[*Cnemodon* species (Syrphidae) as predators of *Dreyfusia piceae* Ratz. (Adelgidae)]

Delucchi V, Pschorn-Walcher H & Zwölfer H (1957)

Z angew Ent 41: 246-259

In the first part of this work, DELUCCHI and PSCHORN-WALCHER (1955) dealt in detail with the taxonomy and geographical distribution of all species of the genus *Cnemodon*. The systematic processing of extensive material from the collections of MEIGEN, ZETTERSTEDT, SCHINER, EGGER, KOWARZ, SACK and COLLIN has shown that in the older literature three different species were mentioned under the name *C. vitripennis* Meig. or also were united under the name *C. fulvimanus* Zett. *C. fulvimanus* could be interpreted perfectly based on the type from ZETTERSTEDT (the only known specimen so far). However, it was not possible to decide which of the more common species is identical to *C. vitripennis*, since MEIGEN's type could not be found again. To avoid further confusion, we have redescribed two of the species in question as *C. dreyfusiae* and *C. pubescens*. The third species, often referred to as *C. vitripennis*, could be identified with *C. brevidens* Egger (= *C. micans* v. Doesb.). Including the two easily recognizable species *C. latitarsis* Egger and *C. verrucula* Collin, six *Cnemodon* species are currently known from Europe.

Of these, two species, *C. dreyfusiae* and *C. latitarsis*, are regularly found feeding on the pine tree louse *Dreyfusia piceae* Ratz. before. A third species, *C. pubescens*, which is extremely common in lice-ridden fir forests and of which we were able to collect more than 1000 specimens in the infested area of Winterthur (Eastern Switzerland) in 1954 and also in Sweden (Visingsö) in 1956, has not yet appeared in our rearings and is certainly associated with other hosts.

The present second part of this work is intended to deal with the morphology of the preimaginal stages and the biology of *C. dreyfusiae*, the more common of the two *Dreyfusia* species. Our original intention to study both species in more detail was thwarted by the decline in louse infestation and its predators that began in 1955 and became a marked decline in 1956. Therefore, in this work, some important questions, especially those relating to *C. latitarsis* (any differences in the juvenile stages, possible appearance of a second generation, parasitism) must remain open for the time being.

A. Morphology and anatomy of the preimaginal stages of C.dreyfusiae

1. External morphology

a. Egg

The length of the freshly laid egg (Fig. 1) averages 0.8 mm, width 0.3 mm. Colour milky white. With 9-12 longitudinal grooves on the top, flat on the bottom, firmly glued to the base.

Differs from the eggs of *Leucopomyia obscura* HaI, which are also longitudinally grooved, and *Leucopis griseola* Fall. (Chamaemyidae), which also belong to the predator complex, because the *Cnemodon* egg has a larger size (twice the length and width) as well as sharp edges and greater width of the longitudinal grooves.

b. Larval stages

There are three free larval stages. Larvae in shape very similar to those of *Pipiza* (HEISS 1938); L 1 approx. 1 mm, L 2 approx. 2-3mm, L3 approx. 5-9mm long. Young larvae whitish-gray, older stages dirty-brownish, laterally and ventrally more olive-green-brownish. Breathing tube dark brown to black, body sometimes covered with wax wool from lice.

Usual segmentation in "head"; 3 thoracic segments, of which mesothorax is strongly reduced, and 8 abdominal segments; primary segmentation is strongly blurred by transverse ridges. On the last abdominal segment a pair of lateral, cone-shaped skin protrusions on both sides of the respiratory tube (meat cones), similar to those in the related genus *Pipiza*.

[Fig.1. Freshly laid egg (dorsal) of C. dreyfusiae]

Chaetotaxy

L 1: Head ventrally and dorsally with numerous small spines. Prothorax also has small spines underneath, and also with 8 longer pointed bristles (Fig. 4 A), two of which are dorsal (d), two dorsolateral (dl), two lateral (I), and two lateroventral (IV) (Fig. 2 A). Mesothorax reduced and without bristles. Setae on metathorax as on prothorax, but with an additional lateral pair. Bristles of the first seven abdominal segments are uniform (Fig. 2 A). There are also short spines, especially along the ventral midline. No bristles dorsally on the last segment. The lateral and lateroventral bristles differ in shape, shorter, barely longer than their base, similar to the lateroventral "pins" of the L3.

L2 / L3: Ventral and proximal dorsal part of the head with numerous tiny, highly chitinized spines (Fig. 3). The rest of the body and the base of the breathing tube are covered with a dense felt of short, curved, finger-shaped, hyaline cones (scales) (Fig. 5 C). These are particularly developed dorsally, laterally and lateroventrally. Bristle arrangement ("papillae") corresponds dorsally and laterally to L 1, lateroventrally and ventrally (v) the conditions are somewhat different (Fig. 2 B). Bristle shape completely different from that of the L 1. Dorsal and lateral bristles formed as two-part papillae (Fig. 4 C). Lateroventral papillae with only a short distal part shaped like a "pin". On the 8th segment, the lateroventral pins can sometimes form as papillae and are therefore equivalent to the lateral ones.

[Fig.2. Distribution of bristles, "papillae" and "pins" in the young larva (A) and in the old larva (B) of C. dreyfusiae]

On each side of the ventral midline there are four short creeping ridges, two such creeping ridges close together, one in front of it, one further to the side. The inner pair of creeping ridges with 7-8 short "cups".

Stigmas

L 1: Metapneustic. Posterior spiracles on separate spiracular horns, with only two ovoid spiracular slits and four long, pointed interspiracular setae (Fig. 5 A).

L 2: Amphipneustic. Posterior spiracles moved closer together, on a common base, but still separated by a notch extending halfway up the chitinized spiracle base (Fig. 5 B). 3 ovoid spiracular openings, 4 interspiracular bristles, a spiracular scar and a peristigmal gland opening (Fig. 5 B).

L 3: Amphipneustic. Heavily sclerotized breathing tube formed by complete fusion of the two spiracular horns on a basally thickened, strongly developed base. This one with numerous "small cones" (Fig. 5 C). Basal part of the breathing tube with polygonal fields. The top view of the spiracle plate is the same as for L2, the breathing slits are more elongated oval (Fig. 5 C).

[Fig. 3. Facial mask of the adult larva CL 3) of *C. dreyfusiae*]

The anterior spiracles (VS) of L 3, like those of L 2, consist of a single, bud-shaped "spot" (Fig. 3), with 5 or more "inner buds."

Facial mask

Formation of the facial mask and the antennanomaxillary complex (AM) of L 3 can be seen in Fig. 3.

Cephalopharyngeal skeleton

L 1: Construction of the pharyngeal framework shown in Fig. 4 B. Lower lip (UL) with short, basal ventral process.

L 2 / L 3: Blueprint of the cephalopharyngeal skeleton can be seen in Fig. 4 D. Dorsal (DF) and ventral (VF) wings, upper (OL) and lower lip (UL) of normal development. The arrangement of the three-part mouth stylets (ST) (the distal part of the stylet is divided into finger shapes) differs greatly from the syrphine blueprint (cf. BHATIA 1939, mouth parts of *Syrphus luniger* Meig.). Apparently typical for the *Pipiza* group (we also found it in *Pipiza* and *Pipizella*).

The pair of triangular lateral teeth (LZ), in contrast to Syrphus luniger, is also present in L 2.

c. Puparium

Of the usual tear-drop shape, colouring pale brown, pale yellow, often with a greenish tinge. Eclosion from the puparium is in the manner known from syrphids through two dorsal lids.

2. Internal anatomy of the adult larva

Digestive tract: Divided into the thin oesophagus, the spherical proventriculus, the multiply constricted and looped middle intestine, the rectum beginning with a vesicular swelling and the rectum. The latter with 4 banana-shaped anal tubes connected distally in pairs. Four Malpighian tubules. Foregut flanked by the two salivary glands, which are bent towards the head in the 3rd abdominal segment.

Dorsal vessel: The thin aorta passes into the heart at the end of the 1st abdominal segment. This extends into the 7th segment, with 5 pairs of ostia, one each in the 2nd to 6th segment. Alary muscles inserting in the 2nd abdominal segment. Heart flanked by a single row of approximately 50 initially almond-shaped, later rounded pericardial cells.

Nervous system: cerebral lobes merged with the thoraco-abdominal ganglia to form a single complex located in the first abdominal segment. Number and arrangement of neurons and bifurcate dorsal nerves similar to *Platycheirus scutatus* Meig. see BHATIA (1939).

[Fig.4. Cephalopharyngeal skeleton of the young larva (B) and old larva (D), bristle shape of the young larva (A) and papillary shape of the old larva (C) of *C. dreyfusiae*]

B. Biology of C. dreyfusiae and C. latitarsis

The majority of biological observations were carried out in 1954, with additional records available from the previous and two subsequent years. The main year of observation was characterized by a spring that started relatively late and had little precipitation. The temperature pattern in the summer months showed major irregularities, the average rainfall in Zurich was 180 mm per month, around 50% above the long-term average, and the monthly sunshine duration was significantly reduced.

