

ENTOMOLOGISCHE MITTEILUNGEN  
aus dem  
Zoologischen Staatsinstitut u. Zoologischen Museum  
Hamburg

Herausgeber: Prof. Dr. Herbert Weidner

3. Band

Hamburg

Nr. 60

---

---

Ausgegeben am 25. Februar 1968

Aus dem Bernhard-Nocht-Institut für Schiffs- und Tropenkrankheiten in Hamburg (Direktor: Professor Dr. med., Dr. phil. H. VOGEL); Abteilung für Helminthologie (Abt.-Vorsteher: Dr. med., Dr. phil. W. MINNING)

Untersuchungen zu Ernährung, Fortpflanzungsbiologie  
und Entwicklung von *Limnogeton fieberi* MAYR  
(Belostomatidae, Hemiptera) als Beitrag zur Kenntnis  
von natürlichen Feinden tropischer Süßwasserschnecken

VON J. VOELKER

(Mit 6 Abbildungen im Text und 4 Tafeln)

**Einleitung**

In einer vorausgegangenen Mitteilung (1966) wurde die Problematik einer biologischen Bekämpfung von Bilharziose übertragenden Schneckenarten besprochen. Am Beispiel einer Wasserwanze (*Limnogeton fieberi*), die in den Bilharziose verseuchten Gewässern des Nildeltas verbreitet ist und dort als obligatorischer Schneckenfresser nachgewiesen wurde, konnte gezeigt werden, daß dieses Raubinsekt als regulierender Faktor einen sicher nicht geringen Einfluß auf die Vermehrung einer Schneckenpopulation ausübt.

---

Anschrift des Verfassers: Dr. JOHANNES VOELKER, Tropeninstitut, 2 Hamburg 4,  
Bernhard-Nocht-Straße 74

Das Unvermögen von *Limnogeton*, keine anderen Nahrungstiere als Süßwasserschnecken erbeuten zu können, beruht auf der Morphologie der Fangbeine, wie außerdem Untersuchungen zur Nahrungswahl bewiesen. Die in der ersten Mitteilung beschriebenen Ergebnisse quantitativer Nahrungsuntersuchungen an den fünf Larvenstadien werden im Folgenden durch entsprechende Fütterungsversuche an den Imagines ergänzt. Darüberhinaus wurde die Biologie, in Sonderheit die Fortpflanzung und die Entwicklung bis zur Imago untersucht. Hierüber konnten keinerlei Angaben in der Literatur gefunden werden. Dagegen sind Beobachtungen über die Lebensweise einiger anderer Vertreter der Belostomatidae wenn auch lückenhaft, so doch schon vor etlichen Jahrzehnten publiziert worden (SLATER 1899; BUENO 1906; HUNGERFORD 1925, zit. bei WEBER). Abgesehen davon, daß die vorliegenden Untersuchungen über den Lebensablauf von *L. fieberi* von allgemeinbiologischem Interesse sein dürften, sind genaue Kenntnisse über die Lebensbedingungen, Verhalten, Entwicklung und Fortpflanzung (und damit auch über Zuchtmethoden) Voraussetzung dafür, wenn praktische Maßnahmen, die einen Eingriff in eine Biozönose bedeuten, ins Auge gefaßt werden sollen.

Die vorliegenden Befunde erheben nicht den Anspruch, in der Wasserwanze *Limnogeton fieberi* das Mittel der Wahl gefunden zu haben, mit dem eine wirksame biologische Schneckenbekämpfung möglich sei. Sie mögen lediglich als Beitrag und als Modell zu diesem noch wenig bearbeiteten und daher für wenig aussichtsreich beurteilten Problem verstanden sein.

### Material und Methoden

Das Ausgangsmaterial für die Zucht von *Limnogeton fieberi* MAYR stammt aus der südlichen Umgebung von Alexandria, Ägypten (Näheres s. VOELKER 1966). Haltung und Zucht der Wasserwanzen bieten keine besonderen Schwierigkeiten. Zur Haltung von Einzelindividuen genügen Glasgefäße von 1 l Inhalt. Sehr gut haben sich Makrolonbehälter bewährt, wie sie zur Haltung von Labormäusen Verwendung finden. Zur Einrichtung gehören lediglich Wasserpflanzen, um den Wanzen die Möglichkeit zum Festhalten zu bieten (zum Beispiel beim Fressen, Paaren, Eierlegen). Es besteht sonst die Gefahr, daß die Tiere ertrinken (besonders bei brutpflegenden Männchen). Am besten bewährt haben sich nicht wurzelnde Pflanzen wie *Elodea densa* und *Ceratophyllum demersum*, weil sich ein Bodengrund erübrigt und somit der Wasserwechsel erleichtert wird.

Zur Stammhaltung und für Beobachtungen der Verhaltensweise wurden Aquarien herkömmlicher Art und Ausstattung verwendet. Für eine erfolgreiche Zucht ist eine Wassertemperatur von wenigstens 25 Grad C, besser 28 Grad C erforderlich (weitere Angaben im Text). Zur Aufzucht der Larven bis zum 3. Stadium haben sich Schalen mit 5—10 cm Wasserstand gut bewährt.

Die Fütterung ist im Abschnitt über Nahrungsuntersuchungen beschrieben. Hier sei noch vermerkt, daß die Futterbeschaffung in genügender Menge für Junglarven (Schneckenbrut bis zu 5 mm Gehäuselänge bzw. Durchmesser) oft Schwierigkeiten bereitet hat. Bei ungenügendem Nahrungsangebot verzögert sich sofort die Entwicklung. Hungerperioden von mehr als zwei Tagen (bei 28—30 Grad C) überstehen die Larven im 1. Stadium nicht.

Für die Versuche zur Beobachtung der Entwicklungsdauer der Embryonen in Abhängigkeit von der Temperatur wurden die Eigelege von den Männchen abgelöst und in einer feuchten Kammer (Petrischale mit wasserdurchtränktem Zellstoff) erbrütet. Diese Methode diente ausschließlich Versuchszwecken. Sie erwies sich als ungeeignet für die Zucht, da die Larven nicht lebensfähig sind, wenn sie nicht unmittelbar nach dem Ausschlüpfen ins Wasser gelangen können.

### Nahrungsuntersuchungen an den Imagines von *Limnogeton fieberi*

Über quantitative Nahrungsuntersuchungen der fünf Larvenstadien wurde bereits eingehend berichtet (1966). Die ermittelten Zahlenwerte zeigten, welche Rolle allein den Wanzenlarven als natürlichen Feinden bei der Reduzierung Bilharziose übertragender Schneckenpopulationen in den Gewässern des Nildeltas zuzumessen ist. Abgesehen von individuellen Unterschieden erwies sich der tägliche Schneckenkonsum der Larven als recht konstant. Kurzfristige Unterbrechungen in der Nahrungsaufnahme von ein bis mehreren Tagen fanden vor und nach jeder Häutung statt. Ganz anders liegen die Verhältnisse bei den adulten Insekten.

Bedingt durch Eigentümlichkeiten in der Fortpflanzungsbiologie weicht der Nahrungsbedarf bei beiden Geschlechtern stark voneinander ab. Da die Geschlechtsorgane bei *Limnogeton* postmetabol reifen, also erst nach vollendeter Umwandlung zum fertigen Insekt, beginnt das Imaginalleben der Wasserwanzen mit einer als Reifungsfraß gekennzeichneten Periode. Die noch unreifen männlichen und weiblichen Tiere vertilgen während dieser Zeit etwa die gleichen Nahrungsmengen. Sobald aber die Geschlechtsreife erlangt ist, tritt ein Rückgang im Nahrungsbedarf ein und zwar beim Männchen früher (nach 3—4 Wochen) und stärker als beim Weibchen (nach 5—6 Wochen). Während der nun folgenden, etwa sechs Monate währenden Fortpflanzungsperiode zeigen sich bei beiden Geschlechtern erhebliche Differenzen im Schneckenkonsum.

Der Nährstoffbedarf der Weibchen steht in direktem Zusammenhang mit der nach jeder Eiablage einsetzenden Neubildung der Fortpflanzungsprodukte und überwiegt daher naturgemäß den Schneckenkonsum der Männchen erheblich. Dieser Unterschied wird dadurch noch größer, daß brutpflegende Männchen kaum oder gar keine Nahrung zu sich nehmen. Nach jeder Eiablage zeigt sich folgendes Bild:

für das Weibchen beginnt eine Periode intensiven Baustoffwechsels, also maximalen Schneckenverbrauchs, für das Männchen dagegen eine Hungerperiode. Sobald sich aber das Männchen nach dem Ausschlüpfen der Junglarven vom Ballast des Geleges befreit hat, setzt eine neue Fraßperiode ein. Währenddessen nimmt der Nahrungsbedarf des Weibchens wieder ab, da sich inzwischen der Vorrat an befruchtungsfähigen und legerreifen Eiern wieder aufgefüllt hat.

Die hier kurz umrissenen, etwas kompliziert erscheinenden Verhältnisse sollen im Folgenden am Beispiel von drei *Limnogeton*-Paaren besser verständlich gemacht werden. Die betreffenden Wanzen stammen aus einem gemeinsamen Gelege und häuteten sich zum Adultstadium ziemlich am gleichen Tag. Sie wurden getrennt gehalten und nur zur Paarung und Eiablage für je einen Tag zusammengesetzt. Das Futter wurde täglich gewechselt und die Gehäuse der gefressenen Schnecken ausgelesen. Es wurden sechs verschiedene Schneckenarten in wechselnder Folge geboten (vergl. Tab. 1). Auf diese Weise wurde vermieden, daß die Wanzen die Nahrung verweigerten, wie es bei einseitiger Fütterung durch ein und dieselbe Schneckenart bei anderen Versuchen immer wieder zu beobachten war.

Tabelle 1

Schneckenkonsum von 3 ♂ und 3 ♀ *Limnogeton* innerhalb von 137 Tagen.

Die Gehäusemaße beziehen sich auf Durchschnittswerte.

Schnecken-Spezies	♂ 1	♂ 2	♂ 3	♀ 1	♀ 2	♀ 3
<i>Biomphalaria glabrata</i> (SAY)	47	41	40	75	52	75
Breite 16,7 mm						
<i>Planorbarius corneus</i> (L.)	14	16	16	20	35	26
Breite 17,1 mm						
<i>Lymnaea stagnalis</i> (L.)	31	36	31	74	69	61
Höhe 23,0 mm						
<i>Lanistes carinatus</i> (OLIVIER)	3	3	3	5	5	7
Breite 22,0 mm						
<i>Melania tuberculata</i> (MÜLLER)	5	12	3	22	21	22
Höhe 16,4 mm						
<i>Viviparus viviparus</i> (L.)	2	3	5	16	17	15
Höhe 26,3 mm						
Summe aller gefressenen Schnecken	102	111	98	212	199	206
durchschnittlicher Tageskonsum	0,7	0,8	0,7	1,5	1,4	1,5

In Tabelle 1 ist die Anzahl der gefressenen Schnecken getrennt nach Arten für einen Zeitraum von 137 Tagen (4½ Monate) zusammengestellt. Dieser Zeitraum umfaßt den Reifungsfraß und einen Teil der Fortpflanzungsperiode bis zur 4. Eiablage. Es entfallen auf jedes ♂ rund 100 Schnecken (= 0,7 pro Tag), auf jedes ♀ rund 200 Schnecken (= 1,5 pro Tag). Bei den ♂ betrug zur Zeit des Reifungsfraßes (genau: bis zur 1. Eiablage) der durchschnittliche tägliche Schneckenkonsum 1,2, zur Zeit der Fortpflanzungsperiode dagegen nur noch 0,6. Im Gegensatz zu den ♂ hält sich bei den ♀ der durchschnittliche Tageskonsum von 1,5 Schnecken in beiden Perioden auf gleicher Höhe. Diese Zahlen erscheinen geringfügig. Es muß aber dabei berücksichtigt werden, daß es sich hier um relativ große Futterschnecken handelt, die nolens volens willkürlich ausgewählt werden mußten. Leider war es nicht möglich, die Gastropodenfauna des Nildeltas in gleicher Artenzusammensetzung anzubieten. So mußten als Ersatz für *Biomphalaria alexandrina* (EHRENBERG), *B. glabrata* und *Planorbarius corneus* dienen, die aber bei gleichem Durchmesser ein 3 bis 4mal so großes Volumen aufweisen. *Viviparus unicolor* (OLIVIER) Höhe etwa 20 mm aus Ägypten wurde durch die größere *V. viviparus* aus der hiesigen Fauna vertreten. Nur *Lymnaea stagnalis* entsprach den Dimensionen von *L. natalensis* KRAUSS im Nildelta.

