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

Herausgeber: Schweizerische Entomologische Gesellschaft

Band: 58 (1985)

Heft: 1-4: Fascicule-jubilé pour le 80e anniversaire du Prof. Dr. Paul Bovey = Festschrift zum 80. Geburtstag von Prof. Dr. Paul Bovey

Artikel: Ein Diapausesekret bei Wasserläufern (Hemiptera, Gerridae)

Autor: Hauser, Rudolf

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-402192

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: 04.12.2025

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

MITTEILUNGEN DER SCHWEIZERISCHEN ENTOMOLOGISCHEN GESELLSCHAFT
BULLETIN DE LA SOCIÉTÉ ENTOMOLOGIQUE SUISSE
58, 511–525, 1985

Ein Diapausesekret bei Wasserläufern (Hemiptera, Gerridae)[1]

RUDOLF HAUSER
Zoologisches Institut der Universität, Baltzerstrasse 3, CH-3012 Bern

A diapause secretion in pondskaters (Hemiptera, Gerridae) – The adults of European Gerrids overwinter on land in a reproductive diapause. Before leaving the water surface animals commited to diapause develop a characteristic coat of densely packed, tiny particles covering the whole of the body surface. This occurs in all the 9 species investigated although only feebly in *Gerris najas*. We named this newly discovered phenomenon diapause coat or diapause signals. The mode of development of the diapause signals is described, and their secretory origin is established by scanning electron microscopy. Diapause signals are very useful for predicting imminent diapause of a given individual, but their true function is most certainly that of an adaptation for overcoming adverse diapause conditions.

Viele Insekten, darunter auch die zehn einheimischen Wasserläuferarten der Familie Gerridae, überwintern als Imagines in einer reproduktiven Diapause. Ausser der Reproduktionshemmung gehören zur Überwinterungsdiapause auch Anpassungen zur Überwindung der lebensfeindlichen Jahreszeit. Sie werden meist bereits während der Prädiapause im Spätsommer und Herbst in die Wege geleitet und umfassen u.a. den Aufbau eines Reservefettkörpers, die Einlagerung von Gefrierschutzsubstanzen in die Hämolymphe und zu gegebener Zeit die Dislokation in ein passendes Winterquartier. Die Überwinterungsdiapause ist also syndromartig durch einen ganzen Komplex von Symptomen gekennzeichnet, die physiologischer und ethologischer Natur, aber nur ganz selten morphologisch fassbar sind. Die Diagnose einer bevorstehenden oder aktuellen Diapause bei einem gegebenen Insekt aufgrund seiner äussern Erscheinung ist daher nur in Ausnahmefällen möglich (BECK, 1980). Eine solche Ausnahme glauben wir bei Gerriden entdeckt zu haben.

Im Verlaufe einer mehrjährigen Freilanduntersuchung zur Dynamik einer partiell bivoltinen Population von *Gerris lacustris* (ZIMMERMANN & HAUSER, in Vorbereitung) fiel uns auf, dass regelmässig fast alle der jährlich gegen 2000 Nachkommenimagines, die ab Ende Juni bis in den Herbst hinein auftraten, und die wir jeweils sofort nach der Imaginalhäutung individuell markierten, ungefähr nach einer Woche anfingen, einen eigenartigen «Hautausschlag» zu entwickeln. Er bedeckte die gesamte, exponierte Körperoberfläche inklusive Antennen, Beine und Flügelgeäder und verstärkte sich im Laufe von zwei bis drei Wochen deutlich. Bei 16facher Binokularvergrösserung erwies sich der Belag als aus kleinen, dichtstehenden regelmässig verteilten Partikelchen bestehend (vgl. dazu die Abb. 1 und 2). Einige wenige Tiere (je nach Jahr zwischen 1 und 4%) blieben indessen vom Befall verschont. Es wa-

[1] Als Vortrag gehalten anlässlich des Symposiums über Wasserläufer am «XVII International Congress of Entomology» in Hamburg (20.–26.8.1984) und des Symposiums über aquatische Insekten an der Jahresversammlung der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft in Lausanne (23./24.3.1985).

ren allesamt Weibchen, die sich durch ihre hellere Brustunterseite als subitan (unmittelbar) fortpflanzungsfähig zu erkennen gaben (ANDERSEN, 1973; VEPSÄLÄINEN, 1978; HAUSER, 1982) und Männchen, die tatsächlich mit ihnen in Kopula beobachtet worden waren. Von den jährlich über 1800 befallenen Tieren dagegen war kein einziges jemals kopulierend angetroffen worden. Sie verschwanden jeweils ungefähr einen Monat nach der Adulthäutung von der Wasseroberfläche. Schon ab Mitte August und dann während des ganzen Herbstes und Winters konnten einige von ihnen an Land unter Steinplatten und ausgelegten Brettern in einer typischen Diapausestellung (HAUSER, 1982) aufgefunden werden. Durchschnittlich etwa 30% der Markierten kehrten im Frühjahr auf das Herkunftsgewässer zurück. Sie trugen dabei den Belag noch immer, verloren ihn aber im Verlaufe von ein bis zwei Tagen fast vollständig, vermutlich durch intensives Putzen. Bis zu ihrem Tod im Verlaufe des Sommers bewahrten sie die für Gerriden übliche saubere Körperoberfläche.

Regelmässigkeit und zeitliche Voraussagbarkeit des Auftretens und die klare Zuordnung des Phänomens in der Population drängten zwei leicht überprüfbare Hypothesen auf:

1) Der «Herbstbelag» ist eine normale (d.h. nicht pathologische), allgemein verbreitete Erscheinung bei *G. lacustris* und möglicherweise auch bei andern Gerrisarten.
2) Seine Ausbildung ist mit der Determination des Individuums zur Diapause (Diapausepflichtigkeit) gekoppelt. Der Belag entsteht während der Prädiapause und kündigt die bevorstehende Diapause zuverlässig an. Dadurch verdient er die Bezeichnung Diapausebelag, Diapausesignal oder Diapausezeichen (letzteres für die einzelnen Partikelchen).

Das Ziel der hier vorgelegten Untersuchungen war, diese Hypothesen an Freiland- und Laborpopulationen aller uns zugänglichen mitteleuropäischen Arten zu testen und Ursprung und Entwicklung des Belages mithilfe kohärenter Fotoserien individueller Tiere und rasterelektronenmikroskopischer Aufnahmen der Körperoberfläche zu ergründen.

Die Originalbeobachtung des Phänomens wurde vom Autor gemacht. Er hat aber seinen ehemaligen und derzeitigen studentischen Mitarbeitern CH. HALDIMANN, B. GROSSEN und M. ZIMMERMANN für Hilfe und Anregungen bei der Verifizierung des Befundes zu danken.

MATERIAL UND METHODEN

Tiere

Die untersuchten Arten bzw. Populationen und ihre Herkunft sind in Tabelle 1 zusammengestellt. Es ist ersichtlich, dass von den zehn in der Schweiz vorkommenden Arten (DETHIER & MATTHEY, 1977) deren neun zur Verfügung standen. Von einigen konnten auch Populationen aus Frankreich und Grossbritannien einbezogen werden. *Gerris rufoscutellatus,* die zehnte Art, hat sich bis heute erfolgreich unseren Zugriffen entzogen (für Standortmeldungen wären wir dankbar).

Zuchten

Alle genannten Arten können in Dauerzucht im Labor gehalten werden (GROSSEN, unpubl. Lizentiatsarbeit). Einige lassen sich fotoperiodisch in der Weise manipulieren, dass gleichzeitig unmittelbar fortpflanzungsfähige (subitane) und diapausepflichtige Imagines entstehen (Tab. 2). Andere Arten scheinen, wenigstens bei den von uns während der Aufzucht angebotenen Fotoperioden (18 L : 6 D = «Langtag», 10 L

Tab. 1: Übersicht über die untersuchten Arten und Populationen der Gattung Gerris s. lat.

