**Zeitschrift:** Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Entomologique Suisse = Journal of the Swiss Entomological Society

**Herausgeber:** Schweizerische Entomologische Gesellschaft

**Band:** 23 (1950)

**Heft:** 2: Festschrift zur Feier des 70. Geburtstages unseres hochverehrten Lehrers und väterlichen Freundes Herrn Prof. Dr. O. Schneider-Orelli

**Artikel:** Die Entwicklung des Syrphidenparasiten Diplazon fissorius Grav. (Hym., Ichneum.)

**Autor:** Schneider, F.

**DOI:** https://doi.org/10.5169/seals-401097

**Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

**Conditions d'utilisation**

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

**Terms of use**

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

**Download PDF:** 03.10.2025

**ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch**

MITTEILUNGEN DER SCHWEIZERISCHEN ENTOMOLOGISCHEN GESELLSCHAFT
*BULLETIN DE LA SOCIÉTÉ ENTOMOLOGIQUE SUISSE*
Band XXIII Heft 2 10. August 1950

# Die Entwicklung des Syrphidenparasiten Diplazon fissorius GRAV. (Hym., Ichneum.)

## in uni-, oligo- und polyvoltinen Wirten und sein Verhalten bei parasitärer Aktivierung der Diapauselarven durch Diplazon pectoratorius Grav.

von

F. SCHNEIDER

Eidg. Versuchsanstalt für Obst-, Wein- und Gartenbau in Wädenswil (Zürich)

INHALTSÜBERSICHT

A. Einleitung.
B. Herkunft des Zuchtmaterials und Eiablage von *Diplazon fissorius.*
C. Larvenstadien von *Diplazon fissorius.*
D. Entwicklung in verschiedenen Wirten.
E. Verhalten bei künstlicher Parasitierung.
F. Vorzeitige Aktivierung der Diapauselarven durch *Diplazon pectoratorius.*
G. Verhalten von *Diplazon fissorius* als Hyperparasit von *Diplazon pectoratorius.*
H. Besprechung der Versuchsergebnisse und Schlussfolgerungen.
I. Zusammenfassung.
K. Literatur.

## A. Einleitung

Die Vertreter der Ichneumonidengattung *Diplazon* sind bekannte und wirksame Parasiten räuberischer Syrphiden. Die einzelnen Arten sind wohl kaum auf ganz bestimmte Wirte spezialisiert. Bei Durchsicht der Wirteliste unserer bisher gezogenen 18 Arten fällt dagegen

auf, dass jede Art nur Wirte mit gleichen oder ähnlichen Generationsverhältnissen befällt. Die Wirte einer *Diplazon*-Art sind demnach in der Regel nur univoltin, polyvoltin, univoltin + oligovoltin oder polyvoltin + oligovoltin, während eine Parasitierung univoltiner und polyvoltiner Wirte durch die gleiche Art unter natürlichen Bedingungen nicht oder nur ausnahmsweise erfolgen dürfte.

Wir versuchten nun in den Jahren 1947 bis 1949, den unter natürlichen Verhältnissen univoltinen *Diplazon fissorius* (aus *Epistrophe bifasciata* und *Syrphus nitidicollis*) in den fremden Wirten *Epistrophe balteata* (polyvoltin) und *Syrphus ribesii* (oligovoltin) zu ziehen, um zu erfahren, ob der Parasit starr an seinem univoltinen Zyklus festhalte oder sich regulativ auf den poly- und oligovoltinen Zyklus der neuen Wirte umstellen könne. Diese Zuchtversuche in fremden Wirten führten wegen der heftigen haemogenen Abwehrreaktionen zu unvorhergesehenen Komplikationen, welche schliesslich durch Überinfektion und Verwendung jüngster Wirtestadien überbrückt werden konnten (SCHNEIDER 1950). Mit den vorliegenden Studien hoffen wir einen Beitrag zu liefern zur Abklärung der innern Ursachen der Diapause und der physiologischen Wechselbeziehungen zwischen Wirt und Parasit.

Herr Dr. CH. FERRIÈRE in Genf war so freundlich, meine *Diplazon*-Sammlung zu bestimmen.

Die Veröffentlichung erfolgt im Rahmen der Festschrift O. SCHNEIDER-ORELLI ; sie sei ein kleines Zeichen der Dankbarkeit für meinen Vater und Lehrer.

## B. Herkunft des Zuchtmaterials und Eiablage von Diplazon fissorius

Über die Technik der Syrphidenzucht finden sich Angaben in einer frühern Mitteilung (1948). *Diplazon fissorius* wurde entweder aus überwinterten Diapauselarven von *Epistrophe bifasciata* gezogen oder im Mai von stark verlausten Holundersträuchern oder Korbweiden abgefangen. Alles Material stammt aus der weitern Umgebung von Wädenswil.

Ein am 16.5.1949 von Blattlauskolonien abgefangenes Weibchen von *D. fissorius* enthielt 4 mm lange Ovarien bestehend aus 24 und 25 Ovariolen, welche je drei vollentwickelte Eier und etwa 10 Eianlagen enthielten. Da die paarigen Eileiter zudem mit je 6—7 Eiern vollgestopft waren, ergibt sich ein totaler Vorrat an legereifen Eiern von 160 Stück. Sofern sich alle sichtbaren Eianlagen entwickeln, ergäbe dies eine Gesamtproduktion von 600—700 Eiern.

Die Wespen beginnen wie bei *Diplazon laetatorius* unmittelbar nach dem Verlassen des Puparium ihres Wirtes mit der Eiablage in Syrphidenlarven des ersten und zweiten Stadiums. Experimentell wurden

auch Altlarven von *E. bifasciata* mit vollem Darm mit Eiern belegt, jedoch nie Diapauselarven dieser Art. Wenn man den Parasiten gleiche Mengen gleichaltriger Junglarven von *E. bifasciata* und *E. balteata* vorsetzt, so wird der normale Wirt *bifasciata* sehr häufig bevorzugt. Das Opfer wird mit den Fühlern aufgeregt betrillert, dann krümmt die Wespe ihr Abdomen zwischen den Beinen durch nach vorn und legt in wenigen Sekunden ein Ei. Die Stichwunde ist strichförmig, 0,06 mm lang und bald bräunlich verfärbt. Die Einstichmarken verschwinden meistens wieder mit der folgenden Häutung.

In der Regel legt die Wespe pro Wirt nur ein einziges Ei ab. Überinfektionen lassen sich durch Verwendung von Zuchttieren mit grossem Legedrang bei langer Einwirkungszeit erzielen. Dabei werden die kleinen Larven gelegentlich 20- bis 30mal angestochen, jedoch nur mit 1 bis 3 Eiern belegt. Selten werden einzelne Wirte derart mit Eiern vollgestopft (5—6 Eier), dass sie sich nicht mehr fortbewegen können und zugrunde gehen. Es sieht so aus, als wolle sich die Wespe ihres Eivorrates entledigen, ohne beim Grossteil der vorgesetzten Larven von der Regel « ein Ei pro Wirt » abzuweichen. Vermutlich sind die unnatürlichen Zuchtbedingungen für dieses pathologisch anmutende Verhalten verantwortlich. Werden der Wespe *bifasciata*-Larven mit zweitätigen *fissorius*-Eiern vorgelegt, so sticht sie die Larven wohl mehrmals an, legt jedoch keine Eier ab. Vertauscht man sie mit nicht parasitiertem Material, beginnt sofort die normale Eiablage. Das Weibchen von *Diplazon fissorius* kann demnach beim Einstich normale Wirte von schon parasitierten unterscheiden.

*Diplazon fissorius* zeigt im Gegensatz zu *D. laetatorius* europäischer Provenienz arrhenotokes Verhalten; unterbleibt die Kopulation, so entwickeln sich ausschliesslich Männchen.

Die Wespen lassen sich bei Fütterung mit Rohrzuckerlösung wochenlang am Leben halten. Ältere Tiere beissen Eier und Junglarven von Syrphiden auf und quetschen sie aus, um deren Inhalt auszusaugen. Diese Aufnahme eiweisshaltiger Nahrung steht vermutlich wie bei andern parasitischen Hymenopteren im Zusammenhang mit der fortlaufenden Eiproduktion.

## C. Larvenstadien von Diplazon fissorius

### 1. *Junglarve*

Die frisch geschlüpfte Larve (Abb. 3 A) ist beispielsweise 2,3 mm lang und 0,47 mm breit und lässt einen gelben, stärker chitinisierten Kopf und 13 weichhäutige farblose Körpersegmente erkennen. Die Körperform ist annähernd zylindrisch, der Bauch etwas abgeflacht. In der hintern Körperhälfte springen die Segmente auf den Seiten winklig vor, das dreizehnte Segment bildet eine kegelförmige Spitze.

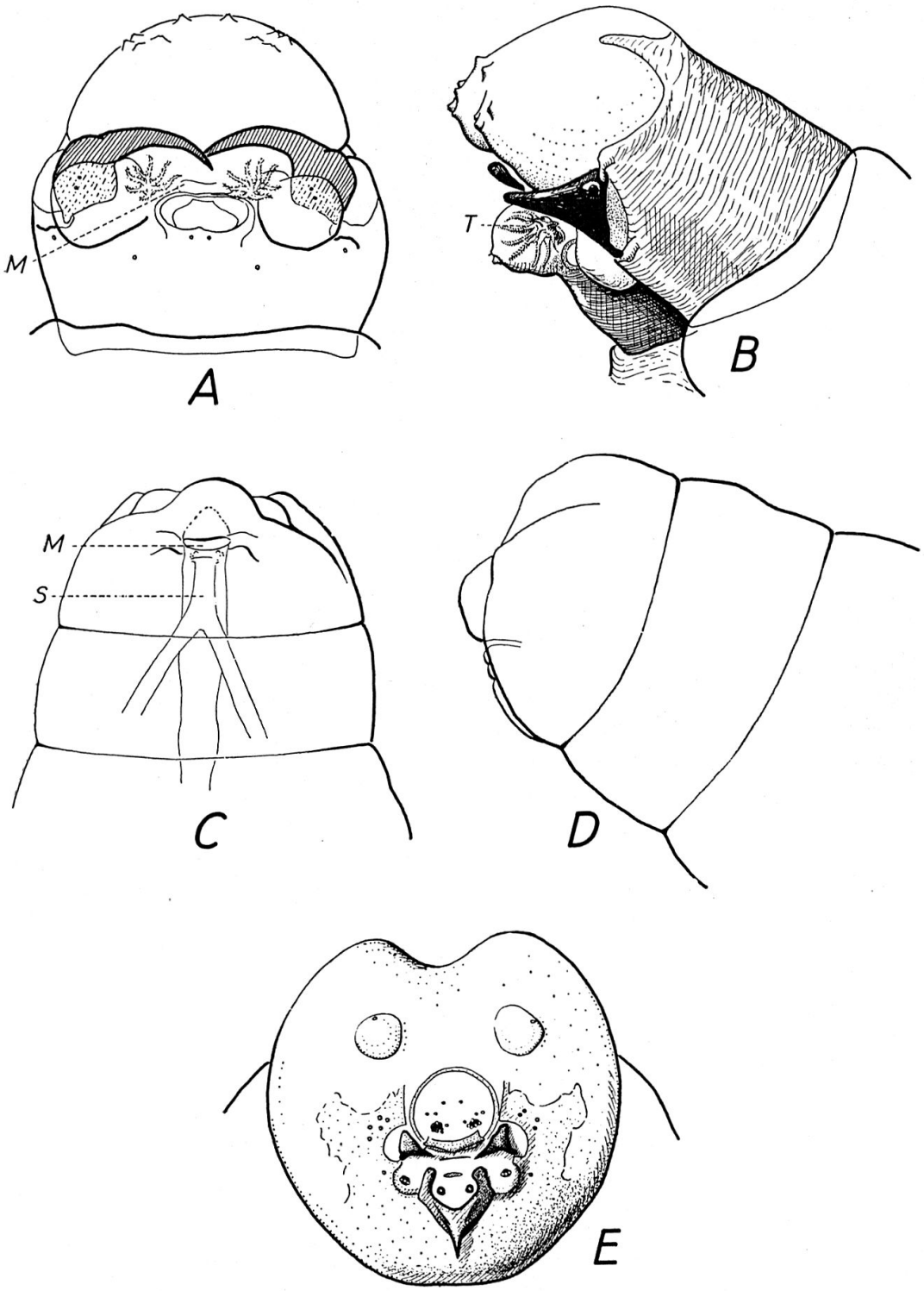


Abb. 1. — *Larvenköpfe von Diplazon fissorius.* — A, B : Junglarve (L Ia) von unten und seitlich, 130 ×. T = Tentakelorgan, M = Mundöffnung. — C, D : Intermediärlarve (L IV) von unten und seitlich, 46 ×. M = Mundöffnung, S = Speichelgang. — E : Altlarve (L V) von unten, 46 ×. — Beschreibung siehe Text.

Der Rücken der Segmente 2—12 wird durch je eine Querfurche unterteilt. Die Kopfkapsel ist 0,35 mm breit; bei Larven, welche sich in fremden Wirten wie *Syrphus ribesii* und *Epistrophe balteata* entwickelt haben, beträgt sie oft nur 0,29—0,32 mm, und auch der übrige Körper ist entsprechend kümmerlich ausgebildet. Die Kopfkapsel (Abb. 1 A, B) besteht aus einem basalen, stärker chitinisierten, unten etwas abgeflachten Ring, den kräftigen, dolchförmig zugespitzten Mandibeln und mehreren weichhäutigen wulstartigen Ausbuchtungen. Der frontale unpaare Wulst entspricht in Anlehnung an PARKER (1931) dem Labrum und trägt am Vorderrand 1 + 4 Paare kurzer Sinneskegel. Über der verbreiteten Basis der Mandibeln liegt je ein kugelig nach unten vorspringender Maxillarwulst, welcher wenigstens 2 kegelförmige Sinnespapillen trägt, eine davon mit einem schlanken, zapfenförmigen Fortsatz. An der innern Basis der Maxillarwülste, zu beiden Seiten der Mundöffnung, liegt je ein kleiner Höcker, welcher mit ungefähr 10 ausserordentlich zarthäutigen, mit feinen Härchen (Mikrotrichia) besetzten tentakelförmig gestreckten Sensillen besetzt ist. Die stärker chitinisierte Kopfbasis trägt auf der Unterseite am Vorderrand 3 Paare zerstreuter kleiner Sensillen.

Tentakelförmige Sensillen vom vorliegenden Typus sind meines Wissens bei Larven parasitischer Hymonopteren noch nie beschrieben worden. Sie lassen sich von dünnwandigen Sensilla trichodea ableiten und sind durch ihre ausserordentliche Länge, die feine spärliche Behaarung und die Dünnwandigkeit auf ihrer ganzen Länge charakterisiert. Im Schnittpräparat erkennt man, dass aus der basalen Gruppe von Nervenzellen und trichogenen Zellen je eine feine Faser bis in die Spitze jeder Tentakel führt. Der ganze Bau spricht für eine chemorezeptorische Funktion. In Larven von *Syrphus ribesii* sind sie viel mehr als die übrigen Körperstellen der haemogenen Abwehrreaktion ausgesetzt. Die Peripherie dieser Tentakelbüschel ist denn auch sehr häufig mit klumpig verklebten und zu Gallerte umgewandelten Lymphozyten besetzt. Gleich der Mikropyle des *fissorius*-Eies scheinen diese Sensillen Stellen mit regem Stoffaustausch zwischen Wirt und Parasit zu sein.

Die Junglarve trägt keine Stigmen, besitzt jedoch ein gut entwickeltes, geschlossenes Tracheensystem. Die beiden Hauptstämme sind in den Segmenten 1 + 12 durch Rückenkommissuren, in den Segmenten 4 — 11 durch Bauchkommissuren miteinander verbunden. Im Bereich der Segmente 2—4 liegen die nach CLAUSEN (1940) typischen lateralen Tracheenbögen. Der Mitteldarm ist in diesem Zeitpunkt noch praktisch leer und endet blind vor der Einmündungsstelle der 4 Malpighischläuche in den Enddarm. Die Speicheldrüsen münden gemeinsam innerhalb der Mundöffnung. Die beiden Schlauchpaare verzweigen sich im ersten Körpersegment nochmals in einen kürzern dorsalen Ast, welcher bis zum fünften Segment reicht, und in einen längern ventralen, der sich bis ins neunte Segment fortsetzt. Obwohl

die Junglarve nicht sofort mit der Nahrungsaufnahme durch die Mundöffnung beginnt und der Darm bis zur spätern Aktivierung leer bleibt, entwickeln sich schon nach 2—3 Tagen in der Körperhöhle vom Thorax bis zum Hinterende eigentümliche Gebilde, welche aus verhältnismässig grossen, rundlichen, dicht gepackten und kristallklaren Proteinkugeln bestehen (Abb. 2). Der Durchmesser der einzelnen Kugeln beträgt beispielsweise 0,03 mm.

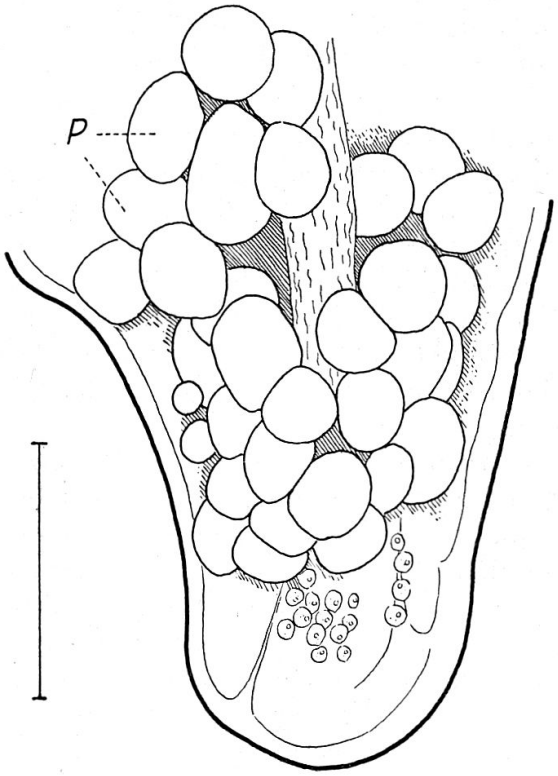


Abb. 2. — *Letztes Körpersegment einer Junglarve (L Ia) von Diplazon fissorius aus einer Diapauselarve von Epistrophe bifasciata mit den charakteristischen Proteinkörnern (P).* — Masstab: 0,1 mm.

