

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und **Dr. R. Hertwig**

Professor der Botanik

Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwicklungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut, einzusenden zu wollen.

XXVII. Bd. 15. August 1907.

№ 17.

Inhalt: Mordwilko, Beiträge zur Biologie der Pflanzenläuse, *Aphididae* Passerini. — Leche: Zur Entwicklungsgeschichte des Zahnsystems der Säugetiere, zugleich ein Beitrag zur Stammesgeschichte dieser Tiergruppe. — Ratzel: Raum und Zeit in Geographie und Geologie. — Neuhaus: Lehrbuch der Mikrophotographie.

Beiträge zur Biologie der Pflanzenläuse, *Aphididae* Passerini.

Von A. Mordwilko,

Privatdozent a. d. Universität St. Petersburg.

Die zyklische Fortpflanzung der Pflanzenläuse. I. Die Heterogonie im allgemeinen und bei den Pflanzenläusen im speziellen¹⁾.

Die Pflanzenläuse saugen an verschiedenen, sowohl oberirdischen als auch unterirdischen Teilen von Phanerogamen; dabei können ihre geflügelten und ungeflügelten parthenogenetischen Weibchen zu verschiedenen Zeiten und unter verschiedenen Bedingungen leben und es können bald die einen, bald die anderen vorherrschen. Die Individuen der zweigeschlechtigen Generation treten bei den meisten Pflanzenläusen gegen das Ende der Vegetationsperiode der Gewächse auf, d. h. gegen Ende des Sommers und bei Eintritt des Herbstes sowie während dieses letzteren, bei einigen Formen der Pflanzenläuse dagegen im Frühjahr; durch diese Individuen wird der Generationszyklus abgeschlossen.

1) Dieser Abschnitt bildet gewissermaßen ein Referat der einzelnen Teile meiner großen Arbeit über die Pflanzenläuse: „Zur Biologie und Morphologie der Pflanzenläuse. II. Teil. (Horae Societ. Entomol. Ross., Bd. 33, 1901, Russisch); es sind dabei nur geringe Abänderungen vorgenommen worden.

Viele Arten von Pflanzenläusen rufen durch ihr Saugen ein Schrumpfen, Aufrollen, Falten und verschiedene andere Arten von Deformationen der Blätter und ihrer Stiele hervor, seltener der Spitzen der Triebe und anderer Pflanzenteile. Bisweilen treten die Deformationen der Blätter und Blattstiele in Gestalt bestimmter, für die einzelnen Pflanzenlausarten charakteristischer Gallenbildungen auf. Allein alle verschiedenen Gallen können auf einen einzigen Typus zurückgeführt werden, und zwar auf eine Wucherung — in einem beliebigen Bezirk des Blattes oder Blattstieles, seltener eines Triebes (*Pemphigus bursarius* L.) — der Pflanzengewebe in nur einer Richtung, der Fläche, woher denn auch sackartige Ausstülpungen von verschiedener Gestalt zur Entstehung gelangen¹⁾.

1) So saugt z. B. unter den Blättern des roten Johannisbeerstrauches (*Ribes rubrum*) die Pflanzenlaus *Myzus ribis* L., welche durch ihr Saugen die Bildung verhältnismäßig großer, unregelmäßig gestalteter, blasenförmiger Vorwölbungen des Blattes hervorruft, welche außen (d. h. an der oberen Fläche) von blassgelber bis roter Farbe sind. Diese Vorwölbungen entstehen auf die Weise, dass die Blattspreite an denjenigen Stellen, wo Gruppen von Läusen saugen, in der Fläche stärker als die umgebenden Blatteile anwächst und sich infolgedessen nach oben vorstülpt. Würden die Vorwölbungen unten nicht so weit offen sein, oder mit anderen Worten — würde der ursprüngliche Bezirk der Wucherung der Blattspreite (in der Fläche) von nur sehr geringem Umfang sein —, so hätten wir schon eine typische Galle vor uns. So bieten die sackförmigen Gallen von *Tetraneura ulmi* (ähnliche Gallen bringt auch *T. caerulescens* hervor) auf den Blättern der Ulme (*Ulmus campestris*) eine Erscheinung dar, welche im Grunde genommen denselben Typus repräsentiert, wie die Vorwölbungen auf den Blättern von *Ribes rubrum*. Die *Fundatrices*-Larven von *T. ulmi* beginnen an der unteren Oberfläche der sich erst entfaltenden oder junger Blättchen der Ulme zwischen deren seitlichen Adern zu saugen. An der Saugstelle beginnt die Blattspreite stärker zu wachsen als an den umgebenden Teilen und stülpt sich nach oben vor, wodurch eine Art von kleinen Säckchen entsteht, welche unten offen sind und in deren Innern die *Fundatrices*-Larven ihr Saugen fortsetzen: Mit der Zeit wächst der vorgestülpte Teil der Blattspreite in seinem oberen Teil stärker als in seinem unteren und die untere Öffnung schließt sich sogar vollständig, so dass schließlich eine Galle gebildet wird, welche die Gestalt eines gestielten, an der Oberseite des Blattes sitzenden Säckchens aufweist; innerhalb dieses Säckchens gelangt die *Fundatrix* sowie die von ihr hervorgebrachte Nachkommenschaft zur Entwicklung. Zu der Zeit, wo diese (geflügelte) Nachkommenschaft die Galle verlässt, öffnet sich diese letztere spaltförmig über ihrem gestielten Teil, im gegebenen Falle demnach nicht an der Stelle der ursprünglichen Gallenöffnung. In den meisten Fällen jedoch öffnen sich die Gallen gerade da, wo sich ihre ursprüngliche Öffnung befand, so z. B. verschiedene Gallen an Pappeln. Die Gallen von *Pemphigus bursarius* L. treten an Trieben der Schwarzpappel und der Pyramidenpappel (*Populus nigra* und *P. pyramidatis*) in Gestalt eines Ringwulstes auf, welcher die Larve der *Fundatrix* umgibt; der Wulst wächst zu einem Säckchen aus, welches bisweilen eine ziemlich bedeutende Größe erlangt (z. B. diejenige einer Walnuss), während seine ursprüngliche Öffnung zuwächst.

In ähnlicher Weise bilden sich auch die Gallen von *P. pyriformis* Licht. an den Blattstielen der gleichen Pappelarten. Etwas eigenartiger sind die Gallen von *Pemphigus spirothecae* Pass. und *P. protospirae* Licht. auf den Blattstielen der genannten Pappelarten: die Blattstiele werden etwas breiter und drehen sich gleichzeitig spiralförmig, wobei die Ränder der einzelnen Windungen sich leicht aneinander

Viele Arten von Pflanzenläusen werden von Ameisen aufgesucht, welche ihre süßen flüssigen Exkremeute auflecken¹⁾.

In bezug auf ihre Lebensweise zeigen die Pflanzenläuse sehr große Verschiedenheit. Betrachten wir zunächst die Eigentümlichkeiten ihrer zyklischen Fortpflanzung. Nach ihrer Geburt, oder — in anderen Fällen — nach ihrem Ausschlüpfen aus dem Ei, wachsen die Pflanzenläuse verhältnismäßig rasch heran, wobei sie 4, die flügellosen *Phylloxerinae* dagegen nur 3 Häutungen durchmachen, und beginnen oft bereits nach 8—15 Tagen ihrerseits Junge zur Welt zu bringen, oder in anderen Fällen Eier abzulegen.

Die parthenogenetischen Weibchen der *Phylloxerinae* legen Eier ab. Die von den parthenogenetischen Weibchen der Eichen-*Phylloxera* (*Ph. quercus* Boyer de F.) abgelegten Eier entwickeln sich nach den Beobachtungen von Balbiani innerhalb 8—10 Tagen. Einen großen Einfluss auf die rasche Entwicklung der Pflanzenläuse hat die Temperatur. So begannen die parthenogenetischen Weibchen bei den Versuchen von Bonnet (1743) an *Aphis plantaginis*, welche am 9. Juli angefangen und bis zu den letzten Tagen des Septembers fortgesetzt wurden, ihre Jungen am 9. bis 12. Tag zur Welt zu bringen, während ein in einem am Ofenrohr stehenden Kästchen gehaltenes Individuum der 9. Generation das erste Junge bereits am 7. Tage ablegte²⁾. Die Reblaus (*Phylloxera vastatrix* Planch.) beginnt ebenfalls ihre Eier am 9. bis 16. Tage abzulegen.

Nachdem sie ihre Reife erlangt haben, gebären die parthenogenetischen Weibchen der Pflanzenläuse im Verlauf ihres weiteren, 2—3 Wochen und noch mehr andauernden Lebens, im Durchschnitt 2—3 und bis zu 4 Junge täglich. Indessen enthalten die von der

legen, so dass innerhalb der Windungen eine nach außen abgeschlossene Höhlung von unregelmäßiger Gestalt gebildet wird, in welcher die *Fundatrix* mit ihrer Nachkommenschaft eingeschlossen ist.

