileg in verschillende larvesoorten en -leeftijden (onderzoek o.a. Van Battum en Samson-Boshuizen).

Larvesoort	Leeftijd (in uren)	aantal afkeuringen + aantal keren eileg
		aantal keren eileg
<i>Drosophila melanogaster</i>	24	1,12
<i>D. melanogaster</i>	24	1,17
<i>D. melanogaster</i>	48	1,07
<i>D. melanogaster</i>	72	1,41
<i>D. funebris</i>	24	1,07
<i>D. funebris</i>	48	1,19
<i>D. funebris</i>	72	1,10
<i>D. hydei</i>	24	1,64
<i>D. hydei</i>	72	1,77

Sommige larven (*hydei*) worden bijna tweemaal zo vaak afgekeurd als andere (*funebris*). Het lijkt er dus op dat *Pseudeucoila* een actieve gastheerselectie pleegt.

In elke gastheer kan zich maar één parasiet ontwikkelen. Wordt er meer dan één ei per gastheer gelegd dan worden er dus eieren verspild. Om na te gaan of de sluipwesp discrimineert tussen reeds geparasiteerde gastheren en nog niet geparasiteerde gastheren wordt de volgende proef uitgevoerd. In een petrischaaltje worden geparasiteerde en ongeparasiteerde larven gebracht. Een vrouwtje wordt in de petrischaal gebracht en haar gedrag wordt voortdurend geobserveerd. Als een larve wordt geparasiteerd wordt hij verwijderd en vervangen door een nieuwe ongeparasiteerde of eenmaal geparasiteerde larve.

Resultaten: de gegevens van zeven verschillende vrouwtjes worden opgeteld. Het aantal contacten met geparasiteerde larven ligt wat lager dan die met ongeparasiteerde. Bij ongeparasiteerde larven resulteren alle contacten in eileg; er worden geen ongeparasiteerde gastheren afgekeurd. Van alle geparasiteerde gastheren wordt er slechts één nogmaals belegd. Conclusie: *Pseudeucoila*-vrouwtjes zijn uitstekend in staat onderscheid te maken tussen geparasiteerde en ongeparasiteerde gastheren en ze leggen geen eieren in reeds geparasiteerde larven.

Soms vindt men wel meer dan één ei per gastheer en vooral bij experimenten waarin de wesp vrij lang bij een gering aantal gast-

heren moet blijven is superparasitering algemeen. Hieronder worden zes factoren genoemd die superparasitering zouden kunnen veroorzaken. Bij elk punt wordt het onderzoek beschreven dat werd verricht om de invloed van die bepaalde factor vast te stellen (Van Lenteren, 1976).

1. Een wespvrouwkje legt meer dan één ei per eileghandeling.
- Bij sectie van enige duizenden gastheerlarven waarop slechts eenmaal een wesp in eileghouding was waargenomen, werd nooit meer dan één ei gevonden. Superparasitering wordt dus niet veroorzaakt doordat een vrouwkje twee of meer eieren per keer legt.
2. Een vrouwkje herkent gastheren waarin door andere vrouwkjes van dezelfde soort al een ei is gelegd niet als geparasiteerd en legt er alsnog een ei in. - Gastheren die tevoren door andere *Pseudeucoila*-vrouwkjes waren geparasiteerd werden in precies dezelfde mate voor parasitering geweigerd als gastheren die tevoren door haarzelf waren geparasiteerd. Van enkele proefseries samen was het eindresultaat als volgt: in totaal traden 390 contacten tussen gastheren en parasieten op, 223 maal met ongeparasiteerde gastheren hetgeen altijd resulteerde in acceptatie van de gastheer en 167 maal met geparasiteerde waarvan slechts één in eileg resulteerde.
3. Een wesp komt een gastheer tegen waarin heel kort tevoren een ei gelegd is, maar herkent deze gastheer nog niet als geparasiteerd omdat de 'merkstof', op grond waarvan het onderscheid mogelijk is, nog niet opgemerkt wordt. - In fig. 44 is het verloop van het percentage afkeur weergegeven. Negentig seconden na de eerste eileg werden alle gastheren voor verdere eileg verworpen (zie echter ook de twee laatste punten). Accepteren of verwerpen van geparasiteerde gastheren in de hieraan voorafgaande periode hangt af van de lengte van het tijdsinterval tussen het eerste en het tweede contact, en van de afstand tussen de plaatsen waar de gastheer de eerste en de tweede maal wordt aangeprikt. Is deze afstand groot dan is de kans op eileg groter: de merkstof heeft dit deel van het lichaam nog niet bereikt. De gastheer wordt van een 'merk' voorzien gedurende of vlak na de echte eiafzetting, waarschijnlijk door produkten uit de accessorische geslachtsklieren van de parasiet. Omdat de merkstof zich zeer

percentage afkeur

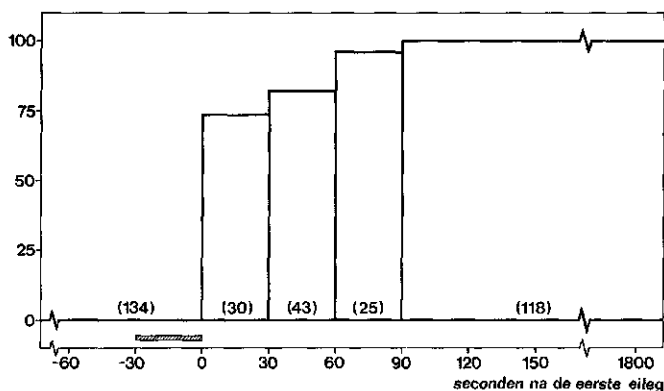


Fig. 44. Percentage afkeur van eenmaal geparasiteerde larven op verschillende momenten na de eerste eileg. De getallen tussen haakjes geven het aantal contacten met gastheren weer; het gearceerde blokje geeft de periode weer waarin eileg plaatsvindt.

snel door de gastheer verbreidt, is het aantal gevallen van superparasitering dat in deze korte spanne tijds kan ontstaan uiterst gering.

4. Twee of meer vrouwtjes leggen tegelijkertijd een ei in dezelfde gastheer. - Simultane eileg door meer dan één wesp in één gastheer wordt zelden waargenomen en zal dus maar een gering aantal superparasiteringen veroorzaken. Door de geringe afmetingen van de gastheer kunnen maximaal twee wespen dezelfde gastheer op hetzelfde moment aanprikken.

5. De neiging van de wesp om eieren te leggen neemt, doordat ze gedurende lange tijd alleen maar geparasiteerde gastheren ontmoet waarin ze geen eieren legt, dusdanig toe dat ze er tenslotte toch toe overgaat om eieren af te zetten in deze geparasiteerde gastheren. - Een sterke neiging tot eileg zal alleen een hoge superparasiteringsgraad kunnen veroorzaken als de wespen geen gelegenheid hebben om een plaats te verlaten waar alle gastheren geparasiteerd zijn, of als het totale aantal parasieten relatief groot is ten opzichte van het totale aantal gastheren. In het algemeen zal een wesp vertrekken van een plaats waar ze een hoog percentage van gastheren geparasiteerd heeft of waar ze uitsluitend geparasiteerde gastheren aantreft. Deze neiging tot ver-

trek is zeer sterk; alleen wanneer de wesp kunstmatig gedwongen wordt om gedurende enige uren aaneen bij geparasiteerde gastheren te blijven kan superparasitering optreden, waarschijnlijk omdat de neiging tot eileg z6 toeneemt dat de 'drempel' om eieren te leggen in geparasiteerde gastheren tijdelijk wordt overschreden. In fig. 45 is de parasiteringsactiviteit van twee vrouwtjes weergegeven. In het ene geval (A) kreeg het vrouwtje 25 gastheren aangeboden die na parasitering niet werden vervangen. Er kwamen dus steeds meer geparasiteerde larven voor. Het aantal afkeuringen steeg dan ook na verloop van tijd. Na een aantal afkeuringen (10-20 in successie) verliet de wesp het gastheermilieu (zie de dunne i.p.v. de brede streep boven in de grafiek) en probeerde de proefopstelling zelfs te verlaten (dwarsstreepjes op dunne lijn). Aangezien de proefopstelling gesloten was, lukte het niet en keerde de wesp weer terug naar het gastheermilieu. Het heen en weer lopen van en naar het gastheermilieu herhaalde zich voortdurend. Zo af en toe vond er na vele afkeuringen een superparasitering plaats. In fig. 45 B zijn de resultaten afgebeeld van een situatie waarbij de geparasiteerde larven steeds werden vervangen door ongeparasiteerde. In dit geval legde de sluipwesp regelmatig eieren, keurde vrijwel nooit een gastheer af, verliet het gastheermilieu veel minder vaak en probeerde de proefopstelling slechts eenmaal te verlaten.

6. Een vrouwtje heeft het verschil tussen wel en niet geparasiteerde gastheren nog niet leren kennen. - Wespen zijn niet in staat om geparasiteerde gastheren als zodanig te herkennen voordat ze ongeparasiteerde gastheren hebben ontmoet. Wanneer 'onervaren' vrouwtjes alleen geparasiteerde gastheren tegenkomen kan dit tot veel superparasiteringen leiden. In fig. 46 staan resultaten afgebeeld van proeven waarbij onervaren sluipwespen (sluipwespen die nooit eerder parasiteerden) geparasiteerde of ongeparasiteerde larven drie tot vijf maal gedurende een half uur werden aangeboden; tussen de aanbiedingen was steeds een pauze van een half uur. In serie A ziet men dat onervaren vrouwtjes vrijwel alle geparasiteerde gastheren accepteerden. Serie B is de controle-situatie, hieruit kan worden geconcludeerd dat onervaren vrouwtjes ongeparasiteerde gastheren in dezelfde mate accepteren als geparasiteerden. Bij C, waarbij eerst ongeparasiteerde en

cumulatief aantal keren eileg en afkeuringen

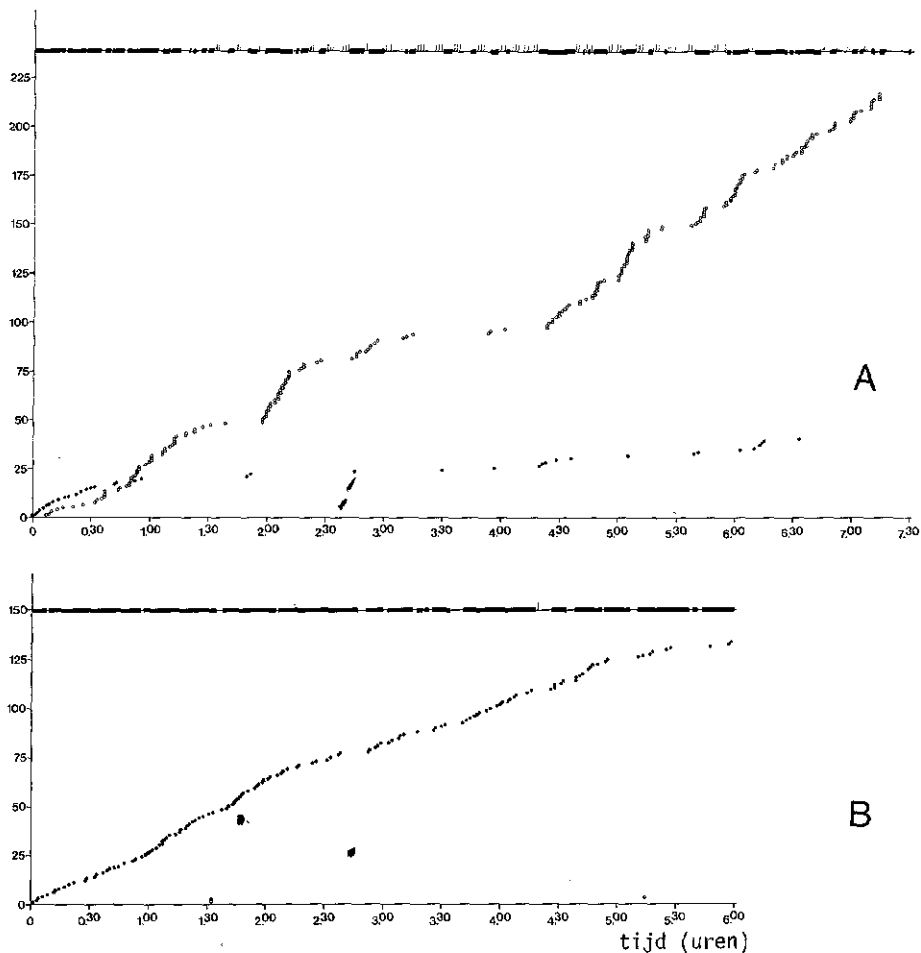
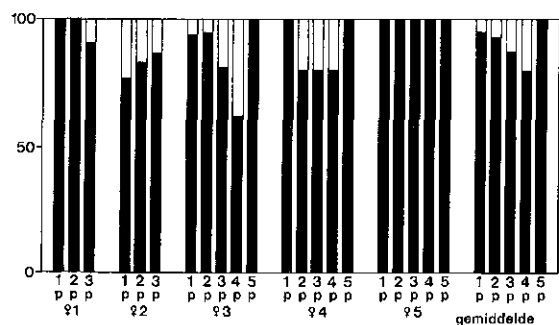
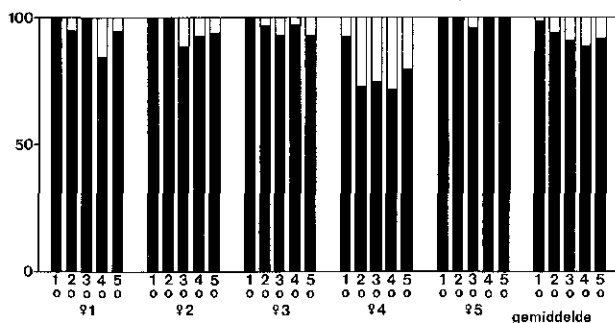


Fig. 45. Cumulatief aantal geslaagde pogingen tot eileg (A en B:●) en afkeuringen (A en B:○) gedurende de periode dat een *Pseudeucoila*-vrouwtje bij 25 gastheren verblijft. De lijn bovenin de grafiek geeft de tijd weer dat de wesp op gist aan het zoeken is (zwarte balk), of de tijd dat de wesp niet zoekt (dunne lijn). De dwarsstreepjes geven ontsnappingspogingen weer. (A) Serie experimenten waarbij de geparasiteerde larven niet worden vervangen; bij de controle (B) worden de geparasiteerde larven wel vervangen.

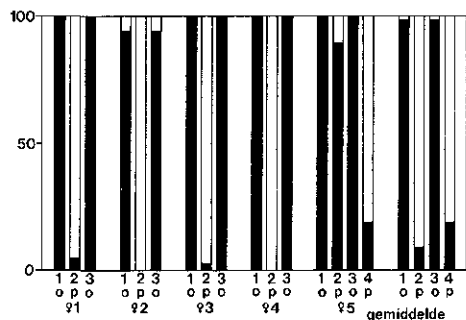
daarna geparasiteerde gastheren werden aangeboden, ziet men dat de vrouwtjes na het aanbieden van ongeparasiteerde larven de meeste geparasiteerde gastheren afkeurden. In situatie D, waar afwisselend geparasiteerde en ongeparasiteerde gastheren werden



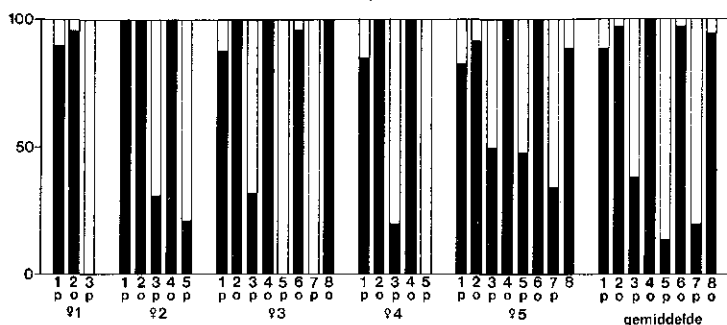
A



B



C



D

Fig. 46. Percentage (vertikaal) acceptatie (■) en afkeur (□) van ongeparasiteerde (O) of geparasiteerde (P) larven door onervaren *Pseudeucoila*-vrouwtjes. Aanbieding van (A) geparasiteerde gastheren, (B) ongeparasiteerde gastheren (controle serie), (C) afwisselend ongeparasiteerde en geparasiteerde gastheren en (D) afwisselend geparasiteerde en ongeparasiteerde gastheren.

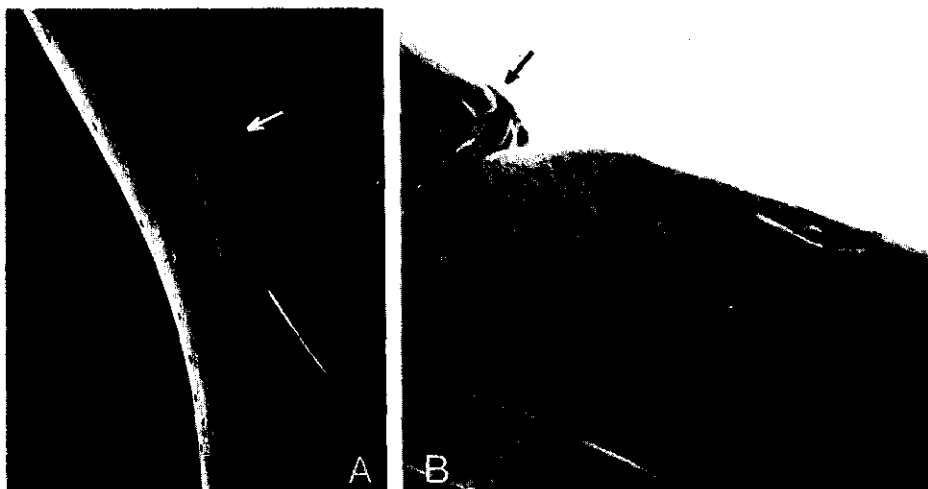


Fig. 47. Rasterelektronenmicroscopische foto's van de legboor van *Pseudeucoila bochei* waarop chemoreceptoren zichtbaar zijn. Ook zijn de tandjes op de legboor te zien waarmee de sluipwesp haar gastheer kan vasthouden als deze probeert weg te kruipen (zie de pijlen), (A) overzicht, (B) detail van een chemoreceptor.

aangeboden, duurde het langer voordat de sluipwesp de geparasiteerde gastheren afkeurde; het percentage afkeur steeg echter na elke aanbieding van ongeparasiteerde gastheren.

Zintuigfysiologisch onderzoek wees uit dat het beoordelingsproces plaats vindt op grond van informatie die via receptoren op de legboor wordt verkregen (fig. 47).

Geschiktheid van de gastheer

Nadat de parasiet het gastheermilieu heeft gevonden, in dit gebied een gastheer heeft gelokaliseerd en voor eileg heeft geaccepteerd, kunnen er nog tal van complicaties optreden waardoor er zich geen nieuwe sluipwesp ontwikkelt. Enkele voorbeelden zijn:

- het parasietei wordt ingekapseld door de gastheer,
- kwaliteit en kwantiteit van het voedsel (= de gastheer) blijkt ongeschikt te zijn,

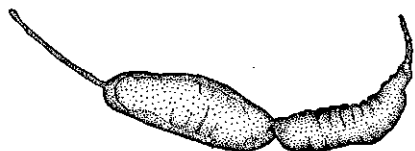


Fig. 48. Eliminatie door aanbijten van een jonge larve van *Pseudeucoila bochei* die het chorion nog niet verlaten heeft, door een tweede larve van dezelfde soort bij superparasitering van een *Drosophila*-larve (onderzoek Eijsackers).

- in de gastheer zijn stoffen aanwezig die de ontwikkeling van de parasiet remmen,
- de gastheer gaat vroegtijdig dood,
- de gastheer beschadigt de parasiet,
- de parasiet wordt gedood door een andere parasiet (eliminatie) (fig. 48).

Er is onderzocht of de parasiet tijdens de gastheerbeoordeling die gastheren accepteert die ook het meest geschikt blijken te zijn, met andere woorden of de parasiet in staat is om een aantal van bovengenoemde mortaliteitsfactoren uit te sluiten.

Wat betreft de laatstgenoemde factor is het duidelijk dat de parasiet vrijwel elke reeds geparasiteerde gastheer afkeurt en zo voorkomt dat er veel mortaliteit door uitschakeling van het teveel aan larven optreedt. Om iets over de andere factoren te kunnen zeggen moeten de eerder gepresenteerde gegevens over gastheerselectie nogmaals gebruikt worden. De proefopzet is als volgt.