Es ist für die weitern Ausführungen zweckmässig, diese Entwicklungsphase als L Ia zu bezeichnen (Abb. 3 A). Man kann sie charakterisieren durch die angeführten Körpermasse, den leeren Darm, die gestreckten Tracheen und schon wenige Tage nach dem Schlüpfen durch die auffälligen, grobkörnigen Proteinreserven. Normalerweise harrt der Parasit in diesem Zustand zwischen den Darmschlingen aus, bis der Wirt das Puparium bildet.

Sobald die Junglarve nun mit der Nahrungsaufnahme beginnt, lassen sich verschiedene anatomische Veränderungen nachweisen. Die allmähliche Füllung des Mitteldarmes führt zu einer beträchtlichen Volumvergrösserung des Körpers. Die Haut ist sehr dehnbar und die Körpermuskulatur weitet sich in entsprechender Weise. Die Tracheen verlängern sich und zeigen bald trotz des Körperwachstums einen geschlängelten Verlauf. In der Mitte der Bauchkommissuren und, segmental angeordnet, an den Längsstämmen der L Ia findet man Knäuel von 8 μ Durchmesser, wo die Tracheen wirr verästelt sind. Vermutlich stehen diese Gebilde mit dem Längenwachstum in funktionellem Zusammenhang. Auch die grossen Proteinkugeln verschwinden und werden durch einen normalen Fettkörper mit feinkörnigen Einschlüssen von Protein und später auch von Uratpartikelchen ersetzt. Das Gehirn tritt hinten allmählich aus der zu eng gewordenen Kopfkapsel in das schulterförmig gegen den Kopf abgesetzte

erste Toraxsegment. Wir bezeichnen in Zukunft diese Entwicklungsphase als L Ib (Abb. 3 B). Der Larvenkörper erreicht allmählich eine Länge von 4,3 mm und eine Breite von 0,9 mm. Der Darm füllt die Segmente 3—9 grösstenteils aus, die Tracheen verschwinden (aufgelöst oder mit Flüssigkeit gefüllt) und das Gehirn liegt nun voll-

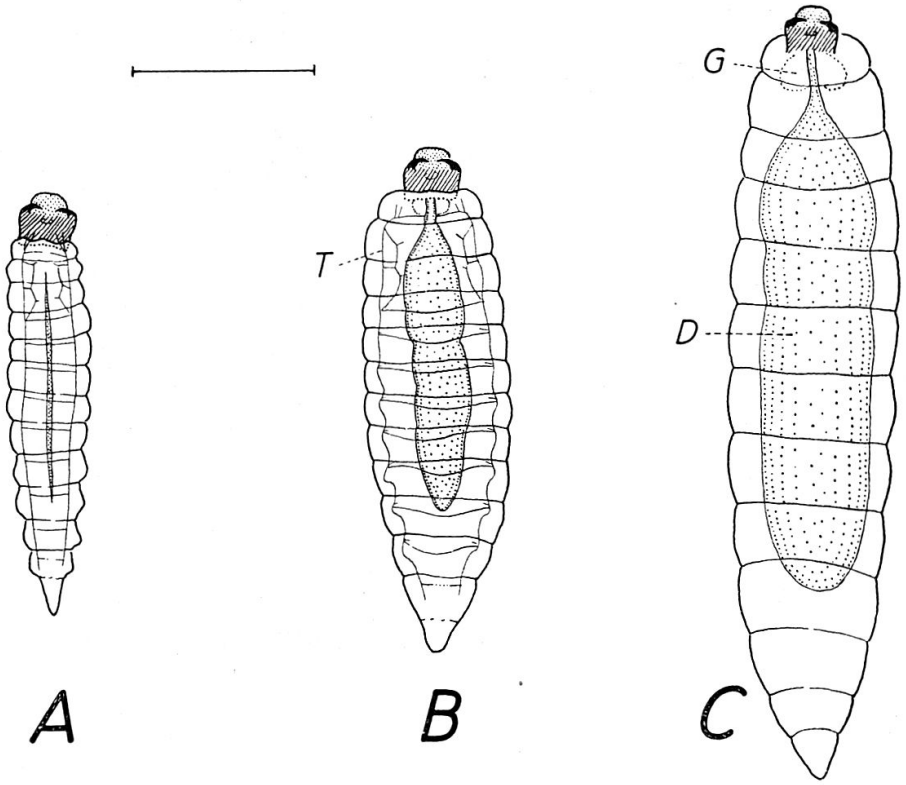


Abb. 3. — *Die verschiedenen Entwicklungsphasen der Junglarve von Diplazon fissorius.* A: L Ia, B: L Ib, C: L Ic. Masstab: 1 mm. — T = Tracheen, D = Darm, G = Gehirn.

ständig im ersten Körpersegment statt in der Kopfkapsel. Die Form der Larve ist lang zylindrisch und hinten konisch zugespitzt; wir haben die Phase L Ic (Abb. 3 C) vor uns, welche unmittelbar vor der Häutung steht.

Dass es sich bei den 3 Phasen L Ia, L Ib und L Ic nicht um verschiedene Häutungsstadien handelt, geht daraus hervor, dass die Kopfkapsel überall vollkommen identisch ist und zwischen diesen Phasen nie eine Häutung festgestellt werden kann. In einem Fall trug eine frisch geschlüpfte Larve (L Ia) an der Kopfkapsel eine charakteristische Markierung aus dunkelbraunem Lymphozytenmaterial (misslungene Abwehrreaktion des Wirtes *Epistrophe balteata*), was im durchsichtigen Wirt ohne Sektion leicht festgestellt werden konnte. Diese Markierung blieb bis zur Phase L Ic erhalten.

## 2. *Intermediärlarven*

Nun folgen in der Regel in kurzen Zeitabständen 4 Häutungen. Die Stadien L II—L IV sind sehr ähnlich gebaut und durch das Fehlen einer Kopfkapsel, der Mandibeln und eines funktionsfähigen Tracheensystems charakterisiert. Die L II ist z. B. 4,8 × 1,1 mm gross. Als Beispiel für den Typ dieser Intermediärlarven soll hier eine L IV (Abb. 4 A) kurz beschrieben werden.

Der Körper ist spindelförmig, an beiden Enden etwas verjüngt, 5,5 mm lang und maximal 1,5 mm breit. Er besteht aus einem zarthäutigen Kopfabschnitt und 13 Segmenten. Das letzte Segment ist mehr abgerundet als bei der L Ic. Die Kopfpartie erscheint ausserordentlich rückgebildet und in ihrer Organisation sehr stark vereinfacht (Abb. 1 C, D). Sie ist halbkugelig und läuft vorn in eine kurze, abgerundete, nasenartige Beule aus, welche dem Labrum entspricht. Darüber liegt ein Paar ähnlicher, jedoch wesentlich flacherer Kuppeln. Unter dem Labrum befindet sich die grosse Mundöffnung, an deren Grund innen der unpaare Speichelgang ansetzt. Zu beiden Seiten des Mundes liegen 2 paarige, flache Hautwülste, die den Mandibeln und Maxillen entsprechen. Im Stadium L IV schimmern die Kieferanlagen der L V schon durch. Das Labium ist nicht weiter differenziert. An lebendem Material kann man unter dem Mikroskop bei stärkster Vergrösserung in einer bestimmten Kopfstellung hinter dem untern Mundrand 4 Paar winzige Sensorien nachweisen, ein Paar besteht aus kegelförmigen, kurzstiftigen Papillen, die übrigen sind flach. In andern Regionen der Kopfpartie konnten bis jetzt keine Sinnesorgane entdeckt werden. Der Fettkörper ist in den Intermediärlarven gut entwickelt. Er zerfällt längs den Seitenlinien in segmental angeordnete Lappen und zeigt mit zunehmendem Alter im Bereich der Segmente 5—10 immer mehr kalkig weisse Urateinschlüsse. Tracheen fehlen.

Kieferlose Larven scheinen bisher bei Ichneumoniden noch nie beschrieben worden zu sein. Bei Braconiden sind dagegen schon Fälle von weitgehender Reduktion der Mundteile bekannt. Nach PARKER (1931) ist die L II von *Macrocentrus gifuensis* ASHM. kieferlos und besitzt ebenfalls eine häutige Kopfpartie, die L III ist mit schwachen und die L IV (Altlarve) wie die L I wieder mit kräftigen Kiefern ausgestattet. ESCHERICH (1942) erwähnt, dass die Mundteile von *Microgaster* anfänglich aus zarten warzenartigen Gebilden bestehen und erst im Alter sich kräftige Zangen ausbilden.

## 3. *Altlarve*

Die Altlarve (L V) von *Diplazon fissorius* entspricht wieder weitgehend dem üblichen Ichneumonidentyp. Der spindelförmige Körper besteht aus 13 Segmenten und ist dorso-ventral zusammengepresst

(Abb. 4 B). An die halbkugelige, im Scheitel tief eingedrückte Kopfkapsel schliessen die nach hinten konisch grösser werdenden Thoraxsegmente an. Das erste Abdominalsegment springt schulterartig vor. Die grösste Breite wird im Bereich des 2.—4. Abdominalsegmentes erreicht. Im Gegensatz zur L I ist hier die Kopfkapsel auf die ventrale Körperseite verschoben. Sie ist normal differenziert und mit vielen

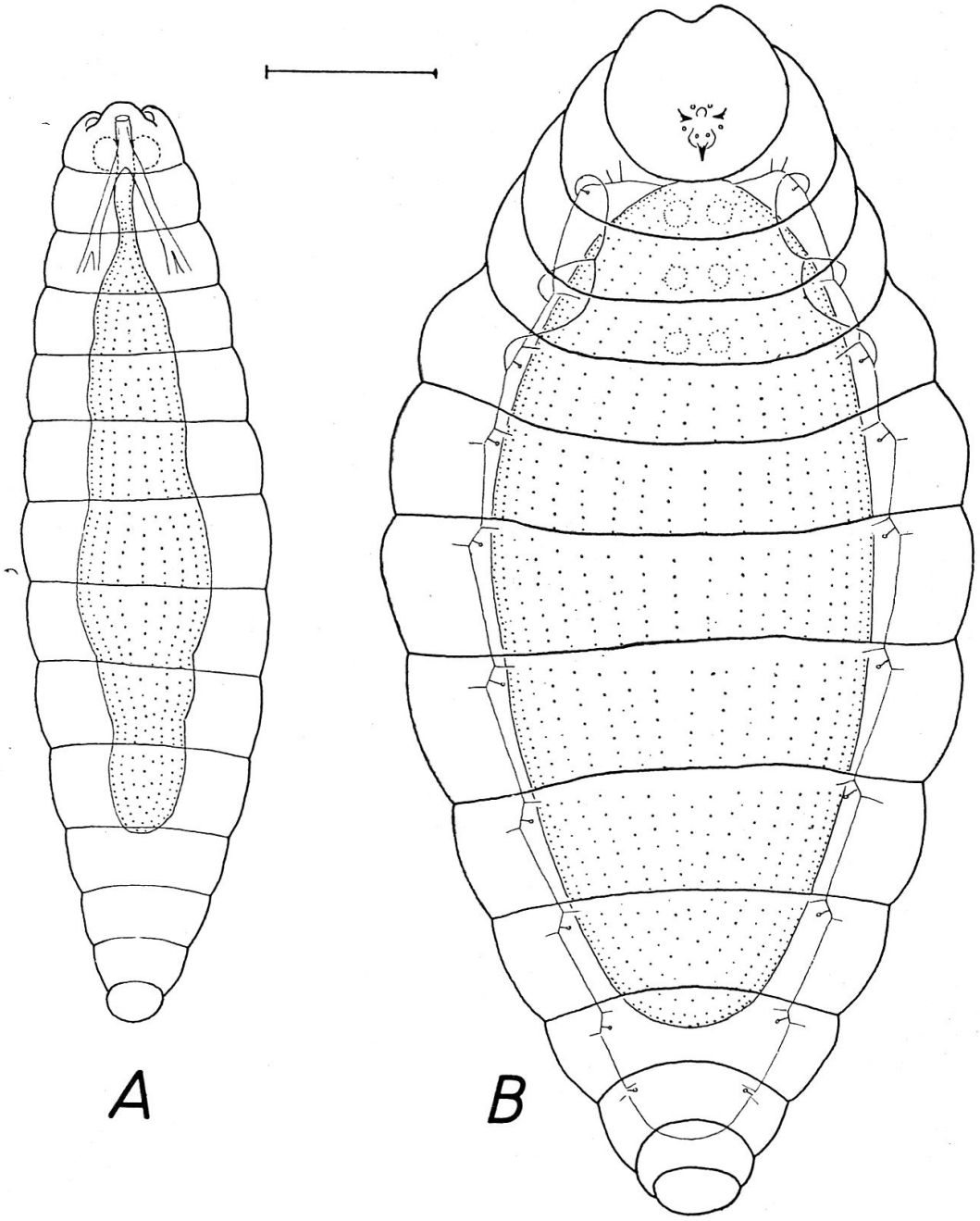


Abb. 4. — *Intermediärlarve (A) und Altlarve (B) von Diplazon fissorius.* Masstab: 1 mm.

Sensorien besetzt (Abb. 1 E). Ein Paar flacher Höcker entspricht den Fühlern. Über der Mundöffnung liegt eine Chitinleiste und ein Feld (Labrum) mit 9 Paaren von Sensorien, von denen je 5 sich um eine kleine, stärker chitinisierte Platte scharen. Die Mandibeln sind kräftig, im Grundriss dreieckig, und laufen in eine ungezähnte Spitze aus. Die Maxillarregion wird durch ein Paar Beulen vertreten, auf denen, in einer Chitinplatte eingebettet, 3 Sensorien sitzen. Das Labium wird von einer hufförmigen, nach hinten in einen Dorn ausgezogenen Chitinleiste umfasst und ist im zentralen Teil mit einem Paar Sensorien besetzt. Die Mandibeln sind mit einem in die Kopfkapsel eingebauten Chitingerüst gelenkig verbunden, welches beiderseits von 5—6 Sensorien durchbrochen wird.

Die Speicheldrüsen bestehen aus 2 Paaren schmaler, etwa 4 mm langer Schläuche, welche sich nahe der Mundöffnung vereinigen und in einer Tasche unmittelbar unter der Mundöffnung nach aussen führen. Auf dem Rücken der Segmente 1 und 4—11 finden sich kleine Stigmenpaare. Ventrale Querkommissuren fehlen, dagegen treten wieder 2 dorsale Kommissuren im 1. und 11.—12. Segment auf, ferner die typischen Tracheenbögen im 1.—4. Segment. Solange sich die Larve noch im flüssigen Medium aufhält, sind die kurzen Stigmenäste teilweise noch mit Flüssigkeit gefüllt. Es mag noch erwähnt werden, dass die Haut der Altlarven hydrophob und für Wasser und darin gelöste Stoffe nicht oder nur wenig durchlässig ist. Ähnlich liegen die Verhältnisse bei den Intermediärlarven, während die Haut der Junglarven noch hydrophil und sehr wasserdurchlässig ist. Hochmolekulare Fermente scheinen allerdings nicht durch die Haut zu treten. In Puparien von *E. balteata* findet man neben normal sich entwickelnden Larven von *fissorius* gelegentlich L Ia, die mit dem Kopf in der Eikapsel stecken geblieben sind und sich nicht weiter entwickeln. Diese letzteren gehen später zugrunde, ohne dass ihr Inhalt wie die Gewebe des Wirtes von der parasitären Histolyse erfasst wird. Die L I des polyvoltinen *Diplazon laetatorius* sind im Gegensatz zu *fissorius* hydrophob.

### 4. *Zahl der Häutungen*

Die Unterscheidung der Intermediärstadien II—IV und damit die Festsetzung der Zahl der Häutungen wird dadurch ausserordentlich erschwert, dass die 4 Häutungen bei 20° C sehr rasch aufeinander folgen, d. h. innerhalb 24—36 Stunden, und die Stadien II—IV sich in ihrer Grösse nur wenig unterscheiden (in einem Fall waren die prall gefüllte L III und L IV bei gleicher Dicke von 1,7 mm 5,6 bzw. 6,0 mm lang). Zudem weisen sie — weil ohne Kiefer oder andere charakteristische chitinisierte Körperteile — kaum irgendwelche Bestimmungsmerkmale auf. Der Nachweis der Häutungszahl gelang zufälligerweise im August 1949, als im Laboratorium parasitiertes

Material von *Epistrophe balteata* seziert wurde. In einem Puparium lag eine Intermediärlarve neben einer kieferlosen vollständigen Haut und einer Kopfkapsel einer L I. Die Larve wurde in physiologische Kochsalzlösung übertragen, wo sie sofort aus ihrer Haut schlüpfte und bis zur Spannung ihrer neuen Haut lebhaft Flüssigkeit trank (Sinnesorgane rudimentär !). Bis zum folgenden Morgen hatte sie sich nochmals gehäutet, ohne jedoch die alte Haut zu verlassen und wies nun alle Merkmale einer typischen L V auf. Die Exuvien der L II—L IV sind ausserordentlich zart und verletzlich. Im sackförmigen vordern Abschnitt hängt lediglich der kurze Oesophagus, sonst lassen sich auch bei stärkster Vergrösserung unter dem Mikroskop keine Differenzierungen, auf alle Fälle keine Kiefer nachweisen. Es hat sich ferner gezeigt, dass die Exuvien der Stadien I-IV bis auf die Kopfkapsel von Stadium I sehr rasch aufgelöst (Speichelwirkung?) oder mit der Nahrung aufgenommen werden, was ein nachträgliches Zählen der Häute ganz unmöglich macht. Zu Beginn der parasitären Histolyse, wenige Stunden nach der letzten Häutung, findet man kaum mehr eine Spur von den Exuvien der Intermediärlarven.

