

Beitrag zur Kenntnis der Generationsverhältnisse und Diapause räuberischer Schwebfliegen (Syrphidae, Dipt.)

Autor(en): **Schneider, F.**

Objektyp: **Article**

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

Band (Jahr): **21 (1948)**

Heft 2

PDF erstellt am: **08.08.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-401036>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Beitrag zur Kenntnis der Generationsverhältnisse und Diapause räuberischer Schwebfliegen (Syrphidae, Dipt.)

VON

F. SCHNEIDER

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

1. Einleitung

Die Familie der Schwebfliegen oder Syrphiden verhält sich in bezug auf die Larvennahrung nicht einheitlich. Von den gegen 800 Arten, welche SACK (1932) für die palaearktische Region anführt, sind 74 Arten Schlammbewohner (z. B. *Eristalis*), 9 leben in Exkrementen höherer Tiere (z. B. *Syritta*), etwa 300 sind phytophag (z. B. *Chilosia*, *Eumerus*) und 150 ernähren sich von Pflanzenläusen (z. B. *Syrphus*, *Epistrophe*). Daneben gibt es Spezialisten, die in Wespennestern (*Volucella*) und bei Ameisen (*Microdon*) gefunden werden. Für manche Gattungen sind die Ernährungsverhältnisse noch nicht abgeklärt. In den vorliegenden Untersuchungen werde ich mich im wesentlichen auf Vertreter der Unterfamilie Syrphinae, welche ausnahmslos Räuber sind, beschränken.

Die etwa 1 mm langen, weissen Eier werden von den oft auffällig gelb gezeichneten Fliegen in unmittelbarer Nähe der Blattläuse abgelegt. Die Larven bohren ihre Opfer mit ihren Mundwerkzeugen an und wühlen sie aus, sodass nur noch die geschrumpfte Haut übrig bleibt. Die drei Larvenstadien lassen sich leicht auf Grund der Körpergrösse und der Ausbildung der Hinterstigma unterscheiden. Die Puparien sind tropfenförmig. Die Fliegen findet man häufig auf Blüten.

Neben ausgesprochen polyphagen Arten gibt es solche, welche als Räuber bestimmter Blattlausarten ziemlich charakteristisch sind. Nicht selten werden krautige Pflanzen, Sträucher oder Obstbäume

durch die gefräßigen Maden von Läusen gesäubert. Parasitische Hymenopteren (*Diplazon* u. a.) und Vögel dezimieren die räuberischen Syrphiden gelegentlich dermassen, dass ihre ökologische Bedeutung und ihr wirtschaftlicher Nutzen in den Hintergrund treten.

Bei räuberischen Syrphiden gibt es zwei Entwicklungsphasen, welche ganz bestimmte Anforderungen an die Umgebung stellen. Die Larven ernähren sich in den meisten Fällen von Blattläusen. Ihr Wachstum ist von der Gegenwart dieser Pflanzenparasiten abhängig. Andererseits gehören die Fliegen zu den bekanntesten Blütenbesuchern und ernähren sich von Pollen und Nektar. Zuchtversuche mit verschiedenen Arten haben immer wieder gezeigt, dass

die Fliegen mit kleinen Ovarien schlüpfen und dass die Reserven an Aufbaustoffen im Fettkörper in der Regel zur Ausbildung der Ovarien nicht ausreichen (Abb. 1). Der Pollenfrass ist demnach ein unumgänglicher Reifungsfrass, ohne den eine Eiablage nicht erfolgen kann.

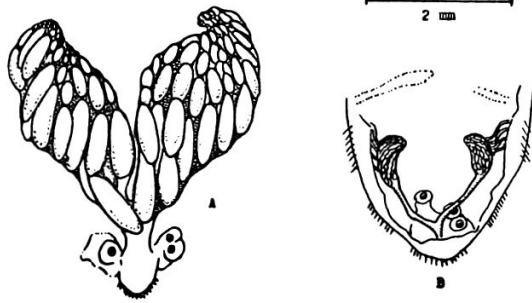


Abb. 1. — Einfluss der Pollennahrung auf die Ovarialentwicklung von *Epistrophe balteata*. Zuchtversuch mit frisch geschlüpften Fliegen bei 27° C.

- A = Ovarien nach 4tägiger Fütterung mit konzentrierter Rohrzuckerlösung + getrocknetem Haselpollen. Jedes Ovarium enthält etwa 15 legereife Eier.
 B = Ovarien nach 14tägiger Fütterung mit konzentrierter Rohrzuckerlösung, kein Wachstum.

Blattläuse und Blüten stehen den Syrphiden während der ganzen Vegetationszeit vom frühen Frühjahr bis gegen den Herbst hin zur Verfügung. Im Frühjahr finden wir jedoch ein ausgeprägtes Blütemaximum und auch die Blattläuse, welche in vielen Fällen auf holzigen Pflanzen im Eistadium überwintern, zeigen zu dieser Jahreszeit an den Jungtrieben besonders günstige Ernährungs- und

Vermehrungsbedingungen, welche wiederum den Raubinsekten zugute kommen. Es hat sich nun gezeigt, dass sich die Aktivität zahlreicher Syrphidenarten auf das Frühjahr beschränkt und der Rest des Jahres im Altlarvenstadium in Diapause überdauert wird. Daneben gibt es Arten, welche im Laufe der Vegetationszeit mehrere Generationen folgen lassen oder nur eine kurze Latenzzeit einschalten. Der Umstand, dass bei den Syrphiden zwischen Arten mit monatelanger obligatorischer Diapause und solchen ohne Diapause im Larvenstadium alle Übergänge auftreten, macht diese Insektengruppe zu einem besonders dankbaren Studienobjekt.

Obwohl die Ursachen und der Mechanismus der Diapause heute noch kaum geklärt sind, soll hier versucht werden, als Grundlage für

die spätern Erörterungen eine möglichst allgemein gehaltene Definition zu geben. Unter Diapause verstehen wir hier eine unter natürlichen Bedingungen mehrere Wochen, Monate oder sogar Jahre andauernde Depression im Wachstum embryonaler Gewebe (Embryo, Imaginalscheiben) oder der Ovarien, für welche die herrschende Temperatur und andere Aussenfaktoren nicht allein verantwortlich gemacht werden können.

Sofern im Verlaufe dieser Depression überhaupt Nahrung aufgenommen wird, so kommt sie fast ausschliesslich dem Betriebsstoffwechsel und der Speicherspeicherung im Fettkörper zugute = partielle Diapause. Wird keine Nahrung aufgenommen, so ist normalerweise eine wesentliche Reduktion der Aktivität, der Reaktionsfähigkeit und des Stoffwechsels zu beobachten = totale Diapause.

Die Depression fällt meist auf ein für die betreffende Art charakteristisches Entwicklungsstadium. Sie tritt unter natürlichen Aussenbedingungen stets bei allen Individuen auf = obligatorische Diapause, oder wird nur in gewissen Jahreszeiten oder bei einem Teil der Individuen ausgelöst, wobei Aussenfaktoren (Temperatur, Feuchtigkeit, Nahrung usw.) das zahlenmässige Verhältnis mitbestimmen können = fakultative Diapause. Der Entwicklungsmodus des einzelnen Individuums wird nicht selten schon sehr früh, unter Umständen schon in den Ovarien des Muttertieres festgelegt.

Durch die Diapause entziehen sich die Insekten nicht selten der Einwirkung ungünstiger Aussenbedingungen, welche eine hohe Sterblichkeit zur Folge hätten (z. B. Nahrungsmangel, natürliche Feinde, extreme klimatische Bedingungen). Bei Insekten, welche zu ihrer Ernährung eines ganz bestimmten Entwicklungszustandes ihrer Nährpflanze bedürfen, wird durch die Diapause der Entwicklungsablauf mit der Periodizität des Pflanzenwachstums synchronisiert; Beispiele hierfür sind die Kirschenfliege (*Rhagoletis cerasi*) und der Apfelblütenstecher (*Anthonomus pomorum*).

Bei der Untersuchung der Generationsverhältnisse der Schwebfliegen interessiert uns auch die Zahl der Generationen, welche eine bestimmte Art unter unsern klimatischen Bedingungen hervorbringen kann. Diese Generationenzahl wird durch die Entwicklungsgeschwindigkeit und das eventuelle Auftreten einer Diapause bestimmt. Wir bezeichnen hier eine Art als polyvoltin, wenn jedes Jahr vier oder mehr Generationen folgen, oligovoltin, wenn sich die Generationenzahl auf jährlich 2—3 reduziert und univoltin, wenn jährlich nur ein einziger Entwicklungszyklus vollendet wird. Arten mit partivoltiner Entwicklung, deren einzelne Generationen sich über mehr als ein Jahr erstrecken, wie z. B. beim Maikäfer, sind in unsern Zuchten bisher nicht beobachtet worden.

2. Material und Untersuchungsmethoden

a) Freilandbeobachtungen und Fangdaten.

Bei der Durchsicht meines Syrphidenmaterials, welches heute auf eine sechsjährige Sammeltätigkeit in verschiedenen Gebieten des schweizerischen Mittellandes, der Alpen und des Tessins zurückgeht, fanden sich Arten, wie *Epistrophe balteata*, welche ausserordentlich gemein sind und vom frühen Frühjahr bis in den Spätherbst gesammelt werden können. Daneben gibt es scheinbar seltene Arten wie *Syrphus melanostomoides*¹ oder *Epistrophe euchroma*, von denen nur vereinzelte Frühjahrsfänge vorliegen. Dieses unterschiedliche Verhalten dürfte jedem Syrphidensammler bekannt sein. Sobald man sich die Mühe nimmt, den Aufenthaltsort der Diapauselarven ausgesprochener Frühjahrsformen nachzugehen (Abb. 2) und z. B. die

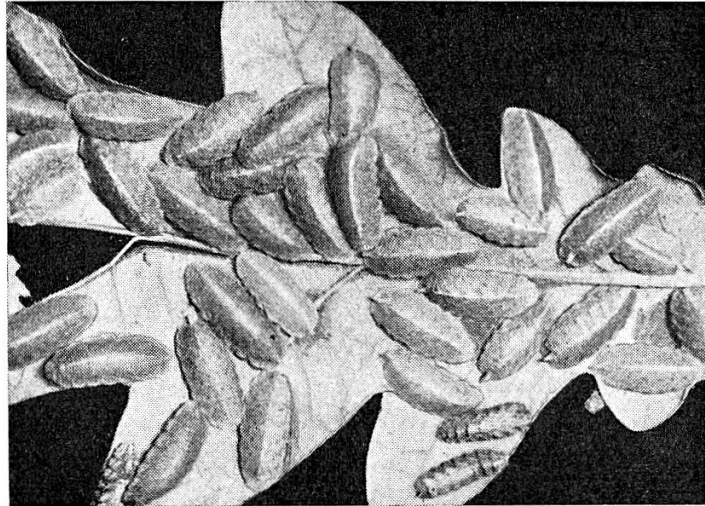


Abb. 2. — Diapauselarven von *Epistrophe bifasciata*, *Epistrophe triangulifera* und *Syrphus melanostomoides*, welche sich auf der Unterseite eines dünnen Blattes festgesetzt haben (nat. Grösse).

Stammbasis von blattlausgeschädigten Kirschbäumen und den Boden unter Holundersträuchern untersucht, so kommt man zur Überzeugung, dass viele dieser scheinbaren Raritäten zu unsern gemeinsten

¹ *Syrphus melanostomoides* STROBL ist wohl wegen der sehr kurzen Flugzeit in schweizerischen Dipterenansammlungen kaum vertreten. Die Art wurde mir in dankenswerter Weise durch Vermittlung von Herrn Dr. Ch. Ferrière, Genf, und das Britische Museum in London von Herrn J. E. Collin, Newmarket, England, bestimmt.

Insekten gehören. Ihre Flugzeit ist eben verhältnismässig kurz und fällt ungefähr mit dem Blütemaximum unserer Wiesen und Obstbäume zusammen, was sich beim Sammeln ungünstig auswirkt. So lassen sich auf Grund der Fangdaten in einer Sammlung mit einiger Sicherheit die univoltinen Frühjahrsformen von den polyvoltinen trennen.¹

Wichtige Anhaltspunkte liefern auch Larvenfunde in Blattlauskolonien oder nach Eintritt der Diapause am Boden unter dürrer Laub und Steinen. Zu befriedigenden Resultaten gelangt man jedoch erst, wenn diese Freilandbeobachtungen durch Zuchtversuche im Laboratorium ergänzt werden können.

b) Zuchtversuche im Laboratorium.

Die Syrphidenzucht im Laboratorium bietet einige Schwierigkeiten, welche wohl dafür verantwortlich sind, dass trotz der grossen wirtschaftlichen Bedeutung der Schwebfliegen in dieser Hinsicht erst vereinzelte Untersuchungen vorliegen.

Es sei vorweggenommen, dass es uns noch nie gelungen ist, eine räuberische Syrphidenart während mehrerer Generationen im Laboratorium durchzuzüchten aus dem einfachen Grund, weil die Fliegen in Gefangenschaft nicht kopulieren. Die Männchen vieler Arten führen im Freien einen Lauerflug aus. *Epistrophe balteata* findet man im Sommer häufig in Waldlichtungen oder unter freistehenden Baumgruppen. Sie schweben minutenlang in der Luft ohne den Platz zu ändern. In blitzschnellem Flug stürzen sie sich auf alle grössern vorbeifliegenden Insekten, folgen ihnen eine kurze Strecke weit und kehren mit grosser Präzision wieder nach dem alten Platz zurück, sofern sie nicht zufälligerweise einmal auf ein Weibchen derselben Art gestossen sind. Andere Syrphidenarten lauern nicht im Schwebeflug, sondern setzen sich zu diesem Zweck auf vorspringende Pflanzenteile, die eine gute Sicht gewähren. Sie stürzen sich manchmal auch auf kleine Steinchen, die nach ihnen geworfen werden. Dieses Verhalten lässt sich im kleinen Raum eines normalen Zuchtbehälters kaum reproduzieren.

Am 8. August 1947 brachten wir in einen Zuchtbehälter von $1 \times 1 \times 0,5$ m Grösse aus hellem Stoff und Cellophan 40 Männchen und 5 Weibchen von *Epistrophe balteata*. Die Tiere wurden reichlich mit Zuckerwasser und Haselpollen gefüttert und hatten zudem Gelegenheit, Pollen auf in Wasser eingestellten Chrysanthemen zu fressen. Die Licht- und Feuchtigkeitsverhältnisse entsprachen

¹ Als Ergänzung meiner eigenen Funde wurden mir auch Syrphiden aus den Sammlungen der Eidg. Techn. Hochschule in Zürich, der Universitäten Basel und Genf und von meinem Mitarbeiter Herrn B. Gerber in Wädenswil zur Verfügung gestellt, wofür ich an dieser Stelle bestens danken möchte.

ungefähr den natürlichen Bedingungen. Die Temperatur schwankte zwischen 25° und 28° C. Nach 5 Tagen waren die Receptacula seminis aller Weibchen noch leer. Dann wurden 6 weitere weibliche Fliegen während 3 Wochen mit den Männchen zusammengebracht. Die Weibchen legten zahlreiche Eier, jedoch nur unbefruchtete. Es fand auch keine Kopulation statt, wenn die Zahl der Männchen herabgesetzt wurde. Die gleiche negative Erfahrung machten wir mit *Syrphus melanostomoides* und *Epistrophe bifasciata*. Es ist denkbar, dass die Kopulation bei andern Arten oder in einem sehr grossen Zuchtraum auch in Gefangenschaft gelingt, doch scheinen hier im allgemeinen ähnliche Verhältnisse vorzuliegen wie bei der Honigbiene und andern sozialen Hymenopteren.

