

INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM

Wissenschaftlicher Film C 1163/1976

**Parasit - Wirt-Beziehungen zwischen dem
Nematoden *Hydromermis contorta* und
der Zuckmücke *Chironomus thummi***

Begleitveröffentlichung von

Dozent Dr. P. Götz, Freiburg i. Br.

Mit 4 Abbildungen

GÖTTINGEN 1976

Film C 1163

**Parasit-Wirt-Beziehungen zwischen dem
Nematoden *Hydromermis contorta* und
der Zuckmücke *Chironomus thummi***

P. Götz, Freiburg i. Br.

Allgemeine Vorbemerkungen¹

Ein erfolgreicher Parasit muß seinen Wirt auffinden, in ihn eindringen und sich in ihm entwickeln können, um zur Fortpflanzung zu gelangen und seine Art zu erhalten. Er darf aber nicht die gesamte Wirtstierpopulation durch Befall ernstlich schädigen, weil er sich sonst seine eigene Existenzgrundlage zerstören würde. Auf lange Sicht kann nur jene Form von Parasitismus überdauern, welche auch dem Wirt eine Chance zum Überleben läßt. Anders ausgedrückt: es ist für den Parasiten selbst ein Selektionsvorteil, wenn sich die Wirtstiere in gewissem Umfang gegen ihn wehren können, so daß nur ein Teil von ihnen geschädigt wird und andere mit deren Nachkommen für künftige Parasitengenerationen erhalten bleiben. In dieser Hinsicht bestehen zwischen Parasit und Wirt ähnliche Beziehungen wie zwischen Räuber und Beute. Auch das Raubtier würde die Erhaltung seiner Art ernstlich gefährden, wenn es ihm gelänge, alle seine Beuteobjekte erfolgreich zu erjagen.

Die Evolution führt also notwendigerweise zur Ausbildung einer Koexistenz von Parasit und Wirt und merzt alle nicht ausbalancierten Parasit-Wirt-Verhältnisse auf die Dauer aus. Gut abgestimmte Beziehungen zwischen Parasit und Wirt stellen ein Gleichgewicht dar zwischen den

¹ Angaben zum Film und kurzgefaßter Filminhalt (deutsch, englisch, französisch) s. S. 21—23.

Angriffs- und den Verteidigungskräften der beiden Partner: der Parasit ist in der Lage, seinen Wirt zu befallen und sich im Wirtsmilieu zu entwickeln; die Wirtsorganismen reagieren auf die eindringenden Parasiten mit Abwehrreaktionen, die aber im allgemeinen nicht hundertprozentig wirksam sind.

Zuckmückenlarven und deren Mermithidenparasiten sind ein geeignetes Studienobjekt, um derartige Parasit-Wirt-Beziehungen in anschaulicher Weise zu demonstrieren.

Die Larven der Chironomiden sind typische Süßwasserbewohner, welche in stehenden und fließenden Gewässern regelmäßig vorkommen. Die auffälligsten unter ihnen sind die bis zu 2 cm großen Larven der Gattung *Chironomus*, deren blutrote Farbe durch Haemoglobin verursacht wird. Wegen dessen guten Sauerstoffbindungsvermögens können *Chironomus*-larven auch bei geringem O₂-Gehalt gedeihen. Die Art *Chironomus thummi* gilt geradezu als „Abwasser-*Chironomide*“ und kann in großen Massen auftreten. In den Wintermonaten sind diese „roten Mückenlarven“ als Lebendfutter für Zierfische in den Zoohandlungen erhältlich.

Der Nematode *Hydromermis contorta* gehört zur Familie der Mermithiden, deren Vertreter vornehmlich auf den Parasitismus bei Insekten spezialisiert sind. Verglichen mit den Wirbeltierparasiten unter den Nematoden, welche häufig Zwischenwirte (z. B. Kriebelmücken oder Stechmücken) als Überträger benutzen, ist der Lebenszyklus von Mermithiden wesentlich einfacher geartet. Mermithiden sind sog. Larvalparasiten, d. h. nur ihre Larvalentwicklung findet innerhalb des Wirtstieres statt, während die geschlechtsreifen Würmer und die aus den Eiern ausschlüpfenden Junglarven frei im Wasser oder feuchten Erdreich leben. Ausgewachsene *H. contorta* sind 2—3mal so lang wie ihre Wirte und finden nur aufgeknuelt in deren Leibeshöhle Platz. Kurz vor dem Verlassen der *Chironomus*-Larven beginnen die Parasiten mit lebhaften Bewegungen. Zwangsläufig gerät dabei das Vorderende des Nematoden in einen der beiden Nachschieber und findet dort Halt, während eine Körperschlinge des langgestreckten Tieres Kopf und Thorax der Mückenlarve als Widerlager benutzt. Unter kräftigem Stemmen zerreißt die zarte Körperwand des Nachschiebers. Dies ist die häufigste Art, wie ausgewachsene Mermithiden ihre Wirtstiere gewaltsam verlassen.

Die ausschlüpfenden Mermithiden sinken zu Boden, häuten sich und bilden Kopulationsknäuel, in denen mehrere Würmer eng miteinander verschlungen sind. Bei der Kopulation umfaßt jeweils ein Männchen mit seinem Hinterende die Körpermitte eines Weibchens und führt ein hakenförmiges Organ, das Spiculum, in die weibliche Geschlechtsöffnung ein. So verankert, kann das Männchen seine unbeweglichen Spermien in den Geschlechtstrakt des Weibchens hineinpressen. Sie gelangen über eine unpaare Vagina in die beiden Eileiter. Erst nach erfolgter Kopula-

tion treten Eier aus den beiden großen Ovarien in die Eileiter ein und werden dort durch peristaltische Bewegungen in Kontakt mit Spermien gebracht. Die Eiablage setzt schon wenige Stunden nach Beginn der Kopulation ein, die Weibchen verbleiben während der Eiablage, die sich über mehrere Tage hinzieht, im Kopulationsknäuel und werden mehrfach begattet.

Die Furchung der Eier (vgl. WÜLKER [21]) entspricht dem von *Ascaris* her bekannten Typ. Bei einer Wassertemperatur von 18° C dauert die gesamte Entwicklung bis zum Ausschlüpfen der vorparasitischen Larven etwa 14 Tage. Die Festlegung der Larvenstadien bereitet bei den Mermithiden gewisse Schwierigkeiten. Bei den aus dem Ei geschlüpften Larven konnte bislang im Verlauf der Entwicklung bis zum ausgewachsenen Nematoden keine einzige Häutung beobachtet werden. Erst nach dem Verlassen des Wirtes findet eine Häutung (die evtl. eine Doppelhäutung ist) zum geschlechtsreifen Tier statt. Dagegen wurden innerhalb des Eies mit Sicherheit eine (evtl. sogar zwei) Larvenhäutungen (CHRISTIE [2]) festgestellt. Die aus dem Ei schlüpfende vorparasitische Larve ist also nicht eine L₁, sondern eine L₂ oder gar L₃. Bei vielen Nematoden spielt das 3. Larvenstadium als Hauptwachstumsphase eine besondere Rolle; in diesem Stadium finden auch bevorzugt Wirtswechsel, Ausbildung von Dauerlarven u. a. statt.