Die *Chermes*-Arten rufen auf der Fichte (*Picea excelsa*) die sogen. zusammengesetzten Gallen hervor. Nachdem die Larven der *Fundatrices* auf den Knospen der Fichte oder unterhalb derselben überwintert haben, beginnen sie an diesen Stellen zu saugen, so dass die Knospenachse sehr verkürzt bleibt, während gleichzeitig die infolge der Achsenverkürzung einander genäherten Nadeln ein schuppenartiges Aussehen annehmen. Die Schüppchen legen sich dachziegelförmig übereinander, und zwar in der Weise, dass sich unter einer jeden Schuppe eine besondere Höhlung bildet, in welcher die Entwicklung der Larven vor sich geht, welche aus den von der *Fundatrix* abgelegten Eiern ausgeschlüpft sind. Auf die Bildung einer zusammengesetzten Galle wird nicht selten ein ganzer Trieb verwendet, bisweilen aber nur dessen basaler Teil, während der obere Teil der Knospe zu einem gewöhnlichen Trieb mit normalen Nadeln auswächst. Zu der Zeit, wo innerhalb der Höhlungen in den Gallen die Nymphen und geflügelten Weibchen zur Entwicklung gelangen, beginnen die Schuppen der zusammengesetzten Galle voneinander abzustehen, so dass die von ihnen begrenzten Höhlungen oder Zellen sich nach außen öffnen.

1) Mordwilko, A. Biol. Centralbl. Bd. XXVII, Nr. 7, 1907, pp. 212 ff.

2) Bonnet, Ch. Oeuvres d'histoire naturelle et de philosophie T. I. Traité d'insectologie. 1779, pp. 67—89, 155—165; siehe auch pp. 37—47, 56—59.

einen Pflanze (der Hauptpflanze) auf andere (Zwischenpflanzen) herüberfliegenden geflügelten Weibchen bei den meisten migrierenden Arten der *Pemphiginae* sowie bei einigen *Phylloxerinae*, schon zur Zeit ihrer Entwicklung nur vollständig entwickelte Larven, welche sie fast ununterbrochen eine nach der anderen ablegen; so gebar z. B. ein migrierendes geflügeltes Weibchen von *Schizoneura lanuginosa* Hart., nach meinen eigenen Beobachtungen im Verlauf einer halben Stunde 28 Larven. In allen übrigen Fällen aber gelangen die Eier der Pflanzenläuse nur allmählich zur Entwicklung.

Bei verhältnismäßig niedriger Temperatur wird nicht nur die Entwicklung der Läuse verlangsamt, sondern es geht auch die Geburt der Jungen oder die Ablage der Eier bedeutend langsamer vor sich. Während der warmen Jahreszeit erreichen z. B. die parthenogenetischen Weibchen von *Siphonophora rosae* L. nach H. Kessler innerhalb 14 und sogar 12 Tagen ihre volle Entwicklung und die Fähigkeit, Junge zur Welt zu bringen; allein ein Weibchen, welches am 21. Dezember geboren war und im Zimmer aufgezogen wurde, brachte ihr erstes Junge erst am 23. Januar, d. h. nach 4 Wochen zur Welt, darauf bis zum 5. Februar nur 6 weitere Junge, während das nächste am 11. Februar geboren wurde; im Ganzen hatte dieses Weibchen bis zum 20. März gelebt, d. h. im ganzen 3 Monate¹⁾. Ähnliche Beobachtungen waren schon früher von J. F. Kyber angestellt worden²⁾.

Bei genügend niedriger Temperatur verfallen die Pflanzenläuse in einen Zustand der Erstarrung, in welchem sie einen mehr oder weniger langen Zeitraum hindurch verbleiben können. So beginnen die noch keine Häutung durchgemacht habenden Larven der Reblaus, indem sie in Erstarrung verfallen, schon bei einer Temperatur von 8—10° C. ihre Überwinterung, obgleich sie bei der gleichen Temperatur im Frühling auch wieder erwachen³⁾.

Auf den Knospen der Fichte, auf der Rinde der Lärche, der Ceder und anderer Nadelhölzer sowie auf den Nadeln der Weißtanne überwintern Larven von *Chermes*-Arten, welche sich noch nicht gehäutet haben. An den Wurzeln von Pflanzen überwintern Larven sowie überhaupt junge parthenogenetische Weibchen von *Trama*, *Pentaphis*, *Tetraneura boyeri* Pass. = *T. xcae maydis* Dufour, *T. coerulescens* Pass., *Aploneura lentisei* Pass. und andere Arten von Pflanzenläusen.

1) Kessler, H. Notizen zur Lebensgeschichte der Rosenblattlaus, *Aphis rosae* L. Kassel 1886, p. 10—11.

2) Kyber, J. F. Einige Erfahrungen und Bemerkungen über Blattläuse. Gernars Magazin für Entomologie. T. I, 2. Th., 1815, pp. 1—39.

3) Verschiedene Daten über die Wirkung der Temperatur auf Pflanzenläuse und über Bedingungen der Temperatur finden sich in meiner Arbeit: Zur Biologie und Morphologie der Pflanzenläuse, T. II, pp. 139—225.

Schon aus dem bereits Gesagten geht hervor, dass im Verlauf der Vegetationsperiode der Gewächse, während derer allein die Pflanzenläuse leben und sich vermehren können, mehrere Generationen dieser Insekten zur Entwicklung gelangen, wobei sich in ein und derselben Kolonie natürlich Individuen verschiedener Generationen miteinander vermischen können.

In einer Gruppe der Pflanzenläuse, und zwar in der Unterfamilie der *Phylloxerinae*, legen die parthenogenetischen Weibchen, gleich den geschlechtlichen, Eier ab, wogegen diese Weibchen in den Unterfamilien der *Aphidinae* und *Pemphiginae* lebende Junge gebären, während die geschlechtlichen Weibchen Eier ablegen. In den Fällen des Lebendiggebärens wird die Zeit, welche sonst für die Bildung des Eies und die Anhäufung von Nährmaterial in demselben notwendig ist, voll und ganz auf die Entwicklung des Eies und auf das Wachstum verwendet. Aus diesem Grunde schon sind die lebendiggebärenden Pflanzenläuse zu einer rascheren Fortpflanzung befähigt. Die Anfangsstadien in der Entwicklung der Erscheinung des Lebendiggebärens erblicken wir bereits bei einigen *Phylloxerinae*. So wird z. B. bei *Chermes abietis* Kalt. das Blastoderm nach Cholodkovsky¹⁾ schon zu der Zeit gebildet, wo die Eier sich noch in den Eiröhren befinden, während dasselbe bei anderen Formen erst nach der Eiablage zur Bildung gelangt.

Die Individuen der zweigeschlechtigen Generation, Weibchen und Männchen, treten gewöhnlich gegen den Schluss der Vegetationsperiode auf, d. h. am Ende des Sommers und im Herbst, allein die geschlechtlichen Individuen erscheinen — bei einigen Formen normalerweise (Gatt. *Chermes*, *Pemphigus*-Arten auf *Pistacia*), bei anderen nur als Ausnahme (*Cladobius melanoxanthus* Buct.¹⁾, *Aphis saliceti* Kalt.²⁾ — auch gegen das Ende des Frühjahrs oder im Anfang des Sommers, obgleich nebenbei auch parthenogenetische Weibchen weiter existieren und sich fortpflanzen. Nach den Beobachtungen von Kyber erscheinen auf krautartigen Gewächsen,

4) Cholodkovsky, N. Über den Lebenszyklus der *Chermes*-Arten etc. Biol. Centralbl. Bd. XX, Nr. 8, p. 267.

1) De Geer beobachtete *Sexuales* dieser Art (i. J. 1753) bereits Mitte Juni. Ich habe dagegen in Warschau (z. B. i. J. 1904) *Sexuales* nur Ende August und im September beobachtet, wobei die Weibchen ihre Eier an den Knospen der Weide ablegten.

2) Bei dieser Art von Pflanzenläusen beobachtete ich ein Jahr in der Umgebung von Warschau *Sexuales* neben parthenogenetischen Weibchen bereits am 20. Mai, ein anderes Jahr (1906) im Gouvernement Pskov — Ende Juni und Anfang Juli. Die geschlechtlichen Weibchen legten nach der Kopulation ihre Eier vorzugsweise an die Seiten der Weidenknospen. Erst einige Tage darauf wurden die gelben Eierchen schwarz (Bildung des Blastoderms), allein im Verlauf von 3 Wochen konnte ich das Ausschlüpfen der Larven nicht beobachten, und nach dieser Zeit musste ich abreisen und meine Beobachtungen einstellen.

welche frühzeitig eintrocknen und hart werden, Männchen und Weibchen bereits Mitte Sommer¹⁾.

Bei zwei auf Trieben und Zweigen von Fichten lebenden *Lachnus*-Arten — *Lachnus pinicola* Kalt. (= *hyalinus* Koch, Cholodk.) und *L. picicola* Cholodk. — kann die geschlechtliche Generation schon von Mitte Juni bis Anfang Juli beobachtet werden, obgleich gleichzeitig auch lebendiggebärende Weibchen vorkommen²⁾. Bei der Eichen-*Phylloxera* (*Ph. quercus*) beobachtete Dreyfus Sexuparae und Sexuales ebenfalls von Ende Juni bis zum September³⁾.