Art	Populationen
G. lacustris	Garten Zoolog. Institut Bern, seit 1978 Uttigen (BE), seit 1978
G. odontogaster	Naturschutzreservat Auried (FR), 1983 Siselenweiher (BE), 1983
G. argentatus	Auried (FR), 1983 Kallnach (BE), 1983
G. gibbifer	Wachseldornmoos (BE), 1983 Le Cachot (NE-Jura), 1983 Bois des Lattes (NE-Jura), 1983
G. thoracicus	Auried (FR), 1983
G. lateralis	Rubigen (BE), 1983 Le Cachot (NE), 1983 Bois des Lattes (NE), 1983
G. costae	Grosse Scheidegg (BE), 1983 Ottenleuenbad (BE), 1984 La Godivelle (Auvergne, France), 1982 Lac de Bouillouse (Pyr.or., France), 1984 Oban u.a.o. (Scotland), 1983 College Valley (Northumberland GB), 1979/1983
G. paludum	Kallnach (BE), 1983 Amsoldingen (BE), 1983
G. najas	Elfenau (BE), 1983 Lac des Settons (Morvant, France), 1981

Fundorte in der Schweiz: BE = Kt. Bern, Fr. = Kt. Fribourg, NE = Kt. Neuchâtel

: 14 D = «Kurztag» und natürlich zunehmender Langtag), immer eine obligatorische Diapause einzulegen (Tab. 2). Diapausepflichtige Tiere verkriechen sich etwa einen Monat nach der Imaginalhäutung auch bei hohen Umgebungstemperaturen (> 20°C) in die Löcher eines ins Zuchtbecken gestellten Ziegelsteins (Hauser, 1982). Sie werden in kleine Tontöpfe übertragen, die mit der Basis in Wasser stehend, im Kühlschrank (4–5°C) aufbewahrt werden. Unter diesen Bedingungen vollenden die Gerriden ohne nennenswerte Ausfälle innerhalb ca. 3–4 Monaten die Diapause und können dann zur Weiterzucht verwendet werden. Als Futter haben sich Schaben (*Nauphoeta* u.a.) vorzüglich bewährt. Sie sind leicht in grossen Mengen zu züchten und werden auch nach monatelanger Aufbewahrung im Tiefkühlschrank ohne weiteres angenommen. Selbst Junglarven lassen sich damit füttern.

Lebendfotographie

Ganz- oder Teilansichten von mit CO_2 narkotisierten und mit Seidenfarbe (SILKA von Talens) individuell markierten Tieren wurden in bestimmten Zeitabständen

mit dem Wild-Fotomakroskop M400 aufgenommen. Besonders bewährten sich bei «Reiheuntersuchungen» Polaroidaufnahmen unter Verwendung des schwarzweiss Films «Land Pack, Typ 667».

Rasterelektronenmikroskopie

Die Bilder wurden nach der üblichen Präparation (Trocknung, Goldbedampfung) der Objekte auf einem Instrument der Marke Philips PSEM 500 im Anatomischen Institut der Universität Bern von Herrn Karl Babl aufgenommen. Ihm und der Institutsleitung danken wir an dieser Stelle für das generöse Entgegenkommen.

RESULTATE

Vorkommen des «Herbstbelages» bei mitteleuropäischen Gerriden

Von den in Tabelle 1 aufgeführten Populationen wurden jeweils im Herbst der angegebenen Jahre Stichproben (20–40 Stück) auf das Vorkommen des Belages hin untersucht. Dies geschah in einzelnen Fällen nur im Feld; meistens aber wurden die Tiere mitgenommen und in Freilandbecken bis zum eigentlichen Diapausebeginn (=Verlassen der Wasseroberfläche) gehalten. Immer besass ein Teil der Tiere bereits am Fangtag den Belag in unterschiedlicher Ausbildungsintensität; bei den übrigen entwikkelte er sich im Verlaufe der nächsten Tage und Wochen (ausgenommen bei vereinzelten Subitantieren). Eine gewisse Abweichung war bei *G. najas* zu beobachten. Die Imagines, obschon nicht reproduktiv, verliessen im Gegensatz zu allen andern die Wasseroberfläche nicht innerhalb 3–4 Wochen, sondern erst, als es wirklich kalt wurde; und sie bildeten auch nur Andeutungen eines Belages aus. Dieses Verhalten wurde auch in Laborzuchten unter Kurztagbedingungen bestätigt. *G. najas* blieben hier bei 20°C ohne sich zu reproduzieren und ohne Belagsbildung hartnäckig über Monate auf dem Wasser.

In Becken im Freien überwinterte Tiere trugen bei ihrem ersten Wiedererscheinen auf dem Wasser im Frühjahr den Belag noch immer, verloren ihn aber innerhalb von 2–3 Tagen fast vollständig (fotographisch belegt). Das gleiche wurde im Felde beobachtet, wo an warmen Vorfrühlingstagen vorher gerrisfreie Gewässer innerhalb von wenigen Stunden ausnahmslos von belagtragenden Tieren besiedelt wurden. Später eingeflogenen Tieren konnte man aufgrund des Vorhandenseins bzw. Fehlens des Belages ansehen, ob sie direkt aus dem Überwinterungsversteck kamen, oder ob sie sich vor dem Auftauchen auf dem Untersuchungsgewässer schon anderswo aufgehalten hatten.

Korrelation der Belagsbildung mit der Diapausepflichtigkeit

Alle einheimischen *Gerris*arten sind mit verhältnismässig geringem zeitlichem und finanziellem Aufwand im Labor züchtbar, und einige lassen sich hinsichtlich der Alternative subitane Fortpflanzung/Diapausepflichtigkeit fotoperiodisch manipulieren (Grossen, l. c.). Andere Arten dagegen sind (wenigstens nach bisherigen Erfahrungen) wohl eher einer obligatorischen Diapause unterworfen, neigen aber doch dazu, hin und wieder einen «spontanen» subitanen Durchbrenner zu produzieren. Jedenfalls sind die Voraussetzungen vorhanden, die erlauben, den Zusammenhang Belagsbildung/Diapause experimentell zu überprüfen.

Die mit sieben Arten bei verschiedenen Lichtprogrammen durchgeführten Aufzuchten ab Ei und die dabei gewonnenen Resultate sind in Tab. 2 zusammengestellt. Die Tiere wurden in der Regel ca. einen Monat, nachdem die letzten ihre Adulthäu-

Tab. 2: Resultate von Aufzuchtversuchen

	KURZTAG 10:14 (20°C)					LANGTAG 18:6 (20°C)					NAT.PHOTOPERIODE (20±4°C)				
	IH	VA	DZ	G+	N+	IH	VA	DZ	G+	N+	IH	VA	DZ	G+	N+
G. LACUSTRIS	12.-20. XI. 83	27.XII. 83	+ 23	0		7.-15. XI. 83	27.XII. 83	+ 0		+	6.-17. VII. 81	16.VIII. 81	+ 17	0	+
			— 0					— 37	37				— 12	11	
G. ODONTOGASTER	4.- ? I. 84	17.II. 84	+ 64	0		4.- ? I. 84	17.II. 84	+ 5	0	+					
			— 0					— 14	11						
G. ARGENTATUS	2.-10. VII.84	31.VII. 84	+ 10	0		25.VI. -2.VII. 84	31.VII. 84	+ 0		+	22.-29. VI. 84	31.VII. 84	+ 0		+
			— 0					— 14	13				— 14	14	
G. THORACICUS	25.-29. VI. 84	16.VII. 84	+ 12	0		18.-25. VI. 84	16.VII. 84	+ 17	0	+	18.-25. VI. 84	16.VII. 84	+ 2	0	+
			— 0					— 7	7				— 6	5	
G. GIBBIFER											17.-25. VI. 84	17.VII. 84	+ 23	0	+
													— 3	2	
G. COSTAE						26.IV. -10.V. 84	6.VI. 84	+ 49	0	[+]	17.-22. VI. 84	31.VII. 84	+ 38	0	
								— 2F	2				— 2M	2	
G. LATERALIS	21.-29. VI. 84	31.VII. 84	+ 22	0		15.-21. VI. 84	31.VII. 84	+ 9	0		21.-29. VI. 84	31.VII. 84	+ 19	0	
			— 0					— 0					— 0		

