

**Die mitteleuropäischen Arten der Gattung VOLUCELLA
(Diptera, Syrphidae) als Kommensalen und Parasitoide
in den Nestern von Hummeln und sozialen Wespen**

Untersuchungen zur Wirtsfindung, Larvalbiologie und Mimikry

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung der
Doktorwürde der Fakultät für Biologie
der Albert-Ludwigs-Universität Freiburg i. Br.

vorgelegt von
Leo Rupp
aus Saarbrücken

1989

Dekan: Prof. Dr. K. Sander

Leiter der Arbeit: Prof Dr. H.F. Paulus

Referent: Prof. Dr. H.F. Paulus

Koreferent: Prof. Dr. S. Rossel

Tag der Verkündigung des Prüfungsergebnisses:

Für die Überlassung des Themas, die Betreuung der Arbeit und die freundschaftliche Atmosphäre danke ich meinem Doktorvater Prof. Dr. H.F. Paulus.

Frau Dr. C. Gack danke ich sehr für ihre Bemühungen, die mir die Aufenthalte in Mathon (Alpen) ermöglichten, sowie das stete Interesse am Gelingen der Arbeit.

Dank der freundlichen Hilfestellung von Prof. Dr. R. Hartmann und Frau C. Jendrsczok konnte ich radioaktive Markierungsversuche durchführen und die Gefrierschnitttechnik anwenden.

Ein herzlicher Dank gilt Frau Guddy Mahlke, die die Fotoarbeiten durchführte.

Bei Herrn Dr. P. Sowig bedanke ich mich für die Bestimmung der Alpenhummeln und die geduldige Beratung in statistischen Fragen.

Für die anregenden Diskussionen und vielfältigen Hilfestellungen möchte ich meinen langjährigen FreundInnen, KollegInnen und "KellergenossInnen" Christine Gutmann, Roland Frey, Klaus Lunau, Roland Melzer, John Plant und Theo Schmidt ganz herzlich danken.

Ein besonderer Dank gilt meinen Wohngefährten Judy, Karin und Ralf, die mich mit viel Nachsicht und Geduld beim Haushalten schonten und bei der Fertigstellung der Arbeit halfen.

INHALTSVERZEICHNIS

	Seite
1. EINLEITUNG	1
2. MATERIAL UND METHODEN	4
2.1 Herkunft und Haltung der Volucellen	4
2.2 Herkunft und Haltung der Wirte	4
2.3 Verhaltens-Beobachtungen und -Versuche	7
2.4 Mikroskopische Präparationen	8
2.5 Radioaktive Markierung	8
3. EINHEIMISCHE VOLUCELLA-ARTEN	10
- Aussehen, Verbreitung, Vorkommen, Phänologie	
4. WIRTSFINDUNG	19
4.1 Verhalten vor dem Wirtsnest	19
4.1.1 Volucella bombylans	19
4.1.2 Volucella pellucens	23
4.1.3 Volucella inanis	24
4.2 Verhaltensexperimente zur Wirtserkennung mit verschiedenen Signalreizen	25
4.2.1 Zur Bedeutung der olfaktorischen Signale für der Erkennung des Wirtsnestes bei Volucella bombylans	26
4.2.2 Reaktion von Volucella bombylans-Weibchen auf den optischen Reiz "fliegende Hummel"	32
4.2.3 Die optische Bedeutung und Wirkung von Hummeln in Verbindung mit ihrem Duft	34
4.2.4 Die Bedeutung des Hummelflugtons für das Auffinden der Nester	36
4.2.5 Reaktionen von Volucella pellucens und Volucella inanis auf Duft und Aussehen von Wespen	37
4.2.6 Gibt es eine morphenspezifische Wirtsfindung bei Volucella bombylans?	39
4.3 Vergleichende Antennenmorphologie bei Volucella	45
5. NESTBESUCH	57
5.1 Wächterhummeln	57
5.1.1 Volucella bombylans als Nesteindringling	58
5.2 Nestwache und Nestverteidigung bei Wespen	62
5.2.1 Reaktion der Wespen auf Volucella pellucens und Volucella inanis	62
5.3 Diskussion: Wirtsfindung - Nestbesuch	69

	Seite
6. EIDONOMIE UND BIOLOGIE DER JUGENDSTADIEN	78
6.1 Eier: Ablegeplatz - Eizahl - Morphologie	78
6.1.1 Volucella bombylans	78
6.1.2 Volucella pellucens	79
6.1.3 Volucella inanis	80
6.1.4 Eier: Vergleich und Zusammenfassung	82
6.2 Larven: Beschreibung - Aufenthaltsort - Ernährung - Larvenzahl	89
6.2.1 Volucella bombylans	90
6.2.2 Volucella pellucens	95
6.2.3 Volucella inanis	98
7. CEPHALOPHARYNGEALSKELETT UND DARMTRAKT	111
7.1 Ausbildung des Kopfes bei cyclorrhaphen Dipterenlarven	111
7.1.1 Volucella bombylans	112
7.1.2 Volucella pellucens	114
7.1.3 Volucella inanis	114
7.2 Darmtrakt	127
7.3 Zusammenfassung und Diskussion	129
8. VOLUCELLA-LARVEN ALS KOMMENSALEN UND PARASITOIDE (Zusammenfassung und Diskussion der Larvalbiologie)	134
8.1 Wirtsbeziehungen bei staatenbildenden Insekten	134
8.2 Volucella bombylans	137
8.3 Volucella pellucens	139
8.4 Volucella inanis	143
9. MODELLVORSTELLUNG ZUR EVOLUTION DES LARVAL- PARASITISMUS BEI VOLUCELLA	152
10. MIMIKRY: EINFÖHRUNG UND DEFINITION	161
10.1 Volucella: ein Fall von Mimikry	162
10.2 Mimetische Ähnlichkeit	163
10.3 Mimetischer Polymorphismus bei Volucella bombylans	165
10.4 Freßfeinde und Vorbilder	174
10.5 Wirksamkeit der Täuschung	175
10.6 Zur Frage der Aggressiven Mimikry	178
11. ANHANG: HUMMEL- UND WESPENVÖLKER	186
12. ZUSAMMENFASSUNG	189
13. LITERATURVERZEICHNIS	193

1. Einleitung

Dank ihrer meist auffallenden Buntheit und beachtlichen Größe, ihres charakteristischen Schwebfluges und ihres häufigen Auftretens gehören die Syrphiden zu den bekanntesten und beliebtesten Zweiflüglern der heimischen Fauna.

Während sich die Imagines aller Syrphiden-Arten ausschließlich von Pollen und Nektar oder Honigtau ernähren und nach den Bienen zu den bedeutendsten Blütenbestäubern innerhalb der Insekten gehören, besitzen ihre Larven ganz unterschiedliche Lebens- und Ernährungsweisen.

Besondere Beachtung erfahren zahlreiche Arten, deren Larven sich von Blattläusen und anderen Nutzpflanzenschädlingen ernähren. Sie sind vielfach zum Gegenstand angewandter Forschung geworden (SCHNEIDER, 1969; BASTIAN, 1986), da sie aus landwirtschaftlicher Sicht große Bedeutung haben.

Viele Syrphiden besitzen eine verblüffende optische Ähnlichkeit mit wehrhaften Insekten. Besonders häufig und auffallend sind Arten mit gelb-schwarzer Wespenzeichnung oder mit hummelähnlicher Behaarung und Färbung. Durch ihr Aussehen werden sie leicht mit Wespen oder Hummeln verwechselt.

Die einheimischen Vertreter der Gattung *Volucella* zeichnen sich durch einige Besonderheiten aus. Die Art *Volucella bombylans* tritt in mehreren Farbmorphen auf, die jeweils verschiedenen Hummelarten ähnlich sind (mimetischer Polymorphismus). Die Arten *Volucella inanis* und *Volucella zonaria* besitzen eine weitgehende Ähnlichkeit mit Wespen. Ihre Larven entwickeln sich in den Nestern der mimetischen Vorbilder.

Da Wespen und Hummeln ihre Nester gegenüber Eindringlingen verteidigen, müssen *Volucella*-Weibchen zur Eiablage möglichst unbemerkt oder unerkant in deren Nester eindringen. Auch ihre Larven müssen der Gefahr entgehen, von den Wirtsimagines entdeckt und abgetötet zu werden. Bei zahlreichen Mitbewohnern von Termiten- und Ameisennestern konnten spezielle morphologische Strukturen, Duftstoffe und Verhaltensweisen nachgewiesen werden, die Anpassungen an den Wirt darstellen und ihnen den Aufenthalt in den jeweiligen Wirtsnestern ermöglichen. In einigen Fällen erreichen diese Mitbewohner sogar eine weitgehende soziale Integration innerhalb der Wirtsstaaten (WASMANN, 1925; WILSON, 1971; KISTNER, 1979; 1982).

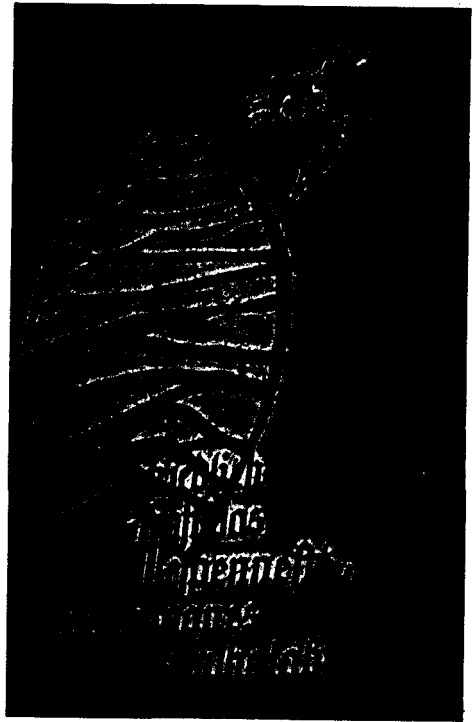
In seiner umfangreichen Monographie über die Gattung *Volucella* ("Recherches sur l'organisation et le développement des insectes Diptères du genre *Volucelle*") führt KÖNCKEL D'HERCULAIS 1875 zwar nahezu vollständig alle bis dahin in der Literatur erwähnten Beobachtungen und Vorstellungen über Volucellen und ihre Wirtsbeziehungen (Eindringen in Wirtsnest und Lebensweise der Larven) auf, jedoch stehen die Metamorphose und morphologische und anatomische Untersuchungen an Larven und Imagines im Vordergrund seiner Studie.

Der Kenntnisstand und die Ansichten darüber, welche Interaktionen zwischen Volucellen und ihren Wirten stattfinden und welche Bedeutung dabei der Mimikry zukommt, haben sich seitdem nicht wesentlich erweitert oder geändert. So werden die Larven der einheimischen Arten entweder für Parasiten oder Kommensalen in den Wirtsnestern gehalten, obgleich über ihre Lebensweise nur vereinzelte Beobachtungen vorliegen und z.B. von *Volucella inanis* bisher überhaupt nur das letzte Larvalstadium bekannt ist (KISTNER, 1982). Zudem werden selten die Unterschiede zwischen Hummel- und Wespennestern berücksichtigt, die etwa hinsichtlich der Nestbewachung bestehen und die unterschiedliche "Anforderungen" an eindringende *Volucella*-Weibchen stellen. So sollen sich die Larven von *Volucella bombylans* sowohl bei Hummeln als auch bei Wespen entwickeln (SPRADBERY, 1973).

Ziel der vorliegenden Arbeit ist es, folgende Fragen zur Wirtsbeziehung der einzelnen *Volucella*-Arten zu klären:

- wie finden *Volucella*-Weibchen ihre Wirtsnester und welche Reizqualitäten der Wirte oder Nester spielen dabei eine Rolle
- wie können die Fliegenweibchen in die bewachten Wirtsnester eindringen und welche Reaktionen zeigen die Wirtsimagines
- wie leben die Larven der einzelnen Arten in den Wirtsnestern; welche trophische Beziehung - kommensalisch oder parasitisch - haben sie zu ihren Wirten
- welche Bedeutung und Rolle hat der Wirt als mimetisches Vorbild bei der Stabilisierung des mimetischen Polymorphismus von *V. bombylans* (Frage nach dem Mimikrysystem)

Mit Hilfe vergleichender Untersuchungen von Verhaltensweisen und morphologischen Merkmalen an Imagines, Eiern und Larven sollen die wirtsspezifischen Anpassungen und Strategien der einzelnen Volucella-Arten dargelegt und mögliche Unterschiede aufgezeigt werden.



Wandmalerei an einem
Haus in der *Wespengasse*
zu Nürnberg

2. Material und Methoden

2.1 Herkunft und Haltung der Volucellen

Die Fliegen wurden im Freiland gefangen. Die Fanggebiete waren blumenreiche Wiesen und Waldränder in der Umgebung von Freiburg i.Br. am Schönberg und der Vorbergzone sowie im Elsaß (Vogesen) in der Nähe von Munster (Braunskopf). Da *Volucella bombylans* im südlichen Oberrheingebiet nur noch in Naturschutzgebieten und in den Vogesen überhaupt vorkam, wurden Tiere v.a. in den Schweizer Alpen in einem Gebiet (ca. 1800 m üNN.) mit ausgedehnten Almwiesen oberhalb des Dorfes Mathon (Graubünden) gefangen. Die Art war dort häufig zu finden.

Die gefangenen Tiere wurden mit einem nummerierten Opalithplättchen (Königinnenplättchen) individuell markiert und einzeln in durchsichtigen Plastikdosen (9x9x11 cm) mit Gazedeckel gehalten; der Boden der Dosen war mit feuchtem Fließpapier ausgelegt; ein diagonal eingesetztes Pappstück diente als Kletterwand. Die Fliegen wurden mehrmals täglich mit Zuckerwasser gefüttert.

Die Larven wurden zum großen Teil aus abgelegten Eiern gefangener Weibchen gezogen, aber auch aus ausgegrabenen Hummel- und Wespennestern entnommen. Die Larven von *V. bombylans*, *V. pellucens* und *V. zonaria* konnten in Plastikdosen oder Petrischalen, die mit Fließpapier oder Torfmulle ausgelegt waren, gezüchtet werden. Als Futter diente für die beiden ersten Blütenpollen aus Bienenhöschchen, letztere wurden mit toter Wespenbrut gefüttert. Zudem wurden Larven von *V. bombylans* in Nestern verschiedener Hummelarten gehalten und von *V. pellucens*, *V. zonaria* und *V. inanis* in Nestern von *Paravespula vulgaris* und *P. germanica*.

Mature Larven (L3) wurden in Plastikdosen (11x11x6 cm) mit feuchtem Torfmulle in einem Thermoschrank bei 4° C überwintert. In einer Dose befanden sich bis zu 15 Larven.

2.2 Herkunft und Haltung der Wirte

Als Wirte dienten Völker verschiedener Hummel-Arten und Wespenvölker von *Paravespula vulgaris* und *P. germanica*. Daneben wurden

auch Völker von *Dolichovespula media*, *D. norvegica* und *Vespa crabro* gehalten (s. Anhang: Kap. 11).

Einige Hummelarten (*B. terrestris*, *B. lapidarius*) konnten im Labor zur Nestgründung gebracht werden. Dazu wurden überwinterte Königinnen im Freiland gefangen und in Holznistkästen angesiedelt. Die meisten Völker wurden jedoch im Freiland ausgegraben und samt Nestmaterial (meist bestand die äußere Nesthülle aus Resten eines ehemaligen Mäusenestes) in einen Holzkasten umgesetzt. Die Königinnen und einige der Nester stammten aus der Umgebung von Freiburg. Die Untersuchungen in Mathon (Graubünden) wurden mit autochthonen Hummelvölkern durchgeführt, die zum Zeitpunkt (Ende Juni) der Bergung der Nester erst wenige Arbeiterinnen hatten.

Als Nesthöhle dienten Nistkästen aus Holz (25x21x19 cm oder 35x29x19 cm) (Abb. 1).

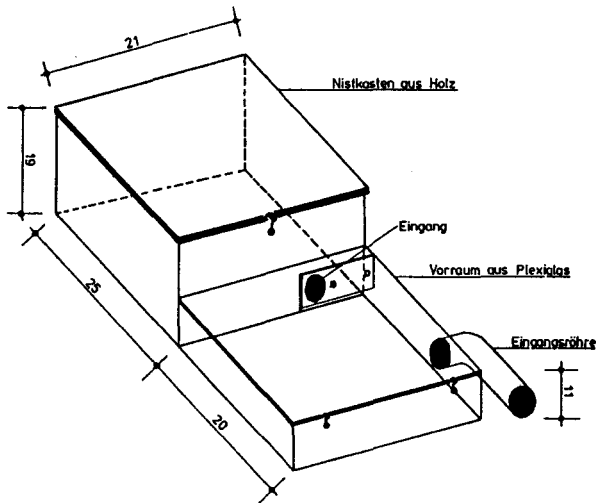


Abb. 1: Holznistkasten mit Vorraum für die Haltung von Hummel- und Wespenvölker.

Sie wurden innen je nach Größe des Hummelnestes zur besseren Wärmeisolierung mit Torfmoos oder zerrissenem Zellstoff angefüllt, letztere wurde von den Hummelarbeiterinnen meist weiter zerkleinert. Die Hummeln konnten den Nistkasten durch eine

kreisrunde Öffnung (\varnothing 2 cm) verlassen, und in einem sog. Vorraum (20x21x11 cm bzw. 35x30x11 cm) (Abb. 1) herumlaufen bzw. fliegen. Die Seiten dieses Vorraums bestanden aus durchsichtigem Plexiglas. Der gesamte Vorbau konnte nach Bedarf abgebaut werden. Sollten die Hummeln z.B. während eines Versuchs nicht im Freiland fliegen, konnten sie im Vorraum über längere Zeit mit Zuckerwasser gefüttert werden. Zusätzlich konnte seitlich an den Vorraum ein Plastikrohr (\varnothing 2 cm), als Nestgang, angebracht werden (Abb. 1). Durch beliebige Verlängerung des Rohres konnte der Nistkasten z.B. für Versuchszwecke umgestellt werden, ohne daß sich dabei die Anflugsituation für die Hummeln änderte, da die Ein- bzw. Ausflugsöffnung des Nestgangs nicht verschoben wurde. Die Hummelnistkästen befanden sich in der Regel im Freien (Institutsgarten Freiburg; Hüttenvorplatz Mursenas/Mathon), so daß die Arbeiterinnen normale Sammelflüge unternehmen und die Entwicklung der Völker natürlich verlaufen konnte. Dies hatte allerdings auch zur Folge, daß die Nester von Parasiten wie *Psithyrus* (Apidae) oder *Aphomia* (Pyralididae) befallen wurden. Um größere Ausfälle zu vermeiden, wurden sie wöchentlich kontrolliert und die Parasiten nach Möglichkeit entfernt.

Die Wespenvölker stammten v.a. aus Dachboden- und Erdnestern der näheren Umgebung von Freiburg i.Br. (*). Alles Nestmaterial und möglichst viele Arbeiterinnen wurden zunächst zum Transport in einen geschlossenen Behälter gebracht und erst nach genauem Absuchen aller Waben nach Dipterenlarven in den gleichen Holznistkästen wie Hummelnester angesiedelt. Durch die Bergung und Wabenkontrolle blieben die Nester nicht unversehrt, jedoch hatten die Wespen innerhalb weniger Tage die entstandenen Schäden wieder ausgebessert und Nesthülle und Wabenbau den neuen Verhältnissen angepaßt. Die bevölkerten Nistkästen wurden im Institutsgarten aufgestellt, so daß die Wespen weiterhin die Versorgung und Entwicklung ihres Volkes besorgen konnten.

(*) Da es sich als schwierig herausstellte, genügend Wespennester zu finden, bewährte sich die Zusammenarbeit mit der Freiburger Feuerwehr, die entsprechende Meldungen und "Hilferufe" von Bürgern dankenswerterweise weiterleitete. Das Angebot einer kostenlosen und umweltfreundlichen (kein Biozideinsatz) Wespennestbergung wurde immer bereitwillig angenommen.

Von vier Hornissenvölkern waren zwei in Vogelnistkästen angelegt, so daß sie leicht und unversehrt transportiert werden konnten. Sie wurden in diesen belassen und entwickelten sich dort weiter. Die beiden anderen Völker, die in Holznistkästen umgesetzt werden mußten, gingen vorzeitig zu Grunde.

2.3 Verhaltens-Beobachtungen und -Versuche

Die meisten Beobachtungen und Verhaltensexperimente zur Wirtsnestfindung wurden in einem Gazezelt (L.: 4.5 m; Br.: 2 m; H.: 2 m) (Abb. 2), das als Flugkäfig diente und im Freien aufgestellt werden konnte, durchgeführt. Die Decke und die Seitenwände bestanden aus Nylongaze, die über das Stangengerüst eines ehemaligen Hauszeltes gespannt war. Die Eckstangen konnten zur Verankerung ein Stück in das Erdreich geschoben werden; die Bodenfläche blieb frei und bot den natürlichen Untergund (Rasen).

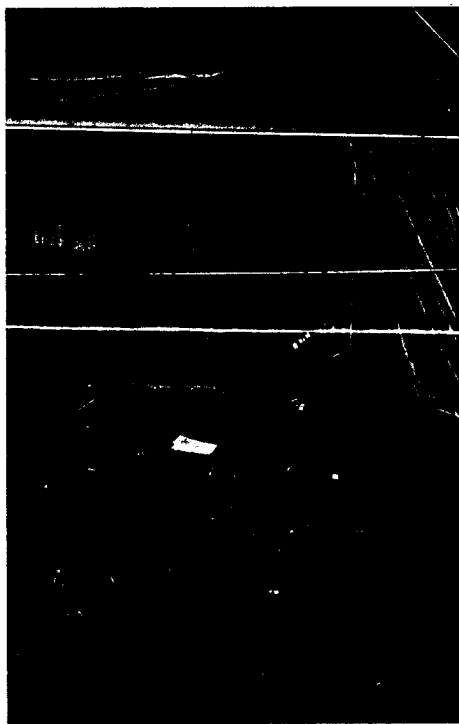


Abb. 2: Gazezelt mit Nistkästen und Videokamera

Untersuchungen im Gazezelt wurden sowohl im Institutsgarten in Freiburg als auch während zweimonatiger Aufenthalte (Sommer 1983-1985) in den Alpen bei der Hütte Mursenas/Mathon (Fanggebiet *V. bombylans*) durchgeführt.

Verschiedene Verhaltensbeobachtungen wurden mittels einer Videokamera (Panasonic Schwachlichtkamera) aufgezeichnet.

Die genauere Beschreibung der Versuchsanordnung zu den verschiedenen Verhaltensversuchen erfolgt jeweils in den entsprechenden Kapiteln.

2.4 Mikroskopische Präparationen

Die morphologischen Untersuchungen an Antennen der Imagines, an Chorionstrukturen der Eier und am Cephalopharyngealapparat und der Cuticula der Larven wurden mit Hilfe licht- und raster-elektronenmikroskopischer Methoden durchgeführt.

Zur lichtmikroskopischen Betrachtung wurden die Objekte in Polyvinyl-Lactophenol eingebettet.

Histologische Schnitte im Kopfbereich der Larven wurden mittels der Gefrierschnittechnik durchgeführt (Schnittdicke: 10 μ).
Gerätetyp: Frigocut Reichhart-Jung; Fixierung: Bouin, 2 Std.;
Färbung: Hämatoxylin-Eosin

Zur REM-Untersuchung (Gerätetyp: Zeiss Nanolab 7) wurden die Objekte über eine Alkohol-Aceton-Reihe entwässert, durch das Critical-Point-Verfahren getrocknet (Gerätetyp: Balzers, CPD-Typ 020) und im Sputter (Gerätetyp: Polaron E 51000) vergoldet.

2.5 Radioaktive Markierung

Zum Nachweis einer ektoparasitischen Ernährungsweise der Larven von *Volucella inanis* wurden radioaktiv markierte Aminosäuren in Wespenlarven injiziert.

Die Ausgangsprobe, ein Gemisch von fünf ^3H -Aminosäuren (Code TRK. 550; 1 m Ci/ml) der Firma Amersham, England, wurde mit PBS auf 1 uCi pro 0.5 μl verdünnt. Die Injektion von jeweils 0.6 μl der Probenlösung erfolgte unter CO_2 Narkose mittels einer Agla-Spritze und ausgezogener Glaskapillare. Einstichstelle und Mund der Larve wurden mit Sekundenkleber (Henkel; Pattex) verschlossen.

Die Volucella-Larven befanden sich 4-6 Tage zusammen mit den Wespen in einer mit Gaze verschlossenen Dose im Thermoschrank (Temp.: 28° C), bevor sie zur Radioaktivitätsmessung präpariert wurden. Es folgte eine getrennte Messung der Hämolymphe, der Cuticula, der freipäparierten Innereien und eines alkoholgetränkten Zellulosestreifens (80% Äthanol), mit dem die Larven außen abgewischt wurden. Die Larvenproben mußten in 100 µl NaOH und 1 ml Soluen gelöst werden. Die fünfminütige Aktivitätsmessung erfolgte mit Hilfe eines "Liquid Scintillations Counters" (Beckmann LS 7500), im DPM-Modus unter Benutzung von Instagel (Zinsser) als Scintillationscocktail.

3. EINHEIMISCHE VOLUCELLA-ARTEN

- AUSSEHEN, VERBREITUNG, VORKOMMEN, PHÄNOLOGIE

Die Gattung *Volucella* Geoffroy (1762) ist weltweit mit zahlreichen Species verbreitet (CURRAN, 1926; SACK, 1932; TELFORD, 1973). In Mitteleuropa sind nur fünf Arten vertreten: *Volucella bombylans*, *V. pellucens*, *V. inanis*, *V. zonaria* und *V. inflata*.

Die Fliegen sind meist groß und wirken plump. Sie besitzen ein höckerartig vorgezogenes Gesicht und tragen eine reich gefiederte Fühlerborste. Einige Vertreter ähneln in Form und Farbe jeweils verschiedenen Hymenopteren. Wie bei allen Syrphiden reichen bei den Männchen die Augen soweit zur Stirn, daß sich ihre Ränder berühren. Die Borstenhaare zwischen den Facetten sind bei ihnen deutlich länger als bei den Weibchen.

Die Imagines von *Volucella* sind Blütenbesucher und ernähren sich von Nektar und Pollen. Mit ihrem langen Rüssel können sie auch tiefe Blüten ausbeuten. Das zweilappige Labellum befähigt sie, die Antheren gezielt nach Pollen abzutasten. Die mitteleuropäischen Arten haben nur eine Generation pro Jahr (univoltin); ihre Larven entwickeln sich artspezifisch in den Nestern von Hummeln oder sozialen Wespen. Letzteres gilt nicht für *Volucella inflata*.

- *Volucella bombylans* (Linnaeus, 1758)

Die Fliegen sind dicht behaart und treten in drei distinkten Farbmustertypen auf, die jeweils verschiedenen Hummelarten ähneln (Abb. 7) (vgl. Kap. 8.3). Bei *V. bombylans* besitzen die Weibchen deutlich längere und zahlreicher gefiederte Antennen als die Männchen (sexualdimorph) (Kap. 4.3; Abb. 15; 16). In der Körperlänge können die Tiere von 10 mm bis 16 mm variieren (vgl. Abb. 4). Da sich die Gesamtlänge der Fliegen wegen der ungleichen Körperhaltung, der genadelten Tiere nur ungenau abmessen und vergleichen läßt, wurde zur Darstellung der Körpergrößenvariation ein Flügellängenmaß verwendet: Länge der Costalader von Querader h bis Radialader R_1 (Abb. 4). Dabei wurde angenommen, daß die Flügellänge, wie bei Hummeln (PEKKARINEN, 1979; SOWIG, 1988), mit der Körpergröße korreliert ist.

Die Art ist in ganz Europa und Nord- und Westasien verbreitet (LUNDBECK, 1916; SACK, 1932).

In der südl. Oberrheinebene treten die ersten Tiere Ende Mai auf, wie bei den anderen Arten erscheinen zuerst die Männchen; Mitte Juli fliegen dann nur noch vereinzelt Weibchen (Abb. 3). Im Untersuchungsgebiet Mursenas/Mathon (1800 m üNN) war die Phänologie bei *V. bombylans* um etwa einen Monat verschoben (Anfang Juli-Ende August).

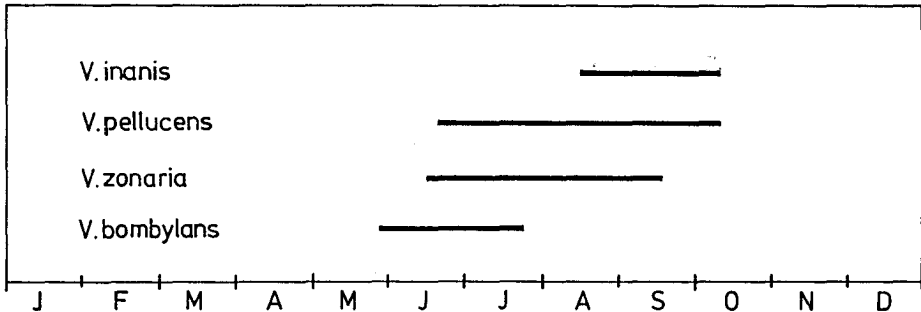


Abb. 3: Phänologie der verschiedenen *Volucella*-Arten in der südl. Oberrheinebene.

Man findet die Tiere v.a. an Waldsäumen blütenreicher Wiesen. Während bei einigen Syrphiden (*Eristalis tenax*: KUGLER, 1950; *Metasyrphus corollae*: PESCHKEN, 1965; *Eristalis pertinax*: LUNAU, 1988) eine Bevorzugung gelber Farbatrappen nachgewiesen wurde und die meisten Schwebfliegen v.a. auf gelben und weißen Blüten anzutreffen sind, fliegt *V. bombylans* im Freiland nahezu ausschließlich blaue und blauviolette Blüten an. Von 192 registrierten Blütenbesuchen waren nur 4 auf gelben Blüten, obgleich gelbe oder weiße Blüten nicht seltener waren.

Die Männchen halten sich bevorzugt an Wald- und Buschsäumen auf. Sie unternehmen von einer die Bodenvegetation überragenden Warte aus Spähflüge, um kopulationsbereite Weibchen zu entdecken. Individuell markierte Männchen ($n = 12$) verweilten bei günstigen Witterungsbedingungen jeweils nur für die Dauer eines Nachmittags (ca. 3 Std.) am selben Platz (Revier), wobei sie im Umkreis von 1-2 m² andere Männchen, Fliegen und auch Hummeln anfliegen, verfolgten und möglicherweise vertrieben. Nur einmal

befand sich ein Männchen an zwei aufeinanderfolgenden Nachmittagen im selben Revier. Patrouillienflüge an Blüten, wie sie von anderen Syrphidenmännchen bekannt sind (MAIER & WALDBAUER, 1979), konnten bei *Volucella* niemals beobachtet werden.

Trotz mehrjähriger Freiland- und Laborbeobachtungen konnte nur eine Kopulation von *V. bombylans* (Freiland) und zwei von *V. inanis* (Labor) beobachtet werden, wobei die Pärchen ca. 1 Stunde in Kopula verblieben.

^{Presumably} Vermutlich sind die *Volucella*-Arten monandrisch. ^{as it is} Es gelang ^{in flight cages} leider nicht, *V. bombylans* im Labor oder im Flugzelt zur Paarung zu bringen.

- *Volucella pellucens* (Linnaeus, 1758)

Außer dem zweiten Abdominalsegment, das durchscheinend und weißlich gefärbt ist, sind der Thorax und die übrigen Abdomensegmente schwarz mit einem bläulichen Schimmer (Abb. 8). Eine optische Ähnlichkeit mit einheimischen Hymenopteren liegt nicht vor. Bei den Männchen ist im Unterschied zu den Weibchen am 2. Abdominal-Tergit in der Mitte eine schwarze Längslinie ausgebildet. Körperlänge: ca. 13-18 mm (vgl. Abb. 4).

Die Art ist v.a. in Nord- und Mitteleuropa verbreitet, kommt aber auch in Japan vor (LUNDBECK, 1916; SACK, 1932).

V. pellucens ist die häufigste einheimische *Volucella* Art. Man findet sie auf Blüten an Waldwegen, in der offenen Landschaft und in Hausgärten. Die ersten Fliegen erscheinen etwa Mitte Juni; man kann Imagines (Weibchen) bis Anfang Oktober beobachten. *V. pellucens* hat von den einheimischen *Volucella*-Arten die längste Flugzeit (Abb. 3).

- *Volucella inanis* (Linnaeus, 1758)

Mit ihrem gelben Gesicht, dem schwarz-gelben Thorax und einem gelb-schwarz gebänderten Abdomen haben die Fliegen eine große Ähnlichkeit mit Wespen (Abb. 9). Das Abdomen ist im Vergleich zu den anderen Arten schlanker.

Auffallend ist die geringe Variation der Körpergröße (ca. 15-16 mm). Die Messung der Flügeladerlängen (Costalader) bei zahlreichen Weibchen verschiedener *Volucella*-Arten zeigt eine deutlich geringere Varianz der Flügeladerlänge bei *V. inanis* gegenüber *V. pellucens* und *V. bombylans* (Abb. 4).

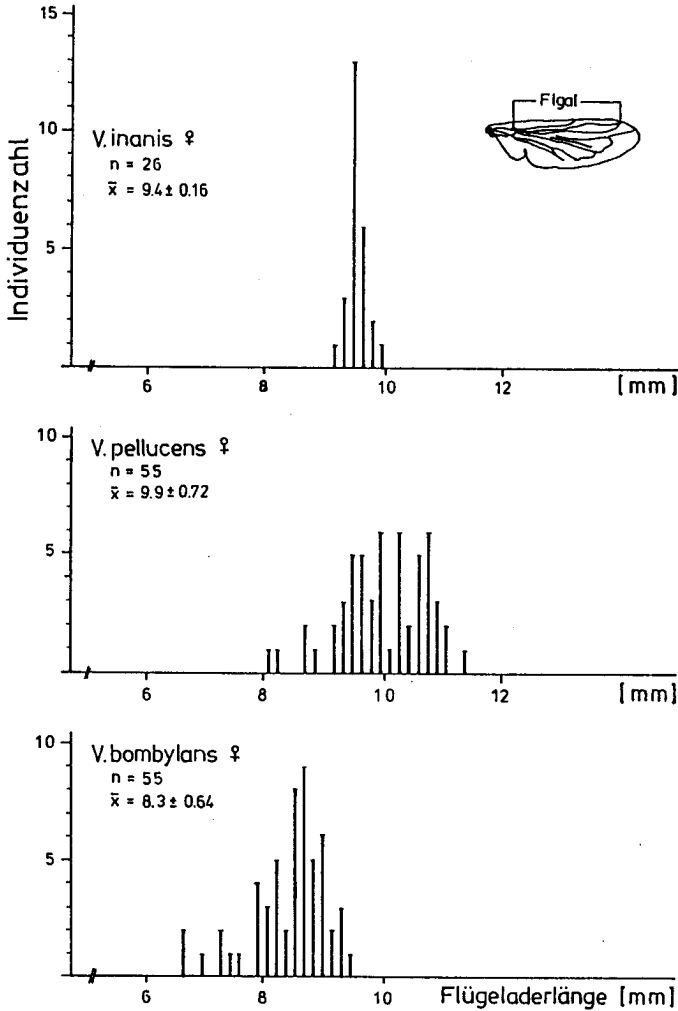


Abb. 4: Flügeladerlänge (Costalader von Querader h bis Radialader R_1) der Weibchen verschiedener Volucella-Arten.

V. inanis ist v.a. in Mittel- und Südeuropa verbreitet, in England kommt sie nur im Süden vor (SACK, 1932; STUBBS & FALK, 1983). Bei LUNDBECK (1916) wird auch auf eine Verbreitung in Syrien hingewiesen.

Man findet die Fliegen beim Blütenbesuch an Waldsäumen, Waldwegen und in Stadtgärten, wobei sie im Stadtgebiet auch weit hinauf bis an Blumen auf Dachterrassen und Balkonen fliegen.

Die Imagines von *V. inanis* treten als letzte *Volucella*-Art erst Mitte August auf; bis Mitte Oktober (Abb. 3) können noch Tiere gefunden werden.

Bei Larvengruppen, die im Labor zur Verpuppung gebracht wurden, waren die ersten Tiere, die schlüpften, immer Männchen. Erst 3 bis 4 Tage später schlüpfte dann die Mehrzahl der Weibchen (Abb. 5). Dies stimmt auch mit den Beobachtungen im Freiland überein.

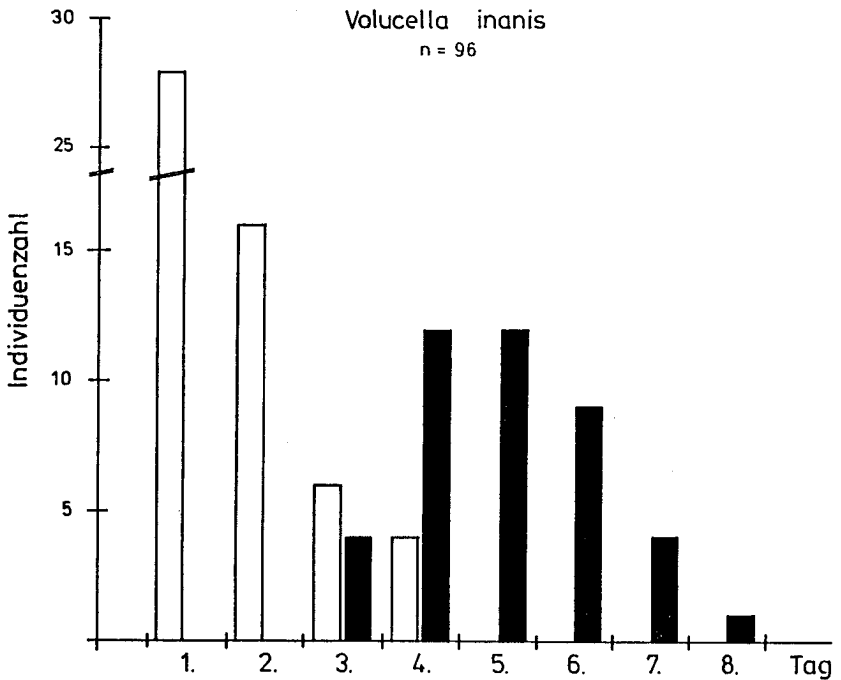


Abb. 5: Zeitliche Schlupffolge der Geschlechter bei *Volucella inanis* (19.9 - 26.9).

□ : ♂ n = 54 ■ : ♀ n = 42

Dies rührt nicht von einer unterschiedlichen Verpuppungsdauer, beide Geschlechter haben eine Verpuppungsdauer von ca. 24 Tagen, sondern die männlichen Larven verpuppen sich entsprechend

früher. Abbildung 7 zeigt, daß aus Larven, die sich zuerst verpuppten (I: Verpuppung bis zum 25.8) zu 98% männliche Fliegen schlüpfen, während aus späteren Puppen (II: Verpuppung bis 29.8) nur noch 20% Männchen und 60% Weibchen schlüpfen.

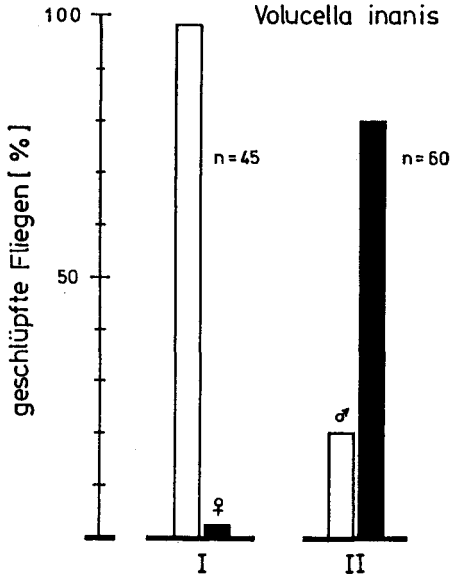


Abb. 6: Anteil der Männchen bzw. Weibchen von *Volucella inanis* aus früher (I) und später (II) verpuppten Larven.

I: Verpuppung bis 25.9; II: Verpuppung vom 25.9 - 29.9

□ : ♂ ■ : ♀

- *Volucella zonaria* (Poda, 1761)

Die Art gehört zu den größten und auffallendsten Schwebfliegen. *nach Gröbke*
Im Unterschied zu *V. inanis* ist der Thorax nicht schwarz sondern rot-braun gefärbt, auch die Flügel haben einen rot-braunen Schimmer. Durch ihre Größe und Farbmusterung haben die Tiere eine große Ähnlichkeit zu Hornissen (Abb. 10). Körpergröße: ca. 18-20 mm.

V. zonaria ist in Süd- und Mitteleuropa und in Ost- und Zentralasien verbreitet (SACK, 1932). Nach England ist die Art erst in jüngerer Zeit eingewandert (Erstnachweis 1870) und wurde erst

ab 1940 in Südengland häufiger gefunden (SMITH, 1974; STALLWOOD, 1979).

Die wenigen Freilandfunde (n = 7) im südl. Oberrheingebiet erfolgten in der Zeit von Mitte Juni bis Mitte August (Abb. 3).

- *Volucella inflata* (Fabricius, 1794)

In ihrem Aussehen hat die Art eine große Ähnlichkeit mit *V. pellucens*. Unterschiede bestehen in der Färbung des 2. Abdominal-Tergites und des dorsalen Thoraxrandes, die bei *V. inflata* rötlich-braun gefärbt sind. Mit einer Körpergröße von ca. 12-15 mm ist sie die kleinste heimische Art.

Nach SACK (1932) ist *V. inflata* in Europa und Sibirien verbreitet.

Von der Art wurden insgesamt nur drei Exemplare im Freiland gefunden (2 ♂: 20.5.1985, Mooswald Freiburg; 1 ♀: 24.5.1985, Taubergießen).

Es liegen Beobachtungen vor, wonach Weibchen ihre Eier an Baumfluß ablegen. Im gleichen Substrat wurden auch Larven gefunden, die man für *V. inflata*-Larven hält (STUBBS & FALK, 1983).

Abb. 7: *Volucella bombylans* (s.S.17)

a: Farbmorphe Vbp (♂)

b: Farbmorphe Vbb (♀)

c: Farbmorphe Vbh (♀)

Abb. 8: *Volucella pellucens* (♀) (s.S.18)

Abb. 9: *Volucella inanis* (♀)

Abb. 10: *Volucella zonaria* (♀)



a



b



c

Abb. 7:

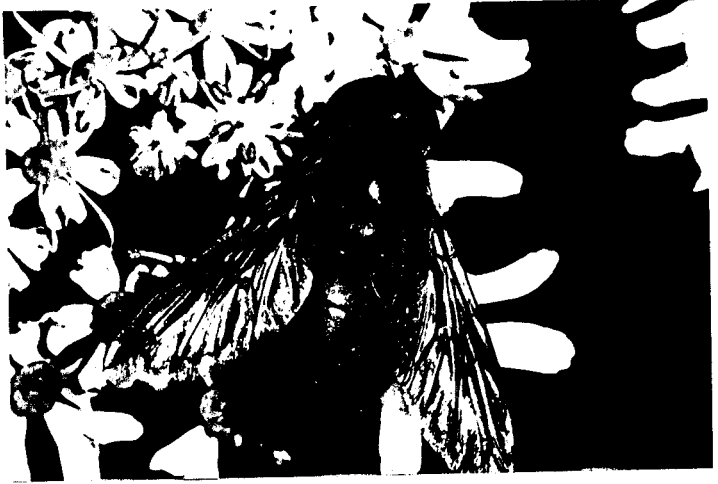


Abb. 8:

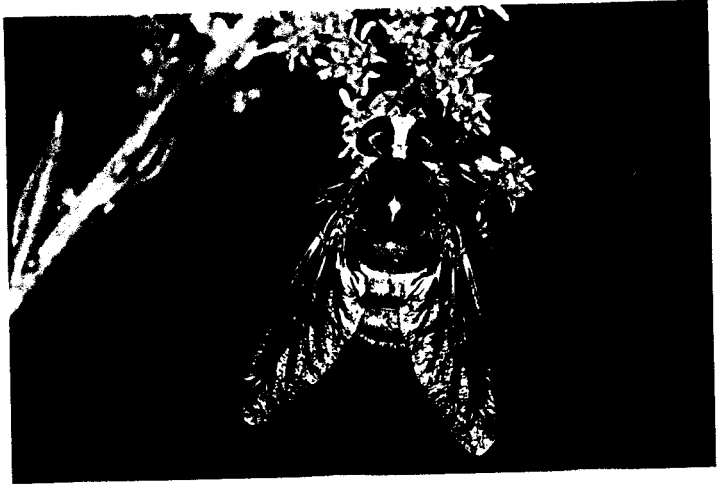


Abb. 9:



Abb. 10:

4. WIRTSFINDUNG

Die Larven der untersuchten Volucella-Arten entwickeln sich in Nestern von Hummeln und sozialen Wespen. Die Weibchen suchen zur Eiablage die Wirtsnester auf. Sie müssen somit über Mechanismen verfügen, geeignete Eiablegeplätze zu finden und zu erkennen. Diese Habitatselektion kann nur mit Hilfe angeborener oder geprägter Verhaltensweisen erfolgen. Die Volucella-Weibchen könnten dabei optische, akustische und/oder olfaktorische Eigenschaften von den Wirtsnestern und deren Bewohnern als Signale nutzen.

Zur Klärung der Wirtsfindemechanismen wurde das Verhalten der Weibchen vor den Wirtsnestern beobachtet und Verhaltensexperimente zur Reaktion auf die genannten Signale durchgeführt.

Versuchsbedingungen

Die Mehrzahl der Beobachtungen und Versuche wurde in einem Gazezelt im Freien durchgeführt (vgl. Kap. 2.3; Abb. 2). Die Untersuchungen an *V. bombylans* fanden meist im Untersuchungsgebiet Mursenas (Schweizer Alpen) statt. Dazu wurden zuvor im Freiland gefangene Volucella-Weibchen in das Gazezelt eingesetzt und auch dort gehalten (bei der Haltung in kleineren Käfigen beschädigten die Fliegen schnell ihre Flügel); große Blumensträuße von *Geranium pratense*, die am Boden in Vasen aufgestellt waren, dienten als Nahrungsquelle und Übernachtungsplatz. In dem Zelt befanden sich meist ca. 30 Weibchen. Durch tägliche Neufänge wurden Verluste von Tieren z.B. durch schlechte Witterung, Spitzmäuse oder Flugunfähigkeit wieder ersetzt. Die Versuche mit *V. pellucens* und *V. inanis* wurden in demselben Gazezelt im Institutsgarten in Freiburg durchgeführt. Die als Wirte angebotenen Hummel- und Wespennester waren in Holzkästen angesiedelt (vgl. Kap. 2.1; Abb. 1; Abb. 13). Sie wurden jeweils für die entsprechenden Versuche im Gazezelt aufgestellt. Die Hummeln und Wespen konnten ihr Nest verlassen, innerhalb des Zeltes fliegen und Nahrung suchen. In den Alpen konnten Beobachtungen oder Versuche nur bei direktem Sonnenschein durchgeführt werden, da nur dann die für die Aktivität der Fliegen notwendigen Außentemperaturen erreicht wurden.

4.1 Verhalten vor dem Wirtsnest

4.1.1 *Volucella bombylans*

V. bombylans-Weibchen findet man im Freiland vor allem beim Blütenbesuch. Gelegentlich entdeckt man sie auch in der bodennahen Vegetation, wenn sie auf Blättern sitzen. Es konnte jedoch

niemals beobachtet werden, daß Weibchen über längere Zeit weitere Strecken über dem Boden fliegen; ein Verhalten, wie es z.B. für die Weibchen der Kuckuckshummeln *Psithyrus* typisch ist, wenn sie Wirtsnester suchen.

Bemühungen, quantitative Beobachtungen von *V. bombylans*-Weibchen beim Besuch sowohl an natürlichen Hummelnestern (je ein Volk von *Bombus terrestris*, *B. hortorum* und *B. mastrucatus*) als auch an im Freien aufgestellten Nestern in Holzkästen (je ein Volk von *B. terrestris*, *B. mastrucatus* und *B. mesomelas*) zu machen, scheiterten, weil zu selten *Volucella*-Weibchen die Nester aufsuchten.

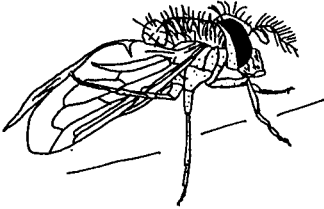
Die Beobachtungen wurden daher in dem Gazezelt durchgeführt, in das ausreichend *Volucella*-Weibchen eingesetzt werden konnten, so daß mit großer Wahrscheinlichkeit einige der Fliegen die angebotenen Hummelnester besuchten.

Die meiste Zeit des Tages verbrachten die Mehrzahl der *V. bombylans*-Weibchen an der Decke und den Seitenwänden des Gazezeltes; zum Blütenbesuch, am Abend und bei schlechtem Wetter suchten sie die Vegetation am Boden auf. Einige der Tiere (ca. 10% der Zeltpopulation) verweilten jedoch auch tagsüber, ohne die Blüten zu besuchen, am Boden. Kamen diese Weibchen einmal in die Nähe der Hummelkästen (bis etwa 1 m), so näherten sie sich in der Regel auch gezielt dem Flugloch und drangen dann meist in die Nisthöhle (Nistkasten) ein. Während der Annäherung und dem Aufenthalt vor einem Wirtsnest zeigen die *V. bombylans*-Weibchen typische Verhaltensweisen:

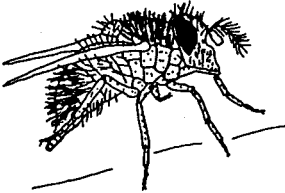
- In größerer Entfernung (≤ 1 m) vom Nesthöhleneingang sitzt die Fliege mit erhobenem ersten Beinpaar (Abb. 11a). Diese Haltung wird nur durch mehrfaches kurzes Auffliegen, näher in Richtung zum Flugloch, unterbrochen.
- In unmittelbarer Nähe (ca. 20-1 cm) vor dem Eingang beginnen die Weibchen mit intensiven Putzbewegungen, wobei vor allem die Flügel und der nun ausgestülpte Legeapparat geputzt werden (Abb. 11b, c).
- Unterhalb des Flugloches drückt das *Volucella*-Weibchen beim Laufen seinen Körper dicht an den Untergrund (Abb. 11d); der Eilegeapparat ist dabei weit ausgestülpt.



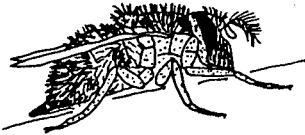
a



b



c



d

Abb. 11: Verhaltensweisen von
Volucella bombylans-
 Weibchen vor einem
 Hummelnest.
 (verändert nach JANDER, 1966)

Die gesamte Annäherungsphase dauerte bei verschiedenen Weibchen von 10 Minuten bis zu über eine Stunde. Im Durchschnitt drangen die Fliegen nach etwa 35 Minuten in die Nesthöhle ein. Dabei wurde mit der Zeitmessung begonnen, sobald ein *Volucella*-Weibchen bis wenigstens auf eine Entfernung von 1 Meter zu einem Hummelkasten gelandet war.

In Tabelle 1 ist die Verweildauer von 9 *V. bombylans*-Weibchen bei Nestbesuchen, gegliedert in die verschiedene Annäherungsphasen, zusammengestellt.

Tab. 1: Aufenthaltsdauer von *Volucella bombylans*-Weibchen in unterschiedlicher Entfernung vom Nesteingang. (gemessen vom Zeitpunkt ihres Erscheinens in einer Entfernung von ca. 1 m vom Nesteingang bis zum Eindringen in den Nestgang); V.b: n = 9.
I: Aufenthalt in größerer Entfernung (≤ 1 m) von dem Nest; II: Aufenthalt in unmittelbarer Nähe (≤ 20 cm) des Nesteingangs; Σ : Summe I+II; (I, II, Σ : Aufenthaltsdauer in Minuten).

V.b Nr.	Hummelnest	I	II	Σ
1	<i>B. mastrucatus</i>	1	14	15
2	<i>B. mastrucatus</i>	15	5	20
3	<i>B. terrestris</i>	3	19	22
4	<i>B. mastrucatus</i>	2	25	27
5	<i>B. pyrenaeus</i>	13	14	27
6	<i>B. terrestris</i>	4	26	30
7	<i>B. mastrucatus</i>	15	25	40
8	<i>B. pyrenaeus</i>	2	58	60
9	<i>B. mastrucatus</i>	4	79	83
x		6.6	29.4	36

Nach diesen Beobachtungen (Tab. 1) verweilten *V. bombylans*-Weibchen nur bis maximal 15 Minuten in größerer Entfernung (ca. 1 m) von dem Nest. Meist flogen sie schon nach wenigen Minuten in die unmittelbare Nähe des Flugloches (≤ 20 cm). Mehr als vier

Fünftel der Aufenthaltszeit hielten sich die Fliegen dann im Eingangsbereich des Hummelnestes auf ($p < 0.01$; U-Test).

Während dieser Zeit putzten sich die Tiere sehr intensiv in der schon beschriebenen Weise oder saßen bewegungslos zum Eingang des Nestes gerichtet. Nach dem Putzen liefen sie häufig eine kurze Strecke auf das Flugloch zu. Das Verhalten (Abb. 11d), bei dem sich die Tiere so fortbewegen, daß ihr Thorax, Abdomen und ihr Legeapparat den Untergrund berühren, wurde immer dann beobachtet, wenn sich vor dem Nisthöhleneingang noch der Holzboden des Hummelkastenvorraums befand. War das Flugloch im Gras (der Zugang zum eigentlichen Nest führte über eine Röhre, die auf der Grasnarbe lag), konnte dieses Verhalten nicht beobachtet werden. In dieser Situation versuchten die *Volucella*-Weibchen häufig, in der Nähe des Eingangs zwischen den kurzen Grashalmen zum Erdboden zu gelangen.

Erreichten die Fliegen den Nesteingang, verschwanden sie meist schnell im Flugloch, wenn sich keine Hummel im Eingangsbereich aufhielt. Danach fanden die Tiere auch dann zum Nest, wenn sie dieses erst nach dem Durchlaufen einer bis zu 150 cm langen Röhre (PVC-Rohr \varnothing 2 cm) erreichen konnten.

Sowohl das beschriebene Verhalten wie auch der zeitliche Ablauf vor dem Eindringen in ein Wirtsnest stellen keinen Käfigeffekt dar, da sich die *V. bombylans*-Weibchen ($n = 13$) bei "Freianflügen" in gleicher Weise verhielten. Unter Freianflug wird hier der Anflug und Nestbesuch von nicht gehälterten *Volucella*-Weibchen an Nester in Hummelnistkästen außerhalb des Gazezeltes verstanden.

4.1.2 *Volucella pellucens*

Die Beobachtungen an *V. pellucens* wurden im Gazezelt im Institutsgarten durchgeführt. Als Wirtsnester wurden in Holzkästen angesiedelte Wespennester angeboten.

V. pellucens-Weibchen, die erst einmal bis auf etwa 1 m in die Nähe eines Wespennestes kamen, drangen dann meistens auch in dieses ein.

Im Unterschied zu *V. bombylans* saßen die Weibchen von *V. pellucens* nicht mit erhobenem ersten Beinpaar (vgl. Abb. 11a) vor den Nestern. Sie zeigten jedoch wie diese unmittelbar vor

dem Nesteingang ein intensives Putzverhalten und das Ausstülpen ihres Legeapparates.

Durchschnittlich benötigten die Weibchen ca. 7 Minuten, um unmittelbar vor das Flugloch zu gelangen; bereits nach ca. 3 Minuten kletterten sie dann in den Nistkasten ($p < 0.03$; U-Test) (Tab. 2).

Tab. 2: Aufenthaltsdauer von *Volucella pellucens*-Weibchen in unterschiedlicher Entfernung vom Nesteingang bis zum Eindringen in ein Wirtsnest (*Paravespula vulgaris*, *P. germanica*); V.p.: $n = 8$.

I: Aufenthalt in größerer Entfernung (ca. 1 m) von dem Nest; II: Aufenthalt in unmittelbarer Nähe des Nesteingangs (≤ 20 cm); Σ : Summe I+II; (I, II, Σ : Aufenthaltsdauer in Minuten).

V.p. Nr.	I	II	Σ
1	3	1	4
2	3	1	4
3	2	2	4
4	6	2	8
5	9	1	10
6	8	6	14
7	8	7	15
8	15	10	25
\bar{x}	6.7	3.3	10.5

4.1.3 *Volucella inanis*

Die meisten Beobachtungen wurden im Gazezelt im Institutsgarten gemacht.

Von *V. inanis*-Weibchen konnten zudem zwei Freianflüge an einen Holznistkasten, in dem sich ein Volk von *Paravespula vulgaris* befand, beobachtet werden.

Bei *V. inanis* war auffallend, daß einige der Fliegenweibchen schon wenige Minuten, nachdem die Wespen aus ihrem Nistkasten ausfliegen konnten (im Gazezelt), ein Interesse an dem Wespennest zeigten. Die Tiere flogen in die Nähe des Holznistkastens,

wo sie zunächst auf erhöhten Plätzen, wie z.B. dem Protokollstuhl, landeten (die Nistkästen mit den Wespen befanden sich immer auf dem Boden).

Im Vergleich zu *V. bombylans* und *V. pellucens* sind *V. inanis*-Weibchen sehr geschickte Flieger, die in anhaltenden Flügen den Innenraum des Zelt abflogen.

In 8 Fällen, wurde die Dauer der Nestannäherungsphase registriert. Die Tiere begaben sich nach durchschnittlich 15 Minuten zur Eiablage an den Nistkästen. Die Annäherung konnte dabei nicht in Phasen unterteilt werden, da die Fliegen in unmittelbarer Nistkastennähe beim Erscheinen einer Wespe immer wieder abflogen und nach kurzer Zeit wiederkehrten.

Zeit in Minuten: 51, 18, 17, 15, 10, 5, 5, 3; \bar{x} : 15.5;

V.i.: n = 8

Im Unterschied zu den anderen Arten zeigten die Weibchen kein intensives Putzverhalten. Der Legeapparat wurde ebenfalls ausgestülpt, wenn sie sich an dem Nistkasten befanden.

Nur in wenigen Fällen kletterte ein Weibchen durch das Flugloch in das Innere des Nistkastens (n = 3). Meist wurden die Eier ca. 5 cm vor dem Flugloch oder am Deckelrand des Nistkastens abgelegt (n = 12) (vgl. Eiablage Kap. 6.1.4). Auch bei den Freianflügen legten die *V. inanis*-Weibchen die Eier außerhalb des Nistkastens in der Nähe des Flugloches an die äußere Kastenwandung.

4.2 Verhaltensexperimente zur Wirtserkennung mit verschiedenen Signalreizen

Die Verhaltensbeobachtungen vor den Wirtsnestern erlauben keine Schlüsse über die Art der Reize, die zur Wirtsfindung und Wirtserkennung führen. Ein Zugang hierzu kann mittels entsprechender Verhaltensexperimenten zu verschiedenen Signalreizen erfolgen.

Bei aphidophagen Syrphiden lenken Farbe und Form des Wirtshabitats das Suchverhalten legebereiter Weibchen (DIXON, 1959; CHANDLER, 1968c; SANDERS, 1979; 1980; 1981; 1983); die Eiablage wird durch die Ausscheidungen der Blattläuse ausgelöst, die im wesentlichen olfaktorisch wahrgenommen werden (DIXON, 1959; BOMBOSCH, 1962; VOLK, 1964; SCHNEIDER, 1969).

Bei Hummel- und Wespennestern bieten die ein- und ausfliegenden Arbeiterinnen optische, olfaktorische und akustische

Flugton) Signale. Außerdem gehen vom Nesteingang (Markierungsduft und Nestgeruch) verschiedene Duftreize aus. Es war daher naheliegend, die Attraktivität entsprechender Signale auf *Volucella*-Weibchen zu testen.

4.2.1 Zur Bedeutung olfaktorischer Signale bei der Erkennung des Wirtsnestes für *Volucella bombylans*.

Hummelnester stellen sowohl als Pollen- und Nektardepot, aber auch durch die spezifischen Markierungsdufte der Hummeln eine reichhaltige olfaktorische Reizquelle dar, die auch außerhalb des eigentlichen Brutnestes, im Eingangsbereich, wirksam ist. Hummeln markieren zum einen ihren Nesteingang mit Duftstoffen der Mandibeldrüsen (CEDERBERG, 1977; 1983); des weiteren beduften sie ihn passiv durch den ihnen anhaftenden Nestgeruch, der eine Hummel als Duftwolke umgibt und begleitet.