Larven van verschillende leeftijden en soorten worden na parasitering doorgekweekt en het percentage wespen dat uitkomt wordt bepaald. Tijdens de parasitering wordt het gedrag van de wesp geobserveerd, het aantal keren dat de wesp wel 'proeft' maar geen ei legt en het aantal geslaagde malen eileggen wordt geteld. De volgende verhouding wordt bepaald:

$$\frac{\text{het aantal afkeuringen} + \text{het aantal keren eileg}}{\text{het aantal keren eileg}}$$

Resultaat: in fig. 49 is het percentage uitgekomen wespen uitgezet tegen de berekende verhouding. Als de verhouding hoog is - dat wil zeggen dat het aantal afkeuringen groot is - is het

percentage uitgekomen wespen

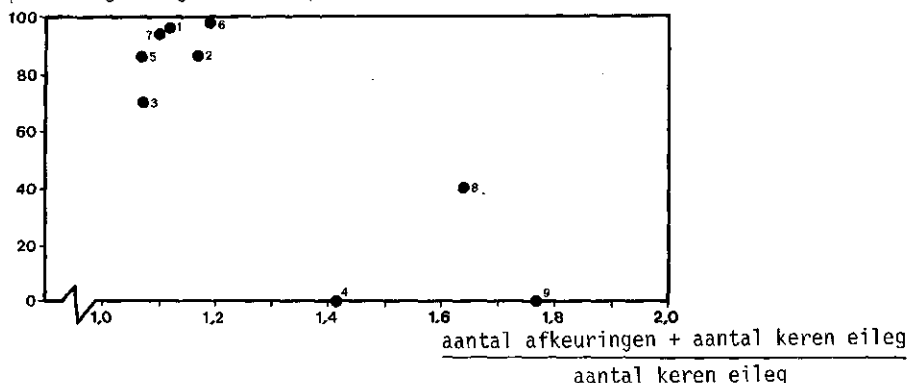


Fig. 49. Relatie tussen het percentage wespen dat zich na parasitering uit een bepaald type gastheer ontwikkelt en het aantal afkeuringen per eileg van dat type gastheer (zie tabel 16; onderzoek Van Battum e.a.). De nummers geven achtereenvolgens de larvesoort, de leeftijd in uren en het percentage uitkomst. 1: *D. melanogaster*, 24 uur, 96%; 2: *D. melanogaster*, 48 uur, 86%; 3: *D. melanogaster*, 72 uur, 0%; 4: *D. melanogaster*, 72 uur, 0%; 5: *D. funebris*, 24 uur, 86%; 6: *D. funebris*, 48 uur, 98%; 7: *D. funebris*, 72 uur, 95%; 8: *D. hydei*, 24 uur, 40%; 9: *D. hydei*, 72 uur, 0%.

percentage wespen dat uit de uiteindelijk geparasiteerde larven komt laag. Conclusie: larven die vaker worden afgekeurd leveren veel minder wespen op dan larven die vrijwel altijd bij het eerste contact voor eileg worden geaccepteerd.

Het zoek- en beoordelingsgedrag van *Pseudeucoila* is in het schema van fig. 50 samengevat.

RELATIE MET DE BIOLOGISCHE BESTRIJDING

Pseudeucoila is een sluipwesp die niet bij de biologische bestrijding gebruikt kan worden. Het is echter een bijzonder handzaam organisme voor onderzoek, waar in een beperkte tijd allerlei autecologische aspecten aan kunnen worden onderzocht. Veel van de autecologische gegevens blijken onmisbaar voor een verklaring van processen die zich op populatieniveau afspelen. Door het autecologisch onderzoek is nu bekend wat de kans is dat het gastheermilieu (een bepaalde rotte plek) wordt gevonden (afhankelijk van de grootte), en wat de kans is dat er gastheren worden geparasiteerd (afhankelijk van de gastheerdichtheid).

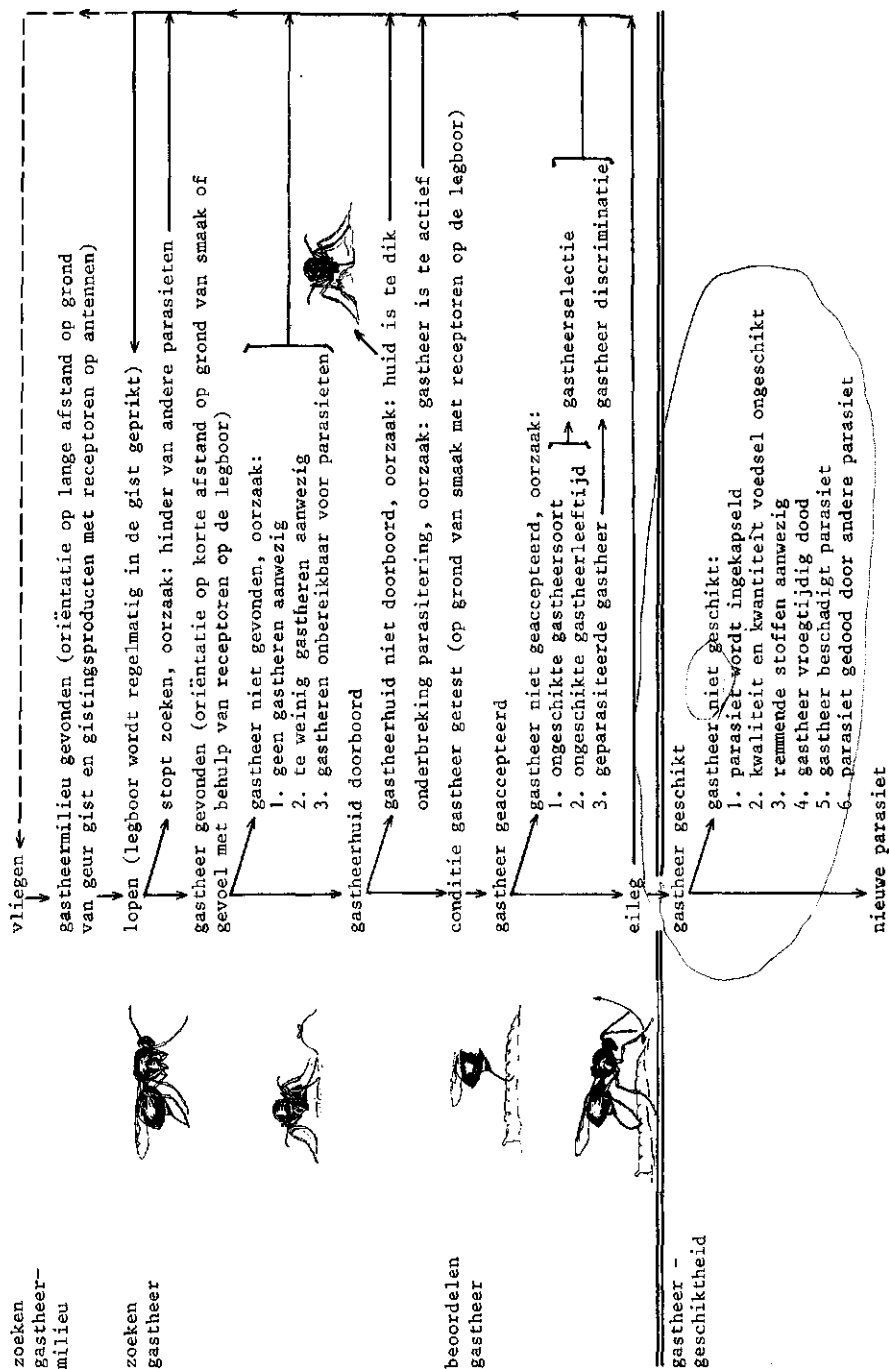


Fig. 50. Zoek- en beoordelingspatroon van *Pseudeucoila bochei*.

Verder is bekend wat de parasiet op een zeker tijdstip een rotte plek doet verlaten. Daarnaast is de ontwikkelingskans bekend van een parasiet in gastheren van allerlei soorten en leeftijden: in hoofdstuk 6 zal blijken dat bij onderzoek naar de populatiedynamiek steeds wordt teruggegrepen op resultaten van het aut-ecologisch werk. De ervaring die met *Pseudeucoila* is opgedaan maakt het mogelijk enkele zeer lastige parasieten - lastig, omdat ze bijzonder klein en kwetsbaar zijn (*Encarsia*) of omdat de eileg erg snel plaatsvindt (*Aphidius*) - te bestuderen die praktisch van veel belang zijn. Het eerder behandelde onderzoek aan *Pseudeucoila* is o.a. voor *Encarsia*, de veel gebruikte sluipwesp voor bestrijding van de witte vlieg, op dezelfde wijze uitgevoerd (Van Lenteren & Woets, 1977).

De eerste twee stappen, het zoeken van het gastheermilieu en het zoeken van de gastheer, laten zien dat *Encarsia* niet eerst de waardplant zoekt en dan pas de gastheer op die waardplant, maar direct op de gastheer of een gastheerprodukt (honingdauw) afgaat. Het is van groot belang dit te weten omdat de introductiemethode van de parasiet in de praktijksituatie hieraan kan worden aangepast. Parasieten hoeven niet onder elke plant te worden uitgelegd (een heel karwei bij 20.000 planten per kas!), maar men kan ze op regelmatige afstanden deponeren; de parasiet vindt haar weg wel naar de gastheren.

Een ander probleem bij de biologische bestrijding is vaak dat parasieten massaal moeten worden gekweekt. Uit analyse van de gastheerbeoordelingsfase bleek dat *Encarsia*-vrouwtjes vooral larven van het vierde stadium prefereren voor eileg; jongere en oudere stadia worden vaak gebruikt voor voeding. Bij het massaal kweken moet men er dus voor zorgen dat er voldoende van deze larven aanwezig zijn als de parasieten uit de pop komen. Ook bij de introductie van de wesp in de kassen moet men er vrij zeker van zijn dat er larven in het goede stadium zijn, anders brengt men de wespen voor niets in de kas.

De bestudering van de gastheerdiscriminatie is bij *Encarsia* van belang om te weten te komen of de parasiet haar eieren niet verspilt door ze in reeds geparasiteerde gastheren af te zetten en of de parasiet van een plaats vertrekt waar alle gastheren geparasiteerd zijn. Hierbij bleek dat ook *Encarsia* gastheerdis-

criminatie vertoont en na parasitering van (bijna) alle gastheren op zoek gaat naar een nieuwe infectiebron. De wespen kunnen hierbij flinke afstanden afleggen (10-30 meter). Daardoor worden in de hele kas plaatsen waar witte vlieg zich aan het ontwikkelen is, snel ontdekt.

6 Hoe reageren parasieten op de dichtheid van hun gastheren ?

INLEIDING

In hoofdstuk 5 wordt besproken hoe een parasietwifje haar gastheer zoekt, hoe zij een gevonden gastheer keurt op diens geschiktheid en vervolgens al dan niet met een ei belegt. Hier wordt ingegaan op enkele populatie-dynamische aspecten van de wisselwerking tussen parasieten en gastheren. Net als bij andere groepen organismen zal de natuurlijke selectie ook bij parasieten werken in de richting van een maximalisering van de reproductie. Nu bestaat er bij het type parasieten waaraan dit boek is gewijd een directe samenhang tussen het vinden van gastheren en de reproductie van de parasiet: immers, elke gevonden gastheer vertegenwoordigt bij solitaire parasieten één potentiële nakomeling, en bij gregaire parasieten een variërend aantal. Gezien deze samenhang kan men verwachten dat een parasiet zal reageren op veranderingen in de dichtheid van zijn gastheren, want het vinden van geschikte gastheren zal in het algemeen meer problemen geven dan het leggen van eieren. De gastheerdichtheid zal dus vaak de bepalende factor zijn voor de reproductie. Bij het toenemen van de dichtheid van de gastheer wordt het vinden van gastheren vergemakkelijkt.

Men spreekt over een *functionele respons* (Solomon, 1949) van een parasiet als bij een verhoging van de dichtheid van de gastheren een individuele parasiet méér gastheren gaat parasiteren. Ook kan, als gevolg van een verhoging van de dichtheid van de gastheren, het aantal parasieten toenemen. Dit noemt men een *numerieke respons* (Solomon, 1949). In de eerste plaats kan dit doordat parasieten van elders zich gaan verzamelen op plekken waar de dichtheid hoog is. Zo'n aggregatiereactie speelt zich op korte tijdschaal af. In de tweede plaats kan als gevolg van de functionele respons, waarbij de individuele parasieten elk meer gastheren hebben gevonden en geparasiteerd, het aantal pa-

rasieten toenemen door reproductie. Deze reactie zal zich in het algemeen op een wat langere tijdschaal afspelen. Immers, de numerieke respons uit zich pas nadat de nieuwe generatie parasieten is uitgekomen. Het zal duidelijk zijn dat bij parasieten het verband tussen functionele en numerieke respons veel directer is dan bij predatoren: elke geparasiteerde gastheer vertegenwoordigt immers één of meer nieuwe parasieten. Bij een predator, die meer prooien verorbert van een bepaalde soort als de dichtheid daarvan toeneemt, heeft er geen direct verband te zijn met zijn reproductie, zeker niet als we te maken hebben met een polyfage predator. Deze zal gebruik kunnen maken van het grotere aanbod van het prooidier zonder dat dit de omvang van zijn totale buit hoeft te beïnvloeden: hij zal dan andere prooi-soorten minder behoeven te bejagen.

De vertraging in de reactie die gekoppeld is aan de ontwikkelingsduur van een nieuwe generatie maakt dat de omvang van deze nieuwe generatie van parasieten op het moment dat deze uitkomt geen direct verband zal houden met de dichtheid van de gastheren op dat moment. Dit vertragingseffect zal als er geen andere factoren in het spel zijn in het algemeen leiden tot schommelingen in de parasiet- en gastheerpopulaties met een toenemende amplitude, totdat beide uitsterven. Op deze problematiek wordt hier verder niet ingegaan (zie hiervoor Klomp, 1967). Wel dient hier nog vermeld te worden dat het resultaat van het inzetten van parasieten of predatoren bij de bestrijding van plagen (zie hoofdstuk 7) berust op de functionele of numerieke respons, of op een combinatie van beide. Dit hoofdstuk beperkt zich tot een beschouwing van de functionele respons. Alvorens op deze dichtheidsreactie in te gaan, moet eerst aandacht gegeven worden aan de wijze waarop een parasiet een gebied afzoekt.

HET MODEL VAN NICHOLSON

Al in de jaren dertig is door de Australische ecooloog Nicholson (1933), grotendeels samen met de fysicus Bailey (Nicholson & Bailey, 1935) een model ontworpen voor de interactie tussen parasieten en gastheren, dat uitging van een aantal simpele veronderstellingen:

- de parasiet zoekt lukraak,
- de parasiet heeft een onbeperkte voorraad eieren,
- het leggen van eieren kost geen tijd,
- de parasiet heeft een karakteristieke zoekefficiëntie,
- de gastheer heeft een niet variërende (vaste) nettoreproductie.

Het aantal eieren dat een parasiet legt is alleen afhankelijk van de gastheerdichtheid (aangenomen wordt dat de parasiet niet discrimineert tussen al of niet geparasiteerde gastheren). Doordat een parasietvrouwtje een karakteristieke zoekefficiëntie heeft zal zij in haar leven een bepaald gebied kunnen 'ontdekken', d.w.z. effectief doorzoeken. Dit gebied wordt de Area of Discovery genoemd (A.o.D.). Deze is afhankelijk van:

- de snelheid waarmee de parasiet zich voortbeweegt,
- de breedte van het 'yeld' waarbinnen de parasiet de gastheren ontdekt,
- het bewegingspatroon van de parasiet (de frequentie en de grootte van de richtingsveranderingen),
- de levensduur van de parasiet.

De grootte van het doorzochte gebied is karakteristiek voor de soort en, zoals gezegd, in het model constant en onafhankelijk van de gastheerdichtheid, omdat de tijd nodig om eieren af te zetten in dit model wordt verwaarloosd. Voor een parasiet die in een bepaalde ruimte zoekt kan men de A.o.D. uitdrukken in het percentage geparasiteerde gastheren. Natuurlijk is de A.o.D. niet gelijk aan het totaal doorkruiste gebied, de Area Traversed (A.T.). Immers, als het parasietvrouwtje lukraak zoekt zal zij in de loop van de tijd steeds vaker terugkeren op plaatsen waar zij al is geweest en daar gastheren aantreffen die zij al geparasiteerd heeft. De A.T. is, als de parasiet niet discrimineert, weer te geven als het totale aantal eieren dat in het constante percentage gastheren (evenredig met de A.o.D.) is gelegd. Uiteraard is het aantal eieren wel afhankelijk van de dichtheid. Het looppatroon van zo'n parasiet is weergegeven in fig. 51. In fig. 52 is het verband uitgezet tussen de zoektijd van een parasiet en het percentage geparasiteerde gastheren. Aangenomen is dat de gastheren niet mobiel zijn. Wanneer de parasiet systematisch zou zoeken zou dit verband natuurlijk een rechte lijn zijn, maar in het geval dat de parasiet lukraak zoekt wordt het een kromme.

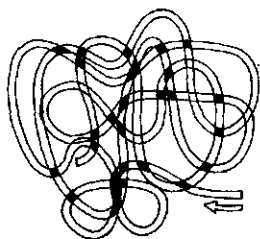


Fig. 51. Looppatroon van een lukraak zoekende parasiet. Het gebied dat éénmaal wordt afgezocht is wit aangegeven, het gebied dat twee of meer malen wordt bezocht zwart (naar Varley et al., 1973).

doorzocht gebied (%geparasiteerde gastheren)

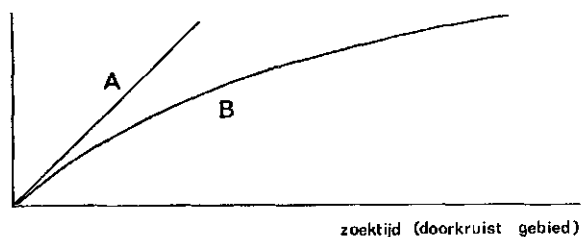


Fig. 52. Het verband tussen de zoektijd en het percentage gevonden gastheren bij (A) systematisch en (B) lukraak zoekende parasieten.

Een algemene formulering voor deze ideeën is de volgende:

- Stel het gebied waarin de parasiet zoekt heeft als grootte 1.
- De zoektijd van de parasiet is verdeeld in n kleine tijdseenheden waarin telkens een klein gedeelte $1/x$ wordt doorzocht (hierin is x groot). In de eerste tijdseenheid wordt $1/x$ doorzocht, en $(1 - 1/x)$ is dan nog niet doorzocht.
- In de tweede tijdseenheid wordt weer $1/x$ doorzocht. Hiervan was $1/x$ al doorzocht en $(1 - 1/x)$ nog niet.

Nieuw doorzocht wordt dus $1/x (1 - 1/x) = 1/x - 1/x^2$

In totaal wordt dus $1/x + 1/x - 1/x^2 = 2/x - 1/x^2$ doorzocht.

- In de derde tijdseenheid wordt weer $1/x$ doorzocht. Hiervan was $2/x - 1/x^2$ al doorzocht en $1 - (2/x - 1/x^2) = 1 - 2/x + 1/x^2$ nog niet.

Nieuw doorzocht wordt dus: $1/x (1 - 2/x + 1/x^2) = 1/x - 2/x^2 + 1/x^3$.

Totaal doorzocht is nu $3/x - 3/x^2 + 1/x^3$, etc.

- Het totaal doorzochte gebied (dus de A.o.D.) wordt uiteindelijk:

$$1 - (1 - 1/x)^n$$

en het totaal doorkruiste gebied (de A.T.) wordt n/x .

Nu geldt voor grote x en grote n :

$$(1 - 1/x)^n \sim e^{-n/x}, \text{ of } \lim_{\substack{n \rightarrow \infty \\ x \rightarrow \infty}} (1 - 1/x)^n = e^{-n/x}$$

$$\begin{matrix} n \rightarrow \infty \\ x \rightarrow \infty \end{matrix}$$

- Hieruit volgt dat A.o.D. $\approx 1 - e^{-A.T.}$

Nu zal in werkelijkheid het verband tussen zoektijd en het percentage geparasiteerde gastheren, behalve door de eigenschappen van de parasiet, ook bepaald worden door de eigenschappen van het gebied, zoals:

- de grootte van het te doorzoeken gebied (een klein gebied is sneller doorzocht),
- de vorm van het te doorzoeken gebied (deze kan nl. soms het bewegingspatroon van de parasiet beïnvloeden en maken dat er meer of minder systematisch wordt gezocht).