[Fig. 5. Posterior spiracles (breathing tube), (left top view, right dorsal view), the L 1 (A), L 2 (B) and L 3 (C) of *C. dreyfusiae*]

1. Flight time

The first adults of the two species were observed in the field at the beginning of May. Heavy flight occurred primarily in the week of May 9th to 16th, 1954 and again between May 23rd and 30th. During the interim period, which was marked by a sudden change in weather, flight activity was significantly reduced. The main peak of the spring generation decreased considerably at the end of May and the beginning of June.

A further, weak increase in the trajectory was observed at the beginning of July. Since increased hatching was also observed in our breeding of *C. dreyfusiae* around this time, it is likely that the increased occurrence of adults in the field was the result of a weak "intermediate generation". This is formed by those animals of the spring generation that have continued to develop without diapause. A very similar developmental course could also be determined for another dipteran species that preys on *Dreyfusia, Cremifania nigrocellulata* Czerny (DELUCCHI and PSCHORN-WALCHER 1954).

The actual second main peak of the flight curve of C. dreyfusiae fell in the first half of August. The peak was reached between August 5 and 10, 1954. The subsequent period of bad weather brought about a gradual decline in the flight. In our rearings, too, all of the remaining individuals hatched at the beginning of August except for three, which continued their larval diapause into the winter. It could not be decided whether they were *C. latitarsis* or univoltine *C. dreyfusiae*. When the pupae hatched, protandry was weak and the sex ratio was fairly balanced.

With the exception of a single specimen that hatched in July, all animals belonged to the second main generation of the species *C. dreyfusiae*. With one exception (found by COLLIN in England in August, i.l.), the information about the capture times of *C. latitarsis* in the literature that we checked refers to the month of May. Since we were only able to raise *C. dreyfusiae* the following spring from 87 old larvae collected in September, it can be assumed that *C. latitarsis* generally only appears in small numbers and possibly only in spring in the community of pine aphid predators.

The daily flight pattern reaches its maximum in the warm afternoon hours, with sunlit trunk parts of fir trees affected by *Dreyfusia* being preferred. Catching on the trunk usually only produces females. The whereabouts of the males are unknown.

As already mentioned in the introduction, a third species, *C. pubescens*, appeared in extremely large numbers in the vicinity of the infected silver firs both in Switzerland in 1954 and in Sweden in 1956. Both sexes of this species swarmed together with *Melangyna quadrimaculata* Verrall, especially in moist areas of ground along roadsides as well as on the flowers of *Oxalis* and other plants of the ground vegetation. In Winterthur the flight was conspicuously concentrated in the early afternoon hours, when the paths were exposed to the sun. On Visingsö the animals also sat in the damp car tracks of a forest road, together with thousands of individuals of *Cyzenis albicans* Fall., the most important Winter-moth tachinid. The host of *C. pubescens* is not yet known and may be found among the pemphigids. Despite extensive breeding, we were never able to observe the species on *D. piceae*.

2. Egg laying and egg stage

The eggs are laid individually between the aphid's egg clusters. The total stock of a female is estimated to be 150-200 eggs based on dissections taken at the beginning of the flight period. A female taken into breeding laid 25, 13, 42, 22, 9, 6, 5 and again 5 eggs per day, i.e. 127 eggs within 8 days. In general, females kept in captivity rarely proved willing to lay.

In the wild, flight time and egg laying coincide closely (Fig. 6). The duration of the egg stage was around 4-5 days in breeding at a room temperature of 20 °C. Under outdoor conditions, a much longer egg period can be expected in May, while the intermediate generation in July and the second main generation in August hatch in 5-6 days.

3. Larval development

The newly hatched young larvae go under the surrounding aphid egg piles. They feed exclusively on the aphid's eggs, each of which takes them 10 minutes or more to process. At 26° C, the first moult occurs after 3-4 days (Table 1). The 2nd larval stage of *Cnemodon* only needs about 5 minutes to suck out a *Dreyfusia* egg, but it also often attacks wandering larvae and sistentes III and IV. The duration of the L 2 stage in the laboratory is 2-4 days. In the last larval instar, the host's eggs are completely emptied within half a minute. The adult larvae are much more mobile and primarily attack adult aphids in large numbers. Their feeding period lasts 6-8 days at room temperature. They stop eating for another 4 to 5 days. There is complete digestion and intestinal emptying and then either the transition to larval diapause or the pupal stage.

[Table 1: Development time of the preimaginal stages of *C. dreyfusiae* (breeding at 20 C, 70% humidity. Evaluation of 32 individual breedings of animals without larval diapause)]

While the entire larval feeding period takes about 14 days at room temperature, the animals need about 25-30 days in the wild in May/June, and around 20 days from July to September. The old larvae prefer to stay on parts of the trunk with the densest aphid infestation. The larvae particularly like to accumulate in places where the wax excreted by the lice forms dense crusts.

The seasonal occurrence of the individual stages of *C.dreyfusiae* and its relationship to host development is shown in Fig. 6. The information in Fig. 6 is based on observations from 1954 in eastern Switzerland.

[Fig. 6. Developmental course of C. dreyfusiae in 1954]

4. Larval diapause

The adaptation of the generation cycle to that of its host occurs in *C. dreyfusiae* by switching on larval diapause periods. Of 225 old larvae of the 1st spring generation collected in the second half of June 1954, 85 pupated within the next few days and hatched at the beginning of July after a 10-14 day pupal rest. These animals are the already mentioned "intermediate generation" (1st summer generation), which coincides with the only weakly developed 1st aestivalis generation of *D. piceae* (Fig. 6). The proportion of "secondary flights" of *C. dreyfusiae* varies from year to year. In 1955, a much smaller percentage of spring

larvae went immediately into pupal rest. The first summer generation was therefore very weak and, moreover, dissipated through July.

In 1954, a few more individuals also hatched in the second half of July. However, the majority of the spring larvae remained in diapause for 4-5 weeks, entered pupation at the end of July and hatched in the first half of August.

Larval diapause is commonly encountered in syrphids. SCHNEIDER (1948), who studied this phenomenon in detail, was able to determine that temperature and humidity primarily control this process. Following SCHNEIDER's experiments, we exposed diapause-affected adult larvae of the 1st spring generation of *C. dreyfusiae* to various temperature and humidity conditions.

10 diapause larvae were kept in Petri dishes on filter paper. In the F series, the filter paper was heavily moistened at the start of the experiment; in the FF series, this moistening was repeated daily. The FK dish was also kept constantly moist and was also exposed once to a temperature of 5 C for 6 hours. The frozen were then kept at room temperature. 100 diapause larvae of the same origin, which were kept in their own breeding tubes at 20 C and a humidity of 50-70%, served as controls.

From Table 2 it can be seen that the tendency to break the diapause was most pronounced in the cool, moist medium, with 6 out of 10 larvae being able to pupate. Under moist, very moist and dry-cool experimental conditions, 30-40% of the larvae pupated within a week. During the same period, only 11% of control animals kept in moderately humid and warm conditions completed their diapause. The mortality rate remained in the same range of 10-20% in all breedings.

[Table 2: Experiments to break diapause in old larvae]

From the larval material of the 2nd summer generation collected in September, 10 diapause larvae were also placed at a temperature of + 9° C for 6 hours and kept at almost 100% humidity. After 4 days, 8 larvae had pupated, while only 2 pupae appeared in the equally extensive control culture kept at room temperature.

These exploratory experiments indicate that in *C. dreyfusiae*, similar to other syrphids (SCHNEIDER 1948), sudden cold shocks and strong humidification can cause the diapause to be abolished. In connection with these experimental findings, we would like to point out the different pupation dates observed in the field. In the dry, warm summer of 1953, the diapause of the larvae of the first spring generation lasted about 5-7 weeks and the flight of the "intermediate generation" was extremely weak. In the cool and very humid year of 1954, pupation of the spring generation occurred after just 4-5 weeks and a significantly larger percentage of old larvae immediately went on to form an intermediate generation.

5. Pupal stage

Like larval diapause, pupal rest in the field largely occurs in the soil. In addition, it is not uncommon to find diapause larvae and pupae under cracks in the bark or freely attached to the trunk.

The duration of pupal rest in the laboratory is 11-13 days (Table 1). In the open field, this can take 14-20 days.

In summary, *Cnemodon dreyfusia* can be viewed as a bivoltine, occasionally trivoltine syrphid species with facultative summer and obligate winter diapause in the larval stage. Whether a univoltine development process is possible in part of the population requires further investigation.