KAMAL (1927) und BHATIA (1938) unterscheiden bei *Diplazon laetatorius* bzw. *Diplazon tetragonus* 3 Larvenstadien, Stadium I und II mit Kopfkapseln vom Typ der oben beschriebenen *Diplazon fissorius* L I und ein drittes Stadium von der Art unserer Altlarve. Die kopfkapsellosen Intermediärlarven, welche ich inzwischen auch bei *Diplazon laetatorius* und *pectoratorius* nachweisen konnte, sind ihnen offenbar entgangen und sie haben die grossen L I für L II gehalten. CLAUSEN (1940) macht ebenfalls auf die Unsicherheit bezüglich der Häutungszahl der Ichneumoniden aufmerksam und bemerkt, dass in vielen Fällen, wo bisher nur 3 Larvenstadien nachgewiesen worden seien, sich die Zahl bei genauerer Untersuchung vermutlich noch erhöhen werde. Unser Beispiel bestätigt seine Vermutung.

## D. Entwicklung in verschiedenen Wirten

### 1. *Entwicklung im normalen Wirt Epistrophe bifasciata*

Die Embryonalentwicklung von *Diplazon fissorius* in *Epistrophe bifasciata* ist schon in einer frühern Mitteilung (1950) kurz beschrieben worden. Drei Tage nach der Eiablage schlüpfen die Junglarven und werden später zusammen mit dem Wirt als L Ia immobilisiert. Oft sind solche Parasiten starr und auf mechanische Reize unempfindlich. Bei längerem Aufenthalt in physiologischer Kochsalzlösung, oder wenn man der Kochsalzlösung einige Tropfen konzentrierter Rohrzuckerlösung beifügt, die Larven etwas schrumpfen lässt und sie dann wieder in reine physiologische Kochsalzlösung überträgt, werden sie aktiviert. Gleichzeitig quellen und verschwinden die charakteristischen Proteinkugeln.

Es wurde nun verschiedentlich versucht, die Junglarven unter anormalen Zuchtbedingungen (Hungern der Wirte, konstante oder wechselnde Temperaturen von 10, 15, 20 und 25° C) vor Beginn der Diapause zur Nahrungsaufnahme und damit zum Übergang in die Phase L Ib zu bewegen, jedoch ohne Erfolg. Die Zucht einiger hundert Parasiten in *E. bifasciata* endete ausnahmslos mit der L Ia.

Je 10 zweitägige parasitierte Larven von *E. bifasciata* fütterten wir bei konstant 20° C: *a)* regelmässig, *b)* mit eintägigen Pausen und *c)* mit 2—3tägigen Unterbrüchen. Im letztern Fall liess sich die Larvenentwicklung der Wirte von 8 auf 14 Tage verlängern. Das Hungern am 2. und 3. Tag der Embryonalentwicklung des Parasiten beeinflusste lediglich die Larvengrösse (Kopfkapselbreite durchschnittliche 0,308 statt 0,352 mm wie in Serie *a)*. Bei Nahrungsentzug nur am 3. Tag betrug die durchschnittliche Kopfkapselbreite 0,333 mm.

Die parasitierten Diapauselarven besitzen normale Grösse und auch die Entwicklung der Imaginalorgane (z. B. Augenanlagen) und des Gehirns geht bis zur Puparium bildung im folgenden Frühjahr in normalen Bahnen, ohne sichtbare Beeinflussung durch den Parasiten. Ende September und Mitte Dezember findet man im Freien immer noch die kleinen L Ia zwischen den Fettkörperlappen der mittleren Segmente. Ein einzelstehender Sektionsbefund Ende März deutet darauf hin, dass die *fissorius*-Larven erst im Moment der Puparium bildung aktiviert werden. Leider liess sich dies wegen der Seltenheit der Diapauselarven im Winter und Frühjahr 1950 nicht mehr anhand eines grossen Larvenmaterials nachprüfen. Man darf wohl annehmen, dass hier ähnliche Verhältnisse vorliegen wie bei *Epistrophe balteata* (siehe weiter unten).

### 2. *Entwicklung im oligovoltinen Wirt Syrphus ribesii*

*Syrphus ribesii* gehört zu den oligovoltinen Schwebfliegenarten mit totaler, fakultativer Diapause im Altlarvenstadium. Im Gegensatz zu *Epistrophe balteata* tritt hier ein wechselnder Prozentsatz der Altlarven in eine mehrwöchige Diapause, und die durchschnittliche jährliche Generationenzahl wird damit auf 2—3 reduziert. Es war nun von Interesse zu prüfen, ob *Diplazon fissorius* in *Syrphus ribesii* auch oligovoltines Verhalten zeige. Trotz zahlreicher Zuchtversuche liegen nur wenige Ergebnisse vor; denn der Umstand, dass einzelne Eier meist der haemogenen Abwehrreaktion des Wirtes zum Opfer fallen, bei Überinfektion dagegen der Wirt oft selbst Schaden nimmt, wirkte sich sehr erschwerend aus.

Im Juni 1948 legte eine Wespe Eier in frischgeschlüpfte Larven von *S. ribesii*. Die Altlarven traten bis auf ein Individuum in Diapause. Dieses letztere bildete nach Abschluss der Nahrungsaufnahme (3 Wochen nach dem Schlüpfen) ein Puparium, und nach weiteren 16 Tagen schlüpfte ein *Diplazon*- Männchen. Die übrigen 8 *ribesii*-

Larven sezierte ich 14 Tage nach Beginn der Diapause, 6 waren frei von Parasiten, in 2 fand ich je eine lebende, 3 mm lange L Ib von *fissorius*, deren Darm mit grünen Massen gefüllt war. Die Imaginalanlagen des Wirtes zeigten normale Proportionen (Gehirn 0,8 mm, Augenanlagen 0,9 mm hoch). Bei nichtparasitierten Individuen derselben Zucht entwickelte sich ebenfalls ein kleiner Prozentsatz zu Fliegen weiter, die übrigen traten in Diapause.

In einem weitern Versuch wurden im Juni 1949 *ribesii*-Junglarven mit Eiern belegt. Alle Altlarven traten in Diapause. Diese dauerte bei Individuen mit erfolgreicher haemogener Abwehrreaktion 5—6 Wochen, bei einem parasitierten Tier mit kleiner L I in der Darmschlinge 8 Wochen. Das parasitierte Individuum bildete vor der ersten Häutung von *fissorius* sein Puparium, Häutung und Verpuppung des Wirtes wurden hierauf durch den Parasiten blockiert und der letztere entwickelte sich normal weiter.

Bei *ribesii*-Altlarven, welche im Juli 1949 als L I mit je einem *fissorius*-Ei belegt worden waren, sich jedoch mittels der haemogenen Abwehrreaktion des Parasiten entledigen konnten, dauerte die Diapause einen Monat. Ein Individuum derselben Zucht mit einer kleinen *fissorius* L Ib bildete dagegen erst nach 6 Wochen vor der ersten Häutung des Parasiten ein Puparium. Auch in diesem Fall waren Gehirn und Imaginalanlagen des Wirtes normal differenziert, und die Häutung und Verpuppung innerhalb des Pupariums wurde durch den Parasiten blockiert.

Aus diesen wenigen Beispielen ist ersichtlich, dass je nach dem Verhalten normaler Wirte derselben Zucht die parasitierten Altlarven sich weiter entwickeln oder in Diapause treten. Während der Diapause des Wirtes ist auch der Parasit immobilisiert. Die Diapause parasitierter Larven dauert etwas länger als diejenige normaler Wirte. Der Parasit häutet sich erst, wenn der Wirt sein Puparium schon gebildet hat, und es besteht automatisch eine enge Bindung seines Entwicklungszyklus an denjenigen des Wirtsindividuums.

Auffällig ist hier der vorzeitige Übergang von der Phase L Ia in L Ib und die Immobilisierung nach Beginn der Nahrungsaufnahme. Die Parasiten, welche im Eistadium der haemogenen Abwehrreaktion des Wirtes entgehen, werden auch nach dem Schlüpfen mit Lymphozyten belegt. Vielleicht ist die subletale Abwehrreaktion für die vorzeitige Aktivierung verantwortlich. Die Lymphozyten heften sich, wie wir gesehen haben, regelmässig an die tentakelförmigen Sensillen zu beiden Seiten der Mundöffnung und degenerieren zu klumpigen Gallertmassen. Es wäre denkbar, dass speziell diese Lymphozytendegeneration an den Tentakelorganen ähnliche Reaktionen auslöst wie die Pupariumbildung des Wirtes oder auf andere Weise die Funktion dieser Sinnesorgane beeinträchtigt.

Wir konnten schon in einer frühern Mitteilung (1950) zeigen und werden diesen Befund weiter unten bei *Epistrophe balteata* bestätigen,

dass der Speichel der L Ib die imaginale Differenzierung des Wirtes hemmt. Es ist deshalb nicht verwunderlich, wenn eine erfolgreiche Parasitierung von *Syrphus ribesii* die Diapausedauer merklich verlängert. In vielen Zuchten gehen parasitierte Altlarven von *ribesii* überhaupt vor der Pupariumbildung zu Grunde.

### 3. *Entwicklung im polyvoltinen Wirt Epistrophe balteata*

Im Sommer 1949 zogen wir drei aufeinanderfolgende Generationen von *Diplazon fissorius* in *Epistrophe balteata*. Sowenig wie beim Wirt konnten wir beim Parasiten in irgendeinem Stadium eine Diapause beobachten. Nachdem es gelungen war, durch Überinfektion und Verwendung jüngster Wirtestadien der haemogenen Abwehrreaktion einigermassen auszuweichen, zogen wir über hundert Wespen. Der Entwicklungsgang zeigt bei genauerer Untersuchung stets folgendes Bild :

Die Junglarven speichern wie in *Epistrophe bifasciata* grosse Proteinkugel in der Körperhöhle und beginnen erst zur Zeit der Pupariumbildung ihren Darm zu füllen. Dabei halten sie sich immer zuerst vorn im Bereich der Imaginalanlagen und des Gehirns auf, um nach 2—5 Tagen nach hinten unter den Darmkanal zu gelangen und sich dort zu häuten. In dieser ersten Phase nach der Pupariumbildung wird offenbar Speichel sezerniert ; denn die Imaginalanlagen stellen bald ihr bisher normales Wachstum ein, zeigen eine leicht bräunliche Verfärbung und sterben ab. In jedem Fall werden die Ausstülpung der Imaginalorgane und die Häutung des Wirtes unterbunden, was auf eine schwere toxische Schädigung hindeutet, lange bevor die auffällige parasitäre Histolyse einsetzt. Der Aufenthalt der Junglarven in der vordern geräumigen Pupariumhälfte dient auch der Austragung von Kämpfen zwischen Konkurrenten der gleichen Art, wie sie nach der künstlich erzwungenen Überinfektion regelmässig vorkommen. Die Junglarven suchen einander mit den grossen dolchförmigen Kiefern zu verletzen und es häutet sich keine, bis der Kampf zugunsten eines einzigen Individuums entschieden ist.

Schon im Verlaufe der rasch aufeinanderfolgenden Häutungen des Parasiten beginnt die Histolyse des Wirtes. Sobald das Altlarvenstadium erreicht ist, greift sie rapid um sich, und der Puparium-inhalt wird in wenigen Tagen bis auf die Tracheen verflüssigt und ausgeräumt.

Am 24.6.1949 wurden kleine L II von *E. balteata* mit 1—3 Eiern belegt. Nach 6 Tagen waren die Wirtslarven ausgewachsen, die Parasiten zeigten schon deutliche Proteinkugeln. Nach 12—13 Tagen schlüpften aus normalen Puparien Fliegen, die Parasiten hatten das Altlarvenstadium erreicht. Nach 25—28 Tagen schlüpften beide Geschlechter von *Diplazon fissorius* (Laboratoriumstemperatur 23° C).

## E. Verhalten bei künstlicher Parasitierung

### 1. *Operationstechnik*

Bei der Übertragung von Parasiteneiern oder Larven von einer Syrphidenlarve in die andere müssen die Spender geopfert werden. *Diplazon*-Eier sind empfindlich, die meist kleinen Spender werden am besten in einem Tropfen Blut der neuen Wirtsart rasch seziert, damit die Eier während der ganzen Operation das Blutmedium nie verlassen. Ein Ersatz der physiologischen Kochsalzlösung durch Blut wird auch dann zweckmässig sein, wenn Parasitenlarven einige Zeit ausserhalb ihres Wirtes beobachtet werden müssen.

Die Injektionsnadel besteht aus einer 2—3 cm langen Kapillare aus Jenaerglas, welche vorn derart abgebrochen ist, dass sie in eine zackenlose Spitze ausläuft. Die scharfen Bruchkanten werden rund geschmolzen. In die Kapillare wird ein vorn gerade abgeschnittener Glasstab von 6—7 cm Länge eingeführt, der genau auf die Weite der Kapillare abgestimmt werden muss. Vor der Mitte des Stabes ist eine Arretierung in Form einer Paraffinmanschette angebracht, welche gestattet, die Kapillare nur soweit zurückzuschieben, bis der Stab mit der Spitze der Kapillare bündig ist. Die Weite der Kapillare soll reichlich bemessen sein, dass das Transplantat leicht eingeschoben und durch Rückzug des Glasstabes eingesaugt werden kann.

Als Empfänger eignen sich vor allem Altlarven. Eine grössere Verletzung führt bei Syrphidenlarven regelmässig zu schweren, oft letalen Blutverlusten, weil sich der Körper windet und kontrahiert. Anderseits lassen sich Diapauselarven in nützlicher Frist kaum erfolgreich narkotisieren. Diese Schwierigkeiten konnten folgendermassen behoben werden: Quer auf eine kleine Glasscheibe (Objektträger) wird eine dicke Insektennadel (Nr. 6) gelegt und an beiden Enden von unten her mit einem kleinen Gummiband auf die Scheibe gepresst. Die Nadel wird vorher an 2 Stellen mit feinem Draht von 0,1 mm Durchmesser umwickelt, damit zwischen Glas und Nadel ein auf das zu operierende Tier abgestimmter Abstand eingehalten werden kann. Diese Sicherung verhindert, dass bei der Abschnürung lebenswichtige Organe wie Nerven, Tracheen und Herz zerschnitten werden. Die Larve wird in die Mitte der Glasscheibe gelegt. Dann befördert man durch leichten Druck mit dem Finger das Blut in die vordere Körperhälfte und schnürt den Körper durch Auflegen der elastisch beweglichen Nadel etwa im Bereich des 7.—8. Segmentes ab. Damit ist die Larve auf der Unterlage fixiert, die Blutzirkulation ist unterbunden und die hintern Segmente sind weitgehend blutleer.

Mit einer feinen Augenschere wird nun die Flanke des hintern Körperabschnittes soweit aufgeschnitten, dass die Glaskapillare mühe-

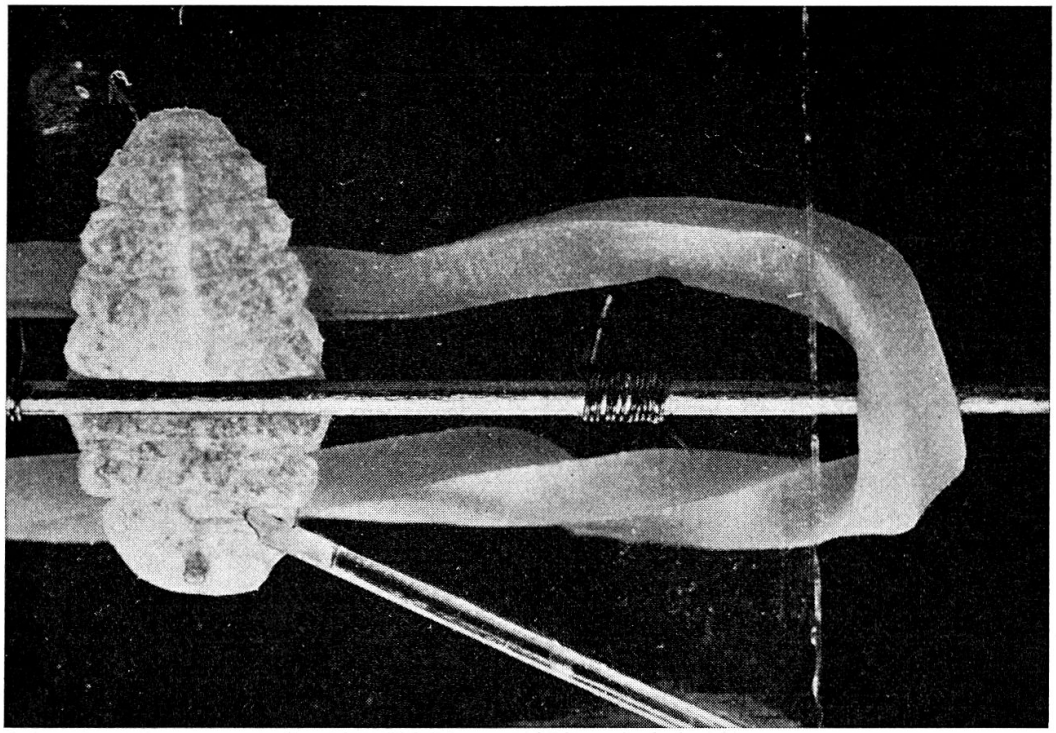

Abb. 5. — *Künstliche Parasitierung einer Diapauselarve von Epistrophe bifasciata mit einer Junglarve von Diplazon fissorius.* Der Parasit (weiss) liegt noch vorn in der Glaskapillare und wird nun mit dem Glasstab in den schlaffen hintern Körperabschnitt des neuen Wirtes geschoben.

los eingestossen und das Transplantat durch sorgfältiges Vorschieben des Glasstabes in den Larvenkörper geschoben werden kann (Abb. 5). Sobald die Wundränder wieder zusammengebracht worden sind und die Wunde etwas getrocknet hat, wird sie mit einer Lösung von Nitrocellulose (Cementit) in Aceton überstrichen. Die Abschnürung kann nun sofort gelöst werden, und die künstlich parasitierte Syrphidenlarve kriecht, ohne den geringsten Blutverlust erlitten zu haben und ohne Anzeichen einer Schädigung vom Operationstisch. Durch die Abschnürung wird meistens nur das subkutane Fettgewebe etwas gequetscht. Die Geräte müssen vor der Operation gereinigt und sterilisiert werden. Die Spender- und Empfängerlarven taucht man vor der Operation je nach Grösse 10—30 Sekunden in 96 %igen Alkohol. Mit dieser Methode steigt die Mortalität der Empfängerlarven selten über 10 %.