Bij een groep parasieten die ieder hun eigen gebied (hun A.o.D.) afzoeken en de door andere parasieten doorzochte gebieden vermijden, is de som van de oppervlakken van de individuele doorzochte gebiedjes gelijk aan het oppervlak van het totaal doorzochte gebied, de Area Covered (A.C.) (fig. 53b). Wanneer de parasieten lukraak zoeken en de door andere parasieten al doorzochte gebieden niet vermijden, zal de som van de oppervlakken van de door de individuele parasieten doorzochte gebieden groter zijn dan het oppervlak van het totaal doorzochte gebied,

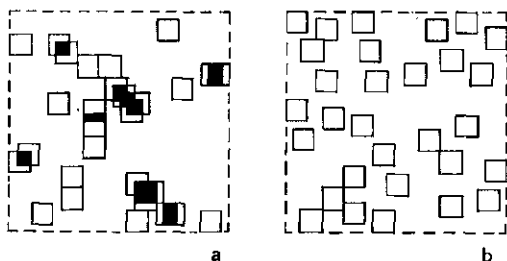


Fig. 53. Het totaal doorzochte gebied (Area Covered, A.C.) van een aantal parasieten, wanneer ze (a) het door andere parasieten doorzochte gebied niet vermijden of (b) ieder hun eigen gebied doorzoeken en het door andere parasieten doorzochte gebied vermijden (naar Varley et al., 1973).

omdat ze elkaar ten dele overlappen (fig. 53a). Hierdoor zal de lijn die het verband aangeeft tussen het aantal parasieten en het totaal doorzochte gebied bij systematisch zoeken een rechte zijn, en bij lukraak zoeken een kromme, analoog aan de figuur die het verband tussen zoektijd en het percentage geparasiteerde gastheren weergeeft. Voor dit geval, waarbij dus het aantal parasieten varieert, is het model analoog aan dat waarbij de zoektijd varieert. Men moet er dan wel aan denken dat een continu model gebruikt wordt voor een proces waarbij één van de parameters duidelijk discreet is (nl. het aantal parasieten). Wanneer echter het aantal parasieten (n) groot is, hun (individuele) A.o.D. ($1/x$) klein is en er geen interferentie tussen hen optreedt, kan men schrijven:

$$A.C. = 1 - (1 - 1/x)^n = 1 - e^{-n/x} = 1 - e^{-A.T.}$$

Waar in het eerste geval n het totaal aantal zoektijdseenheden symboliseerde en $1/x$ het per tijdseenheid door een parasiet doorzochte gebied, is in het tweede geval n het aantal zoekende parasieten en $1/x$ de A.o.D. van elke parasiet. De A.T. is hier die van alle parasieten tezamen. De kromme waarin de A.C. is uitgezet tegen de A.T. wordt de 'competition curve' genoemd (zie fig. 54). In dit voorbeeld is voor de A.o.D. gekozen 0,00001, en n varieert van 1000-400 000. Met behulp van het model kan nu, uitgaande van een bepaalde aanvangsdichtheid van de parasiet en van de gastheer, worden uitgerekend hoe de dichtheden van beide populaties zullen veranderen van generatie tot generatie als gevolg van hun interactie.

Men zou zich kunnen afvragen wat het nut is van het opstellen van dergelijke modellen als men tevoren weet dat veel van de aannamen waarop ze berusten irreëel zijn. Immers, het is zeer onwaarschijnlijk dat een parasiet geheel lukraak zoekt en dat de tijd voor het leggen van eieren kan worden verwaarloosd. Ook zal de eivoorraad van de parasiet niet altijd onbeperkt zijn. Door dit alles komt ook de aanname van een karakteristieke zoek-efficiëntie (een vaste A.o.D.), onafhankelijk van de gastheerdichtheid, op losse schroeven te staan. Dit alles is zeker waar, maar men moet hierbij twee dingen bedenken. Ten eerste was dit

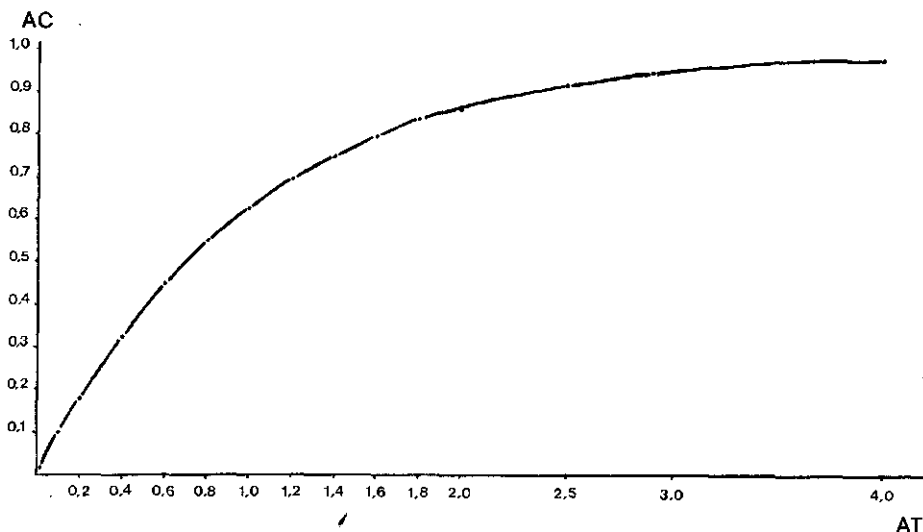


Fig. 54. De 'competition curve' van Nicholson: het verband tussen het totaal doorkruiste gebied (de Area Traversed: AT) van een aantal (n) parasieten ($= n \times \text{A.o.D.}$), en het door hen in totaal doorzochte gebied, de Area Covered (AC). In voorbeeld: A.o.D. = 0,00001, $n = 1000 - 400\ 000$.

model een van de eerste pogingen om ecologische interacties te beschrijven en ten tweede is het model uit te breiden door het invoeren van allerlei extra variabelen, zoals een bepaalde mortaliteit van de parasiet, een niet vaste reproductie van de gastheer, of een met de dichtheid van de gastheer afnemende Area of Discovery. Ook kan men dit deterministische model, waarin de verschillende variabelen voorgeschreven vaststaande waarden hebben, omvormen tot een stochastisch model waarbij de waarden van de variabelen een bepaalde kansverdeling bezitten. In elk geval blijkt uit dit alles wel de noodzaak om nauwkeurig onderzoek te gaan doen naar de wijze waarop een parasiet de gastheer zoekt.

DE MODELLEN VAN HOLLING

De Canadese onderzoeker Holling (1959a) heeft drie typen van functionele respons onderscheiden. In type 1 is het aantal gevonden gastheren recht evenredig met de dichtheid (fig. 55):

$$N = a \cdot T_t \cdot d$$

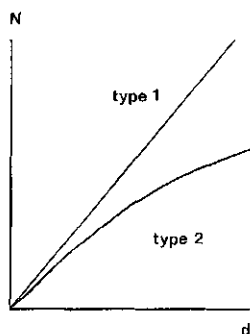


Fig. 55. Functionele respons volgens Holling: typen 1 en 2. d = dichtheid gastheer; N = aantal gevonden gastheren.

waarin N = aantal gevonden gastheren,
 a = doorzocht oppervlak per tijdseenheid,
 T_t = totale tijd,
 d = dichtheid gastheren

Het is zeer onwaarschijnlijk dat een dergelijke relatie in de natuur zal worden aangetroffen. De voor het zoeken beschikbare tijd (T_z) wordt namelijk niet alleen door T_t bepaald, maar ook door de tijd die de parasiet besteedt aan de behandeling (identificeren, keuren, leggen van eieren) van de gevonden gastheer. Naarmate de dichtheid van de gastheren toeneemt, zal de parasiet meer gastheren vinden en daardoor zal van de totaal beschikbare tijd steeds meer worden besteed aan de behandeling, en steeds minder overblijven voor het zoeken:

$$T_z = T_t - (b + c)N$$

waarin: T_z = zoektijd,
 b = tijd nodig voor identificeren en keuren van een gastheer (selectie en discriminatie),
 c = tijd nodig voor het leggen van een ei.

De formule voor de functionele respons type 2 wordt nu dus:

$$N = a \{T_t - (b + c)N\} d$$

$$N = \frac{a d T_t}{1 + a(b + c)d}$$

aantal opgepakte schijfjes

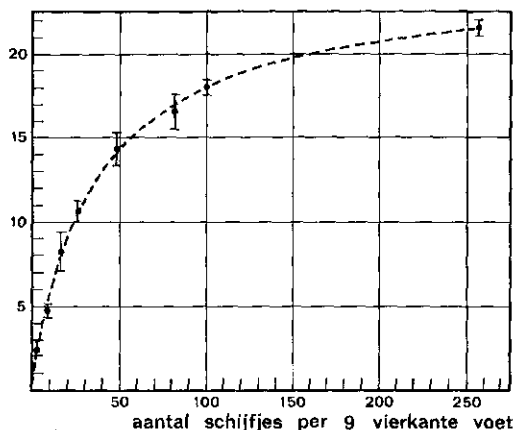


Fig. 56. 'Functionele respons' type 2 van een geblinddoekt meisje dat met haar vinger zoekt naar schijfjes schuurpapier die in verschillende dicht-heden waren neergelegd op een tafel (proef door Holling, 1959a).

De afbeelding van de functie die het verband tussen de dicht-heden en het aantal geparasiteerde gastheren weergeeft is een kromme (fig. 55). Dergelijke krommen zijn in vele onderzoekin-gen aan functionele responsen gevonden, en wel bij evertrebraten. Het grappige van het hele geval is dat Holling zijn proeven die leiden tot het opstellen van het model deed met een vertebraat, nl. zijn secretaresse (Holling, 1959b). Deze werd geblinddoekt en moest zoeken met behulp van haar vingers (tast) of met be-hulp van een potlood (gehoor) naar schijfjes (discs) schuurpa-pier die op een tafel van 3 x 3 voet waren uitgespreid. Als ze een schijfje had gevonden en geïdentificeerd (b in de formule) moest ze het oppakken en verwijderen (c in de formule). De for-mule wordt, om deze reden, de 'disc equation' genoemd (fig. 56).

Holling (1965, 1966) heeft in proeven waarin hij een preda-tor, nl. een bidsprinkhaan, verschillende prooidichtheden (huis-vliegen) aanbood, laten zien dat zijn model de gevonden functio-nele respons goed beschreef (fig. 57). Het zal de lezer zijn op-gevallen dat een belangrijk element uit de beschouwingen van Nicholson ontbreekt in het model van Holling: het model houdt geen rekening met het feit dat de parasiet, als deze lukraak zoekt, in de loop van de tijd steeds vaker zal terugkeren op

aantal opgegeten vliegen

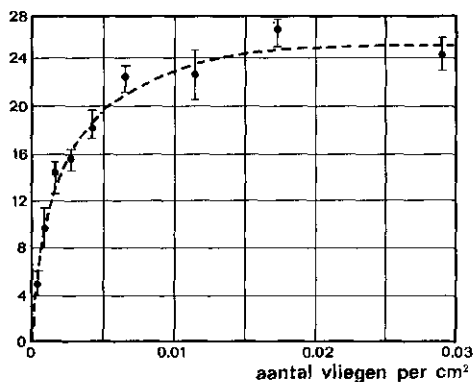


Fig. 57. Functionele respons type 2 van individuele bidsprinkhanen op verschillende dichtheden van huisvliegen (proef door Holling, 1965).

plaatsen waar hij al is geweest en daar gastheren zal aantreffen die al geparasiteerd zijn.

Deze factor speelt slechts een geringe rol als het totale aantal geparasiteerde gastheren erg klein is ten opzichte van het totale aantal aanwezige gastheren. Als de gastheren bovendien nog mobiel zijn, is het effect van het lukraak, in plaats van systematisch, zoeken nog kleiner. In andere gevallen moet men er rekening mee houden en Hollings formule aanpassen. De formule wordt dan:

$$N = d \left[1 - e^{-\frac{a T_t}{1 + a(b + c)d}} \right]$$

of, anders geschreven:

$$N = d \left[1 - \exp \left(- \frac{a T_t}{1 + a(b + c)d} \right) \right]$$

Tot dusver is het aspect van een mogelijk regulerend effect van de functionele respons nog maar heel summier aan de orde geweest. In fig. 58 zijn de twee besproken typen nogmaals weergegeven, waarbij bij type 1 rekening is gehouden met het bestaan van een 'plafond', dat wordt bereikt als de parasiet de eivoorraad heeft opgebruikt (of als de predator verzadigd is). Het is duidelijk dat het percentage van de gastheren dat wordt

aantal gevonden

% gevonden

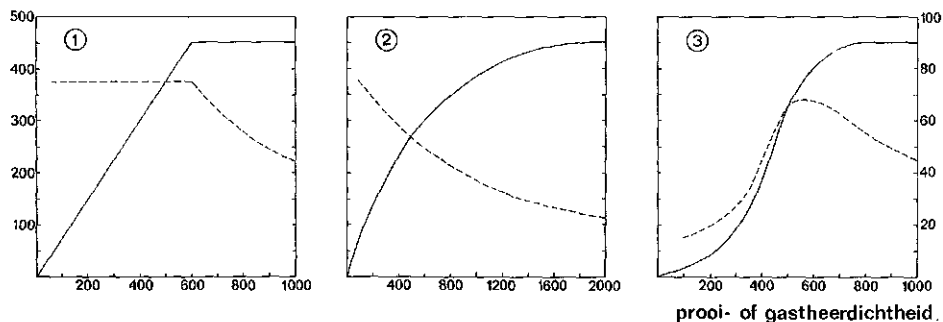


Fig. 58. Functionele respons volgens Holling: typen 1, 2 en 3.
 — = aantal, --- = %

geparasiteerd in type 1 eerst gelijk blijft en na het bereiken van het plafond afneemt, terwijl het in type 2 vanaf het begin afneemt. Er bestaat echter wel een mogelijkheid dat er een regulerend effect optreedt, nl. wanneer het aantal gevonden gastheren of prooien sterker toeneemt dan de gastheer- of prooidichtheid. Dit is het geval in type 3: het percentage gevonden gastheren neemt hier toe bij stijgende gastheerdichtheid, tot een bepaald maximum wordt bereikt. Daarna neemt het weer af door dezelfde oorzaken als bij type 2. Op welke wijze is het nu voorstelbaar dat zulk een S-vormige functionele respons ontstaat? Stel dat een polyfage predator zich pas op een bepaalde prooi-soort gaat concentreren als hij die vaak ontmoet. Dan zou van die prooi bij lage dichtheid maar heel weinig gevonden worden, terwijl bij hogere dichtheid, mogelijk door de vorming van een 'zoekbeeld' bij de predator, een hoger percentage wordt gevangen. Een andere mogelijkheid is dat een predator of parasiet slechts kort naar zijn prooi of gastheer blijft zoeken op plaatsen waar de dichtheid van die prooi of gastheer laag is en dan vertrekt. Op plaatsen waar hij wel een hoge dichtheid aantreft blijft hij lang zoeken. Ook langs deze weg krijgt men een percentage gevonden prooien of gastheren dat stijgt met de dichtheid.

Het zal geen verwondering wekken dat dergelijke S-vormige krommen in de eerste plaats werden ontdekt in experimenten met vertebrate predatoren: immers, hier was te verwachten dat de dieren een zoekbeeld zouden vormen of intensiever zouden zoeken

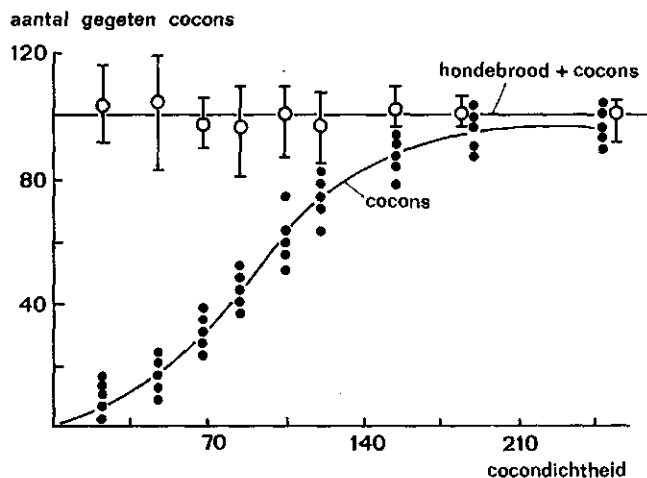


Fig. 59. Functionele respons type 3 van een muis op verschillende dichtheden van bladwespcoccons bij aanwezigheid van alternatief, minder geprefereerd voedsel (hondebrood).

bij een stijging van de prooidichtheid. Een bekend geval wordt getoond in fig. 59 (Holling, 1965), waarin het aantal door een muis opgegeten zaagwespcoccons is uitgezet tegen de cocondichtheid: een duidelijke S-vormige kromme. Essentieel in deze proef is dat de muis behalve de coccons ook nog een ander, alternatief voedsel ter beschikking stond, nl. hondebrood, zodat zij nooit behoefde te verhongeren. Dit hondebrood was evenwel een minder geliefd soort voedsel. In de figuur ziet men dat de totale hoeveelheid voedsel die de muis verorberde gelijk was bij elke cocondichtheid (het hondebrood moest, om deze grafiek te kunnen vervaardigen, worden omgerekend in cocon-eenheden).

In proeven met evertrebrate predatoren en parasieten was tot voor kort nog nooit een functionele respons van type 3 aangetoond, hoewel Holling al omstreeks 1960 als zijn verwachting uitsprak dat met name bij de hoger georganiseerde evertrebraten, zoals cephalopoden en hymenopteren, dit type zou worden aangetroffen.

Door van Lenteren en Bakker werd geopperd dat S-vormige functionele responskrommen tot dusver nooit waren gevonden bij evertrebraten omdat de proefopzet dit verhinderde. Zij schreven dit toe

aantal gevonden

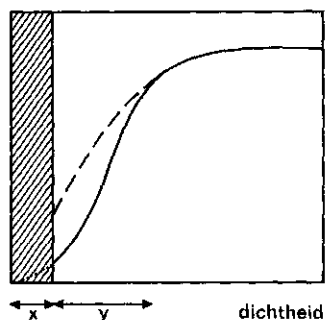


Fig. 60. Verdoezeling van een functionele respons van type 3 door het ontbreken van waarnemingen bij de allerlaagste dichtheden (x) en door de kunstmatige verhoging van het aantal geparasiteerde gastheren bij de lagere dichtheden (y), veroorzaakt door herhaalde bezoeken aan dezelfde, reeds doorzochte plaatsen.

aan twee omstandigheden (fig. 60). In de eerste plaats is in de meeste proeven de experimenteerruimte erg klein en ongestructureerd. Zelfs de laagste aangeboden gastheerdichtheid (bijv. één gastheer in de hele ruimte) zal dan relatief nog tamelijk hoog zijn. Het eerste deel van de S-kromme kan hierdoor dus ontbreken. In de tweede plaats wordt er aan de bij lage gastheerdichtheid zoekende parasiet geen alternatief geboden. Stel dat een wesp bij lage dichtheid al gauw vaststelt dat er geen gastheren zijn en dan het zoeken opgeeft. Onder natuurlijke omstandigheden zou zij dan waarschijnlijk zijn weggegaan om elders te zoeken. Door de opzet van de proef kan zij niet weg. Aangezien nu de duur van het experiment is gefixeerd op een bepaalde periode die voor alle dichtheden dezelfde is, kan zij alleen maar terugkeren naar het al doorzochte gastheermedium. Hierdoor wordt de kans dat de gastheren bij lage dichtheden gevonden worden vergroot, zeker als dit proces zich nog een aantal malen herhaalt: de kromme komt hier dus 'te hoog' te liggen.

Beide factoren, de kleine experimenteerruimte en het ontbreken van alternatieven, zouden kunnen veroorzaken dat een in wezen S-vormige functionele respons (type 3) wordt verdoezeld en er uitzielt als een respons van type 2 (Van Lenteren & Bakker, 1976).

De ideeën, geopperd in het eind van de vorige paragraaf, werden op ons laboratorium in een aantal experimenten getest, waarbij gebruik werd gemaakt van het parasiet-gastheersysteem bestaande uit de Cynipide *Pseudeucoila bochei* en *Drosophila melanogaster*. In elk experiment werd het gedrag geobserveerd van één enkele sluipwesp op één enkel 'veldje' met gastheermedium, bestaande uit gist.

In de eerste serie werd de gastheerdichtheid gevarieerd door een verschillend aantal larven van 24 uur oud (0, 1, 2, 4, ..., 128) te brengen op een gistvlek met een diameter van 2 cm die was aangebracht op een agarbodem. Bij elke dichtheid kreeg de sluipwesp de gelegenheid gedurende één uur de gastheren te parasiteren. De duur van het experiment was dus constant en onafhankelijk van het gedrag van de wesp. Dit is de conventionele opzet van dit soort experimenten en de verwachting was dan ook dat het resultaat wat betreft het percentage geparasiteerde gastheren zou lijken op een functionele respons van type 2: hoge parasiteringspercentages al bij de lage dichtheden en lagere bij hoge dichtheden.