Für Laboratoriumszuchten¹ geht man am besten von im Freien gesammelten weiblichen Fliegen aus, welche schon grosse Ovarien besitzen und in diesem Fall fast ausnahmslos auch schon kopuliert



Abb. 3. — *Epistrophe balteata* mit gestutzten Flügeln legt im Laboratorium zahlreiche Eier auf eine verlauste Kartoffelknolle, 2 ×.

haben. Die Unterseite des Abdomens und vor allem die seitlichen Verbindungshäute sind so durchsichtig, dass mit einiger Übung der Entwicklungszustand der Ovarien und der Füllungsgrad von Kropf und Darm äusserlich beurteilt werden können. Den Zuchttieren werden mit einer feinen Schere beide Flügel bis auf kurze Stummeln amputiert (Abb. 3). Mit dieser Massnahme kann die Lebensdauer der Fliegen im allgemeinen wesentlich verlängert werden, weil solche Tiere sich in Gefangenschaft viel ruhiger verhalten und

¹ Viele Zuchtversuche wurden von meinem Mitarbeiter A. Staub ausgeführt.

sich weniger leicht verletzen oder erschöpfen. Die Flügellosigkeit hat zudem weitere Vorteile. Es genügen relativ kleine Zuchtbehälter, und man kann mit den Tieren viel bequemer arbeiten.

Als Zuchtbehälter für Fliegen und Larven verwenden wir Hygrostatenschalen, und zwar mit Wasser gefüllte Konservengläser von 0,5 Liter Inhalt, die mit Gazestoff zugebunden sind. Darüber befindet sich unter einer Glasschale von 8 cm Durchmesser und 4 cm Höhe das Zuchtmaterial. Die damit erzeugte Luftfeuchtigkeit von 80 bis 90 % in Verbindung mit Temperaturen von 18—25° C hat sich gut bewährt. Zu den Fliegen wird ferner ein zusammengefaltetes Stück Fliesspapier gelegt, auf welchem sie viel besser laufen können als an der Wand der Glasschale.

Die Fliegen lassen sich mit konzentrierter Rohrzuckerlösung wochenlang am Leben halten. Sind die Ovarien anfänglich noch klein oder wünscht man eine fortlaufende Eiproduktion, so ist eine zusätzliche eiweisshaltige Nahrung in Form von Blütenpollen erforderlich. Um uns von der Beschaffung von Blüten unabhängig zu machen und stets Pollen von bekannter und bewährter Qualität zur Verfügung zu haben, legten wir uns einen grossen Vorrat von Haselpollen (*Corylus avellana*) an. Wir stellten ausgangs Winter unmittelbar vor der Pollenaussaat Haselnusszweige mit vielen männlichen Blüten über einem Bogen Papier in Wasser ein, sammelten den Pollen später auf dem Papier und liessen ihn zur Reinigung durch feine Seidengaze passieren. Dann wurde das Material von Herrn Dr. A. GEIGER, ehemals Chemiker an der Eidg. Versuchsanstalt Wädenswil, im Hochvakuum bei Zimmertemperatur getrocknet und ebenfalls im Hochvakuum in dickwandige Ampullen eingeschmolzen. In dieser Form ist der Haselpollen im Dunkeln praktisch unbeschränkt haltbar. Doch bleibt er auch in kleinern Glasflaschen mit Schliffstopfen trocken aufbewahrt monatelang frisch.

Zuckerlösung und Pollen werden den Fliegen in kleinen Paraffinöpfchen dargeboten, die auf einer Glasscheibe (Objektträger) angebracht sind. Wegen der hohen Luftfeuchtigkeit muss der Pollen häufig ersetzt werden. Bei Zuchtbeginn oder wenn die Fliegen die dargebotene Nahrung aus irgendeinem Grunde nicht gerne annehmen, empfiehlt sich eine individuelle Fütterung mit einem feinen Pinsel. Meist wird der Rüssel sofort ausgestülpt, sobald die Vorder-tarsen mit der Zuckerlösung in Berührung kommen. Werden Kopf und Thorax leicht mit Pollen eingestäubt, so beginnt sich die Fliege eifrig zu putzen und nicht selten endet die Reinigung in einer gierigen Pollenaufnahme.

Wenn zu einem Weibchen mit entwickelten Ovarien Pflanzenteile mit Blattläusen gebracht werden, gerät es in Erregung, stülpt die Legeröhre aus und beginnt normalerweise bald mit der Eiablage. Oft werden 50—100 Eier in kurzen Intervallen abgelegt (Abb. 4). Gelegentlich werden von legebereiten Tieren Eier ausgestossen, ohne

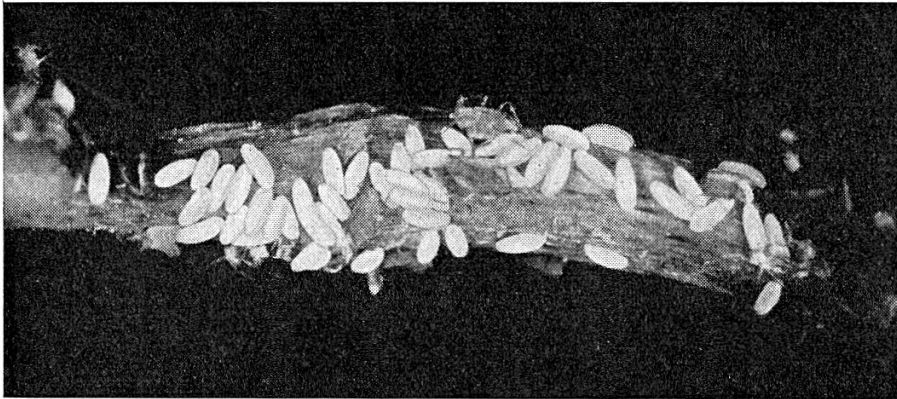


Abb. 4. — Eigelege von *Syrphus luniger* auf einem verlausten Kartoffelkeim, Laboratoriumszucht, 5 ×.

dass Blattläuse vorgelegt worden sind. Diese sind jedoch meist unbefruchtet, obwohl die Receptacula seminis mit Spermien gefüllt sind (z. B. bei *Epistrophe balteata*, *Lasiopticus seleniticus*). Zur Auslösung einer normalen und erfolgreichen Eiablage sind deshalb neben der Legebereitschaft des Weibchens noch ganz bestimmte Reize aus der Umgebung erforderlich. Die Empfindlichkeit der Legeröhre kann sogar so weit gehen, dass bei jedem Eischub auf dem Trieb zwischen Kartoffelblattläusen (*Rhopalosiphoninus latysiphon*) befruchtete Eier und unmittelbar daneben in 2—3 mm Distanz auf Cellophan unbefruchtete deponiert werden (*Lasiopticus seleniticus*, Januar 1948).

Die Eizahl pro Weibchen beträgt mehrere Hundert, gelegentlich, wie folgendes Beispiel zeigt, über 1000. Eine überwinterte Fliege von *Lasiopticus seleniticus* wurde ins Laboratorium an die Wärme gebracht und ständig mit Zuckerwasser und Haselpollen gefüttert. Die Eiablage nahm nachstehenden Verlauf (tägliche Eizahl in Klammern):

Januar 1948

12. (30), 14. (95), 16. (85), 19. (60), 21. (60), 23. (110),
26. (125), 28. (50), 31. (58).

Februar 1948

3. (162), 5. (97), 7. (73), 9. (135), 11. (95), 13. (105),
17. (45), 20. (19).

Total 1404 Eier.

Bis zum letzten Eischub waren 90—95 % der Eier entwicklungs-fähig.

Die Entwicklungsdauer der Eier ist auffällig kurz und beträgt bei den meisten untersuchten Arten bei Temperaturen um 22° C

nur 2—3 Tage. Wenn Eier verschiedenen Alters zusammen aufbewahrt werden, so saugen die frisch geschlüpften Larven die jüngsten Eier aus. Um diesem Kannibalismus vorzubeugen, empfiehlt es sich, die Zuchtschalen schon vor dem Schlüpfen reichlich mit Futter zu versehen und die verschiedenen Altersklassen sorgfältig auseinanderzuhalten.

Die Beschaffung von genügenden Mengen Blattläusen kann beträchtliche Schwierigkeiten bereiten, weil der Nahrungsbedarf im 3. Larvenstadium ausserordentlich gross wird. Blattläuse aus dem Freiland eignen sich im allgemeinen nicht für Zuchtversuche im Laboratorium, da draussen selten während längerer Zeit die gleiche Blattlausart zur Verfügung steht und die Kolonien beinahe immer schon mit Syrphiden in ganz verschiedenen Entwicklungsstadien besetzt sind. Es können unliebsame Verwechslungen mit den jungen Zuchttieren auftreten oder die Larven werden von eingeschleppten Individuen angegriffen. Aus diesem Grunde züchten wir auf angetriebenen Kartoffeln die Blattlausart *Rhopalosiphoninus latysiphon*. Unter zusagenden Bedingungen (etwa 18° C, hohe Luftfeuchtigkeit, Dunkelheit) erhält man eine dichte Besiedlung an der Spitze der Kartoffelkeime. Diese Kartoffelläuse sind bisher von praktisch allen geprüften Syrphidenarten ohne sichtbare Hemmung als Nahrung angenommen worden.

Die Laboratoriumszucht gibt Aufschluss über die Entwicklungsgeschwindigkeit der verschiedenen Stadien und über das Auftreten einer totalen Diapause bei Altlarven oder einer andauernden Hemmung der Ovarialentwicklung bei den Imagines (partielle Diapause). Sie bildet ein wichtiges Hilfsmittel zur Rekonstruktion der Generationsverhältnisse unter natürlichen Bedingungen und zur systematischen Einordnung präimaginaler Stadien, welche im Freiland gesammelt worden sind. Ein Nachteil, besonders im Hinblick auf das Studium der fakultativen Diapause liegt in dem Umstand, dass man aus den oben erwähnten Gründen die Zuchten immer wieder mit Material aus dem Freien beginnen muss und deshalb die Vorgeschichte der Zuchttiere nicht kennt.

c) Untersuchung der Imaginalanlagen von Altlarven.

Die Sektion vieler Hundert Altlarven ganz verschiedener Syrphidenarten hat ein Hilfsmittel zum Studium der Generationsverhältnisse zu Tage gefördert, welches besondere Erwähnung verdient. Es hat sich nämlich gezeigt, dass die Imaginalanlagen bei Arten mit obligatorischer Diapause eine beträchtliche Wachstumsverzögerung erfahren. Bei univoltinen Arten ist dieser Rückstand besonders auffällig. Wir sind damit in der Lage, von einer biologisch unbekanntem Syrphidenart auf Grund der anatomischen Untersuchung der Altlarven kurze Zeit nach Abschluss des Wachstums eine Prognose über

das weitere Verhalten der Larven zu stellen und Formen mit obligatorischer Diapause als solche zu erkennen. In den bisher untersuchten Fällen unterschieden sich sogar uni- und oligovoltine Arten mit obligatorischer Diapause, während bei Arten mit fakultativer Diapause und ohne Diapause die anatomischen Unterschiede so gering sind, dass eine klare Trennung bisher noch nicht gelungen ist.

Der Wachstumsrückstand betrifft die Anlagen des imaginalen Gehirns, der Augen, Fühler, Beine und Flügel. Die Genitalorgane sind wegen ihrer Kleinheit und Verborgenheit im Fettkörper bisher noch nicht untersucht worden. Zur Beurteilung des Entwicklungszustandes der Imaginalanlagen genügt die Untersuchung des Gehirns und der daranhängenden Augenanlagen, welche bei einiger Übung unter geringstem Zeitaufwand gefunden und gemessen werden können.

Die Untersuchungstechnik ist einfach. Die Larven werden mit Aether betäubt (bei den unempfindlichen Diapause-Larven kann eine Narkose unterbleiben) und ihr vorderes Drittel oder Viertel wird mit einer Schere abgeschnitten. Dann legt man den Vorderkörperabschnitt in physiologische Kochsalzlösung und stülpt ihn mit zwei feinen Pincetten wie den Finger eines Handschuhs um. Das Bauchmark, das Gehirn und die daranhängenden Augenanlagen lassen sich nun leicht aus den Fettkörperlappen herauspräparieren. Man bestimmt sofort mit dem Messokular: Breite des Gehirns, Höhe des Gehirns, und die Höhe der Augenanlagen (Abb. 5). Das

Material lässt sich für eine Nachprüfung ohne wesentliche Schrumpfung in 4 %iger wässriger Formalinlösung aufbewahren.

Bei polyvoltinen Arten ohne Diapause verändert sich die Grösse der Augenanlagen nach Abschluss des Larvenwachstums bis zum Moment der Kontraktion zur Pupariumbildung nicht mehr wesentlich. Bei univoltinen Formen mit obligatorischer Diapause sind diese Anlagen jedoch anfänglich noch sehr klein. Wenn wir z. B. bei Larven von *Epistrophe bifasciata* die Höhe der Augenanlagen einmal unmittelbar nach Abschluss des Larvenwachstums (Al) und

dann wieder 9—10 Monate später im Moment der Pupariumbildung (Ap) bestimmen, und nun den letztern Zustand als Reife bezeichnen, so ergibt die folgende Berechnung das anfängliche Reifedefizit (RD):

$$RD (\%) = \frac{(A_p - A_l) \times 100}{A_p}$$

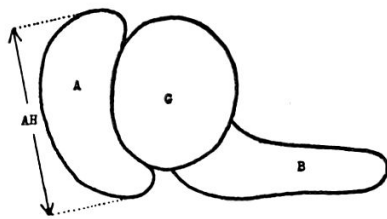


Abb. 5. — Schema für die Berechnung des Reifedefizits.

- B = Bauchmark ;
- G = Gehirn ;
- A = Augenanlage ;
- AH = Augenhöhe.

Wir werden später sehen, dass bei univoltinen Arten mit langer obligatorischer Diapause das Reifedefizit Werte von 72 % erreicht und ein wertvolles Charakteristikum für diesen biologischen Typ darstellt.

Selbstverständlich dürfen bei der Berechnung des RD nur gut entwickelte Larven einheitlicher Grösse und keine Hungertiere verwendet werden. Parasitierte Larven sind ebenfalls auszuschliessen. Man könnte die Augenhöhe auch mit irgend einer Strecke im Larvenkörper oder einem bestimmten Organ in Beziehung setzen und den Entwicklungszustand als Index ausdrücken. Da es an einer Fliegenlarve jedoch schwer hält, eine brauchbare Indexbasis zu finden, würde dieser Weg kaum grosse Vorteile bieten.

