

Deutsches Entomologisches Institut
der Deutschen Akademie der Landwirtschaftswissenschaften zu Berlin
Eberswalde

HEINZ ADAM

Die hämocytären Abwehrreaktionen des Blutes von *Strongylogaster xanthoceros* (STEPHENS) und *Strongylogaster lineata* (CHRIST) gegen die endoparasitische Ichneumonide *Mesoleius niger* (GRAVENHORST)¹

(Hymenoptera: Tenthredinidae und Ichneumonidae)

Mit 9 Tafeln (Fig. 1–52)

Inhalt

I. Einleitung	894
II. Material und Untersuchungstechnik	
1. Zuchtmethodik	895
2. Hämatologische Verfahrenstechnik	896
3. Histologische Bearbeitungsverfahren	897
III. Allgemeines	
1. Einführung in die Literatur	898
2. Zur Kenntnis der Aufgaben und Zusammensetzung der Hämolymphe	903
3. Bemerkungen zur Klassifizierung der Hämocyten	906
IV. Die Untersuchungsergebnisse	
A. 1. Zur Biologie von <i>Strongylogaster xanthoceros</i> (STEPHENS) und <i>Strongylogaster lineata</i> (CHRIST)	908
2. Zur Kenntnis von <i>Mesoleius niger</i> (GRAVENHORST) als Parasit von <i>Strongylogaster xanthoceros</i> (STEPHENS) und <i>Strongylogaster lineata</i> (CHRIST)	912
B. Der Verlauf der Abwehrreaktionen des Blutes von <i>Strongylogaster xanthoceros</i> (STEPHENS) und <i>Strongylogaster lineata</i> (CHRIST) gegen <i>Mesoleius niger</i> (GRAVENHORST)	
1. Erfolgreiche Einkapselung des Parasiteneies	916
2. Die Versuche zur Identifizierung der an der Kapselbildung beteiligten Hämocytentypen	918
3. Erfolgreiche Abwehrreaktion des Wirtes gegen seinen Parasiten	921
4. Die normalen Veränderungen im Blutbild der Wirtslarve während der Diapauseentwicklung	925
5. Die durch die Parasitenlarve hervorgerufenen Veränderungen im Blut der Wirtslarve während der beginnenden Diapauseentwicklung	926
6. Die Einkapselung des Parasiten als gerichtete aktive Abwehrreaktion des Wirtes	928
7. Die Untersuchungen des natürlichen Parasitierungsgrades von <i>Mesoleius niger</i>	931
8. Die Abhängigkeit des Parasitierungsverlaufes vom jeweiligen Larvenstadium des Wirtes	933

¹ Diese Arbeit wurde von der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Humboldt-Universität zu Berlin 1965 als Dissertationsschrift angenommen.

9. Untersuchungen über die quantitativen Schwankungen der Hämocytenzahlen während der Larvalentwicklung von <i>Strongylogaster xanthoceros</i> und <i>Strongylogaster lineata</i>	936
10. Die Gesetzmäßigkeiten einer erfolgreichen Parasitierung in Abhängigkeit von den quantitativen Schwankungen des Wirtsblutes	939
11. Untersuchungen über die Wirksamkeit des Parasiten <i>Mesoleius niger</i> in verschiedenen Wirtspopulationen	941
12. Die besondere Wirtsspezifität von <i>Mesoleius niger</i>	944
13. Die Bedeutung des Blutbildes parasitierter Insektenwirte für die Kontrolle der Wirksamkeit des Parasiten im Rahmen der biologischen Bekämpfung von Schadinsekten	946
V. Ergebnisse	949
Zusammenfassung	951
Literatur	952
VI. Tabellen und Diagramme	957
VII. Photographische Materialien zur Dokumentation des Verlaufes der Abwehrreaktionen von <i>Strongylogaster</i>	
1. Erfolgreiche Einkapselung des Parasiteneies.	
2. Grenzbeispiele für die letztlich erfolgreiche Einkapselung des Parasiten.	
3. Die erfolglose Abwehrreaktion des Wirtes.	
4. Blutbilder nichtparasitierter <i>Strongylogaster</i> -Larven.	
5. Blutbilder künstlich infizierter Larven von <i>Strongylogaster xanthoceros</i> (STEPHENS).	
6. Die durch die Parasitenlarve hervorgerufenen Veränderungen im Blutbild des Wirtes.	

I. Einleitung

Die bisher relativ wenig untersuchten Fragen der Wirtswahl parasitischer Insekten und die verschiedenen Formen von Immunitätserscheinungen gegenüber endogenem Parasitismus und pathogenen Mikroorganismen sind von grundsätzlicher Bedeutung für alle praktischen Versuche zum Einsatz von biologischen Mitteln gegen Schadinsekten im Rahmen der biologischen Schädlingsbekämpfung. In diesem Zusammenhang spielen die hämolytischen Reaktionen des Wirtsorganismus auf Eier und Larvenstadien endoparasitischer Insektenarten eine wesentliche Rolle. Hämocytäre Abwehrreaktionen des Wirtes, die die embryonale Entwicklung und das Wachstum des Parasiten hemmen, sind bisher bei verschiedenen Homopteren, Hymenopteren, Coleopteren, aber vorwiegend bei Lepidopteren bekannt geworden. In jedem Fall kam zur Aussage, daß einige Insektenarten die mehr oder weniger stark ausgebildete Fähigkeit besitzen, sich ihrer Parasiten mittels aktiver gerichteter Abwehrreaktionen des Blutes zu erwehren.

Seitdem THOMPSON (1930) die sehr verstreute einschlägige Literatur zusammengefaßt und kritisch ausgewertet hat, mehren sich die Stimmen, die diesen Vorgängen im Insektenorganismus, im besonderen in der Hämolymphe, eine weitaus vielfältigere physiologische und auch ökologische Bedeutung zuschreiben. Wie die seitdem immer mehr zunehmende Anzahl an Veröffentlichungen erkennen läßt, ist diese Erscheinung unter den Insekten weiter verbreitet als

ursprünglich angenommen. Damit ist aber eine Vielzahl von noch offenen Fragen aufgeworfen worden, deren Bearbeitung und Klärung, beispielsweise für die Kenntnis der spezifischen Zusammenhänge des Wirt:Parasit-Verhältnisses, von großer Wichtigkeit sind.

Für die biologische Bekämpfungsforschung ergibt sich daraus nun die Notwendigkeit, einige grundsätzliche Fragen an geeigneten Wirtsorganismen zu untersuchen, um vor allem zu allgemeingültigen Aussagen zu gelangen, ohne deren genaue Kenntnis an einen praktischen Einsatz, beispielsweise endoparasitischer Insekten zu biologischen Bekämpfungsaktionen, nicht herangegangen werden sollte.

Aus diesen Gründen wurden, im Rahmen des Forschungsprogrammes der Abteilung für Biologische Schädlingsbekämpfung und Ökologie der Insekten des Deutschen Entomologischen Institutes in Eberswalde, in den Jahren 1961 bis 1964 Untersuchungen über die hämocyten Abwehrreaktionen des Wirtes unter besonderer Berücksichtigung der melanotischen Kapselbildungen gegenüber Endoparasiten durchgeführt. Dabei bot die Beobachtung WELKES (1959), daß „... die Larven der Farnblattwespen *Strongylogaster xanthoceros* und *Strongylogaster lineata* bis zu 70% der abgelegten Eier ihres gemeinsamen Parasiten *Alexeter (Mesoleius) niger* durch Abscheidung einer kräftigen braun gefärbten Chitinhülle und Bindegewebe vom übrigen Körper abkapselten, so daß die Parasitenlarven in der Eihaut abstarben“ die Möglichkeit, anhand eines Modellfalles den Einfluß der Abwehrreaktion des Blutes des Wirtes auf die Embryonalentwicklung des Parasiten näher zu untersuchen.

Als Untersuchungsgebiete dienten die ausgedehnten Kiefernwälder der östlichen Berliner Umgebung (Erkner, Fangschleuse, Hangelsberg, Fürstenwalder Heide).

Dem Direktor des Deutschen Entomologischen Institutes, Herrn Dr. H. FANKHÄNEL, bin ich für die Genehmigung zur Durchführung der Untersuchungen im Rahmen eines Forschungsauftrages und für das Interesse, das er dem Zustandekommen der vorliegenden Arbeit entgegengebracht hat, zu aufrichtigem Dank verpflichtet. Herrn Prof. Dr. habil G. TEMBROCK und Herrn Prof. Dr. habil J. NITSCHMANN, Zoologisches Institut der Humboldt-Universität zu Berlin, danke ich für die wertvollen Ratschläge und die Durchsicht des Manuskriptes.

II. Material und Untersuchungstechnik

1. Zuchtmethodik

Das Ziel der Untersuchungen, die Vorgänge der hämocyten Abwehrreaktionen von *Strongylogaster xanthoceros* (STEPHENS) und *Strongylogaster lineata* (CHRIST) gegen ihren gemeinsamen Parasiten *Mesoleius niger* (GRAVENHORST) möglichst vollständig aufzuklären, machte es notwendig, auch die ökologischen Gegebenheiten des Wirt:Parasit-Verhältnisses weitgehend kennenzulernen.

Die erforderlichen Beobachtungen über die verschiedenen Verhaltensweisen sowohl der Wirte als auch des Parasiten wurden deshalb vorwiegend unter Freilandverhältnissen durchgeführt. Als Ausgangsmaterial dienten überwinterte *Strongylogaster*-Larven und Parasitenkokons, die in den Wintermonaten durch vorsichtiges Herausschneiden entsprechender Borkestücke aus den Stämmen befallener Kiefern erhalten wurden. Dabei war zu beachten,

die Larven und die Parasitenkokons nicht vollständig aus den Bohrgängen zu entfernen. Die die Ruhelarven enthaltenden Borkenstückchen wurden in mit trockener Lärchenspreu gefüllte Gazebeutel gebracht und bis kurz vor der Schlüpfperiode, in der Regel bis zum 31. März, unter Freilandbedingungen aufbewahrt. Nach diesem Termin wurden die Kokons und die bereits gebildeten *Strongylogaster*-Puppen aus den Bohrgängen herausgelöst und bis zum Schlüpfen zwischen leicht angefeuchtetem Filtrierpapier in Petrischalen gehalten.

Für die Zucht der *Strongylogaster*-Imagines wurden besondere Zuchtzelte aus engmaschiger Perlongaze verwendet. Diese Zuchtzelte, die entsprechend den verschiedenen Erfordernissen von unterschiedlicher Größe waren, wurden im Freiland über eine Anzahl von Farnpflanzen errichtet. Somit konnten die erforderlichen Beobachtungen der Verhaltensweise bei der Kopulation, der Eiablage, der Parasitierung usw. ungehindert angestellt werden.

Die für die planmäßigen Laboratoriums-Untersuchungen benötigten Wirtslarven wurden entweder von den Farnpflanzen in den verschiedenen Kiefernwald-Typen abgesammelt oder bei spezielleren Fragestellungen den Zuchtgehegen entnommen.

Die Aufzucht der Larven unter Laborbedingungen erfolgte in mit feuchtem Fließpapier ausgelegten Petrischalen. Infolge der sich einstellenden 100%igen Luftfeuchtigkeit hielt sich der gegen Trockenheit sehr empfindliche Farn, der einfach auf das feuchte Fließpapier gelegt wurde, ausgezeichnet und war für die Entwicklung der Larven völlig ausreichend. Die bei dieser Haltungsmethode ermittelte Mortalität war sehr gering. Zum Einbohren wurden den Larven des letzten Stadiums kleine Stücke von Kiefernborke geboten.

Diese Zuchtmethode in Schalen, die von WELKE (1959) übernommen wurde, erwies sich für *Strongylogaster* am zweckmäßigsten; ständige Vergleiche der Laborzuchten mit den unter natürlichen Bedingungen gezüchteten Larven zeigten bezüglich bionomischer Daten keine nennenswerten Abweichungen.

Die für bestimmte Experimente notwendige exakte zeitliche Erfassung der Larvenstadien und ihrer Besonderheiten wurde in Einzelzuchten durchgeführt, wozu die Eier mitsamt dem Farnfiederblättchen eingesammelt und in Petrischalen ($\varnothing$ 5 cm) auf angefeuchtetes Fließpapier gebracht wurden. Die Schlüpfzeitpunkte und die Häutungen konnten somit ohne Schwierigkeiten registriert werden.

Das Ausgangsmaterial der Parasitenzuchten bildete die aus den gesammelten Parasitenkokons geschlüpfen Imagines, die entweder einzeln oder paarweise in Gazegläsern (80×80 mm), in denen teilweise auch die Kopulation erfolgte, gehalten wurden.

Die grundsätzlichen Beobachtungen über das Eiablage-Verhalten der Parasitenweibchen wurden unter Freilandbedingungen in kleinen, quaderförmigen Perlongazehäuben ($40 \times 40 \times 50$ cm), die über eine Farnpflanze gestülpt wurden, angestellt. Die Parasitierung der für die histologischen Untersuchungen des Ablaufes der Abwehrreaktion benötigten parasitierten Wirtslarven erfolgte ohne Schwierigkeiten in kleinen Petrischalen.

2. Hämatologische Verfahrenstechnik

Für die Anfertigung von fixierten und gefärbten Blutbildern wurde den *Strongylogaster*-Larven die durch einen Einstich in das Rückengefäß oder durch Abtrennung eines der Thorakalfußpaare hervorquellende Körperflüssigkeit mit der geschliffenen Kante eines Objektträgers abgenommen und mit sanftem gleichmäßigem Druck auf einem Deckglas ausgestrichen. Es erwies sich als vorteilhaft, die gut gereinigten Deckgläser vor dem Ausstrich für zwei Minuten den Dämpfen einer 1%igen Osmiumsäure, die mit einigen Tropfen Eisessig versetzt war, auszusetzen (5 cm^3 Osmiumsäure + 10 Tropfen Eisessig).

Unmittelbar nach dem erfolgten Ausstrich wurde die noch feuchte Blutschicht zum Zwecke einer Vorfixierung der Blutzellen für eine Minute einer weiteren Osmiumräucherung unterzogen; um einer die Färbung beeinträchtigenden Osmiumwirkung vorzubeugen, wurde das Präparat, mit der Schichtseite nach oben, einige Male durch eine Spiritusflamme gezogen, darauf 15 Minuten bei Zimmertemperatur endgültig getrocknet und anschließend gefärbt.

Von insgesamt 44 in der Humanhämатologie gebräuchlichen Färbeverfahren ergab für *Strongylogaster*-Blut die Methode nach MAY-GRÜNWARD-GIEMSA(ROMANOWSKI) die besten Resultate.

Kurz vor der eigentlichen Färbung des Blutaussstriches kam das vorfixierte Präparat in eine 5%ige Kaliumpermanganatlösung, verblieb darin eine Minute und wurde darauf ausgiebig mit Leitungswasser abgespült, anschließend (mit der Schichtseite nach oben) in ein Färbewännchen auf zwei Glasstäbchen gelegt und zur endgültigen Fixierung mit MAY-GRÜNWARD-Lösung überschichtet, die sofort mit der gleichen Menge destilliertem Wasser durch Hinzutropfen verdünnt wurde (5 Minuten). Zur Anwendung kam nur gepuffertes Wasser pH = 7,2 (Weises-Original-Puffersalzgemisch). Nach der Fixierung erfolgte ein sorgfältiges Abgießen und Abschütteln der Fixierflüssigkeit, das Deckglas wurde hierauf für 15 Minuten (mit der Schichtseite nach unten) auf die in einem Uhrschildchen befindliche verdünnte GIEMSA-Lösung vorsichtig aufgelegt. (10 cm³ Aqua dest. + 0,3 cm³ GIEMSA-Original-Stammlösung). Für verschiedene Untersuchungen zeitigte die kombinierte MAY-GRÜNWARD-KARDOS-PAPPENHEIM-Methode bessere Resultate.

Nach abgelaufener Färbezeit und gründlichem Abspülen unter einem nicht zu kräftigen Wasserstrahl (1–2 Minuten) wurde das gefärbte Präparat unter Zimmertemperatur an der Luft getrocknet und anschließend in Neutralbalsam eingebettet.

Zur Ermittlung der relativen Hämocyten-Zahlen im Blut der einzelnen Larvenstadien wurde mit geringer Abwandlung ein entsprechendes in der Humanhämатologie gebräuchliches Verfahren angewandt. Auf Grund der sehr geringen Blutmengen, die den *Strongylogaster*-Larven entnommen werden konnten, waren die in der Humanhämатologie verwendeten standardisierten Blutmischpipetten, die für 0,5 cm³ und 1 cm³ berechnet sind, nicht geeignet; ebenso ungeeignet erwiesen sich die allgemein üblichen Mischlösungen nach HAYM und TÜRK.

Als Meßeinrichtung wurden deshalb einige Glaskapillaren hergestellt, die mit einer 1/10 mm³ geeichten Einteilung versehen waren.

Die zur Auswertung kommende Blutmenge, die in der Regel aus dem Rückengefäß der Larven stammten, betrug konstant 0,1 mm³ und wurde mit einer blutisotonischen Mischlösung (10 cm³ physiologische Kochsalzlösung + 2 g Ammoniumoxalat) auf 1:10 verdünnt.

Zur Zählung selbst wurde diese verdünnte Blutmenge in eine Zählkammer (THOMA-ZEISS) gebracht und die Hämocyten unter dem Mikroskop bei ca. 800-facher Vergrößerung unter Anwendung des Phasenkontrast-Verfahrens ausgezählt.

Die Tiefe der THOMAschen Kammer beträgt 0,1 mm. Die großen Quadrate haben eine Kantenlänge von 1 mm und damit einen Rauminhalt von 0,1 oder 1/10 mm³. Das mittlere große Quadrat ist in 16 Gruppenquadrate eingeteilt, die durch zwei seitlich enger liegenden Linienführungen kenntlich sind. Ihre Kantenlänge beträgt 0,25 mm und der Rauminhalt 0,00625 oder 1/160 mm³. Jedes Gruppenquadrat enthält 25 kleine Quadrate. Sie haben je einen Rauminhalt von 0,00025 mm³. Die Kantenlänge beträgt 0,05 mm.

Die Ergebniszahlen wurden auf Kubikmillimeter bezogen und nach folgender Formel errechnet. (HAUG, 1959)

$$\text{Zellzahl pro mm}^3 = \frac{\text{Gezählte Zellzahl (z)} \cdot \text{Verdünnung (V)}}{\text{Kubikinhalt eines Zählquadrates in mm}^3 \text{ (i)} \cdot \text{Anzahl der gezählten Quadrate (y)}}$$

$$\text{Zellzahl pro mm}^3 = \frac{z \cdot 4000 (1/i) \cdot V}{80}$$

3. Histologische Bearbeitungsverfahren

Für die Untersuchungen der an der Kapselreaktion beteiligten Hämocytentypen wäre es vorteilhaft gewesen, die in den Blutbildern determinierten Zelltypen in den histologischen Schnittpräparaten der melanisierten Kapseln wiederzuerkennen. Leider konnte unter 44 ausprobierten Fixierungs- und Durchtränkungsverfahren und 76 verschiedenen Färbe-

methoden keine geeignete Kombination gefunden werden, die der genannten Forderung entsprochen hätte.

Für die Herstellung der hinsichtlich der Untersuchungen des Kapselaufbaues geeigneten Schnittpräparate hat folgende Methode die besten Resultate gezeigt:

Zur Fixierung der lebenden Larven wurde eine 7%ige Formollösung verwendet. Die Tiere verblieben darin maximal 24 Stunden, wobei sich die Fixierungsdauer nach der Größe der Objekte richtete.

Nach der Fixierung erfolgte ein gründliches Auswaschen, 24 Stunden unter fließendem Leitungswasser. Die Tiere lagen einzeln in kleinen Porzellansieben oder in einseitig mit Perlongaze verschlossenen Glasröhrchen. Nach der Wässerung wurden die Larven sorgfältig abgetrocknet und durch eine Alkoholreihe von 30% bis zum Isobuthyl-Alkohol geführt. Die Dauer der Entwässerung in jeder Stufe betrug eine Stunde, bei kleineren Objekten konnten die Zeiten um die Hälfte verkürzt werden; das trifft auch für die nachfolgenden Durchtränkungsmedien zu.

Nach dem Isobuthyl-Alkohol kamen die Larven für 24 Stunden in eine Methylbenzoat-Celloidinlösung, verblieben danach 1 Stunde in einer Kreosotlösung, kamen dann anschließend jeweils für eine Stunde in Benzylbenzoat, Dekalin und Dekalin-Paraffin; darauf folgend in heißes Paraffin (52 °C) für 24 Stunden und schließlich für 48 Stunden in Schnittparaffin.

Jeder Wechsel in eine neue Durchtränkungsflüssigkeit machte ein sauberes Abtrocknen der Larven auf Fließpapier, die Verwendung von gut gereinigten Glasgefäßen, sowie ein 1–2-maliges Erneuern der Flüssigkeiten erforderlich.

Die Schnitte, deren Schnittdicke im allgemeinen 2,5–5 μ betrug, wurden nach der üblichen Weise angefertigt, mit Eiweißglyzerin aufgeklebt und gewöhnlich 24 Stunden im Thermostat bei 42 °C aufbewahrt. Dann folgte die Entparaffinierung durch Xylol, Xylol-Isobuthylalkohol, Isobuthylalkohol und 90%igem Alkohol, worin die Schnittpräparate je 10 Minuten verblieben. Als Färbemethode diente die von ROMEIS (1948) genannte Azanfärbung (ROMEIS § 1489).

III. Allgemeines

1. Einführung in die Literatur

Nach dem gegenwärtigen Stand der Forschung, wie er sich aus der einschlägigen Literatur abzeichnet, ist die Fähigkeit des Wirtsorganismus auf die Anwesenheit von Parasiteneiern und Primärlarven in den mit Hämolymphe erfüllten Teilen des Körpers zu reagieren, weit verbreiteter als allgemein angenommen.

Diesen Vorgängen ist sowohl in ökologischer Hinsicht als auch bezüglich der Probleme der Wirtswahl, wie überhaupt der Frage der Monophagie, Polyphagie und Pantophagie eine weitaus größere Bedeutung beizumessen. Obwohl ESCHERICH (1942) bereits darauf hingewiesen hat, fehlt tatsächlich auch heute noch jeder Überblick über die ökologische Bedeutung dieser Erscheinungen, wobei selbst in grundsätzlichen Einzelfragen die Ansichten z. T. noch weit auseinander gehen.

Die Tatsache, daß Eier und Primärlarven von Endoparasiten, auch dann, wenn sie in fremde Wirte gelangen, durch dichte Hüllen von Blutzellen umgeben werden (Kapselbildung), ist von mehreren Autoren beobachtet worden. (TIMBERLAKE, 1912; STRICKLAND, 1923; MEYER 1927; BROOKS, 1930; PAILLOT, 1932;

MUESEBECK & PARKER, 1933; LARTSCHENKO, 1933; BOESE, 1935; SCHNEIDER, 1950; SALT, 1955—56; BRONSKILL, 1960). THOMPSON (1930), der die in Frage kommende Literatur bis zu diesem Zeitpunkt kritisch ausgewertet hat, äußert die Vermutung, daß die Kapselbildung durch Hämocyten keine eigentliche Abwehrreaktion des Wirtes sei, sondern nur eine Folgeerscheinung zur Eliminierung toter und geschwächter Parasiten, vergleichbar der bekannten Einkapselung von Fremdkörpern. Dagegen TIMBERLAKE (1912), MEYER (1926), PAILLOT (1928) und BOESE (1935) werten ihre Ergebnisse im Sinne einer aktiven Abwehrreaktion gegen lebende Parasiteneier und -larven, wobei die Hämocytenhülle den Tod der Parasiten direkt verursacht.

SCHNEIDER (1950) stellte bei seinen Untersuchungen über die Abwehrreaktionen des Blutes einiger Syrphiden-Larven gegen endoparasitische Ichneumoniden der Gattung *Diplazon* fest, daß der Embryo von *Diplazon laetatorius* trotz Einkapselung in *Epistrophe balteata* sich weiter entwickelt und in der Lage ist, lückenhafte Kapseln zu sprengen.

Über den Verlauf der Kapselbildung eines Parasiten in verschiedenen Wirten liegen sehr sorgfältige Experimente von SALT (1955) vor.

In diesen Versuchen wurden die Eier von *Nemeritis canescens* für die künstliche Parasitierung von acht verschiedenen Lepidopteren-Arten benutzt, wobei sehr unterschiedliche Reaktionen beobachtet werden konnten. Bei zwei Arten war die Abwehrreaktion schwach oder fehlend, die Parasiten entwickelten sich normal. Bei drei Arten wurden die Eier abgekapselt und am Schlüpfen gehindert. In weiteren drei Fällen konnten die Primärlarven des Parasiten wohl schlüpfen, wurden aber an der Weiterentwicklung gehindert, in zwei Fällen durch vollständige Einkapselung und zum letzten durch Verstopfung der Mundöffnung mit Melanin.

In weiteren Untersuchungen mit *Nemeritis canescens* in *Carausius morosus* konnte SALT (1956) feststellen, daß die meisten Parasiteneier am Schlüpfen gehindert wurden, obwohl die vollentwickelten Larven darin am Leben waren. Die Tatsache, daß sie im hängenden Tropfen von *Carausius*-Blut normal schlüpften und sich weiter entwickelten, deutet ebenfalls darauf hin, daß die Einkapselung durch Hämocyten und die folgende Melaninreaktion in diesen Fällen keine sekundären Erscheinungen, sondern die primäre Todesursache für den Parasiten darstellen.

Gegen die weitverbreitete Auffassung, nach der ein Parasit in seinem normalen Wirt keine Abwehrreaktion auslöst bzw. sich erfolgreich durchzusetzen vermag, sprechen die Untersuchungen SCHNEIDERS (1950). Danach ist *Diplazon laetatorius* in seinem normalen Wirt *Epistrophe balteata* heftigen Abwehrreaktionen ausgesetzt, die teilweise zur völligen Einkapselung der Eier führen können. Durch seine äußerst kurze Embryonalentwicklung (ein Tag) vermag der Parasit in der Regel der völligen Einkapselung zu entgehen, zumal er die jüngsten Wirtsstadien bei der Eiablage bevorzugt und sogar Eier mit fast schlüpfreifen Larven parasitiert, in denen naturgemäß die Abwehrreaktionen noch nicht so wirkungsvoll sind. Jedoch sinkt der Parasitierungserfolg von *Diplazon lae-*

tatorius rapide, wenn ältere Wirtsstadien zur Eiablage angenommen werden. Andererseits verringert sich die Wirksamkeit der Abwehrreaktionen beträchtlich mit steigender Eizahl pro Wirt.

Als weiteres Beispiel erwähnt SCHNEIDER (1950) *Diplazon fissorius*, der als normaler Parasit der Syrphide *Epistrophe bifasciata* fungiert. Die Mortalität des Parasiten in diesem Wirt ist relativ gering.

Während der etwa neunmonatigen Diapause werden jedoch als Folge einer Hämocytenreaktion des Wirtes gallertige Hüllen um die diapausierenden Parasitenlarven gebildet, die aber keinen Einfluß auf die weitere Entwicklung der Larven haben.

Die eingangs erwähnte Auffassung müßte demnach dahingehend revidiert werden, indem alle potentiellen Wirte eines gegebenen Endoparasiten in der Lage sind, mit mehr oder weniger starken Hämocytenreaktionen auf die erfolgte Parasitierung zu antworten, wobei der Verlauf und eventuelle Erfolg der Abwehrreaktion von mehreren Faktoren abhängig ist. Der Parasit ist zuweilen in der Lage, den Abwehrreaktionen des Wirtes zeitlich auszuweichen.

Über den Verlauf der Kapselbildung und ihren Einfluß auf die Entwicklung des Parasiten ist u. a. von LARTSCHENKO (1933), SCHNEIDER (1950), MULDREW (1953), BRONSKILL (1960), SALT (1956), STRICKLAND (1930) und HOWARD & FISKE (1911) berichtet worden.

So hat SALT (1956) nachweisen können, daß die Kapselbildung durch Hämocyten erfolgt, die zur Phagocytose befähigt sind, wobei der Vorgang nichts mit Phagocytose gemein hat. SCHNEIDER (1950) hat bei seinen schon erwähnten Experimenten zwei Typen von Kapseln beobachten können. Dabei bildet sich bei der Abwehrreaktion von *Syrphus ribesii* gegen *Diplazon fissorius* bereits 24 Stunden nach der Eiablage des Parasiten um das Ei eine dicke Kapsel von gallertiger, heller, meist kernhaltiger Substanz, und die Embryonalentwicklung wird schon frühzeitig gehemmt und der Embryo abgetötet. *Epistrophe balteata* bildet um die Parasiteneier eine dünne, zähe, bräunliche und kernlose Kapsel, wobei die Embryonalentwicklung in der Regel nicht unterbunden wird, die Junglarve wird jedoch rein mechanisch gehindert, die Kapselhülle aufzureißen und zu schlüpfen. Während Kapseln des ersten Types spätestens im Verlauf der Metamorphose einschließlich des toten Parasiten durch Phagocytose wieder aufgelöst werden sollen (LARTSCHENKO, 1933), fand SCHNEIDER (1950) die Kapseln des zweiten Typs später im Abdomen der geschlüpften Syrphiden-Imagines, oft mit noch lebenden Kümmerlarven des Parasiten.

Die von BRONSKILL (1960) beschriebene Kapselbildung bei der Lärchenblattwespe (*Pristiphora erichsonii* HARTIG) gegen *Mesoleius tenthredinis* ist mit keiner der beiden von SCHNEIDER (1950) beobachteten Formen identisch. Die Kapseln von *Pristiphora erichsonii* entstehen aus einer Ansammlung von Blutzellen rund um das Parasitenei, wobei sich die Hämocyten spindelförmig abflachen und cytoplasmatische Zelleinschlüsse auftreten, die neutrale Mucopolysaccharide oder Mucoproteine enthalten können. Im weiteren Verlauf der Kapselbildung bildet sich eine innere kernlose syncytiale Schicht unter der noch

zelligen äußeren Kapselmasse. Die Untersuchungen BOESES (1935) über die Abwehrreaktionen von *Pteronus salicis* gegen *Apanteles glomeratus* zeigten ähnliche Ergebnisse.

Für die bei einigen Typen der Kapselbildung auftretenden Melaninbildungen ist nach SALT (1956) folgende Erklärung möglich: Da bei künstlicher Einführung von sterilen Glasstäbchen in den Wirtsorganismus wohl eine Hämocystenreaktion, aber keine Melaninbildung auftrat, schließt der Autor, daß vom Parasiten ein Substrat, vielleicht ein Enzym, abgeschieden wird, das mit den zerfallenden Blutzellen unter Melaninbildung reagiert. Somit könnte die Bildung von Melanin davon abhängen, ob und wie lange der Parasit im Wirt noch lebensfähig ist.

Nach WIGGLESWORTH (1959) müßte es sich bei diesem vom Parasiten ausgeschiedenen Substrat um Tyrosinase handeln, die das in den Phagocyten lokalisierte Tyrosin aktiviert und über eine Zwischenstufe (Dioxyphenylalanin) die Melaninbildung hervorruft.

Für die Hemmung der Entwicklung bzw. für den Tod des Parasiten dürfte wohl, unabhängig von der Art der Hämocystenreaktion, die durch die Kapselbildung hervorgerufene mangelnde Sauerstoffversorgung die eigentliche Ursache sein. Die Untersuchungen FISCHERS (1959) über den quantitativen Einfluß des Sauerstoffs auf den Multiparasitismus von *Anagastia kühniella* haben gezeigt, daß die Entwicklung des älteren Parasiten meist normal verläuft, während die des jüngeren behindert wird. Bei zusätzlichen Sauerstoffgaben überlebt der jüngere Parasit nicht nur, sondern greift mit Hilfe seiner gut entwickelten Mandibel den Konkurrenten an. Bei reduzierter Sauerstoffzufuhr wird die Entwicklung aller Stadien des Parasiten gehemmt. Viele entwickeln sich nur bis zum I. Larvenstadium und werden später von Hämocysten eingeschlossen.

Diese Feststellungen stehen im gewissen Sinne in Beziehung mit der Tatsache, daß die ersten Hämocystenreaktionen an der Micropyle des Parasiteneies beginnen, wo der Stoffaustausch zwischen dem Inhalt des Parasiteneies und der Wirtshämolymphe am stärksten ist.

In diesem Zusammenhang steht auch die Frage, ob der Parasit gegenüber den Abwehrreaktionen des Wirtes zu aktiven Gegenmaßnahmen befähigt ist. SCHNEIDER (1950) vermutet, daß die Hämocystenreaktion durch bestimmte Stoffe angeregt wird, die durch die Mikropyle des Eies in die Hämolymphe des Wirtes gelangen. Er konnte nachweisen, daß der Abwehrerfolg mit steigender Zahl der Parasiteneier je Wirt sinkt, wie auch die Menge der insgesamt abgeschiedenen Kapselsubstanz bedeutend abnimmt. Er schlußfolgert, daß die in seinen Experimenten häufig beobachtete unvollständige Kapselbildung bei zunehmender Eizahl nicht auf Hämocystenmangel zurückzuführen ist, sondern auf eine durch die hohe Eizahl bedingte größere Menge an Hemmstoffen. — Demnach müßten die von seiten des Parasiten(eies) in die Hämolymphe sezernierten Substanzen nicht nur eine die Kapselbildung auslösende, sondern auch zugleich hemmende Wirkung haben. (CUENOT, 1896; TIMBERLAKE, 1912; THOMPSON, 1930; BOESE, 1935).

Über die Abwehrreaktionen gegen Tachinen sind, wie auch schon PETERSEN (1962) erwähnt, bisher nur wenige Untersuchungen bekannt geworden. (HOWARD & FISKE, 1911; STRICKLAND, 1930). Der histologische Ablauf der Kapselbildung und die Ursachen für die unterschiedlichen Wirtsreaktionen lassen sich nicht mit den bei endoparasitischen Hymenopteren gefundenen Erkenntnissen vergleichen. Allerdings spricht auch kein bisheriger Befund dafür, daß zwischen den Reaktionen des Wirtes gegen Tachinen und Hymenopteren grundsätzliche Unterschiede bestehen, abgesehen von der Tatsache, daß die Tachinen ein höher entwickeltes Stadium des Endoparasitismus erreicht haben, indem nicht Eier, sondern Primärlarven in den Wirt gelangen, die sich während der ersten Periode ihrer Entwicklung im Darm, im Fettkörper, im Muskelgewebe usw. aufhalten, also während der kritischen Phase ihrer Entwicklung nicht mit den Hämozyten in Berührung kommen.

Die verschiedentlich auftretende Immunität von Schadinsekten gegen Infektionen durch pathogene Mikroorganismen oder Insektizide dürfte zweifellos auf die Phagocytose-Fähigkeit verschiedener Hämozytentypen zurückzuführen sein; welche Rolle die eventuell auf humorale Reaktionen zurückzuführenden Immunitätserscheinungen spielen, ist bisher nicht näher bekannt.

Dieser Überblick über die neueren und aussagekräftigsten Arbeiten über einzelne Fälle von Abwehrreaktionen des Wirtes gegen Endoparasiten gestattet es kaum, allgemeingültige Aussagen über die wichtigsten Teilfragen zu machen. Einigermmaßen gesichert sind in Übereinstimmung mit PETERSEN (1962) nur folgende Feststellungen:

1. Die Kapselbildung im Wirtsorganismus ist in vielen Fällen Hauptbestandteil einer aktiven Abwehrreaktion des Wirtes gegen lebende Parasiten. Sie führt jedoch nicht immer zwangsläufig zum Tode des Parasiten, sondern kann ihn oft nur rein mechanisch am Schlüpfen hindern. Andererseits treten Kapselbildungen zur Eliminierung toter Stoffe ebenfalls auf.
2. Ein Parasit ist nicht nur im fremden und ungewohnten, sondern auch in seinem normalen Wirt oft heftigen Abwehrreaktionen ausgesetzt. In welchem Maße er sich dagegen wehren kann, hängt von mehreren Faktoren ab, vor allem wohl von seiner Fähigkeit, diese Wirtsreaktionen aktiv zu hemmen oder ihnen zeitlich auszuweichen.
3. Die Kapselbildung verläuft in den Wirtsorganismen sehr verschieden, was den histologischen Aufbau der Kapselsubstanz und die Wirksamkeit der Kapsel betrifft. Es ist zur Zeit nicht möglich, zwischen eindeutig definierbaren Kapseltypen zu unterscheiden. Als Todesursache spielt neben dem rein mechanischen Einschluß des Parasiten vermutlich sein Abschluß von ausreichender Sauerstoffzufuhr eine große Rolle. Daneben ist die Blockierung des Verdauungskanal mit Melanin für geschlüpfte Parasitenlarven eine offenbar häufige Todesursache. Das Auftreten von Melanin und ähnlichen Substanzen scheint in allen Fällen Bestandteil der Kapselbildung zu sein.
4. Der Parasit ist oft in der Lage, die Abwehrreaktionen des Wirtes seinerseits zu hemmen. Besonders durch Parasitierung junger Stadien des Wirtes, in denen

die Abwehrreaktionen langsamer verlaufen, steigen die Erfolgsaussichten des Parasiten. Bei älteren Wirtslarven kann Gregärparasitismus (Erhöhung der Hemmstoffquanten durch die größere Anzahl von Parasiteneiern im Wirt) den Parasitierungserfolg begünstigen. Unvollständige Kapselbildung, vor allem bei Gregärparasitismus, sowie mechanische Befreiung des Parasiten aus der Kapsel führen zu komplizierten physiologischen Auseinandersetzungen, über deren Ergebnis entscheidet, ob sich die Parasitenlarve normal häuten und Speichel in die Wirtshämolymphe sezernieren kann (Parasitierungserfolg). Bleibt der Kopf des Parasiten völlig eingeschlossen, überlebt der Wirt. Überinfektion des Wirtes durch Super- oder Multiparasitismus kann die Erfolgchancen für einen der konkurrierenden Parasiten durch Schwächung der Konstitution des Wirtes erhöhen.

5. Praktische Erfahrungen und genetische Experimente beweisen die unterschiedliche Reaktionsfähigkeit verschiedener Populationen einer Wirtsart. Als verantwortliche Faktoren sind stammesspezifische Unterschiede in der Abwehrfähigkeit bestimmter Wirtspopulationen experimentell gesichert. (WALKER, 1959; HADORN & WALKER, 1960).

Langjährige Erfahrungen mit verschiedenen Populationen eines Großschädlings (*Pristiphora erichsonii*) in Kanada lassen ebenfalls die Deutung zu, daß die Ausbreitung der Abwehrreaktion gegen *Mesoleius tenthredinis* eine Folge der durch Selektion gesteigerten Resistenz bestimmter Wirtspopulationen darstellt.

Weniger eindeutig sind bisher Beweise für den Einfluß abiotischer Faktoren auf die Schwankungen in der Reaktionsfähigkeit des Wirtsorganismus.

Genetische Experimente beweisen jedoch auch die Existenz stammesspezifischer Unterschiede in der Hemmungsfähigkeit verschiedener Populationen einer Parasitenart.

