

Malacophagie als Lebensweise nov Dipterenlarven in Mitteleuropa¹

Von RUDOLF ROZKOŠNÝ

Zoologisches Institut der Naturwissenschaftlichen Fakultät der
J. E. Purkyně-Universität, Brno
(Direktor: Prof. Dr. S. Obr, DSc)

Die älteren Angaben über die biologischen Beziehungen zwischen Dipteren und Gastropoden wurden von SCHMITZ (1917) und KEILIN (1919, 1921) zusammengefaßt. Damals schon machten die genannten Autoren aufmerksam, wie kritisch der Parasitismus einiger Dipterenlarven in Schnecken, desgleichen die Malacophagie der Dipterenlarven überhaupt zu beurteilen wären. Traditionsgemäß werden praktisch in der Literatur noch heute unbeglaubigte Nachrichten gebracht, die unzutreffend sind. Auf der einen Seite werden unter den Parasiten der Schnecken immer noch Dipterenlarven angeführt, die in lebenden Schnecken nie vorkommen, auf der anderen Seite wird vorläufig auf die neuesten Arbeiten, die ausschließliche Malacophagie z. B. der ganzen Familie Sciomyzidae betreffend, keine Rücksicht genommen.

Formen der Malacophagie bei Dipterenlarven

Die Malacophagie wurde von mehreren Autoren, die sich dieser Problematik widmeten, als Fall von Biophagie betrachtet. Unter malacophage Larven werden daher bloß jene Dipterenlarven eingereiht, die lebende Weichtiere anfassen und ihre Körperteile ebenfalls im lebenden Zustand oder unmittelbar nach ihrer Tötung konsumieren.

Wir kennen vorläufig nur 2 mitteleuropäische Dipterenlarven, die Eier der Schnecken ausfressen (KNUTSON, 1966) und die also als Eiparasiten bezeichnet werden könnten. Alle übrigen malacophagen Dipterenlarven kann man als Predatoren, Parasitoiden oder Parasiten auffassen. Die predatorischen Larven (früher als *carnivore* bezeichnet) fallen räuberisch lebende Gastropoden an und töten sie rasch ab. Die Mehrzahl dieser räuberischen malacophagen Larven lebt aquatisch oder semiaquatisch, nur wenige sind auch terrestrisch.

Für die Bezeichnung einer weiteren biologischen Gruppe der malacophagen Larven benützte BERG (vergl. z. B. KNUTSON und BERG, 1967) die ältere Bezeichnung „Parasitoid“. Zum Unterschied von echten Parasiten töten diese

¹ Vortrag, gehalten während des III. Entomologischen Symposiums zur Faunistik Mitteleuropas vom 23. bis 26. April 1968 in Görlitz.

Parasitoiden ihren Wirt vor der Beendigung ihrer larvalen Entwicklung und erst dann konsumieren sie den Körper der Schnecke vollkommen. In manchen Fällen kann diese Lebensweise auch als Nekroparasitismus aufgefaßt werden.

Unter den predatorischen und parasitoiden Larven existiert jedoch eine Reihe von Übergängen. So z. B. machen manche semiaquatische oder terrestrische malacophage Dipterenlarven ihre Entwicklung im Verlaufe des 1. Stadiums während einiger Tage innerhalb eines einzigen Wirtes durch und als typische Predatoren Verhalten sie sich erst im III. Larvalstadium. Es ist manchmal problematisch, ob es sich nicht eigentlich um einen polyhospitalen Parasitismus handelt.

Nach den bisherigen Kenntnissen fallen die malacophagen Dipterenlarven sowohl Wasserschnecken als auch Landschnecken der Subklasse Pulmonata an. Die räuberischen Larven sind, was ihre Ernährung betrifft, nicht näher spezialisiert, die parasitoiden und parasitischen Larven weisen schon regelmäßig eine gewisse Ernährungsspezialisation auf. Diese Wirtsspezialisation kann im äußersten Falle bloß auf eine Wirtsart beschränkt sein. Als Wirte der malacophagen Dipterenlarven sind in Mitteleuropa die Vertreter der Familien Succineidae, Cochlicopidae, Pupillidae, Clausiliidae, Endodontidae, Zonitidae, Vitrinidae, Arionidae, Limacidae, Fruticolidae, Helicidae, Lymnaeidae, Physidae und Planorbidae bekannt. Bisher ist kein Fall des Dipterenparasitismus in der Subklasse Prosobranchia bekannt. KNUTSON und BERG (1967) führen ohne nähere Angaben unter den Wirten der Dipterenlarven auch die Familie Sphaeridae an, wodurch sich der bekannte Kreis der möglichen Wirte auch auf die Klasse Bivalvia ausdehnt.