Aus der Literatur ist noch ein weiteres Beispiel bekannt, welches die Diapause mit dem Auftreten einer Wachstumsverzögerung der Imaginalanlagen in Beziehung bringt. PARKER und THOMPSON (1927) stellten fest, dass Altraupen des Maiszünslers (*Pyrausta nubilalis*), welche in Diapause treten, kleinere Hodenanlagen besitzen als solche, welche sich weiterentwickeln. Auch hier wird die Diapause erst beendet, wenn dieser Wachstumsrückstand aufgeholt ist.

3. Parallelzucht der beiden extremen Formen *Epistrophe balteata* und *Epistrophe bifasciata*

Epistrophe balteata und *bifasciata* sind insofern zwei extreme Arten, als die erste ausgesprochen polyvoltin ist und keine Larvendiapause aufweist, während *bifasciata* einen starren univoltinen Zyklus zeigt und monatelang als Diapauselarve ruht. Es galt abzuklären, ob die beiden Arten schon während der Larvenentwicklung charakteristische Unterschiede im Verhalten erkennen lassen und in welchem Zeitpunkt der Hemmungsfaktor der Diapause zu wirken beginnt. Zu diesem Zweck setzte ich eine Parallelzucht an unter gleichartigen äusseren Bedingungen.

Im Juni 1945 wurde je ein Weibchen von *balteata* und *bifasciata* mit voll entwickelten Ovarien im Freien gefangen und zur Eiablage mit Blattläusen zusammengebracht. Die Weiterzucht erfolgte in einem Thermostatenraum von konstant 22° C in Hygrostatenschalen mit etwa 85 % relativer Luftfeuchtigkeit. Die Junglarven schlüpften in beiden Fällen nach 48 Stunden und wurden in genau gleicher Weise mit Blattläusen der Art *Hyalopterus arundinis* gefüttert. Die Larvenentwicklung vom Ausschlüpfen bis zur definitiven Darmentleerung dauerte in beiden Fällen sieben Tage, und auch die beiden Häutungen fielen am 3. und 5. Tag zusammen. Während *Epistrophe balteata* am 8. Tag zur Pupariumbildung schritt, fiel *bifasciata* in Diapause. Wie Abbildung 6 zeigt, wies *bifasciata* schon beim Abschluss der Nahrungsaufnahme am 6. Tag gegenüber *balteata* eine

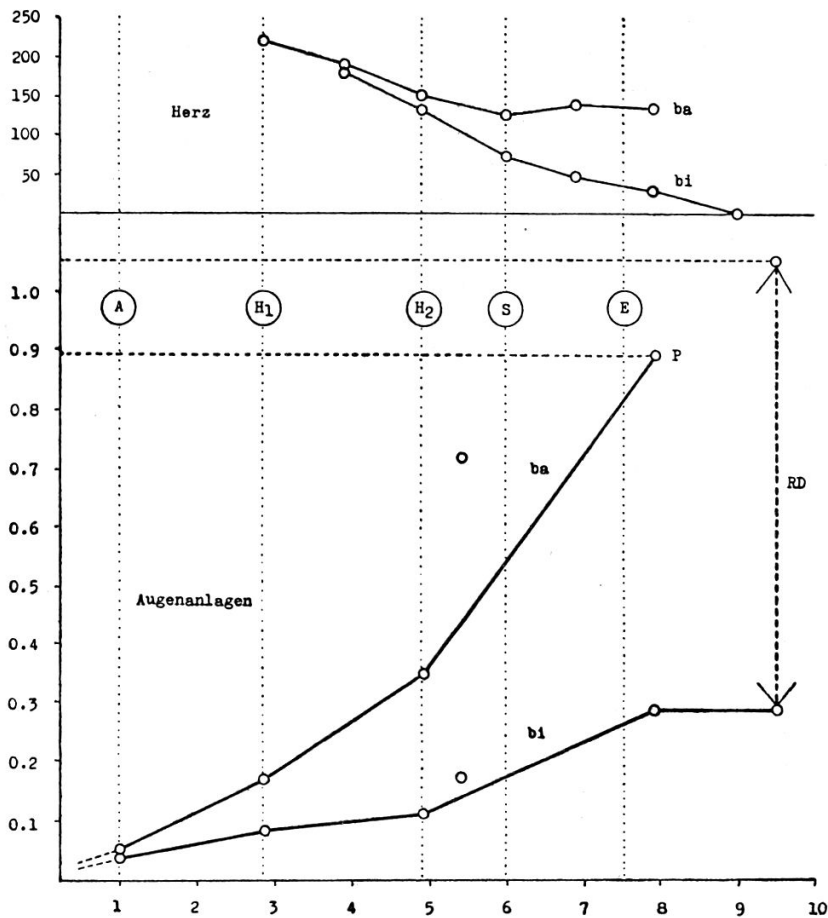


Abb. 6. — Parallelzucht von *Epistrophe balteata* und *E. bifasciata* bei 22° C. Veränderung der Herztätigkeit (Zahl der Kontraktionen pro Minute) und Wachstum der Augenanlagen (Millimeter).

1—10 = Tage ; ba = *balteata* ; bi = *bifasciata* ; A = Ausschlüpfen ; H₁ = erste Häutung ; H₂ = zweite Häutung ; S = Sättigung ; E = definitive Darmentleerung ; P = Pupariumbildung von *balteata* ; RD = Reifedefizit von *bifasciata*.

deutlich verringerte Herztätigkeit auf, immer längere Pausen wurden eingeschaltet, am 7. Tag stand das Herz meistens, am 9. Tag überhaupt still, während die Zahl der Kontraktionen bei *balteata* bis zur Pupariumbildung den Wert von 100 nie unterschritt. Auch die Reaktion auf Berührungsreize blieb bei *balteata* bis zum Schluss lebhaft, während sich bei *bifasciata* vom Moment der Sättigung an (6. Tag) zunehmende Hemmungen einstellten. Auf den Rücken gelegt kehrten sich die *balteata*-Larven jederzeit sofort um, *bifasciata* dagegen am 6. Tag erst nach 15, 20, 25, 25, 30 und etwa 60 Minuten, am 7. Tag zum Teil erst nach zwei, vier und mehr Stunden.

Das Wachstum des Larvenkörpers ging in beiden Fällen mit ähnlicher Geschwindigkeit vor sich. *Bifasciata*-Larven wogen nach der Darmentleerung sogar 40, 51 und 58 mg gegenüber 32, 38 und 39 mg bei *balteata*. Ganz anders verhielten sich die Imaginalanlagen

z. B. die Anlagen der Augen, Flügel und Beine. Diese wuchsen bei *balteata* vom ersten Larvenstadium an sehr lebhaft und erreichten in der Altlarve verglichen mit larvalen Organen (Gehirn, Bauchmark) eine bedeutende Grösse, während sie bei *bifasciata* auffällig im Rückstand blieben (Abb. 7). Die Grössenzunahme der Augenanlagen zeigte beispielsweise folgenden Verlauf :

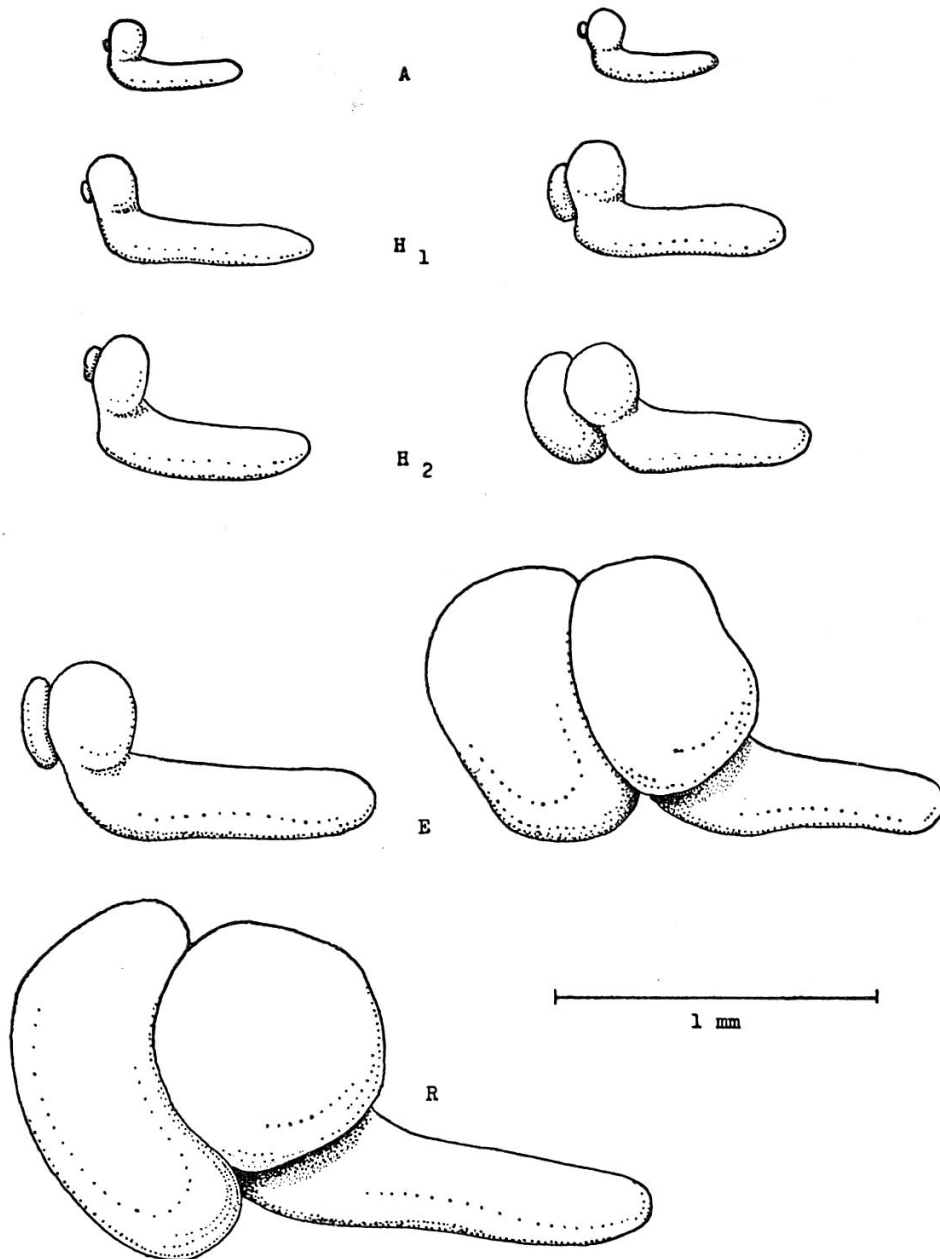


Abb. 7. — Parallelzucht von *Epistrophe balteata* und *E. bifasciata* bei 22° C. Wachstum von Bauchmark, Gehirn und Augenanlagen, links *bifasciata*, rechts *balteata*. A = Ausschlüpfen ; H₁ = erste Häutung ; H₂ = zweite Häutung ; E = definitive Darmentleerung (Abschluss des Larvenwachstums) ; R = *bifasciata* bei Beendigung der Diapause.

Zeitpunkt	<i>balteata</i>	<i>bifasciata</i>
Ausschlüpfen	0,049 mm	0,032 mm
Erste Häutung	0,17 mm	0,08 mm
Zweite Häutung	0,35 mm	0,11 mm
Definitive Darmentleerung .	0,90 mm	0,29 mm

Auf Grund des Kurvenverlaufs (Abb. 6) darf man annehmen, dass das Wachstum der Augenanlagen bei beiden Arten ungefähr in der gleichen Phase der Embryonalentwicklung beginnt und *balteata* nicht von Anfang an einen grossen Vorsprung aufweist. Dagegen wachsen die Imaginalorgane bei *bifasciata* bedeutend langsamer als bei *balteata*, sodass schon im Moment des Schlüpfens eine deutliche Grössendifferenz wahrzunehmen ist. Der Rückstand wird im Verlaufe der Larvenentwicklung immer auffälliger. Der Hemmungsfaktor muss demnach schon in der letzten Phase der Embryonalentwicklung wirksam sein.

Der Vollständigkeit halber sei noch erwähnt, dass die Imaginalorgane offenbar nicht kontinuierlich wachsen, sondern etwas sprunghaft besonders nach den Häutungen, was aus der Messung am 5. Tag dreizehn Stunden nach der zweiten Häutung ersichtlich ist.

Aus der Parallelzucht geht hervor, dass die Larven von *Epistrophe balteata* und *bifasciata* sich äusserlich sehr ähnlich verhalten, dass jedoch die in embryonaler Form im Larvenkörper vorliegende Imago bei *bifasciata* viel langsamer wächst als bei *balteata*. Ob der Unterschied im imaginalen Gewebe selbst oder im Milieu des Larvenkörpers liegt, ist aus diesem Versuch nicht ohne weiteres ersichtlich.

Das disharmonische Wachstum von larvalem und imaginalen Gewebe hinterlässt bei *Epistrophe bifasciata* ein beträchtliches Reifedefizit, welches in der Folge monatelang aufrecht erhalten bleibt. Erst wenn ähnliche Proportionen zwischen den larvalen und imaginalen Organen, wie sie bei *balteata* am Schluss des Larvenwachstums vorliegen, erreicht worden sind, kann unter bestimmten Voraussetzungen mit einer Überwindung der Diapause gerechnet werden.

4. Verhalten der Diapauselarven

a) Wachstum der Imaginalanlagen in Diapauselarven.

Vom Sommer 1946 bis zum folgenden Frühjahr seziierten wir von Zeit zu Zeit Diapauselarven von *Epistrophe bifasciata*. Eine Versuchsserie blieb im Freien unter natürlichen Bedingungen, die zweite im Thermostatenraum in Hygrostatenschalen bei konstant 20° C und etwa 85 % relativer Luftfeuchtigkeit. Das Ergebnis ist aus Abbildung 8 ersichtlich. Bei Freilandtieren bleibt das Wachstum der

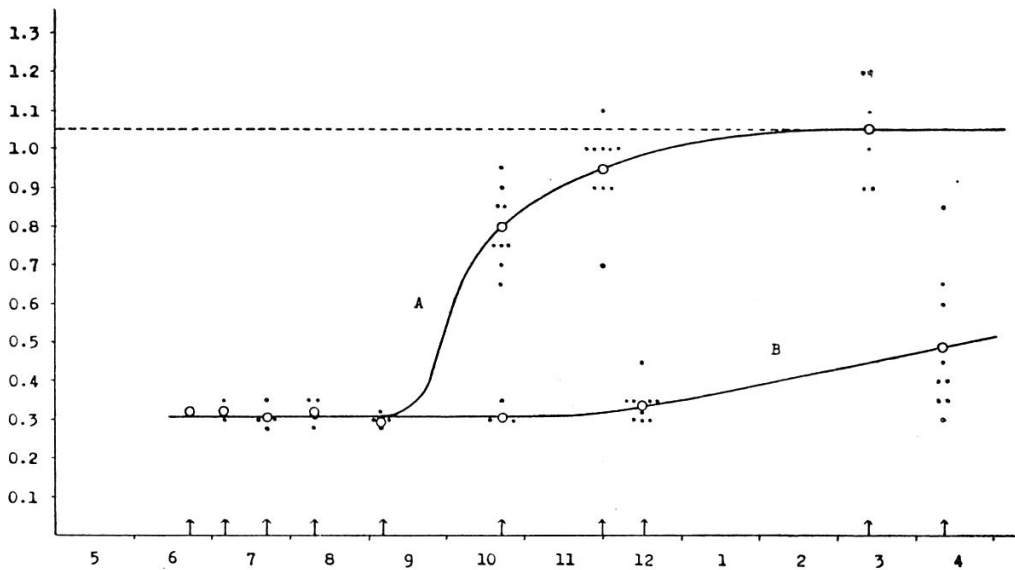


Abb. 8. — Wachstum der Augenanlagen von *Epistrophe bifasciata* vom Juni 1946 bis April 1947 unter natürlichen Bedingungen (A) und bei konstant 20° C (B).

