© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

für die Ausbildung der Geißeln, Cilien und sogen. Schwanzfäden der Spermien zu gelten — man kennt wenigstens ungeteilte Spermien mit 2 Schwanzfäden (*Helix*) und Polytomazellen mit 4 Geißeln.

Erklärung der Abbildungen.

Fig. 1. Ein verwundeter *Ulva*-Teil. Einseitige Lagerung der Protoplasten und Kerne. In der ersten Zellreihe zahlreiche Stärkekörner.
Fig. 2. Schema der Strömungen in einer verwundeten *Bryopsis*-Zelle.
Fig. 3. *Cladophora*. Regeneration eines Rhizoids.
Fig. 4. Der vielkernige Protoplast der *Cladophora* zerfällt in zahlreiche Portionen, die zum Teil für sich allein regenerieren.
Fig. 5. Regeneration eines alten *Bryopsis*-Stämmchens und eines jüngeren Zellfadens.
Fig. 6. Ein *Vaucheria*-Protoplasmaballen, der auf wiederholte Reize aus der bereits gebildeten Niederschlagsmembran herausschlüpft und drei neue „Membranen" bildet.
Fig. 7. Regeneration eines *Vaucheria*-Protoplastballens.
Fig. 8. Regeneration eines *Cladophora*-Fadens und eines *Cladophora*-Protoplastballens, der an dem Protoplasma des Zellfadens haften geblieben ist.
Fig. 9. In einem *Bryopsis*-Stämmchen zerfiel das Protoplasma, bildete nach dem zweiten Tag richtige Zellmembranen aus, von denen es sich später zurückgezogen hatte und in typischer Weise regenerierte.
Fig. 10. Hyperregeneration von *Ectocarpus*.
Fig. 11. Hyperregeneration von *Spirogyra weberi* (alte Kultur).

Beiträge zur Biologie der Pflanzenläuse, Aphididae Passerini.

Die zyklische Fortpflanzung der Pflanzenläuse.

II. Die Migrationen der Pflanzenläuse, ihre Ursachen und ihre Entstehung[1]).

Von A. Mordwilko,
Privatdozent a. d. Universität St. Petersburg.

1. Die Migrationen der Pflanzenläuse.

Alle Pflanzenläuse lassen sich ihrer Lebensweise nach unabhängig von ihrer systematischen Stellung in zwei große Gruppen einteilen.

Die einen Arten dieser Insekten machen den gesamten Generationszyklus (von dem befruchteten Ei angefangen bis wiederum zum befruchteten Ei) auf ein und denselben Pflanzenarten durch, und wenn diese Nährpflanzen verschiedenen Arten angehören, so werden die Pflanzenläuse auf einer jeden derselben die ganze Zeit über mehr oder weniger unter den gleichen Bedingungen leben, d. h. auf einem jeden solchen Gewächs können im Herbst befruchtete Eier abgelegt werden und sich im Frühjahr Fundatrices entwickeln u. s. w. Natürlich können die geflügelten partheno-

1) Vgl. Biol. Centralbl. Bd. XXV, 1907, pp. 631—663.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

genetischen Weibchen der Pflanzenläuse von irgendeinem Gewächs auf ein anderes hinüberfliegen, z. B. von einem Apfelbaum auf einen anderen, und in Fällen von Polyphagie ebensogut auf ein Gewächs der gleichen Art, wie auch auf solche anderer Arten. Derartige Wanderungen werden meist dadurch hervorgerufen, dass die Ernährungsbedingungen auf einem bestimmten Gewächs oder auf einem Teil desselben sich aus irgendeinem Grunde verschlimmert haben, so z. B. dass die Pflanzenläuse sich an dem betreffenden Orte stark vermehrt haben oder dass das Gewächs infolge irgend welcher Umstände zu welken begonnen hat u. d. m.

In diese Kategorie gehören die meisten Arten von Pflanzenläusen, und zwar aus verschiedenen Gattungen und Gruppen, welche sowohl auf Holzgewächsen wie auch auf krautartigen Gewächsen wohnen, oder aber, wenn auch seltener, auf diesen wie auf jenen gleichzeitig. Hierher gehören z. B. folgende Arten: die Eichenblattlaus *Phylloxera quercus* Boyer de Fonsc. (= *coccinea* Kalt.); *Pemphigus spirothecae* Pass., welcher spiralförmige Gallen auf den Blattstielen von *Populus nigra* und *pyramidalis* hervorbringt; *Schizoneura passerini* Sign., welche auf der Rinde des Stammes und der Zweige der gleichen Pappelarten saugt; verschiedene Nadelholz-*Lachnus*-Arten; verschiedene Callipterinae; *Aphis mali* Fabr., welche auf den Spitzen der jungen Triebe und unter den Blättern der Apfelbäume (*Pirus malus*, besonders an jungen Bäumen), der Quitte (*P. cydonia*) und des Weißdorns (*Crataegus oxyacantha*) saugt; *Aphis brassicae* L. — auf verschiedenen Cruciferen: Kohlarten, Rettichen, Senf (*Sinapis arvensis*); *Siphonophora rosae* L. — auf jungen Trieben oder an den Triebspitzen und unter den Blättern von *Rosa centifolia*, *canina*, ferner an den Stengeln von *Dipsacus*; *Siphonophora ulmariae* Schr. (= *pisi* Kalt.) — an einigen krautartigen Gewächsen und an Gebüschen, wie *Lathyrus*, *Medicago falcata*, *Pisum sativum*, *Ervum*, *Spiraea ulmaria*, *Ononis*, *Colutea* u. a. m.; *Siphonophora millefolii* Fabr. — an den oberen Teilen von *Achillea millefolium* und viele andere Arten von Pflanzenläusen.

Bei solchen nicht migrierenden Pflanzenläusen lassen sich folgende Formen von Individuen unterscheiden: a) ungeflügelte Fundatrices (mit etwas schwächer entwickelten Beinen, Fühlern, Augen und Röhrchen, wenn solche bei der betreffenden Art überhaupt vorhanden sind)[2]; b) ungeflügelte parthenogenetische Weibchen der nachfolgenden Generationen, unter denen bei einigen Arten noch eine mehr oder weniger (durch geringere

2) Bei *Drepanosiphum platanoides* Schr. und vielleicht auch bei anderen Arten dieser Gattung, sind die Fundatrices geflügelt, obgleich sie sich einigermaßen (durch die Zeichnung des Hinterleibs) von den geflügelten Weibchen der nachfolgenden Sommergenerationen unterscheiden und mit den parthenogenetischen Herbstweibchen übereinstimmen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Dimensionen und andere Färbung) ausgezeichnete Sommerform zur Ausbildung gelangt, so z. B. bei *Phyllaphis fagi* L., *Rhopalosiphum berberidis* Kalt., *Chaitophorus lyropictus* u. a. m.; c) geflügelte parthenogenetische Weibchen und endlich geschlechtliche Individuen (Sexuales), d. h. u. d) geschlechtliche Weibchen und Männchen. Bei einigen Arten (*Aphis mali*, *Chaitophorus populi*, *Cladobius popleus*) gibt es sowohl geflügelte als auch ungeflügelte Männchen. Die geschlechtlichen Weibchen sind stets flügellos und unterscheiden sich sogar in der Unterfamilie der *Aphidinae*, wo sie mit Rüsseln versehen sind, saugen und oft eine recht beträchtliche Größe erreichen, auf den ersten Blick von den ungeflügelten parthenogenetischen Weibchen, vor allem durch die verdickten Tibien des hinteren Extremitätenpaares. Die befruchteten (und gleichzeitig auch latenten) Eier werden auf holzigen Gewächsen an der Rinde der Stämme und Triebe abgelegt, und zwar häufig in der Nähe von Knospen (*Cladobius mela-noxanthus* Buct., *Aphis saliceti* Kalt., *Callipterus alni* Fabr. u. a. m.), in Einsenkungen und Rissen der Rinde; nur die meisten *Lachnus*-Arten der Nadelhölzer legen ihre Eier auf den Nadeln von Coniferen ab. Auf krautartigen Gewächsen dagegen werden die Eier gewöhnlich an verschiedenen oberirdischen Teilen dieser Gewächse abgelegt, so z. B. die Eier von *Siphonophora ulmariae* — an Blättern und Stengeln von *Lathyrus*, an den Früchten von *Medicago falcata*; die Eier von *Siphonophora millefolii* Fabr. und *absinthii* L. — an den Stengeln und Blättern der entsprechenden Gewächse (*Achillea millefolium* und *Artemisia absinthium*); allein einige Arten legen ihre Eier augenscheinlich an mehr oder weniger bestimmten Teilen der Gewächse ab, so z. B. *Aphis plantaginis* Schr. an der Basis der Stengel von *Achillea millefolium*. Die latenten Eier überwintern für gewöhnlich, aber bei einigen Arten können ausnahmsweise noch im Herbst Fundatrices aus den Eiern schlüpfen, wie z. B. bei *Schizoneura lanigera* Hausm., während bei den *Chermes*-Arten ausnahmslos die Larven der Fundatrices ohne noch eine Häutung durchgemacht zu haben, überwintern.