Ein zweiter, unmittelbar folgender Versuchsabschnitt von 21 Tagen sollte den Gegebenheiten im Nildelta etwas mehr Rechnung tragen. An Stelle des dortigen Überträgers von *Schistosoma haematobium* (BILHARZ), *Bulinus* (*B.*) *truncatus* (AUDOUIN) (durchschnittl. Höhe × Breite von 50 ± erwachsenen Exemplaren aus der Nähe von Alexandria = 9,4 × 6,7 mm) wurden nahezu gleich große *Radix peregra* f. *ovata* (DRAPARNAUD) (syn. *Lymnaea* [*Radix*] *ovata*) verfüttert. Die auch in Unterägypten verbreiteten *Planorbis planorbis* und *Bithynia tentaculata* wurden ebenso wie *Radix* aus Freilandgewässern beschafft, *Melania* (*Melanoides*) *tuberculata* aus Ägypten dagegen gezüchtet. Es handelt sich hier also um eine Auswahl mittelgroßer Schneckenarten, beziehungsweise für *Limnogeton* um Beuteobjekte von etwa gleicher Größenordnung (die durchschnittl. Gehäusemaße sind aus Tabelle 2 zu ersehen). Eine Ausnahme bilden die wesentlich größeren *Planorbarius*-Exemplare, die jedoch nur an zwei



Tagen zusätzlich verfüttert wurden. Während der Versuchszeit fanden bei allen drei Paaren an jeweils den gleichen Tagen zweimal Eiablagen statt. Die Gelege wurden nach 10 Tagen (etwa 3—4 Tage vor Schlupfbeginn) von den Männchen entfernt, um zu konstanten und damit vergleichbaren Bedingungen zu gelangen. Die Ergebnisse sind in Tabelle 2 zusammengefaßt.

Tabelle 2

Schneckenkonsum von 3 ♂ und 3 ♀ *Limnogeton* innerhalb von 21 Tagen. Die in ( ) gesetzten Zahlen bedeuten: durchschnittliche Gehäuse-Höhe×Breite.

Schnecken-Spezies	♂ 1	♂ 2	♂ 3	♀ 1	♀ 2	♀ 3
<i>Radix peregra f. ovata</i> (DRAPARNAUD) (9,3×6,6 mm)	24	37	23	147	110	70
<i>Planorbarius corneus</i> (L.) (8,0×20,4 mm)	0	0	0	3	4	2
<i>Planorbis planorbis</i> (L.) (3,0×13,8 mm)	4	5	6	1	15	8
<i>Bithynia tentaculata</i> (L.) (10,8×6,9 mm)	11	10	7	7	53	45
<i>Melania tuberculata</i> (MÜLLER) (15,6×5,9 mm)	6	9	2	4	11	16
Summe aller gefressenen Schnecken	45	61	38	162	193	141
Schwankungen im Tageskonsum	0—7	0—8	0—7	4—11	2—20	2—13
durchschnittlicher Tageskonsum	2,1	2,9	1,8	7,7	9,2	6,7

In Anbetracht der erheblich kleineren Futterschnecken liegen jetzt entsprechend günstigere Ergebnisse vor als im voraufgegangenen Versuch. Die tägliche Vernichtungsrate beträgt bei den ♂ 0—8 Schnecken, bei den ♀ hingegen wenigstens 2—4, maximal 11—20 Schnecken. Der Tagesdurchschnitt beläuft sich bei den ♂ auf 2,3, bei den ♀ sogar auf 7,9 Schnecken. Unter diesen Bedingungen war der Schneckenkonsum der ♀ rund 3,5mal größer als der der ♂.

Die Anzahl der täglich gefressenen Schnecken ist in Abbildung 1 als Blockdiagramm bildlich dargestellt. Folgende Situationen lassen sich erkennen:

1. Die zurückgehende, zeitweise zum Stillstand kommende Nahrungsaufnahme bei den Männchen während der Brutpflege.

2. Wiederaufnahme der Freßtätigkeit bei den Männchen nach Entfernen des Geleges.

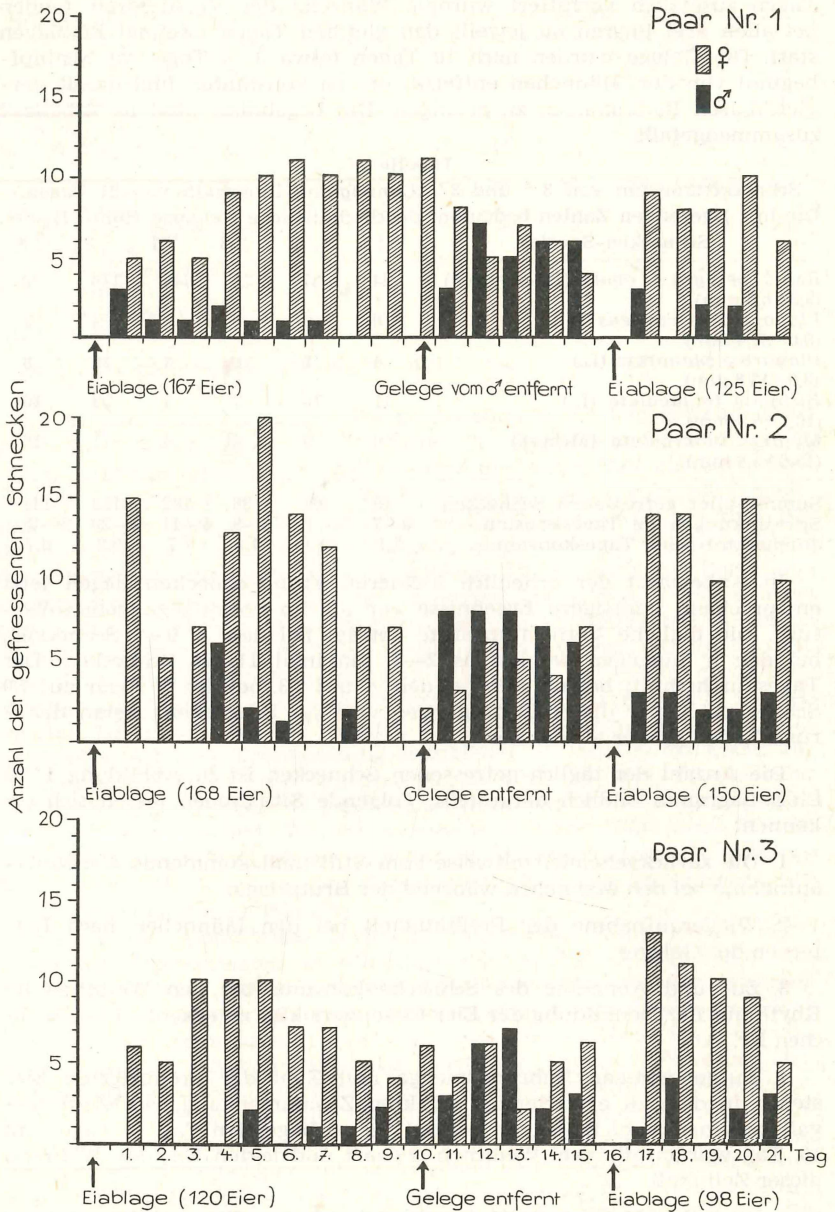
3. Zu- und Abnahme des Schneckenkonsums bei den Weibchen im Rhythmus der Neubildung der Eier (besonders klar zu erkennen bei Weibchen Nr. 1).

4. Aufgenommene Nahrungsmenge und Zahl der produzierten Eier stehen in dem zu erwartenden direkten Zusammenhang. Der Zeitintervall zwischen zwei Eiablagen beträgt im vorliegenden Fall 15 Tage. Am 16. Tag wurden die drei Weibchen gepaart und legten Eier ab. Während dieser Zeit fraß

♀ 1 114 Schnecken: Anzahl der gelegten Eier = 125

♀ 2 127 Schnecken: Anzahl der gelegten Eier = 150

♀ 3 93 Schnecken: Anzahl der gelegten Eier = 98



**Abb. 1** Täglicher Schneckenkonsum von 3 Limnogeton-Paaren unter dem Einfluß von Eiablage und Eineibildung bei den Weibchen und Brutpflege bei den Männchen.

Zum Schluß sei die Frage angeschnitten, ob *Limnogeton* eine Nahrungswahl trifft oder wahllos Wasserschnecken jeder Art und Größe erbeutet. Noch mehr aus praktischer als aus wissenschaftlicher Sicht heraus wäre es wichtig zu erfahren, ob die Wanzen vielleicht die Basomatophora, zu denen die Überträger von *Schistosoma mansoni* und *Sch. haematobium* gehören, bevorzugt fressen, oder aber ob die Prosobranchia gleichermaßen zu ihren Beutetieren zählen, denen möglicherweise das Operculum einen gewissen Schutz vor dem Zugriff dieses Schneckenräubers verleiht. Aus den Tabellen 1 und 2, sowie aus einer vorangegangenen Arbeit (1966), die sich mit der Ernährung der Larven von *L. fieberi* befaßt, ist ersichtlich, daß die Wanzen durchaus in der Lage sind, auch Kiemenschnecken auszusaugen.

Betrachten wir unter diesem Gesichtspunkt noch einmal die Ergebnisse aus Tabelle 2, dargestellt als Blockdiagramm (Abb. 2). Die dort aufgeführten Schneckenarten wurden an folgenden Tagen verfüttert:

*Planorbis* — je 5 an 16 Tagen; *Radix* — je 10 an 21 Tagen;

*Bithynia* — je 10 an 21 Tagen; *Melania* — je 5 an 14 Tagen.