Augenanlagen vom Juni bis September blockiert (Höhe durchschnittlich 0,3—0,32 mm). Ende September beginnen sie wieder langsam zu wachsen, erreichen am 22. Oktober durchschnittlich 0,8 mm, Ende November schon 0,95 mm und holen bis zum März das Reife-defizit noch ganz auf (durchschnittlich 1,05 mm). Ganz anders verhalten sich die Larven bei konstant 20° C. Am 22. Oktober lässt sich noch keine Grössenzunahme nachweisen, am 16. Dezember beträgt die durchschnittliche Höhe erst 0,34 mm und am 11. April, nachdem sich die Freilandtiere schon verpuppt haben, durchschnittlich 0,48 mm. Auffällig ist im April die ausserordentliche Streuung von 0,30—0,85 mm, was im Einklang steht mit der Beobachtung, dass die Verpuppung und das Ausschlüpfen solcher warm gehaltener Individuen unregelmässig erfolgen und sich über mehrere Monate hinziehen.

Zur Abklärung der Frage, ob der Temperaturabfall im Herbst das Wachstum der Imaginalorgane stimuliere, übertrugen wir am 10. September 1946 aus dem Freien je sechs Diapauselarven von *Epistrophe bifasciata* und *Syrphus melanostomoides* in Hygrostatenschalen mit etwa 80 % relativer Luftfeuchtigkeit in die verschiedenen Zellen unseres Stufenthermostaten und seziierten sie nach zweiundvierzig Tagen. Die durchschnittliche Höhe der Augenanlagen ist in Abbildung 9 aufgetragen. Die Kurven zeigen uns, dass für *Epistrophe bifasciata* (B) bei $-0,4^{\circ}$ C und 20° C kein Wachstum stattfindet (0,32 mm), und die Grössenzunahme bei 9—10° C ein Maximum erreicht mit einer durchschnittlichen Höhe von 0,82 mm. Bei *Syrphus melanostomoides* (M) liegt das Wachstumsoptimum ebenfalls bei 10° C. Die Augenanlagen haben bei dieser Art im Freien schon zu

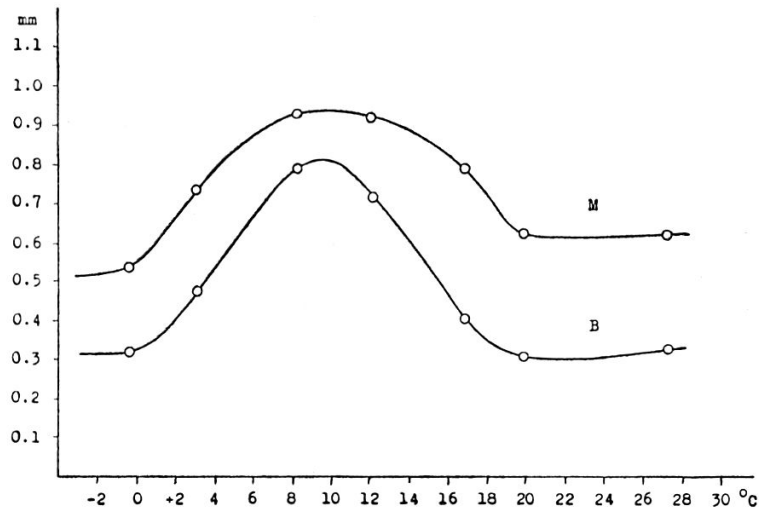


Abb. 9. — Wachstum der Augenanlagen in Diapauselarven von *Epistrophe bifasciata* (B) und *Syrphus melanostomoides* (M) bei verschiedenen Temperaturen.
Erklärung s. Text.

wachsen begonnen und die Blockierung ist nicht mehr so ausgeprägt wie bei *bifasciata*, man sieht deutlich wie sich der rechte Schenkel der Kurve im höhern Temperaturbereich auch etwas gehoben hat.

Der Versuch zeigt, dass ein für die Diapause charakteristischer Hemmungsfaktor vorübergehend an Wirksamkeit einbüsst, wenn man im September Diapauselarven aus dem Freien in tiefere Temperaturen überführt. Dabei wirken Temperaturen um 0° C vermutlich selbst wieder wachstumshemmend. Das Wachstumsoptimum liegt an der Nahtstelle, wo weder der Diapausefaktor noch der Temperaturfaktor ausreicht, um die Entwicklung zu blockieren. Zu ganz ähnlichen Resultaten hatte übrigens ein Vorversuch am 24. Juli geführt.

b) Die Herztätigkeit als Masstab der Diapausehemmung.

Wie wir schon bei der Besprechung der Parallelzucht von *Epistrophe balteata* und *E. bifasciata* gesehen haben, nimmt die Frequenz der Herzkontraktionen vor Eintritt der Diapause ständig ab, schliesslich können überhaupt keine Pulsationen mehr nachgewiesen werden. Die Herabsetzung der Herztätigkeit — gelegentlich bis zum völligen Stillstand — ist ein auffälliges Merkmal der Diapause und kann als Masstab für den momentanen Hemmungszustand bewertet werden. Das Herz und die Aorta sind farblos und auch bei Syrphidenlarven äusserlich unsichtbar. Da das pulsierende Organ jedoch in Fettgewebe eingebettet und die Rückenhaut durchsichtig ist, können die einzelnen Kontraktionen unter der Binokularlupe bei 20—30facher Vergrösserung leicht an der Bewegung der umliegenden weissen Exkretzellen registriert werden.

So lässt sich, wie der folgende Versuch zeigt, die Verpuppungsbereitschaft schon zum voraus auf Grund der Herztätigkeit ermitteln. Am 27.3.44 wurden Larven von *E. bifasciata* aus dem Freien ins Laboratorium gebracht und im Mikrothermostaten unter der Präparierlupe beobachtet. Larve I wies während der einstündigen Beobachtungsdauer bei 30° C eine lebhaftere Herztätigkeit auf, die Zahl der Pulsationen pro Minute betrug im Durchschnitt 66 und schwankte zwischen 56 und 76. Bei einer vorübergehenden Senkung der Temperatur auf 15° C ging die Pulszahl auf 31 bis 37, durchschnittlich 34 zurück. Dieses Tier verpuppte sich schon nach zwei Tagen. Larve II zeigte bei 15° C keine, bei 30° C eine sehr unregelmässige Herzpulsation mit 0—20 Kontraktionen pro Minute, durchschnittlich nur 8. Dieses Individuum wurde in einer Petrischale im Laboratorium bei etwa 20° C aufbewahrt und von Zeit zu Zeit gewässert. Nach 72 Tagen befand es sich noch immer im Larvenstadium, obwohl alle *bifasciata* der gleichen Probe im Freien sich schon im April vollzählig verpuppt hatten. Die Untersuchung der Herztätigkeit erlaubt demnach nicht nur eine Prognose über den bevorstehenden Abschluss der Diapause, sondern der Versuch zeigt auch mit aller Deutlichkeit, wie die Latenzzeit anormal verlängert werden kann, wenn eine « morphologisch reife » jedoch physiologisch noch gehemmte Diapauselarve aus ihrer natürlichen Umgebung in höhere konstante Temperaturen des Laboratoriums gebracht wird. Diese Feststellung wurde später immer wieder gemacht und es war oft nötig, Diapauselarven im Frühjahr aus dem Laboratorium in die Kühlzelle zu übertragen, um in nützlicher Frist eine Pupariumbildung zu erzielen.

Ein weiteres Beispiel zeigt, wie das Herz auf Ausseneinflüsse reagiert und wie es mit grosser Genauigkeit die Verpuppungsbereitschaft anzeigt. 5 Larven von *Syrphus ribesii* aus dem Tessin wurden im Thermostatenraum von konstant 21° C ohne Wasserzusatz in einer Petrischale aufgehoben. 2 Individuen verpuppten sich nach ein bis zwei Tagen und schlüpfen, die andern 3 traten in Diapause und wurden weiter beobachtet bei Tag und Nacht gleichbleibender Beleuchtung auch während der Untersuchung unter der Binokularlupe. Das Herz pulsierte sehr schwach und unregelmässig, nach einem Monat ca. 10 Schläge pro Minute (Abb. 10). Dann wurde sechs Wochen nach Beginn der Diapause Wasser zu den geschrumpften Tieren gegeben. Sie quollen und das Gewicht stieg z. B. von 50 auf 75 mg. Auch die Herztätigkeit wurde vorübergehend angeregt (bis 32), machte in den folgenden Tagen jedoch eine auffällige Krise durch, wurde sehr unregelmässig und erreichte Werte von durchschnittlich nur 0 bis 5 Schlägen pro Minute. Nach 11 Tagen war das Gleichgewicht mit etwa 10 Schlägen wieder hergestellt. Eine Wasseraufnahme vermag bei *ribesii* in vielen Fällen die Diapause zu brechen. In unserem Beispiel genügte der Anstoss jedoch nicht

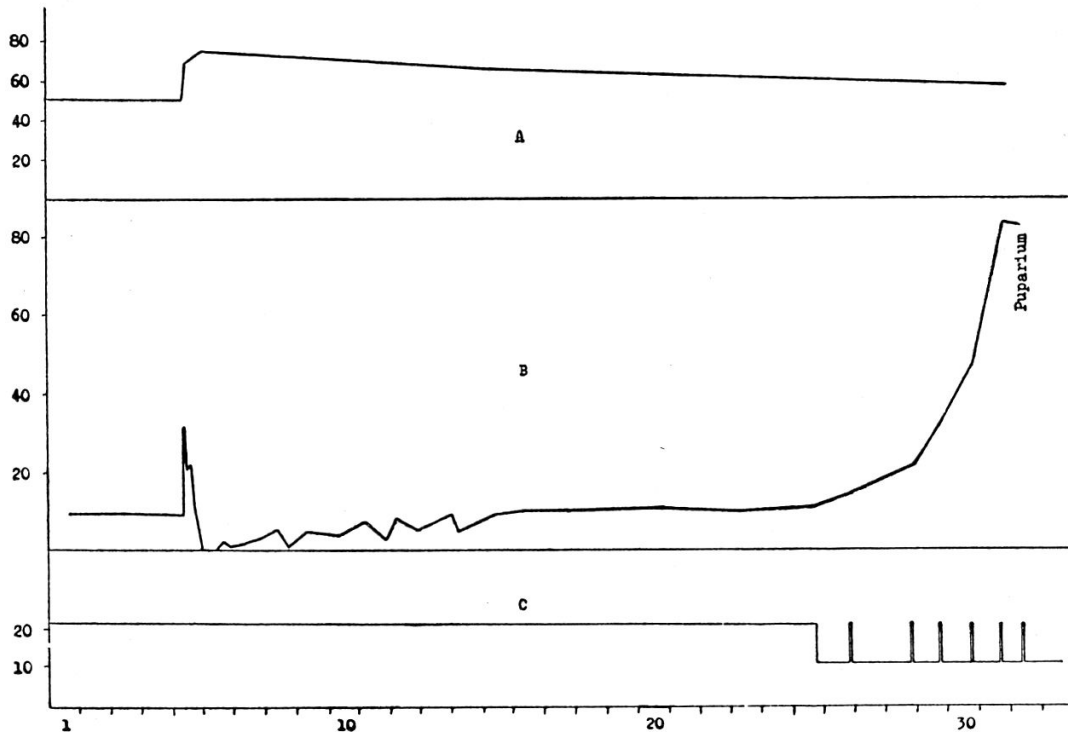


Abb. 10. — Veränderung der Herztätigkeit einer Larve von *Syrphus ribesii* während der Diapause nach Wasseraufnahme und Temperatursenkung. A = Gewicht der Larve in Milligramm; B = Pulszahl pro Minute; C = Temperatur in ° C. Auf der Abszisse sind die Tage aufgetragen.

zur Überwindung der Diapausehemmung. Nun wurde eine Larve in eine Thermostatenzelle von 11° C gebracht und täglich die Herztätigkeit nach vorübergehendem etwa 15-minütigem Aufenthalt in 21° C bestimmt. Die Kurve zeigt sehr eindrücklich die fortschreitende Lösung der Diapause, welche am 22. Juli bei einer Pulszahl von etwa 80 pro Minute mit der Pupariumbildung endete. Die beiden andern Larven verharrten bei 21° C weiterhin in Diapause. Eine Temperatursenkung von 21 auf 11° C hat demnach die Diapause beendet und die bevorstehende Verpuppung konnte schon einige Tage zum voraus anhand der Herztätigkeit erkannt werden.

c) Reaktionsgeschwindigkeit und Mobilität.

Syrphidenlarven, welche ihr Wachstum noch nicht abgeschlossen haben, sind normalerweise sehr lebhaft. Auf Berührungsreize reagieren sie mit heftigen Abwehrbewegungen und sondern klebrigen Speichel ab, auf den Rücken gelegt wenden sie sich sofort wieder um. Ganz anders verhalten sie sich während der Diapause. Larven von *E. bifasciata* ziehen die eine Seite des Rückens etwas ein, wenn man mit einer Nadel darüber streicht. Zur Auslösung einer Abwehr- oder gar Fluchtreaktion sind dagegen meist grobe mechanische Reize,

wie z. B. kräftiges Klemmen des Seitenrandes mit einer spitzen Pinzette erforderlich. Nicht selten befinden sich die Tiere sogar in einem narkoseähnlichen Zustand und können verletzt und operiert werden, ohne überhaupt zu reagieren. Da diese Lethargie ein wesentliches Merkmal der Diapause darstellt, kann eine zahlenmässige Erfassung der Reaktionsgeschwindigkeit und Mobilität wertvollen Aufschluss geben über den Wandel der Diapause-Hemmung unter verschiedenen Versuchsbedingungen.

Wenn man zu etwas geschrumpften Diapauselarven Wasser zusetzt, erfolgt oft eine Wasseraufnahme und gleichzeitig eine Steigerung der Mobilität. Die zuvor starren Tiere beginnen umherzukriechen und sammeln sich meist über dem Boden auf der vom Licht abgewandten Seite des Zuchtgefässes. Nach einigen Stunden oder Tagen können sie wieder in die ursprüngliche Starre zurückfallen.