Aus der Definition für die Malacophagie folgt, daß zu den malacophagen Dipterenlarven nicht jene Larven gezählt werden dürfen, die auf Grund ihrer Entwicklung nur an tote Schnecken gebunden sind. In diesen Fällen handelt es sich meist nur um nekrophage Arten, die in ihrer Entwicklung auf abgestorbene Schnecken spezialisiert sind (z. B. *Philosepedon* Eat. der Psychodidae, *Spiniphora* Mall. und *Chaetopleurophora* Schmitz u. a. der Phoridae, *Discomyza incurva* [Fall.] der Ephyridae, *Helicobosca distinguenda* Villen. und manche Arten der Gattung *Sarcophaga* Meig. der Sarcophagidae). Es kann sich auch nur um ein gelegentliches Vorkommen, vor allem saprophager Arten handeln, die im Larvalstadium meist eine gewisse Euryphagie aufweisen (viele Arten aus den Familien Phoridae, Sepsidae, Drymyzidae, Sphaeroceridae, Muscidae und Sarcophagidae).

Kurze Übersicht der mitteleuropäischen malacophagen Dipterenlarven

Aus der Familie Chironomidae sind zwei Larvenformen bekannt, die ausschließliche Malacophagie aufweisen. Ihre Biologie hat ausführlich GUIBÉ (1942) studiert. Vernachlässigt man die älteren und ungenauen Angaben, so war es erst BENTHEM-JUTTING (1938), der die Beziehungen der Larven von *Parachironomus varus* Goetgh. zu den Wasserschnecken eindeutig nachwies. Die Larve von *Parachironomus varus varus* Goetgh. lebt in einem Gespinstgang an der Schale von *Physa fontinalis* (L.), meist in der Nähe ihrer Öffnung. Die Larve lebt vom Integument der Schnecke und man kann ihre Fraßstellen an Mantel und Fuß der infizierten Schnecken sehen. Diese Para-

sitierung stellt bisher den einzigen bekannten Fall von Ectoparasitismus der Dipterenlarve an Schnecken dar.

Die Larve von *Parachironomus varus imanei* Guibé ist ein echter haematophager Endoparasit der Wasserschnecken der Gattung *Lymnaea* Lam. Die erwachsenen Larven leben an der Oberfläche der Schneckenleber und nähren sich vom Blut. Die beiden erwähnten Larven sind eng wirtsspezifisch. Die angefallenen Schnecken können meist diese Parasitierung überleben.

Die Larven der *Tabaniden*, namentlich die größeren Larven der Gattungen *Tabanus* L. und *Hybomitra* End. sind allgemein als rasche Predatoren bekannt. Die Biologie der einzelnen Arten ist bisher nur sehr wenig bekannt und daher auch die Angaben über ihre Ernährung nur sehr sporadisch. Nach einigen Nachrichten (vergl. z. B. auch BERG, 1953) können sowohl wasserbewohnende als auch terrestrische Tabanidenlarven auch Schnecken anfallen. Ich selbst hatte Gelegenheit, eine nicht näher bestimmte Larve von *Tabanus* beim Anfallen der *Cepaea vindobonensis* (Fér.) auf einer Steppenlokalität in der Slowakei zu beobachten. Im allgemeinen sind aber die Tabanidenlarven meist euryphag und man kann daher höchstens von einer fakultativen Malacophagie sprechen.