Die vorparasitischen (= infektiösen) Larven von *Hydromermis contorta* können 2—3 Wochen ohne Nahrungsaufnahme im Wasser umherschwimmen. Innerhalb dieser Zeitspanne müssen sie auf einen geeigneten Wirt stoßen und in diesen eindringen. Zur Bewältigung dieser lebenswichtigen Aufgabe sind von den Mermithiden sehr differenzierte, von Art zu Art unterschiedliche Methoden erfunden worden.

WÜLKER [16], [21] hat das Eindringen der Mermithide *Hydromermis rosea* in die Zuckmücke *Chironomus anthracinus* untersucht und in einem Film dargestellt. Das Auffinden der Wirtstiere scheint rein zufällig zu erfolgen. Hinweise auf ein gerichtetes Aufspüren der Chironomidenlarven etwa aufgrund chemischer Reize ergaben sich nicht. Beim Kontakt mit der Mückenlarve wird offensichtlich durch die Mermithide ein Lähmungsstoff injiziert, denn als Folge dieses Kontaktes treten innerhalb von wenigen Minuten Konvulsionen und schließlich Erschlaffung und Lähmung der Körpermuskulatur der Wirtslarven ein. Die Parasiten dringen dann über den After und das weichhäutige Epithel des Enddarmes der ruhiggestellten Mückenlarven in deren Leibeshöhle ein.

Ganz anders erfolgt das Eindringen von *Hydromermis contorta* in dessen bevorzugten Wirt *Chironomus thummi* (GÖTZ [18]). Nach ebenfalls zufälliger Begegnung verbleiben die infektiösen Nematoden in der Umgebung der Mückenlarve und berühren deren Oberfläche an mehreren Stellen. Nach kurzer Zeit werden die Parasitenlarven als Reaktion auf diesen Kontakt mit den Wirtstieren an ihrer Oberfläche klebrig. Sind

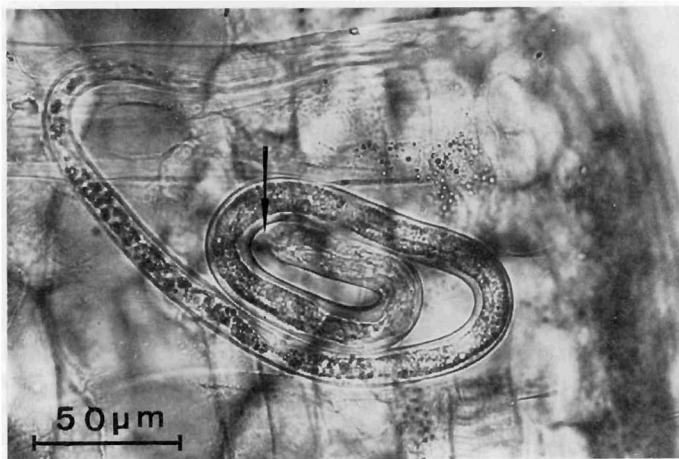


Abb. 1. Infektiöse Larve des Nematoden *Hydrormermis contorta* beim Eindringen in eine Zuckmückenlarve (*Chironomus luridus*). Der Pfeil weist auf die Lage der Eindringöffnung in der Cuticula des Wirtstieres hin

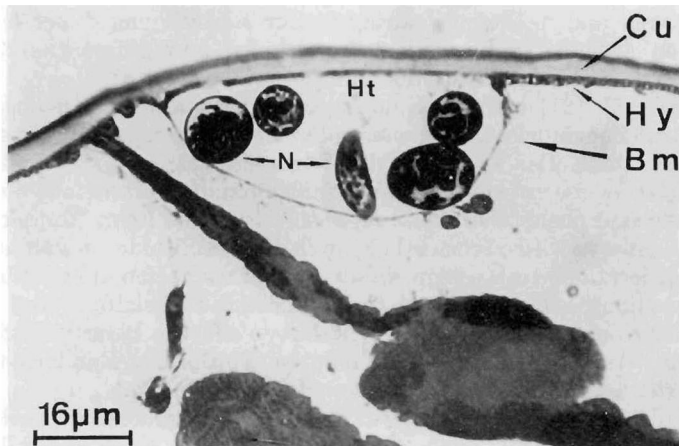


Abb. 2. Der eingedrungene Nematode (N) befindet sich unterhalb der Cuticula (Cu) in der sog. Hypodermistasche (Ht), welche durch Abreißen der Basalmembran (Bm) von der Hypodermis (Hy) entsteht. Semidünnschnitt

viele Nematoden gleichzeitig anwesend, dann können sie vorübergehend untereinander verkleben. Wie die klebrige Hülle auf der Oberfläche der Parasiten zustande kommt, ist bislang unbekannt geblieben. Hautdrüsen, welche ein Klebesekret abscheiden könnten, sind auch durch elektronenmikroskopische Untersuchung nicht gefunden worden. Für *Tripilus sciarae* geben POINAR und DONCASTER [9] an, daß diese Art bei Wirtskontakt ein Verdauungsssekret aus der Mundöffnung abgibt, welches die Cuticula des Vorderkörpers teilweise auflöst und so einen klebrigen Kragen erzeugt, mit welchem sich der Nematode am Wirt befestigt.

Die ihrer Herkunft nach unbekannte klebrige Hülle ermöglicht es den Larven von *Hydromermis contorta*, sich auf der glatten Cuticula der Mückenlarve festzusetzen. Dazu heftet sich die Parasitenlarve mit ihrer Mundöffnung an der *Chironomus*-Larve fest und zieht ihren Körper als Spirale an das Wirtstier heran, wo er dann wie eine Haftscheibe festsetzt. Nun wird die Parasitenlarve auch durch heftige Bewegungen nicht mehr von der Mückenlarve abgestreift. Während der Herstellung der Eindringöffnung befindet sich das Vorderende der Parasitenlarve im Zentrum der klebrigen Körperspirale und gewinnt auf diese Weise für seine Tätigkeit den nötigen Halt. Die Eindringöffnung wird mit mechanischen und chemischen Mitteln hergestellt. Mermithiden besitzen, wie z. B. auch einige Pflanzennematoden (vgl. WYSS [17], [22]), im Schlund ein Stilet („Bohrstachel“), das bei *Hydromermis contorta* 6 μm lang ist und durch eine der Pharynxtasche anhaftende Muskulatur etwa 2 μm aus der Mundöffnung hervorgestoßen werden kann (RICHTER [12]). Die Cuticula der Zuckmückenlarven ist je nach Alter zwischen 3 und 20 μm dick. Entsprechend der Dicke der Cuticula dauert das Herstellen einer Eindringöffnung nur wenige Sekunden oder bis zu 10 Minuten. Mit etwa 2 Stößen pro Sekunde wird das Stilet — bevorzugt im Bereich der dünneren Intersegmentalmembran — in die Cuticula hineingestoßen. Während das Stilet in Aktion ist, sammelt sich unter rhythmischen Muskelkontraktionen ein Sekret in einer Erweiterung im vorderen Drittel der Speiseröhre an (der Lage nach könnte es sich um die Einmündung der Oesophagusdrüsen in die Speiseröhre handeln). Nach durchschnittlich 17 Muskelkontraktionen wird die Sekretmasse nach vorn abgegeben, danach bildet sich wieder eine neue Sekret-Ansammlung an der gleichen Stelle, usw. Gleichzeitig erscheinen zähflüssige Tropfen auf der Cuticula in dem Bereich, wo diese mit Hilfe des Stiletts angestochen wird. Es ist anzunehmen, daß diese Flüssigkeit mit dem oben genannten Sekret identisch ist, das durch die Mundöffnung abgegeben und mit Hilfe des Stiletts in die tieferen Schichten der Cuticula gebracht wird. Fertige Eindringöffnungen besitzen nämlich einen wulstartig verdickten Rand; auf Ultradünnschnitten (Abb. 3) ist eine starke Verquellung der Cuticula-Schichten zu erkennen. Die Cuticula wird demnach durch die Tätigkeit des Stiletts vielfach angestochen und durch die enzymatische Wirkung