2. Zur Kenntnis der Aufgaben und Zusammensetzung der Hämolymphe

Mit dem Blut der Insekten haben sich schon sehr frühzeitig bekannte Forscher beschäftigt; beispielsweise hatte MALFIGHI bereits 1669 am Herz der Seidenraupe Beobachtungen angestellt und SWAMMERDAM beschrieb 1737 in einer umfangreichen Arbeit die Blutkörperchen der Insekten. Ebenfalls sollen die Arbeiten von CARUS (1827), WAGNER (1832) und BOWERBANK (1833) nicht unerwähnt bleiben. Die ersten vergleichenden Untersuchungen zwischen dem Blut der Wirbeltiere und dem der Insekten stammen von NEWPORT (1845). 1846 berichtete WHARTON über Ähnlichkeiten zwischen dem Blut der Insekten und den Blutkörperchen der Crustaceen und Arachnoiden. Etwa in diese Zeit fallen auch die ersten Versuche und Schlußfolgerungen bezüglich einer Typisierung der Blutzellen der Insekten durch CUENOT (1886), KOLLMANN (1908), METALNIKOW (1908), HOLLANDE (1909, 1911), PAILLOT (1919, 1923, 1933) u. a. Mit den um die Jahrhundertwende bekanntgewordenen Entdeckungen ROBERT KOCHS und METSchnikoffs in der Pathologie hatte eine neue Epoche sowohl für die Medizin wie auch für die Biologie begonnen. In der Folge wid-

meten sich viele Forscher den Problemen der Phagocytose und der Frage der Immunität bei den Insekten. HOLLAND^{DE}, METALNIKOW, PAILLOT und ihre Schule stellten eine Fülle von Versuchen in dieser Richtung an.

Zum anderen beschäftigten sich namhafte Wissenschaftler, wie LAZARENKO, WIGGLESWORTH, RIES u. a., mit Untersuchungen über die Rolle der Hämocyten bei der Wundheilung und der Regeneration bei Insekten.

Neben anderen war es vornehmlich WIGGLESWORTH (1934), der die Frage untersuchte, inwieweit es berechtigt erscheint, die Vorstellungen über den Bau und die Funktion der Blutzellen, soweit sie an Wirbeltieren und speziell an Menschen gewonnen wurden, ohne weiteres auf Wirbellose zu übertragen. — Es bestehen ja z. T. auch heute noch Tendenzen, die in der natürlich weiterentwickelten Humanhämatologie geprägten Begriffe und Reaktionsmechanismen in diesbezügliche Untersuchungen an Wirbellosen bedingungslos zu übernehmen, wobei häufig unzulässige Verallgemeinerungen und Schlußfolgerungen entstehen.

Die Hämolymphe ist im Insektenorganismus das Medium, durch das alle chemischen Austauschprozesse zwischen den Organen stattfinden, die die Hormone transportiert, die Nahrung aus dem Darm weiterleitet und die Abfallprodukte des Stoffwechsels zu den exkretorischen Organen führt. Das Blut spielt auch eine Rolle bei der Atmung und ist besonders wichtig zur Übermittlung von Druckänderungen von einer Körperregion auf die andere, ebenso bei der Ventilation des Tracheensystems, beim Schlüpfen, bei der Häutung und bei der Ausbreitung der Flügel. Das Blut kann auch als Wasserreserve dienen, aus der Wasser in die Gewebe aufgenommen werden kann, so daß deren Austrocknung verhindert wird. Solange genügend Hämolymphe für die Zirkulation vorhanden ist, wird der Stoffwechsel auch durch größere Schwankungen des Wasserangebotes nicht wesentlich beeinflußt.

Das Blut besteht als ein strömendes Gewebe aus einer flüssigen Grundmasse, dem Blutplasma und den darin schwebenden, oft aber auch inneren Organen anhaftenden farblosen Blutzellen (Hämocyten). Der Anteil an der Körpermasse schwankt zwischen 5—43% (RICHARDSON, 1935), wobei bei weichhäutigen Larven der Anteil weit höher liegt als bei Imagines.

Das Blutplasma der Insekten ist eine klare, farblose oder mit grünen oder gelben Pigmenten leicht angefärbte Flüssigkeit und reagiert chemisch sehr unterschiedlich. Nach HABER (1926) ist die Reaktion von der Nahrung des Tieres abhängig und kann außerdem bei den Geschlechtern und dem jeweiligen Entwicklungsstadium wechseln. Der pH-Wert ist leicht sauer, wechselt aber bei vielen phytophagen Insekten während der Häutungsphasen ins Alkalische über. Ebenso ist die Farbe des Blutes bei den einzelnen Spezies verschieden; sie ändert sich vielfach auch während der Entwicklung des Tieres und kann in beiden Geschlechtern unterschiedlich sein. Die bei den phytophagen Insekten auftretenden grünen Pigmente sollen nach spektroskopischen Untersuchungen GEYERS (1934) wenig verändertes Chlorophyll darstellen.

Als anorganische Stoffe sind Chloride, Phosphate, Sulfate, Nitrate und Carbonate von Eisen, Kupfer, Natrium, Kalium, Kalzium und Magnesium nachgewiesen worden.

Als Verbindungen organischer Stoffe kommen Albumine, Nucleoproteine, Globuline, Fibrinogen, Gelatine, Spaltprodukte von Eiweißen, Fette, Zucker, Fermente, Tyrosinase, Protease, Amylase, Lipase, Sucrase, Harnsäurederivate, Hämoglobin, Exkrete und Hormone vor. (WIGGLESWORTH, 1959). Nach BEUTLER (1936) ist der Zuckergehalt in der Hämolymphe von großer biologischer Bedeutung. Schwankungen wirken sich auf die verschiedensten Lebensäußerungen aus (Flugtuchtigkeit). Des weiteren konnte die Autorin feststellen, daß der Honigmagen bei *Apis* als Speicher für gesogene Zuckersäfte fungiert (wie die Leber bei höheren Tieren) und den Blutspiegel reguliert.

Die Hämocyten (Hämatocyten, Lymphocyten, Leukocyten) als geformte Bestandteile der Hämolymphe sind, wie bereits erwähnt, z. T. sedentär; deshalb ist es schwierig, verbindliche Angaben über die tatsächliche Anzahl (z. B. pro mm^3 Blut) zu erhalten. TAUBER & YEAGER (1935) ermittelten bei *Gryllus assimilis* Werte von 15000 bis 275000 pro mm^3 Blut. Die höchsten Werte wurden jedoch nach Verletzungen, bei Parasitierungen und besonders nach den Häutungsphasen beobachtet.

Die Hämocyten entstehen nach WEBER (1949) im typischen Fall aus dem entodermalen Mittelstrang, können aber auch in postembryonaler Zeit von mesodermalen Bildungsherden (hämapoietische Organe) aus vermehrt werden. Je nach Bedarf können sich sowohl die unabhängigen Zellen im Blut als auch die Aggregationen von Zellen am Herz durch Mitosen vermehren. Wenn sich die Zellen an andere Gewebe anheften, werden sie gewöhnlich birnen- oder spindelförmig oder sie breiten sich sternförmig, eng an die Oberfläche angeschlossen, aus. Sie können so in einer unbestimmten Zahl von Erscheinungsformen auftreten. Wenn sie frei im Blutplasma schwimmen, werden sie rund oder oval und können dann unter Umständen nach morphologischen Merkmalen unterschieden werden.

Bezüglich einer verbindlichen Klassifizierung zeigt die Durchsicht der einschlägigen Literatur eine derartige Vielfalt unterschiedlicher und sich z. T. widersprechender Meinungen, die es sehr schwierig machen, eine einheitliche Nomenklatur zu vertreten. Während eine Anzahl von Autoren wie z. B. TAUBER & YEAGER (1938), ROOSEBOOM (1937), HRDÝ (1938) eine große Zahl von Hauptgruppen, Nebengruppen, Untergruppen usw. mit verschiedensten nomenklatorischen Bezeichnungen aufstellen, neigt doch die Mehrzahl (CAMERON, 1934; STEINHAUS, 1946; WIGGLESWORTH, 1959; MEYER, 1926; BOESE, 1935; ROEDER, 1953 u. a.) zu der wahrscheinlicheren Ansicht, daß die Zahl der Hämocytentypen verhältnismäßig gering ist. Wenn in der Hämolymphe mannigfach gestaltete Blutzellen auftreten, sind sie sehr wahrscheinlich als verschiedene Entwicklungsstadien einer oder einiger genetisch gleicher Zellen anzusehen. Im übrigen stehen diesbezügliche exakte genetische Untersuchungen noch aus, wie auch

spezielle histochemische Methoden, die zur einwandfreien funktionellen Klassifizierung bestimmter Hämocytentypen dienen können, noch fehlen. Versuche, aufgrund humanhämatologischer Praktiken und Erkenntnisse, eine Klassifizierung der Hämocyten bei Insekten vorzunehmen, bringen nur noch mehr Verwirrung in die Auffassungen über eine vorläufige Klassifizierung der Blutzellen bei den Insekten.

3. Bemerkungen zur Klassifizierung der Hämocyten

Für die Untersuchungen über die Abwehrreaktionen des Blutes von *Strongylogaster lineata* und *Strongylogaster xanthoceros* wurde deshalb bei der notwendigen Gruppierung der Hämocyten nur die zur Zeit modernste Arbeit bezüglich einer Klassifikation der Blutzellen, WIGGLESWORTH (1959), zugrunde gelegt. In der folgenden Übersicht sind die vorwiegend bei den Larven von *Strongylogaster lineata* und *Strongylogaster xanthoceros* beobachteten Hämocytengruppen aufgeführt.

1. Proleukocyten. Das sind verhältnismäßig kleine Blutzellen (2–4 μ) mit stark färbbarem Zytoplasma und einem Nukleus, der fast die ganze Zelle ausfüllt. Sie treten im I. Larvenstadium und während der Häutungsphasen besonders zahlreich auf und konnten oft in Mitose gefunden werden. Sie sind bei fast allen Insektengruppen festgestellt worden und werden allgemein als junge, indifferente, wachsende Formen angesehen, aus denen spezialisierte Typen hervorgehen können.

2. Makronucleocyten sind im Gegensatz zu den Proleukocyten ziemlich große Zellen mit einem Durchmesser von durchschnittlich 12 μ ; das Zytoplasma ist ebenfalls stark basophil; der Zellkern nimmt fast zwei Drittel der Zellen ein. Es können alle intermediären Stadien zwischen diesen Zellen und den Proleukocyten beobachtet werden. Sie wurden ebenfalls häufig im Teilungsstadium angetroffen.

3. Mikronucleocyten, deren Plasma nur schwach färbbar ist, sind an dem im Verhältnis zur Zellgröße kleineren Kern zu identifizieren und dadurch auch von den Makronucleocyten zu unterscheiden. Manchmal bilden sie pseudopodienartige Ausstülpungen, deshalb können sie auch zu dem von einigen Autoren aufgestellten

4. Amöbocyten-Typ gerechnet werden (TIMBERLAKE, 1912).

In den Blutbildern älterer Larven (IV. und V.) traten oft Zelltypen auf, deren Kerndurchmesser mit dem der Mikronucleocyten ziemlich übereinstimmt, deren Plasma aber weitaus voluminöser und noch schwächer färbbar ist. Sie würden entsprechend ihrer Form und morphologischen Merkmale den von HRDÝ (1958) beschriebenen

5. Plasmatoocyten entsprechen, sind aber ohne Zweifel den Mikronucleocyten synonym. Da sie bei parasitierten *Strongylogaster*larven weitaus häufiger auftraten, hängen die Veränderungen offenbar mit der zeitweiligen Übernahme von zusätzlichen Funktionen zusammen.

6. Sphaerulazellen, oft auch als Vakuocyten bezeichnet, sind Hämocyten, deren Zytoplasma mit großen runden Einschlüssen angefüllt ist, sie sind im Blut von Larven des V. Stadiums besonders auffällig. Bei Lepidopteren sind ähnliche, mit Granula und Vakuolen gefüllte Zellen zur Zeit der Metamorphose beobachtet worden, es wird vermutet, daß sie aus Phagocyten entstehen (HUFNAGEL, 1918).

7. Adipoleukocyten sind Zellen von oft riesiger Größe (15 bis 32 μ), die mit Fetttröpfchen angefüllt sind. Sie sind im Ruhelarvenstadium der beiden *Strongylogaster*-Arten besonders deutlich. Ähnliche Formen wurden bei vielen Lepidopteren, einigen Coleopteren und bei Tenthrediniden beobachtet. HOLLANDE (1909) hat sie auch im Blut von Cocciden und Aphiden festgestellt, wo neben den Fetttröpfchen auch Wachs auftrat.

8. Oenozytoide sind nach WIGGLESWORTH (1959) runde oder ovale Zellen von 8 μ bis 12 μ Durchmesser mit stark färbbarem Kern und einheitlichem acidophilem Zytoplasma. Sie finden sich bei Coleopteren POYARKOFF (1910), Hemipteren HOLLANDE (1911), Lepidopteren METALNIKOV (1908) und sollen nach WIGGLESWORTH (1959) bei Orthopteren und Hymenopteren fehlen.

Diese Vermutung bezüglich der Hymenopteren kann ich zumindest für *Strongylogaster xanthoceros* und *Strongylogaster lineata* nicht bestätigen. Oenozytoide sind wohl in den Blutaussstrichen sehr selten zu finden und treten anscheinend nur in älteren Larvenstadien auf, sind aber auf Grund ihres acidophilen einheitlichen Zytoplasmas sehr deutlich von anderen Zelltypen unterschieden.

9. Phagocyten im Sinne eines einzigen funktionsgebundenen Zelltyps habe ich im Blut von *Strongylogaster xanthoceros* und *Strongylogaster lineata* nicht beobachten können. Vielmehr ist die Fähigkeit zur Phagocytose außer den Oenozytoiden allen Hämocytentypen gegeben. Dabei sind die aktivsten Phagocyten die Mikronucleocyten und in geringerem Grade die Makronucleocyten.

Als eine der wichtigsten Funktionen der Hämocyten ist die Entfernung von größeren Partikelchen fester Materie aus der Körperhöhle anzusehen. Daher vermehren sie sich sehr stark zur Zeit der Häutung und der Metamorphose. Obwohl die Histolyse der Gewebe ohne das Eingreifen der Hämocyten vonstatten geht, spielen sie doch eine wesentliche Rolle bei der Entfernung der sterbenden Zellen und Gewebereste, sobald deren Degeneration eingesetzt hat. Die Verdauungsprodukte gelangen wahrscheinlich über das Blutplasma wieder in die Gewebe. So wurde beispielsweise bei *Ephestia* beobachtet, daß die Blutzellen Fette usw. in die sich entwickelnden Flügel transportieren, dort selbst abgebaut und von den Epidermiszellen absorbiert werden ZELLER (1938).

In der gleichen Weise sammeln sich die Hämocyten an Verletzungsstellen und bilden einen Pfropfen, der die Wunde abdichtet. Sie vermehren sich und entfernen die toten und abgestoßenen Zellen (RIES, 1932). — Sie nehmen kleine Partikelchen, wie Tusche, Karmin, Bakterien und besonders tote Bakterien, aber auch Formen wie Tuberkelbazillen, die für Insekten nicht pathogen sind, in sich auf (METALNIKOV, 1920). — Wenn solche Stoffe unverdaulich sind, verschmelzen die sie enthaltenen Zellen zu plasmodialen Aggregaten; diese werden

von anderen Zellen umgeben und abgekapselt und bilden kleine „Tuberkeln“ (CUENOT, 1895), in denen die inneren Teile zusammenbrechen, während sich frische Zellen an der Peripherie ansammeln (ERMIN, 1939). Sie können sich auch um größere Fremdkörper ansammeln und diese einkapseln.

IV. Die Untersuchungsergebnisse

A. 1. Zur Biologie von *Strongylogaster xanthoceros* (STEPHENS) und *Strongylogaster lineata* (CHRIST)

Die Morphologie der Imagines von *Strongylogaster xanthoceros* und *Strongylogaster lineata* wurde von ENSLIN (1912—18) und BENSON (1952) bekannt gemacht. Eine sehr ausführliche Beschreibung der morphologischen Merkmale der Imagines wie auch der Larvenstadien findet sich bei WELKE (1959), der auch die unvollständigen und z. T. fehlerhaften Angaben von HARTIG (1837), BRISCHKE & ZADDACH (1883), CARPENTIER (1886), KONOW (1901—05), ENSLIN (1912 bis 1918), FORSIUS (1919), RUDOW (1912) und LORENZ & KRAUS (1957) bezüglich der Larvenformen ergänzte und richtigstellte.

Unabhängig davon bieten die Ergebnisse der in den Jahren 1961—1964 durchgeführten Untersuchungen an *Strongylogaster xanthoceros* und *Strongylogaster lineata* die Gelegenheit, die Kenntnis über diese Blattwespenarten zu vervollständigen, wobei Wiederholungen, soweit sie den Zusammenhang nicht beeinträchtigen, vermieden werden sollen.

Beide *Strongylogaster*-Arten sind in ihrem Vorkommen eng an *Pteridium aquilinum* (Adlerfarn) als ausschließliche Futterpflanze der Larven, andererseits an ältere Kiefern gebunden, in deren Borke sich die Larven zur Überwinterung einbohren.

Bezüglich des gemeinsamen Auftretens von *Strongylogaster xanthoceros* und *Strongylogaster lineata* kann ich die Angaben WELKES (1959) bestätigen. Wie aus den Tabellen 4 und 6 ersichtlich ist, beträgt das Verhältnis etwa 4:1.

Allerdings gestalteten sich die Geschlechterverhältnisse bei *Strongylogaster lineata* in den Untersuchungsjahren 1961—1964 wesentlich anders. Während WELKE (1959) für die Jahre 1956/1957 bei 24 und 31 gezogenen *Strongylogaster-lineata*-Larven keine Männchen erzielte, konnte ich in den genannten vier Jahren ein Geschlechterverhältnis von durchschnittlich 1:1 ermitteln (Tab. 3 und 4). Sehr wahrscheinlich hat der Autor der Parthenogenese, die bei Blattwespen weitaus verbreiteter auftritt als angenommen, in nicht genügendem Maße Rechnung getragen. Bei *Strongylogaster xanthoceros* betrug das Geschlechterverhältnis gleichfalls 1:1.

Die geschlüpften Imagines verbleiben bis zur Erhärtung der Cuticula einige Stunden in dem Borkengang, durchnagen dann unter ständigem Drehen des Körpers die von den Larven geschaffenen Verschlusswände und gelangen somit ins Freie.

Der Zeitraum des Schlüpfens ist sehr unterschiedlich; eine Bevorzugung bestimmter Tageszeiten ließ sich nicht feststellen. Jedoch konnte ich ebenso wie WELKE (1959) eine gewisse Abhängigkeit von der Lage der Puppe (Nord- oder Südseite) im Kiefernstamm beobachten.

Die phänologischen Tabellen 1 und 2 geben die Zeiträume des Schlüpfens und des Auftretens der larvalen Entwicklungsstadien während der Untersuchungsjahre 1961—1964 an. Dabei zeigt sich, daß *Strongylogaster lineata* 1962 und 1964 diskontinuierlich bis Ende August auftrat, wobei auch in den genannten Untersuchungsjahren von Ende Juli bis Anfang August neu durchstoßender Adlerfarn beobachtet wurde. *Strongylogaster xanthoceros* zeigte eine ähnliche Tendenz; allerdings wurden die Larven dieser Art nur bis Mitte August ermittelt.

Wie in den Zuchten unter Laborbedingungen war auch in den Freilandzuchten bei den Männchen eine deutliche Proteandrie zu beobachten. Sie hielten sich unter Freilandbedingungen im Gegensatz zu den Weibchen nur selten auf den Farnpflanzen auf; vielmehr bevorzugten sie als Aufenthaltsorte verschiedene *Sorbus*- und *Betula*-Arten. In der Regel erfolgte an diesen Pflanzen auch die Kopulation, die ich im Gegensatz zu anderen Autoren in den ersten Morgenstunden sehr häufig beobachten konnte. Dabei gelang es mir nicht, eine Kopulation unter Laborbedingungen wahrzunehmen.

Die Weibchen beider *Strongylogaster*-Arten waren ohne weiteres in der Lage, sich parthenogenetisch fortzupflanzen, allerdings resultierten daraus in der nachfolgenden Generation nur Männchen! — Diese Erscheinung konnte ich bei meinen faunistischen Untersuchungen an Blattwespen des Kiefernwaldbiotops sehr häufig feststellen.

Die Eiablage erfolgte an den noch eingerollten Blättern des Adlerfarns. Die Weibchen liefen lebhaft auf den Farnrollen umher und schoben wiederholt versuchsweise das Abdomen zwischen die Blattrollen, bis eine geeignete Stelle gefunden war. Sie verharrten dann ruhig, aber an den rhythmischen Pumpbewegungen war ersichtlich, daß sie den Sägeapparat in Tätigkeit gesetzt hatten und einen Schlitz in die Blattrippe schnitten. Dieser Vorgang währte in der Regel nicht länger als eine Minute. Das Ei wurde dabei soweit in den Schlitz gesenkt, daß es bei der nachfolgenden Aufrollung des Farnblattes auf der Oberseite zwischen Blattspitze und Blattspreite haftete. Nach der erfolgten Eiablage zog das Weibchen das Abdomen aus der Blattrolle heraus, putzte sich und suchte weitere Stellen zur Ablage auf. Dieses Verhalten bei der Eiablage gilt sowohl für *Strongylogaster xanthoceros* als auch für *Strongylogaster lineata*. Die Dauer der Eientwicklung betrug bei einer durchschnittlichen Temperatur von 18—20 °C etwa 7—9 Tage, sie ist jedoch sehr temperaturabhängig. Das Schlüpfen der Eilarven ist an keine Tageszeit gebunden.

Zur Klärung der Vorgänge bei der Eiablage von *Strongylogaster xanthoceros* und *Strongylogaster lineata* wurden von jeder Art eine größere Zahl steriler Imagines (Männchen und Weibchen) verschiedenen Alters in Freilandzuchten gehalten. Es ergaben sich dabei, ergänzend zu WELKE (1959), folgende interessante Beobachtungen:

Frisch geschlüpfte Weibchen waren in der Lage, bereits nach drei bis vier Stunden erfolgreich parthenogenetisch Eier abzulegen; jedoch nie mehr als fünf bis sieben Stück. Dann erfolgte eine Pause von ein bis zwei Tagen, während der die Weibchen eine besondere Bereitwilligkeit zur Kopulation zeigten. War eine Befruchtung in dieser genannten Zeit nicht erfolgt, legten die Weibchen im Zeitraum von sechs bis acht Tagen insgesamt bis zu 35 Eier ab. Hatte aber eine erfolgreiche Befruchtung stattgefunden, benötigten die Weibchen eine Reifepause von mindestens 36 Stunden, während der sie nur selten umherflogen und sich versteckt am Boden aufhielten. Nach Ablauf der Reifeperiode folgte eine sehr aktive Phase, in der sich die Weibchen äußerst lebhaft zeigten und innerhalb von 12 bis 14 Tagen bis zu 80 Eier ablegten.

Zur Überprüfung des Geschlechterverhältnisses von kopulierten und nichtkopulierten Weibchen wurden die abgelegten Eier von jeweils drei Weibchen von *Strongylogaster lineata* und *Strongylogaster xanthoceros* (1963) voneinander getrennt, unter Freilandbedingungen zur Zucht angesetzt und die im nächstfolgenden Jahr (1964) geschlüpfte Imagines ausgewertet. Die unbefruchteten Eier ergaben für die nächstfolgende Generation ausnahmslos Männchen, während befruchtete Eier weit über das Doppelte an Weibchen hervorbrachten. Offenbar ist das durch Absammeln der Larven bzw. das Herausschneiden der Ruhelarven aus der Borke ermittelte Geschlechterverhältnis von fast 1:1 innerhalb der Population das Ergebnis der Parthenogenese.

Diese Erscheinung wird durch die sehr interessanten Vorgänge bei den jahresmäßigen Schwankungen der Geschlechterverhältnisse von *Strongylogaster lineata* noch deutlicher (Tab. 5 und 6).

Während 1961 auf ein Weibchen 2,3 Männchen kamen, somit also viele Weibchen befruchtet werden konnten, zeigte sich im folgenden Jahr (1962) ein deutlicher Überschuß an Weibchen. Auf Grund dessen war die Befruchtungsziffer geringer; es trat also in verstärktem Maße Parthenogenese auf, die wiederum 1963 ein gewisses Überangebot an Männchen zur Folge hatte.²

Die Larven beider *Strongylogaster*-Arten sind in den ersten vier Stadien morphologisch vollkommen gleich, wenn man von der ab dem zweiten Stadium erkennbaren unterschiedlichen Fleckenzeichnung der Kopfkapsel absieht. Die Larven sind zylindrisch, länglich, dorsal blattgrün mit dunkel durchscheinendem Rückengefäß. Unterhalb der Stigmenlinie ist die Färbung gelblich-grün. Von den 13 Segmenten tragen die Segmente 1 und 4–11 schwarzbraune längliche Stigmen. Die Ausbildung der einzelnen Segmente ist bei allen Stadien beider Arten konstant und für eine Unterscheidung nicht zu verwenden. Bis zum IV. Stadium einschließlich ist die gesamte Körperoberfläche dicht mit winzigen hyalinen Dörnchen besetzt. Im V. Stadium ist das Integument glänzend und leicht gerunzelt.

Ebenso wie WELKE (1959) habe ich trotz eingehender Untersuchungen an vielen hundert Larven keinerlei konstante morphologische Merkmale für die

² Diese populationsregulierende Erscheinung konnte ich bei sehr vielen Blattwespenarten beobachten, sie stellen also bei *Strongylogaster lineata* keinen Einzelfall dar.

Trennung der Larven des I.—IV. Stadiums beider *Strongylogaster*-Arten finden können. Lediglich die unterschiedliche Kopfzeichnung im V. Stadium läßt eine einwandfreie Unterscheidung zu. Der Kopf der Larve von *Strongylogaster lineata* hat im letzten Stadium neben den Scheitelfurchen je einen mehr oder weniger scharf umgrenzten schwarzbraunen Fleck. Dagegen treten bei der Larve von *Strongylogaster xanthoceros* die beiden Scheitelflecken nicht auf, sondern der gesamte Oberkopf ist bis zur Stirnplatte und seitlich bis unter die Augen schwarzbraun gefärbt.

Unmittelbar nach dem Schlüpfen wandern die etwa 3—4 mm großen Eilarven an den Blattrand und fressen im „Reitsitz“ bogenförmige Partien heraus. Während der Ruhepause sitzen die Larven auf der Unterseite des Blattfieders und sind auf Grund ihrer Körperstruktur und der blattgrünen Färbung sehr schwer zu erkennen. Mit zunehmendem Alter nimmt auch die Gefräßigkeit der Larven zu, so daß schließlich schon bei geringerem Befall der Farn bis auf die stärkeren Blattmittelrippen skelettiert wird.

Auf der Suche nach neuen Nahrungsquellen klammern sich die Larven mit den Afterfüßen und den letzten Abdominalfüßen am Blatt fest und vollführen pendelartige Bewegungen mit dem Vorderkörper, bis sie ein anderes Blatt erreicht haben.

Vor einer Häutung stehende Larven sind an dem stärker verdunkelten Kopf und an den Mandibeln zu erkennen, auf deren Mitte die bräunlich gefärbten Zähne der neuen Mandibel durchschimmern. Bei einer Häutung platzt zuerst die Scheitelnäht der Kopfkapsel und durch rhythmische Kontraktionen befreien sich die Larven von der Exuvie. Der gesamte Häutungsvorgang währt in der Regel nicht länger als 8—10 Minuten. Die frisch geschlüpften Larven sind bis auf die schwarzen Augenfelder und braunen Mandibelspitzen durchweg gelblich-weiß. Nach 24 Stunden haben sie ihre schon beschriebene Färbung, die sich bis zur nächsten Häutung noch kräftigt. Die Dauer der einzelnen Stadien betrug bei einer durchschnittlichen Temperatur von 18—20 °C jeweils 3—4 Tage. Ungefähr nach 20 Tagen, vom Schlüpfen an gerechnet, hörten die Larven auf zu fressen, verfärbten sich eigentümlich grau-blau und verließen die Farnpflanzen. Sie wanderten zu in der Nähe befindlichen Kiefern, krochen (bis zu 2,50 m) an diesen empor, wobei sie die Borke nach geeigneten Stellen zum Einbohren absuchten. Dabei gaben sie schon vorhandenen Gängen den Vorzug. Nach 10—20 Stunden hatten die Larven, unter ständigem Drehen des Körpers in der Borke nagend, einen 30—40 mm langen und 4—5 mm breiten Gang geschaffen, den sie nach erfolgter Drehung mit einem aus dem Bohrmehl und Sekret bestehenden Gemenge von der Außenwelt abschlossen. In 20—25 mm Entfernung vom Ende des Ganges wurden nochmals zwei dicht beieinander liegende Trennwände angelegt, die nach WELKE (1959) die eigentliche Überwinterungskammer abschließen. In dieser liegt dann die dunkelgrün verfärbte und bis auf die Hälfte ihrer ursprünglichen Länge (9—12 mm) kontrahierte Ruhelarve. Die Thorakalfußpaare sind eng an den Körper gelegt, während die Bauchfüße vollkommen eingezogen werden, so daß sie kaum noch zu erkennen

sind. Die gelblich-schwarzbraune Kopfkapsel färbt sich dunkelgrün, jedoch bleibt die charakteristische Fleckenzeichnung erhalten, was die Unterscheidung der Larven auch jetzt noch möglich macht.

Die Dauer des Ruhelarvenstadiums von *Strongylogaster xanthoceros* und *Strongylogaster lineata* wird von WELKE (1959) mit 1 bis 3 Jahren angegeben. Diese Feststellung deckt sich auch mit den Ergebnissen eigener Untersuchungen, jedoch möchte ich in diesem Zusammenhang auf einige Erscheinungen hinweisen, die ich bei den orientierenden Vorversuchen 1960, aber besonders in den Jahren 1962 und 1964, bei *Strongylogaster lineata* beobachten konnte.

Während in der Regel bis spätestens Ende Juni die Schlüpfperiode abgeschlossen ist (das gilt auch für die bereits eine Vegetationsperiode überliegenden Larven) schlüpften 1962 und 1964 von Anfang Juli bis Mitte August jeweils noch 13 und 17 der 1961 bzw. 1963 sowie 10 und 12 der 1960 bzw. 1962 eingebrachten Larven.

Diese Beobachtungen lassen die Schlußfolgerung zu, daß in besonders günstigen Jahren die Dauer des Ruhelarvenstadiums wesentlich abgekürzt werden kann. Bei *Strongylogaster xanthoceros* liegen die Verhältnisse ähnlich, nur lassen sich keine so deutlichen Schlüpfrrhythmen erkennen, wie bei *Strongylogaster lineata*.

Da in der Literatur keine exakten Angaben über die Zahl der Generationen zu finden sind, wurde anfänglich das ungewöhnlich späte Auftreten der beiden *Strongylogaster*-Arten — denn die Larven fraßen ja noch Mitte September — als 2. Generation gedeutet. Diese Annahme muß aber nach den geschilderten Vorgängen fallen gelassen werden, wie zudem auch die Untersuchungen mit markierten Ruhelarven ausweisen.

Die Puppe beider *Strongylogaster*-Arten ist anfänglich grasgrün und liegt ohne Kokon als Pupa libera in dem Borkengang. Bis auf die in kleinen Taschen steckenden Flügel und die noch nicht vollständig entwickelten äußeren Genitalien gleicht sie morphologisch der Imago. Das Schlüpfen der Imago erfolgte bei einer durchschnittlichen Temperatur von 18 bis 20 °C 10 Tage nach der Verpuppung.

2. Zur Kenntnis von *Mesoleius niger* (GRAVENHORST) als Parasit von *Strongylogaster xanthoceros* (STEPHENS) und *Strongylogaster lineata* (CHRIST)

Die Art ist zum ersten Mal als *Tryphon niger* GRAVENHORST in Ichneum. Europ., 2, 126; 1829 erwähnt. Entgegen den Angaben WELKES (1959), der für die Gattung *Mesoleius* HOLMGREN noch den Namen *Alexeter* FÖRSTER verwendete, ist nach H. TOWNES (1961, p. 215) die von FÖRSTER (1868) aufgestellte Gattung *Alexeter* synonym der Gattung *Mesoleius* HOLMGREN (1856).

Die Morphologie der Imagines von *Mesoleius niger* wurde bereits von MORLEY (1911, p. 168) eingehend beschrieben und soll deshalb hier nicht wiederholt werden. Ebenfalls ist eine ausführliche Darstellung der Morphologie des Eies, der Larvenstadien, der Puppe, sowie der Bionomie von *M. niger* von WELKE

(1959) erfolgt, so daß ich mich auf eine allgemeine Charakterisierung der Art beschränken kann.

Wie die meisten Schlupfwespen ist *Mesoleius niger* sehr schlank, mit typisch tief eingeschnürter Wespentaille. Die fast körperlangen, peitschenartigen Fühler sind bei beiden Geschlechtern fast gleich lang. Bei den stets um etwa ein Drittel größeren Weibchen entspringt vor der Spitze des Hinterleibes auf der Unterseite ein im Vergleich zu vielen anderen Schlupfwespenarten sehr kurzer Legebohrer.

Die Größe beider Geschlechter variiert stark und betrug in den durchgeführten Messungen durchschnittlich 12 mm (♀♀) und 8 mm (♂♂). Die Färbung ist dorsal dunkelbraun bis schwarz, die Hinterleibssegmente sind ventral graublau und mit einer für die Art charakteristischen lateralen Fleckenzeichnung versehen.

Die ovipar abgelegten glatten, weißlichen Eier sind etwa bohnenförmig und durchschnittlich 0,7 mm lang, bei einem mittleren Durchmesser von 0,25 mm.

Die Entwicklung der Larven erfolgt im Organismus des Wirtes, wobei drei morphologisch wenig unterschiedliche Stadien durchlaufen werden.

Die anfänglich 3–4 mm langen, gelblich-weißen Larven sind zylindrisch und deutlich segmentiert, wobei die Kopfregion auffällig von den übrigen 13 Segmenten abgesetzt ist. Ein im ersten Stadium noch verhältnismäßig langer schwanzartiger Fortsatz am letzten Körpersegment verkürzt sich bis zum dritten Stadium erheblich. Die Haut ist bei allen drei Larvenstadien glatt und ohne Borsten oder andere auffällige Strukturen. Stigmenöffnungen sind in den ersten beiden Stadien offensichtlich nicht ausgebildet, jedoch war im aufgetriebenen Präparat ein gut entwickeltes Tracheennetz sichtbar. Lediglich das III. Stadium, das am Ende seiner Entwicklung den Wirt verläßt, besitzt am 1. und 4.–11. Segment winzige Stigmenöffnungen, die dorsal in der Ansatzfalte des kräftig ausgebildeten, vom 2.–12. Segment reichenden, Seitenwulstes liegen. Die Larven haben in diesem letzten Entwicklungsstadium eine Länge von 13–15 mm. Der Kopf aller drei Larvenstadien trägt mehr oder weniger stark sklerotisierte Cuticulaleisten und Mundwerkzeuge, sowie vereinzelt Sinnesborsten.

Der Kokon von *Mesoleius niger*, anfänglich schmutzig-weiß, ist nach der einige Tage währenden Ausfärbung dunkel-schwarzbraun.

Die Puppe entspricht im Habitus dem Imago. Sie ist gelb-weißlich gefärbt, mit schwach rötlichen Augen. Die weibliche Puppe ist an den schlanken ersten und zweiten Valven deutlich von der männlichen Puppe zu unterscheiden. Die Imaginalfärbung beginnt zuerst am Thorax und breitet sich von hier über den Kopf und dann über das Abdomen aus.

Die Bionomie von *Mesoleius niger* ist zum ersten Mal von WELKE (1959) beschrieben worden. Obwohl der Autor ein gut abgerundetes Bild des Verhaltens von *M. niger* gegeben hat, war es jedoch zur Durchführung der hier darzulegenden Untersuchungen notwendig, dem ökologischen Verhalten von *Mesoleius niger*, wie auch dessen Wirten, größere Aufmerksamkeit zu widmen, da augenscheinlich verschiedene physiologische Gesetzmäßigkeiten besondere öko-

logische Verhaltensweisen bedingen und umgekehrt jede ökologische Spezialisierung ihren physiologischen Hintergrund hat.

Die unter diesem Aspekt durchgeführten Untersuchungen zeitigten Ergebnisse, die den Angaben WELKEs manchmal widersprechen.

Die Imagines von *Mesoleius niger* schlüpften in den Untersuchungsjahren 1960–1964 unter Freilandbedingungen in der Zeit vom 20. April bis 6. Juni, wobei bei den Männchen ein protandrisches Verhalten zu beobachten war. WELKE (1959) konnte 1956 und 1957 eine markante 2. Schlüpfperiode in der Zeit vom 27. bis 29. Juli feststellen, eine Erscheinung, die ich in allen vier Vegetationsperioden nicht ermitteln konnte, obwohl auf Grund der strengen Wirtsspezifität von *Mesoleius niger*, zumindest für die Jahre 1962 und 1964, als die Wirtsgenerationen bis in den frühen Herbst ausgedehnt waren, ein ähnliches Verhalten zu erwarten gewesen wäre (Tab. 7).

Die Kopulation konnte bereits wenige Stunden nach dem Schlüpfen der Weibchen erfolgen; sie währte unter Freilandbedingungen in der Regel etwa 30–60 Sekunden und fand fast immer in den frühen Morgenstunden auf den Farnpflanzen statt. Die Imagines unter Laborbedingungen zur Kopulation zu bewegen gelang nur, wenn frisch geschlüpfte Weibchen mit etwa 2–3 Tage alten Männchen zusammengebracht wurden. Ebenfalls gelang es nicht, frisch begattete Weibchen zum erfolgreichen Anstich zu bringen, während WELKE (1959) dabei keine Schwierigkeiten vermerken konnte; eigenartigerweise gelangten die von mir aus den Freilandzuchten eingebrachten frisch befruchteten Weibchen erst nach 24 Stunden zur Eiablage. Nicht befruchtete Weibchen dagegen waren bereits zwei Stunden nach dem Schlüpfen zur erfolgreichen Eiablage bzw. zum Anstich bereit, wobei sich bezüglich der weiteren Embryonalentwicklung im Wirtsorganismus keine Unterschiede zu befruchteten Eiern bemerken ließen.

Zur Eiablage spürten die legebereiten Weibchen die größtenteils auf der Unterseite des Farnblattes fressenden *Strongylogaster*-Larven auf, betasteten sie mit ihren aufgeregt vibrierenden langen Fühlern, verharrten wenige Augenblicke, wobei das Abdomen hastige, tupfende Bewegungen vollführte, sprangen dann blitzschnell auf die Wirtslarve, krümmten das Abdomen unter den Körper hindurch und stießen den Legebohrer durch die Haut der Larve. Darauf stemmten sie sich mit den Vorderbeinen hoch, zerrten den Ovipositor aus der sich heftig wehrenden Larve, liefen davon und putzten sich.

Dieser geschilderte Vorgang spielte sich in Sekundenschnelle ab. Die Wirtslarven reagierten auf den Einstich in der Regel durch heftig schlagende Bewegungen mit dem Abdomen, vielfach rollten sie sich zusammen und ließen sich vom Farnblatt zu Boden fallen, oder sie verhielten sich völlig ruhig.