Bei den anderen Arten der Pflanzenläuse verteilt sich der Zyklus der Generationen in streng regelmäßiger Weise auf Gewächse von zwei Kategorien: die Fundatricesweibchen und eine, zwei oder mehr darauffolgende Generationen entwickeln sich vom Frühjahr ab auf den oberirdischen Teilen von Holzgewächsen, allein späterhin fliegen die hier zur Entwickelung gelangten geflügelten parthenogenetischen Weibchen auf ganz andere, meist krautartige Gewächse über (seltener auf Wurzeln holzartiger Gewächse) und bringen hier eine ganze Reihe von Generationen hervor. An den neuen Wohnorten entwickeln sich schließlich geflügelte Sexuparae (d. h. parthenogenetische Weibchen, welche geschlechtliche Individuen hervor-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

bringen), in der Unterfamilie der *Aphidinae* dagegen auch noch geflügelte Männchen; alle diese geflügelten Individuen kehren auf die früheren holzartigen Gewächse zurück, auf welchen die geschlechtlichen Weibchen an verschiedenen Stellen befruchtete Eier ablegen. Letztere überwintern für gewöhnlich und nur bei den *Chermes*-Arten von der Fichte überwintern die noch nicht gehäuteten Larven der Fundatrices.

Es sind dies die migrierenden Pflanzenläuse. Die holzartigen Gewächse, von welchen aus die Pflanzenläuse migrieren, sind von Blochmann als die Hauptnährpflanzen oder ursprünglichen Pflanzen, die Gewächse hingegen, auf welche die Pflanzenläuse herüberwandern, als die Zwischenpflanzen bezeichnet worden[3]).

Aus den befruchteten Eiern entwickeln sich stets ungeflügelte Fundatrices, welche sich von den ungeflügelten Weibchen der nachfolgenden Generationen viel stärker unterscheiden, als bei den nicht migrierenden Arten (und zwar durch plumpere Körpergestalt, schwächere Entwickelung der Beine und Fühler, an welchen meist auch die Gliederzahl geringer ist, z. B. fünf, vier, drei statt sechs, ferner der Augen, auch der Röhrchen, wo solche vorhanden sind, bisweilen auch durch andere Körperfärbung, so bei *Aphis padi* L., *Tetraneura ulmi* De Geer (*T. caerulescens* Pass.) u. a. m.). Bereits von der zweiten oder dritten Generation an treten geflügelte Weibchen auf, und zwar bisweilen neben ungeflügelten, oft aber geflügelte allein. Jedenfalls aber gelangen, wenn auch nicht in der zweiten oder dritten, so doch in der darauffolgenden Generation ausschließlich geflügelte parthenogenetische Weibchen zur Entwickelung. Diese letzteren verlassen, nach Maßgabe ihrer Entwickelung in einer oder mehreren Generationen, die Holzgewächse und fliegen auf ganz andere über, d. h. auf die sogen. Zwischengewächse. In Anbetracht dessen werden die auf den Hauptpflanzen zur Entwickelung gelangenden geflügelten Weibchen als die Emigranten[4]) oder Migranten bezeichnet. Allein bei der Reblaus (*Phylloxera vastatrix* Planchon) migrieren nicht etwa irgend welche geflügelte Weibchen aus den Gallen an den Blättern der Weinreben auf die Wurzeln der gleichen oder anderer Reben, sondern noch nicht gehäutete Larven parthenogenetischer Weibchen, welche

3) Blochmann, F. Über die regelmäßigen Wanderungen der Blattläuse. Biol. Centralbl. Bd. IX, 1889—90, p. 272.

4) J. Lichtenstein, welcher seine Untersuchungen über die Pflanzenläuse mit der Reblaus und den migrierenden Pemphiginen begann, vermutete, dass sich bei den Pflanzenläusen unmittelbar nach den Fundatrices überhaupt geflügelte (und nur bei *Ph. vastatrix* ungeflügelte) Weibchen entwickeln, welche „paraissent destinées à transporter sur d'autres plantes, tantôt semblables à celles où ils ont pris naissance, tantôt d'espèce différente. les germes des phases suivantes", und welche er „les ailés émigrants" benannte (z. B. Considérations nouvelles sur la génération des pucerons. Paris 1878, p. 10).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

sich auf den Wurzeln zu der höckerigen ungeflügelten Form entwickeln.

Auf den Zwischengewächsen entwickelt sich eine ganze Reihe parthenogenetischer Generationen, welche sowohl aus ungeflügelten wie auch aus geflügelten Individuen (*Rhopalosiphum ribis* Buct. — *lactucae* Kalt., *Aphis padi* Kalt. — *avenae* F., *A. pyri* Koch — *farfarae* Koch, *A. evonymi* Fabr. — *papaveris* Fabr. — *rumicis* L., *Schizoneura corni* Fabr. — *venusta* Pass. u. a. m.) oder aber nur aus ungeflügelten Individuen bestehen *Phorodon humuli* Schr., *Tetraneura caerulescens* Pass. (Übersiedlerform von *T. ulmi* De Geer) u. a., von der Fichte migrierende *Chermes*-Arten, *Phylloxera vastatrix*). Diejenigen Generationen von Pflanzenläusen, welche sich auf Zwischengewächsen entwickeln, bezeichnete Blochmann als alienicolae, Cholodkovsky dagegen als Übersiedler, Exules. Die ungeflügelten Übersiedlerweibchen unterscheiden sich meist in mehr oder weniger ausgesprochener Weise von den ungeflügelten parthenogenetischen Weibchen der Hauptgewächse (so z. B. bei *Aphis padi*, *Schizoneura corni*, *Phylloxera vastatrix* u. a. m.) und besonders stark von den Fundatrices. Bei den Pemphigiden z. B. unterscheiden sich die Fundatrices von den ungeflügelten Übersiedlern durch ihre Körpergestalt, anderen Bau der Fühler und Augen, häufig auch durch ihre Färbung. Mehr oder weniger unterscheiden sich auch in den Unterfamilien der Phylloxerinae und Pemphiginae, und zwar hier ganz besonders, die geflügelten Übersiedlerweibchen von den Migranten. Schließlich, meist von der zweiten Hälfte des Sommers angefangen und später, entwickeln sich auf den Zwischengewächsen geflügelte Sexuparen, in der Unterfamilie der Aphidinae außerdem auch noch geflügelte Männchen (deren Larven augenscheinlich, sowie auch Larven parthenogenetischer Weibchen durch ungeflügelte parthenogenetische Weibchen hervorgebracht werden), und diese alle fliegen auf die Hauptgewächse zurück. Derartige, auf die Hauptgewächse zurückkehrenden Pflanzenlausindividuen hat Blochmann die Remigrantes genannt. In der Unterfamilie der Aphidinae werden demnach sowohl Sexuparen als auch geflügelte Männchen als Remigranten figurieren. Auf den Hauptgewächsen wird der Generationszyklus zum Abschluss gebracht: die Sexuparae produzieren geschlechtliche Individuen (Sexuales), d. h. Männchen und geschlechtliche Weibchen, welche sich von anderen Formen von Individuen unterscheiden, oder aber, und zwar in der Unterfamilie der Aphidinae, geschlechtliche Weibchen allein. Die befruchteten Weibchen legen an verschiedenen oberirdischen Teilen von Holzgewächsen latente Eier ab, welche meist überwintern, indem nur bei den *Chermes*-Arten der Fichte normalerweise nicht die Eier selbst, sondern die daraus hervorgegangenen Larven der Fundatrices überwintern.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Der hier dargestellte Generationszyklus wird bei einigen Formen dadurch komplizierter gestaltet, dass die Übersiedler sich auf einigen Zwischengewächsen ununterbrochen fortpflanzen können. In solchen Fällen entwickeln sich am Ende des Sommers und im Herbst nicht alle Larven der parthenogenetischen Weibchen (auf Zwischengewächsen) zu Nymphen und geflügelten Sexuparen, sondern nur ein Teil derselben, während der andere Teil entweder unmittelbar zur Überwinterung schreitet, oder aber noch Zeit hat sich zu flügellosen Weibchen zu entwickeln, welche dann ihrerseits eine nunmehr überwinternde Nachkommenschaft hervorbringen. Auf Wurzeln überwintern gewöhnlich Larven und junge Individuen[5]), an den Wurzeln der Weinrebe jedoch — nur die noch ungehäuteten Larven von *Phylloxera vastatrix*[6]). Bei den von der Fichte migrierenden *Chermes*-Arten dienen andere Koniferen als Zwischengewächse: die Lärche, Weißtanne, Arve, wo die noch nicht gehäuteten Larven denn auch überwintern. Für derartige Fälle der Fortpflanzung hat Dreyfus die Bezeichnung „geteilte oder Parallelreihen" von Generationen vorgeschlagen, wobei „schließlich immer wieder die Nachkommen der einen Parallelreihe auch den Entwickelungsgang der anderen Parallelreihe durchmachen"[7]).