des Sekrets teilweise verdaut. Schließlich zwingt sich das Vorderende des Parasiten durch die aufgeweichte Körperdecke hindurch und weitet diese Öffnung entsprechend dem Körperdurchmesser. Der Nematode passiert dann sehr rasch die Eindringöffnung und gelangt in einen Raum zwischen Cuticula und Hypodermis. Diese sog. Hypodermistasche entsteht künstlich durch Abheben der Basalmembran von der Hypodermis. Das Loch in der Cuticula wird durch den klebrigen Belag des Parasiten verschlossen, der bei der Passage durch die enge Eindringöffnung abgestreift

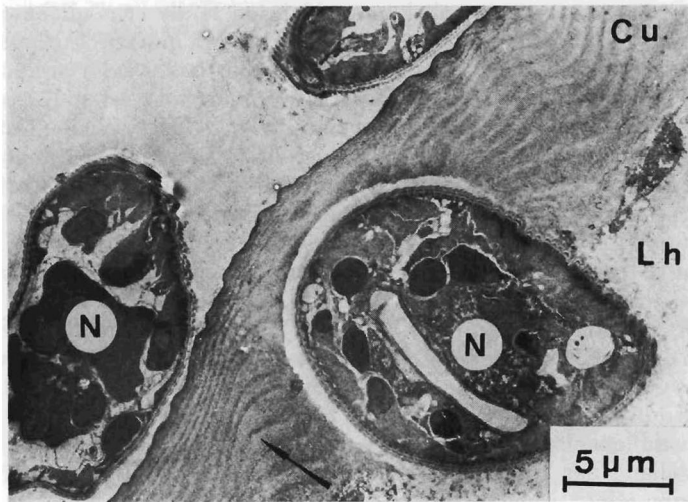


Abb. 3. Elektronenmikroskopische Aufnahme einer schräg angeschnittenen Eindringöffnung. Beachte die durch Sekretwirkung aufgequollenen Cuticulaschichten (Pfeil). Die Kopfregion des Nematoden ragt gerade in die Leibeshöhle (Lh) der Mückenlarve hinein

wird und als Pfropf zurückbleibt. In der Hypodermistasche verweilt der Parasit einige Minuten, bevor er mit seinem Stilet die Basalmembran ansticht und in die Leibeshöhle des Wirtes überwechselt.

Der Übergang der Mermithidenlarven vom Wasser in die Leibeshöhle eines Insektes bedeutet einen abrupten Milieuwechsel, dem diese Nematodenlarven um so intensiver ausgesetzt sind, als sie nur eine dünne, durchlässige Cuticula besitzen. Daß Mermithiden ihre Nahrung über die gesamte Körperoberfläche aufnehmen, kann als sicher gelten. Diese Tiere besitzen nämlich keinen durchgehenden Darm, sondern nur eine englumige Speiseröhre, die vor der Körpermitte blind endet. Der Darm

selbst wird zu einem Speicherorgan ohne Lumen, dem sog. Fettkörper, umgebildet. GORDON und WEBSTER [7] haben mit radioaktiv markierten Verbindungen nachgewiesen, daß nur kleine Moleküle, nämlich Aminosäuren und Dipeptide, nicht aber Oligopeptide oder gar Proteine, von Mermithiden (*Mermis nigrescens*) als Nahrung aufgenommen werden. Ein während der Wachstumsphase der Mermithiden sehr auffälliges, den Oesophagus umgebendes Organ, das Stichosom, ist seiner Funktion nach noch unbekannt.

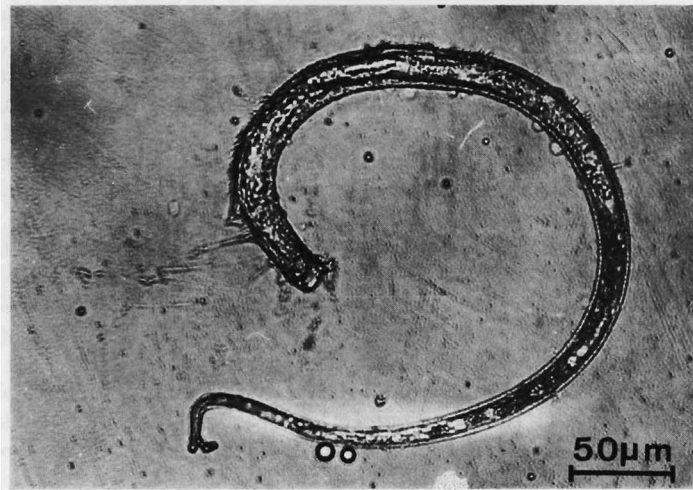


Abb. 4. Infektiöse Larve von *Hydromermis contorta* nach vollständiger Einkapselung durch die Hämolymphe einer Zuckmückenlarve (*Chironomus thummi*). In vitro-Versuch

Organismen, deren Körperwand zur Aufnahme von Nahrung geeignet ist, sind gegenüber Veränderungen ihrer Oberfläche besonders empfindlich. Die Abwehrreaktion der Zuckmückenlarven gegen frisch eingedrungene Mermithiden besteht darin, deren Oberfläche durch Abscheidung einer Substanz zu versiegeln. Innerhalb dieser, den Körper als Röhre umschließenden Kapsel, sterben die Parasiten, deren Stoffaustausch mit der Umgebung völlig unterbunden sein dürfte, im Verlauf von wenigen Stunden ab.

Weitaus häufiger verteidigen sich Insekten gegen Leibeshöhlenparasiten, indem sie diese mit einer Hülle von Blutzellen umgeben. Die innersten Zellen dieser Hülle geben zur Oberfläche der Parasiten hin eine melaminhaltige Substanz ab (POINAR, LEUTENEGGER und GÖTZ [10]) und

wandeln sich schließlich selbst in derartiges Material um (VEY [13]). Die Einkapselung, wie wir sie bei *Chironomus*-Larven beobachten können, findet dagegen ohne Beteiligung von Blutzellen statt. Hier wird eine Kapselsubstanz aus im Blut gelösten Vorstufen durch eine enzymatische Reaktion auf die Oberfläche der Parasiten abgeschieden. Eine derartige humorale Einkapselung ist bisher nur bei verschiedenen Dipterenfamilien, nämlich bei Culiciden (BRONSKILL [1], ESSLINGER [3]), Chironomiden (GÖTZ [4], [5]) und Chaoboriden (VEY und GÖTZ [14]) nachgewiesen worden. Die Einkapselung von Parasiten durch *Chironomus*-Larven erfolgt innerhalb von wenigen Minuten, sie findet auch außerhalb des Wirtstieres in isoliertem Blut („in vitro“) statt und kann wegen des Fehlens einer Blutzellhülle direkt beobachtet werden. Der Verlauf der Kapselbildung ist in einem früher veröffentlichten Forschungsfilm (GÖTZ [19]) dargestellt und analysiert worden. Die Reaktion erfolgt nicht nur gegen Mermithiden, sondern wird auch von anderen Krankheitserregern wie Bakterien, Pilzen und Mikrosporidien ausgelöst und vermag deren Entwicklung zu unterdrücken.