Bei allen Pflanzenläusen sind die geschlechtlichen Weibchen ungeflügelt, in den Unterfamilien der *Phylloxerinae* und *Pemphiginae* — auch die Männchen; in der Unterfamilie der *Aphidinae* dagegen sind die Männchen bei den einen Arten ungeflügelt, bei anderen geflügelt, bei dritten endlich bald geflügelt, bald ungeflügelt, wie z. B. bei *Aphis mali* Fabr., *Chaitophorus populi* L., *Clavobius populeus* Kalt. Bei der Gattung *Phylloxera* und, mit gewissen Ausnahmen (*Schizoneura corni*, Gatt. *Vacuna*), auch bei der Unterfamilie der *Pemphiginae* entbehren die Sexuales des Rüssels und des Darms, obgleich die Zahl der Häutungen bei ihnen eine normale ist; ein Rüssel fehlt auch bei den ungeflügelten Männchen der Gattung *Stomaphis*.

Nach der Geburt, in anderen Fällen nach dem Ausschlüpfen aus dem Ei, häuten sich fast alle Pflanzenläuse viermal und nur die ungeflügelten Individuen der *Phylloxerinae* machen bloß 3 Häutungen durch. Bei der Entwicklung eines geflügelten Individuums aus der Larve treten bereits nach der zweiten Häutung die seitlichen Teile des Mesothorax nach außen vor und nach der dritten Häutung zeigen sich richtige Flügelanlagen am Meso- und Metathorax und wir haben es dann mit Nymphen zu tun; nach der vierten Häutung erhält das Individuum wirkliche Flügel. In der Unterfamilie der *Aphidinae* tritt nach der vierten Häutung sowohl bei geflügelten wie auch bei ungeflügelten Individuen das sogen. Schwänzchen auf, d. h. ein Vorsprung des letzten Abdominalsegments oberhalb der Afteröffnung. Nach diesem Merkmal kann man denn auch erwachsene ungeflügelte Individuen von den noch nicht entwickelten unterscheiden, welche hier allgemein, wenn auch mit Unrecht, als Larven (*larvae*) bezeichnet werden. Bei den viviparen Pflanzen-

1) Kyber, J. F. Einige Erfahrungen und Bemerkungen über Blattläuse. Gernar's Magazin der Entomologie. T. I, 2. Th., 1815, p. 32.

2) Cholodkovsky, N. Zur Kenntnis der auf der Fichte (*Picea excelsa* Lk.) lebenden *Lachnus*-Arten. Zool. Anz. 1896, Nr. 499. — Beiträge zu einer Monographie der Koniferenläuse. 2 Th., Horae Societ. Entomol. Rossicae, T. XXXI, 1898, pp. 624—630.

3) Dreyfus, L. Neue Beobachtungen bei den Gattungen *Chermes* L. und *Phylloxera* Boyer. Zool. Anz. 1889, Nr. 299 u. 300.

läusen werden die Jungen bisweilen noch in der Eihülle eingeschlossen zur Welt gebracht, von welcher sie sich erst nach der Geburt befreien. Diese Erscheinung hat natürlich nichts mit einer Häutung zu tun, obgleich sie von einigen Autoren als die erste Häutung angesehen wird.

Aus den befruchteten Eiern schlüpfen nur bei den *Chermes*-Arten normalerweise in demselben Jahre noch Larven der *Fundatrices* aus, worauf diese Larven dann überwintern. Aber sogar bei den *Pemphigus*-Läusen auf *Pistacia*, bei welchen die Sexuales ebenfalls am Anfang des Sommers auftreten, überwintern die Eier. Aus den befruchteten (normalerweise überwinternden) Eiern entwickeln sich bei allen Pflanzenläusen (mit Ausnahme von *Drepanosiphum platanoides* Schr. und vielleicht auch den anderen Arten dieser Gattung) ungeflügelte parthenogenetische Weibchen, welche sich von den ungeflügelten Weibchen der nachfolgenden Generation mehr oder weniger unterscheiden und als *Fundatrices* bezeichnet werden. Die Sinnesorgane, wie die Antennen mit den hellgefärbten Riechgrübchen und Härchen und die Augen, ebenso die Beine als Organe der Fortbewegung, sind bei den erwachsenen *Fundatrices* meist weniger gut entwickelt als bei den ungeflügelten Weibchen der folgenden Generationen. So sind z. B. die Antennen der *Fundatrices* nicht nur kürzer als bei den parthenogenetischen Weibchen der folgenden Generationen, sondern sie bestehen auch häufig, und bei den *Pemphiginae* fast immer, aus einer geringeren Anzahl von Gliedern. Die Augen bestehen bei den *Fundatrices* der *Pemphiginae* aus nur 3 Facetten, während die ungeflügelten Weibchen der folgenden Generationen gewöhnlich reich facettierte Augen besitzen; die Augen der *Fundatrices* aus der Unterfamilie der *Aphidinae* besitzen zwar viele Facetten, sind aber ihren Dimensionen nach kleiner als die Augen der übrigen ungeflügelten Weibchen. Im Zusammenhang mit einer derartigen Verkümmern der Organe der Sinne und der Fortbewegung bei den *Fundatrices* steht eine mehr oder weniger erhöhte Reproduktionsfähigkeit.

Bei *Dr. platanoides* sind alle parthenogenetischen Weibchen geflügelt, allein die *Fundatrices*, welche Ende April an den jungen Blättchen und deren Stielen sowie an den Spitzen der jungen grünen Triebe von *Acer pseudoplatanus* auftreten, haben einen grünlichen Hinterleib mit schwarzen Querstreifen, während die geflügelten Weibchen der folgenden Generationen keine dunklen Streifen auf dem Hinterleib besitzen. Ende August und im September treten jedoch wiederum geflügelte parthenogenetische Weibchen mit dunklen Querstreifen auf dem Hinterleib auf.

Aus den Larven der zweiten Generation entwickeln sich bei einigen Arten von Pflanzenläusen, — z. B. bei vielen *Pemphiginae*, den *Chermes*-Arten, welche Gallen auf der Fichte hervorbringen,

in den meisten Fällen bei *Aphis piri* Koch und häufig bei *Schizoneura corni* Fabr. — ausschließlich geflügelte Weibchen; bei anderen Arten dagegen entwickeln sich aus den Larven der 2. Generation fast nur, oder sogar ausschließlich ungeflügelte parthenogenetische Weibchen, so z. B. den auf *Pistacia* lebenden Pemphiginen bei *P. spirothecae* u. a. m.; bei vielen Arten endlich entwickeln sich in der 2. Generation sowohl geflügelte wie auch ungeflügelte parthenogenetische Weibchen.

In den folgenden Generationen können sich geflügelte Weibchen neben ungeflügelten entwickeln, allein bisweilen erfolgt eine ganze Reihe von Generationen ausschließlich oder fast ausschließlich ungeflügelter parthenogenetischer Weibchen, wie z. B. bei *Lachmus nudus* De Geer (im Sommer), *Phorodon humuli* Schr. auf dem Hopfen, *Chaitophorus tyropictus* Koch, *Phyllaphis fagi* L., *Tetraneura caerulea* Pass. (auf den Wurzeln von Gramineen) u. a. m. Bei *Phylloxera vastatrix* Planch. auf den Blättern der Weinrebe entwickeln sich nur ungeflügelte parthenogenetische Generationen, auf deren Wurzeln hingegen treten die geflügelten Weibchen (Sexuparae) erst am Ende des Sommers und im Herbst auf.

Bei vielen Pflanzenläusen verteilt sich der Zyklus der Generationen auf Pflanzen zweier Kategorien, die sogen. Hauptpflanzen, als welche die oberirdischen Teile der Holzpflanzen zu betrachten sind, und die Zwischenpflanzen, meist verschiedene Teile von Kräutern, seltener dagegen Wurzeln von Holzgewächsen. In diesem Falle beginnt die Entwicklung der Pflanzenläuse auf den Hauptpflanzen. Die in der 2. oder 3., bisweilen auch den darauffolgenden Generationen zur Entwicklung gelangenden geflügelten Weibchen fliegen jedoch am Ende des Frühjahrs auf die Zwischengewächse, wo sie mehrere parthenogenetische Generationen entstehen lassen. Zum Ende des Sommers und im Herbst entwickeln sich auf den Zwischengewächsen besondere geflügelte parthenogenetische Weibchen, welche auf die Hauptgewächse zurückkehren und dort entweder eine zweigeschlechtige Generation (*Pemphiginae*, *Phylloxerinae*) oder geschlechtliche Weibchen allein hervorbringen (*Aphidinae*). In diesem letzteren Falle entwickeln sich dann auf den Zwischengewächsen geflügelte Männchen, welche selbständig auf die Hauptgewächse herüberfliegen. Diejenigen parthenogenetischen Weibchen, welche nur geschlechtliche Individuen hervorbringen, werden Sexuparae genannt; dieselben sind bald geflügelt, bald ungeflügelt, bei den migrierenden *Pemphiginae* und *Phylloxerinae* jedoch nur geflügelt.