Um die Bedeutung und Wirkung des Hummelnestgeruches für die Wirtsfindung von *V. bombylans*-Weibchen zu prüfen, wurden diesen in verschiedenen Versuchen entsprechende Duftreize geboten. Dabei sollten zunächst ihre Reaktionen auf olfaktorische Reize getestet werden.

Vorversuche ergaben, daß die Attraktivität z.B. von Wabenmaterial auf die Fliegenweibchen erheblich zunahm, wenn die Duftquelle zusätzlich mit Luft angeströmt wurde. Möglicherweise entspricht dies auch der Wirkung vor dem Nesteingang fliegender Hummeln.

Versuch 1: Mit Hilfe einer Aquariumpumpe wurde ein Luftstrom durch eine Schachtel (20x10x5 cm) geleitet, in der sich Nestmaterial und Brutzellen von Hummeln (*B. mastrucatus*, *B. terrestris*) befanden. An einer Seite befand sich eine runde Öffnung mit einem Durchmesser von 2 cm, durch die der Duft ausströmte und durch die die Fliegen in die "Duftschachtel" gelangen konnten. Die Fliegen mußten von selbst in die Nähe der Duftquelle kommen.

Versuch 2: Mit derselben Pumpe wurde der Duft direkt aus einem bevölkerten Hummelnest abgesaugt und über einen 150 cm langen PVC-Schlauch (\varnothing 2 cm) weiter geleitet. Über die Schlauchmündung, aus der der Duft ausströmte, war eine Schachtel ohne Boden (5x6x5 cm) mit einem Öffnungsloch (\varnothing 2 cm) gestülpt. Die *Volucella*-Weibchen wurden in ca. 1 m Entfernung von der Duftquelle am Boden ausgebracht. Der Duft stammte aus Nestern von *B. mastrucatus* und *B. terrestris*.

Die Versuche (1 und 2) wurden innerhalb des Gazezeltes durchgeführt. In einem Kontrollversuch (Nullprobe) wurde nur Luft (ohne Hummelduft) durch die Schachteln geleitet.

Unter den Bedingungen der Versuchsanordnung 1 kamen nur etwa 10% der Fliegenweibchen der "Zeltpopulation" in die Nähe der Duftquelle (potentielle Reaktion), von denen dann aber nahezu alle Tiere die Schachtel besuchten. Im Versuch 2, in dem die *Volucella*-Weibchen zu Versuchsbeginn in die Nähe des Duftes gebracht wurden, begaben sich davon ca. 80% der Fliegen in die Schachtel.

- Versuch 1 : 23 Besuche (in Schachtel) von 18 Tieren
- Versuch 2 : 40 Besuche (in Schachtel) von 24 Tieren

In allen Versuchen zeigten die Fliegenweibchen, sobald sie in die Nähe (ca. 20 cm) der Duftquelle (Schachtel) kamen, die gleichen Verhaltensweisen, wie sie auch vor einem von Hummeln beflogenen Nesteingang beobachtet wurden (vgl. Kap. 4.1.1; intensives Putzen, Ausstülpen des Legeapparates). Die meisten Tiere bewegten sich gezielt zur Duftquelle und kletterten durch die Öffnung in die Schachtel hinein.

Es kann hierbei nicht ganz ausgeschlossen werden, daß der dunkle Eingang in die Schachteln zusätzlich einen optischen Auslöser darstellte. Jedoch fanden die Fliegen auch dann zur Duftquelle, wenn sich keine Schachtel über dem Ende des farblosen Duftschlauch, aus dem der Duft strömte, befand (V.b.: n = 7).

Die Fliegenweibchen zeigten keine entsprechenden Reaktionen, wenn bei den verschiedenen Versuchsanordnungen nur Luft (ohne Hummelduft) angeboten wurde (V.b.: n = 28). Daraus kann gefolgert werden, daß allein mit Hilfe des Duftbouquets eines Hummelnestes nicht nur das Wirtsfindeverhalten von *V. bombylans*-Weibchen ausgelöst wird, sondern die Duftquellen auch geortet und gefunden werden können.

In den Versuchen legten die Fliegen nur Eier in den Schachteln ab, in denen sie auch mit Hummelnestmaterial (Versuch 1) in Kontakt kommen konnten. Vermutlich sind zur Auslösung der Eiablage zusätzlich spezifische Reize des Eiablagesubstrates nötig, die chemotaktisch wahrgenommen werden müssen.

Die Bereitschaft zur Eiablage ist bei den einzelnen Weibchen unterschiedlich: unter Stressbedingungen legen manche Tiere ihre Eier auch ohne adäquates Substrat ab, wie z.B. nach dem Fang in der Hälterungsdose.

Man kann die Weibchen zur Eiablage stimulieren, wenn man sie in eine abgedunkelte Dose mit Hummelnestmaterial gibt. Die Eiablage erfolgt auch ohne den vorgeschalteten Verhaltensablauf, der unter natürlichen Bedingungen vor dem Eindringen in ein Wirtsnest zu beobachten ist. Dies zeigt, daß diese Verhaltensweisen keine Reaktionskette darstellen.

In Laborversuchen reagierten die Weibchen auf n-Hexan-Extrakte von Köpfen, Körpern und Brutzellen von Hummeln mit Eilegereaktionen (Abb. 12). Dabei löste der Brutzellenextrakt, im Vergleich zu den Extrakten mit den Köpfen und den Körpern von Hummeln (Versuch 3), häufiger (40%) eine Verhaltensreaktion aus (Ausstülpen des Legeapparates) ($p < 0.01$; $p < 0.025$; 4-Felder Test) (Tab. 3).

Versuch 3: Die *Volucella*-Weibchen wurden in eine mit Filterpapier ausgelegte Petrischale (\varnothing 9 cm) gesetzt, nachdem auf das Papier zuvor ein Tropfen des entsprechenden Extraktes gegeben worden und das Lösungsmittel verdunstet war. Die Tiere befanden sich je 3 Minuten in den Petrischalen. Als Verhaltensreaktion wurde das teilweise Ausstülpen des Legeapparates (AL) und das vollständige Ausstrecken und Tasten des Legeapparates (TL) protokolliert. Die einzelnen Fliegenweibchen wurden maximal zweimal pro Extrakt getestet; die Versuche erstreckten sich über mehrere Tage. In der Nullprobe wurde auf das Filterpapier nur Lösungsmittel (n-Hexan) gegeben. Die Extrakte wurden von Arbeiterinnen und Brutzellen von *Bombus mastrucatus* hergestellt. Extrakte: 10 Köpfe in 100 ml n-Hexan; 10 Körper (ohne Kopf) in 300 ml n-Hexan; Zellenstück in 300 ml n-Hexan. Auf das Filterpapier wurde jeweils ein Tropfen (0.1 ml) des betreffenden Extraktes gebracht.

Tab. 3: Eilegereaktion von *Volucella bombylans* auf Extrakte von Hummeln und ihren Brutzellen (*B. mastrucatus*); (-): keine Reaktion; AL: leicht ausgestülpter Legeapparat; TL: vollständig ausgestülpter Legeapparat. V.b.: n = 13.

Extrakt:	Kontr.	Köpfe	Körper	Brutzelle
Reaktion				
(-)	23	17	16	7
AL	1	4	4	2
TL	1	4	5	16
AL+TL	2	8	9	18

Bei Versuch 3 kann nicht entschieden werden, ob die Fliegenweibchen die Hummelextrakte von dem Papierfilter über gusta-

torische Rezeptoren an den Tarsen oder über olfaktorische Rezeptoren der Antennen wahrnehmen.

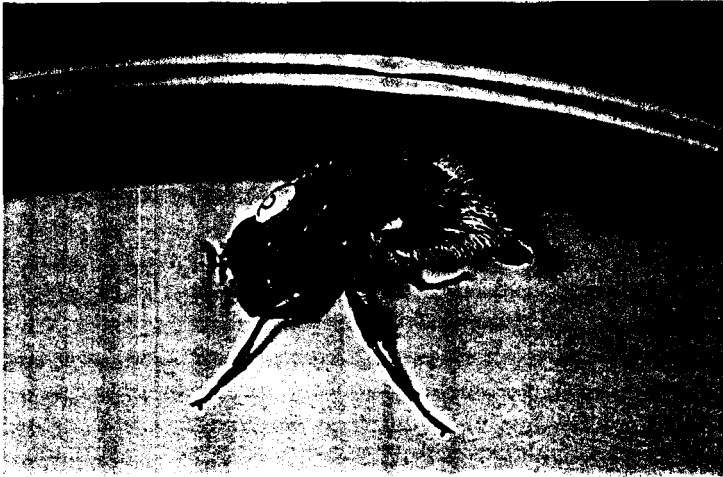


Abb. 12: *Volucella bombylans*-Weibchen mit ausgestülptem Legeapparat (Eilegereaktion) in einer Petrischale nach Zugabe von Hummelduftextrakt.

Um die Bedeutung der Antennen für die Perzeption des Hummelduftes zu prüfen, wurden die Reaktionen von normalen Weibchen und antennenamputierten Tieren verglichen; der adäquate Duftreiz wurde mit einem Luftstrom gegeben (Versuch 4).

Versuchs 4: Einigen *V. bombylans* Weibchen ($n = 12$) wurden die Antennen (Pedicellus, Funiculus) amputiert. In einem runden Plexiglasgefäß ($\varnothing: 19$ cm H.: 10 cm) wurde zentral von oben über eine Pumpe Luft und Hummelduft zugeführt. Als Duftquelle dienten jeweils 3 Arbeiterinnen von *B. mastrucatus*. Die Fliegen blieben bis zu 3 Minuten in dem Gefäß. Als Nullprobe wurde nur Luft (ohne Hummelduft) angeboten. Erst nachdem alle Tiere mit der Nullprobe getestet waren, erfolgte der Test auf Hummelduft. Als Reaktionen wurden zum einen das leichte Ausstülpen (AL) und zum anderen das weite Ausstrecken des Legeapparates (TL) registriert.

- Alle Tiere mit Antennen reagierten auf einen Hummelduftreiz mit intensiven Eilegereaktionen, während nur zwei *Volucella*-Weibchen mit amputierten Antennen eine leichte Eilegereaktion zeigten (Tab. 4).

Tab. 4: Eilegereaktionen von *Volucella bombylans* mit und ohne Antennen (amputiert) auf Hummelduft (*B. mastrucatus* Arbeiterinnen).

A: mit Antennen; O: ohne Antennen; (-): keine Reaktion; AL: Legeapparat leicht ausgestülpt; AT: Legeapparat ganz ausgestülpt.

V.b.- A: n = 28; V.b.- O: n = 12.

	Nullprobe		Hummelduft	
	O	A	O	A
V.b.	11	28	12	27
Reaktion				
(-)	9	17	10	-
AL	1	6	2	2
TL	1	5	-	25

Der hohe Anteil der Weibchen mit Antennen, die auch bei der Nullprobe eine Eilegereaktion zeigten (39%) (Tab. 4), ist vermutlich auf eine Stressreaktion zurückzuführen.

Da nicht ausgeschlossen werden kann, daß durch den Eingriff der Antennenamputation eine Verhaltensbeeinträchtigung bewirkt wird, kann dieses Ergebnis nur als ein Hinweis für die Bedeutung der Antennen als Träger der wirtsfinderelevanten Duftreizrezeptoren dienen.

Zur qualitativen Bestimmung der Reizwirksamkeit verschiedener Duftkomponenten wurden elektrophysiologische Summenableitungen (EAG) vom dritten Antennenglied (Funiculus) bei *V. bombylans*-Weibchen durchgeführt.

Die Messungen erfolgten bei Herrn Dr. E. Priesner im Max-Planck-Institut in Seewiesen. Die Untersuchungen wurden an drei *V. bombylans*-Weibchen durchgeführt. Die Versuchstechnik entsprach dem Standard-Verfahren von EAG-Messungen (PRIESNER, 1973). Es kann davon ausgegangen werden, daß sowohl die reinen Testsubstanzen als auch die Duftgemische (frisch zerriebene Blüten von *Geranium pratense*, Blütenduft, Pollenhöschen von Honigbienen, frisch getötete Hummelarbeiterin und Brutzellen von *B. terrestris*) in ausreichender Duftkonzentration angeboten wurden.

Im Vergleich zu entsprechenden Ableitungen an Antennen von Schmetterlingen und Bienen waren Reizantworten von den Fliegenantennen nur sehr schwach (niedrige Amplitude) (PRIESNER, mündl. Mittl.).

Die für die Wirtsfindung und Eiablage möglichen, relevanten Testsubstanzen wie der Duft von Hummeln, von Brutzellen und verschiedene Terpene (Markierungssubstanzen von Hummeln) bewirkten keine EAG-Antworten. Auch der Blüten- und Pollenduft erbrachte keine Reizreaktion. Leichte Reaktionen bewirkten eine zerriebene Blüte und einige Reinsubstanzen wie z.B. Hexenol und Amylacetat (Tab. 5), die als leicht flüchtige Stoffe in den meisten grünen Pflanzen vorkommen.

Tab. 5: Elektroantennogramm-Reaktionen von *Volucella bombylans*-Weibchen auf verschiedene Duftstoffe.

(-): keine Reaktion; (+): niedrige Amplitude im Oscillographen.

Duftstoffe	Reaktion
B. terrestris Brutzelle	- -
Pollenhöschen Blütenduft zerriebene Blüte	- - +
Terpene Citronellol Terpeniol Nerolidol Farnesol	- - - -
Heptylamin Toluolaldehyd Cyclohexamin Cyclohexanon Hexenol Heptanol Benzylalkohol Phenylacetat Amylacetat	- - - - + + + + +

HENDERSON & WELLINGTON (1982) erhielten bei Summenableitungen an den Antennen der aphidophagen Syrphidenarten *Metasyrphus venablesi* und *Eupoedes volucris* ebenfalls Reizantworten bei 6-kettigen ungesättigten und gesättigten Alkoholen und Amylacetat,

jedoch keine Reizreaktion auf Aphiden und deren Honigtau, obgleich die Fliegen im Olfaktometer auf diese Reize reagierten.

Geht man davon aus, daß sich sowohl bei *Volucella* als auch bei den untersuchten aphidophagen Syrphiden die olfaktorischen Rezeptoren zur Wahrnehmung der für die Eiablegesubstrate spezifischen Duftstoffe, auf den Antennen befinden (vgl. Kap. 4.3), so erscheint nach diesen Ergebnissen, die Summenableitung an Dipterenantennen keine geeignete Methode zur Überprüfung von reizwirksamen Duftstoffkomponenten zu sein. Auch KAIB (1974; 1984, mündl. Mittl.) konnte bei der Schmeißfliege *Calliphora vicina* nur über Einzelzelleableitungen Reaktionen auf Fleisch- und Blumenduft erhalten.

HENDERSON & WELLINGTON (1982) diskutieren, inwieweit EAG-Antworten auf pflanzlichen Stoffe (z.B. Hexenol, Amylacetat) die Beobachtungen von CHANDLER (1968b) unterstützen, wonach aphidophage Syrphiden gelegentlich auch ohne Aphiden Eier an Pflanzen ablegen. Möglicherweise sind dies auch Reaktionen, die als Relikte an ein ursprünglich phytophages Larvalhabitat erinnern (vgl. Kap. 7).

4.2.2 Reaktion von *Volucella bombylans*-Weibchen auf den optischen Reiz "fliegende Hummel"

Hummelnester befinden sich meist im Boden. Ihre Nestingänge sind unauffällig, so daß für ein *Volucella*-Weibchen als potentielle optische Signale zur Wirtserkennung nur die ein- und ausfliegenden Hummeln in Frage kommen. Um ihre optische Wirkung und Bedeutung für das Wirtsfindeverhalten von *V. bombylans* zu testen, wurden diesen vor einem Nestingang fliegende Hummeln so angeboten, daß eine geruchliche Wahrnehmung ausgeschlossen war.

Versuch 5: Der Hummelnistkasten befand sich in einem luftdichten und durchsichtigen Überkasten aus Plexiglas ("Sichtkasten") (Abb. 4). Das Flugloch war mittels einer Röhre nach außerhalb des Gazekäfigs verlegt, so daß die Hummeln weiterhin dem Sammelgeschäft nachgehen konnten. Um in das Nest zu gelangen oder es zu verlassen, mußten die Hummeln den Vorraum (30 cm Länge) zwischen dem Nistkasten und der Mündung des Röhrenganges durchqueren. In diesem Bereich waren die Hummeln zu sehen. Da sie die Strecke meist fliegend zurücklegten entsprach diese Situation dem An- und Abflugeschehen vor einem normalen Nesthöhleneingang. Befand sich eine Fliege ca. 20 cm vor dem Vorraum des "Sichtkastens", wurde dies als potentieller Anflug auf das Hummelnest gewertet.

- Es konnte in keinem Fall beobachtet werden, daß ein *V. bombylans*-Weibchen in der Nähe des "Sichtkastens" eine der Verhaltensweisen zeigte, die sonst vor einem Wirtsnest bei Anwesenheit von Hummeln charakteristisch sind (intensives Putzen, Ausstülpen des Legeapparates) (Tab. 6).

Tab. 6: Reaktionen (: typ. Verhaltensweisen vor Nestbesuch) von *Volucella bombylans*-Weibchen auf ein- und ausfliegende Hummeln (*B. mastrucatus*) vor dem Nesteingang in einem "Sichtkasten" ohne Hummelduft.

Flugfrequenz der Hummeln: ca. 2 Tiere pro Minute;

1, 2, 3, 4 : Versuche an verschiedenen Tagen;

V.b.: n = 23.

	potentielle Anflüge von <i>V.b.</i>	"typ. Reaktion" von <i>V.b.</i> vor dem "Sichtkasten"
Tag		
1	17	-
2	11	-
3	8	-
4	11	-

Der Hummelflugbetrieb vor dem Nesteingang entsprach mit durchschnittlich 2 an- oder abfliegenden Hummeln pro Minute einer Situation, bei der die Fliegen sonst die Hummelnester aufsuchten (vgl. Kap. 5.1.1; Tab. 15).

Bietet man den Fliegen in dem "Sichtkasten" Blüten (*Geranium pratense*) an, so versuchen sie diese gezielt anzufliegen. Dies legt den Schluß nahe, daß sie die Blüten durch das Plexiglas als solche erkennen können, was mit großer Wahrscheinlichkeit auch für die Wahrnehmung der fliegenden Hummeln gelten dürfte. Wobei bei dieser Entfernung die Unterscheidung und Erkennung einer Hummel an deren spezifischer Fluggeschwindigkeit erfolgen sollte.

Nach dem Versuchsergebnis bewirkt der optische Reiz, eine vor dem Nesteingang fliegende Hummel, ohne Duft bei *V. bombylans*-Weibchen kein Wirtsfinde- oder Eilegeverhalten.

4.2.3 Die optische Bedeutung und Wirkung von Hummeln in Verbindung mit ihrem Duft

V. bombylans-Weibchen, die sich bereits einer Hummelduftquelle angenähert hatten (Versuch 1 und 2) und schon Eilegereaktionen zeigten, wandten sich in ihrer Ausrichtung und Bewegung zugleich auf eine vor einem Eingang fliegende Hummel, wenn diese als Alternative angeboten wurde. Möglicherweise besitzt eine Hummel in Verbindung mit ihrem Duft auch eine optische Reizwirkung, wobei diese Kombination dann attraktiver ist als Duft alleine.

Da die Volucella-Weibchen auf Hummeln hinter Plexiglas ohne Hummelduft (Versuch 5) keine Reaktionen zeigten, wurde die optische Wirkung von Hummelarbeiterinnen vor einem Nesteingang in Kombination mit adäquaten Duftreizen getestet.

Versuch 6: An zwei "Sichtkästen", in denen sich jeweils ein Hummelnistkasten mit und ohne Hummeln (*B. terrestris*) befand, wurde über einen PVC-Schlauch qualitativ und quantitativ identischer Hummelduft geleitet (Abb. 14). Die Versuchsfliegen wurden so vor die beiden Kästen gebracht, daß sie einen gleichen Abstand (ca. 30 cm) zu den beiden Duftquellen hatten. Als Reaktion wurde gewertet, wenn sich eine Fliege an eine der Duftquellen (Schlauchmündung) begab. Um eine mögliche Seitenpräferenz auszugleichen, wurde die Stellung der Kästen nach jedem Versuch gewechselt. Jede der Fliegen wurde dreimal getestet.

- Bei ihrem jeweils ersten Besuch begaben sich die meisten der Fliegen zur Duftquelle an den "Sichtkasten" mit den Hummeln ($p < 0.25$; 4-Felder Test, Nullhypoth.: Gleichverteil.) (Tab. 7). Bei weiteren Versuchen suchten jedoch dieselben Tiere dann auch die Duftschlauchmündung am "Sichtkasten" ohne Hummeln auf (Tab. 7).

Tab. 7: Reaktion von *Volucella bombylans*-Weibchen auf "Sichtkästen" mit und ohne Hummeln bei qualitativ und quantitativ gleichem Hummelduft.

A: erste Reaktion ("Besuch") der Fliegen; B: Summe der Reaktionen bei allen Versuchen. V.b.: $n = 19$.

	Hummel + Duft	Duft
A	14	5
B	32	25



Abb. 13: "Sichtkasten" (rechts) und Holznistkasten (links).

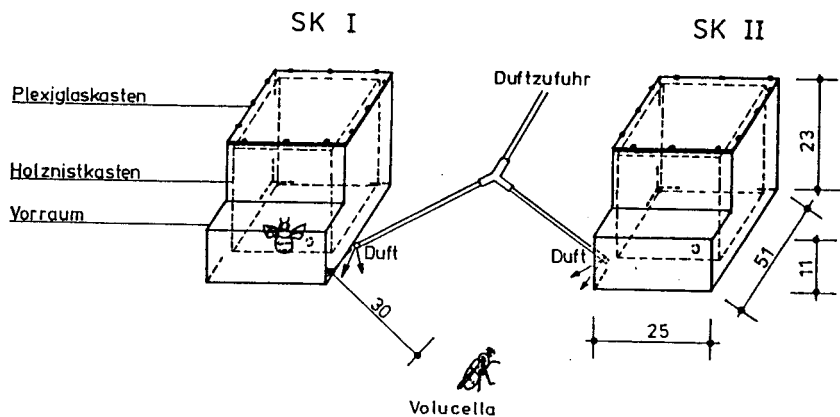


Abb. 14: Versuchsanordnung 6 - optisch gleiche Sichtkästen (SK) mit (SK I) und ohne (SK II) fliegende Hummelarbeiterinnen im Vorraum bei gleichem Duftreiz (Hummelnestgeruch).

Möglicherweise ist für die Fliegen die optische Wahrnehmung der fliegenden Hummeln hinter dem Plexiglas z.B. durch Spiegelungen soweit eingeschränkt und verfälscht, daß sie nur als schwache optische Auslöser wirken können oder das Plexiglas als Hindernis erkannt wird.

4.2.4 Zur Bedeutung des Hummelflugtons für das Auffinden der Nester

In Hummelnestern lassen sich eine Anzahl von Tönen registrieren (SCHNEIDER, 1972; FISHER & WEARY, 1988), die durch Flügel-schlagen (Flügel-töne) und durch Schwingungen des Thorax (modulierte Töne) der Hummeln erzeugt werden. Im Zusammenhang mit dem Wirtsfindeverhalten von *V. bombylans* könnten hier die Fluggeräusche ein- und ausfliegender Hummeln und/oder die Töne im Nestbereich als akustische Signale eine Rolle spielen.

Die Wahrnehmung akustischer Signale konnte für verschiedene cyclorraphe Dipteren nachgewiesen werden. Ein gut untersuchtes Beispiel bilden die Untersuchungen über die "love songs" von *Drosophila* (BENNET-CLARK & EWING, 1970).

Bei verschiedenen Vertretern der Sarcophagidae (*Euphasiopteryx ochracea*; *Colondamyia auditrix*), deren Larven sich als Parasitoide von Grillen und Zikaden ernähren, erkennen die viviparen Weibchen die Wirte an deren spezifischem Gesang. Mit Tonbandaufnahmen des Wirtsgesanges konnten die Fliegenweibchen bis an die Lautsprecher gelockt werden (CADE, 1975; SOPER et al, 1976).

Um die Wirkung von Hummelfluggeräuschen vor einem Nesthöhleneingang auf *V. bombylans*-Weibchen zu testen, wurden diesen entsprechende Tonbandaufnahmen vorgespielt.

- Es konnten jedoch auf Grund solcher akustischen Reize keine phonotaxische Reaktionen bei den Fliegen festgestellt werden.

Analog zu den Versuchen zur optischen Wirkung von Hummeln wurden die Attraktivität von Fluggeräuschen in Verbindung mit Duft geprüft.

Versuch 7: Zwei gleiche Lautsprecher befanden sich am Boden des Gazezeltes. An beide wurde identischer Hummelduft geleitet. Auf jeweils nur einem der Lautsprecher wurde eine Sequenz von Hummelfluggeräuschen (An-/Abflug) abgespielt, die in ihrer Lautstärke subjektiv den Fluggeräuschen vor dem Nesteingang entsprachen. Die Aufnahmen waren am Eingang eines Bodennestes von *B. terrestris* aufgenommen worden (Gerät: Uher-Report ; Mikrophon: Uher M516). Vor jedem Versuch wurden die Fliegen in gleichem Abstand (30 cm) zu den beiden Duftquellen und den Lautsprechern ausgebracht. Als Reaktion wurde gewertet, wenn sich eine Fliege vor eine der Duftquellen bzw. Lautsprecher begab.

Tab. 8: Reaktion von *Volucella bombylans*-Weibchen auf Hummelduft mit und ohne Hummelfluggeräusche.

V.b.: n = 9.

	Hummelduft + Fluggeräusch	Hummelduft
Reaktion	9	12

- Auch in Verbindung mit Duft zeigten die Fliegen keine Präferenz für den kombinierten akustisch-olfaktorischen Reiz (nicht signif.; 4-Felder Test, Nullhypoth.: Gleichvert.) (Tab. 8).

Bei der Wiedergabe der Fluggeräusche dürfte sich das zeitliche Muster nicht wesentlich verändert haben. Auch der niedrige Frequenzbereich der Hummelflugtöne von 150-250 Hz, die in diesem Rahmen eine Rolle spielen könnten, wurden mit dem Tonbandgerät noch wiedergegeben.

4.2.5 Reaktionen von *Volucella pellucens* und *Volucella inanis* auf Duft und Aussehen von Wespen

Entsprechend den Versuchen mit *V. bombylans* zur Bedeutung von Hummelduft wurden bei *V. pellucens* und *V. inanis* die Wirkung von Wespennestduft auf das Wirtsfindeverhalten und die Eilegereaktionen getestet:

- Wurde den Fliegenweibchen nur der Duft aus einem Wespennest geboten (vgl. Versuch 2; s.S. 26), so näherten sich die Tiere der Duftquelle und zeigten Eilegereaktionen (V.p.: n = 16; V.i.: n = 8).

Im Unterschied zu *V. bombylans* kletterten sie jedoch nicht in die Schachtel, aus der der Duft herausströmte.

- Auf Wespen, die in einem Sichtkasten ohne Duft angeboten wurden, zeigten *V. pellucens*- und *V. inanis*-Weibchen keine Reaktionen (vgl. Versuch 5; s.S. 32).

Zur optischen Wirkung von Wespen in Kombination mit Wespen-
nestduft konnten nur wenige Versuche durchgeführt werden.

Ein kleines Nest von *P. vulgaris* (\varnothing ca. 10 cm) mit wenigen Arbeiterinnen (12) befand sich in einer Ecke des Sichtkastens, während der Nestgeruch an der diagonalen Ecke des Kastens ausgeleitet wurde.

- Einige der *Volucella*-Weibchen, vermutlich durch den Duft motiviert, begaben sich dicht an die Kastenseite an der sich das Wespennest befand (*V. pellucens*: n = 4; *V. inanis* n = 2).

In einer weiteren Versuchsvariante wurden jeweils bis zu 5 *V. inanis*-Weibchen in einen durchsichtigen, rechteckigen Plexi-
glaskasten (100x40x50 cm) eingesetzt; an einer Seite wurde Wespennestduft eingeleitet, der die Tiere zur Eilegereaktion stimulieren sollte. Außen konnte ein Wespenvolk (in einem Holznistkasten) an den verschiedenen Seiten angeboten werden, ohne daß der Flugverkehr am Nesteingang dabei wesentlich gestört wurde. Es sollte dabei registriert werden, ob sich die *Volucella*-Weibchen jeweils an die Kastenseite begeben, an der das Wespennest angeboten wird. Die Tiere wurden jeweils 20 Minuten in dem Kasten belassen.

- Von 14 *V. inanis*-Weibchen begaben sich 8 Tiere unmittelbar vor das Wespennest, während die anderen Tiere meist in der Mitte des Kastens sitzen blieben. Nur in zwei Fällen wechselte ein Weibchen zu der jeweiligen Kastenseite mit den Wespen, nachdem das Wespennest verschoben wurde.

Vermutlich habituierten die Tiere nach einer gewissen Zeit auf den Duft und verlieren dann die Motivation, das Wirtsnest aufzusuchen.

Einen weiteren Hinweis auf die Bedeutung der optischen Wirkung von Wespen auf *V. inanis*-Weibchen zeigte sich bei ihren Anflügen an die Nistkästen im Gazezelt: diesen näherten sie sich erst, nachdem die Kästen auch von Wespen befliegen wurden. In einem Fall folgte ein *V. inanis*-Weibchen sogar Wespen an eine

Schachtel, die von diesen nur angefliegen wurde, um darin dargebotenes Zuckerwasser aufzunehmen.

Die Ergebnisse der Versuche und Beobachtungen deuten darauf hin, daß bei den Weibchen von *V. pellucens* und *V. inanis* zum Aufsuchen der Wirtsnester der Wirtsnestgeruch allein nicht ausreicht und fliegende Wespen als optischer Reiz eine Rolle spielen.

4.2.6. Gibt es eine morphenspezifische Wirtsfindung bei *Volucella bombylans*?

Im Zusammenhang mit dem mimetischen Polymorphismus bei *V. bombylans* (vgl. Kap. 10.3) stellt sich die Frage nach einer morphenspezifischen Wirtsfindung. Suchen die verschiedenen Farbmorphen der *V. bombylans*-Weibchen das ihnen jeweils adäquate Hummelvorbild auf (Morphenspezifität)?

Die Hummelarten unterscheiden sich neben der Farbmusterung ihres Haarkleides in zahlreichen ökologischen und biologischen Merkmalen. Man kann die Arten in unterschiedliche Verbreitungstypen unterteilen. So bevorzugen manche Arten offene und trockene Biotope und andere kommen vorwiegend in Waldungen vor (PITTIONO & SCHMIDT, 1942; POSTNER, 1952; REINIG, 1970). Die Nester werden artspezifisch ober- oder unterirdisch angelegt. Die verschiedenen Arten haben auch unterschiedliche Volksstärken. In der Form der Nestanlage und der Proviantierung der Larven werden die ursprünglicheren Arten, die "pocket maker" von den abgeleiteten Arten, den "pollen storer" unterschieden. Neben einem eigenen, volkspezifischen Nestgeruch besitzen die Arten jeweils auch einen artspezifischen Duft (CEDERBERG, 1983).

Im Folgenden werden die Nestbesuche der *Volucella*-Weibchen jedoch nur hinsichtlich der Farbmuster von Wirt und Fliege verglichen. Mögliche Präferenzen der Fliegen für bestimmte Hummelarten werden hierbei nicht berücksichtigt.

Die Mehrzahl der mitteleuropäischen Hummelarten lassen sich einem von drei Farbmustertypen zuordnen, die zugleich die Vorbilder der drei Farbmorphen von *V. bombylans* darstellen (Tab. 9).

Tab. 9: Farbmustertypen einheimischer Hummeln und Farbmorphen von *Volucella bombylans*

Farbmuster	Hummeltyp	Volucella-Morphe
gelb-schwarz-weiß (terrestris-Typ)	T	Vbp
schwarz-rot (lapidarius-Typ)	L	Vbb
gelb-schwarz-rot (pyrenaesus-Typ)	P	Vbh

Um ein morphenspezifisches Verhalten von *V. bombylans*-Weibchen bei der Wirtssuche zu prüfen, wurden die beobachteten Besuche der Fliegenweibchen in den Hummelnestern und den angebotenen Duftquellen (Versuchsordnung 1, 2; Kap. 4.2.1) nach dem Morphemtyp der Fliegen und dem Farbmustertyp der jeweiligen Hummelart ausgewertet.

In Tabelle 10 sind von allen registrierten Nestbesuchen von *V. bombylans* Farbmorphe und besuchte Hummelart aufgelistet;

Tab. 10: Nestbesuche von *Volucella bombylans*-Weibchen verschiedener Farbmorphen bei verschiedenen Hummelarten.

T, Vbp = terrestris-Typ; L, Vbb = lapidarius-Typ;
P, Vbh = pyrenaesus-Typ. (): Anzahl der Nester;
*: Fliege in Vorraum gebracht; (F): Freianflug.

Hummelart	V. bombylans Nestbesuche		
	Vbp (T)	Vbb (L)	Vbh (P)
T <i>B. terrestris</i> (2) <i>B. lucorum</i> <i>B. hortorum</i>	3 (2F) 1*		2 (1F)
L <i>B. lapidarius</i> <i>B. mastrucatus</i> (6)	8 (1F)	3 (1F)	2 7
P <i>B. pratorum</i> <i>B. monticola</i> <i>B. pyrenaesus</i> <i>B. pascuorum</i> <i>B. mesomelas</i>	2* 2 2* 2	2 (1F) 1*	1 (1F)

sie beinhaltet auch Fälle, in denen die Fliegen bereits in den Vorraum des Hummelnistkastens gebracht wurden und dann von dort in die Nester eindringen. Die Mehrzahl der Nestbesuche fanden innerhalb des Gazezeltes statt. Die umrandeten Besuchszahlen in den Tabellen 10 bis 12 stellen die Fälle dar, bei denen *Volucella*-Farbmorphe und Farbmuster der Hummeln übereinstimmen.

In Tabelle 11 sind die Besuche der einzelnen Farbmorphen von *V. bombylans*-Weibchen in Hummelnestern und in den "Duftschachteln" aufgeführt. Bei den Nestbesuchen wurden nur die Fälle berücksichtigt, in denen sich die Fliegen von selbst den Nestern näherten. Die verschiedenen Hummelarten sind zu Farbmustertypen zusammengefaßt.

Da die verschiedenen Hummelarten unterschiedlich lang und häufig angeboten wurden und der Anteil der *Volucella*-Morphen in den jeweiligen Situationen verschieden war, sind die Besuchszahlen innerhalb der Tabellen 11/12 untereinander nicht vergleichbar.

Tab. 11: Besuche der einzelnen Farbmorphen (*V. bombylans*) bei verschiedenen Farbmustertypen (Hummelnest und "Duftschachtel").

A: Besuch in beflogenem Hummelnistkasten (n = 33).

B: Besuch in "Duftschachtel" (ohne Hummelflug)
(n = 45).

T, Vbp = terrestris-Typ; L, Vbb = lapidarius-Typ;

P, Vbh = pyrenaicus-Typ.

A Hummelnest	V. bombylans Besuche		
	Vbp (T)	Vbb (L)	Vbh (P)
T	3		2
L	8	3	9
P	2	2	1
mesomelas	2		
B Hummelnestduft			
T	11	16	8
L	17	15	11

Die Fälle bei denen die Fliegenweibchen vor einem Nestbesuch die Wahl zwischen mindestens zwei verschiedenen Hummelarten und Farbmustertypen hatten sind in Tabelle 12 aufgeführt. Hier sind auch die Besucherzahlen aus den Versuchen mit den "Duftschachteln" (Versuch 2; Kap. 4.2.1) dargelegt, bei denen der Hummelnestgeruch von zwei verschiedenen Hummelarten alternativ angeboten wurde.

Tab. 12: Besuche der Farbmorphen von *Volucella bombylans* beim gleichzeitigen Angebot der Nester verschiedener Farbmustertypen (Hummel) (A) bzw. verschiedener Hummelnestdüfte (B).

t: *B. terrestris*; m: *B. mastrucatus*; p: *B. pyrenaeus*.
T, Vbp: terrestris-Typ; L, Vbb: lapidarius-Typ;
P, Vbh: pyrenaeus-Typ.

Farbmustertyp Hummel		<i>V. bombylans</i> Nestbesuche		
		Vbp (T)	Vbb (L)	Vbh (P)
A	T	1 ^t m 1 ^t mp		1 ^t mp
	L	1 ^t m 2 ^{mp}	1 ^t m	1 ^{mp}
	P	3 ^{mp}		1 ^t mp
B	Nestduft			
	T	8 ^t m	12 ^t m	6 ^t m
	L	3 ^t m	6 ^t m	4 ^t m

Obwohl in den meisten Versuchen die *Volucella*-Weibchen beim Besuch keine Wahl zwischen verschiedenen Hummelarten hatten, wäre jedoch im Fall einer Morphenspezifität zu erwarten, daß diejenigen *Volucella*-Weibchen, die in ihrer Farbmorphe mit dem Farbmustertyp der angebotenen Hummelart übereinstimmen (mimetisches Vorbild) häufiger die angebotenen Nester bzw. deren Duft aufsuchen als Fliegen-Weibchen mit einer anderen Farbmorphe.

In Tabelle 13 sind neben der Anzahl der Besuche der einzelnen Farbmorphen in der "Duftschachtel" und den Nistkästen verschiedener Hummeln (Farbmustertypen) auch der prozentuale

Anteil der Volucella-Farbmorphen während den jeweiligen Versuchen im Gazezelt aufgeführt. Zudem sind die entsprechenden Erwartungswerte angegeben, die von Besuchen ohne Bevorzugung eines Hummelfarbmustertyps als Nullhypothese ausgehen.

Tab. 13: Erfolgte und erwartete Besuche der verschiedenen Farbmorphen von *Volucella bombylans* in Nestern und "Duftschachteln" von Hummeln verschiedener Farbmustertypen bei unterschiedlichen prozentualen Anteilen der einzelnen Farbmorphen in den Versuchen.

A: Besuch in Hummelkasten mit Hummelflug (*B. mastr.*).

B: Besuch in "Duftschachtel" (*B. mastrucatus*).

C: Besuch in "Duftschachtel" (*B. terrestris*).

D: Besuch in Duftschachtel mit Alternativangebot: Duft von *B. terrestris* und *B. mastrucatus*.

T, Vbp: *terrestris*-Typ; L, Vbb: *lapidarius*-Typ;

P, Vbh: *pyrenaicus*-Typ.

	V. bombylans Farbmorphe		
	Vbp (T)	Vbb (L)	Vbh (P)
A Anteil V.b. Farbmorphen (%)	48	33	19
Besuche bei <i>lapidarius</i> (L)	4	2	4
Erwartete Besuche (Expected)	4.8	3.3	1.9
B Anteil V.b. Farbmorphen (%)	51	29	20
Besuche bei <i>lapidarius</i> (L)	14	9	6
Erwartete Besuche	14.8	8.4	5.8
C Anteil V.b. Farbmorphen (%)	34	63	3
Besuche bei <i>terrestris</i> (T)	12	29	1
Erwartete Besuche	14.2	26.5	1.3
D Anteil V.b. Farbmorphen (%)	46	29	25
Besuche bei <i>terrestris</i> (T)	8	12	6
Besuche bei <i>lapidarius</i> (L)	3	6	4

Zusammenfassung der Ergebnisse:

- Bei 32 Nestbesuchen in beflogene Hummelnestkästen gingen 25 Volucella-Weibchen (78%) zu Hummelarten, die nicht ihrem mimetischen Vorbild entsprachen. 7 Tiere (22%) besuchten ein adäquates Vorbild (Tab. 10).
- Bei 7 Freianflügen (Fliegen im Freien besuchten Nester in Holznistkästen) wählten 3 Tiere nicht ihr Vorbild, 4 Fliegen gingen in Nester mit Hummeln, die ihnen in ihrem Farbmuster ähnlich waren (Tab. 10).
- In Versuchen, in denen nur Hummelduft als Reiz geboten wurde, besuchten in 52 Fällen (67%) die Volucella-Weibchen die Duftquelle einer Hummelart, die nicht ihrer mimetischen Farbmorphe entsprach (Tab. 11).
- Auch bei Situationen in denen die *V. bombylans*-Weibchen zwischen verschiedenen Farbmustertypen wählen konnten, besuchten sie nicht bevorzugt die Nester oder den Duft ihrer entsprechenden mimetischen Vorbilder (Tab. 12).
- Berücksichtigt man das Verhältnis der Farbmorphen von *V. bombylans*-Weibchen in den Versuchen, so stimmt die Zahl der erwarteten Besuche, unter der Annahme, daß bei keiner Farbmorphe eine Bevorzugung für einen Hummel-Typ vorliegt (Nullhypothese), mit den beobachteten Besuchen nahezu überein (Tab. 13).

Die dargelegten Ergebnisse geben keinerlei Hinweise dafür, daß bei *V. bombylans* ein morphenspezifisches Wirtsfindeverhalten vorliegt. *V. bombylans*-Weibchen dringen in Hummelnester ein, unabhängig von dem Farbmustertyp der jeweiligen Hummelart.

Da sich unter natürlichen Bedingungen in der Regel keine zwei Hummelnester nebeneinander befinden, können hier die Volucella-Weibchen nicht unmittelbar zwischen zwei Farbmustertypen wählen. Sie können nur entscheiden ob sie in ein Nest eindringen oder nicht. Insofern repräsentieren die Versuche (Tab. 10; 11), in denen nur eine Hummelart angeboten wurde, die natürliche Situation; jede "falsche" Entscheidung ist ein Hinweis, der gegen eine morphenspezifische Wirtsfindung spricht.

Selbst bei der Wahlmöglichkeit zwischen Vorbild und einem anderem Farbmustertyp besuchten die *Volucella*-Weibchen auch die nicht adäquaten Hummelvorbilder (Tab. 12).

Der Anteil der Besuche verschiedener Fliegenmorphen in Nestern oder an entsprechenden Duftquellen entsprach weitgehend der Morphenverteilung der jeweiligen Fliegenpopulation im Gazezelt und ergab damit keine Bevorzugung für einen Farbmustertyp (Tab. 13).

Der Einwand, daß es sich bei den Verhaltensreaktionen der Fliegenweibchen um Käfigartefakte handelt, kann dadurch ausgeräumt werden, daß kein Unterschied zwischen dem Verhalten der Fliegen vor einem Nestbesuch innerhalb des Gazezeltes und bei den Freianflügen bestand und auch bei letzteren Nester von Nicht-Vorbild Hummeln besucht wurden.

Bei einer morphenspezifischen Wirtsfindung von *V. bombylans* müßten die Merkmale der jeweiligen Farbmusterausbildung der Behaarung mit einem entsprechenden Wirtsfinde- oder Erkennungsmechanismus genetisch gekoppelt sein. Eine Prägung auf den richtigen Wirt etwa über die Larven (die Imagines haben mit ihrem Wirtsnest keinen Kontakt, da sich die Larven außerhalb des Nestes verpuppen) ist nicht gewährleistet, da die Farbmorphen genetisch bestimmt sind (GABRITSCHESKY, 1924) und sich entsprechend der Anlagen der Elterntiere aus einem Gelege andere Morphen als die der Mutter entwickeln können (vgl. Kap. 10.3).

Auch nach diesen Überlegungen ist ein morphenspezifisches Verhalten von *V. bombylans*-Weibchen sehr unwahrscheinlich.

4.3 Vergleichende Antennenmorphologie bei *Volucella*

Das namensgebende Merkmal der Brachycera bezieht sich auf den typischen Aufbau ihrer Antennen. Sie bestehen aus den zwei Basalgliedern Scapus und Pedicellus sowie einem dritten, aus mehreren Geißelgliedern verschmolzenen, meist länglich ovalen Antennenglied, dem Flagellum oder Funiculus (Abb. 15). Letzteres trägt terminal oder auf dem dorsalen Rand einen dreigliedrigen, borstenartigen Fortsatz, die Arista, die sich nach SNODGRASS (1960) aus reduzierten Geißelantennengliedern zusammensetzt.

Die Antennen dienen der Wahrnehmung olfaktorischer und mechanischer Reize und sind Träger von Geruchs- und Gehörorganen. Mit Hilfe des Johnstonschen Organs, das sich im Pedi-

cellus befindet, werden über die Vibration und Auslenkung von Arista und Funiculus z.B. die Flugeigengeschwindigkeit (BURKHARDT & SCHNEIDER, 1957) gemessen und bei manchen Arten die Geschlechtspartner an deren Flügelschlagfrequenz akustisch wahrgenommen (BENNET-CLARK, 1971). Die für die Perception von Duft verantwortlichen Chemoreceptoren liegen auf dem Funiculus (LIEBERMANN, 1925).

Neben diesem einheitlichen Aufbau sind dennoch innerhalb der Brachycera z.T. große Unterschiede in der Form des Funiculus und der Arista bei verschiedenen Arten ausgebildet (vgl. McALPINE, 1981), die als Anpassungen an jeweils unterschiedliche Lebensbedingungen angesehen werden können. So fand LIEBERMANN (1925) in einer vergleichenden Untersuchung bei zahlreichen Fliegenarten einen Zusammenhang zwischen der Zahl und der Anordnung der Riechreceptoren und Riechgruben sowie der Ausbildung der Arista mit dem Nahrungs- und Eiablagesubstrat.

Im Folgenden wird die Morphologie der Antennen der untersuchten *Volucella*-Arten vergleichend beschrieben und im Hinblick auf mögliche funktionelle Anpassungen für die Wirtsfindung sowie das Eindringen in die Wirtsnester diskutiert. In diese Untersuchung wurden auch die Arten *V. inflata* und *V. vesiculosa* (Nordamerika) einbezogen, deren Weibchen keine Hymenopterenester aufsuchen. Die nähere Beschreibung beschränkt sich dabei auf das dritte Antennenglied (Funiculus) und die Arista. Bei *Scapus* und *Pedicellus* gibt es zwischen den untersuchten Arten keine Unterschiede.

- Funiculus

Der Funiculus ist in der Seitenansicht bei allen Arten längsoval und trotz bestehender Körpergrößenunterschiede der Imagines in annähernd gleichen Ausmaßen ausgebildet (Abb. 15; Tab. 14). Nur die Weibchen von *V. bombylans* bilden eine Ausnahme. Ihr Funiculus ist gegenüber dem der Männchen und dem der anderen Arten um mehr als ein Drittel länger (Tab. 14).

Nahezu die gesamte Oberfläche des Funiculus ist von Haaren (Mikrotricha und Setae) pelzartig besetzt (Abb. 20a, b), die in den verschiedenen Bereichen des Funiculus in unterschiedlicher Form ausgebildet sind.

Zwischen den Haaren befinden sich verschiedene Typen von Sensillen. Bei Weibchen von *V. bombylans*, *V. pellucens* und

probably
Copestylum
vesicularium Curran
 not *C. vesiculosa* Fabr.
 from Surinam

V. inanis konnten vier morphologisch unterschiedliche Typen gefunden werden.

Am häufigsten vertreten ist ein stabförmiges Sensillum, das auch ähnlich wie manche Haare an der Basis gekrümmt sein kann (Abb. 20a) und auf der ganzen Funiculusoberfläche in großer Zahl vorkommt. Bei *V. bombylans*-Weibchen befinden sich auch je zwei Sensillen dieses Types ventrolateral an der Basis des Funiculus in einer Grube (Abb. 20c).

Ein zweiter Sensillentyp gleicht diesem und unterscheidet sich durch eine unregelmäßige Zapfenform (Abb. 20b). Dieser Sensillentyp wurde nur im lateralen Bereich gefunden. Nach ihrer äußeren Form entsprechen beide Sensillentypen den vielporigen Chemosensillen oder *Sensilla basiconicae*, die bei verschiedenen Insektenordnungen nachgewiesen wurden (ZACHARUK, 1980).

Weniger häufig und auf den dorso- und ventrolateralen Bereich der hinteren Hälfte des Funiculus beschränkt sind kurze zapfenartige Sensillen mit Längsfurchen (Abb. 20e); sie sind in die Cuticulaoberfläche versenkt und von einem Wall umgeben. Auch dieser Sensillentyp ist weit verbreitet und wird in der Literatur als furchiges, vielporiges Chemosensillum bezeichnet (ZACHARUK, 1980).

Bei Weibchen von *V. inanis* und *V. pellucens* konnte noch ein weiterer Sensillentyp gefunden werden, der nach den REM-Aufnahmen einem in das Innere versenkten, furchigen Sensillum gleicht (Abb. 20d). Inmitten eines Kraters ist das gefurchte Ende eines Sensillums zu erkennen, das nicht über den Kraterrand herausragt. Dieser Sensillentyp befindet sich bei *V. inanis* dorsolateral an der Außenseite und bei *V. pellucens* unterhalb der Funiculusgrube (3 bzw. 1 Sensillum).

Auch bei Männchen von *V. bombylans* wurden, außer dem zuletzt beschriebenen, die gleichen Sensillentypen gefunden.

Da morphologisch gleiche Sensillen derselben Antenne auf verschiedene Duftreize reagieren (O'CONNELL, 1975; DAVIS, 1977; DETHIER, 1977; STÄDLER, 1978), können einem bestimmten morphologischen Sensillentyp jedoch keine spezifischen Duftperzeptionen zugeordnet werden.

Neben einzelstehenden Sensillen, die sich zerstreut auf der Funiculusoberfläche befinden, gibt es bei den Weibchen und Männchen von *V. bombylans*, *V. pellucens* und *V. inanis* eine Vertiefung ventral an der Außenseite des Funiculus, die z.T. von Borstenhaaren des Pedicellus verdeckt wird (Abb. 18a) und die Öff-

nung der sog. Riechgrube darstellt. Im Inneren solcher Gruben, die bei Dipteren verbreitet sind, befinden sich meist mehrere Chemosensillen (LIEBERMANN 1925; KAIB 1974). Bei den hier untersuchten Arten stehen im Bereich der Vertiefung zahlreiche Haare, die einen Einblick auf die Sensillen im Innern verdecken. Im Durchlichtmikroskop erkennt man ein mehrkammeriges Gebilde, das weit in das Innere des Funiculus reicht (Abb. 19a).

Im Unterschied zu obigen Arten befindet sich bei den Weibchen von *V. inflata* eine große Grube (\varnothing 0.1 mm) ventrolateral auf der Innenseite des Funiculus (Abb. 18b); bei *V. vesiculosa* sind zahlreiche kleinere Gruben auf der Außenseite des Funiculus vorhanden (Abb. 19b); die Männchen von *V. vesiculosa* besitzen weniger Gruben und ihr Funiculus ist auf der Unterseite nicht eingewölbt. Lage und Zahl der Riechgruben sind bei beiden Arten sexualdimorph ausgebildet.

Inwieweit diese Unterschiede und Abweichungen bei *V. inflata* und *V. vesiculosa*, im Vergleich zu den anderen Arten, im Zusammenhang mit dem Eilegesubstrat zu verstehen sind - die Weibchen suchen Baumsaft bzw. sich zersetzendes Pflanzenmaterial auf - muß offen bleiben.

- Arista

Die reiche Fiederung der Arista ist ein typisches Merkmal der Gattung *Volucella* (SACK, 1932). Sie ragt weit über den Funiculus hinaus; die einzelnen Fiederborsten stehen in einer Ebene beidseitig entlang einer Hauptachse; zur Spitze der Arista wird der Abstand der Fiedern größer (Abb. 15; 16). Bei den Arten *V. bombylans*, *V. pellucens*, *V. inanis* und *V. zonaria* sind die einzelnen Fiedern im distalen Abschnitt spiralig verdrillt, so daß mehrere zu einem Bündel zusammenhaften können (Abb. 17b). Die Arten *V. inflata* und *V. vesiculosa* besitzen kürzere Fiedern, die nicht verdrillt sind (Abb. 15; Tab. 14).

Die Länge der Arista ist trotz unterschiedlicher Körpergröße der Fliegen bei den verschiedenen untersuchten Arten annähernd gleich. Die Anzahl und die Länge der Fiedern sind bei den Arten *V. inflata* und *V. vesiculosa* geringer. Während sich die Arista der Männchen von *V. bombylans* nicht wesentlich von denen der anderen Arten unterscheidet, besitzen die Weibchen dieser Art eine deutlich längere Arista mit mehr als doppelt so vielen Fiedern wie die Männchen (Abb. 15; 16; Tab. 14). Die nach frontal ragenden Fiedern der Weibchen von *V. bombylans* stehen in

einer Doppelreihe (Abb. 17a); bei den Männchen ist dies nur bei den ersten Fiedern der Fall. Die anderen Arten tragen z.T. in der frontalen Reihe noch einige kurze Fiedern.

Tab. 14: Antennenmaße (Funiculus; Arista) verschiedener Volucella-Arten.

Art	Länge der Fliege (cm) \bar{x}	Funiculus		Arista Länge (mm) \bar{x}	Fiederzahl \bar{x}
		Länge (mm) \bar{x}	Höhe (mm) \bar{x}		
V. bombylans n = 10	1.4	♂ 0.82	0.33	1.83	110
		♀ 1.25	0.43		
V. pellucens n = 10	1.5	♂ 0.74	0.35	1.64	93
		♀ 0.74	0.33		
V. inanis n = 10	1.5	♂ 0.84	0.33	1.68	63
		♀ 0.91	0.37		
V. zonaria n = 5	1.8	♂ 0.82	0.45	1.83	72
		♀ 0.86	0.45		
V. inflata n = 2	1.2	♂ 0.82	0.45	1.68	38
		♀ 0.86	0.43		
V. vesiculosa n = 4	0.9	♂ 0.88	0.33	1.70	51
		♀ 0.86	0.39		

Auf der Arista der Dipteren befinden sich keine chemosensorischen Sensillen (DETHIER et al, 1963). GEWECKE (1967) fand bei *Calliphora erythrocephala* zwar eine Innervierung der Arista, konnte aber histologisch weder Chemo- noch Gelenkrezeptoren etwa am Funiculus-Arista Gelenk finden.

Der Arista werden mehrere Funktionen zugeschrieben. Im Rahmen der Flugsteuerung dient sie einmal dazu, den Luftstrom zu erfassen, wodurch die Stellung der Antennen indirekt über das Scapus-Pedicellus Gelenk korrigiert werden kann, zum anderen werden Arista und Funiculus durch den Flugton in Schwingungen versetzt, die über das Johnstonsche Organ perzipiert werden und nach neuronaler Verarbeitung auf die Flügelschlagbewegungen steuernd einwirken (GEWECKE & SCHLEGEL, 1970). Bei *Drosophila* (BENNET-CLARK & EWING, 1970) und *Anastrepha suspensa* (Tephritidae) (SIVINSKI & WEBB, 1985) dient die Arista auch zum Empfang der männlichen Werbegesänge.

LIEBERMANN (1925) fand, daß Arten, deren Antennen bei der Nahrungsaufnahme oder Eiablage mit Kot oder Aas in Kontakt geraten können, häufig eine gefiederte Arista als "Schmutzfänger" besitzen. Die Arista wird dabei auf die Außenseite des Funiculus gedrückt und verhindert somit eine Verschmutzung der Riechgruben.

Die Fiederung der Arista könnte dannach einmal bei der Schallperzeption im Zusammenhang mit der Paarung oder der Wirtsfindung eine Rolle spielen und und zum anderen als Schutzeinrichtung der Chemoreceptoren vor einer Verschmutzung durch das Substrat von Bedeutung sein.

Für den erst genannten Punkt gibt es noch zu wenige Untersuchungen, die dies an Beispielen belegen könnten; im dem bekannten Fall von *Drosophila* ist die Arista gefiedert. Für den zweiten Punkt jedoch konnte LIEBERMANN (1925) bei seiner vergleichenden Untersuchung eine Koinzidenz zwischen Nahrungs- und Eilegesubstrat und der Ausbildung einer gefiederten Arista aufzeigen.

Innerhalb der Syrphiden besitzen neben der Gattung *Volucella* auch die *Sericomyiini* (*Arctophila*; *Sericomyia*) eine gefiederte Arista, jedoch ist weder über ihr Paarungs- noch über ihr Eiablegeverhalten (Substrat) etwas bekannt.

Inwieweit bei *Volucella* im Zusammenhang mit der Paarung akustische Wahrnehmung oder Kommunikation eine Rolle spielt, ist ebenfalls unbekannt. Für die Arten, deren Weibchen Hummel- oder Wespennester zur Eiablage auffinden müssen, könnte die akustische Ortung eine Bedeutung haben. Bei *V. inflata*, die ihre Eier in Baumsaft ablegt, und den vielen amerikanischen Arten, die zur Eiablage sich zersetzende Pflanzen aufsuchen, könnte die gefiederte Arista als Schutz vor Verschmutzung des Funiculus dienen. Allerdings besitzen auch die Männchen ähnlich gefiederte Aristen, obwohl sie vergleichbare Substrate nicht aufsuchen.

Während bei den meisten *Volucella*-Arten in der Ausbildung der Arista kein Unterschied zwischen den Geschlechtern besteht, ist die Arista bei *V. bombylans* deutlich sexualdimorph. Die Weibchen besitzen eine längere Arista mit der dreifachen Anzahl an Fiedern.

Soweit bekannt sind die Paarungsstrategien der untersuchten *Volucella*-Arten sehr ähnlich, so daß es unwahrscheinlich ist,

daß nur die Weibchen von *V. bombylans* eine derartige Arista entwickelt haben, um etwa ihre Männchen aufsuchen zu können.

Hingegen erscheint es naheliegend, die sexualdimorphe Ausbildung der Arista bei *V. bombylans* im Zusammenhang mit dem Eindringen der Weibchen in Hummelnester zu sehen.

Obgleich Weibchen von *V. bombylans* in den Verhaltensversuchen keine Reaktionen auf Hummelfluggeräusche (Tonbandaufzeichnung) zeigten (vgl. Kap. 4.2.4), kann daraus noch nicht geschlossen werden, daß die Fliegen nicht in der Lage sind, Hummelflugfrequenzen oder Nestgeräusche zu perzipieren und für die Wahrnehmung der Hummeln und/oder der Ortung des Nestes zu nutzen. So würden sich die weit ausladenden Aristen gut dazu eignen, in dem Ganglabyrinth die Richtung der Hummelnestgeräusche zu orten. Wespennester befanden sich in der Regel nicht weit im Boden, und ihr Zugang hatte im Vergleich zu Hummelnestgängen einen großen Durchmesser.

Im Unterschied zu *V. pellucens* und *V. inanis* dringen die Weibchen von *V. bombylans* zur Eiablage in die äußere meist aus pflanzlichem Material bestehende Umhüllung eines Hummelnestes ein (vgl. Kap. 6.1). Ihre weit ausladende Fiederarista könnte hierbei einmal den Funiculus schützen, aber auch als Tastorgan dienen. Dies gilt auch für den Aufenthalt und die Bewegung innerhalb des Nestganges.

Text der Abbildungen von Seite: 52 und 56

Abb. 15: Linke Antenne verschiedener Volucellen (Seitenansicht).

Sc: Scapus; P: Pedicellus; F: Funiculus; A: Arista

Linke Reihe: Männchen; Rechte Reihe: Weibchen;

Von oben nach unten: *Volucella bombylans*, *V. pellucens*,
V. inanis; *V. vesiculosa* (Vergr.: 30x) (s.S. 52).