## 2. *Übertragung von Parasiteneiern*

### a) *Übertragung von Eiern von Diplazon fissorius aus aktiven Junglarven in Diapauselarven von Syrphus ribesii.*

Die Spender sind kleine L I von *S. ribesii*, welche vor maximal 1—1 ½ Stunden mit je einem *D. fissorius*-Ei belegt worden sind. Die Empfänger, 6 Altlarven von *S. ribesii*, sind schon seit einer Woche

in Diapause. Die Sektion erfolgt im Blut von *ribesii*-Diapauselarven. Nach 3 Tagen fördert die Sektion der Wirte normale aktive *fissorius* L Ia mit leerem Darm und noch undeutlichen Proteinkörnern zu Tage mit Kopfkapselbreiten von etwa 0,32 mm, was auf etwas suboptimale Entwicklungsbedingungen hindeutet. Die Embryonalentwicklung von *Diplazon fissorius* ist demnach in Diapauselarven von *Syrphus ribesii* nicht gehemmt worden. Die Entwicklung erfolgte so rasch wie in aktiven Larven von *Epistrophe balteata* und eher noch rascher als in aktiven *S. ribesii* L I und L II. Von der in aktiven Larven so heftigen und wirksamen haemogenen Abwehrreaktion ist in den Diapauselarven nichts mehr zu bemerken.

b) *Übertragung von Eiern von Diplazon fissorius aus aktiven L I und L II in Diapauselarven von Epistrophe bifasciata.*

Aus den Versuchen mit etwa 40 Parasiteneiern seien die folgenden Ergebnisse erwähnt: Eine Weiterentwicklung bis zur schlüpfreifen oder geschlüpften Junglarve wurde erzielt bei Verwendung der Eialter ½, 1, 1 ½, 2, 8, 25, 36 und 49 Stunden. Drei Tage nach der Übertragung frisch abgelegter Eier fanden sich entwickelte Junglarven in den gequollenen Eiern, nach 5 Tagen freie, ziemlich aktive Parasiten mit annähernd normaler Kopfkapselgrösse. Proteinkörner waren nach weitern 7 und 14 Tagen nachweisbar, wenn auch nicht so deutlich und dicht gepackt wie bei normaler Entwicklung. Die Embryonalentwicklung von *D. fissorius* ist demnach ohne wesentliche Verzögerung auch in Diapauselarven möglich und es kommt hier sogar zu einer beschränkten Proteinspeicherung.

Bei Übertragung 3—4 Stunden alter Eier blieb eine Differenzierung des Embryos immer aus. Im Moment, da die Kerne in das Keimhautblastem einwandern und während der ersten Phasen der Blastodermbildung sind die Eier offenbar besonders empfindlich auf Änderungen des Mediums, auch wenn die Sektion der jungen Wirte im Blut von Diapauselarven erfolgt.

### 3. *Übertragung von Parasitenlarven*

a) *Übertragung von Diplazon fissorius Junglarven L Ia aus verpuppungsreifen Altlarven von Epistrophe balteata in Diapauselarven von E. bifasciata.*

Im Moment der Transplantation enthielten die Parasitenlarven Proteinkörner, der Darm war noch leer. Die Empfänger waren seit 12 Tagen in Diapause. Nach 2 Tagen konnten in 4 neuen Wirten schwach bewegliche Parasiten nachgewiesen werden, im 5. Wirt war die L Ia frisch jedoch unbeweglich. Nach 5 Tagen waren alle 5 Parasiten inaktiviert, zeigten jedoch auf Druckreize schwache Bewegungen. Sektionsbefund nach 22 Tagen bei Aufbewahrung in der trockenen

Laboratoriumsluft : in einer Diapauselarve pralle Parasitenlarve (L Ia), welche sich in physiologischer Kochsalzlösung bald zu winden beginnt. In 4 z. T. etwas geschrumpften Wirten tote geschrumpfte Parasiten, deren Inhalt in zwei Fällen fast ganz aufgelöst und verschwunden ist. Um die toten Parasiten hat sich ein dünner Gallertmantel aus Lymphozytenmaterial gelegt. Es fällt auf, dass Kopf und Körper der überlebenden Parasitenlarve grösser sind als diejenigen der toten. Kopfkapselbreite des lebenden 0,35 mm (normal), der toten 0,29, 0,30, 0, 30, 0,31 mm (Kümmerformen). Die infolge der Abwehrreaktion von *E. balteata* kümmerlich entwickelten Parasiten scheinen auf die Übertragung in das Blut von Diapauselarven besonders empfindlich zu sein.

b) *Übertragung von Junglarven von Diplazon fissorius (L Ia) aus aktiven Larven von Epistrophe bifasciata in Altlarven von E. balteata.*

Die 2 Tage alten Parasiten stammen aus annähernd ausgewachsenen Altlarven von *bifasciata* mit noch vollem Darm. Sie sind noch aktiv und besitzen deutliche Proteinkörner. Als neue Wirte dienen 4 *balteata*-Altlarven, welche den Darm bereits entleert haben und vor der Puparium bildung stehen. Sektion in physiologischer Kochsalzlösung. 2 Larven bilden nach 3 und 4 Tagen ihr Puparium, die beiden andern gehen ein. Sektionsbefund nach 9 Tagen : in einem Puparium liegt eine lebende Altlarve, welche die Hülle vollständig ausgeräumt hat. Im zweiten Puparium befindet sich eine tote *fissorius* L Ib mit Darminhalt, auch der Wirt ist tot. In beiden Fällen hat eine Weiterentwicklung stattgefunden.

## F. Vorzeitige Aktivierung der Diapauselarven durch Diplazon pectoratorius

### 1. *Problemstellung*

In einer früheren Mitteilung (SCHNEIDER 1948) wurde auf die Tatsache hingewiesen, dass in den Larven univoltiner Schwebfliegen das Wachstum von Gehirn und Imaginalanlagen verglichen mit polyvoltinen Formen auffällig zurückbleibt und dass die Altlarven mit einem messbaren Reifedefizit in Diapause treten. Während der Sommermonate bleibt dieses Reifedefizit erhalten. Erst mit der herbstlichen Abkühlung beginnen die zurückgebliebenen Organe zu wachsen und erreichen bis zum folgenden Frühjahr unmittelbar vor der Reaktivierung und Puparium bildung ähnliche Proportionen, wie sie in polyvoltinen Arten nach Abschluss der Nahrungsaufnahme anzutreffen sind. Das disharmonische Wachstum von larvalem und imaginalem Gewebe und das daraus resultierende Reifedefizit sind Symptome der larvalen Diapause.

Die bisherigen Beobachtungen zeigen ferner, dass eine Diapauselarve sich erst nach Überwindung des Reifedefizits weiter entwickelt. Dies führt zur Frage, ob das Reifedefizit nicht nur Symptom, sondern auch eine der Ursachen für die sehr stabile und mehrere Monate dauernde Diapause univoltiner Arten sei. Es wäre denkbar, dass der primäre Anstoss zu der wohl hormonal bedingten Reaktivierung erst vom reifen Gehirn aus erfolgen kann und dass die Wachstumsverzögerung von Gehirn und Imaginalanlagen zu einer Stabilisierung und Sicherung und damit zu der erblich fixierten, obligatorischen Diapause führt.

Bisher konnte lediglich eine einzige Beobachtung mit dieser Arbeitshypothese nicht in Einklang gebracht werden. Diapauselarven von *Epistrophe bifasciata*, welche von *Diplazon pectoratorius* parasitiert

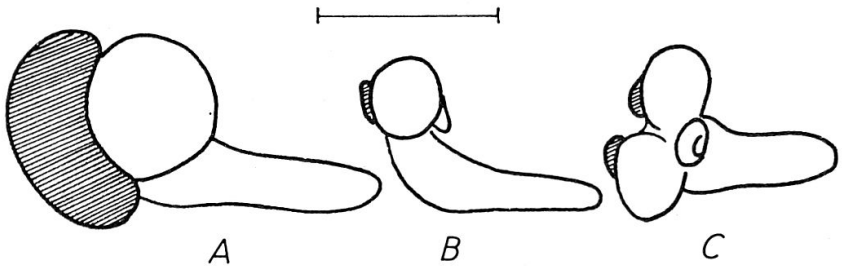


Abb. 6. — *Blockierung der Entwicklung von Gehirn und Augenanlagen (schraffiert) in Epistrophe bifasciata durch Diplazon pectoratorius.* — A. Augenanlagen, Gehirn und Bauchmark einer normalen oder von Diplazon fissorius parasitierten Altlarve im Moment der Pupariumbildung. Seitenansicht. — B und C. Dieselben Organe aus einem von Diplazon pectoratorius oder pectoratorius + fissorius parasitierten Puparium. Ansicht seitlich (B) und von oben (C, in der Mitte Ringdrüse). Masstab: 1 mm.

worden sind, bilden oft schon im Herbst statt erst im folgenden Frühjahr ein Puparium, obwohl das Reifedefizit bei weitem noch nicht aufgeholt ist. Imaginalanlagen und Gehirn zeigen in diesem Zeitpunkt noch einen extremen Entwicklungsrückstand (Abb. 6, B, C). Entweder ist entgegen unserer Annahme auch der innerlich unreife Wirt im Stande, die für die Reaktivierung, Pupariumbildung und Häutung nötigen Hormone zu produzieren, oder der Wirt verhält sich passiv und wird durch humorale Einwirkungen von Seiten des Parasiten zu diesen für höhere Dipteren z. T. spezifischen Leistungen angeregt.

## 2. *Die Entwicklung von Diplazon pectoratorius in Epistrophe bifasciata*

Nach BEIRNE (1941) ist *Diplazon pectoratorius* GRAV. in Schottland, England, Irland, Deutschland und der Schweiz anzutreffen. Wir zogen diese Wespe bisher aus den univoltinen Syrphiden *Epistrophe bifasciata*, *E. euchroma* und *Syrphus nitidicollis*. Sie gehört zu den häufigsten Parasiten von *E. bifasciata* und *euchroma*, und parasitierte

Diapauselarven findet man im Sommer unter Kirschbäumen und Holundersträuchern, welche im Frühjahr mit Blattläusen besetzt gewesen sind.

*Diplazon pectoratorius* legt die länglichen, an einem Ende etwas verdickten Eier (0,8 × 0,15 mm) ebenfalls in kleine Syrphidenlarven. Schon nach etwa 2 Tagen schlüpfen die Junglarven und beginnen sofort mit der Nahrungsaufnahme. Sie lassen sich anhand der Kopfkapselbreite, welche statt 0,35 nur 0,2 mm beträgt, leicht von *D. fissorius* unterscheiden. Wenn der Wirt *Epistrophe bifasciata* seinen Darm entleert hat und in Diapause tritt, bleiben die *pectoratorius*-Junglarven oft noch einige Tage aktiv und wühlen im vordern Körperabschnitt im Bereich der Imaginalanlagen und des Gehirns. Sie haben in diesem Zeitpunkt oft eine Länge von 4—5 mm erreicht und werden nun weitgehend immobilisiert, bevor sie sich zum ersten Mal häuten. Das Gehirn ist in diesem Stadium wie bei der L Ib und L Ic von *D. fissorius* aus der viel zu kleinen Kopfkapsel in das erste Thoraxsegment abgedrängt worden, der Darm ist mit einer grün gefärbten Flüssigkeit und kleinen Haufen von Fettropfen gefüllt.

Auch während der sommerlichen Diapause hält sich der Parasit in der vordern Körperhälfte des Wirtes auf. Schon früh scheint von ihm eine toxische Wirkung auszugehen ; denn die parasitierten Syrphidenlarven sind durchschnittlich wesentlich kleiner als normale, die Entwicklung von Gehirn und Augenanlagen bleibt noch weiter im Rückstand und der Fettkörper rötet sich. Dieser rote Fleck auf der Bauchseite der vordern Körpersegmente ist ein typisches Zeichen für *pectoratorius*-Parasitierung. Parasitierte Larven fallen im Herbst zudem nicht selten durch ihren hohen Gehalt an Urateinlagerungen im Fettkörper auf.

Die Haut der immobilisierten Junglarve ist hydrophil und durchlässig für Wasser. Dies lässt sich leicht nachweisen, indem man die Parasiten in einen Tropfen Blut überträgt und zwei Tropfen destilliertes Wasser zusetzt. Nach 10 Minuten sind die Larven prall gestreckt und steif, die Tracheen straff gespannt. Die Längenzunahme beträgt beispielsweise 42 %. Eine ähnliche Quellung kann man auch in physiologischer Kochsalzlösung beobachten oder in Kochsalzlösungen von 2 und 4 %. In konzentrierter Rohrzuckerlösung schrumpfen die Tiere sofort, bei etwa 14 % Rohrzucker findet weder Quellung noch Schrumpfung statt. Gequollene oder geschrumpfte Larven lassen sich wieder auf den normalen Dehnungszustand zurückführen, wenn man sie in Blut von Diapauselarven oder in etwa 14 %ige Rohrzuckerlösung überträgt. Die Haut ist demnach für Wasser und Kochsalz sehr durchlässig, während die viel grösseren Moleküle des Rohrzuckers kaum durchtreten können.

Die herbstliche Abkühlung, welche bei normalen Diapauselarven zu einem Wachstum der Imaginalanlagen und des Gehirns führt, mildert offenbar auch in parasitierten Larven die Diapausehemmung ;

denn vielen *pectoratorius*-Junglarven gelingt es nun sich zu häuten. Vermutlich besitzt auch *Diplazon pectoratorius* drei intermediäre Larvenstadien. Die Intermediärlarven sind hier nicht so rudimentär wie bei *D. fissorius*. Die L IV besitzt richtige winzige Kieferchen und der Kopf ist viel reicher an Sinnesorganen. Die Maxillarhügel tragen 4 kleine Sensorien, eines davon mit Kegel und Stiftchen, die Oberlippe ist mit zwei Gruppen von je 6 kleinen und mehreren zerstreuten Sensorien besetzt. Auch das Labium besitzt zahlreiche Sinnesorgane. Die Larven sind auch empfindlicher gegenüber einem Wechsel des Mediums, denn sie haben sich bisher in vitro noch nie gehäutet. Die Haut der Intermediär- und Altlarven ist hydrophob (« fettig »); in dieser Entwicklungsphase quellen die Parasiten kaum in physiologischer Kochsalzlösung, noch schrumpfen sie merklich in konzentrierter Rohrzuckerlösung. Nach der ersten Häutung ist die Haut für Wasser und Salze praktisch undurchlässig, die Bindung des Parasiten an den Wirt ist in physiologischer Hinsicht etwas gelockert und seine Autonomie ausgeprägter.

Nach der ersten Häutung des Parasiten bildet nun der Wirt sein Puparium und häutet sich. Intermediär- und Altlarven bewirken die parasitäre Histolyse des Pupariuminhaltes. Nach Abschluss der Nahrungsaufnahme tritt die *Diplazon*-Altlarve (L V) im leeren Puparium in Diapause und nimmt erst im folgenden Frühjahr die Entwicklung wieder auf. Durch die sommerliche Diapause als Junglarve und die winterliche als Altlarve findet der Parasit wieder Anschluss an den Entwicklungszyklus des Wirtes.

Die Pupariumbildung parasitierter Diapauselarven lässt sich besonders gegen den Herbst hin leicht stimulieren, indem man das Zuchtmaterial in eine konstante Temperatur von 13° C und hohe Luftfeuchtigkeit überträgt. Auch bei konstant 20° C werden mit einer Verzögerung von mehreren Wochen oder Monaten schliesslich Puparien gebildet, besonders nachdem man den Diapauselarven Wasser verabreicht hat. In parasitierten Larven lässt sich das Wachstum von Gehirn und Augenanlagen auch bei längerem Aufenthalt in 10—12° C nicht anregen. Die Wirte scheinen überhaupt nicht mehr entwicklungsfähig zu sein. Sie sind nicht imstande, ein Puparium zu bilden, wenn der Parasit im Innern mechanisch abgetötet wird.

