

2. Mutillidae

2.1. Mutilliden und Menschen

2.1.1. Kulturelle Aspekte

Obwohl die "Bienen- oder Spinnenameisen" (SCHÖNFELD 1878) im vorigen Jahrhundert in Deutschland offenbar häufiger waren, fielen die wenigen mitteleuropäischen Vertreter dieser interessanten Familie auch in früheren Zeiten nur selten auf. Die Individuendichte ist recht gering und für unser Gebiet sind nur etwa 10 Arten zu erwarten (OHLKE 1974, WALTER 1994). Hinzu kommt ihre verborgene Lebensweise. Sie fallen hauptsächlich nur während der Wirtssuche auf (NONVEILLER 1963, SCHMIDT & BUCHMANN 1986). Einen eindeutigen deutschen Namen sucht man daher vergebens. Viele Bezeichnungen sind wahrscheinlich durch Imker eingeführt worden. SCHOLZ (1879) erwähnt neben den Begriffen "Kahlwespe, Bienenameise, Singameise, Kreuzameise" auch noch den eigentlich schon für *Philanthus* und *Trichodes* gebräuchlichen Namen "Bienenwolf". Auch andere deutsche Bezeichnungen für Mutilliden haben sich lange erhalten: "Trugameisen" werden sie heute noch manchmal genannt (WALTER 1994), und unter "Ameisenwespen" findet man sie im "Grzimeck". Hin und wieder verwenden deutsche Autoren auch die Übersetzung des gebräuchlichsten englischen Trivialnamens "velvet ant": "Samtameise". Daneben gibt es in neuerer Zeit auch Begriffe wie "Ameisenspinne" und "Schmarotzameise", die sich auch im Ungarischen wiederfinden: pókhangyák, hangyapókok, pókdarazsak, hangyadarazsak (darazsak - Wespe, hangyák - Ameise, pók - Spinne). Etwas ungewöhnlich ist das russische Wort "немка" (die Deutsche, (weiblich)) für Mutilliden. Der Begriff "немец" (der Deutsche) ist eine Ableitung aus "немой" (stumm), denn die meisten Ausländer im alten Rußland waren Deutsche, die schlecht Russisch sprachen und daher stammelten oder als stumm galten (WADE 1996). Der Weg zu Mutilla, was man mit "die Verstümmelte" übersetzen kann, bleibt allerdings unklar, zumal es im Russischen für "verstümmelt" ein ganz eigenes Wort gibt. Einfacher ist die Wortklärung im Spanischen und im Französischen. In diesen Sprachen sind es einfach "mutílicos" bzw. "mutilles". Außerdem gibt es im Spanischen noch die Bezeichnung "einsame Ameise" (GOETSCH 1940). In Peru heißen alle großen, unangenehm stechenden und ameisenähnlichen Tiere "d'Isula" (BAER 1901). Dieser Begriff umfaßt sowohl Mutilliden als auch große Ponerinen (Formicidae).

In Gegenden mit hoher Individuen- und Artendichte sind die Mutilliden wesentlich bekannter. Die Bedeutung des, im Gebiet des heutigen Peru entstandenen, quechua-indianischen Namens "sisi huakan ñahui" war laut TSCHUDI "Ameise, die einen zum Schreien bringt" (BAER 1901). Manchmal gibt es auch drastischere Beschreibungen. Die texanische Bezeichnung "cow-killer" für "*Mutilla occinea*" (BRYANT 1870a) oder das ebenfalls in den in den Vereinigten Staaten entstandene "mule killer" (GOZMÁNY 1979) dürften allerdings eine maßlose Übertreibung sein. Trotzdem gebührt den Mutilliden in US-amerikanischen Merkblättern zu "gefährlichen Tieren" in Wüstengebieten noch heute ein besonderer Platz. Erstaunlicherweise gibt es aber nicht nur negative Bedeutungen, sondern auch mythische. Die Cherokee-Indianer nennen ihre "da sún tali atasún ski" (stechende Ameise) auch manchmal "nún yunú wi" (Steingekleideter, Stein-Mann). Dies geschieht in Anlehnung an ein mythisches Monster der Glaubenswelt der Cherokees und ist mit der extremen Härte der Cuticula der Mutilliden verbunden (CLAUSEN 1954). Bei den Bewohnern der Delagoa-Bai (jetzt Baía de Maputo, Moçambique) waren Mutilliden sogar im

Aberglauben verwurzelt. Der Anblick der dort "choura-choura" genannten Tiere sollte Glück verheißen (BISCHOFF 1920). Im Gegensatz dazu verheißen die "valgia" in Sardinien großes Unglück (INVREA 1925, 1928). Sie werden dort gefährlichen Spinnen gleichgesetzt (FIORI 1962).

Selbst als Medizin wurden Mutilliden verwendet. EALAND (1915) erwähnt, leider ohne Quellenangabe, eine *Mutilla antiguensis*, die in Lahore (Pakistan) und Indien als Droge bei einheimischen Heilern verwendet wird. Die Mutillide war bei Drogeisten erhältlich und sollte gegen Schlangenbisse und Pferde-Koliken helfen.

2.1.2. Angewandte Aspekte

Bis etwa 1935 waren die europäischen *Mutilla*-Arten für Imker aus gebirgigen Gegenden ein durchaus bedeutender Wirtschaftsfaktor (DE JONG 1978). *Mutilla europaea (differens)* ist schon seit langem als Schädling bei der Honigbiene bekannt (ALFONSUS 1930). SCHÖNFELD (1878) beschreibt Fälle aus Nieder-Österreich, SCHOLZ (1879) aus den Sudeten, ARNHART (1923, 1929) aus Kärnten, STORCH (1932) und KNÖTIG (1934) aus Böhmen. Außerhalb Europas hat BRYANT (1870b, publiziert durch C. V. RILEY) in Clarksville (Texas) ebenfalls beobachten können, daß Mutilliden bei Honigbienen eindringen. BELJAVSKY (1935) zitiert COOK, nach dem eine *Mutilla coccinea* Fabr. für die Imker in Illinois und Texas einen der schlimmsten Schädlinge darstellt. In vielen der beschriebenen Fälle sind große Verluste unter den Honigbienen zu verzeichnen. Diese Verluste wurden angeblich oft nur durch ein einziges Mutilliden-Weibchen verursacht. Für die Todesursache der Bienen gibt es teilweise abenteuerliche Vermutungen der Imker. Ein tödlicher Stich ist zwar sehr wahrscheinlich, erklärt aber nicht die große Anzahl der Verluste. JORDAN (1935) war der Erste, der ein Bienenvolk für die Wissenschaft opferte. Ihm gelang auch die Zucht von Mutilliden aus einem Nest der Honigbiene. Da neuere Berichte trotz verschiedener Umfragen in entsprechenden Forschungseinrichtungen nicht auffindbar sind, muß davon ausgegangen werden, daß das Phänomen seitdem aus noch ungeklärter Ursache nie wieder auftrat.

Im Jahre 1914 entdeckten DOLLMANN (1915), EMINSON (1915), LAMBORN (1915) und LLOYD (1916) in Teilen des damaligen Rhodesien, daß *Mutilla glossinae* Turner 1915 (jetzt *Chrestomutilla*, BROTHERS 1971) in erheblichem Umfang die Puparien der Tsetse-Fliege *Glossina morsitans* parasitiert hatte. Kurz darauf fanden sich nach fortgesetzter intensiver Suche zwei weitere Mutilliden-Arten beim gleichen Wirt (LAMBORN 1916, AUSTEN & HEGH 1922, CHORLEY 1929): *Smicromyrme benefactrix* (TURNER, 1916) und *Chrestomutilla auxiliaris* (TURNER, 1920). Sofort entstand die Idee, diese Mutilliden zur biologischen Bekämpfung des bedeutenden Krankheitsüberträgers einzusetzen. Insbesondere LAMBORN (1920, 1925) erforschte in den folgenden Jahren die Möglichkeiten hierzu. Erhebliche Lücken im Wissen um die Biologie der Mutilliden verhinderten jedoch den sofortigen Einsatz. Aber auch andere bekannte Parasitoide aus den Ordnungen Hymenoptera und Diptera (insbesondere Bombyliidae) boten aufgrund unterschiedlicher Probleme keine Alternative. Die dann in den 40er Jahren durchgeführten intensiven chemischen Vernichtungsversuche haben leider neben den Tsetse-Fliegen auch ihre Parasitoide stark dezimiert (FIEDLER et al. 1954, MARKHAM 1986a). Trotzdem

geling es, für die drei oben erwähnten Mutillidenarten weitere Wirte aus der Gattung *Glossina* zu finden (FIEDLER & KLUGE 1954). Seit den Untersuchungen von HEAVERSEDGE (1968, 1969) galten die Mutilliden jedoch den Bombyliiden aufgrund ihrer wesentlich geringeren Reproduktionsrate als unterlegen. Dazu kommt möglicherweise ein weiteres Problem. Das natürliche Vorkommen von *C. glossinae* und der wesentlich selteneren *S. benefactrix* ist auf Simbabwe, Sambia und Malawi beschränkt, *C. auxiliaris* kommt nur in Moçambique und im nördlichen Kwazulu-Natal vor (GREATHEAD 1980). In anderen Gebieten mit großen *Glossina*-Vorkommen gibt es keine entsprechenden Mutilliden. Sollten die Mutilliden in vielen *Glossina*-Verbreitungsgebieten nicht überleben können, dann gäbe es bezüglich ihres Einsatzes zur biologischen Kontrolle kaum gute Chancen. Derzeit ist leider auch noch keine Massenproduktion der in Frage kommenden Mutilliden geglückt (MARKHAM 1986 b), obwohl unterdessen schon weitere, leicht vermehrbare Dipteren als Ersatzwirte bekannt sind (SIMMONDS et al. 1977a, 1977b). Aufgrund der gegenüber anderen Parasitoiden besseren Trockenresistenz, der höheren Lebenserwartung und des dadurch größeren Aktionsradius bleibt die berechtigte Hoffnung, daß in Zukunft Mutilliden auch zur biologischen Kontrolle der Tsetse-Fliegen eingesetzt werden können (GREATHEAD 1980).

2.2. Systematische Stellung

2.2.1. Fossilien

Fossile Mutilliden sind sehr selten (BACHOFEN-ECHT 1949). Die älteste bekannte Mutillide könnte *Cretavus sibiricus* Sharov 1957 aus dem Mesozoikum sein (RASNICYN 1975). Eine genauere Überprüfung der Familienzugehörigkeit anhand des Originalfundes scheint jedoch angebracht. Auch aus dem quartären Kopal sind mutillidenähnliche Funde bekannt (HANDLIRSCH 1925). Über deren Verbleib kann derzeit jedoch nichts gesagt werden (SPAHR 1987).

Funde aus dem Tertiär sind am häufigsten (HANDLIRSCH 1908, POINAR 1992). Die meisten Arten entstammen dem Baltischen Bernstein. Sie sind damit dem Obereozän bzw. Unteroligozän zuzuordnen. Tertiäre Mutilliden aus anderen Zeiten sind nur in Einzelstücken bekannt. Für das Mitteloligozän hat FÖRSTER 1891 eine männliche *Mutilla tenera* aus dem plattigen Steinmergel von Brunstatt (südlich Mulhouse) beschrieben (SCUDDER 1891). Der Erhaltungszustand der dort gefundenen fossilen Insekten ist zwar größtenteils sehr gut. Für das als "mit der lebenden *Mutilla calva* FABR. zu vergleichen" beschriebene Exemplar vermerkt FÖRSTER jedoch selbst: "... an dem Kopf scheinen zwei große Augen vorhanden zu sein", und: "Die grossen Flügel würden in der Ruhelage über den Hinterleib hinausragen; die Aderung derselben ist undeutlich". Die Zuordnung zur Familie Mutillidae im heutigen Sinne muß also bei diesem Erhaltungszustand als unsicher gelten. Die bisher einzige beschriebene Art aus dem Oberoligozän oder Miozän ist *Dasymutilla dominica* aus dem Dominikanischen Bernstein (MANLEY & POINAR 1991). Holotypus ist ein Männchen, das im Museum of Dominican Amber in Puerta Plata aufbewahrt wird. *Dasymutilla dominica* gehört zur *bioculata*-Artengruppe. Sie ist mit rezenten Arten der Gattung *Dasymutilla* vergleichbar. Eine weibliche, bisher nicht beschriebene Mutillide des Dominikanischen Bernsteins befindet sich in der Sammlung des American Museum of Natural History, New York (AMNH DR-10-1847). Aus dem Bitterfelder

Bernstein ist bisher nichts bekannt, da dessen Hymenopteren noch bearbeitet werden müssen (PIETRZENIUK, persönliche Mitteilung). Aus anderen Fundpunkten, wie zum Beispiel aus Weißrußland (NAZARAŮ et al. 1994) sind nur wenige Hymenopteren bekannt. Es sind dort noch keine Mutilliden gefunden worden.