Mit dem Studium der Sciomyzidenlarven befassen sich vor allem Prof. BERG (Cornell University, Ithaca) und seine Mitarbeiter, namentlich Dr. KNUTSON. In einer Reihe von Studien (von 1953 bis heute) dieser Arbeitsgruppe finden sich grundlegende Mitteilungen über die Biologie der Sciomyzidenlarven (BERG, 1953, 1961, 1964; KNUTSON - STEPHENSON - BERG, 1965) und auch über den vollständigen Entwicklungszyklus mancher Arten, die auch in Mitteleuropa leben (FOTE, 1959; KNUTSON - BERG, 1963, 1964, 1967; KNUTSON, 1966; NEFF - BERG, 1966). Weitere Angaben über die Malacophagie der Sciomyzidenlarven konnte ich auf Grund eigener Studien (ROZKOŠNÝ, 1965, 1967) ergänzen. Von den 89 in Mitteleuropa lebenden Arten wurden die malacophagen Larven schon bei 51 Arten sicher nachgewiesen, komplette oder fast komplette Entwicklungszyklen wurden bisher bei 16 Arten bekannt.

Als spezialisierte Eiparasiten wurden Larven von *Antichaeta analis* (Meig.) in Eiern von *Lymnaea truncatula* (Müll.) und *Antichaeta brevipennis* (Zett.) in Eiern von der Gattung *Succinea* (KNUTSON, 1966) beobachtet. Predatorische Larven leben meist unter aquatischen oder semiaquatischen Bedingungen und fallen Wasserschnecken der Familien Physidae, Lymnaeidae und Planorbidae an. Zu den typischen mitteleuropäischen Wasserpredatoren stehender und seichter Gewässer kann man Larven der 9 Arten (Gattungen *Dictya* Meig., *Eigiva* Meig., *Knutsonia* Verb. und manche Arten der Gattung *Tetanocera* Dum.) zählen. Predatorische Larven von *Hydromya dorsalis* (Fabr.) leben in aquatischen Gewässern. Semiaquatische Larven von *Tetanocera silvatica* Meig., *T. unicolor* Loew und der Gattungen *Pherbina* R.-D. und *Psacadina* End. (insgesamt 7 Arten) werden noch für Predatoren gehalten, weisen aber schon manche parasitoide Tendenzen auf. Eine solche Übergangslebensweise führen auch terrestrische Predatoren, Larven von *Tetanocera arrogans* Meig., *T. phyllophora* Mel. und *Trypetoptera punctulata* (Scop.), die verschiedene Landschnecken anfallen. Larven von *Tetanocera elata* (Fabr.) und vielleicht auch jener der

Gattung *Euthycera* Latr. sind auf Vertreter der Familien Arionidae und Limacidae spezialisiert.

Die übrigen Sciomyzidenlarven weisen schon überwiegend parasitoide Eigenschaften und damit auch oft eine sichere Wirtsspezialisierung auf. Sie können sowohl in den wasserbewohnenden als auch in (namentlich hygrophilen) Landschnecken parasitieren. Sie können das Schneckengehäuse vor der Verpuppung verlassen oder sie verpuppen sich im Innern leerer Schalen. Die parasitoiden Larven der Sciomyzidae wurden in Mitteleuropa schon bei 28 Arten der Gattungen *Salticelia* R.-D., *Sciomyza* Fall., *Pherbellia* R.-D., *Colobaea* Zett. und *Pteromicra* Liroy nachgewiesen.

Von den Calliphoridaen sind verlässlich nur zwei Larven als Schmarotzer von Schnecken bekannt. Nach ihrer Lebensart kann man sie gleichfalls als Parasitoiden im Sinne BERGs bezeichnen. *Melinda caerulea* (Meig.) (Syn. *M. cognata* Meig.) legt ihre Eier in die Mantelhöhle von *Helicella virgata* Costa und *Discus rotundatus* (Müll.), ihre Larven fallen die Leber und weitere innere Organe der Schnecken an und töten sie knapp vor der Verpuppung (KEILIN, 1919). Auch die Larve von *Melinda gentilis* (R.-D.) (Syn. *M. cognata* Schin.) lebt in *Helicella virgata* Costa und zeigt die gleiche Lebensweise.