IH: Periode der Imaginalhäutungen
VA: Datum des Versuchsabbruchs
DZ: Anzahl der Tiere mit (+) und ohne (-) Diapausezeichen
F: Weibchen M: Männchen

G+: Anzahl von Tieren mit reifen Ovarien oder entwickelten Samenblasen
N+: Nachkommen (befruchtete Eier und/oder Larven) bei Versuchsabbruch im Zuchtbecken vorhanden.
[+]: unbefr. Eier

tung hinter sich gebracht hatten, auf Vorhandensein bzw. Fehlen des Belags hin untersucht, anschliessend getötet und in 70%igem Alkohol konserviert. Der Belag bleibt dabei erhalten. Die anschliessende Sektion zeigte, ob die Weibchen Ovarien mit reifen Eiern oder nur mit kleinen Oozyten enthielten (Abb. 1: a2, b2) und ob bei den Männchen die Geschlechtsgänge (vor allem die «Samenblasen») funktionell oder noch undurchlässig waren (Abb. 2: a2, b2). Aufgrund der Ausgangshypothese waren die in Abb. 1 und 2 bei vier *G. gibbifer* gefundenen Beziehungen zwischen äusserer Erscheinung und Reproduktionsstatus ganz allgemein zu erwarten. Die Befunde lassen sich wie folgt zusammenfassen:

Die belagtragenden Individuen waren, gleichgültig unter welchen fotoperiodischen Bedingungen sie sich entwickelt hatten, ausnahmslos reproduktiv gehemmt. Zudem hatten sich die meisten von ihnen bei Versuchsabbruch bereits an oder in den im Becken vorhandenen Ziegelstein zurückgezogen. Dagegen befanden sich die 111 belagfreien noch alle auf dem Wasser. Von ihnen erwiesen sich 104 (94%) als reproduktionsreif, und in den betreffenden Becken hatte es bereits Eier und meist auch Junglarven. Was es mit den paar Unentschlossenen auf sich hat, ist vorläufig noch unklar. Auch Grossen (l. c.) hat sie in seinen Laborzuchten des fotoinduktiblen *G. lacustris* vereinzelt gefunden. Es scheint, als ob sie bei der Zuweisung zum einen oder andern Typ buchstäblich zwischen Stuhl und Bänke gefallen wären. Jedenfalls könnten sie ein Beispiel für die von Beck (1980) gemachte Feststellung sein, dass Reproduktionshemmung und Vorbereitung zur Überwinterung, obschon in der Regel gekoppelt, nicht unbedingt durch den gleichen Determinationsmechanismus bestimmt sein müssen und daher unter gewissen Bedingungen getrennt auftreten können. Konkret stellt sich im vorliegenden Fall die Frage, ob die belagfreien, nicht reproduktiven Individuen doch noch an Land gegangen und überwinterungsfähig gewesen wären, also normal diapausiert hätten. Wir sind der Meinung, dass sie dies getan hätten (Hypothese), und dass in Zukunft aus ihnen interessante Hinweise auf Induktion und Induktoren des Diapause-«Syndroms» gewonnen werden können.

Sieht man von diesen Zweifelsfällen ab, so darf gesagt werden, dass Belagsausbildung und Diapausepflichtigkeit beziehungsweise Ausbleiben des Belags und subitane Aufnahme der Fortpflanzungstätigkeit eng zusammenhängen. Wir sprechen also mit Recht von einem Diapausebelag, wenn wir die Gesamterscheinung meinen, von Diapausesignal, wenn der prognostische Wert hervorgehoben werden soll und von Diapausezeichen, wenn wir mehr die einzelnen Partikelchen ins Auge fassen.

Die äusserlich sichtbare Entwicklung der Diapausezeichen

Diapausezeichen (DZ) werden während der Prädiapause gebildet. Unmittelbar nach der Imaginalhäutung und Auspigmentierung fehlen sie noch; aber manchmal lassen sie sich schon am Tage danach bei 40facher Binokularvergrösserung andeutungsweise erkennen. Für die sieben in Tab. 2 aufgeführten Arten liegen Protokolle vor, in denen die Intensität der DZ-Ausbildung bei den einzelnen Individuen in Zuchten mithilfe einer Punktebewertung periodisch beurteilt wurde. Daraus geht eindeutig hervor, dass sich bis zum Verschwinden der Tiere von der Wasseroberfläche der Diapausebelag kontinuierlich verstärkt. Eine objektive Beurteilung seiner Entwicklung ist aber nur möglich, wenn aufeinanderfolgende Zustände im Bilde miteinander verglichen werden können, wenn also vom gleichen Tier in bestimmten Zeitabständen aufgenommene Fotografien vorliegen. Für die fotographische Analyse wählten wir *G. costae*, eine Art also, die nach allen bisherigen Erfahrungen unabhängig vom gebotenen Lichtprogramm diapausepflichtige Imagines liefert. Es wurden zwei Zuchtbecken mit

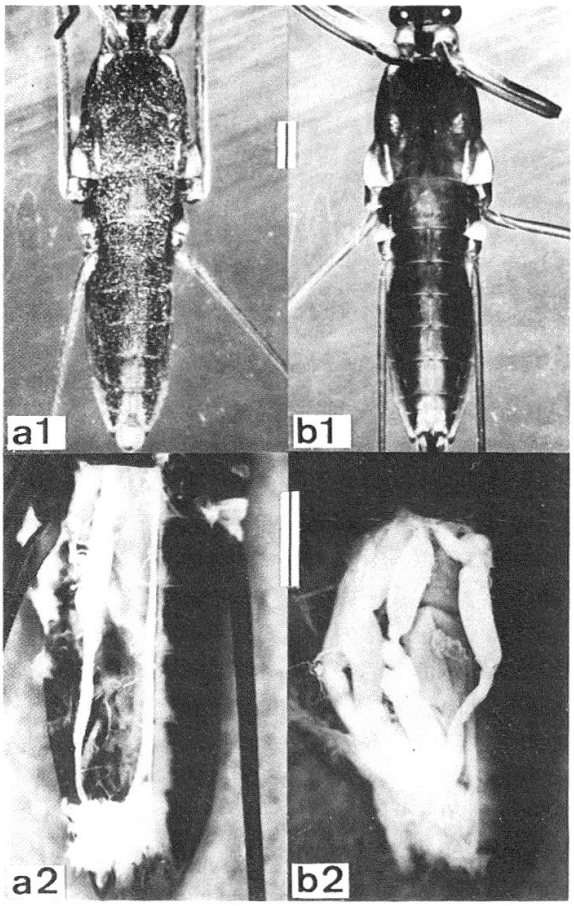

Abb. 1: *Gerris gibbifer:* 2 Weibchen 30 Tage nach der Imaginalhäutung. a: diapausepflichtig, mit Diapausezeichen (a 1) und unreifen Ovarialschläuchen (a 2). b: subitan, ohne Diapausezeichen (b 1) und mit reifen Eiern (b 2) Massstäbe: 1 mm