Aus der Einstichstelle in der Haut der *Strongylogaster*-Larve quoll ein Tropfen Körperflüssigkeit, der verschiedentlich, wenn es das Verhalten der Wirtslarve gestattete, von den Parasitenweibchen aufgesaugt wurde.

Bei einem Anstich legte das Parasitenweibchen in der Regel nur ein Ei ab, jedoch kamen auch Ausnahmen vor, bei denen entweder zwei oder gar drei Eier in die Wirtslarve gelangten.

Das durch die Cuticula deutlich sichtbare Ei wurde häufig durch die Körperbewegungen der Wirtslarve von der Einstichstelle fortgeschwemmt.

Es konnten, auch unter Freilandbedingungen, Fälle beobachtet werden, bei denen ein Parasitenweibchen eine Wirtslarve mehrmals belegte, auch wurden bereits parasitierte Larven ohne weiteres von anderen oder von demselben Weibchen zur Eiablage angenommen. In diesen Fällen kam aber stets nur eine Parasitenlarve zur vollen Entwicklung bzw. die Parasiteneier unterlagen alle den Abwehrreaktionen des Wirtsorganismus, und die Wirtslarve konnte unbeschadet ihre Entwicklung vollenden. (Die spezifischen Zusammenhänge werden Gegenstand sich anschließender Kapitel sein).

Die Gesamtzahl der abgelegten Eier betrug bei drei getesteten unbefruchteten Weibchen 61, 56, 47 und entsprechend bei befruchteten Weibchen 88, 79, 77, wobei im Maximum von je einem Parasitenweibchen 17, 16, 12 und entsprechend 21, 19, 16 *Strongylogaster*-Larven innerhalb von 12 Stunden belegt wurden.

Die Lebensdauer der Weibchen von *Mesoleius niger* betrug unter Freilandbedingungen durchschnittlich 17–18 Tage, wogegen die Männchen nur 9–10 Tage lebten. Unter Laborbedingungen ergaben sich nur geringe Abweichungen von den genannten Zeiten. Allerdings waren Parasitenweibchen, die nicht zur Eiablage gelangten, höchstens 10 Tage unter Laborbedingungen lebensfähig.

Wie noch näher zu erläutern sein wird, bevorzugen Weibchen mit normalem Eiablage-Verhalten entsprechend ihres Alters ganz bestimmte Wirtsstadien. Eine Bevorzugung bestimmter Körperpartien der Wirtslarve seitens der Parasitenweibchen bei der Eiablage konnte ich nicht feststellen.

Im Falle einer erfolgreichen Parasitierung schlüpfte die Parasitenlarve nach 8–10 Tagen aus dem frei in der Leibeshöhle der Wirtslarve liegenden Ei. Vorausschicken möchte ich, daß dabei das Alter sowie die erfolgte oder nicht erfolgte Befruchtung der Parasitenweibchen eine nicht unbedeutende Rolle spielte.

Die Larven von *Mesoleius niger* überwinterten im I. Stadium in dem Diapausestadium der *Strongylogaster*-Larven, die äußerlich keine Anzeichen einer Parasitierung zeigten.

Etwa Mitte März des folgenden Jahres erfolgte dann die Häutung zum II. Stadium. Die Exuvie des I. Stadiums lag meist in der Nähe der frisch gehäuteten Larve und zeigte auf den ersten Körpersegmenten einen dorsalen Riß, durch den die Larve bei der Häutung geschlüpft war. Etwa 14 Tage später, am Ende des II. Stadiums der Parasitenlarve, wurde die Wirtslarve bewegungslos und verfärbte sich bräunlich.

Das III. Larvenstadium schlüpfte Mitte April aus der bis auf die Chitinhülle aufgezehrten Wirtslarve, indem es durch kräftige Bewegungen ventral die Intersegmentalhäute in der Thorakalregion der *Strongylogaster*-Larve sprengte und sich von der Wirtsexuvie befreite. Sofort danach begann die Parasiten-

larve ihren Kokon zu spinnen, worin dann Ende April die Häutung zur Puppe erfolgte.

Die Puppenruhe dauerte unter Freilandbedingungen 25–30 Tage. Die geschlüpfte Imago durchnagte mit ihren Mandibeln die von der Wirtslarve im Bohrgang angefertigten Trennwände und gelangte somit ins Freie.

Die Mehrzahl der *Mesoleius*-Larven verließ den Wirt nach einmaliger Überwinterung, jedoch konnte ich zahlreiche Fälle beobachten, in denen die Parasitenlarven der Diapause ihres Wirtes folgten und diesen erst nach zwei- bzw. dreijähriger Überwinterung verließen und sich verpuppten. Ein Überliegen von bereits verpuppten *Mesoleius*-Larven habe ich nicht festgestellt.

B. Der Verlauf der Abwehrreaktionen des Blutes von *Strongylogaster xanthoceros* (STEPHENS) und *Strongylogaster lineata* (CHRIST) gegen *Mesoleius niger* (GRAVENHORST)

1. Erfolgreiche Einkapselung des Parasiteneies

Für die Untersuchungen der im folgenden geschilderten Vorgänge einer erfolgreichen Abwehrreaktion wurden 24 gleichaltrige Wirtslarven des III. Stadiums von 12 ebenfalls gleichaltrigen kopulierten Parasitenweibchen zum gleichen Zeitpunkt parasitiert. Erstmals nach fünf und dann jeweils nach 12 Stunden wurde von zwei parasitierten Wirtslarven ein Blutbild angefertigt und die Larven anschließend sofort fixiert und histologisch bearbeitet. Um die durch die Parasitierung hervorgerufenen Veränderungen ermitteln zu können, wurden von 24 *Strongylogaster*-Larven beider Arten zu den entsprechenden Zeiten Blutaussstriche angefertigt.

Diese Versuchsanordnung bot somit die Möglichkeit, den Ablauf der Kapselbildung und die dadurch bedingten Veränderungen im Blutbild, wenn auch in 24 verschiedenen Wirtslarven, chronologisch und vergleichsweise verhältnismäßig exakt zu verfolgen (Fig. 1 bis 12).

Bereits wenige Stunden, nachdem das Parasitenei in die Körperhöhle der Wirtslarve gelangt war, traten in Form von einer zunächst lockeren Ansammlung von Blutzellen die ersten sichtbaren Hämocytenreaktionen um das Ei auf (Fig. 1). Die Zone des vorderen Eipols, die Mikropyle, war dabei ein besonderer Angriffspunkt der Hämocyten. Im weiteren Verlauf der Reaktion lagerten sich weitere Blutzellen dem Chorion auf; sie verloren dabei ihre rundliche Gestalt, schlossen sich eng an die Oberfläche an und breiteten sich allmählich sternförmig aus. Der Kern der einzelnen Zellen flachte sich ebenfalls ab und ging langsam zugrunde. Nach 24 Stunden war das Parasitenei von einer zusammenhängenden, bindegewebeartigen, einschichtigen Zellage eingeschlossen (Fig. 2). Nach 48 Stunden war der Zellmantel mehrschichtig geworden (Fig. 3–5). Während die Hämocyten in den äußeren Schichten ihre rundliche Gestalt noch nicht sehr verändert hatten, verschmolzen die im Schnitt spindelförmigen Blutzellen der primär gebildeten Zellagen allmählich unter Auflösung ihrer Kerne und der Zellmembranen zu einer inneren, kernlosen, syncytialen Schicht unter der noch zelligen äußeren Kapselmasse. Ein Teil der Zellgrenzen blieb jedoch noch als fibrilläre

Struktur in diesem Syncytium erhalten. Während die periphere Anlagerung von Hämocyten fortschritt, traten in den inneren Schichten die ersten Melaninbildungen auf (Fig. 6—8). (Wie noch später auszuführen sein wird, wäre es dem Parasiten bis zu diesem Zeitpunkt noch möglich, bei einer entsprechend weit genug fortgeschrittenen Embryonalentwicklung die Kapsel zu sprengen und danach als Primärlarve weiteren Hämocytenreaktionen des Wirtes aktiv zu begegnen.) Schon nach etwa 30 bis 40 Stunden verlor das eingeschlossene Ei an Volumen, das Chorion löste sich dabei von der inneren Kapselwand, und es waren die ersten Anzeichen von Degenerationserscheinungen zu beobachten. Die Dotterkörper des Deutoplasmas ballten sich zusammen und lösten sich von der Dotterhaut. (Auf Grund dessen gelang es nicht immer, diese Phase der Ei-entwicklung in den Schnittpräparaten darzustellen).

Nach 60 bis 72 Stunden war die Melaninbildung in den inneren syncytialen Schichten der Kapsel, besonders über der Mikropyle des Parasiteneies, soweit fortgeschritten, daß sie wahrscheinlich jeglichen die Hämocytenreaktion beeinflussenden Stoffen den Austritt aus dem Ei verwehrte (Fig. 9 bis 11). In diesem Fall war das Parasitenei nun endgültig zum Absterben verurteilt. In der Folge wurde die weitere Anlagerung von Hämocyten an die Kapsel immer mehr eingeschränkt, nur die Melanisierungsprozesse in den inneren Schichten der Kapselhülle dauerten noch an. Nach durchschnittlich 90 Stunden kamen auch diese Vorgänge zum Stillstand, nachdem sie bis in die äußeren Zellagen vorgedrungen waren. Die Einkapselung des eingedrungenen Parasiteneies war somit erfolgreich abgeschlossen (Fig. 12).

Die zwei bis drei Millimeter großen Kapseln verblieben in der Körperhöhle der parasitierten *Strongylogaster*-Larven und fanden sich später im Abdomen der geschlüpften Imagines wieder, sie wurden also nicht vor oder während der Metamorphosevorgänge durch Phagocytose aufgelöst, wie es beispielsweise von LARTSCHENKO (1933) bei Raupen von *Pieris brassicae* beobachtet werden konnte.

Wie eingangs bereits erwähnt wurde, sind die hier geschilderten Vorgänge der Kapselbildung das Ergebnis von Einzelbeobachtungen, die in diesem speziellen Fall an 24 verschiedenen *Strongylogaster*-Larven gemacht wurden. Es war deshalb naturgemäß eine gewisse Verallgemeinerung bei der Beschreibung des Verlaufes der Einkapselung nicht zu umgehen, besonders, was die zeitliche Aufeinanderfolge der Bildung der einzelnen Kapselschichten anbetrifft. Unter natürlichen Verhältnissen ist die Zeitdauer für eine erfolgreiche Einkapselung eines Parasiten sehr unterschiedlich und von vielen einander bedingenden Faktoren abhängig, wie noch in den nachfolgenden Kapiteln auszuführen sein wird.

Im Zusammenhang mit den Hämocytenreaktionen bei der Kapselbildung möchte ich schon jetzt auf eine Erscheinung hinweisen, die im Widerspruch zu den Beobachtungen einiger Autoren steht.

Obwohl ich die Vorgänge der Kapselbildung bei *Strongylogaster lineata* und *Strongylogaster xanthoceros* an sehr zahlreichem Material untersucht habe, gelang es mir nicht, eine Zellvermehrung in der Kapselhülle zu beobachten. Eine Zu-

nahme der Kapselmasse durch Mitosen der bereits der Kapsel angelagerten Hämocyten, wie sie beispielsweise LARTSCHENKO (1933) und BOESE (1935) bei den Kapselreaktionen der Raupen von *Pieris brassicae* gegen *Apanteles glomeratus* beschreiben, trat bei den genannten *Strongylogaster*-Arten nicht auf. In allen untersuchten Fällen erfolgte die Verstärkung der Kapselhülle durch fortwährende periphere Anlagerungen von Hämocyten.

Die eingangs erwähnten vergleichenden Untersuchungen der Blutaussstriche zeigten im Fall der erfolgreichen Abwehrreaktion qualitativ und auch quantitativ nur geringfügige Unterschiede, so daß sie für eine aussagekräftige Beweisführung einer durch die Parasitierung verursachten Veränderung des Blutvolumens oder einer Änderung der Zusammensetzung des Blutes nicht herangezogen werden konnten. Somit war es auch nicht möglich, Angaben über die an der Kapselreaktion beteiligten Hämocytentypen zu erhalten. Offensichtlich besitzt der Wirtsorganismus derartig hohe Abwehrkapazitäten, daß der Verlust der an der Abwehrreaktion beteiligten Blutzellen fast keine nachteiligen Schädigungen auf die weitere Entwicklung der parasitierten Wirtslarve hervorrief. (In diesem Zusammenhang sei vorweggenommen, daß ich bei aus dem Freiland eingefangenen *Strongylogaster*-Imagines wiederholt bis zu 15 (!) gekapselte Parasiteneier im Abdomen gefunden habe.)

2. Die Versuche zur Identifizierung der an der Kapselbildung beteiligten Hämocytentypen

Für die Beurteilung, welche Hämocytentypen hauptsächlich oder ausschließlich an der Kapselbildung beteiligt waren, wäre es vorteilhaft gewesen, die Zellen in den Kapselschichten identifizieren zu können. Leider konnte trotz zahlreicher Versuche mit verschiedenen Fixierungs- und Färbemethoden kein Verfahren gefunden werden, das es erlaubt hätte, die in den Blutaussstrichen determinierten Zelltypen in den Schnittpräparaten wiederzuerkennen. Die größte Schwierigkeit bestand darin, daß die Hämocyten unmittelbar nach der erfolgten Anlagerung an das Chorion des Parasiteneies bzw. an die schon gebildete Kapselhülle eine Änderung ihrer physiko-chemischen Konsistenz erfahren hatten und somit auch nicht für histochemische Nachweismethoden zugänglich waren.

Aus diesen Gründen mußten aus den Abweichungen, die die Blutbilder parasitierter Wirtslarven von denen nicht parasitierter ergaben, die notwendigen Schlußfolgerungen gezogen werden.

Aus den in der Literatur angeführten Beispielen über ähnliche Untersuchungen war zu vermuten, daß die Phagocyten eine vorrangige Rolle bei den Vorgängen der Kapselbildung spielen. Um diesen Zelltyp in den Blutaussstrichen kenntlich zu machen, wurden einer Anzahl *Strongylogaster*-Larven, vorwiegend des III. und IV. Larvenstadiums, verschieden dosierte Mengen von mehreren Farbstoffen injiziert. Dabei ergaben die Injektionen mit schwarzer Zeichentusche die wirkungsvollsten Ergebnisse. Wie nun die entsprechenden Untersuchungen zeigten, wurden die in die Hämolymphe gelangten Tuschepartikel primär von

den Mikronucleocyten und zum Teil auch von den Makronucleocyten aufgenommen. Erfolgte eine Verdopplung der injizierten Tuschemengen, so fanden sich neben den genannten Hämocytentypen auch Plasmotocyten und Amöbocyten, die in ihrem Plasma Tuscheteilchen aufwiesen.

Bei diesem, offensichtlich als Phagocytose zu wertenden Vorgang wurden in der Regel die Fremdkörper in den ersten Stunden nach der erfolgten Injektion frei im Blutplasma flottierend angetroffen. Nach etwa 10 Stunden fanden sich die ersten Tuschepartikel auf der Oberfläche der phagocytären Blutzellen. Im weiteren Verlauf wurden sie in das Innere der Zelle aufgenommen, und nach ca. 20 Stunden hatten sich im Zytoplasma der Blutzellen zahlreiche Vakuolen gebildet, in denen sich die unverdaulichen Tuschepartikel befanden. Die Hämocyten verloren dabei häufig ihre rundliche Gestalt und nahmen unter erheblicher Volumenvergrößerung sehr unterschiedliche Formen an (Fig. 35).

Die Hyperthrophie der phagocytierenden Hämocyten bezog sich fast ausschließlich auf das Zytoplasma, jedoch hatte es hin und wieder den Anschein, als ob auch die Zellkerne davon betroffen wurden (Fig. 36—37).

Bei einer Überdosierung durch die sechsfache Menge an Tusche fanden sich noch nach 60 Stunden Tuscheteilchen, die frei im Blutplasma schwammen. Diese offensichtliche Überinfektion hatte zur Folge, daß sich die pathologisch vergrößerten phagocytären Blutzellen nach ca. 10—12 Stunden zusammenballten und nach weiteren 20 Stunden unter Auflösung ihrer Zellkerne zu plasmodalen Aggregaten verschmolzen (Fig. 38). Diese Gebilde wurden in der Folge von anderen phagocytären Hämocyten eingehüllt und nach 50—60 Stunden unter Melaninbildung abgekapselt; sie werden als „melanotische Tumore“ bezeichnet (Fig. 39).

Hauptsächlich aus diesen Beobachtungen habe ich die Schlußfolgerung gezogen, daß es bei *Strongylogaster lineata* und *Strongylogaster xanthoceros* keinen herauszuhebbenden Zelltyp gibt, der allein spezielle Phagocytoseeigenschaften besitzt; vielmehr ist diese Eigenschaft allen basophilen Hämocyten gegeben. Danach müßten also prinzipiell die geformten Elemente des Blutes der beiden genannten *Strongylogaster*-Arten in eine phagocytische Gruppe und in eine nicht-phagocytische Gruppe eingeteilt werden. Letztere, die sich aus den acidophilen Hämocytentypen zusammensetzt, sind vorwiegend für den Transport und die Freigabe von ernährenden Substanzen verantwortlich; sie werden nach WIGGLESWORTH (1959) als Trephocyten oder als „Trephozytische Gruppe“ bezeichnet.

Die eingangs erwähnte Vermutung, daß die Kapselbildung durch die phagocytische Gruppe unter den Blutzellen erfolgt, hatte bei den vergleichenden Untersuchungen der Blutaussstriche parasitierter und nichtparasitierter *Strongylogaster*-Larven ihre Bestätigung gefunden. Obwohl diese Methode, gemessen an der enorm hohen Zahl von Blutzellen im Wirtsorganismus und gesehen an dem geringen Verbrauch für die Bildung einer Kapsel, als etwas grob und auch subjektiv anzusehen ist, ließen sich doch unter bestimmten Voraussetzungen genügend aussagekräftige Unterschiede feststellen.

Naturgemäß waren bei einer erfolgreichen Abwehrreaktion des Wirtes gegen seinen Parasiten im Vergleich die Unterschiede in den Blutbildern sehr gering und methodisch schwer faßbar; ob es sich nun um eine scheinbare Zunahme der Mitosetätigkeit der Proleukocyten handelte oder ein mehr oder weniger zahlreiches Auftreten bestimmter basophiler Hämocytentypen zu bemerken war, so brauchten diese Erscheinungen nicht unbedingt auf die laufenden Abwehrreaktionen zurückzuführen sein, sondern konnten beispielsweise mit den entwicklungszyklischen quantitativen Schwankungen der Hämocytenzahlen zusammenhängen.

Darum wurden in einer Versuchsreihe 12 *Strongylogaster*-Larven im III. Stadium sukzessive von 24 befruchteten und nicht befruchteten Parasitenweibchen verschiedenen Alters innerhalb von 12 Stunden nach dem Schema: Larve I = einmal; Larve II = zweimal; Larve III = dreimal . . . usw. bis Larve XII = zwölfmal belegt. Im 24 Stunden-Rhythmus wurden Blutpräparate angefertigt und diese dann mit denen aus der zur gleichen Zeit angesetzten Kontrollserie verglichen.

Auf Grund der durch die laufenden Blutentnahmen hervorgerufenen Verletzungen der Versuchstiere war es selbstverständlich nicht möglich, verbindliche Aussagen über die ohne Zweifel unterschiedliche Intensität der Kapselbildungen zu erhalten. Vielmehr war der ganze Versuch daraufhin abgezielt, anhand der entsprechenden Blutbilder allgemein nachzuweisen, ob und auch eventuell in welchem Umfang signifikante Veränderungen oder Schwankungen im Auftreten bestimmter Hämocytentypen eintraten.

Naturgemäß war von vornherein eine exakte zahlenmäßige Auswertung der Blutbilder durch nicht zu umgehende methodische Schwierigkeiten ausgeschlossen, in der Hauptsache aber auf Grund der durch die Parasitierung bedingten unterschiedlichen Beeinflussung der zyklischen Schwankungen der Hämocytenzahlen in den einzelnen Wirtslarven.

Trotz allem konnte jedoch festgestellt werden, daß bereits 24 Stunden nach der erfolgten Parasitierung mit steigender Parasitenzahl in den Wirtslarven der Anteil an Proleukocyten zunahm, was sehr wahrscheinlich auf eine erhöhte Aktivität der Blutbildungszentren zurückzuführen war, wie die Untersuchungen ähnlicher Erscheinungen unter anderer Fragestellung ergaben. 48 Stunden später wiesen die Blutaussstriche der am meisten belegten Wirtslarven Mikro- und Makronucleocyten auf, die sich in mitotischer Teilung befanden; diese Erscheinung konnte in normalen Blutbildern niemals beobachtet werden. Desgleichen fanden sich in diesen Blutaussstrichen eine Anzahl von hypertrophierten basophilen Zellen, die sich verschiedentlich schon zu konglomeratähnlichen Gebilden zusammengeschlossen hatten; es handelte sich dabei um Blutzellen des letztgenannten Zelltyps. Die Larven mit 8 und mehr Parasiten starben nach 70 Stunden ab, die entsprechenden Blutbilder ließen neben einer verhältnismäßig geringen Zahl von noch intakten Proleukocyten nur noch vereinzelte spezialisierte acidophile Hämocyten erkennen; in der Hauptsache fanden sich jedoch nur noch z. T. sehr umfangreiche Konglomeratbildungen. Diese Erscheinungen, die

letzten Endes das Absterben der Wirtslarven zur Folge hatten, waren zweifellos auf die in einem sehr kurzen Zeitraum erfolgte Überinfektion der *Strongylo-gaster*-Larven durch die Parasiten zurückzuführen.

Die weiteren Untersuchungen der Blutbilder der restlichen Versuchstiere zeigten in einem Zeitraum von 72 bis 144 Stunden eine stetige Zunahme der Pro-leukocyten; dagegen war besonders das Auftreten der Mikronucleocyten und z. T. auch das der Makronucleocyten, Amöbocyten und Plasmacyten, zum Unterschied zu den normalen Blutbildern, starken Schwankungen unterworfen. Oftmals fanden sich extrem vergrößerte und zahlreich vakuolisierte Formen dieser Blutzellen neben völlig normalen; zum Teil wurden sie auch in Mitose angetroffen. Der Anteil der Trepheocyten blieb in allen Fällen bis kurz vor der Phase der Konglomeratbildung der hypertrophierten basophilen Zellen verhält-nismäßig konstant.

Leider konnten die Vorgänge selbst bei den Versuchstieren L. I und L. II nur bis 167 Stunden nach der Parasitierung verfolgt werden; sehr wahrscheinlich haben die durch die häufigen Blutentnahmen hervorgerufenen Verletzungen die- sen zeitigen Tod der Versuchstiere herbeigeführt.

Zusammenfassend ergaben die geschilderten Beobachtungen folgendes Bild:

Die durch den Superparasitismus von *Mesoleius niger* im verstärkten Maße her- vorgerufenen Veränderungen in den Blutbildern von parasitierten *Strongylo- gaster*-Larven erlaubten die Schlußfolgerung, daß nur eine ganz bestimmte Gruppe von Blutzellen an der Einkapselung des Parasiten beteiligt war. Die im Vergleich mit normalen Blutbildern beobachteten morphologischen Verän- derungen der phagocytären Mikro- und Makronucleocyten, ihr zahlenmäßig unterschiedliches Auftreten und die ungewöhnliche Mitosetätigkeit bestätigten die Vermutung, daß vorwiegend diese Hämocytentypen für die Kapselbildung verantwortlich waren, obwohl dieser Vorgang nichts mit Phagocytose zu tun hat. Ebenfalls war der verhältnismäßig hohe Anteil an Proleukocyten und deren erhöhte Teilungsaktivität offensichtlich auf die stattfindenden Abwehrprozesse zurückzuführen.

3. Erfolgreiche Abwehrreaktion des Wirtes gegen seinen Parasiten

Wie auch in dem geschilderten Beispiel einer erfolgreichen Abwehrreaktion, wo nach ca. 90 Stunden die Einkapselung des in die Körperhöhle der Wirtslarve eingedrungenen Parasiteneies abgeschlossen war, benötigte im Fall einer erfolg- reichen Parasitierung die Ausbildung einer entsprechenden Kapselhülle in der Regel etwa die gleiche Zeit. Obwohl der Verlauf der Hämocytenreaktionen bei dem Aufbau der Kapsel im wesentlichen nach dem gleichen Schema verlief, zeigten sich doch einige Unterschiede, die für den Parasiten letzten Endes von entscheidender Bedeutung waren.

Die Blutzellen bildeten über der Mikropyle des Parasiteneies eine Zellschicht, die um ein Vielfaches stärker war, als in den übrigen Regionen der Kapselhülle, jedoch erfolgte kein Zusammenschluß der primär angelagerten Hämocyten zu einer einheitlichen syncytialen Schicht, und auch die darauffolgende Melani-

sierung der inneren Zellagen, die in den übrigen Zonen der Kapsel ungehindert und gleichmäßig stattfand, war wohl in den Schichten über dem vorderen Eipol weitaus umfangreicher, jedoch kam es nicht zur Ausbildung einer zusammenhängenden, festen und undurchlässigen Kapselschicht, die den Tod des Parasiten zur Folge gehabt hätte (Fig. 13—16).

Die Störungen in der Kapselbildung wurden auf die erhöhte sekretorische Tätigkeit der Serosa des Parasiteneies zurückgeführt, die, wie in dem ersten Beispiel, in jüngeren Parasiteneiern noch nicht gebildet bzw. nicht ausreichend funktionsfähig war.

Auf Grund dieser durchlässigen Zone in der Kapselwand muß es dem Parasiten möglich gewesen sein, den Stoffaustausch mit dem Wirtsmedium weiter aufrechtzuerhalten und sich somit mit dem für die Atmung notwendigen Sauerstoff zu versorgen.

Wie die Vergleiche mit den entsprechenden Blutaussstrichen nicht-parasitierter *Strongylogaster*-Larven ergaben, traten bei den parasitierten Wirtslarven zu diesem Zeitpunkt zahlreiche zum Teil stark vakuolisierte Mikronucleocyten auf, die im weiteren Verlauf der Abwehrreaktion durch andere phagozytische Blutzellen eingekapselt wurden und als melanotische Tumore in der Körperhöhle der parasitierten Wirtslarven verblieben. Diese Erscheinung war zweifellos auf die Phagocytose der durch die poröse Kapselwand über der Mikropyle des Parasiteneies in die Hämolymphe gelangten Wirkstoffe der Serosa zurückzuführen.

In den Schnittpräparaten konnte in dieser Phase des Parasitierungsverlaufes eine Vergrößerung der Blutbildungszentren, besonders jener im 2. und 3. Thorakalsegment, festgestellt werden. Damit erklärte sich auch der im Vergleich höhere Anteil an indifferenten Proleukocyten in den Blutaussstrichen, die zudem vielfach in Mitose angetroffen wurden.

Da die periphere Anlagerung von phagozytischen Hämocyten an die Kapsel besonders über dem vorderen Eipol, weiter anhielt, kam es letzten Endes dazu, daß die von der Serosa erzeugten Hemmstoffe in den äußeren Schichten der Kapsel an Wirkung verloren. Dadurch trat eine Inversion im Kapselaufbau ein, in dem die peripheren jüngsten Schichten der Kapsel durch die nicht mehr beeinflussbare Autolyse der Hämocyten weiter umgewandelt waren, als die inneren Schichten. Das konnte unter Umständen bedeuten, daß der Parasit doch noch den Abwehrreaktionen des Wirtes unterlag (Fig. 14—15).

In diesem Beispiel war jedoch die Embryonalentwicklung des Parasiten weit genug vorgeschritten, und die Kapselhülle, die zudem durch das anfängliche Wachstum des Embryos mechanische Schädigungen erlitten hatte, konnte durch die noch innerhalb der Kapsel geschlüpfte Primärlarve gesprengt und verlassen werden (Fig. 17—22).

Vom Zeitpunkt der Parasitierung an gerechnet waren inzwischen etwa 7 Tage vergangen. Die parasitierte Wirtslarve, die zu diesem Zeitpunkt bereits ihr letztes Larvenstadium erreicht hatte, reagierte auf die aus der Kapsel ausgebrochene Primärlarve des Parasiten mit noch heftigeren Abwehrreaktionen. Die schon vorher durch die in die Hämolymphe gelangten Wirkstoffe der Serosa

verursachte Phagocytosetätigkeit der Mikronucleocyten wurde noch intensiviert, und es konnten in zunehmendem Maße auch bei den Makronucleocyten und zum Teil auch bei den Plasmacyten auf Phagocytose zurückzuführende Veränderungen beobachtet werden.

Gleichfalls wurde in dieser Phase die Bildung von Proleukocyten in den Blutbildungszentren noch gesteigert. Wie die entsprechenden Schnittpräparate ausweisen, waren neben den bereits oben genannten thorakalen, jetzt auch die in den Abdominalsegmenten befindlichen Blutbildungsorgane beteiligt.

Trotzdem konnte in keinem einzigen Fall eine Hämocytenreaktion an der Parasitenlarve beobachtet werden! Es kam weder zu einer Einhüllung des Parasiten durch die Blutzellen, noch zu einer Verstopfung der Mundöffnung oder ähnlichen Reaktionen. Offensichtlich mußte der Parasit, wahrscheinlich durch die Ausscheidung spezifischer Speichelsekrete, die Fähigkeit besitzen, die Autolyse der phagocytären Hämocyten zu verhindern und damit die Bildung einer für ihn schädlichen Kapsel zu unterbinden.

Diese Vermutung wurde gestützt durch die Beobachtung, daß der Anteil der durch die Phagocytose der von der Parasitenlarve abgesonderten Wirkstoffe unförmig vergrößerten Mikro- und Makronucleocyten in den entsprechenden Blutaussstrichen rapide anstieg und immer häufiger Plasmacyten, Amöbocyten und auch Adipoleukocyten an der Eliminierung der Fremdstoffe beteiligt waren. Es kam dann in der Folge dazu, daß die in ihrer Funktion sichtlich überbeanspruchten Blutzellen unter Auflösung ihrer Zellkerne degenerierten und sich zu plasmoidalen Aggregaten zusammenschlossen, die anfänglich noch von anderen phagocytischen Hämocyten eingekapselt werden konnten, ähnlich wie in Fig. 39. Diese Fähigkeit ging im weiteren Verlauf der Parasitierung verloren, denn es traten in den Blutaussstrichen immer mehr derartiger Gebilde auf, die keine Melaninbildungen aufwiesen. Zu diesem Zeitpunkt waren auch die ersten Degenerationerscheinungen an den acidophilen Oenocytoiden zu beobachten.

Auf diese Weise verringerte sich der Anteil der spezialisierten Blutelemente immer mehr, so daß schließlich etwa 12 Tage nach dem Ausbrechen der Primärlarve des Parasiten aus der Kapsel in den Blutbildern der entsprechenden Wirtslarven neben den genannten Zellaggregaten und vereinzelt hypertrophierten phagocytischen Blutzellen fast nur noch Proleukocyten auftraten, die gleichfalls verschiedentlich Formveränderungen aufwiesen (Fig. 47—48).

Mit zunehmendem Alter der Parasitenlarve war bei den Proleukocyten etwas ganz Eigentümliches zu beobachten, für das auch in der einschlägigen Literatur keine ausreichende Erklärung zu finden war. Neben den üblichen Mitosen traten in zunehmendem Maße anomale Zellvermehrungen auf, die entfernt an Zerfallsteilungen erinnerten. Dabei entstanden aus einer Proleukocyte, wahrscheinlich durch fortgesetzte rasche Teilung des Zellkerns, oftmals bis zu zehn einkernige Tochterzellen, die, wie in den Figuren 43—45 zu sehen ist, strahlenförmig um die Peripherie der Bildungszelle angeordnet sind. Es entsteht der Eindruck, als wenn die zerfallenen Kernelemente an die Peripherie der Zelle wandern, dort von Plasma umgeben werden und sich dann abschnüren, um selbständige Zellen

zu bilden. Dieser Vorgang ging parallel mit einer in den Schnittpräparaten beobachteten einsetzenden Rückbildung der hämopoietischen Organe.

Diese, auf solche Weise gebildeten Zellen unterschieden sich deutlich durch ihre spindelförmige Gestalt von den normalen, bisher aus den Blutbildungszentren hervorgegangenen rundlichen Proleukocyten. In der Folge konnten immer häufiger Teilungsstadien dieser Zellen beobachtet werden; dabei wurde die Zellteilung meist durch eine einfache Kerndurchschnürung eingeleitet, wobei vorhergehende innere Veränderungen im Ruhekern nicht zu erkennen waren. Der abgeteilte Teilungskern lokalisierte sich an einem Pol der spindelförmigen Zelle, diese „verlängerte“ sich um das Doppelte, und es erfolgte anschließend eine Zelldurchschnürung. Diese Vorgänge forcierten sich im weiteren Verlauf der Entwicklung der Parasitenlarve in immer stärkerem Maße. Nach etwa 14 bis 16 Tagen zeigten die entsprechenden Blutaussstriche neben noch vereinzelt auftretenden Proleukocyten, die in dieser Phase ebenfalls einen Formwandel erfahren hatten, eine riesige Zahl von kleinen spindelförmigen oder stäbchenartigen Zellen, die auf Grund ihrer häufigen Teilungen, ohne Zwischenschaltung einer Wachstumsperiode, sehr an Größe verloren hatten (Fig. 46—48).

Ob es sich bei diesem Teilungsmodus, der offensichtlich aus den Proleukocyten hervorgegangenen spindelförmigen Zellen um wirklich echte amitotische Zellvermehrungen handelte, konnte auf Grund der häufig granulären Struktur des Zellplasmas und der Kleinheit der Zellen mit den zur Verfügung stehenden lichtoptischen Verfahren nicht exakt bewiesen werden und muß nötigenfalls weiteren Untersuchungen vorbehalten bleiben.

Diese beschriebenen Veränderungen im Blut der parasitierten Wirtslarven deuteten darauf hin, daß die Bildung von spezialisierten Hämocyten, die den Einflüssen des Parasiten aktiv begegnen könnten, in dieser Phase des Parasitierungsverlaufes nicht mehr möglich war, fernerhin, daß das normale Stoffwechselgeschehen im Wirtsorganismus ernsthaft geschädigt sein mußte. Von aktiven Abwehrreaktionen des Wirtes gegen seinen Parasiten konnte nun endgültig nicht mehr die Rede sein.

So war also mit dem Beginn der Phase der anomalen „Zerfallsteilung“ der Proleukocyten ein für den Wirt und damit auch für den Parasiten kritisches Stadium des Parasitierungsablaufes eingetreten, zumal die Reduzierung der ehemals durch die Parasitierung hervorgerufenen extremen Vergrößerung der Blutbildungszentren immer rascher vonstatten ging. Die parasitierte *Strongylo-gaster*-Larve war somit, mangels genügender Abwehreinrichtungen, den Einflüssen der Parasitenlarve wehrlos ausgesetzt; demnach konnten die zunehmenden Störungen des Stoffwechselablaufes letzten Endes zu Schädigungen führen, die den vorzeitigen Tod der Wirtslarve herbeiführten und dem Parasiten die Möglichkeit genommen hätten, seine Entwicklung im Wirt weiter zu treiben.

Da aber bekanntlicherweise die Schmarotzerlarve in ihrem I. Larvenstadium der Diapauseentwicklung ihres Wirtes folgt, müssen offensichtlich, hervorgerufen durch die ökologischen Bedingungen, während des Zeitraumes der geschilderten

Abwehrvorgänge, physiologisch bedingte Veränderungen eintreten, die der genannten Entwicklung entgegenwirken.

Seit der Parasitierung der *Strongylogaster*-Larve im II. Stadium durch *Mesoleius niger* waren 32 Tage vergangen. In dieser Zeit hatte die Wirtslarve ohne äußerlich merkbare Beeinflussung ihres Verhaltens durch den Parasiten ihre entsprechenden Häutungsphasen durchlaufen, ihre Fraß- und Wachstumsperiode abgeschlossen und war nach ca. 16 Tagen von der Futterpflanze abgewandert; währenddessen der Parasit im Primärlarvenstadium schon einige Tage in ihrem Inneren schmarotzte. Anschließend hatte sich die Wirtslarve nach der schon beschriebenen Art und Weise in die Kiefernborke eingebohrst, sich nach ungefähr drei Tagen zur Ruhelarve umgebildet und ihre Diapauseentwicklung begonnen. Etwa in diesem Zeitraum setzten die abnormalen Zellvermehrungen ein. Die gut entwickelte Schmarotzerlarve befand sich zu dieser Zeit im Fettgewebe der parasitierten Ruhelarve.

4. Die normalen Veränderungen im Blutbild der Wirtslarve während der Diapauseentwicklung

Sehr wahrscheinlich hervorgerufen durch die Unterbrechung der neurosekretorischen Tätigkeit der Gehirnzellen³ setzten die die Diapauseentwicklung charakterisierenden, physiologischen Veränderungen im Stoffwechsel der Wirtslarve ein, als deren eine Folge die schon erwähnte Reduzierung der hämopoietischen Organe genannt wurde. Offensichtlich verursachten diese Vorgänge auch die Stagnation in der Entwicklung der Parasitenlarve; denn die Häutung zum II. Stadium erfolgte erst im nächsten und, wenn es sich um überliegende Wirtslarven handelte, im übernächsten bzw. drittnächsten Frühjahr, also dann, wenn die Wirtslarven nach entsprechend langer Auskühlung vom Eonymphen- in das Pronymphenstadium überwechseln, d. h. nach Wiederaufnahme der Sekretionstätigkeit des Gehirns.

Indem somit die weitere Entwicklung der Parasitenlarve zum Stillstand kam, wurde demzufolge auch die Absonderung von Wirkstoffen in die Hämolymphe immer mehr eingeschränkt und kam wahrscheinlich zum völligen Erliegen. Wie bereits erwähnt, bewirkten die mit der Diapauseentwicklung einsetzenden physiologischen Veränderungen im Stoffwechselgeschehen unter anderem auch die fortschreitende Reduzierung der Blutbildungszentren. Dadurch konnte keine Neubildung von indifferenten Proleukocyten erfolgen, und eine Herausbildung von spezialisierten phagocytären Hämocytentypen war somit ausgeschlossen, ebenso stattfindende Hämocytenreaktionen während der Diapauseentwicklung der Wirtslarve, die die Parasitenlarve behindert hätten.

Anhand der im 14tägigen Rhythmus angefertigten Blutausschnitte des diapausierenden Eonymphenstadiums (Ruhelarve) von erfolgreich parasitierten *Strongylogaster*-Larven war es möglich, die während der Diapauseentwicklung auftretenden Veränderungen im Blut zu verfolgen. Zum Vergleich des nor-

³ Nach NOVÁK (1959) wird die Diapauseentwicklung durch die Unterbrechung der neurosekretorischen Tätigkeit der Gehirnzellen eingeleitet.

malen Verlaufes dieser Vorgänge dienten wieder die Blutbilder einer entsprechenden Anzahl von nichtparasitierten *Strongylogaster*-Larven im gleichen Entwicklungsstadium.

