

ISSN 0073-8417

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN

SEKTION
BIOLOGIE

SERIE 18 · NUMMER 32 · 1986

FILM E 2936

Syrphus balteatus (Syrphidae)
Beutefangverhalten der Larve



INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM · GÖTTINGEN

Angaben zum Film:

Stummfilm, 16 mm, farbig, 137 m, 12½ min (24 B/s). Hergestellt 1985, veröffentlicht 1986. Das Filmdokument ist für die Verwendung in Forschung und Hochschulunterricht bestimmt. Veröffentlichung aus dem Institut für Forstzoologie der Universität Göttingen, Arbeitsgruppe Öko-Ethologie, Dr. G. GRIES, Dr. W. SANDERS, und dem Institut für den Wissenschaftlichen Film, Göttingen, Dr. D. HAARHAUS; Kamera und Schnitt: H. WITTMANN.

Zitierform:

GRIES, G., W. SANDERS und INST. WISS. FILM: *Syrphus balteatus* (Syrphidae) — Beutefangverhalten der Larve. Film E 2936 des IWF, Göttingen 1986. Publikation von G. GRIES, Publ. Wiss. Film., Sekt. Biol., Ser. 18, Nr. 32/E 2936 (1986), 15 S.

Anschrift des Verfassers der Publikation:

Dr. G. GRIES, Institut für Forstzoologie, Arbeitsgruppe Öko-Ethologie, Büsgenweg, D-3400 Göttingen.

Danksagung

Den Mitarbeitern des IWF, Herrn Dr. D. HAARHAUS, Ref. Zoologie II, und Herrn Kameramann H. WITTMANN danke ich für vorbildliche Zusammenarbeit, Frau Prof. Dr. C. PODUFAL (Zoologie, Gö.) für anregende Diskussionen histologischer Ergebnisse, Herrn Dipl. Geologe H. SCHOLZ (Paläontologie, Gö.) für die gemeinsame Anfertigung der REM-Aufnahmen und nicht zuletzt danke ich herzlich Herrn Graphik-Designer (grad.) W. TAMBOUR (forstl. Fachber. Gö.) für die hervorragende zeichnerische Darstellung.

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN

Sektion BIOLOGIE

Sektion ETHNOLOGIE

Sektion MEDIZIN

Sektion GESCHICHTE · PUBLIZISTIK

Sektion PSYCHOLOGIE · PÄDAGOGIK

Sektion TECHNISCHE WISSENSCHAFTEN

NATURWISSENSCHAFTEN

Herausgeber: H.-K. GALLE · Redaktion: E. BETZ, I. SIMON

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN sind die schriftliche Ergänzung zu den Filmen des Instituts für den Wissenschaftlichen Film und der Encyclopaedia Cinematographica. Sie enthalten jeweils eine Einführung in das im Film behandelte Thema und die Begleitumstände des Films sowie eine genaue Beschreibung des Film Inhalts. Film und Publikation zusammen stellen die wissenschaftliche Veröffentlichung dar.

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN werden in deutscher, englischer oder französischer Sprache herausgegeben. Sie erscheinen als Einzelhefte, die in den fachlichen Sektionen zu Serien zusammengefaßt und im Abonnement bezogen werden können. Jede Serie besteht aus mehreren Lieferungen.

Bestellungen und Anfragen an: Institut für den Wissenschaftlichen Film
Nonnenstieg 72 · D-3400 Göttingen
Tel. (05 51) 20 22 02

GERHARD GRIES, WERNER SANDERS und INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM, Göttingen:

Film E 2936

Syrphus balteatus (Syrphidae) — Beutefangverhalten der Larve

Verfasser der Publikation: GERHARD GRIES
Mit 4 Abbildungen

Inhalt des Films:

Syrphus balteatus (Syrphidae) — Beutefangverhalten der Larve. Die Larven von *Syrphus balteatus* zeigen 3 Strategien des Beutefanghaltens: 1. passives Warten auf die Einzellaus, 2. aktives Erbeuten der Einzellaus, 3. aktives Erbeuten einer Läusekolonie (bei Larven des 3. und 4. Stadiums).

Zu 1. Mit erhobenem Vorderkörper erwartet die Schwebfliegenlarve den Berührungsreiz einer Blattlaus. Zur Aufnahme der tigmotaktischen Reize dienen lateral und tergal angeordnete zapfenförmige Mechanorezeptoren, deren Länge von der Lateralseite zum Tergum hin zunehmen. Nach der Berührung eines Rezeptors betupft die Larve mit ihren Antennen die Blattlaus (Überprüfung der Reizursache) und entläßt anschließend aus kopfnah gelegenen Drüsen einen Klebstoff, der die Laus am Vorderkörper der Larve fixiert. Daraufhin wird das Integument mit den Mundwerkzeugen durchstochen und die Laus ausgesaugt.

Zu 2. Nach aktivem Aufsuchen der Einzellaus verläuft die Beutefanghandlung Nr. 1 entsprechend.

Zu 3. Beim Erbeuten einer Läusekolonie bewegt sich die Schwebfliegenlarve unter ständigem Pendeln des Vorderkörpers über die Kolonie, wobei jeder nach rechts oder links ausgeführte Pendelschlag mit dem Aufsetzen der Antennen endet. Solange die Antennen auf Blattläuse treffen, entlassen im Vorderkörper der Larve ventral und lateral angeordnete Drüsen einen Klebstoff, der während der Pendelbewegung des Vorderkörpers kontinuierlich ausgeschieden wird. Dabei bildet sich eine klebende, die Läusekolonie überziehende „Folie“, welche die Läuse miteinander verbindet und am Ort fixiert. Anschließend wird Blattlaus für Blattlaus ausgesaugt.

Summary of the Film:

Syrphus balteatus (Syrphidae) — Preying Behaviour of the Larvae. Larvae of *Syrphus balteatus* exhibit three strategies when seizing their prey:

1. passive waiting for a single aphid
2. active seizing of a single aphid
3. active seizing of a colony of aphids (refers to larvae of 3rd. and 4th. stage)

Ad 1. The larva awaits with raised thorax the tactile stimulus of an aphid. Mechanoreceptors, increasing in length from the lateral side to the tergum, register the tigmotactic stimuli. Once a receptor has been contacted, the larva lightly touches the aphid with its antennae to test for the cause of

the stimulus. This is followed by the release of a glue from glands near the head which fixes the aphid to the thorax of the larva. The integument is then perforated by the mouthparts and the prey will be sucked out.