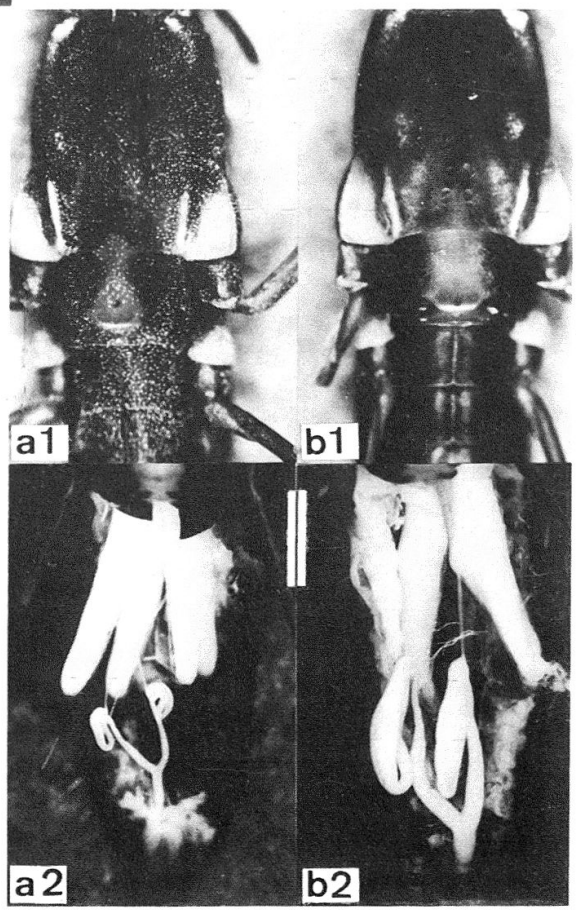

Abb. 2: *Gerris gibbifer:* 2 Männchen 30 Tage nach der Imagainalhäutung. a: diapausepflichtig, mit Diapausezeichen (a 1) und rudimentären Geschlechtsgängen (a 2). b: subitan, ohne Diapausezeichen (b 1) und mit funktionellen Geschlechtsgängen (b 2). Massstab: 1 mm

Larven des ersten Stadiums angesetzt, das eine mit direkten Nachkommen von Eltern aus der Population Grosse Scheidegg, das andere mit solchen von schottischen Eltern, die im Herbst 1983 gefangen und im Kühlschrank «überwintert» worden waren. Die Tiere wurden unter Verwendung unseres Punktecodes ein paar Stunden nach der Imaginalhäutung fortlaufend numeriert und so für ihr ganzes weiteres Leben individuell erkennbar gemacht. Von den 31 «Schweizern» wurden 10, von den 18 «Schotten» 4 periodisch fotografiert und zwar 1, 8, 17, 29, und 42 Tage nach der Imaginalhäutung. Neben Totalaufnahmen von dorsal und ventral (Abb.3) wurden auch Detailaufnahmen des Pronotums und der Flügel, sowie der Thorax- und Abdominalsternite gemacht (Abb. 4).

Das Ergebnis war derart einheitlich, dass es anhand der Fotoserie irgend eines der 14 Tiere demonstriert werden kann. Wir wählten das schottische Weibchen mit der Nr. 201, das sich als erstes der Serie am 8.5.84 zur Imago gehäutet hatte. Abb. 3 zeigt das ganze Tier von dorsal und ventral nach (ungefähr) einer Woche, einem halben und einem ganzen Monat. Es ist ersichtlich, dass nach einem Monat die ganze Oberfläche mit DZ bedeckt ist, inklusive der Adern der Deckflügel. Hier nicht abgebildete Detailaufnahmen belegen dies noch deutlicher. Auf den Aufnahmen vom 17. Tag sind die Flügel noch frei von DZ, während sie sich an allen andern Körperstellen bereits erkennen lassen. Acht Tage nach der Imaginalhäutung ist scheinbar noch nirgends etwas vorhanden. Doch das wird durch Auflösungsverluste beim Umkopieren bloss vorgetäuscht. Direktbeobachtung und Originalkopie des Negativs zeigen eindeutig das Vorhandensein des noch sehr schwach ausgebildeten Belags auf der Ventralseite, nicht aber auf Pronotum und Deckflügeln. Von den Detailaufnahmen werden lediglich diejenigen der ventralen Thoraxregion im zeitlichen Vergleich präsentiert (Abb. 4). Hier ist das Vorhandensein der DZ am 8. Tag nach der Imaginalhäutung ganz klar zu erkennen, während nach einem Tag (ausser einigen Schmutzpartikelchen) noch nichts zu sehen ist. Wiederum beruht das scheinbar vollständige Fehlen auf Kopierverlusten. Auf den Originalbildern sind die DZ als dichtstehende feinste Pünktchen unzweideutig vorhanden. Die vergleichende, für den ganzen Versuch und alle andern bisher durchgeführten Versuche repräsentative Betrachtung der Abb. 4 erlaubt die folgenden, allgemein gültigen Aussagen:

a) Die Ausbildung der DZ beginnt kurz nach der Imaginalhäutung und setzt sich während der ganzen Prädiapause fort. Sie erreicht vor dem 30. Tag nach Imaginalhäutung, also zum Zeitpunkt, da die Tiere in das Diapauseversteck abwandern, ihr Maximum. Am Diapauseort (42. Tag) findet keine Verstärkung mehr statt.
b) Die maximale Zahl der Diapausezeichen (der einzelnen Pünktchen oder Partikelchen) steht von Anfang an fest. Die progressive Verstärkung des Belags beruht auf dem Grösserwerden der einzelnen Partikelchen.

Der endogene Ursprung der Diapausezeichen

Es ist kaum anzunehmen, dass der doch recht auffällige «Hautausschlag» bisher allen mit Wasserläufern vertrauten Zoologen völlig entgangen ist. Wahrscheinlich haben sie ihn als Verschmutzung abgetan und daher nicht weiter beachtet. Äusserungen von Teilnehmern am Gerriden-Symposium anlässlich des Internationalen Entomologenkongresses 1984 in Hamburg deuten jedenfalls in diese Richtung. Selbst wenn es sich tatsächlich um einen Belag exogener Herkunft handelte, verdiente er aufgrund seines differentiellen Auftretens die Bezeichnung Diapausesignal. Indessen lässt die räumlich und zeitlich geordnete Entwicklung der DZ kaum noch Zweifel darüber zu, dass sie endogenen Ursprungs sind. Aufgrund dieser Feststellung lässt sich postulieren,