In den ersten 12 Wochen zeigten die entsprechenden Blutbilder von nicht-parasitierten Ruhelarven immer häufiger zahlreiche stark vergrößerte Mikro- und Makronucleocyten, deren Zytoplasma mit vielen Vakuolen durchsetzt war. Offensichtlich war diese Erscheinung auf die Phagocytose der in das Blutgewebe suspendierten histolysierten Gewebeteilchen zurückzuführen. Weiterhin traten in zunehmendem Maße mit Fetttropfchen beladene Sphaerulazellen, Adipoleukocyten und granuläre Oenocytoide auf, die im polarisierten Licht sehr gut zu erkennen waren. In der Folge schlossen sich die phagocytischen Hämocyten zu mehr oder weniger großen Konglomeraten zusammen, die dann unter Auflösung der Zellkerne zu plasmoidalen Aggregaten umgewandelt wurden, wobei aber keine Melaninbildungen auftraten. Diese Gebilde lösten sich im weiteren Verlauf der Diapauseentwicklung allmählich auf und waren somit in den Blutausrichen immer seltener zu finden. Da zu diesem Zeitpunkt immer häufiger zahlreiche, in das Blutplasma eingelagerte Fettvakuolen zu beobachten waren, ist anzunehmen, daß die plasmoidalen Aggregatbildungen unter vorhergehender Histolyse zu Fettzellen umgebildet werden und in den Fettkörper der Ruhelarve eingelagert wurden. Parallel zu diesen Vorgängen waren vorwiegend bei den nicht an der Phagocytose beteiligten acidophilen Oenocytoiden, den Adipoleukocyten und bei den Sphaerulazellen deutliche Degenerationerscheinungen des zum Teil stark vakuolisierten Zytoplasmas zu beobachten, was in der Folge dazu führte, daß neben den verschiedenen Phasen der plasmoidalen Aggregatbildungen viele freie Zellkerne in den entsprechenden Blutausrichen zu finden waren. Die histologischen Schnittpräparate aus dieser Phase der Diapauseentwicklung lassen erkennen, daß diese freien Zellkerne in das Fettkörpergewebe der Ruhelarve einwandern und dort abgebaut werden; sie wurden also nicht von anderen Zellen phagocytiert. Dieser sukzessive Abbau der festen Bestandteile des Blutgewebes durch wechselseitige Phagocytose und anschließender Histolyse führte letzten Endes dazu, daß nach ca. 10 bis 12 Wochen, vom Beginn der Diapauseentwicklung an gerechnet, das Blutvolumen sehr stark reduziert war und fast keine freien Hämocyten mehr vorkamen (Fig. 52).

Der Anteil der Körperflüssigkeit wurde im Laufe der weiteren Entwicklung immer geringer, so daß 15 bis 16 Wochen nach der Bildung des diapausierenden Eonymphenstadiums keine Blutausriche mehr möglich waren.

Über den Verlauf der Metamorphose, speziell über die Histogenese der imaginalen Blutbildungszentren, konnten keine näheren Untersuchungen angestellt werden; sie sind auch im Rahmen der in dieser Arbeit behandelten Problematik von untergeordneter Bedeutung.

5. Die durch die Parasitenlarve hervorgerufenen Veränderungen im Blut der Wirtslarve während der beginnenden Diapauseentwicklung

Ich habe die Beschreibung der erfolglosen Abwehrreaktion des Wirtes an der Stelle unterbrochen, als, offenbar hervorgerufen durch die in die Wirtshämo-

lymphe sezernierten Wirkstoffe der Parasitenlarve, die abnormalen Teilungen der Proleukocyten einsetzten und in der Folge ein für den Wirt wie auch für den Parasiten kritisches Stadium bezüglich ihrer weiteren Entwicklung begann.

Durch die eintretende Stagnation in der Entwicklung der Parasitenlarve und das ohne Zweifel dadurch bedingte Aussetzen der Wirkstoffsezernierung wurden offensichtlich weitere Schädigungen der Wirtslarve rechtzeitig verhindert. Wie bereits erwähnt, wurden diese Vorgänge höchstwahrscheinlich durch die Unterbrechung der neurosekretorischen Tätigkeit der Gehirnzellen von der parasitierten Wirtslarve selbst eingeleitet. Damit war eine Wendung eingetreten, die, wie sich zeigte, zugunsten des Parasiten wirkte.

Wie die vergleichenden Untersuchungen der entsprechenden Blutbilder ergaben, führten die auf Grund der beginnenden Diapauseentwicklung einsetzenden Veränderungen in der Hämolymphe der parasitierten Wirtslarven ebenfalls zur Auflösung der Blutzellen. Nur mit dem Unterschied, daß keine Phagocytose mehr stattfand und die Erscheinungen der Konglomeratbildungen sowie der plasmoidalen Aggregate ausblieben. Die aus den abnormalen Teilungen hervorgegangenen stäbchenförmigen Blutzellen verwandelten sich allmählich in stark verlängerte, granuläre, fadenförmige Gebilde, die sich in der Folge nach und nach auflösten (Fig. 49—51).

Inwieweit eine Akkumulation in das Blut suspendierter histolysierter Gewebereste durch diese pathologisch veränderten Blutzellen stattfand, war nicht festzustellen. Allerdings konnten in stärkerem Maße in das Blutplasma eingelagerte Fettvakuolen nachgewiesen werden, die wohl zweifellos ebenfalls in den Fettkörper eingebaut wurden. Wie die histologischen Schnittpräparate zeigen, traten zu diesem Zeitpunkt im Fettkörpergewebe der Ruhelarven verschieden geformte, granuläre Gebilde auf, die sehr wahrscheinlich als eingewanderte Zellkerne der autolysierten, abnormalen Blutzellen zu deuten sind.

Auf Grund dieser Vorgänge war in den entsprechenden Blutaustriechen nach ca. 14 Wochen eine starke Verminderung des Blutvolumens und ein fast völliges Fehlen von Blutzellen festzustellen (Fig. 52).

Im weiteren Verlauf der Diapauseentwicklung der Eonymphe waren an der im Fettkörper des Wirtes liegenden Parasitenlarve keinerlei Veränderungen zu beobachten; dasselbe trifft auch für den Wirt selbst zu. Erst im darauffolgenden Frühjahr, als die notwendige Auskühlung das erforderliche Maß erreicht hatte, setzte die Parasitenlarve ihre Entwicklung fort, häutete sich zum II. Stadium und verließ nach etwa 4 Wochen nach nochmaliger Häutung als III. Stadium die bis auf die Cuticula aufgezehrte Wirtslarve.

Leider waren im Rahmen dieser Arbeit spezielle Untersuchungen über die Faktoren, welche die Diapauseentwicklung der erfolgreich parasitierten *Strongylogaster*-Larven beenden, nicht vorgesehen. Auf Grund der Tatsache, daß mit einsetzender Diapauseentwicklung des Wirtes die Parasitenentwicklung gestoppt wird, wäre eventuell zu schlußfolgern, daß die Wiederaufnahme der Fraßtätigkeit der Parasitenlarve nach erfolgter Überwinterung ebenfalls durch

die neuerliche Sekretionsaktivität der Gehirnzellen der Wirtslarve ausgelöst wird.

6. Die Einkapselung des Parasiten als gerichtete aktive Abwehrreaktion des Wirtes

Wie ich schon in der einleitenden Literaturübersicht ausführlich geschildert habe, gehen in den bisher veröffentlichten Fällen von Abwehrreaktionen des Insektenorganismus gegen endoparasitische Schmarotzer die Meinungen der Autoren insofern sehr auseinander, als es sich dabei um eine speziell gegen den Parasiten gerichtete aktive Reaktion handelt oder nur um eine sekundäre allgemeine Erscheinung zur Eliminierung toter oder geschwächter Parasiten, vergleichbar mit der bekannten Abkapselung von Fremdkörpern.

Für die Verhältnisse *Strongylogaster lineata* und *Strongylogaster xanthoceros* — *Mesoleius niger* haben die Untersuchungen gezeigt, daß eingedrungene Parasiteneier wie auch Farbstoffteilchen Hämocytenreaktionen hervorrufen. Zur genaueren Beweisführung, inwieweit die hämocytären Abwehrreaktionen des Wirtes primär direkt gegen den Parasiten gerichtet sind, wurden einer Anzahl (27) *Strongylogaster*-Larven des III. Stadiums in verschiedenen Körperteilen Haare bzw. Perlonfäden mittels einer feinen Cornea-Nadel eingenäht. Die bogenförmig gekrümmte Nadel wurde dabei so geführt, daß der Perlonfaden bzw. das Haar beispielsweise dorso-lateral im III. Thorakalsegment eintrat und lateral aus dem 4. Abdominalsegment herausragte. Die histologischen Schnittpräparate der sukzessive im 24-Stunden-Rhythmus fixierten Versuchstiere zeigen in den entsprechenden Zonen Hämocytenreaktionen, die denen bei der Einkapselung von Parasiteneiern wohl ähnlich sind, aber nur lokal in den Regionen der durch den Einstich der Nadel verursachten Verletzungsstellen der Cuticula (Epidermis) auftreten, niemals aber an den in der Körperhöhle befindlichen Partien der Haare bzw. Perlonfäden!

In der Regel traten bereits nach ein bis zwei Tagen in den abgelagerten Blutzellenschichten Melaninbildungen auf. Nach weiteren zwei bis vier Tagen war um die beiden Verletzungsstellen ein lokal abgegrenztes intensiv melanisiertes pfropffartiges Gebilde entstanden, daß sich auch während der Häutungsphasen nicht weiter veränderte oder gar aufgelöst wurde. Die Versuchstiere, bei denen die Operation in der beschriebenen Art und Weise durchgeführt wurde, konnten teilweise ihre noch fehlenden Häutungen absolvieren und sich auch zur Ruhelarve entwickeln.

Allerdings muß dazu bemerkt werden, daß in der unmittelbaren Umgebung des eingenähten Haares oder des Perlonfadens Reste der alten Larvenhaut verblieben, die künstlich entfernt werden mußten. Wurde dieser Eingriff nicht durchgeführt, starben die Versuchstiere gewöhnlich während der nächstfolgenden Häutung ab.

In einem von sechs Fällen schlüpfte im darauffolgenden Frühjahr eine männliche Imago, die keinerlei auf die (offensichtlich sehr glücklich durchgeführte)

Operation zurückzuführende Schädigungen aufwies; der eingenähte Faden verblieb bei der Puppenhäutung in der verlassenen Larvenhaut.

Die aus diesem Versuch resultierenden Beobachtungen leiten zu der Schlußfolgerung, daß die Anwesenheit von derartigen Fremdkörpern in den von Hämolymphe erfüllten Körperteilen des Wirtsorganismus keine Hämocytenreaktion hervorruft! Die festgestellte lokale Ansammlung von Blutzellen und deren anschließende Reaktionen an den Verletzungsstellen der Cuticula, besonders der Epidermis, ist als eine einfache Wundheilung zu werten und dürfte sehr wahrscheinlich ein stoffliches Prinzip zur Grundlage haben (Fig. 40).

Demzufolge dürften also den im Falle der Anwesenheit eines Parasiteneies in der Körperhöhle der Wirtslarve hervorgerufenen Hämocytenreaktionen ebenfalls ein stoffliches Prinzip als auslösender Faktor zuerkannt werden⁴. Wie bereits beschrieben wurde, treten die ersten Hämocytenreaktionen an der Micropyle des eingedrungenen Parasiteneies auf. In dieser Region ist naturgemäß der notwendige Stoffaustausch zwischen dem Inhalt des Parasiteneies und der Wirtshämolymphe besonders intensiv. Sehr wahrscheinlich bedingen die aus dem Ei austretenden Wirkstoffe die entsprechenden Reaktionen der phagocytären Hämocytentypen, wobei unter teilweiser Autolyse dieser Blutzellen die entscheidenden Melaninbildungen auftreten. Nach WEBER (1949) sind die Eier von endoparasitischen Ichneumoniden extrem dotterarm und bezüglich ihrer Entwicklung ganz besonders auf die Zufuhr von Nahrungsstoffen, die entweder aus dem mütterlichen Organismus oder aus dem Wirtskörper stammen, angewiesen. Wie nun das geschilderte Beispiel einer erfolgreichen Abwehrreaktion zeigt, laufen die kapselbildenden Hämocytenreaktionen im Fall eines jüngeren, nicht genügend weit entwickelten Parasiteneies, völlig störungsfrei und führen zur vollständigen Einkapselung, wobei der Parasit auf Grund ungenügender Nahrungszufuhr und infolge Sauerstoffmangels in seiner Entwicklung gehemmt wird und abstirbt.

Anders liegen die Verhältnisse, wenn das Parasitenei nicht mehr in entscheidendem Maße auf die Zufuhr von Nahrungsstoffen aus dem Wirtsorganismus angewiesen ist, wenn also ein Entwicklungsgrad erreicht ist, bei dem die Serosa ausgebildet und funktionstüchtig ist und wahrscheinlich eine genügende Sekretionsaktivität entwickelt hat. In diesem Fall setzen aktive Gegenmaßnahmen seitens des Parasiteneies ein, indem die Wirkstoffe der Serosa schließlich die entscheidenden Melaninbildungen in der Kapselwand mehr oder weniger unterbinden, einen ausreichenden Stoffaustausch zwischen dem Parasitenei und der Wirtshämolymphe ermöglichen und somit die weitere Entwicklung des Parasitenembryos gewährleisten.

Diese schlußfolgernden Darstellungen über den Reaktionsverlauf einer erfolgreichen bzw. nicht erfolgreichen Abwehrreaktion lassen sich auf Grund der zahlreichen Schnittpräparate aus den einzelnen Phasen der Kapselreaktionen belegen. Untersuchungen, die über den Chemismus der kapselbildenden Hämocy-

⁴ Künstlich in die Wirtslarven hineinoperierte Eier von *Mesoleius niger* und auch *Holocremnus transiens* (RATZEBURG) riefen ebenfalls Hämocytenreaktionen hervor.

cytenreaktionen Aufschluß geben, waren im Rahmen dieser Arbeit nicht vorgesehen und wurden nicht durchgeführt. Jedoch möchte ich im Interesse eines besseren Verständnisses der Zusammenhänge zumindest einen kurzen Überblick der Ergebnisse eines diesbezüglichen Literaturstudiums geben; danach wäre folgende Erklärung des Reaktionsverlaufes möglich:

Wie bereits erwähnt, ist der endgültige Erfolg der Abwehrreaktion des Blutes von *Strongylogaster lineata* und *Strongylogaster xanthoceros* gegen die endoparasitische Ichneumonide *Mesoleius niger* von der Ausbildung einer stärkeren, zusammenhängenden, undurchdringlichen, melanisierten inneren Kapselschicht abhängig.

Nach WIGGLESWORTH (1959) ist die Ablagerung von Melanin im Insektenorganismus an das Zusammenwirken von Tyrosinase (Mono- oder Diphenolase), Chromogen (Tyrosin) und Sauerstoff gebunden. Tyrosinase und Tyrosin (Monoxyphenylalanin) kommen im Blut der Insekten gemeinsam vor. Da jedoch die genannte Oxydase als inaktive Protyrosinase vorliegt, kann die Oxydation des Tyrosins zu 3,4-Dioxyphenylalanin (Dopa) und dann zu Melanin erst erfolgen, wenn das Enzym Protyrosinase zu aktiver Tyrosinase mobilisiert wird (COR-DIER, 1928; DANNEEL, 1946). Der inaktive Zustand der Tyrosinase wird dem Vorhandensein einer Dehydrogenase mit Glukose als Substrat, welche das Redoxpotential des Blutes erniedrigt, zugeschrieben (DENNELL, 1949).

Zur Auslösung der kapselbildenden Hämocytenreaktionen der parasitierten *Strongylogaster*-Larve scheinen also offensichtlich die aus dem Parasitenei austretenden Stoffe notwendige Voraussetzung zu sein; entweder wird durch eine Erhöhung des Redoxpotential der Wirtshämolymphe die in den Hämocyten lokalisierte Protyrosinase (CASPARI, 1933) aktiviert oder die aus dem Ei austretenden Substanzen enthalten selbst Oxydasen, die ihrerseits durch den Einfluß oberflächenaktiver Stoffe aus dem Wirtsblut aktiviert werden und somit die Hämocytenreaktionen in Gang setzen. Nach BODINE (1938–1941) kommen in den Eiern von *Melanoplus* blockierte Protyrosinasen vor, die durch exogen einwirkende Substanzen auf Grund der Denaturation der Proteine aktiviert werden.

Für den Parasiten *Mesoleius niger* bedeutet es, daß er einerseits die für ihn mit einem tödlichen Ausgang verbundenen Hämocytenreaktionen seines Wirtes offensichtlich selbst auslöst, andererseits aber auch erfolgreich behindern kann. Wie ich bereits geschildert habe, sind in den histologischen Schnittpräparaten wirkungsvolle Störungen im Kapselaufbau dann zu beobachten, wenn die Entwicklung des Parasiteneies bis zur Ausbildung einer funktionstüchtigen Serosa gelangt ist. Demzufolge müßten die von der Serosa produzierten Stoffe Substanzen enthalten, die die Endphasen der Oxydation von 3,4-Diphenylalanin zu Melanin beeinflussen können. Nach ISAKA (1952) könnte es sich dabei um bestimmte Pterine (Xanthopterin) handeln. Obwohl es sich bei diesen geschilderten Vorgängen um eine mehr oder weniger hypothetische Darstellung der bei der Abwehrreaktion ablaufenden Reaktionsmechanismen handelt, halte ich es für

aufschlußreich, zu zeigen, wie kompliziert und aufeinander abgestimmt die Zusammenhänge in diesem speziellen Fall des Wirt-Parasit-Verhältnisses sind.

Aus den gesamten bisherigen Darlegungen der Untersuchungsergebnisse geht also eindeutig hervor, daß für den Ausgang des Parasitierungsverlaufes prinzipiell primär der Entwicklungsgrad des zur Ablage kommenden Parasiteneies entscheidend ist. Die in diesem Zusammenhang wirkenden Konsequenzen für die Populationsdichte des Parasiten werden im folgenden Gegenstand der Erörterung sein.

7. Die Untersuchungen des natürlichen Parasitierungsgrades von *Mesoleius niger*

Nach den Untersuchungen WELKES (1959) betrug der Parasitierungsgrad von *Mesoleius niger* bei *Strongylogaster xanthoceros* und *Strongylogaster lineata* in den Kiefernwäldern der östlichen Berliner Umgebung in den Jahren 1955 bis 1957 durchschnittlich 3,5%. Dagegen ergaben die im Rahmen vorliegender Arbeit angestellten Beobachtungen im Zeitraum von 1961 bis 1964 in den gleichen Untersuchungsgebieten, allerdings an größerem Material, einen effektiven Parasitierungserfolg von im Mittel 14,0%.

Auf Grund der relativ hohen absoluten Eizahl von durchschnittlich 100 Eiern pro Weibchen von *Mesoleius niger* ist auch das von mir ermittelte Ergebnis von 14% als sehr niedrig zu bezeichnen. Die Ursachen hierfür dürften zweifellos vor allem die Abwehrreaktionen der *Strongylogaster*-Larven sein, die unter Umständen bis zu 75% der Parasiteneier abkapselten. Darüber hinaus trat eine weitere Verminderung der im I. Stadium befindlichen *Mesoleius niger*-Larven durch die ektoparasitischen Hymenopteren-Arten *Cubocephalus anatorius* (GRAVENHORST), *Cubocephalus distinctor* (THUNBERG) und *Ephialtes (Townesia) tenuiventris* (HOLMGREN), des weiteren nach WELKE (1959) die Tachiniden-Arten *Blondelia nigripes* (FALLÉN) und *Bessa selecta* (MEIGEN) ein; letztere wurden in dem von mir untersuchten Wirtsmaterial nicht ermittelt.

Die Feststellung des Gesamt-Parasitierungsprozentes der beiden *Strongylogaster*-Arten bereitete gewisse methodische Schwierigkeiten und war in seiner Vollständigkeit eigentlich nie zu erfassen. Einmal stammen die in der Borke befindlichen Ruhelarven (und erst bei ihnen ist auf Grund der zeitlichen Parasitenverteilung eine einigermaßen gesicherte Analyse möglich) von dem teilweisen Überliegen aus verschiedenen Generationen; zum anderen treten bei den Ruhelarven-Parasiten auf Grund ihrer kurzen Entwicklungszeit häufig zwei Generationen auf, so daß eine doppelte Dezimierung der im I. Stadium in der Ruhelarve diapausierenden *Mesoleius niger*-Larven eintreten kann. Die Tabelle 8 gibt im einzelnen einen Überblick über die anteilmäßige Verteilung des ermittelten *Strongylogaster*-Parasitenkomplexes, wie er in der jeweiligen Vegetationsperiode zur Wirkung kommt. Der Parasitierungsgrad der überliegenden *Strongylogaster*-Larven ist dabei nicht berücksichtigt worden.

Ausgehend von der Erkenntnis, daß der Grad der Embryonalentwicklung des Parasiteneies entscheidend ist für den Ausgang der Parasitierung, hängen jedoch

Erfolg oder Mißerfolg der Abwehrreaktion des Wirtes noch von einer Reihe anderer Faktoren ab. Als Ausgangspunkt zur Klärung dieser Fragen dienten spezielle Untersuchungen hinsichtlich der Gegebenheiten, wie sie unter den natürlichen Freilandverhältnissen anzutreffen sind. Wie schon erwähnt, tritt im Parasitierungsablauf während der Diapauseentwicklung der Wirtslarven ein Stillstand ein. Wie aus dem Vorhergehenden ersichtlich ist, liegt am Ende der jeweiligen Vegetationsperiode das Resultat über den Erfolg oder Nichterfolg der Abwehrreaktion bereits vor und kann zur Beurteilung des effektiven Parasitierungsgrades herangezogen werden. Davon ausgehend wurden erstmals in den Wintermonaten (November—Dezember) 1960 insgesamt 1381 diapausierende Ruhelarven durch vorsichtiges Abtragen der Borke befallener Kiefern aus ihren Überwinterungsquartieren herausgeschnitten und ein Teil davon (600) auf gekapselte Parasiteneier oder Erstlarven untersucht. Abweichend von den Feststellungen WELKES (1959) bestätigten die Sektionsbefunde die bezüglich des Eiablageverhaltens der Parasitenweibchen gemachten Beobachtungen, indem die Wirtslarven mehrmals parasitiert werden und offensichtlich ohne Schädigungen für ihre weitere Entwicklung unter bestimmten Umständen alle eingedrungenen Parasiteneier abkapseln können. Dabei traten die verschiedensten Varianten auf. Entweder das in Einzahl abgelegte Ei wurde eingekapselt oder die Embryonalentwicklung des Parasiten verlief erfolgreich. Zum zweiten konnten Fälle beobachtet werden, bei denen alle eingedrungenen Parasiteneier (1 bis 21!) der Abwehrreaktion unterlagen. (Offensichtlich müssen die in den Wirt abgelegten Eier von mehreren Parasitenweibchen herkommen.) Fernerhin ließen sich beispielsweise bei 17 herauspräparierten Parasiteneiern keine Unterschiede in der Ausbildung der Kapseln erkennen. Zum anderen fanden sich bei einigen Ruhelarven sehr unterschiedlich gekapselte Eier, zum Beispiel präparierte ich aus einer weiblichen Ruhelarve von *Strongylogaster xanthoceros* drei Parasiteneier heraus, die einmal vollständig, zum zweiten mittelstark und zum dritten nur an den Polkappen melanisiert waren; oder es fanden sich 14 sukzessive unterschiedlich stark gekapselte Eier und eine gut entwickelte Parasitenlarve im I. Stadium. Andererseits traten mehrmals Fälle auf, bei denen neben einer voll ausgebildeten Erstlarve des Parasiten eine zweite, weniger weit entwickelte, zu finden war.

Aus diesen Angaben, die ohne weiteres noch um viele andere markante Beispiele ergänzt werden könnten, ist ersichtlich, daß die Methode der Sektion von Ruhelarven keinerlei endgültige Schlußfolgerungen über die Gesetzmäßigkeiten des Ausgangs einer Parasitierung zuläßt. Allerdings zeigte sich jedoch sehr deutlich, daß eine Minderung des Abwehrerfolges mit steigender Parasitenzahl nicht die Regel ist, obwohl sie unter bestimmten Umständen eintreten kann. Desgleichen ist die Kapazität der phagocytischen Hämocytentypen außerordentlich umfangreich, muß doch aber offensichtlich zu bestimmten Zeiten in der larvalen Entwicklung des Wirtes nicht ausreichend sein und schwanken. Eine Hemmstoffproduktion seitens des Parasiten, die die Aggressivität der kap-

selbildenden Hämocyten beeinflußt, kann auf Grund der bisher geschilderten Untersuchungen wohl ausgeschlossen werden.

In diesem Zusammenhang ist es interessant, die Untersuchungen SCHNEIDERS (1950) über die Abwehrreaktion von *Epistrophe balteata* gegen *Diplazon laetatorius* anzuführen. Der Autor konnte nachweisen, daß der Abwehrerfolg mit steigender Zahl der Parasiteneier je Wirtsindividuum sinkt, wie auch die Menge der insgesamt abgeschiedenen Kapselsubstanz bedeutend abnimmt. Es muß seiner Ansicht nach angenommen werden, daß die beobachtete unvollständige Kapselbildung mit zunehmender Eizahl nicht auf Hämocytenmangel zurückzuführen ist, sondern daß die Hemmung von den einzelnen Eiern ausgeht und ihre Wirkung zu einer quantenmäßigen Blockierung der Abwehrreaktion des Wirtes führt.

8. Die Abhängigkeit des Parasitierungsverlaufes vom jeweiligen Larvenstadium des Wirtes

Bei der Abwehrreaktion von *Strongylogaster* gegen *Mesoleius niger* liegen die Verhältnisse nach den bisherigen Untersuchungen offensichtlich etwas anders. Um nun die in diesem Zusammenhang wirkenden Gesetzmäßigkeiten zu ermitteln, wurde nach folgenden Überlegungen ein Laborversuch angesetzt.

Unter gemeinsamer Berücksichtigung des jeweiligen Larvenstadiums der genannten *Strongylogaster*-Arten und des Stadiums der Embryonalentwicklung des Parasiten trägt der erfolgreiche Verlauf der Parasitierung den Charakter eines „Wettlaufes“ zwischen den beiden Kontrahenten Parasitenei–Wirtshämolymphe, wobei es für den Parasiten entscheidend sein muß, während der Larval-Entwicklung des Wirtes eine Phase anzutreffen, in der die Abwehrkräfte (Zustand der Hämolymphe) bis zu einem bestimmten Grade geschwächt sind.

Davon ausgehend wurden im Frühjahr 1961 837 Kokons von *Mesoleius niger* aus der Kiefernborke geschnitten, mit dem Ziel, zur Schlüpfzeit im Mai/Juni genügend Parasitenmaterial zur Verfügung zu haben, das altersmäßig klassifiziert werden konnte. Dementsprechend wurde das notwendige Wirtsmaterial (537 Ruhelarven) beschafft; die daraus resultierenden Imagines wurden nach Arten getrennt in die Freilandgehege zur Eiablage ausgesetzt. Die abgelegten Eier wurden dann mit den noch eingerollten Farnblättern im Laboratorium bei einer durchschnittlichen Temperatur von 20 °C in kleinen Petrischalen auf feuchtem Fließpapier gehalten, in welchen auch die Parasitierung der Wirtslarven durch *Mesoleius niger*-Weibchen erfolgte.

Durch stündliche Kontrollen konnten die Schlüpfzeitpunkte der Junglarven und die Dauer der einzelnen Zeiträume zwischen den Häutungen genau erfaßt werden. Somit war es beispielsweise möglich, eine im III. Stadium (216 Stunden alt) befindliche Wirtslarve einem 96 Stunden alten, kopulierten *Mesoleius*-Weibchen zur Eiablage anzubieten. Das Alter der Parasitenweibchen wurde vom Zeitpunkt der erfolgten Begattung an gerechnet. Auf Grund dieser Versuchsanordnung konnte festgestellt werden, in welchem Larvenstadium des Wirtes die Abwehrreaktion am stärksten oder am schwächsten ist; weiterhin, welche

Beziehungen bestehen zwischen dem Alter des Parasiten und dem jeweiligen Entwicklungsstadium des Wirtes in Hinsicht auf eine erfolgreiche Parasitierung. Dazu wurden gruppenweise, je nach *Strongylogaster*-Art, 10 Larven des I. bis V. Stadiums von jeweils 10, ein bis zehn Tage alten, kopulierten und nichtkopulierten Parasitenweibchen innerhalb eines Zeitraumes von 37 Tagen parasitiert. Somit standen also 1000, von 496 Parasiten belegte, *Strongylogaster*-Larven zur Auswertung zur Verfügung. Von jeweils 4 der Versuchstiere des entsprechenden Stadiums aus der in Frage kommenden Gruppe wurden im 12- und 24-Stunden-Rhythmus Blutbilder angefertigt; von den restlichen 6 aus jeder Gruppe wurden jeweils 2 Tiere drei Tage nach der erfolgten Parasitierung abgetötet und histologisch bearbeitet, weitere 2 im V. Stadium, nachdem sie von der Futterpflanze abwanderten, und der Rest 10 Tage nach der Ausbildung der Ruhelarve.

Die ermittelten Ergebnisse sind in den Tabellen 9 und 10 zusammengefaßt dargestellt. Es sei vorweggenommen, daß bezüglich des Verlaufes der Kapselbildung zwischen *Strongylogaster lineata* und *Strongylogaster xanthoceros* keine Unterschiede zu vermerken waren. Wie die Diagramme a, b und c zeigen, unterlagen die abgelegten Eier der 1 bis 3 Tage alten, kopulierten *Mesoleius niger*-Weibchen in allen fünf Wirtsstadien den Abwehrreaktionen der jeweiligen *Strongylogaster*-Larven. Dabei bedurfte es oft stundenlanger Bemühungen, die Weibchen in diesem Alter überhaupt zum Anstich zu bewegen. Diese Erscheinung deckt sich mit den Freilandbeobachtungen, bei denen frisch begattete Weibchen eine „Karenzzeit“ von mindestens 1–2 Tagen absolvieren mußten, ehe sie zur Eiablage bereit waren. Bemerken muß ich, daß die kopulierten Parasitenweibchen das I. Larvenstadium des Wirtes überhaupt nicht zur Eiablage annahmen; in der Auswertung wurde dies als Abwehrerfolg vermerkt. Die ersten Parasitierungserfolge waren bei ab 3 Tage alten Parasitenweibchen zu verzeichnen, wobei der Anteil, gemessen an allen fünf Wirtsstadien, im III und IV. Stadium am höchsten war. Bei fünf und mehrtägigen (bis zu 10 Tage) *Mesoleius*-Weibchen stieg der Parasitierungserfolg immer mehr an, wobei wiederum die älteren Wirtsstadien geringere Abwehrerfolge aufwiesen. Hierzu muß allerdings bemerkt werden, daß mit zunehmendem Alter der kopulierten Parasitenweibchen die Bereitschaft, auch jüngere Wirtsstadien zu parasitieren, immer mehr nachließ. Begünstigt werden die Parasitierungserfolge auch noch durch die Erscheinung, daß im V. Larvenstadium des Wirtes, also kurz vor dem Abschluß der Fraßperiode und der folgenden Diapauseentwicklung, eine Verschiebung zugunsten der nephrocytischen Gruppe unter den Hämocyten eintritt; die entsprechenden Blutbilder nichtparasitierter *Strongylogaster*-Larven zeigen auch häufig Mikro- und Makronucleocyten, die zum Teil stark hypertrophiert sind und deren Zytoplasma mit zahlreichen Vakuolen durchsetzt ist.

Ich möchte noch auf die Beobachtung hinweisen, daß es für die Parasitenweibchen einmal auf Grund der starken Kutikula außerordentlich schwierig war, Larven des V. Stadiums zu belegen; zum anderen reagierten die Wirtslarven schon auf die Annäherung des Parasiten mit sehr heftigen Abwehrbewegungen

und ließen sich fast ausnahmslos sofort von der Futterpflanze fallen. Dieser Erscheinung dürfte unter natürlichen Verhältnissen eine noch größere Bedeutung beizumessen sein.

Die Versuchsgruppe, bei der in zeitlicher Koinzidenz Wirtslarven aller fünf Stadien von jeweils 1 bis 10 Tage alten, kopulierten *Mesoleius*-Weibchen parasitiert wurden, ergab unter den genannten Laborbedingungen (unter teilweiser Negierung des natürlichen Verhaltens) insgesamt einen Abwehrerfolg von 70,6% oder einen Parasitierungserfolg von 29,4%, dabei war eine deutliche Bevorzugung der älteren Wirtsstadien bis auf das V. Larvenstadium durch ältere Parasitenweibchen festzustellen.

Die entsprechenden Versuche mit nichtkopulierten *Mesoleius niger*-Weibchen sind in den Diagrammen a—j der Tab. 10 dargestellt. Im Gegensatz zu den befruchteten Parasiten waren die Weibchen dieser Versuchsgruppe schon wenige Stunden nach dem Schlüpfen zur Eiablage bereit. Die abgelegten Eier der 1 bis 2 Tage alten, nichtkopulierten Weibchen unterlagen ebenfalls in allen Wirtsstadien den Abwehrreaktionen. Das I. Larvenstadium der Wirte wurde gleichfalls nicht zur Ablage angenommen. Die höchsten Parasitierungserfolge hatten 4 bis 6tägige *Mesoleius*-Weibchen aufzuweisen. Mit zunehmendem Alter der Weibchen war ein deutliches Nachlassen der Ablegebereitschaft zu beobachten. In zahlreichen Fällen waren die 7 und 8 Tage alten, nicht befruchteten Weibchen selbst nach stundenlangem Zusammensein mit der Wirtslarve auf engstem Raum nicht bereit, eine Eiablage vorzunehmen. Wie die entsprechenden Schnittpräparate ausweisen, war der Parasitierungserfolg dieser Weibchen sehr gering. Dieses Verhalten steigerte sich bei den 9 bis 10tägigen soweit, daß sie von den gebotenen *Strongylogaster*-Larven, gleich welchen Stadiums, gar keine Notiz nahmen, von einer erfolgreichen Belegung ganz zu schweigen. (In den entsprechenden Diagrammen wurde dieses Verhalten ebenfalls als „Abwehrerfolg“ des Wirtes eingetragen.)

Abgesehen von den bei derartigen Untersuchungen nicht immer zu vermeidenden methodischen Unzulänglichkeiten, waren doch die fast entgegengesetzt wirkenden Verhaltensweisen hinsichtlich des Eiablageverhaltens von älteren, befruchteten und nichtbefruchteten Parasitenweibchen signifikant und deckten sich mit den diesbezüglichen Freilandbeobachtungen.

Die Summierung der prozentualen Abwehrerfolge des Wirtes gegen nicht befruchtete Parasiteneier ergibt 83,2% oder einen Parasitierungserfolg von 16,8%. Der Vergleich des Parasitierungsgrades zwischen den beiden Versuchsgruppen weist einen Unterschied von 12,6% zugunsten der befruchteten *Mesoleius*-Weibchen aus; der daraus resultierende Durchschnittswert für den gesamten Parasitierungserfolg, befruchtete und nichtbefruchtete Parasitenweibchen, beträgt 23,1%.

Wie bereits erwähnt, ergaben die diesbezüglichen Untersuchungen des Freilandmaterials einen durchschnittlichen Parasitierungsgrad von 14,0%. Unter den geschilderten Versuchsbedingungen ist die auftretende Differenz von etwa 9% als verhältnismäßig gering zu bezeichnen. Davon ausgehend könnte ge-

schlußfolgert werden, daß die Bedingungen einer erfolgreichen Parasitierung unter Freilandverhältnissen ähnlich gestaltet sind, wie sie im Versuch ermittelt wurden.

9. Untersuchungen über die quantitativen Schwankungen der Hämocytenzahlen während der Larvalentwicklung von *Strongylogaster xanthoceros* und *Strongylogaster lineata*

Die weitere Auswertung der im vorherigen Kapitel geschilderten Untersuchungsergebnisse, insbesondere der Schnittpräparate, ließ die Tendenz erkennen, daß der Parasit *Mesoleius niger* bei *Strongylogaster*-Larven, die sich kurz vor einer Häutung befanden, merkbar höhere Erfolge zu verzeichnen hatte. Offenbar war zu diesen Zeiten die Abwehrreaktion geringer. Die bereits erwähnten, parallel zu den einzelnen Parasitierungsphasen angefertigten Blutausstriche der Wirtslarven wiesen zu den genannten Zeitpunkten auffällig wenig Hämocyten auf, obwohl in jedem Fall immer die gleiche Blutmenge entnommen wurde und nach gleichem Modus zum Ausstrich kam. Aus dieser Beobachtung wurde die Schlußfolgerung gezogen, daß die Hämocyten-Zahlen zyklischen Schwankungen unterliegen, die mit den Häutungsrythmen in Zusammenhang stehen und offensichtlich eine wesentliche Rolle hinsichtlich der Stärke der Abwehrreaktionen spielen.

Um eine Bestätigung dieser Vermutung zu erhalten, wurden in der Vegetationsperiode 1963 speziellere Untersuchungen durchgeführt.

Als Ausgangsmaterial dienten 878 aus dem Freiland eingetragene Eier von *Strongylogaster xanthoceros* und *Strongylogaster lineata*. Die noch eingerollten Farnblätter, in die bekanntlich die Eier abgelegt werden, wurden in kleinen Petrischalen auf feuchtem Fließpapier unter gleichen Temperaturbedingungen gehalten. Die Zeitpunkte des Schlüpfens der Eilarven wurden genau registriert; dabei kamen jeweils 6 innerhalb von drei Stunden geschlüpfte Larven zu je 3 Stück (Versuchstiere zur Blutzählung, Kontrolltiere für einen gefärbten Blutausstrich) in eine wiederum mit feuchtem Fließpapier ausgelegte Petrischale und wurden zusammen aufgezogen.

Vom Eischlupf an gerechnet wurde im Rhythmus von 12 Stunden von jeder der 3 Larven aus dem Rückengefäß eine genau bemessene Menge Blut entnommen, in die Zählkammer gebracht und die Hämocyten unter dem Mikroskop im Phasenkontrast nach dem schon beschriebenen Verfahren ausgezählt. Von den entsprechenden 3 Larven aus der Kontrollserie wurden Blutausstriche zu Determinationszwecken angefertigt. Die einmal untersuchten Tiere schieden aus der Versuchsreihe aus. Auf Grund des angewendeten 12-Stunden-Rhythmus der Blutuntersuchung war es natürlich nicht möglich, den Zeitpunkt einer Häutung vorher zu bestimmen; eine nachherige Bestimmung konnte nicht ausgewertet werden, da durch die bei der Blutentnahme verursachte z. T. erhebliche Verletzung der Larve eine Verschiebung des normalen Häutungszeitpunktes zu erwarten war. Die in der Tabelle eingetragenen Zeiträume der jeweiligen Häutungen resultieren deshalb aus dem errechneten Durchschnitt von 21 zum gleichen Zeitpunkt sukzessive innerhalb von drei Stunden nach dem Eischlupf zur Zucht angesetzten Larven einer zusätzlichen, zweiten Kontrollserie. Hinsichtlich der einzelnen Häutungszeitpunkte traten Unterschiede von maximal 5 Stunden auf.