Zu vielen der aus dem Baltischen Bernstein beschriebenen Mutilliden kann leider kaum etwas gesagt werden, da die meisten Stücke offenbar durch Kriegseinwirkung oder anderweitig verloren gegangen sind (u.a. KEILBACH 1996, pers. Mitt.). Die erste Erwähnung von "mutiles" im Bernstein findet sich in einem Lexikon der Naturwissenschaften unter dem Begriff "succin" (BRONGNIART 1827). Erst drei Jahrzehnte später zählt der aus Danzig stammende Lehrer MENGE (1856) sechs Mutilliden in seiner Sammlung. Davon soll nur ein Exemplar "unseren lebenden ähnlich" sein. BRISCHKE (1886) fand in den Sammlungen von MENGE und HELM nur vier "*Mutilla*", dafür aber noch "*Typhia* ?" und "*Sapygia*", während HELM (1886), ebenfalls Lehrer in Danzig, aus seiner Sammlung keine Mutilliden erwähnt. Leider müssen MENGES Tiere als verschollen gelten. Denn obwohl die MENGESche Sammlung in das Westeuropäische Provinzialmuseum nach Danzig kam, führt KEILBACH (1982) keine Mutilliden aus dieser Sammlung in seiner Artenliste. Als sicher gelten kann darüber hinaus der Verlust weiterer neun Tiere, die durch BISCHOFF (1916) beschrieben und im Geologisch-Paläontologischen Institut der Universität Königsberg aufbewahrt wurden (KEILBACH 1982 und persönliche Mitteilung). Im Katalog der Sammlung des Geologisch-Paläontologischen Instituts der Universität Göttingen sind sie jedenfalls nicht verzeichnet, obwohl Teile der Sammlung aus Königsberg dorthin verbracht wurden (RITZKOVSKI, persönliche Mitteilung). Sie teilen damit das Schicksal des verlorengegangenen Typenmaterials der von BRUES beschriebenen Bethyriden (OHL 1995). Übriggeblieben sind nur Beschreibungen und einige wenige Zeichnungen.

BISCHOFF ordnete sieben der Exemplare aus Königsberg der vorläufigen Sammelgattung *Protomutilla* zu und beschrieb gleichzeitig sieben Arten: *succinalis* (Genotypus), *megalophthalma*, *succinicola*, *dentata*, *nana*, *castenaea* und *incerta*. Die Typus-Exemplare der ersten sechs Arten wurden letztmalig von BRUES (1933) begutachtet, der für die ersten fünf von ihnen einen Bestimmungsschlüssel verfaßte und einige Zeichnungen anfertigte. Das Exemplar von *Protomutilla castenaea* war nach BRUES Meinung zu schlecht erhalten, um die Art weiterhin aufrecht zu erhalten. Die Art *megalophthalma* ist nach KROMBEIN (1979) anhand der Beschreibungen eher der Familie Bethyridae zuzuordnen. Bethyriden sind im Baltischen Bernstein häufiger gefunden worden (BRUES 1923, SORG 1988). Unklar bliebe dann allerdings der zusätzliche waagerechte Strich auf dem dritten Tergit in der lateralen Ansicht von *megalophthalma* (BRUES 1933, fig. 88). Vielleicht handelt es sich hierbei um ein Felt-Line. Die Zuordnung bleibt damit weiterhin unklar. Manche Autoren ordnen die *Protomutilla* gar der Familie Tiphiidae zu (SPAHR 1987).

Noch problematischer ist die Stellung von *Ctenobethylus succinalis* Brues 1939, die angeblich ursprünglich als Bethyride beschrieben wurde und neuerdings der Formicidae zugeordnet wird (SORG 1988). Leider fehlen hierzu alle Angaben in SORGs Literaturverzeichnis. Das häufige Auftreten von Bethyriden im Bernstein relativiert auf jeden Fall die Beschreibungen aus dem vorigen Jahrhundert, zumal es viele ungeflügelte Bethyriden gibt.

Interessanterweise hat BROTHERS (1974) auch eine erste rezente *Protomutilla microsoma* aus Südindien beschrieben. Das einzige weibliche Exemplar befindet sich zwar in einem schlechten Erhaltungszustand, jedoch schlägt KROMBEIN (1979) aufgrund genauerer Untersuchungen für dieses Tier die neue Gattung *Nothomyrmosa* vor. Nach diesen Erörterungen bleibt es folglich bei lediglich vier *Protomutilla*-Arten, die nach ihren Weibchen beschrieben sind: *succinalis*, *succinicola*, *dentata* und *nana*. Die systematische Zuordnung der *Protomutilla*-Arten zur Mutillidae oder Myrmosidae ist problematisch. BISCHOFF stellte sie vorerst "zwischen die Mutillinae und die Myrmosinae". KROMBEIN (1979) ordnet sie der Kudakrumiinae, und damit der Mutillidae zu.

LELEJ, der 1986 zwei neue *Protomutilla*-Arten (*rasnitsyni* und *archaetrichosoma*) anhand dreier Männchen aus dem Baltischen Bernstein beschrieb, ist ebenfalls für eine Zuordnung seiner Tiere zur Kudakrumiinae. Eine Zuordnung dieser beiden "männlichen Arten" zu den anhand von Weibchen beschriebenen Arten wird, ebenso wie bei vielen rezenten Arten, kaum möglich sein.

Die erwähnten drei männlichen Tiere aus dem Paläontologischen Institut der Akademie der Wissenschaften Rußlands und drei nicht näher beschriebene Exemplare der Kopenhagener Sammlung (LARSSON 1978) sind die derzeit einzigen Mutilliden des Baltischen Bernsteins, die nicht als verschollen gelten oder verloren gegangen sind.

Zusammenfassend ist festzustellen, daß die *Protomutilla*-Arten recht ursprüngliche Mutilliden darstellen. Sie sind die einzigen fossilen Mutilliden, die offenbar keiner der bisher gefundenen rezenten Gattungen zuzuordnen sind. Über das Vorhandensein von Stridulations- und Felt-Line-Organen gibt es derzeit keine eindeutigen Hinweise. Andere bekannt gewordenen fossilen Mutilliden-Funde waren bisher für die Systematik wenig hilfreich, da ältere Funde fehlen oder in sehr schlechtem Erhaltungszustand sind (RASNICYN 1980).

2.2.2. Mutillen seit Linné

Die erste Beschreibung einer Mutillide könnte im Epos "Theriaka" des Nikandros aus Kolophon (um 150 v. Chr.) zu finden sein (MAINARDI 1928). Die entsprechende Stelle lautet in der Übersetzung von TASCHENBERG (1908): "Wohlan nun das Myrmecion, das einer Ameise gleicht, an Halse rot, der übrige Körper ist dunkel gefärbt, überall aber auf dem breiten Rücken durch Tüpfeln wie mit glänzenden, funkelnden Punkten besetzt; der schwarze Kopf erhebt sich wenig über den Hals. Es verursacht die gleichen Schmerzen wie das vorher genannte Geziefer." Die Beschreibung kann aber ebensogut auf eine griechische Spinnenart zutreffen (KATNER 1956).

Der Begriff "Mutilla", von lateinisch *mutilus* - verstümmelt, gestutzt, ist erst vor mehr als 200 Jahren entstanden. Als Gattungsnamen führte ihn erstmals LINNÉ im Jahre 1758 ein. Er nannte, unter Ausschluß der Ameisen, alle anderen flügellosen Aculeaten "Mutillen" und stellte sie in die Nähe seiner Gattung *Formica* mit folgender Beschreibung: "Alae nullae in omni sexu [1767 korrigiert: Alae nullae in plerisque]. Corpus pubescens. Thorax postice retusus. Aculeus reconditus punctorius." (CHRIST 1791). Obwohl feststeht, daß LINNÉ anfänglich nur Weibchen

kannte, finden in seiner Arbeit aus dem Jahre 1767 geflügelte Männchen in einer Fußnote zu *Mutilla europaea* Erwähnung (DAY 1979). Beschrieben hat LINNÉ jedoch nie ein Männchen, obwohl sich in der Sammlung der Linnean Society in London eins befindet, das mit höchster Wahrscheinlichkeit von ihm stammt. GMELIN (1775) weiß zu berichten, daß LINNÉ “nicht mehr als drey solcher Insekten, welche Flügel hatten”, jemals sah.

Schnell wurden in die *Mutilla* “ungeflügelte Insekten aus anderen Gattungen der Hautflügler ohne hinlängliche Prüfung mit eingemengt, ...” (PREYSSLER 1792). Aber selbst PREYSSLER irrte, als er der Gattungsbeschreibung “Stemmata nulla” hinzufügen wollte. Offenbar kannte er, in Gegensatz zu LINNÉ, noch keine Männchen.

Die Zugehörigkeit der eigenartigen Mutilliden zu den Hymenopteren steht seit LINNÉ unumstritten fest. Lediglich FABRICIUS, der erstmals die Anatomie der Mundwerkzeuge genau analysierte, nannte die Ordnung der Hymenopteren zwischenzeitlich "Systema Piezatorum". FABRICIUS war es aber auch, der die Gattung *Mutilla* um beachtliche 22 Arten vermehrte (PETERSEN 1988). LATREILLE führte Familien ein und faßte die “Mutillen” mit den damals noch artenarmen Scolien (griechisch skoliós - krumm; bezogen auf die Fühler) zur Mutillidae zusammen. Er gruppierte sie mit anderen, ebenfalls artenarmen Familien zur Überfamilie Heterogyna (BURMEISTER 1854), in die er aber auch die Formiciden aufnahm. Die polyphyletische Überfamilie der Heterogyna, sehr bald wieder unter Ausschluß der Ameisen, bestand fast unverändert über etwa 150 Jahre. Sie wurde in dieser langen Zeit, abgesehen von einigen eher verwirrenden Korrekturen in den Familienzugehörigkeiten, lediglich zur Scoliodea umbenannt. Sie umfaßte nach wie vor nahezu alle Aculeaten mit extremem Sexualdimorphismus.

Die Zahl der beschriebenen Mutilliden-Arten überschritt bald die Tausender-Grenze (FRIESE 1926). Um die Jahrhundertwende erschienen umfangreiche Artbeschreibungen von Mutilliden aus Europa, Asien und Nordafrika (SICHEL & RADOSZKOVSKY 1869, ANDRÉ 1899-1902, GISTEL 1857), aus Südafrika (PÉRINGUEY 1899, BISCHOFF 1920) und Südamerika (BURMEISTER 1874). LATREILLES Gattung *Methoca* zählte noch bis weit ins 20. Jahrhundert zur Mutillidae (Entdeckung der Biologie unabhängig voneinander durch ADLERZ 1906 und BOUWMAN 1909). Sie wird heute der Tiphidae zugeordnet und daher hier nicht weiter betrachtet.