Histochemische, enzymatische und elektronenmikroskopische Untersuchungen (GÖTZ und VEY [6], VEY und GÖTZ [14]) machen es sehr wahrscheinlich, daß die Kapselsubstanz einen Polyphenol-Protein-Komplex darstellt, dessen Bildung — wie bereits MAIER [8] annahm, durch die Wirkung einer Phenoloxydase gesteuert wird.

Der Befall von *Chironomus thummi* durch den Nematoden *Hydromermis contorta* und auch die Infektion von *Ch. anthracinus* durch *H. rosea* stellen Fälle von gut angepaßten Parasit-Wirt-Beziehungen dar. Das Wechselspiel zwischen hochdifferenzierter Eindringmethode der Mermithiden und wirksamer Abwehrreaktion durch die Mückenlarve führt dazu, daß die Parasitierungsrate sich auf bestimmten Durchschnittswerten hält. Larven von *Ch. thummi* aus größeren Gewässern sind fast regelmäßig von *H. contorta* parasitiert, ohne daß die Populationen dadurch ausgemerzt würden. Seit etwa 15 Jahren beobachten WÜLKER und Mitarbeiter die Parasitierung von *Ch. anthracinus* durch die Mermithide *H. rosea* in einem See im südlichen Schwarzwald. Im gesamten Zeitraum hielt sich, die Parasitierungsrate bei einem Durchschnittswert von ungefähr 1%. Neben diesen gut angepaßten Fällen von Parasitismus stehen Auseinandersetzungen zwischen Parasiten und Wirten, die nicht in einem Gleichgewichtszustand enden. Aus Experimenten wissen wir, daß die infektiösen Larven von *Hydromermis contorta* außer in die für sie günstige Wirtsgattung *Chironomus* auch in andere Zuckmücken-Gattungen (z. B. *Polypedilum*, *Procladius*) eindringen, wenn sie mit diesen zusammengebracht werden. Dort kommen sie aber nicht zur Entwicklung, sondern werden allesamt abgetötet. Andererseits hat WÜLKER [15] beobachtet, wie die Parasitierung der Zuckmücke *Tanytarsus gregarius* durch eine

Mermithide (*Lanceimermis* sp.?) im Schluchsee (Hochschwarzwald) im Verlauf des Jahres 1958 bis zu 100% anstieg und die betroffene Zuckmückenart vorübergehend aus dem See verschwand.

Stets fordert die Parasitierung einen gewissen Tribut von der Wirtstierpopulation. Bei *Chironomus thummi* sterben die parasitierten Wirtslarven ab, sobald die ausgewachsenen Parasiten sich gewaltsam aus ihnen befreien. Durch *Hydromermis rosea* infizierte Larven von *Chironomus anthracinus* entwickeln sich zwar bis zum Imaginalstadium, sind aber unter dem Einfluß der Parasiten zu sterilen Intersexen geworden und fallen somit ebenfalls für die Fortpflanzung aus. Auf die Möglichkeit einer wirksamen Verringerung der Populationsdichte von Wirtstieren durch Parasiten setzt die biologische Schädlingsbekämpfung ihre Hoffnung. Auch unter den Mermithiden finden sich dafür geeignete Objekte, z. B. *Reesimermis nielseni*, die sich sehr billig in großer Anzahl züchten läßt (PETERSEN u. WILLIS [11]) und bereits erfolgreich in einigen Gewässern im Süden der USA gegen bestimmte Stechmückenarten eingesetzt wurde.

Zur Entstehung des Films

Zuckmückenlarven und Mermithiden sind im Labor einfach zu handhaben und leicht züchtbar. Die Mückenlarven werden in Schalen mit Leitungswasser (Wasserstand 10 cm, wenn belüftet, sonst 1—2 cm hoch) gehalten und mit pulverisierten Brennesselblättern und feingemahlenem Mäuse-Trockenfutter gefüttert. Ausschlüpfende Imagines kopulieren in Flugkäfigen von 60—100 cm Flughöhe. Aus den am Rand der Wasserschalen abgelegten Laichballen schlüpfen nach 3—5 Tagen die jungen Zuckmückenlarven.

Geschlechtsreife Mermithiden, die sich aktiv aus ihren Wirtstieren befreit haben, isoliert man in Petrischalen mit wenig Wasser, wo sie alsbald kopulieren und mit der Eiablage beginnen. Nach Entfernen der Adultwürmer können die Schalen im Kühlschrank bei 10—12° C aufbewahrt werden. Die vorparasitischen Larven schlüpfen bei dieser Temperatur nach 2—3 Wochen und sind dann für 1—2 Monate infektiös. Der Befall von Zuckmückenlarven erfolgt, sobald vorparasitische Mermithidenlarven zugegeben werden. Das richtige Zahlenverhältnis von Mückenlarven und Parasitenlarven muß jeweils durch ständige mikroskopische Kontrolle des Infektionserfolgs ermittelt werden. Wenn zu viele Mermithiden in die *Chironomus*-Larven eindringen, sterben die Wirtstiere ab, bei geringem Befall werden die meisten oder alle Eindringlinge durch Einkapselung abgetötet. Die Heftigkeit der Abwehrreaktion nimmt mit dem Alter der Zuckmückenlarven zu, die Sterblichkeit durch hohe Befalldichte gleichzeitig ab. Zur experimentellen Infektion eignen sich am besten *Chironomus*-Larven des 2. oder 3. Larvenstadiums. Das zur Dar-

stellung des Einkapselungsgeschehens in vitro benötigte *Chironomus*-Blut gewinnt man durch Abschneiden eines Fußstummels der Mückenlarve. Der austretende Blutstropfen wird auf ein Deckgläschen gegeben. Es ist darauf zu achten, daß der Darm nicht verletzt und das Blut nicht durch Darminhalt verunreinigt wird. Die infektiösen Mermithidenlarven überträgt man am besten auf der Spitze einer Insektennadel aus der Wurmkultur in das Insektenblut. Der Vorgang der Einkapselung kann dann im hängenden Tropfen auch bei starker Vergrößerung beobachtet werden. Die Mermithiden können zuvor durch Betäuben mit Nembutal ruhiggestellt werden, sie dürfen aber nicht tot sein, da sonst keine Einkapselung erfolgt.

Die Mikroaufnahmen wurden mit Zeiss WL-Mikroskopen, z. T. unter Verwendung einer Interferenzkontrast-Einrichtung nach Nomarski, hergestellt. Film: Kodak Eastman Color, 35-mm-Farb-Negativfilm, Kamera: Askania Z.

Erläuterungen zum Film¹

Normale Geschwindigkeit

Zeitraffung 1:24 und 1:6

1. Zuckmückenlarven in ihrer selbstgesponnenen Wohnröhre. Die Schlängelbewegungen erzeugen einen Wasserstrom, der Nahrungspartikel und Sauerstoff heranführt.

