

k. k. zoologischen Station in Triest meinen herzlichsten Dank abstatte.

Die histologische Untersuchung der Elytren hat Herr F. Kutschera übernommen und wird darüber a. a. O. berichten.

Beiträge zur Biologie der Pflanzenläuse, *Aphididae* Passerini.

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

(Schluss.)

Es ist bekannt, dass die überwinternden Knospen und blatttragenden Triebe in der ersten Zeit ihrer Entwicklung im Frühjahr ausschließlich auf Kosten des Reservemateriales wachsen, welches während des vorhergehenden Jahres in Gestalt fester organischer Verbindungen in den nicht dem Wachstum unterworfenen Teilen der Pflanze abgelagert wurde (hauptsächlich in dem Mark und den Markstrahlen, in den Zellen der Rinde, ebenso in gewissen Elementen des Holzkörpers und zwar der Wurzeln, des Stammes und der Äste; hierbei ist zu bemerken, dass Reservesubstanzen allerdings auch in den überwinternden Knospen abgelegt werden). Nach der Energie zu urteilen, mit welcher im Frühjahr die Prozesse des Wachstums neuer Triebe und Blätter wie auch der Stämme (in die Breite) vor sich gehen, muss man annehmen, dass um diese Zeit auch die Herbeischaffung des zum Wachstum notwendigen Materiales, in Gestalt gelöster organischer Substanzen, ebenso energisch vor sich geht; als Bahnen für die Fortbewegung dieser Substanzen dienen aber vorzugsweise die Siebröhren und das Phloëm überhaupt¹⁴). Da nun die Pflanzenläuse ihre Nahrung aus den Elementen des Phloëms beziehen, so folgt hieraus offenbar, dass im Frühjahr Nahrung für dieselben im Überflusse vorhanden sein muss und zwar die ganze Zeit hindurch, so lange das Wachstum der neuen Triebe und Blätter auf Kosten der Reservesubstanzen andauert.

Sobald jedoch die Blätter zur Entwicklung gelangen, beginnen sie selbst organische Substanzen hervorzubringen, welche teilweise zum weiteren Wachstum gewisser Teile der Pflanze verwendet werden, zum Teile aber von einem gewissen Zeitpunkte an in Gestalt von Reservesubstanzen für die Triebe des nächsten Jahres abgelagert werden, in jedem Falle aber sich von den Blättern aus nach anderen Teilen der Pflanze hin fortbewegen. Je intensiver die Produktion organischer Substanzen in den Blättern und überhaupt in den grünen Teilen der Pflanze vor sich geht, um so inten-

14) Pfeffer, W. Ibidem, pp. 591—592.

siver wird offenbar auch die Strömung dieser Substanzen in dem Phloëm erfolgen und um so günstiger werden sich dann auch die Ernährungsbedingungen für die Pflanzenläuse gestalten. Im Frühjahr sind aber die äußeren Bedingungen sehr günstig für eine intensive Produktion von organischen Substanzen in den Pflanzen, indem der Boden zu dieser Zeit bei genügender Wärme und mäßigem Sonnenlicht noch eine beträchtliche Menge Wassers enthält.