In de tweede serie werd de gastheerdichtheid eveneens gevarieerd op deze wijze. Ook hier had de gistvlek een diameter van 2 cm. Het verschil met serie 1 was dat de sluipwesp, nadat ze op het gastheermedium was aangekomen, de gelegenheid kreeg om te parasiteren totdat ze er zelf mee ophield. Dit moment werd bepaald door de waarneming dat de wesp de gistvlek verliet en niet binnen een minuut terugkeerde. De grens van één minuut werd gekozen omdat soms de wesp al zoekende - d.w.z. prikkend met de legboor - de gist even verlaat en in de agarbodem prikt. Dergelijke korte uitstapjes buiten het echte gastheermedium werden niet als een echt vertrek beschouwd: de wesp bleef immers gedurende die periode zoeken. De duur van elk experiment in deze serie was dus variabel. De verwachting was dat de resultaten zouden laten zien dat het parasiteringspercentage zou toenemen met de dichtheid, omdat de wesp het zoeken bij lage dichtheden gauw zou opgeven. Dit zou daardoor leiden tot een functionele respons van type 3.

Bij de opzet van de derde serie werd uitgegaan van twee ideeën. In de eerste plaats zijn de plekken waar zich gastheren zouden kunnen bevinden in de natuur zeker niet gelijk van grootte. Het zou op zichzelf al voldoende reden zijn om te onderzoeken hoe een wesp zich op plekken van verschillende grootte oriënteert en hoe zij hierop zoekt naar gastheren als zij zo'n plek gevonden heeft. In de tweede plaats zouden de gastheerwifjes - de *Drosophila*-adulten - hun eieren zodanig kunnen verdelen over de beschikbare plekken dat de larvendichtheden op die verschillende plekken niet zo erg zouden variëren. De gastheren werden daarom aangeboden in verschillende aantallen, maar in gelijke dichtheden, waarbij overal de hoogste dichtheid uit de series 1 en 2 (nl. 128 per gistvlek van 2 cm diameter) werd gebruikt. Deze opzet werd verkregen door de gistvlekken zodanig te variëren in grootte dat de larvendichtheid gelijk bleef (behalve natuurlijk bij dichtheid nul). Net als in serie 2 werd elke sluipwesp de gelegenheid geboden om te parasiteren, totdat zij dit zelf opgaf. Ook hier is de tijd dus variabel.

Alle proeven werden in tienvoud gedaan.

In alle drie series vonden alle parasieten het gastheermedium. Dit is nauwelijks verbazingwekkend, want gist heeft een grote aantrekkingskracht op de wespen, zoals ook al in hoofdstuk 5 naar voren is gebracht. Bovendien was de experimenteer ruimte klein en de tijd die beschikbaar was om te zoeken lang, nl. één uur. Wel was er een duidelijk verschil in de duur van de periode tussen de inzet van de proef en het moment waarop de wesp het gastheermedium bereikte (fig. 61). Bij de series 1 en 2 was deze periode gemiddeld vrijwel gelijk, hoewel sterk variabel. De gistvlek was hier overal even groot. Het is duidelijk dat de gastheerlarven zelf de wespen niet aantrokken. Immers, dan zou de duur van de periode korter zijn bij hogere dichtheden. Ook dit punt werd al in hoofdstuk 5 genoemd.

In serie 3 was de periode voordat de wespen de gistvlek bereikten duidelijk langer bij de lagere aantallen, hetgeen toe te schrijven is aan de kleine gistvlekken. Gedurende het onderzoek werd opgemerkt dat grote gistvlekken van een zekere afstand werden gelokaliseerd, terwijl kleine vlekken pas werden opgemerkt

tijd voordat wespen het gastheermedium bereiken (s)

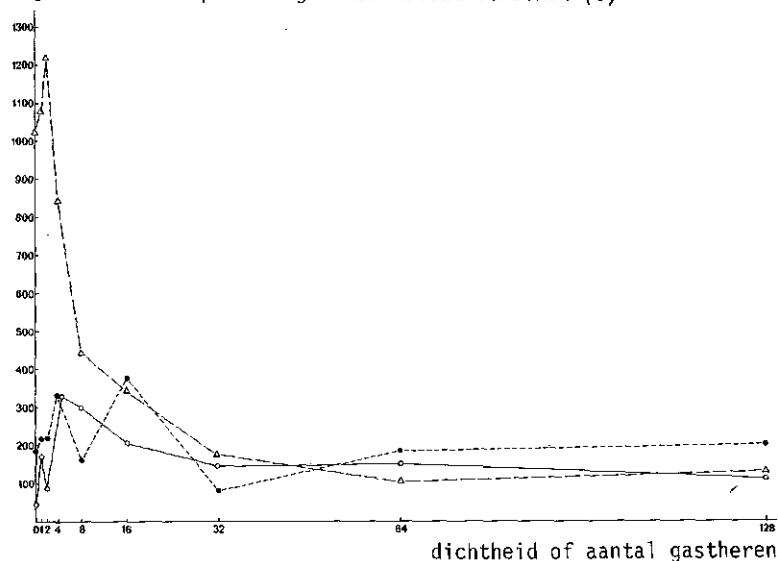


Fig. 61. Duur van de periode tussen het inzetten van de parasiet en het moment waarop deze het gastheermedium bereikt bij de verschillende gastheerdichtheden en -aantallen. De series 1, 2 en 3 zijn weergegeven door ○, ● en Δ.

als de wesp er vlak langs liep. Vanaf een bepaalde omvang van de gistvlek blijft de aantrekkingskracht dezelfde: in dit experiment was dit het geval vanaf een diameter van 0,7 cm. De periode die nodig was om de gistvlek te vinden was bij grotere gistvlekken gemiddeld dezelfde als in de series 1 en 2. In het veld zullen kleine plekken zeker niet zo snel gevonden worden als grote en in de waarschijnlijke situatie dat er verschillende plekken zijn waarop zich gastheren bevinden, zullen de grote zeker meer wespen aantrekken dan de kleine.

In de series 2 en 3 werd het wespevrouwtje uit de petrischaal verwijderd als ze het gastheermedium gedurende een minuut had verlaten. Het aantal bezoeken dat de wespewijfjes aan de gistvlek brengen was in de series 2 en 3 dus slechts één. In serie 1 was dit anders (fig. 62). Hier konden de wijfjes de gistvlek verscheidene malen verlaten en weer terugkeren gedurende de tevoren vastgestelde duur van het experiment, nl. één uur. Het aantal bezoeken

gemiddeld aantal bezoeken aan het gastheermedium

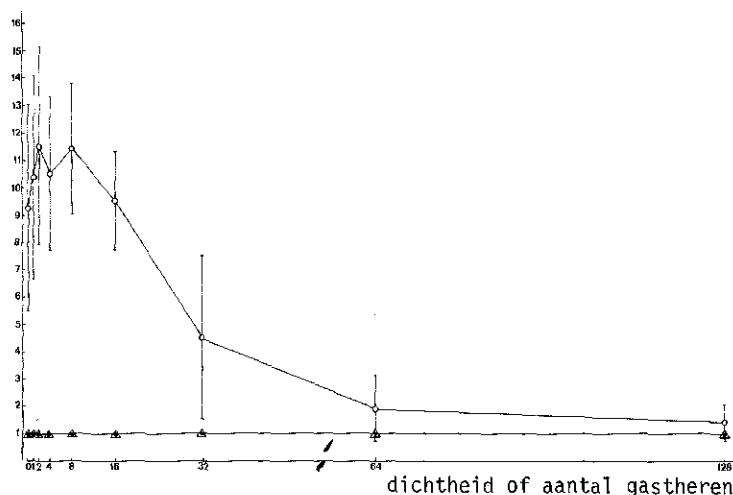


Fig. 62. Gemiddeld aantal bezoeken van parasietwijffjes aan het gastheermedium (+ standaarddeviatie) bij verschillende gastheerdichtheden in serie 1 (O).

ken nam duidelijk af bij stijgende dichtheden, hetgeen moet worden toegeschreven aan het feit dat de wespen hun gastheren steeds gemakkelijker vonden en meer van hun tijd besteedden aan zoeken en eileggen, in plaats van aan stilzitten en poetsen op een plaats buiten het gastheermedium.

Het aantal wijffjes dat bij de laagste gastheerdichtheden eieren legde was groter in serie 1 dan in serie 2, wat veroorzaakt werd doordat in serie 1 de wijffjes in totaal langer zochten op het gastheermedium en dus meer kans hadden de gastheren te vinden. In serie 3 was het aantal wijffjes dat eieren legde bij de laagste dichtheden hoger dan in serie 2. Nadat ze de kleine gistvlek hadden gevonden, konden ze de gastheren makkelijker vinden dan in serie 2, omdat de dichtheid overal hoog was en de kans een gastheer te ontmoeten overal groot was op de gistvlekken van verschillende grootte.

Het is van belang te weten hoe lang wespen blijven zoeken naar gastheren voordat zij het opgeven. Onder de omstandigheden van het experiment bleek dit bij een gistvlek met een diameter van 2 cm gemiddeld 73 seconden te zijn voor het eerste bezoek. In serie 1 was er gelegenheid na te gaan of latere - vergeefse -

bezoeken even lang duurden. De tweede en latere bezoeken duurden gemiddeld veel korter, nl. slechts 35 seconden. Dit wijst erop dat de wesp mogelijk in staat is een al doorzocht gebiedje als zodanig te herkennen. Nader onderzoek hierover is aan de gang. In serie 3 werd waargenomen dat vergeefse bezoeken aan gistvlekken met een diameter van 0,2 cm maar 11 seconden duurden. Er bestaat kennelijk verband tussen de grootte van de gistvlek en de duur van de zoektijd voordat de wesp het opgeeft.

Wanneer een gastheer wordt gevonden zal een wespewijfje méér tijd besteden aan het zoeken naar een tweede dan zij deed aan de eerste. Zoals gezegd blijkt ze gemiddeld maar 73 seconden te zoeken naar een eerste gastheer voordat ze het opgeeft en vertrekt, maar als ze een gastheer heeft gevonden blijkt ze daarna gemiddeld wel 623 seconden naar een tweede te zoeken. Als ze geen tweede vindt gaat ze weg. Een dergelijk gedragspatroon kan als adaptief worden beschouwd, aangezien de wesp op deze wijze vermijdt veel tijd te besteden met zoeken op plaatsen waar geen gastheren te vinden zijn of waar de dichtheid erg laag is en meer tijd besteedt aan het zoeken op plaatsen waar de kans om gastheren te ontmoeten groter is. Natuurlijk moet men hier wel bedenken dat dit gedrag alleen adaptief is als de gastheren een gegroepeerde verspreiding vertonen: bij solitaire gastheren gaat dit niet op.

Wanneer nu wordt gekeken naar de totale tijd die de wespen op het gastheermedium doorbrachten (fig. 63), dan blijkt uiteraard dat die bij de wijfjes van serie 1 het hoogst was, tenminste tot dichtheid 16. Bij de hogere dichtheden besteedden de wijfjes uit deze serie bijna al hun tijd aan het zoeken en parasiteren, maar die tijd is, zoals gezegd, beperkt tot één uur.

In serie 2 was er eveneens een stijgende gastheerdichtheid. De parasieten waren daardoor in staat de gastheren steeds gemakkelijker te vinden en dus nam de tijd die ze besteedden om te zoeken minder toe dan de gastheerdichtheid. Uit de resultaten van serie 2 blijkt ook dat de wijfjes bijzonder lang op de gist kunnen blijven. Aan het einde van deze periode, dus vlak voor haar vertrek, was bij de hogere dichtheden omstreeks 90% van de gastheren geparasiteerd, zoals we nog zullen zien. Dit betekent dat tegen het einde van de zoekperiode de wesp gemiddeld slechts

totale tijd die de eierleggende wijfjes doorbrengen op het gastheermiddel (s)

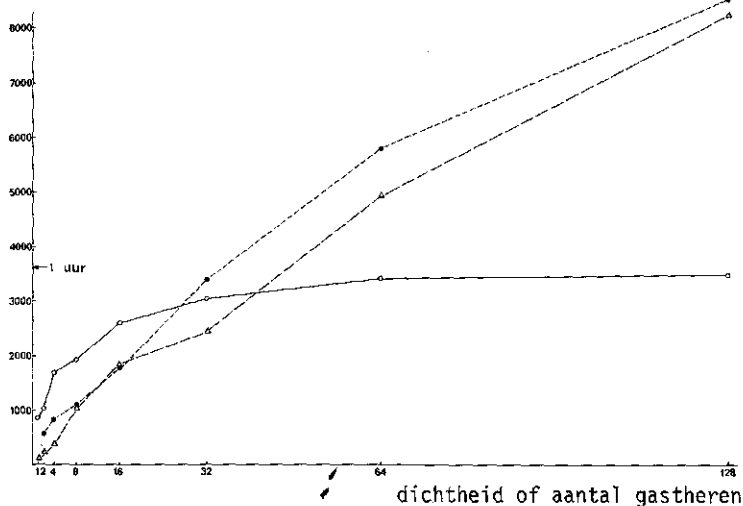


Fig. 63. De totale tijd die parasietwijfjes op het gastheermiddel doorbrachten in series 1 (O), 2 (●) en 3 (Δ).

één ongeparasiteerde gastheer zal zijn tegengekomen tegen 9 ge-parasiteerde, tenminste als zij lukraak zoekt.

Voor serie 3 was te verwachten dat de zoektijd korter zou zijn dan in serie 2 (behalve natuurlijk bij 128), aangezien de gastheerdichtheid overal hoog was en gelijk aan dichtheid 128 in series 1 en 2. De kans voor de wesp om gastheren tegen te komen binnen een bepaalde tijdseenheid was bij alle gastheeraantallen gelijk; als de wesp systematisch zou zoeken zou de bestede tijd rechtlijnig moeten toenemen met de grootte van de gistvlek (en dus met het gastheeraantal). Uit onze gegevens kan men geen conclusies trekken betreffende het zoekgedrag, maar uit de directe waarneming bleek wel dat het zoeken zeker niet geheel lukraak verliep.

Na de parasiteringsperiode werden alle gastheerlarven opengeprepareerd. Vrijwel alle larven werden teruggevonden. Slechts in een heel klein aantal gevallen werd meer dan één ei per gastheer aangetroffen. Dat *Pseudeucoila* goed kan discrimineren tussen ge-parasiteerde en ongeparasiteerde gastheren was al uit voorgaand onderzoek gebleken (Van Lenteren, 1976). In fig. 64 is het per-

percentage parasitering

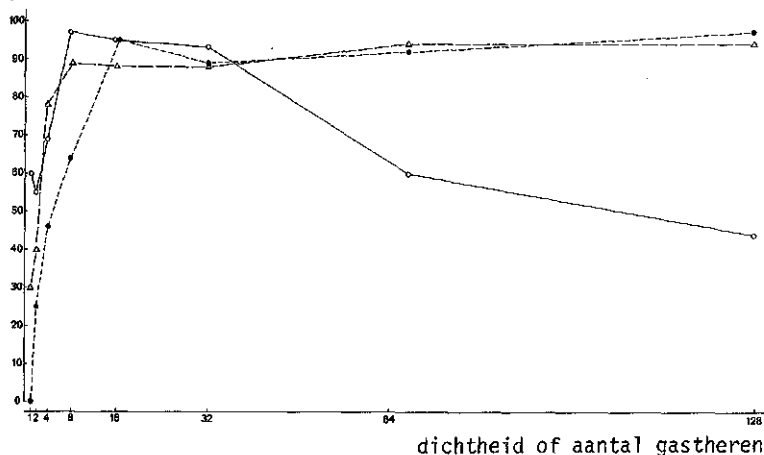


Fig. 64. Het percentage geparasiteerde gastheren bij de verschillende gastheerdichtheden en -aantallen in de series 1, 2 en 3.

centage geparasiteerde larven uitgezet tegen de dichtheid of het aantal. In serie 1 was dit percentage al hoog bij de laagste dichtheden. Dit werd natuurlijk veroorzaakt door de herhaalde bezoeken aan het gastheermedium. Bij de hoge dichtheden nam het percentage af omdat de beschikbare tijd - één uur - beperkend werd. In serie 2 was het percentage geparasiteerde gastheren veel kleiner dan in serie 1, althans tot dichtheid 16. Daar de tijd hier niet beperkt was zolang de wesp maar op het gastheermedium bleef, nam het percentage niet af bij de hogere dichtheden. De resultaten van serie 3 staan tussen die van de beide andere series in. Aan de ene kant waren de gastheren gemakkelijker te vinden op de kleine gistvlekken met 1 en 2 gastheren dan bij de dichtheden 1 en 2 in serie 2, maar aan de andere kant bleek toch het effect van de herhaalde bezoeken op de vindkans in serie 1 nog sterker te zijn: daar waren de percentages hoger.

Op dit punt aangekomen moet nog even ingegaan worden op het probleem van de verschillende typen van functionele respons. Gesteld werd dat bij evertrebraten veelal een respons van type 2 werd gevonden - dus een respons waarbij het percentage geparasiteerde gastheren afneemt met de dichtheid - maar dat dit te wijten was aan de proefopzet, waarbij:

percentage parasitering

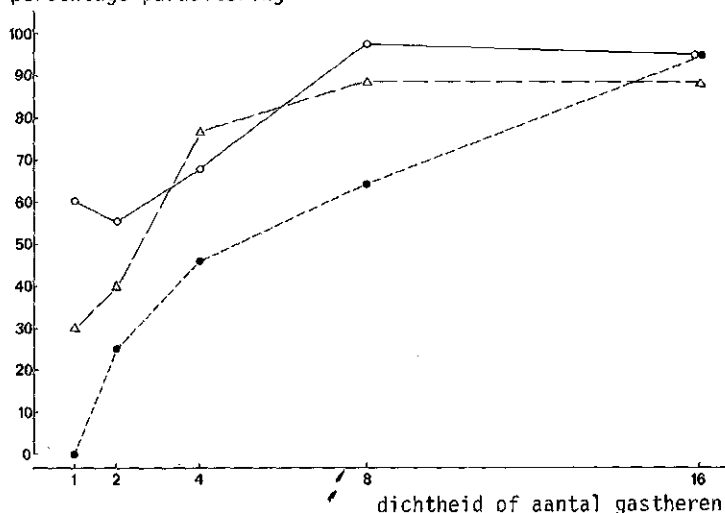


Fig. 65. Het percentage geparasiteerde gastheren bij de verschillende gastheerdichtheden, c.q. -aantallen in de series 1, 2 en 3. Dit is het eerste deel van fig. 64.

- in een te kleine ruimte werd gewerkt, en
- de parasiet gedurende de vastgestelde duur van het experiment geen alternatief had dan te zoeken naar gastheren op een bepaalde plaats en, bijvoorbeeld, niet kon emigreren.

In fig. 65 ziet men dat de toename van het percentage parasitering in serie 2 veel sterker is dan in serie 1. De opzet van serie 2 is wel wat natuurlijker dan die van serie 1, omdat de parasieten, nadat ze het zoeken op een bepaalde plaats hadden opgegeven, niet gedwongen werden te blijven. Het grote aantal bezoeken aan het gastheermedium, zoals werd gevonden bij de lagere dichtheden van serie 1, is in de natuur vast niet algemeen. Wel moet hier worden opgemerkt dat ook in serie 1 het percentage parasitering nog stijgt in het begin, al is het veel minder dan in serie 2. Bij een respons van type 2 zoals door Holling werd geformuleerd is dit niet het geval: daar daalt dit percentage alleen maar.

Uit deze experimenten kan men dus concluderen dat een functionele respons van type 3 voorkomt bij *Pseudeucoila*, mits het experiment zodanig wordt opgezet dat de parasiet het gastheermedium

vrij kan verlaten, waardoor bij lage gastheerdichtheden te hoge parasiteringspercentages worden vermeden.

DE BETEKENIS VAN DE RESULTATEN

Wanneer men nu nog eens kijkt naar de betekenis van de resultaten van deze experimenten in verband met de reproductiestrategie van de wesp, dan kan men het volgende vaststellen:

- Plaatsen waar zich gastheren zouden kunnen bevinden hebben een grote aantrekkingskracht op de parasieten door de geur van het gastheermedium. De grootte van de plekken speelt hierbij een duidelijke rol: grote gistvlekken worden veel eerder gevonden dan kleine.