No final judgment is yet possible about *Cnemodon latitarsis*. The majority of observations so far indicate a univoltine hoverfly species with total diapause in the adult larval stage.

C. Host specificity of Cnemodon species

C. dreyfusiae and *C. latitarsis* are currently only known as predators of pine mealybugs. They reach their highest frequency here with *D. piceae*, but we were also able to detect them in relatively large numbers in the Freiburg infested area of *D. merkeri* Eichhorn (only on the trunk infestation). *C. dreyfusiae* is much less common in the form of *D. nüsslini* (f. *schneideri*) that lives on old fir trees. Both *Cnemodon* species do not appear to occur in the typical populations of *D. nüsslini* that live on twigs and needles of young firs. In

Sweden, in the artificial fir growing area on Visingsö and near Omberg, PSCHORN-WALCHER and KRAUS (in press) were unable to observe *Cnemodon* species on either *D. piceae* or *D. nüsslini*.

In the literature there are only two pieces of information about hosts of *Cnemodon* that can no longer be explained in terms of species. HEEGER (1857) observed two annual generations of "*C. vitripennis*" as predators of coccids on *Populus italica*. This finding remains to be verified as to whether the syrphids in both generations lived solely on scale insects and not also (or even exclusively) on poplar aphids.

Representatives of related syrphid genera have been bred several times from pemphigid galls on poplars, thus *Pipiza festiva* Meig. and *Pipizella virens* from galls of *Pemphigus spirothecae* Pass. (KURIR 1949), *Heringia heringii* Zett. in galls of the elm aphid *Schizoneura lanuginosa* Htg. (WACHTL 1882). In America, *Pipiza femoralis* Loew was found in gall-forming aphids of the genera *Eriosoma* and *Colopha, Pipiza pisticoides* Will, also on elms. as well as *Pipiza radicum* Walsh & Riley in the aphid *Eriosoma lanigerum* Haus., found on apple. An unspecified *Pipiza* species was observed in the colonies of *Prociphilus tessellatae* Fitch on ash trees (HEISS 1938). Some Pipizini are also able to attack aphids that live underground. One of us (H. ZWÖLFER, in press) has often found *Pipizella maculipennis* Meig to be predatory on subterranean populations of *Tetraneura ulmi* Htg.

The second note on *Cnemodon* (SPEYER 1936) refers to a species called "*C. fulvimanus*", whose larvae were common under the bark scales of fruit trees (probably in diapause). It is assumed that they preyed on the numerous *Eriosoma* colonies beforehand.

Judging from the findings so far, the syrphid species in the Pipizini tribe (Chilosiinae), which according to HULL (1949) are relatively plesiomorphic, appear to occur exclusively in the aphid families Pemphigidae, Thelaxidae, Adelgidae and Phylloxeridae. These families are characterized by a strong tendency to excrete wax and by a very extensive differentiation of the generation cycle. The representatives of the true Syrphinae, on the other hand, primarily attack aphids from the less differentiated families Aphididae and Callaphididae.

D. Parasites of C. dreyfusiae

A total of four parasite species hatched from the *Cnemodon* material kept in breeding in 1954. As mentioned in the introduction, we are not yet able to tell the larvae of *C. dreyfusiae* and *C. latitarsis* apart and therefore the four parasite species that were grown cannot yet be assigned to the two hosts with certainty. Given that our breeding resulted almost exclusively in *C. dreyfusiae*, it can be assumed that the parasites mentioned below all emerged from this species. The extent to which they occur in *C. latitarsis* remains to be clarified.

The parasites identified were:

Diplazon abdominator Bridg.

Diplazon compressus Desv.

Diplazon spec., cf. collinus Stelfox (all (lchneumonidae))

Microterys aeruginosus Dalm. (Chalc., Encyrtidae)

All four species mentioned are primary parasites. The secondary parasites commonly found in syrphid pupae were not recorded because we only bred larval material.

The species of the genus *Diplazon* are typical syrphid parasites. They usually occupy eggs or younger larval stages of the host. Their development and biology have been discussed in detail several times. Among the more recent works, that of SCHNEIDER (1950) should be mentioned here. SCHNEIDER has often observed multiparasitism caused by several *Diplazon* species in the same host and has found that the larvae of the individual parasite species fight each other within the host. Only one of the species manages to complete its development.

Our own studies on the above-mentioned, little-known species fully confirm the observations made by SCHNEIDER on *D. pectoratorius* Grav. and *D. fissorius* Grav. Of 38 dissected larvae of the 1st spring generation in 1954, 6 were not parasitized. 12 larvae each had only one *Diplazon* species. 16 larvae were infected with two or three parasite species. A comparison of the head capsules of the parasite larvae showed that there were usually two different species, and in one case even all three species. In addition to two *Diplazon* species, four syrphid larvae also contained several capsules limited to the two cerebral hemispheres or the abdominal medulla, which were interpreted as embryos of *Microterys aeruginosus*, a polyembryonic syrphid parasite. In all cases, only one type of parasite developed while the others were killed.

The puparia of *C. dreyfusiae* affected by *Diplazon* consistently had a more elongated shape. The index of body length: maximum width of the puparium was 2.2-2.4 in unparasitized material, whereas in infected pupae it was 2.8-3.1. The puparia of parasitized flies were also recognizable by their intense reddish-brown colour compared to the yellow-gray of uninfested animals.

The parasitism of *Cnemodon* larvae by *Diplazon* species causes a considerable delay in the growth of the imaginal systems of the host larva, as was already noted by SCHNEIDER (1950) in *Epistrophe bifasciata* Fabr. If one compares the height of the eye primordia with the brain height of an unparasitized diapause larva of *Cnemodon*, the index formed by both sizes (height of the eye primordia as a percentage of the brain height) varies between 110-150%. We found an index of 70-90% in host animals infested with *Diplazon* larvae. Individuals with two or three *Diplazon* larvae had an index of 53-66%. Two *Cnemodon* larvae, each of which was infected with *Microterys* as well as a *Diplazon* parasite, showed an index of 65 and 71%, respectively. This "maturity deficit" of infected *Cnemodon* larvae resulted in a clear correlation with the extent of multiparasitization by *Diplazon* species and *M. aeruginosus*.

The encyrtid *Microterys aeruginosis* is also a typical syrphid parasite. This is also reported in the literature as a parasite of *Syrphus, Epistrophe, Paragus* and *Melanostoma* species. Its eggs appear to be laid exclusively in the brain or abdominal medulla of the host larvae. Through polyembryony, numerous individuals develop per host. The maximum number we received was 16 chalcids from a *Cnemodon* pupa.

By breeding material collected in the field, the overall level of parasitism was determined to be around 50% for the larvae of the first spring generation and around 30% for those of the August generation. The first finding deviates quite significantly from the previously reported parasitism value of over 80% obtained from larval dissections. Since we also took into account unhatched eggs and parasites that died in the earliest larval stage in the dissections, we would like to assume that the proportion of host mortality caused by parasites fell short of the original parasitized percentage.

Cnemodon-Arten (Syrphidae) als Räuber von Dreyfusia piceae Ratz. (Adelgidae)

II. Morphologie und Biologie von Cnemodon dreyfusiae Del. et. P.-W., nebst Beobachtungen über C. latitarsis Egger

Von V. Delucchi, H. Pschorn-Walcher u. H. Zwölfer

Im ersten Teil dieser Arbeit haben DELUCCHI und PSCHORN-WALCHER (1955) ausführlich die Taxonomie und geographische Verbreitung aller Arten der Gattung Cnemodon behandelt. Die systematische Durcharbeitung eines umfangreichen, aus den Sammlungen von MEIGEN, ZETTERSTEDT, SCHINER, EGGER, KOWARZ, SACK und COLLIN stammenden Materials hat ergeben, daß in der älteren Literatur drei verschiedene Arten unter dem Namen C. vitripennis Meig. oder auch unter der Bezeichnung C. fulvimanus Zett. vereinigt wurden. C. fulvimanus konnte auf Grund der Type von ZETTERSTEDT (dem bisher einzig bekannten Exemplar) einwandfrei gedeutet werden. Hingegen war keine Entscheidung möglich, welche der bei uns häufigeren Arten mit C. vitripennis identisch ist, da MEIGENS Type nicht wiedergefunden werden konnte. Um weiteren Verwechslungen vorzubeugen, haben wir zwei der fraglichen Arten als C. dreyfusiae und C. pubescens neu beschrieben. Die dritte, oft als C. vitripennis bezeichnete Art konnte mit C. brevidens Egger (= C. micans v. Doesb.) identifiziert werden. Einschließlich der beiden leicht kenntlichen Arten C. latitarsis Egger und C. verrucula Collin sind derzeit also sechs Cnemodon-Arten aus Europa bekannt.