Bei den verschiedenen Arten migrierender Pflanzenläuse erfolgt die Migration zu verschiedenen Zeiten: bei den einen schon von Anfang oder Mitte Mai an, indem sie Anfang Juni (a. St.) ihr Ende erreicht, bei anderen dagegen von Mitte oder Ende Juni an und noch später. Zu diesen letzteren Pflanzenläusen gehören die migrierenden Pemphiginenarten der Ulmen (*Ulmus campestris* und *U. effusa*), der Pappeln (*Populus nigra*, *P. pyramidalis*). Bei den *Pemphigus*-Arten der Pistacien (*Pistacia terebinthus* und *P. lentiscus*) erfolgt die Migration von August bis Ende Oktober (im südlichen Europa), bei den *Chermes*-Arten der Fichte (*Picea excelsa*) von Ende Juni bis Mitte Juli (*Chermes strobilobius*, *coccineus*, *sibiricus*, *viridis*). In denjenigen Fällen, wo die Migration am Ende des Frühjahrs oder am Anfang des Sommers erfolgt, können sich auf den Zwischengewächsen bis zum Ende ihrer Vegetationsperiode mehrere Generationen entwickeln und die Rückwanderung auf die Hauptgewächse kann dann schon von Ende Juli desselben Jahres an, seltener noch früher erfolgen, wobei die Zwischengewächse oft einjährig sind. In denjenigen Fällen aber, wo die Migration von Mitte Juni (a. St.) an und

5) Bei der nicht migrierenden Wurzellausgattung *Trama* überwintern zum Teil auch erwachsene Individuen.

6) Für die Reblaus dient die gleiche Weinrebe auch als Hauptgewächs, aber nur deren oberirdische Teile, und zwar die Blätter, auf welchen die Blattreblaus kleine sackförmige Gallen hervorbringt. Auf europäischen Rebsorten gelangen die Gallengenerationen fast gar nicht zur Entwicklung.

7) Über Phylloxerinen. Wiesbaden 1889, p. 85.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at
noch später unternommen wird, können meist nur perennierende oder wenigstens verhältnismäßig spät vegetierenden Pflanzen als Zwischengewächse dienen, da sich selbst in solchen Fällen bis zum Ende der Vegetationsperiode dieser Gewächse nur wenige Generationen entwickeln können; bei sehr spät erfolgender Migration werden auch die von den Emigranten abstammenden Larven vielleicht nicht Zeit haben ihre Reife zu erlangen, von einjährigen, früh absterbenden Gewächsen schon gar nicht zu reden. In den Fällen verhältnismäßig sehr später Migration wird man schwer eine Rückwanderung auf die Hauptgewächse noch in demselben Jahr erwarten können, und die Pflanzenläuse werden in solchen Fällen offenbar genötigt sein, auf den Zwischengewächsen zu überwintern. In solchen Fällen wird denn auch vorzugsweise eine Spaltung der Reihen von Generationen stattfinden, indem die Übersiedler sich ununterbrochen auf den Zwischengewächsen fortpflanzen können und die Überwinterung der Pflanzenläuse überhaupt nur auf perennierenden Zwischengewächsen erfolgen kann. In solchen Fällen aber, wo die Übersiedler auf Zwischengewächsen überwintern, kann die Rückwanderung entweder ebenso erfolgen, wie bei der Nichtüberwinterung auf Zwischenpflanzen, d. h. von der zweiten Hälfte des Sommers an und später, wie dies für die meisten migrierenden Pflanzenlausarten konstatiert wurde, oder aber gegen Ende des Frühjahrs (*Chermes*-Arten, *Pemphigus*-Arten der Pistazien). Es ist jedoch sehr wohl möglich, dass wenigstens in gewissen Fällen die Rückwanderung sowohl zu dieser wie auch zu jener Zeit erfolgt, allein bis jetzt sind gerade in dieser Hinsicht noch keine Beobachtungen angestellt worden.

Die Feststellung der Tatsache einer Migration der Pflanzenläuse hat natürlich ihre Geschichte.

Schon Ch. Bonnet war dem Gedanken an eine Übersiedelung der Pflanzenläuse von den einen Gewächsen auf andere zum Teil nahe gekommen. Indem dieser Forscher im Jahre 1742 vom 6. Mai an Pflanzenläuse des Spindelbaums (*Aphis evonymi* Fab. = *papaveris* Fab. = *rumicis* L.) in bestimmter Weise erzog, konnte er diese Erziehung nur bis zu den ersten Tagen des Juli fortsetzen, indem das Weibchen der 6. Generation, welches am 4. Juni geboren wurde, infolge Nahrungsmangel nicht bis zur Erreichung des vollkommenen Zustandes erzogen werden konnte, da die Blätter des Spindelbaums zu dieser Zeit nicht mehr zur Ernährung ausreichten. Andererseits erkannte Bonnet die Ähnlichkeit zwischen der Spindelbaumlaus und derjenigen des Wegerichs (*A. plantaginis* Schr.), welche seinen Beobachtungen nach Ende Juli auf dieser Pflanze auftritt, und bis zur Mitte September auf derselben verbleibt. Angesichts der Ähnlichkeit beider Pflanzenlausarten, war Bonnet geneigt, dieselben als zu einer Art gehörig zu betrachten,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at
wobei er annahm, dass diese Pflanzenläuse, nachdem sie den Mai und Juni auf dem Spindelbaum verbracht haben, sich sodann auf den Wegerich begeben. Um diese Voraussetzung zu prüfen, beabsichtigte Bonnet sogar eine Überführung der Pflanzenläuse von dem Spindelbaum auf den Wegerich vorzunehmen. Allein die Rückversetzung der Läuse am Ende des Septembers vom Wegerich auf den Spindelbaum ergab keine günstigen Resultate[8]), indem diese Pflanzenläuse in Wirklichkeit verschiedenen Arten angehören.

Auch De Geer hatte es mit migrierenden Pflanzenläusen zu tun, und zwar mit solchen Arten, welche verschiedene Gallen, Verkrümmungen und ein Aufwickeln von Blättern der Ulme, Pappel und anderer Bäume hervorrufen. Nach seinen Beobachtungen legen die Weibchen, welche derartige Gallen, sowie Wickel an den Blättern hervorrufen, eine zahlreiche Nachkommenschaft in dieselben ab, aus der fast ausschließlich geflügelte Weibchen hervorgehen. Allein diese letzteren verlassen sämtlich die Gallen und fliegen davon. Ihr weiteres Schicksal hat De Geer nicht verfolgt, sondern einfach angenommen, dass diese geflügelten viviparen Weibchen nur auf andere Teile ihrer ursprünglichen Nährpflanze hinüberfliegen und dort ihre Jungen zur Welt bringen[9]). Von Gleichen beobachtete *Tetraneura ulmi* De Geer acht Jahre hintereinander, konnte aber die Frage nicht entscheiden, wo die Larven der Fundatrices im Frühjahr herkommen[10]).

Die Migration von Pflanzenläusen von einer Pflanzenart auf eine andere wurde um die Mitte des vorigen Jahrhunderts erstmals durch die Beobachtungen von Fr. Walker[11]) und Koch[12]) an *Phorodon humuli* Schr. konstatiert. Es stellte sich heraus, dass diese Pflanzenlaus bereits in der zweiten Generation (geflügelte Weibchen) von der Unterseite der Blätter der Schlehe und seltener des Pflaumenbaums (*Prunus spinosa* und *Pr. domestica*) auf die Blätter des Hopfens (*Humulus lupulus*) herüberwandern, und dass die hier nach einigen Generationen schließlich zur Entwickelung gelangenden geflügelten Weibchenremigranten auf *Prunus* zurückkehren, wo denn auch der Generationszyklus mit den Sexuales und den überwinternden Eiern seinen Abschluss erreicht. Allein Walker hat auch von dem einfachen Herüberfliegen geflügelter Pflanzen-

8) Bonnet, Ch. Oeuvres d'Histoire naturelle et de Philosophie. T. 1. Traité d'Insectologie. Neuchâtel 1779. 1ère partie Observ. V, Observ. VI, pp. 60—61, 63.

9) De Geer. Abhandlung zur Geschichte der Insekten. Bd. III, Übersetz. Nürnberg 1780, pp. 16—17.

10) Von Gleichen. Versuch einer Geschichte der Blattläuse des Ulmenbaums. Nürnberg 1770.

11) Walker, Fr. Remarks on the migrations of Aphides. Ann. of nat. hist. 2 ser. Vol. 1, 1848, pp. 372—373. — Über das Wandern der Blattläuse. Fror. Notizen, 3. Reihe, Bd. VII, Nr. 144, 1848, pp. 182—183.

12) Koch. Die Pflanzenläuse. Nürnberg 1857, p. 115.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at
läuse, z. B. von *Siphonophora granaria* auf andere Gräser der gleichen oder nahestehender Arten als von einer Migration gesprochen.