- Wanneer een parasiet een plaats heeft bereikt waar zich gastheren kunnen bevinden gaat ze op verkenning uit. De duur van deze verkenning is afhankelijk van de grootte van de plek. Vindt zij niets omdat er geen gastheren zijn, of omdat de gastheerdichtheid erg laag is, dan vertrekt ze na een relatief korte periode en gaat elders zoeken.

- Als de parasiet binnen de 'opgeeftijd' een gastheer vindt, gaat ze daarna lang door met zoeken. Dit is een adaptatie aan gastheren die geaggregeerd voorkomen.

- De parasiet doorzoekt het gebiedje met gastheren niet geheel lukraak. Dit bleek uit directe waarnemingen. Verder bleek dit uit het feit dat tweede en latere bezoeken die niet leiden tot het vinden van een gastheer korter duren dan een eerste bezoek, hetgeen erop zou kunnen wijzen dat de wespen al doorzocht gebied op de een of andere manier 'merken'.

- De parasieten maken zeer goed onderscheid tussen geparasiteerde en ongeparasiteerde gastheren. Deze gastheerdiscriminatie voorkomt verspilling van eieren en tijd en leidt tot:

- emigratie uit een goed doorzocht gebied, d.w.z. een gebied waarin 90-95% van de gastheren is geparasiteerd.

Door al deze punten wordt een maximalisering van de reproductie van *Pseudeucoila* verkregen.

Wat zijn nu de gevolgen van de strategie van *Pseudeucoila* voor de gastheer?

- Kleine plaatsen waar zich een klein aantal gastheren zou kunnen bevinden worden door de wesp niet zo gauw gevonden.
- Op grote plaatsen waar de gastheerdichtheid evenwel laag is bestaat een grote kans dat de gastheren niet gevonden worden, omdat de wesp maar kort zoekt als ze niets vindt.
- Op grote plaatsen met een hoge gastheerdichtheid wordt wel 90-95% van de gastheren gevonden en geparasiteerd, doordat de wesp lang blijft zoeken nadat ze een gastheer gevonden heeft. zij houdt pas op met zoeken bij een hoge verhouding tussen ontmoetingen met al geparasiteerde en nog niet geparasiteerde gastheren.
- Langs deze weg worden grote verschillen tussen aantallen ongeparasiteerde gastheren op verschillende plaatsen genivelleerd. (Natuurlijk zal na het uitkomen van de vliegewijfjes een nieuwe gegroepeerde verdeling van eieren optreden over de dan ter beschikking staande plaatsen met gastheermedium.)

Regulatie van de gastheerpopulatie zou in een dergelijk geval op kunnen treden als gevolg van:

- Een heterogeniteit in de grootte van de plaatsen waar zich gastheren kunnen bevinden en in de gastheerdichtheid.
- Een dichtheidsafhankelijke functionele respons van type 3, waardoor bij een hoge dichtheid een hoger percentage gastheren wordt geparasiteerd dan bij een lage dichtheid.
- Migratie van de parasieten, beïnvloed door de dichtheid van de ongeparasiteerde gastheren.

Deze ideeën, die werden ontwikkeld op grond van directe waarneming, geven een ondersteuning aan de gedachten van Hassell & May (1974) en Murdoch & Oaten (1975) betreffende gedragsreacties van predatoren op aggregaties van hun prooi.

Als demper op al deze fraaie bespiegelingen moet er echter eerlijkheidshalve op gewezen worden dat de beschouwing wat betreft de regulatie van de gastheerdichtheid in het gegeven geval niet opgaat. Dit komt omdat de reproductiecapaciteit van *Pseudeucoila* veel kleiner is dan die van *Drosophila* en omdat de generatieduur twee keer zo lang is als die van *Drosophila*. Wordt hierdoor nu de waarde van het onderzoek geheel ondergraven en de

argumentatie voor regulatie ontkracht? Toch niet, want de redenering gaat nog volledig op voor de reproductiestrategie van de sluipwesp. Wat betreft de regulatie van de gastheer moet men er aan denken dat de genoemde factoren belangrijk zouden kunnen zijn, maar niet voldoende.

Op dit moment is onderzoek gaande naar de functionele respons van *Pseudeucoila* in experimentele situaties waarbij gastheren in vier verschillende dichtheden, elk in viervoud, tegelijkertijd worden aangeboden. Eveneens worden proeven gedaan waarin gistvlekken van vier verschillende grootten worden aangeboden, en waarbij de dichtheid overal gelijk is. Bij al deze experimenten worden de wespen gedurende de hele tijd direct waargenomen en hun gedrag wordt geprotocolleerd. Langs deze weg moet een antwoord worden verkregen op de vraag in hoeverre de extrapolaties van de resultaten van proeven waarbij een wesp slechts bij één plek met gastheren werd losgelaten, terecht waren. Tot dusver worden de hypothesen niet weerlegd.

Uit deze experimenten komt nogmaals naar voren hoe belangrijk directe waarnemingen van het gedrag zijn voor de bestudering van ecologische processen. Veel elementen van het gedrag die essentieel zijn voor het begrijpen van het ecologisch proces zouden zonder directe waarneming buiten het gezichtsveld zijn gebleven, waardoor de interpretatie van resultaten van proeven waarbij men bijvoorbeeld alleen gegevens heeft over het uiteindelijke percentage parasitering bijzonder moeilijk is. Gedragswaarnemingen moeten bij ecologisch onderzoek een veel belangrijker rol gaan spelen dan in het verleden vaak het geval is geweest.

7 Biologische bestrijding met parasieten

INLEIDING

Het heeft lang geduurd voordat de mens heeft bedacht dat de parasitering van schadelijke insekten nuttig gebruikt zou kunnen worden. Het verschijnsel parasitering van insekten door sluipwespen werd in het begin van de achttiende eeuw voor het eerst correct geïnterpreteerd. In de loop van de negentiende eeuw groeide het besef omtrent de invloed van parasitaire insekten op het aantalsverloop van plantenetende insekten. Tot pogingen om schadelijke insekten met behulp van hun parasieten te bestrijden kwam het tenslotte in de tweede helft van de negentiende eeuw.

Biologische bestrijding, in de oorspronkelijke betekenis, is het voorkómen of bestrijden van plagen door middel van hun natuurlijke vijanden. Behalve parasieten kunnen hierbij ook predatoren of infectieziekten worden gebruikt. Tegenwoordig worden andere op biologische kennis berustende bestrijdingstechnieken ook wel onder biologische bestrijding gerekend. Gezien het thema van dit boek is hier alleen sprake van biologische bestrijding in de oorspronkelijke betekenis, met parasieten.

Er zijn verschillende vormen van biologische bestrijding. De meest indrukwekkende is die waarbij een uitheemse plaag afdoende wordt onderdrukt door eenmalige invoer van een specifieke parasiet uit het gebied van herkomst van de plaag. Een interessante variant hierop is die waarbij een parasiet wordt gebruikt van een andere gastheersoort of een ander geslacht. Een derde vorm is het bewust gebruik maken van het ingrijpende effect van natuurlijk voorkomende parasieten op het aantalsniveau van schadelijke insekten. Hiervoor is het dikwijls nodig bepaalde landbouwkundige ingrepen, zoals bespuitingen met bestrijdingsmiddelen, aan te passen. Ook kunnen parasieten massaal worden gekweekt en perio-

die worden losgelaten als een levend bestrijdingsmiddel. En tenslotte kan de omgeving van gewas, plantenetend insekt en parasiet zo worden aangepast dat van nature voorkomende sluipwespen effectiever kunnen optreden.

In al deze gevallen is er sprake van het manipuleren van één of een beperkt aantal factoren die in de populatie van een plantenetend insekt ingrijpen. Het verloop van deze manipulaties is niet alleen van praktisch landbouwkundig belang, even goed is het een interessant ecologisch experiment. Fundamenteel veldonderzoek betreffende de populatiebiologie gaat immers vooral beschrijvend-analytisch, en nauwelijks experimenteel-analytisch te werk. Ook al levert biologische bestrijding maar heel ruwe en qua opzet onvolkomen experimenten, zij is toch bijzonder waardevol gebleken voor het inzicht in de rol die natuurlijke vijanden spelen als sterftefactor in de populaties van hun gastheren.

Met behulp van enkele voorbeelden van biologische bestrijding wordt in dit hoofdstuk bekeken welk effect parasieten kunnen hebben op de aantallen van hun gastheren, welke rol omgevingsfactoren hierbij spelen en hoe deze effecten kunnen worden verklaard. Hierbij zullen niet alle vormen van biologische bestrijding met sluipwespen aan bod kunnen komen. Het gaat in dit hoofdstuk trouwens niet in de eerste plaats om de biologische bestrijding, maar om wat deze ons leert over de ecologie van parasieten.

EFFECTEN VAN BESTRIJDING MET PARASIETEN

San José-schildluis

Na de tweede wereldoorlog raakte een kleine schildluis ingeburgerd op vruchtbomen in zuidelijk Europa: *Quadraspidiotus perniciosus* (Comstock). Al eerder was dit diertje in de Verenigde Staten terecht gekomen. Oorspronkelijk komt het uit oost Azië. In een paar jaar kan het een boomgaard ruïneren. In 1933 is een parasiet van de San José-schildluis, *Prospaltella perniciosi* Tower, vanuit Georgië in de Verenigde Staten ingevoerd. Na 1950 is dit ook in Europa gebeurd. *Prospaltella* is een kleine chalcidide, minder dan 1 mm groot. Een wijfje kan in elk van enkele tientallen schildluizen één ei leggen. Het sluipwespje laat zich in het

laboratorium gemakkelijk vermenigvuldigen op meloenen waarop eerst San José-schildluizen zijn gekweekt. Zo konden uit een klein aantal ingevoerde sluipwespjes gemakkelijk de grote aantallen worden verkregen die voor vrijlatingen op een aantal plaatsen nodig waren. Fig. 66 laat zien wat met deze vrijlatingen in het Zwitserse fruitteeltgebied in het Rhônedal werd bereikt. In enkele jaren na het uitzetten werd een zeer hoge parasiteringsgraad bereikt en nam de talrijkheid van de San José-schildluis tot een onbetekenende waarde af. De gastheer werd niet uitgeroeid, maar bleef in stand op een laag aantalsniveau. De grafiek is overigens wat kort om dit laatste overtuigend te demonstreren. Dat verraadt de praktische doelstelling van het werk: zodra het beoogde effect is bereikt worden de waarnemingen beëindigd. De ervaring na 1966 heeft uitgewezen dat een laag niveau van San José-schildluis gehandhaafd blijft met een parasitering van 40-50%. Geslaagde biologische bestrijding houdt in dat niet alleen de plaag, maar ook de parasiet nog slechts zeld-

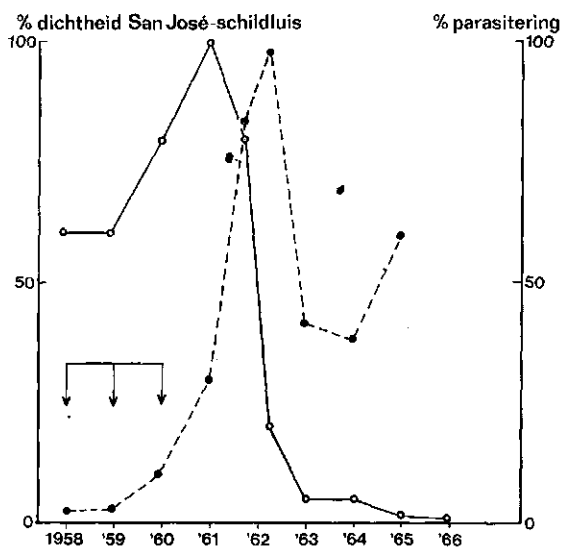


Fig. 66. Biologische bestrijding van San José-schildluis (O) met behulp van *Prospaltella perniciosi* (●) in een boomgaard in Wallis, Zwitserland. De dichtheid van de San José-schildluis is uitgedrukt in procenten van de hoogste waarde. Pijlen: vrijlatingen van *Prospaltella* (naar Mathys & Guignard, 1967).

zaam voorkomt (Mathys & Guignard, 1967).

Hoe belangrijk een juiste determinatie van de parasieten is voor het succes bleek bij pogingen tot biologische bestrijding van San José-schildluis in zuid Duitsland. Ongemerkt raakte de kweek van *Prospaltella perniciosi* besmet met een andere *Prospaltella*-soort die spoedig ging overheersen en enkele jaren lang in miljoenen exemplaren in boomgaarden werd vrijgelaten. Zonder succes, want het betrof een soort die voor dit doel ongeschikt was (Delucchi et al., 1976).

Appelbloedluis

Niet alle pogingen om een ingevoerde plaag met een parasiet uit het gebied van herkomst te bestrijden hebben het gewenste resultaat. De biologische bestrijding van appelbloedluis, *Eriosoma lanigerum* (Hausmann), een insect dat twijgen en takken van appelbomen aantast, is slechts gedeeltelijk succesvol geweest. Het is een plaag die aan het eind van de achttiende eeuw vanuit oostelijk Noord-Amerika in Europa is ingevoerd en die bovendien vrijwel overal in de wereld waar appels worden geteeld verspreid is. In de jaren 1920-1940 is de monofage appelbloedluis-parasiet, *Aphelinus mali* (Hald.), een chalcidide van nog geen millimeter lengte, ook vanuit oostelijk Noord-Amerika in vrijwel alle appelteeltgebieden geïmporteerd. Hoewel *Aphelinus* zich overal goed heeft gevestigd, is het uiteindelijke effect op de bloedluis-aantallen verschillend geweest. In sommige gebieden levert *Aphelinus* een afdoende, in andere slechts een gedeeltelijke bloedluisbestrijding. Klimaatverschillen spelen hierbij mogelijk een rol. Nederland behoort tot de gebieden waar deze parasiet geen afdoende resultaat geeft. Een belangrijke oorzaak hiervan is de ongunstige verhouding in het vermeerderingsvermogen van bloedluis en parasiet: zowel het aantal generaties als het aantal jongen per wijfje van de bloedluis is veel groter dan bij de parasiet (tabel 17). De aantallen van de bloedluis worden dan ook niet laag gehouden. Onder voor bloedluis gunstige omstandigheden kan het sluipwespje niet verhinderen dat de luis zich massaal vermeerdert. Het resultaat is een onregelmatig aantalsverloop, met uitschieters naar boven.

Tabel 17. Vermeerderingsvermogen van de appelbloedluis en *Aphelinus mali* (naar Evenhuis, 1958).

	Appelbloedluis	<i>Aphelinus mali</i>
Nakomelingen per wijfje	150	85
Generaties per jaar	11-12	5-6
Percentage wijfjes	100	50

Merkwaardig genoeg is aan mogelijke verschillen in biologische eigenschappen, zoals reactie op de temperatuur, tussen *Aphelinus mali* van verschillende geografische herkomsten nooit aandacht besteed. Het initiatief tot de biologische bloedluisbestrijding werd genomen door de Fransman Marchal, die *Aphelinus mali* importeerde uit Virginia: een gebied met een landklimaat op de geografische breedte van zuid Italië. Enige jaren later werd deze *Aphelinus mali* vanuit Frankrijk in Nederland ingevoerd. In het licht van recente ervaringen over de betekenis van de herkomst van parasieten voor het resultaat van biologische bestrijding, zou het de moeite waard zijn ook *Aphelinus mali* nog eens op dit punt te onderzoeken. Het is denkbaar dat herinvoer vanuit een klimatologisch meer met Nederland overeenstemmend gebied tot beter resultaat zou leiden.

Walnootluis

De walnootluis, *Chromaphis juglandicola* (Kltb.), afkomstig uit Eurazië, is in het begin van deze eeuw in Californië ingevoerd. Ze is een ernstige plaag in de economisch belangrijke Californische notencultuur geworden. Na een periode van intensieve chemische bestrijding werd in 1959 een sluipwespje, de braconide *Trioxys pallidus* Hal., uit zuid Frankrijk ingevoerd. Er was geen andere reden dit diertje juist daar vandaan te halen dan dat het er gemakkelijk te vinden was. Het wespje bleek zich goed te vestigen en het gewenste effect te geven in het kustgebied van zuid Californië, een streek met een gelijkmatig klimaat. Maar het belangrijkste produktiegebied van noten ligt in het warme, droge Californische binnenland en daar wist het wespje zich zelfs niet te handhaven. Een nieuwe import van *Trioxys pallidus*, nu uit een

gebied in Iran met een klimaat dat overeenstemt met dat van de Californische San Joaquinvallei gaf een dramatisch effect. In 1968 waren deze wespjes voor het eerst vrijgelaten en in 1971 hadden ze zich al over het gehele notengebied in midden en noord Californië verspreid en de walnootluis tot een praktisch onbelangrijk niveau teruggebracht (Van den Bosch & Messenger, 1973).

Witte vlieg

Sluipwespen kunnen ook op minder natuurlijke wijze worden gehanteerd dan in de voorbeelden hierboven: als een soort levend bestrijdingsmiddel; andere omgevingsfactoren dan klimaat kunnen voor het succes van hun toepassing bepalend zijn. Dit wordt gedemonstreerd door de biologische bestrijding van witte vlieg (*Trialeurodes vaporariorum*) in de groenteteelt in kassen in ons land.

Voor de tweede wereldoorlog werd al geprobeerd met de kleine chalcidide *Encarsia formosa*, afkomstig uit noord Amerika, witte vlieg in kassen te bestrijden. Pas sinds 1972 is dit tot een op grote schaal toegepaste, betrouwbare bestrijdingstechniek uitgegroeid: dank zij het talent van de gebroeders Koppert, de kwekers van de sluipwespjes, en het praktische onderzoek van Woets (1976) aan het Proefstation voor Groenten- en Fruitteelt onder Glas in Naaldwijk, die de werkwijze heeft ontwikkeld.

Zodra de eerste jonge larven van de witte vlieg worden ontdekt, worden geparasiteerde witte-vliegglarven in de kas gebracht. Dit wordt nog drie of vier maal herhaald, met tussenpozen van ongeveer 14 dagen. Per vierkante meter kas worden in totaal circa vijf parasieten geïntroduceerd. De tuinder koopt bij de toepassing van deze techniek niet alleen sluipwespjes, maar krijgt ook advies van de parasietenleverancier over hun behandeling.

Op tomaat functioneert deze bestrijdingswijze goed, maar op komkommer, die ook door witte vlieg wordt aangetast, is het resultaat minder gunstig. Woets & Van Lenteren (1976) hebben vastgesteld dat de oorzaak hiervan enerzijds schuilt in de grotere geschiktheid van komkommers als voedselplant voor witte vlieg en anderzijds in de geringere geschiktheid van komkommer als substraat voor de activiteiten van *Encarsia* (tabel 18). Wijfjes van

Tabel 18. Geschiktheid van enkele kasgewassen voor witte vlieg, *Trialeurodes vaporariorum*, en haar biologische bestrijding door *Encarsia formosa* (naar Woets & Van Lenteren, 1976).

	Vermenigvuldiging van witte vlieg	Parasitering door <i>Encarsia</i>	Succes van biolo- gische bestrijding
Aubergine	++	+	±
Komkommer	+	-	-
Tomaat	±	+	+
Paprika	-	+	niet nodig

de witte vlieg leven langer op komkommer dan op tomaat, leggen er meer eieren op en een groter percentage van deze eieren levert weer volwassen witte vliegen. Wespjes op komkommerblad worden in hun bewegingen gehinderd door de netvormige nervatuur en de lange haren; bovendien worden ze besmeurd met het kleverige secreet van de haren waardoor ze meer tijd moeten besteden aan het poetsen van hun lichaam dan op tomateblad. Zo houden ze op komkommerblad minder tijd over om gastheren te zoeken. Een manier om hierin verbetering te brengen is de komkommer te 'veredelen' tot een plant met wat minder mogelijkheden voor witte vlieg en een beter gestructureerd blad voor *Encarsia*.

Tomaten in een kas vormen een kunstmatige omgeving: na nog geen jaar is het gewas afgeleefd. Of *Encarsia* de witte vlieg blijvend op een laag niveau zou kunnen houden, zoals de sluipwespen in eerdere voorbeelden hun gastheren doen, is daardoor niet te zeggen.

Rode Californische schildluís

Voorbeelden van geslaagde biologische bestrijding demonstreren verschillende interessante aspecten van de kwantitatieve relatie tussen sluipwespen en hun gastheren. Twee hiervan zijn in de zojuist beschreven gevallen gebleken. Ten eerste, dat bepaalde parasieten (en predatoren) hun gastheren tot een laag aantalsniveau kunnen terugbrengen en hen bovendien kunnen houden zonder dat uitschieters van betekenis optreden. Ten tweede, dat omgevingsfactoren, en de reactie hierop van de parasiet, bepalend zijn voor de invloed die de parasiet op het populatie-

verloop van zijn gastheer kan uitoefenen. Een derde boeiend ecologisch verschijnsel dat bij biologische bestrijding naar voren is gekomen, is dat van verdringing van parasieten door onderlinge concurrentie. De historie van de biologische bestrijding van de rode schildluis (*Aonidiella aurantii*) in Californië met *Aphytis*-soorten (Chalcidoidea) illustreert dit (De Bach et al., 1971).