Ad 2. After active search for a single aphid, the action of seizing corresponds to (1).

Ad 3. When seizing a colony of aphids, the larva moves over the colony while constantly oscillating the thorax. Each oscillation is completed by putting down the antennae. As long as the antennae touch aphids, a glue is released from glands which are arranged at the ventral and lateral part of the thorax. This continues as long as the swinging movement of the thorax lasts. In this way a sticky foil is created which covers the colony of aphids, connects them to each other and fixes them to the spot. Subsequently one aphid after the other is sucked out.

Résumé du Film:

Syrphus balteatus (Syrphidae) – Comportement lors de la prise de la proie de la larve. Les larves de *Syrphus balteatus* montrent 3 stratégies en ce qui concerne la prise de la proie: 1. attente passive du puceron solitaire, 2. capture active du puceron solitaire, 3. capture active d'une colonie de pucerons (chez les larves du 3. et 4. stade).

1. La larve de la mouche attend la stimulation de contact d'un puceron avec l'avant corps surélevé. Des mécano-récepteurs strobiliformes, placés latéralement et dorsalement et dont la longueur augmente du côté latéral jusqu'au tergum, servent à la réception des stimulations tigmotactiques. A la suite du contact d'un récepteur la larve touche le puceron avec ses antennes (contrôle de source du stimulus) et secrète ensuite de ses glandes situées près de la tête une colle qui fixe le puceron à l'avant corps de la mouche. Après cela le tégument est transpercé avec les mâchoires et le puceron est sucé.

2. Après une recherche active du puceron solitaire, le procédé de capture de la proie se déroule comme au 1.

3. Lors de la capture d'une colonie de pucerons la mouche se déplace au dessus de la colonie en oscillant continuellement l'avant-corps, où chaque oscillation dirigée vers la droite ou la gauche se termine par un attouchement des antennes. Quand les antennes atteignent les pucerons, les glandes placées ventralement et latéralement à l'avant-corps de la larve secrètent une colle qui est produite continuellement pendant le mouvement d'oscillation. A cette occasion se forme une follicule collante recouvrant la colonie de pucerons qui les rassemble et les fixe à cet endroit. Finalement chaque puceron sera sucé l'un après l'autre.

Allgemeine Vorbemerkungen

Die auffallend schöne wesen-, bienen- oder hummelähnliche Körperzeichnung (Mimikry), der auch von Wollschweben (Bombyliidae), Bremsen (Tabanidae) und Augenfliegen (Pipunculidae) bekannte Schwirflug mit blitzschnellem Ortswechsel und die Fähigkeit, in dicht strukturierten Pflanzenbeständen zu manövrieren, machen Schwebfliegen (Syrphidae) zu den auffälligsten Vertretern der Dipteren. Die Imagines der etwa 390 in Mitteleuropa heimischen Arten (BOTHE [8]) sind Blütenbesucher und ernähren sich ausschließlich von Nektar und Pollen. Für den Besuch eignen sich jedoch nur Blüten, die gut zugänglich sind, wie Doldenblütler (Umbelliferae), Hahnenfußgewächse (Ranunculaceae) und Korbblütler (Compositae).

Unbesetzte Nahrungsnischen und die Vermeidung interspezifischer Konkurrenz waren wohl die entscheidenden Evolutionsfaktoren für die vielfältige Differenzierung der Larven, ihrer Lebensweise und Ernährungsbiologie. Detritus, Pflanzenabfälle, modernes Holz, Säugetierkot und frische Baumsäfte gehören ebenso zum Nahrungsspektrum der

terrestrischen oder aquatisch lebenden Larven wie Schmetterlingsraupen oder Blattläuse (JACOBS, RENNER [18]).

Syrphus balteatus gehört zu den räuberischen, aphidophagen Syrphidenarten. Ihr Beutespektrum umfaßt 37 Blattlausspezies (NINOMIYA [21]). Das bereits im Herbst des Vorjahres begattete Weibchen sucht im April/Mai, nach Vollendung des Reifungsfraßes (Pollenfraß), blatlausbesetzte Pflanzenbestände auf. Auch landwirtschaftliche Kulturen, vorzugsweise Rübenbestände (DABROWSKA-PROT und KARG [15]), werden in die Suchflüge mit einbezogen (BOMBOSCH [3], SOL [32]). Die Tatsache, daß die Entwicklungsmöglichkeiten der räuberischen Larven an die Anwesenheit von Blattläusen gebunden ist, erklärt das ausgeprägte, zahlreiche Signalreize beachtende Suchverhalten der Schwebfliegen (BOMBOSCH [5], CHANDLER [10] – [13], DIXON [16], LANGER [19], PESCHKEN [22], SANDERS [22] – [28], SCHÄFER [30], VOLK [34]). Erst nachdem die Präsenz der Beutetiere in mehreren, einander folgenden Phasen überprüft ist (GRIES und SANDERS [35]), erfolgt die Ablage der Eier. Da jedes Weibchen weit über den Pflanzenbestand verteilt einige Hundert Eier ablegt (vgl. BARLOW [2]) und jede Larve während ihrer Ontogenese mehrere Hundert Blattläuse erbeutet (NINOMIYA [20], vgl. auch BOMBOSCH [4]), vermögen Syrphidenlarven die Vermehrung von Blattläusen durchaus wirksam zu vermindern (BOMBOSCH [6], [7], TOKMAKOGLU [33]), vorausgesetzt, die räuberische Aktivität beginnt rechtzeitig.