In den Jahren 1869—1872 stellte Derbés die Tatsache einer Migration der Pemphiginen, welche in Südfrankreich Gallen auf den Pistazienbäumen (*Pistacia terebinthus* und *P. lentiscus*) hervorbringen, sowie die Rückkehr der geflügelten Sexuparae auf die gleichen Gewächse im Frühjahr fest, allein es gelang ihm nicht, die Zwischenpflanze für diese *Pemphigus*-Arten zu finden [13]). Erst später, als der Generationszyklus der Reben-*Phylloxera* bereits mehr oder weniger bekannt geworden war, wurden von Lichtenstein[14]) und Courchet[15]) die Zwischengewächse auch für einige Pemphiginen der Pistazien mitgeteilt (*Aploneura lentisci*, *Pemphigus semilunaris*, *P. follicularis*), wobei sich herausstellte, dass diese Zwischengewächse Wurzeln von Gramineen waren.

Einen wirksamen Anstoss zum Studium der Migration bei den Pflanzenläusen ergab die Feststellung der zyklischen Fortpflanzung bei der Reblaus, welche im Jahre 1868 von Planchon[16]) im Süden Frankreichs an den Wurzeln der Weinrebe entdeckt wurde. Einen ganz besonders günstigen Einfluss auf das Studium der Migrationen hatte J. Lichtenstein, und zwar vielleicht nicht so sehr durch seine eigenen Untersuchungen, wie durch die Popularisierung des Gedankens an eine Migration bei den Pflanzenläusen, die er in verschiedenen Zeitschriften unternahm [17]).

---

13) Derbés, Alph. Observations sur les Aphidiens, qui font les galles des Pistachiers. Ann. d. sc. natur. V. Sér., Zoologie, t XI, 1869. — Note sur les Aphidiens du Pistachier terebinthe, t. XV, 1872, Art. 8 — Troisième note etc. VI Série, Zool. 1881, Art. 5.

14) Lichtenstein, J. Migration des Pucerons des galles du lentisque aux racines des graminées. Compt. rend t. 87, 1878, pp. 782—783. — Über die Biologie von *Aploneura lentisci*. Verhandl. k. k. zool.-bot Ges. XXXVIII. Bd. Wien 1879. Sitz.-Ber. pp. 52—53.

15) Courchet, L. Notes sur les Aphides du Térébinthe et du Lentisque. Revue Sc. Nat. Montpellier, t. 8, Nr. 1, pp. 1—14. — Étude sur les Galles, causées par des Aphidiens. Mém. de la Sect. de l'Acad. d. Sciences et Lettres de Montpellier, t. 10, 1880.

16) Compt. rend. Paris, t. 67, 1868, p. 333, pp. 388ff.

17) J. Lichtenstein glaubte, dass eine Migration bei allen Pflanzenläusen stattfinde, dass auf die Fundatricesweibchen, welche die „première phase, les Fondateurs (Fundatora)" darstellen, geflügelte, bei der Reblaus dagegen ungeflügelte Individuen folgen, welche „paraissent destinés à transporter sur d'autres plantes, tantôt semblables à celles où ils ont pris naissance, tantôt d'espèce différente, les germes des phases suivantes". Die geflügelten Weibchen bilden, nach Lichtenstein, die „deuxième phase, les Émigrants (Migrantia)". Auf den neuen Gewächsen entwickelt sich eine ganze Reihe von Generationen der dritten Phase, „les Bourgeonnants (Gemmantia)", zu deren Beschluss geflügelte Weibchen einer neuen „quatrième phase, les Pupifères (Pupifera)" zur Entwickelung gelangen, welche auf die ursprünglichen Gewächse zurückkehren, und hier die geschlechtlichen Individuen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Gegenwärtig ist bereits die Lebensgeschichte vieler migrierender Pflanzenlausarten untersucht worden, allein für viele andere Arten konnten auch jetzt die Zwischengewächse noch nicht entdeckt oder festgestellt werden.

Unterfamilie Phylloxerinae Dreyfus (Gattungen: *Chermes* L., *Phylloxera* Boyer de Fonsc.). In Europa wurde die aus Amerika dahin verschleppte Reblaus erstmals (1868) auf den Wurzeln der Weinrebe entdeckt und von Planchon „Rhizaphis (Puceron de racines) vastatrix (devastatrice)" benannt; in Amerika war bereits im Jahre 1854 die Blattgallen erzeugende Form der Reblaus durch Asa Fitch unter dem Namen *Pimphigus vitifoliae* beschrieben worden. Im Jahre 1870 beobachteten Planchon und Lichtenstein[18]) die Verwandlung der glatten Blattgallen erzeugenden Form in die höckerige Wurzellaus bei der Übersiedelung ihrer noch nicht gehäuteten Larven auf die Wurzeln des Weinstocks, und stellten damit fest, dass beide etwas voneinander verschiedene Formen — die Blattform und die Wurzelform — ein und derselben Art angehören, welche Planchon schon früher, als er Nymphen und geflügelte Individuen auf den Wurzeln des Weinstocks entdeckte, der Gattung *Phylloxera* Boyer de F.[19]) zugezählt hatte.

Allein die vollständige Entwickelungsgeschichte dieser *Phylloxera*-Art ist erst allmählich aufgeklärt worden. Auf den Blättern von amerikanischen Rebsorten entwickeln sich im Laufe des Sommers mehrere Generationen ungeflügelter glatter Weibchen, durch welche die Bildung der Gallen hervorgerufen wird. Die aus den in die Galle abgelegten Eiern hervorgehenden Larven verlassen die Gallen, suchen neue, vorzugsweise frische junge Blätter auf, erzeugen auf diesen durch ihr Saugen neue Gallen u. s. w. Andererseits pflanzt sich auf den Wurzeln der Rebe eine ebenfalls ungeflügelte, jedoch höckerige Form fort, welche bedeutend weniger fruchtbar ist. Im Herbst 1868 beobachtete Planchon auf den Wurzeln des Weinstocks neben ungeflügelten Individuen auch noch Nymphen und geflügelte Weibchen der Reblaus, allein er hatte damals ihr ferneres Schicksal noch nicht verfolgen können; selbst im Jahre 1870 vermuteten Planchon und Lichtenstein noch, dass sich diese geflügelten Weibchen auf die Zweige oder Blätter der Weinrebe setzen und hier ihre Eier ablegen, aus denen nunmehr die Fundatrices hervorgehen, welche die Gallen auf den Blättern erzeugen.

---

hervorbringen (vgl. z. B.: Considérations nouvelles sur la génération des pucerons. Paris 1878; Histoire du Phylloxera 1878). Eine derartige Entwickelung machen nach Lichtenstein die Eichen-*Phylloxera* (Notes pour servir à l'histoire des Insectes du genre Phylloxera. Annal. Soc. Entom. Belge, t. XIX, 1876) und die Pflanzenläuse der Ulme und der Pistazie (*P. terebinthus*) durch.

18) Compt. rend. t. 71, 1870, pp. 298—300.

19) Compt. rend. t. 67, pp. 588—594.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Erst im September 1875 gelang es Boiteau, das Schicksal der geflügelten, auf den Wurzeln des Weinstocks auftretenden geflügelten Reblausweibchen genau festzustellen. Dabei stellte es sich heraus, dass diese Weibchen ihre Eier bald unter den Blättern der Weinrebe, bald an deren Zweigen und Stämmen ablegen[20]). Hierauf stellte Balbiani in demselben Jahre fest, dass sich aus den von den geflügelten Weibchen abgelegten Eiern rüssellose geschlechtliche Individuen entwickeln, und dass die geschlechtlichen Weibchen nach der Paarung unter die sich an Zweigen und Stämmen ablösenden Rindenschuppen je ein Ei ablegen[21]). Im April entwickeln sich aus den überwinterten Eiern Larven, welche rasch auf der Rinde der Weinstöcke herumlaufen (Balbiani[22]), Boiteau)[23]). Boiteau stellte deren Anwesenheit am Ende des Aprils auf der Unterseite junger Rebenblätter fest, ebenso auf Knospen. Viele dieser Larven versuchten Gallen zu erzeugen, allein erfolglos, und nur auf wenigen Blättern gelang es einem oder zweien dieser Insekten, einige Gallen hervorzubringen, in welchen sie heranwuchsen und sich häuteten. Allein ein derartiges Bild wurde nur an europäischen Rebsorten beobachtet, während auf den amerikanischen Sorten die Gallen rasch zur Bildung gelangten und zwar in beträchtlicher Anzahl[24]). Auf amerikanischen Reben erreichen die Fundatrices ihre Entwickelung in den Gallen überhaupt einige Tage früher, wobei sie sich gleichzeitig durch größere Reproduktionsfähigkeit auszeichnen, als die Fundatrices der Gallen auf europäischen Rebsorten (so zählte z. B. Boiteau in den Gallen auf der Rebsorte *Taylor* über 800 junge Tierchen und Eier, in den Gallen französischer Rebsorten dagegen — nur gegen 200)[25]). Ebenso beobachtete Boiteau in den Gallen amerikanischer Reben das Ausschlüpfen der ersten jungen Insekten der 2. Generation bereits am 29. Mai, in den Gallen der französischen Reben dagegen erst am 2. Juni. Die aus den Gallen herausgekommenen jungen Insekten („Larven") begaben sich auf die jungen, noch frischen Blättchen, d. h. in der Richtung nach der Spitze der Triebe zu, wo sie sich dann festsetzten[26]). Auf Grund der in ein und demselben Jahre angestellten Versuche von Lichtenstein[27]) und Boiteau[28]) kann man eine künstliche Übersiedelung bereits der 2. Generation, d. h. der aus von den Fundatrices abgelegten Eiern hervorgegangenen Larven, auf die