*Planorbarius* kann an dieser Stelle nicht berücksichtigt werden (vergl. S. 204). Allen Testwanzen stand also täglich eine einheitliche Auswahl an Futterschnecken zur Verfügung. Wie Abbildung 2 erkennen läßt, zeichnet sich hier eine individuell verschieden stark ausgeprägte Bevorzugung

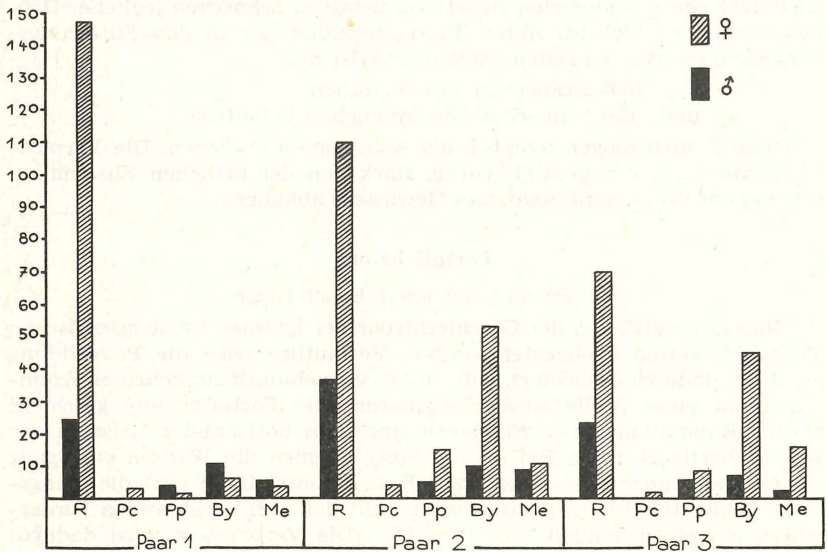


Abb. 2 Schneckenkonsum von 6 adulten *Limnogeton fieberi* (3 ♂ und 3 ♀) im Laufe von 21 Tagen; Anzahl der gefressenen Schnecken auf der Ordinate. Bevorzugung von *Radix* gegenüber allen anderen Arten, sowie Bevorzugung der Basomatophora gegenüber den Prosobranchia. Abkürzungen: R *Radix peregra* f. *ovata*, Pc *Planorbarius corneus*, Pp *Planorbis planorbis*, By *Bithynia tentaculata*, Me *Melania tuberculata*.

von *Radix* gegenüber den anderen drei Arten ab; fernerhin überwiegt die Zahl der gefressenen Basommatophoren die der Prosobranchier. Ihr Anteil am Gesamtkonsum war stets größer als 50 % und zwar bei den Männchen rund 62, 69 und 76 %, bei den Weibchen rund 93, 67 und 57 %. Diese Verhältnisse müßten an einem größeren Zahlenmaterial nachgeprüft werden. Nicht unerwähnt sollen in diesem Zusammenhang eigene Beobachtungen bleiben, die an verschiedenen Fundstellen im Nildelta nahe Alexandria gemacht wurden, denen zufolge *Biomphalaria alexandrina* (Zwischenwirt von *Sch. mansoni*) zweifellos der Kiemenschnecke *Lanistes carinatus* (syn. *L. bolteni*) von *Limnogeton* vorgezogen wurde. Diese Art, die sich sehr häufig in Gesellschaft von *Biomphalaria*-Populationen fand, übertrifft *Biomphalaria* allerdings an Größe um ein Vielfaches.

Abschließend soll darauf hingewiesen werden, daß die besprochenen Ergebnisse an Untersuchungen über den Nahrungsverbrauch der Wasserwanze *Limnogeton fieberi* nur als ein Teil der Schneckenmenge zu gelten haben, die im Ablauf des gesamten Individuallebens gefressen werden. Auf Grund der im Laufe von fast zwei Jahren gesammelten Daten (bei tropischen Wassertemperaturen von  $28^{\circ} \pm 2^{\circ} \text{C}$ ) beträgt die Lebensdauer des Adultus etwa 12 Monate; hinzu kommt die Larvenentwicklung von rund 1,5 Monaten. Der Wirkungsgrad von *Limnogeton* als reduzierendes Agens auf die Schneckenbesiedlung in Bilharziose gefährdeten Gewässern muß also unter Berücksichtigung der langen Lebensdauer bewertet werden. Die Gesamtzahl der im Leben (einschließlich Larvalentwicklung) einer *Limnogeton fieberi* vernichteten Schnecken jeglicher Größenordnung würde sich unter Zugrundelegung der in den Fütterungsversuchen ermittelten Daten schätzungsweise auf

1800 Schnecken pro Weibchen  
und 670 Schnecken pro Männchen belaufen.

Diese Zahlen mögen lediglich als Anhaltspunkte dienen. Die Vernichtungsrates wird, wie gezeigt wurde, stark von der artlichen Zusammensetzung der Schneckenfauna eines Gewässers abhängen.

## Fortpflanzung

### 1. Paarung und Eiablage

Über das Auffinden der Geschlechtspartner konnten keine spezifischen Verhaltensweisen beobachtet werden. Vermutlich wird die Paarbildung der Tiere dadurch erleichtert, daß sie sich vornehmlich zu mehreren Exemplaren an einer Stelle zusammenscharen. Die Fortpflanzung geschieht nachts. Kopulationen wie Eiablagen finden in horizontaler Lage an der Wasseroberfläche statt. Bei der Paarung nehmen die Wanzen eine ganz bestimmte, immer wiederkehrende Kopulationsstellung ein: die Längsachse beider Geschlechtspartner bilden mit den sich berührenden Hinterleibsenden einen Winkel von etwa  $90^{\circ}$ . Die Verbindung wird dadurch hergestellt, daß das Männchen mit leicht angehobenen Elytren das Abdomen des Weibchens am hinteren Seitenrand einklemmt. Außerdem umgreift gleichsam das Männchen mit seinem rechten bzw. linken Hinterbein das Weibchen. Dabei steht der Femur senkrecht vom Körper ab; die Tibia wird rechtwinklig abgebogen und liegt mit den Tarsen quer über der Dorsalseite des Partners (Taf. II, Fig. 3).

Jeder Paarung folgt unmittelbar die Ablage von Eiern. Diese werden mit Hilfe einer Kittsubstanz dicht aneinander geklebt. Das Weibchen entledigt sich aber nicht seines ganzen Eivorrats auf einmal, sondern nur eines kleinen Teils, da das Männchen schon nach kurzer Zeit die Legetätigkeit des Weibchens unterbricht, um sich erneut mit ihm zu paaren. Dieser Wechsel von Copula und Eiablage wiederholt sich im allgemeinen so lange, bis der Vorrat an Eiern schließlich erschöpft ist.

Der Ablauf dieser ungewöhnlichen Fortpflanzungsweise soll in seinen Hauptpunkten an einem Beispiel kurz geschildert werden. Einzelheiten, wie Zeitdauer der Kopulationen und Eiablagen, sind aus Tabelle 3 zu ersehen. Die Größe der jeweiligen Eiportionen wurde mit Hilfe photographischer Aufnahmen ermittelt.

Fünfzehn Minuten nach der ersten Kopulation löste sich das Weibchen mit einer ruckartigen Bewegung vom Männchen und kletterte sogleich auf dessen Rückseite. In paralleler Körperlage begann das Weibchen mit der Eiablage auf dem Hinterende (im Bereich der Flügelmembran) seines Partners (Taf. II, Fig. 4). Das Männchen verhielt sich hierbei zunächst absolut passiv.

Tabelle 3

Übersicht über den zeitlichen Verlauf und die abwechselnde Folge von Paarung und Eiablage innerhalb von 6 Stunden bei einem *Limnogeton*-Paar

Uhrzeit	Paarung Nr.	Dauer in Min.	Eiablage Nr.	Eizahl	Dauer in Min.
22.00—22.15	1	15	—	—	—
22.15—22.40	—	—	1	13	25
22.45—22.55	2	10	—	—	—
22.55—23.10	—	—	2	12	15
23.10—23.19	3	9	—	—	—
23.19—23.29	—	—	3	10	10
23.29—23.40	4	11	—	—	—
23.40—23.50	—	—	4	10	10
23.53— 0.02	5	9	—	—	—
0.02— 0.13	—	—	5	8	11
0.16— 0.25	6	9	—	—	—
0.25— 0.37	—	—	6	11	12
0.40— 0.52	7	12	—	—	—
0.52— 1.05	—	—	7	10	13
1.07— 1.14	8	7	—	—	—
1.14— 1.28	—	—	8	9	14
1.30— 1.40	9	10	—	—	—
1.40— 1.50	—	—	9	8	10
1.58— 2.05	10	7	—	—	—
2.05— 2.16	—	—	10	11	11
2.19— 2.28	11	9	—	—	—
2.28— 2.38	—	—	11	8	10
2.41— 2.47	12	6	—	—	—
2.50— 3.01	—	—	12	7	11
3.08— 3.18	13	10	—	—	—
3.23— 3.38	—	—	13	7	15
3.38— 3.44	14	7	—	—	—

Summe = 124

Doch schon nach Ablage von nur 13 Eiern schüttelte das Männchen das auf ihm sitzende Weibchen ab, um sich sogleich von neuem mit ihm zu paaren. Die umschichtige Folge von Paarung und Eiablage vollzog sich in ziemlich regelmäßigen Abständen von etwa 10 Minuten und hielt die ganze Nacht über an.

Langsam dehnte sich das Gelege vom Körperhinterende des Männchen immer weiter nach vorn aus und bedeckte zuerst das dorsale Mittelfeld einschließlich Pronotum. Später klebte das Weibchen seine Eier auch an die peripheren Partien der Flügeldecken (Taf. II, Fig. 5). Mit Hilfe der Hinterbein-Tibien und Tarsen tastete das Weibchen das Gelege an den Rändern ab und legte auf diese Weise die Eier lückenlos aneinander. Hierbei spielen vielleicht auch zwei Borstenfelder eine Rolle, die rechts und links an der Spitze des Pygidiums stehen. Allein an diesem Merkmal lassen sich die Geschlechter äußerlich unterscheiden (Taf. I, Fig. 2).

Nachdem das Männchen mit etwa 100 Eiern beladen war, ließ seine Bereitschaft, weitere Eier aufzunehmen, merklich nach und das Weibchen hatte alle Mühe, den Rest seines Eivorrats bei seinem Partner loszuwerden. Offenbar trat beim Männchen bereits eine Umstimmung vom Fortpflanzungstrieb zum Brutfürsorgetrieb ein. Es reagierte gleichzeitig in zunehmendem Maße schreckhaft, wie es für brutpflegende Männchen typisch ist. In dem hier beschriebenen Fall haben die beiden Wanzen innerhalb von nicht ganz 6 Stunden 14mal kopuliert und 13mal hat das Weibchen Eier in Portionen von 7—13 Stück abgelegt, zusammen 124 Eier.