2.2.3. Neuester Stand

Zu einer Neuordnung der aculeaten Hymenopteren führten erst die umfangreichen Untersuchungen von BROTHERS (1975) und BROTHERS & CARPENTER (1993). Da sich die vorliegende Arbeit an ihrem weithin anerkannten System orientiert, sei es im folgenden kurz dargestellt. Dabei wird besonders auf diejenigen von BROTHERS zur Systematisierung verwendeten Merkmale eingegangen, die mit interspezifischen Signalen in Zusammenhang stehen könnten: die Stridulationsorgane und die Felt-Lines, die markanten Austrittsstellen exokriner Drüse am Abdomen, die oft auch zum Zwecke der Determination wichtig sind.

BROTHERS teilt die Aculeaten in drei Überfamilien. Er kommt bei seinen Untersuchungen zu dem Ergebnis, daß sich ganz am Anfang die Bethyloidea (oder Chrysidoidea, GOULET & HUBER 1993) abgespaltet haben muß. Sie enthält die Dryinidae, die Chrysididae, die Bethyloidea und etwa 6 weitere, artenärmere Familien. Erst danach teilten sich, etwa in der Zeit des Überganges von der Jura zur Kreide (RONQUIST et al. 1998), die restlichen Aculeaten in die Apoidea und die Vespoidea. Die Apoidea nimmt in sich rund 20 Familien unter den Apiformes und den Spheciformes auf, die sich im Laufe der gesamten Kreidezeit in rund 80 Millionen Jahren herausbildeten (RASNITSYN 1998).

Dagegen enthält die Vespoidea ausschließlich Familien älteren Ursprungs, die alle innerhalb von rund 20 Millionen Jahren in der Unterkreide entstanden sind. Sie haben sich seitdem über mehr als 100 Millionen Jahre bis heute erhalten (RASNITSYN 1998). Die älteste Familie der Vespoidea ist mit Sicherheit die Sierolomorphidae. Über die Verwandtschaftsverhältnisse der anderen Familien gibt es auch heute noch widersprüchliche Hypothesen. Möglicherweise sind Rhopalosomatidae und Pompilidae eng verwandt. Für beide Familien gibt es jedoch auch andere Zuordnungsvorschläge (BROTHERS 1995a). Weiterere Ähnlichkeiten lassen die extrem sexualdimorphe Bradynobaenidae und die monophyletische Gruppe der Scoliidae und Vespidae erkennen. Die Formicidae, die bei manchen Autoren eine eigenständige informelle Gruppe Formiciformes bildet, könnte ihren Ursprung durchaus auch zwischen Bradynobaenidae und Scoliidae/Vespidae haben (BROTHERS 1995a, 1998). Eine weitere Gruppe bilden die Familien Tiphidae (unter anderem mit der Unterfamilie Methocinae), Sapygidae und Mutillidae.

Als gesichert gilt für viele Autoren, daß sich die Familien Mutillidae und Sapygidae erst nach dem Abzweigen der Tiphidae aufspalteten (RONQUIST et al. 1998). Die Myrmosinen, offenbar recht ursprüngliche Mutilliden, werden von BROTHERS als Unterfamilie der Mutillidae geführt. Andere Autoren (INVREA 1984, OSTEN 1994) sind, unter anderem aufgrund der unterschiedlichen Ausstattungen mit Felt-Lines, der Auffassung, die Myrmosinae als getrennte Familie zu führen. Die völlig identische Ausstattung der Fühler mit Sinnesfeldern stützt jedoch die Meinung von BROTHERS (WALTHER 1978). Die zeitige Abspaltung der Tiphidae und die großen Unterschiede zwischen der Mutillidae und der Scoliidae werden unter anderem unterstrichen durch Untersuchungen der tibio-tarsalen Antennenreiniger (SCHÖNITZER & LAWITZKY 1987) und durch vergleichende Beobachtungen des Putzverhaltens (FARISH 1972) sowie durch weitere Arbeiten (KÖNIGSMANN 1978). Im Gegensatz dazu vermutet OSTEN (1982) anhand der Untersuchungen an Kopfkapseln und Mundwerkzeugen eine nähere Verwandtschaft zwischen Mutillidae und Tiphidae.

Stridulationsorgane haben sich, folgt man dieser Systematik, mehrfach unabhängig voneinander in der Vespoidea und, in wenigen Gattungen, auch in der Apoidea entwickelt. Sie sind ausschließlich adomino-abdominal, d. h. Plectrum und Pars stridens werden von aufeinanderfolgenden Abdominalsegmenten gebildet. In der Überfamilie Apoidea gibt es Stridulationsorgane, soweit bisher bekannt, nur im Tribus Gorytini (Nyssoninae, Spheciformes, Systematik nach BOHART & MENKE 1976). In der Gattung *Pseudoplisis* sind es zwei laterale

Stridulationsorgane zwischen dem 5. und dem 6. Abdominalsegment¹ (BROTHERS 1975), während es ein mediales zwischen den Tergiten 3 und 4 bei *Pterygorytes* gibt, möglicherweise auch bei *Ammatomus* und *Tanyoprymnus*, nicht aber bei *Handlirschia* (COOPER 1993, 1996). In der Vespoidea sind die medialen Stridulationsorgane der Formiciden am besten untersucht. Sie befinden sich ebenfalls zwischen dem 3. und dem 4. Abdominalsegment (DUMORTIER 1963, HÖLLDOBLER & WILSON 1991, MASTERS et al. 1983, RÄSÄNEN 1915, ROCES et al. 1993, SPANGLER 1973). Sie sind vorhanden bei der Ponerinae, Nothomyrmecinae, Pseudomyrmecinae und der Myrmicinae. Bei der Myrmecinae, Dorylinae, Ecitoninae, Dolichoderinae und Formicinae fehlen sie jedoch.

Weiterhin kennt man laterale Stridulationsorgane bei einem Teil der Bradynobaenidae, über deren Biologie nichts bekannt ist (BROTHERS 1995c). Sie befinden sich zwischen dem 4. und dem 5. Abdominalsegment (BROTHERS 1975). Bei einer medialen Struktur auf den Tergiten der Vertreter der Gattung *Olixon* handelt es sich wahrscheinlich ebenfalls um ein Stridulationsorgan, das aber bei anderen Vertretern der Familie Rhopalosomatidae vollkommen fehlt. Zur Biologie ist nur soviel bekannt, daß vermutlich alle Rhopalosomatiden Parasitoide bei Grillen (Gryllidae) sind (TOWNES 1977, GAULD 1995). Einheitlich in der gesamten Familie sind Stridulationsorgane nur bei der Mutillidae ausgebildet. Obwohl später in Vergessenheit geraten, wußte schon CHRIST 1791 von den zur Schallerzeugung nötigen Bewegungen zwischen dem 3. und dem 4. Abdominalsegment. Das Stridulationsorgan ist medial auf den Tergiten angeordnet (DUMORTIER 1963).

Die Felt-Lines sind bei fast allen Mutilliden ausgebildet, lediglich bei den Unterfamilien Myrmosinae, Ticoplinae und Rhopalomutillinae fehlen sie völlig. Darüber hinaus sind Felt-Lines nur noch in der Bradynobaenidae ausgebildet. Allerdings sind sie bei den "höheren" Bradynobaeniden mit möglicherweise sekundär rückgebildeter Schrilleiste weitaus weniger gut ausgeprägt (BROTHERS 1975, GOULET & HUBER 1993). Ist die Phylogenese tatsächlich so verlaufen, dann könnte einerseits gefolgert werden, daß die Stridulationsorgane mit Felt-Lines in irgendeiner Weise besser funktionieren, Felt-Lines ohne Stridulationsorgane jedoch überflüssig werden. Andererseits könnten aber auch beide Organe ähnlichen Zwecken dienen. Die Aus- und Rückbildung von Stridulationsorganen wäre dann lediglich einfacher und schneller möglich, als die von Felt-Lines.

Die Familie Mutillidae besteht derzeit aus sieben Unterfamilien: Myrmosinae, Pseudophotopsidinae, Ticoplinae, Rhopalomutillinae, Sphaerophthalminae, Myrmillinae und Mutillinae. Am artenreichsten sind mit je etwa 2000 bis 3000 Arten die kosmopolitischen Unterfamilien Sphaerophthalminae und Mutillinae. Die bisher beschriebenen Arten aus der Neuen Welt gehören ausschließlich zu einer dieser beiden Unterfamilien (BROTHERS 1995b).

¹ Das Propodeum ist das erste Abdominalsegment, die Petiole ist das zweite. Es gibt auch andere Zählweisen, die mit der Petiole (2. Abdominalsegment = 1. metasomales Segment) oder erst nach der Petiole oder, wenn vorhanden, nach der Postpetiole (3. oder 4. Abdominalsegment = 1. Gastersegment) beginnen. Ist der Leser eine andere Zählweise gewohnt, dann muß er hier jeweils ein, zwei oder drei Segmente subtrahieren.

2.3. Biologie

2.3.1. Johann Ludwig Christ (1739-1813)

In einer Arbeit über Mutilliden darf Pfarrer JOHANN LUDWIG CHRIST aus Kronberg im Taunus nicht fehlen. Aufgrund seiner hervorragenden Beobachtungen sei ihm ein eigenes Kapitel gewidmet. CHRIST hat sich nebenberuflich als Naturforscher, Ökonom, Bienenzüchter und Pomologe betätigt (BODE 1984). Er hat Bücher über Landwirtschaft und Weinbau geschrieben, und nebenbei beschäftigte er sich auch noch als Kirchenbaumeister. Mit seinem 1791 erschienenen Buch "Naturgeschichte, Klassifikation und Nomenclatur der Insekten vom Bienen, Wespen und Ameisengeschlecht" beginnt die Geschichte der Beobachtung lebender Mutilliden. In diesem Buch finden sich ausgezeichnete Lebensbeschreibungen für einige Hymenopteren-Arten. Mutilliden hat CHRIST aus Hummelnestern selbst gezüchtet. Er beschreibt Larven- und Puppenstadien sowie Männchen und Weibchen vollkommen zutreffend. Er erläutert genau, daß schon im Puppenstadium Weibchen mit "doppeltem Stachel auf dem Rücken" versehen sind. Das Stridulieren wird richtig als Reiben eines einzigen "Ringes ihres Hinterleibes mit dem darauf folgenden und darunter liegenden Ring" erklärt, und mit der Lauterzeugung bei einigen Käfern verglichen. Der Laut selbst wird als Alarmruf gedeutet, da CHRIST ein soziales Zusammenleben der Mutilliden mit den Hummeln annahm. Die parasitische Lebensweise der Mutilliden blieb ihm bei den scheinbar friedlich koexistierenden Tieren verborgen. Ähnlichkeiten mit den Hummeln sah CHRIST auch in den starken individuellen Unterschieden in der Körperlänge. Er schreibt von Mutilliden-Weibchen, "die die anderen an Größe dreimal übertreffen", eine für sich ebenfalls korrekte Aussage.

Es bleibt rätselhaft, warum CHRISTs Beobachtungen von anderen Autoren kaum wahrgenommen wurden. LATREILLE glaubte etwa zur gleichen Zeit, in den ungeflügelten Mutillen ein drittes Geschlecht sehen zu müssen. Er übernahm LINNÉs letzte Gattungsbeschreibung "Alae nullae neutris" (MORAWITZ 1865, ANDRÉ 1899). Auch REICH (1793) schreibt von geflügelten Geschlechtstieren und ungeflügelten Neutra, die er als "Zwitter" übersetzt. Immerhin beobachtet er noch, daß Mutilliden in Sandlöcher gehen, und daß Nachgrabungen eine solitäre Lebensweise vermuten lassen. Mit seiner Hypothese einer räuberischen Ernährung war REICH nahe an der Realität. Erst ein Jahrzehnt später setzte sich auch bei LATREILLE durch, daß die flügellosen Mutilliden Weibchen sind. LEACH (1815) führt in der Beschreibung der Gattung *Mutilla* unter anderem "Feminae apterae" an. Er weist ausdrücklich darauf hin, daß es keine Neutra gibt und daß Mutilliden solitär leben. Beim "Geschlechter-Problem" dauerte es also "nur" einige Jahrzehnte, bis als wissenschaftlich gesichert galt, was CHRIST schon 1791 veröffentlicht hatte. Bezüglich der Stridulation sollte eine wesentlich längere Zeit vergehen, wie aus einem der folgenden Kapitel noch ersichtlich wird.