Im Sommer hingegen, und namentlich in dessen Mitte, wird die Produktion von organischen Substanzen schwächer und mit ihr auch die anderen vegetativen Prozesse, darunter auch das Strömen der plastischen Substanzen durch die Pflanze. So sammeln sich z. B. im Sommer die Reservesubstanzen für die Triebe des nächsten Jahres im Verlaufe eines verhältnismäßig langen Zeitraumes an, wie dies schon aus den Angaben von Hartig¹⁵⁾ hervorgeht, demnach also sehr langsam; im Frühjahr dagegen werden diese Reservesubstanzen in verhältnismäßig kurzer Zeit aufgebraucht. Die hauptsächlichsten Gründe dafür, weshalb in der Mitte des Sommers eine Abschwächung der vegetativen Prozesse in den Pflanzen erwartet werden muss, sind in der relativen Trockenheit der Luft und des Bodens sowie in der verhältnismäßig hohen Temperatur zu suchen. Gerade durch das Zusammentreffen dieser Bedingungen werden die Wechselbeziehungen zwischen der Aufnahme des Wassers durch die Wurzeln und das Verdunsten desselben durch die Blätter zugunsten dieser letzteren Erscheinung beeinträchtigt, was seinerseits zu einer Abschwächung der assimilierenden Tätigkeit der Blätter führen muss. Aber auch abgesehen hiervon „verstärkt sich sogar unter unveränderten äußeren Bedingungen die Transpiration bei mäßig oder stark ausdünstenden vegetativen Trieben holzartiger Gewächse in viel rascherer Progression als die Fähigkeit des Stammes und der Wurzel, Wasser aufzunehmen und weiterzuleiten; von einem gewissen Zeitpunkte angefangen kann daher dem Triebe so viel Wasser zugestellt werden, wie viel er durch die rasche Ausdünstung verliert“; diese Erscheinung führt zu einer Verkürzung der Internodien, zu einer Schwächung und völligem Stillstande der Blattentwicklung und endlich zu der Vollendung des Wachstums des Zweiges¹⁷⁾. Allein die erhöhte Temperatur des Sommers verursacht außerdem auch noch ein Austrocknen des Bodens, welcher nicht nur ärmer an Wasser wird, sondern auch alle in denselben gelangenden Wasserteilchen fest in sich zurückhält¹⁸⁾. Bei unge-

15) Vgl. Pfeffer, W. Pflanzenphysiologie. Bd. I, 2. Aufl., p. 619.

16) Vgl. Sachs, J. Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. 2. Aufl., Leipzig 1887, pp. 202, 204—205. — Pfeffer, W. loc. cit., Bd. I, pp. 147—148.

17) Wiesner, J. Die Biologie der Pflanzen. Übers. i. d. Russ. St. Petersburg 1892, p. 37; ebenso 51—52, 59—63.

18) Pfeffer, W. loc. cit., p. 147.

nügender Zufuhr an Wasser muss die Pflanze gleichzeitig auch einen Mangel an jenen mineralischen Substanzen verspüren, welche gleichzeitig mit dem Wasser in die Pflanze übergehen. Da nun das Wasser und die mineralischen Substanzen des Bodens obliquatorische Bestandteile darstellen, aus denen die Pflanze in Verbindung mit der Kohlensäure der Luft ihre plastischen Substanzen aufbaut, so folgt ohne weiteres, dass die Produktion dieser plastischen Substanzen im Sommer nachlassen muss und hiermit auch deren Strömung innerhalb der Pflanze. Allein die Pflanze produziert im Sommer nicht nur weniger plastische Substanzen, sondern sie verbraucht bei einer gewissen mehr oder weniger hohen Temperatur auch mehr organische Substanz als sie aus der Kohlensäure und dem Wasser zu assimilieren imstande ist. Und zwar werden bei mehr oder weniger erhöhter Temperatur die Wechselbeziehungen zwischen der Assimilierung der Kohlensäure durch die Pflanze und deren Ausscheidung bei der Atmung zugunsten dieser letzteren Erscheinung beeinträchtigt, und dies in um so höheren Maße, je höher die Temperatur steigt¹⁹⁾. Eine schwache Produktion organischer Substanzen unter gleichzeitigem mehr oder weniger beträchtlichem Verluste derselben bei der Atmung muss nun naturgemäß zu einer Abschwächung oder gar zur vollständigen Unterbrechung in der Fortbewegung der organischen Substanzen durch die Pflanze führen. Dieser Umstand kann seinerseits wiederum zu einer Verdickung der Zellwände bei den zur Leitung der plastischen Substanzen dienenden Elementen führen (wenn die erhöhte Strömung dieser Substanzen einer Überführung der Zellwandsubstanzen in quellbare oder lösliche Substanzen befördern kann). Durch alle diese soeben erwähnten Umstände wird denn auch augenscheinlich die Erscheinung hervorgerufen, dass in gewissen Gegenden im Hochsommer, wenn die Witterung nicht übermäßig feucht ist, die Bäume und Sträucher infolge mangelnden Grundwassers einer anormalen und vorzeitigen Blattdürre anheimfallen, wie dies von Kraus für Erlangen und Halle mitgeteilt wurde²⁰⁾.