Die Eilarve schlüpft nach 1–2tägiger Embryonalentwicklung. Je nach Außentemperatur dauert der Schlupfvorgang etwa 30 Minuten bis mehrere Stunden. Durch stechende Bewegung der Mundwerkzeuge und Vorstrecken des Körpers reißt die Eilarve das Chorion dorsal, nahe der Mikropyle auf und verläßt durch die entstandene Öffnung die Eihülle. Mit dem Ausscheiden des pechschwarzen Darminhaltes (GRIES und SANDERS [36]) wird das etwa 10tägige Larvenstadium beendet. Innerhalb von 48 Stunden vollzieht sich die Umwandlung der länglichen Larve zur tropfenförmigen, zunächst noch weißen Puppe. 14 Tage später schlüpft die Fliege aus dem inzwischen braun strukturierten Puparium. Da auch der Reifungsfraß noch 14 Tage in Anspruch nimmt, beträgt die Generationsdauer – eine Durchschnittstemperatur von etwa 20°C zugrunde gelegt – etwa 5 Wochen (SCHNEIDER [31]). Dies entspricht 4–5 Generationen pro Jahr.

Beutefangverhalten der Larven (GRIES [17])

Die Larven von *Syrphus balteatus* zeigen 3 Strategien des Beutefangverhaltens:

1. Passives Warten auf die Einzellaus
2. Aktives Erbeuten der Einzellaus
3. Aktives Erbeuten der Läusekolonie

1. Passives Warten auf die Einzellaus

Das passive Warten auf die Einzellaus kann in allen, bevorzugt aber in den beiden ersten Larvenstadien beobachtet werden. Da diese Form des Beutefangverhaltens häufig in unmittelbarer Nähe der Blattläuse erfolgt, der Gesichtssinn aber nicht entwickelt ist, ist zu erwarten, daß Schwebfliegenlarven ihre Beutetiere olfaktorisch erkennen. Mit ihren (Doppel-) Antennen (Abb. 1a) vermögen sie wahrscheinlich Duftreize der Blattläuse

wahrzunehmen. Für diese Theorie spricht, daß bereits die Eilarve während des Schlüpfens die Antennen prüfend vorstreckt, bei Anwesenheit von Blattläusen die typische Körperhaltung einer beutebereiten Larve einnimmt und auch Blattläuse erbeutet (Abb. 2);

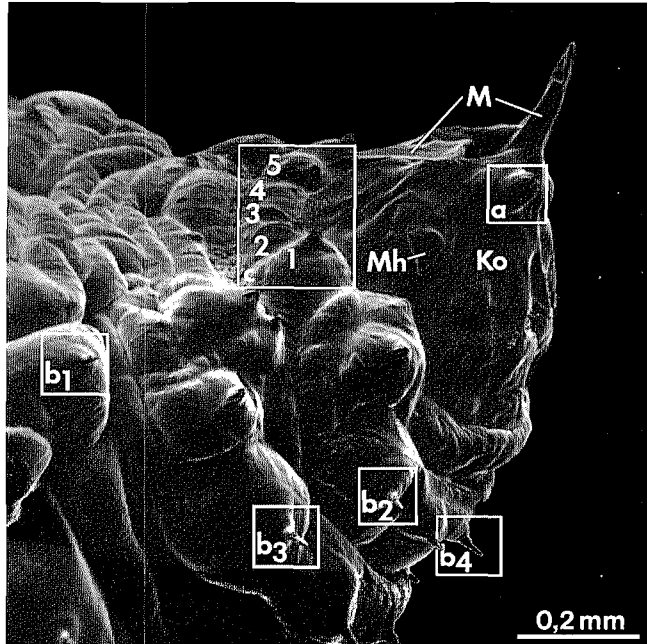


Abb. 1. Rückseitig aufgeklebter Vorderkörper einer Larve. Durch Kältebehandlung sind der Kopf und die Mundwerkzeuge weit vorgestreckt, der „Unterkiefer“ um mehr als 90° abgewinkelt.

M: Mundwerkzeuge,
Mh: Mundhaken,
Ko: Kopf, a: Antenne,
b₁₋₄: Mechanorezeptoren,
c₁₋₅ Sekretionsporen des kopfnahen Drüsengürtels

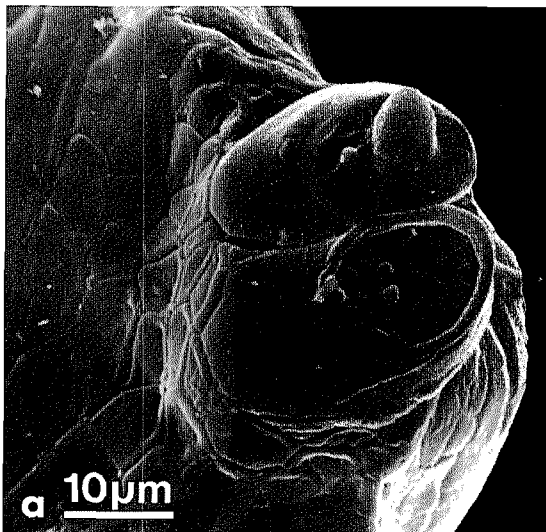


Abb. 1a. (Doppel-)Antenne

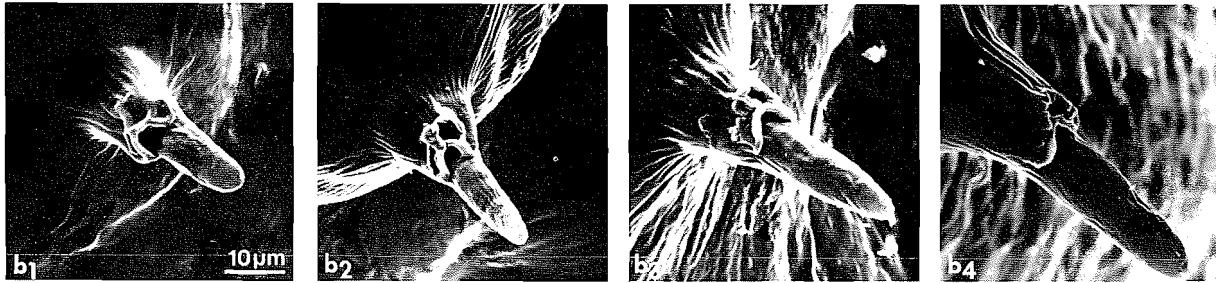


Abb. 1b₁₋₄: Zapfenförmige Mechanorezeptoren, deren Länge von der Lateralseite zum Tergum hin zunimmt (vgl. Abb. 1)