Abb. 20: Haare und Chemosensillen auf dem Funiculus verschiedener Volucellen (REM-Aufnahmen) (s.S. 56).

a: Haare (H) und stabförmige, vielporige Chemosensillen (vS) (*V. pellucens* ♀; innen)

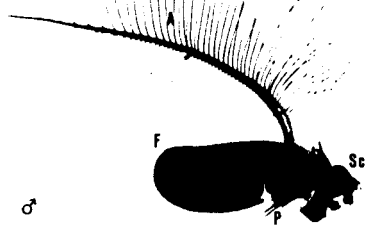
b: Haare (H) und flaschenförmige, vielporige Chemosensillen (vS₁) (*V. pellucens* ♀; innen)

c: vielporiges Sensillum in Grube (vS) (*V. bombylans* ♀)

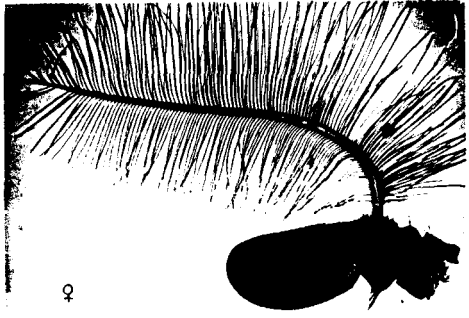
d: versenktes Sensillum (fS) (*V. pellucens* ♀)

e: furchiges, vielporiges Sensillum (fS) (*V. inanis* ♀)

bombylans

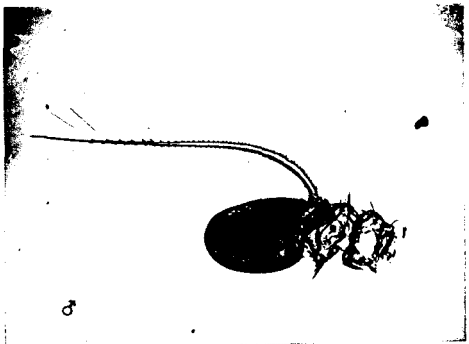


♂

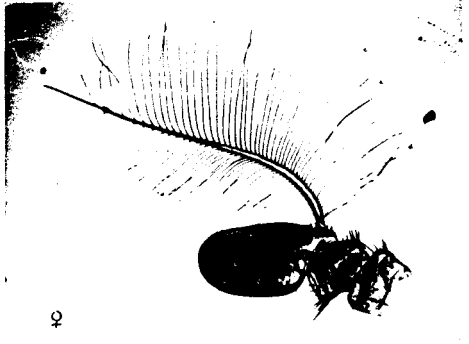


♀

pellucens

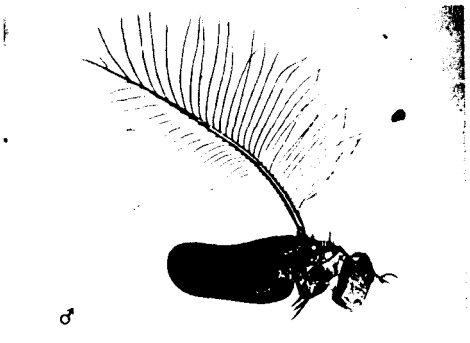


♂

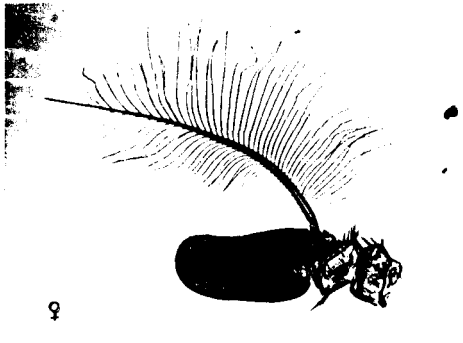


♀

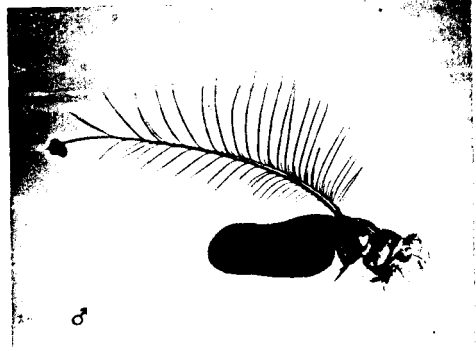
inanis



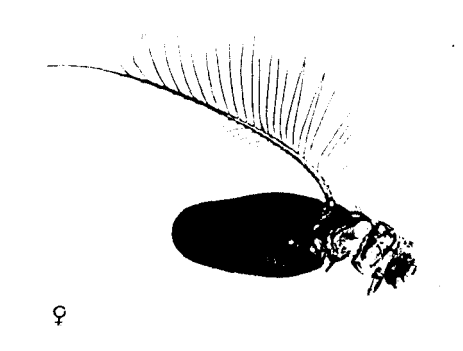
♂



♀



♂



♀

Volucella bombylans ♀
(Seitenansicht)



Volucella bombylans ♂
(Seitenansicht)



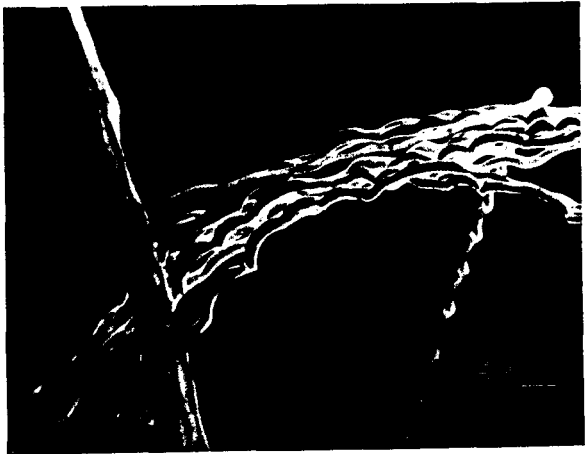
Volucella pellucens ♀
(frontal)



Abb. 16: Kopf mit Antennen (REM-Aufnahme)



a



b

Abb. 17: Arista von *Volucella bombylans* ♀ (REM-Aufnahme).
 a: Fiederreihe
 b: Verdrillung der Fiederenden

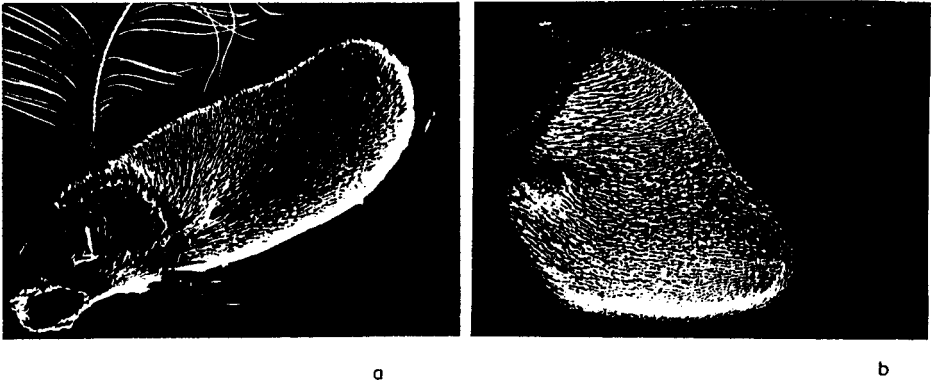


Abb. 18: Funiculus mit Riechgrube (REM-Aufnahme).

a: *Volucella inanis* ♀ (rechte Antenne)

b: *Volucella inflata* ♀ (linke Antenne)

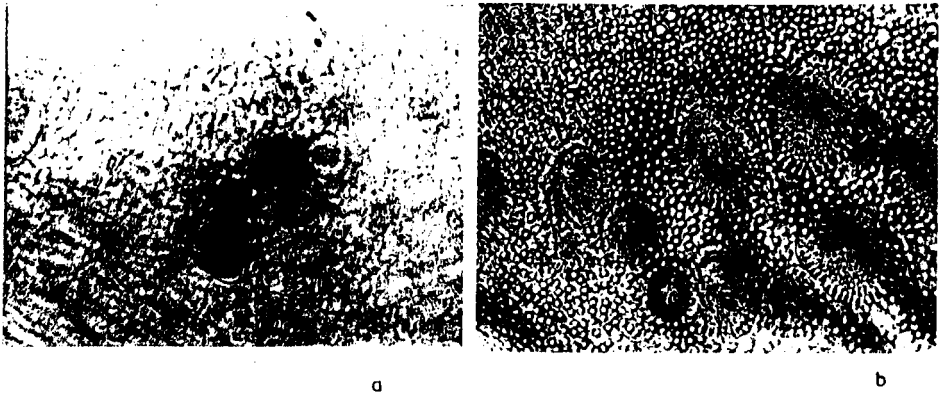


Abb. 19: Riechgruben auf dem Funiculus (Aufnahme: Lichtmikroskop).

a: *Volucella bombylans* ♀ (270x)

b. *Volucella vesiculosa* ♀ (Außenseite) (270x)

pellucens ♀, inner-funiculus ⁵⁶

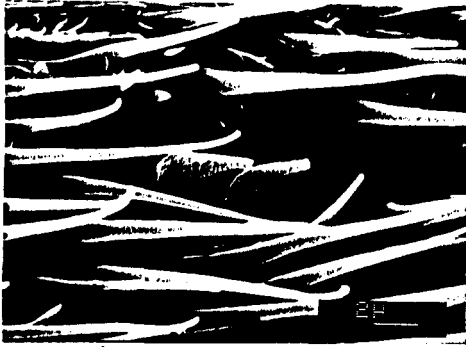


a

pellucens ♀, inner-funiculus



b



bombylans ♀

c



pellucens ♀



d



inanis ♀

e

Abb. 20: Text s.S. 51

5. NESTBESUCH

Volucella-Weibchen müssen zur Eiablage in die Nesthöhle ihrer Wirte eindringen. Dies gilt v.a. für *V. bombylans* und *V. pellucens*, die ihre Eier an die Nesthülle unterirdischer Wirtsnester ablegen (vgl. Kap. 6.1).

Da Hummeln und Wespen ihre Nester gegenüber Eindringlingen verteidigen, stellt sich die Frage, wie Volucella-Weibchen trotz wehrhafter Wirtsimagines in die Nester eindringen können.

In vorangegangenen Kapiteln (4.1) wurde bereits das Verhalten der Volucella-Weibchen vor den Wirtsnestern im Hinblick auf die Wirtsfindung beschrieben. Im Folgenden soll ihr Verhalten unter dem Einfluß der wehrhaften Wirtsimagines betrachtet werden.

5.1 Wächterhummeln

Es ist allgemein bekannt, daß der Stockeingang bei Honigbienen von sogenannten Wächterbienen bewacht wird, die Ankömmlinge auf deren Stockzugehörigkeit überprüfen. Sie erkennen diese an ihrem spezifischem Nestgeruch und an bestimmten Verhaltensreaktionen als Volksangehörige (FREE, 1958).

Bei Hummelstaaten findet man solche Wächter nur in sehr individuenreichen Völkern (FREE, 1958; MICHENER, 1969a), was häufiger z.B. bei *B. terrestris* auftritt. Von 26 Hummelvölkern, die in Nistkästen gehaltenen wurden, hatten nur zwei Völker von *B. terrestris* und ein *B. mesomelas* Volk zeitweise einen Wächter am Eingang ihrer Nesthöhle. Bei fünf natürlichen Bodennestern befanden sich während den jeweiligen Beobachtungszeiten keine Hummelwächter im Eingang.

Wird der Nestingang bewacht, befindet sich jeweils eine bestimmte Hummel für einige Stunden am Eingang innerhalb des Nesthöhlenganges. Nestankömmlinge werden mit den Antennen abgetastet und an ihrem Geruch als Volksangehörige erkannt (FREE, 1958). Nicht-Nestzugehörige werden mit den Mandibeln und Beinen ergriffen und abgestochen (Die Beobachtungen, daß gelegentlich auch Nestangehörige angegriffen werden, sind möglicherweise darauf zurückzuführen, daß ihr Nestgeruch durch andere Duftstoffe maskiert oder überlagert wurde; FREE, 1958; ALFORD, 1975).

Im Unterschied zu Honigbienen und sozialen Wespen besitzen Hummeln keine Alarmpheromone, die bei einer Nestbedrohung zur

schnellen Mobilisierung einer Nestverteidigung eingesetzt werden können (MASCHWITZ, 1964).

Bei massiven Eingriffen an einem Hummelnest fliegen Arbeiterinnen den Angreifer an und setzen ihren Wehrstachel ein, oder sie gehen in eine typische Abwehrhaltung. Dabei liegen sie auf dem Rücken, spreizen die Mandibel, krümmen das Abdomen und produzieren mit Flügeln und Thorax charakteristische Summgeräusche ("Abwehrsummen").

Die Angriffsbereitschaft bei Hummeln ist je nach Art und Volk unterschiedlich stark (ALFORD, 1975). So reagieren z.B. die Arbeiterinnen von *B. terrestris* und *B. lucorum* bei Störungen am Nest mit heftigen Angriffen, während man Nester von *B. pascuorum* und *B. mastrucatus* ohne einen besonderen Schutz ausgraben kann. FREE (1958) fand auch unter den Arbeiterinnen eines Volkes eine unterschiedliche Aggressivität (Bereitschaft und Dauer), die vermutlich von dem Entwicklungszustand der Ovarien abhängt.

5.1.1 *Volucella bombylans* als Nesteindringling

Die äußere Ähnlichkeit mit ihren Wirten führte zunächst zur Vermutung, daß *V. bombylans*-Weibchen wegen ihrem Aussehen vor Angriffen der Wirte verschont blieben (KIRBY & SPENCE, 1817; POULTON, 1890; GABRITSCHESKY, 1924)).

In Versuchen, bei denen *Volucella*-Weibchen ($n = 8$) vor den bewachten Nesteingang von zwei verschiedenen Völkern von *B. terrestris* gebracht wurden, wurden die Fliegen, unabhängig von ihrer Farbmorphe, von den Hummeln angegriffen. Daß *V. bombylans*-Weibchen in ein bewachtes Hummelnest (*B. mesomelas*) eindringen wollten, konnte nur zweimal beobachtet werden. In beiden Fällen wurden die Fliegenweibchen jeweils von der Wächterhummel abgestochen.

Offensichtlich können *Volucella*-Weibchen in Hummelnester nicht eindringen, solange sich am Eingang eine Wächterhummel befindet. Sie werden als Nestfremde sofort erkannt und attackiert.

Da jedoch in den meisten Fällen die Nesteingänge der Hummelnester unbewacht sind, haben die Fliegenweibchen Gelegenheit, unbemerkt in sie vorzudringen. So wurden bei 29 Nestbesuchen (ohne Wächter) nur 3 *Volucella*-Weibchen von den Hummeln getötet.

Hummelarbeiterinnen, die von einem Sammelflug zurückkehren oder das Nest verlassen, verweilen in der Regel nicht im Eingangsbereich. Sie zeigten auch keinerlei Reaktionen gegenüber

verschiedenen Insekten, die auf Nadeln neben dem Eingang angebracht wurden. Auch *V. bombylans*-Weibchen wurden in den meisten Fällen selbst im nahen Eingangsbereich von den Fluhummeln nicht beachtet (Abb. 21).

Bei Nestbesuchen von *V. bombylans*-Weibchen ($n = 16$) konnten pro Besuch durchschnittlich zwei Begegnungen mit einer Fluhummel registriert werden. Eine Begegnung bedeutet hier die kurze Annäherung einer Hummel an die Fliege auf etwa 1 cm.

Anzahl der Begegnungen bei 16 Nestbesuchen (V.b.: $n = 16$):

0; 0; 2; 2; 3; 1; 1; 3; 1; 2; 2; 3; 3; 3; 3; 5; $\bar{x} = 2$

Während ca. 10 Beobachtungsstunden, in denen sich *Volucella*-Weibchen vor Hummelnesteingängen befanden, konnte nur 6 mal beobachtet werden, daß eine Hummel eine Fliege kurz verfolgte. Die *Volucella* wich dabei jeweils aus und flog eine kleine Runde, um anschließend wieder in nächster Nähe des Eingangsbereiches zu landen.



Abb. 21: *Volucella bombylans*-Weibchen vor dem Eingang eines *Bombus mastrucatus* Nestes in einem Holznistkasten.

Offensichtlich achten Hummeln in dieser Situation wenig auf Eindringlinge. Da auch andere Insekten (Fleischfliege; Skorpionsfliege; Feldheuschrecke; Bockkäfer), die am Nesteingang ebenso dicht mit Hummeln zusammentrafen, nicht angegriffen

wurden, ist es eher unwahrscheinlich, daß bei *Volucella* hierbei die optische Ähnlichkeit mit den Hummeln oder eine Duftmaskierung eine Rolle spielen.

Nicht alle Annäherungen von *V. bombylans*-Weibchen an den Nesteingang endeten mit einem Nestbesuch. Von 24 Fliegenweibchen verließen 6 wieder den Nesteingang, nachdem sie sich bereits bis zu 60 Minuten in dessen unmittelbarer Nähe aufhielten und die vor einem Nestbesuch typischen Verhaltensweisen (vgl. Kap. 4.1.1) zeigten.

Bei nahezu allen Nestbesuchen, die beobachtet werden konnten, begaben sich die *Volucella*-Weibchen nur dann in den Eingang der Neströhre, wenn sich keine Hummel im Eingangsbereich aufhielt. Dies war (abgesehen von den wenigen Fällen in denen dort eine Wächterhummel zugegen war) der Zeitraum zwischen den An- und Abflügen der Sammlerinnen.

Die An- und Ab-Flugfrequenz und entsprechend die Zeitspanne, während der sich keine Hummel am Nesteingang befand, waren bei verschiedenen Völkern unterschiedlich. Sie war im wesentlichen abhängig von Individuenzahl des Hummelvolkes (vgl. Tab. 15). Die ermittelten Zeitintervalle reichten von durchschnittlich 18 Sekunden bis zu 10 Minuten (Tab. 15), jedoch mit großer Streuung (vgl. Standardabweichung Tab. 15). Erfolgreiche Nestbesuche von *V. bombylans* Weibchen konnten bei allen hier angeführten durchschnittlichen Hummelflugaktivitäten an Nesteingängen beobachtet werden.

Inwieweit etwa bei höheren Flugfrequenzen das Eindringen in ein Nest so erschwert wird, daß die Fliegen hier häufiger einen Versuch abbrechen, konnte nicht ermittelt werden, da für unterschiedlich stark beflogene Hummelnester jeweils zu wenige Beobachtungen vorliegen.

Meist drangen die *Volucella*-Weibchen kurz nach dem Aus- oder Einfliegen einer Hummel in den Nesteingang vor, um dann auffallend schnell den Gang bis zum Nest entlang zulaufen, so daß sie dieses, selbst wenn die Nestgänge (Plastikröhren) über einen Meter lang waren, schon nach wenigen Sekunden erreichten.

In einigen Fällen konnte beobachtet werden, daß Fliegenweibchen den Nesteingang sogleich wieder verließen, wenn sich eine Hummel vom Nestinneren dem Ausgang näherte.

Tab. 15: Zeitdauer zwischen den An- und Abflügen der Hummeln verschiedener Völker am Nesteingang.

Hummel-volk	Volk-stärke (ca.)	Beobachtungs-zeit	Zeitdauer (Minuten)	
			\bar{x}	(*)
B. hortorum	8	12 ⁴⁰ - 19 ²⁴	9.6	6.6
B. mastrucatus (1)	8	12 ⁴⁴ - 19 ¹⁹	8.2	8.8
		15 ⁴⁴ - 18 ³⁹	9.3	9.4
B. mastrucatus (2)	20	9 ⁰⁷ - 10 ²⁵	1.3	1.3
		11 ¹² - 12 ²⁵	1.4	1.5
B. monticola	12	10 ⁵⁰ - 16 ²⁰	5.8	7.4
B. pyrenaicus	35	9 ⁰⁰ - 10 ²²	1.8	1.8
		11 ⁰⁰ - 11 ⁵⁹	1.6	1.6
B. terrestris	40	9 ⁰⁰ - 10 ²⁵	0.5	0.7
		11 ⁰⁰ - 12 ⁰¹	0.3	0.5

Nachdem die Fliege das Hummelnest erreicht hat, gräbt sie sich in das äußere Hüllmaterial (vgl. Kap. 8.3 Abb. 54) hinein und beginnt mit der Eiablage. Sie ist dort vor dem Zugriff der Hummeln weitgehend geschützt, die sich in der Regel innerhalb der Wachsumhüllung, im Brutraum, aufhalten. Wird ein *Volucella*-Weibchen dennoch von einer Hummel in diesem Bereich entdeckt, so kann sie sich in dem dichten Genist einem Angriff und einer Verfolgung leicht entziehen.

In einem Nest von *B. terrestris*, bei dem das äußere Nestmaterial entfernt worden war, wurden die Fliegenweibchen bei der Annäherung an das Wachsneest schnell bemerkt und abgestochen. *V. bombylans*-Weibchen, die von Hummeln abgestochen wurden, begannen sogleich mit der Eiablage, so daß die Eier noch im Nestbereich verblieben, auch wenn das Fliegenweibchen aus dem Nest transportiert wurde. *V. pellucens* und *V. inanis* zeigen dieses Verhalten nicht.

V. bombylans-Weibchen hielten sich durchschnittlich ca. 26 Minuten ($n = 10$; Aufenthaltszeit in Minuten = 11; 15; 18; 24; 25; 28; 31; 35; 35; 40; $\bar{x} = 26.2$) in einem Hummelnest auf. Nach dem Erreichen des Nestausgangs flogen sie sofort ab.

5.2 Nestwache und Nestverteidigung bei Wespen

Im Unterschied zu Hummelnestern befinden sich an dem Eingang von Wespennestern in der Regel mehrere Arbeiterinnen, als sog. Wächter, die Ankömmlinge mit den Antennen abtasten und ihren Nestgeruch überprüfen. Wächter sind meist ältere Tiere (POTTER, 1964), jedoch kann diese Aufgabe auch schon von erst wenige Tage alten Arbeiterinnen übernommen werden (EDWARDS, 1980). Nur bei sehr schwachen Völkern fehlen die Wächterwespen am Eingang. Normalerweise befinden sich bei Tag und Nacht Wächter am Nesteingang, wobei ihre Anzahl schwankt. Die einzelnen Arbeiterinnen können sich für wenige Minuten, sowie für mehrere Stunden als Wächter am Eingang aufhalten (POTTER, 1964; EDWARDS, 1980).

Werden Eindringlinge als solche erkannt, so drohen die Wächter zunächst mit gespreizten Mandibeln und versuchen dann bei einem größeren Insekt dieses an den Beinen zu packen, einzelne Wespen beißen sich fest und setzen ihren Giftstachel ein. Kleinere Tiere etwa von der Größe einer Stubenfliege werden von den Wächtern sogleich mit den Mandibeln ergriffen und abgestochen; das Opfer wird dann meist zerstückelt und seine Einzelteile abtransportiert.

Eine Mobilisierung weiterer Arbeiterinnen aus dem Nest erfolgt bei heftigeren Eingriffen an und vor dem Nest. Dies wird durch Erschütterungen bewirkt, die bei Wespen Angriffsverhalten auslösen. Die Tiere drängen dann aus dem Eingang und stürzen sich auf den Angreifer. Die Abgabe von Alarmpheromonen kann dann noch weitere Arbeiterinnen im Nest zum Angriffsverhalten stimulieren (MASCHWITZ, 1964).

Vom Sammelflug zurückkehrende Wespen beachten weder einen Nesteindringling noch beteiligen sie sich sofort an der Nestverteidigung (EDWARDS, 1980).

5.2.1 Die Reaktion der Wespen auf *Volucella pellucens* und *Volucella inanis*

Ungehindert und geradezu unbeachtet dringt ein *V. pellucens*-Weibchen mit dem Strom ein- und ausfliegender Wespen zur Nesthülle vor, so berichtet NIXON (1934) über seine Beobachtungen an einem Nest von *Paravespula vulgaris* und *P. germanica*.

Auch eigene Beobachtungen bestätigen, daß *V. pellucens*-Weibchen, die in Wespenester (*P. vulgaris*; *P. germanica*) eindrin-

gen, weder von den an- oder abfliegenden Flugwespen noch von den Wächterwespen angegriffen oder sonst am Nestbesuch gehindert werden ($n = 26$) (Abb. 22; 23).

Wächter, die die Fliegen offensichtlich wahrnehmen, weichen aus oder verharren mit erhobenen und weit abstehenden Antennen und geöffneten Mandibeln zur *Volucella* gerichtet (Abb. 24). Dieses Verhalten ähnelt einer von POTTER (1964) und ARNOLD (1966) beschriebenen Warnstellung, die Wespen gegenüber Eindringlingen einnehmen.

Die Weibchen von *V. inanis* meiden den Kontakt mit den Wespen; in stärker beflugene und bewachte Nester drangen sie nicht ein ($n = 10$) (vgl. Kap. 4.1.3).

Um die Reaktion der Wespen auf *V. pellucens* und *V. inanis* quantitativ zu erfassen und die Chancen einer Nestinvasion abzuschätzen, wurden Imagines beider Arten vor den Nesteringang von Nestern von *P. vulgaris* und *P. germanica* gebracht (Abb. 25; 26)

Versuchsanordnung: Die lebenden Tiere wurden mit den Flügeln an einer Klammer so befestigt, daß die Beine, der Kopf und das Abdomen noch beweglich waren. Die Klammer war an einem Stab befestigt und konnte dadurch unmittelbar an das Einflugloch des Wespennestes (Holzkasten) herangeführt werden (Abb. 24; 26; 27). Außer den *Volucella*-Arten wurden sowohl weitere Fliegenarten als auch andere Insekten vergleichbarer Körpergröße den Wespen angeboten:

- Diptera- Syrphidae: *Eristalis tenax*, *Arctophila bombyformis*;
- Tachinidae: *Echinomyia fera*; Sarcophagidae: *Phormia terrae-novae*, *Sarcophaga spec.*
- Coleoptera- Scarabaeidae: *Trichius fasciatus*; Rhipiphoridae: *Metoecus paradoxus*
- Gryllidae: *Achaeta domestica*
- *Bombus lucorum* (♂), *B. terrestris* (♂), *B. pascuorum* (♂)

Die Tiere wurden zuvor im Freiland gefangen. Jedes Testinsekt wurde maximal 5 Minuten angeboten. Erfolgte ein Angriff durch die Wespen, wurde das Tier danach entfernt. Als Angriff wurde gewertet, wenn eine Wespe das dargebotene Tier mit den Mandibeln bearbeitete oder Stechversuche unternahm. Eine Versuchsreihe dauerte bis zu 30 Minuten. Dabei wurden nacheinander immer andere Testinsekten verwendet. Um die Angriffsbereitschaft der Wespen zu prüfen, wurde nach einem Nichtangriff ein Objekt getestet, auf das die Wespen in der Regel mit heftigem Angriffsverhalten reagierten. Die Versuche wurden an drei verschiedenen Völkern von *P. vulgaris* und zwei Völkern von *P. germanica* über mehrere Wochen (27.8.-28.9.1986; 10.8.-29.9.1987) und zu unterschiedlichen Tageszeiten (zwischen 8° - 20°) durchgeführt. Die Wespenester befanden sich in Holzkisten im Freien (Institutsgarten). Dort fanden auch die Versuche statt, so daß der normale Sammel- und Flugbetrieb kaum beeinträchtigt wurde.

Tab. 16: Reaktionen der Arbeiterinnen von *Paravespula vulgaris* und *P. germanica* auf Volucellen und andere Insekten (Expositionsdauer: 5 Minuten), die vor dem Nesteingang dargeboten wurden.

+ : Angriff; - : kein Angriff; n: Anzahl Testinsekten;
I, II, III: verschiedene Wespennester.

P. vulgaris	I			II			III			Σ		
	n	+	-	n	+	-	n	+	-	n	+	-
V. pellucens ♀	2	-	2	37	6	35	14	-	16	53	6	53
V. pellucens ♂	-	-	-	3	3	-	5	3	2	8	6	2
V. inanis ♀	1	1	-	13	15	-	1	1	-	15	17	-
V. inanis ♂	1	1	-	6	7	-	3	2	1	10	10	1
V. zonaria ♀	-	-	-	1	1	-	2	1	1	3	2	1
V. bombylans ♀	1	1	-	-	-	-	1	-	1	2	1	1
V. bombylans ♂	-	-	-	2	2	-	2	2	-	2	2	-
Eristalis	1	1	-	22	10	12	3	3	-	26	14	12
Sarcophaga	-	-	-	5	5	-	-	-	-	5	5	-
Phormia	-	-	-	2	2	-	-	-	-	2	2	-
Echinomyia	-	-	-	4	4	-	-	-	-	4	4	-
Trichius	-	-	-	3	3	-	-	-	-	3	3	-
Metoecus	-	-	-	2	2	-	-	-	-	2	2	-
Heimchen	-	-	-	5	5	-	-	-	-	5	5	-
Bombus ♂	-	-	-	-	-	-	5	5	-	5	5	-
<hr/>												
P. germanica	I			II								
	n	+	-	n	+	-				n	+	-
V. pellucens ♀	59	6	57	13	-	13				72	6	70
V. inanis ♀	23	23	-	10	10	-				33	33	-
V. inanis ♂	13	12	1	6	6	-				19	18	1
V. zonaria ♀	1	1	-	-	-	-				1	1	-
Eristalis	23	12	11	2	-	2				25	12	13
Phormia	11	11	-	-	-	-				11	11	-
Echinomyia	4	4	1	-	-	-				4	4	1
Trichius	3	1	2	-	-	-				3	1	2
Heimchen	3	3	-	-	-	-				3	3	-

Die in Tabelle 16 zusammengefaßten Ergebnisse zeigen, daß Weibchen von *V. pellucens* vor dem Nesteingang von *P. vulgaris* und *P. germanica* nicht angegriffen wurden, während jedoch Weibchen und Männchen von *V. inanis*, andere angebotene Fliegen und Insekten von den Wespen attackiert wurden. Die wenigen Tests, die mit Männchen von *V. pellucens* durchgeführt werden konnten, deuten darauf hin, daß nur die Weibchen von den Angriffen der Wespen verschont bleiben. Dies galt jedoch nur für lebende Tiere.

V. pellucens-Weibchen, die mit CO₂ oder durch Tiefkühlen abgetötet worden waren, wurden von den Wespen wie andere Insekten angenagt und abtransportiert. Weniger Angriffsverhalten zeigten die Wespen auch für die Syrphide *Eristalis tenax*, die nur zu etwa 50% angegriffen wurden.

Vergleicht man das Angriffsverhaltens der Wespen auf *Eristalis tenax* mit dem auf *V. inanis*-Weibchen so wurden erstere (im Fall eines Angriffs) vor allem (zu 70%) mit den Mandibeln bearbeitet ("Nagen") (Tab. 17), während auf letztere in 70% der Fälle mit einem Stechangriff reagiert wurde, was als ein intensiveres Angriffsverhalten gewertet wird. Beide Fliegenarten waren in ihrer Körpergröße und ihren Abwehrreaktionen (z.B. Beinbewegung und Summen) vergleichbar.

Tab. 17: Angriffsreaktionen ("Stechen" oder "Nagen") von *Paravespula vulgaris* und *P. germanica* vor dem Nesteingang gegenüber *Eristalis tenax* und *Volucella inanis*-Weibchen. Exposition: 5 Minuten.

<i>P. vulgaris</i>	"Stechen"	"Nagen"
<i>V. inanis</i>	12	2
<i>Eristalis</i>	4	7
<i>P. germanica</i>		
<i>V. inanis</i>	30	2
<i>Eristalis</i>	4	10



Abb. 21: *Volucella pellucens*-Weibchen am Flugloch eines Nistkastens mit *Paravespula vulgaris*.



Abb. 22: *Volucella pellucens*-Weibchen an der Nesthülle eines Nestes von *Paravespula germanica*. (Pfeil: *Volucella*)

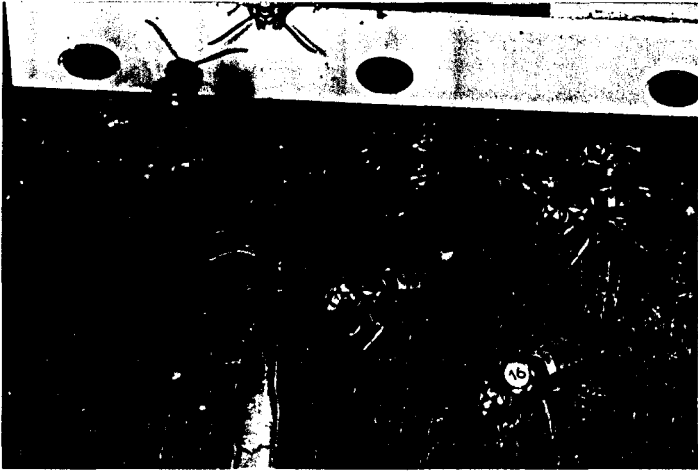


Abb. 23: *Volucella pellucens*-Weibchen (an Klammer) vor Flugloch an Nistkasten mit *Paravespula germanica*.



Abb. 24: *Paravespula germanica*-Arbeiterin mit erbeutetem *Volucella pellucens*-Weibchen.

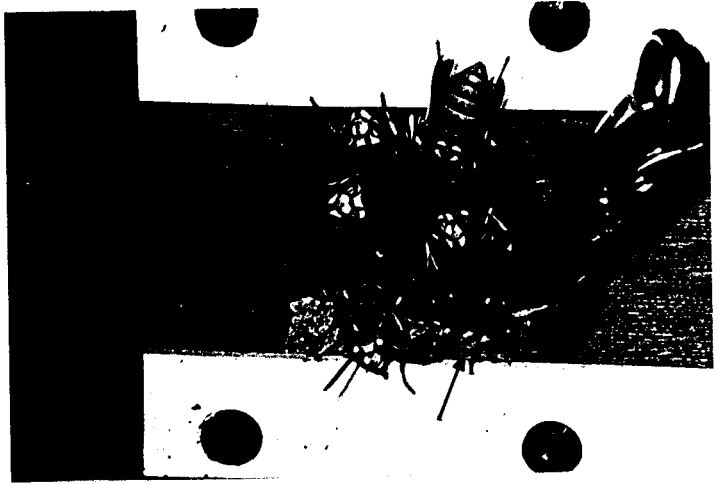


Abb. 25: Versuch - *Volucella pellucens*-Weibchen am Flugloch (an Klammer) eines Nistkastens mit *Paravespula germanica*. Die Fliege wird nicht angegriffen. (Pfeil: *Volucella*)

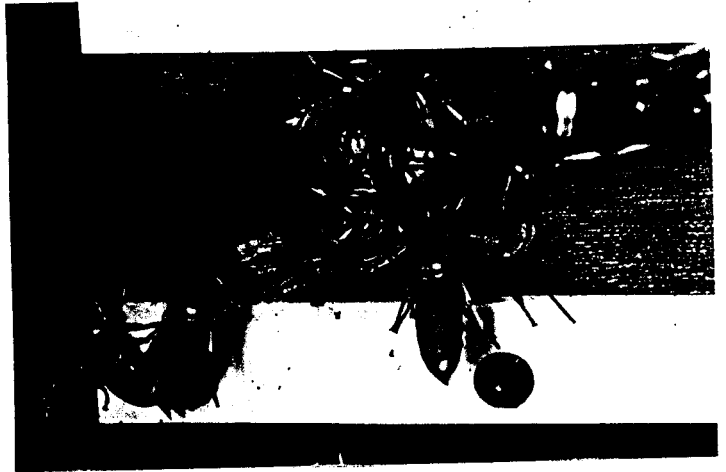


Abb. 26: Versuch - *Volucella inanis*-Weibchen am Flugloch (an Klammer) eines Nistkastens mit *Paravespula germanica*. Die Fliege wird von mehreren Wespen angegriffen. (Pfeil: *Volucella*)

V. pellucens-Weibchen ($n = 8$), die vor das Flugloch eines mit *Dolichovespula media* besetzten Nestkastens gebracht wurden, wurden von den Arbeiterinnen abgestochen. Während dieser Versuche (15.-20.8.1987) befanden sich nur noch ca 15 Arbeiterinnen in dem Nest.

Innerhalb der Nesthöhle begeben sich die *V. pellucens*-Weibchen auf die äußere Nesthülle (Abb. 22), wo sie ihre Eier ablegen (vgl. Kap. 6.1.3). Sie werden auch hierbei von den Wespen nicht angegriffen oder behindert (Abb. 23).

Die Fliegenweibchen hielten sich durchschnittlich ca. 30 Minuten in den Wespennestern auf (Holznistkästen).
V.p.: $n = 8$; Aufenthaltsdauer (Minuten): 20, 22, 29, 31, 33, 34, 38, 45; $\bar{x} = 31.5$.

Die Weibchen von *V. inanis* ($n = 3$) drangen nur in die Nesthöhle ein, wenn sich keine Wächter oder Flugwespen im Eingang aufhielten. Dies war nur bei einem der Versuchsnester der Fall. Aber auch hier kletterten sie nicht auf die Nesthülle, sondern legten die Eier an die inneren Wände der Holzkiste ab (vgl. Kap. 6.1.4).

5.3 Diskussion: Wirtsfindung - Nestbesuch

Wirtsfindung

Die Wirtsfindung läßt sich unterteilen erstens in eine Fernorientierung mit der Suche nach dem Wirtsbiotop und zweitens in das Auffinden und genaue lokalisieren des Eiablageplatzes. Dabei wirken bei ersterer verschiedene Parameter der Wirtsumwelt und bei letzterer optische, chemische oder taktile Reize des Wirtes selbst (Übersicht bei VINSON, 1976).

Bei der aphidophagen Schwebfliege *Syrphus corollae* konnte SANDERS (1982) eine größere Suchaktivität auf schwarzen Flächen feststellen, die er als Signalreize für Pflanzenbestände deutet; dunkle Flächen regen die *Syrphus*-Weibchen noch stärker zum Suchen an, wenn sie durch Streifenmuster oder Blattformen gegliedert sind (SANDERS, 1983). Suchraum und Ortswahl werden hier durch optische Reize bestimmt, während der genaue Ort der Eiablage dann olfaktorisch durch Aphidenduftstoffe aufgefunden wird (DIXON, 1959; BOMBOSCH, 1962; VOLK, 1964; PESCHKEN, 1965; CHANDLER, 1968c).

Welche Umweltreize können Volucella-Weibchen zum Auffinden der Wirtsnester nutzen?

Hummeln- und Wespen (*Paravespula*) legen ihre Bodennester bevorzugt in ehemaligen Erdnestern von Kleinsäugetern (v.a. Mäusen) an. Im Untersuchungsgebiet (Mathon/Alpen) wurden Hummelnester dort häufiger gefunden, wo sich auch viele Mäusebauten befanden, z.B. an schwach geneigten Hängen und Weganschnitten. Im zeitigen Frühjahr kann man häufig Hummelköniginnen beobachten, die an Waldrändern, Hecken und Gräben Mäuselöcher aufsuchen, um den Mäusebau auf die Eignung zum Nestplatz zu überprüfen.

Während nestsuchende Hummel- oder Wespenköniginnen die Eingänge von Mäusebauten z.T. noch optisch wahrnehmen könnten (niedrige Vegetation), so sind zur Zeit des Auftretens der Volucella-Weibchen die Nesteingänge in der Regel von der Vegetation nahezu vollständig verdeckt und somit optisch kaum zu erkennen.

Im Unterschied dazu können z.B. die Nistplätze von koloniebrütenden Solitärbiene, die sich kleinflächig an offenen meist sandigen Stellen befinden, mit Hilfe eines einfachen optischen Suchbildes gefunden werden. Dem entsprechend nutzen auch einige Arten der Bombyliidae und Miltogrammini, deren Larven sich bei diesen Bienen entwickeln, optische Auslöser zum Auffinden der Wirtsnesthabitate (BOHART et al, 1960; SPOFFORD et al, 1986).

Die Nesthabitate der Wirte von Volucella lassen sich, außer der Bodennähe, nicht eindeutig beschreiben, so daß die Frage nach den Erkennungsmerkmalen zur Fernorientierung (Suchschema) weitgehend offen bleiben muß.

Zur Erkennung der Wirtsnester könnten bei Volucella olfaktorische Reize eine Rolle spielen, da viele Hymenopteren ihre Nesteingänge mit Duftstoffen markieren (BUTLER et al, 1969; CEDERBERG, 1977; 1983; HEFETZ, 1987). Auch andere Duftquellen könnten hier als Signal dienen, wie etwa das Nestmaterial selbst, die Larvennahrung und der sich zersetzende Kot und Abfall im näheren Nestbereich. Durch die ein- und ausfliegenden Arbeiterinnen können die verschiedenen Duftkomponenten auch im Nesteingangsbereich ausgebreitet werden.

In Versuchen konnte gezeigt werden, daß bei *V. bombylans*-Weibchen das Wirtsfinderverhalten allein durch Hummelnestgeruch ausgelöst werden kann und die Tiere die Duftquelle aufsuchen.

Auch die Weibchen von *V. pellucens* und *V. inanis* reagieren auf den Nestgeruch ihrer Wirte (Wespen) mit Eilegereaktionen (Ausstülpen der Legeröhre). Bietet man den Fliegenweibchen nur optische oder akustische Reize in Form von ein- und ausfliegenden Hummeln oder Wespen oder deren Fluggeräusche ohne entsprechende Duftreize, zeigen die *Volucella*-Weibchen keine der Reaktionen, die sonst für das Wirtsfindeverhalten typisch sind. Inwieweit bestimmte Duftkomponenten eine Fernanlockung bewirken und andere Stoffe möglicherweise die Eilegereaktion auslösen, muß offen bleiben. Unter Eilegereaktion wird hier nur das Ausstülpen der Legeröhre verstanden. Das Ablegen der Eier erfolgt vermutlich, nachdem taktile und chemotaktische Reize wirksam geworden sind.

In den wenigen Versuchen, die zur optischen Wirkung der Wirtsimages vor dem Nesteingang durchgeführt werden konnten, zeigte sich zumindest die Tendenz, daß die Fliegenweibchen Nester, an denen die Wirte auch optisch präsentiert wurden, gegenüber solchen an denen nur Duftreize geboten wurden, bevorzugten. Hummeln oder Wespen beim Nestanflug waren für *Volucella*-Weibchen immer attraktiver als Duft alleine oder Duft und Wirtsimages im "Sichtkasten" (Summenreiz).

Auf Fluggeräusche von Hummeln als mögliche akustische Signale zeigten *V. bombylans*-Weibchen keine Reaktionen. Ihre Bedeutung für die Wirtsfindung kann danach jedoch noch nicht gänzlich ausgeschlossen werden, da der Nachweis einer Wirkung möglicherweise aus methodischen Gründen nicht erbracht werden konnte.

Die reiche und lange Fiederung der Arista (sexualdimorph) bei *V. bombylans*-Weibchen wird als Anpassung an den Besuch in Hummelnestern interpretiert. Neben einem mechanischen Schutz des Funiculus und taktilen Funktionen könnte sie auch zur Perzeption akustischer Wirtssignale dienen.

In den Versuchen erwies sich der Wirtsduft in Verbindung mit den Wirtsimages als wesentlicher auslösender Reiz, der die Wirtsfindung und Wirtserkennung ermöglichte.

Da *Volucella*-Weibchen Hummeln und Wespen auch außerhalb des Nestbereichs antreffen können, z.B. beim Blütenbesuch, müssen sie diese Situation von der an einem Wirtsnest unterscheiden können. Hierbei könnten hohe Duftkonzentration des Wirtes und besondere Duftqualitäten im Eingangsbereich des Nestes eine Rolle spielen.

Um Wirtsnester olfaktorisch aufzuspüren, fliegen die Weibchen der Kuckuckshummeln *Psithyrus* lange Strecken dicht über dem Boden. Parasitische Fliegen wie die Anthomyide *Leucophora johnsoni* verfolgen ihre Wirtsbiene *Lasioglossum zephyrum* im Flug und gelangen so zum Nest (BATRA, 1965). Auch Angehörige der kleptoparasitischen Miltogrammini der Gattung *Senotainia* folgen ihrem Wirt, der Grabwespe *Tachysphex terminatus* zum Nest, um dort ihre Larven an die Wirtsbeute zu deponieren (SPOFFORD et al, 1986). Bei letzteren erfolgt die Verfolgung des Wirtes vermutlich optisch. Darauf deuten die vergrößerten Fazetten der Weibchen im vorderen Augenbereich hin.

Ähnliche Wirtsfindestrategien konnten bei *Volucella* nicht beobachtet werden. *Volucella*-Weibchen suchen weder in anhaltenden Suchflügen nach Wirtsnestern noch verfolgen sie die Wirtsimagines. Vor Anflügen am Hummelnistkasten, sowohl im Gazeekäfig, als auch im Freiland wurden die Fliegenweibchen "plötzlich" in der Nähe der Wirtsnester gesehen, so daß es den Anschein hat, als ob die Tiere zunächst mehr oder weniger zufällig in die Nähe der Nester gelangen. Gerät ein *Volucella*-Weibchen auf diese Weise bis auf etwa 1 m an ein Hummelnest mit Flugbetrieb, so erfolgt meist eine gerichtete Annäherung an das Nest.

Wie groß sind die Chancen für ein *Volucella*-Weibchen, mit dieser Strategie ein Wirtsnest zu finden?

Für eine vereinfachte Betrachtung können im Fall von *V. bombylans* folgende Annahmen gemacht werden:

- Auf 100 m² befindet sich durchschnittlich ein Hummelnest (dies entspricht in etwa der Situation im Untersuchungsgebiet Mathon/ Alpen).
- Ein *Volucella*-Weibchen kann mindestens an 10 Tagen Eier ablegen (Lebenserwartung; Witterungsbedingungen).
- die Tiere wechseln wenigstens 10 mal ihren Aufenthaltsort über eine Entfernung von mindestens 10 m innerhalb von 10 Tagen.
- ein Fliegenweibchen kann in einem Umkreis von ca. 1 m ein Wirtsnest ausfindig machen.

Dannach erreicht ein *V. bombylans*-Weibchen 100 verschiedene Stellen und erfaßt eine Fläche von ca. 600 m², wo ca. 6 Hummelnester zu erwarten sind. Dies würde bei weitem ausreichen genügend Wirtsnester zur Eiablage zu finden.

Nestbesuch

Um sich erfolgreich fortzupflanzen, muß ein *Volucella*-Weibchen nicht nur ein geeignetes Wirtsnest ausfindig machen, sondern in dieses auch eindringen und seine Eier ablegen. Da Hummeln und soziale Wespen ihre Nester gegenüber Eindringlingen wirksam verteidigen, müssen *Volucella*-Weibchen besondere Verhaltensweisen oder andere Anpassungen entwickelt haben, die es ihnen ermöglichen, trotz der wehrhaften Wirtsimagines in deren Nester zu gelangen.

Bei verschiedenen Besuchern der Nester sozialer Insekten findet man unterschiedliche Strategien realisiert, die Nestabwehr zu umgehen (WILSON, 1971; KISTNER, 1979):

- Abpassen eines geeigneten Zeitpunktes, z.B. Warten bis der Nesteingang unbewacht ist.
- Durch geringe Körpergröße und Schnelligkeit kann die Aufmerksamkeit der Wächter unterlaufen werden (z.B. Diptera: Phoridae bei Wespen).
- Mit einer entsprechenden Schutz- und Trutzform oder Wehrhaftigkeit kann den Wächterangriffen getrotzt werden (z.B. Staphylinidae: *Vatesus* bei Ameisen; AKRE & TORGERSON, 1969).
- Durch Täuschung in Form von Mimikry oder mit Hilfe von chemischen Hemmstoffen können die Nestwachen ungehindert passiert werden (z.B. Scarabaeidae: *Myrmecadophodius* bei Ameisen; VANDER MEER & WOJCIK, 1982).

Der wohl wesentlichste Unterschied zwischen Hummel- und Wespennestern im Hinblick darauf in sie einzudringen, besteht darin, daß sich vor letzteren ständig sogenannte Wächter aufhalten. Dies erfordert bei den jeweiligen Besuchern unterschiedliche Verhaltensstrategien.

Vergleicht man das Verhalten der verschiedenen *Volucella*-Weibchen vor den jeweiligen Wirtsnestern, so zeigen alle drei Arten ein intensives Putzverhalten und das Ausstülpen des Legeapparates, wenn sie sich in der Nähe des Nesteinganges befinden.

Während sich die Weibchen von *V. bombylans* durchschnittlich ca. 25 Minuten (Tab. 1) vor einem Nestbesuch in der Nähe des Eingangs aufhalten, begeben sich *V. pellucens*-Weibchen schon wenige Minuten (Tab. 2), nachdem sie sich dem Flugloch genähert haben, hinein.

Für die vergleichsweise lange Verweildauer vor einem Hummel-nesteingang lassen sich verschiedene Vermutungen anführen:

V. bombylans-Weibchen könnten während dieser Zeit den verborgenen Nestzugang genau orten, die Bereitschaft zur Eiablage erreichen und/oder zu einer olfaktorischen Maskierung Wirtsgeruch annehmen. Es könnte damit aber im Unterschied zu **V. pellucens** auch ein geeigneter Zeitpunkt abgepaßt werden, zu dem sich keine Hummel mehr im Eingangsbereich aufhält (Ermittlung der Flugfrequenz).

Trifft ein **V. bombylans**-Weibchen mit einer Hummel im Nestbereich zusammen, so wird dieses meist als Eindringling erkannt und angegriffen. Das *Volucella*-Weibchen muß daher die Zeitintervalle zwischen den An- und Abflügen der Hummelarbeiterinnen nutzen, um beim Vordringen in ein Nest einen direkten Kontakt mit einer Hummel zu vermeiden.

Innerhalb der Nesthöhle vergräbt sich **V. bombylans** in die äußere Nestumkleidung (häufig aus Mäusenestmaterial bestehend) und legt dort die Eier ab. Sie ist hier vor Angriffen weitgehend sicher. Wird ein **V. bombylans**-Weibchen dennoch von einer Hummel entdeckt, überwältigt und abgestochen, verfügt es über einen Mechanismus, der ihm dennoch eine schnelle Eiablage ermöglicht. Der Legeapparat bleibt funktionstüchtig und beginnt oder setzt die vermutlich auf neuronaler Ebene autonom gesteuerte Eiablage fort. Die anderen *Volucella*-Weibchen sind dazu nicht in der Lage.

V. inanis nähert sich nur vorsichtig einem Wespennest und weicht an- und abfliegenden Wespen immer wieder aus. Nur an einem Nest mit wenigen Arbeiterinnen und ohne Eingangswache begaben sich die **V. inanis**-Weibchen in das Innere des Nestkastens, um Eier abzulegen. Bei Nestern mit regem Flugbetrieb und Wächtern - was die Regel darstellt - drangen die Fliegenweibchen nicht in die Nesthöhle ein, sondern legten ihre Eier an die Außenseite der Nistkästen in die Nähe des Nesteingangs.

Auch KÜNCKEL D'HERCULAIS (1875) konnte an einem Bodennest von *Paravespula vulgaris* ein **V. inanis**-Weibchen beobachten, das mehrmals den Nesteingang anflog, von einem Wächter attackiert wurde und sich dann aber dennoch in den Eingang begab, nachdem die Aufmerksamkeit der Wespen nachließ. Er gibt hier jedoch nicht an, ob das Nest ständig bewacht oder befliegen wurde.

Die Weibchen von **V. pellucens** werden im Gegensatz zu

V. inanis-Weibchen und anderen Insekten vor und in den Nestern von P. vulgaris und P. germanica selbst dann nicht angegriffen, wenn sie in einer auffallenden Weise in oder unmittelbar vor dem Nesteingang an einer Klammer befestigt, den Wespen angeboten werden (Abb. 25).

Die unterschiedlichen und artspezifischen Verhaltensweisen der Volucella-Weibchen werden als Anpassungen an die jeweiligen Bedingungen am Nesteingang und an die Reaktionen der Wirtsimagines angesehen.

Bei der ständigen Anwesenheit von Wächtern am Nesteingang führt die Strategie, zum Eindringen in ein Wirtsnest einen günstigen Zeitpunkt abzapassen, wie sie für V. bombylans bei Hummeln möglich ist, nicht zum Erfolg.

Wegen ihrer Größe können die Weibchen von V. pellucens und V. inanis nicht unbemerkt in die Nester gelangen, so wie das z.B. für die nur etwa 5 mm kleinen und flinken Fliegen der Familie der Phoridae oder Fliegen der Gattung Fannia möglich ist, die trotz mehrerer Eingangswachen beim Passieren noch genügend Abstand zu diesen halten können.

Offensichtlich verfügen die Weibchen von V. pellucens über eine Maskierung, die sie für die Wirte als indifferent erscheinen lassen oder deren Aggression und Abwehr hemmen.

V. pellucens-Weibchen zeigen in ihrer Färbung und Musterung, im Unterschied zu V. inanis, keine Ähnlichkeit mit Wespen, so daß eine optische Wirtsnachahmung im Sinne einer aggressiven Mimikry ausgeschlossen werden kann. Auch in ihrem Verhalten ist nichts zu erkennen, was zur Beschwichtigung der Wächterwespen beitragen könnte.

Danach bleibt als Möglichkeit, die Erkennungsmechanismen des Wirtes mittels einer chemischen Nachahmung zu täuschen oder ihn durch eine Hemmung auf Distanz zu halten. Dies ist um so naheliegender, da Wespen wie andere soziale Hymenopteren ihre Nestangehörigen vor allem olfaktorisch erkennen.

In diesem Zusammenhang wird bereits bei EDWARDS (1980) diskutiert, inwieweit auch innerartlich repellent oder aggressionshemmende wirkende Pheromone als Schlüsselfaktoren eine Rolle spielen könnten.

Der Einsatz chemischer Signale und Reize, die in der sozialen Erkennung und Kommunikation ihrer Wirt eine Rolle

spielen, ist bei myrmecophilen und termitophilen Käfern weit verbreitet (WILSON, 1971; KISTNER, 1979).

HÖLLEDOBLER (1970, 1971) konnte zeigen, daß der Staphylinide *Atemeles pubicollis* an verschiedenen Stellen des Abdomens drei funktionell unterschiedliche Drüsen (Adoptions-, Verteidigungs- und Besänftigungsdrüsen) besitzt, die ihm dazu dienen, vom Wirt sozial integriert zu werden. Um in ein Ameisennest (*Myrmica*) einzudringen, wartet der Käfer bis er von einer Ameise bemerkt wird; in einem bestimmten Verhaltensablauf präsentiert er dann die verschiedenen Sekrete, was schließlich dazu führt, daß er von der Ameise unversehrt in das Nest getragen wird.

Ein Staphylinide (*Trichopsenius frosti*), der in den Nestern der Termiten *Reticulitermis flavipes* lebt, synthetisiert dieselben cuticularen Kohlenwasserstoffe wie sein Wirt (HOWARD et al, 1980). Diese flüchtigen Kohlenwasserstoffe der Cuticula werden auch zur Kasten- und Arterkennung genutzt (HOWARD et al, 1982).

Einen weiteren Fall chemischer Mimikry haben VAN DER MEER & WOJCIK (1982) bei einem myrmecophilen Scarabaeiden (*Myrmecaphodius excavaticollis*) gefunden. Der Käfer ist in der Lage die spezifischen Kohlenwasserstoffe seiner jeweiligen Wirtsameisen (Arten der Gattung *Solenopsis*) passiv anzunehmen. Ein stabiler Cuticula-Panzer schützt ihn vor ersten Angriffen bis zur Identität mit dem Wirtsgeruch; außerhalb des Nestes verliert er den Geruch.

Die Fähigkeit, chemische Signale in Form von Sexualpheromonen zu produzieren und wahrzunehmen, konnte für verschiedene Dipteren bereits nachgewiesen werden (HOWARD & BLOMQUIST, 1982).

Analog zu den geschilderten Beispielen bei verschiedenen Ameisengästen könnte sich auch bei *V. pellucens* die Fähigkeit entwickelt haben, mittels einer spezifischen chemischen Maskierung und durch einen chemischen Schutz, erfolgreich in die Nester der Wirte einzudringen.

Da die Weibchen von *V. pellucens* von den Wespen auch dann nicht angegriffen werden, wenn sie direkt in den Nesteingang gebracht werden, ist es eher unwahrscheinlich, daß sie etwa durch die Annahme des Nestgeruches unbehelligt bleiben.

Die Reaktionen der Wespen gleichen eher einem gehemmten Aggressionsverhalten, was durch einen repellent wirkenden oder aggressionshemmenden Stoff ausgelöst werden könnte.

FRANCKE et al (1978) fanden in Pentan-Extrakten der Abdomen von *P. vulgaris* Spiroketale, Stoffe, die bei Wespen (*P. vulgaris*) in entsprechenden Verhaltensexperimenten eine aggressionshemmende Wirkung zeigten.

Durch CO₂ oder Gefrieren abgetötete *V. pellucens*-Weibchen wurden von den Wespen nicht verschont, so daß die Wirkung eines möglichen chemischen Schutzes nur von lebenden Tieren ausgeht.

Fliegenweibchen, die sich nicht in der Nähe eines Wespennestes befanden, wurden von Arbeiterinnen der Arten *P. vulgaris* und *P. germanica* erbeutet und abtransportiert (Abb. 24). Dies bedeutet, daß entweder nahrungssuchende Wespen sich anders verhalten oder *V. pellucens*-Weibchen nur in unmittelbarer Nähe eines Wespennestes ihre chemischen Schutzmechanismen einsetzen.

Vermutlich beschränkt sich der Angriffsschutz von *V. pellucens*-Weibchen auf einige Wespenarten (Wirte) und ist damit auch Ausdruck einer Wirtsspezifität. Vor einem Nesteingang von *Dolichovespula media*, die nicht als Wirte gelten, wurden die Fliegen von den Wespenarbeiterinnen heftig angegriffen.

Erklärungsversuche für unterschiedlichen Reaktionen der Wespen auf die Weibchen von *V. pellucens* und *V. inanis* führen zu Fragen nach der Beziehung ihrer Larven zu den Wirten und deren Einfluß auf den Fortpflanzungserfolg eines Wespenvolkes.

6. EIDONOMIE UND BIOLOGIE DER JUGENDSTADIEN

6.1 Eier: Ablegeort - Eizahl - Morphologie

Insekteneier zeigen eine große Vielfalt in Form und Schalenstruktur. Terrestrische Eier müssen einerseits vor Austrocknung durch Wasserverlust geschützt sein, andererseits aber Sauerstoff aufnehmen können. Diesen Anforderungen werden sie durch einen besonderen Aufbau des Chorions gerecht: von außen münden Aeropylen mit einem Durchmesser von nur wenigen Mikrometer in ein ein- oder mehrschichtiges, gasgefülltes Netzwerk, so daß vergleichsweise weniger Wasser verloren geht als Sauerstoff aufgenommen wird.

Die spezifischen Eiablegesubstrate erfordern häufig zusätzliche Anpassungen. So findet man vor allem bei Diptereeneiern, die einer temporären Benetzung durch Flüssigkeiten ausgesetzt sind, die Ausbildung typischer Plastronstrukturen (HINTON, 1970).

Während von *V. bombylans* (SMITH, 1955; ALFORD, 1975) und *V. pellucens* (OKUNO, 1970) zumindest die Form und Größe der Eier beschrieben wurde, gibt es über die Eier von *V. inanis* bisher keine Angaben in der Literatur. Im folgenden werden Ablegeort, Zahl, Form und Chorionstruktur der Eier der verschiedenen untersuchten *Volucella*-Arten dargestellt und verglichen.

Da man in den Nestern von Wespen häufig die Eier der Fliege *Fannia canicularis* findet, die in einigen Arbeiten (SCHREMMER, 1962; KEMPER & DÖHRING, 1967; SPRADBERY, 1973) als *Volucella*-Eier beschrieben wurden, sind auch ihre Eier mit Chorionstruktur in einer Abbildung (Abb. 31a, b) hier aufgeführt.

6.1.1 *Volucella bombylans*

Die Weibchen legen ihre Eier in die äußere Umhüllung eines Hummelnestes, die aus allochthonem Material, z.B. der Streu eines Mäusenestes besteht. Sie werden dabei einzeln und in unregelmäßigen Abständen an das meist pflanzliche Nistmaterial geheftet (Abb. 54). An der Wachsumhüllung oder im Zellenbereich des Hummelnestes wurden niemals Eier gefunden.

Nur in einigen wenigen Fällen ($n = 4$) konnte die genaue Zahl, der pro Nestbesuch abgelegten Eier ermittelt werden

(Zahl der Eier: 46, 39, 32, 17). Die maximale Eizahl, die bei einem im Freiland gefangenen Weibchen im Ovar festgestellt wurde betrug 128 reife Eier. Die meisten Weibchen hatten zwischen 45 und 65 Eier (Abb. 27). Da es sich hierbei um Freilandfänge handelt konnten die Tiere vorher schon einmal Eier abgelegt haben. Die höheren Werte in Abbildung 27 kommen den vollständigen Eizahlen vermutlich näher.