20) Compt. rend. t. 81, 1875, p. 581.
21) Ibid. pp. 581—588.
22) Ibid. t 82, 1876, pp. 333—334.
23) Ibid. pp. 984—986.
24) Ibid. pp. 1143—1145.
25) Ibid. t. 83, 1876, pp. 131—134.
26) Compt. rend. t. 82, 1876, pp. 1316—1318.
27) Ibid. t. 83, pp. 325—327.
28) Ibid. pp. 430—432.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Wurzeln des Weinstocks mit Erfolg ausführen; ganz besonders leicht gelingt aber die Übersiedelung von Larven der 3. Generation. Spätere Versuche von Boiteau haben indessen festgestellt, dass nicht nur die aus Wintereiern hervorgegangenen Larven der Fundatrices, sondern auch die Larven der 2. Generation sich nicht auf den Wurzeln des Weinstocks fixieren[29]).

Der Fortpflanzungszyklus von *Phylloxera vastatrix* verläuft demnach in folgender Weise:

Auf den Wurzeln der Weinstöcke geht eine ununterbrochene Fortpflanzung der flügellosen Wurzelform von parthenogenetischen Weibchen vor sich. Diese Entwickelung wird nur durch die Winterfröste aufgehalten, indem die noch nicht gehäuteten Larven bereits bei einer Temperatur von etwa 10° C. in Erstarrung verfallen. Allein früher oder später, gegen das Ende des Sommers oder im Herbst, entwickelt sich ein Teil der Larven auf den Wurzeln zu geflügelten Sexuparae, welche, nachdem sie die Erde verlassen haben, auf oberirdische Teile des Weinstocks fliegen, wo sie unterhalb der Blätter oder an Trieben und Ästen Eier von zweierlei Art ablegen — und zwar größere, aus welchen die geschlechtlichen Weibchen hervorgehen, und kleinere, welche Männchen ergeben. Die befruchteten Weibchen legen sodann überwinternde Eier unter den Schuppen der Rinde ab. Aus diesen Eiern schlüpfen im Frühjahre Larven der Fundatrices aus, welche auf Knospen und junge Blättchen herüberkriechen und hier eine Reihe stets flügelloser Gallengenerationen beginnen. Das Schicksal der Fundatriceslarven auf europäischen Rebsorten ist noch nicht genau festgestellt, doch gelingt es denselben, nach Boiteau, auch hier bisweilen Gallen hervorzubringen. Gegen das Ende der Vegetationsperiode wandern die Larven der Gallenform, wenn sie auf den Blättern der Weinrebe keine Nahrung mehr finden können, auf die Wurzeln derselben, wo sie sich noch in die erwachsene ungeflügelte Wurzelform und nach Lichtenstein auch in die geflügelte Sexuparae[30]) verwandeln können oder aber unmittelbar überwintern. Die gleiche Migration kann jedoch auch bei den Larven der vorhergehenden Generationen stattfinden. Die umgekehrte Verwandlung der Larven der Wurzelform in die Gallenform ist nicht ausführbar; doch ist es Riley einmal gelungen, im Winter an Blättern der *Clinton*-Rebe, durch Überführung von Wurzelformlarven auf die Blätter, die Bildung von

29) Ibid. t. 95, 1882, p. 1201; t. 97, 1883, pp. 1180—1181; t. 100, 1085, p. 613.

30) „Le puceron des galles peut descendre aux racines et devenir ailé très promptement. J'ai mis, le 25 septembre, deux pucerons tirés d'une galle sur feuille de *taylor*, sur une racine de *clinton* en tube. En 16 jours ils se sont métamorphosés en nymphes“ (Notes pour servir à l'histoire des Insectes du genre Phylloxera. Annales agronomiques de 1876, t. II, Nr. 1, p. 7 des tirés à part).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Gallen hervorzurufen[31]). Ebenso gelang es auch bei einem Versuch von Balbiani, Wurzelläuse an Blättern saugen zu lassen[32]).

Die Lebensgeschichte der *Chermes*-Arten von der Fichte wurde nach den in der Mitte des 18. Jahrhunderts von De Geer ausgeführten Beobachtungen erst vom Jahre 1887 an genauer bekannt. De Geer hatte eigentlich die Lebensgeschichte der nicht migrierenden *Chermes*-Arten verfolgt, welche bloß 2 Generationen auf der Fichte aufweisen: die Fundatrices, welche aus den auf den Knospen der Fichte überwinternden Larven hervorgehen und durch ihr Saugen Gallen hervorrufen, und die geflügelten parthenogenetischen Weibchen, welche nach dem Verlassen der Gallen sich gleich hier auf den Nadeln niederlassen und Eier ablegen, über denen sie auch absterben, indem sie dieselben mit ihren dachförmig gefalteten Flügeln bedecken[33]).

In der zweiten Hälfte Juni des Jahres 1887 entdeckte Blochmann an der Rinde der Zweige und Stämme von Fichten geschlechtliche *Chermes*-Individuen und vermutete zunächst, dieselben hätten sich aus den Eiern entwickelt, welche von den zu derselben Zeit aus Gallen erscheinenden geflügelten *Ch. strobilobius* abgelegt wurden. Aus den von den geschlechtlichen Weibchen abgelegten Eiern dagegen sollten sich nach Blochmann Larven der Fundatrices entwickeln[34]).

Allein schon im darauffolgenden Jahre führten Dreyfus vom März, Blochmann vom August an neue und außerordentlich wichtige Beobachtungen über die Fortpflanzung der *Chermes*-Arten aus, welche das Ergebnis lieferten, dass diese Fortpflanzung komplizierter ist, als Blochmann sich dieselbe anfangs gedacht hatte. Seine Beobachtungen veröffentlichte Dreyfus am 19. September[35]), Blochmann dagegen am 2. November[36]) desselben Jahres (1888).

Dreyfus nahm an, dass die von Blochmann im vorhergehenden Jahre gefundenen geschlechtlichen *Chermes*-Individuen eher von geflügelten *Ch. obtectus*-Weibchen herstammen konnten, welche um diese Zeit bereits abgestorben auf den Nadeln der Fichte

31) Über dem Weinstock schädliche Insekten. Heidelberg 1878, p. 17.

32) Compt. rend. 1874. Séance du 21 déc. — Von speziellen Arbeiten über die Reblaus sind folgende zu erwähnen: Cornu, M. Études sur le *Phylloxera vastatrix*. Paris 1879. — Balbiani, G. Le Phylloxera du chêne et le Phylloxera de la vigne. Paris 1884. Ferner die Arbeiten von J. Lichtenstein: Notes pour servir etc. 1876; Histoire du Phylloxera. Paris 1878.

33) De Geer. Abhandlung zur Geschichte der Insekten. Bd III. Übers. Nürnberg 1780, pp. 66—84.

34) Blochmann, F. Über die Geschlechtsgeneration von *Chermes abietis* L. Biol. Centralbl. Bd. VII, 1887, pp. 417—420.

35) Dreyfus, L. Über neue Beobachtungen bei den Gattungen *Chermes* und *Phylloxera*. Tageblatt der 6. Versammlung d. Naturf. u. Ärzte zu Köln.

36) Blochmann, F. Über den Entwickelungskreis von *Chermes abietis*. Verhandl. d. Naturhist.-medizin. Vereins zu Heidelberg. N. F., Bd. IV, Heft 2.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

sitzen, von Ratzeburg aber schon im Mai in großer Anzahl gefunden worden waren, als von geflügelten *Ch. strobilobius*, welche gleichzeitig mit dem Auffinden der Sexuales auftreten. *Ch. obtectus* nun wurde von Dreyfus seinen morphologischen Eigenschaften nach einerseits den geflügelten, erst im August die Gallen verlassenden *Ch. abietis* Kalt., andererseits aber den geflügelten *Ch. laricis* Koch nahegestellt, welche auf der Lärche zur Entwickelung gelangen. Auf den Nadeln der Fichte fand jedoch Dreyfus Anfang Juni, also noch ehe sich die Gallen von *Ch. strobilobius* öffnen, geflügelte Weibchen, welche mit dieser Art übereinstimmten. Aus den von diesen Weibchen abgelegten Eiern entwickelten sich ebenfalls geschlechtliche Individuen. Um gewisse Erscheinungen im Leben der *Chermes*-Arten erklären zu können, hielt Dreyfus eine Migration auch dieser Insekten für möglich; jedenfalls war er einer Vorstellung von der Migration der *Chermes*-Arten sehr nahe gekommen. Allein es war Blochmann, welcher zuerst die Tatsache einer Migration der ihre Gallen früh verlassenden geflügelten Weibchen von *Ch. abietis* (demnach der Form *viridis*) auf die Lärche beobachtete. Nach den Beobachtungen des gleichen Autors legten die später, Ende August, aus den Gallen auskommenden geflügelten *Chermes*-Individuen (Form *abietis*) ihre Eier gleich hier auf den Nadeln der Fichte ab. Auf Grund seiner oben erwähnten Beobachtungen hatte sich Blochmann die Fortpflanzung von *Ch. abietis* in folgender Weise vorgestellt. Aus den Eiern, welche von den auf die Lärche übergesiedelten geflügelten Weibchen abgelegt wurden, entwickeln sich Larven mit kurzer Rüsselborstenschlinge, welche in den Rissen der Rinde überwintern und im Frühjahr, nachdem sie herangewachsen sind, einer geflügelten Generation den Ursprung geben, die auf die Fichte zurückkehrt und hier Eier einer zweigeschlechtlichen Generation hervorbringt.