Die auf Grund dieser Versuchsanordnung ermittelten relativen Hämocytenzahlen sind in der Tabelle 11 aufgeführt und geben in ihrer Gesamtheit ein Bild von dem Verlauf der quantitativen Schwankungen der Hämocyten während

der Larvalentwicklung (I. bis V. Stadium) von *Strongylogaster xanthoceros* und *Strongylogaster lineata*. Dabei kam in einem Zeitraum von 20 Tagen (14. 5. bis 4. 6. 1963) das Blut von insgesamt 248 (124 + 124) *Strongylogaster*-Larven zur Untersuchung. Eine anteilmäßige Aufteilung der einzelnen Hämocyten-typen konnte nicht erfolgen, da die Blutzellen im ungefärbten Zustand (selbst im Phasenkontrastverfahren) nicht immer sicher unterschieden werden konnten; lediglich das Größenverhältnis zwischen den sehr kleinen ($1,2\ \mu$ bis $1,9\ \mu$) Proleukocyten und den spezialisierten Zellen ($6\ \mu$ bis $8\ \mu$, im Extrem $12\ \mu$ bis $15\ \mu$) erlaubte eine gewisse Trennung, jedoch war eine gewissenhafte Auswertung nicht in allen Fällen möglich und wurde deshalb auch nicht vorgenommen.

Aus dem Verlauf der Kurven in der Tabelle 11 ist ersichtlich, daß im I. Larvenstadium (12 Stunden nach dem Eischlupf) eine ausnehmend hohe Hämocytenzahl auftritt, die im Laufe der weiteren Entwicklung der Larve anscheinend rapide absinkt. 12 Stunden nach dem Eischlupf betrug die durchschnittliche Hämocyten-Zahl etwa 2,45 Millionen Zellen pro Kubik-Millimeter Blut und 84 Stunden danach etwa 210 000 pro mm^3 . Diese widersprüchlich anmutende Erscheinung könnte damit erklärt werden, daß das Blutvolumen (Blutplasma) dieser winzigen Larven sehr gering ist. (So bereitete es große Schwierigkeiten, eine für die Auszählung auswertbare Menge von wenigstens $0,5\ \text{mm}^3$ zu erhalten.) Daraus wäre zu schlußfolgern, daß primär die festen Bestandteile des Blutgewebes gebildet werden und die notwendige Blutflüssigkeit erst nachträglich im Laufe der weiteren Entwicklung, wobei dann natürlich pro entnommener Blut-Einheit weniger Hämocyten nachgewiesen werden konnten. Abgesehen davon sind in diesem Zusammenhang die bei den anderen Stadien beobachteten Minima kurz vor einer Häutung mit zu berücksichtigen. Die naturgemäß sehr kleinen, gleichförmigen Blutzellen hatten bei den ersten Blutuntersuchungen einen mittleren Durchmesser von $0,6\ \mu$ bis $0,8\ \mu$, nahmen aber mit zunehmendem Alter der *Strongylogaster*-Larve an Umfang zu ($1,2\ \mu$ bis $1,4\ \mu$), und nach 84 Stunden konnten bereits hinsichtlich der Größenverhältnisse zwei deutlich voneinander getrennte Gruppen unterschieden werden. Die zeitlich und entwicklungsmäßig entsprechenden Blutausrüche wiesen aus, daß es sich dabei in der Mehrzahl um Proleukocyten und in geringerem Maße vorwiegend um bereits spezialisierte Mikro- und Makronucleocyten handelte. Andere Hämocytentypen wurden nicht immer mit Sicherheit festgestellt.

Unmittelbar nach der Häutung zum II. Larvenstadium war eine sehr rasche Zunahme der Hämocyten-Zahlen zu verzeichnen, die nach 24 Stunden ihren Höhepunkt (durchschnittlich 1,7 Millionen Zellen pro mm^3) erreicht hatte. Den Hauptanteil bildeten wiederum die Proleukocyten; der Anteil an spezialisierten Zellen war dabei weiterhin verhältnismäßig gering und stieg erst nach Erreichung des Kulminationspunktes mit mengenmäßig abfallender Tendenz an, wobei die Zahl der Proleukocyten immer mehr abnahm.

Etwa 12 Stunden vor der nächsten Häutungsphase betrug die errechnete Hämocytenzahl rund 220 000 Zellen pro mm^3 Blut; in den vergleichsweise in Frage kommenden Blutausrüchen wurden zu diesem Zeitpunkt nur vereinzelte

Proleukocyten wahrgenommen. Die Blutbilder zeigten fast ausschließlich spezialisierte Hämozytentypen (Mikronucleocyten, Makronucleocyten, Plasmatoocyten), deren Zytoplasma zudem häufig mit zahlreichen Vakuolen durchsetzt war, was nach den vorliegenden Erfahrungen auf eine aktive Inanspruchnahme bezüglich der Häutungsvorgänge schließen ließ.

In der Hämolympe der *Strongylogaster*-Larven des II. Stadiums, von denen während der Häutung Blutausstriche wie auch Zählungen durchgeführt wurden, konnte bereits wieder eine beginnende Zunahme der Proleukocyten-Zahlen beobachtet werden, was auf die verstärkte Aktivität der in dieser Entwicklungsphase stark vergrößerten Blutbildungszentren zurückgeführt werden kann. Diese Erscheinungen, die auch bei älteren Larvenstadien beobachtet werden konnten, zeigten, daß die absoluten Minima der Hämozytenzahlen immer kurz vor der jeweiligen Häutungsphase liegen.

Im III., IV. und V. Larvenstadium waren während der Häutungsphasen in steigendem Maße spezialisierte Hämozytentypen zu beobachten; der Anteil der indifferenten Proleukocyten war gegenüber dem I. und II. Stadium verhältnismäßig gering. Offenbar wurden also Hämozyten, die „noch aus dem vorgehenden Stadium stammten“ erst im nächstfolgenden Stadium allmählich abgebaut, denn zu Zeiten der relativen „Maxima“ (Kulminationspunkte) veränderte sich das Verhältnis zugunsten der Proleukocyten sehr deutlich.

Diese geschilderten Vorgänge waren im Prinzip in allen Larvenstadien gleichermaßen zu beobachten. Allerdings mit der Ausnahme, daß die Maxima der Hämozyten-Zahlen, abgesehen vom III. Larvenstadium, das die höchsten Werte aufwies, mit zunehmendem Alter der Larven immer geringer wurden; desgleichen dehnten sich die Zeiten zur Erreichung der einzelnen Kulminationspunkte immer mehr aus; wie aus der graphischen Darstellung ersichtlich ist, trifft das besonders für das V. Larvenstadium zu.

Ausgehend von der Beobachtung, daß wahrscheinlich die Zeitpunkte kurz vor einer Häutung der Wirtslarve besonders günstige Bedingungen für einen Parasitierungserfolg bieten und der daraus abgeleiteten Vermutung gewisser quantitativer periodischer Veränderungen der Hämozytenzahlen während der Larvalentwicklung des Wirtes, haben die durchgeführten Untersuchungen gezeigt, daß einmal innerhalb der einzelnen Larvenstadien von *Strongylogaster xanthoceros* und *Strongylogaster lineata* und damit während der gesamten Larval-Entwicklung in der Tat quantitative Schwankungen der Hämozyten-Zahlen auftreten, die offensichtlich mit den Häutungsvorgängen in engem Zusammenhang stehen. Damit würden sich bezüglich der Gesetzmäßigkeiten für einen erfolgreichen Parasitierungsverlauf von *Mesoleius niger* zu der bereits festgestellten Abhängigkeit vom Zustand der Embryonalentwicklung im Parasitenei eine weitere Abhängigkeit vom Alter der Wirtslarve bzw. von der relativen Hämozytenzahl des jeweiligen Larvenstadiums und den in diesem Zusammenhang auftretenden qualitativen Veränderungen in der Zusammensetzung der Hämolympe ergeben.

10. Die Gesetzmäßigkeiten einer erfolgreichen Parasitierung in Abhängigkeit von den quantitativen Schwankungen des Wirtsblutes

Zur Überprüfung der ermittelten Gesetzmäßigkeiten einer erfolgreichen Parasitierung in Abhängigkeit vom optimalen Entwicklungsgrad des Parasiten-eies und einer besonders günstigen Phase innerhalb der Larvalentwicklung des Wirtes wurde für die Verhältnisse *Strongylogaster xanthoceros* — *Mesoleius niger* in der Vegetationsperiode 1964 eine spezielle Untersuchung durchgeführt.

Als Ausgangsmaterial dienten 523 Ruhelarven von *Strongylogaster xanthoceros* und 431 *Mesoleius niger*-Kokons, die im März 1964 aus der Borke befallener Kiefern geschnitten wurden. Die im April/Mai schlüpfenden *Strongylogaster*-Weibchen wurden nicht zur Kopulation zugelassen und jeweils bis zu einem Alter von 4 Tagen unter Laborbedingungen gehalten, um dann in die Freilandkäfige zur Eiablage eingebracht zu werden. Da es darauf ankam, entwicklungsmäßig möglichst gleichgestaltetes Versuchsmaterial zu haben, verblieben die Weibchen darin nur jeweils 24 Stunden. Die in diesem Zeitraum belegten Farnrollen wurden mit den Eiern zusammen eingetragen und bis zum Schlüpfen nach der schon beschriebenen Art und Weise behandelt. Die Schlüpfzeitpunkte der Junglarven, die erwartungsgemäß ziemlich dicht beieinander lagen, wurden genau registriert, wobei jeweils 13 innerhalb von 2 Stunden geschlüpfte Larven unter den gleichen Licht-, Temperatur- und Feuchtigkeitsbedingungen zusammen aufgezogen wurden.

Die aus den eingetragenen Parasitenkokons geschlüpfen *Mesoleius niger*-Weibchen wurden in den bereits erwähnten Zuchtbehältern isoliert gehalten, ebenfalls nicht zur Begattung zugelassen und kamen erst im Alter von 4 Tagen, nachdem erfahrungsgemäß optimal entwickelte Eier im Uterus zu erwarten waren, zum Anstich.

Von den jeweils zu einer Versuchsgruppe zusammengefaßten 13 gleichaltrigen *Strongylogaster*-Larven wurden sukzessive im 12-Stunden-Rhythmus immer 10 Tiere von 5 unkopulierten, 4 Tage alten Parasiten-Weibchen jeweils zweimal parasitiert; die restlichen drei Wirtslarven aus der Versuchsgruppe dienten zur gleichzeitigen Bestimmung der relativen Hämozytenzahlen.

Die notwendige Bestimmung der einzelnen Häutungsphasen erfolgte zusätzlich wieder durch die laufende Errechnung des zeitlichen Durchschnittswertes einer unter den gleichen Voraussetzungen angesetzten Kontrollserie von insgesamt 43 *Strongylogaster*-Larven. Unter Berücksichtigung der bereits gewonnenen Erfahrungen hinsichtlich der Dauer der einzelnen Larvenstadien erlaubte es diese Versuchseinteilung auch die Zeitpunkte kurz vor einer Häutung ziemlich sicher zu bestimmen.

Die Untersuchung wurde in dem Zeitraum 16. Mai bis zum 4. Juni 1964 durchgeführt; danach benötigten die *Strongylogaster*-Larven vom Eischlupf bis zum V. Larvenstadium (Einbohren in die Borke) insgesamt 19 Tage. Dabei wurden 38 Versuchsgruppen zu je 13 *Strongylogaster*-Larven (494) bearbeitet. Zur Ermittlung der relativen Hämozytenzahlen kamen 114 Wirtslarven zur Auswertung; dementsprechend standen 380 Wirtslarven für die Parasitierung zur Verfügung. Da aber die ersten erfolgreichen Belegungen erst bei 120stündigen Wirten eintraten und desgleichen Larven des V. Stadiums teilweise nicht angenommen wurden, kamen nur 280 parasitierte *Strongylogaster*-Larven von 140 *Mesoleius*-Weibchen für eine Auswertung in Frage.

Die Ergebnisse sind in den Tabellen 12 und 15 dargestellt.

Die nach der beschriebenen Versuchsanordnung ermittelten relativen Hämozyten-Zahlen während der Larvalentwicklung von *Strongylogaster xanthoceros* sind in der Tabelle 12 graphisch dargestellt.

Der Verlauf der Kurven zeigt keine wesentlichen Unterschiede oder Abweichungen von den Ergebnissen aus den vorjährigen, nach den im Prinzip unter der gleichen Fragestellung durchgeführten Untersuchungen über die quantita-

tiven Schwankungen der Blutzellen beider *Strongylogaster*-Arten. Die auffällig geringen Abweichungen der einzelnen Hämozyten-Zahlen, aus denen der sehr gleichmäßige Verlauf der Kurven resultiert, ist offenbar auf das absichtlich gleichgestaltete Untersuchungsmaterial zurückzuführen.

Auch bei diesen Untersuchungen wurden im I. Larvenstadium anfangs extrem hohe Werte (ca. 2,6 Millionen Blutzellen pro mm³ Blut) und zur ersten Häutungsphase hin ein sehr rasches Absinken der Zahlen (ca. 300 000 pro mm³ Blut) festgestellt. Ebenfalls wiesen die Zeiträume für die Erreichung der Kulminationspunkte in den entsprechenden Larvenstadien nur geringfügige Abweichungen auf. Die höchsten Hämozyten-Zahlen (1 630 000 pro mm³ Blut) wurden wiederum bei den Larven des III. Stadiums ermittelt, bei denen diesmal auch 12 Stunden vor der nächstfolgenden Häutung die geringsten Werte (72 000 pro mm³ Blut) auftraten.

Zur Feststellung des erfolgreichen bzw. nicht erfolgreichen Parasitierungsverlaufes wurden von den entsprechenden Wirtslarven im 48-Stunden-Rhythmus (vom Zeitpunkt der erfolgreichen Belegung an gerechnet) Blutaussstriche angefertigt und an Hand der in den Blutbildern auftretenden Veränderungen der Hämozytentypen der Wirkungsgrad der Abwehrreaktion bestimmt. In der Regel konnten bereits nach vier, spätestens aber nach zehn Tagen definitive Aussagen über den Charakter des Parasitierungsverlaufes gemacht werden. Die *Strongylogaster*-Larven, bei denen auf Grund der Veränderungen in den Blutbildern mit einer erfolgreich verlaufenden Parasitierung zu rechnen war, wurden ausgesondert und extra aufgezogen. Nachdem die Versuchstiere die Futterpflanzen verlassen und sich in die Borke eingebohrt hatten, wurden sie nach vier Wochen (im Ruhelarvenstadium) herauspräpariert, sezziert und zur Ermittlung des effektiven Parasitierungsgrades auf gekapselte Eier bzw. Primärlarven des Parasiten untersucht. (In diesem Zusammenhang sei vorweggenommen, daß sich die auf Grund der Veränderungen in den Blutbildern getroffenen Diagnosen bei 274 von 280 parasitierten *Strongylogaster*-Larven als richtig erwiesen hatten.)

In der Tabelle 15 sind die Ergebnisse dieser Untersuchungen zusammengefaßt dargestellt. Auffällig war, daß die höchsten Parasitierungserfolge bei Wirtslarven eintraten, die während oder 12 bis 24 Stunden nach einer Häutung belegt wurden; besonders traf das für das IV. Larvenstadium zu. Allerdings war zu beobachten, daß der Gesamtanteil des Parasitierungserfolges mit zunehmendem Alter der Wirtslarven (von 25% im II. bis auf 56% im V. Larvenstadium) anstieg. Die größten Abwehrerfolge konnten die parasitierten *Strongylogaster*-Larven also in den Zeiten der höchsten Hämozyten-Zahlen erzielen. Wie die entsprechenden Blutaussstriche ausweisen, traten in dieser Phase neben den Proleukocyten sehr zahlreiche Hämozyten der phagozytischen Gruppe auf, die im Gegensatz zu späteren Zeiten noch kein vakuolisiertes Zytoplasma hatten, nicht hypertrophiert waren und auch keinerlei andere Degenerationserscheinungen aufwiesen.

Offenbar handelte es sich um junge, aus den Proleukocyten hervorgegangene Zellen, die erst in der Folge, zu den Zeiten der Häutung, durch Phagocytose von in das Blut abgesonderten Stoffwechselprodukten oder histolysierende Gewebeiteilchen ihre „Aggressivität“ hinsichtlich der Teilnahme an Abwehrreaktionen einbüßten.

Beispielsweise wurden im III. Larvenstadium, 36 bis 60 Stunden nach der zweiten Häutung, sämtliche 30 Parasiteneier abgekapselt. Im IV. Stadium traf das nur für die Larven zu, die sich 72 Stunden nach der Häutung befanden, und im V. Larvenstadium waren die Abwehrerfolge am geringsten.

Aus diesen Versuchen, in denen 4 Tage alten, nicht befruchteten *Mesoleius niger*-Weibchen im 12stündigen Abstand kontinuierlich alle fünf Larvenstadien ihres Wirtes *Strongylogaster xanthoceros* unter Laborbedingungen zur Eiablage geboten wurden, geht hervor, daß ein Gesamtparasitierungserfolg von 51,2% erzielt wurde. Hinsichtlich des Eiablageverhaltens war eine deutliche Bevorzugung der Wirtslarven des III., IV. und nur zum Teil des V. Stadiums zu beobachten. Besonders günstige Bedingungen für einen erfolgreichen Parasitierungsverlauf waren zu den Zeiten der Häutungen der Wirtslarven gegeben, offenbar weil die Hämocyten-Zahlen relativ gering sind und weiterhin der Zustand der zum Teil bereits degenerierenden, phagocytären Hämocytentypen die Abwehrleistungen des Wirtes mindert oder verlangsamt.

11. Untersuchungen über die Wirksamkeit des Parasiten *Mesoleius niger* in verschiedenen Wirtspopulationen

In den bisherigen Darlegungen sind einige grundsätzliche Bedingungen für den Erfolg oder Mißerfolg einer Abwehrreaktion untersucht und festgestellt worden. Zweifellos gibt es jedoch noch eine Reihe anderer Faktoren und Möglichkeiten, die über den Ausgang des Wirt:Parasit-Verhältnisses bestimmen können.

So konnte beispielsweise SCHNEIDER (1950) bei seinen Untersuchungen über die Abwehrreaktionen von *Epistophe balteata* gegen *Diplazon laetatorius* erhebliche Schwankungen in den Abwehrleistungen je nach Herkunft des Zuchtmaterials beobachten. Des weiteren hat MULDREW (1953) bei Versuchen mit unterschiedlichen Temperaturen nachgewiesen, daß von *Mesoleius tenthredinis* parasitierte Larven der Lärchenblattwespe *Pristiphora erichsonii* unter höheren Temperaturen bessere Abwehrleistungen zeigten, während unter niedrigen Temperaturen ein höherer Prozentsatz der Parasiten zum Schlüpfen kam. Überhaupt sind in diesem Zusammenhang die Untersuchungen über die Abwehrreaktionen der Lärchenblattwespe *Pristiphora erichsonii* in Kanada gegen den importierten Parasiten *Mesoleius tenthredinis* von großem Interesse, da sie die Frage nach der unterschiedlichen Reaktionsfähigkeit verschiedener Populationen einer Wirtsart anschnitten.

Wie auch PETERSEN (1962) erwähnt, hat zunächst MULDREW (1953, 1956) auf ein Nachlassen der Wirksamkeit dieses Parasiten gegen die Lärchenblattwespen in Ontario, Manitoba, Saskatchewan, Alberta und einigen Gebieten der Lake States hingewiesen. Dabei reduzierte sich der effektive Erfolg des Parasiten, der 1940, anlässlich der beginnenden Massenvermehrung von *Pristiphora erichsonii*, etwa 75% betragen hatte, auf 5% im letzten untersuchten Fall 1953. Des weiteren berichtet MAW (1960) über ein Ansteigen der Abwehrleistung von *Pristiphora erichsonii* in England, wo 1959 bereits 29% der Parasiteneier abgekapselt wurden. Demgegenüber wurden in British Columbia (McLEOD, 1952) in den Maritimprovinzen (REEKS, 1954), Neufundland (MULDREW, 1956b) und im Staate New York

(DROOZ, 1957) keine Abnahmen in der Anfälligkeit der Lärchenblattwespen gegen ihren Parasiten festgestellt. Aufschlußreich sind in diesem Zusammenhang die vergleichenden Untersuchungen BRONSKILLS (1960) über den Verlauf der Embryonalentwicklung von *Mesoleius tenthredinis* in Wirtslarven von British Columbia und Manitoba, wonach bis zu 80 Stunden nach der Eiablage in der Embryonalentwicklung des Parasiten in den Wirtslarven aus beiden Gebieten keine Unterschiede festzustellen waren. Während in der Folgezeit in den Wirtslarven aus British Columbia die Entwicklung des Parasiten ungestört und normal verlief, wurde die weitere Parasitenentwicklung in den Wirtslarven aus Manitoba durch die Hämocytenreaktionen blockiert.

Bei ähnlichen Untersuchungen über den effektiven Parasitierungserfolg von *Mesoleius tenthredinis* bei den Lärchenblattwespen in den einander benachbarten Provinzen Manitoba und Saskatchewan stellten LEJEUNE & HILDAHL (1954) fest, daß in dem gesamten Gebiet die Stärke des Auftretens des Schädlings räumlich wie zeitlich sehr verschieden ist und weiterhin das Auftreten der Abwehrreaktion in den einzelnen Jahren und zwischen den untersuchten Gebieten starken Schwankungen unterliegt. Die Parasitierung durch *Mesoleius tenthredinis* beträgt oftmals über 50%, doch ist die Zahl der Parasiteneier, die zum Schlüpfen kommen (effektiver Parasitismus), selten größer als 5%.

Für die Ursachen des regional begrenzten Auftretens der Abwehrreaktion von *Pristiphora erichsonii* gegen *Mesoleius tenthredinis* in den kanadischen Zentralprovinzen liegt zur Zeit noch keine Erklärung vor.

1927 wurde in Manitoba noch ein effektiver Parasitismus von *Mesoleius tenthredinis* bis zu 88% gemeldet (CRIDDLE, 1928). 1940, als die gegenwärtig noch andauernden Massenvermehrungen begannen, war die Abwehrreaktion schon wesentlich stärker ausgebildet. Nach PETERSEN (1962) wurden in den dazwischen liegenden 13 Jahren keine näheren Untersuchungen über die Populationsbewegungen des Schädlings angestellt. In allen Untersuchungen über dieses Problem blieb allerdings der mögliche Einfluß genetischer Faktoren auf die Abwehrreaktion unberücksichtigt, nicht zuletzt wohl deshalb, weil sich *Pristiphora erichsonii* überwiegend parthenogenetisch vermehrt.

Zur Überprüfung der im vorhergehenden angeführten Probleme für die Verhältnisse *Strongylogaster*: *Mesoleius niger* wurde die Wirksamkeit des Parasiten in verschiedenen Populationen von *Strongylogaster xanthoceros* und *Strongylogaster lineata* untersucht. Da nun keinesfalls derartige Verhältnisse wie in Kanada vorlagen und auch im Rahmen dieser Arbeit keine umfangreicheren Erhebungen dieser Art möglich waren, konnte die Frage nach einer unterschiedlichen Abwehrleistung von *Strongylogaster* in den Untersuchungsgebieten der östlichen Berliner Umgebung nur in drei verschiedenen Biotopen vergleichsweise untersucht werden. Obwohl die einzelnen Standorte nur wenige Kilometer (12 und 28 km) voneinander entfernt liegen und somit von vornherein keine wesentlichen Abweichungen zu erwarten waren, zeitigten die 1961 bis 1963 durchgeführten diesbezüglichen Untersuchungen unterschiedliche Ergebnisse.

Entsprechend einer bereits vorliegenden Einteilung der genannten Untersuchungsgebiete in Kiefernwald-Typen, die von SCHWENKE (1952) vorgenommen wurde, sind die untersuchten Gebiete nach folgenden Gesichtspunkten voneinander unterschieden worden:

Biotop „A“ („Trocken“):

Moos-Beerkraut-Typ (trockene Variante), kleinere Bestände von *Pteridium aquilinum*, vereinzelt *Caluna vulgaris*, *Betula pendula* ohne *Sorbus aucuparia*, *Dryopteris* und *Luzula*.

Biotop „B“ („Mittelfeucht“):

Farn-Beerkraut-Typ, mit ausgedehnten Beständen an *Pteridium aquilinum*, stärkeres Unterholz von *Sorbus aucuparia*, *Sorbus torminalis*, *Betula pubescens* und zum Teil *Betula pendula* ohne *Festuca*, *Agrostis*, *Carex hirta* und *Fragaria*.

Biotop „C“ („Feucht“):

Kräuter-Beerkraut-Typ (feuchte Variante), mit weiträumigen üppigen Beständen an *Pteridium aquilinum*, zahlreichen *Sorbus*- und *Ulmus*-Arten, *Betula pubescens*, *Prunus padus*, *Alnus languinosa*, *Vaccinium vitis idaea*, *Vaccinium myrtillus*, *Pteris*, *Dryopteris* und *Luzula pilosa*.

Aus jedem dieser genannten Standorte sind während der drei Untersuchungs-jahre in den Monaten November/Dezember der jeweiligen Vegetationsperiode 111 Ruhelarven der beiden *Strongylogaster*-Arten aus der Borke von 45 bis 50 Kiefern geschnitten worden. Die Larven wurden im Laboratorium seziiert und unter dem Mikroskop auf gekapselte Eier bzw. Erstlarven des Parasiten *Mesoleius niger* untersucht. Da zu diesem Zeitpunkt die künftigen imaginalen Geschlechtsanlagen bereits deutlich erkennbar waren, konnte auch eine Trennung der Geschlechter vorgenommen werden. Es zeigte sich, daß bei einem Teil der untersuchten Ruhelarven die Geschlechtsanlagen noch nicht ausgebildet waren; offensichtlich handelte es sich dabei um die sogenannten „Überliegenden“, das heißt, um Ruhelarven von *Strongylogaster xanthoceros* und *Strongylogaster lineata*, die erst in der übernächsten oder in der drittnächsten Vegetationsperiode zur Metamorphose kamen.

In den Tabellen 16 bis 18 sind die Ergebnisse dieser Untersuchungen in übersichtlicher Form zusammengestellt. Dabei zeigte sich, daß etwa 40 bis 60% der Ruhelarven von *Mesoleius niger* parasitiert waren, wobei allerdings die Wirtslarven in zahlreichen Fällen mehrmals von dem Parasiten belegt wurden. Bezogen auf die Zahl der erfolgten Anstiche schwankte die Abwehrleistung der gesamten Wirtspopulationen zwischen 82 und 89%; der durchschnittliche effektive Parasitierungserfolg beträgt für den gleichen Zeitraum 15,4%.

Aufschlußreicher als diese Gesamtergebnisse sind jedoch die Vergleiche zwischen den Verhältnissen der effektiven Parasitierungserfolge von *Mesoleius niger* in den einzelnen Wirtspopulationen untereinander. Der Erfolg des Parasiten war bei den drei untersuchten Populationen des Kiefernwald-Types „B“ insgesamt um durchschnittlich 30% höher als bei denen der Gebiete „A“ und „C“. Ein Vergleich der Gesamtzahlen der erfolgten Belegungen der einzelnen Populationen zeigt, daß die Wirksamkeit des Parasiten im Kiefernwald-Typ „B“ ebenfalls um ca. 30% größer war. Demnach wäre zu schlußfolgern, daß der im letztgenannten Biotop ermittelte effektive Parasitierungsgrad von 20% auf das zahlenmäßig stärkere Auftreten von *Mesoleius niger* zurückzuführen ist.

Allerdings zeigt der Vergleich der Wirtspopulationen der Vegetationsperiode 1961 aus den Gebieten „A“ und „B“ nur einen geringfügigen Unterschied hinsichtlich der Zahl der erfolgten Belegungen (125 und 123), wobei demgegenüber der effektive Parasitierungsgrad (12,7% und 18,9%) eine Differenz von

29,5% zugunsten des Wirkungsgrades des Parasiten in der Wirtspopulation des Standortes „B“ aufweist.

Ein ähnliches, nur nicht so deutliches Beispiel bietet der Vergleich der Verhältnisse des Standortes „B“ mit dem Standort „C“, wonach sich ein um 35% größerer Wirkungsgrad des Parasiten in der Wirtspopulation des Gebietes „B“ ergibt.

Aus diesen Feststellungen ließe sich demnach für die *Strongylogaster*-Population aus dem Farn-Beerkraut-Typ („B“) des Kiefernwaldes gegenüber den anderen beiden Typen zusammen ein durchschnittlich 32,3% geringerer effektiver Parasitierungserfolg ermitteln.

Wenn auch diese aufgezeigten Unterschiede in den Wirtspopulationen aus der Vegetationsperiode 1961 bei denen aus den Jahren 1962 und 1963 nicht so deutlich auftraten, läßt sich doch zumindest die gleiche Tendenz erkennen. Da jedoch in dem untersuchten Wirtsmaterial ohne Zweifel auch überliegende Ruhelarven aus den Populationen 1959 und 1958 vorlagen, treten in den erzielten Ergebnissen ungewollt auch Teilverhältnisse aus diesen Jahren mit in Erscheinung. (Wie schon erwähnt, ist eine Unterscheidung, aus welcher Jahrespopulation die Ruhelarven stammen, nicht möglich). Weiterhin war es unmöglich, den jeweiligen Wirkungsgrad der Ektoparasiten *Cubocephalus anatorius* und *Cubocephalus distinctor* aus den Vorjahren zu ermitteln. Somit wird also eine verbindliche Aussage über die unterschiedliche Abwehrleistung und den effektiven Parasitierungserfolg von *Strongylogaster*-Populationen in verschiedenen Biotopen und Vegetationsperioden außerordentlich erschwert. Die ermittelten Gesetzmäßigkeiten für einen erfolgreichen Parasitierungsverlauf leiten eher zu der Auffassung, daß die festgestellten Schwankungen im effektiven Parasitierungserfolg des Parasiten auf einen vorwiegend durch abiotische Faktoren bedingten unterschiedlichen Wirkungsgrad des Parasiten *Mesoleius niger* zurückzuführen sind.

12. Die besondere Wirtsspezifität von *Mesoleius niger*

Für das Wirt:Parasit-Verhältnis *Strongylogaster xanthoceros*, *Strongylogaster lineata*: *Mesoleius niger* handelt es sich um einen Fall, bei dem der Parasit in seinem normalen Wirt heftigen Abwehrreaktionen ausgesetzt ist. Die bisherigen Erörterungen haben gezeigt, daß dem Parasiten Möglichkeiten geboten werden, den Abwehrreaktionen seines Wirtes mehr oder weniger aktiv zu begegnen; dabei bilden der Zustand der Wirtshämolymphe und der Grad der Embryonalentwicklung im Parasitenei die ausschlaggebenden Faktoren für den Ausgang des Parasitierungsverlaufes.

In diesem Zusammenhang wäre es natürlich interessant gewesen, zu erfahren, inwieweit *Mesoleius niger* in anderen Wirten ebenfalls und wenn, in welchem Umfang, Abwehrreaktionen ausgesetzt ist.

Dazu wurden seit 1960, parallel zu den Untersuchungen über hämoctäre Abwehrreaktionen, im Rahmen der Arbeiten zur faunistischen Erfassung der Blattwespen des Kiefernwald-Biotops die Parasiten von insgesamt 129 Blatt-

wespenarten ermittelt. Bis zum gegenwärtigen Zeitpunkt konnte darunter in keinem einzigen Fall *Mesoleius niger* festgestellt werden. Da die Arbeiten im wesentlichen als abgeschlossen gelten können, wäre zu schlußfolgern, daß in den Untersuchungsgebieten, Kiefernwälder der östlichen Berliner Umgebung, *Mesoleius niger* ausschließlich nur in den genannten *Strongylogaster*-Arten parasitiert.

Auf Grund der oftmals sehr unterschiedlichen Phänologie und zum Teil auch der Lebensweise der Larven der genannten 129 Blattwespenarten ist eine Parasitierung durch *Mesoleius niger* unter natürlichen Verhältnissen teilweise ausgeschlossen.

Zur Prüfung der Frage, ob überhaupt, wenn auch unter mehr oder weniger unnatürlichen Bedingungen eine Parasitierung anderer Wirtslarven erfolgen kann, wurden 1 bis 10 Tage alten befruchteten und nichtbefruchteten *Mesoleius*-Weibchen unter Laborbedingungen die Larven von insgesamt 35 Blattwespen-Arten zur Eiablage angeboten. Die Resultate waren ebenfalls negativ, in keinem einzigen Fall kam es zu einer erfolgreichen Belegung; mit nur wenigen Ausnahmen nahmen die Parasitenweibchen gar keine Notiz von den in ihrer unmittelbaren Nähe befindlichen Wirtslarven. Selbst die Blattwespenlarven der Gattung *Pristiphora*, in denen doch die zur gleichen Gattung gehörende und in ihrem biologischen Verhalten sehr ähnliche Art *Mesoleius tenthredinis* parasitiert, wurden von *Mesoleius niger* nicht zur Eiablage angenommen.

Die erwähnten Ausnahmen beziehen sich auf die Blattwespen-Arten *Arge pagana*, *Arge berberides*, *Nematus pavidus* und *Croesus septentrionalis*. Obwohl jüngere Parasitenweibchen den verschiedenen Larvenstadien dieser Arten ebenfalls keine Aufmerksamkeit zuteil werden ließen, war bei 9 Tage alten befruchteten Weibchen ein ganz anderes Verhalten zu beobachten; unmittelbar nachdem sie mit den entsprechenden Wirtslarven zusammengebracht wurden, stürzten sie sich auf diese und stachen sie blitzschnell an. So kurz auch die Zeit war, in der die Parasitenweibchen mit der für sie fremden Wirtslarve in Berührung kamen, zeigten sie doch nach dem Anstich ein ganz eigentümliches Verhalten: Bereits nach wenigen Minuten liefen und schwirrten die Tiere äußerst lebhaft und aufgeregt in der Petrischale umher, um nach etwa 15 Minuten, nach einigen krampfartigen Zuckungen, zu keiner selbständigen Bewegung mehr fähig, in einen Zustand völliger Starre zu verfallen. Diese Erscheinung legte sich nach einigen Stunden, und am anderen Tag zeigten die Weibchen wieder ein vollkommen normales Verhalten. Wie bereits erwähnt, waren diese Erscheinungen unter den gleichen Voraussetzungen in allen vier Fällen zu beobachten. Die trotz allem abgelegten Eier kamen in den genannten Wirtslarven nicht zur Entwicklung und wurden bei der späteren Sektion der Larven als stark deformierte und zusammengeschrumpfte Gebilde in der Körperhöhle wiedergefunden. Selbstverständlich ist es nicht möglich, ohne spezielle Untersuchungen durchgeführt zu haben, eine verbindliche Deutung dieses Phänomens zu geben. Unter Umständen wäre an eine humoral bedingte „Giftwirkung“ zu denken; denn die

Beobachtung, daß die Parasiteneier nicht zur Entwicklung kamen, ist doch sehr eigenartig und bedeutsam.

Die umfangreichen jahrelangen Untersuchungen an den im gleichen Biotop vorkommenden zahlreichen Blattwespen-Arten (und den unten aufgeführten Lepidopteren-Arten) haben gezeigt, daß als Wirte von *Mesoleius niger* nur *Strongylogaster xanthoceros* und *Strongylogaster lineata* in Frage kommen. Auf Grund dieser bemerkenswert strengen Wirtsspezifität war es also nicht möglich, die eventuellen Abwehrreaktionen anderer Wirte gegen *Mesoleius niger* zu studieren.

(Die nach der beschriebenen Versuchsanordnung getesteten Wirtsarten sind in der nachfolgenden Übersicht aufgeführt.)

Übersicht der Blattwespen- und Lepidopteren-Arten, die unter Laborbedingungen *Mesoleius niger* zur Parasitierung geboten wurden

Arge pagana (PANZER, 1798)
Arge berberides (SCHRANK, 1802)
Cimbex femorata (LINNAEUS)
Cimbex connata (SCHRANK, 1776)
Monosoma pulverata (RETZIUS, 1783)
Empria candida (FALLÉN, 1807)
Empria baltica (CONDÉ, 1934/1940)
Eriocampa ovata (LINNAEUS)
Rhogogaster punctulata (KLUG, 1814)
Tenthredo ferruginea (SCHRANK, 1776)
Pachyprotasis simulans (KLUG, 1814)
Cladius pectinicornis (LINNAEUS)
Priophorus pallipes (LEPELETIER, 1823)
Priophorus pilicornis (CURTIS, 1833)
Trichiocampus viminalis (LINNAEUS)
Hemichroa crocea (GEOFFROY, 1785)
Platycampus luridiventris (FALLÉN, 1808)
Dineura virididorsata (RETZIUS, 1783)
Dineura stilata (KLUG, 1814)
Stauronematus compressicornis (FABRICIUS, 1804)
Pristiphora moesta (ZADDACH, 1876)
Pristiphora geniculata (HARTIG, 1840)
Pristiphora conjugata (DAHLBOM, 1835)
Pristiphora testacea (JURINE, 1807)
Pristiphora melanocarpa (HARTIG, 1840)
Pristiphora pallipes (LEPELETIER, 1823)
Pristiphora laricis (HARTIG, 1837)
Pristiphora erichsonii (HARTIG, 1837)

Pristiphora wesmaeli (TISCHBEIN, 1853)
Nematinus luteus (PANZER, 1798)
Croesus septentrionalis (LINNAEUS)
Croesus latipes (VILLARET, 1837)
Nematus pavidus (LEPELETIER, 1823)
Nematus tibialis (NEWMAN)
Nematus melanaspis (HARTIG, 1840)

Lepidoptera

Phalera bucephala (LINNAEUS, 1758)
Endromis versicolora (LINNAEUS, 1758)
Lasiocampa quercus (LINNAEUS, 1758)
Macrothylacia rubi (LINNAEUS, 1758)
Porthesia similis (FUESSL, 1775)
Gastropacha quercifolia (LINNAEUS, 1758)
Aglia tau (LINNAEUS, 1758)
Cerura vinula (LINNAEUS, 1758)
Harpyia hermelina (GOEZE, 1781) (*Cerura bifida* (HÜBNER, 1785))
Eudia pavonia (LINNAEUS, 1761)
Notodonta ziczac (LINNAEUS, 1758)
Notodonta dromedarius (LINNAEUS, 1758)
Lophopterix camelina (LINNAEUS, 1758)
Pheosia tremula (CLERCK, 1759)
Drepana falcataria (LINNAEUS, 1761)
Apatele psi (LINNAEUS, 1758)
Lycia hirtaria (CLERCK, 1759) (*Biston hirtarius* (LINNAEUS, 1761))

13. Die Bedeutung des Blutbildes parasitierter Insektenwirte für die Kontrolle der Wirksamkeit des Parasiten im Rahmen der biologischen Bekämpfung von Schadinsekten

Auf die allgemeine Bedeutung sowie auf den gegenwärtigen Stand der Kenntnisse über die hämolytischen Reaktionen des Wirtes auf Eier und Larvenstadien endoparasitischer Insekten für die Praxis der biologischen Bekämpfung ist bereits hingewiesen worden.