2.3.2. Wirtswahl, Brutvorsorge² und Postembryonalentwicklung

Mutilliden werden oft als Ectoparasitoide, seltener als Brutparasiten bezeichnet. Der Begriff "Parasitismus" entzieht sich einer genauen Definition (KÉLER 1963). So gelten zum Beispiel Bettwanzen als Parasiten, obwohl sie sich nur kurz zum Nahrungserwerb auf ihrem Wirt aufhalten. Andererseits zählen blattfressende Raupen der Lepidoptera nicht zu den Parasiten, obwohl bei Schildläusen wiederum von Ectoparasiten der Pflanze gesprochen wird. Was einen Parasiten ausmacht, ist mehr Konvention als Objektivität. Selbst die Abgrenzung zu den Prädatoren ist fließend. Hierfür ist auf jeden Fall der Aufenthalt in oder auf dem Körper des Wirtes maßgebend, verbunden mit einer, wenn auch nur geringen, Schädigung (in Abgrenzung zu reinem Transport, der Phoresie). Es muß sich bei Parasitismus nicht, wie andere Autoren behaupten, unbedingt um einen einzigen Wirt handeln. Es existiert auch polyhospitaler Parasitismus (KÉLER 1963). Besser zu fassen ist der Begriff "Parasitoid". Für ihn gibt es lediglich zwei unterschiedliche Definitionen. Einmal sind Parasitoide Parasiten, die ihren Wirt töten, und zwar in Abgrenzung zu den Prädatoren langsam (HERMS 1915 nach KÉLER 1963, GATTERMANN 1993). Andererseits sind Parasitoide, auch Hemiparasiten genannt, temporäre Parasiten, die nur bestimmte Entwicklungsstadien als Parasiten durchlaufen und sonst frei leben (KÉLER 1963). Unabhängig von der Wahl der Definition sind die meisten parasitisch lebenden Insekten Parasitoide, nach der ersten Definition weniger Taxa als nach der zweiten. Mutilliden sind jedenfalls eindeutig parasitoid.

Ein weiteres begriffliches Problem ist die Zuordnung des auf die Brut orientierten Verhaltens der Spheciden, Pompiliden und Scoliiden, die vielen Mutilliden als Wirte dienen. Nach KÉLER sind es chlophage Parasitoide, deren Larven auf gelähmten Wirten leben. Entsprechend seiner Definition wären die, diese Larven konsumierenden Mutilliden Hyperparasiten (HAYES 1924). Dieser Begriff scheint mir hier jedoch nicht angemessen. Man könnte wohl allenfalls von Brutparasiten sprechen, die durch die Brutvorsorge ihrer Mütter die Brutvorsorge ihrer Wirte schädigend ausnutzen (KÉLER 1963). Die ihrerseits Brutvorsorge betreibenden Wirte werden heute meist nicht mehr als Parasiten bezeichnet, da sie den lebenden Nahrungsvorrat in einen selbstgegrabenen Bau einbringen (GODFRAY 1994). Echter Hyperparasitismus liegt nach letzterem also im Falle der Mutilliden, deren Wirte Spheciden, Pompiliden und Scoliiden sind, nicht vor. Der Begriff "Brutparasit" sollte für Mutilliden besser ebenfalls nicht verwendet werden, da die Mutilliden-Larven in den meisten Fällen ausschließlich von den älteren Larven- oder Puppenstadien ihrer Wirte fressen, nicht aber von den durch die Wirtsmütter eingetragenen

² Der in dieser Arbeit verwendete Begriff "Brutvorsorge" ist relativ neu und umfaßt den Zeitraum bis zur Eiablage. Weiterführende Tätigkeiten nach der Eiablage gehören dann zur Brutfürsorge, die mit dem Verlassen des Baus oder Nestes endet (GATTERMANN 1993). Meist erfolgt jedoch keine so genaue Unterscheidung, und beide Begriffe werden als "Brutfürsorge" oder als "brood provisioning" (Brutvorsorge) zusammengefaßt. In mindestens einem Fall ist echte Brutfürsorge bei Mutilliden bekannt geworden (QUICKE 1997). Hierbei bewachen die Mutilliden-Weibchen das Nestloch ihres parasitierten Wirtes und verteidigen es heftig gegenüber Konkurrenten.

lebenden Vorräten. Sie nutzen nur in geringem Maße die Brutvorsorge der Wirtsmütter, deren Proviant zu diesem Zeitpunkt ohnehin schon weitgehend aufgebraucht ist.

Die parasitische Lebensweise der Mutilliden war schon zu Beginn des 19. Jahrhunderts bekannt. Der vermutlich erste schriftliche Nachweis findet sich bei DAHLBOM (1847) für *Mutilla europaea*. GISTEL (1856) vermerkt lediglich Orte, an denen Mutilliden vorkommen: "Sandgegenden" und "Wege, Pfade, Strassen und Steige". SICHEL & RADOSZKOVSKY (1869) führen dann schon neben den Hummeln einige Spheciden-Arten und Coleopteren als Wirte an. Daß Mutilliden nicht stenophag sind, das heißt, daß für eine Mutilliden-Art oft mehrere unterschiedliche Wirtsarten in Frage kommen, wurde ebenfalls bald bekannt. HOFFER (1886) hat mit großem Fleiß mindestens 10 *Bombus*-Arten als Wirte für *Mutilla europaea* beschrieben. Einzelne Wirtsnachweise gab es lediglich schon von SMITH (1876). HOFFER liefert darüber hinaus erstmalig gute Beschreibungen des Paarungsverhaltens und der Entwicklung der Mutilliden im Hummelnest. Er ist möglicherweise auch der erste, der sich über "mehr Weibchen als Männchen" in seinen Zuchten wundert. Weitere ausführliche Beschreibungen, insbesondere des Verhaltens in Hummelnestern, lieferte MEIDEL (1934). In den letzten 50 Jahren kamen noch einige Wirtsnachweise aus Japan hinzu, ebenfalls für *Mutilla europaea* an *Bombus* (MORIMOTO et al. 1951, MIYAMOTO 1959, 1963, KATAYAMA et al. 1993). Vielleicht haben die Mutilliden selbst einen Anteil daran, daß Hummeln im Laufe der Evolution Sozietäten ausbildeten. Hinweise hierzu gibt es schon bei anderen Vertretern der Apiformes. LIN (1964) folgerte aus Beobachtungen zum Wächterwesen bei Halictiden (MICHENER 1958), daß hoher Parasitendruck möglicherweise zur Entwicklung von sozialem Verhalten geführt haben könnte.

Weitere Wirtsnachweise kamen erst in diesem Jahrhundert dazu, am Anfang insbesondere für *Smicromyrme rufipes*: *Evagethes laboriosus* Fert., *Tachysphex* spec. (ANDRÉ 1899), *Oxybelus uniglumis* (L.) (KIEFFER 1902), *Oxybelus* spec. (OUDEMANS 1908), *Miscophus spurius* (Dahlbom) (MARÉCHAL 1930a, 1930b), *Oxybelus bipunctatus* Olivier (CREVECŒR 1930a, 1930b). Die Liste erweiterte sich durch neuere Untersuchungen ständig (OLBERG 1959, GRANDI 1961). Als Wirte anderer Mutilliden-Arten wurden viele weitere Vertreter der aculeaten Hymenoptera vermerkt: Spheciformes, insbesondere Sphecidae (BORRIES 1892, RUCKERT 1903, BRAUNS 1911, MELLOR 1927, BOHART & MACSWAIN 1939, NAGY 1968, ALCOCK 1974, MCCORQUODALE 1989, SUDHEENDRAKUMAR & NARENDRAN 1989, ASIS et al. 1991a, 1991b, HOOK & EVANS 1991, KROMBEIN 1992), Apiformes, insbesondere Apidae, Andrenidae, Halictidae, Anthophoridae (BORRIES 1892, ADLERZ 1906, CROS 1927, BISCHOFF 1927, MACSWAIN 1958, LIN 1964, BROTHERS 1972, CALLAN 1977, BROTHERS 1982, HOUSTEN & THORP 1984, ORDWAY 1984, MANLEY 1986, NORDEN et al. 1994), Vespoidea (BISCHOFF 1927), hauptsächlich Scoliididae (HAYES 1924, THOMPSON 1950). Weiterhin existieren Wirtsnachweise für die Ordnungen Diptera (z. B. *Glossina*), Coleoptera, insbesondere Chrysomelidae (BISCHOFF 1927, BARBIER 1976), und Lepidoptera (SEYRIG 1936, ZILLI 1983).

Die Angaben betreffs der Coleoptera und der Lepidoptera sind nicht sehr detailliert und ausgesprochen selten. Es könnte sich hier um einen Irrtum einzelner Mutilliden-Weibchen handeln oder um echten Hyperparasitismus. Immerhin gibt es drei Hinweise auf letzteres. In einem neueren Report (BÜRGIS 1991) fand sich eine Mutillide als Parasit in einer Asselfliege (Rhinophoridae), die wiederum eine Assel (Isopoda) parasitiert hatte. Vorher wurde ähnliches

schon durch INVREA bekannt (BROTHERS 1972). Hier handelte es sich um eine Sarcophagide, die ihrerseits ebenfalls auf einer Assel parasitierte. Der dritte Fall betrifft die in Schaben-Ootheken parasitierenden Evaniiden. Sie werden ihrerseits als Wirte für *Odontophotopsis eubule* (Cameron) vermutet (MICKEL 1974). Eine Einzelbeobachtung MELLORS, nach der eine adulte Pentatomidae (Hemiptera) während der Diapause von einer Mutillide parasitiert wurde, ist vermutlich ebenfalls auf Hyperparasitismus mit einer Tachinide (Diptera) als primären Parasiten zurückzuführen BROTHERS (1972).

Folglich können vorerst nur die Wirtsangaben als vollkommen sicher gelten, die aculeate Hymenopteren und Dipteren betreffen. Unter den sozialen Hymenopteren sind derzeit nur Apiden als Wirte bekannt. Es ist jedoch nicht auszuschließen, daß auch Formiciden parasitiert werden könnten. Erste Hinweise hierzu fanden WEBER (1934) und BROTHERS (1994). Ein endgültiger Beweis steht jedoch noch aus. Weitere überraschende Entdeckungen sind nicht ausgeschlossen, zumal Wirtsangaben nur für etwa 2% der bis heute beschriebenen Mutilliden vorliegen (QUICKE 1997). Für einige Unterfamilien existieren überhaupt noch keine Nachweise. Auch neue Beziehungen zu den Wirten können gefunden werden: KROMBEIN & NORDEN (1996) beschrieben kürzlich einen interessanten Fall von Kleptoparasitismus, ein Phänomen, für das die Vertreter der Nyssoninae (Spheciformes) bekannt sind (EVANS 1966). KROMBEIN & NORDEN beobachteten, daß Mutilliden das auf einer gelähmten Spinne aufgebrachte Pompiliden-Ei entfernten und statt dessen ihr eigenes anbrachten. Als Nahrung für Mutillidenlarven dienen damit nicht nur präimaginale Stadien ihrer Wirte, sondern unter besonderen Umständen auch die Imagines von Arthropoden, die ursprünglich zur Brutvorsorge dienen sollten.