### 3. *Abschnürungsversuche mit parasitierten Diapauselarven*

Um die Frage zu prüfen, ob der Anstoss zur vorzeitigen Pupariumbildung und Häutung vom Wirt oder vom Parasiten ausgehe, führten wir eine Anzahl Abschnürungsversuche durch. Die flachen Versuchstiere legten wir zu diesem Zweck in die Mitte eines Objektträgers, schoben die Parasitenlarve mit leichtem Druck in die vordere oder hintere Körperhälfte und legten quer über die Körpermitte des Wirtstieres eine Insektennadel Nr. 6, welche mit einem Gummiband oder

einer Klemmschraube gegen den Objektträger gepresst werden konnte. Unter totaler Abschnürung verstehen wir im folgenden eine Quetschung und unter Umständen Durchtrennung von Muskulatur, Darm, Tracheen und Nerven. Bei partieller Abschnürung (Abb. 7, rechts) wird lediglich das Fettgewebe gequetscht und die Blutzirkulation zwischen der vordern und hintern Körperhälfte unterbunden, unter Schonung von Darm, Tracheen und Nerven (wie bei der oben beschriebenen Operationstechnik). Bei loser Abschnürung ist der Parasit in eine Körperhälfte gedrängt, ein Blutaustausch zwischen beiden Hälften ist jedoch möglich.

Die Abschnürung erfolgte entweder wenige Stunden, Tage oder Wochen vor der Puparium bildung. Da die Versuche bei gleichen Voraussetzungen immer wieder zu denselben Resultaten führten, beschränke ich mich im Folgenden auf die Darstellung einzelner Beispiele.

a) *Bleibende partielle Abschnürung 2—3 Wochen vor der Puparium bildung, Parasitenlarve in der vordern Körperhälfte.*

Drei Diapauselarven von *Epistrophe bifasciata* mit je einer grossen Junglarve von *Diplazon pectoratorius* wurden am 5.10.1949 im Zürichseegebiet unter Holunder gesammelt. Vor und nach der Abschnürung am 10.10. blieb das Material bei konstant 10° C und etwa 90 % relativer Luftfeuchtigkeit.

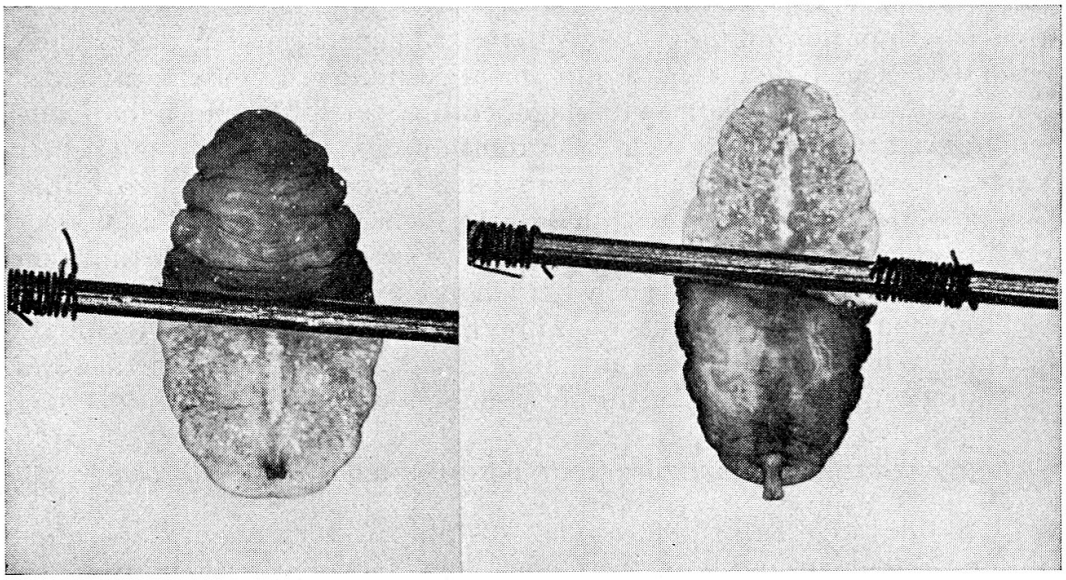

Abb. 7. — *Abschnürungsversuche mit parasitierten Diapauselarven von Epistrophe bifasciata.* — *Links:* Vorn ausgeräumtes Puparium mit Altlarve von Diplazon pectoratorius; hinten lebende Diapauselarve (Versuch a, am 4.11.1949). — *Rechts:* Vorn lebende, auf mechanische Reize reagierende Diapauselarve; hinten puparisierte Larve, von Parasitenlarve ausgeräumt (Versuch b, am 4.11.1949).

24.10.: Noch keine Anzeichen einer Puparisierung. In einem Fall windet sich der vordere Abschnitt sehr lebhaft. Parasiten bereits gehäutet. Intermediärlarven.

26.10.: In 2 Fällen hat sich der vordere Körperabschnitt zu einem typischen Puparium kontrahiert. Die Haut ist vorn in der Umgebung der Kopfpartie des Parasiten hart, im übrigen noch weich. Drittes Tier sowie die hintern Abschnitte der beiden ersten noch im Larvenstadium.

27.10.: Die beiden Pupariumhälften sind schon hart und dunkel pigmentiert. Beim dritten Tier hat sich vorn nun auch ein Puparium gebildet.

29.10.: Die beiden ersten Wirte haben sich im vordern puparisierten Abschnitt gehäutet.

3.11.: Alle drei vordern Puparienhälften sind leer gefressen und enthalten kleine Parasitenaltlarven, alle hintern Hälften bleiben weiche und lebende Diapauselarven (Abb. 7, links).

23.11.: Situation unverändert.

b) *Bleibende partielle Abschnürung 2—3 Wochen vor der Pupariumbildung, Parasitenlarve in der hintern Körperhälfte.*

Herkunft des Materials und Versuchsanordnung im übrigen wie bei a, 2 Versuchstiere.

24.10.: Vorn und hinten weiche Diapauselarven, die Parasiten haben sich gehäutet.

26.10.: Ein Tier hinten puparisiert, äussere Form atypisch wie bei einer Altlarve.

28.10.: Puparisierte Hälfte gebräunt und vollständig gehäutet.

31.10.: Auch die zweite Larve hat sich hinten ohne charakteristische Formänderung puparisiert und gebräunt.

3.11.: In beiden Fällen vorn normale lebende Diapauselarve, welche auf kräftige mechanische Reize mit Abwehrreaktionen antwortet. Hinten hartes dunkelbraunes Puparium ausgeräumt, mit lebender *Diplazon*-Altlarve (Abb. 7, rechts).

23.11.: Situation unverändert.

c) *Partielle Abschnürung 2—3 Wochen vor der Pupariumbildung, welche nach Beginn der Puparisierung wieder gelöst wird; Parasitenlarve in der vordern Körperhälfte.* Bedingungen im übrigen wie bei a, 1 Versuchstier.

24.10.: Vorn und hinten Diapauselarve, im Innern *Diplazon*-Intermediärlarve.

26.10.: Vordere Hälfte zu einem typischen Puparium kontrahiert, in der Umgebung des Parasitenkopfes bereits gehäutet, hinten Larve.

27.10.: Puparium mit typischen schwarzbraunen Flecken, ziemlich hart. Die Abschnürung wird gelöst, der Parasit ist aktiv und sein hinterer Körperabschnitt kommt in die hintere larvale Hälfte des Wirtes zu liegen.

29.10.: Vorn im Puparium hat sich der Wirt gehäutet, die hintere Hälfte bleibt Diapauselarve und das Herz zeigt keine Aktivität (Abb. 8, Mitte).

31.10.: Parasitenlarve aktiv. Vorn beginnt die parasitäre Histolyse.

1.11.: Obwohl der Kopf der Parasiten-Altlarve immer im Kopfteil des Pupariums steckt (der Parasit kann sich infolge Platzmangels nicht umwenden), greift die Histolyse auch im hintern larvalen Abschnitt des Wirtes rapid um sich. In den hellen, weichhäutigen Segmenten 7 und 8 ist der subkutane Fettkörper schon völlig aufgelöst, ohne je mit dem Kopf des Parasiten in Berührung gekommen zu sein, wohl ein Beweis für den humoralen und nicht mechanischen Abbau des Wirtsgewebes.

2.11.: Neben dem puparisierten dunklen vordern Abschnitt ist nun auch die helle, weiche larvale hintere Hälfte innerlich bis auf kleine Reste des Fettgewebes und die Tracheen aufgelöst und vom Parasiten aufgenommen worden, obwohl der Kopf des Parasiten stets vorn geblieben ist (Abb. 8, rechts).

23.11.: Vorn hartes dunkelbraunes Puparium mit lebender *Diplazon*-Altlarve, hinten weiche, gebräunte, eingefallene Larvenhaut.

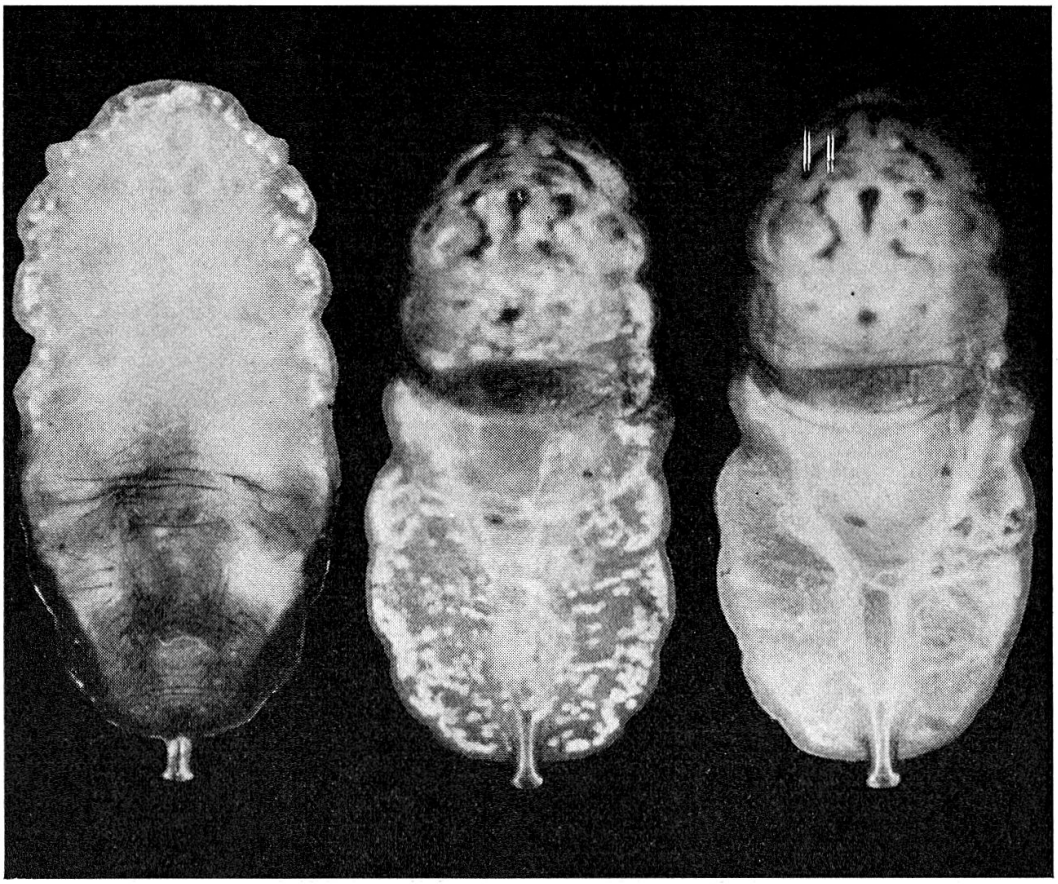

Abb. 8. — *Abschnürungsversuche mit parasitierten Diapauselarven von Epistrophe bifasciata.* — *Links:* Vorn lebende, auf mechanische Reize reagierende Diapauselarve; hinten Wirt puparisiert und gehäutet (Versuch d am 29.10.1949). — *Mitte:* Vorn Puparium, hinten lebende Diapauselarve (Versuch c am 30.10.1949). — *Rechts:* Wie oben. Inhalt beider Hälften jedoch durch parasitäre Histolyse schon aufgelöst (Versuch c am 2.11.1949).

d) *Partielle Abschnürung 2—3 Wochen vor der Puparium bildung, welche unmittelbar nach Beginn der Puparisierung wieder gelöst wird; Parasitenlarve in der hintern Körperhälfte.*

Bedingungen im übrigen wie bei a, 1 Versuchstier.

24.10.: Vorn und hinten Diapauselarve, im Innern *Diplazon*-Intermediärlarve.

26.10.: Vorn Diapauselarve, hintere Hälfte gleichmässig puparisiert, ohne typische Formveränderung. Der Parasit windet sich heftig. Die Abschnürung wird gelöst. Damit wird die vordere Hälfte des Wirtes auffällig aktiviert, der Wirt windet sich heftig und versucht zu kriechen. Das Herz pulsiert schwach. Der Parasit (Intermediärlarve) kommt unter die ehemalige Abschnürungsstelle zu liegen. Die heftigen Bewegungen des Wirtes dauern an. Nach 50 Minuten gelingt es der Larve vorwärts zu kriechen und den steifen puparisierten hintern Körperabschnitt nachzuschleppen.

27.10.: Der puparisierte Abschnitt bräunt sich allmählich, noch keine Häutung. Der vordere Abschnitt bleibt im Larvenstadium und reagiert sehr heftig bei mechanischer Reizung (Abwehr mit Speichelabsonderung), schwache Herztätigkeit.

28.10.: Der gleichmässig braune hintere Abschnitt hat sich genau bis zur ehemaligen Abschnürungsstelle gehäutet und der von der neuen Haut überzogene Körper

hat sich etwas kontrahiert und bis 0,5 mm vom harten Puparium abgehoben. Vorn lebende weiche Larve. Der Kopf des Parasiten liegt in der vordern Hälfte des Wirtes (Abb. 8, links).

31.10.: Der vordere larvale Abschnitt ist noch weich und reagiert auf Druck. Der Parasit hat das Altlarvenstadium erreicht, sein Kopf ragt in den vordern Abschnitt (6.—7. Segment). Die parasitäre Histolyse hat bereits begonnen, im Kopfbereich des Parasiten fehlt dorsal eine Partie des subkutanen Fettgewebes und es finden sich hier Ansammlungen loser Fettkugeln und Uratkörner.

1.11.: Parasit aktiv. die Histolyse hat weiter um sich gegriffen und der vordere Abschnitt des Wirtes ist schlaff, getrübt und vermutlich tot.

2.11.: Vorn ist der Inhalt der weichen hellen Larvenhaut bis auf kleine Reste aufgelöst und verschwunden, die Tracheen liegen frei unter der durchsichtigen Haut.

e) *Lose Abschnürung 10 Stunden vor der Puparium bildung, dann absolute Abschnürung; Parasitenlarve in der hintern Körperhälfte.*

Eine Diapauselarve von *E. bifasciata* mit einer Junglarve von *D. pectoratorius* wurde am 13.9.1948 in Wädenswil unter Holunder gefunden und am 29.9. in eine Temperatur von konstant 13° C übertragen. Am 28.10., als viele Individuen der gleichen Probe bereits Intermediärlarven enthielten, wurde der vordere Drittel des Versuchstieres nach einem 3 ½stündigen Aufenthalt in 20° C lose abgeschnürt.

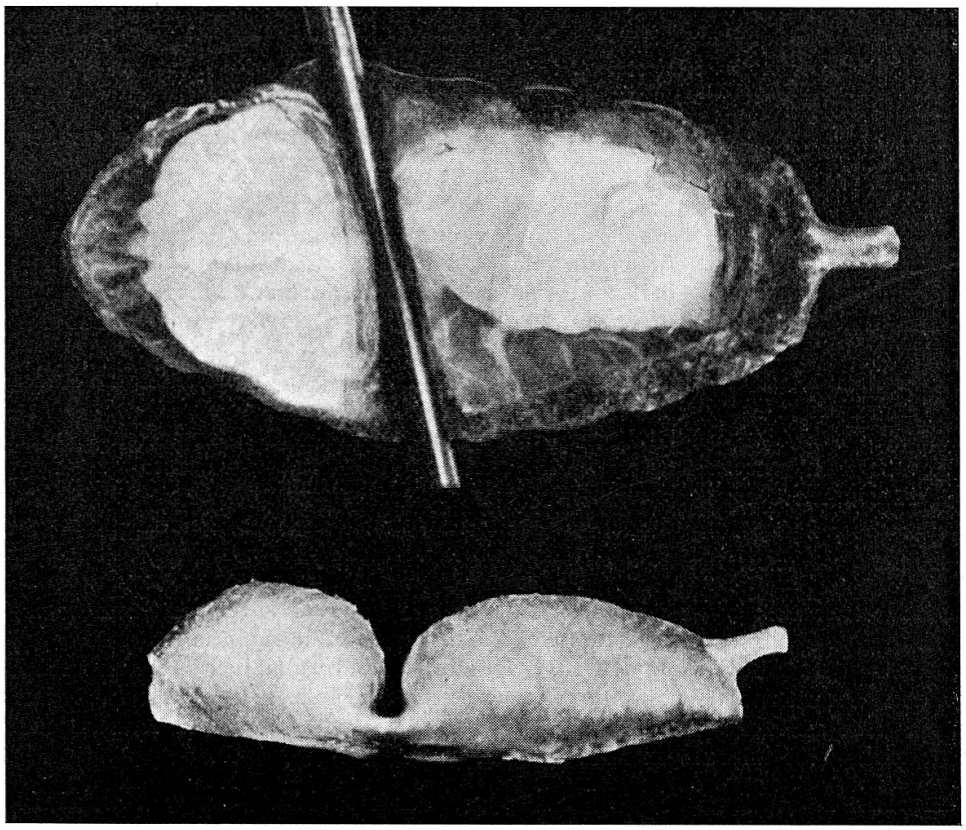

Abb. 9. — *Abschnürungsversuch mit parasitierter Diapauselarve von Epistrophe bifasciata.* Beide Hälften haben ein Puparium gebildet (unten: Seitenansicht vor der Sektion). Die hintere Hälfte ist von der Diplazon-Altlarve ausgeräumt worden, die vordere bleibt auch nach der Häutung in Diapause und entwickelt sich nicht weiter (Versuch e am 6.11.1948).