In seiner nächsten Arbeit spricht sich Dreyfus bereits in bestimmter Weise und zwar auf Grund morphologischer und biologischer Eigentümlichkeiten, für eine durch Migrationen vermittelte Übereinstimmung von *Ch. laricis* (auf der Lärche) mit *Ch. abietis* und *obtectus* aus. Den anderen Lärchen-*Chermes*, *Ch. hamadryas*, hingegen glaubte Dreyfus *Ch. strobilobius* Kalt. nahestellen zu können[37]).

Bald darauf gelang es den beiden genannten Autoren[38]), und später

37) Neue Beobachtungen bei den Gattungen *Chermes* L. und *Phylloxera* Boyer de Fonsc. Zool. Anz., 12. Jahrg., 1889, pp. 65—73.

38) Dreyfus, L. Zur Biologie der Gattung *Chermes* Hartig. Zool. Anz., 12. Jahrg., 1889, pp. 293—294. — Über die Phylloxerinen. Wiesbaden 1889. — Blochmann, F. Über die regelmäßigen Wanderungen der Blattläuse, speziell über den Generationszyklus von *Chermes abietis* L. Biol. Centralbl. Bd. IX, Nr. 9, 1889, pp. 271—284.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

hauptsächlich Cholodkovsky[39]), welcher seine Beobachtungen über die *Chermes*-Arten fast gleichzeitig mit ihnen (1887) begonnen hatte, die Eigentümlichkeiten in der zyklischen Fortpflanzungsweise der Gattung *Chermes* mit genügender Sicherheit aufzuklären. Auf Grund aller dieser Untersuchungen gestaltet sich die zyklische Fortpflanzungsweise der migrierenden *Chermes*-Arten nunmehr wie folgt.

Die ungeflügelten Fundatrices wachsen im Frühjahr auf den Knospen der Fichten verhältnismäßig rasch heran, wobei sie 3 Häutungen durchmachen, und legen hierauf große Eierhäufchen ab. Die aus letzteren hervorgegangenen Larven kriechen zwischen den Nadeln eines jungen Triebes herum, welcher bereits angefangen hat, sich zu einer Galle umzuwandeln, beginnen hier zu saugen, worauf sie sich zu Nymphen, und nachdem sie die sich öffnenden Gallen verlassen haben — zu geflügelten Weibchen verwandeln, wobei sie die vierte Häutung durchmachen. Gallen verschiedener Gestalt öffnen sich auch zu verschiedenen Zeiten. So öffnen sich die Gallen von *Ch. coccineus* Chol., *strobilobius* Kalt., *sibiricus* Chol. und *viridis* Ratz. in der Umgebung von St. Petersburg von Ende Juni (*Ch. sibiricus*) bis Mitte Juli (*Ch. viridis*), die Gallen von *Ch. abietis* Kalt. und *lapponicus* Chol. dagegen — von Anfang Juli bis Ende August. Aus den sich früh öffnenden Gallen erscheinen die geflügelten *Chermes*-Weibchen augenscheinlich mit nicht vollständig ausgereiften Eiern, indem sie dieselben nicht unter beliebigen Bedingungen und auch nicht an die Nadeln der Fichte ablegen, welche ihnen um diese Zeit schon nicht mehr genügende Nahrung liefern können. Alle diese geflügelten Individuen fliegen auf andere Coniferen hinüber: *Ch. coccineus* auf die Weißtanne, *Ch. sibiricus* auf die Arve, *Ch. viridis* und *strobilius* auf die Lärche, und legen hier, nach vorhergegangenem Saugen an den Nadeln, ihre Eier ab. Aus den Gallen der Fichte hingegen, welche sich von Mitte Juli bis Ende August öffnen, gehen Weibchen mit vollständig entwickelten Eiern hervor (so hat sich z. B. in den Eiern *Ch. abietis* nach Cholodkovsky bereits das Blastoderm gebildet); diese Eier können die Weibchen demnach unter beliebigen Bedingungen ablegen und nicht nur an Fichtennadeln, obgleich sie im Freien nach den Beobachtungen von Blochmann und Cho-

39) Cholodkovsky, N. Über einige *Chermes*-Arten. Zool. Anz., 1888, Nr. 270, pp. 45—48. — Noch einiges zur Biologie der Gattung *Chermes* L. Ibid. 1889, Nr. 299, pp. 60—64. — Zur Biologie und Systematik der Gattung *Chermes* L. Horae Soc. Ent. Ross., t. XXIV, 1889, pp. 386—420. — Zur Lebensgeschichte von *Chermes abietis* L. und *Chermes strobilobius* Kalt. Zool. Anz., 1894, Nr. 463, pp. 434—437. — Beiträge zu einer Monographie der Coniferenläuse. Horae Soc. Ent. Ross., t. XXX, 1896, pp. 1—102 und t XXXI, 1896, pp. 1—61. — Über den Lebenszyklus der *Chermes*-Arten und die damit verbundenen allgemeinen Fragen. Biol. Centralbl. Bd. XX, 1900, pp. 265—283.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

lodkovsky gerade ausschließlich hier abgelegt werden. Aus den an Fichtennadeln abgelegten Eiern von *Ch. abietis* und *lapponicus* schlüpfen Larven mit langer Rüsselborstenschlinge aus, welche auf Knospen hinüberkriechen, dort überwintern und sich im Frühjahr zu Fundatrices entwickeln.

Aus den Eiern dagegen, welche durch von der Fichte herübergewanderte geflügelte *Chermes*-Weibchen auf Zwischengewächsen abgelegt wurden, entwickeln sich Larven mit kurzer Rüsselborstenschlinge; dieselben saugen einige Zeit hindurch an den Nadeln, wo sie auch überwintern, oder aber sie verkriechen sich in die Risse der Rinde an Trieben und entwickeln sich im Frühjahr zu ungeflügelten Weibchen (*Fundatrices spuriae* nach Cholodkovsky). Letztere legen Eierhäufchen ab. Die aus diesen hervorgehenden Larven saugen entweder an der Rinde (*Ch. sibiricus* auf der Arve) oder auf den Nadeln (*Ch. viridis*, *strobilobius* auf der Lärche, *coccineus* auf der Weißtanne) und verwandeln sich hier mit der dritten Häutung alle (bei *Ch. viridis* und *sibiricus*) oder bei anderen Formen nur zum Teil in Nymphen mit Flügelanlagen; in letzterem Fall bleibt ein Teil in Gestalt ungeflügelter Weibchen zurück, welche fortfahren, sich weiter zu vermehren. Die Nymphen dagegen verwandeln sich mit der vierten Häutung zu geflügelten Sexuparen, welche Ende Mai und Anfang Juni auf die Nadeln der Fichte hinüberfliegen und hier ihre Eier ablegen, aus denen sich kleine ungeflügelte Männchen und geschlechtliche Weibchen entwickeln (dieselben besitzen, im Gegensatz zu *Phylloxera*, Rüssel). Die befruchteten Weibchen legen je ein Ei unter die Schuppen der Rinde oder auf die Rinde überhaupt ab. Aus diesen Eiern entwickeln sich gegen Ende des Sommers oder im Anfang des Herbstes die Larven der Fundatrices, welche im Frühjahr des nächsten Jahres die Bildung von Gallen hervorrufen. Der Zyklus von Generationen ist demnach in diesem Fall ein 2jähriger, die Gallen auf den Fichten werden in ein und derselben ununterbrochenen Reihe von Generationen erst über 1 Jahr, d. h. im dritten Jahr gebildet. Auf den Zwischengewächsen dagegen geht bei den *Chermes*-Arten, mit Ausnahme von *Ch. viridis* und *sibiricus* eine Spaltung des Zyklus vor sich, indem ein Teil der Individuen fortfährt, sich auf diesen Gewächsen fortzupflanzen, ein anderer Teil der Individuen aber, nach ihrer Entwickelung zu geflügelten Sexuparen, auf Fichten herüberfliegt und auf diese Weise die Fortpflanzung auf diese Hauptpflanze herüberträgt.