Bei den migrierenden Pflanzenläusen entwickeln sich auf den Zwischengewächsen ungeflügelte parthenogenetische Weibchen, welche sich von den im Frühjahr und im Anfang des Sommers auf den Hauptpflanzen entwickelten ungeflügelten Weibchen in mehr oder

minder beträchtlichem Grade unterscheiden. Bisweilen sind auch die geflügelten Weibchen von einander verschieden. Dieser Umstand hat häufig Anlass dazu gegeben, dass die Generationen von Pflanzenläusen auf Zwischengewächsen als selbständige Arten beschrieben wurden. So ist z. B. *Aphis avenae* Fabr. nur eine auf den Zwischengewächsen lebende Form von *A. padi* Kalt., *A. farfarae* Koch — von *A. piri* Koch, *A. ranunculi* Kalt. — von *A. crataegi* Kalt.¹⁾, *Schizoneura venusta* Pass. — von *Sch. corni* Fabr., *Tetraneura caerulescens* Pass. — von *Tetraneura ulmi* De Geer, *Pemphigus ranunculi* Kalt. — von *P. affinis* Kalt.²⁾, *P. filaginis* Boyer de F. — von *P. orato-oblongus* Kessler³⁾, die Wurzellaus des Weinstocks (*Rhizophis vastatrix* Planch.) — von der Blatt-Reblaus, der gallenbildenden Reblaus (*Pemphigus ritifoliae* A. Fitsch), *Ch. hamadryas* Koch (Lärche) — von *Chermes strobilobius* Kalt. (Fichte).

Bei einigen Arten von Pflanzenläusen treten zwar am Ende Sommers und im Herbst auf den Zwischengewächsen geflügelte *Scruparae* auf, welche dann auf die Hauptgewächse überfliegen, allein es entwickeln sich neben diesen auch ungeflügelte parthenogenetische Weibchen und die Larven und jungen Weibchen überwintern dann auf diesen Zwischengewächsen, worauf sie im Frühjahr erwachen und von neuem eine ganze Reihe parthenogenetischer Generationen entstehen lassen. Eine derartige Erscheinung ist für *Tetraneura ulmi*, *T. caerulescens*, *P. ranunculi* Kalt. (eine Zwischenform *P. affinis* Kalt.), *Phylloxera vastatrix* (auf den Wurzeln der Weinrebe überwintern noch nicht gehäutete Larven) sowie für einige *Chermes*-Arten festgestellt worden.

Auf diese Erscheinungen wird in dem Abschnitt über die Migrationen der Pflanzenläuse näher eingegangen werden. Wir wollen nunmehr zu der Frage übergehen: Bei welchen Lebensbedingungen entwickeln sich diese oder jene Formen von Individuen bei den Pflanzenläusen?

Gewichtige Gründe sprechen für die Annahme, dass der ursprüngliche Zustand der Pflanzenläuse, als bei diesen noch ausschließlich die amphigone Fortpflanzungsweise herrschte, ein geflügelter war. Bei den gegenwärtig lebenden Pflanzenläusen erweist sich die geflügelte Form als die beständigste, während die ungeflügelte Form außerordentlich starken Veränderungen unterworfen ist, und zwar nicht nur für die Gruppen, sondern sogar in bezug auf die einzelnen Arten. Bei den geflügelten Individuen hingegen weisen die Fühler, die Augen, die Beine und vor allem die Flügel mit ihrer Nervatur einen allen gemeinsamen Bauplan auf.

1—3) Auf Grund meiner noch nicht veröffentlichten Beobachtungen und Versuche.

Da nun die verschiedenen Arten von Pflanzenläusen im allgemeinen unter außerordentlich verschiedenartigen Existenzbedingungen leben, so sprechen die übereinstimmenden Züge im Bau der geflügelten Individuen und namentlich ihrer Flügel zugunsten eines erblichen Charakters (sowohl der Flügel als auch der übrigen Organe), welcher von jener Zeit her stammt, wo sich die ganze Mannigfaltigkeit im Bau der Pflanzenläuse nur auf geflügelte Formen beschränken konnte. Im Gegensatz zu der geflügelten, zeigt sich die ungeflügelte Form als ausserordentlich variabel nach den einzelnen Gattungen und Arten, was sich zweifellos nur dadurch erklären lässt, dass sich gerade die ungeflügelte Form besonders gut an verschiedenartige Lebensbedingungen angepasst hat. Die grösste Abweichung in ihrem Bau zeigen die erwachsenen ungeflügelten parthenogenetischen Weibchen der Gattung *Cerataphis* Licht. (*Hormaphis*, *Hamamelistes*), welche früher sogar zu den Cocciden gerechnet wurden.

In Anbetracht der verschiedenen Beständigkeit bei der geflügelten und der ungeflügelten Form der Pflanzenläuse, kommt gerade der ersteren ein besonderer Wert bei der Feststellung der systematischen Stellung einer gegebenen Pflanzenlausform zu, was denn auch in der That bei der Bestimmung neuer Arten deutlich zu Tage tritt, wenn deren geflügelte Individuen unbekannt sind.

Es gibt noch einen weiteren Umstand, welcher darauf hinweist, dass ursprünglich auch die Sexuales der Pflanzenläuse mit Flügeln ausgestattet waren. Bei allen geschlechtlichen Weibchen steht der unpaare genitale Ausführungsgang mit paarigen Schmierdrüsen und einem unpaaren gestielten Receptaculum seminis in Verbindung. In Beziehung zu der Befruchtung der geschlechtlichen Weibchen durch die Männchen steht nur das Receptaculum seminis, worauf seinerzeit schon Claus¹⁾ und Will²⁾ hingewiesen haben; die Schmierdrüsen haben nur auf die Eiablage Bezug. Den parthenogenetischen Weibchen der *Aphidinae* und *Pemphiginae* fehlt beides: das Receptaculum seminis, da sie nicht von Männchen befruchtet werden, die Schmierdrüsen, — da sie lebende Junge zu Welt bringen. Die parthenogenetischen Weibchen der *Phylloxerinae* dagegen, und zwar sowohl die ungeflügelten wie auch die geflügelten, sind sowohl mit diesen wie mit jenem ausgerüstet.

Wenn aber die Schmierdrüsen bei ihnen eine Rolle während der Eiablage spielen, so erweist sich hingegen das Receptaculum seminis als ein von einfachen geschlechtlichen Weibchen, welche von Männchen befruchtet werden, vererbtes Organ³⁾.

1) Claus, C. Beobachtungen über die Bildung des Insekteneies. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XIV, 1864, p. 42.

2) Will, L. Zur Bildung des Eies und des Blastoderms bei den viviparen Aphiden. Arb. des zool. zootom. Instituts in Würzburg, Bd. VI, 1883.

3) Dafür, dass das unpaare, gestielte, bei den Weibchen der *Phylloxerinae*

Dieser Umstand weist natürlich darauf hin, dass bei den Pflanzenläusen ursprünglich auch geflügelte geschlechtliche Weibchen vorhanden waren. Wenn nun die geschlechtlichen Weibchen geflügelt waren, so mussten es auch die Männchen sein, da sie sonst nicht im stande gewesen wären die Weibchen mit Erfolg aufzusuchen²⁾.

Die ungeflügelten parthenogenetischen Weibchen der Pflanzenläuse sind, wie wir annehmen müssen, nur durch Anpassung an eine mehr vollständige Utilisierung günstigerer Ernährungsbedingungen entstanden, indem ein flügelloses Weibchen, welches es nicht nötig hat einen Teil des plastischen Materials auf die Bildung der Flügel und der mit ihnen verbundenen Brustmuskulatur zu verwenden, unzweifelhaft eine grössere Nachkommenschaft hervorbringen kann, als ein geflügeltes Weibchen von selbst annähernd gleichen Dimensionen. Und in der Tat ist seine Produktivität eine größere. Günstige Ernährungsbedingungen können sich jedoch für irgend welche Lebewesen erst dann geltend machen, nachdem der Organismus dieses Lebewesens sich infolge der Wirkung der natürlichen Auslese am besten an gewisse gegebene Ernährungsbedingungen angepasst hat.

Allein mit dem Auftreten der ungeflügelten Form von parthenogenetischen Weibchen trat bei den Pflanzenläusen auch eine Arbeitsteilung zwischen den beiden Formen parthenogenetischer Weibchen ein und im Zusammenhang hiermit verstärkt sich auch der morphologische Unterschied zwischen ihnen. Infolgedessen mussten auch die ursprünglichen geflügelten parthenogenetischen Weibchen eine mehr oder weniger bedeutende Abänderung erleiden.

Die Arbeitsteilung konnte nun in folgender Weise vor sich gehen, was in Wirklichkeit denn auch der Fall* war. Bei dem Eintrocknen der Gewächse oder überhaupt bei einer Verschlimmerung

hinter den Schmierdrüsen nach außen mündende Organ bei den geschlechtlichen Weibchen in der Tat als Receptaculum seminis funktioniert, sprechen die direkten Beobachtungen Blochmann's an *Chermes abietis* (Biol. Centralbl. VII, 1887). In morphologischer Hinsicht dagegen ist dieses Organ eine unzweifelhafte Samentasche. Ich betone diesen Umstand im Gegensatz zu den Angaben von Cholodkovsky (Biol. Centralbl. Bd. XX, Nr. 8, 1900).