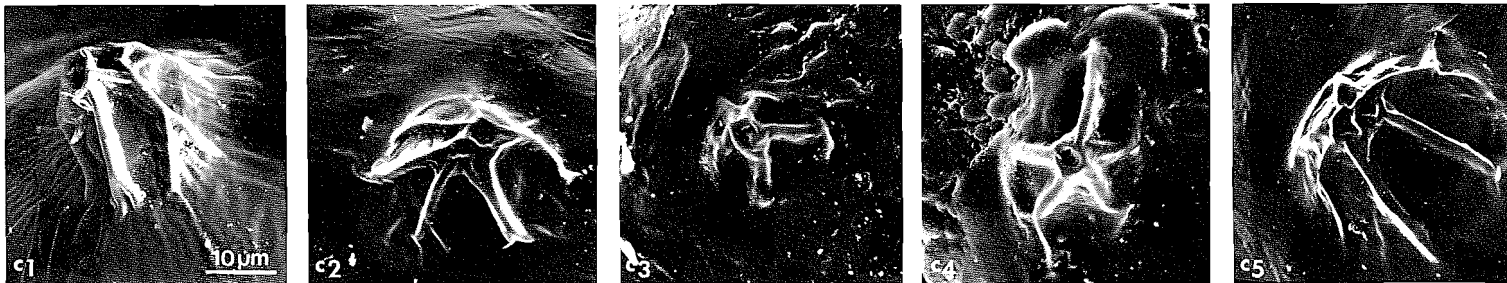


Abb. 1c₁₋₅: Sekretionsporen des kopfnahen Drüsengürtels (vgl. Abb. 1)

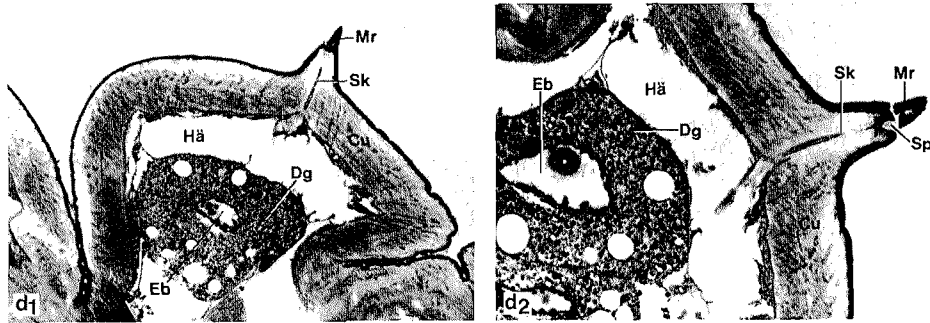


Abb. 1d₁₋₂. Mikrotomschnitte durch Drüsengewebe; Cu: Cuticula, Eb: Endbläschen, Dg: Drüsengewebe, Mr: Mechanorezeptoren, Sk: Sekretionskanal, Sp: Sekretionsporus. Der Sekretionskanal (Sk) ist nur im Cuticulabereich angeschnitten

ebenso, daß andere Larven inmitten einer Läusekolonie die Blattläuse nicht aktiv aufsuchen und angreifen, sondern deren Berührungsreize erwarten. Das System zur Ortung der Beute scheint daher wesentlich besser ausgebildet zu sein, als bisher erwartet (BÄNSCH [1], CHANDLER [14]). Wie Zeitrafferaufnahmen sich entwickelnder Blattlauskolonien verdeutlichen (GRIES, SANDERS und IWF [37]), suchen nicht nur neugeborene Läuse günstige Stellen zum Einstechen der Stechborsten, auch Virgines nehmen wiederholt einen Ortswechsel vor. Durch passives Warten eine Laus zu erbeuten, ist daher ausichtsreich und dürfte zumindest für kleine Larven energetisch optimal sein.

Nachdem die Anwesenheit von Blattläusen (wahrscheinlich) olfaktorisch erkannt ist, erwartet die Schwebfliegenlarve mit erhobenem Vorderkörper den Berührungsreiz der vorbeilaufenden Blattlaus. Zur Aufnahme der tigmotaktischen Reize dienen zapfenförmige Mechanorezeptoren, deren Länge von der Lateralseite zum Tergum hin zunimmt

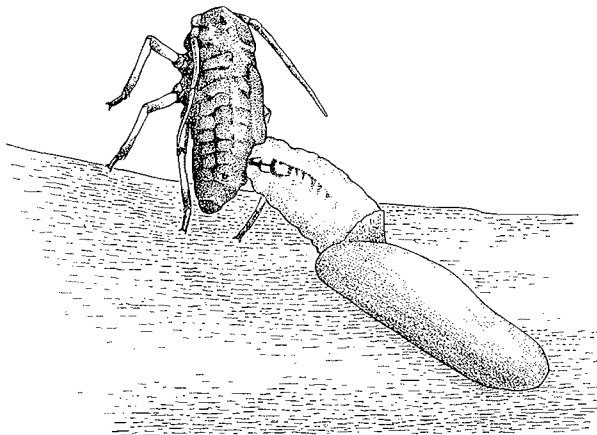


Abb. 2. Eilarve mit erbeuteter Blattlauslarve (*Aphis fabae*)

(Abb. 1b₁₋₄). Der erhobene Vorderkörper der beutebereiten Larve in Verbindung mit den langen Rezeptoren auf dem Tergum dürfte die Wahrscheinlichkeit erhöhen, von einer wandernden Laus berührt zu werden. Nach der Berührung eines Rezeptors wendet sich

die Larve in Richtung des Reizes und betupft mit den beiden (Doppel-)Antennen die Laus, ein Verhalten, das als gustatorisch(?)/taktile Prüfung der Beute oder allgemein der Reizursache interpretiert werden kann. Ein aus Drüsenzellen ausgeschiedener Klebstoff, kein Speichelsekret (BRAUNS [9]), klebt die Laus im Kopfbereich der Larve fest. Der Fixation dienen vorwiegend Drüsen, die ventral, halbkreisförmig um die Kopföffnung lokalisiert sind (Abb. 1). Die Austrittsöffnungen für den Klebstoff bestehen aus Einzel- oder Doppelporen, die durch seitliche, verschieden strukturierte Verstärkungsleisten mehr oder minder exponiert sind (Abb. 1c₁₋₅). Lateral und tergal angeordnete Drüsen besitzen zusätzlich einen Mechanorezeptor. Die variierende Form und Anordnung der