Legt man die Larven von *E. bifasciata* auf den Rücken, so fehlt den Tieren der normale Berührungsreiz auf der Bauchseite und sie wenden sich wieder um. Dabei wird die mittlere Körperpartie hochgekrümmt, die Larve fällt auf eine Seite und kann durch Gewichtsverlagerung die Normallage wieder gewinnen. Das Umwenden erfordert eine nervöse Reception, Reizleitung und Muskelarbeit. Die Zeit, welche zwischen Beginn und Ende der Rückenlage verstreicht, ist nun sehr verschieden lang, einige Minuten oder sogar mehrere Stunden und Tage. Sie kann als Masstab für den Grad der Hemmung herangezogen werden und gibt nicht nur Aufschluss über die Frage, ob sich die einzelnen Individuen verschieden verhalten, wie sich die Reaktionsgeschwindigkeit mit den Aussenbedingungen verschiebt, sondern kann auch Hemmungsschwankungen eines Individuums unter konstanten Aussenbedingungen anzeigen.

Zur Bestimmung der Reaktionszeit wurde auf einer Taschenuhr ein Waagebalken angebracht (Abb. 11). Auf einer Seite hängt ein Stift, welcher durch eine Bohrung im Glas den grossen Sekundenzeiger arretiert, sobald die auf dem andern Schenkel liegende Larve sich umdreht und vom Balken fällt. Die Differenz im Zeigerstand der arretierten Uhr und bei Versuchsbeginn ergibt die Reaktionszeit.

Im Dezember 1943 und Januar 1944 wurde die Änderung der Reaktionsgeschwindigkeit vieler Larven von *E. bifasciata* bei einer konstanten Temperatur von 19—20° C täglich nachgeprüft. Abbildung 12 zeigt ein solches Beispiel. Auffällig sind die ausserordentlichen Unterschiede in der Reaktionszeit von 4 bis 234 Minuten. Es scheint, dass die «Schlauftiefe» während der Diapause aus internen Ursachen beträchtlichen Schwankungen unterliegt und diese Änderungen eine gewisse Periodizität aufweisen.

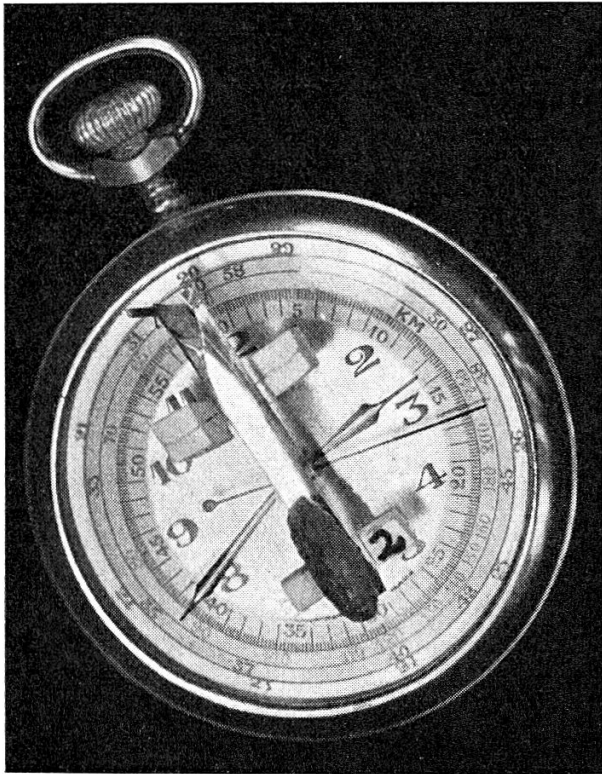
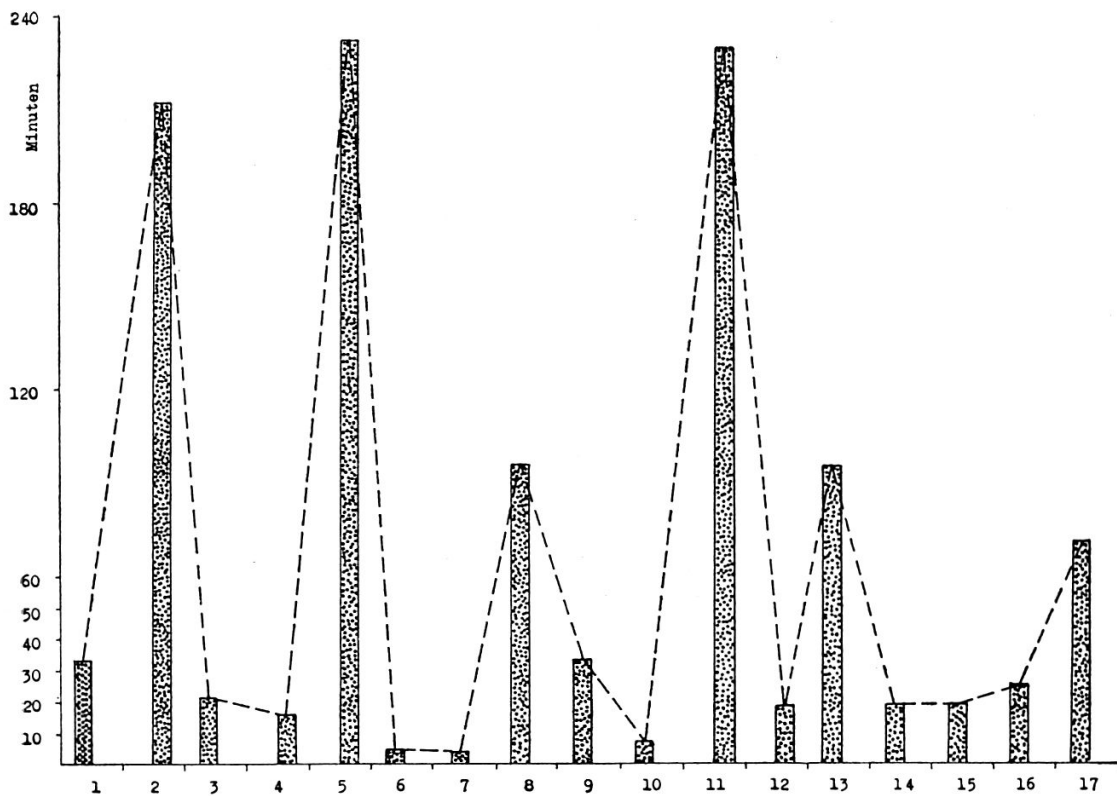


Abb. 11. — Vorrichtung zur Bestimmung der Reaktionszeit von Diapauselarven. Erklärung s. Text.

Abb. 12. — Tägliche Veränderung der Reaktionsgeschwindigkeit (Minuten) einer Diapauselarve von *Epistrophe bifasciata*



d) *Wasserhaushalt.*

Syrphidenlarven vom *bifasciata*-Typ können besonders in der Zeit kurz nach Eintritt der Diapause wochen-, ja monatelang, in der trockenen Luft des Laboratoriums aufbewahrt werden, ohne einzugehen. Mit fortschreitender innerer Reife werden sie allerdings empfindlicher. Das Wasser gelangt wohl zum grössten Teil durch die Stigmen nach aussen, doch findet auch eine Entwässerung durch den Darmkanal statt. Im Enddarmabschnitt wird eine klare, farblose Flüssigkeit ausgeschieden und im Rektum gespeichert. Sie dient als Haftmittel für die ruhende Larve, mit welchem die Bauchfläche auf der Unterlage angeklebt wird. Will sich die Larve loslösen, so stösst sie oft auch einen Flüssigkeitstropfen aus.

Wenn Diapauselarven wochenlang im Laboratorium aufbewahrt werden, so vertrocknen einzelne Individuen, während andere der gleichen Art eine grössere Widerstandsfähigkeit aufweisen. Es zeigen sich auch charakteristische artliche Unterschiede. In einer Probe von mehreren Hundert Larven, welche im Juli-August während 6 Wochen bei konstant 26° C über feuchtem Kochsalz aufbewahrt wurden, vertrockneten :

- E. bifasciata*, normal 6 %,
- E. bifasciata*, parasitiert 11 %,
- Syrphus melanostomoides*, normal 50 %,
- Syrphus nitidicollis*, normal 48 %.

E. bifasciata erwies sich hier als besonders stabil, eine interessante Beobachtung, wenn man bedenkt, dass diese Art auch bezüglich Entwicklungshemmung der Imaginalorgane an erster Stelle steht.

Zur Ermittlung des Wasserverlustes (Gewichtsverlustes) bei verschiedenen Temperaturen wurden Larven von *E. bifasciata* am 5. Juli 1946 im Freien gesammelt, gewässert und bis am 24. Juli bei 22° C über Wasser aufbewahrt. Dann gelangten je 12 Tiere über feuchtem Kochsalz in die Zellen des Stufenthermostates. Am 9. August wurde der prozentuale Gewichtsverlust bestimmt. Wie aus der hier nicht wiedergegebenen Kurve hervorgeht, nimmt der Wasserverlust mit steigender Temperatur allmählich zu. Im Bereich von 10° C zeigen sich bei der erwähnten Vorbehandlung keine Besonderheiten.

Wenn man Altlarven von *Epistrophe balteata* mit Wasser zusammenbringt, schlucken die Tiere hastig Luft, bis der vordere Darmabschnitt mit schaumigen Massen angefüllt ist. Die Larve verringert damit ihr spezifisches Gewicht und schwimmt auf der Wasseroberfläche, während *E. bifasciata*, welche keine Luft schluckt, untersinkt.

Eine andere Reaktion auf Wasserzusatz zeigen etwas geschrumpfte Altlarven von *Syrphus ribesii*. Hier wird die Flüssigkeit manchmal

eifrig durch die Mundöffnung aufgenommen, und die Larve quillt ziemlich rasch. Daneben erfolgt jedoch auch noch eine Wasseraufnahme an der Analöffnung und dieser letztere Fall ist besonders charakteristisch für Diapauselarven vom *bifasciata*-Typ.

Die Analschläuche schlammbewohnender Syrphiden sind fingerartig verzweigte dünnwandige Gebilde, welche aus der Analöffnung ausgestülpt werden können, mit Blut gefüllt sind und eine reiche Tracheenversorgung aufweisen. Sie sollen der Atmung unter Wasser dienen. Auch bei räuberischen Syrphiden sind sie, wenn auch in einfacherer Form, stets ausgebildet und soviel wir bisher gesehen haben, immer vierteilig. Ihre Funktion scheint bisher noch nicht erkannt worden zu sein.

Wird eine Altlarve von *E. bifasciata* oder einer andern Art dieses Typs auf einen Objektträger gelegt und mit einem Tropfen Wasser angefeuchtet, so hebt sie nicht selten ihren Körper in der Analgegend von der Unterlage ab, sodass ein mit Wasser gefüllter Hohlraum entsteht (Abb. 13). Der Anus öffnet sich und durch den Blutdruck wird ein Paar U-förmig verzweigter dünnwandiger Blindsäcke ausgestülpt. Auf der Innenseite der Schläuche setzen Retraktionsmuskeln an. Die Schläuche werden nun in rythmischer Folge eingezogen und durch den Blutdruck wieder in die Wasserlache ausgestülpt, wodurch das Blut im Innern ständig erneuert wird. Gelegentlich bleiben die

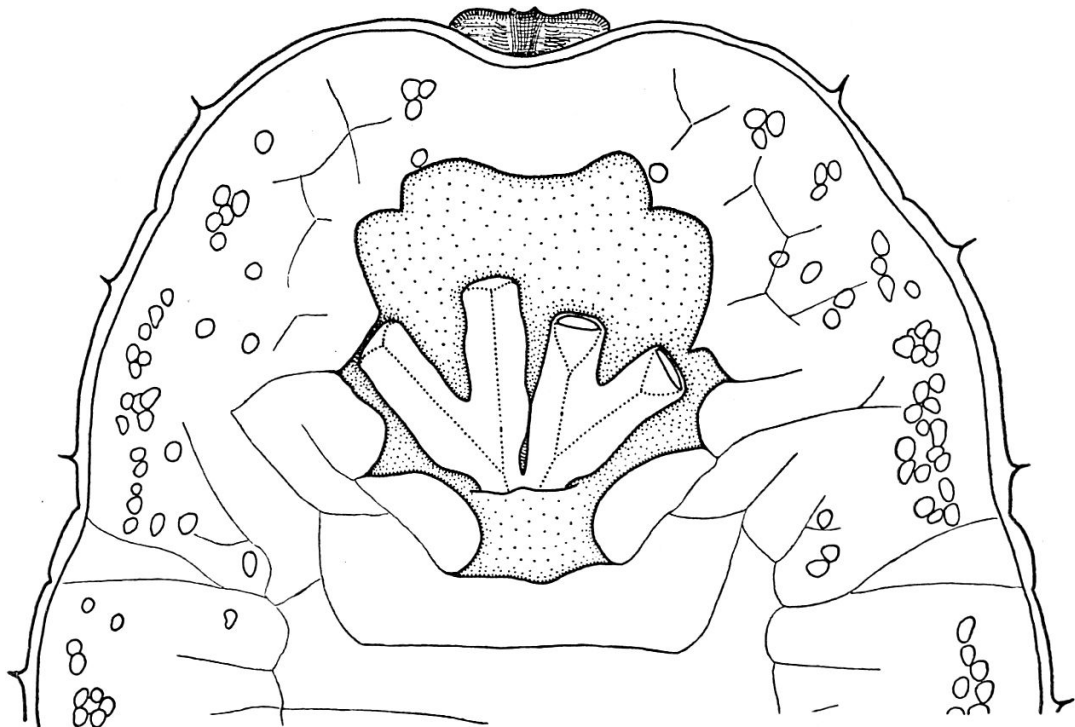


Abb. 13. — Wasseraufnahme einer Diapauselarve von *Syrphus melanostomoides* mit Hilfe der Analschläuche. Beim rechten Paar beginnt die Retraktionsphase. 20 ×.

Schläuche draussen. Doch werden sie in diesem Fall in rhythmischen Bewegungen von der Bauchwand auf die Unterlage gepresst, wodurch ebenfalls eine ständige Bluterneuerung bewirkt wird. Allmählich quillt die Larve, wie folgendes Beispiel an *Syrphus melanostomoides* zeigt :

Zeit :	Beginn	10 Min.	100 Min.	5 Std.	19 Std.	67 Std.
Gewicht (mg):	34	35	39	52	56	58

Innerhalb der ersten 5 Stunden hat das Körpergewicht ganz allmählich um 53 % zugenommen, nach 67 Stunden um 71 %. Bei Verabreichung 0,1 %iger Methylenblaulösung lassen sich die Organe in der Umgebung der eingezogenen Analschläuche etwas anfärben. Gelegentlich sind Diapauselarven derart gehemmt, dass die Analöffnung wohl aufgesperrt wird, eine Ausstülpung der Analschläuche dagegen nicht zustande kommt. In diesem Fall unterbleibt eine Gewichtszunahme auch nach mehreren Tagen, wohl ein Beweis, dass für die Wasserresorption allein die Analschläuche in Frage kommen können.

e) *Atmung.*

Diapauselarven vom *bifasciata*-Typ vermögen 9 Monate und länger zu ruhen, ohne Nahrung aufzunehmen und die vorhandenen Reserven genügen für die Metamorphose und die Bildung der imaginalen Organe. Es leuchtet ohne weiteres ein, dass der Stoffwechsel während der Latenzzeit ganz wesentlich herabgesetzt werden muss. Nach BODINE (1929) wird bei Eiern der Heuschrecke *Melanoplus differentialis* der Sauerstoffverbrauch während der Diapause auf etwa $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{3}$ herabgesetzt, verglichen mit demjenigen verwandter Arten ohne Diapause im entsprechenden Entwicklungsstadium. Solche Vergleichswerte liegen für Syrphidenarten noch nicht vor, doch bestimmte ich die Atmungsintensität von *E. bifasciata* bei verschiedenen Temperaturen.