Rode schildluis is omstreeks 1870 uit Azië ingevoerd in Californië. Het is er een van de belangrijkste plagen in citrusboomgaarden geworden. Al sinds het eind van de vorige eeuw zijn er pogingen tot biologische bestrijding gedaan. Aanvankelijk probeerde men predatoren, maar die bleken bij lage schildluisdichtheden niet effectief. Een parasiet, *Aphytis chrysomphali* (Merc.), die ongemerkt omstreeks 1900 het land was binnengekomen, bleek evenmin voldoende werkzaam te zijn. *Aphytis*-soorten die men later bij inventarisaties in zuidoost Azië vond, werden per abuis steeds voor *Aphytis chrysomphali* gehouden en dus niet in Californië ingevoerd. Deze soort had men immers al en zij gaf niet het gewenste resultaat. Zo stond gebrek aan systematische kennis van deze parasietengroep succes bij de biologische bestrijding in de weg: in hoofdstuk 2 is dit al besproken. De *Aphytis*-soorten die later zeer effectief bleken, heeft men vermoedelijk al veel eerder in handen gehad zonder hun waarde te beseffen. De onjuiste indeling van de rode schildluis in het Zuidamerikaanse genus *Chrysomphalus* maakte de verwarring nog groter. Er werd een expeditie naar Zuid-Amerika gezonden om daar naar betere rode-schildluisparasieten te zoeken maar, zoals later bleek, had men toch in Azië moeten zijn. Een grondige analyse van de systematiek en de ecologie van deze groep parasieten leidde tenslotte, na bijna 70 jaar, tot een geslaagde biologische bestrijding van deze schildluis. In 1948 werd *Aphytis lingnanensis* uit zuid China ingevoerd. Deze verdrong *Aphytis chrysomphali* in enkele jaren vrijwel overal, behalve op enkele plaatsen met een zeer gelijkmatig klimaat aan de kust, en bracht aan de kust en in het overgangsgebied naar het binnenland de schildluis tot geringere aantallen terug. Maar in het extreme klimaat van het binnenland, met koude winters en hete droge zomers, was *Aphytis lingnanensis* hiertoe niet in staat. Men analyseerde de invloed van extreme weersfactoren op de overlevingskansen van *Aphytis lingnanensis* en probeerde door selectie te komen

tot een ras van deze soort dat het in het binnenland beter zou doen. Deze poging werd in 1957 doorgekruist door de invoer van *Aphytis melinus* uit India en Pakistan. Het bleek een soort te zijn die tegen het extreme klimaat bestand was (er was ook in een vergelijkbaar klimaat naar gezocht), die *Aphytis lingnanensis* in het binnenland geheel verdrong en er de rode schildluis op het gewenste lage aantalsniveau bracht.

De drie *Aphytis*-soorten *chrysomphali*, *lingnanensis* en *melinus* hebben dezelfde levenswijze. Het zijn alle drie ectoparasieten van dezelfde gastheerstadia. Waar ze samen in een gebied voorkomen leidt onderlinge concurrentie uiteindelijk tot verdringing van de soort die het minst aan de heersende klimatologische omstandigheden is aangepast. Dit voorbeeld van biologische bestrijding is daarmee tevens een experiment op grote schaal dat antwoord geeft op de vraag of diersoorten met sterk overeenstemmende niches in één gebied blijvend naast elkaar kunnen voorkomen. Parasieten van rode schildluis met een andere (endoparasitaire) levenswijze bleken zich wel naast de hoofdparasiet te kunnen handhaven; ze vullen het effect van deze laatste aan. Tabel 19 illustreert het verschil in soortensamenstelling van de parasieten dat uit deze verdringing voortkomt.

Uit deze en andere dergelijke ervaringen wordt geconcludeerd dat het gewenste populatieëffect uiteindelijk door één of twee parasieten wordt veroorzaakt, en dat tegen het invoeren van verschillende soorten, gelijktijdig of na elkaar om empirisch de beste te vinden, geen bezwaar bestaat. Anderzijds realiseert men zich toch ook dat in het blindelings invoeren van parasieten een gevaar schuilt. Onderlinge concurrentie tussen verschillende parasieten van een gastheer kan namelijk maken dat het effect van

Tabel 19. Soortensamenstelling (in %) van parasieten van de rode schildluis in twee gebieden in Californië in 1968 (naar DeBach et al., 1971).

Parasiet	Kust	Binnenland
<i>Aphytis melinus</i>	6	77
<i>A. lingnanensis</i>	68	0
<i>A. chrysomphali</i>	0,3	0
<i>Prospaltella perniciosi</i>	25	0,1
<i>Comperiella bifasciata</i>	0,4	23

de meest werkzame parasieten wordt verminderd. Invoer van parasieten moet daarom worden uitgevoerd in een bewust gekozen volgorde, berustend op kennis van de onderlinge verhoudingen tussen de parasieten van het complex in het land van herkomst. Zo luidt tenminste de theorie; of het altijd gemakkelijk is te doen is een andere zaak (Zwölfer, 1971).

Wintervlinder

De betekenis van concurrentie tussen parasieten met verschillende levenswijzen voor het aantalsverloop van hun gastheer is heel treffend aan het licht gekomen bij de biologische bestrijding van de wintervlinder (*Operophtera brumata* L.) in Canada. De wintervlinder hoort thuis in Europa. Wie in mei op loofbomen en struiken kijkt bij gaten in het blad kan de lichtgroene spanrupsen niet missen; dikwijls zijn ze heel talrijk. In de dertiger jaren is dit insect in oost Canada terecht gekomen en tot een ernstige bedreiging van loofbossen geworden, vooral van eik. Op grond van een onderzoek over het parasietencomplex van de wintervlinder in Europa, dat ingewikkeld is en een zestigtal soorten omvat, zijn zes parasieten tussen 1955 en 1960 in Canada ingevoerd. Twee ervan, de sluipvlieg *Cyzenis albicans* (Fall.) en de sluipwesp *Agrypnon flaveolatum* (Grav.), hebben zich er gevestigd. Het verloop van deze poging tot biologische bestrijding is goed gevolgd doordat al voor de introducties populatieonderzoek in dit gebied over de wintervlinder was begonnen (Embree, 1971). Was aanvankelijk de synchronisatie van het ontluiken van de knoppen en het verschijnen van de rupsjes de factor die het patroon van de aantalsfluctuaties bepaalde, later was dit de parasitering. Het karakteristieke beeld was een scherpe daling van het aantal wintervlinders drie tot vier jaar na het eerste verschijnen van *Cyzenis* (fig. 67). De twee gevestigde parasieten bleken elkaar goed aan te vullen in hun effect op de wintervlinderpopulatie: *Cyzenis* is effectiever bij hoge gastheerdichtheid en *Agrypnon* bij een lage.

Dit geval van biologische bestrijding is in verschillende opzichten een boeiend experiment. In Europa exploiteren 63 soorten parasieten de wintervlinder zonder dat dit tot een laag aantals-

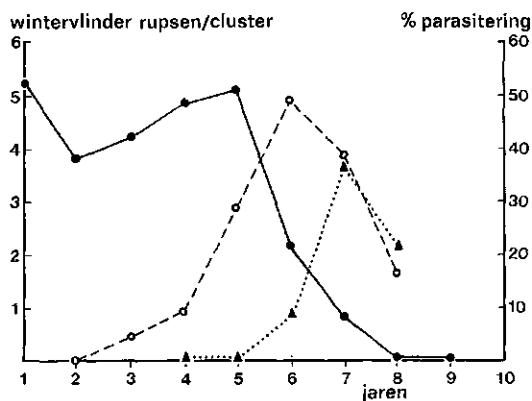


Fig. 67. Biologische bestrijding van wintervlinder (●) in Nova Scotia, Canada met behulp van de ingevoerde parasieten *Cyzenis albicans* (O) en *Agrypon flaveolatum* (▲). (Uit Embree, 1971).

niveau leidt. Of, zoals het Canadese experiment suggereert: dit omvangrijke complex heeft juist als gevolg dat het aantalsniveau van de wintervlinder in Europa hoog is. Concurrentie tussen de parasieten lijkt hier de oorzaak te zijn van hun geringe invloed op de wintervlinderpopulatie. *Cyzenis* en *Agrypon*, die een grote invloed op hun gastheerpopulatie kunnen hebben door hun grote vermogen om gastheren te vinden, worden in Europa in hun effect geremd doordat zij binnenin de gastheer, in geval van multiparasitering, de mindere zijn van andere parasietlarven (Sechser, 1970; Zwölfer, 1971). Toen zij in Canada van hun concurrenten werden bevrijd, kwamen hun potenties en het effect van hun concurrenten aan het licht. De inwerking van een veelheid van factoren op een populatie leidde in dit geval niet, zo al ooit, tot stabiliteit en voorkómen van plagen, iets wat ten onrechte wel dikwijls wordt gedacht. Vereenvoudiging van de complexe verhoudingen binnen het subsysteem van een planteneter en zijn vijanden had daarentegen een stabiliserend effect.

Wat dit voorbeeld van bijzondere betekenis maakt is, dat het de waarde van de klassieke benadering van de biologische bestrijding: parasieten zoeken en proberen, nog eens duidelijk heeft bewezen. Uit deze benadering is het namelijk voortgekomen, en niet uit vooraanstaand populatie-dynamisch onderzoek dat in dezelfde

tijd in het gebied van herkomst van de wintervlinder werd verricht. Bovendien heeft het stimulerend gewerkt voor het inzicht in de processen die ten grondslag liggen aan de kwantitatieve relaties tussen parasieten en hun gastheren. Varley en zijn medewerkers, die al jaren de dynamiek van een wintervlinderpopulatie in Engeland hadden bestudeerd, voorspelden namelijk op grond van modelbeschouwingen dat het aanvankelijke succes van de biologische bestrijding van dit insect in Canada zou uitlopen op heftige schommelingen van de aantallen ervan (Varley & Gradwell, 1968). Waarom, zal uit de volgende paragraaf duidelijk worden. Maar in werkelijkheid zijn de aantallen van de wintervlinder in Canada laag gebleven, wat tot de ontwikkeling van realistischer parasiet-gastheer-modellen heeft geprikkeld.

Appelbladmineermot

Alle voorbeelden van biologische bestrijding die tot nu toe werden bekeken, handelen over ingevoerde parasieten. Treden dezelfde effecten als deze geïmporteerde parasieten veroorzaken ook op in natuurlijke populaties van inheemse plantenetende insecten onder invloed van hun inheemse parasieten?

Een manier om dit experimenteel na te gaan is parasieten uit te schakelen om te zien wat er dan met de gastheerpopulatie gebeurt, in vergelijking tot situaties waarin de parasieten wel aanwezig zijn. In de proefboomgaard 'De Schuilenburg' in de Betuwe kon een dergelijke situatie worden vervolgd, die door een gelukkige samenloop van omstandigheden was ontstaan. Het betreft de appelbladmineermot (*Nepticula malella* Stainton), een microvlin-dertje waarvan de rupsen gangen vreten tussen de opperhuiden van de bladeren (fig. 68). Op hetzelfde terrein van 12 ha bevonden zich een kennelijk niet gereguleerde, jaarlijks in aantal toenemende populatie van dit motje, en één die blijvend op een laag aantalsniveau werd gehouden. Rupsen van de appelbladmineermot worden in hun mijnen door diverse vijanden belaagd: verschillende sluipwespjes (alle chalcididen) en predatoren zoals roofwantsen, gaasvlieg-larven en oorwormen die de larven in de mijn leegzuigen of ze eruit eten. Een vergelijking van de twee populaties leerde dat er in elk geval één verschil was:

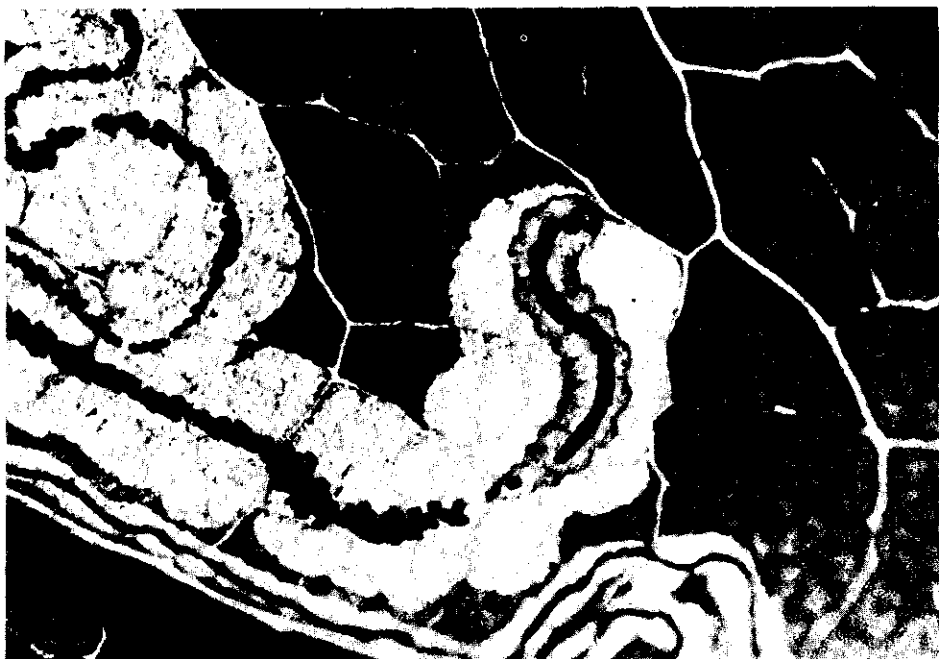


Fig. 68. Mineergang in appelblad met larve van *Nepticula malella* (foto A. van Frankenhuijzen).

het sluipwespje *Chrysocharis prodice* (Walker), dat in de dunbevolkte boomgaard wel uit de mineermotlarven kon worden gekweekt maar in de talrijke *Nepticula*-populatie ontbrak. Omdat er aanwijzingen waren dat dit verschil de oorzaak kon zijn van het totaal verschillende gedrag van de twee populaties werd dit sluipwespje gekweekt en losgelaten in de boomgaard waar het van nature afwezig was. Daarmee ontwikkelde zich het karakteristieke beeld van geslaagde biologische bestrijding: vestiging en geleidelijke stijging van de parasitering door *Chrysocharis* en daling van de gastheerpopulatie tot een veel lager en naar we verwachten stabiel niveau (fig. 69). Achteraf is het, op grond van de levenswijze van *Chrysocharis*, de historie van de beide boomgaarden en hun onderlinge isolatie door een intensief bespoten perceel, wel begrijpelijk dat *Chrysocharis* in de ene boomgaard aanvankelijk niet voorkwam. Het was bijzonder leerzaam te zien dat verscheidene andere chalcididen, waarvan er één, de polyfage bladmineerder-parasiet *Cirrospilus vittatus* Walker, talrijk voor-

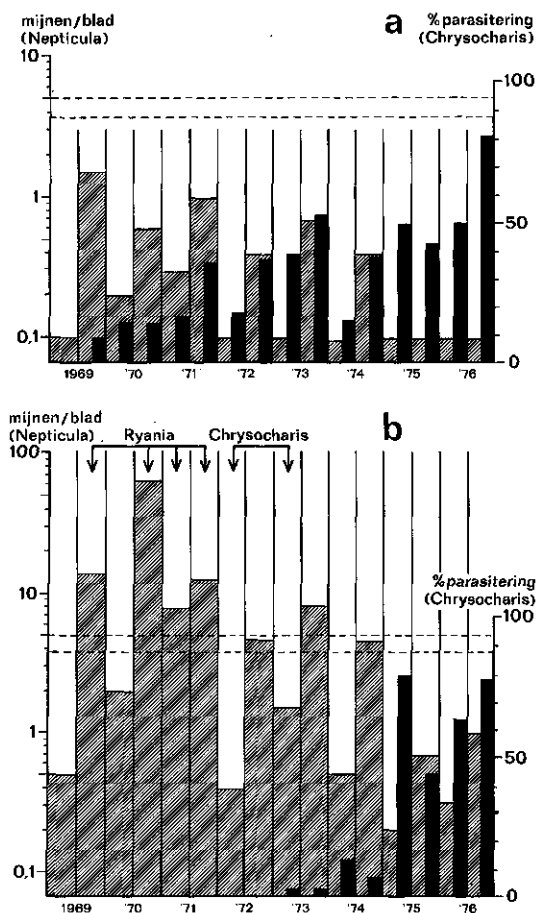


Fig. 69. Aantalsverloop van appelbladmineermotmijnen (grijze kolommen, ordinaat links) en percentage parasitering door *Chrysocharis prodice* (zwarte kolommen, ordinaat rechts) van 1969-1977. Twee kolommen, een voor elke appelbladmineermot-generatie, per jaar. (a) Oude boomgaard geplant in 1945, *Chrysocharis prodice* is van nature aanwezig: de mineermot-populatie blijft onder de bestrijdingsdrempel (de onderbroken band). (b) Jonge boomgaard geplant in 1965, bij afwezigheid van *Chrysocharis* was er aanvankelijk een plaag van appelbladmineermot (1969-1972) waartegen het selectieve insecticide Ryania moest worden gebruikt: populatiedaling van appelbladmineermot na introductie van *Chrysocharis* (1972-1976).

kwam, toch niet in staat waren de gastheer te reguleren. Van het verschil in effect tussen parasieten is hierna nog even sprake.

Van dit soort uitsluitingsexperimenten met dit type resultaten

zijn er in de toegepast-entomologische literatuur verscheidene te vinden. Men moet hieruit concluderen dat het verschijnsel van regulatie van een plantenetend insekt op een laag niveau door een specifieke inheemse parasiet niet uitzonderlijk is. Waarmee overigens niet gezegd is dat alle fytofagen door parasieten of predatoren op een laag niveau gehouden worden. Bovendien is een eenvoudig gastheer-parasiet-systeem vereist wil de gastheer er effectief door in aantal worden beperkt, dat betekent dus een systeem zonder de complicaties van een (groot) aantal concurrerende parasieten en de noodzakelijkheid van alternatieve gastheren. Tenslotte kan worden verwacht dat dergelijke relatief eenvoudige subsystemen zowel in eenvoudige als in gecompliceerde ecosystemen zullen kunnen voorkomen.

VERKLARING VAN DE EFFECTEN

Samengevat is het effect van bepaalde parasieten op de populatie van hun gastheren bij geslaagde biologische bestrijding als volgt:

- een drastische verlaging van de aantallen van de gastheer in de tijd van enkele generaties door een sterke numerieke reactie van de parasiet op de gastheerdichtheid;
- deze verlaging zet niet door: de gastheer wordt op een laag aantalsniveau gehouden, maar sterft niet uit;
- het nieuwe, lage aantalsniveau van de gastheer is ook in die zin stabiel, dat geen plotselinge uitschieters of periodieke aantalsschommelingen optreden.

Er zijn verschillende theorieën ontwikkeld in de populatiedynamica waarmee dit effect verklaard zou kunnen worden. Een ervan zegt dat naarmate meer factoren op de nettovoortplanting van een populatie inwerken, de fluctuaties ervan geringer en het gemiddelde dichtheidsniveau lager zullen zijn (Den Boer, 1971). Voor het karakteristieke effect van biologische bestrijding levert deze theorie geen goede verklaring, omdat het immers overwegend slechts één factor was die het effect teweegbracht - één parasiet, soms aangevuld door een tweede - en omdat de theorie niet verklaart waardoor het aanvankelijk zeer ingrijpende effect van die ene factor na een aantal gastheer-

generaties minder hevig wordt, zodat een stabiel aantalsniveau resulteert.

Aantrekkelijker is dan ook een tweede theorie, waarin aan bepaalde factoren een invloed op de gastheerdichtheid wordt toegeschreven die in hevigheid van de gastheerdichtheid afhangt, zodanig dat een regulerende werking ontstaat. Neemt de gastheerdichtheid toe dan grijpt zo'n factor sterker in, bijvoorbeeld door een hogere sterfte te veroorzaken, waardoor de aantallen van de gastheer gaan dalen. Bij een lage gastheerdichtheid gebeurt het tegengestelde. De aanhangers van deze theorie hebben aan parasieten en predatoren als mogelijke aantalsregulatoren veel aandacht besteed. Het is echter bijzonder moeilijk gebleken het mechanisme van de inwerking van parasieten op de gastheeraantallen bevredigend te verklaren.