Alles dieses beweist zur Genüge, dass die Ernährungsbedingungen für die Pflanzenläuse im Sommer und namentlich in der Mitte desselben auf holzartigen Gewächsen sich überhaupt mehr oder weniger ungünstig gestalten müssen, wenngleich dies nicht nur für Pflanzen verschiedener Arten, sondern selbst für solche von ein und derselben Art nicht in gleichem Maße der Fall sein wird, wenn dieselben nur verschiedenen Bedingungen der Beleuchtung, Temperatur, Feuchtigkeit, endlich der Zusammensetzung und Eigenschaften des Bodens unterworfen sind. Nur durch ungünstige Ernährungsbedingungen

19) Pfeffer, W. loc. cit., p. 321.

20) Kraus, G. Einige Bemerkungen über die Erscheinung der Sommerdürre unserer Baum- und Strauchblätter. Bot. Ztg., 1873, pp. 402, 419.

lässt sich die sofort in die Augen fallende Abnahme in der Vermehrung der Pflanzenläuse im Sommer auf vielen holzartigen Gewächsen ohne weiteres erklären, worauf schon weiter oben hingewiesen wurde. Durch dieselbe Ursache werden auch die Migrationen der Pflanzenläuse auf Zwischengewächse (d. h. hauptsächlich auf krautartige Gewächse) hervorgerufen.

Wir haben bereits oben darauf hingewiesen, dass auf holzartigen Gewächsen gegen Sommer und während des Sommers selbst auch die Größe der ungeflügelten wie auch der geflügelten parthenogenetischen Weibchen eine geringere wird. Allein in diesem Falle spielt nicht allein die Verschlechterung der Ernährungsbedingungen, sondern auch die mehr oder weniger hohe Sommertemperatur eine gewisse Rolle.

Die Temperatur muss auf die Pflanzenläuse, in ihrer Eigenschaft als kaltblütige Tiere, einen mehr oder weniger direkten Einfluss ausüben: bei Erniedrigung der Temperatur werden die vitalen Funktionen des Pflanzenlausorganismus herabgesetzt und bei genügend niederer Temperatur verfallen die Pflanzenläuse in Erstarrung, aus welcher sie durch Erhöhung der Temperatur wieder erweckt werden können²¹⁾. Die bisweilen im Frühjahr eintretende langsamere Entwicklung der Fundatrices lässt sich wiederum durch eine Erniedrigung der Temperatur erklären, welche zeitweilig, die Lebenstätigkeit des Organismus der Pflanzenläuse bis auf ein Minimum herabsetzend, auch deren Entwicklung hemmt, obgleich dieser Umstand natürlich nicht verhindern kann, dass Fundatrices eine beträchtliche Größe erreichen. Umgekehrt werden durch eine Erhöhung der Temperatur auch die vitalen Funktionen des Organismus der Pflanzenläuse erhöht und wenn gleichzeitig auch die Befähigung des Tieres zur Aufnahme von Nahrung aus der Pflanze und zu einer darauffolgenden Assimilierung derselben in gleichem Maße erhöht wird, so werden wir auf eine rasche und beträchtliche Entwicklung und Vermehrung der Pflanzenläuse rechnen können. Bei einer gewissen Höhe der Temperatur kann es sich jedoch erweisen, dass die Menge von Nahrung der erhöhten Lebenstätigkeit der Läuse nicht entspricht und zwar selbst dann, wenn die Menge von Nahrung eine unveränderte bliebe; dabei sind aber die Ernährungsbedingungen für die Pflanzenläuse auf holzartigen Gewächsen im Sommer nicht nur nicht die gleichen wie im Frühjahr, sondern sie werden sogar noch beträchtlich ungünstiger. Das Ergebnis einer gemeinsamen gleichzeitigen Einwirkung mehr oder weniger hoher Temperatur und ungünstiger Ernährung muss denn auch in einer geringeren Größe der parthenogenetischen Weibchen wie auch in

21) Kyber, J. Einige Erfahrungen und Bemerkungen über Blattläuse. Ger-mar's Magazin der Entomologie. T. I, T. 2, 1815 und andere Autoren.

einer herabgesetzten Reproduktionsfähigkeit derselben seinen Ausdruck finden. Gleichzeitig verhindert auch die hohe Sommer-temperatur die Entwicklung einer zweigeschlechtigen Generation von Pflanzenläusen, indem sie augenscheinlich ähnlich wie die reichliche Nahrung auf den in der Entwicklung begriffenen Organismus wirkt.