Bei der Präparation verschiedener Weibchen, deren Ovarien sich in unterschiedlichen Oogenesestadien befanden, waren pro Ovariolen immer nur eine mehr oder weniger ausgereifte Oozyte und zwei darüber liegende kleinere Follikelzellen. Vermutlich wird in jeder Ovariolen jeweils nur ein Ei gebildet. Alle Eizellen des Ovars befanden sich in einem äußerlich gleich erscheinenden Entwicklungszustand. Diese Situation konnte auch bei anderen *Volucella*-Arten gefunden werden.

Die Eier sind weiß und haben eine harte Schale; ihre Form ist elliptisch mit einer Länge von 2 mm; Br.: 0.65 mm. Jener Teil der Oberfläche, der am Untergrund haftet ist glatt, während das Chorion ansonsten eine netzartige Struktur besitzt (Abb. 28). Frisch abgelegte Eier sind mit einer klebrigen Substanz überzogen, die an der Luft erhärtet und mit deren Hilfe sie am Untergrund festkleben (SMITH, 1955; ALFORD, 1975; POUVREAU, 1973).

Im Unterschied zu *V. pellucens* legten die Weibchen von *V. bombylans* zahlreiche Eier unmittelbar nach dem Fang in den Transportgefäßen ab. So war bei ihnen die Eiablage auch leicht durch adäquate Reize wie Honig oder Hummelduft auszulösen. Dabei wurden aber in den wenigsten Fällen alle Eier, die sich in dem Ovar befanden und äußerlich schon vollständig entwickelt erschienen, abgelegt. Auch nach dem Besuch von Hummelnestern befanden sich noch Eier in dem Ovar. Dies deutet darauf hin, daß ein Weibchen wenigstens zweimal ein Hummelnest aufsuchen muß, um alle Eier abzulegen. MIYAMOTO (1957) fand bei einem Weibchen von *Volucella jeddona* noch 89 Eier nach dessen Besuch in einem Hummelnest (*Bombus ardens*).

6.1.2 *Volucella pellucens*

Die Eier werden an die äußere, papierartige Nestumhüllung abgelegt (Abb. 54). Sie wurden einzeln oder in Gruppen bis zu fünf gefunden. In Eigruppen waren sie dicht zusammen parallel zu

ihrer Längsachse in einer Reihe angeordnet. Diese Beobachtungen wurden an den Wespennestern, die in Holzkästen angesiedelt waren, sowie an Bodennestern von *Paravespula vulgaris* und *P. germanica* gemacht. Bei letzterem befanden sich zahlreiche Eischalen auf der äußeren Nesthülle in Bereich der Nestaufhängung, die bereits von später angebauten Hüllkammern überdeckt waren. Entgegen der Beschreibung von BIEGEL (1953) konnten auf der Innenseite von Nestumhüllungen sowie im Bereich der Waben niemals Eier gefunden werden.

Die meisten im Freiland gefangenen Weibchen hatten in den Ovarien 55-65 Eier (Abb. 27). Die höchste gefundene Eizahl betrug 106.

In den Beobachtungsnestern konnte nur von 6 Weibchen die Zahl der abgelegten Eier ermittelt werden. Sie lag zwischen 3 und 30 (Zahl abgelegter Eier: 30, 27, 25, 24, 10, 8, 3). NIXON (1934) fand nach dem Besuch eines *V. pellucens*-Weibchens an dem Wespennest 58 Eier.

Die Farbe der Eier wechselt im Laufe der Entwicklung von weiß nach gelb. Sie sind stark abgeflacht, länglich oval und liegen der Unterlage breit und dicht an (L.: 2.2-2.5 mm; Br.: 1.1-1.3 mm). Die der Unterlage abgewandte Oberfläche zeigt eine Querrippung und ein feines hexagonales Chorionmuster (Abb. 29). Auf den Abdrücken der Follikelzellgrenzen, die ein sechseckiges Muster bilden, befinden sich jeweils in den Ecken kleine knospenartige Erhebungen, die terminal Poren besitzen und als Aeropylonen angesehen werden (Abb. 29c).

Bei zwei Weibchen von *V. zonaria* wurden die Ovarien und Eier (Eizahl: 48, 59) untersucht; diese waren von denen von *V. pellucens* lichtmikroskopisch nicht zu unterscheiden.

6.1.3 *Volucella inanis*

Nach den Beobachtungen an den angesiedelten Wespenvölkern in den Holzkästen legen die Weibchen ihre Eier in der Regel im äußeren Bereich des Flugloches ab. Bei der Bergung eines Dachbodennestes und eines in einem offenen Wohnwagen freihängenden Wespennestes konnten jeweils ca 100 Eier von *V. inanis* etwa 5 cm vom eigentlichen Nest entfernt, gefunden werden.

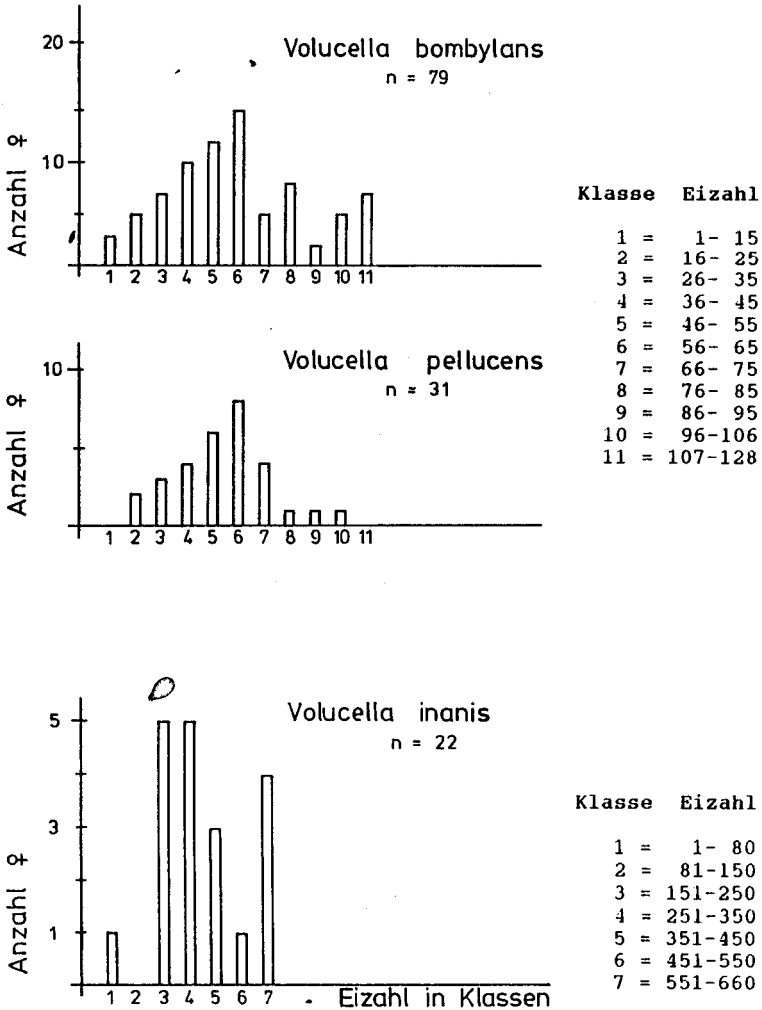


Abb. 27: Eizahl verschiedener Volucella-Arten.

(Summe der abgelegten und noch im Ovar befindlichen Eier von Freilandfängen).

Volucella bombylans: Mathon/Alpen; Juli-August

Volucella pellucens: Disentis/Alpen; Aug.-Sept.

Volucella inanis: Heuweiler/Frbg.; September

1 - 11: Einteilung der Eizahlen in Klassen.

An einem kleinen Nest von *Paravespula vulgaris*, in dem sich nur noch zwei Arbeiterinnen befanden, kletterte ein *V. inanis* Weibchen direkt auf die äußere Nesthülle und legte dort Eier ab. An einem ebenfalls schwachen Volk von *V. germanica* (10 Arbeiterinnen) drangen drei Fliegenweibchen durch das Flugloch des Kastens ein und legten sowohl am Eingang als auch an den Innenwänden des Nestkastens Eier ab; sie begaben sich jedoch nicht an oder auf das eigentliche Wespennest. Bei Nestern mit regem Flugverkehr (> 3 Wespen pro Minute) legten sie ihre Eier im äußeren Bereich des Flugloches oder am Rand des Kastenverschlußdeckels ab (n = 12).

In den Ovarien von Freilandfängen befanden sich bis zu 660 Eier. Die meisten der gefangenen Weibchen besaßen noch mehr als 200 Eier (Abb. 27). Im Labor geschlüpfte unbefruchtete Tiere hatten durchschnittlich ca. 300 Eier (n = 14). Wurden Weibchen zur Eiablage stimuliert legten sie jeweils maximal ca. 150 Eier ab.

Im Vergleich zu den anderen untersuchten Arten hat *V. inanis* winzige Eier (L.: 0.85 mm; Br.: 0.25 mm). Sie werden einzeln an den Untergrund geheftet. Befruchtete Eier färben sich nach 4 Tagen bläulich; unbefruchtete bleiben weiß.

Nach der Chorionstruktur lassen sich deutlich zwei Schalenbereiche unterscheiden. Die Unterseite, die zum großen Teil am Untergrund anhaftet, besitzt eine feinkörnige Strukturierung. Die Oberseite ist zusätzlich mit Aeropylen überzogen, die sich jeweils im Zentrum eines Follikelzellenabdruckes befinden und als baumähnliche Gebilde aus der Oberfläche herausstehen (Abb. 30). In der "Krone" befinden sich mehrere Porenöffnungen.

6.1.4 Eier: Vergleich und Zusammenfassung

Zahl, Größe, Form und Chorionstruktur der untersuchten Eier der untersuchten *Volucella*-Arten zeigen z.T. große Unterschiede (Tab. 18).

Auffallend ist, daß die Weibchen von *V. inanis* etwa 5 mal mehr Eier als die anderen *Volucella*-Arten produzieren und bei einem Nestbesuch auch entsprechend mehr Eier ablegen. Die geringe Größe ihrer Eier (nahezu ein Drittel der Länge von *V. pellucens*) ist als Folge der vergleichsweise hohen Eizahlen anzusehen.

Tab. 18: Vergleich der Eier von *Volucella bombylans* (V.b.),
Volucella pellucens (V.p.) und *Volucella inanis* (V.i.).

	V.b.	V.p.	V.i.
Ablegeort	Hummelnester äußere alloch- tone Nestmaterial	Wespennester äußere Nest- hülle	Wespennester Nähe der Nesthülle
Zahl	ca. 45-85 max. 118	ca. 45-75 max. 106	ca. 300 max. 650
Maße (mm) L.; Br.	2; 0.7	2.3; 1.2	0.85; 0.25
Form ø	länglich oval rund	länglich oval abgeflacht	länglich oval rund
Chorion- struktur	netzartig	fein hexagonal; knospenförmige Aeropylen	gekörnt; baumförmige Aeropylen

Im Unterschied zu den schlüpfenden Larven von *V. bombylans* und *V. pellucens* (Eiablegeort am Nest) müssen die L1-Larven von *V. inanis* eine weite Strecke überwinden und zurücklegen, um ihren Wirt (Wespenlarve) zu erreichen. Die hohen Eizahlen können somit als Risikoausgleich für hohe Larvenverluste interpretiert werden.

HINTON (1981) weist auf den Zusammenhang zwischen Zahl der Eier und Art der Dispersion der geschlüpften Larven hin. So legen innerhalb der Familie der Ölkäfer (Meloidae) Arten, deren Larven in der Nähe ihrer Wirte (Heuschreckengelege) schlüpfen, ca. 100 Eier pro Eischub, dagegen Arten, die an Bienen parasitieren (Meloe), die sie an einer Blüte erst treffen müssen, etwa 10 mal soviele Eier.

Die Eier der *Volucella*-Arten besitzen weder besondere Haftstrukturen noch röhrenförmige Fortsätze oder flügelartige Ausbuchtungen. Bei *V. bombylans* und *V. inanis* sind sie längs-oval und im Querschnitt rund, während die Eier von *V. pellucens* eine auffallend flache Form besitzen, wodurch sie von den Wespenarbeiterinnen taktil möglicherweise weniger wahrgenommen werden. Vielleicht sind sie zusätzlich auch chemisch so maskiert, daß sie als Fremdkörper nicht erkannt werden. Die Eier der beiden anderen Arten kommen aufgrund ihres Ablegeortes mit den Wirtsimagines nicht in Berührung.

Bei Vertretern verschiedener Familien der Syrphidae fand HINTON (1960; 1981) einen ähnlichen Schalenaufbau. Er besteht aus einer durchgehenden inneren und einer unterbrochenen äußeren Chorioninhülle. Letztere setzt sich aus einer Vernetzung von einzelnen "Inseln" zusammen. In diesem Netzwerk wird bei Überflutung des Eies ein Luftfilm gehalten, der eine Benetzung und das Eindringen von Wasser selbst bei höheren Drücken verhindert (HINTON, 1981).

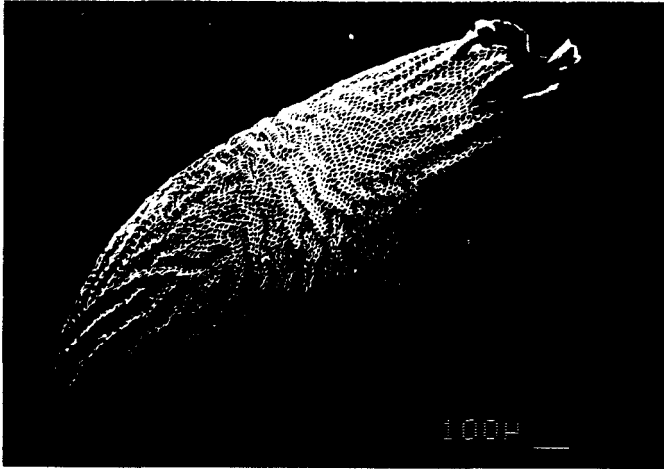
Die Chorionstrukturen sind artspezifisch ausgebildet, so daß danach z.B für die Syrphinae Bestimmungsschlüssel erstellt werden konnten (CHANDLER, 1968a), wobei näher verwandte Arten häufig auch ähnlichere Strukturen besitzen (KLEIN-KRAUTHEIM, 1936; CHANDLER, 1968a).

Die untersuchten *Volucella*-Eier zeigen in ihren Chorionstrukturen keinerlei Ähnlichkeiten (außer bei *V. pellucens* und *V. zonaria*). Bei *V. bombylans* überzieht als deutliche Abdrücke der Follikelzellgrenzen ein netzartiges Muster die Oberfläche. Auf der Eischale von *V. pellucens* ist ein feines hexagonales Muster ausgebildet. Obwohl das Chorion von *V. inanis* gleichmäßig fein gekörnt erscheint, sind dennoch die meist rechteckigen Abdrücke der Zellgrenzen zu erkennen. Im Unterschied zu *V. bombylans* besitzen die beiden anderen Arten Aeropylen, die aus der Oberfläche als knospen- (*V. pellucens*) und baumförmige (*V. inanis*) Gebilde herausragen. Letztere zeigen Ähnlichkeit mit denen von *Syrphus ribesii* (vgl. HINTON, 1981), die ihre Eier in der Vegetation ablegen.

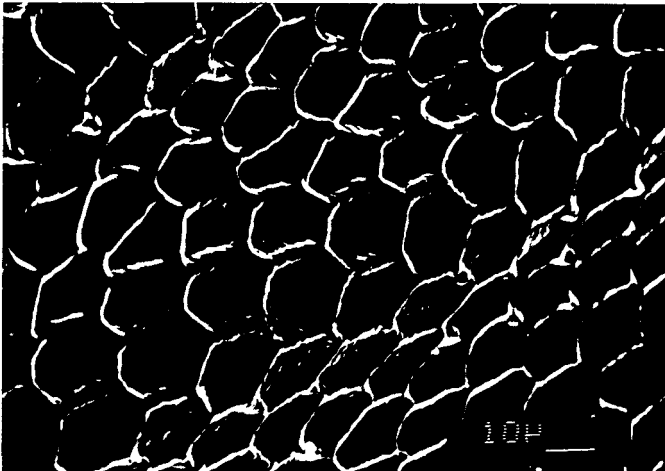
Auf den Schalen der *Volucella*-Eier konnten keine Strukturen gefunden werden, die als Plastron dienen könnten, so wie sie HINTON (1981) für andere Syrphideneiern beschreibt und bei *Rhingia campestris* experimentell untersuchte. Nach dem Ablageort in den Wirtsnestern erscheint es auch sehr unwahrscheinlich, daß die Eier von *Volucella* der Gefahr einer Benetzung z.B. durch Regen ausgesetzt sind, so daß entsprechende Anpassungen nicht zu erwarten sind.

Die ebenfalls in der Nesthöhle von Wespennestern abgelegten Eier der Muscide *Fannia canicularis* besitzen sowohl an den flügelartigen Ausbuchtungen als auch auf den mittleren Bereichen der Eischale Plastronstrukturen (Abb. 31) (vgl. HINTON, 1981). Im Unterschied zu den *Volucella*-Eiern befinden sich diese jedoch häufig z.B auf den Steinen unmittelbar unterhalb der

Öffnung der Wespennester, wo sie von Flüssigkeiten aus dem Nest
(z.B. Kot) überdeckt werden können.



a

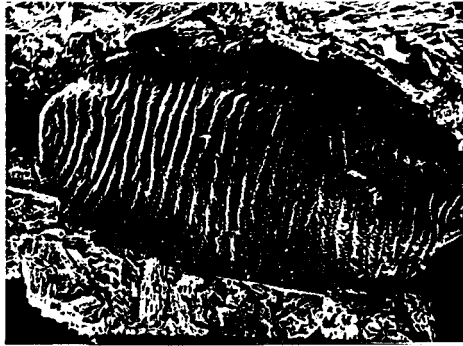


b

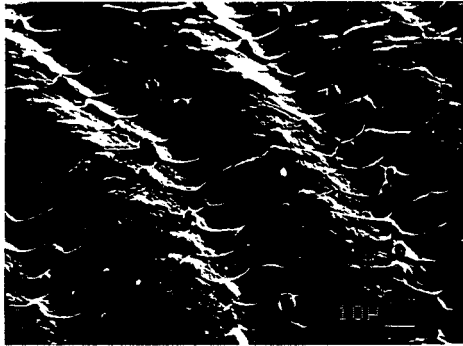
Abb. 28: *Volucella bombylans*

a: Eischale (nach Schlupf der Larve)

b: Chorionstruktur



a



b

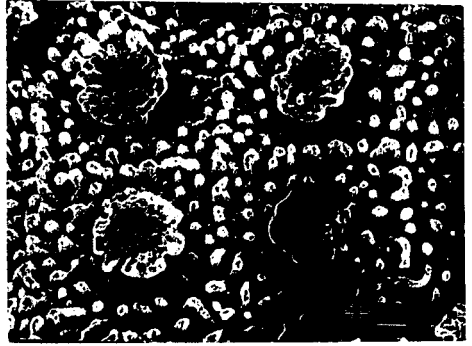


c

Abb. 29: *Volucella pellucens*
a: Ei auf Wespennestumhüllung
b: Chorionstruktur
c: Aeropyle



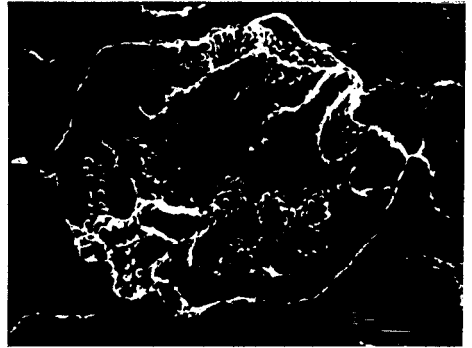
a



b



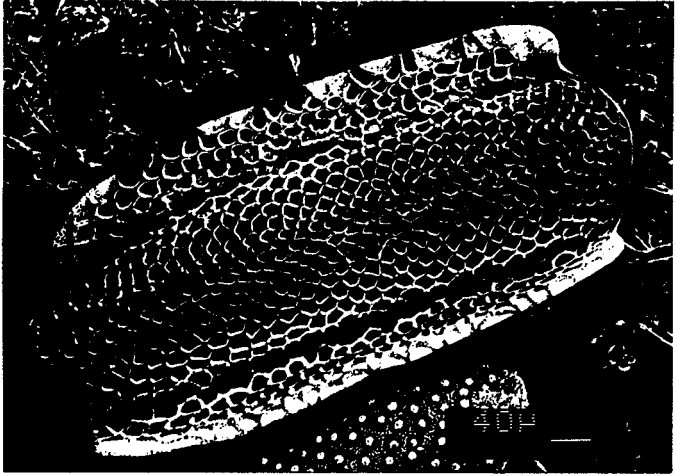
c



d

Abb. 30: *Volucella inanidis*

- a: Ei (Seitenansicht: Ober- und Unterseite)
- b: Chorionstruktur mit Aeropylen
- c: Aeropyle (Seitenansicht)
- d: Aeropyle (Aufsicht)



a



b

Abb. 31: *Fannia canicularis*

a: Ei (Aufsicht)

b: Plastronstrukturen am Rand der Oberseite

6.2 Larven: Beschreibung - Aufenthaltsort - Ernährung - Larvenzahl

Syrphidenlarven besiedeln verschiedenste Lebensräume, die sie unterschiedlich und artspezifisch nutzen. So gibt es Larven, die aquatisch (*Chrysogaster*) oder semiaquatisch im Schlamm leben (*Eristalis*) und Arten, die im Boden in verrottendem organischen Material (*Syritta*), in Kuhdung (*Rhingia*) oder in Baumfluß (*Brachyopa*, *Xylota*) vorkommen. Nahezu alle Larven der großen Unterfamilie Syrphinae halten sich frei in der Vegetation auf, während sich die meisten Vertreter der Gattungen *Volucella* und *Microdon* in den Nestern sozialer Insekten entwickeln.

Die Larven der Syrphiden besitzen 3 Thorakal- und 8 Abdominalsegmente. Der Kopf ist weitgehend reduziert und nach Innen verlagert (acephal). Er zeigt äußerlich noch ein Paar fühlerähnliche Sockel mit den Sinnesorganen des Antennenmaxillarkomplexes und die Mundöffnung mit Lippenwülsten.

Die Körpersegmente besitzen ein charakteristisches Borsten- und Papillenmuster. Die Syrphiden haben drei Larvenstadien, die sich habituell meist kaum unterscheiden; im ersten Stadium ist das vordere Stigmenpaar noch nicht ausgebildet (metapneustisch) (BHATIA, 1939; HENNIG, 1952); das 3. Larvenstadium weist hintere Atemröhren auf, die mehr oder weniger vollständig verschmolzen sind und einen terminalen Fortsatz bilden. Dieses Merkmal trennt die Larven der Syrphiden von den Larven aller übrigen cyclorraphen Dipterenfamilien.

Zur Klassifizierung werden von den verschiedenen Autoren immer die L3-Larven herangezogen, da sie in ihren Merkmalen weniger als die früheren Stadien variieren (HEISS, 1938; DIXON, 1960; HARTLEY, 1961).

Die erste ausführliche Beschreibung der Larven (L3) von *Volucella* (*V. bombylans*, *V. inanis*, *V. pellucens*, *V. zonaria*) wurde 1875 in einer umfangreichen Monographie über diese Gattung von KÜNCKEL D'HERCULAIS veröffentlicht.

Die Larven sind dorso-ventral leicht abgeflacht, am Hinterende abgerundet und nach vorne leicht zugespitzt. Die einzelnen Segmente sind durch drei bzw. vier Querrinnen weiter unterteilt. Sie tragen Papillen in einer typischen Anordnung und

fleischige Fortsätze, an deren Länge die Arten gut zu unterscheiden sind (Abb. 32). Die Larven besitzen ventral mehrere Paare von Kriechwülsten (Scheinfüße), die mit Krallen ausgestattet sind.

Im Folgenden werden die zur Unterscheidung wesentlichen morphologischen Merkmale der einzelnen Arten beschrieben: das erste und zweite Larvalstadium von *V. inanis* wird dabei etwas ausführlicher behandelt, da hierzu in der Literatur bisher keine Beschreibung vorliegt.

Die Lebensweise der Larven, ihr Vorkommen und ihr Aufenthalt innerhalb der Wirtsnester sowie ihre Ernährungsweise werden anhand von Beobachtungen und Versuchen dargestellt.

6.2.1 *Volucella bombylans*

- Beschreibung

Charakteristisch für die Larven sind 6 lange und dicke laterale Fortsätze, die halbkreisförmig am letzten Abdominalsegment stehen (Abb. 32a); die dorso-lateralen Fortsätze der übrigen Segmente sind sehr kurz. Auf der Ventralseite befinden sich 6 Paar Kriechwülste mit zwei Reihen gekrümmter Haken (4 große/3 kleine).

Maße (L3): L.: 10-20 mm; Br.: 5.2 mm; H.: 5 mm. (L2): L.: 5.5-10 mm; (KÜNCKEL D' HERCULAIS, 1875; LUNDBECK, 1916; DIXON, 1960).

Die drei Larvalstadien ähneln sich in ihrem Habitus weitgehend. L1-Larven (L.: 2.7-5.5 mm) tragen an den beiden hinteren mittleren Fortsätzen zusätzlich einen 100 um langen Faden (SMITH, 1955); ihre Scheinfüße tragen nur eine Reihe mit 3 langen Krallen.

(Zum Feinbau des Cephalopharyngealskeletts siehe Kap. 7)

- Aufenthalt

Nach einer Entwicklungszeit von 7 Tagen (bei 24° C) schlüpfen die L1-Larven. Sie befinden sich dann in aller Regel in unmittelbarer Nähe des Hummelnestes (vgl. Kap. 6.1.1), so daß sie keine größeren Strecken zum Nahrungssubstrat ^{hald in unmittelbare} zurücklegen müssen. Dennoch wandern frisch geschlüpfte *V. bombylans* Larven (in Laborhaltung) zunächst in ihren Gefäßen umher, bevor sie das angebotene Futter annehmen und dann weniger mobil werden.

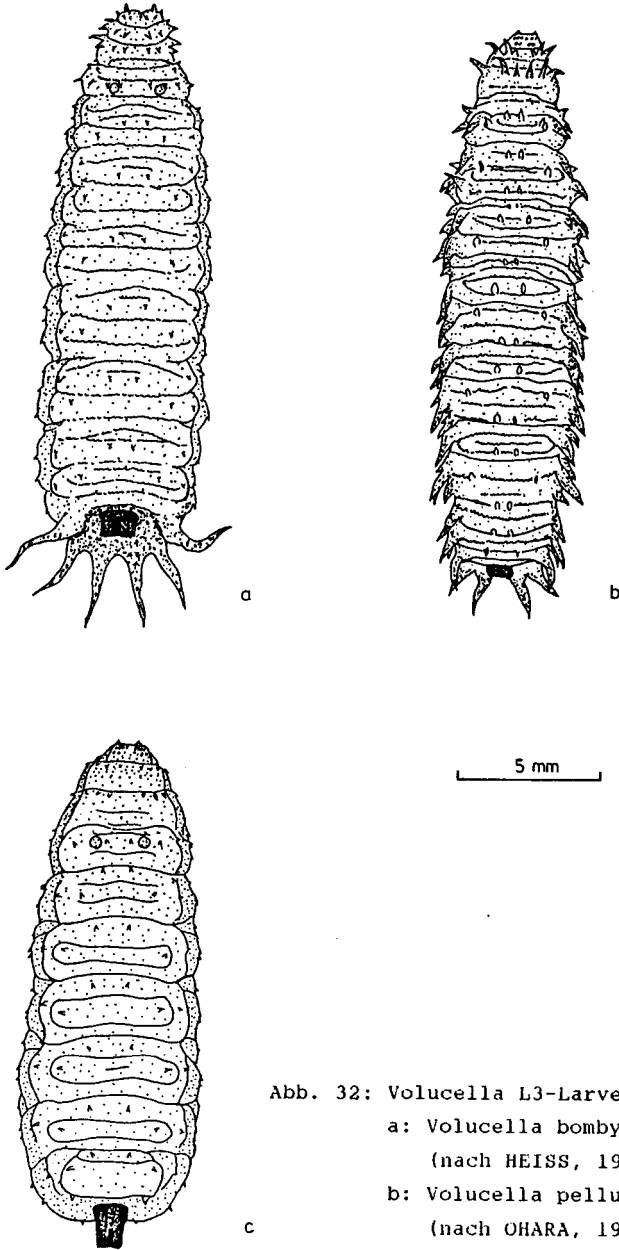


Abb. 32: *Volucella* L3-Larven:
 a: *Volucella bombylans*
 (nach HEISS, 1938)
 b: *Volucella pellucens*
 (nach OHARA, 1985a)
 c: *Volucella inanis*

Bei Kontrollen von Hummelnestern, sowohl in den Holzkästen ($n = 16$) als auch in natürlichen Erdnestern ($n = 8$), befanden sich die *Volucella*-Larven aller Stadien vor allem im Bodenmaterial, unterhalb und seitlich des Brutraumes oder in dem umgebenden Nistmaterial, das meist von einem ehemaligen Mäusenest stammte, außerhalb der Wachsumhüllung (vgl. Kap. 8.2; Abb. 54).

Wenn noch lebende Hummeln das Nest bevölkerten, wurden innerhalb des Hummelnestes niemals *V. bombylans* Larven auf oder zwischen den Brut und Vorratzzellen gefunden.

Die ausgewachsenen L3-Larven verlassen den Nestbereich und graben sich in das umliegende Erdreich, um dort als Larven zu überwintern (Diapause). Die Verpuppung erfolgt im Frühsommer. Im Labor (bei 24° C) schlüpfen die Imagines nach einer Puppenruhe von etwa 23 Tagen.

- Ernährung

Im Labor gehaltene Larven wurden erfolgreich mit Pollen aus den Höschen von Honigbienen gefüttert.

Die Pollenhöschchen waren z.T. schon über ein Jahr tiefgefroren; vor dem Verfüttern wurden sie zu Pulver gemahlen und leicht angefeuchtet.

Um eine Nahrungspräferenz der Larven festzustellen, wurden frisch geschlüpfte Larven verschiedene als Nahrung geeignete Bestandteile aus Hummelnestern angeboten.

Versuch: In einer Petrischale (\varnothing 9 cm) wurde frisch geschlüpfte *V. bombylans* Larven jeweils folgendes als Futter alternativ angeboten: I. Pollen und abgetötete Hummellarven (*B. terrestris*); II. Pollen (aus Bienenhöschchen) und Wabenmaterial (leere Zellen von *Bombus terrestris*); III. abgetötete Hummel- (*B. terrestris*) und Wespenlarven (*Dolichovespula norvegica*). In einer Petrischale befanden sich bis zu 26 Larven (L1). Die jeweiligen Futtergaben waren mit Lebensmittelfarbe verschieden angefärbt, so daß eine entsprechende Futteraufnahme der Larven an der Färbung des Darmes zu erkennen war. Die Kontrolle der Darmfärbung erfolgte nach einem Tag.

Bei diesen Futterwahlversuchen zeigten frisch geschlüpfte *V. bombylans* Larven gegenüber Pollen ($p < 0.1$; 4-Felder Test) und Wespenlarven eine Bevorzugung für Hummellarven (Tab. 19). Wurde Pollen alternativ zu Wabenmaterial geboten, hatten nach einem Tag mehr Larven an dem Pollen gefressen ($p < 0.01$; 4-Felder Test; Nullhypoth.: Gleichvert.) (Tab. 19). Pollen wurde auch, im

Unterschied zu Wespenlarven, als Alternative, angenommen, wenn die Hummellarven bereits gefressen waren.

Tab. 19: Futterwahl frisch geschlüpfter *Volucella bombylans* Larven (V.b.). Futterwahlangebot: I; II; III.
Ansatz aus verschiedenen Gelegen: 1.-6.

Angebot:	I		II		III	
	Pollen	Hummel- larve	Pollen	Waben	Hummel- larve	Wespen- larve
1. Anzahl	-	6	18	8	8	-
2. V.b.-	2	13	1	3	20	-
3. Larven	-	3	21	4	14	4
4.	1	5	13	6	6	-
5.	3	12			12	-
6.	15	1				
Σ	21	40	53	21	50	-

L1-Larven, denen nur abgetötete Wespenlarven (*Dolichovespula norvegica*) angeboten wurden, fraßen zwar davon, starben jedoch bereits nach etwa 6 Tagen ($n = 69$). Zu einem ähnlichen Ergebnis führten Fütterungen mit abgetöteten Heimchen (*Achaeta domestica*). Von Kontrolllarven, die nur mit Pollen gefüttert wurden, lebten nach 20 Tagen noch ca. 85 % ($n = 60$).

Bei der Fütterung mit toten Hummellarven oder Pollen erreichten *V. bombylans* Larven nach ca. 16 bzw. 20 Tagen das larvale Ruhestadium, in dem sie keine Nahrung mehr aufnehmen und in Diapause gehen (Abb. 33). Larven, die nur mit Wabenmaterial gefüttert wurden, benötigten 35 Tage bis zum Ruhestadium und hatten durchschnittlich ein deutlich geringeres Körpergewicht (Abb. 33). Offensichtlich sind die Larven nicht in der Lage, das Zellenwachs zu verwerten, so daß sie nur die Brut-, Pollen- und Kotreste, die sich noch an den Hummelzellen befanden, als Nahrung nutzen konnten.

Im Labor gingen hungrige L2 und L3-Larven auch an lebende Hummellarven und fraßen diese bis auf die Cuticula aus.

Bei zahlreichen Untersuchungen an intakten Nestern von Hummelstaaten konnte jedoch niemals beobachtet werden, daß sich

die Larven von *V. bombylans* an lebender Wirtsbrut aufhielten und diese angegriffen hatten.

Selbst an einem im Freiland gefundenen Nest von *Bombus mesomelas* mit 30 Arbeiterinnen und 179 *V. bombylans* Larven (L1: 115) konnte trotz regelmäßiger Nestkontrollen nie eine der zahlreichen *Volucella*-Larven im inneren Nestbereich gefunden werden; mindestens 100 Larven erreichten das ausgewachsene L3 Stadium.

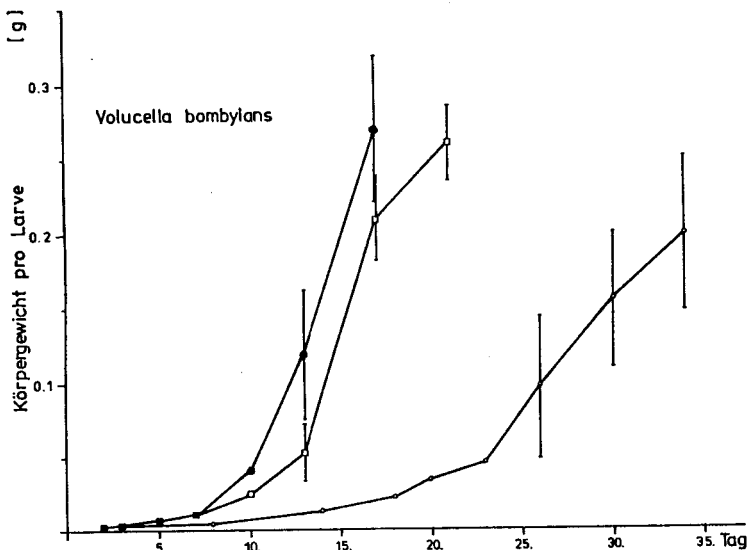


Abb. 33: Entwicklung (Körpergewicht) von *Volucella bombylans* Larven bei verschiedenem Futter. (Bei den ersten Meßpunkten ist nur der Mittelwert angegeben, da die Larven nicht einzeln gewogen wurden).

- : Fütterung mit Hummellarlarven, $n^1 = 9$ ($T = 1$)
- : Fütterung mit Pollen, $n^1 = 14$ ($T = 1$)
- : Fütterung mit Wabenmaterial, $n^1 = 26$ ($T = 7$)

n^1 : Anzahl Larven zu Versuchsbeginn
 T: Anzahl der gestorbenen Larven

- Larvenzahl

In Hummelnestern, die ausgegraben wurden oder sich in Holzkästen befanden ($n = 9$), konnten nie mehr als 15 *Volucella*-Larven gefunden werden (vgl. Kap. 11, Tab. 30). Eine Ausnahme war ein

Nest von *B. mesomelas* mit 179 *V. bombylans* Larven. In den meisten Nestern handelte es sich bereits um L3-Larven, so daß nicht ausgeschlossen werden kann, daß bereits Larven das Wirtsnest verlassen hatten. CUMBER (1949) fand in Nestern in der Nähe von London z.T. mehr als 30 Larven.

In zwei Fällen konnte anhand von leeren Eischalen in den Nestern zwar auf eine hohe Schlupfrate geschlossen werden, jedoch erreichten dann nur etwa 20% der *Volucella*-Larven das mature L3 Stadium. Möglicherweise ist die Larvensterblichkeit im ersten Stadium sehr hoch. In Petrischalen geschlüpfte und gehaltene Tiere starben vor allem kurz nach dem Schlupf.

6.2.2 *Volucella pellucens*

- Beschreibung

Typisch für die Larven dieser Art sind 4 dorsale Falten der Abdominalsegmente mit jeweils einer Reihe kleiner Spinulae. Das zudem arttypische Papillenmuster der Segmente soll hier nicht näher ausgeführt werden (vgl. OHARA, 1985a). Die seitlichen Fortsätze sind an allen Segmenten etwa gleich lang (Abb. 32b). Am 1.- 6. Abdominalsegment befinden sich Kriechwarzen mit zwei Hakenreihen (vordere Reihe 4-5 Haken; hintere Reihe 3-4 Haken). Die hintere Atemröhre ist kurz.

Maße (L3): L.: 8-19 mm; Br.: 4-5 mm; H.: 4-4.5 mm.

(L2): L.: 5.2-7.5 mm. (KÜNCKEL D'HERCULAI, 1875; LUNDBECK, 1916; KRÜGER, 1926; FRASER, 1946; HARTLEY, 1961; DIXON, 1960; OKUNO, 1970; OHARA, 1985).

Die verschiedenen Larvenstadien unterscheiden sich in ihrem Habitus nicht. Im ersten Stadium (L.: 2.5-5.2 mm) tragen die Scheinfüße nur je eine Reihe von drei Haken. Am 7. Abdominalsegment befindet sich ventral ein Paar Warzen ohne Krallen. Die beiden hinteren Fortsätze tragen wie bei *V. bombylans* jeweils einen dünnen Faden.

(Zum Aufbau des Cephalopharyngealskeletts siehe Kap. 7.1.2).

- Aufenthalt

Die L1-Larven schlüpfen nach 10 Tagen (bei 24° C) und wandern von der äußeren Umhüllung des Wespennestes zum Boden unterhalb des Nestes. In Erdnestern wurden Larven aller Stadien immer im Erdreich unterhalb der Nestkugel gefunden (n = 7).

Reife L3-Larven graben sich weiter in den Boden und überwintern; die Verpuppung erfolgt im Frühjahr.

- Nahrung

Bietet man im Labor gehaltenen Larven tote oder lebende Wespenbrut an, so wird diese gefressen.

Larven, die nur mit Wespenbrut gefüttert wurden entwickelten sich deutlich schneller als Larven, die nur Pollen als Futter bekamen (Abb. 34).

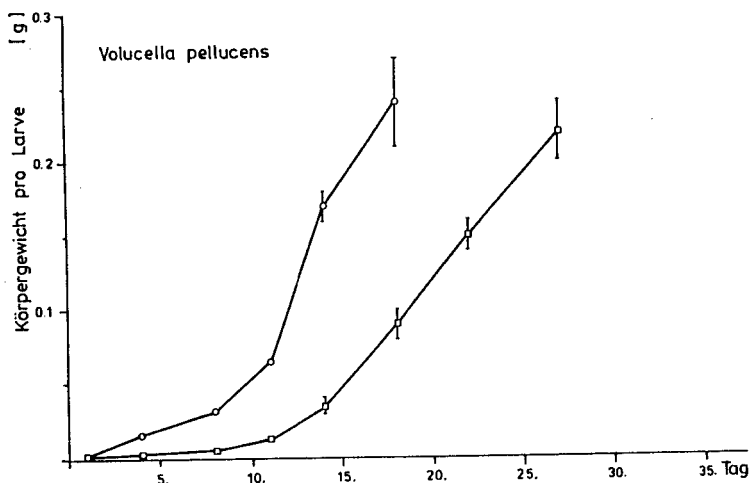


Abb. 34: Entwicklung (Körpergewicht) von *Volucella pellucens* Larven bei verschiedenem Futter. (Bei den ersten Meßpunkten ist nur der Mittelwert angegeben, da die Larven nicht einzeln gewogen wurden).

○—: Fütterung mit Wespenlarven, $n^1 = 8$

□—: Fütterung mit Pollen, $n^1 = 14$ (T = 3)

n^1 : Anzahl Larven zu Versuchsbeginn

T: Anzahl der gestorbenen Larven

Da sich *V. pellucens* Larven unter natürlichen Bedingungen außerhalb des Brutraumes aufhalten, stehen ihnen nur tote Brut, tote Arbeiterinnen, Beutereste und Kot, die sich unterhalb des Nestes anhäufen, als Nahrung zur Verfügung.

Berichte, wonach die Larven von *V. pellucens* an den Brutzellen herunklettern und die lebende Wespenbrut anfallen (BIEGEL, 1953), beschreiben die Situation, in der nur noch wenige Wespen ein Nest bevölkern, die Geschlechtstiere der neuen Generation das Nest bereits verlassen haben und der Wespenstaat sich kurz vor der Auflösung befindet (HENSLOW, 1849; BLACKITH, 1957; ARCHER, mündl.Mitt., 1986).

Bei drei Nestablegern von *Paravespula germanica* und *Paravespula vulgaris*, die sich in Holzkästen befanden und aus jeweils 2 Wabenstücken mit Brut bestanden und anfänglich ca. 20 Arbeiterinnen hatten, kletterten die *Volucella*-Larven erst in die Zellen, nachdem nur noch wenige Wespenimagines auf den Waben anwesend waren.

In intakten Nestern ($n = 5$), die ebenfalls in Holzkästen angesiedelt waren, hielten sich die Larven aller Stadien am Boden an den feuchteren Stellen auf. Dies deckt sich nicht mit der Ansicht BIEGELS (1953), wonach sich die späteren Larvenstadien nicht mehr sapro- oder koprophag, sondern als Räuber von der Wespenbrut ernähren sollen.

- Larvenzahl

In allen 1986 ausgegrabenen 7 Erdnestern von *Paravespula vulgaris* und *Paravespula germanica* waren im darunter liegenden Bodenmaterial zahlreiche Larven von *V. pellucens* (> 30). Unter einem Nest von *P. germanica*, das am 8.10.86 ausgegraben wurde, befanden sich mindestens 246 Larven aller Entwicklungsstadien. BIEGEL (1953) fand in 14 *P. germanica*-Nestern insgesamt 823 und in 19 Nestern von *P. vulgaris* 1341 Larven von *V. pellucens*.

Volucella zonaria

Larven von *V. zonaria* konnten nur in zwei *Paravespula*-Nestern gefunden werden (vgl. Kap. 11, Tab. 31).

Sie sind von *V. pellucens* Larven nur schwer zu unterscheiden (vgl. DIXON, 1960). L3-Larven von *V. zonaria* sind durchschnittlich größer (L.: 20 mm) .

Ihr Aufenthaltsort in der Wirtsnesthöhle und ihre Ernährungsweise dürften der von *V. pellucens* entsprechen.

6.2.3 Volucella inanis

- Beschreibung

Die verschiedenen Larvalstadien dieser Art zeigen deutliche morphologische Unterschiede (polymetabol):

Larvalstadium L3: Im Unterschied zu den anderen Arten fehlen bei *V. inanis* die langen lateralen Fortsätze (Abb. 32c). Die gesamte Cuticula ist mit kleinen Dornen überzogen (Abb. 37). Das hintere Spiraculum liegt terminal und ist als kurzes Rohr ausgebildet. Am Mesothorax und an 6 Abdominalsegmenten befinden sich Kriechwülste mit jeweils einer Reihe von meist 9 Krallen.

Maße (L3): L.: 15 mm; Br.: 6 mm; H.: 3,5 mm.

(KÜNCKEL D'HERCULAIS, 1875; DIXON, 1960; HARTLEY, 1961).

Larvalstadium L1: Die nur 0,9 mm kleine Larve ist langgestreckt und im Querschnitt oval mit starken Einbuchtungen und Falten zwischen den Segmenten. Das Hinterende ist in zwei Zipfel mit jeweils einer terminalen Borste ausgezogen. Die Scheinfüße tragen je drei Haken in einer Reihe. Am 7. und am apikalen Abdominalsegment befinden sich ventral ein- und dreigipfelige Warzen, die vermutlich zum Anheften und zu einer spannerartigen Fortbewegung dienen (Abb. 35).

Maße (nach Schlupf)(L1): L.: 0.9 mm; Br.: 0.2 mm; H.: 0.18 mm.

Larvalstadium L2: Die Larve ist dorso-ventral stark abgeflacht, besitzt einen wulstigen Randsaum und hat einen ovalen Umriß, der nach vorne spitzer und nach hinten stumpfer verläuft (Abb. 36). Dies gibt ihr ein planarienähnliches Aussehen. Ventro-lateral ist die Cuticula mit feinen Borstenhaaren überzogen, während sie dorsal auf den Abdominalsegmenten vollkommen glatt ist (Abb. 38). Im Unterschied zu den Stadien L1 und L3 ist hier an den relativ breiten Scheinfüßen eine doppelte Hakenreihe ausgebildet (9 große Haken/8 kleine Haken). Die hintere Atemröhre steht terminal, ragt aber nicht als Rohr aus der Cuticula (Abb. 36).

Maße (L2): L.: 7 mm; Br.: 3 mm; H.: 0.8 mm.



Abb. 35: *Volucella inanis* L1-Larve
(Ventralansicht).

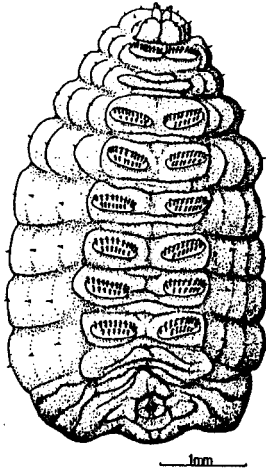


Abb. 36: *Volucella inanis* L2-Larve
(Ventralansicht).

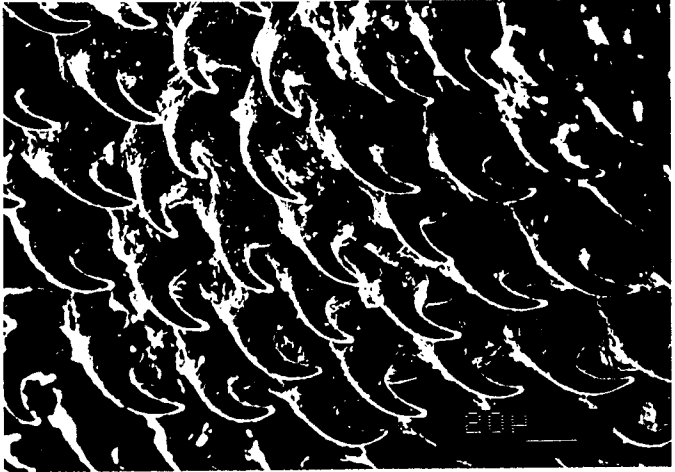


Abb. 37: *Volucella inanis* L3-Larve: Cuticulastrukturen der Abdominalsegmente (dorsal) (REM).

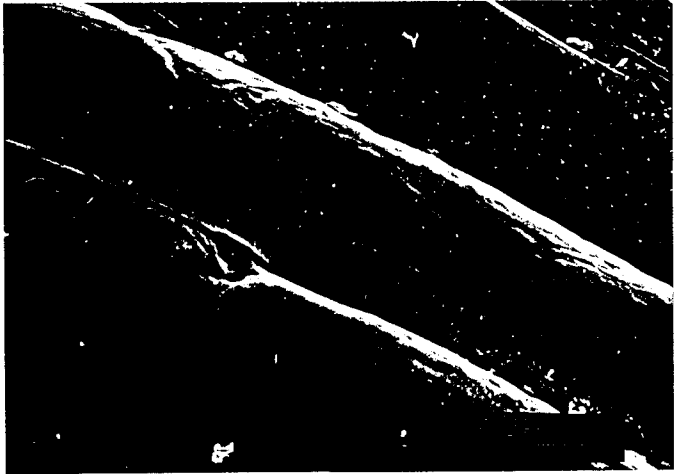


Abb. 38: *Volucella inanis* L2-Larve: Cuticulastruktur der Abdominalsegmente (dorsal) (REM).

- Aufenthalt

Die Larven, die nach einer Entwicklungszeit von 10 Tagen (bei 24° C) schlüpfenden sind äußerst mobil. Sie können sich sowohl an senkrechten als auch von unten an waagrecht Flächen mühelos fortbewegen. Mit Hilfe von Haftwarzen am letzten Abdominalsegment können sie sich am Untergrund so festhalten, daß der übrige Körper von der Unterlage abgehoben und nach allen Seiten bewegt werden kann. Die Tiere tasten auf diese Weise die Umgebung ab, bevor sie z.B. ihre Fortbewegungsrichtung ändern.

Larven der ersten beiden Stadien wurden stets im Wabenbereich gefunden.

Da die Eier nicht unmittelbar an das Wespennest gelegt werden (vgl. Kap. 6.1.3), müssen die L1-Larven von *V. inanis* mit entsprechenden Sinnesleistungen und motorischen Fähigkeiten ausgestattet sein, um das Innere des Wirtsnestes zu lokalisieren und zu erreichen.

Entfernt man von einem Wespennest die Hüllschichten und durchtrennt behutsam die Verbindungssäulen zwischen den einzelnen Wabenetagen, um die Wespenbrut zu untersuchen, erscheinen nach wenigen Minuten in einzelnen Zellen mit lebenden Wespenlarven die ersten planarienähnlichen L2-Larven von *V. inanis*. Wird eine Wabe längere Zeit (>5 Min) dem Licht und veränderten mikroklimatischen Bedingungen (Temperatur, Luftfeuchte) ausgesetzt, so verlassen die *V. inanis*-Larven (L2) die Brutzellen. Sie klettern ein Stück über die Waben bis zu einer anderen mit einer Wespenlarve besetzten Zelle und zwängen sich dann mit ihrem flachen Körper zwischen Zellenwand und Wespenlarve, so daß sie nicht mehr zu sehen sind (Abb. 39a). Große L2-Larven liegen häufig zunächst senkrecht zur Zelle entlang der Zellenwand und umgeben die Wespenlarve wie ein Krägen (Abb. 39b). L1-Larven kommen bei solchen Eingriffen am Wespennest noch nicht zum Vorschein.

Bevor die Larvalbiologie von *V. inanis* weiter beschrieben wird, sollen an dieser Stelle kurz die verschiedenen Larvenstadien der Wirtswespen (*Paravespula germanica*, *Paravespula vulgaris*) vorgestellt werden.

Die Wespen haben fünf Larvenstadien, die man anhand ihrer Mandibelstrukturen gut unterscheiden kann (SPRADBERY, 1973). Während die Larven der drei ersten Stadien am Abdomenende noch mit einem Rest der Eischale an der Zellenwand festhaften, können sich die folgenden Stadien frei in der Zelle bewegen. Erst am Ende des vierten Stadiums ist die Wespenlarve soweit herangewachsen, daß sie mit den ersten Abdominalsegmenten den Zellenquerschnitt verschließen kann. Im letzten Stadium erfolgt der

größte Wachstumsschub. Die Wespenlarve füllt dann die Zelle mit ihrem Körper vollständig aus. Die ausgewachsene fünfte Larve spinnt einen Kokon und verdeckelt die Zelle. Der Kot, der während der Larvalzeit im Mitteldarm gespeichert wurde, wird nun ausgeschieden und haftet als Kotscheibe, Meconium genannt, am Boden des Kokons. Damit ist die Larvalentwicklung der Wespen beendet. Bevor die letzte Larvenhaut abgestreift wird, scheinen bereits durch die larvale Cuticula die Extremitätenansätze des Thorax. Dieses Vorstadium wird als Pharate- oder Praepupa bezeichnet.

Die Entwicklungsdauer der immaturen Stadien ist vor allem von den Nahrungsbedingungen abhängig (EDWARDS, 1980). So kann die Larvalentwicklung 6-16 Tage dauern (*P. vulgaris*) (ARCHER, 1980).

Beim Kontrollieren von Wespenzellen wurden bei größeren Wespenlarven nur selten L1-Larven von *V. inanis* gefunden. Um dies genauer zu prüfen, wurde folgender Versuch durchgeführt:

In drei Versuchsansätzen wurden frisch geschlüpfte *V. inanis* Larven zu einer Wespenbrutwabe mit allen Larvenstadien und Arbeiterinnen gegeben (Nestableger von *P. germanica*; Raumtemp.: 28° C; rel. Luftfeuchte: 80%). Damit die *Volucella*-Larven beim Einsetzen nicht beschädigt werden, wurden die Gefäße, in denen die Tiere schlüpften, neben die Wabe gelegt, so daß sie auf diese klettern konnten. Nach 24 Stunden wurden sämtliche Zellen kontrolliert.

Die L1-Larven wurden dabei nahezu ausschließlich in Zellen mit kleinen Wespenlarven des IV. Stadiums gefunden ($p < 0.001$; 4-Felder Test) (Tab. 20).

Die *Volucella*-Larven befanden sich häufig auf dem hinteren Abdominalbereich der Wirtslarve. In einem Fall wurden bei einer Wespenlarve bis zu vier L1-Larven von *V. inanis* gefunden.

Tab. 20: Aufenthalt der L1-Larven von *Volucella inanis* (12 Std. nach dem Schlupf) auf einer Wabe mit kleinen und großen Wespenlarven des IV. und V. Stadiums.

Anzahl	kleine Wespenlarven - IV.	große Wespenlarven - IV./V.
Wespenlarven	130	204
<i>V. inanis</i> -L1	47	7

Möglicherweise erschweren größere Wespenlarven, die mit ihren Körperringen die Zelle verschließen, das Eindringen der frisch geschlüpften *V. inanis* Larven.

Einige der Larven konnten noch nach drei Tagen bei derselben Wespe gefunden werden. Längere Beobachtungszeiträume waren nicht möglich, da eine Beeinträchtigung durch die Störungen (die Wespenlarven mußten bei jeder Kontrolle aus den Zellen genommen werden) sehr groß war und die Vitalität der Wirtslarven nachließ, so daß ein vorzeitiger Zellenwechsel der *Volucella*-Larven als Folge der Versuchsbedingungen nicht ausgeschlossen werden kann.

Nach sechs Tagen waren die meisten *V. inanis* Larven im L2-Stadium. Die größten Tiere erreichten bereits 5 mm Körperlänge. Zu diesem Zeitpunkt wurden sie nur in Zellen mit großen Wespenlarven (IV.) angetroffen.

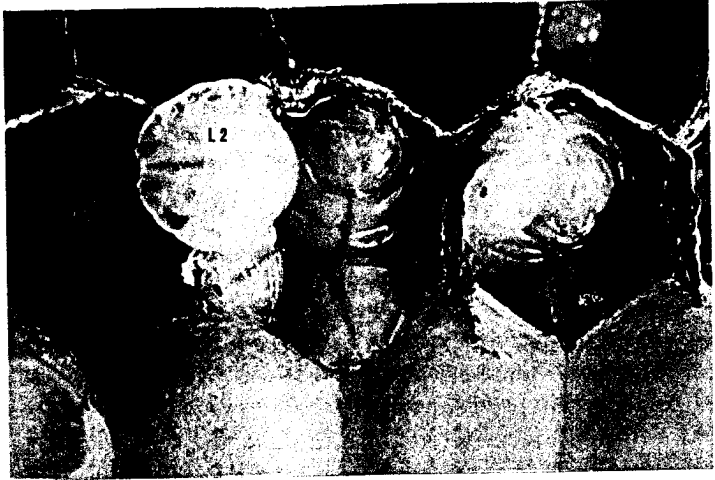
Unter den gegebenen Hälterungsbedingungen konnten die Wespen nicht optimal ernährt werden. Ein schnelles Wachstum der Wespenlarven kann daher ausgeschlossen werden. Dem zufolge mußten die *V. inanis* Larven ihre Wirtslarve gewechselt haben. Auch unter normalen Bedingungen muß entsprechend der kürzeren Entwicklungszeit der Wespenlarven eine *Volucella*-Larve ihre Wirtswespe wenigstens einmal wechseln, vorausgesetzt diese wird in ihrem Wachstum nicht wesentlich beeinflusst.

Die bis zu 7 mm langen, auffallend abgeflachten L2-Larven saßen in Zellen mit großen Wespenlarven der Stadien IV. und V. (Abb. 39). Dabei hatten sie sich meist soweit in die Zelle und unter die Wespenlarve zurückgezogen, daß sie von außen nicht zu sehen waren. Im Unterschied zu den L1-Larven halten sie mit ihren Füßen immer Kontakt zur Zellenwand, während sich die dorsale Körperseite an die Wirtslarve schmiegt.

Folgende Seite:

Abb. 39: *Volucella inanis* Larven an Waben und Brut von *Paravespula vulgaris*.

a: L2-Larven; b: L2-Larven; c: L2- und L3-Larve



a



b



c

Beim Öffnen von verdeckelter Brut befanden sich gelegentlich L2-Larven bei frisch eingesponnenen Wespenlarven oder Praepupae (nie bei Puppen). Zum Teil waren die L2-Larven schon leicht abgerundet, und durch die Cuticula war bereits das ausgebildete Fußkrallenmuster der L3-Larve zu erkennen. Die Tiere befanden sich offensichtlich kurz vor der letzten Larvalhäutung.

Innerhalb verdeckelter Zellen wurden auch L3-Larven gefunden. Je nach Größe der Volucella-Larve war von der Wespenpraepupa nur noch wenig zu erkennen. Hatte die L3-Larve noch die Ausmaße des L2-Stadiums, war die Praepupa noch vollkommen vorhanden; nur die Cuticula war hingegen übrig geblieben, wenn die Volucella-Larve schon die ganze Wabenzelle ausfüllte (vgl. Kap. 8.4; Abb. 57).

Eine Markierung frisch verdeckelter Zellen, in denen sich jeweils eine L2-Larve von *V. inanis* befand, ergab, daß sich diese innerhalb von drei Tagen zu reifen L3-Larven entwickeln können.

In den Wirtszellen sind die Fliegenlarven noch gelb bis weißgrau und drehrund (Abb. 39c). Nachdem sie ihre volle Größe erreicht haben, verlassen sie die zuvor am Deckelrand geöffnete Wespenzelle und den Wabenraum.

Man findet die L3-Larven vor allem unterhalb des Wespennestes oder zwischen der Nestumhüllung, aber niemals an der offenen Brut. Sie sind dann dunkel grau bis braun, leicht abgeflacht und nehmen keine Nahrung mehr auf. Wie bei den anderen Arten Überwintern die L3-Larven im Boden.

- Nahrung

Da sich die Larven von *V. inanis* ausschließlich in Zellen mit lebender Wespenbrut aufhalten, kann der Nestdetritus, der sich nur außerhalb des Brutraumes anhäuft, als Nahrung ausgeschlossen werden. Das Meconium verdeckelter Larven, das als harter Diskus am Zellenboden auch nach dem Schlupf der Imago noch vorhanden ist, wird bei der Zellenreinigung zwar nicht entfernt, selbst wenn sie mit einem neuen Ei bestiftet wird, jedoch scheint dieser Larvenkot von den Volucella-Larven nicht aufgenommen zu werden. Er müßte sonst als dunkler Darminhalt zu erkennen sein. Zudem halten sich die Fliegenlarven auch in neuen Zellen auf, wo sich noch kein Kot befindet.

Danach kommen als Nahrungsquelle nur die lebenden Wespenlarven, ihr Speicheldrüsensekret oder das Larvenfutter der Imagines in Frage.

Letzteres wird den Wespenlarven in Form bereits vorgekauter Beutestücke verfüttert. Meist verschlingen diese jedoch das dargebotene Futter so schnell, daß eine Fliegenlarve daran nicht ohne weiteres teilhaben oder es der Wespenlarve entreißen könnte.