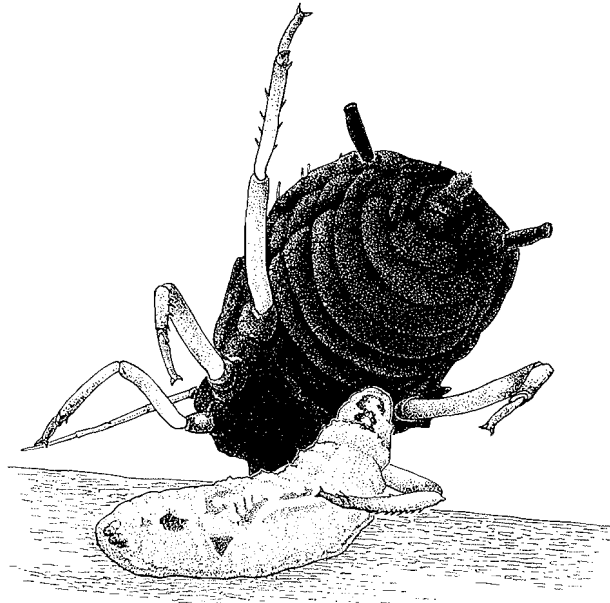


Abb. 3. Larve des ersten Stadiums mit bauchseitig erbeuteter Virgo (*Aphis fabae*)

Poren könnte eine funktionale Anpassung sein, das Ausbringen des Klebstoffes an jeder Körperstelle der Laus, auch am Bein oder Fühler eines fliehenden Individuums, zu ermöglichen. Da (Doppel-)Poren auch am Hinterleib lokalisiert sind, ist zu vermuten, daß die Larven sich selbst mit ihrem Klebstoff auf der Pflanze festkleben können. Dies würde erklären, warum kleine Larven selbst solche Läuse festhalten und erbeuten, die sie an Volumen und Körpermasse übertreffen (Abb. 3). Nach dem Festkleben wird das Integument mit den spitzen Mundwerkzeugen durchstochen und die Laus ausgesaugt.

2. Aktives Erbeuten der Einzellaus

Sind die Schwebfliegenlarven weit abseits der Läusekolonie abgelegt, die Aphiden bei der Eiablage geflohen oder durch andere Räuber vernichtet (DIXON [16]), oder aber sind die ehemals vorhandenen Läuse bereits ausgesaugt, erwarten die Schwebfliegenlarven die Beute nicht passiv, sondern suchen sie aktiv auf. Ob dabei bestimmte Merkmale des Umfeldes (z.B. Honigtautropfen) Signalcharakter besitzen und den Suchraum markieren oder aber die Suche einer Zufallsstrategie entspricht, bleibt zunächst ungeklärt.

Der Aktionsradius (area of discovery) der Larven ist erstaunlich groß. Bereits Larven des ersten Stadiums, noch ohne Nahrungsaufnahme, vermögen Entfernungen von mehr als einem Meter zurückzulegen (CHANDLER [14]). Die Mobilität älterer Larven steigert sich entsprechend. Längs der Ventralseite angeordnete Hautvertiefungen (Saugnäpfe [?]) geben der Larve – wie Filmaufnahmen durch eine Glasplatte hindurch zeigen – auch auf glatter Pflanzenoberfläche Halt. Auf der Suche nach Blattläusen bewegen sich die Larven den Spannerrauen ähnlich fort. Durch weites Schwenken des vom Untergrund abgehobenen Vorderkörpers – jeder Schwenk endet mit dem Aufsetzen der (Doppel-)Antennen – wird der Suchraum vergrößert. Die auch in der Fortbewegung kontinuierlich auf die Pflanzenoberfläche gesetzten (Doppel-)Antennen dienen vermutlich der ständigen gustatorisch(?) /taktile Prüfung des berührten Substrates. Denn, das Beutefangverhalten wird – auch aus der Lokomotion heraus – sofort ausgelöst, wenn die Antennen auf eine Blattlaus treffen. Diese Blattlaus wird festgeklebt, das Integument durchstoßen und der Körperinhalt ausgesaugt.



Abb. 4. Larve des dritten Stadiums überzieht eine Blattlauskolonie mit ihrem Klebstoffsekret. Es bildet sich eine klebende, die Läusekolonie überziehende „Folie“, welche die Läuse miteinander verbindet und am Ort fixiert

3. Aktives Erbeuten der Läusekolonie

Verschiedene Blattlausarten vermögen bei Beunruhigung ein Alarmpheromon abzugeben, das Artgenossen warnt und fliehen läßt. Bei anderen Arten – wie *Aphis fabae* – kann sich die fluchtauslösende Beunruhigung einzelner Individuen auf die gesamte Kolonie übertragen. Daß unter diesen Bedingungen Schwebfliegenlarven des dritten (und vierten) Stadiums ihren enormen Nahrungsbedarf kaum decken könnten, war wohl der entscheidende Selektionsdruck, eine Strategie zu evolvieren, die es ermöglicht, auch Läusekolonien in wenigen Sekunden zu erbeuten (Abb. 4).

Wenn die Schwebfliegenlarve die Blattlauskolonie erreicht, berühren ihre (Doppel-)Antennen eine am Rand sitzende Laus. Dieser physische Kontakt löst die Beutefanghandlung aus. Entgegen dem Verhalten jüngerer Larven (s.u.) wird die berührte Laus jedoch nicht unmittelbar ausgesaugt. Unter ständigem Pendeln des Vorderkörpers bewegt sich die Larve über die Kolonie, wobei jeder nach rechts oder links ausgeführte Pendelschlag mit dem Aufsetzen der (Doppel-)Antennen endet. Dadurch werden vermutlich die Anwesenheit weiterer Blattläuse gustatorisch(?)/taktile registriert und die Ausdehnung der Kolonie erfaßt. Solange die Antennen auf Blattläuse treffen, entlassen im Vorderkörper der Larve ventral und lateral angeordnete Drüsen (Abb. 1) einen Klebstoff, der während der Pendelbewegung des Vorderkörpers kontinuierlich ausgeschieden wird. Dabei bildet sich eine klebende, die Läusekolonie überziehende „Folie“, welche die Läuse miteinander verbindet und am Ort fixiert.