## 2. Brutpflege

Bei aquatilen Heteropteren ist Brutpflege von seiten der Männchen nicht nur für *Limnogeton* charakteristisch, sondern auch für eine Anzahl weiterer Vertreter der Belostomatidae, die alle der Unterfamilie Belostomatinae angehören. Unter den Landwanzen sind analoge Verhältnisse nur von der Gattung *Phyllomorpha* (Coreidae) bekannt. Die Obhut für das Gelege beschränkt sich bei den genannten Formen auf das Eistadium bis zum Ausschlüpfen der Junglarven. Brutpflegende *Limnogeton*-Männchen zeigen sich, wie schon erwähnt wurde, außerordentlich schreckhaft. Bei der geringsten Beunruhigung tauchen sie von der Wasseroberfläche in die Tiefe, verbergen sich im Gewirr der Wasserpflanzen oder im Bodenschlamm und verfallen zudem häufig in Thanatose. Wie wirksam dieser sensitive Fluchtreflex als Schutz vor natürlichen Feinden sein muß, geht wohl schon daraus hervor, daß es dem Verfasser nur einmal gelang, ein brutpflegendes Männchen von *L. fieberi* aus den zahllosen Wasserläufen im Untersuchungsgebiet zu fangen. Das Verhalten der Männchen während der Brutpflege weicht außerdem in zwei anderen auffälligen Erscheinungen von ihrem sonstigen Betragen

ab. Während die Wanzen in der Ruhelage, aber auch beim Fressen kopf- über im Wasser hängen (Taf. I, Fig. 1), hält sich ein Männchen mit auf- geklebtem Eigelege in horizontaler Lage dicht unter der Wasseroberfläche auf (Taf. III, Fig. 7). Die Eier bleiben auf diese Weise mit der Luft in Berührung. In dieser Körperhaltung führt das Männchen von Zeit zu Zeit vertikal gerichtete, schwingende Bewegungen aus, die ein Überspülen des Geleges mit Wasser bewirken. Ähnliche Bewegungen beobachtete auch BUENO bei *Belostoma flumineum* SAY. Der Sinn dieses Phänomens liegt offensichtlich nur darin, die Eier feucht zu halten. Ihr Kontakt mit der atmosphärischen Luft ist andererseits obligatorisch, wie sich leicht nachweisen ließ. Gelege, die von den Männchen künstlich entfernt und von Wasser bedeckt weitergehalten wurden, starben nach einigen Tagen ab. Die Embryonen konnten sich auch dann nicht zu Ende entwickeln, wenn das Wasser künstlich durchlüftet wurde. Im Gegensatz hierzu war es ohne Schwierigkeiten möglich, die Eier in der Wasserdampf gesättigten Atmosphäre einer feuchten Kammer zu erbrüten. Demzufolge ist für den Gasstoffwechsel des Embryos der direkte Zutritt von Luftsauerstoff unerlässlich. Es wird außerdem verständlich, warum die nicht Brutpflegenden Belostomatiden der Gattung *Lethocerus* ihre Eier unmittelbar über dem Wasserspiegel an Pflanzen ablegen.

Der Einfluß der Brutpflege auf die Ernährung wurde bereits besprochen (s. S. 205). Als Ursache für die verminderte oder auch völlig eingestellte Nahrungsaufnahme wird angenommen, daß Wanzenmännchen, die mit einem Eigelege belastet sind, aus statischen Gründen ihre Körperachse in der Waagerechten halten müssen und infolgedessen am Fressen behindert werden. Kleine Gelege unter 70 Eiern scheinen daher auch das betroffene Männchen weniger stark zu beeinträchtigen. Wird schließlich das Männchen von der Last des Geleges befreit, so nimmt es oft unmittelbar danach die Freßtätigkeit wieder auf (vergl. Abb. 1 und 4).

Die Brutpflege endet mit dem Ausschlüpfen der Junglarven (Tab. IV, Fig. 9). Das Männchen bemüht sich alsbald, das leere Gelege mit den Hinterbeinen abzustreifen. Eigenartigerweise behalten die Wanzen-Männchen die im Zusammenhang mit der Brutpflege gesehenen schaukelnden Bewegungen nicht selten bei.

SLATER, BUENO u. a. wollen beobachtet haben, daß die Männchen von *Zaitha* bzw. *Belostoma* versuchten, sich ihrer Eilast zu entledigen, um anschließend die Eier auszusaugen. Eine derartige Verhaltensweise trifft für *Limnogeton* keinesfalls zu, da ihre auf Schnecken spezialisierte Ernährung ausschließt, daß die eigene Brut von den Adulten verzehrt wird.

### Eiproduktion

Über die Eiproduktion von *Limnogeton fieberi* liegen 10 protokollierte Fälle vor. Die betreffenden Weibchen (von einer Ausnahme abgesehen; s. u.) wurden von Beginn ihrer Fortpflanzungstätigkeit bis zum Alterstod mit je einem Männchen zusammengehalten. Unter den gegebenen, gleichförmigen Haltungsbedingungen dauerte die Fortpflanzungsperiode nicht während des ganzen Lebens an. Die Eilegetätigkeit begann nach etwa 1½



Monaten Reifezeit und endete nach weiteren  $3\frac{1}{2}$  bis  $6\frac{1}{2}$  Monaten. Spätestens nach 8 Monaten Lebenszeit als Imago stellten die Weibchen die Eiablagen im wesentlichen ein. In den letzten 1—4 Lebensmonaten wurden nur noch gelegentlich wenige Eier abgelegt, ganz selten auch ein Gelege mit normaler Eizahl. Diese Zahlen wurden jedoch in der folgenden Zusammenstellung nicht berücksichtigt.

Tabelle 4  
Eiproduktion von 10 *Limnogeton*-Weibchen

Weibchen Nr.	Anzahl d. Gelege	Variationsbreite der Eier pro Gelege	durchschn. Eizahl pro Gelege	Gesamt-Eizahl	Fortpfl.-Periode in Monaten
1	7	85—192	143	1002	$5\frac{1}{2}$
2	6	115—185	153	916	4
3	6	50—188	125	748	$5\frac{1}{2}$
4	7	18—147	82	577	6
5	13	32—119	71	920	6
6	10	20—155	85	847	$3\frac{1}{2}$
7	9	75—163	111	999	$6\frac{1}{2}$
8	10	28—148	81	807	$3\frac{1}{2}$
9	8	71—153	104	835	6
10	8	58—104	85	684	$4\frac{1}{2}$
Durchschnitt	8	—	104	833	—

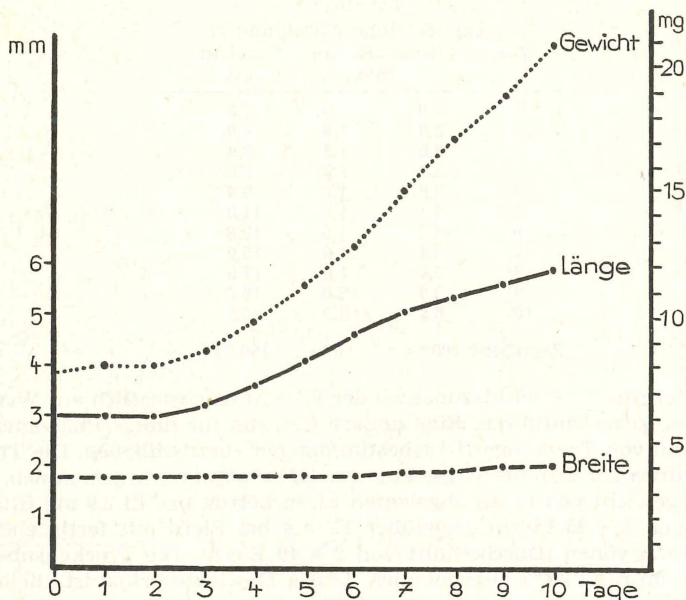
Wie aus Tabelle 4 zu lesen ist, waren Anzahl der Gelege pro Weibchen (6—13), Anzahl der Eier pro Gelege (maximal schwankend zwischen 18—147), schließlich die gesamte Eiproduktion eines Weibchens von Fall zu Fall sehr unterschiedlich. Die durchschnittliche Eizahl pro Gelege betrug gut 100, die größte je beobachtete Eizahl 220. Kleine Gelege unter 50 Eiern zeigten sich meist gegen Ende der Fortpflanzungstätigkeit oder sie kamen durch unterbrochene Eiablagen zustande. Als Beispiel diene Weibchen Nr. 5, das mit zwei Männchen zusammengehalten wurde. Innerhalb von 26 Tagen legte diese Wanze 5mal Eier ab, und zwar 1mal 39 Eier auf ♂ 5 A sowie 4mal Portionen zu 90, 68, 94 und 68 Eiern auf ♂ 5 B in Abständen von 4 — 10 — 7 und 5 Tagen, zusammen 359 Eier. Die durchschnittliche Eiproduktion pro Weibchen belief sich auf rund 800, maximal 1000.

## Die Entwicklung vom Ei bis zur Imago

### 1. Das Eistadium

#### a) Volumenvergrößerung und Gewichtszunahme der Eier

Die Eier sind bei ihrer Ablage durch die Eigenfarbe des Dotters hellgrün getönt mit Ausnahme des rotbraun gefärbten vorderen Eipols. Etwa ein Tag vor dem Ausschlüpfen der Larven verblaßt die dunkle Färbung unvermittelt und läßt damit den bevorstehenden Schlüpftermin zuverlässig erkennen. Der geleeartige Kitt, mit dem die Eier aufgeklebt werden, erscheint rötlich.



**Abb. 3** Volumenvergrößerung und Gewichtszunahme der Eier (bezogen auf das Bruttogewicht des Geleges) von *Limnogeton fieberi* während der Embryonalentwicklung; Erbrütung bei 30 ° C in feuchter Kammer.

Während der Embryonalentwicklung findet eine deutliche Volumenvergrößerung und Gewichtszunahme der Eier statt. Ihre anfänglich kurz gedrungene, etwas unregelmäßig tönchenförmige Gestalt geht langsam in eine langgestreckte Form ohne merkliche Querschnittsvergrößerung über. Gegen Ende der Entwicklung verjüngt sich der untere Eipol konisch, während der vordere Pol an der späteren Bruchlinie, entlang der die Eischale beim Auskriechen der Junglarven aufreißt, sich merklich verbreitert. Die Streckung des Eies von der Ablage (3 mm) bis zum Schlüpfen (6 mm) beträgt regelmäßig 100 % (Taf. IV, Fig. 8), die Gewichtszunahme sogar mehr als das Doppelte. Der zeitliche Ablauf dieser Veränderungen ist in Tabelle 5 und Abbildung 3 dargestellt. Die Gewichtskurve gibt nicht das wahre, durchschnittliche Eigewicht wieder, sondern bezieht sich auf das Bruttogewicht des Geleges (Eier plus Kittsubstanz einschließlich Wassergehalt). Vor der Wägung wurden die in feuchter Kammer zur Entwicklung gebrachten Gelege auf Zellstoff oberflächlich getrocknet. Die Längen- und Breitenmaße beziehen sich auf 20 aus dem Gelege herausgelösten Eier, die täglich von neuem gemessen wurden. Trotz der unnatürlichen, waagerechten Lage entwickelten sich die Embryonen in der normalen Zeit, wie die Kontrolle zeigte.