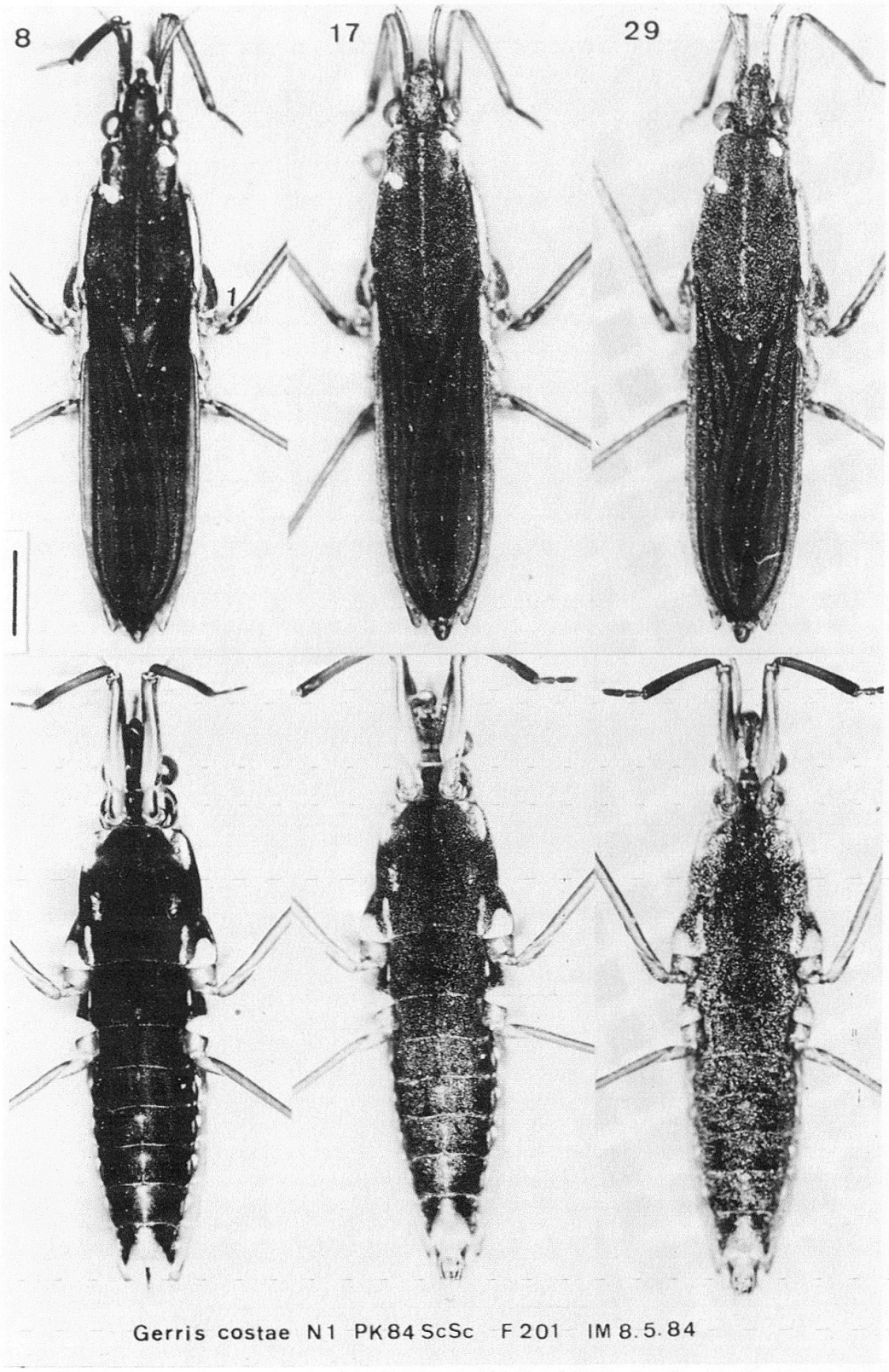

Abb. 3: Dorsal- und Ventralansicht des diapausepflichtigen Weibchens 201. Zahlen: Tage nach Imaginalhäutung. Massstab: 2 mm.

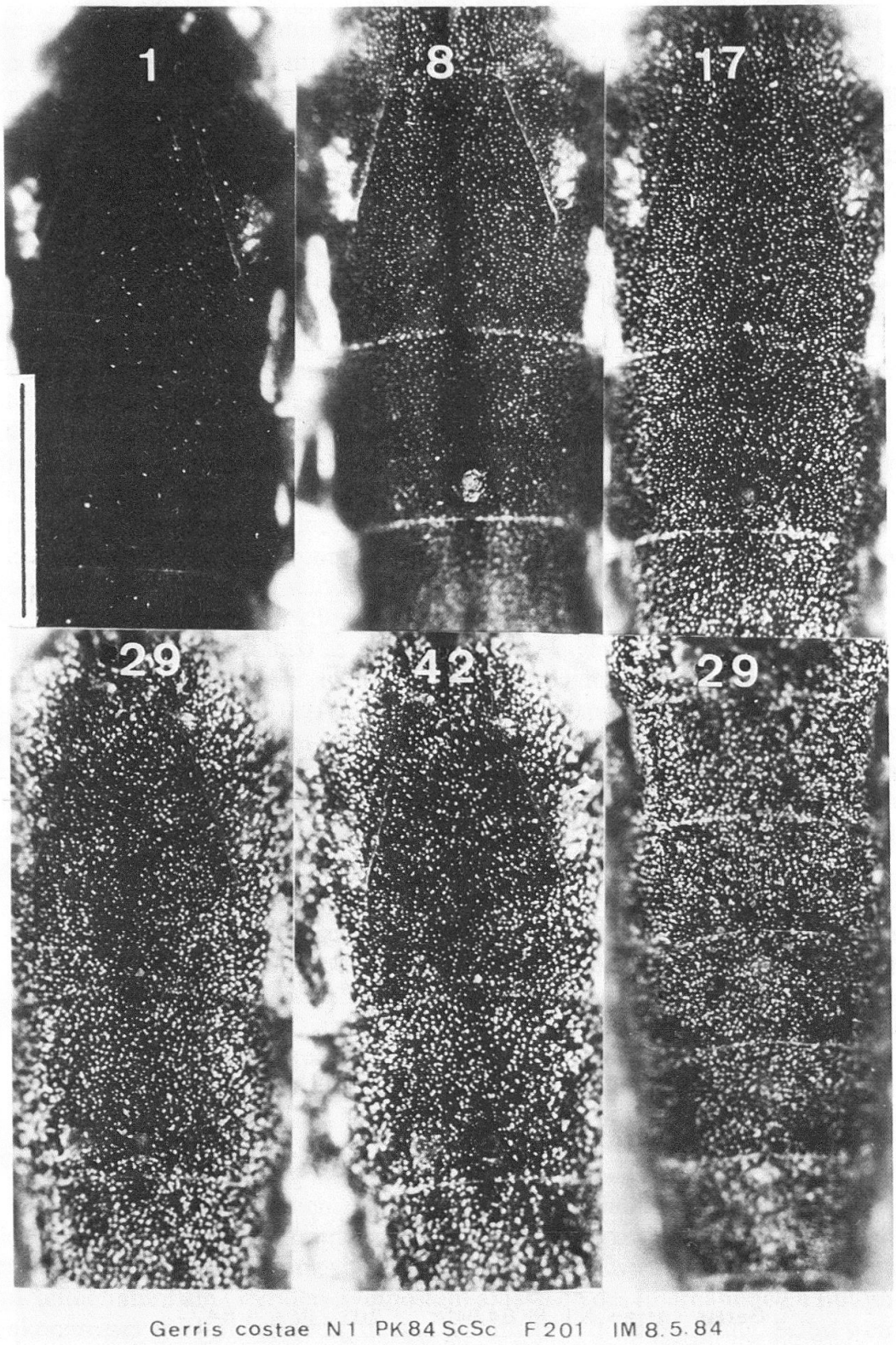

Abb. 4: Die Entwicklung der Diapausezeichen beim Weibchen 201. 5 erste Bilder: Thorax ventral, letztes Bild: Abdomen ventral. Zahlen: Tage nach Imaginalhäutung. Masstab: 2 mm.

dass jedes einzelne Partikelchen seine eigene Austrittsöffnung hat, die Cuticula also recht dicht mit Poren versehen sein muss, zu denen die DZ in enger räumlicher Beziehung stehen. Diese Prognose liess sich mit dem Rasterelektronenmikroskop überprüfen.