Glaubwürdige Angaben über die Malacophagie der Larven aus der Familie Sarcophagidae bringen vor allem POVOLNÝ und GROSCHAFT (1959). Die von ihnen aufgefundenen Larven von *Sarcophaga (Pierretia) proxima* (Kond.) und *Sarcophaga (Pierretia) arcipes* (Pand.) fallen ihren Wirt *Euomphalia strigella* (Drap.) an. Sie fressen ihn zuerst nur an der Oberfläche an und erst kurz vor der Verpuppung konsumieren sie ihn vollkommen. Beide Larven gehören also auch zu den malacophagen Parasitoiden.

Mit Rücksicht auf diese neueren Feststellungen kann auch die ältere unbegründete Nachricht über eine Malacophagie der Larve von *Sarcophaga (Pierretia) haemorrhoea* (Meig.) in *Cepaea hortensis* (Müll.) (MIK, 1890) als sehr wahrscheinlich gelten. Auch der von ROSTAND (1920) veröffentlichte Fall der Parasitation der *Sarcophaga (Pierretia) filia* Rond. in einer näher nicht genannten Schnecke (? *Heix*) kann als glaubwürdig betrachtet werden. SEGUY (nach KEILIN, 1921) hat eine parasitoide Larve von *Sarcophaga (Bellieria) melanura* (Meig.) in *Arion hortensis* Fér. beobachtet. Noch andere Arten der Sarcophagiden wurden zwar aus Gehäuse-schnecken gezüchtet, doch handelt es sich aller Wahrscheinlichkeit nach in diesen Fällen bloß um nekrophage und saprophage Larven, die nur in toten Schnecken leben.

Zur Familie Tachinidae wird neustens auch die Gruppe Rhinophorinae als selbständige Unterfamilie eingereiht. Die Larven dieser Unterfamilie wurden vorläufig nur als Parasiten terrestrischer Isopoden bekannt. Im Jahr 1966 gelang es uns, eine Rhinophorine, *Angioneura cyrtoneurina* Zett., von *Succinea (Oxyioma) elegans* Risso zu züchten. Die parasitoiden Larven fraßen die lebenden Schnecken aus und töteten sie unmittelbar vor der Verpuppung. Die erwachsenen Larven verpuppten sich im Schneckengehäuse. Die Larve von *Angioneura cyrtoneurina* stellt somit den ersten Fall von Malacophagie bei Rhinophorinen dar und unterscheidet sich so durch ihre Lebensweise von allen anderen Arten dieser Unterfamilie. Nähere Angaben über die Morphologie der

Larve und des Pupariums, über die Lebensweise und Hyperparasitation sind z. Z. in Druck (ČEPELÁK und ROZKOŠNÝ, 1968).

Zusammenfassung

Die Übersicht der malacophagen Dipterenlarven beweist, daß außer der im allgemeinen malacophagen Familie Sciomyzidae in Mitteleuropa nur 10 malacophag Larvenformen weiterer Familien bekannt sind. Bei diesen erwähnten 10 Larvenformen der Familien Chironomidae, Calliphoridae, Sarcophagidae und Tachinidae wird die Malacophagie entweder eindeutig belegt oder ist mindestens sehr wahrscheinlich. Bei der Familie Sciomyzidae wird die allgemeine Malacophagie der Larven auch bei allen mitteleuropäischen Arten vorausgesetzt. Bisher ist Malacophagie schon bei 51 mitteleuropäischen Sciomyzidenlarven bewiesen worden.

Die Erforschung der malacophagen Dipterenlarven erfordert entschieden, mit Aufmerksamkeit verfolgt zu werden, schon deshalb, weil sich auch in Mitteleuropa eine praktische Auswertung dieser Erkenntnisse als nützlich erweisen dürfte.

Summary

An outline of malacophagous dipterous larvae shows that apart from the generally malacophagous family Sciomyzidae there are only 10 malacophagous larvae of other families known in Central Europe. In these ten forms of the families Chironomidae, Calliphoridae, Sarcophagidae, and Tachinidae malacophagy is clearly proved or at least highly probable. In the family Sciomyzidae general malacophagy of the larvae is presumed in all Central European species, while it is already verified in 51 species.

Investigations on malacophagous dipterous larvae need some attentiveness also in Central Europe as to practical importance of the results.