Tabelle 5  
Legende siehe Abbildung 3

Tag	Länge	Breite	Gewicht
		mm	mg

0	3,0	1,8	7,8
1	3,0	1,8	8,0
2	3,0	1,8	8,0
3	3,2	1,8	8,6
4	3,6	1,8	9,8
5	4,1	1,8	11,3
6	4,7	1,8	12,8
7	5,1	1,9	15,0
8	5,4	1,9	17,0
9	5,7	2,0	18,7
10	6,0	2,0	20,8
Zunahme 100 %		11 %	166 %

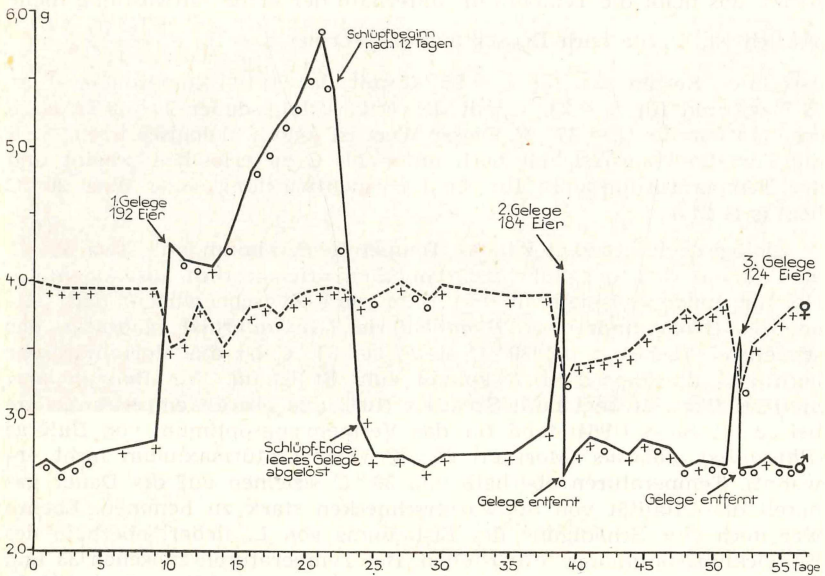
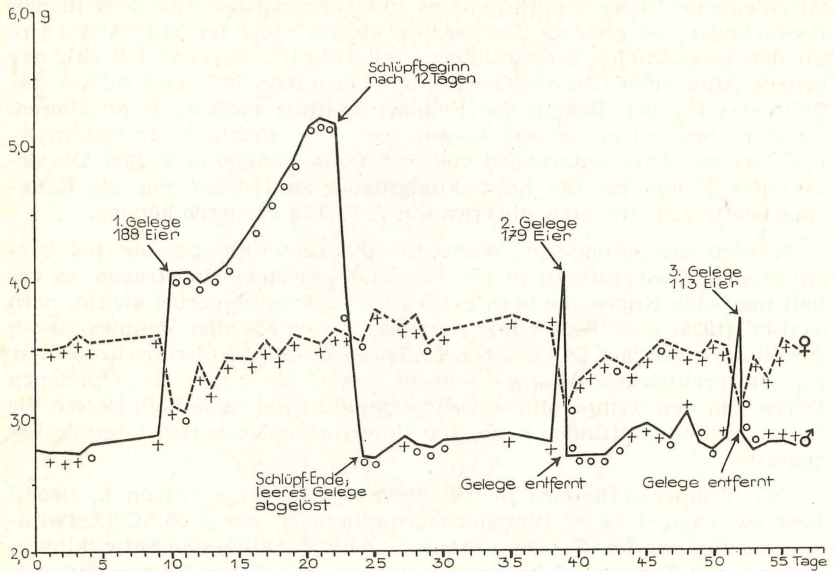
Die beachtliche Gewichtszunahme der Eier ist offensichtlich auf Wasseraufnahme zurückzuführen. Eine andere Ursache für dieses Phänomen ist auf Grund von Trockengewichtsbestimmungen auszuschließen. Die Trocknung wurde bei Zimmertemperatur im Hochvakuum vorgenommen. Das Trockengewicht von frisch abgelegten Eiern betrug pro Ei 2,9 mg (Durchschnitt von  $4 \times 25$  Eiern) gegenüber 2,3 mg bei Eiern mit fertig entwickelten Embryonen (Durchschnitt von  $2 \times 40$  Eiern). Die Trockensubstanz hat also um rund 20 % abgenommen. Dieser Gewichtsverlust ist allein auf Verbrennungsvorgänge während des Eistadiums zurückzuführen, da ein Substanzverlust bei der angewendeten Technik nicht möglich ist. Das Nettogewicht der frisch abgelegten Eier (also ohne Kittsubstanz) betrug im Durchschnitt 6,0 mg, das fertig entwickelte Eier 15,0 mg. Dementsprechend war das Gewichtsverhältnis von Trockensubstanz zu Wassergehalt zu Anfang des Eistadiums rund 1:1, am Ende der Embryonalentwicklung dagegen rund 1 : 6,5.

Die hier geschilderten Verhältnisse treffen weniger auffallend auch noch für andere Belostomatiden zu, zum Beispiel für *Diplonychus urinator* DUFOUR (nach eigenem Sammelmateriale aus Ägypten). Bei *Lethocerus (Benacus) griseus* (SAY) nehmen die Eier nach HUNGERFORD um die Hälfte ihrer Länge und ein Fünftel ihres Durchmessers zu. Die Eier von *Belostoma fluminea* vergrößern sich nach BUENO von  $2,0 \times 1,0$  auf  $3,0 \times 1,1$  mm.

Die Auswirkung der zunehmenden Masse des Eigeleges auf das Körpergewicht eines Brutpflegenden Männchens veranschaulichen die Gewichtskurven von 2 Männchen und 2 Weibchen in Abbildung 4. Bei beiden Männchen nimmt das Körpergewicht durch die frische Eilast um etwa 50 % zu und bis zum Ende des Eistadiums um weitere 50 %, so daß sich ihr Eigengewicht bis zum Abschluß der Brutpflege etwa verdoppelt hat.

#### b) Entwicklungsdauer der Eier unter dem Einfluß der Temperatur

In mehreren Versuchsreihen wurde die Entwicklungsdauer der Eier unter der Einwirkung verschiedener Temperaturen beobachtet. Zu diesem Zweck wurden die Gelege jeweils am Morgen nach der Ablage in der voraufgegangenen Nacht von den Hemielytren der Männchen entfernt und in einer feuchten Kammer zur Entwicklung gebracht. Eine un-



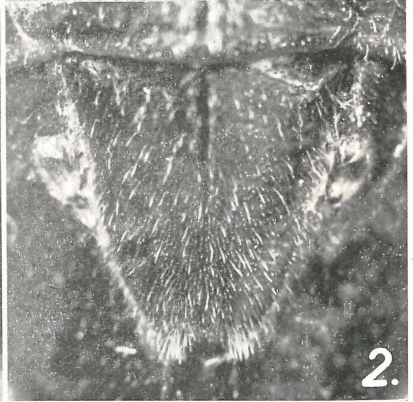
**Abb. 4** Gewichtskurven von *Limnogeton fieberi* unter dem Einfluß von Eiablage und Brutpflege: 1. Zu- und Abnahme des Körpergewichts der Weibchen vor und nach der Eiablage. 2. Ansteigendes Körpergewicht der Männchen während der Brutpflege infolge des stetig zunehmenden Gelege-Gewichts bis zum Ausschlüpfen der Junglarven.

terschiedliche Dauer des Eistadiums unter natürlichen und künstlichen Bedingungen bei gleicher Temperatur konnte nicht festgestellt werden. Zu den beobachteten Entwicklungszeiten ist zu bemerken, daß sich das genaue Alter eines frischen Geleges nicht ermitteln ließ. Erstens war der Zeitpunkt für den Beginn der Eiablage (nachts) nicht zu kontrollieren. Zweitens bestand infolge der langen Dauer der Eiablage für die einzelnen Eier ein Altersunterschied von mehreren Stunden (s. S. 209). Die ermittelten Zeiten für die Entwicklungsdauer sind daher nur als Näherungswerte zu betrachten, die etwa um  $\pm 1/2$  Tag variieren können.

Werden die gefundenen Werte für die Entwicklungsdauer bei verschiedenen Temperaturen in ein Koordinatensystem eingetragen, so erhält man eine Kurve, die nach BLUNCK (1923) einer Hyperbel gleicht, nach JANISCH (1925) eine Kettenlinie darstellt. Es würde den Rahmen dieser Arbeit sprengen, am Beispiel von *L. fieberi* beide Theorien nachzuprüfen. Für die praktischen Belange genügen bereits die empirisch gefundenen Daten, um den Temperaturbereich herauszufinden, innerhalb dessen die Eientwicklung stattfinden kann. Die Untersuchungen hatten folgende Ergebnisse:

Der Temperaturbereich für die Entwicklung der Eier von *L. fieberi* liegt zwischen  $+17^{\circ}\text{C}$  (Entwicklungsnullpunkt) und  $+35^{\circ}\text{C}$  (Entwicklungsmaximum). Das Temperaturoptimum mit der kürzesten Entwicklungsdauer von 8 Tagen liegt im Bereich von  $32\text{--}33^{\circ}\text{C}$ . Der Temperaturnullpunkt, das heißt die Temperatur, unterhalb der keine Entwicklung mehr möglich ist, wurde nach BLUNCK aus der Formel  $t_0 = t_1 - \frac{T_2 \cdot (t_2 - t_1)}{T_1 - T_2}$  berechnet. Setzen wir für  $t_1 = 25^{\circ}\text{C}$  mit der Entwicklungsdauer  $T_1 = 25$  Tage und für  $t_2 = 33^{\circ}\text{C}$  mit der Entwicklungsdauer  $T_2 = 8$  Tage, so erhalten wir für  $t_0 = 17^{\circ}\text{C}$ . Dieser Wert ist jedoch biologisch unreal, weil die Fortpflanzungstätigkeit noch unter  $20^{\circ}\text{C}$  zu erlöschen scheint und der Temperaturnullpunkt für die Larvenentwicklung sogar über  $20^{\circ}\text{C}$  liegt (s. S. 217).

Biologisch interessant ist das Temperaturmaximum mit etwa  $35^{\circ}\text{C}$ , weil es mit dem der Süßwasserschnecken offensichtlich zusammenfällt. Hierfür einige Beispiele an drei Bilharziose-Zwischenwirten: nach MICHELSON (1961) findet bei *Biomphalaria (Australorbis) glabratus* das schnellste Wachstum bei  $30^{\circ}\text{C}$  statt; bei  $35^{\circ}\text{C}$  ist die Mortalität sehr hoch und die Eiproduktion kommt zum Stillstand. Für *Biomphalaria pfeifferi* (KRAUSS) liegt nach STURROCK (1966) die obere Temperaturgrenze bei  $32^{\circ}\text{C}$ . SHIFF (1964) fand für das Vermehrungsoptimum von *Bulinus (Physopsis) globosus* (MORELET)  $25^{\circ}\text{C}$  (Temperaturmaximum nicht erwähnt). Temperaturen oberhalb von  $30^{\circ}\text{C}$  scheinen auf die Dauer generell die Vitalität von Süßwasserschnecken stark zu hemmen. Ebenso war auch eine Schädigung des Eistadiums von *L. fieberi* oberhalb des Entwicklungsoptimums festzustellen. Bei Temperaturen zwischen  $33$  und  $34^{\circ}\text{C}$  verlief die Entwicklung zwar bis zur schlüpf fertigen Larve, doch war diese nicht mehr dazu in der Lage, vollends aus der Eischale zu kriechen. Das gleiche gilt für Temperaturen unter  $21^{\circ}\text{C}$ . Hingegen verlief das Ausschlüpfen normal, wenn die Bruttemperatur nach der ersten Halbzeit von  $28$  auf  $33$  oder  $34^{\circ}\text{C}$  erhöht wurde.