Von diesen kommen zwei Arten, C. dreyfusiae und C. latitarsis, regelmäßig im Vertilgerkreis der Tannenstammlaus Dreyfusia piceae Ratz. vor. Eine dritte, in verlausten Tannenforsten ungemein häufige Art, C. pubescens Del. et P.-W., von der wir 1954 im Befallsgebiet von Winterthur (Ostschweiz) und auch 1956 in Schweden (Visingsö) mehr als 1000 Exemplare sammeln konnten, ist in unseren Zuchten bisher nicht aufgetreten und sicher an andere Wirte gebunden.

Der vorliegende zweite Teil dieser Arbeit soll die Morphologie der Präimaginalstadien und die Biologie von C. dreyfusiae, des häufigeren der beiden Dreyfusia-Räuber, behandeln. Unsere ursprüngliche Absicht, beide Arten eingehender zu studieren, wurde durch den 1955 einsetzenden und 1956 stark ausgeprägten Rückgang des Lausbefalls und seiner Vertilger vereitelt. Daher müssen in dieser Arbeit einige wichtige, vor allem C. latitarsis betreffende Fragen (allfällige Unterschiede der Jugendstadien, eventuelles Auftreten einer 2. Generation, Parasitierung) vorläufig offen bleiben.

Die Arbeit ist Herrn Prof. Dr. W. Zwölfer, München, zum 60. Geburtstag gewidmet, verbunden mit unserem Dank für seine mannigfache Hilfe, die er unserer Station und unseren Arbeiten stets angedeihen ließ.

Herrn G. J. KERRICH, Commonwealth Institute of Entomology, London, danken wir für die Bestimmung der Parasiten, Herrn Forstingenieur K. MADLIGER, Winterthur, für seine Hilfe bei der Auffindung von Befallsgebieten und für sein stetes Interesse an unseren Arbeiten.

A. Morphologie und Anatomie der Präimaginalstadien von C. dreyfusiae

1. Außere Morphologie

a. Ei

Länge des frisch abgelegten Eies (Abb. 1) durchschnittlich 0,8 mm, Breite 0,3 mm. Farbe milchigweiß. Oberseits mit 9–12 Längsrillen, unterseits flach, fest mit der Unterlage verklebt.

Von den ebenfalls längsgerillten Eiern von Leucopomyia obscura Hal. und Leucopis griseola Fall. (Chamaemyidae), die gleichfalls zum Vertilger-

komplex gehören, unterscheidet sich das Cnemodon-Ei durch seine bedeutendere Größe (doppelte Länge und Breite) sowie durch die scharfen Kanten und größere Breite der Längsrillen.

b. Larvenstadien

Es sind drei freie Larvenstadien vorhanden.

Larven in der Gestalt sehr ähnlich denen von *Pipiza* (HEISS 1938); L 1 ca. 1 mm, L 2 ca. 2–3 mm, L 3 ca. 5–9 mm lang. Junglarve weißlichgrau, ältere Stadien schmutzig-bräunlich, seitlich und ventral mehr olivgrün-bräunlich. Atemrohr dunkelbraun bis schwarz, Körper manchmal mit Wachswolle der Läuse bedeckt.

Übliche Segmentierung in "Kopf", 3 Thorakalsegmente, davon Mesothorax stark reduziert und 8 Abdominalsegmente, primäre Segmentierung durch Querwülste stark verwischt. Am letzten Abdominalsegment ein Paar lateraler, zapfenförmiger Hautausstülpungen beiderseits des Atemrohres (Fleischzapfen), ähnlich wie bei der Nachbargattung *Pipiza*.

Cuticularausgestaltung

L 1: Kopf ventral und dorsal mit zahlreichen kleinen Dörnchen. Prothorax unterseits ebenfalls mit kleinen Dörnchen. Ferner mit 8 längeren spitzen Borsten (Abb. 4 A), davon zwei dorsal (d), zwei dorsolateral (dl), zwei lateral (l) und zwei lateroventral (lv) (Abb. 2 A). Me-



Abb. 1. Frisch abgelegtes Ei (dorsal) von C. dreyfusiae

sothorax reduziert und ohne Beborstung. Borsten am Metathorax wie am Prothorax, jedoch mit einem zusätzlichen lateralen Paar. Beborstung der ersten 7 Abdominalsegmente einheitlich (Abb. 2 A). Daneben kurze Dörnchen vor allem entlang der ventralen Mittellinie. Am letzten Segment dorsal keine Borsten. Die lateralen und lateroventralen Borsten in der Gestalt abweichend, kürzer, kaum länger als ihr Sockel, ähnlich den lateroventralen "Stiftchen" der L 3.

L 2 / L 3: Ventraler und proximaler dorsaler Teil des Kopfes mit zahlreichen winzigen, stark chitinisierten Dörnchen (Abb. 3). Der übrige Körper und der Sockel des Atemrohres mit einem dichten Filz kurzer gekrümmter, fingerförmiger, hyaliner Zäpfchen (Schüppchen) bedeckt (Abb. 5 C). Diese besonders dorsal, lateral und lateroventral entwickelt. Borstenanordnung ("Papillen") entspricht dorsal und lateral der L 1, lateroventral und ventral (v) liegen etwas andere Verhältnisse vor (Abb. 2 B). Borstengestalt von der der L 1 völlig abweichend. Dorsale und laterale Borsten als zweiteilige Papillen (Abb. 4 C) ausgebildet. Lateroventrale Papillen mit nur kurzem

L	dl	đ	dl	1	lv.	v	lv
Tħ.I	•	• •	•	•	•		•
Tħ∎							
Th.	•	• •	•	•			• •
АЬd. -VII	•	••••	•	•	•	•	
Abd. V∎				•	•.	•	•
<u> </u>	L		1	<u>م</u>	· · · · · ·	·	J
L ₃	dl	d	di	Ĩ	١٧	v	N
Th.I	•	• •	•	•	• •		• •
⊺ռ∎							
ℾ℩ℷℍ	•	• •	•	0	• •		• •
Abd					•		•
I-VI	•	• • • •		σ	•		•

Abb. 2. Verteilung der Borsten, "Papillen" und "Stiftchen" bei der Junglarve (A) und bei der Altlarve (B) von C. dreyfusiae

distalem Teil als "Stiftchen" geformt. Am 8. Segment können die lateroventralen Stiftchen manchmal als Papillen ausgebildet und somit den lateralen gleichwertig sein.

Beiderseits der ventralen Mittellinie je vier kurze Kriechhöcker, zwei solche Kriechwülste dicht nebeneinander, einer davor, einer weiter seitlich. Das innere Paar Kriechwülste mit 7–8 kurzen "Näpfchen". Stigmen

L 1: Metapneustisch. Hinterstigmen auf getrennten Stigmenhörnern, mit nur zwei eiförmigen Stigmenschlitzen und vier langen, zugespitzten Interspirakularborsten (Abb. 5 A).

L 2: Amphipneustisch. Hinterstigmen näher aneinandergerückt, auf gemeinsamen Sockel, aber noch durch eine bis zur Hälfte des chitinisierten Stigmenträgers reichende Einkerbung getrennt (Abb. 5 B). 3 eiförmige Stigmenöffnungen, 4 Interspirakularborsten, eine Stigmennarbe und eine Mündungsöffnung der Peristigmaldrüse (Abb. 5 B).

L 3: Amphipneustisch. Stark sklerotisiertes, durch vollständige Verschmelzung der beiden Stigmenhörner entstandenes Atemrohr auf einem



Abb. 3. Gesichtsmaske der Altlarve (L 3) von C. dreyfusiae

basal verdickten, stark entwickelten Sockel. Dieser mit zahlreichen "Zäpfchen" (Abb. 5 C). Basaler Teil des Atemrohres polygonal gefeldert. Stigmenplatte in der Aufsicht wie bei der L 2, die Atemschlitze mehr langoval (Abb. 5 C).

Die Vorderstigmen (VS) der L 3, ebenso wie die der L 2, aus einem einzigen, knospenförmigen "Tüpfel" (Abb. 3) bestehend, mit 5 oder mehr "inneren Knospen."

Gesichtsmaske

Ausbildung der Gesichtsmaske und des Antennomaxillarkomplexes (AM) der L 3 aus Abb. 3 ersichtlich.

Cephalopharyngealskelett

L 1: Bau des Schlundgerüstes in Abb. 4 B wiedergegeben. Unterlippe (UL) mit kurzem, basalem Ventralfortsatz.

L 2 / L 3: Bauplan des Cephalopharyngealskeletts aus Abb. 4 D ersichtlich. Dorsale (DF) und ventrale (VF) Flügel, Ober- (OL) und Unterlippe (UL) von normaler Ausbildung. Anordnung der dreiteiligen Mundstilette (ST) (der distale Teil der Stilette fingerförmig gegliedert) vom Syrphinen-Bauplan (vgl. BHATIA 1939, Mundteile von Syrphus luniger

Meig.) stark abweichend. Offensichtlich typisch für die *Pipiza*-Gruppe (von uns auch bei *Pipiza* und *Pipizella* festgestellt).