Die Austrittsöffnungen des Klebstoffes (s.o.) sind jeweils über einen (Doppel-)Kanal mit der subkutikular liegenden Drüse verbunden (Abb. 1d₁₋₂). Der mittig angeordnete Hohlraum der Drüse dient der Aufnahme des Sekretes, das über einen Kanal ausgeschieden wird. Da Kern(e) und Cytoplasma in diesem Stadium wohl ähnlich gefärbt und strukturiert sind – weder in herauspräparierten, mit einem Kernfarbstoff angefärbten Drüsen, noch in den Mikrotomschnitten ließen sich Kerne sicher differenzieren – bleibt zunächst offen, aus wieviel Zellen sich ein Drüsengewebe jeweils zusammensetzt.

Nach dem Überkleben der Läusekolonie saugt die Schwebfliegenlarve Blattlaus für Blattlaus aus. Von der Kolonie bleiben nur die miteinander verklebten, leeren Integumente zurück.

Filmbeschreibung

1. Kolonie der schwarzen Bohnenlaus. Am Kolonierand: Eier der Schwebfliege *Syrphus balteatus*.
2. Teilansicht der Kolonie. Zwei Schwebfliegenlarven sind geschlüpft und haben, wie der braune Darminhalt zeigt, bereits gefressen.
3. Durch stechende Bewegung der spitzen Mundwerkzeuge und Vorstrecken des Vorderkörpers platzt das Chorion dorsal, nahe der Mikropyle, auf. Während des Schlüpfens sind die Doppelantennen wiederholt weit vorgestreckt.
4. Die Doppelantennen werden 2mal weit vorgestreckt.
5. Leeres Chorion am Hinterpol des Eies.
6. Der erhobene Vorderkörper der Larve und die (weniger gut sichtbar) vorgestreckten Doppelantennen signalisieren Beutebereitschaft.
7. Auf der Suche nach einer günstigen Stelle zum Saugen berührt die neugeborene Laus die Eilarve und wird von ihr erbeutet.
8. Die Eilarve mit der erbeuteten Laus am Kolonierand.
9. Die Schwebfliegenlarve hat mit dem Aussaugen der Laus begonnen. Die ausgesaugte, braune Körperflüssigkeit der Laus wird im Darm durch Peristaltik weiter befördert.
10. Die von der Eilarve erbeutete Laus wird von einer Virgo überlaufen.
11. Blattlauskolonie. Am Rand: Schwebfliegen Eier und bereits verlassene Eihüllen; im Zentrum: eine Eilarve mit bauchseitig erbeuteter Virgo. Der durch den Darminhalt braun

gefärbte Körper der Eilarve zeigt, daß sie mit dem Aussaugen der Beute bereits begonnen hat.

12. Schwebfliegenlarve im ersten Larvenstadium. Der erhobene Vorderkörper signalisiert Beutebereitschaft. Der durch den Darminhalt verursachte dunkle Fleck im hinteren Drittel des Körpers ist Indiz, daß bis zu diesem Zeitpunkt wenigstens eine Laus erbeutet und ausgesaugt wurde.

13. Nach dem Berührungsreiz durch die wandernde Laus betastet die Larve mit ihren Doppelantennen blitzschnell die potentielle Beute, klebt den Vorderkörper nahe dem Auge der Laus an und durchstößt deren Integument mit den Mundwerkzeugen. Vergeblich versucht die Laus, sich zu befreien.

14. Blattlauskolonie mit Schwebfliegenlarven des ersten Stadiums. Nach dem Berührungsreiz hat sich eine Larve an die Bauchseite der sie überlaufenden Virgo geheftet. Unter heftigen Fühlerbewegungen versucht die Virgo vergeblich, sich durch wechselseitige Körperdrehungen zu befreien.

15. Die gleiche Larve (Nr. 14.) mit der erbeuteten Virgo.

16. s. Nr. 15, größer abgebildet.

17. Die Ventralansicht der erbeuteten Virgo verdeutlicht, daß sich die Larve zwischen Thorax und Abdomen angeheftet hat.

18. s. Nr. 17, größer abgebildet.

19. Beutebereite Larve des zweiten Larvenstadiums. Das Beutefangverhalten wird ausgelöst, als eine wandernde Pronymphe mit ihrem Fühler den Rücken der Larve berührt. Das rasche, zweimalige Betupfen mit den Doppelantennen löst die Fluchtreaktion der Laus aus. Nachfolgend gelingt es der Larve, an ihrem Körper das linke Vorderbein und den linken Fühler der Laus festzukleben.

20. Fühler und Vorderbein der Pronymphe sind am Körper der Larve festgeklebt.

21. Während Fühler und Bein der Laus angeheftet bleiben, klebt die Larve ihren Vorderkörper auf dem Kopf der Laus fest und durchsticht deren Integument mit den spitzen Mundwerkzeugen.

22. Nach dem Durchstoßen des Integuments fließt die ausgesaugte Körperflüssigkeit der Laus in den Schlund der Larve.

23. Die Schwebfliegenlarve stößt mit den Mundwerkzeugen in den Kopf der Laus. Durch die Außencuticula der Larve hindurch ist die Bewegung der stark rudimentierten Kopfkapsel sichtbar.

24. Die Larve ändert die Anklebstelle. Nach dem Lösen der ersten Klebverbindung und geschickter Manipulation der Beute klebt sie nun den Vorderkörper nahe des Flügelansatzes der Pronymphe an.