2) Es mag hier noch darauf hingewiesen werden, dass von den drei Unterfamilien — den *Phylloxerinae*, *Pemphiginae* und *Aphidinae* — die *Phylloxerinae* es sind, welche der Stammform der Pflanzenläuse am nächsten stehen. Ebenso wie die zweigeschlechtliche Fortpflanzungsweise die ursprüngliche Fortpflanzungsweise bei den *Aphididae* darstellt, so erweist sich auch die Eiablage und die Bildungsweise der Eier überhaupt bei den geschlechtlichen Weibchen als die ursprüngliche Form für die Hervorbringung der weiblichen Fortpflanzungsprodukte.

Die parthenogenetischen Weibchen der *Phylloxerinae* stehen auch in dieser Beziehung den ursprünglichen geschlechtlichen Weibchen der Pflanzenläuse nahe. Die Viviparität bei den *Pemphiginae* und *Aphidinae* dagegen, in Verbindung mit einer beträchtlichen Modifizierung der ursprünglichen geschlechtlichen Weibchen, repräsentiert eine später erworbene, die raschere Vermehrung bezweckende Eigenschaft.

der Ernährungsbedingungen auf irgend einem Gewächs können die geflügelten Weibchen (was sie auch tun) auf ein anderes, für die betreffende Art von Pflanzenläusen passendes Gewächs (von der gleichen oder von einer anderen Art) hinüberfliegen, wo sie eine neue Reihe von Generationen entstehen lassen. Die ungeflügelten Weibchen sind natürlich hierfür nur wenig oder gar nicht geeignet; dagegen sind dieselben fähig in vollkommenerer Weise, als dies bei den geflügelten der Fall ist, auf irgend einer gegebenen Pflanze und in einem beliebigen Fall die günstigen Ernährungsbedingungen auszunützen. Entsprechend diesem Umstand findet man bei den geflügelten Weibchen eine verhältnismäßig größere Beweglichkeit und gleichzeitig auch besser entwickelte Sinnesorgane (Augen, antennale Riechgrübchen, vom dritten Glied angefangen), während bei den ungeflügelten Weibchen, abgesehen von dem Fehlen der Flugorgane, auch die Beine meist weniger gut entwickelt sind und im Zusammenhang mit der geringeren Befähigung zur Fortbewegung auch ihre Sinnesorgane eine weniger vollkommene Entwicklung erfahren (kleinere Augen und geringere Anzahl, dazu oft noch kleinerer Riechgrübchen auf den Antennen).

Sowohl die eine wie auch die andere Form von parthenogenetischen Weibchen kann jedoch natürlich den erwähnten Zwecken nur unter der Bedingung genügen, wenn ein und dieselbe Larve eines parthenogenetischen Weibchens die Fähigkeit besitzt, sich entweder in ein geflügeltes oder aber in ein ungeflügeltes Individuum zu verwandeln und zwar in Abhängigkeit davon, ob die Ernährungsbedingungen während des Entwicklungsprozesses unbefriedigend oder vollkommen günstig sein werden. Diese Bedingung wird in Wirklichkeit erfüllt. Das Auftreten einer großen Anzahl geflügelter parthenogenetischer Weibchen lässt sich in der Natur an austrocknenden Gewächsen beobachten, doch kann man diese Erscheinung auch künstlich hervorrufen, wenn man irgend eine Pflanze (und zwar vorzugsweise eine Krautart) zum Austrocknen bringt¹). Es entwickeln sich demnach die geflügelten Weibchen bei einer Verschlimmerung der Ernährungsbedingungen, während die ungeflügelten umgekehrt bei Nahrungsüberfluss zur Entwicklung gelangen. Derartige Verhältnisse sind nicht allein zweckmäßig, sondern auch durchaus natürlich in anbetracht der Bedingungen für das Entstehen der ungeflügelten Weibchen. Konnten in der Tat die ungeflügelten Formen parthenogenetischer Weibchen, was denn auch in Wirklichkeit der Fall war, nur als eine Anpassung an eine möglichst erschöpfende Ausnutzung günstiger Ernährungsbedingungen auftreten, — und eine andere Bedeutung im Leben der Spezies konnten sie auch

1) Beobachtungen von Macchiati und anderen Autoren, darunter auch meine eigenen. Vgl. Zur Biologie und Morphologie der Pflanzenläuse. 2. Teil, pp. 954—962 (Separatausg. 877—885). (Russisch.)

nicht besitzen — so konnte auch die Ursache, welche die Entwicklung einer anfänglich indifferenten Larve in ein ungeflügeltes Individuum bedingte, nur in genügender oder im Überfluss reichlicher Ernährung liegen. Umgekehrt mussten die auf die Entwicklung der geflügelten parthenogenetischen Weibchen einwirkenden Bedingungen die gleichen bleiben, wie sie es waren, als die Pflanzenläuse infolge der Eigentümlichkeiten ihrer Organisation noch nicht im stande waren die günstigen Ernährungsbedingungen in so ausgiebiger Weise auszunutzen, d. h. als diese Bedingungen für sie noch nicht durchaus günstig waren (zu jener Zeit existierten die parthenogenetischen Weibchen der Pflanzenläuse nur in ihrer geflügelten Form). Mit anderen Worten: die Bedingungen, durch welche in gegenwärtiger Zeit die Entwicklung der indifferenten Larven parthenogenetischer Weibchen zu geflügelten Weibchen hergerufen wird, müssen in ungünstigen Ernährungsverhältnissen gesucht werden. Selbstverständlich können zu den Ernährungsbedingungen auch noch Bedingungen der Temperatur hinzutreten.

Gehen wir nunmehr zu den Bedingungen für die Entwicklung der zweigeschlechtigen Generation über.

Die parthenogenetische Fortpflanzungsweise ist bei Pflanzenläusen, wie auch bei anderen Tieren, aus der geschlechtlichen entstanden; sie konnte sich jedoch nur in dem Falle herausbilden, wenn die betreffenden Tiere sich bereits durch das Vorhandensein gewisser Eigentümlichkeiten ihrer Organisation als zu einer relativ vollkommenen Utilisierung der Ernährungsbedingungen angepasst erwiesen haben, mit anderen Worten, wenn diese Tiere sich bereits in günstigen Ernährungsbedingungen befanden, indem im entgegengesetzten Falle die Parthenogenese, durch welche die Vermehrung der Individuen einer Art bedeutend gesteigert wird, keinen Sinn haben würde und undenkbar wäre. Wenn daher in dem Generationszyklus irgend welcher Tiere auch geschlechtliche Individuen — Weibchen und Männchen — erhalten bleiben, so muss deren Entwicklung gerade mit ungünstigen Ernährungsbedingungen zusammenhängen, die Entwicklung der parthenogenetischen Weibchen dagegen mit günstigen Ernährungsbedingungen. Ganz besonders ungünstige Ernährungsbedingungen für die Pflanzenläuse müssen natürlich am Ende der Vegetationsperiode der Gewächse vorliegen. Zu dieser Zeit treten denn auch hauptsächlich die geschlechtlichen Individuen der Pflanzenläuse oder, in anderen Fällen, die Sexuparae auf. Durch einige Beobachtungen wird direkt nachgewiesen, dass je früher irgend ein gegebenes Gewächs abstirbt, desto früher auf demselben auch entweder geschlechtliche Individuen oder aber die dieselben hervorbringenden parthenogenetischen Weibchen, d. h. die Sexuparae auftreten.

Von Wichtigkeit sind die bekannten Beobachtungen von Kyber;

derselbe hielt Pflanzenläuse der Arten *Siphonophora rosae* L. und *Rhopalosiphum dianthi* Schr. im Zimmer, wobei er im Verlauf von 4 Jahren keine geschlechtlichen Individuen unter denselben beobachtete, während im Freien auf Rosen die geschlechtlichen Individuen regelmäßig jedes Jahr am Ende des Sommers und im Herbst den Generationszyklus dieser Art beschließen¹⁾. Genügende Wärme und Nahrung können nach Kyber auch im Freien das frühe Auftreten von oviparen Weibchen und von Männchen verzögern, wenn man die auf frühzeitig austrocknenden oder absterbenden Gewächsen lebenden Pflanzenläuse auf frisch gesäte oder gepflanzte Gewächse überführt. „Z. B. *Aphis lichnidis*, *hordei*, *avenae*, *vitellinae* u. s. w.“ sagt Kyber, „legen schon im September, ja die auf Weiden am Ende des Juni nach Erscheinung der Männchen Eyer. Setzt man aber um diese Zeit noch mit Jungen schwangere Weibchen auf frische Pflanzen, die sie gewöhnlich bewohnen, so gebären sie auch im Freyen bey angenehmer Witterung noch lange fort, bis endlich rauhe Herbsttage die Geburten hemmen und Eyer und Männchen sich zeigen²⁾“. Wenn aber günstige Ernährungs- und Temperaturbedingungen das Erscheinen der zweigeschlechtigen Generation aufhalten können, so wird dies Erscheinen umgekehrt durch ungünstige Bedingungen, worauf schon Kyber hinwies, beschleunigt werden. „Denn nicht bloß der Herbst“, sagt dieser Autor, „ist der Zeitpunkt ihres Daseyns. Sie zeigen sich bei mehrern Arten schon mitten im Sommer, wie im Juni, Juli und August. Sollte die Natur mancher Arten es so notwendig machen, oder was mir wahrscheinlicher vorkommt, zunehmender Mangel an Nahrung die Ursache davon seyn? Fast scheint es so, theils weil das frühe Entstehen der Männchen nur unter den Arten Blattläuse statt findet, die auf Gewächsen leben, welche bald saftlos und hart werden, oder nach erreichter Bestimmung verwelken; theils weil ihre Erscheinung aufgehalten werden kann, sobald man Mütter solcher Arten auf junge, frische Gewächse bringt³⁾“.