Das Paar dreieckiger Lateralzähne (LZ), im Gegensatz zu Syrphus luniger, auch schon bei der L 2 vorhanden.

c. Puparium

Von der üblichen tropfenförmigen Gestalt, Färbung fahlbraun, blaßgelb, oft mit einem Stich ins Grünliche. Sprengung des Pupariums in der von Syrphiden bekannten Art durch zwei dorsale Deckel.

2. Innere Anatomie der erwachsenen Larve

Verdauungstrakt: Gegliedert in den dünnen Oesophagus, den kugeligen Proventriculus, den mehrfach abgeschnürten und in Schleifen gelegten Mitteldarm, den mit einer blasigen Anschwellung beginnenden Enddarm



250

Abb. 4. Cephalopharyngealskelett der Junglarve (B) und Altlarve (D), Borstenform der Junglarve (A) und Papillenform der Altlarve (C) von *C. dreyfusiae*

und in das Rectum. Letzteres mit 4 bananenförmigen, distal zu Paaren verbundenen Analschläuchen. Malpighigefäße in Vierzahl. Vorderdarm von den beiden Speicheldrüsen flankiert, diese im 3. Abdominalsegment kopfwärts umgebogen.

Dorsalgefäß: Die dünne Aorta am Ende des 1. Abdominalsegments in das Herz übergehend. Dieses bis in das 7. Segment reichend, mit 5 Ostien-Paaren, je eines im 2. bis 6. Segment. Flügelmuskeln im 2. Abdominalsegment einsetzend. Herz flankiert von je einem einreihigen, aus ca. 50, vorerst mandelförmigen, später rundlichen Pericardialzellen gebildeten Strang.

Nervensystem: Gehirnloben mit den thorako-abdominalen Ganglien zu einem einzigen, im ersten Abdominalsegment gelegenen Komplex verschmolzen. Zahl und Anordnung der Neuronen und der bifurcaten Dorsalnerven ähnlich wie bei *Platychirus scutatus* Meig. vgl. BHATIA 1939).

B. Biologie von C. dreyfusiae und C. latitarsis

Die Mehrzahl der biologischen Beobachtungen wurde im Jahre 1954 durchgeführt, ergänzende Aufzeichnungen liegen aus den vorhergehenden und den beiden nachfolgenden Jahren vor. Das Hauptbeobachtungsjahr war durch ein verhältnismäßig spät einsetzendes und niederschlagsarmes Frühjahr gekennzeichnet. Der Temperaturverlauf der Sommermonate zeigte große Unregelmäßigkeiten, die Niederschläge lagen in Zürich im Durchschnitt mit 180 mm je Monat um ca. 50 % über dem langjährigen Mittel, die monatliche Sonnenscheindauer war wesentlich verringert.



Abb. 5. Hinterstigmen (Atemrohr), (links Aufsicht, rechts dorsale Ansicht), der L 1 (A), L 2 (B) und L 3 (C) von C. dreyfusiae

1. Flugzeit

Die ersten Imagines der beiden Arten wurden im Freiland anfangs Mai beobachtet. Starker Flug fand vor allem in der Woche vom 9. zum 16. Mai 1954 und dann wieder zwischen dem 23. und 30. Mai statt. In der durch einen Wettersturz gekennzeichneten Zwischenzeit war die Flugtätigkeit

wesentlich verringert. Der Hauptflug der Frühjahrsgeneration ließ Ende Mai, anfangs Juni beträchtlich nach.

Ein erneutes, schwaches Ansteigen der Flugkurve ließ sich anfangs Juli feststellen. Da auch in unseren Zuchten von *C. dreyfusiae* um diese Zeit ein gehäuftes Schlüpfen beobachtet wurde, ist es als wahrscheinlich anzunehmen, daß das verstärkte Auftreten von Imagines im Freiland die Folge einer schwachen "Zwischengeneration" war. Diese wird von denjenigen Tieren der Frühjahrsgeneration gebildet, die sich ohne Diapause weiterentwickelt haben. Ein ganz entsprechender Entwicklungsverlauf konnte auch für eine weitere, an *Dreyfusia* räuberisch lebende Dipterenart, *Cremifania nigrocellulata* Czerny, ermittelt werden (DELUCCHI u. PSCHORN-WALCHER 1954).

Der eigentliche 2. Hauptgipfel der Flugkurve von C. dreyfusiae fiel dann in die erste Augusthälfte. Der Höhepunkt wurde in der Zeit vom 5. bis 10. August 1954 erreicht. Die nachfolgende Schlechtwetterperiode brachte ein allmähliches Abklingen des Fluges mit sich. Auch in unseren Zuchten schlüpften anfangs August alle restlichen Individuen bis auf drei Stück, die ihre Larven-Diapause bis in den Winter hinein fortsetzten. Ob es sich bei ihnen um solche von C. latitarsis oder um univoltine Tiere von C. dreyfusiae gehandelt hat, konnte nicht entschieden werden. Beim Schlüpfen der Puppen lag eine schwache Protandrie vor, das Geschlechterverhältnis war ziemlich ausgeglichen.

Mit Ausnahme eines einzigen, im Juli geschlüpften Exemplars gehörten alle Tiere der 2. Hauptgeneration der Art C. dreyfusiae an. Auch in der Literatur beziehen sich die von uns überprüften Fangzeitangaben von C. latitarsis mit einer Ausnahme (von COLLIN in England im August gefunden, i. l.) auf den Monat Mai. Da wir zudem aus 87 im September aufgesammelten Altlarven im folgenden Frühjahr nur C. dreyfusiae erziehen konnten, darf angenommen werden, daß C. latitarsis im allgemeinen nur in geringer Zahl und möglicherweise nur im Frühjar im Vertilgerkreis der Tannenfäuse in Erscheinung tritt. 390418, 1957. 23, Downloaded from https://indinet.htmy.wiley.com/doi/10.1111/j.1434418.1957.b01289.x by University Of Natingham, Wiley Online Library on [24/09/2023]. See the Terms and Conditions (https://indinet.htmy.wiley.com/tems-and-conditions) on Wiley Online Library for uses of a started see governed by the applicable Centive Commons Library on [24/09/2023]. See the Terms and Conditions (https://indinet.htmy.wiley.com/tems-and-conditions) on Wiley Online Library for uses of a started see governed by the applicable Centive Commons Library on [24/09/2023]. See the Terms and Conditions (https://indinet.htmy.wiley.com/tems-and-conditions) on Wiley Online Library for uses of a started see governed by the applicable Centive Commons Library on [24/09/2023].

Der tägliche Flugverlauf besitzt sein Maximum in den warmen Nachmittagsstunden, wobei sonnenbeschienene Stammteile der von Dreyfusia befallenen Tannen bevorzugt angeflogen werden. Der Fang am Stamm ergibt in der Regel nur Weibchen. Der Aufenthaltsort der Männchen ist nicht bekannt.

Wie in der Einleitung bereits erwähnt, trat sowohl 1954 in der Schweiz wie auch 1956 in Schweden eine dritte Art, C. pubescens, ungemein zahlreich in der Nachbarschaft der befallenen Weißtannen auf. Beide Geschlechter dieser Art umschwärmten, zusammen mit Melangyna 4-maculata Verrall, vor allem feuchte Bodenstellen an Wegrändern sowie die Blüten von Oxalis und anderen Pflanzen der Bodenvegetation. In Winterthur konzentrierte sich der Anflug auffällig auf die frühen Nachmittagsstunden, in denen die Wegblößen der Sonne ausgesetzt waren. Auf Visingsö saßen die Tiere gleichfalls in den feuchten Autospuren einer Waldstraße, zusammen mit tausenden Individuen von Cyzenis albicans Fall., der wichtigsten Frostspanner-Tachine. Der Wirt von C. pubescens ist bisher nicht bekannt und möglicherweise unter den Pemphigiden zu suchen. An D. piceae konnten wir die Art trotz umfangreicher Zuchten nie beobachten.

2. Eiablage und Eistadium

Die Eier werden einzeln zwischen die Eihäufchen der Laus abgelegt. Der Gesamteivorrat eines Weibchens wird auf Grund von Sektionen zu Beginn der Flugzeit gefangener Individuen auf 150-200 Stück geschätzt. Ein in Zucht genommenes Weibchen legte 25, 13, 42, 22, 9, 6, 5 und wiederum 5 Eier je Tag, innerhalb von 8 Tagen sonach 127 Eier ab. Im allgemeinen erwiesen sich in Gefangenschaft gehaltene Weibchen aber nur selten als legewillig.