In den meisten der bekannten Fälle besteht die Brutvorsorge der Mutilliden-Weibchen ausschließlich in der Suche des Wirtes und in der Eiablage. Für die Suche sind die Antennen der Mutilliden bestens ausgestattet. WALTHER (1979) beschreibt für verschiedene Arten einen immer wiederkehrenden Aufbau der Sinnesfelder mit sieben unterschiedlichen Sensillentypen. Das Eindringen in das Wirtsnest oder den Wirtsbau erfolgt oft über dessen Eingang. Blindgänge mancher potentieller Wirte erschweren eventuell die Suche (EVANS 1964, ANDREWES 1969). Bei sozialen Insekten oder bei Insekten mit Nestbewachung ist das Eindringen in den Brutbereich unter Umständen mit einem Kampf verbunden (BROTHERS 1972), der manchmal zum Tode des Wächters führt (LIN 1964, eigene Beobachtungen an *Mutilla* bei *Bombus*). Nach dem Eindringen in das Nest wird jeweils ein Ei auf oder neben den in einem präimaginalen Stadium befindlichen Wirt gelegt (EVANS 1978). Superparasitismus, also mehrere Eier pro Wirt, wird meist vermieden (COTTRELL 1936), jedoch nicht bei allen Arten (FERGUSON 1962, HEAVERSEDGE 1969, BROTHERS 1984). Zur Eiablage ist manchmal ein Kokon oder eine Wabe teilweise zu öffnen, immer verbunden mit dem anschließenden sorgfältigen Verschluss (COTTRELL 1936). Eine Lähmung des Wirtes mittels geringer Giftmengen kann stattfinden. Möglicherweise dient die Lähmung von Puppenstadien dazu, die Entwicklung einer stärkeren Puppencuticula zu hemmen und der frisch geschlüpften Larve die Nahrungsaufnahme zu erleichtern (BROTHERS 1972, EVANS 1978). Der Aufenthalt des Mutilliden-Weibchens im Wirtsnest kann sich bei sozialen Wirten über mehrere Tage erstrecken, da ihre Oogenese relativ langsam verläuft.

Die Entwicklung zum Imago geht, falls keine Diapause eingelegt wird, sehr schnell vonstatten. Es kommt vor, daß zwischen Eiablage und Schlupf des Imago nur etwa ein Monat vergeht. Der Schlupf der Larve aus dem Ei erfolgt nach etwa 4 Tagen. Die Larvalentwicklung ist meist von sehr kurzer Dauer. Das 5. und letzte Larvenstadium ist unter Umständen schon nach etwa 4 Tagen erreicht (BROTHERS 1972, 1978). Nachdem der Wirt vollständig konsumiert ist, findet die Verpuppung statt. Bis zum Schlupf der Mutillide vergeht in der Regel eine im Verhältnis zur Larvalentwicklung relativ lange Zeit. Im Puppenstadium findet unter anderem eine Metamorphose des Nervensystems statt. Es verschmelzen einige Ganglien im Abdomen. Dieser Vorgang wurde schon von BRANDT 1876 für *Mutilla* und *Myrmosa* beschrieben. Es gibt innerhalb der Ordnung Hymenoptera starke Unterschiede darin, welche Ganglien verschmelzen. Mutilliden sind hierbei nicht mit den Apiden zu vergleichen.

Die obigen Angaben gelten nur für eine Entwicklung ohne Diapause. Eine Diapause wird, wenn nötig, oft im Präpuppenstadium eingelegt (BROTHERS 1972). In manchen Fällen dauerte es zwei oder drei Jahre bis zu einem Schlupf (BRAUNS 1911). Dies ist möglicherweise eine Anpassung an extrem aride Standorte mit stark schwankenden Wirtsdichten. Manche Vertreter der Gattung *Dasylabris* überwintern auch als Imago (POTTS & SMITH 1944, EVANS & MILLER 1969), was bei der langen Lebensdauer der Weibchen nicht verwunderlich ist. Die Anzahl der Generationen pro Jahr differiert regional, die meisten Mutilliden sind offenbar bivoltin. Maximal kommt es zu bis zu drei Generationen (BRAUNS 1911). Nicht immer ist in Regionen ohne Frost oder in solchen mit geringen Temperaturschwankungen ein Jahresrhythmus in der Aktivität der Tiere zu beobachten. Die Flugaktivität der Männchen, die nur kurze Zeit nach dem Schlupf leben, ist zwar immer starken Veränderungen im Jahresgang unterworfen. Trotzdem fliegen einige Arten ganzjährig ohne Unterbrechung. In Südflorida zum Beispiel zeigten von 12 während der Dauer von vier Jahren untersuchten Arten lediglich zwei einen ausgeprägten Jahresrhythmus (DEYRUP & MANLEY 1990).

2.3.3. Ethologie der Imagines

Die Größe der Imagines ist wesentlich bestimmt durch die Größe ihrer Wirte. Daraus resultieren zum Teil starke Längenunterschiede innerhalb einer Art im Verhältnis von bis zu 1:3. Beim Vorliegen zweier sehr unterschiedlich großer Wirtsarten ist die Häufigkeitsverteilung der Mutilliden-Körperlängen dann auch tatsächlich bimodal (MICKEL 1924). Da Mutilliden-Weibchen möglicherweise, so wie viele Apiformes, bei der Eiablage das Geschlecht vorbestimmen können (COOK 1993), ist eine Auslese in Richtung großer Männchen und kleiner Weibchen denkbar (DEYRUP & MANLEY 1986). Dies hätte den Vorteil einer möglichen Dispersion durch Flugtransport, auf die noch später in diesem Kapitel eingegangen werden soll. Das Geschlechterverhältnis ist von Untersuchung zu Untersuchung sehr unterschiedlich. Möglicherweise ein Hinweis auf eine zeitliche Abhängigkeit, wie sie auch HAWKES (1992) nach allgemeinen Modellrechnungen für Parasitoide postuliert. Bei einigen Mutillidenarten, zum Beispiel bei der Gattung *Mutilla*, scheint die Anzahl der Weibchen zu überwiegen. Dagegen fanden MANLEY & TABER (1978) in einem Massenaufreten von etwa 6000 *Dasylabris foxi* ein Geschlechterverhältnis von 1:1.

Zum Nahrungserwerb der adulten Mutilliden findet sich in der Literatur relativ wenig. Immerhin ist schon aus früheren Quellen bekannt, daß sich weibliche *Mutilla europaea* an den Honigtöpfen ihrer Wirte nähren. Daß die Männchen Blüten besuchen, bleibt ebenfalls nicht unentdeckt. LANDOIS (1874) bemerkt: “die Männchen... treiben sich auf Blüten umher, während die flügellosen Weibchen auf der Erde kriechend ihrer Nahrung und ihrem Fortpflanzungsgeschäfte nachgehen”. Sehr genaue Angaben über den Blütenbesuch durch Männchen und Weibchen finden sich bei MÜLLER (1873, 1881). Nektar scheint überhaupt eine wesentliche Nahrungsquelle für beide Geschlechter zu sein. Selbst extraflorale Nektarien an den Petiolen der Blätter von *Mimosa*-Bäumen werden genutzt (LENKO 1970). Darüber hinaus wird berichtet vom Trinken der Hämolymphe aus mehreren Wirtspuppen und Präpuppen (BROTHERS 1972). QUICKE (1997) bringt dies zwar mit der extrem langen Lebensdauer weiblicher Mutilliden in Verbindung. Bei ausschließlicher Ernährung mit einem Gemisch aus Wasser und Bienenhonig wird jedoch bei der Haltung von Freilandfängen unter Laborbedingungen ebenfalls eine sehr lange Lebensdauer erzielt: 10 Monate (RICHARDS 1932) und bis zu 18 Monate (SCHMIDT 1978). Eine raffinierte Methode der Ernährung beschreibt LENKO (1970). Er beobachtete Vertreter zweier Mutilliden-Arten, die durch gezieltes Wegstoßen Zikaden (Cicadellidae) zur Abgabe von Honigtau veranlaßten. Die Mutilliden nahmen jeweils nur die durch dieses auffällige Verhalten erzwungenen Exkremate auf, während ungestört abgegebene ignoriert wurde. Das Wegstoßen wiederholte sich jeweils nach dem Einsammeln der “Ernte”, wobei immer bisher ungestörte Zikaden ausgesucht wurden.

Die Chronobiologie der Mutilliden ist ebenfalls weitgehend unerforscht. Die meisten Arten scheinen diurnal (tagaktiv) oder crepuscular (dämmerungsaktiv) zu sein. Ausschließlich nocturnal oder crepuscular sind alle Arten der Pseudophotopsidinae und einige der in ariden und semi-ariden Gebieten lebenden Vertreter der Sphaerophthalminae und Mutillinae (GOULET & HUBER 1993). *Dasymutilla*-Arten haben zwei Aktivitätsperioden am Tag, die durch die Temperatur des Sandes gesteuert wird (EVANS 1982). Der Circadianrhythmus läuft, wie bei vielen anderen in Wüsten lebenden Insekten, bei ständiger Dunkelheit frei weiter (MANLEY & SPANGLER 1983). Das geringste Wissen existiert über nocturnale Mutilliden. Der wohl erste Bericht einer nachts am Licht gefangenen männlichen *Smicromyrme* (Mutillinae) stammt von BIRÓ (1885). Es folgten weitere Nachweise für *Photopsis* und *Odontophotopsis* (Sphaerophthalminae) (FERGUSON 1962, 1963), *Smicromyrme* (JEANTET 1988) und *Tricholabiodes* (BAYLISS & BROTHERS 1996). Auffallend sind die meist wesentlich helleren Flügel der Männchen nocturnaler Mutilliden. In einigen bekannten Fällen dienen die meist sehr dunklen Flügel diurnaler Mutilliden als optische Signale bei der Balz. Die Männchen nocturnaler Mutilliden verwenden möglicherweise alternativ akustische Signale, wie sie durch Einzelbeobachtungen an fliegenden *Tricholabiodes* belegt sind (BAYLISS & BROTHERS 1996).

Zur Suche nach geeigneten Geschlechtspartnern fliegen die Männchen diurnaler Mutilliden in charakteristischer Weise dicht über dem Boden und rastern das entsprechende Areal ab. In wenigen Fällen sind auch längere Suchläufe beobachtet worden (ALCOCK et al. 1978). Um paarungsbereite Weibchen zu finden, werden neben optischen Signalen ganz offensichtlich auch chemische Signale ausgewertet. Anders jedenfalls sind plötzliche Massenansammlungen von Männchen um ein kopulationsberechtigtes Weibchen kaum vorstellbar (FATTIG 1936, MANLEY & TABER 1978, JELLISON 1982). Die Männchen einiger der bisher untersuchten Arten lassen sich

darüber hinaus nur von unbegatteten Weibchen anlocken. Das Sexualpheromon wird vermutlich nach der Begattung nicht mehr produziert (BROTHERS 1971, EVANS 1978). Die Männchen zweier Arten haben sogar kammförmige Fühler (NONVEILLER 1993), ein weiterer Hinweis auf chemische Kommunikation.

Eine Balz vor der Kopulation findet nicht immer statt (LINSLEY et al. 1955). Manchmal werden aber während der wenige Minuten dauernden Werbung die dunklen Flügel aufgestellt und hin und her geschwenkt (BROTHERS 1972, eigene Beobachtungen). Die Kopulation selbst dauert bei Arten ohne Flugtransport meist nur zwei bis 15 Sekunden, selten länger (COTTRELL 1936, REMINGTON 1944, SHAPPIRIO 1947, 1948, MANLEY 1977, MANLEY & DEYRUP 1989). Schallsignale während und nach der Kopulation wurden selten beobachtet. Stridulationssignale erzeugten allenfalls die Weibchen. Es scheint jedoch möglich, daß es sich hierbei um eine Reaktion auf Störungen durch den Beobachter, zum Beispiel durch ausgeatmetes CO₂, oder um Abwehrsignale begatteter Weibchen handelt. Begattungsunwillige, möglicherweise befruchtete Weibchen wehren Männchen mit erhobenem Abdomen stridulierend ab (eigene Beobachtungen). Stridulation bei Männchen kommt während oder nach der Begattung nie vor, dafür aber ein Brummen, das durch die Flugmuskulatur verursacht wird (SPANGLER & MANLEY 1978). Solche Laute (buzzes) benutzen auch die Männchen vieler anderer Hymenopteren während der Kopulation (LARSEN et al. 1986).