Während Honigbienen und Hummeln Vorratzszellen mit Honig und Pollen anlegen, benutzen soziale Wespen ihre Larven gewissermaßen als lebende Futterspeicher (MASCHWITZ, 1965).

Die Wespenimagines suchen häufig ihre Larven auf, die, nachdem sie kurz mit den Mandibeln betastet wurden, aus dem Mund einen klaren Sekrettropfen absondern, der von den adulten Wespen sofort aufgenommen wird. Auch auf unspezifische mechanische Kontaktreize antworten die Larven mit der Abgabe eines Flüssigkeitstropfens. Dieser wird in den Speicheldrüsen gebildet und enthält 5-9% Zucker und 1.3-1.8% Aminosäuren und Proteine (z.B. Proteasen) (MASCHWITZ, 1966; ISHAY & IKAN, 1968A; SPRADBERY, 1973). Neben seiner Bedeutung als Energiequelle bei ungünstigen Wetterbedingungen liefert er den Imagines essentielle Nährstoffe. Hindert man sie daran, larvales Speichelsekret aufzunehmen, stirbt die Königin und die Arbeiterinnen verwüsten das Nest (ISHAY & IKAN, 1968a).

Dieser Austausch von Futter, der bei sozialen Wespen und Ameisen verbreitet ist, wird nach WHEELER (1918) als Trophallaxis bezeichnet.

Da die Larven von *V. inanis* ohnehin schon in unmittelbarem Körperkontakt mit den Wespenlarven leben, erscheint es naheliegend, daß sie diesen Nahrungstransfer ebenfalls in Anspruch nehmen. So könnten sie die Wespenlarven zur Speichelabgabe provozieren und dann selbst den Sekrettropfen aufnehmen. Dabei würden sie ihren Wirt weitgehend schonen und als eine bequeme Futterquelle nutzen, die hochwertige Nahrung liefert; der Speichel der Wespenlarven entspricht in Zucker und Proteingehalt menschlicher Muttermilch (EDWARDS, 1980).

Trotz langer Beobachtungen an Brutwaben, in denen sich *V. inanis* Larven befanden, konnte jedoch nie beobachtet werden, daß eine *Volucella*-Larve einen Trophallaxistropfen aufnahm.

Selbst wenn man mit einer Pinzette die Sekretabgabe der Wirtswespen auslöste, saugten die Fliegenlarven, die sich z.T. mit ihrem Vorderende dicht an oder gar in der Flüssigkeit befanden, den Tropfen nicht auf.

Die Beobachtungen wurden in einem Konstantraum (Temperatur: 28° C; rel. Luftfeuchte: 80%) durchgeführt. In einem durchsichtigen und abgeschlossenen Kasten aus Plexiglas, der durch eine Aquariumpumpe belüftet wurde, befand sich jeweils eine Brutwabe mit Arbeiterinnen. Unter dem Kasten war ein Spiegel so angebracht, daß man eine Aufsicht auf die Zellen hatte, die in ihrer natürlichen Ausrichtung vertikal mit der Öffnung nach unten ausgelegt waren. Als Lichtquelle wurde ein mit einer Rotfolie abgeblendeter Kaltstrahler verwendet.

Die Darstellung von SPRADBERY (1973), in der er sich auf eine Beobachtung von REICHERT (1914) bezieht, wonach eine Larve von *V. pellucens* die "saliva" einer Wespenlarve aufnehmen soll, nachdem sie diese zur Speichelabgabe anregte, ist nicht korrekt. REICHERT (1914) berichtet lediglich von einer "Volucella-Larve", die sich in eine Zelle drängt und dabei die Wespenlarve zur Abgabe eines Speicheltropfens veranlaßt. Ob dieser dann von der Volucella-Larve auch aufgenommen wurde, wird nicht ausgeführt.

Für L1-Larven dürfte es allein wegen ihrer geringen Größe nicht leicht sein, eine Wespenlarve zur Speichelabgabe zu bewegen.

Eine weitere anfangs erwähnte Möglichkeit sich als *V. inanis* Larve zu ernähren, besteht darin, direkt die Hämolymphe der Wespenlarve aufzunehmen. Dazu muß die Fliegenlarve durch die Cuticula in den Wirt eindringen.

In verdeckelten Zellen, in denen L3-Larven von *V. inanis* gefunden wurden, war die Praepupa entweder vollständig ausgesaugt, oder die Volucella-Larve befand sich mit dem Mundbereich noch im Wirt.

Im Unterschied dazu zeigen die Wespenlarven mit L1 und L2 Volucella-Larven keine offensichtlichen Schädigungen; es wurden auch keine ausgesaugten Larven gefunden. Bei manchen Wirtslarven traten unter der Cuticula schwarze Fleckungen auf, die durch einen Wundverschluß entstanden sein könnten.

Nur in einem Fall konnte eine L1-Larve beobachtet werden, die mit dem Mundbereich in die Wespenlarve eingedrungen war und das Kopfskelett, wie bei einer Nahrungsaufnahme, vor und zurück bewegte.

Markierungsversuch:

Da es bei reiner Beobachtung eher dem Zufall überlassen bleibt, die versteckten Tiere beim Ansaugen einer Wespenlarve zu überraschen, wurden zum Nachweis einer ektoparasitischen Ernährungsweise die Wirtslarven radioaktiv markiert.

Die Versuche wurden mit Larven des IV. Stadiums von *Paravespula vulgaris*, die zuvor aus Freiflugnestern entnommen wurden, durchgeführt. Die Larven von *V. inanis* (L1 und L2) stammten auch aus solchen Nestern, z.T. waren sie erst nach dem Schlupf im Labor in diese eingesetzt worden.

Die Injektion Tritium-markierter Aminosäuren in die Wespenlarven erfolgte mit einer ausgezogenen Glaskapillare (Spitze 2 μm ϕ) in den Bereich der Seitenloben (vgl. Kap. 2.5). Durch eine CO_2 -Narkose war der Körperdruck soweit reduziert, daß nach dem Herausziehen der Kapillare keine Hämolymphe austrat. Der Wundverschluß mit Sofortkleber verhinderte einen Flüssigkeitsaustritt, wenn der Turgor nach der Narkose wieder zunahm. Um eine mögliche Kontamination des Mundraumes auszuschließen, wurde eine direkte Injektion in die Leibeshöhle dem Verfüttern der markierten Substanzen vorgezogen.

Vorversuche ergaben, daß schon wenige Stunden nach der Injektion die Speichelsekretropfen hohe Radioaktivität aufwiesen. ISHAY und IKAN (1967b) konnten zeigen, daß bereits drei Stunden nach einer ^{14}C -markierten Proteinfütterung in den larvalen Tophallaxistropfen radioaktive Zucker vorhanden waren, die über eine Gluconeogenese aus den Proteinen gebildet worden waren. Auch eigene Versuche mit dem stoffwechselinerten ^{14}C -Inulin (Polysaccharid), das nur passiv transportiert wird, führten zu leicht erhöhten Aktivitäten in dem Speichelsekret.

Um den Kontakt der *V. inanis*-Larven mit radioaktivem Wespenspeichel zu verhindern, wurde der Mund der Wespenlarven schon vor der Injektion mit Sofortkleber verschlossen. Die Volucella-Larven (L1: n = 10; L2: n = 8) kamen 12 Stunden nach der Behandlung der Wespen (n = 30) zu diesen in die Hälterungsdosen. Die Wespenlarven befanden sich in einem entsprechenden Wabenstück. Gestorbene Tiere wurden aus den Zellen entfernt. Die Präparation der ersten *V. inanis*-Larven erfolgte nach 4 Tagen. Zwei L1-Larven waren zu diesem Zeitpunkt schon gestorben. Nach 5 Tagen wurden alle Fliegenlarven zur Messung fixiert. Um mögliche radioaktive Verunreinigungen an der Cuticulaoberfläche der Wespen, die während der Injektion erfolgten, zu erfassen, wurden die Wespen und Volucella-Larven außen abgewischt und diese Wischprobe getrennt von den freipräparierten inneren Organen, der Hämolymphe und der Cuticula der *V. inanis*-Larven gemessen. Eine relativ höhere Aktivität letzterer im Vergleich zu den Wischproben kann nur durch ein Anstechen und Ansaugen markierter Wespenlarven erfolgt sein (vgl. Kap. 2.5).

Die Radioaktivität der Injektionsproben (0.6 µl) betrug 16×10^5 DPM. Die Meßwerte für die verschiedenen Proben der *V. inanis* Larven sind in Tabelle 21 einzeln aufgeführt. Wegen ihrer geringen Größe wurden die L1-Larven meist als eine Probe gemessen.

Tab. 21: Radioaktivitätsmessung von *Volucella inanis* Larven (L1 & L2) nach 4-5 tägigem Kontakt mit radioaktiv markierten (^3H -Aminosäuren) Wespenlarven. Die Werte sind in DPM angegeben A: *V. inanis*-Larven L1/L2; B: markierte Wespen-Larven (Mittelwerte).

	Wisch- probe	Hämo- lymphe	Cuti- cula	innere Organe
A <i>V. inanis</i> -L1 (n = 5)	-	-	-	3554
	275	-	-	1635
	253	587	-	4632
	-	686	2953	786
	-	833	2389	1777
<i>V. inanis</i> -L2 (n = 6)	294	4150	15917	4388
	159	10553	28428	6731
	258	17803	18931	10427
	870	5536	19177	11656
	786	5725	21754	20794
	551	13742	13928	37745
B Wespen- larven (n = 20)	1304	-	-	-
(Kontrolle: <i>V. inanis</i> L1/L2; n = 10; Mittelwerte 150 DPM)				

Gegenüber den Kontrollproben (DPM 155) zeigten die mit markierten Wespen gehaltenen L1-Larven 20 mal (DPM 3500) und L2-Larven bis zu 360 mal (DPM 60000) höhere Aktivitäten. Die geringeren Aktivitätswerte der L1-Larven sind auf deren kleine Körpergröße (≤ 3 mm) zurückzuführen. Die Wischproben der Cuticula von Fliegen und Wespenlarven zeigten zwar deutlich erhöhte Radioaktivität (L2: DPM 500; Wespenlarven: DPM 1360), die aber im Vergleich zu den Werten von Hämolymphe und inneren Organen so niedrig waren, daß sie als Verunreinigungen vernachlässigt werden können. Die hohe Aktivität der Cuticula ist vermutlich auf einen verstärkten Einbau von Proteinen in die Endocuticula zurückzuführen.

Aus den Versuchsergebnissen kann geschlossen werden, daß *V. inanis* auch im ersten und zweiten Larvalstadium Wespenlarven anbohrt, jedoch im Unterschied zu den L3-Larven ihren Wirt noch nicht vollständig aussaugt.

Um eine mögliche Schädigung der Wespenlarven durch L1 und L2 Larven von *V. inanis* zu erfassen, wurde folgender Versuch durchgeführt:

In fünf Ansätzen wurden jeweils etwa 10 *Volucella*-Larven zusammen mit einem Stück Brutwabe (*P. vulgaris*) in Plastikdosen (10x20x5 cm) in einem Thermoschrank (bei 24° C) gehalten. Die Waben enthielten Wespenbrut aller Entwicklungsstadien, die während der Versuchsdauer (10 Tage) nicht gefüttert wurde. Bei der täglichen Kontrolle wurden geschlüpfte Imagines und tote Wespenlarven entfernt und registriert.

Dies ergab, daß die Mortalität der IV. und V. Wespenlarven nach 10 Tagen mit 58% und 20% sogar um 8% bzw. 7% niedriger lag, als bei den entsprechenden Kontrollen ohne *V. inanis* Larven (Tab. 22). Es kann hier jedoch nicht ausgeschlossen werden, daß ein möglicherweise schädigender Einfluß der *Volucella*-Larven bereits durch die Hälterungsbedingungen überlagert wurde.

Tab. 22: Mortalität von Wespenlarven (W) der Larvalstadium (LS) IV. und V. mit (P) und ohne (K) *Volucella inanis* Larven (L1, L2).

	LS	W	tote Larven pro Tag										Σ	%
			2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10.			
P	IV.	191	-	2	2	11	28	27	6	15	20	111	58	
	V.	84	-	-	-	-	1	-	-	8	8	17	20	
K	IV.	164	1	3	-	9	30	24	10	15	16	108	66	
	V.	95	-	-	-	1	-	-	-	12	13	26	27	

An Wespenlarven, in deren Zelle sich eine *V. inanis* Larve befand, konnten keine Veränderungen und Unterschiede in der Vitalität im Vergleich zu Wespenlarven ohne *V. inanis* festgestellt werden.

7. CEPHALOPHARYNGEALSKELETT UND DARMTRAKT

Nach ihrer Ernährungsweise kann man die Larven der Schwebfliegen in drei Gruppen unterteilen: die Phytophagen, die lebendes Pflanzengewebe fressen (Cheilosinae, Eumerinae), die Saprophagen, die sich von zersetzenden tierischen und pflanzlichen Stoffen ernähren (Eristalinae, Milesiinae) und die Zoophagen, deren Vertreter v.a. von Blattläusen leben (Syrphinae, Pipizinae) (HEISS, 1938).

Eine besondere Gruppe der Saprophagen stellen die Kommensalen dar, die als "scavengers" in den Nestern von Hummeln, sozialen Wespen (Volucella) und Ameisen (Microdon) vorkommen.

Die Art der Nahrung und deren Erwerb spiegeln sich in charakteristischen Ausbildungen des Mund-, Kau- und Verdauungsapparates wider (KEILIN, 1915; KRÜGER, 1926; BHATIA, 1939; SCHREMMER, 1952; HARTLEY, 1963; ROBERTS, 1969, 1970).

Zur Klärung der Ernährungsweise der einzelnen Volucella-Arten wurden deshalb ihre Mundstrukturen und ihr Darmtrakt morphologisch untersucht. Von *V. bombylans* und *V. inanis* liegen bisher keine Beschreibungen dieser Merkmale vor; das Mund- und Kopfskelett von *V. pellucens* ist bei HARTLEY (1963) bereits dargestellt.

7.1 Ausbildung des Kopfes bei cyclorraphen Dipterenlarven

Bevor die Mundteile der einzelnen Volucella-Arten beschrieben und verglichen werden, soll der besondere Bau der Kopf- und Mundregion cyclorrapher Dipterenlarven kurz erläutert werden.

Die vollständige Verlagerung des Kopfes in den Thorax bedingte eine weitgehende Reduzierung der Kopfkapsel. Der Pharynx wurde stark chitiniert und der Länge nach mit den verbliebenen ventralen Rändern des Kopfskelettes verschmolzen. Das so entstandene Gebilde wird zusammen mit den Mundteilen als Schlundkopf (BECKER, 1910; WAHL, 1914) oder Cephalopharyngealskelett bezeichnet. Sein dorsaler Teil kann dem Rest der ehemaligen Kopfkapsel, der ventrale Teil dem Pharynx zugeordnet werden. Gleichzeitig erfolgte eine Schrägstellung der als Mandibelhomologa angesehenen Mundhaken. Sie werden in dieser Lage nicht mehr vertikal, sondern horizontal oder paraxial bewegt. Daraus folgte die Änderung von beißend-kauender zu saugender Ernäh-

rungsweise, wobei Nahrung in flüssiger oder fein verteilter Form mit Hilfe einer Pharynxpumpe aufgenommen wird.

Obwohl sich bereits viele Autoren mit der Kopfreduktion der Dipterenlarven beschäftigten und anhand rezenter Formen Entwicklungsreihen und Homologien aufgestellt wurden, lassen sich noch nicht alle Elemente des Schlundkopfes eindeutig homologisieren (WEISMANN, 1864; HOLMGREN, 1904; BECKER, 1910; BISCHOFF, 1924; ANTHON, 1943; SNODGRAS, 1944; COOK, 1949; LUDWIG, 1949; HENNIG, 1952; SCHREMMER, 1952).

Die im Folgenden beschriebenen Strukturen des Cephalopharyngealskelettes der Larven von *Volucella* sollen nur innerhalb der Syrphiden homologisierbar sein. Die Benennung erfolgte in Anlehnung an HARTLEY (1963) und ROBERTS (1970).

7.1.1 *Volucella bombylans*

Das Cephalopharyngealskelett besteht aus den verschmolzenen Basalskleriten: Clypealsklerit, Tentorium, Cibarium und den Mundteilen: Labrum, Mandibelkomplex, Labium (Abb. 40a; 41a).

Der vordere Mundraum wird von zwei, "Baggerschaukeln" gleichenden, stark sklerotisierten Halbschalen, die am ventralen Rand mit starken Zähnen versehen sind, ausgekleidet (Abb. 44a). Die Zähne sind so angeordnet, daß sich frontal jeweils in einer Reihe 3 große Zähne befinden; davon leicht abgewinkelt verläuft paraxial eine Reihe kleinerer Zähne; Frontal ragt je ein auffallend großer Zahn, außerhalb der Reihe, nach der Seite heraus (Abb. 44b). Die Innenseiten der Halbschalen haben glatte Oberflächen, die durch regelmäßige Längsfalten und Rinnen gegliedert sind.

Sie können mit den sogenannten "mandibular lobes" (HARTLEY, 1963; ROBERTS, 1970) oder den Atriumschalen (KRÜGER, 1926) verglichen werden, die bei anderen Syrphidenlarven als komplizierte Reusengebilde vorliegen können. KRÜGER (1926) und ROBERTS (1969) halten die Mandibularloben für Bildungen der Exocuticula an den lateralen Grenzen des Praestomums. Im Folgenden werden entsprechende Gebilde im ganzen als Mandibularloben bezeichnet.

Die Mandibel, die die Mandibularloben teilweise umfassen, sind als spangenartige Sklerite mit je einem dorsalen Fortsatz ausgebildet. Mit Hilfe der Muskulatur, die an den Mandibularskleriten ansetzt, können die Mandibularloben bewegt werden.

Die Mandibularsklerite sind mit den distalen Ausläufern des Tentoriums, den unteren Tentorialbalken (Lateralspangen bei KRÜGER, 1926) beweglich verbunden. Die Tentorialbalken sind ventral durch einen Skleritstab (Tentorialbrücke), der sich unmittelbar vor der Mündung der Speicheldrüse befindet, verbunden. Vor der Tentorialbrücke nach anterior befindet sich eine hufeisenförmige Skleritspange, die ein unpigmentiertes Phragma umrandet. Davor liegen ein Paar Sklerite, die an einer mit Dornen besetzten Cuticula inserieren (Abb. 45). Dieser Komplex wird als Labium angesehen. HARTLEY (1963) bezeichnet Sklerite mit ähnlicher Lage bei *Eristalis* als Labialplatte und Labialsklerite.

Über den unteren Tentorialbalken verlaufen, ebenfalls vom Tentorium ausgehend, paarige Spangen, die fast bis zu den dorsalen Mandibularapophysen reichen und die als obere Tentorialbalken bezeichnet werden (Frontalsackspannen bei KRÜGER, 1926).

Nach dorsal erstrecken sich über dem Tentorium die Clypealsklerite, die frontal durch das verschmolzene Labrum verbunden sind. Die Tentorialarme verschmelzen mit der Cibarialwand. Der Boden und die Seitenwände des Cibariums bilden eine bootförmige Wanne, mit einer unpigmentierten und wenig sklerotisierten Wandung. Das Da^{ch} besteht aus einem leicht verformbaren Phragma, an dem die Cibarial-Dilator Muskel ansetzen (Abb. 47a).

Am Boden des Cibariums erstrecken sich (an neun Längsstreifen) neun sogenannte T-Rippen. Diese tragen jeweils zwei Reihen von Filamenten, die in einem Winkel von ca. 45° divergieren und mit ihren Enden beiderseits die Nachbarfilamente treffen. Dadurch wird die Furche oder Rinne zwischen zwei Rippen dachartig abgedeckt; im Querschnitt erkennt man Y-förmige Säulen, die 8 Hohlräume bilden (Abb. 47a; 48a, b). Die randständigen Rippen tragen jeweils nur eine Filamentreihe, die nach innen ragt.

Diese Rippen, Filamente und Rinnen stellen einen Filterapparat dar, mit dessen Hilfe feste Nahrungspartikel und Flüssigkeit getrennt werden (KRÜGER, 1926; ROBERTS, 1970).

Abgesehen von der Größe ist der Bau des Cephalopharyngealskelettes bei allen drei Larvalstadien im wesentlichen gleich. Bei den L1-Larven ragt ein paariger Tentorialbalken nach distal, der nach seiner Lage den oberen Tentorialbalken entspricht, aber im Unterschied zu diesen bis zu den Mandibularloben reicht und in einer gemeinsamen Spitze ausläuft (Abb. 46).

Bei L1-Larven von *Eristalis* ist das Labrum noch als ein langezogener Sklerit ausgebildet, der bis zur Mundöffnung reicht und zum Öffnen der Eischale eingesetzt wird. In den späteren Larvalstadien erfolgt eine Verschmelzung mit dem Clypealsklerit. Bei den Syrphinae ist das Labrum auch im L3-Stadium noch als Stilett vorhanden (Abb. 43) (HARTLEY, 1963).

7.1.2 *Volucella pellucens*

Das Cephalopharyngealskelett zeigt weitgehende ^{langely} Übereinstimmungen ^{correspondence} mit dem von *V. bombylans* (Abb. 40b; 41b). Unterschiede liegen in der Ausbildung des Mandibularlobenkomplexes. Die Mandibularloben bilden hohe Längsrippen, die den Mundinnenraum auskleiden. Sie sind nicht starr miteinander verbunden. Am distalen Ende laufen die sklerotisierten Leisten in Zähne aus (Abb. 49a).

Die L1-Larven besitzen wie bei *V. bombylans* ein Paar relativ langer Tentorialbalken, die distal eine gemeinsame Spitze bilden (vgl. HARTLEY; 1963).

7.1.3 *Volucella inanis*

Wie bei den anderen Arten sind auch hier Tentorium und Clypeus gut entwickelt und stark sklerotisiert. Jedoch fehlen bei *V. inanis* die oberen Tentorialbalken und der Mandibularbereich ist vergleichsweise nach distal nur wenig ausgezogen (Abb. 40c; 41c). Es befinden sich dort nur zwei paarige Skleritspangen, die von ventral betrachtet, am distalen Ende parallel verlaufen und gezähnt sind (Abb. 50a). Die frontale Zahnreihe der Sklerite bilden zusammen eine dachgiebelartige Spitze (Abb. 50b).

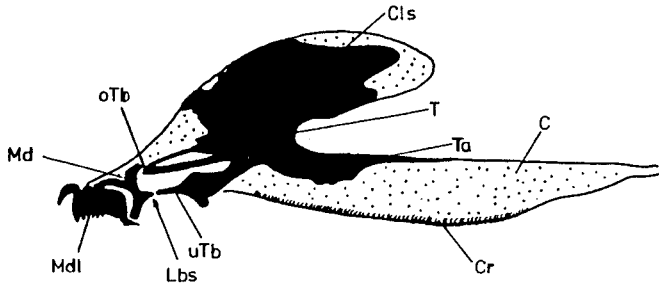
Die Skleritspangen werden als homologe Bildung zu den Mandibularloben der anderen Arten angesehen. Unterhalb der Sklerite sind noch einige Längsfalten ausgebildet (Abb. 51a). Die Mandibularsklerite haben eine dorso-laterale Apophyse, jedoch keine Ausläufer nach ventral (Abb. 40c).

Auffallend sind die paarigen Labialsklerite, die als mächtige Haken nach ventral verlaufen und an denen Muskeln ansetzen. Über ihnen befindet sich ein dicht bezahntes Polster, dessen Zähne nach proximal gerichtet sind; im hinteren Teil des Polsters sind die Zahnspitzen gerundet (Abb. 51). Das Labium ist im Vergleich zu den anderen Arten weitaus kräftiger ausgebildet. Es könnte, hier an Stelle der kaum entwickelten Mandibularloben,

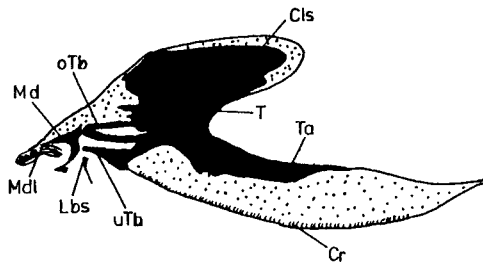
zur Aufnahme und zum Weitertransport der aus dem Wirtskörper angesaugten Hämolymphe und inneren Organe dienen.

Der Filterapparat am Boden des Cibariums in Form der T-Rippen ist kaum ausgebildet. Man findet nur 4 Rinnenreihen und kurze Filamente (Abb. 47b).

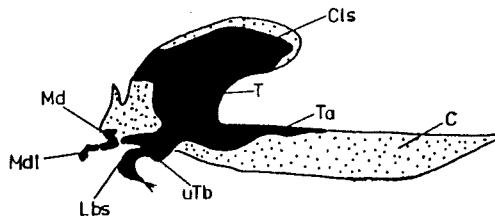
Im ersten Larvalstadium besteht das Cephalopharyngealskelett lediglich aus einem paarigen Sklerit, der nach distal einen Ausläufer bildet und sich zu einer gemeinsamen Spitze vereint (Abb. 52a). Nach posterior ist er zu einem Flügel, der sich nach dorsal erstreckt, erweitert. Erst das Kopfskelett der L2-Larve entspricht dann in seinem Aufbau dem des letzten Stadiums (Abb. 52b).



a



b



c

0,5 mm

Abb. 40: Cephalopharyngealskelett von *Volucella*-Larven L3
(lateral). a: *Volucella bombylans*;
b: *Volucella pellucens*; c: *Volucella inanis*

C: Cibarium; Cls: Clypealsklerit; Cr: Cibarium-
Filter; Lbs: Labialsklerit; Md: Mandibularsklerit;
Mdl: Mandibularloben; T: Tentorium; Ta: Tentorialarm;
oTb: obere Tentorialbalken; uTb: untere Tentorialbalken

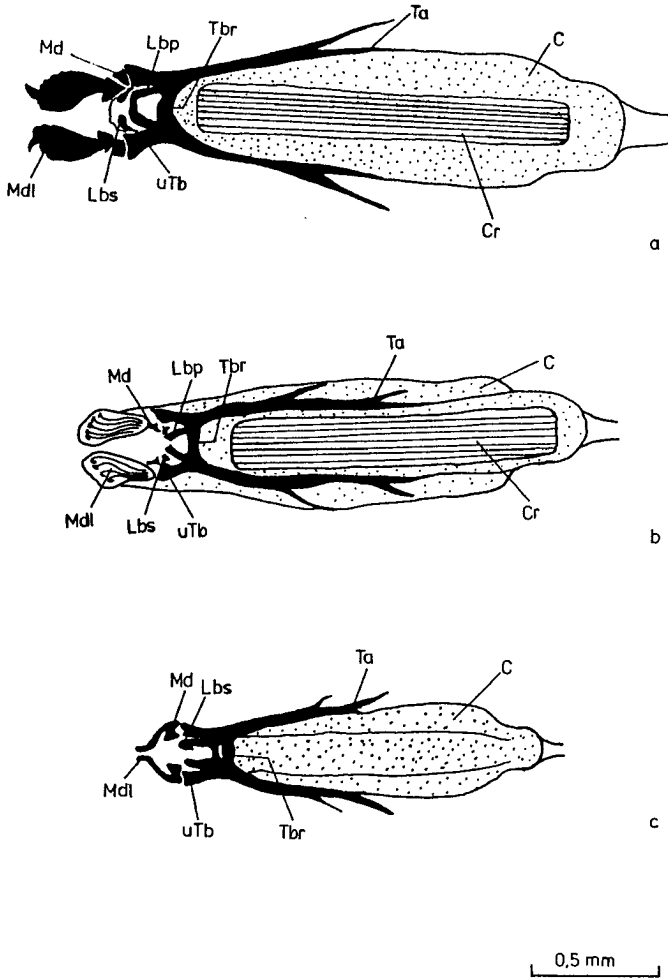


Abb. 41: Cephalopharyngealskelett von *Volucella*-Larven L3 (ventral). a: *Volucella bombylans*;

b: *Volucella pellucens*; c: *Volucella inanis*

C: Cibarium; Cr: Cibarium-Filterrinnen; Lbp: Labialplatte; Lbs: Labialsklerit; Md: Mandibularsklerit; Mdl: Mandibularloben; T: Tentorium; Ta: Tentorialarm; Tbr: Tentorialbrücke; uTb: obere Tentorialbalken; uTb: untere Tentorialbalken

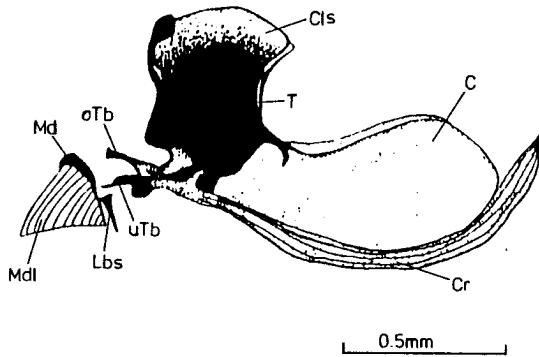


Abb. 42: Cephalopharyngealskelett von *Volucella apicalis* L3
(lateral) (aus WALLACE & LAVALLEE, 1973).

C: Cibarium; Cr: Cibarium-Filterrinnen; Lbs: Labial-
sklerit; Md: Mandibularsklerit; Mdl: Mandibularloben;
T: Tentorium; oTb: obere Tentorialbalken; uTb: untere
Tentorialbalken

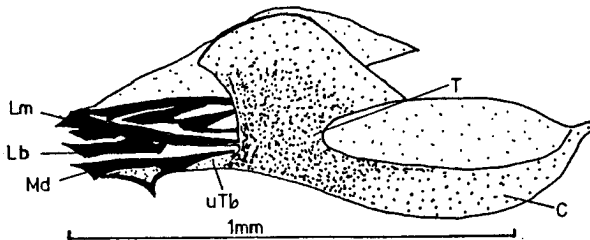
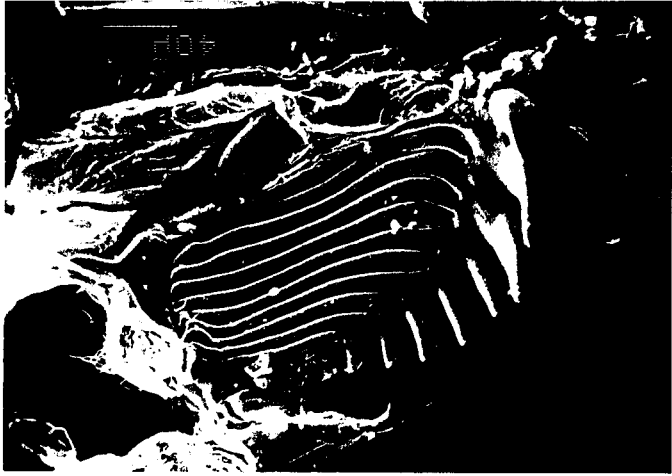


Abb. 43: Cephalopharyngealskelett von *Syrphus elegans* L3
(lateral) (nach HARTLEY, 1963)

C: Cibarium; Lb: Labium; Lm: Labrum; Md: Mandibel;
T: Tentorium; uTb: untere Tentorialbalken



a



b

Abb. 44: Mandibularlobe von *Volucella bombylans* L3 (REM).
 a: Innenfläche der linken Mandibularlobe (Aufsicht).
 b: Zahnreihe der Mandibularlobe (Seitenansicht)

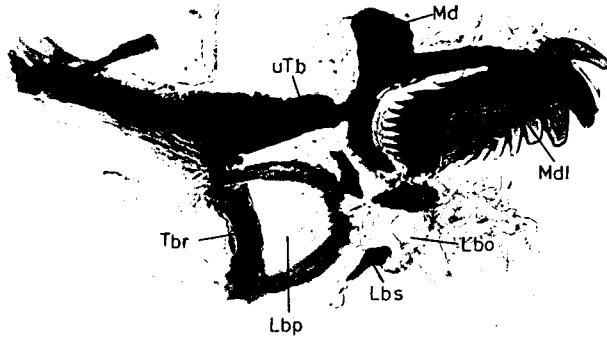


Abb. 45: Cephalopharyngealskelett von *Volucella bombylans* L3
(linke Hälfte; laterale Ansicht) (150x)

Lbp: Labialplatte; Lbo: Labialpolster; Lbs: Labialsklerit; Md: Mandibularsklerit; Mdl: Mandibularloben; uTb: untere Tentorialbalken; Tbr: Tentorialbrücke

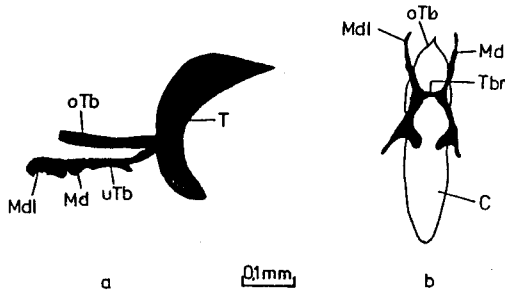
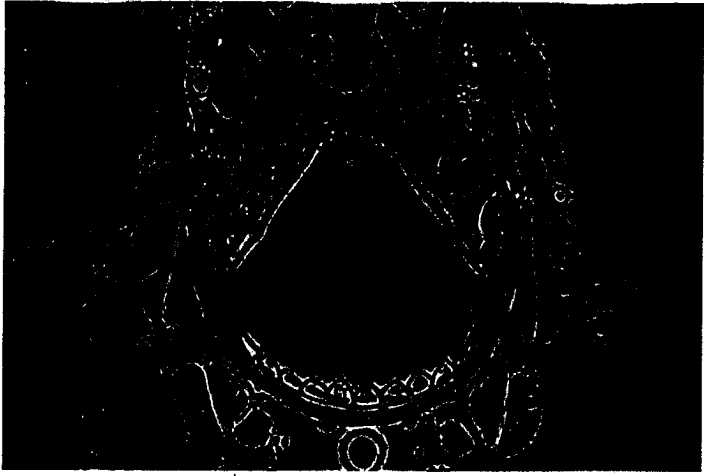


Abb. 46: Cephalopharyngealsklerit von *Volucella bombylans* L1.
a: lateral; b: ventral

C: Cibarium; Md: Mandibularsklerit; Mdl: Mandibularloben; T: Tentorium; oTb: obere Tentorialbalken; uTb: untere Tentorialbalken; Tbr: Tentorialbrücke



a



b

Abb. 47: Cephalopharyngealskelett von *Volucella*-Larven L3
(Querschnitt; 140x)

a: *Volucella bombylans* - Cibarium mit T-Rippen

b: *Volucella inanis* - Cibarium ohne T- Rippen

Cb: Cibariumdach; Cm: Cibarialmuskulatur;

Cr: Cibarium-Filterrinne (T-Rippe); Fa: Tentorialarm;

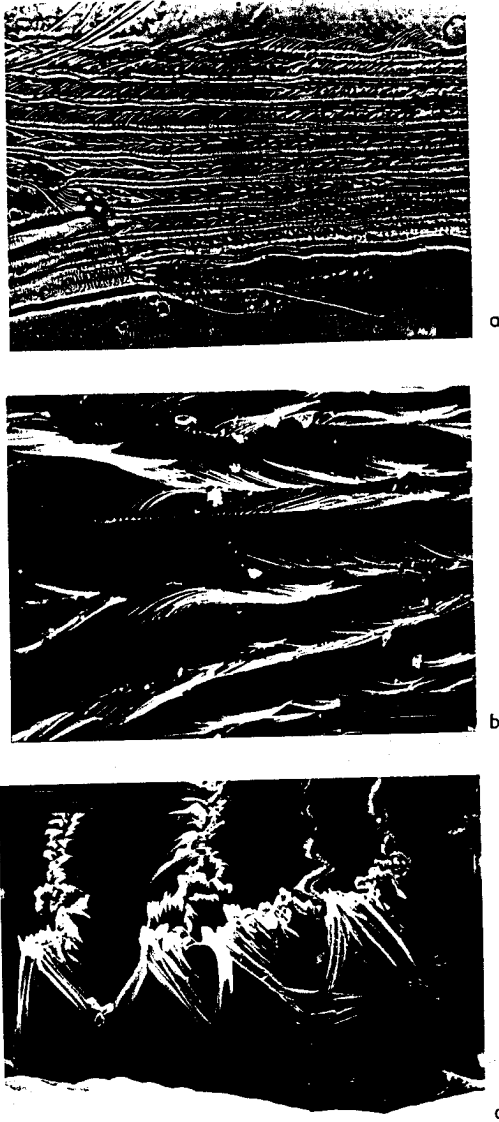


Abb. 48: Filterapparat im Cibarium von Volucella-Larven L3.
 a: *Volucella bombylans* (Übersicht; 270x)
 b: *Volucella bombylans* (REM)
 c: *Volucella pellucens* (T-Rippe mit ventraler Rinne;
 REM)



a



b

Abb. 49: Mandibularloben und Labiumpolster von *Volucella pellucens* L3 (REM).
 a: linke Mandibularlobe (die distalen Zähne sind abgenutzt)
 b: Labiumpolster mit Zähnen

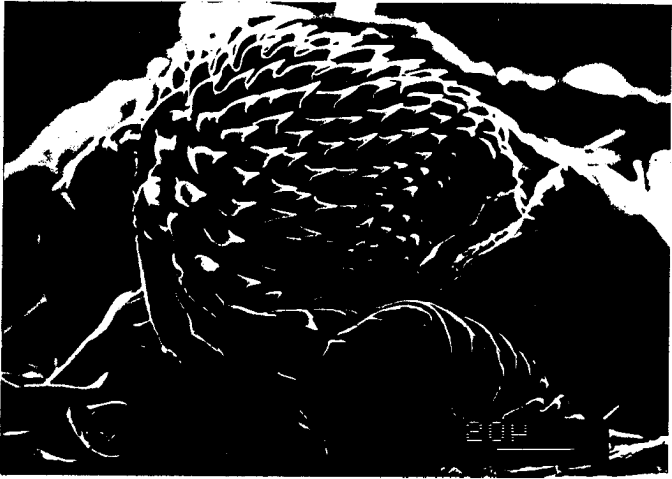


a

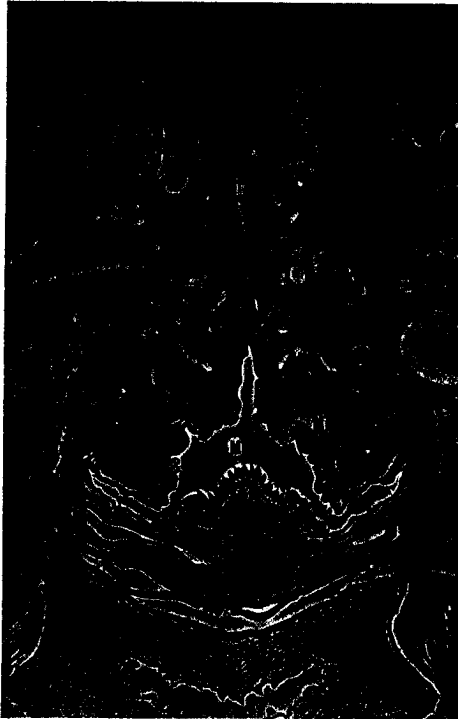


b

Abb. 50: Mandibularloben von *Volucella inanis* L3 (REM).
 a: bezahnte Skleritspange und Loben
 b: distale Ende der Skleritspangen (frontal)



a



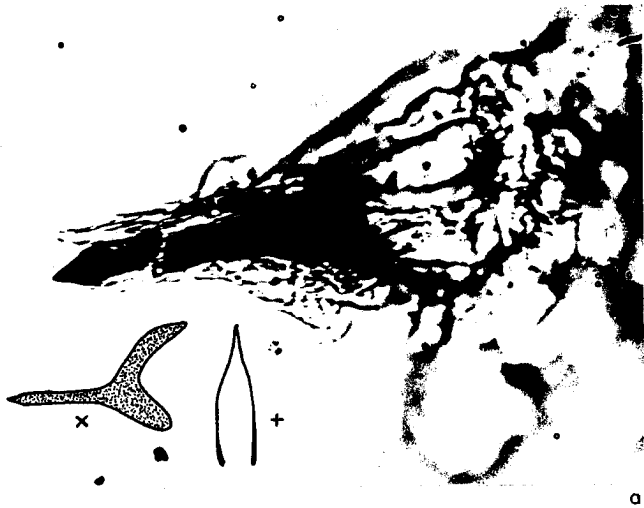
b

Abb. 51: Labium von *Volucella inanis* L3

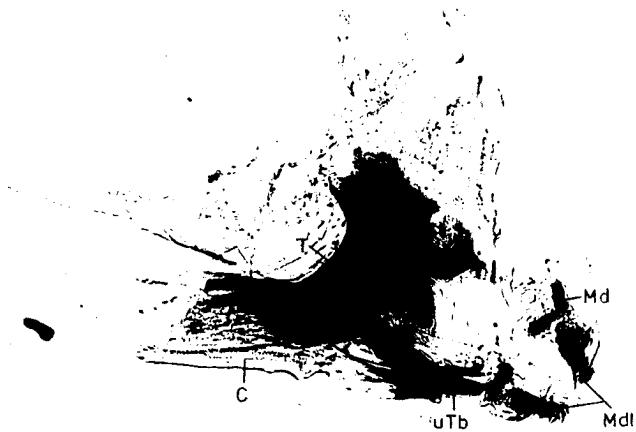
a: Labium mit Zahnpolster (REM)

b: Cephalopharyngealskelett mit Labium (Querschnitt;
140x)

Lbp: Labiumpolster; M: Mundraum; Md: Mandibularsklerit



a



b

Abb. 52: Cephalopharyngealskelett von *Volucella inanis* L1 & L2.

a: L1 (lateral; SKleritstab durchbrochen; 640x)

x: SKleritstab lateral (Schema); +: SKleritstab ventral (Schema)

b: L2 (lateral; 500x)

C: Cibarium; Md: Mandibularsklerit; Mdl: Mandibularloben; T: Tentorium; uTb: untere Tentorialbogen

7.2 Darmtrakt

Der Vorderdarm der *Volucella*-Larven (L3) setzt sich aus dem schon beschriebenen Pharynx und dem daran anschließenden Ösophagus zusammen. Letzterer bildet ein kurzes enges Rohr, das im Proventrikel endet und als Ringfalte in das Lumen des Mitteldarmes hineinragt. Die Speicheldrüse besteht aus einem paarigen Schlauch, der zunächst ein Stück nach hinten reicht, dann abknickt und in umgekehrter Richtung nach distal verläuft. Am Anfang des Ösophagus vereint sie sich zu einem dünnen Speichelgang und mündet im Pharynx ventral in den Mundraum.

Bei *V. bombylans* und *V. pellucens* beginnt die Speicheldrüse als dünner und gewundener Schlauch im ersten Thorakalsegment, knickt auf der Höhe des Proventrikels ab und verläuft dann als dicker Schlauch nach vorne (Abb. 53a).

V. inanis besitzt eine wesentlich kürzere Speicheldrüse, die nur etwa einem Drittel der Länge der anderen Arten entspricht und bis zum Speichelgang einen gleichbleibenden Durchmesser hat (Abb. 53b).

Kurz nach der Ansatzstelle des Mitteldarmes an dem Proventrikel befinden sich 4 Blindschläuche oder Divertikel, die Verdauungssekrete produzieren (WIGGLEWORTH, 1984).

Während bei *V. bombylans* und *V. pellucens* die Divertikel etwa die Länge des Vorderdarmes erreichen, sind bei *V. inanis* nur 4 knospenartige Ausstülpungen an den entsprechenden Stellen zu finden (Abb. 53).

An der Grenze zwischen Mitteldarm und Enddarm münden je zwei Malpighi Gefäße gemeinsam in den Pylorus. Sie erstrecken sich schlauchartig in zahlreichen Windungen innerhalb der gesamten Leibeshöhle (Abb. 53).

Der Enddarm mündet mit dem Anus im achten Abdominalsegment nach außen. Analschläuche sind nur in Form kleiner konischer Zapfen ausgebildet.

Bei den verschiedenen Arten der untersuchten *Volucella*-Larven waren die Längenverhältnisse von Mittel- und Enddarm annähernd gleich :

<i>V. bombylans</i>	4 mm	:	3 mm
<i>V. pellucens</i>	3 mm	:	4 mm
<i>V. inanis</i>	3 mm	:	3 mm

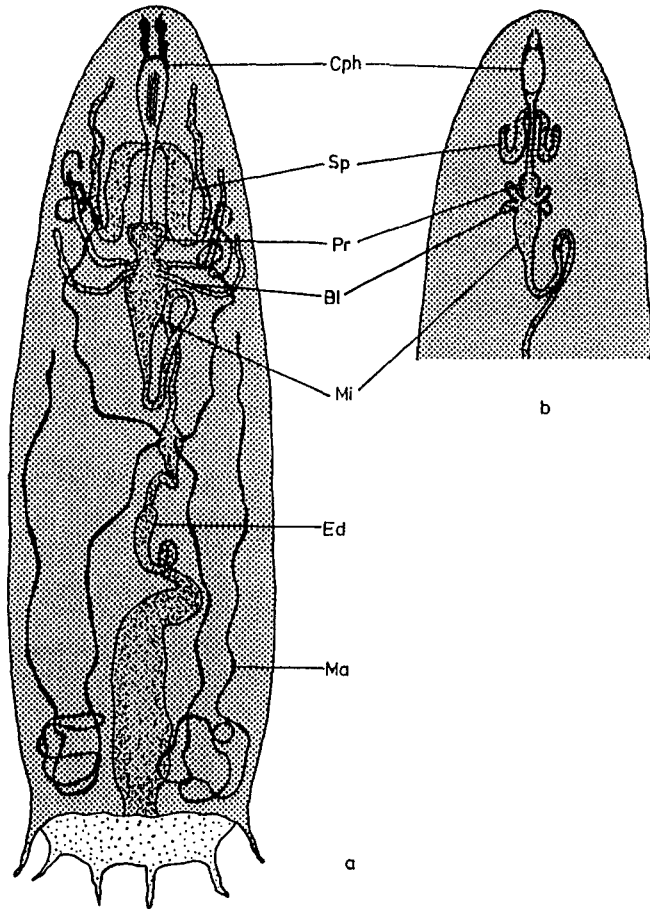


Abb. 53: Darmtrakt von *Volucella*-Larven L3.

a: *Volucella bombylans* (nach KÖNCKEL D'HERCULAIS, 1875)

b: *Volucella inanis* (Schema)

Cph: Cephalopharynx; Bl: Blindschläuche (Caeca)
 Ed: Enddarm; Ma: Malpighi-Gefäße; Mi: Mitteldarm;
 Pr: Proventrikel; Sp: Speicheldrüse

7.3 Zusammenfassung und Diskussion

Je nach Ausbildung der Mundteile und des Darmtraktes unterscheidet KRÜGER (1926) bei Syrphidenlarven zwei Typen: die Detritusfresser und die Räuber.

Im Folgenden soll diskutiert werden, inwieweit sich die Larven der untersuchten *Volucella*-Arten nach diesen Kriterien zu einer dieser beiden Gruppen zuordnen lassen.

V. bombylans und *V. pellucens* ähneln sich im Aufbau des Mandibularlobenkomplexes weitgehend, während *V. inanis* wesentliche Unterschiede aufweist.

Bei *V. bombylans* bilden die Mandibularloben ein sklerotisiertes Schaufelpaar mit kräftiger und langer Bezahnung (Abb. 40a; 44), das zum Aufbrechen von Hummelbrutzellen und zum Abschaben von Speicherpollen, Kot und toten Wirtstieren geeignet erscheint. Mandibularloben dieser Form und Ausbildung sind bei Syrphiden bisher noch nicht beschrieben worden.

Bezahnte Mundhaken mit reusenartigen Loben findet man auch bei den Arten *Cheilosia pallipes* (WALLACE & LAVALLEE, 1973) und *Eumerus strigatus* (ROBERTS, 1970), die sich von zersetzenden Pilzen und Narzissenzwiebeln ernähren. Im Unterschied zu den *Volucella*-Larven ist hier aber der bezahnte Mundhaken den Mandibeln homolog, der bei letzteren nur noch als Sklerit einen Teil des Lobenkorbes umfaßt und stabilisiert (vgl. Kap. 9).

Die Mandibularloben von *V. pellucens* setzen sich aus sklerotisierten, hohen Lobenleisten zusammen, die aber im Unterschied zu *V. bombylans* keine starre Schaufel bilden (Abb. 49a).

Während hier die Lobenleisten nur aus einfachen cuticularen Auffaltungen bestehen, sind bei vielen saprophag lebenden Larven, wie z.B. bei *Eristalis* und *Syritta*, feine Rinnen und zusätzliche Chitinhäkchen ausgebildet, die dadurch ein Durchsieben der flüssigen Nahrung ermöglichen (vgl. KRÜGER, 1926; HARTLEY, 1963; ROBERTS, 1970). Nach einer Abbildung (Abb. 42) von WALLACE & LAVALLEE (1973) könnte auch bei *Volucella apicalis* ein vergleichbarer Mandibularlobenapparat ausgebildet sein. Die Larven dieser neotropischen Art entwickeln sich in faulenden Opuntien.

Im Mundraum von *V. inanis* sind nur einige wenige Mandibularfalten ausgebildet (50a). Stattdessen findet man zwei stark sklerotisierte Spangen, die nach distal dicht neben einander

verlaufen und am Ende bezahnt sind (Abb. 50b). Mit deren Hilfe könnte die Larve ein Loch in die Wirtscuticula reiß^{en}.

Vergleicht man die Mundstrukturen von *V. inanis* mit denen anderer räuberischer Syrphidenlarven, so finden sich weder Übereinstimmungen hinsichtlich der beteiligten Elemente noch in deren Ausgestaltung. Der Cephalopharyngealapparat aphidophager Arten ist stets sehr einheitlich gebaut. Die Mandibularsklerite liegen als dünne Stilette vor, Labrum und Labium sind weit nach vorne gezogen und jeweils zu einer Spitze verschmolzen (Abb. 43). Sie dienen zum Anstechen und Aufnehmen der Beute, die, nachdem sie zuvor von außen eingespeichelt und extraintestinal vorverdaut wurde, vollständig ausgesaugt wird (BHATIA, 1939; ROBERTS, 1970). Diese spezielle Ausbildung der Mundteile kann vor allem als Anpassung an den Erwerb der Beute angesehen werden. So muß eine Blattlaus erst angestochen und vom Untergrund abgehoben werden, bevor sie, ohne entkommen zu können, ausgesaugt werden kann. Die Beutetiere (Wespenlarven) der Larven von *V. inanis* hingegen sind sessil und wehrlos; es bedarf daher keiner besonderer Strukturen, die Beute zu fangen und festzuhalten.

ROBERTS (1970) konnte an verschiedenen Syrphidenlarven zeigen, daß die Art der Nahrung und deren Aufnahme einer speziellen Ausbildung und Form der Clypealphragmata und des Tentorium entsprechen.

So haben Arten wie *Myathropa*, die große Mengen von Wasser nach Nahrungspartikeln durchfiltern, kleine Clypealsklerite und eine lange und nahezu horizontal stehende Cibarialmuskulatur, während bei den räuberischen Arten der Gattung *Syrphus*, wo kleine Nahrungsmengen schnell aufgenommen werden müssen, die Tentorialarme kräftig entwickelt sind, das Tentorium senkrecht steht und die Cibarialmuskulatur entsprechend kürzer und vertikal angeordnet ist. Larven, die in sich zersetzendem Substrat leben, wie *Eristalis*, *Syritta* oder *Rhingia*, und konzentrierte Nahrung aufsaugen, besitzen ebenfalls weit ausgezogene Clypealphragmata und ein vertikal ausgerichtetes Tentorium.

Auch bei den *Volucella*-Larven findet man letzteren Bautyp. Die oberen Tentorialbalken sind jedoch noch stärker ausgebildet. Bei *V. inanis* fehlen diese jedoch ganz, und die unteren Tentorialbalken, an denen die Mandibelsklerite ansetzen, sind im Vergleich zu den anderen *Volucella*-Arten nur wenig ausgezogen.

KEILIN (1915) wies darauf hin, daß bei cyclorraphen Larven, die sich saprophag oder von Mikroorganismen wie Bakterien ernähren, am Boden des Cibariums ein Filterapparat vorhanden ist, der in charakteristischer Weise aus Rinnen, Leisten und Filamenten aufgebaut wird. Er dient dazu, feste Partikel aus der eingesogenen Flüssigkeit zu filtern. Larven, die sich von lebendem Pflanzengewebe, räuberisch oder parasitisch ernähren, besitzen keine solche Filtereinrichtung.

Sowohl bei *V. bombylans* als auch bei *V. pellucens* findet man einen gut ausgebildeten Siebapparat mit 8 Rippen und entsprechenden Filamentreihen, die 7 Rinnen bilden (Abb. 47a; 48). Im Unterschied hierzu sind bei *V. inanis* nur 4 schwach ausgebildete Rinnen und kurze Filamente vorhanden (Abb. 47b), die eher als Rudimente denn als funktionierende Siebeinrichtung zu deuten sind.

Ein Nahrungssieb ist von Nutzen, wenn Nahrungspartikel aus einer Flüssigkeit gefiltert werden müssen. Im Fall von *V. bombylans* und *V. pellucens* scheint aber die in Frage kommende Nahrung eher von fester Konsistenz zu sein, so daß der vorhandene Siebapparat nur dann sinnvoll wäre, wenn damit die eingebrachte Speichelflüssigkeit aus dem Nahrungsbrei wiedergewonnen und erneut verwendet werden könnte.

Im Vergleich zu anderen Saprophagen sind die Speicheldrüsen bei *V. bombylans* und *V. pellucens* deutlich länger, wenn auch nicht ganz so lang wie bei den blattlausfressenden Syrphinae. Wie bei letzteren wird auch hier die Nahrung stark eingespeichelt und möglicherweise schon vorverdaut.

Die L3-Larven von *V. inanis* hingegen besitzen nur ein relativ kurzes Speicheldrüsenpaar. Möglicherweise sind die inneren Organe der Wespenpraepupa (durch Histolyse) leichter aus dem Körper auszusaugen, als dies bei den Larven und Imagines der Aphiden der Fall ist. Zudem ist bei *V. inanis* das Labium so ausgebildet, daß damit festere Partikel im Mund weiter befördert werden können (Abb. 51).

In den Längenverhältnissen der Darmabschnitte fand KRÜGER (1926) deutliche Unterschiede zwischen saprophagen und zoophagen Syrphidenlarven. So beträgt das Verhältnis von Mittel- zu Enddarm bei der ersten Gruppe 3 : 4 oder 1 : 1, während bei der zweiten Gruppe der Enddarm etwa einem Drittel der Länge des Mitteldarmes entspricht.

Die drei untersuchten Volucella-Arten haben alle etwa gleich lange Darmabschnitte.

Deutliche Unterschiede liegen in der Ausbildung der vier Blindschläuche am Anfang des Mitteldarmes vor. Bei *V. bombylans* und *V. pellucens* erreichen diese etwa die Länge des Vorderdarmes, während an entsprechender Stelle bei *V. inanis* nur konische Zapfen vorhanden sind. Entsprechend besitzen andere saprophag lebende Syrphydenlarven ebenfalls lange Blindschläuche, während bei Carnivoren nur kurze Stümpfe vorliegen.

Diese auch als Caeca bezeichneten Darmanhänge sollen zur Aufnahme von Aminosäuren, zur Abgabe von Verdauungssekreten und zur Speicherung von Endosymbionten dienen (WIGGLEWORTH, 1984).

Im Aufbau und der Struktur des Cephalopharyngealskelettes und des Darmtraktes zeigen *V. bombylans* und *V. pellucens* weitgehende Übereinstimmungen. Nach Abbildungen bei KÜNCKEL D'HERCULAIS (1875) gilt dies auch für *V. zonaria*, die nicht nur in ihrer äußeren Morphologie, sondern auch in der Anatomie von *V. pellucens* kaum zu unterscheiden ist.

KRÜGER (1926) und HARTLEY (1963) ordnen das Kopfskelett von *V. pellucens* dem saprophagen Typ zu. Krüger schreibt: "Hätte ich nicht durch Versuche festgestellt, daß Volucella von Wespenlarven lebt, so müßte ich nach der Bildung des Kopfskelettes annehmen, daß sie sich von irgendwelchen Abfällen im Wespennest ernährt".

Da Fütterungsversuche, in denen nur lebende Wirtslarven geboten werden, eine unnatürliche Situation darstellen, erlauben sie keine zuverlässigen Aussagen über die Ernährungsweise unter natürlichen Bedingungen.

Dagegen stützen sich die Aussagen, die anhand der Ausbildung, dem Fehlen oder dem Vorhandensein komplexer morphologischer Strukturen erfolgen, auf Anpassungen, die im Zusammenhang mit einer bestimmten Ernährungsweise entwickelt wurden.

In Tabelle 23 sind einige der angeführten Merkmale und ihr Auftreten, sowohl bei den untersuchten Volucella-Arten als auch bei einigen aphidophagen und saprophagen Syrphiden-Arten (nach Angaben aus der Literatur), zum Vergleich zusammengestellt.

Tab. 23: Vergleich des Cephalopharyngealskelettes und des Darmtraktes bei den Larven der verschiedenen Volucella-Arten und bei aphidophagen und saprophagen Syrphidenlarven.

	V.bombylans V.pellucens	Sapro- phage	V.inanis	Aphido- phage
Mandibularloben ¹	+	+	-	-
Filterapparat	+	+	-	-
Darmrelation	1:1	1:1	1:1	3:1
Blindschläuche (Caeca)	+	+	-	-

¹: als Filter- oder Schaufelapparat gut ausgebildet

Hierbei werden einerseits die Übereinstimmungen, die *V. bombylans* und *V. pellucens* mit saprophag lebenden Syrphidenlarven haben, deutlich. Andererseits werden die Unterschiede, die zu den parasitoiden Larven von *V. inanis* und aphidophag lebenden Larven bestehen, erkennbar.

8. VOLUCELLA-LARVEN ALS KOMMENSALEN UND PARASITOIDE (Zusammenfassung und Diskussion der Larvalbiologie)

8.1 Wirtsbeziehungen bei staatenbildenden Insekten

Insektenstaaten bilden mit ihren sozialen Organisationsformen einen Superorganismus (WILSON, 1971), der als Lebensraum Schutz und günstige mikroklimatische Bedingungen bietet, als Nahrungsspeicher und Detritushalde Saprophage anlockt und dessen Bewohner für spezialisierte Räuber und Parasitoide eine bequeme und üppige Beute darstellen. So findet man vor allem zahlreiche Arthropoden unterschiedlichster systematischer Zugehörigkeit, die bei sozialen Insekten leben. Dabei sind verschiedene Formen und Stufen des Zusammenlebens realisiert. Einige Arten nutzen die Nester nur gelegentlich und vorübergehend als Lebensraum, während die Mehrzahl obligat bei sozialen Wespen (Sphecophile), Bienen (Melittophile), Ameisen (Myrmecophile) oder Termiten (Termitophile) vorkommt.

WASMANN (1896; 1925) hat als erster den Versuch unternommen, die vielfältigen Wirtsbeziehungen zu klassifizieren und unterteilte danach die verschiedenen Mitbewohner in fünf Gruppen:

Die *Synechtren* sind durch chemische Repellentien oder mechanischen Schutz vor den Angriffen der wehrhaften Wirte geschützt.

Wegen ihrer geringen Größe, ihren langsamen Bewegungen und eines neutralen Geruchs werden die *Synöken* kaum wahrgenommen und als indifferente Gäste toleriert. Vertreter beider Gruppen leben meist als Detritusfresser oder Räuber in den Wirtsnestern.

Die *Symphilen* werden in das soziale Geschehen integriert. Deshalb bezeichnet man sie als "wahre" Gäste. Sie werden wie die eigene Brut herumgetragen, gepflegt und gefüttert. Häufig kann man sie schon äußerlich an charakteristischen morphologischen Anpassungen erkennen. So sind z.B. manche Myrmecophile mit besonderen Haarbüscheln (Trichome) ausgestattet, an deren Basis sich "Besänftigungsdrüsen" (HÖLLDOBLER, 1970) befinden. Viele Termitengäste besitzen physogastrisch erweiterte Abdomen.

Ecto- und Endoparasiten; erstere befinden sich außerhalb des Wirtes, wo sie dessen Ausscheidungen (Speichelsekret) aufnehmen oder die Cuticula durchbohren und Blut saugen; letztere ernähren und entwickeln sich im Wirt.