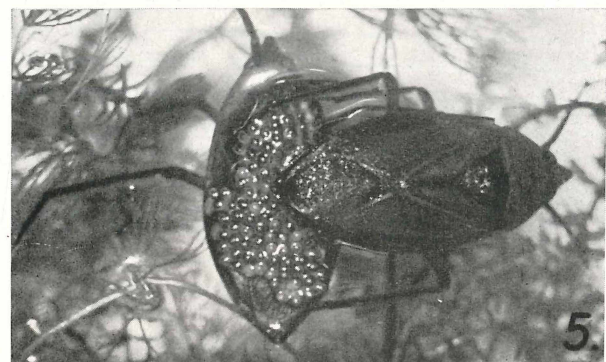


Tafel I

Fig. 1. *Limnogeton fieberi* beim Fressen einer *Biomphalaria glabrata* (nat. Größe)

Fig. 2. Pygidium von *L. fieberi*; links: Männchen; rechts: Weibchen, mit 2 endständigen Gruppen kurzer Borsten (Vergr. 8 ×)





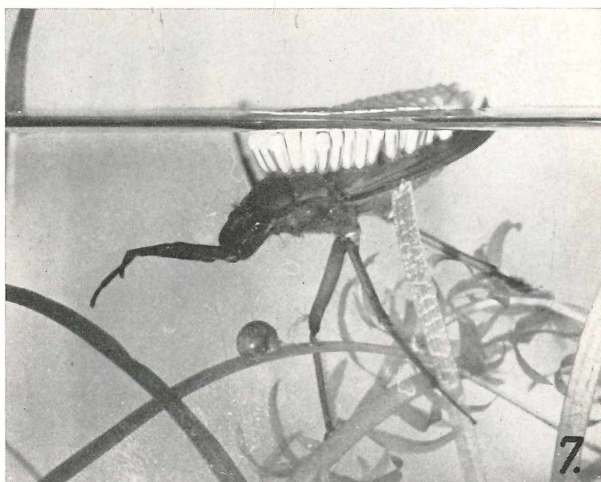
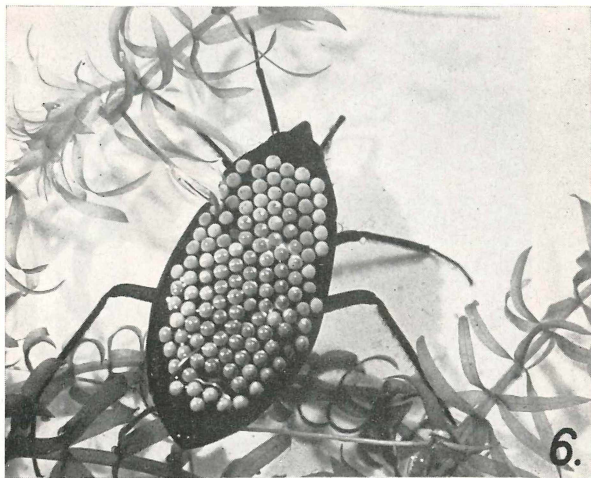
Tafel II

Fig. 3. *Limnogeton fieberi* in typischer Kopulationsstellung; Männchen mit Teilgelege

Fig. 4. *L. fieberi*, Beginn der Eiablage auf der Dorsalseite des Männchens

Fig. 5. *L. fieberi*, Ende der Eiablage. Das Weibchen bemüht sich, die letzten Eier am Seitenrand der Flügeldecken des Männchens festzukleben (alle Figuren etwas verkleinert)

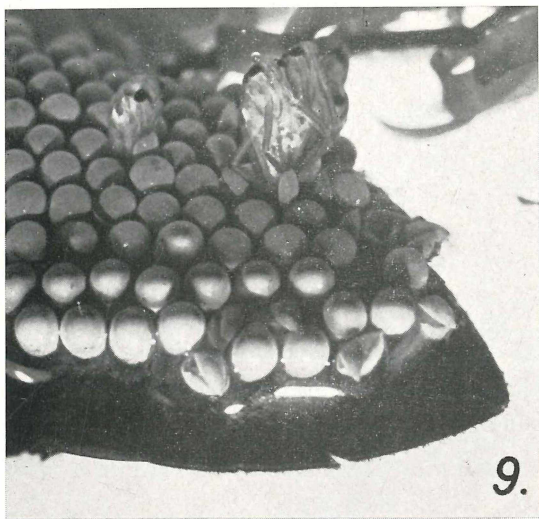
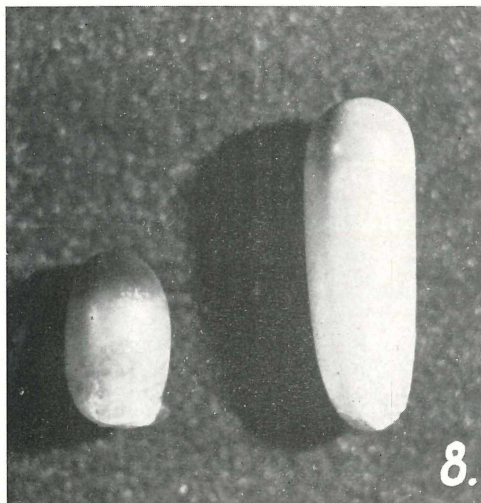




Tafel III

Fig. 6. *Limnogeton fieberi*, Männchen mit Eigelege kurz vor dem Ausschlüpfen der Larven (Nat. Gr.)

Fig. 7. *L. fieberi*, Brutpflegendes Männchen in der hierfür typischen horizontalen Körperlage dicht unter der Wasseroberfläche (etwas verkl.)



Tafel IV

Fig. 8. Eier von *Limnogeton fieberi*; links: frisch abgelegtes Ei; rechts: in die Länge gestrecktes Ei mit fertig entwickelter Larve (Vergr. 7 ×)

Fig. 9. *L. fieberi*, fertig entwickeltes Eigelege mit ausschlüpfenden Junglarven (Ausschnitt, Vergr. 3 ×)

Tabelle 6

Empirisch ermittelte Daten für die Entwicklungsdauer der Eier

Grad C	Tage	Grad C	Tage
18,5	43	27	13
19	—	28	11,5
20	—	29	—
21	30; 31	30	10 (11×); 9 (2×)
22,5	22,5; 22; 22	31	—
23	22	32	8,5
24	19	33	8 (3×)
24,5	17	34	8 (3×)
25	16	35	10
26	—	36	Wärmetod (4×)
		37	Wärmetod (2×)

Die für die Temperaturversuche benutzten Gelege bestanden wenigstens aus 50, in den meisten Fällen aus mehr als 100 Eiern. In den kritischen Temperaturbereichen wurde zur Kontrolle je ein Teilgelege bei 30 ° C zur Entwicklung gebracht.

### Postembryonale Entwicklung

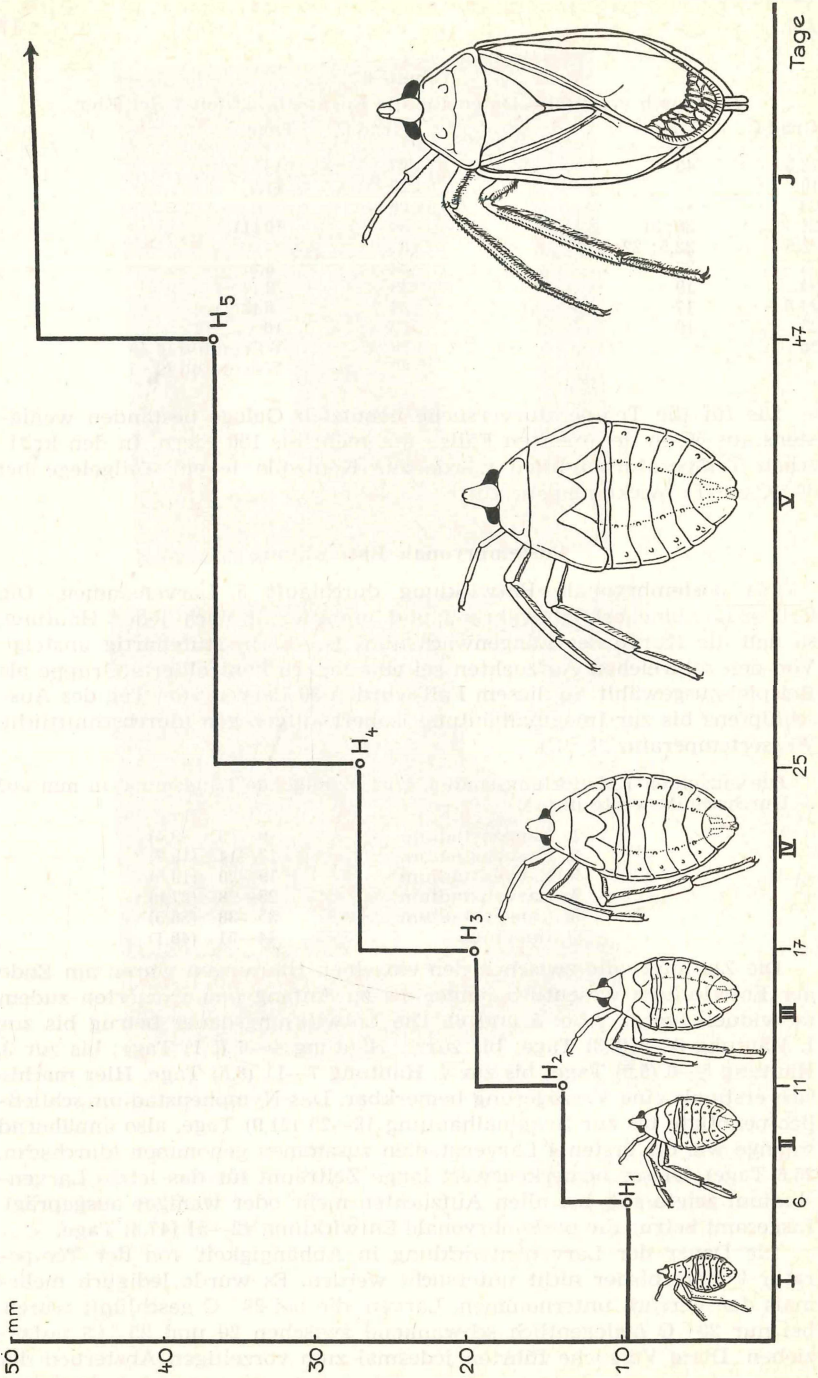
Die postembryonale Entwicklung durchläuft 5 Larvenstadien. Die Größenzunahme erfolgt während und unmittelbar nach jeder Häutung, so daß die Kurve des Längenwachstums (s. Abb. 5) stufenartig ansteigt. Von den zahlreichen Aufzuchten sei eine täglich kontrollierte Gruppe als Beispiel ausgewählt. In diesem Fall wurden 30 Larven vom Tag des Auschlüpfens bis zur Imaginalhäutung isoliert aufgezogen (durchschnittliche Wassertemperatur 28 ° C).

Die einzelnen Entwicklungsstadien wiesen folgende Längsmaße in mm auf — Durchschnittswerte in ( ):

1. Larvenstadium	9—10	(9,5)
2. Larvenstadium	13—14	(13,7)
3. Larvenstadium	19—20	(19,5)
4. Larvenstadium	25—28	(27,0)
5. Larvenstadium	35—38	(36,5)
Imagines	44—51	(48,1)

Die Zeitintervalle zwischen den einzelnen Häutungen waren am Ende der Entwicklung wesentlich länger als zu Anfang und variierten zudem individuell (vergl. Abb. 5 und 6). Die Entwicklungsdauer betrug bis zur 1. Häutung 6—8 (6,3) Tage; bis zur 2. Häutung 4—6 (5,1) Tage; bis zur 3. Häutung 5—6 (5,5) Tage; bis zur 4. Häutung 7—11 (8,5) Tage. Hier machte sich erstmals eine Verzögerung bemerkbar. Das Nymphenstadium schließlich benötigte bis zur Imaginalhäutung 18—25 (21,9) Tage, also annähernd solange wie die ersten 4 Larvenstadien zusammen genommen (durchschn. 25,6 Tage). Dieser bemerkenswert lange Zeitraum für das letzte Larvenstadium zeigte sich bei allen Aufzuchten mehr oder weniger ausgeprägt. Insgesamt betrug die postembryonale Entwicklung 42—51 (47,3) Tage.