Allein die Pflanzenläuse zeigen sogar zu ein und derselben Zeit und auf ein und derselben Pflanzenart ein verschiedenes Verhalten in Abhängigkeit davon, wie sich die Ernährungsbedingungen in jedem einzelnen Falle für sie gestalten. So werden z. B. die jungen und saftigeren Pflanzen und namentlich deren Endtriebe den alten Pflanzen und älteren Pflanzenteilen vorgezogen, wie dies u. a. bei *Aphis mali* Fabr. zu beobachten ist, welche nur selten und ungern alte Apfelbäume heimsucht und namentlich im Sommer nur sehr selten auf solchen Bäumen anzutreffen ist, während junge Pflänzlinge stark von dieser Art zu leiden haben. An *Lachnus fasciatus* Kalt. habe ich im September 1894 in Warschau beobachten können, dass die oviparen (geschlechtlichen), an den Zweigen starker und großer Fichten saugenden Weibchen eine bedeutendere Größe erreichen (und zwar von 3 – 4 und sogar $4\frac{1}{2}$ mm), als die gleichzeitig an den Zweigen kleiner und hingfälliger, von *Chermes*-Arten stark geschwächer Fichten saugenden Weibchen (deren Größe nur $3\text{—}3\frac{1}{4}$ mm betrug). An den Blättern der Rotbuche (*Fagus sylvatica*) fand ich Anfang Juli (a. St.) 1896 in dem feuchten Oizowtale (Gouv. Kieletz) ungeflügelte Individuen (Larven und Imagines) verschiedener Größe, aber auch Nymphen und geflügelte Weibchen von *Phyllaphis fagi* L., während um dieselbe Zeit im Warschauer botanischen Garten nur Larven und kleine ungeflügelte Weibchen dieser Art anzutreffen waren. Auf einem Hartriegelstrauch in Warschau (im Hofe der Universität) entwickeln sich alljährlich vom Frühjahr an nur Fundatrices und die zweite, geflügelte Generation (beider Formen)²²⁾, welche letztere denn auch in vollem Bestande migriert, so dass auf diesem Hartriegel die Pflanzenläuse verhältnismäßig schon sehr früh verschwinden. Der erwähnte Hartriegelstrauch zeichnet sich u. a. auch dadurch aus, dass seine Blätter sehr bald hart werden und dass der Strauch selbst verhältnismäßig früh zu blühen anfängt. Auf anderen Hartriegelsträuchern aber, in verschiedenen Gärten und Parks, entwickeln sich in der zweiten und sogar in den nachfolgenden Generationen neben geflügelten Weibchen auch noch ungeflügelte (mit sechsgliedrigen Fühlern und zahlreich fazettierten Augen); auf einigen jungen und zarten Hartriegelsträuchern dagegen, welche im Schatten wachsen und spät oder gar nicht blühen, vermehren sich die Pflanzenläuse,

22) Vgl. diese Zeitschrift, Bd. 27, 1907, pp. 787—789.

namentlich an den Spitzen der jungen Triebe, bis zur Mitte Juli, wobei die ganze Zeit über sowohl Nymphen und geflügelte Weibchen (beider Formen zusammen oder in verschiedenen Kolonien) als auch ungeflügelte Weibchen nebeneinander angetroffen werden können. Allerdings ist es schwer, solche späte Kolonien von *Schizoneura corni* aufzufinden, da dieselben verhältnismäßig selten sind.