Die *Trophobionten* (phytophage Homopteren und Raupen von Lycaeniden und Riodiniden) liefern ihren Wirten Honigtau oder andere Substanzen und erhalten dafür Schutz vor Parasiten und Räubern.

Obwohl sich nach heutigem Kenntnisstand viele Beispiele diesen Gruppen nicht mehr eindeutig zuordnen lassen und andere umfassendere Einteilungen verwendet werden (AKRE & RETTENMEYER, 1966; KISTNER, 1979), kann WASMANN'S Schema dennoch als Orientierung und Einführung in diese Wirtsbeziehungen dienen.

WILSON (1971) diskutiert die Frage, warum es bei den Mitbewohnern sozialer Wespen und Bienen nicht zu gleichermaßen stark ausgeprägten sozialen Beziehungen zum Wirt kam, wie dies bei Ameisen und Termiten der Fall ist. So leben ihre Mitbewohner vorwiegend als "scavengers" oder Parasitoide in den Wirtsnestern und werden von den Wespen und Bienen indifferent behandelt (Synöke).

Es ist bisher nur ein Beispiel für eine symphile Lebensweise bekannt: Die Larven der Wespe *Echthrodape africana* (Perilampidae) leben als Ectoparasiten von den Puppen allodapiner Bienen (*Braunsapis*). Sie imitieren die Gestalt der Wirtslarven und werden von den Arbeitsbienen wie diese behandelt (MICHENER, 1969b).

Die verschiedenen Insektenstaaten sind ähnlich organisiert. Sie betreiben alle intensive Brutpflege, haben Trophallaxis, chemische Erkennung und Kommunikation und verteidigen ihr Territorium.

Unterschiede bestehen jedoch in der Anlage ihrer Nester, was für die Besiedlung der Begleitfauna eine Rolle spielen könnte. Während Ameisen und Termitennester vorwiegend im Boden angelegt werden und von ihrer Umgebung kaum abgegrenzt sind, befinden sich die Nester bei Wespen und Bienen häufig außerhalb des Bodens und sind durch Papier und Wachsumhüllungen nur über einen kleinen, bewachten Eingang von außen zugänglich.

In die offenen Bodennester von Ameisen und Termiten konnte die ohnehin zahlreich vorhandene Bodenfauna leicht eindringen. Die wenigen potentiellen Besucher arborealer Wespen- und Bienenester mußten dazu schon über Präadaptationen verfügen, die eine erfolgreiche Besiedelung der geschützten Nester erst ermöglichte.

Aus freihängenden Nestern kann zudem der anfallende Detritus leicht beseitigt werden, so daß das Heer der Saprophagen und deren Räuberfauna als Besiedler ausgeschlossen werden. Deshalb verwundert es nicht, daß BIEGEL (1953) in den Bodennestern sozialer Wespen eine reichhaltigere Fauna, als in freihängenden Nestern der gleichen Art, fand.

KISTNER (1982) hält auch die höheren Individuenzahlen pro Volk und die größere Staatendichte der Ameisen und Termiten für wichtige Faktoren, die einer größeren Zahl von Gästen die Chance einer Nischenbildung gaben.

All diese Hindernisse und Einschränkungen, die Wespen- und Bienenbauten potentiellen Besiedlern entgegensetzen, haben möglicherweise integriertere Wirtsbeziehungen verhindert.

In den Nestern von Hummeln und sozialen Wespen findet man regelmäßig die Larven der Schwebfliegengattung *Volucella*.

Nach KÜNCKEL D'HERCULAIS (1875) hat RÉAUMUR (1738) als erster Dipterenlarven aus Hummelnestern als *Volucella*-Larven erkannt. LE PELETIER und SERVILLE (1825) berichten, daß sie auch in Wespennestern vorkommen und dort auf Kosten der Larven und Nymphen leben. Es folgten bis in die Gegenwart, eine Reihe von Beschreibungen und Vermutungen über ihre Lebens- und Ernährungsweise (Tab. 24).

Man hielt sie entweder für Kommensalen, die sich lediglich von Nestabfällen ernähren ohne dem Wirt einen Schaden zuzufügen, oder für Parasiten oder Räuber, die ihren Wirt schädigen oder die Wirtsbrut vernichten. Es wurde dabei kein Unterschied zwischen den einzelnen *Volucella*-Arten (*V. bombylans*, *V. pellucens*, *V. inanis*, *V. zonaria*) gesehen und für alle Arten die gleiche Lebensweise angenommen, obgleich z.B. die Larvalentwicklung von *V. inanis* nicht bekannt war.

Im Folgenden werden die Wirtsbeziehungen der verschiedenen *Volucella*-Arten anhand eigener Ergebnisse über die Lebens- und Ernährungsweise der Larven (Kap. 6.2) und mittels der vergleichenden Morphologie ihrer Cephalopharyngeal- und Darmstrukturen (Kap. 7.) im einzelnen diskutiert und mit der entsprechenden Literatur verglichen und ergänzt.

8.2 *Volucella bombylans*

Man findet die Larven ausschließlich in den Nestern verschiedener Hummelarten, die sich im Boden (Mehrzahl der Hummelarten) oder auf der Bodenoberfläche (*Bombus pascuorum*) befinden. Bisher sind Larven-Funde aus Nestern von *Bombus hypnorum* und *Bombus pratorum*, die sich weit über dem Boden z.B. in Vogelnistkästen befanden, nicht bekannt.

Die Behauptung, daß *V. bombylans* auch gelegentlich in Wespennestern vorkomme (VERRALL, 1901; KISTNER, 1982; STUBBS & FALK, 1983; OHARA, 1985a), gründet sich ausschließlich auf die Beschreibungen von SMITH (1852) und NEWSTEAD (1891).

SMITH (1852), der angeblich *V. bombylans* Larven in einem Nest von *Paravespula vulgaris* fand, erwähnt jedoch nicht ob er aus ihnen auch die Imagines ziehen konnte, so daß eine Verwechslung mit den Larven von *V. pellucens* nicht auszuschließen ist. Ein Verwechslungsfehler könnte auf RÉAUMUR (1738) zurückgehen, der *V. pellucens*-Larven als *V. bombylans* beschreibt.

NEWSTEAD (1891) berichtet, daß die Larven von *V. bombylans*, L., var. *plumosa* sehr häufig in den Nestern von *Paravespula germanica* vorkommen. Als Funddatum gibt er die Zeit von August bis Oktober an, die eher der Phänologie von *V. pellucens* oder *V. zonaria* entspricht (vgl. Abb. 3); Larven von *V. bombylans* sind erfahrungsgemäß nur bis Ende August in den Wirtsnestern zu finden. In seiner umfangreichen Liste, der in Wespennestern gefundenen Begleitfauna, ist die sonst in solchen Nestern häufig vorkommende *V. pellucens* nicht aufgeführt, was den Schluß nahelegt, daß auch hier die Artzugehörigkeit der Larven nicht richtig erkannt wurde.

Bei eigenen Kontrollen und Beobachtungen an Hummelnestern verschiedener Arten befanden sich die *Volucella*-Larven immer außer- oder unterhalb des eigentlichen Brutnestes (Kap. 6.2.1; Abb. 54; vgl. auch ALFORD, 1975). Es wurden auch niemals Spuren einer Larvenmahlzeit in Form angefreßener Hummellarven und Puppen gefunden (Bei den im Labor gehaltenen Hummelvölkern wäre die Beseitigung beschädigter Brut aus dem Nest registriert worden).

Dies widerspricht einer Beobachtung von DREWSEN (1847), wonach eine "grosse weissgraue fucose Larve" (*V. bombylans*) aus einer verschloßenen Hummelbrutzelle herausbricht. Auch SAUER

(1972) schreibt, daß sich die Larven von *V. bombylans* in die Wachstöpfe einmauern lassen und dann an der Hummelbrut "schmarotzen". Auf einem entsprechenden Foto sind in einer aufgebrochenen Hummelzelle eine tote Hummellarve oder Puppe und eine Dipterenlarve zu erkennen. Vermutlich handelt es sich aber in beiden Fällen um die Larven der Tachinide *Brachicoma devia*, die von den Autoren fälschlicherweise für *V. bombylans* gehalten wurde.

Die viviparen *Brachicoma* Weibchen legen ihre Larven direkt in Brutzellen mit lebenden Hummellarven. Diese wachsen und fressen ihre Wirte erst, nachdem diese ihren Puppenkokon gesponnen haben. Gewöhnlich befinden sich dann 1-4 *Brachicoma* Larven in einer Puppenzelle. Ausgewachsen erreichen sie eine Länge von bis zu 15 mm (CUMBER, 1949; POUVREAU, 1974; ALFORD, 1975) und könnten daher mit *Volucella*-Larven verwechselt werden.

Beobachtungen und Berichte, wonach *V. bombylans* Larven lebende Hummelbrut angreifen (HENSLOW; 1849; KÜNCKEL D'HERCULAIS, 1875; HOBBS, 1967) sind als Ausnahmen anzusehen. Teilweise beschreiben sie auch die Zeit, in der sich der Hummelstaat am Ende seiner Entwicklung befindet. Dann haben die Geschlechtstiere das Nest verlassen, die Königin ist meist schon tot und es bevölkern nur noch wenige Arbeiterinnen das Nest (CUMBER, 1949; HOBBS, 1967; ALFORD, 1975).

Solange Hummelarbeiterinnen noch Brut- und Nestpflege betreiben werden die *Volucella*-Larven vermutlich daran gehindert, sich ungestört im Zellenbereich aufzuhalten, da Arbeiterinnen normalerweise freibewegliche Larven ergreifen und aus dem Nest befördern.

Dies verhindern z.B. die Raupen der Wachsmotten *Aphomia sociella* dadurch, daß sie sich nur innerhalb selbstgesponnener Gespinströhren bewegen. Im Schutz der Gespinströhren, die sie bis an die Wachszellen mit Futtermitteln und Brut bauen, können sie diese dann ungestört fressen.

Befinden sich nur noch wenige Arbeiterinnen in einem Nest, können die *Volucella*-Larven die noch verbliebene Hummelbrut angreifen.

Obgleich die Larven von *V. bombylans* im Labor erfolgreich mit Hummellarven als Nahrung gehalten werden können, diese sogar angreifen und aussaugen, wenn sie lebend geboten werden (Kap. 6.2.1), ist unter natürlichen Bedingungen eine Ernährung von dem im Hummelnest anfallenden Detritus die Regel.

Auch ERNÉ (in SHARP, 1901) glaubt, daß sich die *Volucella*-Larven von Nestabfall ernähren. In seinen Fütterungsversuchen nahmen sie weder Hummellarven noch Puppen.

Für eine saprophage Lebensweise der Larven von *V. bombylans* spricht neben dem Aufenthaltsort der Larven innerhalb des Wirtsnestes die charakteristische Ausbildung ihres Cephalopharyngealskelettes und ihres Darmtraktes (Kap. 7.1.1). Sie zeichnen sich durch den Besitz von Merkmalen aus, die für saprophage Dipterenlarven typisch sind und als Anpassung an diese Ernährungsweise angesehen werden können.

Nach den vorliegenden Beobachtungen entwickeln sich die Larven von *V. bombylans* obligat in Hummelnestern, wo sie sich als Kommensalen vorwiegend von Nestdetritus ernähren und als Synöke von den Hummeln kaum wahrgenommen werden.

8.3 *Volucella pellucens*

Die Larven findet man regelmäßig innerhalb der Nesthöhlen von *Paravespula vulgaris* und *Paravespula germanica*, wo sie sich im Erdreich unmittelbar unterhalb der Nestkugel aufhalten.

Die Königinnen von *Paravespula* bevorzugen zur Anlage ihrer Nester dunkle Plätze wie Bodenhöhlen oder Dachbodennischen. Diese sind dadurch im Vergleich zu Nestern, die ganz im Freien, hängen geringeren Temperaturschwankungen und einer höheren und konstanteren Luftfeuchtigkeit ausgesetzt. Der anfallende Detritus häuft sich unmittelbar unter dem Nest.

Im Unterschied zu den Arten der Gattung *Dolichovespula* gehören die Staaten von *Paravespula germanica* und *Paravespula vulgaris* zum sogenannten "long cycle" Entwicklungstyp (ARCHER, 1980 in EDWARDS). Ihre Staaten bestehen etwa eineinhalb Monate länger und ihre Nester werden größer und individuenreicher.

In Japan wurden die Larven von *V. pellucens* in den Bodennestern von *Vespula lewisi* (KATO, 1950) gefunden. Auch für die europäische Art *Vespula rufa* gibt es Funde in Bodennestern (TUCK, 1896; BLACKITH, 1957: *Volucella spec.*). Da diese Wespen auch zum Entwicklungstyp mit kurzer Entwicklungszeit gehören, scheint die Entwicklungsdauer nicht entscheidend für das Larvalhabitat von *V. pellucens* zu sein. Es ist naheliegend, daß die spezifischen Bedingungen in Bodennestern wesentliche Faktoren für die Entwicklung dieser Art darstellen.

Hummelnester bestehen aus unregelmäßigen Brutklumpen, die unmittelbar auf der Bodenunterlage liegen (Abb. 54). Der Brutraum ist von einer Wachsumhüllung umgeben. Die Streu des ehemaligen Mäusenestes und Bodenmaterial bilden einen äußeren Mantel um den Brutraum. Im Unterschied dazu hängen Wespenester frei an der Decke der Erdhöhle und die Nestumhüllung hat zunächst keinen Kontakt zum umliegenden Erdreich (Abb. 55). Je größer das Nest wird und je schwerer das umliegende Erdmaterial zu beseitigen ist, desto dichter wird die Umhüllung an die Höhlenwandung gebaut. Dabei bleibt aber unterhalb des Nestes stets ein Zwischenraum zum anstehenden Boden erhalten. Hier befindet sich die Öffnung der Nestkugel, die als Zugang dient. Dort werden auch Nestabfall und Kot nach außen befördert, wo sie sich dann unmittelbar darunter am Boden anhäufen. Diese Deponie ist Habitat für die meisten Arten (Vertreter der Nematoden, Acari, Dipteren und Coleopteren), die nach BIEGEL (1953) zur typischen Fauna der Bodennester von Wespen gerechnet werden.

Obwohl die Eier von *V. pellucens* an der äußeren Nestumhüllung abgelegt werden, entwickeln sich die Larven aller Stadien im Boden unterhalb des Nestes. Der Aufenthaltsort der Larven und der Bau ihres Cephalopharyngealskelettes und Darmtraktes lassen darauf schließen, daß sie sich wie andere Dipterenlarven (*Fannia canicularis*, *Acanthiptera inanis*) vom anfallenden Detritus ernähren. So findet man in den freihängenden Nestern von *Dolichovespula*, bei denen entsprechende Lebensbedingungen nicht gegeben sind, keine Larven von *V. pellucens* (BIEGEL, 1953).

BIEGEL (1953) bezeichnet die Larven von *V. pellucens*, *V. zonaria*, und *V. inanis* als typische Syllesten (Raubgäste) der Wespenstaaten, die sich mindestens als ältere Larven nie saprooder koprophag ernähren, sondern sich auf den Waben aufhalten und die lebenden Wirtslarven verzehren, verdeckelte Brut aufgenommen.

Dies steht zunächst im Gegensatz zu der zuvor beschriebenen Lebensweise der Larven von *V. pellucens*.

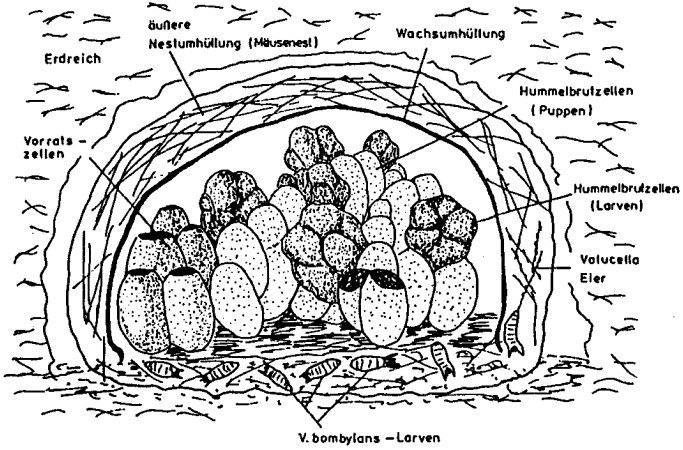


Abb. 54: Hummelnest (z.B. *Bombus terrestris*; Typ: "pollen storer") mit *Volucella bombylans* Larven.
(schematisch; verändert nach MICHENER, 1974)

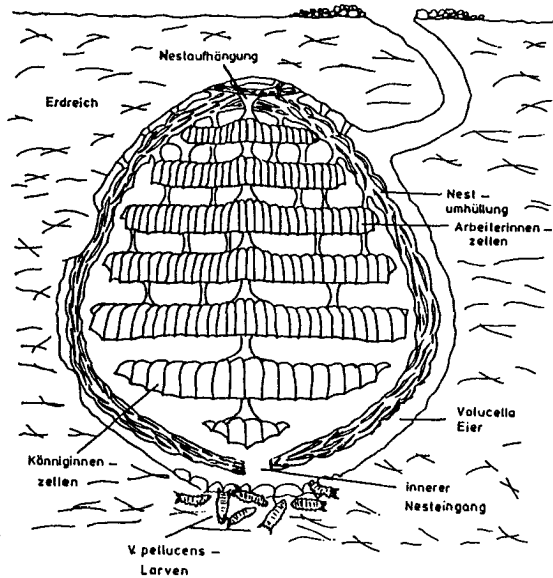


Abb. 55: Bodennest von *Paravespula vulgaris* mit *Volucella pellucens* Larven.
(schematisch; verändert nach SPRADBERY, 1973)

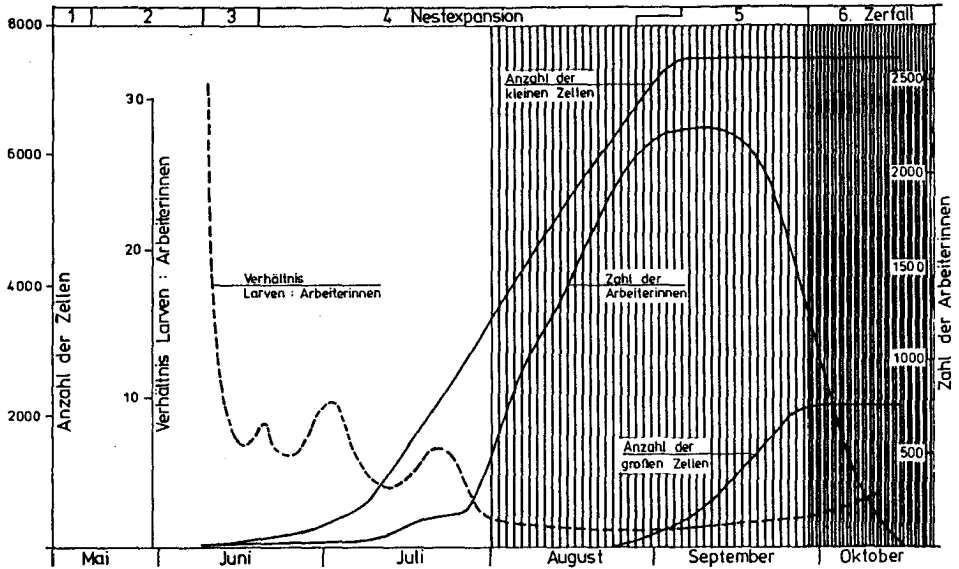


Abb. 56: Schema der Nestentwicklung von *Paravespula vulgaris*¹ und Auftreten von *Volucella pellucens* in den Nestern.
 (¹ zusammengestellt aus ARCHER, 1980 und EDWARDS, 1980)

- 1 : Nestgründung; 2 : Königin pflegt die Brut;
 3 : Schlupf der ersten Arbeiterinnen; 4 : s. Abb.;
 5 : Entwicklung der Geschlechtstiere; 6 : s. Abb.;

▨ : Auftreten der *Volucella*-Larven in der Nesthöhle
 ▧ : Angriffe der *Volucella*-Larven auf die Wespenbrut nach Literaturangaben

Nach dem Schlüpfen der neuen Wespenköniginnen und Männchen etwa Anfang Oktober verringert sich die Aktivität der Wespen innerhalb des Nestes. Sobald die Gründerkönigin gestorben ist, bricht die bisherige Sozialstruktur zusammen. Arbeiterinnen beginnen ihrerseits Eier zu legen, Brut wird aus dem Nest getragen, die Zahl der Arbeiterinnen und die Nesttemperatur nehmen stark ab.

In dieser als Zerfall der Nester ("couvain abortif" DELEURANCE, 1952) bezeichneten typischen Entwicklungsphase können Fliegenlarven ungehindert in den Wabenbereich eindringen und die tote oder auch lebende Brut als Nahrung nutzen. Deshalb

findet man im Spätsommer auch Larven von *V. pellucens* auf Waben und in Zellen (EDWARDS, 1980; ARCHER mündl. Mittl., 1986).

Die von BIEGEL untersuchten Wespennester wurden frühestens Ende September geborgen. Zu dieser Zeit haben die Nester ihre maximale Größe bereits erreicht und die Geschlechtstiere der neuen Generation haben sich schon verdeckelt oder sind geschlüpft (vgl. Abb. 56). Damit fallen BIEGELS Beobachtungen in die Phase, in der *V. pellucens* Larven als Bruträuber keinen Einfluß mehr auf den Fortpflanzungserfolg eines Wespenvolkes ausüben können.

8.4 *Volucella inanis*

Man findet die Larven in den Nestern von *Paravespula vulgaris* und *Paravespula germanica* (Tab. 31). Im Unterschied zu *V. pellucens* wurden sie vor allem in Dachbodennester dieser Wespenarten gefunden. Alle 6 geborgenen Nestern waren von *V. inanis* befallen; in einem der Nester befanden sich auch Larven von *V. zonaria* (Tab. 31). VERRALL (1901) berichtet, daß SHARP auch *V. inanis* aus einem Nest von *Vespa crabro* züchtete.

Die Angaben und Beobachtungen, die in der Literatur über *V. inanis* Larven vorliegen, beziehen sich immer nur auf das letzte Larvenstadium.

L3-Larven findet man gegen Ende der Nestentwicklung meist im Boden- und Detritusmaterial unterhalb der Nester oder zwischen den Nesthüllen. Sie lassen sich gut halten, verpuppen sich nach einer Diapause und können dann nach dem Schlupf der Imago sicher determiniert werden.

Die früheren Larvalstadien hingegen befinden sich in Wespenzellen mit lebender Brut, haben ein anderes Aussehen und sterben, wenn sie länger aus dem Wirtsnest entfernt werden. Dies dürften auch die Gründe sein, die die Aufklärung der Larvalentwicklung und des Entwicklungszyklus von *V. inanis* lange verhinderten und erschwerten.

SCHREMMER (1962) berichtet als erster von kleinen, flach und "scheibenförmig" gerundeten Larven, die an Wespenmaden angeheftet waren und die er für die Junglarven von *V. zonaria* hielt. Da er eine gleiche Larve in einer verdeckelten Zelle mit einer zur Hälfte ausgefressenen Wespenmade fand, hielt er die Jugendstadien der *Volucella*-Larven generell für Außenparasiten.

In der vorliegenden Untersuchung (Kap. 6.2.3) konnte gezeigt werden, daß sich die ersten beiden Larvenstadien von *V. inanis*

ausschließlich in Zellen mit lebenden Wespenlarven der Stadien IV. und V. aufhalten und die Hämolymphe der Wirtslarven aufnehmen. Eine wesentliche Schädigung der Wirtslarven konnte mittels Laborversuchen nicht nachgewiesen werden (Kap. 6.2.3; Tab. 22).

Nachdem der Puppenkokon gesponnen, die Zelle verdeckelt ist und die Wespe als Praepupa vorliegt, häutet sich die *V. inanis* Larve zum letzten Larvalstadium (L3) und saugt dann die Praepupa vollständig aus (Abb. 57). Sie erreicht danach ihre volle Größe, verläßt die am Deckelrand geöffnete Wirtszelle und gräbt sich in das umgebende Erdreich.

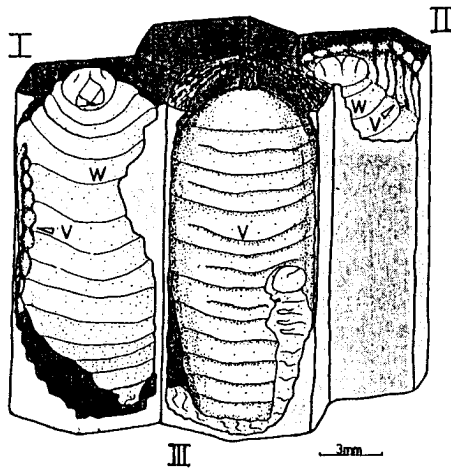


Abb. 57: Zellen mit Wespenbrut und Larven von *Volucella inanis*. I+II: L2-Larven von *V. inanis* (V) in verschiedenen Positionen neben Wespenlarven (W). III: L3-Larve von *V. inanis* (V) und Cuticula-Reste einer ausgesaugten Wespen Praepupa.

Die Lebensweise der Larven von *V. inanis* wechselt von einer ektoparasitischen (L1 und L2) in eine räuberische Phase (L3). Danach muß *V. inanis* als Wespen-Parasitoid bezeichnet werden.

Im Unterschied zum Parasiten beschränkt sich hier die parasitische Beziehung zum Wirt nur auf die frühen Entwicklungsstadien; im Endstadium wird der Wirt immer abgetötet.

Während sich die Larven der verschiedenen Stadien von *V. bombylans*, *V. pellucens* und *V. zonaria* habituell nicht unter-

scheiden, sind bei *V. inanis* die Larvalstadien in ihrer Gestalt so verschieden, daß man sie als Unvoreingenommener nicht für Larven der gleichen Art halten würde.

Diese morphologischen Unterschiede können als Anpassungen an die jeweilige Wirtsbeziehung interpretiert werden.

Die im Vergleich zu anderen Arten äußerst beweglichen und winzigen L1-Larven (*V. inanis*: 0.9 mm; *V. pellucens*: 3.0 mm) müssen zunächst große Entfernungen auf der Suche nach einer geeigneten Wirtswespenlarve zurücklegen. Da die Imagines von *V. inanis* im Gegensatz zu *V. pellucens* von den Wespen heftig angegriffen und abgestochen werden (vgl. Kap. 5.2.1), können sie ihre Eier meist nicht unmittelbar an die Nesthülle ablegen.

Durch die vergleichsweise hohen Eizahlen (Kap. 6.1.4; *V. inanis*: 300; *V. pellucens*: 60) von *V. inanis* können größere Verluste an Larven, die bei ihrer erschwerten Wirtsfindung auftreten, ausgeglichen werden. Ihre geringe Größe dürfte beim Eindringen in den Wabenbereich von Vorteil sein, da sie von Wespenarbeiterinnen vielleicht weniger wahrgenommen werden.

Die bis zu 7 mm lange L2-Larve ist dorsoventral abgeflacht und nach den Seiten verbreitert, so daß sie noch genügend Platz zwischen Wirtslarve und Zellwand findet. Auf der dem Wirt anliegenden Dorsalseite sind keine Borsten ausgebildet (Kap. 6.2.3; Abb. 38).

Ohne die Wirtswespenlarve aus der Zelle zu entfernen, ist weder der parasitische Untermieter selbst zu erkennen, noch läßt sich etwa an einer Deformation der Wirtslarve sehen, welche der Wespenlarven parasitiert sind. Da der Parasit so vermutlich weder olfaktorisch noch taktil von einer die Wirtslarve versorgenden Ammenwespe bemerkt wird, kann sich der Eindringling ungestört entwickeln. Er läuft auch kaum Gefahr, die Wirtslarve zu verlieren, wenn diese als atypische Larve vernachlässigt oder gar aus der Zelle genommen wird.

Für diesen Schutz spricht auch, daß eine L2-Larve von *V. inanis*, die nach einer Neststörung über die Waben kletterte von einer Wespe ergriffen und aufgeessen wurde.

Wenn die mature Wespenlarve im V. Larvalstadium ihren Puppenkokon spinnt und die Zelle verdeckelt, wird auch die *Volucella*-Larve mit eingeschlossen. Inwieweit die Wirtslarve dabei noch einen vollständigen Kokon spinnen kann, ist ungeklärt.

Die Beobachtung, daß bei frisch verdeckelten Wespenlarven nur ausgewachsene L2-Larven von *V. inanis* gefunden wurden, deutet darauf hin, daß die Entwicklung der Parasitenlarve mit der des Wirtes synchronisiert ist. Dies könnte durch den Wirt z.B. hormonell (Juvenilhormon) erfolgen; oder aber der Parasit erkennt auf andere Weise den Entwicklungszustand des Wirtes und wählt bei der Besiedelung einer Zelle das seiner eigenen Entwicklung angemessene Wirtsstadium. Auch die Häutung der *V. inanis* Larve zur L3 und das daran anschließende Aussaugen des Wirtes erfolgt immer während sich dieser in der Phase der Praepupa (zwischen Larvenstadium V. und Häutung zur Puppe) befindet, was wiederum für eine zeitliche Synchronisation spricht. Es wurden niemals ausgesaugte Cuticularesten von Wespenlarven (verdeckelte Larvenstadium V.) oder Puppen gefunden.

Die L3-Larven verbringen nur wenige Tage in den verschlossenen Wirtszellen und erreichen, nachdem sie die Praepupa ausgesaugt haben, ihre endgültige Größe. Nach dem Verlassen der Zelle nehmen sie keine Nahrung mehr auf. Auch auffallend kleine L3-Larven (die selten auftraten) besuchten nach dem Verlassen der Zelle keinen weiteren Wirt mehr. Im Unterschied zu den anderen *Volucella*-Arten kamen solche kleinen Larven ($n = 7$) nicht zur Verpuppung.

Dies scheint sich in den Körpergrößen der Imagines widerzuspiegeln. Bei den Imagines von *V. bombylans* und *V. pellucens* gibt es eine beträchtliche Größenvariation, während bei *V. inanis* beinahe Größenkonstanz vorliegt (Kap. 3.; Abb. 4).

In der Wirtszelle füllt die ausgewachsene und tonnenförmige L3-Larve das Zellenvolumen nahezu vollständig aus (Abb. 57). Die dicke und ganz mit kleinen Borsten überzogene Cuticula sowie das relativ lange abdominale Atemrohr sind wohl als Anpassungen an die anschließende Überdauerung im Boden anzusehen (Abb. 32c; Abb. 37).

Beim Vergleich mit den anderen saprophag lebenden *Volucella*-Larven fällt das Fehlen der langen und fleischigen lateralen Körperfortsätze auf (Abb. 32). Es wäre zu prüfen, ob auch für die japanischen Arten *Volucella nigricans* und *Volucella suzukii*, die ebenfalls lange laterale Fortsätze besitzen und *Volucella nitobei*, deren L3 Larve *V. inanis* sehr ähnlich sieht (Ohara, 1985b), entsprechende Voraussagen über ihre Lebensweise zutreffen.

L2 und L3-Larven von *V. inanis* wurden vor allem im September und Oktober in den Nestern gefunden, in einer Zeit, in der die Nestentwicklung bereits ihren Gipfel überschritten hat und die Phase des Zusammenbruch der Staatenorganisation durchlaufen wird. Dabei waren sowohl die Arbeiterbrut als auch die Wespenlarven in den großen Zellen (Geschlechtstiere) parasitiert. Danach hat *V. inanis* als Parasit einen direkten Einfluß auf den Fortpflanzungserfolg eines Wespenvolkes. Die höchste Zahl gefundener Larven in Nestern von *P. vulgaris* und *P. germanica* betrug je etwa 80.

Um jedoch die Auswirkung einer Parasitierung für die Wespenstaaten besser beurteilen zu können, müßten quantitative Untersuchungen über den Parasitierungsgrad und die Nachkommenzahl (Geschlechtstiere) der Wirte durchgeführt werden.

Vergleicht man die Brutparasitoide der sozialen Wespen und Hummeln, findet man trotz verschiedener systematischer Zugehörigkeit, unterschiedlicher Wirtsfindestrategien und Larvalentwicklungen eine Übereinstimmung im Zeitpunkt, zu dem die Wirtslarve abgetötet wird.

Einige Beispiele:

Die Weibchen des Käfers *Metoecus paradoxus* (Rhipiphoridae) legen ihre Eier an verrottendes Holz. Die triunguline Larve benutzt dann eine holzsammelnde Wespe als Vehikel zum Wespennest, wo sie eine Wespenlarve aufsucht, in die sie eindringt. Die Wirtslarve wird dabei nicht letal geschädigt. Erst nachdem sie die Zelle verdeckelt hat, verläßt die Parasitenlarve das Wirtsinnere, um nach der Häutung dieselbe Wirtslarve von außen (ektoparasitisch) dann vollständig auszusaugen. Die Verpuppung erfolgt in der verschlossenen Wirtszelle (CHAPMAN, 1870; 1897).

Die Larven der parasitischen Wespe *Bareogonalos jezoensis* (Trigonalidae) entwickeln sich zunächst in Raupen, die die Eier beim Fressen aufgenommen haben. Die weitere Entwicklung ist nun davon abhängig, ob eine Wirtsraupe von einer Wespe erbeutet und an die Brut verfüttert wird. Erst nach diesem Wirtswechsel kann sich der Parasit in der Wespenlarve weiterentwickeln, wobei die Wirtslarve bis zur Verdeckelung der Zelle verschont bleibt (YAMANE, 1973; EDWARDS, 1980).

Auch die Larven der bei heimischen Wespen häufig parasitierenden Ichneumonide *Specophaga vesparum* töten die

Wespenlarve erst, nachdem diese die Zelle verschloßen hat (EDWARDS, 1980).

Die in Hummelnestern lebenden Fliegenlarven *Brachycoma devia* (Tachinidae) werden vom Weibchen (vivipar) in Brutklumpen mit Hummeleier oder Larven deponiert. Während die Wirtslarven an Größe zunehmen, wachsen die Fliegenlarven kaum. Sobald aber die Hummellarven ihren Puppenkokon gesponnen haben, bohren sich die *Brachycoma*-Larven durch die Wirtscuticula, saugen die Wirtslarve aus und erreichen dann ihre volle Größe. Danach verlassen sie die Zelle, um sich im äußeren Nestmaterial zu verpuppen (CUMBER, 1949; POUVREAU, 1973; ALFORD, 1975). Die Larvalentwicklung von *Brachycoma devia* zeigt somit eine weitgehende Übereinstimmung mit der von *V. inanis* in Wespennestern.

Es erscheint plausibel, den Wirt erst im Schutz des Kokons abzutöten. Da atypische Wirtslarven von den Ammentieren eher aus der Zelle und dem Nest entfernt werden, entgeht der Parasit damit der Gefahr, vorzeitig entdeckt und gestört zu werden. Weiterhin bietet der schon gesponnene Kokon einen Schutz, wenn die eigene Puppenruhe noch vor dem Zerfall des Wirtsnestes abgeschlossen ist. Zudem besitzt die Wirtslarve vor der Verpuppung ihren höchsten Energiegehalt. Für Ektoparasiten dürfte das vollständige Aussaugen der Wirtslarve erst möglich sein, nachdem diese ihren angestauten Darminhalt entleert hat. Auch die dann einsetzende Histolyse vor allem der Muskulatur könnte das Aussaugen erleichtern.

Mit dem bereits dargelegten Entwicklungscyclus und den erwähnten Anpassungen zählt *V. inanis* als Brutparasitoid zu den hoch spezialisierten Wespennestbewohnern.

Im Unterschied zu einigen Arten der Schwebfliegengattung *Microdon* (*M. albicomatus*, *M. cothurnatus*, *M. piperi*), deren Larven als Räuber in Ameisennestern leben und in soziale Verhaltensweisen des Wirtes integriert werden (Symphile), vermeiden die *Volucella*-Larven den Kontakt und die Begegnung mit den wehrhaften Stadien des Wirtes (Synöken). Während *Microdon* im 1. und 2. Larvalstadium die Form und möglicherweise auch den Geruch der Puppenkokons ihrer Wirte imitieren (aggressive Mimikry) und dadurch wie die eigene Brut im Nest transportiert werden (GARNETT et al, 1985), verbergen sich die Larven von *V. inanis* in der Wirtszelle, so daß sie kaum wahrgenommen werden.

Tab. 24: Vorkommen und Beziehung der Larven der verschiedenen Volucella-Arten zum jeweiligen Wirt nach Angaben aus der Literatur.

Detr.: Nestdetritus; Wbr.: lebende Wirtsbrut;

(^) vom Autor als eigene Beobachtung beschrieben;

(*) gegen Ende der Nestentwicklung.

Volucella Larven	Wirts- nest	Ernährungsweise		Autor
		Detr.	Wbr.	
V. bombylans	Bombus		+	RÉAUMUR (1738)
	B. scirumshiranaus		+ ^	DREWSEN (1847)
	Bombus		+ ^ *	HENSLOW (1849)
	B. lapidarius B. muscorum		+	KÜNCKEL D' HERCULAIS (1875)
	Bombus	+		SHARP (1901)
	Bombus	+ ^		FABRE (1903)
	Bombus	+		SLADEN (1912)
	Bombus	+		METCALF (1913)
	B. lapidarius B. muscorum B. subterraneus	+		LUNDBECK (1916)
	Bombus	+		FRISON (1926)
	Bombus	+ ^		GABRIT- SCHEVSKY (1926)
	Bombus	+		HEISS (1938)
	B. agrorum B. humilis B. ruderarius B. sylvarum	+ ^		CUMBER (1949)
	B. nearcticus	+	+ *	HOBBS (1967)
	Bombus		+ ^	SAUER (1972)
	Bombus	+		POUVREAU (1973)
	Bombus	+		ALFORD (1975)
	Bombus	+		KISTNER (1982)

Volucella Larven	Wirts- nest	Ernährungsweise		Autor	
		Detr.	Wbr.		
V. pellucens	Paravespula		+	HENSLOW (1849)	
	Paravespula		+	KÜNCKEL D' HERCULAIS (1875)	
	P. germanica	+		ERNÉ (1877)	
	P. vulgaris	+		VERRALL (1901)	
	Paravespula		+	REICHERT (1914)	
	P. vulgaris	+		LUNDBECK (1916)	
	P. vulgaris		+	KRÜGER (1926)	
	Paravespula		+	SEGUY (1950)	
	P. vulgaris		+	BIEGEL (1953)	
	P. germanica				
	V. rufa			+	Blackith (1957)
	P. vulgaris			+	Schremmer (1962)
	P. vulgaris	+			Spradbery (1973)
P. vulgaris	+			Edwards (1980)	
V. inanis	Paravespula		+	KÜNCKEL D' HERCULAIS (1875)	
	P. germanica	+		ERNÉ (1877)	
	Paravespula	+		FABRE (1903)	
	P. vulgaris	+		LUNDBECK (1916)	
	Paravespula		+	SEGUY (1950)	
	P. vulgaris		+	BIEGEL (1953)	
	P. germanica				
	Paravespula	+		KISTNER (1982)	
Paravespula	+		BASTIAN (1986)		
V. zonaria	P. vulgaris		+	RÉAUMUR (1738)	
	Paravespula		+	KÜNCKEL D' HERCULAIS (1875)	
	P. vulgaris	+		ERNÉ (1877)	
	Paravespula		+	SEGUY (1950)	
	P. vulgaris		+	SCHREMMER (1962)	
	Paravespula	+		STALLWOOD (1979)	
Vespa crabro		+			

Die untersuchten Volucella-Arten zeigen eine hohe Wirtsspezifität. Die Wahl des Larvalhabitats liegt bei den Weibchen, die zur Eiablage mit Hilfe der entsprechenden Habitatselektionsmechanismen die Wirtsnester aufsuchen. Die Larven gehören zu den obligaten Nestbewohnern der jeweiligen Wirte. Während sich *V. bombylans* in Hummelnestern, *V. pellucens* und *V. zonaria* in den Nestern der Gattung *Paravespula* von dem anfallenden tierischen und pflanzlichen Detritus als Kommensalen ernähren, lebt *V. inanis* als Parasitoid in den Zellen des Wirtes.

In Bodennestern von Wespen, in denen *V. pellucens* und *V. inanis* syntop vorkommen, können sie somit den selben Wirt unterschiedlich nutzen. *V. zonaria*, deren Verbreitungsschwerpunkt gegenüber *V. pellucens* im mediterranen liegt, wurde nur selten gefunden. Freihängende Nester können nur von *V. inanis* besiedelt werden.

9. MODELLVORSTELLUNG ZUR EVOLUTION DES LARVALPARASITISMUS BEI VOLUCELLA

Die Syrphidae lassen sich als Taxon klar von anderen Dipteren-Familien als monophyletische Gruppe abgrenzen (SACK, 1932; HENNIG, 1952). Innerhalb der Familie bilden die Syrphinae mit 5 Tribus eine einheitliche Gruppe, die sich durch gemeinsame abgeleitete Merkmale der Adulten, Larven und Puparien von den übrigen Gruppen unterscheiden (GOFFE, 1952; HARTLEY, 1961). Letztere sind in den Milesiinae mit 14 Tribus zusammengefaßt (Tab. 25). Andere Autoren betrachten auch die Eristalini und die Microdontini jeweils als eigene Unterfamilien (STUBBS & FALK, 1983).

Tab. 25: Die Unterfamilien und Tribus der Syrphidae.

Syrphinae	Milesiinae	
Syrphini	Pipizini	Microdontini
Chrysotoxini	Cheilosini	Volucellini
Bachini	Eristalini	Sericomyini
Melanostomatini	Chrysogasterini	Xylotini
Paragini	Callicerini	Cerioidini
	Pelecocerini	Merodontini
	Eumerini	

Ein gut begründetes phylogenetisches System liegt für die Syrphidae nicht vor.

In diesem Rahmen soll für die Gattung *Volucella* eine Modellreihe erstellt und diskutiert werden, die die möglichen Schritte und die Richtung einer stammesgeschichtlichen Entwicklung der larvalen Lebensweise aufzeigen.

Dazu ist es sinnvoll, zunächst Überlegungen zur ursprünglichen Lebens- und Ernährungsweise der Syrphiden voranzustellen. In der Literatur werden hierzu von verschiedenen Autoren unterschiedliche Vorstellungen vertreten.

HARTLEY (1961; 1963) geht von einer ursprünglich saprophagen Ernährungsweise der Syrphidenlarven aus. Nach dieser Hypothese besaßen die Larven einen Mundapparat mit Filterstrukturen und die hinteren Atemröhren waren teleskopartig verlängert. Er be-

gründet diese Ansicht damit, daß zum einen Larven mit saprophager Lebensweise in großer Mannigfaltigkeit rezent auftreten und zum anderen aus dem Cephalopharyngealapparat des saprophagen Typus sich die Mundstrukturen der Phyto- und Aphidophagen leicht ableiten lassen. Eine Entwicklung in umgekehrter Richtung hält er nicht für ohne weiteres möglich.

Auch GLUMAC (1960) stellt die saprophage Lebensweise an den Ursprung. Da er die Vertreter der Eristalini nach der Ausbildung der Genitalien der Männchen (weniger komplex) als eine ursprüngliche Gruppe ansieht und ihre Larven sich saprophag ernähren.

Beide Autoren stimmen darin überein, daß die saprophage Ernährungsweise bei Syrphidenlarven die Ausgangssituation darstellt, von der aus sich über die phytophagen Formen dann die carnivore Lebensweise entwickelt haben soll.

ROBERTS (1969; 1970) hingegen hält die saprophage Ernährungsweise für einen abgeleiteten Zustand. Komplizierte Filterapparate im Mundraum und Cibarium sowie teleskopartig verlängerte Atemröhren, wie sie bei saprophag lebenden Syrphidenlarven ausgebildet sind, können nach diesem Autor wegen ihrer Komplexität nicht als ursprünglich angesehen werden. Er stellt vielmehr die Frage nach den Entwicklungsschritten und welche Vor- und Zwischenstufen für diese komplexen Strukturen angenommen werden können.

ROBERTS sieht in der Entwicklung von einem kauend-beißenden Mundapparat bei den Nematoceren zu einem stechend-saugenden (vertikal bewegte Mandibel) bei den Brachyceren-Larven eine Änderung in der Lebensweise von der Sapro- zur Biontophagie. Außer bei den Stratiomyidae, deren Larven sich von Detritus ernähren und die auch in anderen Merkmalen eine Sonderstellung einnehmen, leben die Larven aller übrigen orthorraphen Brachycera carnivor. Er stellt daher einen Mundapparat mit einfachen Mundhaken (Mandibelhomologa) (Abb. 59) und einen Cephalopharynx ohne Cibarialfilter und Kauapparat, wie er für viele cyclorraphe Dipterenlarven typisch ist und innerhalb der Syrphiden z.B. bei den phytophagen Cheilosia-Arten ausgebildet ist, auch an die Basis der Syrphiden. Daraus folgt, daß sowohl die Mandibularloben-Struktur vieler saprophager (z.B. Myathropa), als auch die stilettartigen Mundwerkzeuge aphidophager Syrphidenlarven (z.B. Syrphus) als in unterschiedlicher Weise modifizierte und abgeleitete Mundstrukturen angesehen werden müssen.

Auch METCALF (1913) leitet die rezenten Syrphiden von solchen gemeinsamen Vorfahren ab, deren Larven "mandibulate mouth-parts" besaßen. Diese hielten sich zunächst frei in der Vegetation auf, um sich von Blättern oder anderem lebendem Pflanzengewebe zu ernähren. Eine ähnliche Lebensweise haben heute noch die Larven von *Mesogramma polita*, die sich im ersten Larvenstadium von Pollen ernähren und erst in den folgenden Stadien andere Teile ihrer Wirtspflanze Mais fressen. (Nach einer Abbildung einiger Mundsklerite einer Larve von *Mesogramma polita* bei METCALF (1913) sind zwei Skelettspangen ausgebildet, die jeweils in einer Spitze auslaufen; diese ähneln jedoch eher dem Labrum und Labium aphidophager Larven als den Mundhaken endophytisch lebender Syrphidenlarven).

Da die Kopfreduktion bei den cyclorraphen Dipterenlarven im Zusammenhang mit einer grabenden Lebensweise im Substrat zu sehen ist (ROBERTS, 1969), kann innerhalb der Syrphiden die freie Lebensweise als abgeleitet angesehen werden. Es erscheint daher plausibel, daß man, im Unterschied zu METCALFS Auffassung, für die Stammgruppe der Syrphidae von solchen Lebensformen ausgeht, die in einem Substrat lebten und bei denen auch Mandibel als Mundhaken in der ursprünglichen Form cyclorrapher Dipterenlarven ausgebildet waren.

Danach haben sich aus endophytischen Vorfahren einerseits über Phytophage außerhalb der Wirtspflanze die Aphidophagen entwickelt und andererseits die terrestrischen und aquatischen Gruppen der Saprophagen (Abb. 58).

Da die Vertreter der Pipizini, die nach morphologischen Merkmalen der Imagines und Larven zu den Milesiinae gehören (SHANNON, 1921-1922; GOFFE, 1952), sich als Larven aber von wachsausscheidenden Blattläusen ernähren, muß die aphidophage Ernährungsweise zweimal unabhängig entstanden sein (HARTLEY, 1961).

Die Arten in den Nestern sozialer Hymenopteren sollen sich nach METCALF (1913) von sapro- oder aphidophagen Formen ableiten lassen.

Im folgenden soll anhand der Lebensweise rezenter Larven verschiedener *Volucella*-Arten und der Ausbildung ihrer Cephalopharyngealstrukturen ein Modell der stammesgeschichtlichen Entwicklung der larvalen Lebens- und Ernährungsweise der *Volucella*-Larven rekonstruiert und aufgezeigt werden.

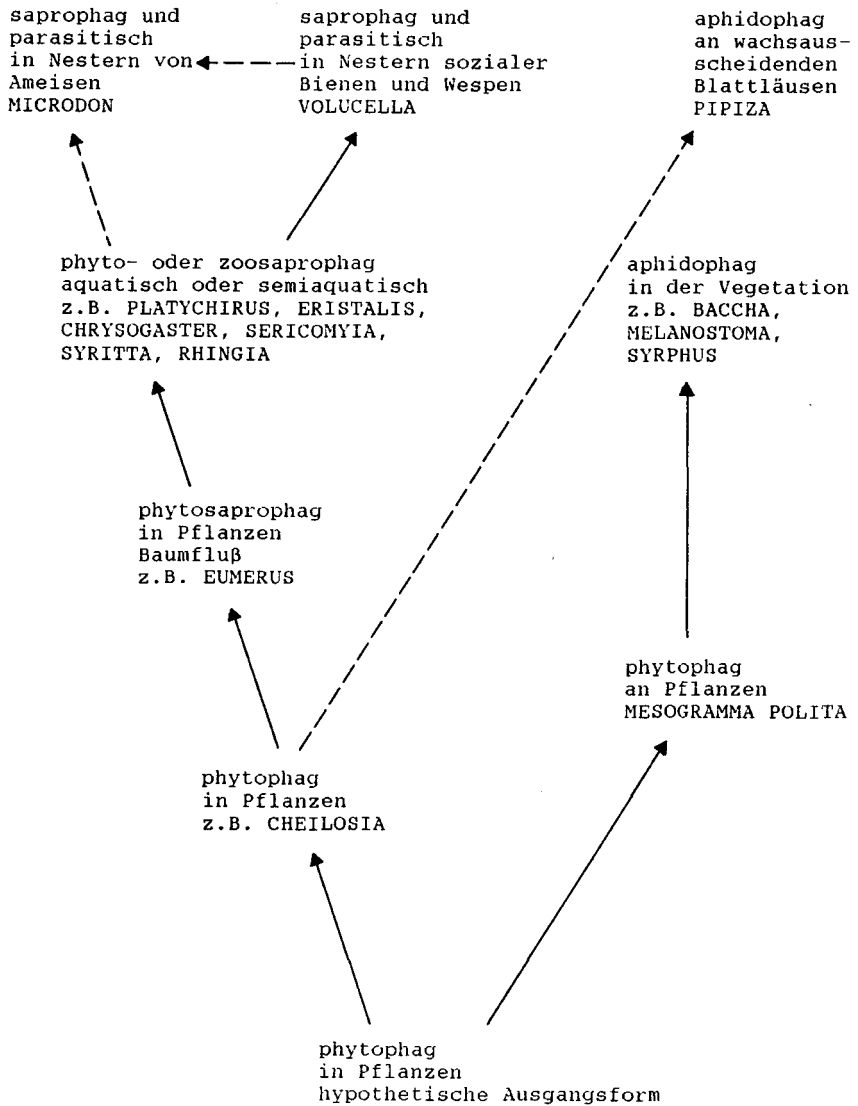


Abb. 58: Ernährungsweise und Habitate der Syrphidenlarven.
Die Pfeile zeigen mögliche Entwicklungslinien auf.

Die Gattung *Volucella* ist mit vielen Arten in der Neotropis verbreitet, deren Larven bisher nur in sich zersetzenden Pflanzen, vor allem in Opuntien gefunden wurden (METCALF, 1913; BURCH, 1919; SANTANA, 1961; WALLACE & LAVALLEE, 1973). Die Larven der holarktischen Arten leben fast ausschließlich als "scavengers" in den Nestern sozialer Wespen und Bienen (OHARA, 1985a). Nur die Larven der mitteleuropäischen Art *V. inflata* wurde im Baumfluß gefunden (STUBBS & FALK, 1983). Damit ist innerhalb der Gattung *Volucella* von der phyto- und zoosaprophagen bis zur Lebensweise als Parasitoid nahezu das gesamte Spektrum der Ernährungsweise der Syrphiden vertreten.

Es ist naheliegend innerhalb der Gattung *Volucella* die saprophage Lebensweise in faulenden Pflanzen oder im Baumsaft als ursprünglich anzunehmen, da vor allem für die Imagines zum Auffinden und Eindringen in bewachte Wirtsnester im Vergleich zum Aufsuchen entsprechender pflanzlicher Substrate mehr Anpassungen erforderlich waren. Dies macht es wahrscheinlicher, daß die an einen Wirt gebundene Lebensweise später evolviert wurde und damit abgeleitet ist.

Im Labor lassen sich die Larven von *V. bombylans* und *V. pellucens* sowohl mit tierischer als auch mit rein pflanzlicher Kost (Pollen) ernähren (vgl. Kap. 6.2), was auf die Fähigkeit der Larven, einen Substrat- und Nahrungswechsel von pflanzlichem zu tierischem Detritus zu machen, hindeutet. Eine diesbezügliche Umstellung dürfte auch aus ernährungsphysiologischen Gründen ohne große Schwierigkeiten zu bewerkstelligen sein und keine zusätzlichen Anpassungen erforderlich gemacht haben.

Volucella-Larven, die an den Nstdetritus und an die zerfallenden Nester von Wespen oder Hummeln gelangen konnten, fanden dort möglicherweise sowohl bessere Ernährungsbedingungen als auch mehr Schutz vor Räubern. Darin könnten die wesentlichen Selektionsvorteile bestanden haben, die schließlich zu einer obligaten Entwicklung innerhalb der Nester von sozialen Wespen und Bienen geführt haben.

Wie aber kamen die *Volucella*-Larven an die Nester der späteren Wirte?

Die Weibchen bestimmen mit Hilfe eines Habitatselektionsmechanismus den Ort der Eiablage und damit auch den der Larvalentwicklung. Da es sehr unwahrscheinlich ist, daß die Eisubstratfindung der Imagines durch eine Prägung während der larva-

len Entwicklung erfolgt, mußte sich der genetisch fixierte Substraterkennungsmechanismus der Weibchen verändern und/oder erweitern.

Es ist vorstellbar, daß sich Bienen- und Wespennester häufig in unmittelbarer Nähe vom ursprünglichen Larvalsubstrat der Volucellen befanden, wie z.B. innerhalb großer Opuntien, in denen sich höhlenartige Hohlräume befinden. Weibchen, die bevorzugt solche Stellen als Eiablageplätze wählten, hatten dann mehr Nachkommen, was zur Folge hatte, daß auch mehr Weibchen mit dieser Bevorzugung auftraten.

Damit lag ein starker Selektionsdruck auf der Erkennung eines Larvalsubstrates, das zusätzlich die Vorteile, die in Verbindung mit einem entsprechenden Hymenopterenest gegeben waren, besaß.

Da die Wirtserkennung im wesentlichen olfaktorisch erfolgt, mußten, nach den vorangestellten Überlegungen, zu den pflanzlichen Duftkomponenten noch wespen- oder hummelspezifische Duftreize hinzukommen, um das geeignete Larvalsubstrat eindeutig zu erkennen. Mit der Aufnahme hymenopterenspezifischer Duftkomponenten als Auslöser für den Wirtsfindemechanismus war auch die Möglichkeit einer Wirtskreiserweiterung gegeben.

Die Entwicklung von *V. bombylans* kann hier als Modell dienen, in dem das larvale Nahrungssubstrat einen Übergang in einer hypothetischen Entwicklungsreihe darstellt. Ihre Wirte (Hummeln) verproviantieren die Nester mit pflanzlichen Stoffen (Pollen, Nektar), so daß die Volucella-Weibchen sowohl Pflanzenduft als auch spezifische Hummelgerüche als Schlüsselreize zur Eiablage nutzen könnten.

Eine Analyse der für die Wirtsfindung entscheidenden Duftstoffe könnte noch vorhandene Gemeinsamkeiten zwischen den verschiedenen Larvalsubstraten aufzeigen und die hier angestellten Spekulationen über mögliche Entwicklungsschritte bestätigen.

Der Schritt vom Kommensalen und "scavenger" in Wespennestern zum Ektoparasitoid des gleichen Wirtes kann leichter nachvollzogen werden und findet sich bei vielen Tiergruppen in ähnlicher Weise (OSCHE, 1966).

Im Fall von *V. inanis* mußten vor allem die Larven eine Reihe von Anpassungen entwickeln, um von einer saprophagen zu der parasitischen Lebensweise überzugehen (vgl. Kap. 8.4), während die Imagines davon weitgehend unbeeinflusst blieben.

Auch an der Ausbildung des Mandibularloben-Komplexes der untersuchten *Volucella*-Arten läßt sich diese Entwicklungsrichtung vergleichend nachvollziehen (Abb. 59).

Die in Opuntien lebenden Larven von *V. apicalis* haben nach einer Abbildung von WALLACE und LAVALLEE (1973) (Abb. 42) das typische Schlundkopfskelett der Detritusfresser. Die Mandibularloben bilden einen Mundkorb, der nach der Form vor allem dem von *Syritta pipiens* und *Rhingia campestris* gleicht (vgl. KRÜGER, 1926). Im Unterschied zu *V. bombylans* und *V. pellucens* erscheinen die Mandibularloben feiner und weniger sklerotisiert; die Mandibelsklerite besitzen keine Apophysen; ob randständige Zähne oder tiefe Mandibularrinnen vorhanden sind, kann aus der Zeichnung nicht entnommen werden. Vermutlich sind die Mandibularloben als Reusenapparat ausgebildet, so wie man sie bei anderen Syrphidenlarven (*Rhingia*, *Syritta*, *Myathropa*), die auch in sich zersetzenden wässrigen organischen Substraten leben, findet (Abb. 59).

(Die Gestalt der Larve von *V. apicalis* unterscheidet sich deutlich von den in Wespennestern als Kommensalen lebenden Arten. Die langen lateralen Fortsätze fehlen, nach posterior läuft der Körper spitz zu und endet in dem ausgezogenen Atemrohr; bei der Larve sind 12 lange Analpapillen ausgebildet; WALLACE & LAVALLEE, 1973).

Die Mundstrukturen der im Baumfluß vorkommenden Larven von *V. inflata* sind bisher nicht bekannt.

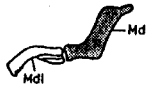
Der Mandibularloben-Komplex, wie er für die phytosaprophagen *Volucella*-Arten angenommen wird, ist in seinem Aufbau und in der Anordnung der beteiligten Elemente (Mandibularloben, Mandibelsklerite) mit den hochentwickelten Mandibularapparaten anderer detritusfressender Syrphidenlarven zu vergleichen.

Bei *V. bombylans* als einem Vertreter der kommensalischen Arten sind die Mandibularloben als stark sklerotisiertes und gezähntes Schaufelpaar ausgebildet, mit dem festeres Nahrungssubstrat abgeschabt werden kann (Abb. 59).

Im Mandibularlobenbereich der sich als Ektoparasiten ernährenden Larven von *V. inanis* sind nur noch eine sklerotisierte und an der Spitze bezahnte paarige Spange und wenige Falten vorhanden (Abb. 59).

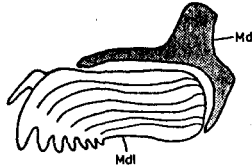
Danach erfolgte in der Gattung *Volucella* an den Mandibularloben eine Umbildung von einem komplexen Reusenapparat zu einem einfachen und bezahnten Spangepaar.

parasitisch



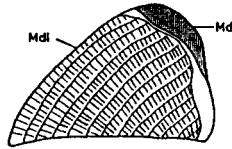
Volucella inanitis

saprophag

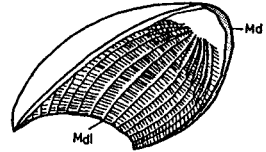


Volucella bombylans

phytosaprophag



Volucella apicalis (+)



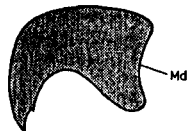
Myathropa florea (*)

phytosaprophag



Eumerus strigiatus (*)

phytophag



Merodon equestris

Abb. 59: Mandibularkomplex verschiedener Syrphidenlarven mit unterschiedlicher Ernährungsweise. Hypothetische Entwicklungsreihe von unten nach oben.

Md: Mandibel; Mdl: Mandibularloben

(*) nach ROBERTS (1970);

(-) rekonstruiert nach WALLACE & LAVALLEE (1973);

Die sklerotisierten Spangen sind nicht den Mandibelhaken der phytophagen Cheilosia-Arten (HARTLEY, 1963; WALLACE & LAVALLEE, 1973) homolog. Die Mandibel sind bei *V. inanis* und allen anderen Volucella-Larven getrennt als eigene Sklerite vorhanden und dienen als Ansatzstelle für die Mandibularloben (vgl. Kap. 7.3).