Bildfeldbreite 11 mm; Auflicht und Durchlicht

Die Larven der Zuckmücke *Chironomus thummi* leben am Grunde von Gewässern in selbst gefertigten Röhren.

2. Zuckmückenlarve außerhalb der Wohnröhre.

Bildfeldbreite 14 mm; Auflicht und Durchlicht

Die rote Färbung ihres Körpers wird durch im Blut gelöstes Haemoglobin hervorgerufen. *Chironomus*-Larven werden häufig durch den parasitischen Nematoden *Hydromermis contorta* befallen.

3. Parasitierte Zuckmückenlarve mit mehreren ausgewachsenen Mermithiden in der Leibeshöhle.

Bildfeldbreite 17 mm; Auflicht und Durchlicht

Die weißen Körper der Fadenwürmer sind innerhalb des Wirtes gut zu erkennen. Ausgewachsene Parasiten verlassen ihren Wirt, indem sie durch kräftiges Anstemmen dessen Körperwand meist am Hinterende aufreißen.

¹ Die kleingedruckten Abschnitte geben den Wortlaut des im Film gesprochenen Kommentars wieder. — Die *Kursiv*-Überschrift entspricht dem Zwischentitel im Film.

4. u. 5. Einer der Nematoden verläßt die Mückenlarve über einen der hinteren Fußstummel.

Bildfeldbreite 17 mm; Auflicht und Durchlicht

Ein Blutstropfen tritt aus der so entstandenen Wunde; gleichzeitig wird auch das Vorderende des Nematoden sichtbar.

Im Verlauf weniger Minuten gleitet der Parasit, der zwei- bis dreimal so lang wie sein Wirt ist, aus der Mückenlarve heraus.

6. Ein Parasit ist völlig aus der Mückenlarve herausgeglitten, ein weiterer befindet sich noch im Wirt.

Bildfeldbreite 17 mm; Auflicht und Durchlicht

Ein zweiter Nematode befindet sich noch innerhalb der Leibeshöhle und wird anschließend in der gleichen Weise seinen Wirt verlassen. Die *Chironomus*-Larven gehen in der Regel an den Folgen der zugefügten Verletzungen zugrunde.

7. Einzelnes Mermithidenpärchen zur Demonstration der Kopulation.

Bildfeldbreite 17 mm; Auflicht und Durchlicht

Unmittelbar nach dem Verlassen des Wirtes erfolgt die Kopulation. Das schlankere Männchen, unten im Bildfeld, umfaßt mit seinem Hinterende die Körpermitte des Weibchens.

8. Ausschnitt aus der Genitalregion; beim Weibchen befindet sich die Geschlechtsöffnung in der Körpermitte, beim Männchen am Hinterende.

Bildfeldbreite 2,4 mm; Hellfeld und Durchlicht

Ein hakenförmiges Organ des Männchens, das Spiculum, wird in die weibliche Geschlechtsöffnung eingeführt. Die unbeweglichen Spermien gelangen in die beiden Eileiter über eine kurze unpaare Vagina.

9. Weibchen der Mermithide *Hydromermis contorta* bei der Eiablage.

Bildfeldbreite 1,65 mm; Hellfeld

Die peristaltischen Bewegungen der Eileiter bringen die Eier in Kontakt mit den Spermien. Die besamten Eier werden schubweise ausgestoßen. Sie sinken zu Boden, wo sie am Substrat festhaften.

10. Eier von *Hydromermis contorta* in verschiedenen Furchungsstadien.

Bildfeldbreite 480 μm ; Hellfeld

Die Entwicklung der Eier entspricht der Furchung, wie sie aus der Embryonalentwicklung des Nematoden *Ascaris* bekannt ist.

11. Eier von *Hydromermis contorta*, etwa 6 Tage (bei 18°) nach der Ablage.

Bildfeldbreite 200 μm ; Hellfeld

Einige Tage später sind die Embryonen bereits wurmförmig und bewegen sich innerhalb der Eihüllen.

12. Schlüpfen einer vorparasitischen Larve von *Hydrømermis contorta* aus dem Ei.

Bildfeldbreite 600 μm ; Interferenzkontrast (Inko)

Die schlüpfreifen Larven öffnen die Eihüllen mit Hilfe ihres Bohrstachels, auch Stilet genannt. Wenn sich die Nematoden befreit haben, können sie für einige Wochen als vorparasitische Larven ohne Nahrungsaufnahme im Wasser umherschwimmen. Innerhalb dieser Zeitspanne müssen sie ein geeignetes Wirts-Tier finden und erfolgreich in dieses eindringen.

13. Zuckmückenlarve umgeben von zahlreichen vorparasitischen Mermithiden.

Bildfeldbreite 11 mm, Auflicht und Durchlicht

Umherschwimmende Nematoden, die durch Zufall auf eine Zuckmücken-Larve treffen, verbleiben in deren Umgebung. Als Reaktion auf die Anwesenheit eines Wirtes wird die Oberfläche der Parasiten klebrig. Falls viele Nematoden-Larven gleichzeitig beisammen sind, können diese vorübergehend miteinander verkleben.

14. Zwei der Mermithidenlarven unter stärkerer Vergrößerung.

Bildfeldbreite 600 μm ; Inko

Die eindringbereiten Nematoden führen windende und drehende Körperbewegungen aus.

15. Festsetzen des Parasiten am Wirt; Bildung einer an der Mückenlarve anhaftenden Klebespirale.

Bildfeldbreite 600 μm ; Inko

Dann rollt der Parasit seinen Körper zu einer Spirale auf, die an der Oberfläche der Mücken-Larve kleben bleibt.

16. *Chironomus*-Larve mit anhaftender Mermithidenlarve.

Bildfeldbreite 1.650 μm ; Schräglicht

Durch die Bewegungen der Mücken-Larve wird der anhaftende Parasit nicht mehr abgestreift.

17. Aufsicht auf eine festhaftende Mermithide; das Vorderende befindet sich im Zentrum der Spirale.

Bildfeldbreite 250 μm ; Inko

Die Parasiten-Larve ist durch das Klebesekret auf der Oberfläche des Wirtes ausreichend befestigt, um nun eine Eindringöffnung in die Cuticula herstellen zu können.

18. Vorderende einer Mermithide zur Demonstration der Aktion des Stiletts („Bohrstachel“).

Bildfeldbreite 100 μm ; Inko

Das Stilet des Nematoden wird mit einer Frequenz von zwei bis drei Stößen pro Sekunde in die Cuticula der Mücken-Larve hineingestoßen.

19. Mermithide bei der Herstellung der Eindringöffnung; Sekretansammlung im vorderen Oesophagusdrittel.

Bildfeldbreite 100 μm ; Inko

Die Arbeit des Bohrstachels wird unterstützt durch ein Sekret, das als Weichmacher der Cuticula wirkt. Im Bereich der Oesophagusdrüsen, im Bildfeld oberhalb des Nematodenvorderendes, erscheint eine dunkle Ansammlung von Sekret, die nach vorn abgeleitet wird.

20. Mermithide bei der Herstellung der Eindringöffnung; Abgabe von Sekret an der Anstichstelle.

Bildfeldbreite 100 μm ; Inko

Gleichzeitig erscheinen lichtbrechende Tröpfchen in dem Bereich, wo das Stilet die Cuticula ansticht.