Dreyfus hatte schon im Jahre 1888 bei *Ch. hamadryas* und *laricis* und bei der 1. Generation von *Ch. abietis* 2 durch ihre Färbung voneinander verschiedene Serien unterschieden — eine gelbe resp. rote und eine grüne —, welche seiner Ansicht nach dadurch entstanden, dass bereits aus den Eiern ein und desselben

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Weibchens häufig verschieden gefärbte Nachkommen hervorgehen. Ähnliche Beobachtungen in Verbindung mit noch anderen von ihm angestellten bewogen Cholodkovsky, derartige Reihen als zu verschiedenen Arten oder Varietäten gehörig zu betrachten, weshalb er auch die Form *abietis* Kalt. (gelbe Form) von *viridis* Ratz. (grüne Form) unterscheidet und ebenso die Form *lapponicus* Chol. von der früheren Art *strobilobius* trennt: Die überwinternde Larve der Gallenerzeugerinnen ist bei *abietis* langgestreckt und gelb, bei *viridis* dagegen — breit oval und grün; die geflügelten Individuen sind in ersterem Fall hellgelb, in letzterem — rötlich-gelb oder fast rot; die von ersteren abgelegten Eier gelb, bei letzteren dagegen grün. Auf die verschiedene Länge der Rüsselborstenschlinge bei den Larven der echten (*abietis*) und der Pseudofundatrices (*viridis*) hat bereits Blochmann (1889) hingewiesen. Bei der Form *lapponicus* unterscheidet Cholodkovsky wiederum 2 Varietäten: var. *praecox* Chol., welche in morphologischer Hinsicht kaum von *Ch. strobilobius* Kalt. zu unterscheiden ist, und var. *tardus* Dreyf., deren geflügelte Weibchen dunkelrot sind und bei welchen das 4. Fühlerglied nicht länger, sondern kürzer als das 3. ist, während die von ihnen abgelegten Eier nicht nackt, sondern von einem weißen Flaum bedeckt sind. Die Gallen von *praecox* erreichen ihre Reife im Anfang des Sommers, die Gallen von *tardus* dagegen erst am Ende desselben. In Anbetracht der Ähnlichkeit zwischen *praecox* und *strobilobius* spricht Cholodkovsky sogar von biologischen oder physiologischen Spezies — Sorores, welche sich nur durch physiologische Eigentümlichkeiten voneinander unterscheiden[40]).

Allein gegenwärtig kann man sich meiner Ansicht nach noch nicht mit völliger Bestimmtheit dafür aussprechen, dass wir es im erwähnten Falle nicht etwa mit polymorphen Formen *abietis-viridis* und *strobilobius-lapponicus*, sondern vielmehr mit mehreren distinkten Arten zu tun haben. Direkte Versuche, welche die Unmöglichkeit des Übergangs einer Form in eine andere, ihr nahestehende, in einer Reihe von Generationen nachweisen würden, liegen ja nicht vor. Andererseits werden auch bei einigen anderen Pflanzenläusen je 2 gleichzeitig zur Entwickelung gelangende verschiedene Formen ungeflügelter oder geflügelter Weibchen unterschieden, welche jedoch eine gemeinsame Abstammung aufweisen. So entwickeln sich auf dem roten Hartriegel häufig gleichzeitig 2, durch Färbung und andere Merkmale gänzlich voneinander verschiedene Formen der *Schizoneura corni* Fabr.: die eine mit grünem Hinterleib ohne großen schwarzen Fleck, die andere dagegen mit großem schwarzen Fleck auf weißlich-grünem Hinterleib. Die auf den Hartriegel zurückkehrenden Sexuparen treten jedoch nur in dieser letzteren Form

40) Biol. Centralbl. Bd. XX, 1900, pp. 279—281.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

auf. An den Wurzeln von Gramineen trifft man in den Kolonien von *Tetraneura caerulescens* Pass. sowohl Weibchen mit 6gliedrigen Fühlern und zahlreich facettierten Augen, wie auch solche mit 5gliedrigen Fühlern und nur 3 Facetten der Augen an. Die geflügelten Emigranten von *Tetraneura ulmi* De Geer treten bisweilen in der Form *T. caerulescens* auf und ich vermutete anfänglich (1895/6, 1901), ich hätte es wirklich mit einer besonderen Art von der Ulme zu tun.

Auf der grünen Rinde junger Triebe der Lärche (*Larix europaea*) fand Cholodkovsky *Chermes*-Individuen, welche durch ihre gelblich-grüne Färbung und den Bau der Fühler *Ch. viridis* ähnlich sahen, und von ihm aus diesem Grunde *Ch. viridanus* benannt wurden. Anfang Juni entwickeln sich aus den überwinterten Larven dieser Form geflügelte parthenogenetische Weibchen, welche ihre Eier gleich hier auf den Nadeln der Lärche ablegen, wobei sie dieselben mit reichlichem weißem Flaum bedecken. Nach etwa 2 Wochen schlüpfen längliche, gelbliche Larven mit langer Rüsselborstenschlinge aus den Eiern aus und beginnen zuerst an den Nadeln zu saugen, worauf sie auf die Rinde übergehen und in deren Rissen überwintern, um im Frühjahr die jungen Triebe aufzusuchen. Hieraus ist zu ersehen, dass *Ch. viridanus* nur eine geflügelte Generation im Jahre aufweist. Cholodovsky vermutet, dass diese *Ch. viridanus* die zu einer selbständigen Art differenzierten ursprünglichen Übersiedler von *Ch. viridis* darstellen[41]).

Auf der Fichte sind noch Gallen von *Ch. orientalis* Dreyf. beschrieben worden, welche Art nach Dreyfus mit der auf der Rinde junger Zweige und Triebe der Kiefer lebenden *Ch. pini* Koch übereinstimmt und demnach mit letzterer in einen Generationszyklus gehört. Cholodkovsky hingegen vermutet, dass *Ch. pini* sich wenigstens in Wäldern des Nordens zu einer distinkten Art oder Varietät differenziert und dabei den Zusammenhang mit der Fichte eingebüßt hat[42]). Nach den Beobachtungen von Cholodkovsky gelangen bei *Ch. pini* im Frühjahr geflügelte Sexuparen zur Entwickelung, welche augenscheinlich auf die Fichte hinüberfliegen (doch sind die entsprechenden Gallen hier noch nicht aufgefunden worden). Ende Juni und Anfang Juli treten neue, an Größe die Sexuparen nur wenig übertreffende geflügelte Weibchen auf, welche ihre Eier jedoch an die Nadeln der Kiefer ablegen. Aus diesen Eiern entschlüpfen Larven mit langer Rüsselborstenschlinge, welche auf die Rinde übergehen und sich zu ungeflügelten oviparen Weibchen entwickeln[43]).

Auf der Rinde der Fichte lebt ein ungeflügelter *Chermes*, welcher mit der ungeflügelten Form von *Ch. pini* identisch ist; auf Grund dieser Übereinstimmung bezeichnet Cholodkovsky diese Form als *Ch. pini* var. *Ch. pineoides*[44]).

Unterfamilie Pemphiginae Mordw. 1. Gruppe Vacunina mit der Gattung *Vacuna* Heyd.; 2. Gruppe Schizoneurina: *Schizoneura* Hart., *Löwia* Licht. (*L. passerini* Sign.), *Colopha* Mon., *Paracletus?* Heyd., 3. Gruppe Pemphigina: *Pemphigus* Hart.,

41) Revue Russe d'Entomol. 1902, Nr. 3. Ebenso Zool. Anz. Bd. XXVI, 1903, p. 263.

42) Aphidol. Mitteil. Über das Erlöschen der Migration bei einigen *Chermes*-Arten. Zool. Anz. Bd. XXVII, 1904, pp. 471—479.

43) Zur Biologie der Kiefer-*Chermes*-Art. (Russisch.) Travaux de la Société des Naturalistes de St. Pétersbourg. Section de Zoologie, t. XXXIII, Lief. 1, 24. Okt. 1902.

44) Aphidol. Mitteil. 19. Zur Biologie von *Chermes pini* Koch. Zool. Anz., Bd. XXVI, 1903, pp. 250—263.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at
Tetraneura Hart., *Aploneura* Pass., *Pentaphis* Horv. und einige andere Gattungen. Den ersten Anstoß zu dem Studium der Migration bei der Unterfamilie der Pemphiginae hat, wie bereits weiter oben erwähnt wurde, Derbès durch seine Beobachtungen über die *Pemphigus*-Arten von *Pistacia terebinthus* und *lentiscus* gegeben (1869—1872).

Nach diesen Beobachtungen migrieren die erst in der 3. Generation auftretenden geflügelten Weibchen (die 2. Generation ist flügellos, unterscheidet sich aber durch verschiedene Merkmale von den Fundatrices) von Anfang August bis Ende Oktober von der Pistazie. Allein es gelang Derbès nicht, festzustellen, wohin diese Weibchen auswandern. In der ersten Hälfte des Mai kehren nun geflügelte Sexuparen auf die Zweige und Stämme dieser Bäume zurück, welche hier kleine ungeflügelte und eines Rüssels entbehrende geschlechtliche Individuen hervorbringen. Die befruchteten Weibchen sterben nach Derbès und J. H. Fabre noch mit den Eiern im Leibe ab (während bei den Pappeln — Ulmen — und anderen Pemphiginen die befruchteten Weibchen ihre Eier ablegen). Zum Frühjahr des darauffolgenden (3.) Jahres entschlüpfen diesen Eiern Fundatriceslarven, welche durch ihr Saugen Gallen an den sich entwickelnden Blättchen hervorbringen.