Der Mandibularbereich und die Andeutung eines cibarialen Filterapparates (rudimentär; vgl. Kap. 7.1.3., Abb. 47b) von *V. inanis* können von dem Cephalopharyngealskelett aphidophager Syrphidenlarven nur schwerlich abgeleitet werden. Bei letzteren werden die stilettförmigen Mundwerkzeuge von den Mandibeln sowie der Ober- und Unterlippe gebildet; Mandibularloben sind nicht vorhanden (Abb. 43).

Auf Grund des Larvalhabitats, der komplexen Lebensweise der Larven und der Ableitung des Cephalopharyngealapparates von dem saprophager Arten kann die parasitoide Lebensweise von *V. inanis* innerhalb der Gattung Volucella als abgeleitet angesehen werden. Dabei muß die Entwicklung zu einer ektoparasitoiden Ernährungsweise über saprophage Vorstufen angenommen werden (Abb. 58).

10. MIMIKRY: EINFÜHRUNG UND DEFINITION

Vor der Darstellung und Diskussion der Hummel- oder Wespenähnlichkeit bei *Volucella*, werden im Folgenden zunächst die allgemeinen Voraussetzungen und Bedingungen für Mimikry dargelegt.

H. W. BATES (1862) deutete die verblüffende Ähnlichkeit nicht näher verwandter Schmetterlingsarten hinsichtlich ihrer Flügelfärbung und Musterung als eine Anpassungserscheinung, die er Mimikry nannte. Hierbei täuscht eine Art die Ungenießbarkeit einer anderen Art durch Nachahmung ihrer Tracht vor, um damit den gleichen Schutz vor Freßfeinden zu erfahren.

In der Folgezeit wurden eine Fülle neuer Mimikry-Fälle entdeckt und beschrieben, wobei jedoch durch allzu spekulative und unwissenschaftliche Vorgehensweise manche Ähnlichkeiten falsch gedeutet wurden und das Mimikrykonzept z.T. berechnete Kritik erfuhr (HEIKERTINGER, 1954). Um diesen Spekulationen vorzubeugen, wurden einschränkende Zusatzforderungen aufgestellt; so müssen bei einer sog. Bateschen Mimikry folgende Voraussetzungen erfüllt sein (RETTENMEYER, 1970):

- das Vorbild ist für einen Räuber ungenießbar oder gefährlich
- der Nachahmer (Mimet) ist genießbar, hat sich aber in seinem Erscheinungsbild seinem Vorbild so sehr angepaßt, daß er von den gleichen Freßfeinden gemieden, weil verwechselt wird.
- die Nachahmer sind seltener als ihre Vorbilder und kommen mit diesen syntop vor.
- Vorbild und Nachahmer sind optisch auffallend; ein Räuber assoziiert Farbmuster und Ungenießbarkeit des Vorbildes.

Man unterscheidet heute neben der Bateschen noch weitere Formen der Mimikry wie z.B. Aggressive, Mertenssche und Innerartliche Mimikry, die alle spezielle Anpassungen auf Ähnlichkeit zum Zwecke der Nachahmung von Vorbildern darstellen, aber die Folgen unterschiedlicher Selektionsdrucke sind.

WICKLER (1968) gibt eine allgemeine Definition für Mimikry, die die verschiedenen Mimikry-Fälle einschließt. Danach ist Mimikry Signalfälschung. Die Mimikry besteht aus einem System, dem zwei verschiedene Signalsender und ein Empfänger angehören. Vorbild und Nachahmer stellen die Sender dar. Beide verwenden das gleiche Signal, auf das ein Empfänger in gleicher Weise reagiert. Letzterer erfährt durch die Täuschung einen Nachteil.

Der Empfänger besitzt innerhalb dieses Systems eine Schlüsselstellung. Sein Interesse und seine Fähigkeit, bestimmte Merkmale zu erkennen und darauf zu reagieren führt zur Ausbildung bestimmter Signale beim Vorbild und zu konvergenten Anpassungen (Ähnlichkeit) des Nachahmers. Als Signale dienen nicht nur Farbe und Form, sondern auch Reizqualitäten wie Geräusche, Gerüche oder spezifische Verhaltensweisen. Dabei kann sich die mimetische Ähnlichkeit auch nur auf ein bestimmtes Entwicklungsstadium beschränken, wie dies häufig bei Insekten vorkommt.

Nach der Definition von WICKLER ist die Tarnung oder Mimese keine Mimikry, da es hierbei geradezu vermieden wird, ein Signal zu senden. Auch die sog. Müllersche Mimikry, bei der nur eine Signalnormierung vorliegt, ist keine Mimikry im Wicklerschen Sinn, da der Empfänger durch das entsprechende Signal nicht getäuscht wird und Vorbild und Nachahmer nicht bestimmt werden können. So ist die typische gelb-schwarze Wespenzeichnung verschiedener Wespen und Bienen eine gemeinsame Wartracht (aposematische Färbung), die einem potentiellen Freßfeind Ungenießbarkeit signalisiert.

Um die Ähnlichkeit von Signalen als Bestandteile eines möglichen Mimikrysystems zu erkennen, müssen die wechselseitigen Beziehungen (Rollen) der Beteiligten geklärt werden. Die Genießbarkeit des Nachahmers und die Wirksamkeit eines Signales (Täuschung) können experimentell überprüft werden.

Vor allem J. VAN Z. BROWER (1958a; 1958b; 1958c; 1960) und L.P. BROWER et al (1960; 1962; 1965) haben in dieser Weise viele Mimikry-Fälle belegt und dem Mimikrykonzept zu allgemeiner Anerkennung verholfen.

10.1 Volucella: ein Fall von Mimikry

Ein unvoreingenommener Betrachter wird beim Anblick der meisten Schwebfliegen diese eher für Wespen, Bienen oder Hummeln halten als für Fliegen. Die äußere Ähnlichkeit zahlreicher Vertreter dieser Fliegenfamilie mit verschiedenen wehrhaften Hymenopteren wird als Mimikry gedeutet (KIRBY & SPENCE, 1817; WICKLER, 1968; RETTENMEYER, 1970), die ihnen zum Schutz vor Freßfeinden dienen soll.

Neuerdings wird jedoch auch kritisch darauf hingewiesen, daß die auffallende Farbmusterung bei Syrphiden nicht in jedem Fall als mimetisches Signal gedeutet werden kann und daher auch nach

anderen Erklärungsmöglichkeiten gesucht werden muß (GILBERT, 1986). So betrachtet etwa HOLLOWAY (1976) die Ähnlichkeit von *Eristalis* mit Honigbienen nicht als das Ergebnis einer Bates-schen Mimikry, sondern als konvergente Entwicklung im Zusammenhang analoger Verhaltensweisen beim Nahrungserwerb, da beide Arten Blütenbesucher sind. BURTT & GATZ (1982) weisen auf die Möglichkeit einer Farb- und Musterkonvergenz bei Arten hin, die in gleichen Habitaten ähnlichen physikalischen und physischen Selektionsbedingungen ausgesetzt sind.

Inwieweit das Erscheinungsbild einiger Arten der Gattung *Volucella* als Mimikryphänomen erklärt werden kann, soll im Folgenden anhand der Literatur und eigener Beobachtungen diskutiert und mit den zuvor aufgeführten Kriterien für Mimikry überprüft werden.

10.2 Mimetische Ähnlichkeit

Bereits RÉAUMUR (1738) charakterisierte Vertreter der Gattung *Volucella* als Fliegen, die Wespen und Hornissen ähnlich sehen.

Die in Nordamerika verbreitete *Volucella mexicana* wird leicht mit der ebenfalls dort vorkommenden Holzbiene *Xylocopa tabaniformis* verwechselt, mit der sie in Größe, Form, sowie Körper- und Flügel Farbe übereinstimmt; darüber hinaus zeigt sie beim Besuch von *Solanum*-Blüten ein für Bienen typisches "buzzing" (JONES & LITTLE, 1983).

Von den fünf europäischen *Volucella*-Arten besitzen drei eine mimetische Ähnlichkeit mit Wespen oder Hummeln.

V. inanis und *V. zonaria* gleichen in ihrer Farbmusterung und Größe Wespen (z.B. *Paravespula vulgaris*; *P. germanica*) bzw. Hornissen. Beide Arten besitzen ein gelbes Abdomen mit schwarzen Querbinden. Die um ca. 5 mm größere *V. zonaria* (19.5 mm) ist auf dem Thorax, dem Scutellum und den Flügeln rötlich-braun, wohingegen *V. inanis* schwarz und gelb und an den Flügeln heller gefärbt ist (Abb. 9). *V. zonaria* hat damit neben der Größe auch in der Farbe mehr Ähnlichkeit mit Hornissen (Abb. 10).

V. bombylans gleicht mit ihren unterschiedlichen Farbmorphen jeweils verschiedenen Hummelarten (Abb. 7; Tab. 28). Im Unterschied zu obigen Arten trägt *V. bombylans* an Thorax und Abdomen eine auffallend lange Behaarung. Die verschiedenen Farbmustertypen kommen durch eine distinkte Färbung (schwarz; gelb; rot) der Behaarung des Thorax und der Abdominalsegmente zustande.

Neben der morphologischen und farblichen Ähnlichkeit mit Hummeln zeigt *V. bombylans* auch eine Verhaltensweise, die für Hummeln und andere Bienen typisch ist. Analog zu diesen strecken Männchen und Weibchen von *V. bombylans*, wenn sie bedroht werden, ein Beinpaar nach dorsal und wiegen sich dabei laut summend hin und her (Abb. 60). Im Unterschied zu Hummeln, die die mittleren Beine emporstrecken, benutzen die Fliegen dazu das erste Beinpaar.

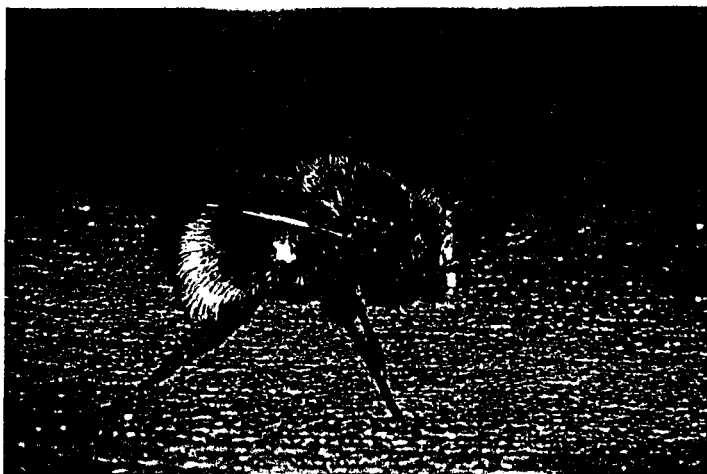


Abb. 60: *Volucella bombylans*-Weibchen (Farbmorphe Vbp) in Erregungshaltung mit erhobenem ersten Beinpaar (bei höchster Erregung wird das Beinpaar bis senkrecht über den Thorax gestellt).

Hummeln zeigen dieses Verhalten z.B., wenn sie nach einer Übernachtung außerhalb des Nestes, noch klamm an einem Grashalm hängend, gestört werden. Bei *V. bombylans* konnte das Verhalten immer dann beobachtet werden, wenn die Tiere - etwa durch Bewegen der Hälterungsdose - gestört wurden und die Temperaturen niedrig waren (ca. 10-15 °C), oder wenn bei entsprechend schlechtem Wetter Tiere in der Vegetation gefunden wurden. Bei höheren Temperaturen versuchten sie sofort davonzufiegen. Beim Aufenthalt der *Volucella*-Weibchen in Hummelnestern und bei Begegnungen mit Hummelarbeiterinnen konnte dieses Verhalten nie beobachtet werden.

Die von *V. bombylans* in Verbindung mit dem beschriebenen Verhalten erzeugten Summ-Geräusche können mit den sogenannten

Verteidigungstönen von Hummeln verglichen werden. Hummeln erzeugen diese typischen Geräusche ohne deutlichen Flügelschlag (Thoraxtöne) vor allem, wenn sie im Nestbereich gestört werden (Schneider, 1975).

10.3 Mimetischer Polymorphismus bei *Volucella bombylans*

Die ersten taxonomischen Zuordnungen von *V. bombylans* scheiterten an der richtigen Einschätzung der Farbmorphen. So wurden in den Erstbeschreibungen von LINNÉ (1758; *Musca bombylans*, *Musca mystacea*), wie auch in zahlreichen weiteren Abhandlungen (Darst. bei KÜNCKEL D'HERCULAIS, 1875) die verschiedenen Farbmorphen von *V. bombylans* zunächst als eigene Arten aufgeführt.

MACQUART (1834) beschrieb dann erstmals *V. plumata* (*mystacea*), aufgrund morphologischer Übereinstimmungen als eine "Variete constante" von *V. bombylans*. Durch Beobachtungen von Kopulationen zwischen den Farbmorphen (ZELLER, 1842), Belegfunde von seltenen intermediären Farbformen (ERICHSON, 1842) und dem Schlüpfen des gesamten Farbmorphenspektrums aus einem Hummelnest (DREWSEN, 1847), wurden die verschiedenen Farbmorphen später als Varietäten einer Art angesehen.

Das gleichzeitige Vorkommen mehrerer genetisch unterschiedener, diskontinuierlicher mimetischer Phänotypen innerhalb einer Population wird als mimetischer Polymorphismus bezeichnet. Wobei die seltenste Morphe so häufig auftreten muß, daß sie nicht als das Ergebnis wiederholt auftretender Mutationen angesehen werden kann (DIETRICH & STÖCKER, 1968).

E.B. FORD (1965; 1975) und CLARKE & SHEPPARD (1960a; 1960b; 1963) entwickelten nach Ergebnissen aus Kreuzungsexperimenten an der polymorphen Schwalbenschwanzart *Papilio dardanus* ein Modell zur Genetik des mimetischen Polymorphismus. Danach werden die Ausprägungen der Farbmuster durch ein Polygensystem bestimmt, dessen Funktion durch ein Regulatorgen ein- oder ausgeschaltet wird. Mimetische Muster entstehen nicht durch eine Mutation, sondern entwickeln sich allmählich durch die Akkumulation genetischer Modifikatoren, die den Wirkungsgrad der für die Muster verantwortlichen Gene verändern.

Die heute noch gültigen Vorstellungen zur Vererbung des Farbpolymorphismus bei *V. bombylans* wurden bereits 1924 von GABRITSCHEVSKY entwickelt. Er züchtete aus bekannten Elternpaarungen die jeweilige F1 Generation und rekonstruierte auf der

Grundlage der so erhaltenen Farbmorphenverteilung eine Merkmalskombination möglicher Genotypen und einen Vererbungsmechanismus.

KEELER (1926) konnte zeigen, daß die von GABRITSCHESKY gefundenen Morphenverteilungen auch mit errechneten Erwartungswerten der von ihm zugrunde gelegten "Mendelgenetik" übereinstimmen.

Als Farbmorphen treten im wesentlichen drei Farbmustertypen auf (Abb. 7), die deutlich voneinander unterschieden werden können und verschiedenen Hummelarten ähnlich sind (Tab. 28):

Vbb (V.b. bombylans) = schwarz-rot = B. lapidarius-Typ

Vbp (V.b. plumata) = gelb-schwarz-weiß = B. terrestris-Typ

Vbh (V.b. haemorrhoidalis) = gelb-schwarz-rot = B. pyren.-Typ

GABRITSCHESKY (1924; 1926) beschreibt noch weitere Varianten, die aber gegenüber obigen Farbmustertypen nur geringfügige Merkmalsunterschiede aufweisen und diesen eindeutig zugeordnet werden können.

Die mimetischen Farbmuster werden von vier Allelen auf zwei Genloci geschlechtsunabhängig bestimmt. Dabei stellen die Haarfärbung von Thorax- und den ersten Abdominalsegmenten mit schwarz (S) oder gelb (G) und die Färbung der letzten Abdominalsegmente mit rot (R) oder weiß (W) die einzelnen Merkmalsfaktoren dar. In Tabelle 26 sind für die drei Phänotypen Vbb, Vbp und Vbh die entsprechenden Genotypen aufgeführt.

Tab. 26: Genotypen der Farbmorphen (Phänotypen) von *Volucella bombylans* (nach GABRITSCHESKY, 1924).

Farbmorphe: Vbb = B. lapidarius-Typ;
 Vbp = B. terrestris-Typ; Vbh = B. pyren.-Typ.
 Merkmale Haarfärbung - Thorax- und erste Abdominalsegmente: g = Gelb, s = Schwarz; letzte Abdominalsegmente: r = Rot; w = Weiß.

Phänotyp	Genotyp
Vbb	$\frac{SS}{RR}$ $\frac{SG}{RR}$ $\frac{SG}{RW}$
Vbp	$\frac{GG}{WW}$ $\frac{GG}{RW}$
Vbh	$\frac{GG}{RR}$

In der Merkmalsausprägung ist schwarz (S) dominant gegenüber gelb (G). Die Merkmalsdominanz der Färbung des Abdomenendes ist abhängig von der Allelzusammensetzung der Thoraxfarbmerkmale (Epistasie). Bei Homozygotie der Thoraxfarballele (gelb) wird das Abdomenende hell, auch wenn die Farballele heterozygot vorliegen; ist jedoch das Allel "Färbung schwarz (S)" vertreten (heterozygot), wird das Abdomenende immer rot. Exemplare, deren Abdomenende hell-rot oder gelblich (anstatt weiß) gefärbt sind, werden als Heterozygote mit einer intermediären Merkmalausprägung angesehen. Offensichtlich sind nicht alle theoretisch möglichen Genotypen als Phänotyp realisiert, denn es wurde noch keine *V. bombylans* mit schwarzer Thoraxbehaarung und weißem Abdomenende gefunden, die mit der Allelkombination SS/WW zu erwarten wäre.

Mit den in Tabelle 26 aufgeführten 6 Genotypen sind 21 unterschiedliche Paarungskombinationen möglich. Danach können z.B. bei zwei dieser Paarungen in der F1 Generation alle drei Phänotypen zusammen auftreten:

Phänotypen:	Vbb	Vbp	Vbh	Vbb	Vbb	Vbp	Vbh	
Genotypen:	$\frac{SG}{RR}$	\times	$\frac{GG}{WR}$	\Rightarrow	$\frac{SG}{RR}$	$\frac{SG}{WR}$	$\frac{GG}{WR}$	$\frac{GG}{RR}$
	$\frac{SG}{RW}$	\times	$\frac{GG}{RR}$	\Rightarrow	$\frac{SG}{RR}$	$\frac{SG}{RR}$	$\frac{GG}{WR}$	$\frac{GG}{RR}$

Während es zu allen Farbmorphen von *V. bombylans* entsprechende Hummelvorbilder gibt, treten bei der polymorphen Schwebfliege *Merodon equestris*, deren Larven sich von Narzissenzwiebeln ernähren, neben mehreren hummelmimetischen Farbmustertypen auch Farbmorphen auf, die keine Ähnlichkeit zu einer bestimmten Hummeltracht besitzen. Kreuzungsversuche ergaben, daß bei *Merodon equestris* im Vergleich zu *V. bombylans* ein komplizierter Vererbungsmechanismus vorliegt. So wird der Farbpolymorphismus von 6 Genloci bestimmt, von denen drei gekoppelt vorliegen (CONN, 1972a; 1972b).

Das phänotypische Morphenspektrum von *V. bombylans* wird jeweils durch die Genotypenfrequenz der Elternpopulation bestimmt. Unter der Annahme einer gleichen Verteilung und Panmixie der verschiedenen Genotypen würde man nach der in Tabelle 26 aufge-

fürten Phänotypenausbildung folgende prozentuale Anteile der einzelnen Farbmorphen erwarten:

$$Vbb = 53\%; Vbp = 33\%; Vbh = 14\%$$

Die in verschiedenen Gebieten gefundenen Morphenverteilungen (Tab. 27) weichen hiervon z.T. jedoch erheblich ab. So wurde in den Schweizer Alpen (Mathon) die gelb-weiße Morphe (Vbp) um ca. 20% häufiger als die schwarz-rote Morphe (Vbb) gefangen, während dieses Verhältnis im südlichen Oberrheingebiet (Südl. Oberrheinebene, Elsaß und Schwarzwald) umgekehrt war und die gelb-rote Morphe (Vbh) nur durch ein Exemplar belegt werden konnte. Da in den letzteren Gebieten pro Jahr nur wenige Fliegen gefunden wurden, mußten die Fangergebnisse mehrerer Jahre zusammengefaßt werden.

Tab. 27: Prozentuale Anteile der Farbmorphen von *Volucella bombylans* in verschiedenen Gebieten (nach Fangzahlen).
Morphentypen: Vbb = *B. lapidarius*-Typ; Vbp = *B. terrestris*-Typ; Vbh = *B. pyrenaeus*-Typ

Gebiet	Farbmorphe			n
	Vbb %	Vbp %	Vbh %	
Kursk (UDSSR)*	50	30	20	
Moskau*	20	50	30	
Mathon (Schweiz) 1982	33	56	8	85
" 1983	34	53	12	531
" 1984	26	53	20	452
" 1985	32	50	18	190
" 1986	22	65	13	23
Mathon (1982-1986)	30	56	14	1281
Südl. Oberrhein** 1982-1987	61	38	1	74

* Angaben aus GABRITSCHESKY (1924)

** Exemplare aus der südl. Oberrheinebene, Elsaß und Schwarzwald

GABRITSCHESKY erwähnt, daß er in verschiedenen Gebieten Rußlands (andere Gebiete um Moskau; Gouvernement Voroneg-Süd Rußland) überhaupt keine schwarz-rote Morphe (Vbb) finden konnte, obgleich er über 100 Fliegen gefangen hatte.

Eine der Ursachen dieser unterschiedlichen Phänotypenfrequenzen könnte die Folge eines unterschiedlichen Selektionsdruckes auf einzelne Farbmorphen in verschiedenen Gebieten sein.

Wenn die Hummelähnlichkeit der Fliegen als Nachahmung oder Mimikry verstanden wird, sollte die Häufigkeit der Vorbilder einen gewissen Einfluß auf das Vorkommen der jeweiligen Nachahmer ausüben. Eine Farbmorphe, deren Vorbild sehr selten ist oder syntop überhaupt nicht vorkommt, wird im Fall einer Schutz-Mimikry gegenüber einer Morphe mit hoher Vorbildsdichte einem stärkeren Räuberdruck unterliegen, so daß ihre Frequenz in der Population abnimmt.

Bei der Schwalbenschwanzart *Papilio dardanus*, die mit mehreren Rassen v.a. in Äquatorial- und Südafrika verbreitet ist, treten innerhalb der Rassen die Weibchen in verschiedenen mimetischen Farbmorphen auf. Die Weibchenmorphe *hippococonides* hat den ungenießbaren *Amauris niavius dominicanus* als Vorbild. Dieser ist in Südafrika sehr selten, nördlich der Delagoa-Bucht aber häufig. Dementsprechend ist die Nachahmormorphe in dem vordarmen Verbreitungsgebiet nur mit 10% (Rasse -*cenea*) vertreten, während in dem anderen Gebiet die Weibchen dieser Morphe mit einem Anteil von 85-90% vertreten sind (Rasse -*tibullus*) (FORD, 1975). In Gebieten, in denen nur wenige Vorbilder vorkommen nimmt der Anteil nicht mimetischer Formen zu und die Mimikry bricht zusammen (FORD, 1975).

Vergleicht man die Vorbildsituation im Untersuchungsgebiet von Mathon und im Oberrheingebiet, so fällt auf, daß die gelb-roten Hummelvorbilder der Vbh-Morphe in den Alpen einen hohen Anteil (bis etwa 50%) ausmachen, während sie in der Ebene allenfalls durch eine Hummelart (*B. pratorum*) mit einem geringen Vorbildanteil (bis ca. 6%) (Tab. 28) vertreten sind. *Bombus pratorum* ist zudem ein schlechtes Modell dieses Farbmustertyps, da bei vielen Arbeiterinnen dieser Art der gelbe Thoraxring kaum ausgebildet ist, so daß sie als Vorbild eher dem schwarz-roten Farbmustertyp zuzuordnen ist.

Auch in England und Dänemark gibt es neben *B. pratorum* für die Vbh-Morphe keine geeigneten Vorbilder (ALFORD, 1971; PLOWRIGHT & OWEN, 1980).

Tab. 28: Hummelarten in Mathon (Schweizer Alpen) (I), den südl. Oberrheingebieten (II) und im Raum Erlangen (III), nach mimetischen Vorbildgruppen gegliedert.

V. bombylans Farbmorphe (Nachahmer):
 Vbb = *B. lapidarius*-Typ; Vbp = *B. terrestris*-Typ;
 Vbh = *B. pyrenaicus*-Typ
 ++: häufigeres Vorkommen (> 5%); +: weniger häufig

Gebiete		I	II	III
Hummelarten		(%) ¹	(%) ²	(%) ³
Vbb ✓ = unvollständig	✓ <i>B. lapidarius</i>	+ (8)	++ (6)	++ (38)
	— <i>B. mastrucatus</i>	++ (16)	-	-
	✓ <i>B. ruderarius</i>	++ (7)	+	+
Vbp	<i>B. terrestris</i>	++	++ (19)	++ (24)
	<i>B. lucorum</i>	+	++ (14)	++ (8)
	<i>B. hortorum</i>	+	++ (6)	+
	<i>B. soroeensis</i>	+	+	+
	<i>B. jonellus</i>	+	+	+
	<i>B. ruderatus</i>	-	+	+
	<i>B. subterraneus</i>	-	+	+
Vbh	<i>B. pratorum</i>	+	+	++ (6)
	<i>B. sicheli</i>	++ (34)	-	-
	<i>B. mendax</i>	++ (10)	-	-
	<i>B. pyrenaicus</i>	+	-	-
	<i>B. monticola</i>	++ (7)	-	-
✓	<i>B. pascuorum</i>	+	++ (35)	++ (11)
	<i>B. mesomelas</i>	++ (18)	-	-
	<i>B. sylvarum</i>	-	++ (17)	+
	<i>B. hypnorum</i>	-	+	++ (7)
	<i>B. humilis</i>	+	+	+

¹ aus SOWIG, 1988: Stichprobenaufnahme (an 2 Tagen) blütenbesuchender Hummelarbeiterinnen in Mathon im September 1987 (n = 199). Die Aufnahme erfolgte in 2000 m Höhe ca. 200 m oberhalb des eigentlichen Untersuchungsgebietes. Hummeln des terrestris-Farbtyps, die ansonsten mindestens 10% der Farbmustertypen ausmachen, sind hier unterrepräsentiert.

² aus WOLF, 1983: Anteil verschiedener Hummelarten beim Blütenbesuch in Halbtrockenrasen im Taubergießen (Transektmethode) April-August 1983 (n = 1925).

³ aus POSTNER, 1952: Hummelarten verschiedener Gebiete im Raum Erlangen. Fangdaten von März-Oktober in den Jahren 1942, 1949 und 1950 (n = 7830).

Entsprechend dieser Vorbildsituation war nur in den Alpen die Vbh-Morphe von *V. bombylans* mit einer höheren Frequenz (bis zu 20%) vertreten, während im Oberrheingebiet (Tab. 27) und nach Angaben verschiedener Autoren (VERRALL, 1901; LUNDBECK, 1916; STUBBS & FALK, 1983) auch in England und Dänemark nahezu ausschließlich die beiden Farbmorphen Vbb und Vbp auftreten.

Da die verschiedenen Hummelarten unterschiedliche ökologische Präferenda haben, findet man in unterschiedlichen Lebensräumen wie z.B. Wälder, Waldränder oder Wiesen verschiedene Artenspektren und Häufigkeiten der Farbmustertypen (POSTNER, 1952; REINIG, 1970). Innerhalb eines Gebietes kann somit eine große Heterogenität der Vorbildsituation bestehen.

In Tabelle 28 ist für den Raum Erlangen die Häufigkeit des Auftretens verschiedener Hummelarten unterschiedlicher Lebensräume zusammengefaßt. Diese dürfte zugleich die großräumliche Arten- bzw. Farbmusterzusammensetzung für Mitteleuropa repräsentieren.

Die Häufigkeit der verschiedenen Fliegenmorphen ist nicht direkt proportional der Frequenz der entsprechenden Vorbilder. So war in den Schweizer Alpen die *Volucella*-Morphe Vbh weniger häufig als die anderen Morphen, obwohl der Anteil der Hummeln des Farbmustertyps mit gelb-roter Zeichnung (*B. pyrenaicus*-Typ = Vbh) z.T. höher war als der anderer Farbtypen.

Kommen alle Modelle etwa gleich häufig vor und sind sie für Räuber gleich ungenießbar oder wehrhaft, so sollten auch alle Nachahmer den gleichen Schutz erfahren. Entsprechend dem bei *V. bombylans* beschriebenen Erbgang mit unterschiedlicher Alleldominanz führt dies dann aber zu ungleichen Phänotypenhäufigkeiten.

Die unerwartet geringen Anteile der Morphe rot-schwarz (Vbb) in Mathon könnten z.B. damit erklärt werden, daß die entsprechenden Vorbilder einen geringeren Schutz bieten. So ist die in den Alpen häufig vorkommende Hummel *B. mastrucatus*, die hier als Modell angesehen werden kann, weit weniger aggressiv, als ihr Farbmusteräquivalent *B. lapidarius* in der Ebene oder als die gelb-weiß gezeichneten Vorbildhumeln *B. terrestris* und *B. hortorum*.

Der Einfluß der Vorbilder auf die Morphenausbildung wird beim Vergleich der Modell- und Nachahmersituation von *Volucella* in Europa, im Kaukasus und in Nord-Amerika besonders deutlich.

Im kaukasischen Verbreitungsgebiet von *V. bombylans* fehlt die in Europa häufige schwarz-rote Morphe *Vbb*, dafür findet man einen Farbmustertyp mit weißer Behaarung an Thorax und ersten Abdominalsegmenten sowie rotem Abdomenende, den GABRITSCHESKY (1924) "*caucasica*" bezeichnet. Diese Morphe ähnelt weitgehend dort häufig vorkommenden Hummelarten wie z.B. *B. eriophorus* und *B. niveatus*.

Die hummelähnlichen *Volucellen* in Nord-Amerika, die außer in der Farbmusterung weder Unterschiede in ihrer Lebensweise noch in der Morphologie zu *V. bombylans* aufweisen, wurden von JOHNSON (1916; 1925) in drei sog. *Subspecies* mit verschiedenen Varietäten klassifiziert. Die *Volucella facialis*-Gruppe ist im Westen und Kanada verbreitet, *Volucella evecta* im Osten und *V. arctica* in der arktischen Zone.

Die nordamerikanischen Hummeln sind gelb-schwarz oder gelb-schwarz-rot gezeichnet, die in Europa typischen schwarz-rot oder gelb-schwarz-weißen Farbmustertypen kommen nicht vor.

GABRITSCHESKY (1926) fand in den verschiedenen Verbreitungsgebieten entsprechende Farbmusterkonvergenzen zwischen *Volucella* und dort häufigen Hummelarten. So ist *V. evecta americana* an der Ostküste verbreitet und ähnelt mit einer typischen gelb-schwarzen Musterung den dort vorkommenden Hummelarten wie z.B. *B. vagans*, *B. affinis* oder *B. impatiens*. In der Gebirgsregion von Colorado, Utah und New Mexiko besitzt *V. facialis rufomaculata* die gleiche gelb-schwarz-rot-gelbe Bänderung wie die dortigen Hummelarten, wie z.B. *B. sylvicola* und *B. melanopygus*.

GABRITSCHESKY (1926) weist auch auf die Ähnlichkeit verschiedener Hummelarten untereinander (*Mimikryringe*) und mit weiteren Fliegen verschiedener Familien in gemeinsamen Verbreitungsgebieten hin.

Inwieweit bei den amerikanischen *Volucellen* ein mit *V. bombylans* in Europa oder im Kaukasus vergleichbarer Farbpoly-morphismus vorliegt kann nach den Beschreibungen von GABRITSCHESKY nicht beurteilt werden.

Die Entstehung und Ausbildung eines mimetischen Farbpoly-morphismus scheint zunächst im Widerspruch zur kanalisierenden

Wirkung zu stehen, die Freßfeinde auf Modelle und Nachahmer ausüben und die zu einer Signalnormierung führt (FISHER, 1958; WICKLER, 1968; NUR, 1970; HUHEEY, 1976).

Obgleich es plausibel ist, daß eine mimetische Art, die unterschiedliche Vorbilder imitiert, mit einem Teil ihrer Population z.B. eher dem Suchschema eines Räubers entgehen kann und damit im Sinn einer Risikostreuung bessere Überlebenschancen besitzt (RETTENMEYER, 1970), müssen für eine evolutionsbiologische Erklärung die Selektionbedingungen aufgezeigt werden, unter denen diese unterschiedlichen mimetischen Farbmuster konvergent entstanden sind und stabilisiert werden können.

Ein gut untersuchtes Beispiel eines sympatrischen Polymorphismus mimetischer Farbmuster ist die in Südamerika verbreitete Tagfalterart *Heliconius numata* (BROWN & BENSON, 1974).

Die verschiedenen Morphen sind Co-Mimeten verschiedener Arten ebenfalls ungenießbarer Schmetterlinge der Gattungen der Ithomiinae, die innerhalb des Verbreitungsgebietes von *H. numata* zahlreicher als diese vorkommen. Man findet jedoch in verschiedenen Gebieten innerhalb der Gesamtverbreitung eine unterschiedliche Artenzusammensetzung, die sich zudem noch zeitlich ändert, so daß in den einzelnen Arealen jeweils andere Warntrachten dominieren und dann dort als mimetische Leitsignale wirken.

Einen vergleichbaren Fall beschreiben PLOWRIGHT und OWEN (1980) mit der dimorphen Hummelart *Bombus rufocinctus*, die in Nordamerika verbreitet ist. Die beiden Farbmorphen von *B. rufocinctus* ähneln jeweils den Hummelarten *B. ternarius* und *B. vagans* mit denen sie syntop vorkommen, die aber innerhalb des Verbreitungsgebietes unterschiedliche Populationsdichten ausbilden. Die beiden Arten können als vermeintliche Vorbilder angesehen werden, da ihre Königinnen früher als *B. rufocinctus* das Winterlager verlassen und damit die Räuber (z.B. Vögel) an ihnen erste Erfahrungen machen und Engramme bilden. Morphen, die den häufigsten Modellen entsprechen, unterliegen damit einem geringeren Räuberdruck. Die Autoren bezeichnen diese Form der Nachahmung als serielle Mimikry.

Die dargelegten Beispiele zeigen, daß eine räumliche und zeitliche Heterogenität der Modellsituation realisiert ist und damit adaptive Bedingungen gegeben sind, die die Entwicklung und Stabilisierung eines mimetischen Farbmusterpolymorphismus auf der Grundlage des Mimikrykonzeptes erklären können.

Auch für *V. bombylans* kann die Entstehung des mimetischen Polymorphismus auf unterschiedliche und wechselnde Vorbildverhältnisse zurückgeführt werden, wobei durch disruptive Selektion distinkte Nachahmer selektioniert und verbessert wurden.

Da bei *V. bombylans* kein morphenspezifisches Wirtsfindeverhalten nachgewiesen werden konnte (vgl. Kap. 4.2.6), ist es wahrscheinlich, daß der mimetische Farbpolymorphismus durch Freßfeinde im Rahmen einer Bateschen Mimikry stabilisiert wird.

10.4 Freßfeinde und Vorbilder

Von der Schar potentieller Freßfeinde wie insektivore Vögel, Kleinsäuger, Eidechsen, Froschlurche, Spinnen und räuberische Insekten (z.B. Raubfliegen und Wespen), dürften Vögel als Räuber für größere Insekten eine Hauptrolle spielen (RETZENMEYER, 1970; EVANS & WALDBAUER, 1982).

Im Fall einer Bateschen Mimikry müssen wirksame Vorbilder für diese Freßfeinde wehrhaft und/oder ungenießbar sein. Dabei genügt es schon, wenn diese Modelle dadurch einen relativen Schutz erfahren. Durch spezialisierte Wespen- und Hummeljäger wie z.B. Wespenbussard, Bienenfresser, grauer Fliegenschwärmer und Rotrückenschwärmer gibt es auch für Wespen und Hummeln keinen absoluten Schutz (MOSTLER, 1935).

In Versuchen konnte gezeigt werden, daß insektivore Vögel Hymenopteren meiden, nachdem sie mit diesen Erfahrungen gemacht hatten. Bei Fütterungsversuchen spieen Vögel das Futter wieder aus, wenn diesen die Innereien aus den Abdomina von Wespen (*Paravespula*) und Bienen (*Apis mellifera*) beigegeben wurden (MOSTLER, 1935; LIEPELT, 1963); gleiche Reaktionen fanden auch EVANS und WALDBAUER (1982) beim Verfüttern von *Bombus pensylvanicus* an Rotschulterstärklinge (*Agelanus phoenicus*). Selbst wenn der Giftstachel dieser Insekten nicht unmittelbar zum Einsatz kam, wurden sie von den Vögel nicht gefressen. In den Versuchen von MOSTLER (1935) zeigten verschiedene Vögel (Rotkehlchen, Gartenrotschwanz, Mönchsgrasmücke, Wiesen-schwärmer, Heckenbraunelle und Dorngrasmücke) zwar keine Ablehnungs- und Meidereaktionen nach dem Genuß der Eingeweide von Hummelarbeiterinnen (*B. rufellus*, *B. variabilis*), jedoch waren naive Vögel nach dem Fressen einer vollständigen Hummel sehr erschöpft und zeigten später kein Interesse mehr an entsprechenden Hummeln.

DAVIES (1977) fand, daß auch bei grauen Fliegenschnäppern (*Muscicapa striata*), die wehrhafte Hymenopteren fressen können, Hummeln nur 1.4% der Nahrung ausmachten, obwohl sie 10.1% der verfügbaren Futterinsekten darstellten. DAVIES führt dies auf den großen Zeitverlust zurück, den die Vögel bei der Entstachelung von Bienen und Wespen in Kauf nehmen müssen ("optimal foraging").

Die Tiere lernen diese Insekten als ungenießbare Beuteobjekte zu meiden und assoziieren mit der negativen Erfahrung bestimmte Signale wie z.B. Farbe, Musterung, Geräusche und Verhalten der vermeintlichen Beute (WICKLER, 1968; EDMUNDS, 1974; VANE-WRIGHT, 1980). Dabei können besonders auffallende Farbmusterungen - wie bei den sog. Warnfärbungen ja gegeben - diese Assoziation erleichtern (RETTENMEYER, 1970).

Neben erlernten Meidereaktionen können auch angeborene Meidetendenzen vorliegen. So lehnten junge Stare in Versuchen warnfarbig schwarz-gelb gemusterte Insektenattrappen anfangs häufiger ab als einfarbig grün, braun oder gelb gefärbte Attrappen (SCHULER, 1982). In Wahlversuchen pickten zwar unerfahrene Hühnerkücken anfangs gelb-schwarz sowie grün bemalte Mehlwürmer an, fraßen jedoch nur die grünen Futtertiere. Die beobachtete Hemmreaktion gegenüber schwarz-gelber Beute konnte auf die optische Wirkung der Färbung und nicht auf geschmackliche Unterschiede zurück geführt werden. In Dressurversuchen lernten die Hühnerkücken sehr leicht vergällte schwarz-gelbe Mehlwürmer abzulehnen und unvergällte grüne zu fressen. Im reziproken Versuch mieden sie jedoch nicht nur vergällte grüne, sondern in gleichem Maße auch die genießbaren mit schwarz-gelber Musterung (SCHULER & HESSE, 1985).

Typische Warnfärbungen wie schwarz-gelb oder rot-schwarz sind v.a. an die Adresse von Wirbeltieren gerichtet.

10.5 Wirksamkeit der Täuschung

Die Wirksamkeit der optischen Nachahmung einer Wespen-, Bienen- oder Hummeltracht durch Syrphiden im Sinne der Mimikry-Hypothese konnte MOSTLER (1935) als erster überzeugend darlegen. In seinen Versuchen mieden verschiedene Singvogelarten wespen-, bienen- und hummelähnliche Syrphiden nachdem sie zuvor mit den entsprechenden Vorbildern Erfahrungen gemacht hatten (vgl. Versuchsbeschreibung). Noch unerfahrene Jungvögel fraßen die verschiedenen

Hymenopteren-Nachahmer zu annähernd 100%. Da die mimetischen Syrphiden für die Vögel offensichtlich genießbar waren, kann es sich bei der Nachahmung nicht um eine Müllersche Mimikry handeln.

Als Hummel-Nachahmer (Mimeten) verwendete MOSTLER in seinen Versuchen die Farbmorphen Vbp (terrestris-Typ) und Vbb (lapidarius-Typ) von *Volucella bombylans*. Obgleich er für diese Experimente nur 25 Fliegen zur Verfügung hatte und demzufolge nur kleine Versuchszahlen zustande kamen, sind die Ergebnisse in ihrer Tendenz deutlich. Zur Veranschaulichung werden sie in Tabelle 29 zusammenfassend aufgeführt.

Versuchsbeschreibung: Die Versuche wurden in einer Zimmervoliere durchgeführt. Die Versuchsvögel (Wildfänge) wurden erst nach einer Gewöhnungszeit von 2-3 Wochen zu den Versuchen herangezogen. Als unerfahrene Vögel dienten Jungvögel, die 5-7 Tage nach dem Schlupf aus dem Nest genommen wurden und dann nur in-differentes Futter erhielten.

Die verschiedenen Vogelarten waren: Gartenrotschwanz, Rotkehlchen, Nachtigall, Mönchsgrasmücke, Dorngrasmücke, Gartengrasmücke, Wiesenschmätzer, Trauerfliegenschnäpper und Rohrammer.

Folgende Hymenopteren und Syrphiden wurden getestet:

Hymenopteren (Vorbild)	Syrphiden (Nachahmer)
<i>Apis mellifera</i>	<i>Eristalomya tenax</i> <i>Eristalis arbustorum</i>
<i>Paravespula vulgaris</i> <i>Paravespula germanica</i>	<i>Sarcomya borealis</i> <i>Chrysothorax festivum</i> <i>Helophilus trivittatus</i> <i>Myathropa florea</i>
<i>Bombus lapidarius</i> <i>Bombus ruderarius</i>	<i>Volucella bombylans</i> (Vbb)
<i>Bombus terrestris</i> <i>Bombus hortorum</i>	<i>Volucella bombylans</i> (Vbp)

Außer in den Versuchen zur Genießbarkeit der Eingeweide von Vorbild und Nachahmer wurden die Insekten lebend in die Voliere gegeben, wo sie auch umherfliegen oder laufen konnten. In dem Flugkäfig befanden sich meist mehrere Vögel. Die Überprüfung der Testbereitschaft erfolgte vor und nach jedem Versuch durch einen dargebotenen Mehlwurm. Jeweils mindestens 2 Stunden vor und nach einem Versuch erhielten die Vögel keine Mahlzeit.

Tab. 29: Ergebnisse der Fütterungsversuche mit unerfahrenen Jungvögeln und Vorbilderfahrenen Jung- und Altvögeln, Hummeln und *Volucella bombylans* (aus MOSTLER, 1935).

- + *Volucella* wird von einem Vogel angegriffen und gefressen
- *Volucella* bleibt unbehelligt
- * mehrere Hummeln mit mehreren *Volucellen* wurden gleichzeitig oder kurz nacheinander angeboten
- n Anzahl der Versuche und Reaktionen einzelner Vögel

Versuchsvogel	Reaktion	
	+	-
Jungvogel unerfahren (n = 4)	4	
Jungvogel mit Vorbilderfahrung (n = 5)		5
Altvogel (n = 5)		5
Altvogel * (n = 24)	4	20

MOSTLER kommentiert seine Versuchsergebnisse wie folgt:
 " Die Konvergenzerscheinungen in Form, Farbe, Flugart und Summ-
 tönen rufen beim Vogel demnach dieselben Verwechselungen wie
 beim unbefangenen menschlichen Beobachter hervor".

Bereits POCOCK (1911) war von der Wirksamkeit der Täuschung
 von *V. bombylans* überzeugt. Auch in seinen Versuchen mieden ver-
 schiedene Vögel die Fliegen, nachdem sie zuvor mit dem Vorbild
Bombus hortorum Erfahrung gemacht hatten. Es gab jedoch kriti-
 sche Einwände gegen seine Versuche, da er tropische Zoovögel
 verwendete, die Testinsekten den zahmen Vögeln mit der Hand oder
 Pinzette anbot und zu wenige Versuche unternommen hatte.

In neueren Versuchen von EVANS & WALDBAUER (1982) wurde die
 mimetische Wirksamkeit der Hummelähnlichkeit bestätigt. Der
 Hummelmimet *Mallota bautias* (Syrphidae) wurde in gleichem Maße
 wie das Vorbild *Bombus pennsylvanicus* sowohl von Wildfängen als
 auch von Vorbilderfahrenen Jungvögeln des Rotschulterstärklings
 gemieden.

Nicht nur bei Vögeln, sondern auch bei Kröten konnte die
 Wirksamkeit der Hummelmimikry nachgewiesen werden. Kröten (*Bufo*
terrestis), die mit dem Vorbild *Bombus americanorum* bereits Er-
 fahrungen gemacht hatten, mieden signifikant häufiger die Nach-
 ahmerfliege *Mallophora bomboides* (Asilidae) als unerfahrene
 Tiere (BROWER et al, 1960).

Neben der Wirkung optischer Signale kann für alle diese Fälle auch der Einfluß akustischer Reize angenommen werden. In Versuchen von BROWER & BROWER (1965) wurden entflügelte und nicht summende Schwebfliegen (*Eristalis*) von Kröten häufiger gefressen als summende Tiere. Die Flugttöne von *Eristalis tenax* haben nur geringfügig niedrigere Frequenzen als die von Honigbienen (BUSNEL, 1963). GAUL (1952) sieht in der Übereinstimmung der Flügeltonfrequenzen der wespenähnlichen Schwebfliege *Spilomya hamifera* (147 Hz) und der Wespe *Dolichovespula maculata* (150 Hz) ein Beispiel für Audio-Mimikry.

Der Erfolg der Täuschung ist von der Fähigkeit des Beuteträuers abhängig, Modell und Nachahmer zu unterscheiden. Diese wird z.B. durch die Verfügbarkeit von nicht-nachahmerähnlicher Alternativbeute beeinflusst. Bei reichlichem Beuteangebot konzentriert sich der Räuber auf die schmackhafte Alternative. Erst wenn diese Beute knapp wird, unterscheidet ein Räuber genauer zwischen Modell und Nachahmer, wobei der Schutz der Nachahmer vermutlich stärker als der der Modelle abnimmt. Dabei entsteht ein verstärkter Selektionsdruck auf den Nachahmer, der dann zur verbesserten Modellähnlichkeit führt (SCHULER, 1974).

Nachahmer und Modell können auch zeitlich getrennt vorkommen. WALDBAUER et al. (1971; 1977; 1985) fanden, daß in verschiedenen Gebieten Nordamerikas die Mehrzahl der wespen- und hummelimitierenden Dipteren im Frühjahr auftreten, während dieser Zeit ist jedoch die Anzahl der entsprechenden Vorbilder noch gering. Die Autoren interpretieren diese asynchrone Phänologie als Ergebnis einer Selektion, die durch die flügge werdenden Jungvögel bestimmt wird. Die Mimeten haben ihr Aktivitätsmaximum bereits nahezu beendet, wenn die Jungvögel die Nester verlassen. Diese werden dann vornehmlich mit den ungenießbaren Vorbildern konfrontiert. Die so erworbene Erfahrung ist noch vorhanden, wenn die Vögel aus den Winterquartieren zurückkehren und schützt die dann vorhandenen Nachahmer.

10.6 Zur Frage der Aggressiven Mimikry

Nach den Ergebnissen der angeführten Versuche mit potentiellen Freßfeinden und Wespen- und Hummelnachahmern (vgl. Kap. 10.4; 10.5) kann für die mimetischen *Volucella*-Arten die Ausbildung

und die Wirksamkeit einer Bateschen Schutz-Mimikry angenommen werden.

Jedoch erscheint es im Hinblick auf die besondere Situation der Eiablage und Larvalentwicklung bei *Volucella* zunächst nahe-liegend, die Mimikry der *Volucella*-Arten auch als eine spezielle Wirtsnachahmung zu deuten.

So wurde die auffallende Ähnlichkeit der Fliegen mit Wespen oder Hummeln schon von KIRBY & SPENCE (1817), WALLACE (1871) und KÜNCKEL D'HERCULAIS (1875) im Zusammenhang mit dem Eindringen der Fliegen in die Wirtsnester diskutiert. Sie nahmen an, daß etwa *Volucella bombylans* wegen ihres Hummelaussehens unbehelligt in die Wirtsnester gelangen kann. POULTON (1890; 1892a; 1892b) klassifizierte daher die Ähnlichkeit von *Volucella* zunächst als einen Fall von Aggressiver Mimikry (Auf Kritik von BATESON 1892 und nach eigenen späteren Beobachtungen beschreibt er dann in einer Arbeit von 1904 *Volucella* als Beispiel Batescher Mimikry).

Bei der Aggressiven Mimikry mit zwei beteiligten Arten wird das Vorbild vom Nachahmer getäuscht. Vorbild und Signalempfänger sind identisch (WICKLER, 1968). Beispiele dafür sind Räuber, die ihre Beute nachahmen oder Parasiten, die ihre Wirte imitieren und damit einen erhöhten Beute- bzw. Parasitierungserfolg erreichen. Dazu zählen zahlreiche Fälle von Ameisentäuschung, die auch als Wasmannsche Mimikry bezeichnet werden (WASMANN, 1925; RETTENMEYER, 1970).

Im Folgenden sind die beiden Mimikrysysteme Schutz- und Angriffs-Mimikry mit ihren Elementen für den Fall von *Volucella* schematisch dargestellt:

VORBILD	NACHAHMER	SIGNAL	EMPFÄNGER	MIMIKRY
Hummel/ Wespe	+ <i>Volucella</i>	Hummel/ Wespen- Aussehen	pot. Freß- feinde (z.B. Vogel)	Protektive = (Bates)
			Hummel/ Wespe	Aggressive = (Peckham)*

* Das Konzept der Angriffs- oder Aggressiven Mimikry stammt von E. G. PECKHAM (1889).

Ein Mimikrysystem kann nur entschlüsselt werden, wenn die einzelnen Elemente und deren Rollen bekannt sind. Dabei nimmt

der zu Täuschende oder Signalempfänger eine zentrale Stellung ein. Eine Klärung setzt sowohl umfassende Kenntnisse über die Lebensweise und die Wechselbeziehungen der Beteiligten, als auch Wissen über spezielle Wahrnehmungsleistungen des Empfängers voraus. Dies war jedoch im Rahmen dieser Arbeit nicht in vollem Umfang möglich. Dennoch erlauben die vorliegenden Untersuchungsergebnisse (Wirtsfindung, Nestbesuch und Larvalentwicklung) eine Diskussion über die Bedeutung und Wirksamkeit einer Angriffs-Mimikry bei *Volucella*.

Für den Fall einer Aggressiven Mimikry müssen folgende Kriterien und Bedingungen gegeben sein:

1. Wirts-Wespen und -Hummeln erkennen ihre Nestangehörigen v.a. an deren Aussehen oder Verhalten und unterscheiden danach am Nesteingang Nestmitglieder von Eindringlingen.
2. Die mimetischen *Volucella*-Arten werden von den entsprechenden Wirten nicht oder weniger häufig angegriffen als Nicht-Mimeten.
3. Im Fall von *V. bombylans* suchen die entsprechenden Formmorphen das ihnen adequate Vorbild (Morphenspezifität) als Wirt auf.
4. Die Larven führen eine räuberische oder parasitische Lebensweise und schädigen ihren Wirt.

zu 1 - Obwohl für soziale Bienen ein komplexes Form- und Farbsehen nachgewiesen werden konnte (Übersicht bei MENZEL, 1987), was auch für Wespen gelten dürfte, erfolgt die Erkennung von Nestangehörigen am Nesteingang in erster Linie olfaktorisch an deren spezifischem Nestgeruch (FREE, 1958; FREE & BUTLER, 1959; EDWARDS, 1980). Es ist naheliegend, daß auf die gleiche Weise auch Eindringlinge erkannt werden können. Danach wäre zu erwarten, daß auch *Volucella*-Weibchen, als mimetisches Signal zur Nestinvasion, eine Nestgeruchimitation verwenden.

Einsatz und Bedeutung einer optischen Mimikry der *Volucella*-Weibchen sind im Rahmen des Nestbesuches auf den Aufenthalt der Fliegen im Nesteingangsbereich beschränkt, denn die Wahrnehmung und Wirkung der Farbmuster ist wegen der Dunkelheit in Nestgang und Nesthöhle nicht möglich.

zu 2 - *V. bombylans*-Weibchen verweilen durchschnittlich 24 Minuten in unmittelbarer Nähe (≤ 20 cm) vor dem Nesteingang,

bevor sie in die Nesthöhle eindringen (vgl. Kap. 4.1.1). Reaktionen von Hummeln während dieser Situation in Form von Anflügen (ohne Landung) auf die Fliegen konnten zwar nur äußerst selten beobachtet werden, jedoch war dies auch bei nicht hummelähnlichen Insekten wie z.B. Skorpionsfliegen, Fleischfliegen und Feldheuschrecken der Fall. Auch genadelte Schwebfliegen mit Wespenzeichnung, Wespen und andere Insekten, die neben die Hummelneusteingänge gebracht (ca. 3 cm neben dem Flugloch) wurden, wurden von den Hummeln nicht erkennbar beachtet (vgl. Kap. 5.1.1). Da die Hummelarbeiterinnen im äußeren Eingangsbereich ihrer Nester auch gegenüber nicht mimetischen Insekten so wenig Interesse zeigten, konnte ein möglicher Täuschungserfolg der *Volucella*-Weibchen als "Fliege im Hummelpelz" nicht nachgewiesen werden. Eine Täuschung ist in dieser Situation vermutlich auch gar nicht nötig.

zu 3 - Eine eventuelle Bedeutung der optischen Wirtsnachahmung im Hinblick auf eine Aggressive Mimikry kann im Fall von *V. bombylans* auch am Verhalten der Fliegenweibchen aufgezeigt werden. Danach sollten die Weibchen der unterschiedlichen Farbmorphen diejenigen Hummelarten aufsuchen, die ihrer jeweiligen Farbmorphe entsprechen. In verschiedenen Wahlversuchen konnten jedoch keine Anzeichen einer Morphenspezifität festgestellt werden (vgl. Kap. 4.2.6). *Volucella*-Weibchen besuchten ebenso häufig und erfolgreich Hummelarten eines nicht adäquaten oder unähnlichen Farbmustertypes.

zu 2 - Nach den vorliegenden Beobachtungen und Versuchen (vgl. Kap. 5.1.1) dringen *V. bombylans*-Weibchen nur dann erfolgreich in Hummelnester ein, wenn sich keine Hummel im Eingangsbereich und Gang des Nestes befindet. Die Fliegen meiden damit den direkten Kontakt mit Hummelarbeiterinnen. In Einzelbeobachtungen, bei denen *V. bombylans*-Weibchen mit Hummeln im Nestbereich zusammenkamen, wurden die Fliegen angegriffen. Wenn es ihnen nicht gelang, sich im Nestmaterial in Sicherheit zu bringen wurden sie von den Hummeln abgestochen.

Daß die Behaarung als taktiles Signal oder Summ-Geräusche als akustische Reize im Sinn der Angriffs-Mimikry bei Begegnungen innerhalb des Nestes eine Rolle spielen, erscheint sehr unwahrscheinlich, kann aber mit diesen Beobachtungen allein noch nicht ausgeschlossen werden.

So nahm GABRITSCHESKY (1924) an, daß die Hummeln durch das Summen eines im Nest angegriffenen *Volucella*-Weibchen weniger aggressiv reagieren. FISHER & WEARY (1988) konnten ein "buzzing" von *Psithyrus*-Weibchen in den Wirtsnestern aufnehmen und vermuten, daß diese Töne zur Subordination der Hummelarbeiterinnen eingesetzt werden.

zu 2 - Die wespenähnliche *Volucella inanis* sucht zur Eiablage Nester von *Paravespula* auf. Bei der Anwesenheit von Wächtern - was in der Regel der Fall ist - dringen die Fliegenweibchen nicht in das Nestinnere vor, sondern legen ihre Eier im äußeren Eingangsbereich ab, wo sich keine Wächter befinden (vgl. Kap. 5.2.1). Bereits bei geringer Annäherung einer Wespe flüchten die fluggewandten Fliegen. Dieses Verhalten wird plausibel, wenn man die unterschiedlichen Reaktionen der Wespen gegenüber Weibchen von *V. inanis* und *V. pellucens* betrachtet.

Während sich die nicht mimetischen Weibchen von *V. pellucens* im Nesteingang in unmittelbarem Kontakt zu den Wächtern und innerhalb der Nesthöhle aufhalten können, ohne von den Wespen angegriffen zu werden, werden die Weibchen von *V. inanis* unter heftigen Intensionen abgetötet (vgl. Kap. 5.2.1).

Daraus ließe sich für *V. inanis* die Notwendigkeit ableiten, durch optische Wespenähnlichkeit diesen Angriffsdruck zu mindern, wenn dieser außerhalb des Nestes überhaupt noch besteht.

Da Wespen häufiger den weiteren Umkreis (bis ca. 10 cm) ihres äußeren Nestzuganges, außerhalb des "Wächterringes" im Nesteingang, inspizieren, als dies bei Hummeln der Fall ist, werden z.B. größere Insekten, die sich in diesem Bereich aufhalten, auch wahrgenommen und angegriffen. Jedoch dauerte es hier bis zur Entdeckung sowohl mimetischer als auch nicht mimetischer "Zaungäste" meist länger als z.B. ein *V. inanis* Weibchen zur Eiablage benötigt. In einigen Fällen wurden genadelte Insekten überhaupt nicht beachtet (2 Stunden). Danach erscheint es auch hier eher unwahrscheinlich, daß *V. inanis* Weibchen durch ihre Wespenähnlichkeit bessere Chancen zur Eiablage haben.

zu 4 - Die Aufmerksamkeit eines Signalempfängers und damit der Selektionsdruck auf den Nachahmer wird auch durch den Nachteil, den er mit der Täuschung erfährt, bestimmt. Damit stellt sich mit der Frage nach dem Mimikrysystem zwischen *Volucella* und Hummeln bzw. Wespen die Frage nach dem Nachteil, den die Wirte

haben und damit nach der Lebensweise der Fliegenlarven und ihrer Beziehung zum Wirt.

Die Entwicklung und Wirtsbeziehung der Larven ist bei den *Volucella*-Arten unterschiedlich. Während sich die Larven von *V. inanis* als Parasitoide von Wespenlarven ernähren, leben die Larven von *V. bombylans* und *V. pellucens* vorwiegend vom Detritus, der in Hummel- bzw. Wespennestern anfällt (vgl. Kap. 8). Eine Schädigung des Wirtes ist daher bei *V. inanis* offensichtlich, bei *V. bombylans* und *V. pellucens* indessen eher unwahrscheinlich (es fehlt ein quantitativer Nachweis).

Möglicherweise tragen letztere sogar zur Reinigung der Nesthöhle und Verminderung der Infektion mit pathogenen Wirtsflagellaten bei, so daß ihre Anwesenheit einen Vorteil für den Wirt bedeuten könnte (bereits J.H. FABRE äußerte diese Vermutung, er bezog sich dabei allerdings auf die Larven von *V. inanis*; in SHARP, 1901). Danach sind nur bei *V. inanis* die Notwendigkeit und die Bedingungen zur Entwicklung oder Stabilisierung einer Wirtstäuschung gegeben, während bei *V. bombylans* und *V. pellucens* seitens des Wirtes kein Selektionsdruck zu deren Abwehr bestünde.

Der auffallende Angriffsschutz der *V. pellucens* Weibchen (vgl. Kap. 5.2.1) könnte dann auch nicht als Angriffs-Mimikry mit z.B. olfaktorischen Signalen verstanden werden.

In den bekannten Beispielen Aggressiver Mimikry, bei denen die Mimeten den Wirtsgeruch nachahmen, leben diese als Räuber von ihren Wirten, wie der Staphylinide *Trichopsenius frosti* bei Termiten (HOWARD et al, 1980), der Scarabaeide *Myrmecaphodius excavaticollis* (VANDER MEER & WOJCIK, 1982) oder die Larven einiger Arten der Syrphidengattung *Microdon* (GARNETT et al, 1985) bei Ameisen.