25. Durch die Außencuticula hindurch ist die Bewegung der Kopfkapsel sichtbar (s. Nr. 23).

26. Eine Larve des vierten Stadiums kriecht stengelaufwärts, die Pflanzenoberfläche ständig mit den (nicht sichtbar) Doppelantennen betastend. Unmittelbar nach dem Erreichen der Läusekolonie pendelt die Larve, die Läuse ständig mit den (nicht sichtbar) Doppelantennen betastend, mit dem Vorderkörper hin und her. Dabei entläßt sie aus ventral und lateral lokalisierten Drüsen einen Klebstoff, der die Läuse überzieht. Nachdem der untere

Teil der Kolonie mit Klebstoff überzogen ist, saugt sie eine Laus aus, setzt dann aber das Überkleben der Läuse fort.

27. Unter ständigem Betasten der Läuse pendelt die Larve mit dem Vorderkörper hin und her und entläßt dabei einen Klebstoff, mit dem sie die Läuse überzieht.

28. Miteinander verklebte Blattläuse.

29. Blattläuse unter dem folienartig ausgebrachten Klebstoff.

30. Durch Klebstoffäden miteinander verklebte Blattläuse.

31. Blattläuse unter dem folienartig ausgebrachten Klebstoff (vgl. Nr. 29).

32. Durch folienartig ausgebrachten Klebstoff und Klebstoffäden miteinander verklebte Blattläuse.

33. Die Blattläuse sind stark beunruhigt. Nicht vom Klebstoff der Schwebfliegenlarve getroffene Läuse ziehen ihre Stechborsten aus der Pflanze und fliehen.

34. Am unteren Rand der überklebten Kolonie beginnt die Schwebfliegenlarve eine Laus auszusaugen.

35. Miteinander verklebte, leere Integumente der ausgesaugten Blattläuse.

36. Die leeren Integumente der Läuse zurücklassend, kriecht die Larve weiter stengelaufrwärts.

37. Unter pendelnden Bewegungen des Vorderkörpers, die Pflanzenoberfläche mit den (nicht sichtbar) Doppelantennen betastend, sucht die Larve – auch zwischen den Blättern – nach Blattläusen.

38. Analog dem unter Nr. 37 beschriebenen Verhalten kriecht die Larve stengelabwärts.

39. Die Larve hat die von Blattläusen befreite Pflanze verlassen. Über den Boden kriechend das Umfeld durch pendelnde, tastende Bewegungen des Vorderkörpers erkundend, sucht und findet sie die vertikale Struktur einer anderen Bohnenpflanze. Die Pflanzenoberfläche immer wieder betastend, kriecht die Larve stengelaufrwärts.

40. Die Larve hat eine einzelne Virgo erbeutet. Nach dem Aussaugen legt sie deren Integument beiseite.

41. Die Larve erreicht eine Blattlauskolonie. Nachdem sie die Läuse wahrgenommen hat, pendelt sie unter ständigem Betasten der Läuse mit dem Vorderkörper hin und her. Dabei entläßt sie aus ventral und lateral lokalisierten Drüsen einen Klebstoff, mit dem sie die Läuse überzieht und miteinander verklebt (s. Nr. 27).

42. Die Schwebfliegenlarve überzieht zwei Virgines mit dem Klebstoff. Sie dreht die Virgo, links, in die Rückenlage, durchsticht bauchseitig das Integument der Laus und beginnt anschließend mit dem Aussaugen.

43. Die Dorsalansicht verdeutlicht, wie die ausgesaugte Körperflüssigkeit der Laus durch den Schlund der Larve fließt.

44. Aussaugen einer Virgo. Auf dem Rücken der Schwebfliegenlarve sind die Mechano-rezeptoren gut zu erkennen.

45. Aussaugen einer Pronymphe.

46. Die nahezu ausgesaugte Blattlaus wird in einer Hautfalte festgehalten.

47. Eine rückseitig erbeutete Laus entläßt aus ihren Siphonen das rötliche Siphonensekret.

48. Eine Blattlauslarve des zweiten Stadiums wird in wenigen Sekunden ausgesaugt.

Literatur

- [1] BÄNSCH, R.: Vergleichende Untersuchungen zur Biologie und zum Beutefangverhalten aphidovorer Coccinelliden, Chrysopiden und Syrphiden. Zool. Jb. Syst. 91 (1964), 271–340.
- [2] BARLOW, C.A.: On the biology and reproductive capacity of *Syrphus corollae* Fab. (Syrphidae) in the laboratory. Ent. exp. appl. 4 (1961), 91–100.
- [3] BOMBOSCH, S.: Über Schädlinge und ihre natürlichen Feinde auf landwirtschaftlichen Kulturfeldern. Habil. Göttingen 1960, 199 pp.
- [4] BOMBOSCH, S.: Über den Einfluß der Nahrungsmenge auf die Entwicklung von *Syrphus corollae* Fabr. (Dipt. Syrphidae). Z. ang. Ent. 50 (1962), 40–45.
- [5] BOMBOSCH, S.: Untersuchungen über die Auslösung der Eiablage bei *Syrphus corollae* Fabr. (Dipt. Syrphidae). Z. ang. Ent. 50 (1962), 81–88.
- [6] BOMBOSCH, S.: Untersuchungen zur Vermehrung von *Aphis fabae* Scop. in Samenrübenbeständen unter besonderer Berücksichtigung der Schwebfliegen (Diptera, Syrphidae). Z. ang. Ent. 52 (1963), 105–141.
- [7] BOMBOSCH, S.: Untersuchungen zum Massenwechsel von *Aphis fabae* Scop. . Z. ang. Ent. 54 (1964), 179–193.
- [8] BOTHE, G.: Schwebfliegen. Deutscher Jugendbund für Naturbeobachtung, Hamburg (19), 117 pp.
- [9] BRAUNS, A.: Beiträge zur Ökologie und wirtschaftlichen Bedeutung der aphidovoren Syrphidenarten. Beiträge zur Entomologie 3 (1953), 278–303.
- [10] CHANDLER, A.E.F.: Oviposition responses by aphidophagous Syrphidae (Diptera). Nature, Lond., Vol. 213, No 5077 (1967), p. 736 only.
- [11] CHANDLER, A.E.F.: Some host-plant factors affecting oviposition by aphidophagous Syrphidae (Diptera). Ann. appl. Biol. 61 (1968a), 415–423.
- [12] CHANDLER, A.E.F.: The relationship between aphid infestation and oviposition by aphidophagous Syrphidae (Diptera). Ann. appl. Biol. 61 (1968b), 425–434.
- [13] CHANDLER, A.E.F.: Some factors influencing occurrence and site of oviposition by aphidophagous Syrphidae (Diptera). Ann. appl. Biol. 61 (1968c), 435–446.
- [14] CHANDLER, A.E.F.: Locomatory behaviour of first instar larvae of aphidophagous Syrphidae (Diptera) after contact with Aphids. Anim. Behav. 17 (1969), 673–678.
- [15] DABROWSKA-PROT, E., and J. KARG: An ecological analysis of Diptera in agrocenoses. Pol. ecol. Stud. 1, 3 (1975), 123–137.
- [16] DIXON, T.J.: Studies on oviposition behaviour of Syrphidae (Diptera). Trans. R. ent. Soc. Lond. 111, 3 (1959), 57–80.
- [17] GRIES, G.: Zum Beutefangverhalten der aphidophagen Schwebfliegenlarve *Syrphus balteatus* Deg. (Diptera, Syrphidae). Z. ang. Ent. (im Druck).
- [18] JACOBS, W. u. M. RENNER: Taschenlexikon zur Biologie der Insekten. Stuttgart 1974, 635 pp.
- [19] LANGER, H.: Der Einfluß optischer Reize auf das Eiablageverhalten der blattlausvertilgenden Schwebfliege *Epistrophe balteata* (DEG.). Dipl.-Arb. am Inst. f. Forstzool., Göttingen 1977, 80 pp.
- [20] NINOMIYA, E.: On the number of aphids destroyed by syrphid larvae (in japan. Sprache mit engl. Zusam.). Japanese Jour. Appl. Ent. and Zool. 1 (2) (1957), 119–124.