Das Material wurde einige Tage vor Versuchsbeginn im Freien gesammelt, mit Wasser versetzt und 24 Stunden im Laboratorium bei 15° C aufbewahrt. Je 10 Larven von annähernd gleichem Totalgewicht wurden am 27. November 1945 bei 0° C in Flaschen mit Schliffstopfen gebracht, welche eine abgemessene Menge Barytlauge mit einer Spur Phenolphthalein enthielten. Die Flaschen stellten wir in den Stufenthermostat und bestimmten die Zeit bis zur Entfärbung des Phenolphthaleins in den verschiedenen Proben. Der Zeitpunkt der Entfärbung liess sich mühelos bestimmen, weil die Lösung wohl infolge der Steigerung der Dissoziation unmittelbar vor dem Umschlagspunkt ein ausgeprägtes Rötungsmaximum erreichte. Die Wartezeit betrug 5—43 Tage, sodass der Fehler, entstehend aus dem

nicht absorbierten CO_2 über der Flüssigkeit verschwindend klein wurde. Bezogen auf 1 g Körpergewicht, was 23 Larven normaler Grösse entspricht, wurde bei den verschiedenen Temperaturen (Grad Celsius) pro Stunde folgende Menge (mg) CO_2 abgegeben :

Temp.	1.0	5.7	8.3	12.4	15.7	19.9	22.5	28.0
CO_2	0,020	0,033	0,042	0,068	0,103	0,147	0,172	0,239

Die Werte haben selbstverständlich auch für *E. bifasciata* keine allgemeine Gültigkeit, sondern beziehen sich auf Larven von weit fortgeschrittener innerer Reife, welche im Winter ohne vorausgehende Akklimatisierung verwendet wurden. Im Sommer wäre die Atmungsintensität vielleicht noch geringer. Aus der graphischen Darstellung ist ersichtlich, dass die Kurve ungefähr der van 't Hoff'schen Regel folgt und auch im Bereich tiefer Temperaturen keine Besonderheiten aufweist.

5. Entwicklungstypen räuberischer Schwebfliegen

a) *Epistrophe balteata* (DEG.).

Mit Recht wird *Epistrophe balteata* von vielen Autoren als eine der häufigsten Syrphiden-Arten bezeichnet. Sie ist in Europa nicht nur gemein und in Kulturland und Wäldern bis hinauf in die nivale Region unserer Alpen anzutreffen, sondern findet sich von Lappland bis in die Tropen. Nach SACK (1932) erstreckt sich das Verbreitungsgebiet über Europa, Nordafrika, Asien, den Indischen Archipel bis nach Australien. Es ist jedoch kaum zu erwarten, dass die Art in physiologischer Hinsicht überall identisch sei.

Für die paläarktische Region gibt SACK (1932) eine Flugzeit vom April bis Oktober an. Meine eigenen Fänge in Wädenswil reichen vom 27. Februar (an *Eranthis hiemalis*) bis 27. November (an *Hedera helix*). Auch aus dem Flugdiagramm (Abb. 14) ist ersichtlich, dass

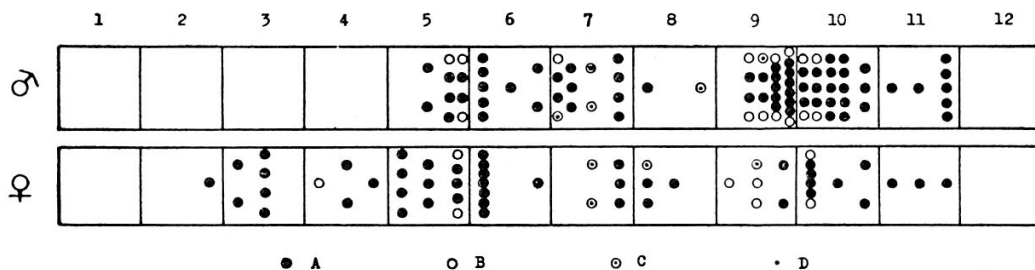


Abb. 14. — Flugdiagramm von *Epistrophe balteata*.
A = Mittelland und Jura ; B = Tessin ; C = Alpen über 1000 m ; D = in Gefangenschaft geschlüpfte Tiere.

vom Frühjahr bis in den Spätherbst hinein Fliegen dieser Art gefangen werden können.

Epistrophe balteata zeichnet sich durch eine auffällige Polyphagie aus. Die Larven finden sich auf holzigen und krautigen Pflanzen unter ganz verschiedenen Blattlausarten. Einige Beispiele aus eigener Erfahrung mögen diese Verhältnisse beleuchten: *Pyrus* (*Doralis pomi*, *Aphis piri*, *Yezabura communis*, *Eriosoma lanigerum*), *Prunus* (*Myzus cerasi*, *Hyalopterus arundinis*, *Myzus persicae*, *Brachycaudus helichrysi*), *Ribes* (*Cryptomyzus ribis*), ferner auf *Rosa*, *Evonymus*, *Ulmus*, *Tilia*, *Sambucus*, *Phragmites*, *Brassica*, *Papaver*; *Taraxacum*.

In allen Fällen, wo Larvenproben im Laboratorium in Zucht genommen worden sind, ging die Entwicklung ohne Unterbruch bis zum Imaginalstadium weiter. Es konnten auch im Freien auf oder unter stark mit *balteata*-Larven besetzten Pflanzen nie Individuen in Diapause gefunden werden. Selbst im September und Oktober 1942, als ich in Luzern Gelegenheit hatte, *balteata*-Larven in grossen Mengen von Schilf abzusammeln, entwickelten sich alle normal weiter. Im Gegensatz zu Angaben von GAUMONT (1929) vermochte auch die herbstliche Abkühlung in keinem Fall eine Diapause im Altlarvenstadium auszulösen. Weil der Abschluss des Larvenwachstums zeitlich annähernd mit der Pupariumbildung zusammenfällt, kann bei Altlarven von keinem Reifedefizit gesprochen werden. Die Imaginalanlagen besitzen in diesem Zeitpunkt schon normale Grösse, wie dies in einem frühern Abschnitt dargelegt worden ist (Abb. 7).

Epistrophe balteata kann schon anfangs April Eier ablegen. Im Freiland fand ich in Wädenswil am 6. April 1943 zahlreiche Eier auf einem von *Doralis pomi* befallenen Apfelbaum. Bei einer Temperatur von 20° C dauert die gesamte Entwicklung von der Eiablage bis zum Ausschlüpfen der Fliegen ungefähr 23 Tage (Eistadium 2, Larvenstadium 10, Puppenstadium 11 Tage). Für den Reifungsfrass werden bis gegen 14 Tage benötigt und da sich die Eiablage über einen Zeitraum von zwei und mehr Wochen hinziehen kann, darf man annehmen, dass die Eier durchschnittlich drei Wochen nach dem Ausschlüpfen der Fliegen abgelegt werden. Damit werden von einer Eiablage zur andern vom Frühjahr bis zum Herbst 1 ½ Monate verstreichen, was einer Zahl von vier, maximal fünf Generationen entspricht. GAUMONT (1929) kommt bei einer 30-tägigen Entwicklungszeit für *Epistrophe balteata* in Frankreich auf jährlich sieben Generationen, was mir trotz eventueller klimatischer Differenzen etwas hoch gegriffen scheint, umso mehr, als die Dauer des obligatorischen Reifungsfrasses hier gar nicht berücksichtigt worden ist.

Epistrophe balteata überwintert als weibliche Fliege ganz ähnlich wie dies schon früher für *Lasiopticus pyrastris* und *L. seleniticus* dargelegt worden ist (SCHNEIDER, 1947). Die Kopulation erfolgt schon im Herbst. Wenn man im Herbst bei natürlicher kühler Aussen-temperatur Larven aufzieht und die schlüpfenden Fliegen mit

Zuckerwasser und Haselpollen füttert, so wird bei einzelnen Tieren wohl viel Eiweiss und Fett im Fettkörper des Abdomens gespeichert, die Ovarien bleiben jedoch sehr klein. Die Blockierung der Ovarialentwicklung wird vermutlich durch die tiefe herbstliche Temperatur ausgelöst, wobei wir noch nicht wissen, ob eventuell schon praeimaginale Stadien entscheidend beeinflusst werden können. Die im Februar und März erscheinenden Tiere besitzen im allgemeinen noch einen gut ausgebildeten Fettkörper, kleine Ovarien und volle Receptacula seminis. Die Männchen erscheinen erst zwei Monate später als Nachkommen der überwinternden Weibchen (siehe Flugdiagramm).

Unsere Art vertritt demnach folgenden Entwicklungstyp: Polyvoltin ohne Larvendiapause mit fakultativer partieller Diapause und Überwinterung im Imaginalstadium.

Zu diesem oder einem ganz ähnlichen Typ gehören vermutlich *Epistrophe auricollis* (MEIG.) und *Lasiopticus pyrastris* (L.).

b) *Syrphus ribesii* (L.).

SCHINER (1862) nennt *Syrphus ribesii* « die gemeinste unserer Arten ». Nach meinen Erfahrungen war sie in den letzten Jahren im schweizerischen Mittelland eher seltener als *Syrphus vitripennis* und kaum häufiger als *Syrphus torvus* und *Epistrophe balteata*. Nach SACK (1932) soll sie ausser in Südafrika fast über die ganze Erde verbreitet sein und in Mitteleuropa vom April bis September fliegen.

Es sei hier noch darauf hingewiesen, dass Literaturangaben über *Syrphus ribesii* nicht vorbehaltlos verwertet werden können, weil diese Art besonders im männlichen Geschlecht nicht selten mit der sehr nahe verwandten *Syrphus vitripennis* MEIG. verwechselt wird. In den Bestimmungstabellen von SACK (1930, 1932) wird z. B. für Männchen lediglich die etwas unterschiedliche Körpergrösse als Bestimmungsmerkmal angeführt. Sicherer erscheint mir die Bestimmung anhand der Beborstung der Hinterfemora zu sein, wie sie VERRALL (1901) angibt.

In Wädenswil sammelte ich *Syrphus ribesii* vom 14. April bis zum 21. November (Abb. 15). Flugmaxima liegen im Frühjahr

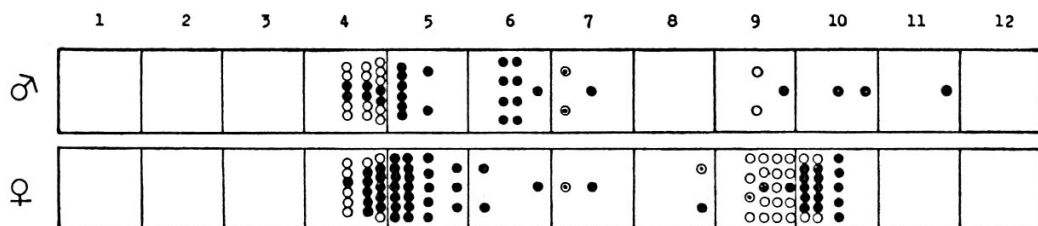


Abb. 15. — Flugdiagramm von *Syrphus ribesii*.

(April-Mai) und Herbst (September-Oktober), während die Art in den Sommermonaten eher etwas in den Hintergrund tritt und nicht die Konstanz des Vorkommens von *Epistrophe balteata* aufweist.

Die Larven findet man auch hier auf holzigen und krautigen Pflanzen, z. B. *Prunus* (*Brachycaudus helichrysi*), *Evonymus*, *Phragmites* (*Hyalopterus arundinis*), *Brassica* (*Brevicoryne brassicae*). Gleichgültig, ob man Material im Freien sammelt oder aus Eiern im Laboratorium aufzieht, tritt meistens ein Teil der Altlarven in Diapause. Die Diapause ist allerdings nicht sehr fest verankert, und es gelingt in der Regel schon nach einigen Wochen, Tiere zur Pupariumbildung und Weiterentwicklung zu bringen.

Bei Durchsicht der Zuchtnotizen fällt auf, dass sich im Frühjahr die meisten Tiere weiterentwickeln und Diapauselarven eher die Ausnahme bilden. Durch Trockenhaltung des Zuchtmaterials liess sich die Zahl der Diapauselarven in einem Fall allerdings von 10 auf 30 % erhöhen. Anfangs Juni 1948 traten von 20 normal gefütterten Larven im Laboratorium nur 5 % in Diapause, in einer Parallelserie, welche man kurz vor und nach der zweiten Häutung während einer Woche nicht fütterte, dagegen 50 %. Wassermangel scheint auch im Freien den Entwicklungsunterbruch zu begünstigen und eine nachfolgende Wässerung kann eine Weiterentwicklung bewirken. Von 12 Mitte Juni 1948 unter Holundersträuchern gesammelten starren Altlarven bildeten 10 zwei bis drei Tage nach der Wässerung im Laboratorium ihr Puparium, nachdem sie etwa einen Monat geruht hatten. In andern Fällen verursachte die Wasseraufnahme wohl eine vorübergehende Aktivitätssteigerung (Kriechbewegungen, Herztätigkeit), doch fielen die gequollenen Larven nachher wieder in den tiefsten Starrezustand (Abb. 10).

In Laboratoriumszuchten entwickelten sich am 14. Juni 1945 bei 20° C alle Individuen weiter. Am 18. August 1947 fielen von 16 drei in Diapause. Am 26. September 1947 von 20 Stück sämtliche, trotz der hohen Zuchttemperatur von 25° C. Am 5. Oktober 1942 fanden sich in Luzern auf Schilf sehr häufig Altlarven; im Gegensatz zu *Epistrophe balteata* verharrten alle in Diapause bis zum März des folgenden Jahres. Es ist aus den wenigen Beobachtungen vorläufig noch nicht ersichtlich, in welchem Masse und wie Aussenfaktoren den Eintritt der Diapause provozieren. Vielleicht ist das Schicksal der Larven bis zu einem gewissen Grade schon im Moment der Eiablage festgelegt.