Auch für die Möglichkeit einer Wirtsmimikry der *Volucella*-Larven, wie sie z.B. bei den Larven der Wespe *Echthrodape africana* in Nestern von südafrikanischen Pelzbielen (*Braunsapis*) (MICHENER, 1969) oder bei den zuvor schon einmal angeführten *Microdon*-Larven vorkommt, gibt es keine Evidenzen.

Im Unterschied zu den Wespen- und *Microdon*-Larven, die Larven bzw. Puppen ihrer Wirte so perfekt imitieren, daß sie von den Imagines wie die eigene Brut behandelt werden, meiden *Volucella*-Larven die Wirtsimagines.

Die Larven von *V. bombylans* und *V. pellucens* halten sich außerhalb des eigentlichen Brutraumes auf. *V. inanis*-Larven befinden sich zwar in den besetzten Brutzellen, können sich hier aber so unter den Wespenlarven verbergen, daß sie nicht in direkten Kontakt mit den Wespenarbeiterinnen geraten (vgl. Kap. 6).

Für die mimetischen *Volucella*-Arten konnte die Wirksamkeit einer Aggressiven Mimikry weder aufgezeigt noch wahrscheinlich gemacht werden (vgl. SPEISER, 1908; 1939).

Auch für andere Beispiele, bei denen neben einer protektiven auch eine aggressive Mimikry möglich erscheint, konnte der Nachweis einer Angriffs-Mimikry bisher noch nicht erbracht werden. Dies gilt auch für einen mit der Situation von *Volucella* vergleichbaren Fall.

Es ist bekannt, daß Vertreter der afrikanischen Asilidengattung *Hyperechia* Bienen der Gattung *Xylocopa* ähneln, die zugleich zu ihrer Beute zählen und in deren Nestern sich die *Hyperechia*-Larven von der Bienenbrut ernähren (POULTON, 1927a; 1927b). Inwieweit aber hier das Vorbild auch als Signalempfänger fungiert ist völlig ungeklärt. So konnte auch gezeigt werden, daß mimetische Asiliden der Gattung *Mallophora* ihre Vorbildhummeln (BROWER et al, 1960) zwar erfolgreich erbeuten, ob die Hummeln aber getäuschte Opfer sind, bleibt offen.

Da für die mimetischen *Volucella*-Arten ihre Wirte gleichzeitig Vorbilder sind, erscheint es zunächst plausibel, diese Ähnlichkeit im Zusammenhang mit der Wirtsbeziehung zu sehen, und als Aggressive Mimikry zu interpretieren.

Andererseits bedingt diese Wirtsspezifität auch eine entsprechende Vorbildsituation für eine Batesche Mimikry, da sich die *Volucellen* nur dort vermehrt entwickeln können, wo ihre Wirte (Vorbilder) auch zahlreich vertreten sind. Es ist daher sinnvoll seinen Wirt zu imitieren, da man mit ihm mit hoher Sicherheit zusammen vorkommt.

Dies gilt in ähnlicher Weise für die verschiedenen *Psithyrus*-Arten, die ihren Wirtshummeln in der Farbmusterung umso ähnlicher sind, je wirtsspezifischer sie sich verhalten, und deren Farbmusterkonvergenz als Müllersche Mimikry angesehen wird (REINIG, 1935; 1969; PLOWRIGHT & OWEN, 1980).

Die Wespen- und Hummelähnlichkeit bei *Volucella* kann, ebenso wie die zahlreicher anderer wesen- und hummelimitierender Syrphiden, die keine direkten Beziehungen zu ihren Vorbildern besitzen, als Schutz-Mimikry erklärt werden. Dies gilt auch für den mimetischen Polymorphismus der Farbmuster bei *V. bombylans*. Eine Anzahl anderer Syrphidenarten (*Criorhina ranunculi*; *Eristalis intricarius*; *Merodon equestris*) besitzen einen vergleichbaren Farbmusterpolymorphismus, obgleich sich ihre Larven nicht in Hummelnestern, sondern in pflanzlichen Substraten entwickeln.

11. ANHANG: HUMMEL- UND WESPENVÖLKER

Im Nachfolgenden werden die Hummel- und Wespenvölker, die als Wirts- und Versuchsnester dienten, tabellarisch aufgeführt.

Da die meisten Hummelnester noch vor dem Auftreten der Volucella-Weibchen ausgegraben wurden, konnte hier keine natürliche Besiedelung durch *V. bombylans*-Larven erfolgen.

Die Wespenester stammten aus der Umgebung von Freiburg i.Br. (Ebene und Vorbergzone).

Tab. 30: Hummel- (Bombus) Völker bzw. Nester.

- D: Datum der Nestgründung bzw. Bergung des Nestes
 N: L = Nestgründung in Holznistkasten im Labor
 F = Nest aus dem Freiland
 O: Herkunft der Königin bzw. Fundort des Nestes
 Fr = Umgebung von Freiburg
 E = Elsaß (Braunskopf)
 M = Mursenas (Mathon)
 Z: Zahl der Arbeiterinnen zum Zeitpunkt der Bergung
 B: Besonderheiten wie z.B. Parasitierung durch *Psithyrus* oder Vorhandensein von *Volucella bombylans*-Larven
 *: Nest war bereits vor der Bergung zerstört

	D	N	O	Z	B
1 <i>B. lucorum</i>	14.4.82	L	Fr	-	-
2 <i>B. terrestris</i>	14.7.83	F	M	2	-
3 <i>B. terrestris</i>	4.7.84	F	M	0	<i>Psithyrus</i>
4 <i>B. terrestris</i>	4.7.84	F	M	0	<i>Aphomia</i>
5 <i>B. terrestris</i>	4.7.84	F	M	0	-
6 <i>B. terrestris</i>	29.6.85	F	M	6	9 <i>V. bombylans</i>
7 <i>B. terrestris</i>	16.4.86	L	Fr	-	-
8 <i>B. terrestris</i>	10.4.86	L	Fr	-	-
9 <i>B. hortorum</i>	20.7.83	F	M	6	Mutilidae
10 <i>B. lapidarius</i>	29.5.82	F	Fr	35	-
11 <i>B. lapidarius</i>	20.4.85	L	Fr	-	-
12 <i>B. lapidarius</i>	15.4.86	L	Fr	-	-
13 <i>B. lapidarius*</i>	3.7.86	F	E	12	<i>Psithyrus</i>
14 <i>B. mastrucatus</i>	6.7.83	F	M	0	-
15 <i>B. mastrucatus</i>	6.7.83	F	M	0	10 <i>V. bombylans</i>
16 <i>B. mastrucatus</i>	6.7.83	F	M	0	-
17 <i>B. mastrucatus</i>	13.7.83	F	M	0	7 <i>V. bombylans</i>
18 <i>B. mastrucatus</i>	4.7.84	F	M	0	-

	D	N	O	Z	B	
19	B. mastrucatus	4.7.84	F	M	0	15 V. bombylans
20	B. mastrucatus	19.7.84	F	M	6	Mutilidae
21	B. mastrucatus	29.6.85	F	M	6	9 V. bombylans
22	B. mastrucatus	29.6.85	F	M	0	-
23	B. mastrucatus	29.6.85	F	M	0	Mutilidae
24	B. mastrucatus*	8.8.85	F	M	9	7 V. bombylans
25	B. pratorum	27.5.83	F	Fr	5	Psithyrus
26	B. pratorum*	10.8.85	F	M	7	-
27	B. sicheli	5.8.86	F	M	50	-
28	B. pyrenaeus	21.7.83	F	M	40	V. bombylans
29	B. mendax	10.8.85	F	M	12	V. bombylans
30	B. monticola	29.6.85	F	M	23	-
31	B. monticola	29.6.85	F	M	3	Psithyrus
32	B. pascuorum	15.5.82	F	Fr	0	-
33	B. pascuorum	20.5.84	F	Fr	9	-
34	B. mesomelas	9.7.83	F	M	2	-
35	B. mesomelas	5.8.86	F	M	30	179 V. bombylans
36	B. hypnorum	25.5.82	F	Fr	8	Aphomia

Tab. 31: Wespen- (Paravespula, Dolichovespula, Vespa) Völker
bzw. Nester.

D: Datum der Nestbergung

T: Nesttyp - U = Nest im Boden; O = Dachbodennest

H = freies Hängenest; K = Nest in Vogelnistkasten

Vp: Volucella pellucens

Vz: Volucella zonaria

Vi: Volucella inanitis

*: Nest war bereits vor der Bergung zerstört

		D	T	Vp	Vz	Vi
1	<i>P. vulgaris</i>	31.8.84	O	-	-	-
2	<i>P. vulgaris</i>	29.8.85	O	-	-	-
3	<i>P. vulgaris</i>	18.10.85	O	-	-	+
4	<i>P. vulgaris</i>	15.8.86	U	+	-	-
5	<i>P. vulgaris</i> *	27.8.86	U	+	-	+
6	<i>P. vulgaris</i>	1.9.86	O	-	-	+
7	<i>P. vulgaris</i>	3.10.86	U	+	-	-
8	<i>P. vulgaris</i>	3.10.86	U	+	-	-
9	<i>P. vulgaris</i>	21.10.86	U	+	-	-
10	<i>P. vulgaris</i>	29.7.87	U	+	-	-
11	<i>P. germanica</i>	4.10.85	O	-	-	+
12	<i>P. germanica</i> *	28.8.86	U	-	+	-
13	<i>P. germanica</i>	3.9.86	O	-	-	-
14	<i>P. germanica</i>	4.9.86	O	-	-	+
15	<i>P. germanica</i>	8.10.86	U	+	-	+
16	<i>P. germanica</i>	31.10.86	O	-	+	+
17	<i>D. norvegica</i>	29.8.85	H	-	-	-
18	<i>D. norvegica</i>	5.9.85	H	-	-	-
19	<i>D. norvegica</i>	8.9.85	H	-	-	-
20	<i>D. norvegica</i>	1.8.86	H	-	-	-
21	<i>D. norvegica</i>	24.8.87	H	-	-	-
22	<i>D. media</i>	10.9.86	H	-	-	-
23	<i>D. media</i>	12.8.87	H	-	-	-
24	<i>V. crabro</i>	17.9.84	K	-	-	-
25	<i>V. crabro</i>	28.8.85	H	-	-	-
26	<i>V. crabro</i>	14.8.86	K	-	-	-
27	<i>V. crabro</i>	10.9.86	K	-	-	-

12. ZUSAMMENFASSUNG

Die Entwicklung und Lebensweise der einheimischen Arten der Schwebfliegengattung *Volucella* (*V. bombylans*, *V. pellucens*, *V. inanis*, *V. zonaria*), deren Larven in den Nestern von Hummeln oder sozialen Wespen vorkommen, wurde im Hinblick auf ihre Wirtsbeziehungen vergleichend untersucht.

Ziel der Arbeit war es, die wirtsspezifischen Anpassungen und Strategien der verschiedenen *Volucella*-Arten für die Wirtsfindung, den Aufenthalt im Wirtsnest sowie die Lebensweise der Larven herauszufinden und mögliche Unterschiede zwischen den Arten aufzuzeigen. Die Bedeutung und Wirksamkeit der mimetischen Ähnlichkeit der Fliegen mit ihren Wirten - Hummel- bzw. Wespenmimikry - sollte im Hinblick auf das erfolgreiche Eindringen in deren Nester diskutiert werden.

Die Volucellen (Imagines) sowie die Hummel- und Wespennester (Wirte) stammten aus dem Freiland, letztere wurden in Holznistkästen angesiedelt. Die Fliegenlarven wurden sowohl im Labor als auch in Wirtsnestern (Holznistkästen) gehalten. Die Untersuchungen zur Wirtsfindung und zum Nestbesuch der *Volucella*-Weibchen wurden v.a. anhand von Verhaltensbeobachtungen und -Versuchen im Freien (Gazekäfig) durchgeführt. Morphologische Untersuchungen an Antennen der Imagines, an Eiern sowie an der Cuticula und dem Cephalopharyngealskelett der Larven erfolgten licht- und raster-elektronenmikroskopisch.

- » Wirtsfindung « Zur Eiablage suchen *Volucella*-Weibchen die Nester ihrer Wirte auf. Der Wirtsduft in Verbindung mit den Wirtsimagines erwies sich als wesentlicher auslösender Reiz, der die Wirtsfindung und Wirtserkennung ermöglicht.
- Duft von Hummelarbeiterinnen und/oder Hummelnestgeruch löst bei *V. bombylans*-Weibchen ein spezifisches Verhalten aus: intensives Putzen und Ausstülpen des Legeapparates. Weibchen zeigen dieses Verhalten auch unter natürlichen Bedingungen in der Nähe eines Hummelnesteingangs bevor sie in ein Nest eindringen.
 - *V. bombylans*-Weibchen nähern sich einer solchen Duftquelle gerichtet. Sie können somit allein olfaktorisch den Eingang eines Hummelnestes finden (im Umkreis von ca. 1m).
 - *V. bombylans*-Weibchen zeigten ohne Hummelduft weder Reaktionen auf optische Reize in Form von Hummeln, die hinter Plexiglas flogen, noch auf Nestanflugeräusche als akustische Reize.

- Die Weibchen von *V. pellucens* und *V. inanis* reagieren auf Wirtsnestduft (Wespennest) ebenfalls mit dem Ausstülpen des Legeapparates, jedoch begeben sie sich nicht zur Duftquelle. Vermutlich benötigen die Tiere zusätzlich Wespen als optischen Auslöser.
 - Bei *V. bombylans* konnte kein morphenspezifisches Wirtsfinderverhalten gefunden werden. Sie dringen, unabhängig vom Farbmustertyp der jeweiligen Hummelart, in die Nester ein.
 - Die auffallend starke Fiederung der Arista, die nur bei den Weibchen von *V. bombylans* auftritt (sexualdimorph), wird als Anpassung an den Besuch in Hummelnestern interpretiert. Sie könnte neben einem mechanischen Schutz des Funiculus zur taktilen und akustischen Orientierung im verzweigten Nestgang dienen.
- » Nestbesuch « Hummeln und Wespen verteidigen ihre Nester gegenüber Eindringlingen. Während sich in den Eingängen von Wespennestern in der Regel mehrere Wächterinnen aufhalten, kommt dies bei Hummeln nur in sehr individuenreichen Völkern vor. Die *Volucella*-Weibchen der verschiedenen Arten haben unterschiedliche Strategien, um in die Wirtsnester zu gelangen und lösen bei den Wirtsimages unterschiedliche Reaktionen aus.
- Die Weibchen von *V. bombylans* halten sich vor einem Nestbesuch durchschnittlich ca. 25 Minuten im Eingangsbereich eines Hummelnestes auf. Sie meiden die Begegnung mit den Hummeln und dringen nur zwischen den Intervallen von ab- und anfliegenden Arbeiterinnen in den Nestgang ein. Am Nest angekommen, graben sie sich in die äußere Nestumhüllung (Mäusenestmaterial). Die Fliegenweibchen verlassen nach ca. 25 Minuten das Wirtsnest.
 - *V. pellucens*-Weibchen begeben sich bereits wenige Minuten, nachdem sie sich dem Flugloch eines Wespennestes genähert haben, mit dem Strom ankommender Wespen in dieses hinein und verweilen dort auf der äußeren Nesthülle (ca. 30 Minuten).
 - *V. inanis*-Weibchen dringen bei normalem Flugbetrieb nicht in die Nesthöhle der Wespen ein und halten sich nur im äußeren Eingangsbereich auf.
 - Im Eingangsbereich und im Nest zeigen Wespen (*Paravespula*) gegenüber *Volucella*-Weibchen unterschiedliche Reaktionen:
 - *V. inanis*-Weibchen werden heftig angegriffen und totgestochen
 - *V. pellucens*-Weibchen werden nicht angegriffen

- Es wird diskutiert, inwieweit der Angriffsschutz von *V. pellucens*-Weibchen auf einer chemischen Wirtsnachahmung beruht, oder durch repellent oder aggressionshemmend wirkende Pheromone ermöglicht wird.

» Eier « Die Eier der untersuchten *Volucella*-Arten unterscheiden sich in Zahl, Größe, Form, Chorionstruktur und dem Ablegeort. Die im Vergleich zu *V. bombylans* (ca. 60) und *V. pellucens* auffallend hohen Eizahlen von *V. inanis* (ca. 300) werden als Risikoausgleich für hohe Larvenverluste gedeutet. Durch den Ablegeort - außerhalb des Wirtsnestes - sind die Eier weniger geschützt und die geschlüpften Larven müssen einen weiten Weg bis zur Wirtsbrut zurücklegen.

» Larven « Nach dem Aufenthaltsort innerhalb der Wirtsnester sowie dem Bau des Cephalopharyngealskelettes und des Verdauungstraktes ernähren sich die Larven von *V. bombylans*, *V. pellucens* und *V. zonaria* als Saprophage von dem anfallenden Nestdetritus. Sie können damit als *Kommensalen* in Hummel- und Wespennestern bezeichnet werden. Angriffe auf die Wirtsbrut wurden erst beobachtet, als sich die Wirtsstaaten bereits in Auflösung befanden und die Geschlechtstiere schon geschlüpft waren. Die Larven von *V. inanis* sind in ihrer Entwicklung weitgehend an die der Wirtsbrut angepaßt, von der sie sich als *Parasitoide* ernähren.

- Die verschiedenen Larvenstadien von *V. bombylans*, *V. pellucens* und *V. zonaria* haben jeweils einen gleichen äußeren Habitus. Mit der Ausbildung eines Mandibularlobenkomplexes, eines cibarialen Filterapparates und langer Caeca besitzen ihre Larven typische Merkmale saprophager Syrphidenlarven.
- *V. bombylans*-Larven wurden nur in den Bodennestern von Hummeln gefunden, wo sie sich im äußeren Nestmaterial sowie unterhalb des Nestes, jedoch außerhalb des eigentlichen Brutraumes, aufhalten.
- Larven von *V. pellucens* befanden sich nur in Bodennestern von *Paravespula vulgaris* und *P. germanica*. Sie halten sich im Bodenmaterial der Nesthöhle unterhalb der Öffnung der Nestkugel auf, wo Kot und Detritus aus dem Brutraum anfallen.
- Die Larvalentwicklung von *V. inanis* konnte aufgeklärt werden: Die Larven können sich sowohl in Erd- als auch in Dachbodennestern von *Paravespula vulgaris* und *P. germanica* entwickeln.

Im Unterschied zu den anderen Arten unterscheiden sich die einzelnen Larvalstadien deutlich in ihrer äußeren Gestalt (L2-Larve stark dorsoventral abgeflacht). Dies stellt eine Anpassung an den Aufenthalt in Zellen mit lebender Wirtsbrut dar. Das Fehlen eines funktionsfähigen cibarialen Filterapparates und kurze Caeca sind für die parasitische Ernährungsweise charakteristisch. L1- und L2-Larven ernähren sich ektoparasitisch von Wespenlarven des IV. bzw. IV. und V. Stadiums. Nachdem die maturen Wespenlarven die Zelle verdeckelt haben, häuten sich die Fliegenlarven zum L3- Stadium und saugen die mittlerweile als Praepupa vorliegende Wespe vollständig aus. Danach verlassen sie die Zelle und das Wespennest, um sich im umgebenden Erdreich zur Larvalruhe einzugraben.

» Evolution « Auf Grund der komplexen Larvalentwicklung und der Ableitung des Cephalopharyngealapparates von dem saprophagen Arten kann die parasitoide Lebensweise von *V. inanis* innerhalb der Gattung *Volucella* als abgeleitet angesehen werden. Das unterschiedliche Angriffsverhalten der Wespen (*Paravespula*) gegenüber den Imagines von *V. inanis* und *V. pellucens* wird als Reaktion (Anpassung) der Wirte auf die jeweils verschiedene Lebensweise der *Volucella*-Larven zurückgeführt. Da *V. inanis* als Parasitoid den Fortpflanzungserfolg eines Wespenvolkes verringern kann, besteht ein Selektionsdruck das Eindringen dieser Fliege zu verhindern. Während die saprophagen Larven von *V. pellucens* möglicherweise zur besseren Nesthygiene beitragen und daher willkommene Gäste sind.

» Mimikry « Die optische Hummel- oder Wespenähnlichkeit von *V. bombylans* bzw. *V. inanis* und *V. zonaria* stellen eine Schutz-Mimikry dar. Für eine Wirtstäuschung im Sinne einer Aggressiven Mimikry konnten keine Evidenzen gefunden werden.

Die Entstehung und Stabilisierung des mimetischen Polymorphismus bei *V. bombylans* kann als Anpassung an kleinräumig wechselnde Vorbildsituationen im Rahmen einer protektiven Mimikry erklärt werden.

13. LITERATURVERZEICHNIS

- AKRE, R.D.; RETTENMEYER, C.W. (1966): Behavior of Staphilinidae associated in the army ants (Formicidae: Ecitonini).
- J. Kans. Entomol. Soc. 39 (4): 745-782.
- AKRE, R.D.; TORGERSON, R.L. (1969): Behavior of Vatesus beetles associated with army ants (Coleoptera: Staphylinidae).
- Pan-Pac. Entomol. 45: 269-281.
- ALFORD, D.V. (1971): Bumble bee distribution maps scheme: progress report for 1970. - Bee world 52: 55-56.
- (1975): Bumblebees. - Davis-Poynter, London.
- ANTHON, H. (1943): Der Kopfbau der Larven einiger nematoceran Dipterenfamilien. - Spol. Zool. Mus. Haumiensis 3: 7-60.
- ARCHER, M. (1980): Population dynamics. - In: Social wasps. Rentokil, East Grinstead p: 172-207.
- ARNOLD, T.S. (1966): Biology of social wasps. Comparative ecology of the British species of social wasps belonging to the family Vespidae. - MSc. thesis, Univ. Lond.
- BASTIAN, O. (1986): Schwebfliegen (Syrphidae). - Neue Brehm Bücherei, Ziemsen, Wittenberg Lutherstadt.
- BATES, H.W. (1862): Contributions to an insect fauna of the Amazon Valley. Lepidoptera: Heliconidae. - Trans. Linne. Soc. London 23: 495-566.
- BATESON, W. (1892): The alleged "aggressive mimicry" of Volucella. - Nat. 1199 (46): 585-586.
- BATRA, S.W.T. (1965): Organisms associated with Lassioglossum zephyrum (Hymenoptera: Halictidae). - J. Kans. Entomol. Soc. 38: 367-389.
- BECKER, R. (1910): Zur Kenntnis der Mundteile und des Kopfes der Dipterenlarven. - Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. 29: 281-314.
- BENNET-CLARK, H.C. (1971): Acoustics of insect song. - Nat. 234 (3): 255-259.
- BENNET-CLARK, H.C.; EWING, A.W. (1970): The love song of the fruit fly. - Sci. American 223: 84-92.
- BHATIA, M.L. (1939): Biology, morphology and anatomy of aphidophagous syrphid larvae. - Parasitology 31: 78-129.
- BIEGEL, W. (1953): Zur Biologie und Ökologie sozialer Wespen. - Sitzber. d. Physikal.-med. Sozietät zu Erlangen 76: 115-153.
- BISCHOFF, W. (1924): Über die Kopfbildung der Dipterenlarven. - Arch. f. Naturg. 90 (8): 1-105.

- BLACKITH, R.E. (1957): Social facilitation at the nest entrance of Hymenoptera. - *Physiol. comp. Oecol.* 4: 388-402.
- BOHART, G.E.; STEPHEN, W.P.; EPPLEY, R.K. (1960): The biology of *Heterostylum robustum* (Diptera: Bombyliidae), a parasite of the Alkali bee. - *Ann. Ent. Soc. Amer.* 53: 425-435.
- BOMBOSCH, S. (1962): Untersuchungen über die Auslösung der Eiablage bei *Syrphus corollae* Fabr. - *Z. ang. Ent.* 50: 81-88.
- BROWER, J.V.Z. (1958a): Experimental studies of mimicry in some North American butterflies. I. *Danaus plexippus* and *Limnitis archippus archippus*. - *Evolution* 12: 32-47.
- (1958b): Experimental studies of mimicry in some North American butterflies. II. *Battus philenor* and *Papilio troilus*, *P. polyxenes*, and *P. glaucus*. - *Evolution* 12: 123-136.
- (1958c): Experimental studies of mimicry in some North American butterflies. III. *Danaus gilippus berenice* and *Limnitis archippus floridensis*. - *Evolution* 12: 273-285.
- (1960): Experimental studies of mimicry. IV: The reactions of starlings to different proportions of models and mimics. - *Am. Nat.* 94: 271-282.
- BROWER, J.V.Z.; BROWER, L.P. (1965): Experimental studies of mimicry. 8. Further investigations of honeybees (*Apis mellifera*) and their dronefly mimics (*Eristalis* spp.) - *Am. Nat.* 99: 173-188.
- BROWER, L.P.; BROWER, J.V.Z. (1962): Experimental studies of mimicry. 6. The reactions of toads (*Bufo terrestris*) to honeybees (*Apis mellifera*) and their dronefly mimics (*Eristalis vinetorum*). - *Am. Nat.* 96: 297-307.
- BROWER, L.P.; BROWER, J.V.Z.; WESTCOTT, P.W. (1960): Experimental studies of mimicry. 5. The reactions of toads (*Bufo terrestris*) to bumblebees (*Bombus americanorum*) and their robberfly mimics (*Mallophora bomboides*), with a discussion of aggressive mimicry. - *Am. Nat.* 94: 343-356.
- BROWN, K.S.; BENSON, W.W. (1974): Adaptive polymorphism associated with multiple Müllerian mimicry in *Heliconius numata* (Lepid. Nymph.). - *Biotropica* 6: 205-228.
- BURCH, C. (1919): Observaciones biológicas sobre *Temnocera spinigera* Wied. (Diptera-Syrphidae). - *Rev. Mus. La Plata.* 24 (pt. 2): 175-181.
- BURKHARDT, D.; SCHNEIDER, G. (1957): Die Antennen von *Calliphora* als Anzeiger der Fluggeschwindigkeit. - *Z. Naturforsch.* 12b: 139-143.
- BURTT, E.H.; GATZ, A.J. (1982): Colour convergence: is it only mimetic? - *Am. Nat.* 119: 738-740.
- BUSNEL, R.G. (1963): Acoustic behavior of animals. - Elsevier, New York.

- CADE, W. (1975): Acoustically orienting parasitoids: fly phonotaxis to cricket songs. - *Science* 190: 1312-1313.
- CEDERBERG, B. (1977): Evidence for trail marking in *Bombus terrestris* workers (Hymenoptera, Apidae). - *Zoon* 5: 143-146.
- (1983): The role of trail pheromones in host selection by *Psithyrus rupestris* (Hymenoptera, Apidae). - *Ann. Ent. Fenn.* 49 (1): 11-16.
- CHANDLER, A.E.F. (1968a): A preliminary key to the eggs of some of the commoner aphidophagous Syrphidae (Diptera) occurring in Britain. - *Trans. R. ent. Soc. Lond.* 120 (8): 199-218.
- (1968b): Some host-plant factors affecting oviposition by aphidophagous Syrphidae (Diptera). - *Ann. Appl. Biol.* 61: 415-423.
- (1968c): Some factors influencing the site and occurrence of oviposition by aphidophagous Syrphidae (Diptera). - *Ann. appl. Biol.* 61: 435-446.
- CHAPMAN, T.A. (1870): Some facts towards a life-history of *Rhipiphorus paradoxus*. - *Ann. Mag. nat. Hist.* 6 (4): 314-326.
- (1897): Sketch of the life-history of *Metoecus (Rhipiphorus) paradoxus*. - *Entomologist's Rec.* 9: 321-322.
- CLARKE, C.A.; SHEPPARD, P.M. (1960a): The evolution of mimicry in the butterfly *Papilio dardanus*. - *Heredity* 14: 73-87.
- (1960b): Supergenes and mimicry. - *Heredity* 14: 175-185.
- (1963): Interactions between major genes and polygenes in the determination of the mimetic patterns of *Papilio dardanus*. - *Evolution* 17: 404-413.
- COLLART, A. (1933): Dipteres elevés des nides de guepes. - *Bull. Mus. R. Hist. Nat. Belg.* 9: 1-8.
- CONN, D.L.T. (1972a): The genetics of the bee-like patterns of *Merodon equestris*. - *Heredity* 28: 379-386.
- (1972b): The genetics of mimetic colour polymorphism in the large narcissus bulb fly, *Merodon equestris* Fabr. (Diptera: Syrphidae). - *Phil. Trans. R. Soc. B* 264: 356-402.
- COOK, E.F. (1949): The evolution of the head in the larvae of Diptera. - *Microentomol.* 14 (1): 1-57.
- CUMBER, R.A. (1949): Humble-bee parasites and commensals found within a thirty mile radius of London. - *Proc. R. ent. Soc. London.* (A) 24: 119-127.
- CURRAN, C.H. (1926): Partial synopsis of american species of *Volucella* with notes on Wiedemann's types. - *Ann. Entomol. Soc. Amer.* 19: 50-66.

- DAVIES, N.B. (1977): Prey selection and the search strategy of the spotted flycatcher (*Muscicapa striata*): a field study on optimal foraging. - *Anim. Behav.* 25: 1016-1033.
- DAVIS, E.E. (1977): Response of antennal receptors of male *Aedes aegypti* mosquitoes. - *J. Insect. Physiol.* 23: 613-617.
- DELEURANCE, E.P. (1952): Etude du cycle biologique du couvain chez *Polistes*. Les phases "Couvain normal" et "Couvain abortif". - *Behaviour* 4: 104-115.
- DETHIER, V.G. (1977): Gustatory sensing of mixed stimuli by insects. - See Ref. 1, 323- 331.
- DETHIER, V.G.; LARSEN, J.R.; ADAMS, J.R. (1963): The fine structure of the olfactory receptors of the blowfly. - *Olfaction Taste Proc. Int. Symp.* 1: 105-114.
- DIETRICH, G.; STÖCKER, F.W. (1968): *ABC Biologie*. - Harri Deutsch, Frankfurt a. M.
- DIXON, T.J. (1959): Studies on the oviposition behaviour of *Syrphidae* (Diptera). - *Trans. R. ent. Soc. Lond.* 111. (3): 57-80.
- (1960): Key to and descriptions of the third instar larvae of some species of *Syrphidae* (Diptera) occurring in Britain. - *Trans. R. ent. Soc. Lond.* 112: 345-379.
- DREWSSEN, C. (1847): *Mutilla europea* Linne. - *Stet. ent. Ztg.* 7 (8): 210-211.
- EDMUNDS, M. (1974): *Defence in animals*. - Longman, Harlow, U.K.
- EDWARDS, R. (1980): *Social Wasps*. - Rentokil, East Grinstead.
- ERICHSON (1842): Über *Volucella bombylans* und *plumata*. - *Stet. ent. Ztg.* 113-115.
- ERNE, (1877): Ueber das Aufziehen der *Rhipiphorus paradoxus*. - *Mitt. schweiz. entom. Gesellsch.* 4 (10): 556-566.
- EVANS, D.L.; WALDBAUER, G.P. (1982): Behavior of adult and naive birds when presented with a bumblebee and its mimic. - *Z. Tierpsychol.* 59: 247-259.
- FABRE, J.H. (1903): *Souvenirs entomologiques. Etudes sur l'instinct et les moeurs des insectes*. - Huitieme Serie, Paris.
- FISHER, R.A. (1958): *The genetical theory of natural selection*. - 2nd ed. Dover, N.Y.
- FISHER, R.M.; WEARY, D.M. (1988): Buzzing bees: communication between bumble bee social parasites (Hymenoptera: Apidae) and their hosts. - *Bioacoustics*, 1: 3-12.

- FORD, E.B. (1965): Genetic polymorphism. - All Souls Studies, Faber & Faber, London.
- (1975): Ecological genetics. - 4th ed. Chapman and Hall, London.
- FRANCKE, W.; HINDORF, G.; REITH, W. (1978): Methyl-1,6-dioxaspiro [4.5] decanes as odors of *Paravespula vulgaris* (L.). - *Angew. Chem. Int. Ed. Engl.* 17 (11): 862.
- FRASER, F.C. (1946): Breeding of *Volucella* larvae in nest of *Vespula vulgaris*. - *Ent. mon. Mag.* 82: 158.
- FREE, J.B. (1958): The defence of bumblebee colonies. - *Behaviour* 12: 233-242.
- FREE, J.B.; BUTLER, C.G. (1959): *Bumblebees*. - Collins, London.
- FRISON, T.H. (1926): Contribution to the knowledge of the interrelations of bumblebees of Illinois with the animate environment. - *Ann. Ent. Soc. Amer.* 19: 203-234.
- GABRITSCHESKY, E. (1924): Farbenpolymorphismus und Vererbung mimetischer Varietäten der Fliege *Volucella bombylans* und anderer "hummelähnlicher" Zweiflügler. - *Zeitschr. f. induct. Abstamm. u. Vererbungslehre* 32: 321-353.
- (1926): Convergence of coloration between American pilose flies and bumblebees (*Bombus*). - *Biol. Bull. Mar. Biol. Lab. Woods Hole* 51: 269-287.
- GARNETT, W.B.; AKRE, R.D.; SEHLKE, G. (1985): Cocoon mimicry and predation by myrmecophilous Diptera (Diptera: Syrphidae). - *Florida Entomologist* 68 (4): 615-621.
- GAUL, A.T. (1952): Audio mimicry: an adjunct to colour mimicry. - *Psyche* 59: 82-83.
- GEWECKE, M. (1967): Der Bewegungsapparat der Antennen von *Calliphora erythrocephala*. - *Z. Morph. Ökol. Tiere* 59: 95-133.
- GEWECKE, M.; SCHLEGEL, P. (1970): Die Schwingungen der Fliegenantenne und ihre Bedeutung für die Flugsteuerung bei *Calliphora erythrocephala*. - *Z. vergl. Physiol.* 67: 325-362.
- GILBERT, F.S. (1986): *Hoverflies*. - *Naturalists' Handbook*, Cambridge.
- GLUMAC, S. (1960): Phylogenetical system of the syrphid-flies (Syrphidae, Diptera) based upon genitalia structure and the type of larvae with characteristics of the family and tribes. - *Glasn. Muz. Beogr. (B)* 16: 82-103.
- GOFFE, E.R. (1952): An outline of a revised classification of the Syrphidae (Diptera) on phylogenetical lines. - *Trans. Soc. Br. Ent.* 11: 97-124.
- HARTLEY, J.C. (1961): A taxonomic account of the larvae of some British Syrphidae. - *Proc. zool. Soc. Lond.* 136 (4): 503-573.

- (1963): The cephalopharyngeal apparatus of syrphid larvae and its relationship to other Diptera. - Proc. zool. Soc. Lond. 141 (2): 261-280.
- HEFETZ, A. (1987): The role of Dufour's gland secretions in bees. - *Physiol. Entomol.* 12: 243-253.
- HEIKERTINGER, F. (1954): Das Rätsel der Mimikry und seine Lösung. - Fischer, Jena.
- HEISS, E.M. (1938): A classification of the larvae and puparia of the Syrphidae of Illinois exclusive of aquatic forms. - *Illinois Biol. Monog.* 16 (4): 1-142.
- HENDERSON, D. E. H.; WELLINGTON, W. G. (1982): Antennal sensilla of some aphidophagous Syrphidae (Diptera): fine structure and electroantennogramme study. - *Can. J. Zool.* 60: 3172-3186.
- HENNIG, W. (1952): Die Larvenformen der Dipteren. Bd 3, - Akademie-Verlag Berlin.
- HENSLow, J.S. (1849): Parasitic larvae observed in the nests of hornets, wasps and humble-bees. - *Zool.* 7: 2584-6.
- HINTON, H.E. (1960): The structure and function of the respiratory horns of the eggs of some flies. - *Phil. Trans. R. Soc. (B)* 243: 45-73.
- (1970): Insect eggshells. - *Sci. Am.* 223 (2): 84-91.
- (1981): *Biology of insect eggs.* - Pergamon Press, Oxford.
- HOBBS, G.A. (1967): Ecology of species of *Bombus* (Hymenoptera: Apidae) in southern Alberta VI. Subgenus *Pyrobombus*. - *Can. Ent.* 99: 1271-1292.
- HÖLDOBLER, B. (1970): Zur Physiologie der Gast-Wirt-Beziehungen (Myrmecophilie) bei Ameisen. II. Das Gastverhältnis des imaginalen *Atemeles pubicollis* Bris. (Col. Staphylinidae) zu *Myrmica* und *Formica* (Hym. Formicidae). - *Z. Vergl. Physiol.* 66: 215-250.
- (1971): Communication between ants and their guests. - *Sci. Am.* 224 (3): 86-93.
- HOLLOWAY, B.A. (1976): Pollen-feeding in hoverflies (Diptera: Syrphidae). - *N. Z. Journal of Zoology* 3: 339-350.
- HOLMGREN, E. (1904): Zur Morphologie des Insektenkopfes. - *Zool. Anz.* 27: 343-354.
- HOWARD, R.W.; MCDANIEL, C.A.; BLOMQUIST, G.J. (1980): Chemical mimicry as an integrating mechanism: cuticular hydrocarbons of a termitophile and its host. - *Science.* 210: 431-433.
- HOWARD, R.W.; BLOMQUIST, G.J. (1982): Chemical ecology and biochemistry of insect hydrocarbons. - *Annu. rev. Entomol.* 27: 149-172.

- HOWARD, R.W.; MCDANIEL, C.A.; NELSON, D.R.; BLOMQUIST, G.J.; GELBAUM, L.T.; ZALKOW, L. (1982): Cuticular hydrocarbons of *Reticulotermes virginicus* (Banks) and their role as potential species- and caste-recognition cues. - *J. Chem. Ecol.* 8: 1227-1239.
- HUHEEY, J.E. (1976): Study in warning coloration and mimicry. VII. Evolutionary consequences of a Batesian-Müllerian spectrum. A model for Müllerian mimicry. - *Evolution* 30: 86-93.
- ISHAY, J.; IKAN, R. (1968a): Food exchange between adults and larvae in *Vespa orientalis* F. - *Anim. Behav.* 16: 298-303.
- (1968b): Gluconeogenesis in Oriental Hornet, *Vespa orientalis* F. - *Ecology*. 49, 1.
- JANDER, U. (1966): Untersuchungen zur Stammesgeschichte von Putzbewegungen von Tracheaten. - *Z. Tierpsychol.* 23: 799-844.
- JOHNSON, C.W. (1916): The *Volucella bombylans* group in America. - *Psyche* 23 (6): 159-163.
- (1925): The North American varieties of *Volucella bombylans*. - *Psyche* 22:114-118.
- JONES, C.E.; LITTLE, R.J. (1983): Handbook of experimental pollination biology. - Scientific and Academic Edt., New York, p 98.
- KATO, M. (1950): On the larvae of *Volucella tabanoides* Motoschulsky, taken in the nest of *Vespula lewisii* Cameron. - *Shin-Konchu*, 3 (2): 30.
- KAIB, M. (1974): Die Fleisch- und Blumenduftrezeptoren auf der Antenne der Schmeißfliege *Calliphora vicina*. - *J. Comp. Physiol.* 95: 105-125.
- KEELER, C.E. (1926): Recent work by Gabritschevsky on the heritance of colour varieties in *Volucella bombylans*. - *Psyche* 33: 22-27.
- KEILIN, D. (1915): Recherches sur les larves de Diptères Cyclorrhaphes. - *Bull. scient. Fr. Belg.* 49: 15-198.
- KEMPER, H.; DÖHRING, E. (1967): Die sozialen Faltenwespen Mitteleuropas. - Parey, Berlin & Hamburg.
- KIRBY, W.; SPENCE, W. (1817): An introduction to entomology. - London
- KISTNER, D.H. (1979): Social and evolutionary significance of social insect symbionts. In: *Social Insects Vol. I*, Academic Press London, pp. 340-413.
- (1982): The social insects' bestiary. - In: *Social Insects Vol. III*, Academic Press London, pp. 2-244.
- KLEIN-KRAUTHEIM, F. (1936): Über das Chorion der Eier einiger Syrphiden (Diptera). - *Biol. Zbl.* 56: 323-329.

- KRÜGER, F. (1926): Biologie und Morphologie einiger Syrphidenlarven. - Z. Morph. Ökol. Tiere 6: 83-149.
- KÖNCKEL D'HERCULAI, J. (1875): Recherches sur l'organisation et le développement des Volucelles, insectes Diptères de la famille des Syrphides. - Paris.
- KUGLER, H. (1950): Der Blütenbesuch der Schlamffliege (*Eristalomya tenax*). - Z. vergl. Physiol. 32: 328-347.
- LE PELETIER & SERVILLE (1825): Encyclopédie méthodique. - Entomologie, t. 10. Paris.
- LIEBERMANN, A. (1925): Correlation zwischen den antennalen Geruchsorganen und der Biologie der Musciden. - Z. Morph. Ökol. Tiere 5 (1): 1-97.
- LIEPELT, W. (1963): Zur Schutzwirkung des Stachelgiftes von Bienen und Wespen gegenüber Trauerfliegenschnäpper und Gartenrotschwanz. - Zool. Jb. Physiol. 70: 167-176.
- LINNE, C. VON (1758): Systema naturae. 10. Aufl. - Stockholm.
- LUDWIG, C.E. (1949): Embryology and morphology of the larval head of *Calliphora erythrocephala* (Meigen). - Microentomol. 14 (3): 75-111.
- LUNAU, K. (1988): Angeborenes und erlerntes Verhalten beim Blütenbesuch von Schwebfliegen - Attrappenversuche mit *Eristalis pertinax* (Scopoli) (Diptera, Syrphidae). - Zool. Jb. Physiol. 92: 487-499.
- LUNDBECK, W. (1916): Diptera Danica 5. - Copenhagen.
- MACQUART, J. (1834): Histoire naturelle des insectes, Dipteres. - t. I. Paris.
- MAIER, C.T.; WALDBAUER, G.P. (1979): Dual mate-seeking strategies in male Syrphid flies (Diptera: Syrphidae). - Ann. Entomol. Soc. Amer. 72 (1): 54-61.
- MCALPINE, J.F. (1981): in manual of nearctic Diptera Vol. 1. - Research branch agriculture Canada, p. 9-63.
- MASCHWITZ, U. (1965): Larven als Nahrungsspeicher im Wespenvolk (Ein Beitrag zum Trophallaxisproblem). - Dt. zool. Ges. Jena. 50, 530-4.
- (1966): Das Speichelsekret der Wespenlarven und seine biologische Bedeutung. - Z. vergl. Physiol. 53: 228-252.
- MENZEL, R. (1987): Farbsehen blütenbesuchender Insekten. - KFA Jülich.
- METCALF, C.L. (1913): The Syrphidae of Ohio. - Ohio Biol. Surv. Bull. 1: 9-123.
- MICHENER, C.D. (1969a): Comparative social behavior of bees. - Annu. Rev. Entomol. : 299-342.

- (1969b): Immature stages of a chalcidoid parasite tended by allodapine bees (Hymenoptera: Perilampidae and Anthophoridae). - J. Kans. Ent. Soc. 42 (3): 247-250.
 - (1974): The social behavior of the bees. - Belknap Press, Cambridge Massachusetts.
- MIYAMOTO, S. (1957): Biological studies on Japanese bees IV.
- Sci. Rep. Hyogo Univ. Agric. 1 (3): 1-5.
- MOSTLER, G. (1935): Beobachtungen zur Frage der Wespenmimikry.
- Z. f. Morph. u. Ökol. d. Tiere 29: 381-454.
- NEWSTEAD, R. (1891): Insects taken in the nests of British Vespidae. - Entomologist's mon. Mag. 27: 39-41.
- NIXON, G.E.J. (1934): Two notes on the behaviour of *Volucella pellucens* in its association with the wasps *Vespa vulgaris* Linn. and *Vespa germanica* Fab. - Entomologist's mon. Mag. 70: 17-18.
- NUR, U. (1970): Evolutionary rates of models and mimics in Batesian mimicry. - Amer. Natur. 104: 477-486.
- O'CONNELL, R.J. (1975): Olfactory receptor responses to sex pheromone components in the redbanded leafroller moth. - J. Gen. Physiol. 65: 179-205.
- OHARA, K. (1985a): The larvae and puparia of four Japanese species of the genus *Volucella* Geoffroy (Diptera, Syrphidae), I. - Kontyu, Tokyo 53 (1): 204-212.
- (1985b): The larvae and puparia of four Japanese species of the genus *Volucella* Geoffroy (Diptera, Syrphidae), II. - Kontyu, Tokyo 53 (2): 379-386.
- OKUNO, T. (1970): Immature stages of two species of the genus *Volucella* Geoffroy (Diptera, Syrphidae). - Kontyu, Tokyo 38: 268-270.
- OSCHE, G. (1966): Die Welt der Parasiten. - Verständl. Wiss. 89, Springer, Heidelberg.
- PECKHAM, E.G. (1889): Protective resemblances in spiders. - Occas. Papers. Nat. Hist. Soc. Wisconsin I: 61-113.
- PEKKARINEN, A. (1979): Morphometric, color and enzyme variation in bumblebees (Hymenoptera, Apidae, *Bombus*) in Fennoscandia and Denmark. - Acta Zool. Fennica 158: 1-60.
- PESCHKEN, D. (1965): Untersuchungen zur Orientierung aphidophager Schwebfliegen (Diptera: Syrphidae). - Z. ang. Ent. 55: 201-235.
- PITTIONI, B.; SCHMIDT, R. (1942): Die Bienen der südöstl. Niederdonau. - Natur u. Kultur 19: 1-41.
- LOWRIGHT, R.C.; OWEN, R.E. (1980): The evolutionary significance of bumble bee colour patterns: a mimetic interpretation. - Evolution 34 (4): 622-637.

- POCOCK, R.I. (1911): On the palatability of some British insects. - Proc. Zool. Soc. Lond. 1911: 809-868.
- POSTNER, M. (1952): Biologisch-ökologische Untersuchungen an den Hummeln und ihren Nestern. - Veröff. Mus. Bremen Reihe A, 2: 45-86.
- POTTER, N.B. (1964): A study of the biology of the Common Wasp, *Vespa vulgaris* L., with special reference to the foraging behaviour. - Ph. D. Thesis, Bristol Univ.
- POUVREAU, A. (1973): Les ennemis des Bourdons. I. Étude d'une zoocénose: le nid de Bourdons. - Apidologie 4 (2): 103-148.
- POULTON, E.B. (1890): The colours of animals. - Appelton, New York.
- (1892a): Natural selection and alternative hypothesis. - Nature 46: 533-537.
 - (1892b): The Volucellae as examples of aggressive mimicry. - Nature 47: 28-30.
 - (1904): The mimicry of Aculeata by the Asilidae and Volucella, and its probable significance. - Trans. Ent. Soc. Lond. III: 661-665.
 - (1927a): Proof by Dr. Kunhi Kannan that the larva of *Hyperichia xylocopiformis*, Walk. preys upon the larva of *Xylocopa tenuiscapa*, Westw., in S. India. - Proc. Entomol. Soc. Lond. :1-2.
 - (1927b): The proof by W.A. Lamborn that the larva of the mimetic *Hyperichia bifasciata*, Grünb. (Asilidae), preys upon the larva of its Aculeate model *Xylocopa inconstans*, Sm., in Nyasaland. - Proc. Entomol. Soc. Lond. : 44-47.
- PRIESNER, E. (1973): Reaktionen von Riechrezeptoren männlicher Solitärbiene (Hymenoptera, Apoidea) auf Inhaltsstoffe von Ophrys-Blüten. - Zoon Suppl. 1: 43-55.
- RÉAUMUR, R-A.F. DE (1738): Mémoires pour servir à l'histoire des Insectes. - t. VI, Paris.
- REICHERT, A. (1914): Die Parasiten unserer heimischen Wespen. - Illust. Zeitg. Leipzig Nr. 3682.
- REINIG, W.F. (1935): On the variation of *Bombus lapidarius* L. and its cuckoo, *Psithyrus rupestris* Fabr., with notes on mimetic similarity. - J. Genetics 30 (3): 321-356.
- (1969): Bastardierungszonen und Mischpopulationen bei Hummeln (*Bombus*) und Schmarotzerhummeln (*Psithyrus*) (Hymenopt., Apidae). - Mitt. Münch. Ent. Ges. 59: 1-89.
 - (1970): Ökologische Studien an mittel- und südost-europäischen Hummeln (*Bombus* Latr., 1802) (Hym., Apidae). - Mitt. Münch. Ent. Ges. 60: 1-56.
- RETTENMEYER, C.W. (1970): Insect mimicry. - Annu. Rev. Entomol. 15: 43-74.

- ROBERTS, M.J. (1969): Structure of the mouthparts of calypterate dipteran larvae in relation to feeding habits. - J. Zool. Lond. 159: 381-389.
- (1970): The structure of the mouthparts of syrphid larvae (Diptera) in relation to feeding habits. - Acta Zool. 51: 43-65.
- SACK, P. (1932): In Lindner, Flieg. Palaearkt. Reg. 4 (4) no. 31 (Syrphidae). Stuttgart.
- SANDERS, W. (1979): Das Eiablageverhalten der Schwebfliege *Syrphus corollae* Fabr. in Abhängigkeit von der Größe der Blattlauskolonie. - Z. ang. Zool. 66: 217-232.
- (1980): Das Eiablageverhalten der Schwebfliege *Syrphus corollae* Fabr. in Abhängigkeit von der räumlichen Lage der Blattlauskolonie. - Z. ang. Zool. 67: 35-45.
 - (1981): Der Einfluß von weißen und schwarzen Flächen auf das Verhalten der Schwebfliege *Syrphus corollae* Fabr. - Z. ang. Zool. 68: 307-314.
 - (1983): Das Suchverhalten legebereiter *Syrphus corollae* Fabr. (Dipt., Syrphidae) in Abhängigkeit von optischen Marken. - Z. ang. Zool. 70: 235-247.
- SANTANA, F.J. (1961): The biology of some immature Diptera associated with bacterial decay in the Giant Saguaro Cactus (*Cereus giganteus* Englemann). - Unpub. M.S. Thesis Univ. of Arizona.
- SAUER, F. (1972): Leben und Überleben der Insekten. - Goldmann, München.
- SCHNEIDER, F. (1969): Bionomics and physiology of aphidophagous Syrphidae. - A. Rev. Ent. 14: 103-124.
- SCHNEIDER, P. (1972): Akustische Signale bei Hummeln. - Naturwiss. 59: 168-169.
- (1975): Versuche zur Erzeugung des Verteidigungstones bei Hummeln. - Zool. Jb. Physiol. 79: 111-127.
- SCHREMMER, F. (1952): Die Mundteile der Brachycerenlarven und der Kopfbau der Larve von *Stratiomys chamaeleon*. - Östrr. zool. Z. 3: 326-397.
- (1962): Wespen und Hornissen. - Die Neue Brehm-Bücherei, Heft 289. Ziemsen, Wittenberg.
- SCHULER, W. (1974): Die Schutzwirkung künstlicher Batescher Mimikry abhängig von Modellähnlichkeit und Beuteangebot. - Z. Tierpsychol. 36: 71-127.
- (1982): Zur Funktion von Warnfarben: die Reaktion junger Stare auf wespenähnliche Schwarz-gelbe Attrappen. - Z. Tierpsychol. 58: 66-78.

- SCHULER, W.; HESSE, E. (1985): On the function of warning coloration: a black and yellow pattern inhibits prey-attack by naive domestic chicks. - Behav. Ecol. Sociobiol. 16: 249-255.
- SEGUY, E. (1950): La biologie des Diptères. Encyclop. entomol. - Lechevalier Edit., Paris.
- SHANNON, R.C. (1921-22): A re-classification of the sub-families and genera of the North American Syrphidae. - Bull. Brooklyn ent. Soc. 16: 65-72; 120-128.
- SHARP, D. (1901): Insects II. - Macmillan, London.
- SIVINSKI, J.; WEBB, J.C. (1985): Sound production and reception in the caribfly, *Anastrepha suspensa* (Diptera: Tephritidae). - Florida Entomologist 68 (2): 273-278.
- SLADEN, F.W.L. (1912): The humble-bee, its life-history and how to domesticate it. - Macmillan Co. London.
- SMITH, F. (1852): Observations on the economy of *Vespa norvegica* and *V. rufa*. - Zoologist 10: 3699-3703.
- SMITH, K.G.V. (1955): Notes on the egg and first instar larva of *Volucella bombylans* L. (Dipt., Syrphidae). - Entomologist's mon. Mag. 91: 52-54.
- SMITH, K.G. (1974): Changes in the British Dipterous fauna. - in: The changing Fauna and Flora of Britain, Hawksworth, D.L., Academic Press, London & New York.
- SNODGRASS, R.E. (1944): The feeding apparatus of biting and sucking insects affecting man and animals. - Smithsonian Misc. Coll. 104 (7): 1-113.
- (1960): Facts and theories concerning the insect head. - Smithsonian Misc. Coll. 142 (1): 1-61.
- SOPER, R.S.; SHEWELL, G.E.; TYRRELL, D. (1976): *Colcondamyia auditrix* nov. sp. (Diptera: Sarcophagidae), a parasite which is attracted by the mating song of its host, *Okanagana rimosa* (Homoptera: Cicadidae). - Can. Ent. 108: 61-68.
- SOWIG, P. (1988): Körpergröße und Rüssellänge bei Hummel-arbeiterinnen: die Rolle ihrer inter- und intraspezifischen Variabilität für die unterschiedliche Ressourcennutzung. - Dissertation, Freiburg i. Br.
- SPEISER, P. (1908): Die Dipterengattung *Volucella* in Deutschland. - Entomologisches Jahrbuch (Krancher) :163-167.
- (1939): Beobachtungen und Bemerkungen zum Kapitel "Mimikry". - Ber. des Westpr. Bot.-Zoolog. Vereins 61: 1-17.
- SPOFFORD, M.G.; KURCZEWSKI, F.E.; PECKHAM, D.J. (1986): Clepto-parasitism of *Tachysphex terminatus* (Hymenoptera: Sphecidae) by three species of Miltogrammini (Diptera: Sarcophagidae). - Ann. Am. Entomol. Soc. 79: 350-358.

- SPRADBERY, J.P. (1973): Wasps. - Sidgwick & Jackson, London and Univ. Washington Press, Seattle.
- STALLWOOD, B.R. (1979): Observations on *Vespa crabro* L. (Hym. Vespidae) - The hornet and *Volucella zonaria* Poda (Dipt. Syrphidae). - AES Bull. 38: 3-6.
- STADLER, E. (1978): Chemoreception of host plant chemicals by ovipositing females of *Delia* (*Hylemya*) *brassicae*. - Entomol. Exp. Appl. 24: 511-520.
- STUBBS, A.E.; FALK, S.J. (1983): British Hoverflies. - BEHNS, London.
- TELFORD, H.S. (1973): The Syrphidae of Puerto Rico. - J. Agr. Univ. P. R. : 217-246.
- TUCK, W.H. (1896): Inquiline and other inhabitants in nests of aculeate Hymenoptera. - Ent. month. Mag. 32: 153-155.
- VANDER MEER, R.K.; WOJCIK, D.P. (1982): Chemical mimicry in the myrmecophilous beetle *Myrmecophodius excavaticollis*. - Science 218: 806-808.
- VANE WRIGHT, R.L. (1980): On definition of mimicry. - Biol. J. Linn. Soc. 8: 25-56.
- VINSON, S.B. (1976): Host selection by insect parasitoids. - Annu. Rev. Entomol. 21: 109-133.
- VERRALL, G.H. (1901): British Flies 8: Syrphidae. - London.
- VOLK, S. (1964): Untersuchungen zur Eiablage von *Syrphus corollae* Fabr. - Z. ang. Ent. 54: 365-386.
- WAHL, B. (1914): Über die Kopfbildung cyclorrapher Dipterenlarven und die postembryonale Entwicklung des Fliegenkopfes. - Arb. a. d. zool. Inst. Wien 20: 159-272.
- WALDBAUER, G.P. (1988): Asynchrony between Batesian mimics and their models. - Am. Nat. 131: 103-121.
- WALDBAUER, G.P.; LABERGE, W.E. (1985): Phenological relationships of wasps, bumblebee mimics and insectivorous birds in northern Michigan. - Ecol. Entomol. 10: 99-110.
- WALDBAUER, G.P.; SHELDON, J.K. (1971): Phenological relationships of some aculeate Hymenoptera, their dipteran mimics, and insectivorous birds. - Evolution 25: 371-382.
- WALDBAUER, G.P.; STERNBERG, J.G.; MAIER, C.T. (1977): Phenological relationships of bumblebees, their mimics, and insectivorous birds in an Illinois sand area. - Ecology 58: 583-591.
- WALLACE, A.R. (1871): Contributions to the theory of natural selection. - Macmillan, London.
- WALLACE, J.B.; LAVALLEE, A.G. (1973): Immature stages of *Milesiinae* (Syrphidae) I: *Cheilosia pallipes* and *Volucella apicalis*. - J. Georgia Entomol. Soc. 8 (3): 187-194.

- WASMANN, E. (1896): Die Myrmecophilen und Termitophilen.
- C. R. III Congr. Int. Leiden, 1895 : 410-440.
- (1925): Die Ameisenmimikry. - Abhandl. Theoret. Biol.
19: 1-164.
- WHEELER, W.M., (1918): A study of some ant larvae, with a
consideration of the origin and meaning of the social habit
among insects. - Proc. Am. phil. Soc. 57: 293-343.
- WEISMANN, A. (1864): Die nachembryonale Entwicklung der Musciden
nach Beobachtungen an *Musca vomitoria* und *Sarcophaga*
carnaria. - Zeitschr. Wissensch. Zool. 14: 187-336.
- WICKLER, W. (1968): Mimikry. - Kindler, München.
- WIGGLEWORTH, V.B. (1984): Insect physiology. 8 ed.
- Chapman & Hall, London.
- WILSON, E.O. (1971): The insect societies. - Belknap Press,
Cambridge Massachusetts.
- WOLF, A. (1983): Transekt-Untersuchungen zum Blütenbesuch von
Hummelarten (Hymenoptera, Apidae, *Bombus*) in Rasen-
Vegetationskomplexen des Naturschutzgebietes "Tauberg-
giessen". - Staatsexamensarbeit, Freiburg i. Br.
- YAMANE, S. (1973): Descriptions of the second to final instar
larvae of *Bareogonolus jezoensis* with some notes on its
biology (Hymenoptera: Trigonalidae). - Kontyu Tokyo 41:
194-202.
- ZACHARUK, R.Y. (1980): Ultrastructure and function of insect
chemosensilla. - Annu. Rev. Entomol. 25: 27-47.
- ZELLER (1842): Beiträge zur Kenntnis der *Volucella plumata* und
bombylans. - Stet. ent. Ztg. p 65.

L E B E N S L A U F

Leo Rupp

Diplom-Biologe

geb.: 22.4.1951 in: Saarbrücken

- 1957 Einschulung in die Volksschule in Völklingen
- 1962 - 1964 Besuch des neusprachlichen Gymnasiums der
Funnemann-Schule in Senden/Westf.
- 1964 - 1972 Wechsel an das mathem.-naturw. Gymnasium der
Heimschule-Lender in Sasbach/Baden und Ab-
legung der Reifeprüfung im Juni 1972
- 1972 - 1974 Zivildienst als pädagogischer Mitarbeiter in
einem Heim für sozial- und milieu-geschädigte
Kinder in Völklingen/Saar und Weiterbeschäftigung
als Erzieher
- 1974 - 1981 Diplomstudiengang Biologie an der Albert-Ludwigs-
Universität in Freiburg i.Br. mit dem Abschluß als
Diplom-Biologe
Thema der Diplomarbeit: Ökologisch-faunistische
Untersuchungen der Carabiden- und Aranaeidenfauna
in Maiskulturen und ihre Beeinflussung durch
Bodeninsektizide
- 1979 - 1982 wissenschaftliche Hilfskraft und wissenschaft-
licher Mitarbeiter am Institut für Biologie I
der Universität Freiburg i.Br. (Kursassistent,
faunistische Auswertungen)
- 1982 - 1985 wissenschaftlicher Angestellter am Institut für
Biologie I der Universität Freiburg i.Br.;
Mitarbeit im Projekt: Auswirkungen des Abflämmens
von Weinbergsböschungen im Kaiserstuhl auf die Fauna
- 1985 Arbeit an einer Dissertation bei Prof. Dr. H.F. Paulus
- seit 1987 Biologe am Wasserwirtschaftsamt Freiburg i.Br.