Je zwei Imagines des obligatorisch diapausepflichtigen *G. costae* wurden 1, 8, 17 und 34 Tage nach der Imaginalhäutung in Pronotum mit Kopf, Thorax und Abdomen zerlegt und für das REM präpariert. Vor und nach der Präparation stellten wir mit dem Fotomakroskop Polaroidaufnahmen her, die belegten, dass in der Folge der präparativen Manipulationen keine DZ-Verluste aufgetreten waren. Abb. 5 zeigt ein «34-tägiges» Männchen nach Montage auf den Präparatehalter und Goldbeschichtung. Der Diapausebelag erscheint intakt. In derselben Abbildung sind die 10 Stellen bezeichnet, an denen bei jedem der 4 × 2 Tiere je eine Aufnahme mit einer Negativvergrösserung von 400× gemacht wurde. Daneben fertigten wir noch insgesamt 20 Grossaufnahmen (NV zwischen 780 und 5000×) von aufschlussreichen Details an. Aus naheliegenden Gründen kann hier nur ein Bruchteil des umfangreichen Bildmaterials, das der nachfolgenden Darstellung der Befunde zugrunde liegt, vorgelegt werden.

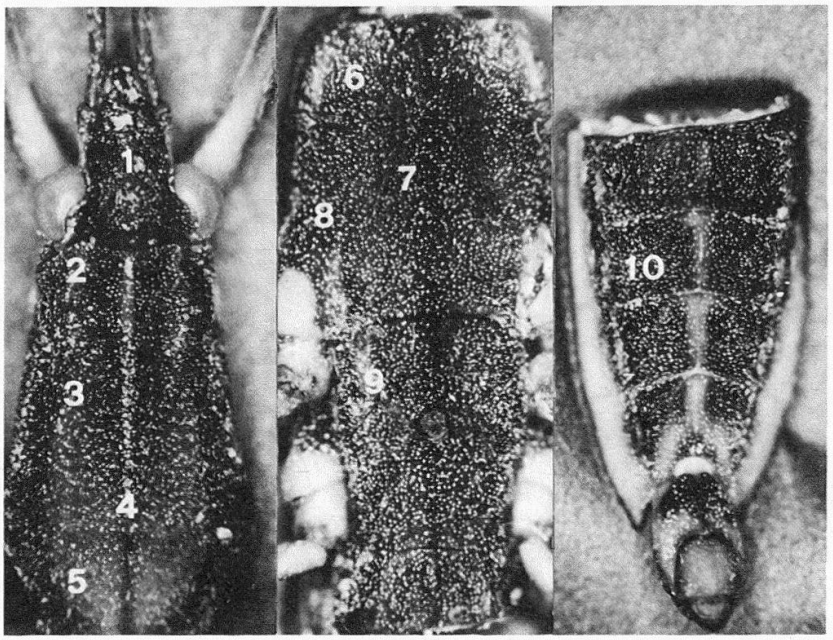

Abb. 5: *Gerris costae*-Männchen, 34 Tage nach der Imaginalhäutung, präpariert für das REM. Zahlen bezeichnen die verschiedenen Aufnahmepositionen.

Die Verhältnisse auf dem Pronotum sind in den Bildern a bis c der Abb. 6 wiedergegeben. Am Tage nach der Imaginalhäutung sind noch keine äusserlich sichtbare Ausscheidungen vorhanden. Die Behaarung besteht aus zwei Typen: einzeln stehenden, gelenkig eingefügten Macrotrichia und sehr kurzen Microtrichia, die einen dichten Rasen bilden (Andersen, 1977, 1982), in dem sich (wie erwartet) verstreut Poren erkennen lassen. Diese Situation ist nicht nur für Position 4 sondern auch für alle andern auf dem Pronotum typisch. Am 17. Tag hat sich etwas geändert. Man erkennt nur noch wenige freie Poren. Dafür sind über den Mikrohaar-Rasen hinweg verstreut kleine Materialdepots zu sehen, die ganz offensichtlich auf den Poren sitzen und damit diese verdecken. In Abb. 6b, am oberen Bildrand links von der Mitte, ist Material rings um zwei Poren herum angeordnet. Die Deutung, es sei aus diesen ausgeflossen, liegt

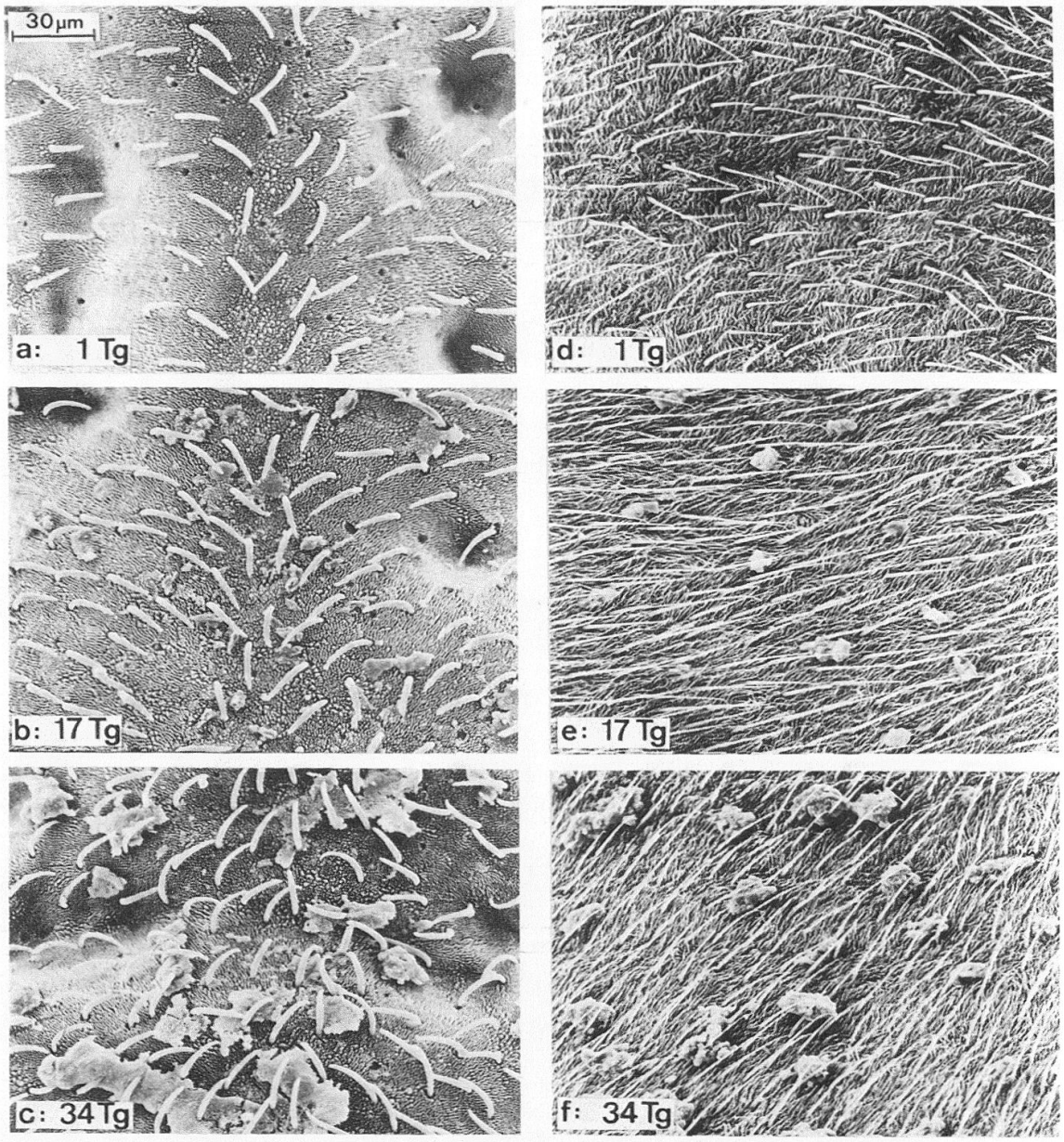

Abb. 6: REM-Aufnahmen von diapausepflichtigen *Gerris costae*. a–c: Pronotum, Position 4. d–f: 5. Abdominalsternit, Position 10. Zahlen: Tage nach der Imaginalhäutung.