Die Dispersion einer Art ist bei fluguntüchtigen Weibchen sehr begrenzt, auch wenn deren Lebensdauer hoch ist. Bei der Wirtssuche wurden bisher lediglich maximale Entfernungen von bis zu 20 m pro Tag gemessen (EVANS et al. 1973). Es liegt nahe, an einen Flugtransport durch die Männchen zu denken, möglicherweise verbunden mit der Kopulation. Ausgenommen sind hier natürlich diejenigen Arten der Unterfamilie Ticoplinae, bei denen auch die Männchen ungeflügelt sind. Für den Flugtransport des Geschlechtspartners wird oft unglücklicherweise der Begriff "Phoresie" verwendet, der aber besser Tieren vorbehalten bleibt, die aktiv und temporär artfremde Partner zum Ortswechsel benutzen (KÉLER 1963, GATTERMANN 1993). Ein Flugtransport der Weibchen durch die Männchen ist in älteren Arbeiten nicht belegt (CLAUSEN 1976). BERTKAU (1884) hat zwar die Begattung von *Smicromyrme rufipes* genau beobachtet, einen Flugtransport aber lediglich aufgrund der Größenverhältnisse für möglich gehalten und vermutet. Seither gibt es umfangreiche Hypothesen, daß zumindest bei Arten mit gegenüber den Weibchen sehr großen Männchen ein Flugtransport möglich sei. Längere Flüge konnte allerdings auch CRČVEČER (1930b) in seinen umfangreichen Arbeiten zur Kopulation bei dieser Art nicht beobachten. Nachgewiesen ist ein Flugtransport, verbunden mit der Kopulation, lediglich bei der Rhopalomutillinae und bei wenigen Vertretern der Myrmosinae (EVANS 1969, PAGLIANO 1983, BROTHERS 1989, GOULET & HUBER 1993) und Mutillinae (LINSLEY 1960, PRESTON-MAFHAM & PRESTON-MAFHAM 1993). SHELDON (1970) beschreibt für *Timulla* die sehr genaue Anpassung der männlichen Kopfstruktur an ein mögliches Festhalten der Weibchen mittels der Mandibeln während des Fluges. Auch hier fehlen jedoch Verhaltensbeobachtungen. Bei den meisten Mutilliden ist ein Flugtransport unwahrscheinlich, denn die Weibchen sind bei vielen Arten größer als die Männchen oder etwa gleichgroß. Ein Phänomen, das auch bei vielen anderen parasitoiden Hymenopteren zu beobachten ist (HURLBUTT 1987).

2.3.4. Prädatoren der Imagines

Die flügellosen Mutilliden-Weibchen sind während der Suche nach ihren Wirten und bei der Dispersion vielen Prädatoren ausgesetzt. Die Prädatoren sind die möglichen Empfänger für interspezifische Signale oder für ein anders geartetes Abwehrverhalten. Als Prädatoren kommen zunächst die Vertreter aller Landwirbeltier-Klassen in Frage. Unter den Amphibien sind es vorwiegend Froschlurche (LIU & CHEN 1933, WEBER 1938), aber die wohl häufigsten Prädatoren sind Reptilien, hauptsächlich insectivore Eidechsen (EVANS 1984, VITT & COOPER 1988, TORO et al. 1996), aber auch manche Schlangen, wie zum Beispiel die unterirdisch lebenden blinden Typhlopiden (PUNZO 1974). Über Mutilliden-Jäger unter den Vögeln gibt es noch keine Beobachtungen, lediglich einige plausible Vermutungen (EVANS 1984). Unter den Mammalia finden sich als Prädatoren sowohl Rodentia (MASTERS 1979b) als auch Primaten (CARPENTER 1926). Sicher stellen auch viele Arthropoden den Mutilliden nach, insbesondere Arachniden. Untersuchungen hierüber gibt es jedoch nicht. Ein besonderes Problem dürfte die Begegnung einer Mutillide mit sozialen Insekten, insbesondere mit Formiciden, darstellen. Auch hierüber gibt es noch keine genaueren Beobachtungen.

2.3.5. Gynandromorphien

Eine für die Morphogenese und Genetik sehr interessante Erscheinung sind die Gynandromorphien. Sie kommen bei Mutilliden, wie auch bei vielen anderen Hymenopteren, relativ häufig vor. Sie seien der Vollständigkeit halber aufgeführt, auch wenn sie für die vorliegende Arbeit nicht von Bedeutung sind. Der erste Vermerk über eine gynandromorphe *Mutilla europaea* stammt von MÄKLIN 1856. Sie wurde als *obscura* beschrieben (DALLA TORRE & FRIESE 1899). Es handelte sich hier um eine laterale Gynandromorphie, links rein männlich und rechts rein weiblich aussehend. Genau spiegelbildlich dazu fand WHEELER (1910) eine laterale gynandromorphe *Pseudomethoca canadensis* (Blake). Der von MANN (1915) gefundene Gynander von *Dasymutilla fulvohirta* (Cresson) ist sehr unregelmäßig entwickelt und zeigt die Merkmale in verschiedenen Körperregionen überkreuzt (Artnamen nach MICKEL 1928). Eine ähnlich unvollständig entwickelte gynandromorphe *Dasymutilla hora* beschreibt MICKEL (1928). Dagegen fand BISCHOFF (1913) eine gynandromorphe *Myrmosa atra*, bei der fast ausschließlich nur der Kopf rechts männlich war, eine bei dem bei dieser Art sehr ausgeprägten Geschlechtsdimorphismus besonders auffallende Erscheinung. Eine gynandromorphe *Traumatomutilla*, die ursprünglich von FABRICIUS als *Mutilla dubia* beschrieben wurde, brachte BISCHOFF (1931) zu einer ganz besonderen Erkenntnis: Das Vorderteil war bis zum dritten Segment männlich und *T. midas* Sm. zuzuordnen, der hintere Teil war unzweifelhaft eine als Weibchen beschriebene *T. nitidipustulatus* Cam. Bei vielen Mutilliden, wie auch bei diesen beiden Arten, werden Männchen und Weibchen als getrennte Arten geführt, bis eindeutig feststeht, daß sie zusammengehören. Im vorliegenden Fall konnte der Zusammengehörigkeitsbeweis einmal nicht über eine beobachtete Kopulation, sondern über eine Gynandromorphie geführt werden.

2.3.6. Abwehrverhalten und optische Signale

Das Abwehrverhalten der Mutilliden ist außerordentlich komplex (DEYRUP 1986). Zur Systematisierung sei der Einteilung von EDMUNDS (1974) gefolgt. Er unterscheidet zunächst primäre und sekundäre Abwehr. Primäre Abwehr wirkt, bevor das Beutefangverhalten des Prädators einsetzt. Ziel ist es, den Beuteerwerb nicht erst auszulösen oder zu unterdrücken. Im Gegensatz dazu kommt sekundäre Abwehr erst während des Beutefangverhaltens zum Tragen. Zur primären Abwehr gehört unter anderem, daß sich Mutilliden-Weibchen oft im Bodengrund eingraben. Einige Arten können sich minutenlang totstellen, und sind dann selbst bei intensivem Nachgraben schwer zu entdecken (DEYRUP 1988). Dies stellt eine der einfachsten Strategien dar, bei der die Prädatoren die so verborgenen Tiere nicht sehen können (anachoresis). Im Gegensatz dazu steht die Mimese (crypsis, camouflagen), bei der ein Prädator die Beute zwar wahrnimmt, sie aber nicht als solche erkennt. Mimese ist bei Mutilliden wenig bekannt. Ein Fall ist jedoch sehr augenfällig: Die Weibchen von *Dasymutilla gloriosa* (Saussure) ahmen Distelsamen nach (COCKERELL 1895 in MANLEY 1984), ein eindeutiger Fall von Phyto-Mimese. Die Beborstung der Tiere ist so ausgebildet, daß sie weißen Bällen gleichen. Dadurch, daß sie sich ebenso, wie die von ihnen nachgeahmten Samen vom Wind durch die Wüste rollen lassen, steht die besondere äußere Form der Tiere gleichzeitig im Dienste der Dispersion.

Die Hauptform der primären Abwehr stellt bei Mutilliden, zumindest im optischen Bereich, der Aposematismus dar. Von Aposematismus spricht man, wenn durch charakteristische Strukturen, auffällige Färbungen oder andere Signale darauf hingewiesen wird, daß die Begegnung mit dessen Sender gefährlich oder unangenehm ist. Nachteilig ist bei dieser Strategie, daß auffällige Signale auch Aufsehen erregen bei Prädatoren, die die Bedeutung (Semantik) des Signals noch nicht kennen. Darüber hinaus müssen fast immer einige Individuen der Population geopfert werden. Bei Mutilliden-Weibchen ist dies ausnahmsweise anders. Durch die hohe Bruchfestigkeit ihres Exoskeletts und den speziellen Aufbau des Meso- und Metasoma kommt es selten beim ersten Biß eines Prädators zu Schädigungen. Trotzdem sind zwei typische Anpassungen zu finden, die viele aposematisch gefärbte Tierarten entwickelt haben, um die oben erwähnten Nachteile des Aposematismus zu kompensieren. Erstens sind weibliche Mutilliden extrem langlebig, vermutlich auch post-reproduktiv. Zweitens existiert eine ausgeprägte Müllersche Ähnlichkeit (Müllerian resemblance)³ in den Färbungsmustern fast aller Mutilliden einer geographischen Region. Inwieweit einige Prädatoren schon eine angeborene Abneigung gegenüber bestimmten Signalen der Mutilliden besitzen, müßte noch geklärt werden.

Ein Indiz für die Güte des optischen aposematischen Signals der Mutilliden ist die Nachahmung der Signale durch "harmlose" andere Arthropoden, die als Batesche Mimikry bezeichnet wird. Hier sind viele Fälle bekannt geworden, die oft auch mit einer an Mutilliden-Weibchen gut angepaßten Außenkontur und mit einem auffallend ähnlichem Laufverhalten gekoppelt sind (CARPENTER 1926). In einigen Fällen könnte möglicherweise auch Müllersche Ähnlichkeit vorliegen, wie zum Beispiel bei den recht wehrhaften adephagen Coleopteren: Cicindelidae

³Es sollte vermieden werden, von Müllerscher Mimikry zu sprechen, da es sich hier nicht um echte Mimikry im Sinne heutiger Definitionen handelt (PASTEUR 1982, STARRETT 1993).

(ACORN 1988) und Carabidae (CARPENTER 1936). In den meisten anderen Fällen handelt es sich sicherlich um echte Batessche Mimikry. Unter den Coleopteren finden sich Mutilliden-Nachahmer hauptsächlich bei Arten der Familien Cleridae (DE GUNST 1950, CROWSON 1981, MAWDSLEY 1990) Lycidae (CARPENTER 1933). Einen Einzelfall in seiner Verwandtschaft stellt ein Ameisenlöwe (Myrmeleontiden-Larve) dar, der in Färbung und Fortbewegung ein Mutilliden-Weibchen nachahmt. Auffällig ist hierbei, daß lediglich diese eine Art Batessche Mimikry zeigt, während andere Vertreter der gleichen Gattung unauffällig sind (BRACH 1978). Weit verbreitet ist Batessche Mimikry mit Mutilliden bei Spinnen, deren Verwandte oft auch Ameisen imitieren. Unter den Dionycha, die ausschließlich ohne Fanggewebe arbeiten, finden sich die meisten Mutilliden-Nachahmer, insbesondere in der Familie Salticidae (Springspinnen) (GREEN 1912, EDWARDS 1984), aber auch bei diurnalen Vertretern der üblicherweise nocturnalen Clubionidae (Sackspinnen) (GRAVELY 1912) und der Gnaphosidae (Plattbauchspinnen) (NENTWIG 1985).