Die Dauer der Larvenentwicklung in Abhängigkeit von der Temperatur konnte bisher nicht untersucht werden. Es wurde lediglich mehrmals der Versuch unternommen, Larven, die bei 28 ° C geschlüpft waren, bei nur 23 ° C (gelegentlich schwankend zwischen 20 und 25 ° C) aufzuziehen. Diese Versuche führten jedesmal zum vorzeitigen Absterben der



**Abb. 5** Wachstumskurve und Larvenentwicklung bis zur Imago von *Limnogeton fieberi*. (Entwicklungsstadien in nat. Größe); H<sub>1</sub> — H<sub>5</sub> = 1. bis 5. Häutung, I — V = Larvenstadien, I = Imago.

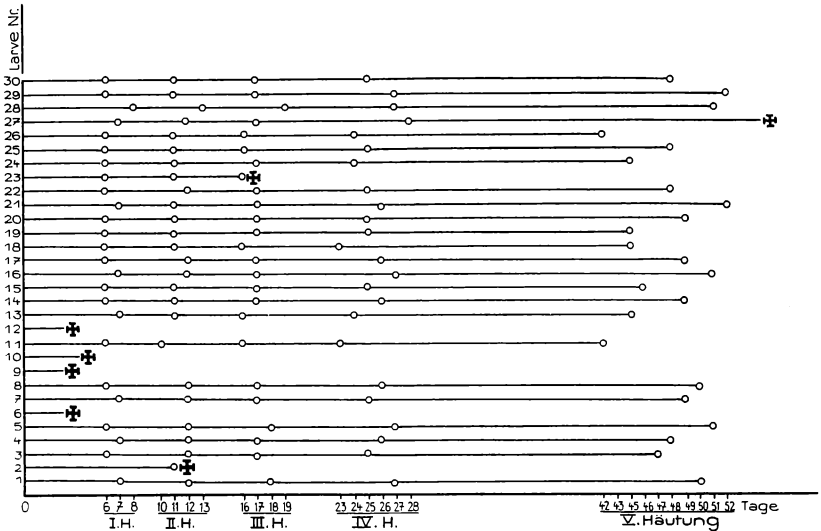


Abb. 6 Entwicklungsdauer der 5 Larvenstadien von *Limnogeton fieberi* und Mortalität der Larven. † = gestorben, O = Häutung.

Tiere. Die erste Häutung erfolgte erst nach 10—12 Tagen und das zweite Entwicklungsstadium überlebte keine Larve.

Die Mortalität während der postembryonalen Entwicklung war lediglich im ersten Larvenstadium relativ hoch. Von den 30 Larven starben noch vor der 1. Häutung 5 Wanzen (rund 18 %). Demgegenüber starben nur je eine Larve im 3. und 5. Stadium. Bei Sammelzuchten waren die Verluste jedoch höher, beschränkten sich aber auch hier hauptsächlich auf die Junglarven. Die Mortalität betrug maximal 40 %. Die vergleichsweise viel größere Absterberate wird als Folge des Konkurrenzkampfes um geeignete Nahrungsobjekte angesehen, denn es war nicht immer möglich, Schnecken in passender Größe für die jungen Wanzenlarven in genügender Zahl zu beschaffen. In solchen Situationen waren Kämpfe zwischen zwei Larven um eine Futterschnecke keine Seltenheit. Bei den älteren Larven waren stets Schwierigkeiten bei der Häutung die Todesursache.

### Imaginale Lebensperiode

Die Lebensperiode der Imagines gliedert sich deutlich in drei Abschnitte. Da die Fortpflanzungsorgane von *Limnogeton* postmetabol reifen, folgt auf die vollendete Metamorphose zunächst die Reifungsperiode der Geschlechtsorgane. Die beobachtete Zeitdauer von der Imaginalhäutung bis zur ersten Eiablage variierte bei 9 protokollierten Weibchen zwischen 33 und 54 Tagen. Im Durchschnitt betrug die Reifezeit 49 Tage und war damit etwa genauso lang wie die gesamte Larvalentwicklung. Über die Reifezeit der Männchen können noch keine Angaben gemacht werden.

Der für diese Periode charakteristische Reifungsfraß wurde im Kapitel über Nahrungsuntersuchungen besprochen. Über Fortpflanzungsperiode und Senescens als 2. und 3. Abschnitt im Imaginalleben ist das Wichtigste bereits gesagt worden.

Zum Abschluß einige Zahlen über die Lebensdauer der Wanzen: es liegen 25 protokollierte Fälle aus verschiedenen Zuchten vor. Die imaginale Periode betrug bei 11 Männchen 9—14, im Durchschnitt 11 Monate; bei 14 Weibchen 7—13, im Durchschnitt 10 Monate. Unter Einbeziehung von 1,5 Monaten Larvenzeit ergab sich damit für *Limnogeton fieberi* eine gesamte Lebensdauer von rund einem Jahr bei gleichbleibenden äußeren Bedingungen.

### D i s k u s s i o n

Die räuberische Lebensweise der Wasserwanzen aus der Familie der Belostomatidae ist allgemein bekannt wie auch ihr schmerzhafter Stich, den diese zumeist sehr großen Insekten dem Menschen zufügen können. Zweifellos bezieht sich auch der Name *Belostoma* auf diese unangenehme Eigenart. Sie fressen alles, was sie auch immer überwältigen können, ganz gleich, ob es sich um Wirbellose (aquatile Arthropoden, Gastropoden) handelt oder gar um Wirbeltiere entsprechender Größe (Fische, Amphibien). Von dieser polyphagen Ernährungsweise weicht — soweit wir heute wissen als einzige Ausnahme — die Gattung *Limnogeton* ab, die sich streng auf Schneckenahrung spezialisiert hat, also oligophag lebt (Näheres s. VOELKER, 1966). Als weitere Besonderheit sei bemerkt, daß diesem Wanzenotyp das oben erwähnte Stechen als Mittel zur Verteidigung fehlt.

Diese beiden Ernährungsarten müssen grundsätzlich berücksichtigt werden, wenn es darum geht, die Möglichkeiten abzuschätzen, ob die Art A zur Bekämpfung der Art B Aussicht auf Erfolg haben könnte oder nicht. Es erübrigt sich wohl darauf hinzuweisen, daß andernfalls die im Labor erarbeiteten Methoden bei ihrer praktischen Anwendung versagen müssen. Hierfür zwei Beispiele, die andere Belostomatiden-Arten aus der Gattung *Diplonychus* (= *Sphaerodema*) betreffen (*Diplonychus* gehört wie *Limnogeton* in die Unterfamilie Belostomatinae).

Über *Sphaerodema rusticum* FABRICIUS berichtet SOMASUNDARARAO (1963) aus Indien, wo diese Wasserwanze in den Zisternen als Schneckenräuber beobachtet wurde. Fütterungsversuche mit *Indoplanorbis* und *Lymnaea* (Zwischenwirte von *Fasciola gigantica* COBBOLD in Indien) führten den Autor zu folgender Feststellung: „The above observations demonstrate the possibility of using giant water bug as a potential biological agent in the control of liver fluke disease . . .“. Leider fehlen aber Angaben über Kontrollversuche mit anderen Futtertieren wie Wasserinsekten, die mit Sicherheit in den Zisternen zu erwarten sind. Es wird jedoch nichts hierüber erwähnt. Eigene diesbezügliche Untersuchungen an *Diplonychus urinator* DUF. (syn. *Sphaerodema urinator*) in Ägypten zeigten, daß diese Art Wasserinsekten als Beutetiere den Gastropoden eindeutig vorzog. Jene wurden erst dann angenommen, wenn keine andere Nahrung zur Verfügung stand. *Sphaerodema rusticum* kann daher unter den gegebenen Lebensbedingungen ebenso wie *D. urinator* nur als akzidenteller Schneckenfeind angesehen werden. Sowenig diese beiden Wanzenarten zur biologischen Bekämpfung spezifischer Wurmüberträger geeignet sind, so-

wenig dürfte dies fernerhin für *Sphaerodema annulatum* FABRICIUS, ebenfalls aus Indien, zutreffen. Von dieser Wasserwanze teilt GHOSH (1963) mit, daß sowohl die Larven als auch die Adulten besonders dazu neigten, Mückenlarven zu fressen. Auf Grund der Befunde, die GHOSH durch eingehende Fütterungsversuche an *Sph. annulatum* mit Mückenlarven erzielt hat, folgert der Autor: „The above observations clearly proved that it could be deployed as a useful agent to control mosquito breeding“.

Die ohnehin nur sehr bedingt zutreffenden Aussagen von SOMASUNDARARAO und GHOSH werden noch unsicherer, wenn wir die Nomenklatur der beiden indischen *Sphaerodema*-Arten kritisch beleuchten. *Sphaerodema rusticum* hat nach SOMASUNDARARAO eine Körperlänge von 2,4 und eine Breite von 1,2 cm (Fundort: tanks in Banswada region of Andhra Pradesh). DISTANT (1906) gibt dagegen für die Länge nur 15–16 mm und für die Breite 9–9,5 mm an (Verbreitung: Südostasien und Australien). *Sphaerodema annulatum* ist nach GHOSH 20–25 mm lang und 12–15 mm breit (keine Fundortangabe; Vorkommen: verschlammte und organisch verunreinigte Gewässer). Nach DISTANT ist die Art 21–22 mm lang und 16–17 mm breit (Fundort: Calcutta tanks).

Hinsichtlich der Körpermaße kann angenommen werden, daß es sich bei der *Sphaerodema*-Species von SOMASUNDARARAO wohl eher um *Sph. annulatum* gehandelt hat. Damit würde sich auch die Frage von selbst beantwortet haben, ob diese Raubwanze als ein spezifischer Feind von Süßwasserschnecken oder von Mückenlarven anzusehen ist. Das Verhalten von *Diplonychus urinator* bezüglich einer Nahrungswahl kann ohnehin die Schlußfolgerung weder des einen noch des anderen Autoren stützen.

Der Einsatz von Raubinsekten mit polyphager Ernährungsgrundlage gegen Parasitenzwischenwirte dürfte generell kaum von wirksamen Erfolgsaussichten begleitet sein. Viel günstiger liegen jedoch die Verhältnisse bei oligophagen Tieren — also Arten, die sich zu Ernährungsspezialisten entwickelt haben. Ein treffendes Beispiel hierfür bietet die Lantana-Wanze, *Teleonemia lantanae* DISTANT. Es handelt sich um einen Pflanzensauger, der ausschließlich Arten der Gattung *Lantana* befällt und die Stauden zum Absterben bringt (FYFE 1937). Die in viele Tropenländer verschleppten Lantanasträucher (*L. camara*) haben sich in manchen Gegenden derart ausgebreitet, daß sie zu einer Plage geworden sind. Zu ihrer Bekämpfung wurde *Teleonemia lantanae* bereits Anfang dieses Jahrhunderts auf den Hawaii-Inseln ausgesetzt. Die erzielten Erfolge gaben den Anstoß zu entsprechenden Maßnahmen auf anderen Inselgruppen. FYFE berichtet über Einbürgerungsversuche dieser Wanze in Australien.