21. Das Vorderende des Parasiten hat die Cuticula durchdrungen und hebt die Basalmembran an. Seitenansicht.

Bildfeldbreite 250 μm ; Inko

Das Vorderende der Parasiten-Larve hat die Cuticula des Wirtes durchdrungen. Dieser Vorgang dauert je nach Größe der Mücken-Larve bis zu zehn Minuten.

22. Aufsicht auf eine fertige Eindringöffnung in der Cuticula einer Zuckmückenlarve.

Bildfeldbreite 100 μm ; Inko

Durch die mechanische und chemische Einwirkung ist eine kreisrunde Eindringöffnung mit wulstartigem Rand entstanden.

23. Während des Eindringens steckengebliebene Mermithidenlarve; Vorderende des Parasiten und Eindringöffnung durch beginnende Einkapselung braun gefärbt.

Bildfeldbreite 250 μm ; Inko

Gelegentlich bleibt ein Parasit in der Öffnung stecken und kann den Eindringvorgang nicht vollenden.

24. Zügiges Eindringen einer Parasitenlarve ins Innere einer jungen Mückenlarve.

Bildfeldbreite 250 μm ; Inko

Im allgemeinen erfolgt das Eindringen in den Wirt ohne Verzögerung, sobald das Vorderende des Parasiten die Cuticula durchbrochen hat. In einer zügigen Bewegung gleitet der Nematode in das Innere der Wirts-Larve hinein, wobei die außen befindliche Spirale abgerollt und im Wirtsinneren eine neue gebildet wird.

25. Mermithide nach Passieren der Eindringöffnung, diese durch Sekretpfropf verschlossen. Seitenansicht.

Bildfeldbreite 390 μm ; Hellfeld

Beim Hindurchgleiten durch die enge Eindringöffnung wird das Klebesekret von der Oberfläche des Parasiten abgestreift und verschließt von außen als Pfropf das Loch in der Cuticula.

26. Aufsicht auf einen eingedrungenen Parasiten, der sich noch im Zwischenraum zwischen Cuticula und Hypodermis befindet.

Bildfeldbreite 390 μm ; Inko

Der Parasit befindet sich nunmehr unter der Cuticula in einem Zwischenraum, der durch Abheben der Basalmembran von der Hypodermis beim Eindringen entstanden ist.

27. Basalmembran, welche den Parasiten noch von der Leibeshöhle trennt, wird mit Hilfe des Stiletts durchstochen.

Bildfeldbreite 390 μm ; Inko

Unter erneuter Verwendung des Stiletts durchstößt der Parasit die Basalmembran und verschafft sich damit den Zugang in die Leibeshöhle der Mücken-Larve.

28. Mehrere frisch eingedrungene Mermithiden innerhalb der Leibeshöhle einer Zuckmückenlarve.

Bildfeldbreite 600 μm ; Hellfeld

Erfolgreiches Eindringen in die Leibeshöhle des Wirtes gewährleistet noch nicht eine ungestörte Entwicklung zum ausgewachsenen Nematoden, da eingedrungene Parasiten durch eine Abwehrreaktion der Mücken-Larven getötet werden können.

29. Dorsal des lebhaft schlagenden Herzens der Mückenlarve ist eine frisch eingedrungene Mermithide zu beobachten, auf deren Oberfläche Kapselsubstanz abgeschieden wird.

Bildfeldbreite 600 μm ; Inko

Im Gegensatz zu der bei Insekten üblichen zellulären Einkapselung findet bei *Chironomus*-Larven eine humorale Reaktion gegen Parasiten statt. Auf die Oberfläche der Parasiten wird eine dunkelbraune Substanz abgeschieden.

30. Vollständig eingekapselte Mermithide (Pfeil) neben einer nicht eingekapselten im Abdomen einer Zuckmückenlarve.

Bildfeldbreite 1260 μm ; Hellfeld

Derartig eingekapselte Nematoden sterben innerhalb von wenigen Stunden ab. Ihre mumifizierten Leichen verbleiben in der Mücken-Larve.

31. Durch Einkapselung abgetötete Mermithidenlarve innerhalb des Wirtstieres.

Bildfeldbreite 390 μm ; Inko

Bei der braun-schwarzen Kapselsubstanz handelt es sich um einen melaninhaltigen Polyphenol-Proteinkomplex, welcher unter Beteiligung von Phenoloxidasen enzymatisch gebildet wird.

32. Dieselbe eingekapselte Mermithidenlarve zur besseren Darstellung herauspräpariert.

Bildfeldbreite 390 μm ; Inko

Dies ergab die biochemische Untersuchung isolierter Kapseln.

33. Einkapselung einer vorparasitischen Larve von *Hydromermis contorta* im isolierten Blutstropfen einer *Chironomus*-Larve.

Bildfeldbreite 1260 μm ; Hellfeld

Die humorale Einkapselung von Parasiten läuft auch im isolierten Blutstropfen außerhalb des Wirtskörpers ab. Zunächst schwimmt der Nematode lebhaft umher. Aber bereits nach ein bis zwei Minuten beginnt die Einkapselung, und der Parasit wird in seinen Bewegungen zunehmend behindert. Sein mit Kapselsubstanz bedeckter Körper beginnt am Untergrund festzukleben. Zunächst haften nur das Vorderende und die Schwanzspitze. Nach und nach klebt dann der gesamte Körper des Nematoden am Untergrund fest.

34. Der gleiche Vorgang bei stärkerer Vergrößerung.

Bildfeldbreite 600 μm ; Inko

Bei stärkerer Vergrößerung wird erkennbar, wie die abgeschiedene Kapselsubstanz zunehmend zu einer Hülle erstarrt, welche den Parasiten einschließt.

35. Teilweise eingekapselter Parasit.

Bildfeldbreite 390 μm ; Inko

Während das Hinterende dieses Nematoden schon völlig fixiert ist, wird die Einkapselung des Vorderendes durch dessen kraftvollere Bewegungen verzögert.

36. Einkapselung des Vorderendes unter leichter Zeitraffung.

Bildfeldbreite 100 μm ; Inko; Aufn.-Freq. 4 B/s

Schließlich ist auch das Vorderende des Wurms völlig von Kapselmaterial umhüllt. Der Parasit kann jetzt nur noch geringfügige Bewegungen innerhalb der ihn umschließenden Röhre ausführen. Nach Betäuben der Nematoden mit Nembutal kann man die Abscheidung des Kapselmaterials auch bei stärkerer Vergrößerung und unter Zeitraffung aufnehmen.

37. u. 38. Bildung der Kapselwand in Zeitraffung aufgenommen.

Bildfeldbreite 100 μm ; Inko; Aufn.-Freq. 1 B/s

An der Unterseite dieses Nematoden läßt sich nun die Entstehung der Kapselwand beobachten. Der gleiche Vorgang ist hier nochmals an der Oberseite des Parasiten zu sehen.

39. Vollständig eingekapselter Nematode.

Bildfeldbreite 250 μm ; Inko.

Nach insgesamt zehn Minuten ist die Bildung der Kapselwand so weit fortgeschritten, daß der Parasit sich nicht mehr befreien kann.