Meine eigenen Beobachtungen über das Verhalten von *Schizoneura corni* Fabr. und *Tetraneuxa caeruleseens* Pass. auf Zwischengewächsen (Wurzeln von Gramineen) stimmen mit den angeführten Beobachtungen von Kyber durchaus überein. *Sch. corni*, eine Sommerform von *Sch. corni*, bewohnt fast ausschließlich die Wurzeln einjähriger Gramineen, *T. caeruleseens* dagegen sowohl diejenigen einjähriger wie auch diejenigen mehrjähriger Gramineen. Es erweist sich, dass auf einjährigen Gramineen gegen das Ende ihrer Vegetationsperiode (d. h. am Ende des Sommers und im Anfang

1) Kyber, J. F. Einige Erfahrungen und Bemerkungen über Blattläuse. Gernar's Magazin der Entomologie. T. I, 2. Th., 1815, pp. 12—14.

2) Ibid. p. 15.

3) Ibid. p. 32.

des Herbstes), hauptsächlich Nymphen und sodann (aus ihnen) geflügelte Sexuparae zur Entwicklung gelangen und die ungeflügelten Weibchen immer mehr und mehr an Zahl abnehmen, während auf mehrjährigen Gramineen bei *T. caerulescens* zu der gleichen Zeit die ungeflügelten Weibchen dominieren oder sich solche allein entwickeln, worauf sie auch überwintern. So fand ich auch auf den Wurzeln von Gerste oder Hafer nach der Ernte in der Umgebung von Warschau schon am 12. Juli 1895 Kolonien von *T. caerulescens*, welche vorwiegend aus Nymphen und geflügelten Sexuparen bestanden. In einem anderen Jahre fand ich an den Wurzeln von Hafer (einjährige Graminee) am 22. Juli eine Kolonie von *T. caerulescens*, welche ebenfalls vorwiegend aus Nymphen und geflügelten Sexuparae bestand. In der gleichen Weise wurde eine Kolonie von Pflanzenläusen erhalten, welche am 4. September an den Wurzeln von *Eragrostis elegans* gefunden worden war. Allein die Kolonien, welche ich am 22. August desselben Jahres an den Wurzeln von *Lolium perenne* (mehrjährige Graminee) fand, bestanden hauptsächlich aus ungeflügelten parthenogenetischen Weibchen mit nur einer geringen Anzahl von Nymphen. Dabei kam bei *T. caerulescens* noch eine andere interessante Eigentümlichkeit zur Sprache: In den vorwiegend aus ungeflügelten Weibchen mit fünfgliedrigen Fühlern und 3-facettierten Augen bestehenden Kolonien waren nur wenige Weibchen vorhanden, welche zwar sechsgliedrige Fühler, allein noch nicht sehr hochentwickelte Augen (außer den 3 großen Facetten noch 6—10 kleinere Facetten) besaßen. Umgekehrt besaßen die ungeflügelten Weibchen in vorwiegend aus Nymphen bestehenden Kolonien sechsgliedrige Fühler und wohlentwickelte zusammengesetzte Augen, d. h. wir hatten es hier mit Formen zu tun, welche gewissermaßen eine Mittelstellung zwischen den typischen ungeflügelten Wurzelweibchen und geflügelten Sexuparae einnahmen.

Was *Sch. venusta (corni)* betrifft, so entwickeln sich in gleicher Weise die geflügelten Sexuparae um so früher, je früher das Zwischen- gewächs (z. B. auf Stoppelfeldern) zugrunde geht.

Bezüglich der Reblaus liegen bereits Versuche von Boiteau vor, welcher in Glasröhren eine Reihe aufeinanderfolgender parthenogenetischer Generationen erzog, wobei er vom befruchteten Ei begann und im Verlauf von fast 6 Jahren 24—25 Generationen erzielte¹⁾; dabei erwiesen sich nur im 2. Jahre in vielen Röhren Nymphen und geflügelte Sexuparae²⁾. Diese Versuche zeigen bis

1) Die beiden ersten Generationen konnten nur auf Blättern erzogen werden, die übrigen wurden auf Wurzeln erzogen.

2) Boiteau, P. Observations faites en 1881 sur le *Phylloxera* et sur les moyens de défense en usage. Compt. Rend. T. 93, 1881, pp. 943—946. — Sur les mœurs du *Phylloxera*, et sur l'état actuel des vignobles. C.-R. T. 105, 1887, pp. 157 ff.; T. 94, 1882, p. 1455; T. 95, 1882, pp. 1200 ff.

zu einem gewissen Grade, dass die geschlechtliche Generation dieser Pflanzenläuse, bei entsprechenden Bedingungen ihres Aufziehens, fast gänzlich ausfallen kann. Andererseits zeigen die Versuche von Morgan¹⁾ und C. Keller²⁾, dass durch eine ungenügende Ernährung das Erscheinen von geflügelten Sexuparae beschleunigt wird.

Man wird jedoch nicht vergessen dürfen, dass in der Mitte des Sommers, besonders auf Holzgewächsen, selbst wenn die Ernährungsbedingungen sich sehr verschlimmern, meist keine geschlechtlichen Individuen, sondern nur die einen oder die anderen Formen parthenogenetischer Weibchen auftreten. In einigen solchen Fällen haben wir es mit zweifellosen Anpassungen an das Überstehen temporärer ungünstiger Ernährungsbedingungen auf Holzgewächsen zu tun (z. B. *Chaitophorus aceris* Koch., *Ch. testudinatus* Thornton, *Drepanosiphum platanooides* Schr., *Phyllaphis fagi* L. u. a. m.), während in anderen Fällen der verhältnismäßig hohen Sommer-temperatur eine gewisse Rolle zukommt, indem eine solche Temperatur in gewissen Fällen augenscheinlich günstigen Ernährungsbedingungen analog wirkt.

Die ursprünglichen geschlechtlichen Individuen der Pflanzenläuse waren zu einer Zeit, wo diese Insekten nur eine zweigeschlechtige Fortpflanzungsweise besaßen, mit Flügeln versehen. In der gegenwärtigen Zeit dagegen sind die geschlechtlichen Weibchen (Sexuales) bei allen Pflanzenläusen ungeflügelt, während geflügelte Männchen nur bei der Unterfamilie der *Aphidinae* angetroffen werden und noch nicht einmal bei allen Arten. Der Verlust der Flugorgane, ebenso wie auch verschiedene andere Eigentümlichkeiten des Baues der geschlechtlichen Individuen in den verschiedenen Gattungen und Arten von Pflanzenläusen — wie z. B. die Reduktion des Rüssels und des Darmkanals bei *Phylloxera* und in der Unterfamilie der *Pemphiginae* (mit Ausnahme der Gattung *Vacuna* und von *Schizoneura corni*) — sind bereits sekundäre Erscheinungen, deren Entstehung mit der allmählich aufgetretenen komplizierten Arbeitsteilung zwischen den verschiedenen Generationen und den verschiedenen Formen von Individuen der Pflanzenläuse im Zusammenhang steht.

Ich möchte hier darauf hinweisen, dass auch bei anderen Tieren mit zyklischer heterogoner Fortpflanzungsweise die zweigeschlechtige Generation ebenfalls nur unter der Bedingung ungenügender Ernährung zur Entwicklung gelangt.

So ist es bei den Rotatorien nach M. Nusbaum die Ernährung des Weibchens in einem bestimmten Entwicklungsstadium vor

1) Morgan, C. F. Notes on experiments made with the winged form of *Phylloxera vastatrix radicecola*. Trans. Ent. Soc. London, Proc., 1885, pp. 27—32.

2) Keller, C. Die Wirkung des Nahrungsentzuges auf *Phylloxera vastatrix*. Zool. Anz., 1887, Nr. 264, pp. 583—588.

Eintritt der Reife, nicht aber (entgegen Maupas) die Temperatur, durch welche der Charakter der von *Hydatina senta* abzulegenden Eier bestimmt wird; und zwar legt das Weibchen, bei guter Ernährung während seiner Entwicklung, ausschließlich Eier, aus welchen Weibchen hervorgehen werden, im entgegengesetzten Falle dagegen ausschließlich Männcheneier¹⁾. Nach den Beobachtungen von Lauterborn an *Asplanchna* erzeugen die Weibchen, welche Männchen hervorbringen, auch latente Eier, welche befruchtet werden²⁾. Ebenso bringen nach Kerhervé die Daphnienweibchen parthenogenetische Eier resp. Junge bei reichlicher Ernährung hervor, ephippiale Eier dagegen bei beschränkter Ernährung; Männchen hingegen kommen aus den parthenogenetischen Eiern dann zur Entwicklung, wenn die Ernährungsbedingungen beginnen ungünstig zu werden³⁾.