Literatur

- BENTHEM-JUTTING, van, T. (1938): A freshwater Pulmonate (*Physa fontinalis* [L.]) inhabited by the larva of a non-biting midge (*Tendipes [Parachironomus] varus* Goetg.). — Arch. Hydrobiol. 32, S. 693—699.
- BERG, C. O. (1933): Sciomyzid larvae (Diptera) that feed on snails. — J. Parasitol. 39, S. 630—636.
- (1961): Biology of snail-killing Sciomyzidae (Diptera) of North America and Europe. — Verh. XI. Intern. Kongr. Entomol., Wien, 1960, 1, S. 197—202.
- (1964): Snail-killing sciomyzid flies: biology of the aquatic species. — Verh. Intern. Ver. theor. angew. Limnobiol. 15, S. 926—932.
- ČEPELÁK, J., und R. ROZKOŠNÝ (1968): Zur Bionomie der Art *Angioneura cyrtoneurina* Zetterstedt, 1859 (Rhinophorinae, Diptera). — Acta Zootech. Univ. Agricult., Nitra, 17, S. 189—191.
- GUIBE, J. (1942): Chironom's parasites de Mollusques Gasteropodes, *Chironomus varus limmaei* Guibé espèce jointive de *Chironomus varus varus* Goetgh. — Bull. Biol. France et Belg. 76, S. 283—297.
- KEILIN, D. (1919): On the life history and larval anatomy of *Melinda cognata* Meig., parasitic in the snail *Helicella (Heliomanes) virgata* de Costa, with an account on the other Diptera living upon Molluscs. — Parasitol. 11, S. 430—454.
- (1921): Supplementary account of the dipterous larvae feeding upon Molluscs. — Parasitol. 13, S. 180—183.
- KNUTSON, L. V. (1966): Biology and immature stages of malacophagous flies: *Antichaeta analis*, *A. atriseta*, *A. brevipennis*, and *A. obliviosa* (Diptera: Sciomyzidae). — Trans. Amer. Ent. Soc. 92, S. 67—101.
- KNUTSON, L. V., und C. O. BERG (1963): Biology and immature stages of a snail-killing fly *Hydromya dorsalis* (Fabricius) (Diptera: Sciomyzidae). — Proc. R. Ent. Soc. 88, S. 77—93.
- (1964): Biology and immature stages of snail-killing flies: the genus *Elgiva* (Diptera: Sciomyzidae). — Ann. Ent. Soc. Amer. 57, S. 173—192.
- (1967): Biology and immature stages of malacophagous Diptera of the genus *Knutsonia* Verbeke (Sciomyzidae). — Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg. 43, 7, S. 1—60.
- KNUTSON, L. V., STEPHENSON, J. W., und C. O. BERG (1965): Biology of a slug-killing fly *Tetanocera elata* (Diptera, Sciomyzidae). — Proc. Malac. Soc. Lond. 36, S. 213—220.

- MIK, J. (1890): Dipterologische Miscellen. XVI. — Wien. Ent. Zeit. 9, S. 153—158.
- ROSTAND, J. (1920): Sur la biologie de *Sarcophaga filia* Pandellé (Dipt.). — Bull. Soc. Ent. France 89, S. 215—216.
- ROZKOŠNÝ, R. (1965): Neue Metamorphosestadien mancher *Tetanocera*-Arten (Diptera, Sciomyzidae). — Zool. listy 14, S. 367—371.
- (1967): Zur Morphologie und Biologie der Metamorphosestadien mitteleuropäischer Sciomyziden (Diptera). — Acta sc. nat. Brno 1, S. 117—160.
- SCHMITZ, H. (1917): Biologische Beziehungen zwischen Dipteren und Schnecken. — Biol. Centralbl. 37, S. 24—43.
- (1936—1941): Phoridae in: E. LINDNER, Die Fliegen der paläarktischen Region, Lief. 123, 141. Stuttgart.
- STEPHENSON, J. W., and L. V. KNUTSON (1966): A résumé of recent studies of Invertebrates associated with slugs. — Jour. Econ. Ent. 59, S. 356—360.
- ZUMPT, F. (1956): Calliphoridae in: E. LINDNER, Die Fliegen der paläarktischen Region, Lief. 190, 191. Stuttgart.

Anschrift des Verfassers: Dr. Rudolf Rozkošný, Katedra zoologie a anthropologie, Brno, Kotlářská 2, ČSSR