Grundsätzlich wurde dabei festgestellt, daß der Wirtsorganismus die Eiablage eines Endoparasiten wie das Eindringen eines Fremdkörpers (ECKSTEIN, 1930) mit Abwehrreaktionen beantwortet. Sie haben die geringste Wirksamkeit, wenn die Parasiten bereits als Erstlarve mit den Hämocyten in Berührung kommen, sie sind meist noch schwach, wenn sehr junge Wirtsstadien befallen werden oder Gregärparasitismus hohe Hemmstoffquanten in den Wirtsorganismus bringt, der Wirt durch Krankheiten, Super- oder Multiparasitismus geschwächt oder durch den Einfluß abiotischer Faktoren in seiner Konstitution geschädigt ist. Die Abwehrreaktion verläuft auch erfolglos bei sehr rascher Entwicklung des Parasiten. Von den endoparasitischen Insekten dürften demnach einige Hymenopteren (z. B. *Diplazon laetatorius* (SCHNEIDER, 1950)) und Tachinen mit sehr kurzer Entwicklungszeit größere Erfolgsaussichten haben als vor allem Parasiten, die sich einer langen Diapause des Wirtes im ersten Larvenstadium angeglichen haben. (PETERSEN, 1962); weiterhin, wenn die Parasiten nur die ältesten Larvenstadien des Wirtes belegen und häufig durch Superparasitismus schlechte Entwicklungsbedingungen gegeben sind, oder wenn die Schmarotzer durch Multiparasitismus ausgeschaltet werden (FISCHER, 1959).

Aus allen Untersuchungen, die zu diesen Erkenntnissen führten, ist nicht ersichtlich, inwieweit bezüglich der Wirksamkeit der Abwehrreaktion die allgemeingültigen gesetzmäßigen Zusammenhänge, die zwischen dem jeweiligen Zustand der Wirtshämolymphe und dem der Embryonalentwicklung des Parasiten wirken, zur Beurteilung mit herangezogen wurden. Wie die Untersuchungen über die hämocyten Abwehrreaktionen von *Strongylogaster xanthoceros* und *Strongylogaster lineata* gegen ihren gemeinsamen Parasiten *Mesoleius niger* ergeben haben, ist die Wirksamkeit der Abwehrreaktion abhängig von den quantitativen Schwankungen der Hämocytenzahlen während der Larvalentwicklung des Wirtes, in der Hauptsache aber von den in diesem Zusammenhang auftretenden qualitativen Veränderungen der Hämolymphe, besonders der phagozytischen Hämocytentypen.

Überhaupt liegen keinerlei Arbeiten vor, die sich mit den durch die Parasitierung hervorgerufenen Veränderungen im Blut des Wirtes befassen. Die hinsichtlich dieser Frage durchgeführten speziellen Untersuchungen an der Hämolymphe von *Strongylogaster* haben gezeigt, daß die Anwesenheit des Parasiten eies, besonders aber der Primärlarve, in der Hämolymphe der parasitierten Wirtslarve Veränderungen bewirken, die als signifikante Merkmale im Blutbild erkannt werden können.

Ohne nochmals auf die in den vorherigen Kapiteln ausführlich geschilderte, angenommene Beeinflussung der Hämocyten durch die Speichelsekrete der Primärlarve näher einzugehen, sei nur erwähnt, daß bereits wenige Stunden nachdem die Parasitenlarve mit der Wirtshämolymphe in Berührung kam, in den entsprechenden Blutaussstrichen unförmig vergrößerte phagozytäre Mikro- und Makronucleocyten in großer Zahl beobachtet werden konnten, die unter Auflösung ihrer Zellkerne degenerierten und sich zu plasmoidalen Aggregaten zusammenschlossen. Diese Erscheinung griff im weiteren Parasitierungsverlauf auch auf andere Hämocytentypen über, und der Anteil an spezialisierten Blutelementen verringerte sich rapide und führte schließlich soweit, daß nach einigen Tagen der Anwesenheit der Parasitenlarve fast nur noch pathologisch veränderte ellipsen- oder spindelförmige Proleukocyten nachzuweisen waren,

deren Auftreten als sicherstes Merkmal für einen erfolgreichen Parasitierungsverlauf gewertet werden kann.

Wie bereits geschildert, konnte die Signifikanz dieser Erscheinungen in einer umfangreichen Untersuchung an einigen hundert Beispielen nachgewiesen werden, wobei auch festgestellt wurde, daß diese Veränderungen für die Verhältnisse *Strongylogaster* typisch und klassifizierbar sind. Unter Umständen konnten bereits nach etwa 96 Stunden (vom Zeitpunkt des Anstiches an gerechnet) definitive Angaben über den Ausgang des Parasitierungsverlaufes gemacht werden.

Es liegt die Frage nahe, inwieweit diese Methode auch für andere gleichartige Fälle anzuwenden ist; denn damit könnte eine dringende Forderung der biologischen Bekämpfungsforschung nach einer schnellen und exakten Kontrolle der Wirksamkeit eines zum Einsatz gelangten biologischen Mittels unter Umständen erfüllt werden.

Es sei gleich vorweggenommen, daß derartige Untersuchungen bisher noch nicht erfolgen konnten, da der endgültige Beweis für die Verbindlichkeit dieses Verfahrens erst in der letzten Vegetationsperiode (1964) erarbeitet wurde.

Abgesehen von der Bedeutung für die Prüfung der Wirksamkeit eines zur Bekämpfung seines Wirtes eingesetzten Parasiten gaben einige Beobachtungen, die an der Hämolymphe von verschiedenen phytophagen Schadinsekten, z. B. *Leptinotarsa decemlineata* SAY (Coleoptera), *Phalera bucephala* LINNAEUS (Lepidoptera) und einer Anzahl von Tenthrediniden, angestellt wurden, Hinweise, die auf die Rolle des Blutes bei der Abwehr von verschiedenen pathogenen Mikroorganismen aufmerksam machen. Dabei traten in den Blutaussstrichen von nachweislich an einer Bakteriose erkrankten Larven des Kartoffelkäfers zahlreiche phagocytische Mikronucleocyten auf, die einen Teil der im Blutplasma flottierenden Bakterien phagocytiert hatten. Die Blutaussstriche von Larven aus verschiedenen Krankheitsstadien wiesen deutliche Unterschiede auf, so daß der Krankheitsverlauf anhand der Blutbilder verfolgt werden konnte.

Ähnliche Beobachtungen wurden in Blutaussstrichen von an der sogenannten „Schlaffsucht“ erkrankten *Phalera bucephala*-Raupen gemacht; wiederum konnte anhand der pathologischen Veränderungen bestimmter Hämocytentypen der Grad der Krankheit bestimmt werden.

Diese Beispiele, die gleichzeitig für eine Anzahl weiterer stehen, führten zu der Schlußfolgerung, daß in Anlehnung an humanhämatologische Praktiken an die Möglichkeit zu denken wäre, auf Grund von histochemisch determinierten Blutbildern verbindliche Aussagen über exogen inszenierte Störungen im Stoffwechselgeschehen des Insektenorganismus zu erhalten!

Schon vom heutigen Stand der Kenntnisse der Insektenhämolymphe wäre es eigentlich möglich, den allgemeinen Gesundheitszustand einer Schädlingspopulation unter Zugrundelegung eines repräsentativen Querschnittes an Hand von entsprechenden Blutbildern einzuschätzen oder die Wirksamkeit eines zum Einsatz gelangten Mittels, sei es nun chemischer oder biologischer Natur, zu beurteilen. In diesem Zusammenhang sei darauf verwiesen, daß in der Sowjetunion

diese Verfahrensweise als Prognose-Methode für den Goldafter (*Euproctis chrysorrhoea* LINNAEUS) bereits seit einiger Zeit mit Erfolg praktiziert wird.

Abschließend sei noch eine Beobachtung erwähnt, die unter Umständen darauf hindeutet, daß die Hämolymphe wahrscheinlich bei den Immunitätserscheinungen bestimmter Insekten-Arten gegenüber einigen Insektiziden auch eine gewisse Rolle spielen könnte. Bei den Sektionen von Ruhelarven von *Strongylogaster xanthoceros* und *Strongylogaster lineata*, die im Winter 1962/1963 aus einem bestimmten Kiefernwald-Gebiet eingetragen wurden, fanden sich in der Körperhöhle eine riesige Zahl von winzig kleinen, melanotischen Tumoren, deren Bildung nach dem bisher Bekannten auf die Abkapselung von (durch die Phagocytosetätigkeit überforderten) degenerierenden Hämocyten zurückzuführen ist.

Für diese auffällige Erscheinung konnte bisher keine Erklärung gefunden werden, es sei denn, sie wird mit der im Frühsommer 1962 zur Fraßzeit der *Strongylogaster*-Larven in diesem Gebiet durchgeführten Begiftungsaktion gegen die Forleule in Zusammenhang gebracht, wobei es denkbar wäre, daß die mit der Nahrung aufgenommenen Giftstoffe in das Blut gelangten und dort von den entsprechend spezialisierten Hämocytentypen phagocytiert und anschließend abgekapselt wurden.

Zusammenfassend läßt sich aus den dargelegten Untersuchungsergebnissen und den angeführten Beobachtungen schlußfolgern, daß die durch Endoparasitismus oder bestimmte Mikroorganismen hervorgerufenen Veränderungen in der Wirtshämolymphe unter bestimmten Umständen, ähnlich wie in der Humanhämatologie, als diagnostisches Mittel für die Beurteilung des Gesundheitszustandes des Wirtsorganismus herangezogen werden können.

V. Ergebnisse

Die Untersuchungen über die Abwehrreaktionen des Blutes von *Strongylogaster xanthoceros* (STEPHENS) und *Strongylogaster lineata* (CHRIST) gegen ihren gemeinsamen Parasiten *Mesoleius niger* (GRAVENHORST) haben gezeigt, daß ein Parasit auch in seinem normalen Wirt heftigen Abwehrreaktionen ausgesetzt ist.

Dabei werden die in die Körperhöhle der Wirtslarve eingedrungenen Parasiteneier mit dichten Hüllen von Blutzellen umgeben, die in der Folge durch Melaninbildungen eine kompakte undurchdringliche Kapsel bilden, wodurch der Fortgang der Embryonalentwicklung des Parasiten verhindert werden kann.

Am Beispiel eines erfolgreichen Parasitierungsverlaufes konnte wahrscheinlich gemacht werden, daß als eigentliche Todesursache für den Parasiten weniger die völlige Einkapselung durch Blutzellen, als vielmehr die dadurch bedingte Unterbrechung des Stoffaustausches zwischen dem Parasitenei und der Wirtshämolymphe anzusehen ist.

Die näheren Untersuchungen über den Verlauf der kapselbildenden Hämocytenreaktionen und ihr Einfluß auf die Entwicklung des Parasiten haben ge-

zeigt, daß für einen Erfolg oder Mißerfolg der Parasitierung (oder Abwehrreaktion) der Zustand der Embryonalentwicklung im Parasitenei von ausschlaggebender, primärer Bedeutung ist.

Im Gegensatz zu jüngeren sind ältere Parasiteneier, in denen bereits eine funktionstüchtige Serosa entwickelt ist, in der Lage, besonders über der Mikropyle die Bildung einer zusammenhängenden undurchlässigen Hämocytenschicht zu behindern, wodurch der notwendige Stoffaustausch des Parasiteneies mit der Wirtshämolymphe aufrecht erhalten werden kann. Damit ist der Fortgang der Embryonalentwicklung des Parasiten gewährleistet, und in der Folge ist es der noch innerhalb der Kapsel schlüpfenden Primärlarve möglich, diese zu sprengen und zu verlassen. Die Schmarotzerlarve wandert in das Fettkörpergewebe der Wirtslarve ein und kann, wahrscheinlich durch Speichelsekretion, nicht nur weiteren Hämocytenreaktionen aktiv begegnen, sondern bewirkt bis zu einem gewissen Grade eine allmähliche Zerstörung der Hämocyten. Während der Diapause-Entwicklung der Wirtslarve, die mehrere Jahre dauern kann, stagniert die Entwicklung der Parasitenlarve und nimmt erst nach Beendigung der Wirtsdiapause ihren Fortgang.

Zur Kenntlichmachung der an der Kapselbildung beteiligten Hämocyten-typen wurden, der Klassifikation der Blutzellen durch WIGGLESWORTH (1959) folgend, zahlreiche Experimente und Untersuchungen über die Zusammensetzung und die bei der Parasitierung auftretenden Veränderungen des Blutes angestellt. Als deren Ergebnis konnte festgestellt werden, daß in der Hämolymphe von *Strongylogaster xanthoceros* und *Strongylogaster lineata* hauptsächlich die zur phagocytischen Gruppe gehörenden Mikronucleocyten, Makronucleocyten, Plasmatoocyten und Amöbocyten an der Einkapselung des Parasiteneies beteiligt sind, wobei dieser Vorgang nichts mit Phagocytose zu tun hat.

In die Körperhöhle der *Strongylogaster*-Larven künstlich eingeführte Fremdkörper rufen nachweislich keine Hämocytenreaktionen hervor, deshalb wurde die Abwehrreaktion gegen Eier von *Mesoleius niger* als eine aktive, gegen den Parasiten direkt gerichtete Reaktion gewertet, wobei als auslösender Faktor die Existenz eines vom Parasitenei produzierten stofflichen Prinzips angenommen wurde.

Die kontinuierlich in 12stündigem Rhythmus durchgeführten quantitativen Bestimmungen der relativen Hämocyten-Zahlen während der gesamten Larvalentwicklung von *Strongylogaster* haben ergeben, daß während der einzelnen Larvenstadien quantitative Schwankungen der Hämocyten auftreten, die augenscheinlich mit den einzelnen Häutungsvorgängen in engem Zusammenhang stehen; in Abhängigkeit davon konnten gleichfalls zyklische qualitative Veränderungen in der Zusammensetzung der Hämolymphe festgestellt werden.

Erstmalig wurden diese Erscheinungen mit der unterschiedlichen Wirksamkeit der Abwehrreaktion auf den Parasitierungsverlauf in Zusammenhang gebracht und die daraus resultierenden Schlußfolgerungen in mehreren Versuchen getestet. Die somit erzielten Ergebnisse führten zu folgenden Gesetzmäßigkeiten über die Wirksamkeit der Abwehrreaktion:

1. Der Erfolg oder Mißerfolg einer Parasitierung ist abhängig von einem optimalen Entwicklungszustand des zur Ablage gelangenden Parasiteneies.
2. Die Wirksamkeit der Abwehrreaktion ist abhängig von den quantitativen Schwankungen der Hämocytenzahlen und den damit im Zusammenhang auftretenden qualitativen Veränderungen in der Hämolymphe, besonders hinsichtlich der phagocytischen Hämocytentypen.
3. Danach sind besonders günstige Bedingungen für einen erfolgreichen Parasitierungsverlauf während der Häutungsphasen gegeben; demgegenüber ist die Abwehrreaktion zu den Zeiten der höchsten Hämocyten-Zahlen am stärksten.

In den Jahren 1961 bis 1963 wurden die Abwehrleistungen von verschiedenen *Strongylogaster*-Populationen in drei räumlich voneinander getrennten unterschiedlichen Kiefernwald-Typen der östlichen Berliner Umgebung untersucht. Die festgestellten Unterschiede und Schwankungen im effektiven Parasitierungserfolg von *Mesoleius niger* wurden auf Grund der oben genannten Gesetzmäßigkeiten auf einen vorwiegend durch abiotische Faktoren bedingten unterschiedlichen Wirkungsgrad des Parasiten zurückgeführt.

Von *Mesoleius niger* parasitierte *Strongylogaster*-Larven weisen in ihrem Blut Veränderungen auf, die unter Anwendung spezieller Färbemethoden in entsprechenden Blutaussstrichen kenntlich gemacht werden können. Umfangreiche Untersuchungen haben gezeigt, daß diese Veränderungen typisch und klassifizierbar sind und zur Bestimmung der jeweiligen Phase des Parasitierungsverlaufes benutzt werden können.

In diesem Zusammenhang wurde auf die Möglichkeit hingewiesen, in Anlehnung an humanhämatologische Praktiken, die durch die Anwesenheit des Parasiten oder pathogener Mikroorganismen hervorgerufenen Veränderungen im Blutbild des Wirtes als diagnostisches Verfahren für eine schnelle und exakte Kontrolle der Wirksamkeit eines im Rahmen der biologischen Schädlingsbekämpfung zum Einsatz gelangten biologischen Mittels zu verwerten.

Zusammenfassung

Die Untersuchungen tragen zur Klärung der Fragen der Abwehrreaktionen des Insektenblutes gegen endoparasitische Insektenarten bei. — Sie haben gezeigt, daß ein Parasit auch in seinem normalen Wirt heftigen Abwehrreaktionen ausgesetzt ist. Die in die Körperhöhle der Wirtslarve eingedrungenen Parasiteneier werden mit dichten Hüllen von Blutzellen umgeben, die in der Folge durch Melaninbildungen eine kompakte und undurchdringliche Kapsel bilden, wodurch der Fortgang der Embryonalentwicklung des Parasiten verhindert werden kann. Die dadurch bedingte Unterbrechung des Stoffaustausches zwischen dem Parasitenei und der Wirtshämolymphe wird als eigentliche Todesursache angesehen. Für den Ausgang des Parasitierungsverlaufes wurden folgende Gesetzmäßigkeiten ermittelt: Der Erfolg einer Parasitierung ist abhängig von einem optimalen Entwicklungszustand des zur Ablage gelangenden Parasiteneies. Die Wirksamkeit der Abwehrreaktionen ist abhängig von den quantitativen Schwankungen der Hämocytenzahlen und den damit im Zusammenhang auftretenden qualitativen Veränderungen in der Hämolymphe, besonders hinsichtlich der phagocytischen Hämocytentypen. Danach sind besonders günstige Bedingungen für einen erfolgreichen Parasitierungsverlauf während der Häutungsphasen gegeben; demgegenüber sind die Abwehrreaktionen des Wirtes zu den Zeiten der höchsten Hämocytenzahlen am stärksten.

Summary

This study deals with problems of the defensive reactions of insect blood against endoparasitic species of insects. — It shows that also in its normal host the parasite meets with vigorous defensive reactions. The parasite eggs invading the body of the host larva are coated with dense layers of blood cells which form melanin and thus eventually produce a compact and impenetrable capsule that impedes the embryonic development of the parasite. This interruption of the exchange of substances between the parasite egg and the hemolymph of the host is regarded as the real cause of its death. The following rules are established for the result of the parasitisation: The survival of the parasite egg requires an optimum degree of development at oviposition. The effectiveness of the defensive reactions depends on the quantitative variations in the number of hematocytes and the qualitative changes of the hemolymph connected with them, especially with regard to the phagocytic types of hematocytes. It appears that the moulting phases offer the most favourable conditions for successful parasitising, while the defensive reactions of the host are strongest in the periods with the greatest number of hematocytes.

Резюме

Проведенные исследования являются вкладом в выяснение вопроса защитных реакций крови насекомых против эндопаразитических видов насекомых. Исследования показали, что паразит подвержен воздействию сильных защитных реакций и в теле своего обычного хозяина. Попавшие в тело личинки яйца паразита обволакиваются плотной оболочкой, состоящей из кровяных клеток, которые в результате образования меланина превращаются затем в компактную, непроницаемую капсулу, что может помешать эмбриональному развитию паразита. Вызванное этим нарушение обмена веществ между яйцом паразита и гемолимфой хозяина считается собственно причиной смерти. Для исхода паразитирования были установлены следующие закономерности: успешность или безуспешность паразитирования зависит от оптимального состояния развития отложенного на хозяине яйца паразита. Действенность защитных реакций зависит от колебаний числа гемоцитов и возникающих в связи с ними качественных изменений гемолимфы, особенно, в отношении фагоцитных типов гемоцитов. Следовательно, особенно благоприятные условия для успешного паразитирования создаются в период линьки; напротив, защитные реакции хозяина наиболее сильны в момент наивысшего числа гемоцитов.

Literatur

- BENSON, R. B., Symphyta. In: Handbooks for the identification of British insects. Hymenoptera. 6, Part 2 (a), London, 47 pp.; 1951. — Part 2 (b), London, 81 pp.; 1952.
- BESS, W. A., Investigations on the resistance of mealy bugs (Homoptera) to parasitization by internal hymenopterous parasites, with special reference to phagocytosis. Ann. ent. Soc. Amer., 32, 189—226; 1939.
- BEUTLER, R., Über den Blutzucker der Bienen. Ztschr. vergl. Physiol., 24, 71—115; 1936.
- BODINE, J. H., pH des Blutes von Heuschrecken. Biol. Bull., 51, 363—369; 1926.
- BODINE, J. H. et al., Prottyrosinase und Tyrosinase im Ei von *Melanopus*. Journ. Cell. Comp. Physiol., 11, 409—423; 1938; 12, 71—84; 1938; 18, 151—160; 1940; Journ. Gen. Physiol., 24, 99—103; 423—432; 1940.
- BOESE, G., Der Einfluß tierischer Parasiten auf den Organismus der Insekten. Ztschr. Parasitenk., 8, 243—284; 1935.
- BOWERBANK, J., Observations on the Circulation of the Blog in Insects. Ent. Mag., 1, 239—244; 1833.

- BRECHER, L., Die organischen Bestandteile des Schmetterlingspuppenblutes (*Sphinx pinastri*, *Pieris brassicae*). Biochem. Ztschr., **211**, 40—64; 1929.
- BRISCHKE, C. G. A. & ZADDACH, G., Beobachtungen über die Arten der Blatt- und Holzwespen. 2. Abh. Schriften Physikal. Oek. Ges. Königsberg, **4**, 83—124; 1863.
- BRONSKILL, J. F., The capsule and its relation to the embryogenesis of the Ichneumonid parasitoid *Mesoleius tenthredinis* MORL. in the larch sawfly, *Pristiphora erichsonii* (HTG.) (Hymenoptera: Tenthredinidae). Can. Journ. Zool., **38**, 769—775; 1960.
- BROOKS, C. C., Recovery from parasitism. Nature, **125**, 14—15; 1930.
- CAMERON, G. R., Inflammation in the caterpillars of Lepidoptera. Journ. Path. Bact., **38**, 441—446; 1934.
- CARPENTIER, L., Notes sur quelques larves de Tenthredinides. Mém. Soc. Linn. Nord France, **7**, 254—286; 1886—1888.
- CARUS, C. G., Entdeckung eines deutlichen Blutlaufes in den Insectenlarven. Isis von OKEN, **20**, 317—319; 1827.
- CASPARI, E., Gen, das die Augenfarbe kontrolliert: *Ephesia*, Lep. Arch. Entw. Mech., **130**, 353—381; 1933.
- CHORINE, V., Immunität bei Insekten: *Galleria*, Lep. Bull. Biol. Fr. Belg., **65**, 381—393; 1931.
- CORDIER, R., Melanin-Pigmente. Ann. Bull. Soc. Roy. Sci. Méd. Nat. Bruxelles, **43**—57; 1928.
- CRIDDLE, N., The introduction and establishment of the larch sawfly parasite, *Mesoleius tenthredinis* MORLEY, into southern Manitoba (Hymenoptera). Can. Ent., **60**, 51—53; 1928.
- CUENOT, L., Reflexbluten. Arch. Zool., **4**, 655—680; 1896.
- DANNEEL, R., Melaninbildung: *Drosophila*. Biol. Zbl., **63**, 115—119, 377—394; 1946.
- DENNELL, R., Steuerung der Tyrosinase-Aktivität bei *Calliphora*. Proc. Roy. Soc. (B), **136**, 94—109; 1949.
- DROOZ, A. T., Larch sawfly investigations in Minnesota, 1952. Journ. econ. Ent., **46**, 826—828; 1953.
- , The importance of *Mesoleius tenthredinis* MOR., a parasite of the larch sawfly in New York State. Journ. econ. Ent., **50**, 212; 1957.
- ECKSTEIN, K., Abwehr gegen Tachineninfektion. Zentralbl. Bakt. Parasitenk., (II), **57**, 61—70; 1922.
- , Ein Beitrag zur experimentellen Parasitologie der Insekten. Ztschr. Parasitenk., **2**, 571—582; 1930.
- ENSLIN, E., Die Tenthredinoidea Mitteleuropas. Dtsch. Ent. Ztschr., Beih. 1912—1917, 790 pp.; 1918.
- ERMIN, R., Über Bau und Funktion der Lymphocyten bei Insekten (*Periplaneta americana* L.). Ztschr. Zellforsch. Mikrosk. Anat., **29**, 5, 613—669; 1939.
- ESCHERICH, K., Die Forstinsekten Mitteleuropas. **5**, Berlin, X & 746 pp.; 1942.
- FISHER, R. C., The inhibition of supernumerary endoparasites in super- and multiparasitism; a report in experimental work (unpublished). Zitiert nach BRONSKILL, 1960.
- FISKE, W. F., Superparasitism: An important factor in the natural control of insects. Journ. econ. Ent., **3**, 88—97; 1910.
- FORSIUS, R., Zur Kenntnis einiger Blattwespen und Blattwespenlarven. II. Medd. Soc. Faun. Flor. Fenn., **45**, 106—115 (109); 1919.
- GEYER, K., Untersuchungen über die chemische Zusammensetzung der Insektenhämolymphe und ihre Bedeutung für die geschlechtliche Differenzierung. Ztschr. wiss. Zool., **105**, 349—499; 1913.
- GRAHAM, A. R., Biology and establishment in Canada of *Mesoleius tenthredinis* MORLEY (Hymenoptera: Ichneumonidae), a parasite of the larch sawfly, *Pristiphora erichsonii* (HARTIG) (Hymenoptera: Tenthredinidae). Rept. Quebec Soc. Prot. Plants, **35**, 61—75; 1953.

- GRIFFITHS, D. C., The development of *Monoctonus paladum* MARSHALL (Hym. Bracon.) in *Nasonovia ribis-nigri* on Lettuce, and immunity reactions in other Lettuce Aphids. Bull. ent. Res., **52**, 147—163; 1961.
- HABER, V. R., The blood of insects. Bull. Brookl. Ent. Soc., **21**, 61—100; 1926.
- HADORN, E. & WALKER, I., *Drosophila* und *Pseudeucoila*. I. Selektionsversuche zur Steigerung der Abwehrreaktion des Wirtes gegen den Parasiten. Rev. Suisse Zool., **67**, 216—225; 1960.
- HARTIG, T., Die Familien der Blattwespen und Holzwespen. Berlin, XIV & 416 pp.; 1860.
- HAUG, H., Leitfaden der mikroskopischen Technik. Stuttgart, XII & 218 pp.; 1959.
- HELLER, J., Über den Anteil der Hämolymphe am Stoffwechsel der Schmetterlingspuppen. Biochem. Ztschr., **255**, 205—221; 1932.
- Heller, J. & MOKŁOWSKA, A., Über die Zusammensetzung des Raupenblutes bei *Deilephila euphorbiae* und deren Veränderungen im Verlauf der Metamorphose. Biochem. Ztschr., **219**, 473—489; 1930.
- HOLLANDE, A. C., Blutzellen. Arch. Zool. (5), **2**, 271—294; 1909. Ibid., **6**, 283—323; 1911.
- HOWARD, L. O. & FISKE, W. F., The importation into the United States of the parasites of the Gipsy Moth and the Brown-Tail Moth. Bull. U.S. Dept. Agr. Bur. Ent., **91**, 344 pp.; 1911.
- HRDÝ, I., Krevní obraz imaga cvrčka *Gryllus domesticus* (L.). Čas. Českosl. Spol. Ent., **55**, 301—315; 1958.
- IMMS, A. D., Outline of entomology. 5th ed. rev. by O. W. RICHARDS & R. G. DAVIES. London, 224 pp.; 1959.
- ISAKA, S., Xanthopterin hemmt die Melaninbildung. Nature, **169**, 74—75; 1952.
- JENNI, W., Beitrag zur Morphologie und Biologie der Cynipide *Pseudeucoila bochei* WELD, eines Larvenparasiten von *Drosophila melanogaster* MEIG. Acta zool., **32**, 177—254; 1951.
- KOLLMANN, M., Albuminoidreserven im Fettkörper: *Tenebrio*. Col. Bull. Soc. Zool. Fr., **34**, 149—155; 1909.
- KONOW, F. W., Über die Blattwespen-Gattungen *Strongylogaster* DAHLB. und *Selandria* KL. Ent. Ztg., Wien, **4**, 19; 1885.
- LARTSCHENKO, K., Die Unempfänglichkeit der Raupen von *Loxostege sticticalis* L. und *Pieris brassicae* L. gegen Parasiten. Ztschr. Parasitenk., **5**, 679—707; 1933.
- LEJEUNE, R. R. & HILDAHL, V., A survey of parasites of the larch sawfly *Pristiphora erichsonii* HRTG. in Manitoba and Saskatchewan. Can. Ent., **86**, 337—345; 1954.
- LORENZ, H. & KRAUS, M., Die Larvalsystematik der Blattwespen. (Tenthredinoidea und Megalodontidea). Abh. Larvalsyst. Insekten, Berlin, **1**, VII & 339 pp.; 1957.
- MAW, M. G., Notes on the larch sawfly, *Pristiphora erichsonii* (Htg.) (Hymenoptera: Tenthredinidae) in Great Britain. Ent. Gaz., **11**, 43—49; 1960.
- MCLEOD, J. H., Notes on the population and parasitism of the larch sawfly, *Pristiphora erichsonii* (Htg.) (Hymenoptera: Tenthredinidae) in British Columbia. Proc. ent. Soc. Br. Columbia, **48**, 81—85; 1952.
- METALNIKOV, S., L'infection microbienne et l'immunité chez la mite des abeilles *Galleria mellonella*. Paris, 138 pp.; 1927.
- , Recherches expérimentales sur les chenilles de *Galleria mellonella*. Arch. Zool., Paris, (Sér. 4), **8**, 489—588; 1908.
- METSCHNIKOW, E., Die Lehre von den Phagocyten und deren experimentelle Grundlagen. In: Handb. path. Mikroorg., **4**, T. 1, 332; 1904.
- MEYER, N. F., Über die Immunität einiger Raupen ihren Parasiten, den Schlupfwespen, gegenüber. Ztschr. angew. Ent., **12**, 376—384; 1926.
- MORLEY, C., Ichneumonologia Britannica. The Ichneumons of Great Britain. 2. Cryptinae. Plymouth, XVI & 351 pp.; 1907. 4. Tryphoninae. London, XVI & 344 pp.; 1911.
- MUESEBECK, C. & PARKER, D. L., *Hyposoter disparis* VIERECK an introduced Ichneumonid parasite of the Gipsy Moth. Journ. agr. Res., **46**, 335—347; 1933.

- MULDREW, J. A., The natural immunity of the larch sawfly (*Pristiphora erichsonii* Htg.) to the introduced parasite *Mesoleius tenthredinis* (MORLEY), in Manitoba and Saskatchewan. Can. Journ. Zool., **31**, 313—332; 1953.
- , Some problems in the protection of tamarack against the larch sawfly, *Pristiphora erichsonii* (Htg.). Forestry Chronicle, **32**, 20—29; 1956a.
- , Biological and natural control. In Summary of a panel discussion of larch sawfly problems. Proc. ent. Soc. Manitoba, **12**, 12—13; 1956b.
- NEWPORT, G., On the structure and development of the blood. Ann. Mag. Nat. Hist., **15**, 281—284; 1845.
- NOVÁK, V. J. A., Insektenhormone. Prag, 283 pp.; 1959.
- PAILLOT, A., La karyokinétose, nouvelle réaction d'immunité naturelle observée chez les chenilles de Macrolépidoptères. C. R. Acad. Sci., Paris, **169**, 396—398; 1919.
- , Sur la variabilité du cycle évolutif d'un ichneumonide, parasite nouveau des larves de *Neurotoma nemoralis* L. C. R. Soc. Biol., **88**, 1046—1048; 1923.
- , On the natural equilibrium of *Pyrausta nubilalis* Hb. Intern. Corn Borer Invest., **1**, 77—106; 1928.
- , L'infection chez les Insectes. Treux, 535 pp.; 1933.
- PETERSEN, G., Hämocytäre Abwehrreaktionen des Wirtes gegen endoparasitische Insekten und ihre Bedeutung für die biologische Bekämpfung. Ber. Wandervers. Dtsch. Entomol., Berlin, **9**, 179—194; 1962.
- POYARKOFF, E., Histologie während Häutung und Metamorphose: Galerucella, Col. Arch. Anat. Mikrosk. **12**, 333—474; 1910.
- REEKS, W. A., An outbreak of the larch sawfly (*Pristiphora erichsonii* Htg.) in the Maritime Provinces (Hymenoptera: Tenthredinidae) and the role of parasites in its control. Can. Ent., **86**, 471—480; 1954.
- RICHARDSON, C., BURDETTE, R. C. & EAGLESON, C. W., The determination of the blood volume of insect larvae. Ann. Ent. Soc. Amer., **24**, 503; 1931.
- RIES, E. Z., Experimentelle Symbiosestudien. I. Mycetomtransplantation. Ztschr. Morph. Ökol. Tiere, **25**, 184—234; 1932.
- RIZKI M. T. M., Alterations in the haemocyte population of *Drosophila melanogaster*. Journ. Morphol., **100**, 437—458; 1957.
- ROEDER, K. D., (Editor): Insect Physiology. (p. 218—231). New York & London, XIV & 1100 pp.; 1953.
- ROMEIS, B., Mikroskopische Technik. 15. Aufl. München, XI & 695 pp.; 1948.
- ROOSEBOOM, M., Contribution à l'étude de la cytologie du sang de certaines insectes, avec quelques considérations générales. Arch. Néerl. Zool., **2**, 432—559; 1937.
- RUDOW, F., Afterraupen der Blattwespen und ihre Entwicklung. Ent. Rdsch., **29**, 40; 1912.
- SALT, G., Experimental studies in insect parasitism. VIII. Host reactions following artificial parasitization. Proc. Roy. Soc. London, B, **144**, 380—398; 1955.
- , Experimental studies in insect parasitism. IX. The reactions of a stick insect to an alien parasite. Proc. Roy. Soc. London, B, **146**, 93—108; 1956.
- , Experimental studies in insect parasitism. X. The reactions of some endopterygote insects to an alien parasite. Proc. Roy. Soc. London, B, **147**, 167—184; 1957.
- SCHLEGEL-OPRECHT, E., Versuche zur Auslösung von Mutationen bei der zoophagen Cynipide *Pseudeucoila bochei* WELD und Befunde über die stammspezifische Abwehrreaktion des Wirtes *Drosophila melanogaster*. Ztschr. Vererbungslehre, **85**, 245—281; 1953.
- SCHMIEDEKNECHT, O., Opuscula Ichneumonologica. Blankenburg in Thür., Fasc. **36**, 2864; 1914.
- SCHNEIDER, F., Die Abwehrreaktion des Insektenblutes und ihre Beeinflussung durch die Parasiten. Vierteljahrsschr. naturf. Ges. Zürich, **95**, 22—44; 1950.
- SCHWENKE, W., Untersuchungen zum Massenwechsel der Kiefernspanner *Bupalus pinarius* L. und *Semiothisa liturata* CL. auf vergleichend-biozönotischer Grundlage. Beitr. Ent., **2**, 1—55; 1952.
- STEINHAUS, E. A., Insect Microbiology. Ithaca, N. Y., X & 763 pp.; 1946.

- STRICKLAND, E. H., Biological notes on parasites of prairie cutworms. Canada Dept. Agric., Ottawa, Bull. N. S., 26 (Ent. Bull., 22), 40 pp.; 1923.
- , Phagocytosis of internal insect parasites. *Nature*, 126, 95; 1930.
- SWAMMERDAM, J., Bybel der natuure. Of historie der Insecten etc. Leydae, T. 1. 2; 1737 bis 1738.
- TAUBER, O. E. & YEAGER, J. F., Zählung der Blutzellen bei verschiedenen Insekten. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, 28, 229–240; 1935. 29, 112–118; 1936. *Iowa Sta. College Journ. Sci.*, 9, 13–24; 1934.
- THOMPSON, W. R., Reactions of the phagocytes of arthropodes to their internal insect parasites. *Nature*, 125, 565–566; 1930.
- THORPE, W. H., On an new type of respiratory interrelation between an insect (chalcid) parasite and its host (Coccidae). *Parasitology*, 28, 517–540; 1936.
- TIMBERLAKE, P. H., Experimental parasitism. A study of the biology of *Limnerium validum* CRESSON. U. S. Dept. Agr. Bur. Ent. Plant Quarant., Ent. Tech. Ser., 19, 71–92; 1912.
- TOWNES, H., TOWNES, M. & GUPTA, V. K., A catalogue and reclassification of the Indo-australian Ichneumonidae. (Mem. Amer. Ent. Inst., 1). Ann Arbor, IV & 522 pp.; 1961.
- WAGNER, R., Beobachtungen über den Kreislauf des Blutes und den Bau des Rückengefäßes bey den Insecten. *Isis von OKEN*, 1832, 320–331, 778–783; 1832.
- WALKER, I., Die Abwehrreaktion des Wirtes *Drosophila melanogaster* gegen die zoophage Cynipide *Pseudeucoila bochei* WELD. *Rev. Suisse Zool.*, 66, 569–632; 1959.
- WEBER, H., Grundriß der Insektenkunde. 2. Aufl. Jena, VIII & 322 pp.; 1949.
- WELKE, G., Zur Kenntnis von *Strongylogaster xanthoceros* (STEPH.) und *Strongylogaster lineata* (CHRIST) und ihrer Parasiten. (Hymenoptera: Tenthredinidae & Ichneumonidae; Diptera: Larvaevoridae). *Beitr. Ent.*, 9, 233–292; 1959.
- WHARTON, J., The blood-corpuscle considered in its different phases of development in the animal series. *Philos. Trans. roy. Soc. London*, 136, 1846.
- WIGGLESWORTH, V. B., The Physiology of the cuticle and of ecdysis in *Rhodnius prolixus* (Triatomidae: Hemiptera) with special reference to the function of the oenocytes and of the dermal glands. *Quart. Journ. microscop. Sci. N. S.*, 76, 269–318; 1934.
- , The haemocytes and connective tissue formation in an insect, *Rhodnius prolixus* (Hemiptera). *Quart. Journ. microscop. Sci. N. S.*, 97, 89–98; 1956.
- , Insect blood cells. *Ann. Rev. Ent.*, 4, 1–16; 1959.
- , Physiologie der Insekten. (Lehrb. u. Monogr. exakt. Wiss. Rh. d. exper. Biol., 14). 2. Aufl. Stuttgart, 823 pp.; 1959.
- YEAGER, J. F., SHULL, F. W. & FARRAR, M. D., On the coagulation of blood from the cockroach, *Periplaneta orientalis*, with special reference to blood smears. *Iowa Sta. College Journ. Sci.*, 6, 325–339; 1932.
- YEAGER, J. F. & TAUBER, O. E., Determination of total blood volume in cockroach *P. fuliginosa*; with special reference to method. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, 25, 315–327; 1932.
- ZELLER, H., Blut und Fettkörper im Flügel der Mehlmotte *Ephestia kühniella*. *Ztschr. Morph. Ökol. Tiere*, 34, 663–738; 1938.

VI. Tabellen und Diagramme

Strongylogaster lineata (Christ).