Bevor ich nunmehr zu der Darstellung der Lebensweise der Pflanzenläuse übergehe, möchte ich eine mehr allgemeine Frage kurz berühren, nämlich den Ursprung der Parthenogenese und zwar sowohl bei den Pflanzenläusen, wie auch bei verschiedenen anderen Tieren, indem die Ursachen der Entstehung und ebenso auch die Wege der Entwicklung dieser Erscheinung bei den verschiedenen Tieren im wesentlichen die gleichen sind.

Wir haben bereits darauf hingewiesen, dass die Parthenogenese sich nur als eine Anpassung entwickeln konnte, welche irgendeiner bestimmten Spezies gestattete, die sich derselben darbietenden günstigen Ernährungsverhältnisse möglichst vollständig auszunutzen. Es versteht sich dabei von selbst, dass die meisten Ursachen für die Entwicklung der Parthenogenese bei denjenigen Tieren vorhanden sein mussten, bei welchen im Laufe eines Jahres mehrere Generationen zur Entwicklung gelangen, indem bei solchen Tieren wenigstens einige Generationen sich in verhältnismäßig mehr oder weniger günstigen Ernährungsbedingungen befinden können.

In gewisser Hinsicht stellt die Parthenogenese nichts weiter dar, als eine Entfaltung derjenigen Verhältnisse, welche in der Entwicklung der männlichen oder weiblichen Geschlechtsprodukte und Individuen im Zusammenhang mit den Ernährungsbedingungen des sich entwickelnden Organismus beobachtet werden.

1) Nusbaum, M. Die Entstehung des Geschlechts bei *Hydatina senta*. Arch. f. mikroskop. Anat. u. Entwickel. 49. Bd., 2. H., 1887.

2) Lauterborn, R. Über die zyklische Fortpflanzung limnetischer Rotatorien. Biol. Centralbl., 18. Bd., 1898, p. 173 ff.

3) Kerhervé. De l'apparition provoquée des ephippies chez les Daphnies (*Daphnia magna*). Mém. Soc. Zool. France, T. V, 1892. pp, 227—237. — De l'apparition provoquée des mâles chez les Daphnies (*Daphnia psittacea*). Ibid., T. VIII, 1895, pp. 200—211

Mit der Differenzierung der männlichen und weiblichen Geschlechtsprodukte und geschlechtlichen Individuen musste unbedingt ein derartiges Verhältnis eintreten — wenn dasselbe nicht schon gleich von vornherein eingetreten war —, dass die weiblichen Geschlechtsprodukte und die weiblichen Individuen sich erst unter der Bedingung reichlicher Ernährung zu entwickeln begannen, die männlichen Geschlechtsprodukte und die männlichen Individuen dagegen — bei ungenügender Ernährung, indem nur in diesem Falle die Lebewesen auf diese oder jene Ernährungsbedingungen durch die Quantität der Individuen in entsprechender Weise reagieren konnten. In der Tat haben nur die Weibchen allein für die Vermehrung der Individuenzahl einer Spezies eine Bedeutung, da nur sie es sind, die unmittelbar die Nachkommenschaft in Gestalt von Eiern oder Jungen hervorbringen. Sind die Ernährungsbedingungen in einem gegebenen Moment günstig, so ist es für die Spezies äußerst vorteilhaft, dieselben nach Möglichkeit vollständig auszunützen, was nur durch eine Vergrößerung der Individuenzahl erreicht werden kann, und zu diesem Zwecke können eben nur die Weibchen Verwendung finden. Die Zahl der vorhandenen Männchen spielt dabei keine Rolle, da in der Natur ein Männchen mehrere Weibchen befruchten kann.

Wenn sich dagegen umgekehrt die Weibchen vorzugsweise bei ungünstigen Ernährungsbedingungen entwickeln würden, so könnte sich bei einer Vermehrung der Individuenzahl einer Spezies die Nahrung für diese Individuen nicht ausreichend erweisen, die Individuen würden sich mangelhaft entwickeln und die verschiedenen Funktionen ihres Lebens schlecht erfüllen, ja sie könnten sogar zum Teil an Erschöpfung zugrunde gehen.

Für die Spezies ist es vorteilhafter, wenn bei ungünstigen Ernährungsbedingungen zwar quantitativ weniger Individuen vorhanden sind, diese letzteren sich dafür aber um so lebensfähiger erweisen. Dies kann aber nur unter der Bedingung erreicht werden, wenn dabei hauptsächlich Männchen zur Entwicklung gelangen, da in diesem Falle nach einiger Zeit die Zahl der Individuen sich verringern und mit den vorhandenen Ernährungsbedingungen in Übereinstimmung gebracht werden wird. Wenn zeitweilig auch sehr viele Männchen vorhanden sein werden, so wird selbst dieser Umstand für diese Spezies ausgenützt werden können, indem bei dem Vorhandensein einer größeren Anzahl von Männchen eine geringere Menge von Weibchen durch verschiedene Räuber und andere Feinde der betreffenden Art zugrunde gehen wird. Auf diese Weise musste sich durch die natürliche Auslese eine bestimmte Abhängigkeit zwischen diesen und jenen Ernährungsbedingungen und der Entwicklung dieser oder jener Geschlechtsprodukte oder geschlechtlichen Individuen herausarbeiten. Diese Abhängigkeit war von

folgender Art: aus der in geschlechtlicher Hinsicht noch indifferenten Genitalanlage müssen sich bei ungünstigen Ernährungsbedingungen ein männliches Individuum oder männliche Geschlechtsprodukte entwickeln, bei günstigen Bedingungen dagegen umgekehrt — ein weibliches Individuum oder weibliche Geschlechtsprodukte.

In physiologischer Hinsicht wird man sich die oben erwähnte Abhängigkeit folgendermaßen vorstellen können:

Wenn sich der Embryo, noch vor Beginn der Differenzierung der indifferenten Genitalanlage in eine männliche oder weibliche, unter ungünstigen Ernährungsbedingungen entwickelt — mögen nun diese Bedingungen in dem abgelegten Ei, im mütterlichen Organismus (bei Viviparität) oder aber in der von der Außenwelt bezogenen Nahrung gegeben sein — so werden sich auch alle Teile des in der Entwicklung begriffenen Organismus in ungünstigen Ernährungsbedingungen befinden. Wenn nun überhaupt zwischen den einzelnen Teilen des Organismus eine Art von Kampf um die Nahrung stattfinden kann¹⁾, so muss dies hauptsächlich zwischen verschiedenen Teilen des sich entwickelnden Organismus einerseits und dessen Genitalanlagen resp. Genitalzellen andererseits der Fall sein, indem diese letzteren die am meisten selbständigen Bildungen im Organismus darstellen. Allein bei einer ungenügenden Menge von Nahrung, oder — was dasselbe ist — von innerem nährenden Medium während der Entwicklung des Organismus, genießen die verschiedenen Teile des in der Entwicklung begriffenen Organismus in der Befriedigung ihres Bedarfes einen Vorzug vor den Genitalanlagen. Um jedoch möglichst günstige Ernährungsbedingungen zu erlangen oder in möglichst innige Berührung mit dem ernährenden Medium zu treten, vergrößern die Genitalanlagen resp. die Genitalzellen ihre Oberfläche in bedeutend größerem Maße als ihr Volum, d. h. die Genitalzellen beginnen sich mehr oder weniger stark zu teilen. Es ist jedoch richtiger, wenn man sagt, dass mangelhafte Ernährung auf die Genitalzellen als ein ganz besonderer Reiz einwirkt, welcher eine mehr oder weniger starke Teilung dieser Zellen hervorruft, bis sie die nötigen Bedingungen in der Berührung mit dem ernährenden Medium erlangt haben. Zum Teile treten diese Erscheinungen auch in verschiedenen anderen Teilen des in der Entwicklung begriffenen Organismus auf. Die Entwicklung und Differenzierung der Genitalanlagen sowohl, wie auch der verschiedenen Teile des Organismus, erfolgt unter solchen Bedingungen verhältnismäßig lange Zeit hindurch und erreicht einen verhältnismäßig hohen Grad. So geben die Genitalzellen eine große Anzahl von Generationen, obgleich sie dabei keine besonders beträchtlichen Dimensionen erreichen können, während die Genitalanlagen im Zusammen-

1) Roux, W. Der Kampf der Teile im Organismus. Leipzig 1881.

hang mit der großen Zahl von Generationen als Ganzes mehr oder weniger differenziert werden und die endgültigen Geschlechtsprodukte, im gegebenen Falle die Spermatozoën, ebenfalls eine verhältnismäßig hohe Differenzierung (Spezialisierung) erfahren. Allein infolge der ungenügenden Ernährung, was namentlich vor dem Beginn der Differenzierung der Genitalanlagen und einiger Merkmale des sich entwickelnden Organismus der Fall ist, sind die Dimensionen des Individuums verhältnismäßig gering, obgleich diese Dimensionen späterhin, während der selbständigen Erlangung von Nahrung, bisweilen einen anderen Charakter annehmen, wenn dies für die betreffende Art der Lebewesen von Wichtigkeit ist. Das Resultat ist ein männliches Individuum.