English Version of the Spoken Commentary¹

Normale Geschwindigkeit

Zeitraffung 1:24 und 1:6

Larvae of the fly *Chironomus thummi* live in selfmade tubes on the bottom of streams and lakes.

The red color of their body is due to haemoglobin. *Chironomus* larvae are often parasitized by the nematode *Hydromermis contorta*.

The white bodies of the nematodes are easily recognized within their host. Mature parasites leave the *Chironomus* larvae after rupturing the body wall.

Blood emerges from the wound, the anterior part of the nematode follows immediately.

Since the parasite is two or three times longer than its host it takes it a few minutes to creep out of the midge larva.

A second nematode, which is still within the body cavity, will subsequently leave its host in the same manner. The *Chironomus* larvae generally succumb to the injuries caused by the emerging parasites.

Copulation occurs immediately after emergence from the host. The smaller male, in the lower part of the picture, grasps the middle region of the female with the end of its body.

The male introduces a hook-like organ, the spiculum, into the vulva of the female. The immobile spermatozoons are pressed into the oviducts through the short vagina.

Peristaltic movements of the oviducts are necessary to bring eggs and spermatozoons into contact.

Development of the eggs occurs by means of cleavage, as it is well known from embryogenesis of *Ascaris*.

A few days later the embryos are wormshaped and show active movements within the eggshells.

Hatching larvae pierce the eggshell with the help of their stilet. After emergence the preparasitic larvae swim around for 2 or 3 weeks without feeding. Within this time they must find and invade a suitable host.

Nematodes that happen to find a *Chironomus* larva remain near their potential host. As a reaction to this contact with the host the body surface of the preparasitic larvae becomes gluey. If too many nematodes are present, they may stick together forming temporary knots.

Nematodes that are ready for invasion twist and turn their bodies in a typical manner.

Then the parasite curls up into a spiral and sticks to the surface of the midge larva.

¹ The headline in *italics* corresponds with the subtitle in the film.

Adhered in this way the parasite cannot be stripped off by movements of the host.

The gluey envelope supports the parasite during preparation of a penetration hole in the cuticle.

The nematode pushes its stilet into the cuticle of the host at a rate of two to three times per second.

The stilet's action is facilitated by a secretion which softens the cuticle. The secretion collects in a broadened section of the oesophagus — which can be seen on the screen just above the anterior end of the nematode — and is conducted towards the mouth.

At the same time droplets of high reflection appear in the area where the stilet is being injected into the cuticle.

The head of the parasitic larva has penetrated the cuticle of the host. The time required for penetration differs from a few seconds to about ten minutes depending upon the thickness of the cuticle.

The combined mechanical and chemical action of the parasite has produced this penetration hole with its thickened rim.

Sometimes a parasite gets caught in the penetration hole and is not able to complete the invasion procedure.

In general, however, penetration occurs without delay as soon as the head of the nematode has passed through the cuticle. — In a single smooth movement the nematode slips into the body of the host by unwinding the outer spiral and forming a new inside of the body wall.

During the passage through the narrow penetration hole the sticky substance is stripped off the surface of the parasite and clots the puncture in the cuticle.

Just after entering the parasite lies beneath the cuticle in an artificial space formed between the basement membrane and the hypodermal layer.

The parasite employs its stilet again and makes its way through the basement membrane into the body cavity.

Successful invasion of the host does not guarantee successful development of the parasite. The invaders are often killed by a defence reaction of the *Chironomus* larva.

Chironomus larvae react to their parasites with humoral encapsulation instead of the cellular form which is common in most insects. A brownish substance is deposited on the surface of the nematodes.

Encapsulated nematodes die within a few hours. Their mummified carcasses remain within the midge larva.

The brownish-blackish capsular substance represents a melanotic polyphenol-protein complex which is formed enzymatically under the control of phenol-oxidases.

This was revealed by biochemical investigations of isolated capsules.

Humoral encapsulation also occurs in isolated blood outside the body. — At first the nematode swims around actively. Two minutes later encapsulation begins and the parasite has more and more difficulty moving. The nematode covered with capsular substance, sticks to the substrate — first the anterior end and the tip of its tail, and finally the whole body.

Higher magnification reveals continuous hardening of the deposition which encloses the parasite.

The hind part of this nematode is already trapped, whereas stronger movements of the anterior part delay its encapsulation. Finally the head of the nematode also becomes enclosed by capsular material. The parasite's mobility is restricted to small movements within the tube. — The deposition of capsular material can be demonstrated at high magnification after anaesthesia of the nematode with Nembutal. On the ventral side of this nematode growth of the capsule can be easily observed. The same process at the dorsal side of the parasite. After ten minutes encapsulation is so secure that the parasite can no longer escape.

Literatur und Filmveröffentlichungen

- [1] BRONSKILL, J. F.: Encapsulation of rhabditoid nematodes in mosquitoes. *Canad. J. Zool.* **40** (1962), 1269—1275.
- [2] CHRISTIE, J. R.: Life history of *Agamermis decaudata*, a nematode parasite of grasshoppers and other insects. *J. Agricult. Res.* **52** (1936), 161—198.
- [3] ESSLINGER, J. H.: Behaviour of microfilaria of *Brugia pahangi* in *Anopheles quadrimaculatus*. *Am. J. Trop. Med. Hyg.* **11** (1962), 749—758.
- [4] GÖTZ, P.: Die Einkapselung von Parasiten in der Hämolymphe von Chironomus-Larven (Diptera). *Zool. Anz. Suppl.* **33** Verh. Zool. Ges. (1969), 610—617.
- [5] GÖTZ, P.: Immunreaktionen bei Insekten. *Naturw. Rdsch.* **26** (1973), 367—375.
- [6] GÖTZ, P., and A. VEY: Humoral encapsulation in Diptera (Insecta): defense reactions of *Chironomus* larvae against fungi. *Parasitol.* **68** (1974), 193—205.
- [7] GORDON, R., and J. M. WEBSTER: Nutritional requirements for protein synthesis during parasitic development of the entomophilic nematode *Mermis nigrescens*. *Parasitol.* **64** (1972), 161—172.
- [8] MATER, W. A.: Die Phenoloxydase von *Chironomus thummi* und ihre Beeinflussung durch parasitäre Mermithiden. *J. Insect Physiol.* **19** (1973), 85—95.
- [9] POINAR, G. O., and C. C. DONCASTER: The penetration of *Tripilus sciarae* (BOVIEN) (Sphaerulariidae: Aphelenchoidae) into its insect host *Bradysia paupera* Tuom (Mycetophilidae: Diptera). *Nematologica* **11** (1965), 73—78.
- [10] POINAR, G. O., R. LEUTENEGGER and P. GÖTZ: Ultrastructure of the formation of a melanotic capsule in *Diabrotica* (Coleopt.) in response to a parasitic Nematode (Mermithidae). *J. Ultrastruct.* **25** (1968), 293—306.
- [11] PETERSEN, J. J., and O. R. WILLIS: Procedures for the mass rearing of a mermithid parasite of Mosquitoes. *Mosquito News* **32** (1972), 226—230.