Im Freiland fallen Flugzeit und Eiablage nahe zusammen (Abb. 6). Die Dauer des Eistadiums betrug in Zuchten bei 20° C Zimmertemperatur etwa 4-5 Tage. Unter Freilandbedingungen ist im Mai mit einer wesentlich längeren Eiperiode zu rechnen, während die Ablagen der Zwischengeneration im Juli und die der 2. Hauptgeneration im August in 5-6 Tagen zum Schlüpfen kommen.

3. Larvalentwicklung

Die frisch geschlüpften Junglarven begeben sich unter die umliegenden Eihäufchen der Laus. Sie ernähren sich ausschließlich von den Eiern der Laus, zu deren Bewältigung sie jeweils 10 Minuten und mehr benötigen. Bei 20° C erfolgt die erste Häutung nach 3-4 Tagen (Tab. 1). Das 2. Larvenstadium von *Cnemodon* benötigt zum Aussagen eines *Dreyfusia*-Eies nur mehr ca. 5 Min., greift daneben aber auch schon oft Wanderlarven und Sistentes III und IV an. Die Dauer des L 2-Stadiums beträgt im Laboratorium 2-4 Tage. Im letzten Larvenstadium werden die Eier des Wirts innerhalb einer halben Minute völlig geleert. Die erwachsenen Larven sind wesentlich beweglicher und greifen vor allem auch Altläuse in großer Zahl an. Ihre Freßperiode beansprucht bei Zimmertemperatur 6-8 Tage. Während weiteren 4 bis 5 Tagen nehmen sie keine Nahrung mehr auf. Es erfolgt eine vollständige Verdauung und Darmentleerung und anschließend entweder der Übergang in die larvale Diapause oder in Puppenruhe.

Tabelle 1

Entwicklungsdauer der Präimaginalstadien von C. dreyfusiae (Zucht bei 20°C, 70% Feuchtigkeit. Auswertung von 32 Einzelzuchten von Tieren ohne larvale Diapause)

	Min.	Entwicklungsdauer in Tagen Mittel	Max.
Eistadium	4	4,6	5
Erstlarve	2,8	3,3	4,2
Zweitlarve	2	2,9	3,7
Drittlarve (Fraßzeit)	6	7,2	8
Drittlarve (Vorpuppenphase)	4	4,6	5
Puppenstadium	11	12	13
Präimaginalperiode	31	34	37

Während bei Zimmertemperatur die gesamte larvale Fraßperiode in etwa 14 Tagen durchlaufen wird, benötigen die Tiere dazu im Freiland in Mai/Juni etwa 25-30 Tage, von Juli bis September dagegen rund 20 Tage. Die Altlarven halten sich bevorzugt an Stammteilen mit dichtestem Lausbefall auf. An Stellen, wo das von den Läusen ausgeschiedene Wachs dichte Krusten bildet, sammeln sich die Larven mit besonderer Vorliebe an.

Das jahreszeitliche Auftreten der einzelnen Stadien von C. dreyfusiae





und seine Beziehung zur Wirtsentwicklung ist in Abb. 6 wiedergegeben. Den Angaben in Abb. 6 liegen die Beobachtungen aus dem Jahre 1954 in der Ostschweiz zugrunde.

4. Larvale Diapause

Die Anpassung des Generationszyklus an den ihres Wirtes erfolgt bei C. dreyfusiae durch Einschaltung larvaler Diapauseperioden. Von 225 in der 2. Junihälfte 1954 eingesammelten Altlarven der 1. Frühjahrsgeneration gingen 85 innerhalb der nächsten Tage zur Verpuppung und schlüpften nach einer 10–14tägigen Puppenruhe bereits Anfang Juli. Es handelt sich bei diesen Tieren um die schon erwähnte "Zwischengeneration" (1. Sommergeneration), die zeitlich mit der nur schwach ausgebildeten 1. Aestivalis-Generation von D. piceae zusammenfällt (Abb. 6). Der Anteil des "Nebenfluges" von C. dreyfusiae ist in den einzelnen Jahren verschieden groß. 1955 ging ein wesentlich geringerer Prozentsatz der Frühjahrslarven unmittelbar in Puppenruhe. Die 1. Sommergeneration war demgemäß sehr schwach und überdies über den ganzen Juli verzettelt. 3904184, 189 57, 2, 3, Dwhaded from https://oilnithibrary.wip.com/doi/10.1111/1.1/3494418.1957.bf01293x, by University of Natingham, Wiley Online Library on [24/09/202]. See the Terms and Codditions (https://oilnithibrary.wip.com/term-and-conditions) on Wiley Online Library of rates or use; OA articles are governed by the applicable Center Commons License

Auch 1954 schlüpften in der 2. Julihälfte einzelne weitere Individuen. Das Gros der Frühjahrslarven verharrte jedoch 4–5 Wochen in Diapause, trat Ende Juli in die Verpuppung ein und kam in der ersten Augusthälfte zum Schlüpfen.

Eine larvale Diapause wird bei Syrphiden häufig angetroffen. SCHNEIDER (1948), der sich eingehend mit dieser Erscheinung befaßt hat, konnte feststellen, daß vor allem Temperatur und Feuchtigkeit dieses Geschehen steuern. In Anlehnung an SCHNEIDERS Versuche haben wir in Diapause gefallene Altlarven der 1. Frühjahrsgeneration von C. dreyfusiae verschiedenen Temperatur- und Feuchtigkeitsverhältnissen ausgesetzt.

Je 10 Diapauselarven wurden in Petrischalen auf Filterpapier gehalten. In der Serie F wurde das Filterpapier zu Versuchsbeginn stark befeuchtet, in der Serie FF wurde diese Befeuchtung zudem täglich wiederholt. Die Schale FK wurde gleichfalls laufend feucht gehalten und überdies einmal einer Temperatur von 5°C während 6 Stunden ausgesetzt. Die Schale TK blieb trocken, kam jedoch gleichfalls zu Versuchsbeginn für 6 Stunden in den Kühlschrank. Alle vier Serien wurden hierauf in Zimmertemperatur weitergehalten. Als Kontrolle dienten 100 Diapauselarven gleicher Herkunft, die bei 20°C und bei einer Luftfeuchtigkeit von 50–70% in eigenen Zuchtröhren aufbewahrt wurden. Aus Tabelle 2 ist ersichtlich, daß die Tendenz zur Brechung der Diapause im feuchtkühlen Medium am stärksten ausgeprägt war, indem 6 von 10 Larven zur Verpuppung gebracht werden konnten. Unter feuchten, sehr feuchten und trocken-kühlen Versuchsbedingungen gingen 30–40% der Larven innerhalb einer Woche zur Puppenruhe über. Im gleichen Zeitraum beendeten nur 11% der mäßig feucht und warm gehaltenen Kontrolltiere ihre Diapause. Die Mortalitätsrate hielt sich in allen Zuchten in der gleichen Größenordnung von 10–20%.

Versuchsbedingungen	F	FF	FK	ТК	Kontr.
Anzahl der Larven	10	10	10	10	100
verpuppt nach Tagen 1 3 5 7		 1 2	$\frac{4}{2}$	2 1	2 4 3 2
Gesamtzahl der Puppen	4	4	6	3	11
in Diapause verblieben	4	4	3	5	70
abgestorben	2	2	1	2	19

Tabelle 2 Versuche zur Diapause-Brechung von Altlarven

Von dem im September gesammelten Larvenmaterial der 2. Sommergeneration wurden gleichfalls 10 Diapauselarven während 6 Stunden in eine Temperatur von + 9° C verbracht und bei nahezu 100% Luftfeuchtigkeit weitergehalten. Nach 4 Tagen hatten sich 8 Larven verpuppt, während in der bei Zimmertemperatur gehaltenen, gleich umfangreichen Kontrollzucht nur 2 Puppen auftraten.

Diese orientierenden Versuche deuten darauf hin, daß auch bei C. dreyfusiae, ähnlich wie bei anderen Syrphiden (SCHNEIDER 1948), plötzliche Kälteschocks und starke Befeuchtung eine Aufhebung der Diapause zu bewirken vermögen. Im Zusammenhang mit diesen experimentellen Befunden möchten wir auf die im Freiland beobachteten unterschiedlichen Verpuppungsdaten hinweisen. Im trocken-warmen Sommer 1953 dauerte die Diapause der Altlarven der 1. Frühjahrsgeneration etwa 5–7 Wochen und der Flug der "Zwischengeneration" war außerordentlich schwach. Im kühlen und sehr feuchten Jahr 1954 trat die Verpuppung der Frühjahrsgeneration schon nach 4–5 Wochen ein und ein wesentlich größerer Prozentsatz von Altlarven ging unmittelbar zur Ausbildung einer Zwischengeneration über.

5. Puppenstadium

Wie die larvale Diapause, so erfolgt auch die Puppenruhe im Freiland größtenteils im Boden. Daneben findet man nicht selten Diapauselarven und Puppen unter Rindenritzen oder frei am Stamm angeheftet.