- [21] NINOMIYA, E.: On the food habits of some aphidophagous larvae (In Japan. Sprache mit engl. Zusam.). Japanese Jour. Appl. Ent. and Zool. 1 (3) (1957), 186–192.
- [22] PESCHKEN, D.: Untersuchungen zur Orientierung aphidophager Schwebfliegen (Diptera: Syrphidae). Diss. Göttingen 1964.
- [23] SANDERS, W.: Das Eiablageverhalten der blattlausvertilgenden Schwebfliege *Syrphus corollae* Fabr. . Habil. Forstl. Fak. Univ. Göttingen 1975, 207 pp.
- [24] SANDERS, W.: Das Eiablageverhalten der Schwebfliege *Syrphus corollae* Fabr. in Abhängigkeit von der Größe der Blattlauskolonie. Z. ang. Zool. 66 (1979), 217–232.
- [25] SANDERS, W.: Das Eiablageverhalten der Schwebfliege *Syrphus corollae* Fabr. in Abhängigkeit von der räumlichen Lage der Blattlauskolonien. Z. ang. Zool. 67 (1980), 35–45.
- [26] SANDERS, W.: Der Einfluß von weißen und schwarzen Flecken auf das Verhalten der Schwebfliege *Syrphus corollae* Fabr. . Z. ang. Zool. 68 (1981), 307–314.
- [27] SANDERS, W.: Der Einfluß von Farbe und Beleuchtung des Umfeldes auf die Eiablagehandlung der Schwebfliege *Syrphus corollae* Fabr. . Z. ang. Zool. 69 (1982), 283–297.
- [28] SANDERS, W.: Das Suchverhalten legebereiter *Syrphus corollae* Fabr. (Dipt., Syrphidae) in Abhängigkeit von optischen Marken. Z. ang. Zool. 70 (1983), 235–247.
- [29] SANDERS, W.: Das Suchverhalten legebereiter *Syrphus corollae* Fabr. (Diptera, Syrphidae) in Abhängigkeit von unterschiedlich angeordneten Pflanzenattrappen. Z. ang. Zool. 70 (1983), 449–462.
- [30] SCHÄFER, H.: Der Einfluß unterschiedlich angeordneter Blattlauskolonien auf das Eiablageverhalten der räuberischen Schwebfliege *Epistrophe balteata* DEG. . Dipl. Arb. am Inst. f. Forstzool., Göttingen 1978, 100 pp.
- [31] SCHNEIDER, F.: Beiträge zur Kenntnis der Generationsverhältnisse und Diapause räuberischer Schwebfliegen (Syrphidae, Dipt.). Mitt. schweiz. ent. Ges. 21 (1948), 249–285.
- [32] SOL, R.: Über den Eingriff von Insektiziden in das Wechselspiel von *Aphis fabae* Scop. und einigen ihrer Episiten. Diss. Göttingen 1959.
- [33] TOKMAKOGLU, O.: Untersuchungen zur Vermehrung von *Aphis fabae* Scop. (Rynch.-Homoptera, Aphidae). Z. ang. Ent. 50 (1962), 81–88.
- [34] VOLK, S.: Untersuchungen zur Eiablage von *Syrphus corollae* Fabr. (Diptera: Syrphidae). Z. ang. Ent. 54 (1964), 365–386.

Filmveröffentlichungen

- [35] GRIES, G., W. SANDERS und INST. WISS. FILM: *Syrphus balteatus* (Syrphidae) – Eiablageverhalten. Film E 2935 des IWF, Göttingen 1986. Publikation von G. GRIES und W. SANDERS, Publ. Wiss. Film., Sekt. Biol., Ser. 18, Nr. 31/E 2935 (1986), 14 S.
- [36] GRIES, G., W. SANDERS und INST. WISS. FILM: *Syrphus balteatus* (Syrphidae) – Schlüpfen aus der Puppe. Film E 2937 des IWF, Göttingen 1986. Publikation von G. GRIES und W. SANDERS, Publ. Wiss. Film., Sekt. Biol., Ser. 18, Nr. 33/E 2937 (1986), 8 S.

Abbildungsnachweis

Abb. 1, 1a, 1b₁₋₄, 1c₁₋₅: Fotos G. GRIES u. H. SCHOLZ; Abb. 1d₁₋₂: Fotos G. GRIES; Abbn. 2–4: Zeichnung W. TAMBOUR.