- [12] RICHTER, S.: Zum Feinbau von Mermithiden (Nematoda). 1. Der Bohrapparat der vorparasitischen Larven von *Hydromermis contorta* (Linstow 1889) Hagmeier 1912. *Z. Parasitenk.* **36** (1971), 32—50.
- [13] VEY, A.: Recherches sur la réaction hémocytaire anticryptogamique de type granulome chez les insectes. *Ann. Zool. Ecol. anim.* **3** (1971), 17—30.
- [14] VEY, A., and P. GÖTZ: Humoral encapsulation in Diptera (Insecta): Comparative studies in in vitro conditions. *Parasitol.* **70** (1975), 77-86.
- [15] WÜLKER, W.: Untersuchungen über die Intersexualität der Chironomiden (Dipt.) nach *Paramermis*-Infektion. *Arch. Hydrobiol. Suppl.* **25** (1961), 127—181.
- [16] WÜLKER, W.: Der Mechanismus des Eindringens parasitärer Mermithiden (Nematoda) in *Chironomus*-Larven (Diptera: Chironomidae) *Z. Parasitenk.* **26** (1965), 29—49.
- [17] WYSS, U.: Der Mechanismus der Nahrungsaufnahme bei *Trichodorus similis*. *Nematologica* **17** (1971), 508—518.

-
- [18] GÖTZ, P.: *Hydromermis contorta* (Nematoda) — Eindringen des Parasiten in den Wirt *Chironomus thummi* (Diptera), Film E 1926 des Inst. Wiss. Film, Göttingen 1973.
- [19] GÖTZ, P.: Humorale Einkapselung von *Hydromermis contorta* und *Turbatrix aceti* (Nematoda) in Haemolymph von *Chironomus thummi* (Diptera). Film E 1917 des Inst. Wiss. Film, Göttingen 1973.
- [20] WÜLKER, W.: Parasitismus des Nematoden *Gastromermis rosea* in *Chironomus anthracinus* (Diptera). Film C 1024 des Inst. Wiss. Film, Göttingen 1970.
- [21] WÜLKER, W.: *Gastromermis rosea* (Nematodes) — Embryonalentwicklung. Film E 1563 des Inst. Wiss. Film, Göttingen 1971.
- [22] WYSS, U.: *Trichodorus similis* (Nematoda) — Saugen an Wurzeln von Sämlingen (Rübsen). Film E 1763 des Inst. Wiss. Film, Göttingen 1971.

Anschrift des Verfassers:

Dozent Dr. P. Götz, Biologisches Institut I der Universität, D-78 Freiburg i. Br., Katharinenstraße 20.

Angaben zum Film

Der Film wurde 1976 veröffentlicht und ist für die Verwendung im Hochschulunterricht bestimmt. Tonfilm, 16 mm, farbig, 110 m, 10 min (Vorführgeschw. 24 B/s).

Die Aufnahmen entstanden im Jahre 1971. Veröffentlichung aus dem Biologischen Institut I der Universität Freiburg, Dozent Dr. P. Götz, und aus dem Institut für den Wissenschaftlichen Film, Göttingen, Dr. H.-K. GALLE; Aufnahme und Schnitt: C. LUDWIG.

Inhalt des Films

Die Lebensgeschichte des Nematoden *Hydromermis contorta*, welcher sich in Larven der Zuckmücke *Chironomus thummi* entwickelt, dient als Modell zur exemplarischen Darstellung von Parasit-Wirt-Beziehungen. Der Film zeigt zu Beginn ausgewachsene Parasiten, die ihren Wirt, die Mückenlarve, verlassen. Es folgen Kopulation, Eiablage, Stadien der Embryogenese und das Ausschlüpfen der Nematoden aus den Eiern. Die Darstellung des Eindringens der infektiösen Parasitenlarven in den Wirt umfaßt folgende Abschnitte: Als Reaktion auf einen zufälligen Kontakt mit *Chironomus*-Larven wird die Oberfläche der Parasiten klebrig. Dies ermöglicht ihnen, sich auf den Mückenlarven festzusetzen. Mit mechanischen und chemischen Mitteln (Stilet bzw. Sekret der Oesophagusdrüse) wird in die Cuticula eine Eindringöffnung hergestellt. Hinter dem eindringenden Nematoden verschließt ein Pfropf aus zurückbleibender Klebesubstanz die Eindringöffnung. Viele der eingedrungenen Parasitenlarven kommen nicht zur Entwicklung, sondern werden durch eine humorale Abwehrreaktion der Mückenlarve abgetötet. Diese Einkapselung wird *in vitro* im isolierten Blutstropfen durchgeführt, wo sie besser als innerhalb der Mückenlarve beobachtet werden kann. Die Abscheidung des Kapselmaterials auf der Oberfläche des Parasiten läßt sich am besten unter schwacher Zeitraffung (1 bzw. 4 B/s) demonstrieren. Bereits 10 min nach Versuchsbeginn ist die Kapselbildung so weit fortgeschritten, daß der Parasit sich nicht mehr befreien kann. Er stirbt nach kurzer Zeit innerhalb der ihn umschließenden Hülle ab.

Summary of the Film

The life history of the nematode *Hydromermis contorta*, which develops in larvae of *Chironomus thummi*, serves as model of parasite-host-relations. In the beginning the film shows mature parasites leaving their host, the midge larva. These scenes are followed by copulation, egg laying, phases of embryogenesis and hatching of the parasitic nematodes. The process of invasion of the host is comprised of the following steps. In response to contact with a *Chironomus* larva the surface of the infectious nematode becomes sticky. This enables the parasites to adhere to the cuticle of the host. For penetration through the cuticle a hole is fabricated with the help of the stilet and a cuticle dissolving secretion from the oesophageal gland. The sticky substance from the nematode closes the penetration hole behind the invading parasite. Many of the parasitic larvae are not able to develop within the body cavity of the host since they are killed immediately after invasion by a humoral defence reaction of the midge larva. This encapsulation can be observed more easily *in vitro* in isolated haemolymph. The deposition of capsular substance on the surface of the parasite is demonstrated by quick motion. Ten minutes after introduction of the nematode encapsulation has proceeded so far that the parasite is no longer able to escape. It will soon die within the envelope.

Résumé du Film

L'histoire naturelle du nématode *Hydromermis contorta* sert comme model pour démontrer des relations parasites-hôtes. Au début la scène montre un

parasite adulte quittant son hôte, une larve de la diptère *Chironomus thummi*. Puis suivent la copulation, l'oviposition, des phases de l'embryogénèse et l'éclosion du nématode parasite. Le procès de l'invasion d'un hôte comprend les stades suivants. Le larve infectueuse réagit au contact avec une larve de *Chironomus* en devenant glutineuse en surface. Après, le nématode est capable de se fixer sur la cuticule de l'hôte. Pour pénétrer le parasite prépare un trou dans la cuticule à l'aide de son stylet et d'une sécrétion provenant d'une glande oesophagienne. Le matériel glutineux de la surface du nématode pénétrant obstrue le trou d'invasion derrière lui.

Un certain nombre des parasites envahisseurs ne peuvent pas se développer dans la cavité du corps de l'hôte mais sont tués immédiatement après l'invasion par une réaction de défense humorale.

Cet encapsulement peut mieux être observé in vitro dans l'hémolymphe isolé. La déposition du matériel capsulaire est démontrée par "quick motion". Dix minutes après l'introduction du nématode le procédé d'encapsulement est tellement avancé que le parasite ne peut plus se libérer. Il mourra au cours de quelques heures.