Die Dauer der Puppenruhe beträgt im Laboratorium 11–13 Tage (Tab. 1). Im Freiland ist mit einer solchen von 14–20 Tagen zu rechnen. Zusammenfassend kann Cnemodon dreyfusia als eine bivoltine, gelegentlich trivoltine Syrphidenart mit fakultativer Sommer- und obligatorischer Winterdiapause im Larvenstadium angesehen werden. Ob bei einem Teil der Population auch ein univoltiner Entwicklungsgang möglich ist, bedarf weiterer Untersuchungen.

Über Cnemodon latitarsis ist noch kein abschließen des Urteilmöglich. Die Mehrzahl der bisherigen Beobachtungen deutet auf eine univoltine Schwebfliegenart mit totaler Diapause im Altlarvenstadium hin.

C. Wirtsspezifität der Cnemodon-Arten

C. dreyfusiae und C. latitarsis sind bisher nur als Räuber von Tannenwollläusen bekannt. Ihre größte Häufigkeit erreichen sie hier bei D. piceae, doch konnten wir sie auch relativ zahlreich im Freiburger Befallsgebiet von D. merkeri Eichhorn (nur am Stammbefall) nachweisen. Wesentlich seltener ist C. dreyfusiae bei der an Alttannen lebenden Form von D. nüsslini (f. schneideri) vertreten. Bei den typischen, an Zweigen und Nadeln von Jungtannen lebenden Populationen von D. nüsslini scheinen beide Cnemodon-Arten nicht vorzukommen. In Schweden, im künstlichen Anbaugebiet der Tanne auf Visingsö und bei Omberg, haben PSCHORN-WALCHER und KRAUS (im Druck) weder an D. piceae noch an D. nüsslini Cnemodon-Arten beobachten können.

In der Literatur sind über Wirte von Cnemodon nur zwei, artenmäßig nicht mehr deutbare Angaben zu finden. HEEGER (1857) hat zwei jährliche Generationen von "C. vitripennis" als Räuber von Cocciden an Populus italica beobachtet. An diesem Befund bleibt nachzuprüfen, ob die Syrphiden in beiden Generationen lediglich von Schildläusen und nicht auch (oder gar ausschließlich) von Pappel-Aphiden gelebt haben. 98/14/84, 1977, 2-3, Downloaded from https://onlinelthrapy.wiley.com/doi/10.11111/j.14394418.1957.b01289x by University Of Natingham, Wiley Online Library on [24/09/2023], See the Terms and Conditions (https://onlinelthrapy.wiley.com/terms-and-conditions) on Wiley Online Library by University Of Natingham, Wiley Online Library on [24/09/2023], See the Terms and Conditions (https://onlinelthrapy.wiley.com/terms-and-conditions) on Wiley Online Library by University Of Natingham, Wiley Online Library on [24/09/2023], See the Terms and Conditions (https://onlinelthrapy.wiley.com/terms-and-conditions) on Wiley Online Library by Conversity Of Natingham, Wiley Online Library on [24/09/2023], See the Terms and Conditions (https://onlinelthrapy.wiley.com/terms-and-conditions) on Wiley Online Library by University Of Natingham, Wiley Online Library on [24/09/2023], See the Terms and Conditions (https://onlinelthrapy.wiley.com/terms-and-conditions) on Wiley Online Library by University Of Natingham, Wiley Online Library on [24/09/2023], See the Terms and Conditions (https://onlinelthrapy.wiley.com/terms-and-conditions) on Wiley Online Library by University Of Natingham, Wiley Online Library on [24/09/2023], See the Terms and Conditions (https://onlinelthrapy.wiley.com/terms-and-conditions) on Wiley Online Library on [24/09/2023], See the Terms and Conditions (https://onlinelthrapy.wiley.com/terms-and-conditions) on Wiley Online Library on [24/09/2023], See the Terms and Conditions (https://onlinelthrapy.wiley.com/terms-and-conditions) on Wiley Online Library on [24/09/2023], See the Terms and Conditions (https://onlinelthrapy.wiley.com/terms-and-conditions) on Wiley Online Library on [24/09/2023], See the Terms and Conditions (https://onlinelthrapy.wiley.com/terms-and-conditions) on Wiley Online Library on [24/09/2023], See the Terms and Conditions (https://onlinelthrapy.wiley.com/terms-and-conditions) on [24/09/2023], See the Terms and Conditions (https://onlinelthrapy.wiley.com/terms-and-conditions) on [24/09/2023], See

Aus Pemphigiden-Gallen an Pappeln sind mehrfach Vertreter verwandter Syrphiden-Gattungen gezüchtet worden, so Pipiza festiva Meig. und Pipizella virens Fabr. aus Gallen von Pemphigus spirothecae Pass. (KURIR 1949), während Heringia heringii Zett. bei der Ulmenlaus Schizoneura lanuginosa Htg. angetroffen wurde (WACHTL 1882). In Amerika wurden Pipiza femoralis Loew bei gleichfalls an Ulmen gallenbildenden Aphiden der Gattungen Eriosoma und Colopha, Pipiza pisticoides Will, sowie Pipiza radicum Walsh et Ril. bei der Blutlaus, Eriosoma lanigerum Haus., an Apfel gefunden. Eine nicht näher bestimmte Pipiza-Art wurde in den Kolonien von Prociphilus tessellatae Fitch an Esche beobachtet (HERS 1938). Einige Pipizini vermögen auch unterirdisch lebende Blattläuse anzugreifen. So hat der eine von uns (H. ZWÖLFER, im Druck) Pipizella maculipennis Meig. öfters an subterranen Populationen von Tetraneura ulmi Htg. räuberisch lebend festgestellt.

Die zweite Notiz über Cnemodon (SPEYER 1936) bezieht sich auf eine als "C. fulvimanus" bezeichnete Art, deren Larven unter Borkenschuppen von Obstbäumen (wohl in Diapause) häufig waren. Es wird angenommen, daß sie vorher den zahlreichen Blutlauskolonien nachgestellt haben.

Nach den bisherigen Befunden zu schließen, scheinen die im Tribus der Pipizine (Chilosiinae) vereinigten, nach HULL (1949) relativ ursprünglichen Syrphiden-Arten ausschließlich bei den Aphiden-Familien der Pemphigidae, Thelaxidae, Adelgidae und Phylloxeridae vorzukommen. Diese Familien sind durch eine starke Tendenz zur Wachsausscheidung und durch eine sehr weitgehende Differenzierung des Generationszyklus gekennzeichnet. Die Vertreter der echten Syrphinae hingegen greifen vorwiegend Blattläuse aus den weniger stark differenzierten Familien der Aphididae und Callaphididae an.

D. Parasiten von C. dreyfusiae

Aus dem 1954 in Zucht gehaltenen Material von Cnemodon sind insgesamt 4 Parasitenarten geschlüpft. Wie einleitend erwähnt, sind wir bisher nicht in der Lage, die Larven von C. dreyfusiae und C. latitarsis auseinanderzuhalten und es können deshalb die vier gezogenen Parasitenarten noch nicht mit Sicherheit den beiden Wirten zugeordnet werden. Mit Rücksicht darauf, daß unsere Zuchten nahezu ausschließlich C. dreyfusiae ergaben, ist jedoch anzunehmen, daß die nachgenannten Parasiten durchwegs aus dieser Art geschlüpft sind. In welchem Maße sie bei C. latitarsis vorkommen, bleibt noch abzuklären.

Als Parasiten wurden festgestellt:

Diplazon abdominator Bridg. Diplazon compressus Desv. Diplazon spec., cf. collinus Stelfox Microterys aeruginosus Dalm.

Microterys aeruginosus Dalm. (Chalc., Encyrtidae) Alle vier genannten Arten sind Primärparasiten. Die in Syrphidenpuppen allgemein häufigen Sekundärparasiten wurden nicht erfaßt, da wir ausschließlich Larvenmaterial in Zucht genommen haben.

Die Arten der Gattung *Diplazon* sind typische Syrphiden-Parasiten. Sie belegen meist Eier oder jüngere Larvenstadien des Wirtes. Ihre Entwicklung und Biologie ist mehrfach ausführlich behandelt worden. Unter den neueren Arbeiten sei hier vor allem die von SCHNEIDER (1950) genannt. SCHNEIDER hat häufig Multiparasitismus durch mehrere *Diplazon*-Arten im gleichen Wirt beobachtet und dabei festgestellt, daß die Larven der einzelnen Parasitenarten sich innerhalb des Wirts bekämpfen. Es gelingt stets nur einer von beiden Arten, ihre Entwicklung zu vollenden.