nahe. In Abb. 7c ist eine ähnliche Situation zu einem spätern Zeitpunkt vergrössert dargestellt. Abb. 7a erlaubt eine Abschätzung der Porendurchmesser (1–2 µm) und zeigt gleichzeitig in den Schächten aufsteigendes Material. Nach Abschluss der Ausscheidungsphase (Abb. 6c) ist das Pronotum vor allem im Bereich der Crista (Pos. 4) mit ausgeprägten, etwas verflossenen «Sekretfladen», an andern Orten mehr mit kompakten, scholligen Häufchen bedeckt.

Auf der Ventralseite sind die Verhältnisse etwas anders (Abb. 6, d–e: Pos. 10). Auch hier besteht die Behaarung zwar aus Macro- und Microtrichia; diese unterscheiden sich jedoch nicht nur in ihrer Form von denen auf dem Pronotum, sondern, vor allem die Mikrohaare, auch durch die bedeutendere Länge. Am Tage nach der Imaginalhäutung hat es weder Poren noch Spuren von ausgeschiedenem Material. Am 17.

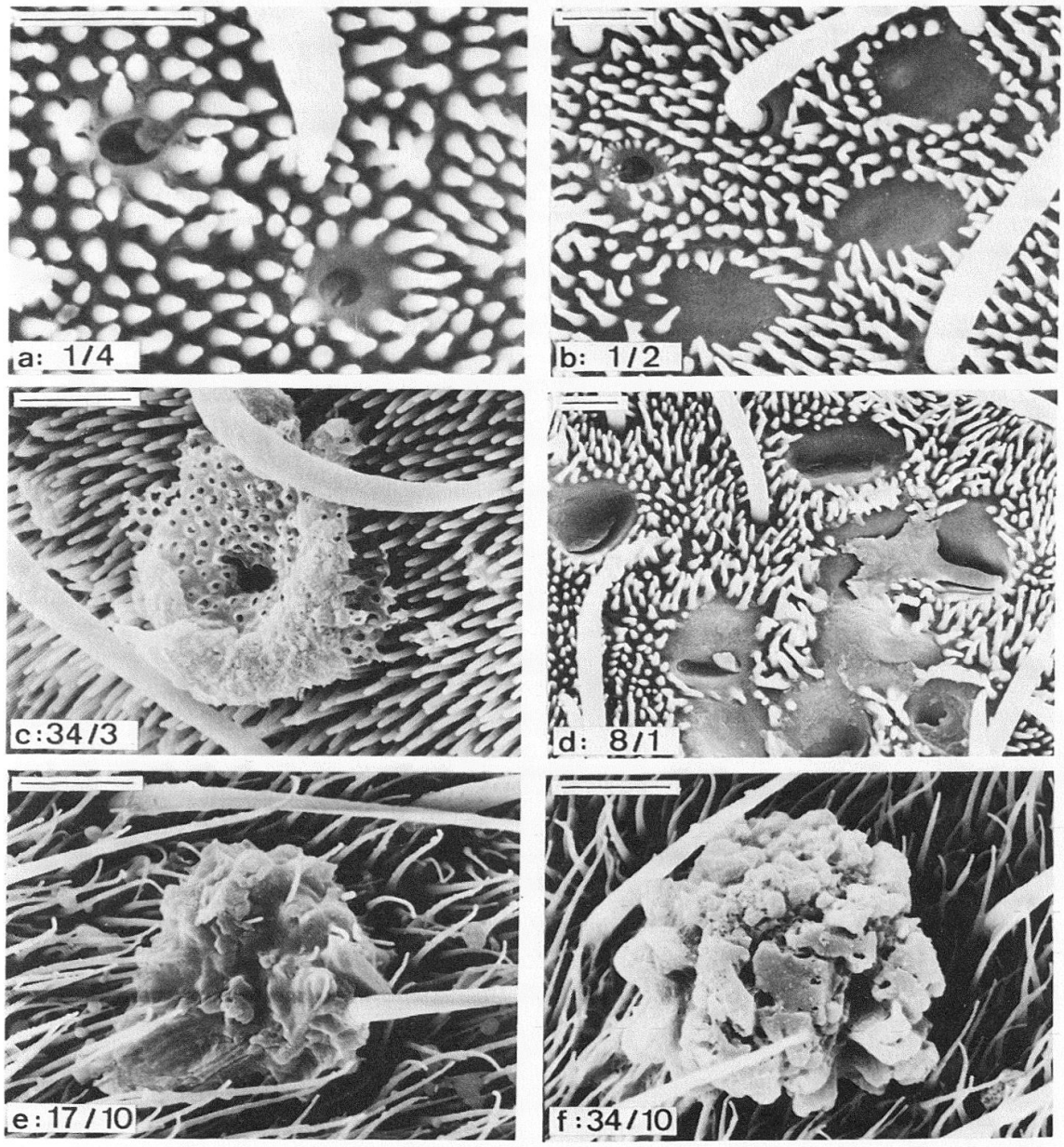

Abb. 7: Detailaufnahmen der Körperoberfläche diapausepflichtiger *Gerris costae*. Zahlen: Tage nach Imaginalhäutung / Position der Aufnahme (Abb. 5). Massstäbe: 5 µm. a: Poren mit «aufsteigendem» Sekret. b: Eine Pore und 3 haarfreie Dellen (cuticular pits). c: Aus einer Pore aufsteigendes Sekret. d: Aufgebrochene «cuticular pits» mit ausfliessendem Material (?). e,f: Sekrethäufchen auf dem 5. Abdominalsternit.

Tag (Abb. 6e und 7e) findet man zwischen den Haaren kleine, am 34. Tag (Abb. 6f und 7f) deutlich grössere Materialhäufchen in ähnlicher Zahl und Verteilung wie auf dem Pronotum. Sie erscheinen immer kompakt und schollig-amorph. Wir deuten sie ebenfalls als Ausscheidungsprodukte, die aus durch die langen Mikrohaare verdeckten Poren ausgetreten sein müssen.

An bestimmten Stellen, nämlich auf dem Kopf (Pos. 1), im vordersten lateralen Pronotumabschnitt (Pos. 2) und in den Positionen 6 und 8 des Mesothorax, fanden wir noch andere cuticuläre Differenzierungen: seichte, kreisförmig bis ovoide, haarfreie Gruben von 5–10 µm Durchmesser, wie sie schon Andersen (1977, 1982) bei *G. lacustris* als cuticular pits für die zwei mesosternalen Positionen beschrieben hat (Abb.

7b). Er brachte sie mit Muskelansatzstellen in Zusammenhang. In unsern Abbildungsserien finden wir Hinweise dafür, dass zumindest die dorsal gelegenen (Pos. 1 und 2) während der Prädiapause aufbrechen und ein flüssiges Material entlassen können (Abb. 7d). Um Artefakte scheint es sich nicht zu handeln. Die Sache muss weiter verfolgt werden.