Allein die streng auf eine Pflanzengattung ausgerichtete Ernährung befähigt *T. lantanae*, hemmend auf Vermehrung und Ausbreitung von *Lantana* einzuwirken. In analoger Weise sind auch die auf bestimmte Beutetiere spezialisierten Raubinsekten in der Lage, einen Einfluß auf den Massenwechsel ihrer Opfer auszuüben. Bei *Limnogeton fieberi* läßt sich mit Sicherheit voraussagen, daß ihre Nahrungsgewohnheiten in einem natürlichen Gewässer nicht anders sein werden — und auch nicht sind, wie Freilandbeobachtungen gezeigt haben — als wie sie sich unter künstlichen Bedingungen erwiesen haben; *Limnogeton* ist als obligatori-



scher Schneckenfresser auf Gedeih und Verderb auf das Vorkommen von Süßwassergastropoden angewiesen. Dieser Vorteil gegenüber *Diplonynchus* schließt allerdings gleichzeitig einen gewissen Nachteil ein. Mit der (theoretischen) Vernichtung der Schneckenbesiedlung eines Gewässers würden zugleich die Existenzbedingungen der betreffenden Limnogeton-Population verloren gehen.

Ob es in einer solchen Situation für *Limnogeton* möglich ist, bei Nahrungsmangel abzuwandern, läßt sich nicht sicher beurteilen. Für die Larven wäre dieser Ausweg verschlossen. Die Imagines dagegen sind in der Lage, mehrere Wochen zu hungern und durchaus flugfähig, wie Beobachtungen in der Gefangenschaft zeigten, so daß ein Verlassen geschlossener Gewässer auf dem Luftweg nicht auszuschließen ist. Es ist jedoch kaum damit zu rechnen, daß bei einer künstlichen Ansiedlung von *Limnogeton* die gesamte Schneckenfauna des betreffenden Gewässers beseitigt werden könnte, da das Vermehrungspotential von *L. fieberi* nicht geeignet erscheint, eine Massenvermehrung herbeizuführen. In einem biologisch ausbalancierten Gewässer werden außerdem natürliche Feinde die Vermehrung der Neueindringlinge regulieren. Im Nildelta sind es beispielsweise verschiedene Raubinsekten (u. a. auch Belostomatiden aus den Gattungen *Diplonynchus* und *Lethocerus*), denen vor allem Junglarven von *Limnogeton* zum Opfer fallen. Ziel einer biologischen Schneckenbekämpfung kann daher nicht Ausrottung, sondern nur größtmögliche Dezimierung der in Betracht kommenden Schneckenpopulation sein. Es wird dabei an folgende Maßnahmen gedacht:

1. Zucht und Aussetzung von *Limnogeton* in Gebieten, in denen die Art natürlicherweise nicht vorkommt, jedoch gute Lebensbedingungen vorfinden würde.
2. Förderung der weiteren Ausbreitung im angestammten Areal.
3. Schutz vor natürlichen Feinden, um Einbürgerung sowie Ausbreitung zu erleichtern und damit das biologische Gleichgewicht zu Gunsten der Schneckenräuber zu verschieben.

Trotz der günstigen Voraussetzungen, die *Limnogeton fieberi* aufzuweisen hat, muß es künftigen Feldversuchen vorbehalten bleiben, ob und in welchem Maße diese Wasserwanze zur biologischen Schneckenbekämpfung z. B. in Bilharziose gefährdeten Gebieten geeignet ist.

#### A n m e r k u n g e n

Die Untersuchungen wurden zum Teil mit Hilfe eines Stipendiums der Weltgesundheitsorganisation am „Bilharziasis Pilot Project Egypt-49“ in Alexandria, U.A.R. (Ägypten) durchgeführt.

Mein Dank gilt Herrn Professor Dr. VOGEL für sein reges Interesse am Fortgang der Arbeit, Frau D. GRABOSCH für die Anfertigung der Zeichnungen und den Herren R. GEISTER und Dr. G. MÜLLER für technische Hilfe (Tropeninstitut).

Herrn Professor Dr. H. WEIDNER und Frau Dr. G. RACK (Zoolog. Museum Hamburg) danke ich für ihre Mithilfe bei der Beschaffung von Literatur.

Das Untersuchungsmaterial befindet sich im Zoologischen Staatsinstitut und Zoologischen Museum Hamburg.

#### Z u s a m m e n f a s s u n g

Quantitative Untersuchungen zur Ernährung der Imagines von *Limnogeton fieberi* MAYR wurden mit 9 verschiedenen Schneckenarten in zwei Größenordnungen durchgeführt. Es zeigte sich, daß der Nahrungsbedarf bei beiden

Geschlechtern stark voneinander abweicht. Infolge der nach jeder Eiablage einsetzenden Neubildung von Fortpflanzungsprodukten war der Schneckenkonsum der Weibchen durchschnittlich 2- bis 3,5mal größer als der der Männchen. Die letzten stellten die Nahrungsaufnahme zur Zeit der Brutpflege ganz oder teilweise ein. Versuche zur Nahrungswahl ließen eine Bevorzugung der Basommatophora gegenüber den Prosobranchia erkennen.

Die Fortpflanzungsbiologie wird in ihren wesentlichen Punkten beschrieben. Bei der Paarung bilden die Längsachsen beider Partner mit den sich berührenden Abdominalenden einen Winkel von etwa 90 Grad. Die Eiablage auf den Hemielytren der Männchen wird von regelmäßig wiederholten Paarungen unterbrochen. Die Gelege bestehen maximal aus 200—220 Eiern und werden von den Männchen bis zum Ausschlüpfen der Junglarven herumgetragen. Beobachtungen über das Verhalten der Männchen während der Brutpflege werden mitgeteilt. Ferner werden quantitative Angaben über die Eiproduktion von 10 Weibchen gemacht.

Die Entwicklung der Wanzen wurde vom Ei bis zur Imago untersucht. Während der Embryonalentwicklung findet infolge von Wasseraufnahme eine beträchtliche Volumenvergrößerung und Gewichtszunahme der Eier statt. Die Entwicklungsdauer wurde bei verschiedenen Temperaturen beobachtet. Für den Entwicklungsnullpunkt wurden 17 Grad C, für das Optimum 32—33 Grad C und für das Maximum 35 Grad C ermittelt. Die Larvenentwicklung dauerte bei 28 Grad C durchschnittlich 47 Tage, die Reifezeit der Imagines bis zur ersten Eiablage 49 Tage. Für die Gesamtlebensdauer der Wanzen einschließlich Larvenzeit wurde rund 1 Jahr beobachtet.

Der prinzipielle Unterschied zwischen den polyphagen Raubwanzen aus der Gattung *Diplonychus* (= *Sphaerodema*) und *Limnogeton* als oligophagem, das heißt auf Wasserschnecken spezialisiertem Raubinsekt wird diskutiert und auf die Bedeutung dieses natürlichen Schneckenfeindes im Haushalt der Natur sowie auf Möglichkeiten einer biologischen Schneckenbekämpfung hingewiesen.

### S u m m a r y

Feeding habits and life history of the snail eating water bug *Limnogeton fieberi* MAYR have been described. Quantitative studies concerning the feeding of the adults have been carried out with 9 different kinds of freshwater snails of various sizes. The food requirement was shown to be very different in both sexes. As a result of the continuous production of eggs the snail consumption of the females proved to be 2—3,5 times higher than that of the males. The latter stopped eating completely or partly while caring the eggmasses in breeding time. Experiments regarding the choice of food showed that the bugs preferred the Basommatophora instead of the Prosobranchia.

The breeding biology is described in the main points. The copulation of the insects is performed in a specific position. They touch each other by the end of the abdomen forming an angle of nearly 90°. After copulation the females deposit their eggs on the dorsal side of the males. This procedure keeps on for 6—8 hours during the night but is interrupted by further copulations. The eggmasses count up to 200—220 eggs. They are carried by the males until the young larvae will hatch. Egg production of 10 females during their lifetime is reported.

Development of the bugs from egg to imago has been followed up. During embryonic development the eggs enlarge 2 times in length and increase 2,5 times in weight as a result of absorption of water. Egg development has been studied under the conditions of different temperatures. The range of temperature reached from 17° C (zero) to 35° C (maximum) with an optimum of 32—33° C. At a temperature of 28° C it took 47 days from hatchling to imago and 49 days to maturity. A life time of about 1 year in average has been observed.

The distinctive character between *Diplonychus* (= *Sphaerodema*) as an accidental and *Limnogeton* as an obligatory predator of freshwater snails is discussed. *Limnogeton fieberi* seems to have a considerable influence in reducing snail populations which serve as transmitters for human and veterinary trematode diseases.

## Literatur

- BLUNCK, H., 1923: Die Entwicklung des *Dytiscus marginalis* vom Ei zur Imago. Z. wiss. Zool., **121**, 171—391
- BUENO, J. R. DE LA TORRE, 1906: Life-histories of North-American Water-bugs. I. Life-history of *Belostoma fluminea* SAY. Canad. Entomologist, **38**, 189—197
- DISTANT, W. L., 1906: The Fauna of British India. Vol. **3**, Rhynchota (Heteroptera, Homoptera). London
- FYFE, R. V., 1937: The Lantana Bug, *Teleonemia lantanae* DISTANT. J. Council Sci. Industr. Res. **10**, 181—190
- GHOSH, S. M., 1963—64: Studies on biological control of mosquitos. (On the life history and habits of *Sphaerodema annulatum*. p. 99—100). Report of the Calcutta School of Trop. Med. and the Carmichel Hospital for Trop. Dis.
- JANISCH, E., 1925: Über die Temperaturabhängigkeit biologischer Vorgänge und ihre kurvenmäßige Analyse. Pflüger's Archiv f. d. ges. Physiol. d. Menschen u. d. Tiere, **209**, 414—436
- LAUCK, D. R. and A. S. MENKE, 1961: The Higher Classification of the Belostomatidae (Hemiptera). Ann. Entomol. Soc. America, **54**, 644—657
- MICHELSON, E. H., 1961: The effects of the temperature and reproduction of *Australorbis glabratus* in the laboratory. Amer. J. Hyg., **73**, 66—73
- SHIFF, C. J., 1964: Studies on *Bulinus* (*Physopsis*) *globosus* in Rhodesia. I. The influence of temperature on the intrinsic rate of natural increase. Ann. Trop. Med. Parasit., **58**, 94—105
- SLATER, F. W., 1899: The egg-carrying habit of *Zaitha*. The American Naturalist, **33**, 931—933
- SOMASUNDARARAO, G., 1963: A preliminary note on the biological control of fresh water snails by aquatic insects. Indian Vet. J., **40**, 49—52
- STURROCK, R. F., 1966: The influence of temperature on the biology of *Biomphalaria pfeifferi* (KRAUSS), an intermediate host of *Schistosoma mansoni*. Ann. Trop. Med. Parasit., **60**, 100—105
- VOELKER, J., 1966: Wasserwanzen als obligatorische Schneckenfresser im Nil-delta (*Limnogeton fieberi* MAYR: Belostomatidae, Hemiptera). Z. Tropenmed. Parasit., **17**, 155—165
- WEBER, H., 1930: Die Biologie der Hemipteren. Biolog. Studienbücher XI, Berlin

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Entomologische Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum Hamburg](#)

Jahr/Year: 1965

Band/Volume: [3](#)

Autor(en)/Author(s): Voelker Johannes

Artikel/Article: [Untersuchungen zu Ernährung, Fortpflanzungsbiologie und Entwicklung von \*Limnogeton fieberi\* Mayr \(Belostomatidae, Hemiptera\) als Beitrag zur Kenntnis von natürlichen Feinden tropischer Süßwasserschnecken 201-224](#)