Unsere eigenen Untersuchungen an den oben genannten, nur wenig bekannten Arten bestätigen die von SCHNEIDER an *D. pectoratorius* Grav. und *D. fissorius* Grav. gemachten Beobachtungen vollauf. Von 38 sezierten Larven der 1. Frühjahrsgeneration 1954 waren 6 nicht parasitiert. 12 Larven wiesen je nur eine *Diplazon*-Art auf. 16 Larven waren mit 2 oder 3 Parasitenarten belegt. Ein Vergleich der Kopfkapsel der Parasitenlarven zeigte, daß es sich dabei meist um 2 verschiedene Arten, in einem Falle sogar um alle drei Arten handelte. In 4 Syrphidenlarven fanden sich überdies neben 2 *Diplazon*-Arten noch mehrere, auf die beiden Gehirnhälften oder das Bauchmark beschränkte Kapseln, die als Keime von *Mycroterys aeruginosus*, einem polyembryonalen Syrphidenparasiten, gedeutet wurden. In allen Fällen kam stets nur eine Parasitenart zur Entwicklung, während die anderen getötet wurden.

Die von Diplazon befallenen Puparien von C. dreyfusiae wiesen durchgehend eine mehr in die Länge gestreckte Gestalt auf. Der Index von Körperlänge: maximaler Breite des Pupariums betrug bei unparasitiertem Material 2,2–2,4, bei befallenen Puppen hingegen 2,8–3,1. Die Puparien parasitierter Fliegen waren überdies an ihrer intensiv rotbraunen Färbung gegenüber dem Gelbgrau unbefallener Tiere erkenntlich.

Die Parasitierung der Cnemodon-Larven durch Diplazon-Arten verursacht ein erhebliches Zurückbleiben des Wachstums der Imaginalanlagen der Wirtslarve, wie dies schon von SCHNEIDER (1950) bei Epistrophe bifasciata Fabr. festgestellt wurde. Vergleicht man die Höhe der Augenanlagen mit der Gehirnhöhe einer unparasitierten Diapause-Larve von Cnemodon,

(Ichneumonidae)

17

so schwankt der von beiden Größen gebildete Index (Höhe der Augenanlagen in % der Gehirnhöhe) zwischen 110–150 %. Bei Wirtstieren, die von einer Diplazon-Larve befallen waren, stellten wir einen Index von 70–90% fest. Individuen mit 2 oder 3 Diplazon-Larven wiesen einen Index von 53–66% auf. Zwei Cnemodon-Larven, die neben je einem Diplazon-Parasit auch noch durch Microterys befallen waren, zeigten einen Index von 65 bzw. 71%. Dieses "Reifedefizit" befallener Cnemodon-Larven ergab somit eine deutliche Korrelation mit dem Ausmaß der Multiparasitierung durch Diplazon-Arten und M. aeruginosus.

Die Encyrtiden-Art Microterys aeruginosus stellt ebenfalls einen typischen Syrphiden-Parasiten dar. Dieser wird in der Literatur auch als Parasit von Syrphus-, Epistrophe-, Paragus- und Melanostomma-Arten angegeben. Seine Eiablage scheint ausschließlich in das Gehirn oder Bauchmark der Wirtslarven zu erfolgen. Durch Polyembryonie kommen zahlreiche Individuen je Wirt zur Entwicklung. Als Höchstzahl erhielten wir 16 Chalcidier aus einer Cnemodon-Puppe.

Durch Zuchten von im Freiland gesammeltem Material wurde der Gesamtparasitierungsgrad für die Larven der 1. Frühjahrsgeneration mit etwa 50%, für die der Augustgeneration mit etwa 30% ermittelt. Der erste Befund weicht ziemlich stark von dem bereits mitgeteilten, auf Grund von Larvensektionen gewonnenen Parasitierungswert von über 80% ab. Da wir bei den Sektionen auch nicht geschlüpfte Eier und im frühesten Larvenstadium abgestorbene Parasiten mitberücksichtigt haben, möchten wir annehmen, daß der durch Parasiten bewirkte Sterblichkeitsanteil des Wirtes hinter dem ursprünglichen Anstichprozent zurückgeblieben ist.

Summary

The present study, a continuation of an earlier paper on the taxonomy of *Cnemodon*, deals with the species *C. dreyfusiae* Del. et Pschorn-W. and *C. latitarsis* Egger, both of which are associated with the predator complex of the silver fir woolly aphid, *Dreyfusia* (Adelges) piceae Ratz.

The morphology of the preimaginal stages of C. dreyfusiae is described, and a few notes on the internal anatomy of the fullgrown larva are also given.

C. dreyfusiae is a bivoltine, occasionally trivoltine, species, with a facultative larval diapause in summer, and an obligatory period of larval quiescence in winter. C. latitarsis, the biology of which ist not fully known, may be looked upon as univoltine, restricted to the spring generation of the host, and having a total diapause in the last larval stage. Data on the duration of the preimaginal development of C. dreyfusiae under laboratory conditions are communicated in table 1, while the synchronization of its life cycle with that of the host is shown by fig. 6.

Experiments on the diapause of this species (table 2) have confirmed earlier observations by SCHNEIDER (1948), working with other Syrphids, according to whom exposure to low temperatures and to high humidity are appropriate means of breaking the diapause.

So far, both species have been observed preying only upon D. piceae and D. nüsslini, f. schneideri. Members of the tribe Pipizini (Chilosiinae), in general, seem to prefer wool secreting aphids of the families *Thelaxidae*, *Pemphigidae*, *Adelgidae*, etc., as hosts.

Three species of *Diplazon (Ichneumonidae)* and an Encyrtid, *Microterys aeruginosus* Dalm., were frequently reared as primary parasites of *C. drey-fusiae*, and observations on this multiparasitism and on the influence of the parasites upon the retardation of host development are communicated.

Literatur

- BHATIA, M. L., 1939: Biology, morphology and anatomy of aphidophagous Syrphid larvae. Parasitology, 31, 78–129.
 DELUCCHI, V. und PSCHORN-WALCHER, H., 1954: Cremifania nigrocellulata Czerny (Dip-
- DELUCCHI, V. und PSCHORN-WALCHER, H., 1954: Cremifania nigrocellulata Czerny (Diptera, ? Chamaemyidae, ein Räuber an Dreyfusia (Adelges) piceae Ratz. (Hemiptera, Adelgidae). Z. angew. Entom., 36, 84–107.
- Adelgidae). Z. angew. Entom., 36, 84–107. DELUCCHI, V. und PSCHORN-WALCHER, H., 1955: Les espèces du genre Cnemodon Egger (Diptera, Syrphidae) prédatrices de Dreyfusia (Adelges) piceae Ratzeburg (Hemiptera, Adelgidae). Z. angew. Entom., 37, 492–506.
- HEEGER, E., 1858: Neue Metamorphosen einiger Dipteren. S. B. Akad. Wissen., Wien, 31, 295-309.
- HEISS, E. M., 1938: A classification of the larvae and puparia of the Syrphidae of Illinois exclusive of aquatic forms. Univ. Ill. Bull. 36, (1), 1-142.
- HULL, F. M., 1949: The Morphology and Inter-relationship of the Genera of Syrphid Flies, Recent and Fossil. Trans. zool. Soc. Lond., 26, 257-408.
- KURIR, A., 1949: Pipiza festiva Meig. und Heringia virens Fabr., räuberische Syrphiden auf Pemphigus spirothecae. Wien. Ent, Rundschau, 1, 1-4.
- PSCHORN-WALCHER, H. und KRAUS, M.: Notes on the predators of Adelges piceae Ratz. and A. nüsslini CB. (Hemiptera, Adelgidae) in Sweden. Tenth International Congress of Entomology, Montreal 1956 (im Druck).
- SCHNEIDER, F., 1948: Beitrag zur Kenntnis der Generationsverhältnisse und Diapause räuberischer Schwebfliegen (Syrphidae, Dipt.), Mitt. schweiz. Entom. Gesellsch., 21, 249-225.
- SCHNEIDER, F., 1950: Die Entwicklung des Syrphidenparasiten Diplazon fissorius Grav. (Hym. Ichneum.) in uni-, oligo- und polyvoltinen Wirten und sein Verhalten bei parasitärer Aktivierung der Diapauselarven durch Diplazon pectoratorius Grav. Mitt. schweiz. Entom. Gesellsch., 23, 155–194.
- SPEYER, W., 1936: Tätigkeitsbericht der Biologischen Reichsanstalt für Land- und Forstwirtschaft, Zweigstelle Schade ... vom 1. April 1935 bis 31. März 1936. Altländer Ztg., April 1936, 5 S.
- WACHTL, F. A., 1882: Beiträge zur Kenntnis der Biologie, Systematik und Synonymie der Insekten. Wien. ent. Ztg., 1, 275–279.
- Zwölfer, H. (1957/58): Zur Systematik, Biologie und Ökologie unterirdisch lebender Aphiden (Anoeciinae, Tetraneurini, Pemphigini und Fordinae). Z. angew. Entom. (im Druck).