Verscheidene onderzoekers hebben hiervoor wiskundige modellen ontwikkeld. Het eerste, van Lotka en Volterra, betreft een systeem bestaande uit één prooi met een onbeperkte hoeveelheid voedsel en één predator. Deze componenten worden, passend bij het onderwerp van dit boek, verder gastheer en parasiet genoemd. De parasiet is geheel aangewezen op deze ene gastheer. Hij zoekt lukraak en remt de populatietoename van de gastheer met een factor die recht evenredig is met de populatiedichtheid van de parasiet. Omgekeerd wordt de populatieafname van de parasiet - die noodzakelijkerwijs zou optreden als er geen gastheren waren - geremd met een factor die recht evenredig is met de populatiedichtheid van de gastheer. Deze uitgangspunten leiden ertoe dat beide populaties worden gereguleerd: die van de gastheer, omdat bij aantalstoename een groter deel ervan door de parasiet wordt vernietigd, en die van de parasiet door onderlinge concurrentie om gastheren. Werkt men de uitgangspunten wiskundig uit (Klomp, 1967) dan blijken beide populaties volgens een constante cyclus in aantal te schommelen (fig. 70).

Ben van de bezwaren die tegen dit model is ingebracht luidt, dat de parasiet onmiddellijk in aantal reageert op aantalsveranderingen van de gastheer. In werkelijkheid moet deze reactie echter vertraagd zijn. Immers, als door een hogere gastheerdichtheid de parasieten meer gastheren vinden zullen zij wel meer gastheren met eieren beleggen maar daaruit zullen pas aan het

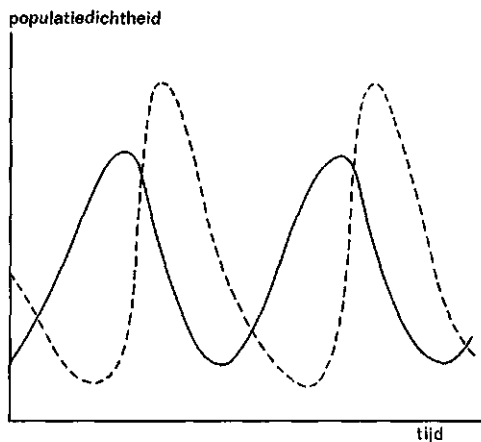


Fig. 70. Oscillaties van de aantallen van gastheer (—) en parasiet (---) volgens het model van Lotka-Wolterra, waarbij een gelijkblijvende amplitude ontstaat.

einde van een parasietgeneratie volwassen parasieten te verschijn komen. Deze vertraging in de numerieke reactie van de parasiet heeft Nicholson in zijn model verwerkt. Hij veronderstelde eveneens dat de parasieten lukraak zoeken, en bovendien dat ze een onbeperkte vruchtbaarheid bezitten — dus zoveel gastheren kunnen beleggen als ze vinden — en gedurende hun leven een constant en voor de soort karakteristiek gebied met succes afzoeken — dus een constant zoekrendement hebben. Deze uitgangspunten leiden tot één labiele evenwichtstoestand, waarbij gastheer en parasiet elk een constante dichtheid hebben. Zodra deze echter wordt verstoord ontstaan oscillaties met een toenemende amplitude (fig. 71; voor een gedetailleerde beschrijving van Nicholsons model wordt de lezer verwezen naar Varley et al. (1973)). Uiteindelijk sterft de gastheer uit en vervolgens ook de parasiet, althans plaatselijk.

Dit stemt niet overeen met de resultaten van biologische bestrijding; evenmin trouwens als het optreden van oscillaties met gelijk blijvende amplitude. Er is dan ook door verscheidene onderzoekers op gewezen dat ook dit tweede model te eenvoudig is. Er zijn allerlei complicaties in het ecosysteem waarvan een parasiet-gastheer-systeem deel uitmaakt zowel als in het gedrag van de parasieten, waarmee geen rekening is gehouden. Als deze

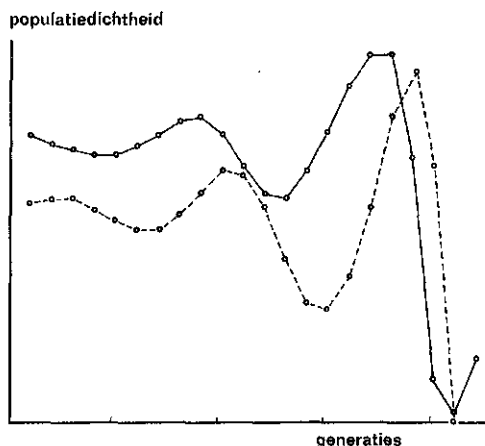


Fig. 71. Oscillaties van de aantallen van gastheer (—) en parasiet (---) volgens het model van Nicholson waarbij een toenemende amplitude ontstaat.

in het model worden verwerkt, wordt de uitkomst realistischer. Zo kan de stabiliteit van gastheer-parasiet-relaties in modelberekeningen worden verbeterd door rekening te houden met toevallige invloeden vanuit de omgeving die op het systeem inwerken, of door een predator die een onmiddellijk optredende dichtheidsafhankelijke sterfte bij de gastheer veroorzaakt, of doordat een klein gedeelte van de gastheerpopulatie onbereikbaar is voor de parasiet (Price, 1975b).

Van grote betekenis lijken bijzonderheden in het gedrag van parasieten te zijn. Bij hoge dichtheid kunnen de parasieten elkaar gaan hinderen, waardoor hun zoekrendement vermindert. Als het model, waarin het zoekrendement immers als een constante was verwerkt, in dit opzicht wordt aangepast kan een snelle stabilisatie tot stand komen zonder dat oscillaties optreden (Hassell & May, 1973). In laboratoriumproeven is zo'n onderlinge beïnvloeding bij diverse sluipwespsorten gevonden, en ook uit veldwaarnemingen meent men er aanwijzingen voor te hebben gevonden. Maar door anderen wordt de algemene betekenis ervan in natuurlijke situaties betwijfeld (Free et al., 1977). Zij menen dat een ander gedragselement van sluipwespen belangrijker is: de neiging om lokale concentraties van de gastheer op te zoeken en, als eenmaal een gastheer is gevonden, in diens buurt enige

tijd te blijven doorzoeken. Zie hiervoor ook hoofdstuk 6 waarin de gevolgen van deze eigenschappen worden berekend. Zij maken de aanname in de modellen, dat parasieten lukraak zoeken, onhoudbaar. Wijziging van het model in dit opzicht heeft ook een verbetering van de stabiliteit van de parasiet-gastheer-verhouding tot gevolg (Hassell, 1976).

Tenslotte is ook Nicholsons derde aanname - dat de parasieten een onbeperkte vruchtbaarheid bezitten en altijd alle gevonden gastheren met een ei kunnen beleggen - te eenvoudig. Bij hoge gastheerdichtheden en een relatief gering aantal parasieten zal dit zeker niet opgaan. Er zal zich dan een verzadigingseffect voordoen, dat zich uit in een maximum in het aantal gastheren dat een parasiet met een ei kan beleggen (zie ook hiervoor hoofdstuk 6). Dit effect werkt de instabiliteit van de gastheer-parasiet-verhouding enigszins in de hand. Maar rond de evenwichtsdichtheid zal het vermoedelijk geen belangrijke rol spelen.

Op grond van de recente theoretische beschouwingen, waarvan de inhoud hier slechts summier is aangeduid, en het gedragsonderzoek aan sluipwespen dat erop aansluit wordt het resultaat van geslaagde biologische bestrijding geleidelijk beter te begrijpen.

Het is misschien goed er nog eens op te wijzen dat zeker niet alle parasieten in staat zijn hun gastheren op een laag aantalsniveau te houden. Het merendeel van de sluipwespen exploiteert de gastheer zonder het aantalsverloop ervan noemenswaardig te beïnvloeden. Enige eigenschappen die nodig zijn op grond van praktische ervaring en theoretische overwegingen zijn (Hassell & May, 1973; Huffaker et al., 1976):

- een goede aanpassing aan de omgeving van de gastheer, zoals het klimaat;
- een goed zoekvermogen: naarmate dit beter is kan een lager aantalsniveau van de gastheer worden verwacht;
- gerichtheid op één gastheer (specificiteit), met daarmee samenhangende eigenschappen als goede aanpassing aan de levenscyclus van de gastheer;
- een goed voortplantingsvermogen vergeleken met dat van de gastheer;

- stabiliteit-bevorderende vormen van gedrag, zoals hierboven aangeduid.

BESLUIT

De voorbeelden van biologische bestrijding die in dit hoofdstuk zijn bekeken illustreren niet alleen dat er sluipwespen zijn die het populatieverloop van hun gastheren grondig kunnen beïnvloeden. Ze tonen ook aan dat een samengaan van biologische bestrijding en fundamenteel onderzoek voor beide van voordeel en zelfs onmisbaar is. De samenwerking tussen het Proefstation voor de Groenten- en Fruitteelt onder Glas en het Zoölogisch Laboratorium van de Leidse Universiteit is hiervan een overtuigend voorbeeld. Voor de Nederlandse ecologen is het de moeite waard mogelijkheden tot samenwerking van wetenschap en kunst - wat is biologische bestrijding anders - grondig te overwegen.

In Nederland en in West-Europa wordt biologische bestrijding relatief weinig bedreven en onderzocht. Voor het lage niveau van de activiteiten op dit gebied zijn geen overtuigende argumenten aan te voeren. Integendeel, meer aandacht voor dit boeiende onderdeel van het landbouwkundig bedrijf zou zowel een wetenschappelijk als een maatschappelijk belang dienen.

Glossarium

Accessorische geslachtsklier: een klier die uitmondt in de afvoergang van de geslachtsklier.

Alternatieve gastheer: een gastheer die geïnfecteerd wordt tijdens een deel van het jaar, waarin een andere gastheer van dezelfde parasiet niet beschikbaar is.

Ectoparasiet: een parasiet waarvan de larve de gastheer van buiten uitzuigt.

Endoparasiet: een parasiet waarvan de larve in het lichaam van de gastheer leeft.

Fenetische overeenkomst: vorm overeenkomst zoals in gebruik in de numerieke taxonomie.

Feromoon: een produkt van een klier dat buiten het lichaam wordt afgescheiden en invloed heeft op het gedrag van een ander dier, als regel een soortgenoot.

Gregaire parasiet: een parasiet die bij één insteek van de ovipositor in een gastheer minstens twee eieren legt, zodat zich twee of meer larven van dezelfde soort tegelijk in een gastheer ontwikkelen.

Haplodiploïdie: voortplanting waarbij de mannetjes voortkomen uit onbevuchte eieren (ze zijn haploïd en vaderloos) en de vrouwtjes uit bevruchte eieren.

Hyperparasiet: een parasiet van een parasiet. (^{sluipwesp}parasiet legt eieren in andere parasiet (sluipwesp))

Inquiline: een medebewoner van de gastheer die profiteert van het voedsel van de laatste.

Monofage parasiet: een parasiet die slechts één soort als gastheer heeft.

Multiparasitisme: larven van minstens twee soorten parasieten leven in of op één gastheer individu.

Parasitoïde: nauwkeuriger benaming voor een sluipwesp (dan parasiet) omdat de gastheer door de larve wordt gedood en het adulte stadium niet als parasiet wordt doorgebracht.

Parthenogenese: de ontwikkeling van onbevuchte eieren.

Polyembryonie: het ontstaan van veel embryonen uit één ei door het loslaten van blastomeren.

Polyfage parasiet: een parasiet die veel soorten als gastheer heeft.

Primaire parasiet: een parasiet die parasiteert op een gastheer die niet parasitair leeft.

Secundaire parasiet: een parasiet van een primaire parasiet.

Solitaire parasiet: een parasiet die bij één insteek van de ovipositor in een gastheer slechts één ei legt en waarvan per gastheer slechts één larve een volledige ontwikkeling kan volbrengen.

Superparasitisme: hierbij leven in of op één gastheer zoveel larven van dezelfde parasietsoort dat voedselconcurrentie optreedt of zal gaan optreden wanneer alle larven blijven leven; komt tot stand doordat twee of meer vrouwtjes van dezelfde soort eieren leggen in of op hetzelfde gastheer individu.

Literatuurlijst

- Achterberg, C. van, 1976. A preliminary key to the subfamilies of the Braconidae. Tijdschr. Ent. 119: 33-78.
- Arndt, W., 1940. Der prozentuelle Anteil der Parasiten auf und in Tieren im Rahmen des aus Deutschland bisher bekannten Tierartenbestandes. Z. ParasitKde. 11: 684-689.
- Arthur, A.P. & A.B. Ewen, 1975. Cuticular encystment: a unique and effective defence reaction by cabbage looper larvae against parasitism by *Banchus flavescens* (Hym., Ichneumonidae). Ann. ent. Soc. Am. 68: 1091-1094.
- Askew, R.R., 1965. The biology of the British species of the genus *Torymus* Dalman (Hymenoptera: Torymidae) associated with galls of Cynipidae (Hymenoptera) on oak, with special reference to alternation of forms. Trans. Soc. Br. Ent. 16: 217-232.
- Askew, R.R., 1971. Parasitic insects. Heinemann Educational Books Ltd., London, xvii + 316 p.
- Askew, R.R. & M.R. Shaw, 1974. An account of the Chalcidoidea parasitising leaf-mining insects of deciduous trees in Britain. Biol. J. Linn. Soc. 6: 289-335.
- Assem, J. van den, 1971. Some experiments on sex ratio and sex regulation in the pteromalid *Lariophagus distinguendus*. Neth. J. Zool. 21: 373-402.
- Assem, J. van den, 1976. Male courtship behaviour, female receptivity signal, and size differences between the sexes in Pteromalidae, and comparative notes on other chalcidoids. Neth. J. Zool. 26: 535-548.
- Assem, J. van den & E. Feuth-De Bruijn, 1977. Second matings and their effect on the sex ratio of the offspring of *Nasonia vitripennis*. Entomologia exp. appl. 21: 23-28.
- Assem, J. van den & J. Visser, 1976. Aspects of sexual receptivity in female *Nasonia vitripennis*. Biol. Behaviour 1: 37-56.
- Boer, P.J. den, 1971. Stabilization of animal numbers and the heterogeneity of the environment: the problem of the persistence of sparse populations. In: P.J. den Boer & G.R. Gradwell (Eds): Dynamics of populations, Proceedings of the advanced study institute on 'Dynamics of numbers in populations', Oosterbeek, 1970. Pudoc, Wageningen. p. 77-95.
- Bosch, R. van den & P.S. Messenger, 1973. Biological control. International Textbook Company Ltd., Aylesbury, p. 180.
- Bradley, J.C., 1958. The phylogeny of the Hymenoptera. Proc. 10th Int. Congr. Ent. 1: 265-269.
- Carton, Y., 1976. Attraction de *Cothonaspis* sp. (Hym.: Cynipidae) par le milieu trophique de son hôte: *Drosophila melanogaster*. Colloques Centr. natn. Rech. scient. 265: 285-303.
- Charnov, E.L., 1978a. The genetical evolution of patterns of sexuality I: Darwinian fitness. Amer. Nat. (in druk).
- Charnov, E.L., 1978b. Sex ratio: adaptive response to population fluctuations in pandalid shrimps. Science, N.Y. (in druk).
- Charnov, E.L., J. Maynard Smith & J.J. Bull, 1976. Why be a hermaphrodite? Nature, Lond. 263: 125-126.

- Copland, M.J.W., 1976. Female reproductive system of the Aphelinidae. Int. J. Insect Morph. Embryol. 5: 151-166.
- DeBach, P., 1959. New species and strains of Aphytis (Hymenoptera, Eulophidae) parasitic on the California red scale, Aonidiella aurantii (Mask.), in the Orient. Ann. ent. Soc. Am. 52: 354-362.
- DeBach, P., 1960. The importance of the taxonomy to biological control as illustrated by the cryptic history of Aphytis holoxanthus n.sp. (Hymenoptera: Aphelinidae), a parasite of Chrysomphalus aonidum, and Aphytis coheni n.sp., a parasite of Aonidiella aurantii. Ann. ent. Soc. Am. 53: 701-705.
- DeBach, P., D. Rosen & C.E. Kennett, 1971. Biological control of coccids by introduced natural enemies. In: C.B. Huffaker (Ed.): Biological control. Plenum Press, New York / London. p. 165-194.
- Delucchi, V., D. Rosen & E.I. Schlinger, 1976. Relationships of systematics to biological control. In: C.B. Huffaker & P.S. Messenger (Eds): Theory and practice of biological control. Academic Press, New York / London. p. 81-91.
- Doutt, R.L., 1959. The biology of parasitic Hymenoptera. Ann. Rev. Ent. 4: 161-181.
- Doutt, R.L., 1964. Biological characteristics of entomophagous adults. In: P. DeBach (Ed.): Biological control of insect pests and weeds. Chapman & Hall, London. p. 145-167.
- Edwards, R.L., 1954. The host finding and oviposition behaviour of Mormonia vitripennis, a parasite of muscoid flies. Behaviour 7: 88-112.
- Embree, D.G., 1971. The biological control of the winter moth in Eastern Canada by introduced parasites. In: C.B. Huffaker & P.S. Messenger (Eds): Theory and practice of biological control. Academic Press, New York / London. p. 217-226.
- Evenhuis, H.H., 1958. Een ecologisch onderzoek over de appelbloedluis, Eriosoma lanigerum (Hausm.), en haar parasiet, Aphelinus mali (Hald.), in Nederland. Tijdschr. Pl. Ziekt. 64: 1-103.
- Farner, D.S. & J.R. King (Eds), 1971. Avian biology i. Academic Press, New York / London, xix + 586 p.
- Fisher, R.A., 1958. The genetical theory of natural selection. 2nd revised edition. Dover Publ. Inc., New York, 291 p.
- Free, C.A., J.R. Beddington & J.H. Lawton, 1977. On the inadequacy of simple models of mutual interference for parasitism and predation. J. Anim. Ecol. 46: 543-554.
- Götz, P., 1973. Immunreaktionen bei Insekten. Naturwiss. Rdsch., Stuttg. 26: 367-375.
- Graham, M.W.R. de V., 1969. Pteromalidae of north-west Europe. Bull. Br. Mus. nat. Hist., Ent. Suppl. 16: 1-908.
- Gruys, P., 1970. Growth in Bupalus piniarius (Lep., Geometridae) in relation to larval population density. Agric. Res. Rep. 742. Pudoc, Wageningen, 127 p.
- Hafez, M. & R.L. Doutt, 1954. Biological evidence of sibling species in Aphytis maculicornis (Masi) (Hymenoptera, Aphelinidae). Can. Ent. 86: 90-96.
- Hamilton, W.D., 1967. Extraordinary sex ratios. Science 156: 477-488.
- Hassell, M.P., 1976. Arthropod predator - prey systems. In: R.M. May (Ed.): Theoretical ecology. Principles and applications. Blackwell Scientific Publications, Oxford. p. 71-93.
- Hassell, M.P. & R.M. May, 1973. Stability in insect host-parasite models. J. Anim. Ecol. 42: 693-726.
- Hassell, M.P. & R.M. May, 1974. Aggregation of predators and insect parasites and its effect on stability. J. Anim. Ecol. 43: 567-594.
- Herrebut, W.M., 1969. Some aspects of host selection in Eucarcelia rutila Vill. Neth. J. Zool. 19: 1-104.