Etwa 10 Stunden später hatten sich beide Hälften zu einem hoch gewölbten Puparium kontrahiert. Die Abschnürung wurde nun abgedichtet.

2.11.: In der hintern Hälfte ist der subkutane Fettkörper schon weitgehend aufgelöst, die Altlarve hat den Puparium inhalt ausgeräumt. Die vordere Hälfte des Wirtes bleibt dagegen intakt.

3.—4.11.: Die vordere Hälfte des Wirtes häutet sich.

6.11.: Sektion (Abb. 9). Vorn und hinten wird der Puparium rücken abgedeckt. Hinten *Diplazon*-Altlarve im leeren Puparium, vorn im Puparium lebende, zarthäutige, durchsichtige Diapauselarve (4. Häutungsstadium), der Mundhaken ist aus dem dreilappigen Vorderrand herausgezogen, subkutanes Fettgewebe intakt mit scharfen Farb- und Uratzellen. Keine Histolyse, Gehirn noch klein (0,37 mm hoch) und die Imaginalanlagen noch so winzig, dass sie kaum nachgewiesen werden können. Der vordere Abschnitt des Wirtes hat demnach lediglich ein Puparium gebildet und sich gehäutet, ohne sich irgendwie weiter zu entwickeln.

f) *Lose Abschnürung 5 Tage vor der Puparium bildung, dann absolute Abschnürung; Parasitenlarve in der hintern Körperhälfte.*

Bedingungen im übrigen wie bei e, 1 Versuchstier. Lose Abschnürung am 28.10., Puparium bildung in beiden Hälften und absolute Abschnürung am 2.11.

4.11.: Subkutane Fettlagen beginnen hinten lückenhaft zu werden.

5.11.: Puparium wird vorn und hinten braun und undurchsichtig, hinten schreitet die Histolyse fort.

10.11.: Sektion: Die vordere Hälfte ist noch lebend frisch, Muskeln und Fettkörper haften fest am Puparium, keine Häutung. Gehirn und Imaginalanlagen sind noch von ursprünglicher Grösse. Die hintere Hälfte hat sich vollständig gehäutet und ist von der *Diplazon*-Altlarve leer gefressen worden.

g) *Lose Abschnürung 5 Wochen vor der Puparium bildung; Parasitenlarve in der hintern Körperhälfte fixiert.*

Eine Diapauselarve von *E. bifasciata* mit einer grossen Junglarve von *D. pectorarius* am 13.9.1948 in Wädenswil unter Holunder gesammelt, dann bei 20° C aufbewahrt. Am 29.10. lose Abschnürung, wobei der Parasit unter Platzmangel leidet und den Kopf an die rechte Seite des Hinterrandes presst. Temperatur nach der Abschnürung konstant 10° C. Es stellt sich die Frage, ob der Anstoss zur Puparisierung und Häutung vom Kopf des Parasiten ausgehe.

16.11.: Wirt reagiert heftig auch bei mechanischer Reizung des hintern Abschnittes (Nervenbahnen intakt). Keine Anzeichen einer Puparisierung.

29.11.: Der Wirt ist sehr sensibel, geringer Blutaustausch zwischen den beiden Hälften möglich, der Parasit hat sich gehäutet (Intermediärlarve) und ist eingekeilt. Keine Anzeichen einer Puparisierung.

4.12.: Nahe dem Hinterrand auf der rechten Flanke, wo die Mundöffnung des Parasiten liegt, hat sich die Haut des Wirtes verdickt und gebräunt, lokale Puparisierung.

6.12.: Sektion: Vorn weiche Larve, welche auf Druck reagiert. Hinten ist der Hinterrand und der rechte Seitenrand, oben und unten puparisiert und gebräunt, die linke Flanke hat ihre larvalen Eigenschaften beibehalten. Der Kopf des Parasiten ist in den Winkel zwischen Hinterrand und rechte Flanke gepresst. Keine Häutung, dagegen haben sich im Bereich der Puparisierung Fettkörper und Muskulatur von der Haut abgelöst und zeigen Anfänge von parasitärer Histolyse.

h) *Absolute Abschnürung 3 ½ Wochen vor der Puparium bildung; Parasit in der hintern Hälfte.*

Eine Diapauselarve von *E. bifasciata* mit einer Junglarve von *D. pectoratorius* am 13.9.1948 in Wädenswil unter Holunder gesammelt und dann bei konstant 20° C aufbewahrt. Am 13.12. absolute Abschnürung unmittelbar hinter dem Bauchmark (Aorta, Darm und Nerven durchschnitten), *Diplazon*-Junglarve hinten. Temperatur konstant 10° C.

20.12.: Herz des Wirtes untätig, dagegen kräftige Darmperistaltik. *Diplazon*-Junglarve bewegt sich schwach.

26.12.: Herztätigkeit des Wirtes nach mechanischer Reizung. Parasit hat sich gehäutet (Intermediärlarve) und ist auch ohne Reizung aktiv.

2.1.1949: Herz des Wirtes untätig, dagegen oft lebhafte Darmperistaltik. Der Parasit befindet sich im Altlarvenstadium und ist aktiv, Kopf vorn. Hinter der Abschnürungstelle zu beiden Seiten der Mittellinie ist der subkutane Fettkörper bereits lückenhaft und in Auflösung begriffen. Wirt vorn und hinten noch weich und hell.

3.1.: Das Herz des Wirtes kontrahiert sich mit Pausen etwa 50 mal pro Minute. Lebhafte Darmperistaltik. Parasit aktiv, nimmt weiter an Grösse zu.

6.1.: Wie am 3.1. In der Analgegend beginnt sich der Wirt zu puparisieren. Der Parasit hat sich umgewendet (Kopf hinten).

7.1.: Der Wirt zeigt lebhafte Herz- und Darmperistaltik. Die Puparisierung schreitet weiter. Im 9. und 10. Segment zeigen sich dorsal Lücken im subkutanen Fettkörper.

8.1.: Das Herz des Wirtes pulsiert pausenlos (50/min.), lebhafte Darmperistaltik. Die Bräunung schreitet fort von hinten nach vorn. Das letzte Segment hat sich bereits gehäutet. Der Parasit verhält sich ruhig.

10.1.: Die Herz- und Darmaktivität des Wirtes ist noch weiter gesteigert (Herz 63/min.). Die Haut ist in der hintern Hälfte puparisiert und die Häutung bis zur Abschnürungsstelle fortgeschritten. Vorn starre, weiche Diapauselarve. Parasit aktiv. Die Sektion bestätigt den äusserlichen Befund. Trotz fortgeschrittener parasitärer Histolyse des Fettkörpers durch die *Diplazon*-Altlarve sind Herz und Darm des Wirtes noch sehr aktiv. Auch in frühern Versuchen war im Moment der Puparisierung eine auffällige Steigerung der Herztätigkeit auf beispielsweise 92 und 120 Kontraktionen pro Minute zu beobachten.

Die wichtigsten Ergebnisse der angeführten Versuche lassen sich wie folgt zusammenfassen:

Die von *Diplazon pectoratorius* parasitierten Syrphidenlarven haben ihre hormonale Autonomie verloren. Der Parasit sezerniert Stoffe in das Blut des Wirtes, welche zu einer auffälligen Aktivierung führen können (d, h) und die Puparisierung und Häutung auslösen, auch unter Ausschluss der nervösen und hormonalen Zentren (Gehirn, Bauchmark, Ringdrüse) des Wirtes (b, d, h) Abb. 10. Puparisierung und Häutung des Wirtes folgen erst, nachdem sich der Parasit

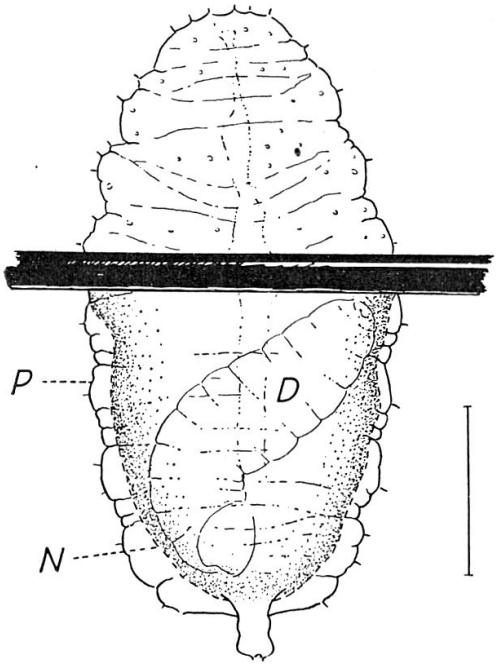


Abb. 10. — *Abschnürungsversuch mit parasitierter Diapauselarve von Epistrophe bifasciata.* Vorn lebende Diapauselarve, hinten hat sich die neue Haut von der alten, puparisierten abgelöst. Im Innern Altlarve (L V) von Diplazon pectoratorius während der parasitären Histolyse des Wirtes. Masstab: 2 mm. — P = puparisierte Haut, N = neue, zarte Haut, D = Parasit.

wenigstens einmal gehäutet hat (a, b, c, d, g, h). Ein Teil der Sekrete entstammt der Kopfregion des Parasiten (g, h) und ist wahrscheinlich identisch mit dem Speichel.

Der Speichel der Intermediärlarven und anfänglich auch der Altlarve bewirkt zudem eine Auflösung des Fettkörpers, ohne die übrigen Organe (Nerven, Herz, Muskeln) sofort zu schädigen (h) — partielle parasitäre Histolyse. Erst später werden durch den Speichel der Altlarve auch die übrigen Organe des Wirtes aufgelöst — totale parasitäre Histolyse. Wenn eine Larvenhälfte erst in dieser Phase den Einwirkungen des Parasiten ausgesetzt wird, so folgt auf die Aktivierung die parasitäre Histolyse unter Wegfall der Puparisierung und Häutung (c, d). Anderseits wird der durch den Parasiten einmal eingeleitete Puparisierungs- und Häutungsvorgang nicht gehemmt, auch wenn die Verbindung mit der andern, sich noch in Diapause befindlichen Larvenhälfte wieder hergestellt wird (c, d).

Wenn die vordere Hälfte des Wirtes durch den Parasiten zur Pupariumbildung und Häutung angeregt worden ist, jedoch durch totale Abschnürung den weiteren Einwirkungen des Parasiten (parasitäre Histolyse) entzogen wird, so kann sie sich trotz dieser Aktivierung nicht weiter entwickeln; sie bleibt mit dem ursprünglichen Reifedefizit im Zustand der Diapause, offenbar weil das eigene hormonale System noch nicht oder nicht mehr funktionsfähig ist (e).

Eine Kontraktion des hintern Larvenkörpers zum typischen Puparium unterbleibt, sofern der vordere Körperabschnitt mit Gehirn und Bauchmark durch Abschnürung den Einwirkungen des Parasiten entzogen ist (b, d, h).

## G. Verhalten von Diplazon fissorius als Hyperparasit von Diplazon pectoratorius

Wenn man im Laufe des Sommers Diapauselarven von *Epistrophe bifasciata* genau untersucht, so findet man einen wechselnden Prozentsatz von Individuen, welche je eine Junglarve von *Diplazon pectoratorius* und *D. fissorius* enthalten. Die Wirte zeigen alle Merkmale reiner *pectoratorius*-Parasitierung (Kümmerform, Rötung des Fettkörpers, verschärftes Reifedefizit). Es war nun besonders reizvoll, den Wechselwirkungen der beiden Parasiten und dem Verhalten des Wirtes nachzugehen.

Am 14.7.1949 fanden wir unter 40 von *pectoratorius* parasitierten Larven 5 Individuen, welche zudem noch eine *fissorius* L Ia enthielten. Wir brachten die letztern in eine Temperatur von 12° C. Am 20.9. hatte sich noch kein Puparium gebildet, der Kopf der grossen *pectoratorius* L I lag überall wie gewohnt im Bereich des Gehirns der Wirte und die *fissorius* hielten sich zwischen den Fettkörperlappen des hintern Körperabschnittes auf, 2 von ihnen hatten schon Nahrung auf-

genommen (L Ib !). Diese 2 Larven mit aktivierten *fissorius*-Parasiten bildeten am 28.9. und 5.10. Puparien. Inzwischen hatten auch die andern *fissorius* mit der Nahrungsaufnahme begonnen. Auch in andern Fällen ging der Puparium bildung stets eine vorzeitige Aktivierung der *fissorius* L Ia voraus.

Wenn man frische Puparien seziert, so hat sich stets einer der Parasiten bereits gehäutet. Meist liegt eine Intermediärlarve von *pectoratorius* vor, gelegentlich steckt diese noch in der Haut der L I oder zeigt überhaupt keine Anzeichen einer Häutung. Diese *pectoratorius* L I oder Intermediärlarven sind in der Regel in diesem Zeitpunkt tot oder schwer verwundet. Sie zeigen am Thorax und am Ende des Abdomens paarige Stichwunden der Kiefer von *D. fissorius* (in einem Beispiel 24 Perforationen), häufig ist ihre Haut hinter dem Kopf aufgerissen. Die Bisswunden sind oft gebräunt und bei starker Vergrösserung gut sichtbar (Abb. 11). Die Larve kann sich gelegentlich nicht häuten, weil die alte Haut an den Wundstellen mit der neuen verklebt.

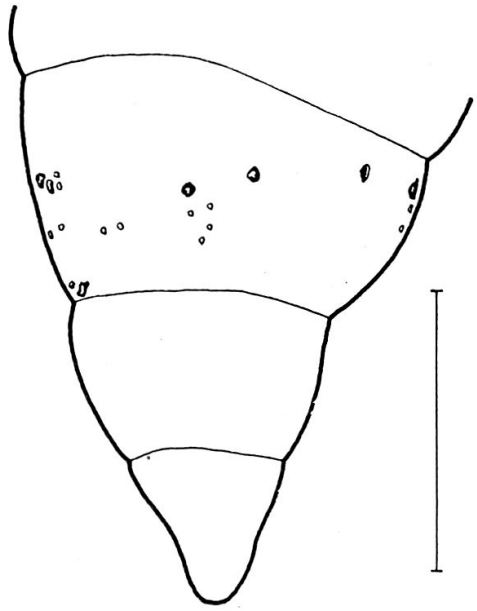

Abb. 11. — *Hinterende einer gelähmten Junglarve von Diplazon pectoratorius mit paarigen Bisswunden von Diplazon fissorius L Ib aus einem Puparium von Epistrophe bifasciata.* Masstab : 0,5 mm.

Die L I oder jungen Intermediärlarven von *pectoratorius* werden regelmässig von den *fissorius* L Ib angegriffen und mit den dolchförmigen Kiefern derart verletzt, dass sie eingehen. Ein Angriff der kleinköpfigen *pectoratorius* L I auf die grossköpfigen *fissorius* L I konnte bisher nie beobachtet werden und die Intermediärlarven sind den Angriffen gegenüber vollends wehrlos. Die *D. fissorius* L I häuten sich und werfen die bewaffnete Kopfkapsel erst ab, wenn sie ihre Konkurrenten ausgeschaltet haben. Die frischen Puparien enthalten oft noch *fissorius* L Ib oder L Ic.

Der innere Entwicklungszustand der Wirte bei Doppelparasitierung entspricht demjenigen von reinem *pectoratorius*-Befall. Gehirn und Imaginalanlagen sind im Zeitpunkt der Puparium bildung noch sehr kümmerlich. Das weitere Verhalten wird von *fissorius* diktiert. Im Gegensatz zur *pectoratorius*-Parasitierung häutet sich der Wirt nicht im Puparium, sondern fällt ohne weitere Leistungen der parasitären Histolyse anheim.

Während sich in reinen *fissorius*-Zuchten der Parasit stets weiter entwickelt, fällt er hier regelmässig im Altlarvenstadium nach dem

Ausräumen des Puparium-inhaltes in Diapause und findet damit wie *D. pectoratorius* nach der Überwinterung wieder den Anschluss an den Entwicklungszyklus des Wirtes. Die wochenlange Diapause tritt auch dann auf, wenn das frische Puparium in eine Temperatur von 20° C übertragen wird. Sie ist wohl auf suboptimale Entwicklungsbedingungen der *fissorius*-Larve zurückzuführen und auf ein daraus resultierendes Reifedefizit (der Speichel der *pectoratorius*-Junglarve blockiert das Wachstum embryonaler Gewebe !).

Bei Parasitierung durch *Diplazon pectoratorius* haben wir gesehen, dass die Puparium-bildung stets nach der ersten Häutung des Parasiten folgt, und dass die Puparisierung und Häutung des Wirtes durch Sekrete der Jung- und Intermediärlarven angeregt werden. Im folgenden Beispiel ist ein Puparium unter dem Einfluss der L I gebildet worden, bevor eine Intermediärlarve Sekrete ins Blut des Wirtes abgeben konnte : Eine von *fissorius* + *pectoratorius* parasitierte Larve von *Epistrophe bifasciata* wurde am 23.11.1949 aus 21° C in eine konstante Temperatur von 12° C übertragen. Am 9.—10.12. hatte der Wirt ein Puparium gebildet. Sektionsbefund : *fissorius* L Ib, Darm voll, aktiv, noch nicht gehäutet (Kopfkapsel gefüllt, Kiefer beweglich) + *pectoratorius* L II in der Haut der L I steckend, Häutung hat stattgefunden, Schwanzteil und Kopfkapsel leer, Tier am Thorax und Abdomen schwer verletzt, gelähmt. Die alte Haut liegt noch dicht über der Kopfpartie der L II und eine Speichelabgabe der Intermediärlarve in das Blut des Wirtes war aus diesem Grunde, ganz abgesehen von den schweren Verletzungen, kaum möglich.