Die Labilität der Diapause von *Syrphus ribesii* spiegelt sich auch in der Entwicklungsgeschwindigkeit der Imaginalorgane wieder. In allen bisher untersuchten Fällen erreichten die Augenanlagen bis zum Abschluss des Larvenwachstums ungefähr normale Grösse (Abb. 16, A), ein Reifedefizit ist kaum nachweisbar und würde innerhalb der Fehlergrenzen der üblichen Untersuchungsmethode liegen, es sei denn, dass mit sehr umfangreichen Untersuchungs-

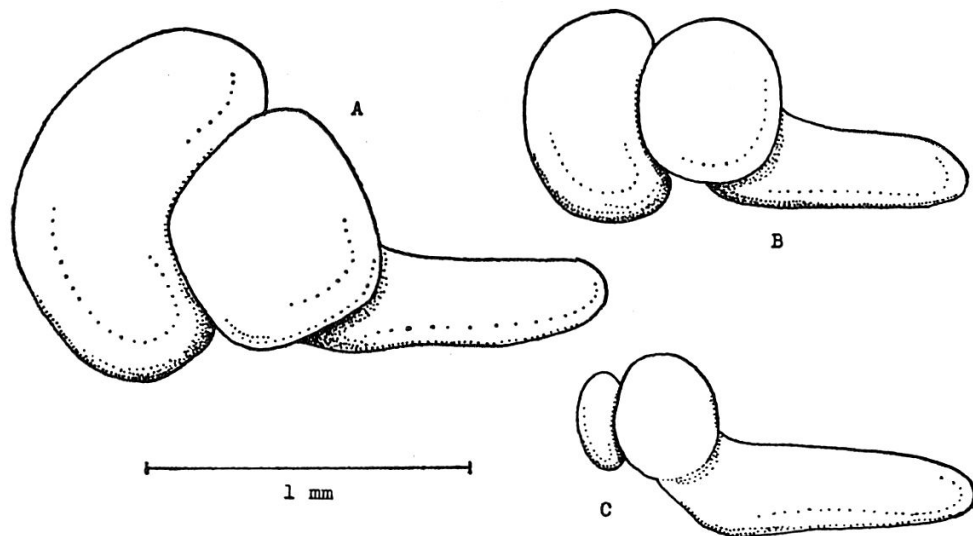


Abb. 16. — Augenanlagen verschiedener Syrphidenlarven nach Abschluss des Larvenwachstums.
 A = *Syrphus ribesii*; B = *Syrphus albostrigatus*; C = *Epistrophe grossulariae*.

serien gearbeitet werden kann. Eine Altlarve von *Syrphus ribesii*, welche im Sommer in Diapause tritt, gleicht einer überwinternden Larve von *Epistrophe bifasciata*, die im Februar das Reifedefizit wohl schon weitgehend aufgeholt hat, jedoch oft eines bestimmten äussern Anstosses bedarf (Wässerung, Temperaturänderung), um aus dem labilen Diapausezustand herausgeführt zu werden.

Das Eistadium von *Syrphus ribesii* dauert bei 21° C 2—3 Tage, nach weitem 9 Tagen ist die Larve ausgewachsen und bildet am folgenden Tag das Puparium. Die Puppenruhe dauert 10 Tage, von der Eiablage bis zum Ausschlüpfen der Fliege verstreichen somit 22—23 Tage. Unter Berücksichtigung des Reifungsfrasses der weiblichen Fliegen und der eher tieferen Temperaturen im Frühjahr kann man annehmen, dass die im Juni fliegenden Tiere Nachkommen derjenigen sind, welche Ende April bis anfangs Mai in grosser Zahl erscheinen und die Art jährlich maximal vier Generationen folgen lässt. Im Verlaufe des Sommers schalten viele Altlarven eine Ruhezeit ein, wobei die Generationenzahl für einzelne Linien auf drei oder sogar zwei reduziert wird. Regen und Abkühlung im Herbst bringen im Sommer angesammelte Diapauselarven zur Weiterentwicklung und es setzt nochmals ein etwas stärkerer Flug ein. Die Herbstlarven gehen alle in Diapause und liefern erst im folgenden Frühjahr wieder Fliegen.

Syrphus ribesii gehört einem besondern Entwicklungstyp an: Oligovoltin mit fakultativer totaler Larvendiapause ohne Diapause im Imaginalstadium.

G. COUSIN (1932) untersuchte sehr eingehend das Verhalten einiger Fliegen mit fakultativer Diapause im Larvenstadium (*Lucilia sericata*, *Phormia groenlandica*, *Calliphora erythrocephala*) und brachte den Eintritt in die Diapause in Zusammenhang mit suboptimalen Entwicklungsbedingungen. Es gelang ihr, Arten mit vermeintlich obligatorischer Diapause unter bestimmten Bedingungen während vieler Generationen ununterbrochen weiterzuzüchten. Die Schlussfolgerungen von COUSIN mögen für den Entwicklungstyp *Syrphus ribesii* weitgehend zutreffen, doch kann ich mir nicht vorstellen, dass z. B. *Epistrophe bifasciata* bei fortgesetzter Zucht unter optimalen Bedingungen — auch wenn dies technisch möglich wäre — ihre tief verankerte, obligatorische Diapause allmählich fallen lassen würde.

c) *Syrphus albostriatus* FALL.

Diese Art kommt nach SACK (1932) und andern Autoren nur in Europa vor und scheint waldige und gebirgige Gegenden vorzuziehen. Sie tritt im allgemeinen nur vereinzelt auf. Nach VERRALL (1901) fliegt sie in England und Schottland vom 11. Mai—2. September. Auch SACK führt eine Flugzeit vom Mai—September an. Meine Fänge erstrecken sich vom 10. Mai—3. Oktober.

Ein Blick auf das Flugdiagramm (Abb. 17), in welchem neben eigenem Material auch solches der Sammlungen der Universität

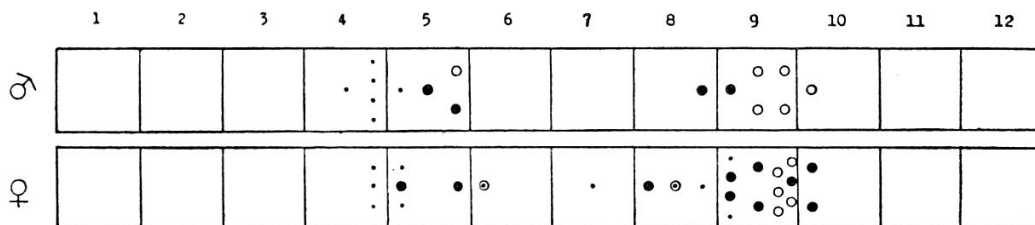


Abb. 17. — Flugdiagramm von *Syrphus albostriatus*.

Basel und von B. Gerber verwertet worden ist, zeigt sofort, dass in den Sommermonaten eine Lücke auftritt und der Flug sich im Wesentlichen auf die Monate Mai und September konzentriert.

Zur Abklärung der Entwicklungsverhältnisse nahmen wir am 11. Oktober 1947 diese Art in Zucht. Das Eistadium dauert bei 18—20° C 5 Tage im Gegensatz zu den meisten übrigen Arten (2—3 Tage), die gesamte Larvenentwicklung bis zur definitiven Darmentleerung 20 Tage, dann treten alle Tiere in Diapause. Die Pupariumbildung erfolgt nach der Überwinterung unter natürlichen Bedingungen erst im April und die Puppenruhe dauert bei 20° C etwa 14 Tage. Die Imaginalanlagen zeigten in diesem Fall nach Abschluss des Larvenwachstums einen deutlichen, wenn auch lange

nicht so ausgeprägten Entwicklungsrückstand wie bei *Epistrophe bifasciata* (Abb. 16, B). Bei Larven normaler und gleicher Grösse betrug die Höhe der Augenanlagen bei Beginn der Diapause 0,7 mm, im April, unmittelbar vor der Pupariumbildung 0,95 mm. Das Reife-defizit im Herbst beträgt demnach 26 %.

Larvenfunde im Freiland bestätigen die Ergebnisse der Laboratoriumszuchten. Nie erfolgte eine Verpuppung ohne vorhergehende wochenlange Diapause der Altlarven. Die Diapauselarven fanden wir vereinzelt unter Holunder, Zwetschgenbäumen und in einem Fall unter einer Linde. Larven, die man im Sommer sammelt, entwickeln sich spätestens im Herbst weiter. Diejenigen, welche man im Winter findet, spätestens im folgenden Frühjahr. Die Diapause ist demnach nie so fest verankert und dauert nicht so lange wie bei *Epistrophe bifasciata*.

Syrphus albostriatus fliegt und entwickelt sich somit im Frühjahr, verbringt die Sommermonate normalerweise als Diapauselarve, fliegt ein zweites Mal im Herbst und überwintert wiederum als Alt-larve. Wir hätten demnach folgenden Entwicklungstyp vor uns: Oligovoltin (wohl meist bivoltin) mit obligatorischer totaler Larven-diapause ohne Diapause im Imaginalstadium mit Hauptflug im Frühjahr und Herbst.

d) *Epistrophe grossulariae* (MEIG.)

Diese Art ist in den Sammlungen meist spärlich vertreten. SCHINER (1862), VERRALL (1901) und SACK (1930) sprechen nur von einem vereinzelt Vorkommen. Das Verbreitungsgebiet erstreckt sich über Europa und Nordamerika (SACK, 1932), wobei gebirgige Gegenden besonders günstige Entwicklungsbedingungen zu bieten scheinen. VERRALL fand die Art in England und Schottland vom 9. Juni bis 15. August. SACK gibt eine Flugzeit an vom Juni bis Oktober.

Diese Angaben werden durch unser Flugdiagramm (Abb. 18), welches neben sieben eigenen Funden auch die wenigen Fliegen aus den Sammlungen der Eidg. Technischen Hochschule in Zürich und der Universität Basel sowie von B. Gerber umfasst, bestätigt. Der Flug dauert vom 12. Juni bis 3. Oktober. Auffällig ist hier der späte

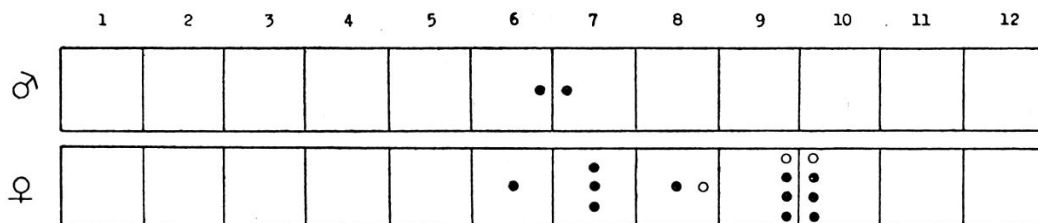


Abb. 18. — Flugdiagramm von *Epistrophe grossulariae*.

Flugbeginn im Sommer im Gegensatz zum Verhalten aller übrigen Typen. *Epistrophe grossulariae* ist eine ausgesprochene Sommer- und Herbstform.

Über Larvenfunde liegen meines Wissens keine Literaturangaben vor. Ich fand am 14. September 1943 2 Altlarven auf einem Pflaumenbaum in Wädenswil als Räuber von *Hyalopterus arundinis*. Die Tiere wurden bei etwa 8° C aufbewahrt und verpuppten sich erst am 24. März 1945, nachdem sie an die Wärme ins Laboratorium gebracht worden waren. Mitte Oktober 1947 sammelte ich viele Altlarven auf *Cornus sanguinea* als Räuber von *Anoecia corni*. Nach Aufbewahrung im Freien unter natürlichen Bedingungen schlüpfen die ersten Vorläufer erst im Juni 1948. Alle Larven treten demnach in eine Diapause, welche ziemlich fest verankert ist.

Am 14. Oktober 1947 wurden 2 Altlarven unmittelbar nach der definitiven Darmentleerung seziiert. Wie die Abbildung 16, C zeigt, sind die Augenanlagen schon rundlich, bohnenförmig und etwas besser ausgebildet als bei *Epistrophe bifasciata*, jedoch wie bei andern Larven mit obligatorischer Diapause noch weit im Rückstand. Die Augenanlagen waren in beiden Fällen 0,31 mm hoch, bei einer Gehirnhöhe von 0,36 und 0,39 mm. Das Reifedefizit beträgt etwa 65 %.

Drei am 14. Juli 1947 bei Schindellegi gesammelte Fliegen besaßen noch sehr kleine Ovarien. Ein grosses Individuum wurde im Laboratorium in Zucht genommen. Es nahm mehrmals sehr viel Haselpollen und Zuckerwasser auf, ohne bei einer Temperatur von über 20° C innert 10 Tagen das geringste Ovarialwachstum aufzuweisen. Auch ein 20-tägiger Aufenthalt bei 12° C vermochte die Situation nicht zu ändern. Die Sektion ergab folgendes Bild: Mässige « Fett »auskleidung im Abdomen, Receptaculum seminis leer, Ovarien noch sehr klein (1,5 × 1 mm). 3 am 29. September und 1. Oktober 1947 in Wädenswil gefangene Weibchen besaßen alle gefüllte Receptacula seminis und voll entwickelte Ovarien (5,5 × 3 mm) mit etwa 260 legereifen Eiern. Aus dem Flugdiagramm geht auch hervor, dass mehr Weibchen gesammelt wurden als Männchen und im Herbst die Männchen überhaupt sehr selten zu sein oder zu fehlen scheinen.

In Anbetracht der Ovarialentwicklungshemmung im Juli-August (partielle Diapause) und des ausgesprochenen Reifedefizites der Altlarven mit der obligatorischen Diapause ist es sehr unwahrscheinlich, dass die Herbsttiere Nachkommen der Julitiere sind. Die im Hochsommer schlüpfenden Fliegen werden Pollen und zuckerhaltige Flüssigkeiten aufnehmen, wobei die Nahrung dem Betriebsstoffwechsel und dem Speichergewebe zugute kommt. Die Männchen sind vielleicht kurzlebiger als die Weibchen und es ist denkbar, dass die Weibchen nach der Kopulation und nach dem Speicherfrass zeitweise ein Versteck aufsuchen.

Wir hätten demnach folgenden Entwicklungstyp vor uns: Univoltin mit obligatorischer totaler Larvendiapause und obligatorischer

partieller Diapause im Imaginalstadium mit Hauptflug im Sommer und Herbst.

Solche Verhältnisse, wobei die Hauptaktivität auf den Herbst fällt, gehören bei räuberischen Syrphiden wohl zur Ausnahme. Ein weiterer Vertreter dieser Art ist vermutlich *Ischyrosyrphus glaucius* (L.), der ebenfalls nicht zu den häufigen Arten gehört und nach VERRALL in England und Schottland vom 7. Juli bis 1. September gesammelt wurde. Nach SACK (1930) fliegt *glaucius* vom Juli bis September. Meine Funde reichen vom 6. Juli bis 17. September. 3 im Juli bei Schindellegi gefangene Weibchen besaßen leere Receptacula seminis, reichlich entwickelte Speichergewebe, kleine Ovarien und zeigten wie *Epistrophe grossulariae* trotz Fütterung mit Haselpollen und Zuckerwasser kein Ovarialwachstum.

e) *Epistrophe bifasciata* (FABR.).

Epistrophe bifasciata ist eine europäische Art, welche von Skandinavien bis Italien vorkommt und wenigstens in einzelnen Exemplaren in fast allen Sammlungen vertreten ist. Nach VERRALL (1901) fliegt sie vom 24. April bis 22. Juni. SACK (1932) gibt für Europa eine Flugzeit vom April bis August an. Meine eigenen Fänge liegen zwischen dem 23. April und 6. Juni. In der Sammlung der Eidg. Technischen Hochschule in Zürich fand ich ein Männchen, welches am 14. Juni 1891 auf dem Sustenpass gefangen worden ist. Das Flugdiagramm (Abb. 19) weist einen konzentrierten Flug im Mai

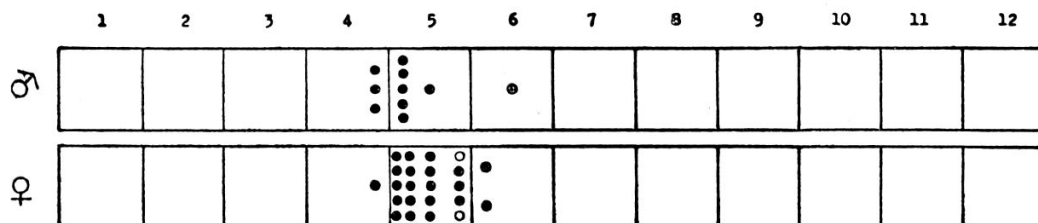


Abb. 19. — Flugdiagramm von *Epistrophe bifasciata*.

auf, im Juni verschwindet die Art wieder bis zum folgenden Frühjahr.