1961

	Januar	Februar	März	April	Mai	Juni	Juli	August	Sept.	Okf.	Nov.	Dez.
1918				▲ ▲	▲ ▲ ▲ ▲	▲						
1919					+	+						
1920					+	+						
1921					+	+						
1922					+	+						
1923					+	+						
1924					+	+						
1925					+	+						
1926					+	+						
1927					+	+						
1928					+	+						
1929					+	+						
1930					+	+						
1931					+	+						
1932					+	+						
1933					+	+						
1934					+	+						
1935					+	+						
1936					+	+						
1937					+	+						
1938					+	+						
1939					+	+						
1940					+	+						
1941					+	+						
1942					+	+						
1943					+	+						
1944					+	+						
1945					+	+						
1946					+	+						
1947					+	+						
1948					+	+						
1949					+	+						
1950					+	+						
1951					+	+						
1952					+	+						
1953					+	+						
1954					+	+						
1955					+	+						
1956					+	+						
1957					+	+						
1958					+	+						
1959					+	+						
1960					+	+						
1961					+	+						
1962					+	+						
1963					+	+						
1964					+	+						
1965					+	+						
1966					+	+						
1967					+	+						
1968					+	+						
1969					+	+						
1970					+	+						
1971					+	+						
1972					+	+						
1973					+	+						
1974					+	+						
1975					+	+						
1976					+	+						
1977					+	+						
1978					+	+						
1979					+	+						
1980					+	+						
1981					+	+						
1982					+	+						
1983					+	+						
1984					+	+						
1985					+	+						
1986					+	+						
1987					+	+						
1988					+	+						
1989					+	+						
1990					+	+						
1991					+	+						
1992					+	+						
1993					+	+						
1994					+	+						
1995					+	+						
1996					+	+						
1997					+	+						
1998					+	+						
1999					+	+						
2000					+	+						
2001					+	+						
2002					+	+						
2003					+	+						
2004					+	+						
2005					+	+						
2006					+	+						
2007					+	+						
2008					+	+						
2009					+	+						
2010					+	+						
2011					+	+						
2012					+	+						
2013					+	+						
2014					+	+						
2015					+	+						
2016					+	+						
2017					+	+						
2018					+	+						
2019					+	+						
2020					+	+						
2021					+	+						
2022					+	+						
2023					+	+						
2024					+	+						
2025					+	+						
2026					+	+						
2027					+	+						
2028					+	+						
2029					+	+						
2030					+	+						
2031					+	+						
2032					+	+						
2033					+	+						
2034					+	+						
2035					+	+						
2036					+	+						
2037					+	+						
2038					+	+						
2039					+	+						
2040					+	+						
2041					+	+						
2042					+	+						
2043					+	+						
2044					+	+						
2045					+	+						
2046					+	+						
2047					+	+						
2048					+	+						
2049					+	+						
2050					+	+						
2051					+	+						
2052					+	+						
2053					+	+						
2054					+	+						
2055					+	+						
2056					+	+						
2057					+	+						
2058					+	+						
2059					+	+						
2060					+	+						
2061					+	+						
2062					+	+						
2063					+	+						
2064					+	+						
2065					+	+						
2066					+	+						
2067					+	+						
2068					+	+						
2069					+	+						
2070					+	+						
2071					+	+						
2072					+	+						
2073					+	+						
2074					+	+						
2075					+	+						
2076					+	+						
2077					+	+						
2078					+	+						
2079					+	+						
2080					+	+						
2081					+	+						
2082					+	+						
2083					+	+						
2084					+	+						
2085					+	+						
2086					+	+						
2087					+	+						
2088					+	+						
2089					+	+						
2090					+	+						
2091					+	+						
2092					+	+						
2093					+	+						
2094					+	+						
2095					+	+						
2096					+	+						
2097					+	+						
2098					+	+						
2099					+	+						
2100					+	+						

1962

Month	Januar	Februar	März	April	Mai	Juni	Juli	August	Sept.	Okt.	Nov.	Dez.
1914	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1915	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1916	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1917	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1918	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1919	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1920	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1921	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1922	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1923	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1924	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1925	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1926	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1927	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1928	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1929	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1930	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1931	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1932	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1933	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1934	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1935	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1936	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1937	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1938	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1939	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1940	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1941	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1942	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1943	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1944	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1945	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1946	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1947	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1948	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1949	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1950	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1951	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1952	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1953	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

1963

[illegible]

1964

[illegible]

R...: Ruhelarve in der Borke
(überliegende)
▲...: Puppe
+...: Imago
*...: Ei
-...: Larve

Tabelle 2

Übersicht des Auftretens von *Strongylogaster lineata* (CHRIST)
in den Jahren 1961 bis 1964

Strongylogaster xanthoceros (Steph.)

1961

[illegible]

1962

Bemerkung	März	April	Mai	Juni ¹⁾	Juli	August	Sept.	Okt.	Nov.	Dez.
R	-	▲▲▲ +	▲▲▲ ++	▲▲▲ +++	▲▲ + +	▲▲▲ + + +	▲▲▲ + + + +	▲▲▲ + + + + +	▲▲▲ + + + + +	▲▲▲ + + + + +

1963

[illegible]

796

Januar	Februar	März	April	Mai	Juni	Juli	August	Sept.	Okt.	Nov.	Dez.
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
25	26	27	28	29	30	31	1	2	3	4	5
6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29
30	31	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
23	24	25	26	27	28	29	30	31	1	2	3
4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27
28	29	30	31	1	2	3	4	5	6	7	8
9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	1
2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
26	27	28	29	30	31	1	2	3	4	5	6
7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
31	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
24	25	26	27	28	29	30	31	1	2	3	4
5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28
29	30	31	1	2	3	4	5	6	7	8	9
10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	1	2
3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26
27	28	29	30	31	1	2	3	4	5	6	7
8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
25	26	27	28	29	30	31	1	2	3	4	5
6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29
30	31	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
23	24	25	26	27	28	29	30	31	1	2	3
4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27
28	29	30	31	1	2	3	4	5	6	7	8
9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	1
2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
26	27	28	29	30	31	1	2	3	4	5	6
7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
31	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
24	25	26	27	28	29	30	31	1	2	3	4
5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28
29	30	31	1	2	3	4	5	6	7	8	9
10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	1	2
3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26
27	28	29	30	31	1	2	3	4	5	6	7
8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
25	26	27	28	29	30	31	1	2	3	4	5
6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29
30	31	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
23	24	25	26	27	28	29	30	31	1	2	3
4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27
28	29	30	31	1	2	3	4	5	6	7	8
9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	1
2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
26	27	28	29	30	31	1	2	3	4	5	6
7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
31	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
24	25	26	27	28	29	30	31	1	2	3	4
5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28
29	30	31	1	2	3	4	5	6	7	8	9
10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	1	2
3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26
27	28	29	30	31	1	2	3	4	5	6	7
8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
25	26	27	28	29	30	31	1	2	3	4	5
6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29
30	31	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
23	24	25	26	27	28	29	30	31	1	2	3
4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27
28	29	30	31	1	2	3	4	5	6	7	8
9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	1
2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
26	27	28	29	30	31	1	2	3	4	5	6
7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
31	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
24	25	26	27	28	29	30	31	1	2	3	4
5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28
29	30	31	1	2	3	4	5	6	7	8	9
10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	1	2
3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26
27	28	29	30	31	1	2	3	4	5	6	7
8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
25	26	27	28	29	30	31	1	2	3	4	5
6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29
30	31	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
23	24	25	26	27	28	29	30	31	1	2	3
4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27
28	29	30	31	1	2	3	4	5	6	7	8
9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	1
2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
26	27	28	29	30	31	1	2	3	4	5	6
7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
31	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
24	25	26	27	28	29	30	31	1	2	3	4
5	6	7	8	9	10	11	12				

R::: Ruhelarve f.d. Borke (überliegende)
 ▲ Puppe
 + Imago
 * Ei
 Larve

Tabelle I

Übersicht des Auftretens von *Strongylogaster xanthoceros* (STEPHENS) in den Jahren 1961 bis 1964

Strongylogaster lineata (1961 - 1964)

Jahr	Zahl der geschloffenen Imagines	♂♂	♀♀	Verhältnis
1961	248	172	76	2,26 : 1 (2:1)
1962	252	66	186	1 : 2,82 (1:3)
1963	243	180	63	2,86 : 1 (3:1)
1964	184	56	128	1 : 2,3 (1:2)
<i>Σ</i>	927	474	453	7,12 : 7,41
Verhältnis	1 : 4,05			1 : 1

Tabelle 5
Die Ergebnisse der Untersuchungen des Geschlechterverhältnisses von *Strongylogaster lineata* (CHRIST) aus den Jahren 1961 bis 1964

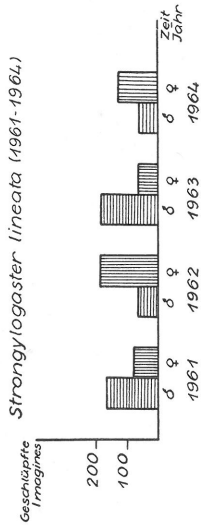


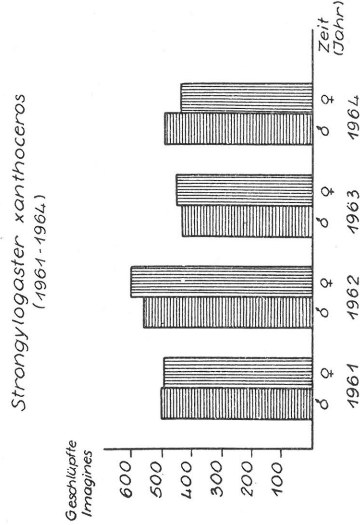
Tabelle 6
Geschlechterverhältnis von *Strongylogaster lineata* (CHRIST) aus den Jahren 1961 bis 1964

Tabelle 4
Geschlechterverhältnis von *Strongylogaster xanthoceros* (STEPHENS) aus den Jahren 1961 bis 1964

Strongylogaster xanthoceros (1961-1964)

Jahr	Zahl der geschloffenen Imagines	♂♂	♀♀	Verhältnis
1961	994	502	492	1,02 : 1 (1:1)
1962	1158	555	603	1 : 1,09 (1:1)
1963	879	432	447	1 : 1,03 (1:1)
1964	907	476	431	1,1 : 1 (1:1)
<i>Σ</i>	3938	1965	1973	4,12 : 4,42
Verhältnis	1			1 : 1

Tabelle 3
Die Ergebnisse der Untersuchungen des Geschlechterverhältnisses von *Strongylogaster xanthoceros* (STEPHENS) aus den Jahren 1961 bis 1964



Mesoleius niger (Grav.)
1961

Januar	Februar	März	April	Mai	Juni	Juli	August	Sept.	Okt.	Nov.	Dez.
⊖⊖⊖	⊖⊖⊖	⊖	⊖⊖⊖	⊖⊖⊖ +++ ⊖⊖⊖ ⊖⊖	⊖⊖⊖	⊖⊖⊖	⊖⊖⊖	⊖⊖⊖	⊖⊖⊖	⊖⊖⊖	⊖⊖⊖

1962

Januar	Februar	März	April	Mai	Juni	Juli	August	Sept.	Okt.	Nov.	Dez.
⊖⊖⊖	⊖⊖⊖	⊖	⊖⊖⊖	⊖⊖⊖ +++ ⊖⊖⊖ ⊖	⊖⊖⊖	⊖⊖⊖	⊖⊖⊖	⊖⊖⊖	⊖⊖⊖	⊖⊖⊖	⊖⊖⊖

1963

Januar	Februar	März	April	Mai	Juni	Juli	August	Sept.	Okt.	Nov.	Dez.
⊖⊖⊖	⊖⊖⊖	⊖	⊖⊖⊖	⊖⊖⊖ +++ ⊖⊖ ⊖	⊖	⊖⊖⊖	⊖⊖⊖	⊖⊖⊖	⊖⊖⊖	⊖⊖⊖	⊖⊖⊖

1964

Januar	Februar	März	April	Mai	Juni	Juli	August	Sept.	Okt.	Nov.	Dez.
⊖⊖⊖	⊖⊖⊖	⊖⊖⊖	⊖⊖⊖	⊖⊖⊖ +++ ⊖⊖ ⊖	⊖⊖⊖	⊖⊖⊖	⊖⊖⊖	⊖⊖⊖	⊖⊖⊖	⊖⊖⊖	⊖⊖⊖

- ⊖ Larve im Wirt
⊖ Larve im Kokon
+ Imago
⊖ Ei im Wirt

Tabelle 7
Übersicht des Auftretens von
Mesoleius niger (GRAVENHORST)
in den Jahren 1961 bis 1964

Tabelle 8
Darstellung der Unter-
suchungsergebnisse über die
anteilmäßige Verteilung des er-
mittelten Parasitenkomplexes
von *Strongylogaster xanthoceros*
(STEPHENS) und *Strongylogaster*
lineata (CHRIST) aus den Jahren
1961 bis 1964

Jahr	Gesamtes eingebrach- tes Material (Wirt u. Paras.)	Strongy- logaster (Gesamt)	Strongylogaster xanthoceros			Strongylogaster lineata			Ekto- parasiten Gesamt:	Ektoparasiten				Endoparasiten		
			Ge- samt	Ge- samt	über 30% inf. l. i. d. a.	Ge- samt	Ge- samt	über 30% inf. l. i. d. a.		subcaphe- lus anatorius	subcaphe- lus distinctionis	Ephialtis tenelliventris	Bythitrix claviger	Mesoleius niger *		
														Strongylogaster xanthoceros	Strongylogaster lineata	Gesamt
1961	4533	1956	1568 100%	994 63%	387 25%	388 100%	248 64%	92 24%	2576	1624 63%	463 18%	283 11%	206 8%	187 12%	48 12%	235 12%
1962	3590	2480	2002 100%	1158 58%	564 28%	418 100%	252 53%	164 34%	1110	543 49%	344 31%	222 20%	1 0%	280 14%	62 13%	342 14%
1963	3665	2094	1663 100%	879 53%	488 29%	431 100%	243 56%	130 30%	1571	927 59%	424 27%	189 12%	31 2%	296 18%	61 14%	357 16%
1964	3433	2096	1779 100%	907 51%	587 33%	317 100%	184 58%	89 28%	1337	682 51%	374 28%	227 17%	54 4%	285 16%	44 14%	329 15%
Sa. Mi.	15221	8626	7012 56%	3938 29%	2026 29%	1614 100%	927 58%	475 29%	6594	3776 56%	1605 26%	921 15%	292 4%	1048 15%	215 13%	1263 14%

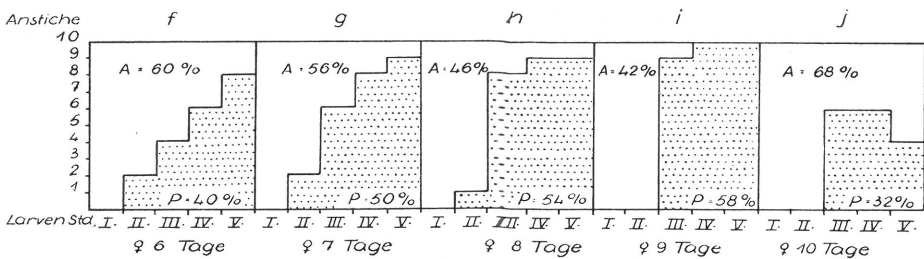
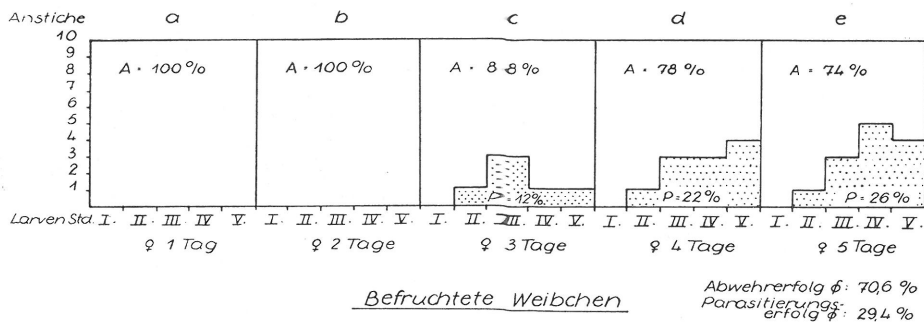


Tabelle 9

Graphische Darstellung der Untersuchungsergebnisse über den Parasitierungserfolg befruchteter *Mesoleius niger*-Weibchen in den einzelnen Larvenstadien von *Strongylogaster xanthoceros* (STEPHENS) und *Strongylogaster lineata* (CHRIST)

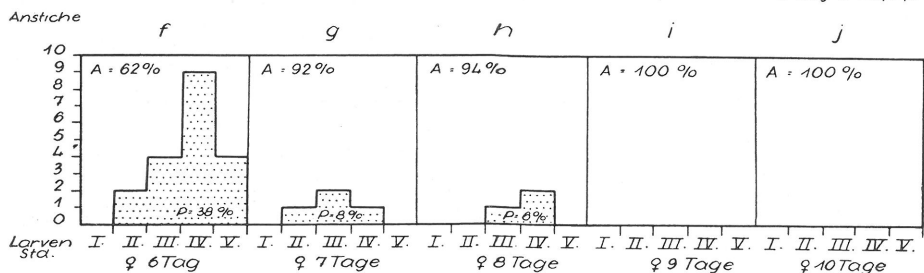
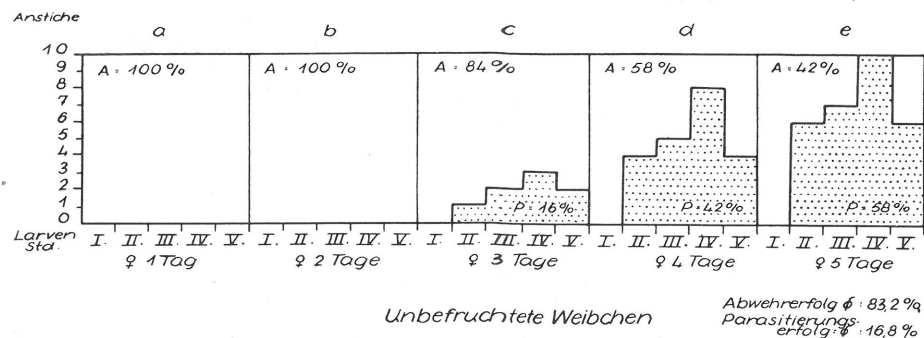


Tabelle 10

Graphische Darstellung der Untersuchungsergebnisse über den Parasitierungserfolg unbefruchteter *Mesoleius niger*-Weibchen in den einzelnen Larvenstadien von *Strongylogaster xanthoceros* (STEPHENS) und *Strongylogaster lineata* (CHRIST)

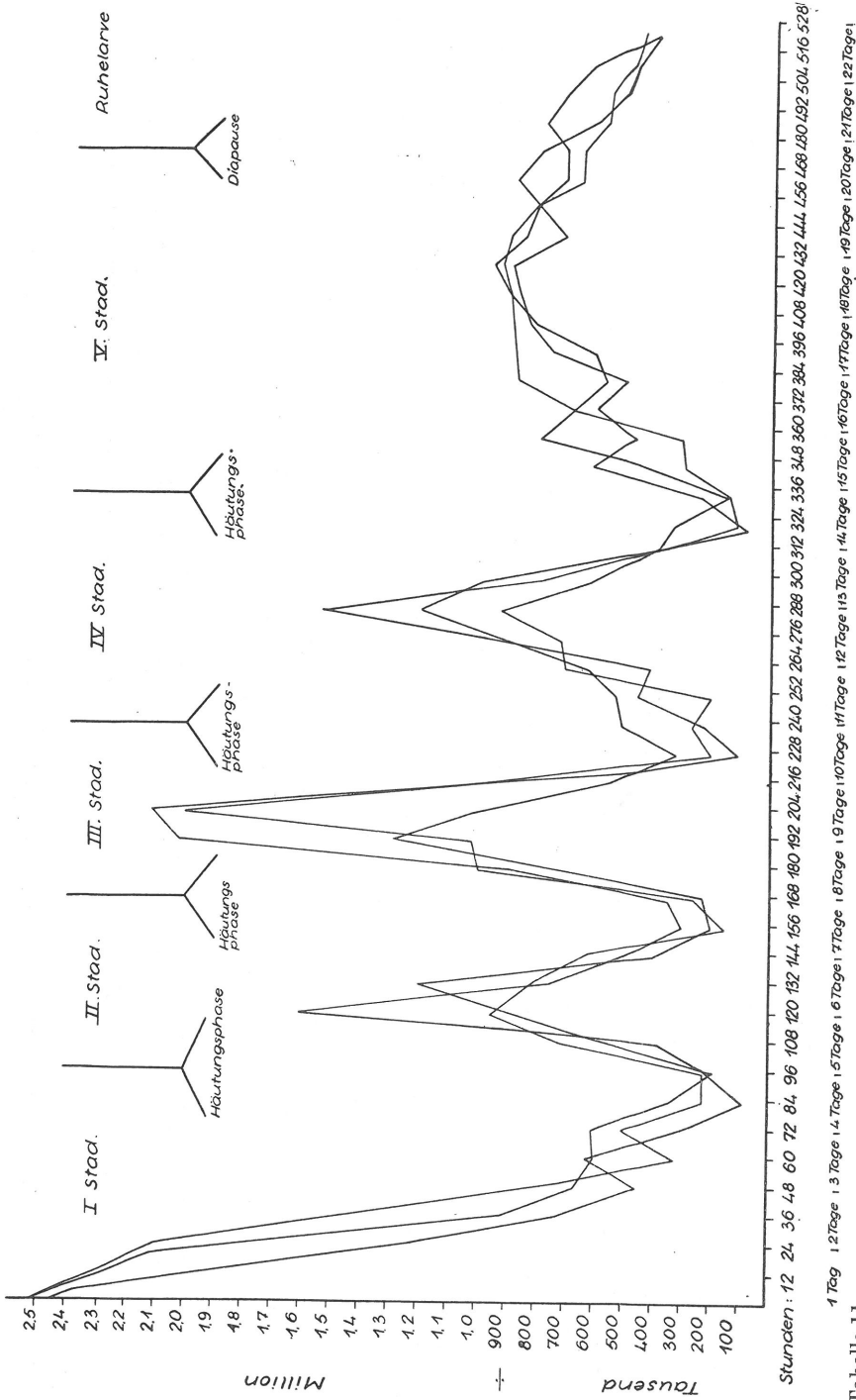


Tabelle 11
Verlauf der periodischen Schwankungen der Hämocytenzahlen während der Larvalentwicklung von *Strongylogaster xanthoceros* (STEPHENS) und *Strongylogaster lineata* (CHRIST)

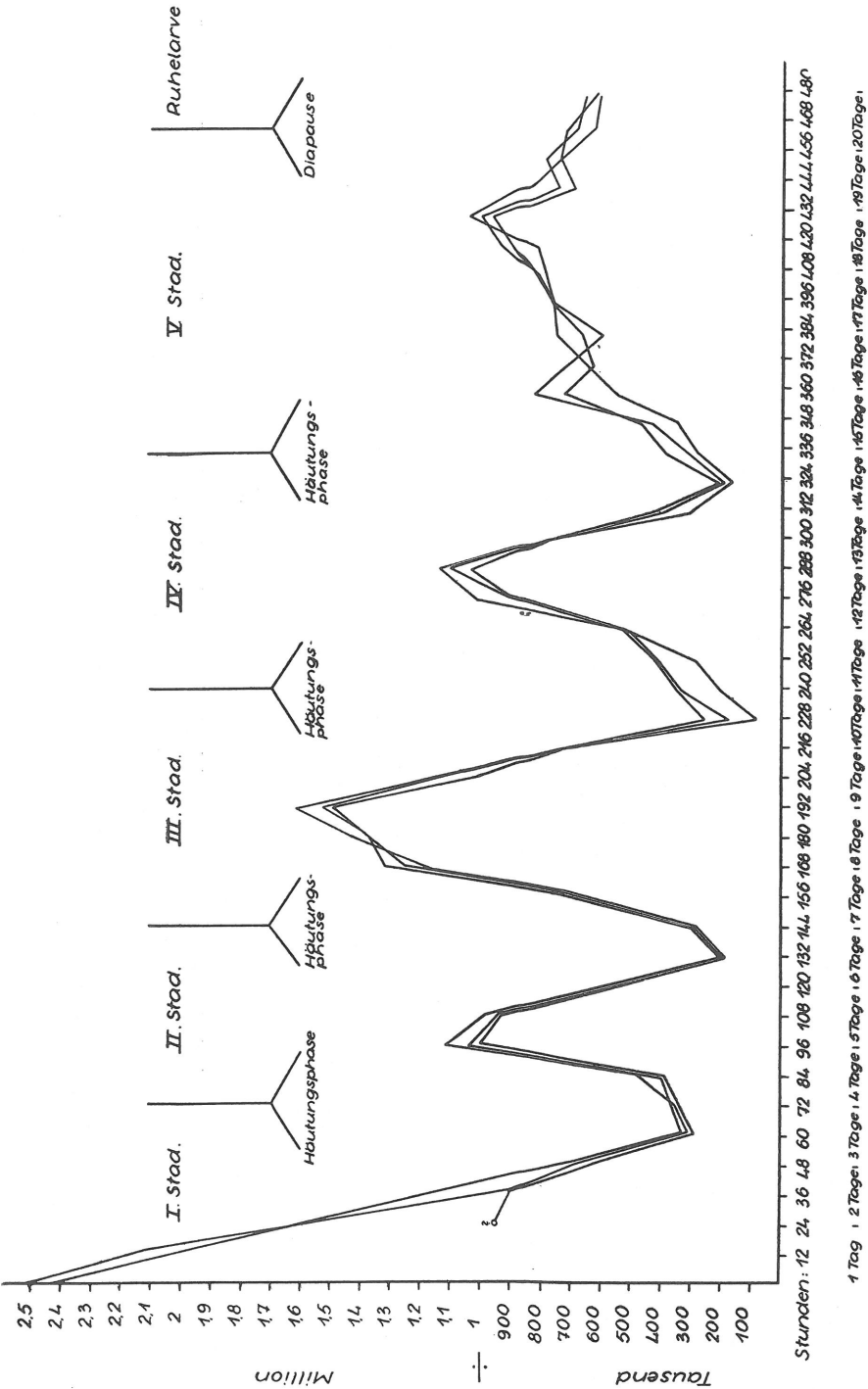


Tabelle 12
Verlauf der periodischen Schwankungen der Hämocytenzahlen während der Larvalentwicklung von *Strongylogaster xanthoceros* (STEPHENS)

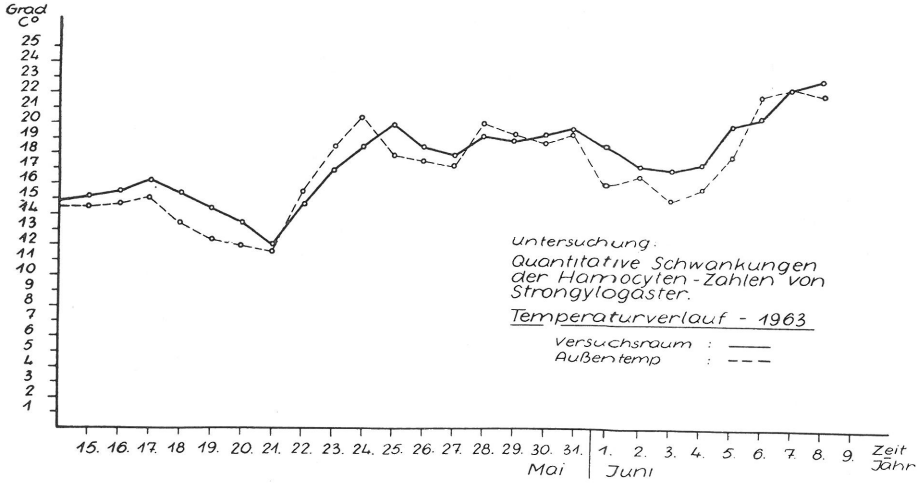


Tabelle 13

Temperaturverlauf während des Untersuchungszeitraumes

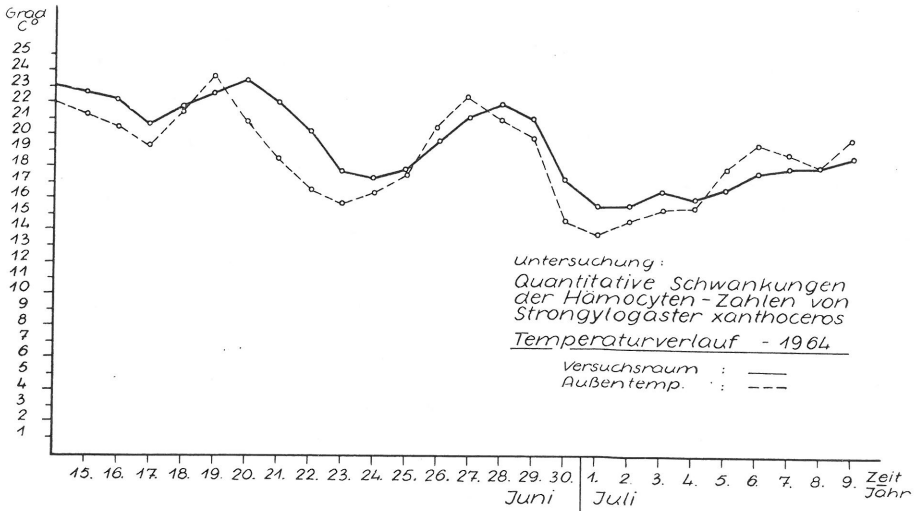


Tabelle 14

Temperaturverlauf während des Untersuchungszeitraumes

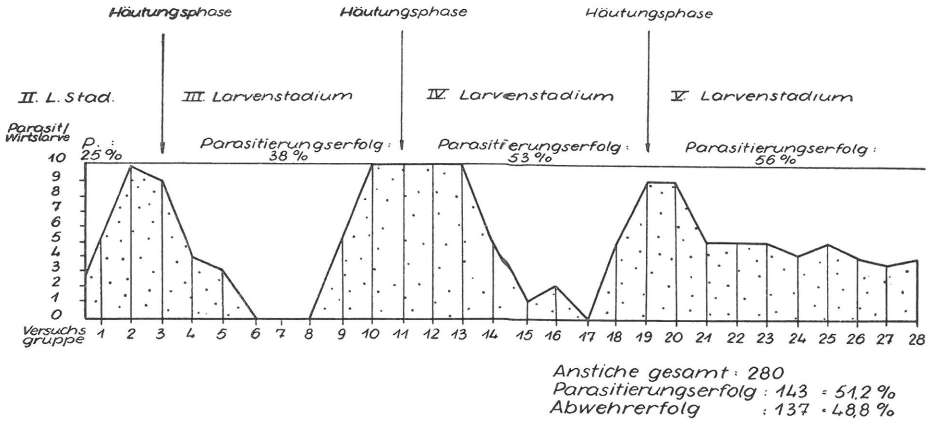


Tabelle 15
Darstellung der Parasitierungserfolge von vier Tage alten unbefruchteten Weibchen von *Mesoleius niger* (GRAVENHORST) in den einzelnen Larvenstadien von *Strongylogaster xanthoceros* (STEPHENS)

1961

Biotop	Wirtsart	Ruhelarven				Mesoleius niger		Anstiche gesamt	Anteil der Ruhelarven	%	Parasitierungserfolg bezogen auf die Zahl der Anstiche	Effektiver Parasitierungserfolg %
		Gesamt	♀	♂	über- liegend	Gekap- seite Eier	Larve I. Std.					
A Trocken	<i>Strongylogaster xanthoceros</i>	87	37	40	10	90	11	101	56 von 87	64,4%	10,9%	12,6%
	<i>Strongylogaster lineata</i>	24	16	4	4	21	3	24	7 von 24	29,2%	12,5%	12,5%
	Gesamt	111	.	.	.	111	14	125	63 von 111	50,8%	11,2%	12,7%
B Mittel- feucht	<i>Strongylogaster xanthoceros</i>	91	43	40	8	96	19	115	37 von 91	40,7%	16,5%	20,9%
	<i>Strongylogaster lineata</i>	20	14	4	2	7	1	8	12 von 20	60,0%	12,5%	5,0%
	Gesamt:	111	.	.	.	103	20	123	49 von 111	44,1%	16,3%	18,9%
C Feucht	<i>Strongylogaster xanthoceros</i>	80	32	34	14	67	9	76	31 von 80	38,8%	11,8%	11,3%
	<i>Strongylogaster lineata</i>	31	17	6	8	6	1	7	5 von 31	16,1%	14,3%	3,2%
	Gesamt:	111	.	.	.	73	10	83	46 von 111	44,4%	12,0%	9,1%

Tabellen 16–18
Die Ergebnisse der Untersuchungen über die Wirksamkeit des Parasiten *Mesoleius niger* (GRAVENHORST) in verschiedenen Populationen von *Strongylogaster xanthoceros* (STEPHENS) und *Strongylogaster lineata* (CHRIST) (1961 bis 1963)

1962

Biotop	Wirtsart	Ruhelarven				Mesoleis niger		Anstiche gesamt	Anteil der Ruhelarven	%	Parasitierungs- erfolg bezogen auf die Zahl der Anstiche	Effektiver Parasitie- rungserfolg %
		Gesamt	♀	♂	Über- liegen- de	Gekap- selte Eier	Larve I. Std.					
A. Trocken	<i>Strongylogaster xanthoceros</i>	89	40	30	19	88	12	100	51 von 89	57,3%	12,0 %	13,5 %
	<i>Strongylogaster lineata</i>	22	4	15	3	24	4	28	7 von 22	31,8%	14,6 %	18,2 %
	Gesamt:	111	.	.	.	112	16	128	58 von 111	52,2%	12,6 %	14,4 %
B. Mittel- feucht	<i>Strongylogaster xanthoceros</i>	97	47	35	15	109	22	131	43 von 97	44,3%	16,8 %	22,7 %
	<i>Strongylogaster lineata</i>	14	4	6	4	13	0	13	7 von 14	50 %	0 %	0 %
	Gesamt:	111	.	.	.	122	22	144	50 von 111	45 %	15,3 %	19,8 %
C. Feucht	<i>Strongylogaster xanthoceros</i>	84	36	35	13	71	11	82	36 von 84	42,9%	13,4 %	13,1 %
	<i>Strongylogaster lineata</i>	27	11	10	6	5	3	8	7 von 27	25,9%	37,5 %	11,1 %
	Gesamt:	111	.	.	.	76	14	90	43 von 111	38,7%	15,6 %	12,6 %

Tabelle 17

1963

Biotop	Wirtsart	Ruhelarven				Mesoleis niger		Anstiche gesamt	Anteil der Ruhelarven	%	Parasitierungs- erfolg bezogen auf die Zahl der Anstiche	Effektiver Parasitie- rungserfolg %
		Gesamt	♀	♂	Über- liegen- de	Gekap- selte Eier	Larve I. Std.					
A Trocken	<i>Strongylogaster xanthoceros</i>	72	30	29	13	59	12	71	39 von 72	54,2%	16,8 %	16,7 %
	<i>Strongylogaster lineata</i>	39	18	10	11	16	4	20	12 von 39	30,8%	20,0 %	10,3 %
	Gesamt:	111	.	.	.	75	16	91	51 von 111	45,9%	17,6 %	14,4 %
B Mittel- feucht	<i>Strongylogaster xanthoceros</i>	86	32	38	16	105	21	126	50 von 86	58,1%	16,2 %	24,4 %
	<i>Strongylogaster lineata</i>	25	15	8	2	29	3	32	11 von 25	44,0%	9,4 %	12,0 %
	Gesamt:	111	.	.	.	134	24	158	61 von 111	55,0%	15,2 %	21,6 %
C Feucht	<i>Strongylogaster xanthoceros</i>	88	36	36	16	67	13	80	37 von 88	42,0%	16,3 %	14,8 %
	<i>Strongylogaster lineata</i>	23	10	5	8	14	4	18	9 von 23	39,1%	27,8 %	14,4 %
	Gesamt:	111	.	.	.	81	17	98	46 von 111	41,4%	17,3 %	15,3 %

Tabelle 18

**VII. Photographische Materialien zur Dokumentation des Verlaufes der
Abwehrreaktionen von *Strongylogaster***

1. Erfolgreiche Einkapselung des Parasiteneies

Tafel 1

Fig. 1. *Strongylogaster xanthoceros* im III. Larvenstadium von *Mesoleius niger* parasitiert; Parasitenei zwei Stunden nach der Ablage herauspräpariert und histologisch bearbeitet.

Auf dem Photo sind über dem vorderen Eipol deutlich die ersten Hämocytenreaktionen in Form einer zusammenhängenden, einschichtigen Zellage zu erkennen; des weiteren lassen sich Makro- und Mikronucleocyten unterscheiden.

Fig. 2. Längsschnitt durch eine 24stündige Kapselhülle. Die kapselbildenden Hämocyten sind zu einer das Parasitenei vollständig einhüllenden, dünnsschichtigen, syncytialen Zellage verschmolzen.

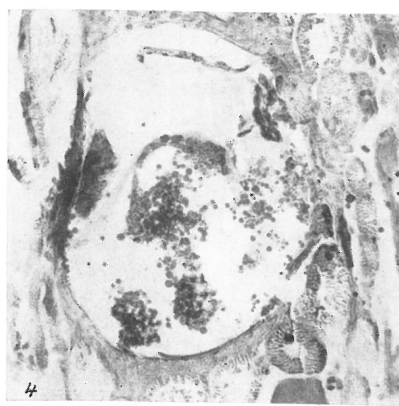
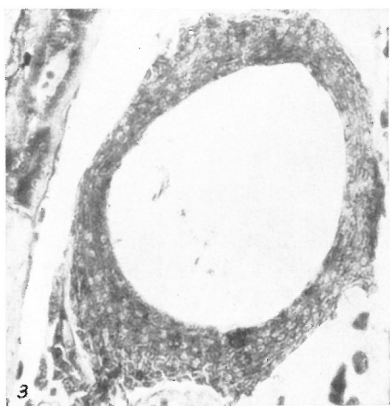
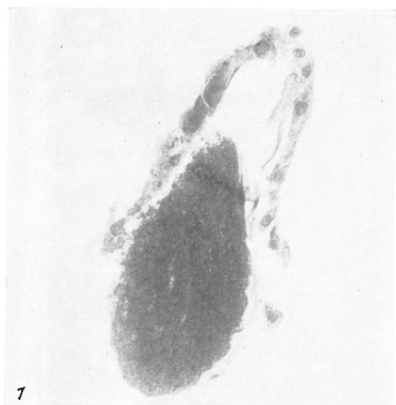
Fig. 3. *Strongylogaster lineata* im III. Larvenstadium von *Mesoleius niger* parasitiert; Querschnitt durch eine etwa 50 Stunden alte Kapselhülle. Die inneren Zellagen lassen die beginnende Verschmelzung deutlich werden, während die peripheren Schichten noch die zellige Struktur erkennen lassen.

Fig. 4. Querschnitt durch das II. Thorakalsegment einer parasitierten Larve von *Strongylogaster xanthoceros* im III. Stadium. Die 48 Stunden alte Kapselhülle ist wie in Fig. 3. bereits mehrschichtig, in den einzelnen Blutzellschichten lassen sich noch die Zellkerne erkennen. Im Inneren der Kapsel ist das Deutoplasma des Parasiteneies sichtbar.

Fig. 5. Längsschnitt durch eine 48 Stunden alte Kapsel. Das Parasitenei hat an Volumen verloren und sich von der inneren Wand der Kapsel gelöst. Die zellige Struktur der Hämocytenhülle ist umgewandelt in eine kernlose, syncytiale Kapselschicht.