In einigen wenigen Fällen sind die Weibchen einzelner Mutilliden-Arten auffällig anders gezeichnet, als ihre Verwandten. In diesen Fällen handelt es sich vermutlich ausschließlich um Müllersche Ähnlichkeiten mit anderen aculeaten Hymenopteren, möglicherweise hervorgerufen durch ein selteneres Vorkommen von Mutilliden im entsprechenden Gebiet. Lediglich vermutet werden kann ein solcher Zusammenhang für die im südlichen Afrika beheimatete *Stenomutilla eurydice* (Péringuey). Als sicher Müllersch gilt die Ähnlichkeit der mittelamerikanischen *Pappognatha myrmiciformis* (Cameron) mit Ameisen der Gattung *Camponotus*. Ursprünglich vermutete WHEELER (1983) zwar, daß diese Mutillide *Camponotus* parasitiert und deshalb ihren Wirt nachahmt. YANEGA (1994) wies jedoch Vertreter der Gattung *Euglossa* (Apiformes) als tatsächliche Wirte von *Pappognatha myrmiciformis* nach.

Auch auf die sekundäre Abwehr, die stattfindet, wenn das Beutefangverhalten des Prädatoren eingesetzt hat, sind Mutilliden-Weibchen bestens vorbereitet. Sekundäre Abwehr ist immer nötig, wenn die Primäre Abwehr versagt. Aposematismen können sich ohne sekundäre Abwehr nicht ausbilden. Einen passiven Schutz stellt die dicke und extrem glatte Cuticula der Weibchen dar. Sowohl Eidechsen als auch Kleinsäugern ist es kaum möglich, die Tiere schon beim ersten Biß zu schädigen (VITT & COOPER 1988, MASTERS 1979b). In wohl einmaliger Weise sind die Bestandteile des Mesosoma weiblicher Mutilliden zu einer einzigen Kapsel verbunden. Alle Nähte sind stark reduziert, meist sogar vollkommen verschwunden (REID 1941). Der gesamte Flugapparat wurde diesen Veränderungen geopfert. Das Metasoma besitzt ebenfalls ausgeklügelte Verstärkungen, über die noch in den Ergebnissen zu sprechen sein wird. Die Bruchfestigkeit des gesamten Mutilliden-Ectoskeletts ist mehr als 10mal so hoch, wie die bei Honigbienen gemessene (SCHMIDT & BLUM 1977). Mutilliden-Weibchen übertreffen in der Gesamtfestigkeit alle anderen Insekten. Natürlich hilft diese Panzerung nicht nur gegen Prädatoren, sondern auch gegen mögliche Angriffe der Wirte und gegen zu schnelles Austrocknen in ariden Gebieten (CHAPMAN et al. 1926, ZACHARIASSEN et al. 1988).

Der wohl wichtigste Bestandteil der sekundären Abwehr ist der auffällig schmerzhaftes Stich. Chemie und Pharmakologie der Inhaltsstoffe des Giftdrüsenreservoirs weiblicher Mutilliden waren bis vor etwa 20 Jahren vollkommen unerforscht (RATHMAYER 1978). Unterdessen ist etwas mehr bekannt geworden. Das Venom der bisher untersuchten Mutilliden ist nicht

besonders toxisch (SCHMIDT et al. 1980) und besitzt eine geringe hämolytische Aktivität (SCHMIDT et al. 1986). Die für Labormäuse letalen Dosen liegen um ein bis zwei Zehnerpotenzen höher, als für die Venome anderer aculeater Hymenopteren. Bei *Pogonomyrmex*-Arten ist das Verhältnis sogar noch größer. Dafür sind die Gemische der Mutilliden-Giftdrüsen aber offenbar auf das Verursachen möglichst großer Schmerzen ausgelegt, sie besitzen eine hohe Algogenizität (SCHMIDT et al. 1986). Mutilliden rangieren in allen subjektiven Schmerzskalen kurz hinter einigen wenigen noch schmerzhafteren Formiciden-Arten (*Paraponera spec.*) und einigen großen Vertretern der Gattung *Pepsis* (PIEK 1986, SCHMIDT 1998 pers. Mitt.). Die genauen Ursachen hierfür sind noch nicht vollständig erforscht. Besonders auffällig ist, daß das Venom eine extrem geringe Lipase- und Phospholipase-A-, dafür aber eine sehr hohe Esterase-Aktivität (SCHMIDT et al. 1986) besitzt. Die Proteinzusammensetzung unterscheidet sich teilweise erheblich von der anderer Hymenopteren-Gifte (LELUK et al. 1989). Nicht unerwähnt soll bleiben, daß es aber auch zwischen verschiedenen Gattungen der Mutillidae große Unterschiede in der Zusammensetzung des Venoms gibt (PIEK et al. 1989, PIEK 1990).

Wichtig für die erfolgreiche Injektion des Giftdrüsenreservoir-Inhaltes ist der Stechapparat. Mutilliden sind auch hier besonders gut entwickelt, zumindest die systematisch höher stehenden Arten (HERMANN 1975). Sie stellen die Spitze der Evolution des Stechapparates bei Hymenopteren dar, die durch Modifikationen am Stachel, an der Furcula, an den Gonostyli und an zwei Muskelgruppen erreicht wurde (HERMANN 1968, HERMANN & CHAO 1983). Eine Dufour-Drüse ist ebenfalls vorhanden. Der Stachel ist ausroll- und schwenkbar, und erreicht etwa die Länge des Metasoma (HERMANN 1984). Lediglich die sensorische Ausstattung des Stachels bewegt sich im Rahmen des bei Hymenopteren Üblichen (HERMANN & DOUGLAS 1976).

Die möglicherweise einmalige Kombination aus sehr wirkungsvollen primären und sekundären Abwehrstrategien macht Mutilliden-Weibchen für Prädatoren zu einer höchst unattraktiven Beute (SCHMIDT & BLUM 1977). Selbst Tiere mit ähnlichen optischen Mustern werden von vielen insectivoren Reptilien gemieden (SEXTON 1964, EDWARDS 1984). Bei einigen Prädatoren, die Mutilliden als Beute annehmen, kommt es meist zu erheblich verlängerten Handlings-Zeiten (CARPENTER 1926, VITT & COOPER 1988, MASTERS 1979b). Eine erfolgreiche Flucht in unbeschädigtem Zustand ist sehr wahrscheinlich und auch oft beobachtet worden.

Mutilliden-Männchen müssen aufgrund ihrer anderen Lebensweise und ihres völlig anderen Körperbaus gesondert abgehandelt werden. Es ist kaum anzunehmen, daß die Männchen im Sinne einer Bateschen Mimikry im optischen Bereich ihre Weibchen nachahmen. In den meisten Fällen ist der Sexualdimorphismus in Farbmuster, Größe und Kontur extrem. Auffällig ähnlich sind lediglich die akustischen Signale, die ausschließlich bei Beunruhigung gesendet werden. Darüber hinaus kneifen viele Mutilliden-Männchen oft recht heftig mit ihrem Begattungsapparat. Sie imitieren damit möglicherweise einen Stich, nach eigenen Erfahrungen ein sehr wirkungsvolles Mittel. Hierüber sind allerdings noch keine objektiven Untersuchungen bekannt. Ein wahrscheinlicher Grund für das sehr geringere Wissen über die Ethologie männliche Mutilliden ist insbesondere in ihrer sehr geringen Lebensdauer zu sehen.

2.3.7. Akustische Signale

Die Stridulation ist bei Mutilliden schon lange bekannt. Der historische Hintergrund ist sehr aufschlußreich und sei deshalb hier etwas ausführlicher abgehandelt. Obwohl CHRIST 1791 aufgrund der beobachteten Bewegung den Ort des Stridulationsorgans schon richtig beschrieb, gibt es bis in die heutige Zeit immer wieder Irrtümer. Am Beginn der Forschungen stehen die ausgezeichneten und gründlichen Arbeiten von GOUREAU (1835, 1837 b, 1838) über die Bioakustik der Insekten. Schon in seiner ersten Arbeit 1835 werden die "Alarmrufe" der *Mutilla europaea* erwähnt. Ausführlicher behandelt GOUREAU die Mutilliden in späteren Arbeiten (1837a, 1837c, deutsche Zusammenfassung: 1848). Hier findet sich, vollkommen korrekt, eine erste Abbildung der Schrillfläche auf dem vierten Tergit (1837a, T. VI, Pl. 4, 19) nebst einer richtigen Beschreibung von Form und Aussehen: "... la forme d'un écusson lisse et luisant" [... die Form eines Wappenschildes, glatt und schimmernd]. Diese Beschreibung wird auch später immer wieder bestätigt (MARCUS 1932).

WESTRING, ebenfalls bekannt durch frühe bioakustische Arbeiten (1845, 1846/47, 1858), stößt sich an dem Begriff "lisse". Eine glatte Oberfläche könne unmöglich zu einem Stridulationsorgan gehören (WESTRING 1845). Dies wiederum veranlaßt DREWSEN (1847), der ansonsten CHRIST und GOUREAU glaubt, zu behaupten, daß folglich die rippenartige Struktur neben dem "écusson" zur Stridulation benutzt wird. Ganz verworren wird die Angelegenheit, nachdem DARWIN (deutsche Ausgabe 1902) auch noch ein Stridulationsorgan zwischen Kopf und Thorax postuliert. Diesem widerspricht LANDOIS (1874) allerdings in seinen "Thierstimmen": "Auf der Oberfläche des vierten Hinterleibsringels erhebt sich gerade wie bei den Bockkäfern ein dreieckiges Feld, welches noch feiner gerillt ist, und als das wesentliche Organ des ganzen Tonapparates angesehen werden muß". LANDOIS' Arbeit ist es auch, in der sich erstmalig Messungen über den Rillenabstand der Schrillfläche finden, allerdings nur für Formiciden. Für eine Ponerinae werden 5,4 µm angegeben. Die beim Stridulieren erzeugte Frequenz wird über die Rillenzahl und die vermutete Lautdauer von 1/8 s auf etwa 1 kHz geschätzt. Stridulationsorgane erwähnt LANDOIS sowohl für Männchen als auch Weibchen dreier Mutilliden-Arten. Gute Zusammenfassungen weiterer Arbeiten des vorigen Jahrhunderts finden sich bei RÄSÄNEN (1915) über Formiciden und bei PROCHNOW (1907-1908) über Insekten allgemein.

Trotz der bisherigen Erkenntnisse will MORLEY (1902) im Gegensatz zu MERCET (1902) gesehen haben, daß die zwei verschiedenen hohen Töne der Laute männlicher *Mutilla europaea* durch die Bewegung unterschiedlicher Abdominalsegmente hervorgerufen werden. Es ist unklar, wie er zu dieser Erkenntnis kommt, zumal SWINTON (1878) eindeutig beschreibt, daß die Bewegung während der Stridulation ausschließlich zwischen dem dritten und dem vierten Abdominalsegment stattfindet. Die Aufzählung der Irrtümer ließe sich weiter fortsetzen, soll aber an dieser Stelle abgebrochen werden, da sie lediglich wissenschaftshistorisch interessant wäre. Nicht unerwähnt bleiben soll jedoch, daß auch im Zeitalter der Raster-Elektronenmikroskopie ähnliche Fehler immer wieder auftreten. So findet sich zum Beispiel in HERMANN & MULLEN (1974, fig. 1A) eine Abbildung der angeblichen Pars stridens von *Dasytmilla occidentalis*, die eindeutig die wesentlich gröbere und unregelmäßige Struktur

daneben zeigt. Auch die abgebildeten Plectra dürften in wohl fast allen Fällen abgerissene Intersegmentalhäute, Borsten oder Verunreinigungen sein.