Die Larve dieser Art findet man im Frühjahr auf holzigen Gewächsen in Blattlauskolonien, z. B. auf *Prunus* (*Myzus cerasi*, *Hyalopterus arundinis*), *Sambucus* (*Aphis sambuci*) und *Fraxinus* (*Prociphilus nidificus*). Sobald sie ausgewachsen ist, sucht sie den Boden auf und verharret auf der Unterseite von dünnen Blättern, glatten Steinen usw. neun bis zehn Monate im Zustand der Diapause. Zusammen mit *Syrphus melanostomoides* findet sie sich nicht selten

in grosser Zahl unter Holundersträuchern oder in Gesellschaft von *Epistrophe euchroma* unter Kirschbäumen.

Unter den vielen hundert Diapauselarven, welche im Freiland und im Laboratorium unter ganz verschiedenen Temperatur- und Feuchtigkeitsbedingungen untersucht worden sind, hat sich keine einzige noch im gleichen Jahre weiterentwickelt. Die Diapause ist sehr fest verankert und die Verpuppung erfolgt erst nach der Überwinterung. Eine Ausnahme machen nur parasitierte Larven, welche zum Teil schon im Herbst ihr Puparium bilden. Wenn von SACK eine Flugzeit bis in den August angegeben wird, so muss es sich hier um vereinzelte Nachzügler handeln, welche an einem sehr trockenen, vor Regen geschützten Ort oder im Gebirge gelegen haben. Durch Trocken- und Kühllhaltung kann man die Dauer der Diapause auch im Laboratorium leicht um mehrere Wochen oder sogar Monate verlängern. Als seltene Ausnahme meldet MEIJERE (1917), welcher wohl als erster auf die Generationsverhältnisse dieser Art hingewiesen und wie KRÜGER (1926) jahrelang erfolglos die Weiterzucht bis zum Imaginalstadium versucht hat, dass ein einzelnes Weibchen schon am 20. August 1911 geschlüpft sei.

Die Altlarven von *Epistrophe bifasciata* zeichnen sich durch ein bedeutendes Reifedefizit aus (Abb. 7). Unmittelbar nach Abschluss des Larvenwachstums messen die Augenanlagen durchschnittlich 0,29 mm, im Moment der Pupariumbildung 1,05 mm; das Reifedefizit beträgt demnach 72 %.

Die Art verpuppt sich in der zweiten Hälfte März und schlüpft etwa ein Monat später. 1946 fiel das Schlüpfmaximum für Männchen auf den 25.—30. April, für Weibchen auf den 1.—4. Mai. Mitte bis Ende Mai werden die meisten Eier abgelegt und anfangs Juni sitzt die grosse Masse der Diapauselarven schon in Verstecken am Boden. Das anfängliche Reifedefizit wird während des ganzen Sommers beibehalten. Erst mit der herbstlichen Abkühlung im September-Oktober beginnen die Imaginalorgane intensiv zu wachsen (Abb. 8) und erreichen nach der Überwinterung im Februar-März ihre volle Reife.

Epistrophe bifasciata ist demnach univoltin mit obligatorischer totaler Diapause der Altlarven ohne Diapause im Imaginalstadium.

Zum *bifasciata*-Typ gehören ferner beispielsweise *Syrphus melanostomoides* STROBL, *Syrphus ochrostoma* (ZETT.), *Syrphus nitidicollis* MEIG. und *Epistrophe euchroma* (KOW.). Alle diese Arten sind dadurch charakterisiert, dass sie nur im Frühjahr zur Zeit des Blütemaximums und der stärksten Blattlausvermehrung fliegen und ihre Larvenentwicklung durchlaufen, mit einem beträchtlichen Reifedefizit in Diapause treten und als Diapauselarven übersommern und überwintern. Während der Diapause wachsen die Augenanlagen bei *Syrphus melanostomoides* von 0,41 bis 1,4 mm, was einem Reifedefizit von 71 % entspricht, bei *Syrphus nitidicollis* von 0,3 bis

1,0 mm, entsprechend einem Reifedefizit von 70 %. Bei *Syrphus ochrostoma* und *Epistrophe euchroma* liegen die Verhältnisse ganz ähnlich.

Diese Arten sind zum Teil bezüglich Wirtswahl etwas spezialisiert. *Syrphus melanostomoides* bevorzugt *Aphis sambuci* auf *Sambucus* und *Epistrophe euchroma* *Myzus cerasi* auf *Prunus avium*. Sie bilden ein Gegenstück zu der polyvoltinen und sehr polyphagen *Epistrophe balteata*.

Zusammenfassend lassen sich die Entwicklungstypen räuberischer Syrphiden folgendermassen charakterisieren :

Entwicklungstyp	Reifedefizit der Altlarve	Totale Diapause der Altlarve	Partielle Diapause der Imago	Generationsverhältnisse
1. <i>E. balteata</i>	0	keine	fakultativ	polyvoltin
2. <i>S. ribesii</i>	gering bis 0	fakultativ	keine	oligovoltin
3. <i>S. albostrigatus</i>	26 %	obligatorisch	keine	oligovoltin
4. <i>S. grossulariae</i>	ca. 65 %	obligatorisch	obligatorisch ?	univoltin
5. <i>E. bifasciata</i>	72 %	obligatorisch	keine	univoltin

Die Aufstellung zeigt, welche Mannigfaltigkeit in biologischer Hinsicht nur in den beiden nahe verwandten Gattungen *Syrphus* und *Epistrophe* herrscht. Die meisten räuberischen Syrphiden werden sich einem der angeführten Entwicklungstypen zuordnen lassen, wobei damit zu rechnen ist, dass besonders bei oligovoltinen Arten noch zahlreiche Übergangsformen angetroffen werden können.

6. Zusammenfassung

1. Die räuberischen Schwebfliegen müssen nach dem Schlüpfen neben zuckerhaltiger Nahrung (Nektar, Honigtau) auch Blütenpollen aufnehmen, um ihre anfänglich kleinen Ovarien entwickeln zu können (obligatorischer Reifungsfrass).
2. Viele, scheinbar seltene Arten sind nur im Frühjahr zur Zeit des Blütemaximums und der intensivsten Blattlausvermehrung aktiv. Sommer, Herbst und Winter verbringen sie als Diapause-larven.
3. Der Ausdruck Diapause wird definiert. Eine Diapause kann partiell oder total, obligatorisch oder fakultativ sein.
4. Die Männchen räuberischer Syrphiden lauern im Freien auf die Weibchen und überfallen sie im Fluge. Im kleinen Zuchtbehälter des Laboratoriums kommt dagegen keine Kopulation

zustande, und man ist gezwungen, die Zuchten immer wieder mit frisch gefangenen Weibchen, welche schon kopuliert haben, zu beginnen.

5. Den Zuchttieren werden die Flügel gestutzt. Als Fliegenfutter dienen konzentrierte Rohrzuckerlösung und Haselpollen. Haselpollen, welcher im Hochvakuum getrocknet und aufbewahrt wird, ist praktisch unbeschränkt haltbar.
6. Die Fliegen legen mehrere Hundert Eier ab. Die höchste, bisher beobachtete Eizahl beträgt 1404 Stück (*Lasiopticus seleniticus*). Fehlen Blattläuse, so werden meistens unbefruchtete Eier deponiert, auch wenn die Receptacula seminis mit Spermien gefüllt sind.
7. Als Larvennahrung eignet sich die Blattlausart *Rhopalosiphoninus latysiphon*, welche auf angetriebenen Kartoffelknollen vermehrt werden kann.
8. Die Imaginalorgane in Larven mit obligatorischer Diapause sind nach Abschluss des Larvenwachstums viel kleiner als bei polyvoltinen Arten ohne Diapause. Das sich daraus ergebende Reifedefizit bildet ein wichtiges Hilfsmittel zum Studium der Generationsverhältnisse.
9. In einer Parallelzucht der beiden extremen Formen *Epistrophe balteata* und *E. bifasciata* unter gleichen äusseren Bedingungen entwickeln sich beide Arten mit gleicher Geschwindigkeit, das Ausschlüpfen, die zwei Häutungen und die definitive Darmentleerung erfolgen zur gleichen Zeit 2, 4, 6 und 8 ½ Tage nach der Eiablage. Vom Moment der Sättigung an sinken Herz-tätigkeit und Reaktionsfähigkeit bei *bifasciata* sehr rasch, während sie bei *balteata* bis zur Pupariumbildung aufrechterhalten bleiben. Bei *bifasciata* ist das Wachstum der Imaginalanlagen gehemmt. Der Hemmungsfaktor beginnt schon vor dem Ausschlüpfen der Junglarven zu wirken. Das disharmonische Wachstum von larvalem und imaginalem Gewebe hinterlässt hier ein bedeutendes Reifedefizit.
10. Werden Diapauselarven im Laboratorium bei 20° C überwintert, so bleibt das Reifedefizit viel länger bestehen als bei Freilandlarven und die Verpuppung erfolgt unregelmässig mit einer Verspätung von mehreren Monaten. Im Freien wachsen die Augenanlagen im Verlaufe des herbstlichen Temperaturabfalles im September bis November und holen bis zum März das Reifedefizit noch ganz auf.

11. Das Wachstum der Augenanlagen kann durch Temperatursenkung künstlich angeregt werden, und das Wachstumsoptimum liegt bei 9—10° C.
12. Verpuppungsbereite Diapauselarven von *Epistrophe bifasciata* erkennt man an der lebhaften Herztätigkeit, welche auf Temperaturänderungen anspricht, im Gegensatz zu Individuen, welche trotz ihrer «morphologischen Reife» die Diapausehemmung noch nicht überwunden haben. Bei Larven, welche noch nicht verpuppungsbereit sind, wird durch die Überführung in konstante und relativ hohe Temperaturen des Laboratoriums die Dauer der Diapause ausserordentlich verlängert.
13. Bei *Syrphus ribesii* liess sich nach der Wasseraufnahme eine kurze Stimulierung der Herztätigkeit mit nachfolgender Krise beobachten. Die Verpuppung erfolgte erst nach tagelangem Aufenthalt in einer Temperatur von 11° C, wobei die zunehmende Verpuppungsbereitschaft leicht anhand der Herztätigkeit erkannt werden konnte.
14. Die Reaktionsgeschwindigkeit der Diapauselarven von *Epistrophe bifasciata* ist stark reduziert. Sie unterliegt zudem beträchtlichen täglichen Schwankungen z. B. von 4—234 Minuten, welche eine gewisse Periodizität aufweisen.
15. Wochenlang trocken aufbewahrte Diapauselarven schrumpfen allmählich, besonders in höhern Temperaturen und bei fortgeschrittener innerer Reife. Bei *Epistrophe bifasciata* und andern Arten dieses Typs wird Wasser nicht durch die Mundöffnung aufgenommen, sondern mit Hilfe der Analschläuche resorbiert.
16. Die Atmungsintensität wird in Diapauselarven herabgesetzt. In einem Beispiel betrug die Kohlendioxydabgabe von *E. bifasciata* pro Stunde und Gramm Körpergewicht bei 20° C 0,15 mg. Auch während der Diapause besteht eine normale Beziehung zwischen Temperatur und CO₂-Abgabe.
17. Anhand von Flugdiagrammen, Larvenfunden, Laboratoriumszuchten und Untersuchungen der Imaginalanlagen in den Altlarven werden Entwicklungsgang und Generationsverhältnisse folgender Arten besprochen: *Epistrophe balteata*, *Syrphus ribesii*, *Syrphus albostriatus*, *Epistrophe grossulariae* und *Epistrophe bifasciata*.
18. *Epistrophe balteata* weist weder ein Reifedefizit noch eine Larvendiapause auf, sie ist polyvoltin und zeigt eine fakultative partielle Diapause mit Überwinterung im Imaginalstadium.

19. *Syrphus ribesii* ist oligovoltin mit fakultativer totaler Larvendiapause, ohne Diapause im Imaginalstadium. Das Reifedefizit ist hier gering oder fehlt überhaupt.
20. *Syrphus albostrigatus* ist oligovoltin (meist bivoltin) mit obligatorischer totaler Larvendiapause, ohne Diapause im Imaginalstadium mit Hauptflug im Frühjahr und Herbst. Das Reifedefizit beträgt 26 %.
21. *Epistrophe grossulariae* ist wie *Ischyrosyrphus glaucius* eine typische Sommer- und Herbstform. Sie ist univoltin und zeigt eine obligatorische totale Larvendiapause und eine obligatorische (?) partielle Diapause im Imaginalstadium. Das Reifedefizit beträgt etwa 65 %.
22. *Epistrophe bifasciata* ist wie *Syrphus melanostomoides*, *S. nitidicollis*, *S. ochrostoma*, und *Epistrophe euchroma* univoltin mit obligatorischer totaler Larvendiapause, ohne Diapause im Imaginalstadium. Bei *E. bifasciata* beträgt das Reifedefizit 72 %.

Literatur

- BODINE, J. H. 1929. *Factors influencing the rate of respiratory metabolism of a developing egg*. *Physiol. Zool.*, 2, 459—482.
- COUSIN, G. 1932. *Etude expérimentale de la diapause des insectes*. *Bull. Biolog. de France et de Belgique*, Suppl. 15, 1—341.
- GAUMONT, L. 1929. *Conditions générales de pullulation des Aphides*. *An. des Epiphyties*, 15, 256—316.
- KRÜGER, F. 1926. *Biologie und Morphologie einiger Syrphidenlarven*. *Ztschr. f. Morph. u. Ökol. d. Tiere*, 6, 83—149.
- MEIJERE, J. 1917. *Beitrag zur Kenntnis der Dipterenlarven und Puppen*. *Zool. Jahrb.*, Abt. f. System., 40.
- PARKER, H. L. and THOMPSON, W. R. 1927. *A contribution to the study of hibernation in the larva of the European corn-borer (Pyrausta nubilalis HÜBN.)*. *An. ent. Soc. America*, 20, 10—22.
- SACK, P. 1930. *Schwebfliegen oder Syrphidae*, in DAHL-BISCHOFF: *Die Tierwelt Deutschlands*, Jena.
- 1932. *Syrphidae*, in LINDNER: *Die Fliegen der palaearktischen Region*, Stuttgart.
- SCHINER, J. 1862. *Fauna Austriaca, Die Fliegen*, Wien.
- SCHNEIDER, F. 1947. *Zur Überwinterung von Lasipticus pyrastris L. und Lasipticus seleniticus MEIG. (Dipt. Syrphidae)*. *Mitteil. Schweiz. Ent. Ges.*, 20, 306—316.
- VERRALL, G. H. 1901. *Syrphidae of Great Britain*, London.