Im Jahre 1878 stellten Lichtenstein und Courchet fest, dass als Zwischengewächse, wenigstens bei *Aploneura* und einigen anderen Pemphiginen der Pistazie, Gramineen fungieren. Im Mai des genannten Jahres fand Lichtenstein auf Wurzeln von Gramineen geflügelte Sexuparen von *Aploneura*, was ihn denn auch dazu bewog, in Gemeinschaft mit Courchet Versuche einer Übersiedelung geflügelter Emigranten aus Gallen auf die Wurzeln der Gerste (*Hordeum vulgare*) vorzunehmen. Die geflügelten Emigranten setzten hier Junge ab und die aus letzteren hervorgegangenen ungeflügelten Weibchen brachten ihrerseits bereits nach etwa 14 Tagen wiederum Junge hervor. Im Freien hingegen fand Lichtenstein *A. lentisci* auf den Wurzeln von *Bromus mollis*. Sodann konnte Courchet durch seine Versuche mit Übersiedelungen anderer *Pemphigus*-Arten der Pistazien, und zwar *P. semilunaris* und *follicularis* auf Wurzeln von Gramineen feststellen, dass die Wurzel-(Übersiedler-)Generation auf den Wurzeln auch überwintert, was übrigens auch zu erwarten war, indem die Migration zu spät erfolgt, und die remigrierenden Sexuparen erst im nächsten Frühjahr zur Entwickelung gelangen.

Die remigrierenden Sexuparen der *Pemphigus*-Arten von *Pistacia* unterscheiden sich in mehr oder weniger beträchtlicher Weise von den Emigranten. So unterschied z. B. Lichtenstein[45]) 5 auf dem

45) Lichtenstein, J. Les pucerons du térébinthe. Feuille des Jeunes Naturalistes. 1880. Juni.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Terpentinbaum zurückkehrende Formen von Sexuparae, welche er provisorisch z. B. „*P. utriculoides*“ u. s. w., und zwar stets mit der Endigung „*oides*“ benannte, auf Grund ihrer mehr oder weniger großen Ähnlichkeit mit den geflügelten Emigranten desselben Baumes. Während alle emigrierenden Weibchen 6gliedrige Fühler besitzen, sind diese letzteren bei 2 von den 5 erwähnten „*oides*“-Sexuparae nach Lichtenstein und auch nach Derbès 5gliedrig.

Seine Studien über die Wurzelpemphiginen begann Lichtenstein im Jahre 1877 bereits in voller Erkenntnis der Migrationen bei den Pflanzenläusen, wobei er selbst einander ganz unähnliche Formen zueinander in Beziehung brachte, wie z. B. die Wurzelläuse *P. boyeri* Pass. (die *Tetraneura*-Art) mit *P. bursarius* L., welche Gallen auf den Trieben der Pappeln hervorbringt, ferner die Wurzelform *P. caerulescens* Pass., Übersiedlerform von *Tetraneura ulmi* De Geer, welche auf den Blättern von *Ulmus campestris* Gallen hervorbringen, mit *P. affinis* Kalt., welche unter den Blättern von *Populus nigra* und *pyramidalis* saugt[46]).

Im Jahre 1880 vermutete Lichtenstein, dass *Pemphigus bursarius* auf *Filago germanica* migriert, von wo er im August und später auf die Rinde der Pappeln zurückkehrt, wo die Remigranten denn auch ihre ungeflügelte und rüssellose geschlechtliche Nachkommenschaft zur Welt bringen, d. h. er vereinigte *P. bursarius* L. mit *P. filaginis* Boyer de Fonsc. = *gnaphalii* Kalt.[47]). Späterhin dagegen betrachtete er *Rhizobius sonchi* Pass.[48]) als die Zwischenform (Übersiedler) von *P. bursarius* und endlich (1886) glaubte er diese in *P. lactucarius* Pass.[49]) gefunden zu haben. Überhaupt gehören alle auf Pappeln Gallen erzeugenden Pflanzenläuse — mit Ausnahme von *P. spirothecae* Pass. — nach den Beobachtungen von Kessler[50]) und Lichtenstein[51]) u. a. m. migrierenden Arten an. Allein bis jetzt war deren ganzer Entwickelungszyklus mit Angabe der Zwischengewächse noch nicht mit genügender Sicherheit festgestellt worden. Endlich ist es mir in den Jahren 1906—1907 gelungen, die Migration von *Pemphigus affinis* Kalt. auf mehrere *Ranunculus*-Arten (*P. ranunculi* Kalt.), von *P. orato-oblongus* Kessl. (= *marsupialis* Courchet) auf *Filago* und *Gnaphalium* (*P. filaginis*

46) Anthogénésie chez les Pucerons souterrains des Graminées. Compt. rend. t. 84, 1877, pp. 1489—1491.

47) Compt. rend. t. 90, 1880, pp. 804—805; t. 91, 1880, pp. 339—340; t. 92, 1881, pp. 1063—1065.

48) Nouvelles observations sur les migrations des pucerons. Compt. rend. de la Soc. Entom. de Belgique, séance du 6. novembre 1880.

49) Pucerons du peuplier. Monographie. Montpellier 1886, pp. 27—28.

50) Die auf *Populus nigra* L. und *Populus dilatata* Ait. vorkommenden Aphidenarten. Kassel 1882.

51) Pucerons du peuplier. Montpellier 1886.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at
Boyer de Fonsc.) und von *P. pyriformis* Licht. auf *Lactuca* (*P. lactucarius* Pass.) festzustellen.

Indem ich die geflügelten remigrierenden *Pemphigus*-Sexuparae untersuchte, welche gegen Ende des Sommers und im Herbst auf die Rinde der Pappelstämme (*Populus nigra, pyramidalis* und *suaveolens?*) zurückkehren, erregten zwei Formen meine Aufmerksamkeit. Die eine derselben kommt dem Bau ihrer Fühler nach den geflügelten *P. bursarius* L. nahe und unterscheidet sich von ihnen nur dadurch, dass *P. bursarius* am Ende des 5. Fühlergliedes ein großes, fast viereckiges Riechgrübchen besitzt, während bei der nahestehenden Sexupare sich ein nur kleines Grübchen vorfindet; außerdem sind noch das 5. und 6. Fühlerglied etwas dicker als bei *P. bursarius*. Indem ich jedoch diese auf die Pappel remigrierenden Sexuparae mit den geflügelten Sexuparae von *P. filaginis* Boyer de Fonsc. = *gnaphalii* Kalt., welche sich auf *Gnaphalium* und *Filago* bereits im Juli entwickeln, verglich, fand ich, dass dieselben vollkommen miteinander übereinstimmten. Es stellte sich demnach heraus, dass die geflügelten Sexuparen von *P. gnaphilii* Kalt. (= *filaginis* Boyer de Fonsc.) in der Tat auf die Pappel herüberfliegen. Obgleich von allen Gallenerzeugern auf der Pappel gerade *P. bursarius* die größte Ähnlichkeit mit *P. gnaphalii* aufweist, muss ich hier doch den Umstand erwähnen, dass ich auf denjenigen Pappeln (ein Dorf im Gouv. Pskov und in Bjelowesh), auf welchen ich Sexuparae von *P. filaginis* gefunden hatte, niemals Gallen von *P. bursarius* beobachtete, welche sich lange Zeit hindurch auf den Zweigen erhalten können.

Von anderen Pflanzenläusen krautartiger Gewächse zeigt *P. lactucarius* Pass. (auf den Wurzeln von *Lactuca sativa, virosa, saligna* u. a. m.) nach dem Bau seiner Fühler zu urteilen, sogar noch mehr Ähnlichkeit mit *P. bursarius* als *P. filaginis,* und zwar erweist sich bei den geflügelten Sexuparen von *P. lactucarius* das 6. und 5. Fühlerglied als annähernd von der gleichen Dicke wie die entsprechenden Glieder von *P. bursarius,* während diese Glieder bei *P. filaginis* etwas dicker sind. (Schluss folgt.)

Emil v. Dungern u. Richard Werner: Das Wesen der bösartigen Geschwülste, eine biologische Studie.

(Aus dem Institute für Krebsforschung in Heidelberg.)
Leipzig, Akad. Verlagsgesellschaft 1907, gr. 8°, 159 S.

Die Verf. geben einen besonders auch den fernerstehenden Biologen empfehlenswerten Überblick über die Tatsachen und über die Theorien dieses schwierigsten Problems der ätiologischen Pathologie. Unparteiisch, nicht allzu ausführlich und doch klar werden die Ergebnisse der bisherigen Forschung dargelegt.

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. 747-767