Viele Vermutungen gab es schon früher über die Funktion der Stridulationslaute. Lange wurden sie als "Alarmlaute" angesehen, später auch als Warnsignale. Auf jeden Fall ist immer wieder beobachtet worden, daß sowohl manchmal bei der Begattung als auch immer bei Beunruhigung striduliert wird. Trotzdem hat sich DARWIN (deutsche Ausgabe 1902) hier wieder in seiner unverwechselbaren Art hervorgetan, indem er für solitäre Insekten keinen anderen Nutzen der Lautproduktion sehen wollte, als einen geschlechtlichen. Er konnte sich nicht vorstellen, daß ein Vogel oder ein Säugetier, das einen großen Käfer fressen kann, von dessen relativ leiser Stridulation erschreckt werden könnte. DARWIN sah nur die Schreck hervorrufende Bedeutung akustischer Signale und beeinflusste damit lange Zeit die Bioakustik. Erst in letzter Zeit zeigen immer mehr Untersuchungen, daß es, insbesondere bei Insekten, auch aposematische akustische Signale gib. Ein typisches Beispiel hierfür sind die Ultraschall-Klicklaute einiger Nachschmetterlinge, die unterdessen nicht mehr nur als Schrecksignale (startle) oder als Störlaute für das Ortungssystem der sie jagenden Fledermäuse gedeutet werden, sondern als Aposematismus (BATES & FENTON 1990, FUTTRUP et al. 1996). Fledermäuse lernen schnell, die schlecht schmeckenden Arctiiden (Lepidoptera) an ihren Lauten zu erkennen. Der schlechte Geschmack, hervorgerufen durch Alkaloide, ist hierbei die sekundäre Abwehrstrategie (ECKRICH & BOPPRÉ 1990).

Die Stridulationslaute der Mutilliden sind in den letzten 20 Jahren näher untersucht worden. Sie treten bei diurnalen Mutilliden immer nur dann auf, wenn sich die Tiere auf wenige Zentimeter genähert haben, oder wenn sie durch Fremde gestört werden (OSTEN 1992). SPANGLER & MANLEY (1978) lieferten zu diesen Lauten die ersten Oszillogramme und einige brauchbare Sonagramme geringer Auflösung. Die Sonagramme von GENISE & STRANEK (1991) scheinen dagegen ausnahmslos Artefakte zu sein, bei denen zeit- und artunabhängig immer wieder Frequenzbänder in identischer Höhe auftauchen. Die zeitlich am besten aufgelösten Oszillogramme finden sich in MASTERS (1980). Gut aufgelöste Sonagramme fehlen nach wie vor.

Für Hymenopteren sind neben den Stridulationsorganen noch zwei weitere Möglichkeiten der Schallerzeugung beschrieben, die nicht Gegenstand dieser Arbeit sein sollen. Zum einen handelt es sich um das Ansprechen von Teilen der Flugmuskulatur, das ohne nennenswerte Flügelbewegung ein "Brummen" hervorruft (LARSEN et al. 1986). Dieses "Brummen" wurde auch von männlichen Mutilliden beschrieben (SPANGLER & MANLEY 1978). Es wird offenbar nur, wie auch bei anderen Hymenopteren, während der Kopulation eingesetzt. Eine dritte Möglichkeit der Schallerzeugung wäre das von NACHTWEY (1961) beschriebene Trommelorgan mancher Ameisen. Nach genauerer Betrachtung scheint es sich hierbei jedoch um Muskeln, Sehnen und besondere Strukturen zu handeln, die allein zum Anheben des Gasters dienen. Stridulation ist darüber hinaus nicht auf die Imagines beschränkt. Von einer Ichneumonide ist eine Stridulation im Puppenstadium beschrieben worden (LYLE 1911 in HASKELL 1961).

2.3.8. Chemische Signale

HOFFER beschrieb schon 1886, daß das “Zirpen” mit einem “wahrhaft penetrante[n] Geruch” verbunden ist, und zwar sowohl “im aufgeregten Zustande” als auch während der Begattung. Als Ursache für diese Gerüche könnten alle exokrinen Drüsen in Frage kommen. Besonders interessieren sollen hier die Mandibeldrüsen und das Felt-Line-Organ, da in Gift- und Dufour-Drüsen bisher keine leichtflüchtigen Substanzen gefunden wurden.

Die Felt-Line⁴ ist, lateral am dritten Abdominalsegment, ein auffälliges Merkmal der meisten Mutilliden. Eine Ausnahme bilden lediglich einige Arten, die den Unterfamilien Myromsinae, Rhopalomutillinae und Ticoplinae angehören (GOULET & HUBER 1993). Felt-Lines sind entweder paarweise an den Tergiten, an den Sterniten oder vierfach vorhanden und werden oft als Bestimmungsmerkmal benutzt (KROMBEIN 1940, 1971, 1972, LELEJ 1981). Als Felt-Line-Organ wird das im Inneren der Felt-Line gegenüberliegende Gebilde bezeichnet, seitdem bekannt ist, daß es sich hierbei um eine Gruppe exokriner Drüsenzellen ohne Reservoir handelt. Die Untersuchungen von DEBOLT (1973) ergaben, daß das Felt-Line-Organ innerviert ist und durch Tracheen mit Luft versorgt wird. Die Ausführgänge der Drüsenzellen durchdringen die Cuticula. Außen auffällig sichtbar sind insbesondere flache Borsten mit großer Oberfläche. Die Funktion des Felt-Line-Organ ist nach wie vor unbekannt (siehe Kapitel Systematische Stellung).

Als Wehrdrüsen fungieren bei vielen Insekten die paarigen Mandibeldrüsen (WHITMAN et al. 1990). Sie kommen beispielsweise bei Trichopteren-Larven, Collembolen, Mantiden, Neuropteren und Hymenopteren vor (KÉLER 1963). Es sind in der Regel tubulöse, manchmal mit einem Reservoir versehene Drüsen, die funktionell Speichel-, Gift-, Allomon- oder Pheromondrüsen sind. Bei Ameisen und anderen aculeaten Hymenopteren sind Mandibeldrüsen nach bisherigen Erkenntnissen immer anzutreffen (ATTYGALLE & MORGAN 1984a). Die Anatomie der Mandibeldrüsen und ihrer anhängenden Organe ist bei allen Apocrita ähnlich (SINGH & SINGH 1982). Lediglich die Größe des Reservoirs variiert gelegentlich extrem. Bei *Camponotus* reicht das Reservoir sogar bis in das Abdomen (MASCHWITZ & MASCHWITZ 1974). Im Vergleich dazu zeigt das Reservoir der bisher untersuchten Mutilliden-Mandibeldrüsen keine besonderen Auffälligkeiten. Seine Oberfläche ist wellig und dick, es ist etwas länger als 0,5 mm, und die Drüsenzellen liegen apical auf dem Reservoir, etwas lateral versetzt (HERMANN et al. 1971, SINGH & SINGH 1982). Die Zusammensetzung des Mandibeldrüsen-Sekrets wurde lediglich bei *Dasymutilla occidentalis* genauer untersucht. Bei dieser Art fand sich als Hauptkomponente 4-Methyl-3-heptanon (SCHMIDT & BLUM 1977). Als weitere Komponenten wurden andere Ketone gefunden, wie zum Beispiel das 4,6-Dimethyl-3-nonanon (FALES et al. 1980). Die Sekrete weiterer Mutillidenarten wurden lediglich auf den Gehalt an 4-Methyl-3-heptanon untersucht. Das Keton fand sich bei 8 weiteren *Dasymutilla*-Arten, bei zwei *Timulla*-Arten, bei *Pappognatha pertyi* und bei *Traumatomutilla indica*. Es fehlte jedoch bei zwei *Pseudomethoca*-Arten und bei *Smicromyrme pruinoso* (FALES et al. 1980).

⁴Der Begriff “felt line” (Filzstreifen) wurde 1903 von VIERECK eingeführt (DEBOLT 1973). Es ist keine vernünftige Übersetzung dafür bekannt.

Die Mandibeldrüsen-Sekrete haben, soweit bekannt, bei Aculeaten meist defensive Funktionen. Vielen Formiciden dienen die Mandibeldrüsen-Sekrete auch gleichzeitig im sozialen Kontext als Alarmpheromone (BLUM 1985). Extrem große Sekretmengen und spezielle Sekretfärbungen bei *Calomyrmex*-Arten könnten darüberhinaus eine optische aposematische Funktion haben BROUGH (1978).

Die Chemie der Mandibeldrüsen-Sekretgemische ist nicht unbedingt von Wert für die Systematik der Hymenoptern. Es gibt sowohl große inraspezifische (BLUM et al. 1982, BRAND & PRETORIUS 1986) als auch interspezifische Unterschiede in der Zusammensetzung. Da bei den Formiciden die soziale Bedeutung der chemischen Signale hinzukommt, gibt es auch kolonie- und kastenabhängige Variationen (BRADSHAW et al. 1979b, DONASCIMENTO et al. 1993c). Es ist daher nicht verwunderlich, daß es bei sozialen Insekten auch zu erheblichen Unterschieden innerhalb einer Gattung kommt (BLUM et al. 1982, CAMMAERTS et al. 1981). Obwohl es für solitäre Hymenopteren kaum entsprechende Untersuchungen gibt, ist auch bei diesen das Auftreten bestimmter Inhaltsstoffe im Mandibeldrüsen-Sekret nur mit größter Vorsicht zu verallgemeinern. Selbst verwandte Arten könnten sich chemisch stark voneinander unterscheiden.

2.4. Verwendete Versuchstiere

Als Versuchstiere kamen durchweg Lebendfänge von den angeführten Fundorten zur Verwendung. Die Haltung der Tiere erfolgte in Plastikbehältern, und zwar meist einzeln, manchmal in Gruppen von bis zu vier Weibchen einer Art. Wasser und ein Gemisch aus Wasser und Honig im Verhältnis 2:1 gab es ad libitum. Die Mutillidenarten sind in der folgenden Aufstellung systematisch nach Unterfamilien geordnet aufgeführt (Systematik nach BROTHERS 1975, GOULET & HUBER 1993). Hinter den Namen vermerkt sind die Fundorte.

Unterfamilie Myrmosinae

Myrmosa melanocephala (Fabricius), Zeithain (Deutschland)

Unterfamilie Sphaerophthalminae

Tribus Dasylabrini

Dasylabris celimene (Péringuey), St. Lucia (Südafrika)

Dasylabris maura (L.), Fundorte in Brandenburg (Deutschland)

Stenomutilla euridice (Péringuey), Gr. Waterberg (Namibia)

Tribus Sphaerophalmini

Subtribus Sphaerophalma

?*Traumatomutilla* spec. (Pantanal, Brasilien)

Unterfamilie Myrmillinae

Ceratotilla ?transvaalensis (André), St. Lucia (Südafrika)

Labidomilla tauriceps (Kohl), St. Lucia (Südafrika)

Myrmilla calva (Villers), Zabel bei Meißen (Deutschland)

Unterfamilie Mutillinae

Tribus Mutillini

Subtribus Mutillina

Mutilla marginata Baer, mehrere Fundorte (Deutschland, Schweiz)

Tropidotilla litoralis (Petagna), Vitoli (Griechenland)

Subtribus Smicromyrmina

Glossotilla ?liopyga lampropyga (Bischoff), St. Lucia (Südafrika)

Glossotilla suavis specularix (Smith), St. Lucia (Südafrika)

Pristomutilla (Pristomutilla) sp., St. Lucia (Südafrika)

Pseudocephalotilla beira (Péringuey), St. Lucia (Südafrika)

Pseudocephalotilla praedatrix (Smith), St. Lucia (Südafrika)

Seriatospidia junodi (André), St. Lucia (Südafrika)

Smicromyrme rufescens (André), St. Lucia (Südafrika)

Smicromyrme rufipes (Fabricius), Oßling bei Kamenz (Deutschland)

Trogaspidia (Trogaspidia) themis (Péringuey), St. Lucia (Südafrika)