Umgekehrt wird bei vorhandenem Überfluss des ernährenden Mediums innerhalb des sich entwickelnden Organismus der Kampf um die Nahrung, welcher zwischen den Genitalzellen (oder Genitalanlagen) und einzelnen Teilen des dieselben umschließenden Organismus besteht, weniger intensiv sein. Die Genitalzellen teilen sich nur infolge des durch das ernährende Medium auf sie ausgeübten Reizes, wobei eine Übereinstimmung mit dem Nährmedium auch bei einer verhältnismäßig bedeutenden Größe der Zellen bestehen kann. Die Genitalzellen teilen sich im allgemeinen weniger rasch und behalten eine bedeutendere Größe; gleichzeitig erhält auch die ganze Genitalanlage eine relativ beträchtliche Größe, obgleich sie andererseits eine etwas geringere Differenzierung erfährt. Bei genügender Ernährung erlangen die Genitalzellen ihre mit den zwei letzten Teilungen der Oocyten verbundene definitive Differenzierung früher, d. h. nach einer geringeren Anzahl von Generationen. Im Zusammenhang mit der geringeren Anzahl von Zellteilungen sind die definitiven Geschlechtsprodukte auch etwas weniger differenziert (Eier). Die frühere Reifung oder Entwicklung der Geschlechtsprodukte legt auch dem gesamten Bau des Organismus ihren Stempel auf, indem dessen Entwicklung stehen bleibt, bevor er noch die höchste Stufe der Differenzierung der betreffenden Tierspezies erreicht hat. Das Schlussergebnis ist im allgemeinen ein derartiges, als ob die Genitalanlagen im gegebenen Falle sich auf Kosten verschiedener Systeme des sich entwickelnden Organismus durch Wucherung entwickeln, wobei dieselben mehr oder weniger verkümmert bleiben, d. h. als ob die günstigen Ernährungsbedingungen bei der Entwicklung des Organismus das Gleichgewicht in der Entwicklung verschiedener Teile desselben zugunsten der Genitalanlagen beeinträchtigen, unter gleichzeitiger Verkürzung der Entwicklungsperiode des ganzen Organismus. Da indessen die Entwicklung des Individuums unter mehr oder weniger günstigen Bedingungen der Ernährung vor sich geht, so entsteht in den meisten Fällen ein Individuum von beträchtlicheren Dimensionen als in

ersterem Falle. Überhaupt ist das Endergebnis ein weibliches Individuum.

Indem wir die Organisation der Weibchen und Männchen bei den verschiedenen Tieren miteinander vergleichen, können wir es in der Tat fast als eine Regel hinstellen, dass die Weibchen, welche überhaupt früher die Geschlechtsreife erlangen, gewissermaßen auf einem bestimmten Entwicklungsstadium stehen gebliebene Männchen darstellen. Namentlich sind es die Fortbewegungs- und die Sinnesorgane, im Zusammenhang mit den entsprechenden Teilen des Nervensystems, sowie verschiedene Teile der Genitalorgane, welche bei den Männchen im allgemeinen höher differenziert erscheinen als bei den Weibchen. Auch die weiblichen Individuen unter den Menschen weisen mehr Eigentümlichkeiten des Kindeszustandes auf als die männlichen¹⁾ und erreichen in geschlechtlicher Hinsicht früher die Reife. Die Weibchen der Feuerunke (*Bombinator igneus*) mit ihren Genitaldrüsen gelangen nach A. Goette²⁾ (1875) rascher zur Entwicklung als die Männchen. Es versteht sich von selbst, dass diese oder jene endgültige Differenzierung der weiblichen oder männlichen Genitalprodukte, der weiblichen oder männlichen geschlechtlichen Individuen, ihre Entstehung einer besonderen Wirkung der natürlichen Auslese verdankt, welche letztere mit einem gewissen Entwicklungsstadium auch gewisse Eigentümlichkeiten rein adaptiven Charakters verbinden kann. Im allgemeinen kann man jedoch folgende Regel aufstellen: je früher die Fortpflanzungsprodukte sich entwickeln und zur Reife gelangen, desto geringer ist der Entwicklungsgrad der verschiedenen Organsysteme bei den Individuen, welche jene Produkte hervorbringen.

Ist jedoch die Entwicklung des Individuums zu einem Männchen oder einem Weibchen einmal festgelegt, so erfolgt die Entwicklung auch weiter in der betreffenden Richtung, wenn auch späterhin die Ernährungsbedingungen des sich entwickelnden Organismus in das Gegenteil umschlagen. Allein in gewissen Fällen wird diese Veränderung der Lebensbedingungen vielleicht von ver-

1) Vgl. z. B. Darwin, Ch. Die Abstammung des Menschen und die geschlechtliche Zuchtwahl, 2. Aufl., 1874. XIX. Kapitel. — Ranke, J. Der Mensch, Leipzig 1887. II. Bd. Die Körperproportionen des Menschen (p. 63–102).

2) Goette, A. Die Entwicklungsgeschichte der Unke (*Bombinator igneus*). Leipzig 1875, p. 832. — Nusbaum, M. Zur Differenzierung des Geschlechts im Tierreich. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 18, 1880, p. 1ff.; Hoffmann, C. K. Zur Entwicklungsgeschichte der Urogenitalorgane bei den *Anamnia*. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 44, 1886, p. 570ff. spez. 599. — Über die Differenzierung des Geschlechts bei den Pflanzenläusen: Balbiani, G. Mémoire sur la génération des *Aphides*. Ann. d. sc. nat., 5. Sér., t. XI, 1869, p. 75–82; Witlaczil, E. Entwicklungsgeschichte der Aphiden. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 40, 1884. — Über die Differenzierung des Geschlechts bei anderen Insekten: v. la Valette St. George. Zur Samen- und Eibildung beim Seidenspinner (*Bombyx mori*). Arch. f. mikr. Anat., Bd. 50, 1897, p. 751ff. u. a. m.

schiedenen Erscheinungen eines zufälligen Hermaphroditismus begleitet sein können.

Dafür, dass die Differenzierung des in geschlechtlicher Hinsicht noch indifferenten Keimes nach der männlichen oder der weiblichen Seite hin in der Tat unter der Bedingung relativ ungenügender oder relativ reichlicher Ernährung während der Entwicklung des Individuums vor sich geht — zugunsten dieses Grundsatzes lassen sich verschiedentliche Ergebnisse von Beobachtungen und zum Teil auch von Versuchen anführen. Besonders anschaulich tritt derselbe jedoch in den Fällen zutage, wo das Geschlecht des Individuums bereits in dem Ei vorherbestimmt ist, wie z. B. bei den *Phylloxerinae* unter den Pflanzenläusen und bei einigen *Dinophilus*-Arten. In diesen Fällen sind die Eier, aus welchen Weibchen hervorgehen werden, größer als die Eier, welche Männchen geben. Nach Brocadello (1896) kann man bei *Bombyx mori*, nach Joseph (1871) — bei *Oenieria dispar* ebenfalls etwas größere und etwas kleinere Eier unterscheiden, wobei sich aus ersteren vorzugsweise Weibchen, aus letzteren dagegen vorzugsweise Männchen entwickeln. In diesen Fällen erfolgt der Beginn der geschlechtlichen Differenzierung ebenfalls im Ei. Allein bei gewissen Schmetterlingen geht diese Differenzierung erst im Larvenstadium vor sich, worauf indirekt aus den Angaben von Spichardt¹⁾ geschlossen werden kann, nach welchen bei *Zygacna filipendula* die Genitalien erst am 15. Tage des Larvenstadiums so weit entwickelt erscheinen, wie dies bei *Smerinthus populi* bereits bei dem Ausschlüpfen aus dem Ei der Fall ist. In Anbetracht dieser Erscheinung können die Angaben von Cuénot²⁾ und Bessels³⁾, wonach das Geschlecht des Individuums bei allen Schmetterlingen im Ei vorherbestimmt sein soll, nur auf gewisse Arten von Schmetterlingen bezogen werden, bei welchen beispielsweise die Eier eine verschiedene Größe besitzen.

(Schluss folgt.)

W. Leche: Zur Entwicklungsgeschichte des Zahnsystems der Säugetiere, zugleich ein Beitrag zur Stammesgeschichte dieser Tiergruppe.

II. Teil, 2. Heft: Die Familien der *Centetidae*, *Solenodontidae* und *Chrysochloridae*.
Mit 4 Tafeln und 108 Textfiguren. Stuttgart 1907. (Zoologica, Heft 49.)

Diese Arbeit enthält mehr und anderes, als der Wortlaut des Titels vermuten lässt. In dem ersten, schon 1895 erschienenen

1) Spichardt. Beitrag zur Entwicklung der männlichen Genitalien und ihrer Ausführgänge bei den Lepidopteren. Verh. naturw. Ver. Bonn. 43. Jahrg., pp. 1—34.

2) Cuénot, L. Sur la détermination du sexe chez les animaux. Bull. scient. de la France et de la Belgique, T. XXXII. 1899, p. 474.

3) Bessels, E. Studien über die Entwicklung der Sexualdrüsen bei den Lepidopteren. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 17, 1867, p. 375 ff. (spez. p. 376).

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1907

Band/Volume: [27](#)

Autor(en)/Author(s): Mordwilko A.

Artikel/Article: [Beiträge zur Biologie der Pflanzenläuse, Aphididae Passerini. 529-550](#)