Zusammenfassend ergibt sich folgendes Bild : Die L I von *Diplazon pectoratorius* aktiviert durch irgendwelche Sekrete (vermutlich Speichel) im Verlaufe ihres Wachstums bei der herbstlichen Abkühlung die L Ia von *D. fissorius*. Diese beginnt mit der Nahrungsaufnahme, wie wenn der Wirt bereits die Diapause überstanden und ein Puparium gebildet hätte. Bevor der Parasit mit der ersten Häutung die mit kräftigen Kiefern bewehrte Kopfkapsel abstösst, wird der Konkurrent *D. pectoratorius* im L I oder Intermediärstadium bekämpft und ausgeschaltet. Der Wirt bildet sein Puparium frühestens nachdem sich einer der Parasiten gehäutet hat.

Die Häutung des Wirtes innerhalb des Puparium-s wird dagegen wie im Normalfall durch *fissorius* blockiert. Der Diapause von *D. fissorius* im L Ia-Stadium folgt nun eine solche im Altlarvenstadium, womit die vorzeitige Aktivierung wieder kompensiert und der Anschluss an den Entwicklungszyklus des Wirtes hergestellt wird. Wenn man das Verhalten von *Epistrophe bifasciata* unter natürlichen Bedingungen beobachtet, so stellt man alljährlich fest, dass ein Teil der Diapauselarven schon im Herbst Puparien bildet. Diese meist kümmerlichen Puparien liefern im folgenden Frühjahr Wespen von *Diplazon pectoratorius* und *D. fissorius*. Der Rest bildet erst im Frühjahr Puparien meist normaler Grösse ; aus diesen schlüpfen Fliegen oder Wespen von *D. fissorius*.

Wie sehr das Verhalten von *Diplazon fissorius* durch die Gegenwart eines Konkurrenten modifiziert werden kann, mag noch das folgende Beispiel zeigen : Während *fissorius* in *Epistrophe balteata* erst zur Zeit der normalen Puparium bildung aktiviert wird und mit der Nahrungsaufnahme beginnt, ergeben sich bei experimenteller Doppelparasitierung von *balteata*-Junglarven mit *Diplazon fissorius* + *laetatorius* schwere Komplikationen. Die *fissorius* werden nämlich durch die Sekrete der *laetatorius* vorzeitig, unmittelbar nach dem Schlüpfen zur Weiterentwicklung angeregt. Sie beginnen mit der Nahrungsaufnahme und Speichelsekretion und bekämpfen ihre Konkurrenten (*laetatorius* L I und überzählige *fissorius* L I), lange bevor der Wirt ausgewachsen ist. Das austretende Parasitenblut und der Speichel der *fissorius* L Ib führen zu schweren Vergiftungen und Entwicklungsstörungen des Wirtes, die meisten *balteata*-Larven gehen samt den Parasiten ein und die überlebenden sind durch braune subkutane Krusten in der Thoraxgegend gekennzeichnet.

## H. Besprechung der Versuchsergebnisse und Schlussfolgerungen

Eine der bemerkenswertesten Fähigkeiten von *Diplazon fissorius* ist die Synchronisierung des Entwicklungszyklus mit demjenigen des jeweiligen Wirtes. Je nach dem normalen Verhalten des Wirtsindivi-

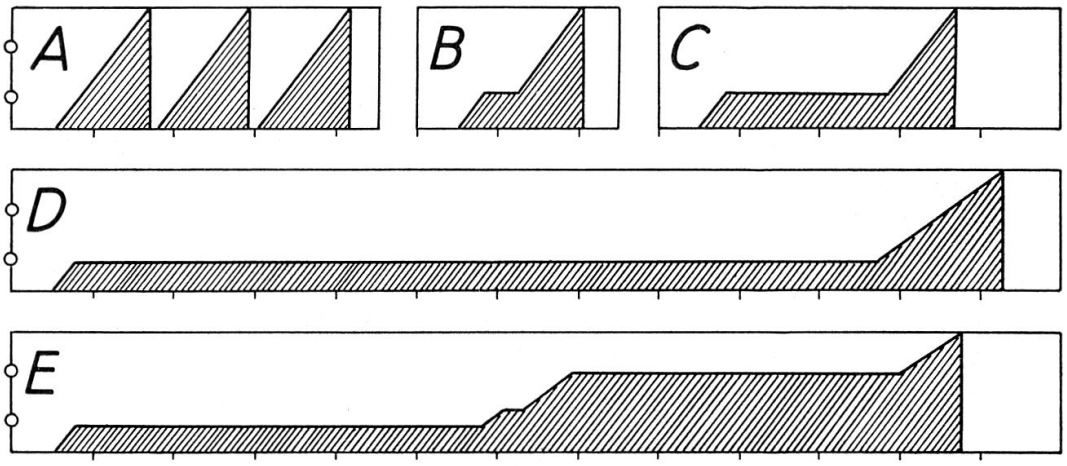


Abb. 12. — *Schematische Darstellung der Entwicklung von Diplazon fissorius in verschiedenen Wirten.* — A. in *Epistrophe balteata* ; B. in *Syrphus ribesii*, ohne Diapause ; C. in *Syrphus ribesii*, mit kurzer Diapause ; D. im normalen Wirt *Epistrophe bifasciata* ; E. in *Epistrophe bifasciata* neben *Diplazon pectoratorius*. — *Abszisse :* Monate (Mai, Juni, Juli ...). — *Ordinate :* Entwicklungsstadien (die beiden Kreise beziehen sich auf die L Ia und L V, welche in Diapause treten können). Die Dauer des L Ia-Stadiums richtet sich nach der Dauer des Altlarvenstadiums des Wirtes. Erklärung im Text.

duums ist der Parasit univoltin, oligovoltin oder polyvoltin. Bei dieser Regulierung der Generationenzahl kommt der Junglarve entscheidende Bedeutung zu, weil sie in physiologischer Hinsicht sehr eng an den Wirt gekoppelt ist und mit ihm immobilisiert und aktiviert wird. Sie bedarf zur Weiterentwicklung des Signals « Pupariumbildung », gleichgültig ob es wenige Tage nach dem Schlüpfen oder erst nach mehreren Wochen oder Monaten gegeben wird. Diese sich daraus ergebenden, verschiedenen Entwicklungszyklen sind in Abbildung 12 schematisch dargestellt. Bei Doppelparasitierung *fissorius* + *pectoratorius* erfährt die übliche Regulierung eine weitere Differenzierung, indem *fissorius* durch seinen Konkurrenten *pectoratorius* schon vor der Pupariumbildung mobilisiert wird und später noch eine zusätzliche Diapause im Altlarvenstadium einschaltet. Auch in diesem Spezialfall ist der Anschluss an den Entwicklungszyklus des Wirtes gewährleistet.

MARCHAL (1936) beschreibt eine ähnliche Abhängigkeit der Generationenzahl des Eiparasiten *Trichogramma cacaeciae* von derjenigen seiner Wirte. Dieser Parasit durchläuft im Laboratorium in Eiern von *Mamestra* 7—9 Generationen, in der univoltinen *Cacaecia rosana* dagegen nur 2. Die Wespe tritt als Altlarve in Diapause, für welche die Qualität der Eischale verantwortlich sein soll. Die physiologischen Zusammenhänge scheinen hier etwas anders zu liegen als bei *Diplazon fissorius*.

Die frühern und die oben angeführten Versuche zeigen ferner, dass zwischen Wirt und Parasit und unter den verschiedenen Parasiten ein enges Geflecht von Wechselbeziehungen besteht, welche wir im Folgenden nochmals zusammenfassen :

### *Wirkungen des Wirtes auf den Parasiten*

1. Hämogene Abwehrreaktion, Kapselbildung um die Parasiteneier (*Epistrophe balteata*, *Syrphus ribesii* gegen *Diplazon fissorius* und *E. balteata* gegen *D. laetatorius*).
2. Immobilisierung und Entwicklungsblockierung der Junglarven bei Eintritt des Wirtes in Diapause (*Diplazon fissorius* in *Epistrophe bifasciata* und *Syrphus ribesii*, *D. pectoratorius* in *E. bifasciata*).
3. Aktivierung der Junglarven im Moment der Pupariumbildung (*Diplazon fissorius* in *Epistrophe bifasciata*, *E. balteata* und *Syrphus ribesii*).

### *Wirkungen des Parasiten auf den Wirt*

4. Hemmung der hämogenen Abwehrreaktion durch Sekrete der Serosa (*Diplazon fissorius* gegen *Epistrophe balteata* und *Syrphus ribesii*).

5. Entzug von Protein oder Proteinderivaten durch die Serosa und die Haut der Junglarve L Ia (*Diplazon fissorius* in *Epistrophe bifasciata, E. balteata, Syrphus ribesii*).
6. Blockierung der imaginalen Differenzierung in der Wirtslarve (*Diplazon pectoratorius* in *Epistrophe bifasciata, Diplazon laetatorius* in *Epistrophe balteata*).
7. Blockierung der Häutung und Verpuppung im Puparium (*Diplazon fissorius* in *Epistrophe bifasciata, E. balteata* und *Syrphus ribesii*).
8. Parasitäre Aktivierung des Wirtes mit nachfolgender parasitärer Puparisierung und Häutung (*Diplazon pectoratorius* in *Epistrophe bifasciata*).
9. Abbau der Reserven im Fettkörper des Wirtes, partielle parasitäre Histolyse (*Diplazon fissorius* in allen Wirten, *Diplazon pectoratorius* in *Epistrophe bifasciata*).
10. Totale parasitäre Histolyse (alle *Diplazon*-Arten in allen Wirten).

*Wirkungen eines Parasiten auf einen andern im gleichen Wirt*

11. Gegenseitige Unterstützung in der Blockierung der hämogenen Abwehrreaktion des Wirtes (Eier von *Diplazon fissorius* in *Epistrophe balteata* und *Syrphus ribesii*).
12. Vorzeitige Aktivierung (Aktivierung von *Diplazon fissorius* L Ia vor der Pupariumbildung des Wirtes in *Epistrophe bifasciata* durch *Diplazon pectoratorius* und in *E. balteata* durch *Diplazon laetatorius*).
13. Herbeiführung einer Diapause im Altlarvenstadium nach vorzeitiger Aktivierung (bei *Diplazon fissorius* nach Doppelparasitierung mit *D. pectoratorius*).
14. Eliminierung von Konkurrenten der gleichen Art (*Diplazon fissorius* in *Epistrophe balteata* nach erfolgter Aktivierung, *Diplazon laetatorius* unmittelbar nach dem Schlüpfen der ersten Larve in *E. balteata*).
15. Eliminierung von Konkurrenten einer andern Art (rein mechanische Ausschaltung von *Diplazon pectoratorius* in *E. bifasciata* und *Diplazon laetatorius* in *E. balteata* durch die Junglarve L Ib von *D. fissorius*.

Schliesslich können wir versuchen, uns auf Grund der früher mitgeteilten Versuchsergebnisse (1948) und der Erfahrungen mit *Diplazon* unter Berücksichtigung der Literaturangaben bezüglich anderer Insektengruppen über den Wirkungsmechanismus der Diapause bei Syrphidenlarven ein ganz provisorisches Bild zu machen.

Die Larvenentwicklung der Schwebfliegen steht wie bei andern holometabolen Insekten im Zeichen der Stoffspeicherung. Fett und Proteine reichern sich in den Fettkörperzellen an. In polyvoltinen Arten *(Epistrophe balteata)* wachsen während dieser Speicherphase

nicht nur die larvalen Organe sondern auch die Imaginalanlagen und das Gehirn, so dass am Ende des Larvenwachstums der normale Reifezustand erreicht wird. Der reife Gehirn-Ringdrüsenkomplex sezerniert Hormone, welche die Pupariumbildung, Häutung, Verpuppung und imaginale Differenzierung veranlassen; die Speicherphase wird von einer Entwicklungsphase abgelöst. Bei univoltinen Arten *(Epistrophe bifasciata)* ist das Wachstum von Imaginalanlagen und Gehirn während der Speicherphase auffällig gehemmt. Nach Abschluss des äusserlichen Larvenwachstums bleibt ein beträchtliches Reifedefizit, das kleine Gehirn ist offenbar noch nicht imstande, das Tier in die Entwicklungsphase überzuführen, im Gegenteil gerät der Körper immer mehr in den Zustand der Entwicklungsblockierung. Bei oligovoltinen Arten mit fakultativer Diapause ist die Tendenz für die Schaffung eines Reifedefizites viel weniger ausgeprägt. Äussere Faktoren wie Ernährung, Temperatur, Wasserversorgung können die Wachstumsgeschwindigkeit der Imaginalorgane und des Gehirnes beeinträchtigen und schon vor Beginn der Diapause darüber entscheiden, ob das Tier in der Speicherphase stecken bleibt oder in die Entwicklungsphase übertritt. Die Diapause ist eine pathologisch anmutende Entwicklungsanomalie, welche auf eine Disharmonie im Wachstum innerer Organe zurückgeführt werden könnte.

Als Hormonlieferant steht die aus funktionell verschiedenen Zellgruppen zusammengesetzte Ringdrüse an erster Stelle. Nach VOGT (1942a) besteht sie bei *Drosophila*larven aus wenigstens 3 Komponenten: 1. Corpus allatum (Haufen kleiner Zellen am Vorderrand), 2. Pericardialdrüsen (grosse Zellen an beiden Flanken) und 3. Corpus cardiacum (am Hinterrand). Die Ringdrüsen der Syrphidenlarven zeigen einen ähnlichen Bau. Die Ringdrüse oder eine ihrer Zellgruppen veranlasst die Pupariumbildung (HADORN 1937) und die imaginale Differenzierung des Gehirnes (VOGT 1942b) bei *Drosophila*larven. Die Corpora allata hemmen anderseits die imaginale Differenzierung in Larven von Wanzen *(Rhodnius)*, im Seidenspinner und bei Stabheuschrecken *(Dixippus)* (WIGGLESWORTH 1942). In *Calliphora* und *Bombus* wie in andern Insekten sind die Corpora allata für die Dotterbildung in den Eiern unentbehrlich (THOMSEN 1948b, PALM 1948), dies gilt jedoch scheinbar nicht für Lepidopteren (WILLIAMS 1946). Nach WILLIAMS (1946, 1947, 1948) wird die Diapause von Saturniiden-Puppen *(Platysamia cecropia)* durch Sekrete der Prothorax-Drüse gebrochen und diese Drüse ihrerseits durch ein Hormon des vorübergehend abgekühlten Gehirns angeregt. Die Corpora allata scheinen hier die Diapause nicht direkt zu beeinflussen. Prothorax-Drüsen spielen eine wesentliche Rolle in der Embryonalentwicklung vieler Insekten und stehen bei Lepidopteren in Zusammenhang mit der Häutung, Verpuppung und imaginalen Entwicklung. In Dipterenlarven sind sie bisher noch nie nachgewiesen worden. Vielleicht entsprechen die Pericardialdrüsenzellen funktionell der Prothorax-Drüse.

Bei *Calliphora* scheinen die neurosekretorischen Zellen in der Pars intercerebralis des Protocerebrums die Corpora allata zu aktivieren, nach Entfernung dieser Drüsenzellen ist die Dotterbildung in den Ovarien gehemmt (THOMSEN 1948a).

Wenn wir diese heute noch recht spärlichen Literaturangaben auf unsere Syrphidendiapause übertragen, so darf man annehmen, dass die Speicherphase mit der Tätigkeit der Intercerebraldrüsen und des Corpus allatum, die Entwicklungsphase dagegen mit einem hormonalen Anstoss von der Seite des Gehirns und der Aktivität der Prothorax-Drüse (= Pericardialdrüse) zusammenhängt. In der Tat findet man in Syrphidenlarven unter der Ringdrüse vor der Öffnung der Aorta 2 Gruppen von je etwa 8 Intercerebraldrüsenzellen. Diese Zellen sind zeitweise asymmetrisch mit stark lichtbrechenden Sekrettropfen gefüllt und lassen sich schon unter der Präparierlupe als helle Flecken erkennen. Während der Diapause sind diese Zellen zweifellos sekretorisch tätig, denn der Füllungsgrad zeigt auffällige Schwankungen. Bei Trockenheit und leichter Schrumpfung der Larven, oft auch bei Aufbewahrung in tiefen Temperaturen oder bei Parasitierung durch *Diplazon pectoratorius* sind die Zellen mit Sekret vollgestopft ; nach Wässerung oder Überführung aus der Kälte in höhere Temperaturen verschwinden diese Sekrettropfen wieder bis auf kleine Reste. Die oft ausgeprägten periodischen Schwankungen in der Reaktionsgeschwindigkeit von Diapauselarven (SCHNEIDER 1948) können mit der Sekretion eines Hemmstoffes in der Nähe des Gehirnes zusammenhängen, und da die Entleerung der Intercerebraldrüsen nach Wässerung oder Temperaturerhöhung mit einer Verschärfung des Starrezustandes zusammenfällt, ist es nicht ausgeschlossen, dass die Intercerebraldrüsen diesen Hemmstoff produzieren oder seine Ausschüttung veranlassen. Ähnliche Drüsengruppen finden sich übrigens in der Raupe des Apfelwicklers während der Diapause.