Bei *G. costae* war es nicht möglich, parallel zu den diapausepflichtigen auch subitane Tiere gleicher Herkunft rasterelektronenmikroskopisch zu untersuchen. Wir präparierten daher auch noch *G. lacustris*. Zwei stammten aus unserer kontinuierlichen Langtagzucht, und durch Fehlen der DZ und nachweisbare Fortpflanzungstätigkeit gaben sie sich als subitan zu erkennen. Zwei weitere wurden einer von der Dauerzucht abgezweigten Kurztagaufzucht entnommen, in der es zu keiner Fortpflanzung kam; sie waren zur Zeit der Präparation schon dicht mit DZ bedeckt. Das REM ergab für sie ein mit *G. costae* völlig übereinstimmendes Bild. Bei den subitanen dagegen fehlte jede Spur von ausgetretenem Material. Die Poren jedoch waren auch bei ihnen in der üblichen Zahl und Anordnung vorhanden.

Die Diapausezeichen haben sich im Rasterelektronenmikroskop klar als ausgeschiedenes, aus cuticulären Poren austretendes Material herausgestellt. Solche Poren sind, folgt man den gängigen Lehrbüchern der Entomologie, durch Kanälchen mit Dermaldrüsen verbunden. Es scheint daher ziemlich sicher, dass es sich bei der Ausscheidung um ein eigentliches Sekret handelt.

DISKUSSION

In dieser Arbeit wurde versucht, die Existenz eines Phänomens zu begründen, das u.W. nicht nur eine Neuentdeckung bei den Gerriden darstellt, sondern überhaupt bei Insekten noch nicht beschrieben worden ist: eine Ausscheidung, die während der imaginalen Prädiapause aus cuticulären Poren austritt, auf diesen zu ausgebreiteten Fladen oder kompakt-scholligen Materialhäufchen erstarrt und damit einen dichten Partikel-Belag bildet, der während des Aufenthalts im Überwinterungsquartier erhalten bleibt.

Dem Populationsökologen, der sich mit Dynamik, Phänologie und Voltinismus bei den verschiedenen Gerrisarten befasst, kann der Belag als willkommenes Mittel für die Diagnose der bevorstehenden Diapause, also als Diapausesignal, dienen. Diese äusserlich sichtbare, «morphologische» Kennzeichnung der Diapausepflichtigkeit gilt bei Insekten als die grosse Ausnahme (Beck, 1980).

Die Diapausezeichen sind während einer bestimmten Zeit wie irgend ein morphologisches Merkmal sichtbar; ihre wahre Herkunft aber ist physiologisch. Wenn wir ihre Produktionsstätten im Innern des Organismus auch noch nicht kennen, so ist die Vermutung, dass es sich um Sekrete von Dermaldrüsen handelt, wohl die naheliegendste. Jedenfalls sind sie ein bisher nicht bekanntes Symptom des Diapausesyndroms; und es erscheint daher nicht als besonders spekulativ, dieses in die Reihe der Anpassungen zur erfolgreichen Überwinterung zu stellen. Darüber, welches die spezifische Funktion sein könnte, wissen wir allerdings noch gar nichts. Die am Diapauseort herrschenden Umweltbedingungen können indessen Hinweise geben, in welchen Richtungen gesucht werden muss.

Wasserläufer sterben in einer trockenen Atmosphäre innerhalb weniger Stunden (Andersen, 1977). Sie suchen nach unsern Beobachtungen sehr feuchte Überwinterungsorte auf, wo starker Pilzwuchs an der Tagesordnung ist. Pilze gedeihen auch bei verhältnismässig niedrigen Temperaturen, z.B. auf der Filtrierpapierunterlage in den

im Kühlschrank aufbewahrten Diapausetöpfchen. Die darauf plazierten Gerriden bleiben pilzfrei. Möglicherweise geht vom Diapausebelag ein pilzhemmender Einfluss aus. Es ist aber auch denkbar, dass er die Aufgabe hat, bei Temperaturen unter dem Gefrierpunkt die Eisbildung direkt an der Körperoberfläche zu verhindern. Wenn sich die Wasserläufer bereits im Spätsommer unter Steinen, Brettern und dgl. verkriechen, treffen sie dort mit Sicherheit auf predatorische und noch sehr aktive Chilopoden. Eine Einrichtung, die diese abhält, ein Repellent also, wäre von grossem Vorteil.

Natürlich interessiert auch die chemische Natur der Ausscheidung; und dass es sich bei ihr tatsächlich um ein von den Dermal- oder andern Drüsen produziertes Sekret handelt, bedarf noch des strengen Beweises. Hier können nur histologische Untersuchungen und die Zusammenarbeit mit Biochemikern und Zellbiologen weiterhelfen. Die Frage, ob die Erscheinung auch bei andern Wanzen oder gar in andern Insektengruppen vorkommt, ist ebenfalls gestellt.

Einigermassen erstaunt waren wir darüber, in der sorgfältigen rasterelektronenmikroskopischen Untersuchung der Oberflächenstrukturen semiaquatischer Wanzen von Andersen (1977) weder in Bild noch Wort einen in unserem Sinne deutbaren Fingerzeig zu finden, obschon von den Gerriden auch *G. lacustris* zu den Untersuchungsobjekten gehörte. Vor allem fehlt jeder Hinweis auf die vielen Poren, die doch auch bei nicht-diapausepflichtigen Tieren mindestens auf dem Pronotum zu den auffälligen Strukturen gehören.

Auf die im Zusammenhang mit den Zuchtversuchen aufgetauchten Fragen betreffend Determination und Induzierbarkeit der Diapause bei Gerriden fand Vepsäläinen (1978 und früher) bereits einige interessante und stimulierende, aber unseres Erachtens noch keineswegs abschliessende Antworten. Selbst bei einer scheinbar so homogenen Gruppe wie den europäischen Wasserläufern scheint die Diapause mannigfaltige Aspekte zu haben und damit auch weiterhin ein dankbares Betätigungsfeld für den beobachtenden, vergleichenden und experimentellen Zoologen zu bleiben.

LITERATUR

Andersen, N.M. 1973. *Seasonal polymorphism and developmental changes in organs of flight and reproduction in bivoltine pondskaters (Hem., Gerridae).* Ent. scand. *4:* 1–20.

Andersen, N.M. 1977. *The structure of the body hair layers and morphology of the spiracles of semiaquatic bugs (Insecta, Hemiptera, Gerromorpha) in relation to life on the water surface.* Vidensk. Meddr dansk naturh. Foren. *140:* 7–37.

Andersen, N.M. 1982. *The Semiaquatic Bugs (Hem., Gerromorpha).* Entomonograph Volume *3.* Klampenborg (DK): Scandinavian science press Ldt. 455 pp.

Beck, S.D. 1980. *Insect Photoperiodism.* 2nd ed. Academic Press. 387 pp.

Dethier, M. & Matthey, W. 1977. *Contribution à la connaissance des Hétéroptères aquatiques de Suisse.* Revue suisse Zool. *84:* 583–591.

Grossen, B. 1982. *Untersuchungen zur Zucht von Gerris lacustris im Labor.* Unveröffentlichte Lizentiatsarbeit am Zoologischen Institut Bern.

Hauser, R. 1982. *Untersuchungen zu Voltinismus und Flügelpolymorphismus beim Wasserläufer Gerris lacustris (Hemiptera, Gerridae).* Revue suisse Zool. *89:* 903–917.

Vepsäläinen, K. 1978. *Wing dimorphism and diapause in Gerris: Determination and adaptive significance.* pp. 218–253. In: Dingle H. (ed.), Evolution of Insect Migration and Diapause. Springer.

(erhalten am 6. Juni 1985)