- Holling, C.S., 1959a. The components of predation as revealed by a study of small mammal-predation of the European Pine Sawfly. *Can. Ent.* 91: 293-320.
- Holling, C.S., 1959b. Some characteristics of simple types of predation and parasitism. *Can. Ent.* 91: 385-398.
- Holling, C.S., 1965. The functional response of predators to prey density and its role in mimicry and population regulation. *Mem. ent. Soc. Can.* 45: 1-60.
- Holling, C.S., 1966. The functional response of invertebrate predators to prey density. *Mem. ent. Soc. Can.* 48: 1-86.
- Huffaker, C.B., F.J. Simmonds & J.E. Laing, 1976. The theoretical and empirical basis of biological control. In: C.B. Huffaker & P.S. Messenger (Eds): *Theory and practice of biological control*. Academic Press, New York / London. p. 41-78.
- Kaschef, A., 1959. Sur le comportement de *Lariophagus distinguendus*. *Behaviour* 4: 108-122.
- Kaschef, A., 1963. Further studies on olfaction in *Lariophagus distinguendus*. *Behaviour* 23: 31-42.
- Khasimuddin, S. & P. DeBach, 1975. Mating behaviour and evidence of a male sex pheromone in species of the genus *Aphytis*. *Ann. ent. Soc. Am.* 68: 893-896.
- Khasimuddin, S. & P. DeBach, 1976a. Hybridization tests: a method for establishing biosystematic statuses of cryptic species of some parasitic Hymenoptera. *Ann. Soc. ent. Am.* 69: 15-20.
- Khasimuddin, S. & P. DeBach, 1976b. Biosystematic status of three allopatric populations of *Aphytis maculicornis* (Hym.: Aphelinidae). *Entomophaga* 21: 81-92.
- Klomp, H., 1966. The dynamics of a field population of the pine looper, *Bupalus piniarius* L. (Lep., Geometridae). *Adv. ecol. Res.* 3: 207-305.
- Klomp, H., 1967. Experimenten en modellen in de populatie-dynamiek. In: D.J. Kuenen (Ed.): *Populatiebiologie*. Pudoc, Wageningen. p. 37-56.
- Klomp, H. & B.J. Teerink, 1978. The epithelium of the gut as a barrier against encapsulation by blood cells in three species of parasitoids of *Bupalus piniarius* (Lep., Geometridae). *Neth. J. Zool.* 28: 132-138.
- Königsmann, E., 1976-1977. *Das phylogenetische System der Hymenoptera*, Teil 1, Einführung, Grundplanmerkmale, Schwestergruppe und Fossilfunde; Teil 2, Symphyta. *Dt. ent. Z. (N.F.)* 23: 253-279; 24: 1-40.
- Kozlov, M.A., 1970. Supergeneric groups of the Proctotrupoidea. *Ent. Rev.*, Wash. 49: 115-127.
- Laing, J., 1937. Host finding by insect parasites I. Observations on the finding of hosts by *Alysia manducator*, *Mormoniella vitripennis* and *Trichogramma evanescens*. *J. Anim. Ecol.* 6: 298-317.
- Lenteren, J. van, 1976. The development of host discrimination and the prevention of superparasitism in the parasite *Pseudeucoila bochei* (Hym.: Cynipidae). *Neth. J. Zool.* 26: 1-83.
- Lenteren, J. van & K. Bakker, 1976. Functional responses in invertebrates. *Neth. J. Zool.* 26: 567-572.
- Lenteren, J. van, K. Bakker & J.J.M. van Alphen, 1978. How to analyse host discrimination. *Ecol. Ent.* 3: 71-75.
- Lenteren, J. van, H.W. Nell, L.A. Sevenster-van der Lelie & J. Woets, 1976a. The parasite-host relationship between *Encarsia formosa* (Hymenoptera: Aphelinidae) and *Trialeurodes vaporariorum* (Homoptera: Aleyrodidae) I. Host finding by the parasite. *Entomologia exp. appl.* 20: 123-130.

- Lenteren, J. van, H.W. Nell, L.A. Sevenster-van der Lelie & J. Woets, 1976b. The parasite-host relationship between *Encarsia formosa* (Hymenoptera: Aphelinidae) and *Trialeurodes vaporariorum* (Homoptera: Aleyrodidae) iii. Discrimination between parasitized and unparasitized hosts by the parasite. *Z. angew. Ent.* 81: 377-380.
- Lenteren, J. van & J. Woets, 1977. Development and establishment of biological control of some glasshouse pests in The Netherlands. In: F.F. Smith & R.E. Webb (Eds): *Pest management in protected culture crops*. U.S. Dep. Agric. AS ARD-NE-85: 81-87.
- Lenteren, J. van, J. Woets, N. van der Poel, W. van Bortel, S. van de Merendonk, R. van der Kamp, H. Nell & L.A. Sevenster-van der Lelie, 1977. Biological control of greenhouse whitefly *Trialeurodes vaporariorum* by *Encarsia formosa* in Holland, an example of successful applied ecological research. *Meded. Fac. landb. Rijksuniv. Gent* 42/2: 1333-1342.
- MacArthur, R.H., 1965. Ecological consequences of natural selection. In: T. Waterman & H. Morowitz (Eds): *Theoretical and mathematical biology*. Blaisdell Press, Lexington, Mass. p. 388-397.
- Malyshev, S.I., 1968. Genesis of the Hymenoptera and the phases of their evolution. Methuen & Co. Ltd., London, vi + 319 p.
- Mathys, G. & E. Guignard, 1967. Quelques aspects de la lutte biologique contre le Pou de San José (*Quadraspidiotus perniciosus* Comst.) à l'aide de l'aphelinide *Prospaltella perniciosi* Tow. *Entomophaga* 12: 223-234.
- Maynard Smith, J., 1976. Evolution and the theory of games. *Am. Scient.* 64: 41-45.
- Mayr, E., 1963. *Animal species and evolution*. Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass. xiv + 797 p.
- Mayr, E., E.G. Linsley & R.L. Usinger, 1953. *Methods and principles of systematic zoology*. McGraw-Hill, New York, vii + 328 p.
- Murdoch, W.W. & A. Oaten, 1975. Predation and population stability. *Adv. ecol. Res.* 9: 1-125.
- Nappi, A.J., 1975. Parasite encapsulation in insects. In: K. Maramorosch & R.E. Shope (Eds): *Invertebrate immunity*. Academic Press, New York. p. 293-326.
- Naroll, R. & R.G. d'Andrade, 1963. Two further solutions to Galton's problem. *Am. Anthropol.* 65: 1053-1067.
- Nell, H.W., L.A. Sevenster-van der Lelie, J.C. van Lenteren & J. Woets, 1976. The parasite-host relationship between *Encarsia formosa* (Hymenoptera: Aphelinidae) and *Trialeurodes vaporariorum* (Homoptera: Aleyrodidae) ii. Selection of host stages for oviposition and feeding by the parasite. *Z. angew. Ent.* 81: 372-376.
- Nicholson, A.J., 1933. The balance of animal populations. *J. Anim. Ecol.* 2: 132-178.
- Nicholson, A.J. & V.A. Bailey, 1935. The balance of animal populations. Part i. *Proc. zool. Soc. Lond.* 1935: 551-598.
- Oeser, R., 1961. Vergleichend-morphologische Untersuchungen über den Ovipositor der Hymenopteren. *Mitt. zool. Mus. Berlin* 37: 3-119.
- Oudemans, J.Th., 1900. *De Nederlandsche insecten*. J.B. Wolters, Groningen, xv + 836 p.
- Pantel, J., 1910. *Recherches sur les Diptères à larves entomobies*. *Cellule* 26: 27-216.
- Price, P.W., 1975a. *Insect ecology*. John Wiley & Sons, New York, 514 p.
- Price, P.W. (Ed.), 1975b. *Evolutionary strategies of parasitic insects and mites*. Plenum Press, New York / London, xi + 224 p.
- Rao, S.V. & P. DeBach, 1969a. Experimental studies on hybridization and sexual isolation between some Aphytis species (Hymenoptera: Aphelinidae) i. Experimental hybridization and an interpretation of evolutionary relationships among the species. *Hilgardia* 39: 515-553.

- Rao, S.V. & P. DeBach, 1969b. Experimental studies on hybridization and sexual isolation between some Aphytis species (Hymenoptera: Aphelinidae) ii. Experiments on sexual isolation. *Hilgardia* 39: 555-567.
- Rao, S.V. & P. DeBach, 1969c. Experimental studies on hybridization and sexual isolation between some Aphytis species (Hymenoptera: Aphelinidae) iii. The significance of reproductive isolation between interspecific hybrids and parental species. *Evolution* 23: 525-533.
- Rasnitsyn, A.P., 1968. Evolution of the function of the ovipositor in relation to the origin of parasitism in Hymenoptera. *Ent. Rev.*, Wash. 37: 35-40.
- Read, D.P., P.P. Feeny & R.B. Root, 1970. Habitat selection by the aphid parasite *Diaeretiella rapae*. *Can. Ent.* 102: 1567-1578.
- Robertson, Ph.L., 1968. A morphological and functional study of the venom apparatus in representatives of some major groups of Hymenoptera. *Aust. J. Zool.* 16: 133-166.
- Rosen, D. & P. DeBach, 1978 (in druk). Species of Aphytis of the world (Hymenoptera: Aphelinidae). Israel Universities Press, Jerusalem, ca. 700 p.
- Ross, H.H., 1965. A textbook of entomology. John Wiley & Sons Inc., New York / London / Sydney, viii + 539p.
- Salt, G., 1935. Experimental studies in insect parasitism iii. Host selection. *Proc. R. soc. (B)* 117: 413-435.
- Salt, G., 1968. The resistance of insect parasitoids to the defence reactions of their hosts. *Biol. Rev.* 43: 200-232.
- Salt, G., 1970. The cellular defence reactions of insects. Cambridge Univ. Press, London, 118 p.
- Samson-Boschuilzen, M., J.C. van Lenteren & K. Bakker, 1974. Success of parasitization of *Pseudeucoila bochei* Weld (Hym., Cynip.): a matter of experience. *Neth. J. Zool.* 24: 67-85.
- Saul, G.B., P.W. Whiting, S.W. Saul & C.A. Heidner, 1965. Wild-type and mutant stocks of *Mormoniella vitripennis*. *Genetics* 52: 1317-1327.
- Sechser, B., 1970. Der Parasitenkomplex des kleinen Frostspanners (*Operopthera brumata* L.) (Lep., Geometr.) unter besonderer Berücksichtigung der Kokonparasiten. ii. Teil. *Z. angew. Ent.* 66: 144-160.
- Smirnov, E.S. & W.G. Polejaeff, 1937. Over het gedrag van *Lariophagus distinguendus*, een parasiet van de graanklander *Calandra granaria*. *Zool. Zh.* 16: 999-1012 (Russisch, met een Engelse samenvatting).
- Solomon, M.E., 1949. The natural control of animal populations. *J. Anim. Ecol.* 18: 1-35.
- Sternlicht, M., 1973. Parasitic wasps attracted by the sex pheromone of the coccid host. *Entomophaga* 18: 339-342.
- Thorpe, W.H., 1939. Further studies on preimaginal olfactory conditioning in insects. *Proc. R. ent. Soc. Lond. (B)* 127: 424-433.
- Townes, H., 1969. The genera of Ichneumonidae, part 1. *Mem. Am. ent. Inst.* 11: ii + 300 p.
- Trivers, R.L. & D.E. Willard, 1973. Natural selection and parental ability to vary the sex ratio of offspring. *Science*, N.Y. 179: 90-92.
- Varley, G.C. & G.R. Gradwell, 1968. Population models for the winter moth. In: T.R.E. Southwood (Ed.): *Insect abundance*. *Proc. Symp. R. ent. Soc. Lond.* 4: 132-142.
- Varley, G.C., G.R. Gradwell & M.P. Hassell, 1973. *Insect population ecology. An analytical approach*. Blackwell Scientific Publications, London, 212 p.
- Vinson, S.B., 1975. Biochemical coevolution between parasitoids and their hosts. In: P.W. Price (Ed.): *Evolutionary strategies of parasitic insects and mites*. Plenum Press, New York / London. p. 14-48.
- Vinson, S.B., 1976. Host selection by insect parasitoids. *Ann. Rev. Ent.* 21: 109-133.

- Wiebes, J.T., 1970. Vijgen en vijgewespen. In: K.H. Voous (Ed.): Biosystematiek. Pudoc, Wageningen. p. 180-206.
- Wiebes-Rijks, A.A., 1974. Bewoners van plantengallen. In: N. Croin Michielssen (red.) Meijendel, duin - water - leven. Van Hoeve, Den Haag / Baarn. p. 120-121, 124-125.
- Woets, J., 1976. Progress report on the integrated pest control in glass-houses in Holland. Bull. Org. int. Lutte biol. / S.R.O.P. 1976/4: 34-38.
- Woets, J. & J.C. van Lenteren, 1976. The parasite-host relationship between *Encarsia formosa* (Hymenoptera: Aphelinidae) and *Trialeurodes vaporariorum* (Homoptera: Aleyrodidae) vi. The influence of the host plant on the greenhouse white fly and its parasite *Encarsia formosa*. Bull. Org. int. Lutte biol. / S.R.O.P. 1976/4: 125-137.
- Zwölfer, H., 1971. The structure and effect of parasite complexes attacking phytophagous host insects. In: P.J. den Boer & G.R. Gradwell (Eds): Dynamics of populations, Proceedings of the advanced study institute on 'Dynamics of numbers in populations', Oosterbeek, 1970. Pudoc, Wageningen. p. 405-416.

Register van wetenschappelijke namen

Register van wetenschappelijke namen, met vermelding van superfamilie en familie (bij de soorten van de Hymenoptera), orde en familie of superfamilie (bij de andere insekten)

- Aculeata 12
- Aethalura punctulata* (D. & S.), Lepidoptera Geometridae 104
- Agrypon flaveolatum* (Grav.), Ichneumonoidea Ichneumonidae 177
- Anagasta kuehniella* (Zeller), Lepidoptera Pyralidae 115
- Andricus kollari* Hartig, Cynipoidea Cynipidae 34
- Andricus quercusramuli* (L.), Cynipoidea Cynipidae 34
- Andricus solitarius* (Fonsc.) Cynipoidea Cynipidae 34
- Aonidiella aurantii* (Mask.) Homoptera Coccoidea 42, 113, 119, 175
- Aphaereta* sp., Ichneumonoidea Braconidae 119
- Aphelinidae, Chalcidoidea 90
- Aphelinus mali* (Hald.), Chalcidoidea Aphelinidae 171
- Aphidius smithi* Ras & Sharma, Ichneumonoidea Braconidae 112
- Aphidius matricariae* Haliday, Ichneumonoidea Braconidae 116
- Aphytis africanus* Quednau, Chalcidoidea Aphelinidae 45
- Aphytis chrysomphali* (Merc.), Chalcidoidea Aphelinidae 175
- Aphytis coheni* DeBach, Chalcidoidea Aphelinidae 46, 119
- Aphytis fisheri* DeBach, Chalcidoidea Aphelinidae 45
- Aphytis holoxanthus* DeBach, Chalcidoidea Aphelinidae 45
- Aphytis lepidosaphes* Compere, Chalcidoidea Aphelinidae 45
- Aphytis lingnanensis* Compere, Chalcidoidea Aphelinidae 46, 119, 175
- Aphytis maculicornis* (Masi), Chalcidoidea Aphelinidae 47
- Aphytis melinus* DeBach, Chalcidoidea Aphelinidae 45, 113, 119, 176
- Apocrita 12
- Asaphes* sp., Chalcidoidea Pteromalidae 89
- Asobara tabida* Nees, Ichneumonoidea Braconidae 116, 119, 123
- Banchus flavescens* Cresson, Ichneumonoidea Ichneumonidae 97
- Biorrhiza pallida* (Ol.), Cynipoidea Cynipidae 34
- Blondelia piniariae* Hartig, Diptera Tachinidae 100
- Braconidae, Ichneumonoidea 12, 25, 27
- Bupalus pinarius* L., Lepidoptera Geometridae 97, 100
- Calliphora erythrocephala* Meigen, Diptera Calliphoridae 82
- Cardiochiles nigriceps* Viereck, Ichneumonoidea Braconidae 26
- Cephoidea 12
- Chalcidoidea, Chalcidoidea 29
- Chalcidoidea 12, 29
- Choetospila elegans* Westw., Chalcidoidea Pteromalidae 68, 83
- Chromaphis juglandicola* (Kltb.), Homoptera Aphidoidea 172
- Chrysocharis prodice* (Walker), Chalcidoidea Eulophidae 180
- Chrysomphalus*, Homoptera Coccoidea 175
- Cirrospilus vittatus* Walker, Chalcidoidea Eulophidae 180
- Cleora cinctaria* (D. & S.), Lepidoptera Geometridae 104
- Comperiella bifasciata* Howard, Chalcidoidea Encyrtidae 176

Cothonaspis sp., Cynipoidea Cynipidae 119
Crioceris asparagi (L.), Coleoptera Chrysomelidae 119
 Cynipidae, Cynipoidea 29
 Cynipoidea 12
Cynips quercusfolii L., Cynipoidea Cynipidae 33
Cyzenus albicans (Fall.), Diptera Tachinidae 177
Diaeretiella rapae (M'Int.), Cynipoidea Cynipidae 114
 Diapriidae, Proctotrupoidea 28
Diprion pini (L.), Tenthredinoidea Diprionidae 56
Drosophila funebris F., Diptera Drosophilidae 131, 140
Drosophila hydei Sturt., Diptera Drosophilidae 131, 140
Drosophila melanogaster Meigen, Diptera Drosophilidae 119, 124, 131, 140, 157
Encarsia formosa Gahan, Chalcidoidea Aphelinidae 114, 119, 122, 142, 173
 Encyrtidae, Chalcidoidea 90
Eriosoma lanigerum (Hausmann), Homoptera Aphidoidea 171
Eucarcelia rutila (Vill.), Diptera Tachinidae 100
 Eulophidae, Chalcidoidea 30, 90
 Eupelmidae, Chalcidoidea 31
Eurytoma brunniventris (Ratz.), Chalcidoidea Eurytomidae 33
 Eurytomidae, Chalcidoidea 29, 90
Gelis agilis (F.), Ichneumonoidea Ichneumonidae 53
Gelis meigeni (Först.), Ichneumonoidea Ichneumonidae 56
Habrocytus bedeguaris (Thoms.), Chalcidoidea Pteromalidae 92
Heliothis virescens (F.), Lepidoptera Noctuidae 26
 Ichneumonidae, Ichneumonoidea 12, 25
 Ichneumonoidea 12
Lariophagus distinguendus (Först.), Chalcidoidea Pteromalidae 64, 72
Liriomyza bryoniae Kltb., Diptera Agromyzidae 119
Mamestra configurata Walker, Lepidoptera Noctuidae 98
 Megalodontoidea 12
Melittobia acasta (Walker), Chalcidoidea Eulophidae 64
Muscidifurax raptor Gir. & Saund., Chalcidoidea Pteromalidae 90
Myzus persicae (Sulzer), Homoptera Aphidoidea 116
Nasonia vitripennis Walker, Chalcidoidea Pteromalidae 64, 82, 95, 114
Nemeritis canescens Grav., Ichneumonoidea Ichneumonidae 115
Nepticula malella Stainton, Lepidoptera Nepticulidae 179
Neuroterus quercusbaccarum L., Cynipoidea Cynipidae 34
Olynx skianeuros (Ratz.), Chalcidoidea Eulophidae 34
Operophtera brumata L., Lepidoptera Geometridae 177
Opius pallipes Wesmael, Ichneumonoidea Braconidae 119
 Ormyridae, Chalcidoidea 31
 Orussidae, Siricoidea 24
Pachycrepideus vindemmiae Rond., Chalcidoidea Pteromalidae 119
Parlatoria oleae (Colvée), Homoptera Coccoidea 47
Parlatoria pergandii Comstock, Homoptera Coccoidea 47
 Petiolata 12
Poecilostictus cothurnatus (Grav.), Ichneumonoidea Ichneumonidae 97, 101
 Proctotrupoidea 12, 28
Prospaltella perniciosi Tower, Chalcidoidea Aphelinidae 169, 176
Pseudeucoila bochei Weld, Cynipoidea Cynipidae 117, 119, 124, 157
Pseudeucoila mellipes Say, Cynipoidea Cynipidae 119
 Pteromalidae, Chalcidoidea 29, 90
Pteromalus puparum (L.), Chalcidoidea Pteromalidae 92, 94
Pteromalus venustus Walker, Chalcidoidea Pteromalidae 92
Quadraspidiotus perniciosus (Comstock), Homoptera Coccoidea 48, 169
 Scelionidae, Proctotrupoidea 28

Sessiliventres 12
 Siricoidea 12
Spalangia sp., Chalcidoidea Pteromalidae 89
Stenomalina lipariae (Gir.), Chalcidoidea Pteromalidae 90
 Symphyta 12
Synergus gallaepomiformis Fonsc., Cynipoidea Cynipidae 34
Synergus nervosus Hartig, Cynipoidea Cynipidae 23
Teleutaea striata (Grav.), Ichneumonoidea Ichneumonidae 8
 Tenthredinoidea 12
 Terebrantes 12
Tetrastichus asparagi Crawford, Chalcidoidea Eulophidae 119
 Torymidae, Chalcidoidea 29, 90
Torymus cingulatus Nees, Chalcidoidea Torymidae 33
Torymus nigricornis Boh., Chalcidoidea Torymidae 33
Trialeurodes vaporariorum (Westw.), Homoptera Aleyrodoidea 114, 119, 142, 173
Trichoplusia ni (Hübner), Lepidoptera Noctuidae 97
Trioxys pallidus Hal., Ichneumonoidea Braconidae 172