Das Verhalten der Syrphidenparasiten spricht ebenfalls für die Gegenwart eines Hemmstoffes. Während die Immobilisierung der L Ia von *Diplazon fissorius* in *Epistrophe bifasciata* auf den Mangel eines äussern Reizes (Pupariumbildung) und einen autonomen Entwicklungsunterbruch zurückgeführt werden könnte, scheint die Blockierung der vorzeitig aktivierten *fissorius-* Junglarve während der Phase L Ib in der Diapauselarve von *Syrphus ribesii* eher vom Wirt diktiert zu sein. Die Junglarven von *Diplazon pectoratorius* werden wenige Tage nach ihren Wirten immobilisiert, wobei sie sehr unterschiedliche Grösse aufweisen können. Es ist, ohne Annahme eines äussern Hemmungsfaktors, nicht recht einzusehen, warum sie mit ihrer Blutmahlzeit nicht bis zum Abschluss des ersten Larvenstadiums fortfahren, da sie doch über proteolytisch wirksamen Speichel und einen funktionsfähigen Darmkanal verfügen. Die Haut der mit dem Wirt in Diapause tretenden Junglarven von *Diplazon fissorius* und *pectoratorius* ist hydrophil und für Wasser und viele darin gelöste Stoffe durchlässig, im

Gegensatz zu den Stadien II—V. Die Haut aller Stadien des polyvoltinen *D. laetatorius* zeigt dagegen ausgesprochen hydrophobe Eigenschaften; dieser Parasit ist nach unsern bisherigen Versuchen in Diapauselarven nicht lebensfähig. Es ist denkbar, dass die Durchlässigkeit der Haut bei *fissorius* und *pectoratorius*, auf Grund einer engen hormonalen Koppelung, für die beinahe simultane Immobilisierung von Wirt und Parasit verantwortlich ist.

Auch über die Natur und den Wirkungsmechanismus dieses hypothetischen Hemmstoffes können heute nur vage Vermutungen ausgesprochen werden. Die Hemmungen sind sehr wenig spezifisch: Blockierung der Mitosen in den embryonalen Geweben, Drosselung des Stoffwechsels, Reduktion der Herztätigkeit und der nervösen Leistungen. Eine Einzelbeobachtung führt uns vielleicht auf den richtigen Weg. Je 20 Diapauselarven von *Syrphus melanostomoides* wurden im September in konstante Temperaturen von —0,4, +3, 8,2, 12, 17 und 20° C übertragen. Nach 6 Wochen sezierten wir eine Serie und stellten ein maximales Wachstum der Augenanlagen bei 8,2° C fest. Die restlichen, zum Teil etwas geschrumpften Larven wurden zweimal reichlich mit Wasser versetzt. Nach weitern 6 Wochen hatte sich die Grösse der Augenanlagen in den verschiedenen Temperaturen durchschnittlich wie folgt verändert: +13, +11, —2, —8, —14, —11 %. Diese Verkleinerung der Augenanlagen in höheren Temperaturen muss mit Entquellungsvorgängen des Plasmas zusammenhängen. Erfahrungsgemäss führt eine Wässerung und Feuchthaltung von Diapauselarven in hoher Temperatur nach einer anfänglichen Aktivierung zu einer wesentlichen Verminderung der Reaktionsfähigkeit. Es könnte ein Zusammenhang bestehen zwischen der Entquellung larvaler und imaginaler Gewebe (Gehirn, Bauchmark) und der Verminderung der nervösen Leistungen.

*Epistrophe bifasciata* wird gelegentlich vom polyembryonalen Parasiten *Syrphophagus aeruginosus* DALM. (det. CH. FERRIÈRE) befallen. Die Ketten mit den noch sehr wenig differenzierten Embryonen findet man meist im hintern Abschnitt der Diapauselarven. Wenn der Wirt in Diapause tritt, kommt auch das Wachstum der Embryonen zum Stillstand. Die Parasitenlarven differenzieren sich und schlüpfen erst zur Zeit der Verpuppung des Wirtes im folgenden Frühjahr. Auch hier besteht eine enge hormonale Koppelung zwischen Wirt und Parasit. Im Sommer findet man zwischen Embryo und der membranösen, kugeligen Hülle einen mit Flüssigkeit gefüllten Mantel, welcher im Winter infolge einer Volumvergrösserung des Embryos wieder verschwindet. Vielleicht hängt dieses Phänomen auch mit Entquellungs- und Quellungsvorgängen im embryonalen Gewebe zusammen.

Fassen wir nun jene Beobachtungen zusammen, welche sich auf die Aktivierung von Syrphidenlarven und ihren Parasiten beziehen. Bekanntlich verlieren Diapauselarven bei wochenlanger Aufbewahrung in trockener Luft allmählich etwas Wasser. Nach Wasserresorption

durch die Analschläuche wird das Herz aktiviert und die Reaktionsfähigkeit vorübergehend wesentlich gesteigert. Bei *Syrphus ribesii* genügt dieser Anreiz nicht selten zur Einleitung der Verpuppung und Weiterentwicklung. Starre Junglarven von *Diplazon fissorius* lassen sich aktivieren, indem man sie in konzentrierter Rohrzuckerlösung etwas schrumpfen lässt und darauf in physiologische Kochsalzlösung überträgt, wo sie wieder quellen können. Die Proteinkugeln im Innern quellen dabei oft so stark, dass sie verschwinden. Auch Junglarven von *Diplazon pectoratorius* werden durch die Wässerung ihrer Wirte deutlich aktiviert. Altlarven von *Epistrophe balteata*, die ihren Darm entleert haben, sind oft glasartig durchsichtig. Dann beginnt sich die Larve vorn milchig zu trüben, und diese Veränderung schreitet allmählich bis in die hinterste Körperregion fort. Dies geht parallel mit der sekretorischen Tätigkeit der Pericardialdrüse und bald darauf bildet das Tier sein Puparium. Die Trübung ist zum Teil auf eine Änderung des Brechungsindex in den Fettkörperzellen zurückzuführen, wobei die Einschlüsse deutlicher hervortreten. Auch hier geht es offenbar um Quellungsvorgänge.

Der proteolytisch wirksame Speichel der Larve von *Diplazon pectoratorius* erzielt nun ähnliche Wirkungen wie die Pericardialdrüse des Wirtes (welche zur Zeit der normalen Pupariumbildung sekretorisch tätig ist !) und veranlasst eine parasitäre Pupariumbildung, wobei auch Herz und Darmkanal in auffälliger Weise aktiviert werden. Der Speichel führt je nach Konzentration zu einer Quellung des Proteins, zur Auflösung des Reserveeiweisses im Fettkörper oder schliesslich zum Angriff auf das Plasma der Wirtsgewebe. Bei dieser parasitären Aktivierung scheinen eher die Quellungsvorgänge als die Auflösung der Reserven im Fettkörper wesentlich zu sein, denn Proteinreserven sind — wenn vielleicht auch in ungeeigneter Form — auch im Blut der Diapauselarven vorhanden. Das hormonal autonome Ei von *Diplazon fissorius* kann, wie wir gesehen haben, auch aus dem Blut von Diapauselarven Aufbaustoffe resorbieren, und die Junglarve speichert allmählich in ihrem Körper Protein. Auch ein Beispiel aus der Literatur zeigt, wie Chemikalien, die als Bestandteil von Verdauungssäften Protein zum Quellen bringen, aktivierend wirken. BEDFORD (1944) gelang es, Seidenspinnereier einer univoltinen Rasse, welche normalerweise 8—10 Monate in Diapause liegen, durch ein Salzsäurebad zur Weiterentwicklung anzuregen.

Schliesslich können wir die L Ia von *Diplazon fissorius* als Indikator für das Hormon der Pericardialdrüse oder eines funktionell verwandten Stoffes verwenden. Der Parasit wird normalerweise in *Epistrophe bifasciata* und *E. balteata* erst zur Zeit der Pupariumbildung aktiviert und zur Nahrungsaufnahme angeregt. Es ist denkbar, dass er bei vorzeitiger Aktivierung ähnlichen Reizen ausgesetzt ist wie bei der normalen Pupariumbildung des Wirtes. Obwohl *Diplazon pectoratorius* schon im Verlauf der Larvenentwicklung seines Wirtes mit der

Nahrungsaufnahme beginnt, wird der gleichzeitig anwesende *D. fissorius* erst im folgenden Herbst aktiviert. Im polyvoltinen Wirt *E. balteata* stimuliert die Junglarve von *D. laetatorius* die *fissorius*-Larve dagegen schon unmittelbar nach dem Schlüpfen. In beiden Fällen wird der Speichel des Parasiten als einziges Sekret, welches nachweisbar in das Blut des Wirtes gelangt, *fissorius* aktivieren und die Pupariumbildung des Wirtes vortäuschen. Ferner wird *fissorius* in *Syrphus ribesii* wahrscheinlich infolge der haemogenen Abwehrreaktion vorzeitig aktiviert. Bei der Umwandlung von Lymphozyten zu Gallertmaterial am Larvenkörper quellen die Lymphozytenkerne und lösen sich auf. Diese Vorgänge, besonders wenn sie sich auf den rezeptorisch massgebenden Tentakelorganen abspielen, können wohl ähnliche Reaktionen auslösen wie die parasitäre Proteolyse. In diesem Zusammenhang ist die Tatsache bemerkenswert, dass in Diapauselarven die Abwehrreaktion gegen *fissorius*-Eier und Larven unterbleibt oder doch sehr langsam verläuft.

Die Erfahrungen mit Syrphiden und ihren Parasiten zeigen, dass bei der Diapause und Reaktivierung Entquellungs- und Quellungsvorgänge des Protoplasmas mitspielen. Es ist denkbar, dass dadurch die Zellaktivität und damit die Zellteilung, die nervöse Leistung und ganz allgemein der Stoffwechsel direkt beeinflusst werden. Diese Erscheinungen sind vermutlich nicht auf Insektenarten und Stadien, welche in Diapause treten, beschränkt, sondern stehen ganz allgemein im Dienste der Proteinspeicherung und Mobilisierung. Ein Hormon, welches die Speicherung und Entquellung von Protein im Fettkörper begünstigt, führt in Überdosierung vielleicht zur Entquellung des Plasmas und damit zur weitgehenden Hemmung der Zellaktivität.

## I. Zusammenfassung

1. *Diplazon fissorius* GRAV. besitzt 5 Larvenstadien. Die bisherigen Literaturangaben, wonach *Diplazon*arten nur 3 Larvenstadien durchlaufen sollen, sind revisionsbedürftig.

2. Die Junglarve trägt eine mit Kiefern bewehrte Kopfkapsel, die mit zahlreichen Sinnesorganen besetzt ist. Die grossen tentakelförmigen Sensillen oder Tentakelorgane scheinen als Chemorezeptoren zu funktionieren.

3. Die Junglarve tritt in 3 verschiedenen Entwicklungsphasen auf, welche als L Ia, b und c bezeichnet werden. Die Phase L Ia resorbiert durch die durchlässige hydrophile Körperhaut Eiweissderivate und speichert im Körper Protein, ohne Nahrung durch die Mundöffnung aufgenommen zu haben. Die Phase L Ib sezerniert Speichel in das Blut des Wirtes und füllt ihren Darm mit Blut. In der Phase L Ic verschwinden die Tracheen.

4. Die Stadien II bis IV sind rudimentäre Intermediärlarven. Ihr Kopf ist häutig, kieferlos und mit vereinzelten winzigen Sensorien

besetzt. Die 4 Häutungen folgen bei 20° C innerhalb 24—36 Stunden aufeinander ohne wesentliche Grössenzunahme.

5. Das Stadium V entspricht dem üblichen Altlarventyp bei Ichneumoniden und ist mit Kopfkapsel, Kiefern und zahlreichen Sensorien ausgestattet. Die Haut der Intermediär- und Altlarven ist hydrophob und für Wasser wenig durchlässig.

6. Die Junglarven bleiben in der Phase L Ia stehen, ohne Nahrung aufzunehmen, bis der Wirt sein Puparium bildet und zwar unabhängig davon, ob er sich weiterentwickelt *(Epistrophe balteata)* oder als Altlarve eine wochenlange *(Syrphus ribesii)* oder monatelange *(Epistrophe bifasciata)* Diapause einschaltet. Damit synchronisiert der Parasit seinen Entwicklungszyklus mit demjenigen seines jeweiligen Wirtes. Je nach dem Verhalten des Wirtes ist er polyvoltin, oligovoltin oder univoltin.

7. Nach der Pupariumbildung beginnt der Parasit mit der Nahrungsaufnahme (L Ib), er windet sich nach vorn und verhindert durch Speichelsekretion die Häutung, Verpuppung und imaginale Differenzierung des Wirtes. Dann häutet er sich und bewirkt als Altlarve die parasitäre Histolyse des Pupariuminhaltes.

8. In *Syrphus ribesii* wird die Junglarve vermutlich infolge der haemogenen Abwehrreaktion des Wirtes vorzeitig aktiviert, beginnt schon vor der Pupariumbildung mit der Nahrungsaufnahme und wird mit dem Wirt — sofern er in Diapause tritt — wieder immobilisiert. Mit dieser Anomalie verlängert sich die Diapausedauer, oder Wirt und Parasit gehen zugrunde.

9. Bei operativer Parasitierung entwickeln sich Eier von *Diplazon fissorius* normal in Diapauselarven, aktive Junglarven aus *Epistrophe balteata* werden in Diapauselarven immobilisiert und Junglarven aus Larven von *E. bifasciata* in *E. balteata* aktiviert.

10. Junglarven von *Diplazon pectoratorius* beginnen in *Epistrophe bifasciata* im Gegensatz zu *D. fissorius* unmittelbar nach dem Schlüpfen mit der Nahrungsaufnahme. Durch Speichelsekretion wird das Wachstum von Gehirn und Imaginalanlagen blockiert. Damit verliert der Wirt seine hormonale Autonomie.

11. Die von *Diplazon pectoratorius* parasitierten Diapauselarven bilden vorzeitig schon im Verlauf der herbstlichen Abkühlung Puparien. Abschnürungsversuche zeigen, dass Pupariumbildung und Häutung durch Sekrete des Parasiten ausgelöst werden. Die Reaktion des Wirtes erfolgt erst, nachdem sich der Parasit selbst gehäutet hat (Parasitäre Pupariumbildung und Häutung). Nach der parasitären Histolyse tritt die Altlarve von *pectoratorius* in Diapause und überwintert in diesem Zustand.

12. Wenn Diapauselarven von *Epistrophe bifasciata* von je einer Junglarve von *Diplazon pectoratorius* und *D. fissorius* parasitiert sind, so wird im Herbst durch *pectoratorius* nicht nur der Wirt, sondern auch die *fissorius*-Junglarve aktiviert. *D. fissorius* bekämpft nachher den

Konkurrenten, schaltet ihn rein mechanisch aus und geht als Altlarve in Diapause. Damit findet der Parasit trotz vorzeitiger Aktivierung wieder den Anschluss an den Entwicklungszyklus seines Wirtes.

13. Schliesslich werden die bisher beobachteten Wechselwirkungen zwischen Syrphiden und ihren Parasiten zusammengestellt und es wird versucht, für das Phänomen der Diapause eine vorläufige Deutung zu geben.

14. Bei Syrphidenlarven scheint das Auftreten der Diapause mit dem in extremen Fällen leicht messbaren Reifedefizit zusammenzuhängen. Während der Diapause wird ein Hemmstoff sezerniert. Bei der Diapause und Reaktivierung spielen Entquellung und Quellung des Plasmas mit, und zwischen den Syrphidenparasiten und ihren Wirten besteht eine enge hormonale Koppelung.

## K. Literatur


BEDFORD, E. C., 1944. *Continuous rearing of the Silkworm.* J. ent. Soc. sthrn. Afr. *7*, 68—72.

BEIRNE, B. P., 1941. *British species of Diplazonini (Bassus Auct.) with a study of the genital and postgenital abdominal sclerites in the male (Hym., Ichneum.).* Trans. Roy. Ent. Soc. London, *91*, 661—712.

BHATIA, M. L., 1938. *On some larval stages of two species of Ichneumonidae, Bassus tetragonus* THUNB. *and Homocidus fissorius* GRAV. *parasitizing Sphaerophoria flavicauda* ZETT. Parasitology, *30*, 502—510.

CLAUSEN, C. P., 1940. *Entomophagous Insects.* New York.

ESCHERICH, K., 1942. *Die Forstinsekten Mitteleuropas, 5*, Berlin.

HADORN, E., 1937. *Hormonale Kontrolle der Puparium bildung bei Fliegen.* Naturwissenschaften, *25*. 681—682.

KAMAL, M., 1927. *Biological studies on some Hymenopterous Parasites of aphidophagous Syrphidae.* Minist. of Agriculture, Egypt, Techn. and Scient. Service, Ent. Bul. 207.

MARCHAL, P., 1936. *Les Trichogrammes.* Ann. des Epiphyt. et de Phytogénét. *2*, 447—550.

PALM, N. B., 1948. *Normal and pathological histology of the ovaries in Bombus* LATR. *(Hymenopt.).* Opusc. Entomolog. Suppl. 7.

PARKER, H. L., 1931. *Macrocentrus gifuensis* ASH., *a polyembryonic Braconid parasite of the European Corn borer.* U. S. Dep. Agric. Techn. Bul. 230.

SCHNEIDER, F., 1948. *Beitrag zur Kenntnis der Generationsverhältnisse und Diapause räuberischer Schwebfliegen.* Mittl. Schweiz. Ent. Ges., *21*, 249—285.

— 1950. *Die Abwehrreaktion des Insektenblutes und ihre Beeinflussung durch die Parasiten.* Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich, *95*, 22—44.

THOMSEN, E., 1948a. *Effect of removal of neurosecretory cells in the brain of adult Calliphora erythrocephala* MEIG. Nature, *161*.

— 1948b. *The gonadotropic hormones in the Diptera.* Bul. Biolog. de France et de Belgique. Suppl. 33.

VOGT, M., 1942a. *Ein drittes Organ in der larvalen Ringdrüse von Drosophila.* Naturwissenschaften, *30*, 66—67.

— 1942b. *Zur hormonalen Bedeutung des Drosophila-Gehirnes und seiner hormonal bedingten imaginalen Entwicklung.* Naturwissenschaften, *30*, 470—471.

WIGGLESWORTH, V. B., 1942. *The Principles of Insect Physiology.* London.

WILLIAMS, C. M., 1946. *Physiology of insect diapause,* I. Biol. Bul. *90*, 235—243.

— 1947. *Physiology of insect diapause,* II. Biol. Bul. *93*, 89—98.

— 1948. *Physiology of insect diapause,* III. Biol. Bul. *94*, 60—65.