Fig. 6. Querschnitt durch eine Kapsel nach etwa 53 Stunden vom Zeitpunkt der Parasitierung an gerechnet. In der mehrschichtigen Hämocytenhülle treten in den inneren Zellagen die ersten Melaninbildungen auf. Im Parasitenei lassen sich neben den Dotterzellen des Deutoplasmas bereits Blastodermbildungen erkennen.

Tafel 1



Tafel 2

Fig. 7. Querschnitt durch eine 65stündige Kapselhülle. Die Melaninbildungen sind teilweise verstärkt. Wie der Schnitt zeigt, ist offensichtlich die Entwicklung des Parasiteneies zum Stillstand gekommen; das Blastoderm ist nicht weiter ausgebildet.

Fig. 8. Dieser Querschnitt durch eine 72stündige Kapsel zeigt, daß die Melaninbildungen bereits auf mehrere innere Schichten der Kapsel übergreifen haben und sich auf Grund der damit in diesem Zusammenhang auftretenden Volumenverringerung von der äußeren, z. T. noch zelligen Kapselhülle lösen. Das Parasitenei weist deutliche Degenerationserscheinungen auf.

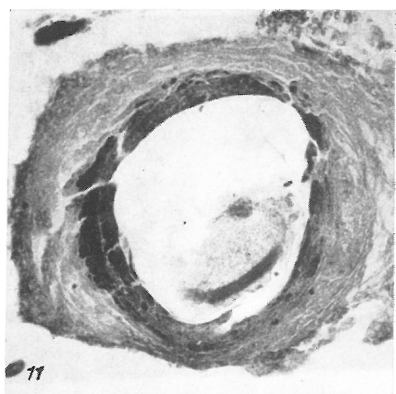
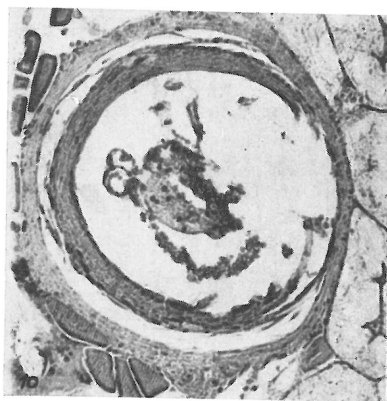
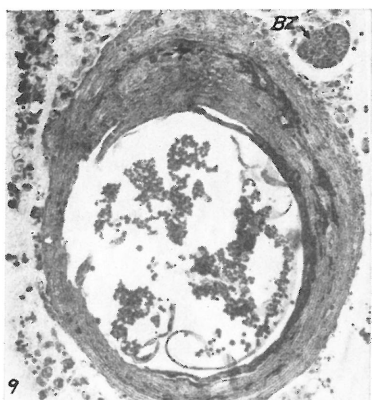
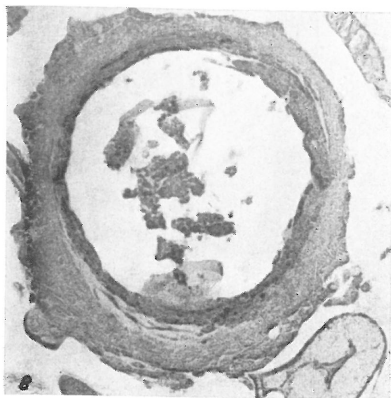
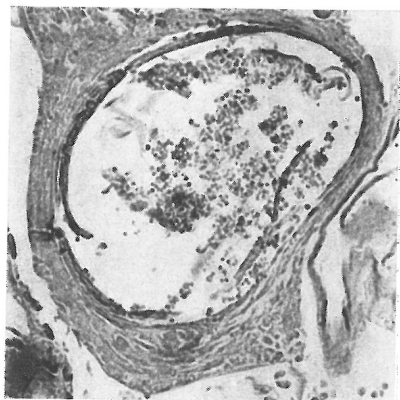
Fig. 9. Querschnitt durch eine ebenfalls 72 Stunden alte Kapsel. Die Kapselmasse ist erheblich umfangreicher, es wird deutlich, daß die Melaninbildungen nicht immer kontinuierlich von innen nach außen fortschreiten, sondern in verschiedenen Zonen der syncytialen Hämocytschichten gleichzeitig auftreten können.

(BZ = segmentales Blutbildungszentrum)

Fig. 10. Querschnitt einer 84stündigen Kapsel. Die innere mehrschichtige melanisierte Hämocytenhülle ist deutlich von dem äußeren Kapselmantel gelöst.

Fig. 11 und 12. Querschnitte durch 88- bis 92stündige Kapseln. Die periphere Anlagerung weiterer phagocytärer Hämocyten hat aufgehört. Die Einkapselung des Parasiteneies ist erfolgreich beendet, lediglich die Melaninbildungen schreiten weiter fort.

Tafel 2



2. Grenzbeispiele für die letztlich erfolgreiche Einkapselung des Parasiten

Tafel 3

Fig. 13. Längsschnitt einer Kapsel, der 240 Stunden nach der erfolgten Parasitierung der *Strongylogaster*-Larve angefertigt wurde.

Die Abbildung zeigt, daß die Eientwicklung trotz der laufenden Hämocytenreaktionen ungehindert bis zur Ausbildung der Keimbildungszellen gelangt ist. Wie im Text näher erläutert, ist das wahrscheinlich auf die die Hämocytenreaktion behindernde Sekretionstätigkeit der Serosa zurückzuführen. Letzten Endes führte aber die Melanisierung der peripheren Hämocytenschichten doch dazu, daß die Embryonalentwicklung zum Stillstand kam.

Fig. 14. Die Abbildung des Längsschnittes dieser Kapsel (260 Stunden nach der erfolgten Parasitierung) zeigt die durchlässigen, porösen Kapselschichten über dem vorderen Eipol, des weiteren die Inversion im Kapselaufbau in dieser Zone, d. h. die sekundäre Bildung einer stoffundurchlässigen, melanierten Kapselschicht, die letztlich doch zum Absterben des Parasiten führte.

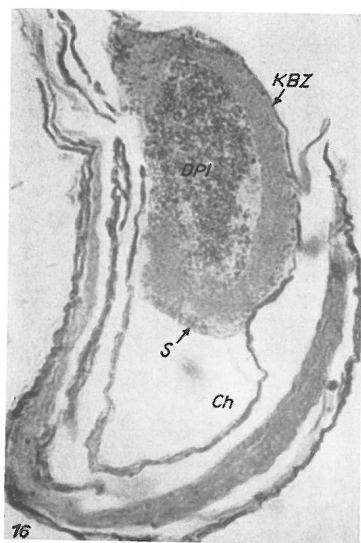
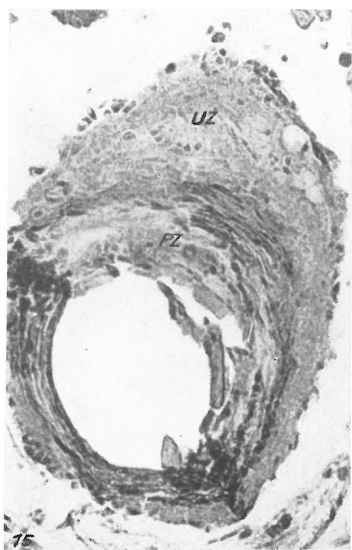
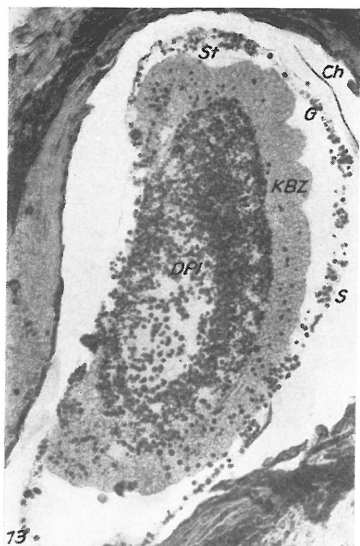
Fig. 15. Diese Abbildung zeigt ungefähr die gleiche Situation wie Fig. 14. Der Schnitt verläuft schräg zur Pol-Achse des Eies. Über die poröse Zone legt sich als Folge der Serosatätigkeit eine mächtige, syncytiale Kappe, z. T. schon mit Melaninbildungen, die den Stoffaustausch des Parasiteneies mit der Wirtshämolymphe unterbindet und schließlich den Tod des Parasiten verursacht.

Fig. 16. Einer der sehr selten auftretenden Fälle einer unvollständigen Kapselbildung. Die Kapsel, hier als Längsschnitt dargestellt, wurde vier Monate nach dem erfolgten Anstich durch *Mesoleius niger* aus einer parasitierten Ruhelarve von *Strongylogaster xanthoceros* herauspräpariert, nur 4/5 des Eies waren gekapselt. Über dem vorderen Eipol war nur eine durchsichtige, gallertartige Schicht ausgebildet. Leider gelang es nicht, diese im Schnittpräparat darzustellen. Es muß angenommen werden, daß auch in diesem Fall die Abwehrreaktion erfolgreich war.

Abkürzungen:

- Ch = Chorion
- DPL = Deutoplasma
- G = Gnathalregion
- KBZ = Keimbildungszellen
- PZ = Durchlässige Zone
- S = Serosa
- St = Stomodaeum
- UZ = Undurchlässige Zone

Tafel 3



3. Die erfolglose Abwehrreaktion des Wirtes

Tafel 4

Fig. 17. Querschnitt durch ein sechs Tage altes befruchtetes Ei von *Mesoleius niger*, das unmittelbar nach dem Anstich des Weibchens aus der parasitierten *Strongylogaster*-Larve herauspräpariert wurde. Neben dem Deutoplasma sind bereits die Serosa und die beginnende Blastodermbildung zu erkennen.

Fig. 18. *Strongylogaster lineata* in der Häutungsphase vom III. zum IV. Stadium von einem sechs Tage alten befruchteten *Mesoleius*-Weibchen parasitiert. Dabei handelt es sich um das gleiche Weibchen, dessen erstes Ei unmittelbar nach der Belegung aus der Wirtslarve herauspräpariert wurde (Fig. 17.). Der auf diesem Photo dargestellte Querschnitt der parasitierten Wirtslarve gibt die Verhältnisse des unmittelbar danach abgelegten zweiten Eies (12 Stunden nach der Parasitierung) wieder. Die Weiterentwicklung gegenüber dem gleichaltrigen ersten Ei ist deutlich sichtbar. Auffällig ist, daß um das Ei noch keinerlei Hämocytenreaktionen zu erkennen sind.

Fig. 19. Querschnitt durch eine *Strongylogaster xanthoceros*-Larve, die 36 Stunden nach der Häutung zum IV. Stadium parasitiert wurde. Die Abbildung zeigt den Schnitt durch eine 96 Stunden alte Kapsel. Obwohl eine mehrschichtige Hämocytenhülle ausgebildet ist und Melaninbildungen auftreten, ist die Kapselwand nicht an allen Stellen gleichmäßig ausgebildet. Der Anteil des Deutoplasmas hat sich zugunsten eines starken Blastoderms verringert, ebenso ist die mehrschichtige Serosa zu erkennen.

Fig. 20. Querschnitt durch eine 84 Stunden alte Kapsel. Der Schnittverlauf liegt etwa in der Gnathalregion des Embryos. Die Melanisierung der inneren Kapselschichten ist, verglichen mit der fast gleichaltrigen Kapsel in Fig. 11, sehr gering. Das Deutoplasma ist fast aufgebraucht, das Blastoderm sehr stark entwickelt.

Fig. 21. Dieses Beispiel stellt die Verhältnisse eines 160 Stunden alten Parasiten-eies dar. Auffällig ist wiederum die sehr schwach und nur teilweise melanierte Kapselhülle, die zudem ebenfalls stark deformiert ist. Deutlich ist die fortgeschrittene Embryonalentwicklung zu erkennen, besonders das als respiratorische Organ fungierende spätere 13. Segment (sogenannter „Schwanzanhang“).

Fig. 22. Längsschnitt durch eine *Strongylogaster xanthoceros*-Larve, 240 Stunden nach der erfolgten Belegung durch ein 7 Tage altes befruchtetes *Mesoleius niger*-Weibchen. Im Fettkörpergewebe ist deutlich die aus der Kapsel ausgebrochene Primärlarve des Parasiten zu erkennen. Der genaue Schlüpftermin war nicht zu ermitteln, jedoch dürfte er nur wenig von der angegebenen Zeit abweichen.

Abkürzungen:

B Diff = Beginnende Blastodermdifferenzierung

Ch = Chorion

DH = Dotterhaut

DPl = Deutoplasma

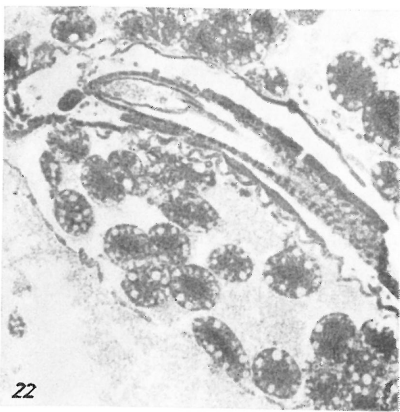
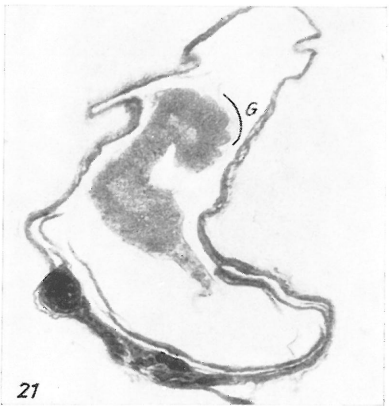
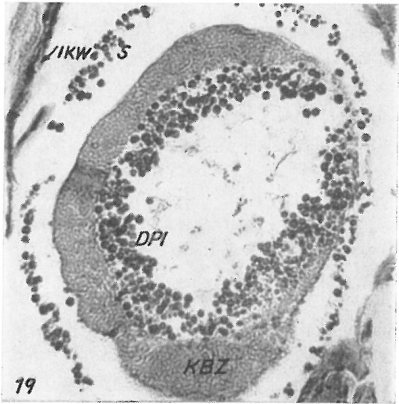
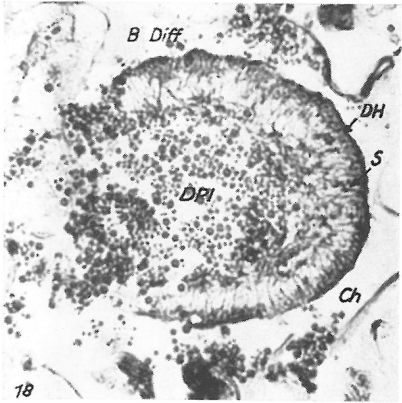
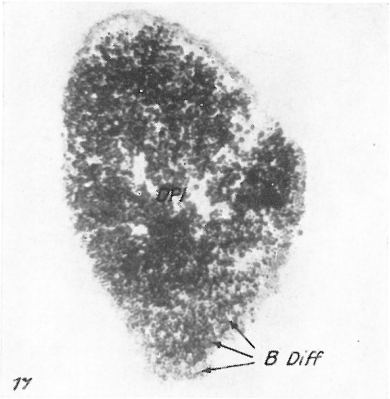
G = Gnathalregion

IKW = Innere Kapselwand

KBZ = Keimbildungszellen

S = Serosa

Tafel 4



4. Blutbilder nichtparasitierter *Strongylogaster*-Larven

a) Zur Kenntnis der unterschiedlichen Hämocytentypen (*Strongylogaster xanthoceros* (STEPHENS))

Tafel 5

Fig. 23. Larve 24 Stunden nach der Häutung zum III. Stadium. Neben einigen älteren, spezialisierten Zelltypen treten vorwiegend junge, indifferente Proleukocyten auf.

Fig. 24. Larve 48 Stunden im III. Stadium. Gruppe von jungen Makronucleocyten; Cytoplasma stark färbbar. Darunter einige vakuolisierte Hämocyten des gleichen Typs.

Fig. 25. Larve 60 Stunden im III. Stadium (kurz vor der Häutung). Neben vereinzelt Proleukocyten und Makronucleocyten Mikronucleocyten, die sehr unterschiedlich färbbar sind.

Fig. 26. Larve in der Häutungsphase zum IV. Stadium. Vereinzelt treten neben anderen Hämocytentypen acidophile Oenocytoide auf.

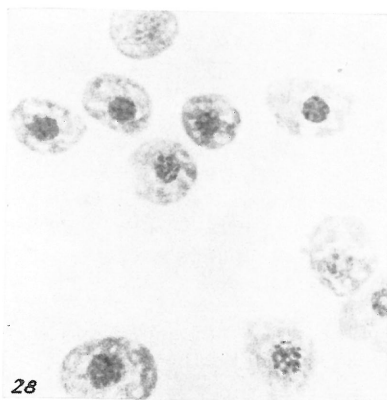
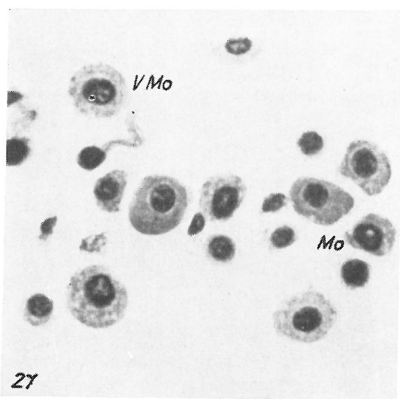
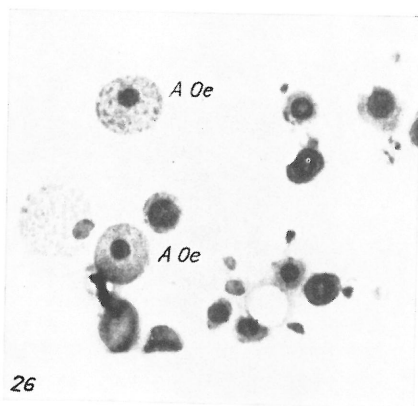
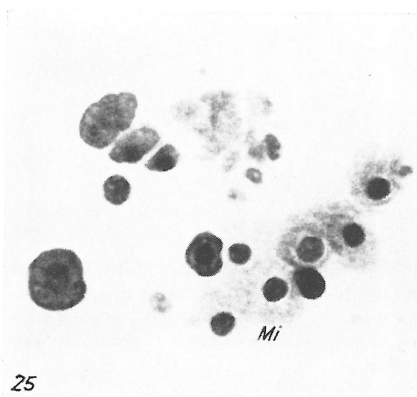
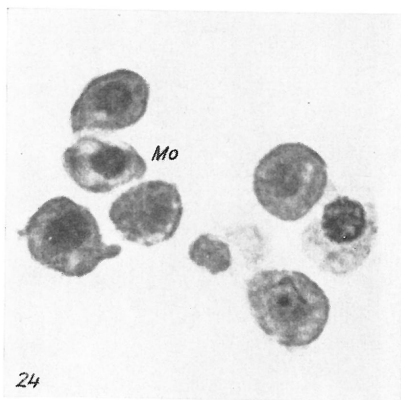
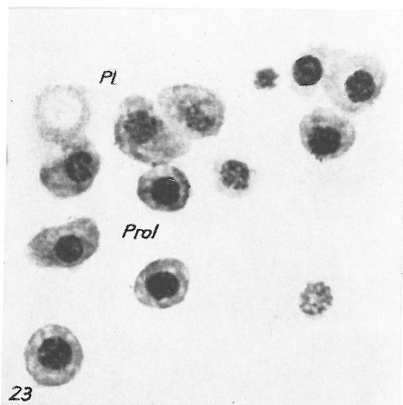
Fig. 27. Larve im IV. Stadium. Verschiedene Formen von Makronucleocyten.

Fig. 28. Larve Ende des V. Stadiums. Die Vakuolisierung der Hämocyten besonders der Makronucleocyten nimmt zu.

Abkürzungen:

A Oe = Acidophile Oenocytoide
Mi = Micronucleocyten
Mo = Makronucleocyten
Pro = Proleukocyten
V Mo = Vakuolisierte Makronucleocyten

Tafel 5



- b) Die Veränderungen im Blutbild von *Strongylogaster xanthoceros*-Larven während der beginnenden Diapauseentwicklung

Tafel 6

Fig. 29. Typisches Blutbild einer etwa zweitägigen Ruhelarve. Die Zellkerne aller Hämocytentypen büßen ihre Färbbarkeit ein, es treten Zusammenballungen auf, das Blutplasma hat seine normale Konsistenz verloren und wird „zähflüssig“.

Fig. 30. Ruhelarve 6 Tage alt. Neben den vorher genannten Erscheinungen treten vereinzelt unförmig vergrößerte Hämocyten auf, deren Zellkerne Degenerationserscheinungen aufweisen und deren Cytoplasma mit zahlreichen, oft sehr voluminösen Vakuolen angefüllt ist. Eine Unterscheidung der einzelnen Typen ist oft nicht mehr möglich.

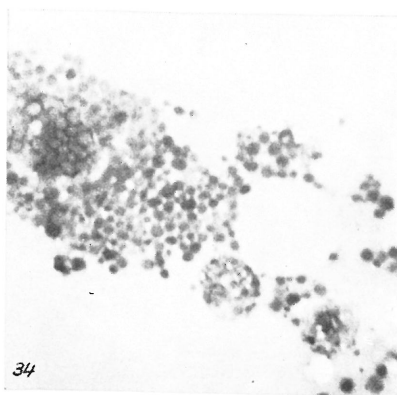
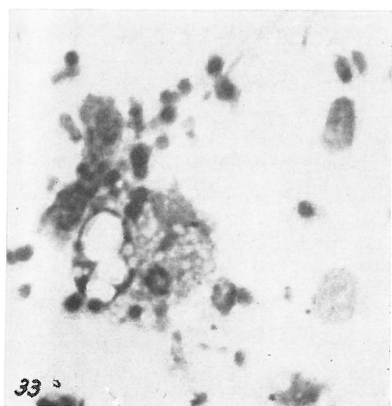
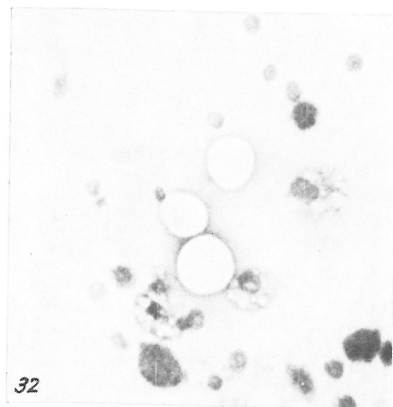
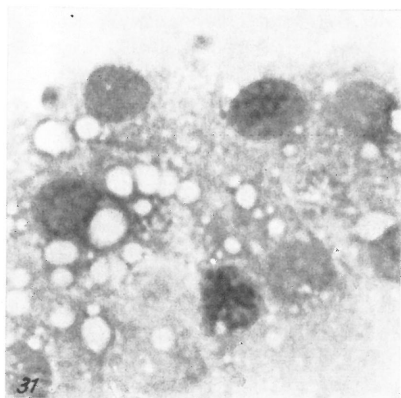
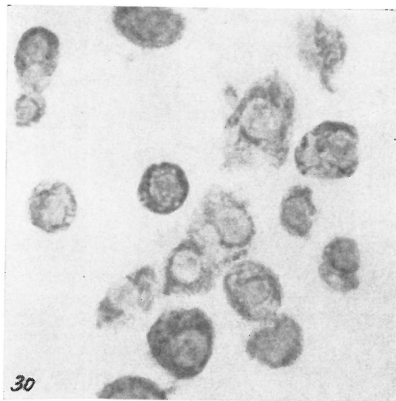
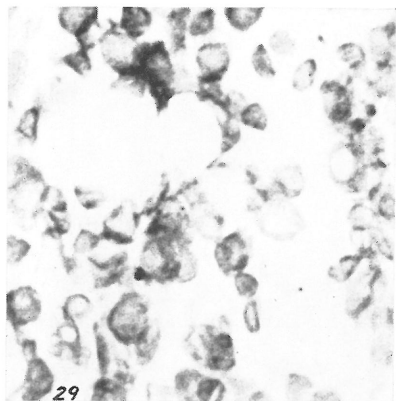
Fig. 31. Ruhelarve 12 Tage alt. Die erwähnten „Aggregate“ haben sich zu vakuolisierten Konglomeraten entwickelt. Die Degenerationserscheinungen in den freien Hämocytenkernen werden häufiger.

Fig. 32. Ruhelarve 16 Tage alt. Neben vielen freien Hämocytenkernen treten noch Mikronucleocyten auf, deren Cytoplasma mit Fettvakuolen durchsetzt ist.

Fig. 33. Ruhelarve 20 Tage alt. Wie auch in den Häutungsphasen treten in diesem Stadium, nur zahlreicher, riesige Adipoleukocyten auf, deren Zytoplasma mit großen Fettvakuolen durchsetzt ist.

Fig. 34. Ruhelarve 28 Tage alt. In der glasklaren Körperflüssigkeit treten fast ausnahmslos freie Hämocytenkerne auf; nur vereinzelt sind noch phagocytische Hämocyten zu beobachten, die die restlichen histolisierten Gewebereste aufnehmen, ehe auch sie vom Fettkörpergewebe absorbiert werden.

Tafel 6



5. Blutbilder künstlich infizierter Larven von *Strongylogaster xanthoceros* (STEPHENS)

Tafel 7

Fig. 35. Blutbild 20 Stunden nach erfolgter Infektion von schwarzer Zeichentusche. Das Photo zeigt eine stark vergrößerte Mikronucleocyte, in deren nur sehr schwach anfärbbarem Zytoplasma eine große, mit Tuschepartikel angefüllte Vakuole auftritt. Im Blutplasma waren keine Fremdkörper mehr nachzuweisen.

Fig. 36. Blutbild 24 Stunden nach der Tuscheinfektion. Mit phagocytierte Tusche durchsetzte Mikronucleocyte. Fast alle vorkommenden Hämocyten typen zeigen Veränderungen, die offensichtlich auf die Infektion zurückzuführen sind. Auf diesem Photo Proleukocyten und Makronucleocyten, die für dieses Larvenstadium abnorme Veränderungen in Gestalt und Größe aufweisen. Ebenfalls waren im Blutplasma keine Fremdstoffe mehr nachzuweisen.

Fig. 37. Blutbild 36 Stunden nach einer Tuscheinfektion mit der sechsfachen Menge. Neben bereits phagocytierten Tuschepartikeln treten im Blutplasma noch freie Tuscheteilchen auf. In diesem Blutausschlag treten neben den in den Abbildungen 35 und 36 gezeigten Erscheinungen bereits Zusammenballungen von Hämocyten auf; die Zellkerne sind oftmals stark verändert und in vielen Fällen nicht mehr zu erkennen.

Fig. 38. Nach ca. 60 Stunden treten in den Blutbildern plasmoidale Aggregate von überinfizierten Hämocyten auf, die in der Folge von anderen phagocytierten Blutzellen unter nachfolgender Melaninbildung abgekapselt werden.

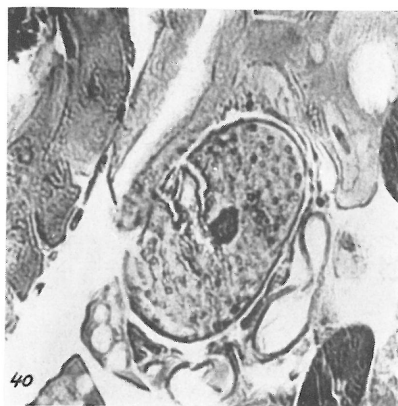
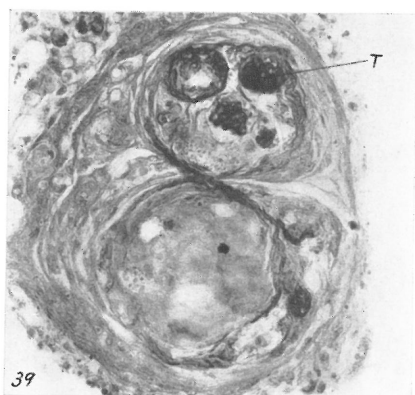
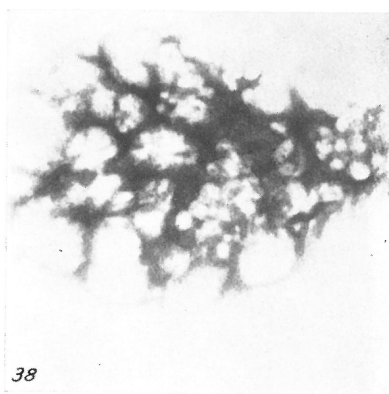
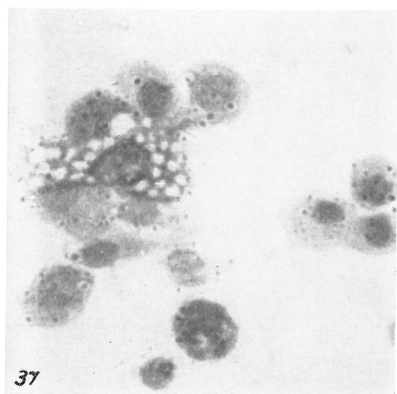
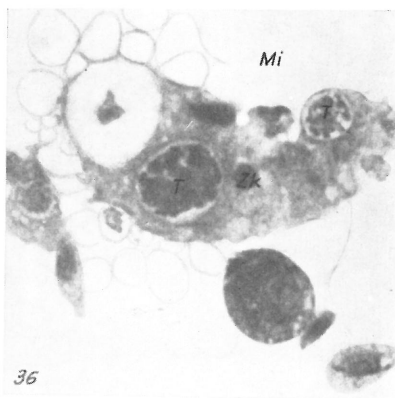
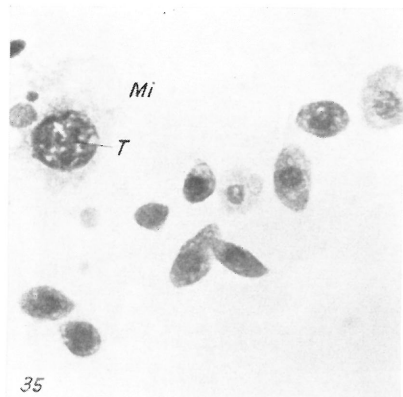
Fig. 39. Tumorbildung aus einer mit Zeichentusche infizierten Larve von *Strongylogaster lineata* (CHRIST) (V. Stadium).

Fig. 40. Das Photo zeigt einen Querschnitt einer *Strongylogaster*-Larve, der im III. Stadium mittels einer Glaskapillare ein Haar in die Körperhöhle eingeführt wurde. Wie die Abbildung zeigt, bewirkt ein derartiger Fremdkörper selbst nach 12 Tagen und auch in unmittelbarer Nähe von Blutbildungszentren keine kapselbildenden Hämocytenreaktionen.

Abkürzungen:

Mi = Mikronucleocyte
T = Tuschepartikel
ZK = Zellkern

Tafel 7



6. Die durch die Parasitenlarve hervorgerufenen Veränderungen im Blutbild des Wirtes

Tafel 8

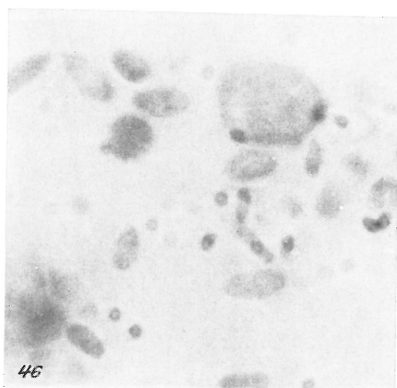
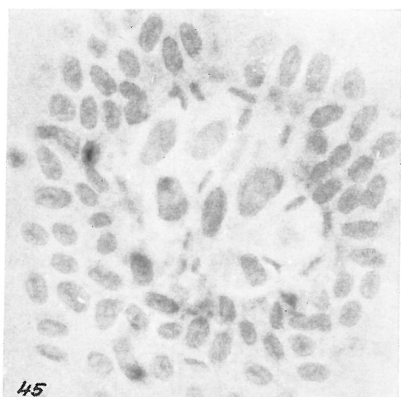
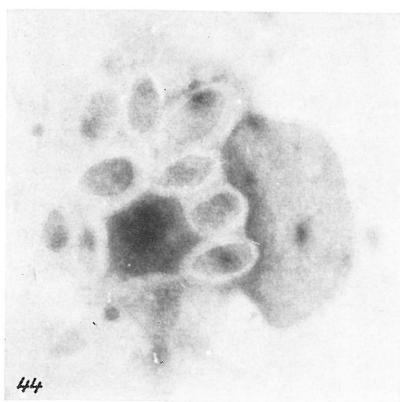
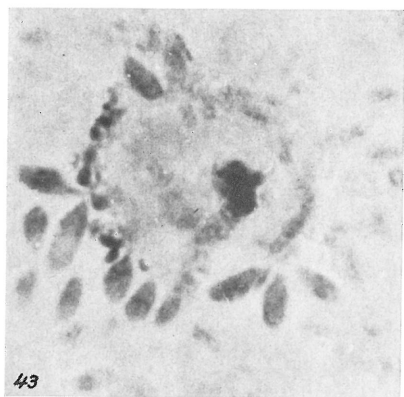
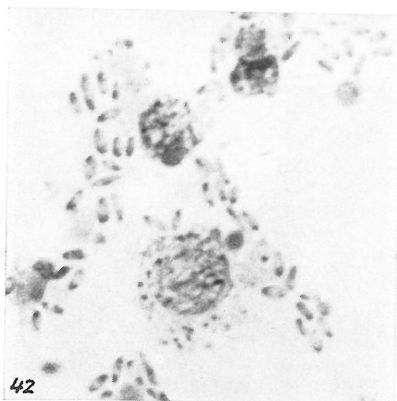
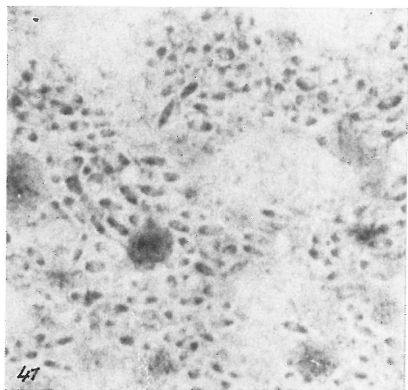
Fig. 41 und 42. *Strongylogaster lineata*: Blutbild einer erfolgreich parasitierten Larve im V. Stadium. In den Blutaussstrichen treten neben vereinzelt pathologisch veränderten spezialisierten Hämocyten vorwiegend zahlreiche Proleukocyten auf, die typische Formveränderungen aufweisen. Derartige Blutbilder sind das sicherste Kennzeichen einer erfolgreich verlaufenden Parasitierung.

Fig. 43. *Strongylogaster lineata*. Blutbild einer erfolgreich parasitierten Larve im V. Stadium. Typisches Beispiel der Vermehrungsform der Proleukocyten.

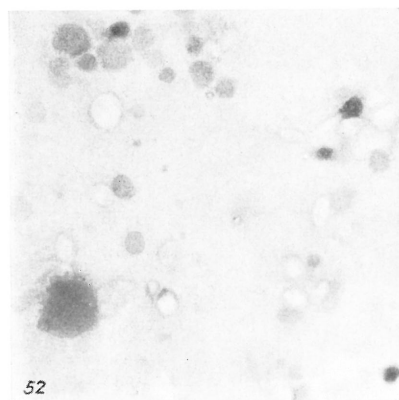
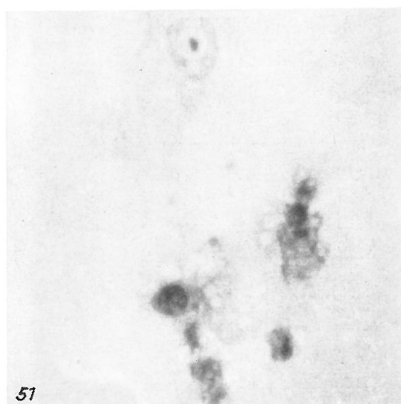
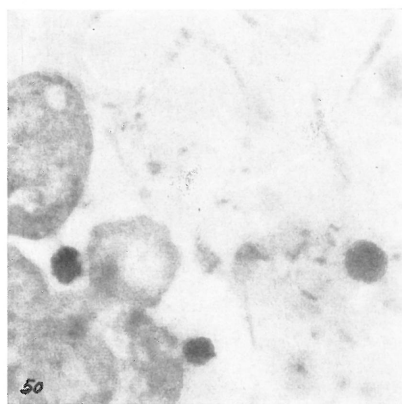
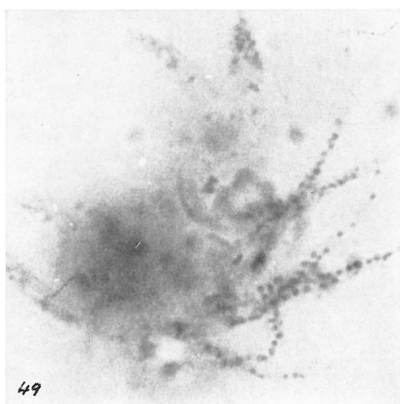
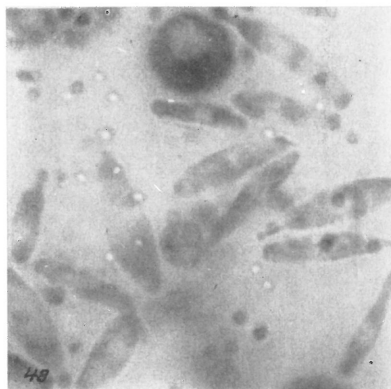
Fig. 44 und 45. *Strongylogaster xanthoceros*: 24 Stunden nach dem Einbohren in die Kiefern — beginnendes Ruhelarvenstadium. Fortlaufende Stadien der anomalen Zellvermehrungen. Aus einer Stammzelle (Proleukocyte) bilden sich durch fortgesetzte Kernabschnürungen zahlreiche Tochterzellen.

Fig. 46. *Strongylogaster lineata*: 120 Stunden alte Ruhelarve. In den einzelnen Fällen können beginnende Sekundärvermehrungen der aus den Proleukocyten hervorgegangenen atypischen Hämocyten wahrgenommen werden.

Tafel 8



Tafel 9



Tafel 9

Fig. 47. *Strongylogaster lineata*: 14 Tage alte Ruhelarve. Stäbchenförmige atypische Hämocytenformen. Hin und wieder treten noch ursprüngliche, aber schon pathologisch veränderte Proleukocyten auf.

Fig. 48, 49, 50. *Strongylogaster xanthoceros*: 16tägige Ruhelarve. Verschiedene Blutbilder, die neben degenerierenden Hämocytentypen atypische, stäbchen- und fadenförmige „Blutzellen“ aufweisen.

Fig. 51. *Strongylogaster lineata*: 22tägige Ruhelarve. Aus den Blutbildern sind die geschilderten atypischen Hämocytenformen fast verschwunden, nur noch Kernteile dieser „Blutzellen“ sind, vereinzelt gruppenförmig angeordnet, neben ursprünglichen Typen wahrzunehmen.

Fig. 52. *Strongylogaster xanthoceros*: 15 Wochen alte Ruhelarve. In dem „zähflüssigen“ Blutplasma sind nur noch vereinzelte freie Hämocytenkerne wahrzunehmen.