Ähnliche Erscheinungen lassen sich auch bei einigen anderen Arten von Pflanzenläusen konstatieren. *Aphis evonymi* migriert überhaupt im Verlaufe eines verhältnismäßig langen Zeitraumes sogar von ein und demselben Exemplare des Spindelbaumes (*Eronynmus europaea*) aus. So fährt z. B., nachdem ein beträchtlicher Teil der Läuse schon Ende Mai (a. St.) von dem Spindelbaume ausgewandert ist, ein gewisser Teil derselben immer noch fort sich auf denselben Sträuchern bis zum Juli und auch noch später bald hier — bald da noch weiter fortzupflanzen. Kaltenbach²³⁾ hat Pflanzenläuse dieser Art auf dem Spindelbaume noch bis in den August hinein gefunden, während dieselben nach Bonnet bereits anfangs Juli nicht einmal mehr an den saftigen Trieben saugen wollten, welche er ihnen anbot; zu derselben Zeit beobachtete letztgenannter Forscher, dass die erwachsenen Weibchen der vierten und fünften Generation ihren Dimensionen nach mehr als doppelt so klein waren, wie die Weibchen der ersten und zweiten Generation (seine Aufzuchtversuche begann Bonnet am 6. Juni, demnach bei weitem nicht von den Fundatricesweibchen angefangen²⁴⁾). Auf verschiedenen Rebsorten zeigt die Gallenreblaus sogar in Amerika ein verschiedenes Verhalten. Nach Riley gedeiht dieselbe vorzugsweise auf *Vitis riparia*, obgleich sie auch auf anderen Sorten gefunden wird; auf gewissen Sorten jedoch, namentlich auf *labrusca*, tritt sie dagegen fast nie auf²⁵⁾.

Ganz besonders auffallend macht sich die Abhängigkeit zwischen der Verschlimmerung der Ernährungsbedingungen und den Migrationen bei den Gallenläusen bemerkbar, indem schon das Sichöffnen der Gallen an und für sich eine Folge von beginnendem Vertrocknen und Absterben darstellt, welches erst einige Zeit nach dem Ausschlüpfen der Läuse aus den Gallen endigt. So sind z. B. die auf der Ulme vorkommenden Gallen von *Tetraneura ulmi* (*caerulescens*) im August schon trocken, hart und schwarz (in der Umgebung von Warschau öffnen sich diese Gallen von Mitte Juni (a. St.) an bis zum Ende dieses Monats). Außerdem entwickeln sich meinen Beobachtungen nach bei *Tetraneura ulmi* in den größeren Gallen auch

23) Monographie der Familie der Pflanzenläuse. Aacheu 1843, p. 80.

24) Bonnet, Ch. Oeuvres d'Histoire naturelle et de Philosophie. T. 1, Traité d'Insectologie. Neuchatel 1779, 1-ère partie. Observ. IV, pp. 56—59.

25) Riley, C. V. Über dem Weinstock schädliche Insekten. Heidelberg 1878, pp. 10—11.

größere Nymphen und geflügelte migrierende Weibchen, in den kleineren Gallen dagegen umgekehrt kleinere Exemplare, welche auch eine geringere Zahl von Nachkommen zur Welt bringen. Die größeren geflügelten Weibchen (aus den größeren Gallen) besitzen eine Länge von bis zu 2,00 mm, die kleineren Weibchen dagegen (aus den kleineren Gallen) nur eine solche von 1,44—1,50 mm. Die kleineren Gallen werden hauptsächlich in dem Falle gebildet, wenn deren viele an einem Blatte sitzen, und zwar zu 20—40 nebeneinander. In der gleichen Weise enthalten bei *Phylloxera vastatrix* in den Gallen auf den Blättern amerikanischer Rebsorten die erwachsenen, Ende Juli erbeuteten Weibchen, welche bereits eine große Zahl von Eiern abgelegt haben, nach Balbiani, aus 20 Eiröhren bestehende Ovarien, während Weibchen, welche im Juli als Larven auf die Blätter einheimischer Rebsorten herübersetzt wurden und auf diesen ebenfalls Gallen gebildet hatten (offenbar infolge schlechterer Ernährungsbedingungen) reduzierte Ovarien besaßen: das eine Weibchen hatte bis zu sechs Röhren, ein anderes neun funktionierende und eine große Anzahl nicht funktionierender; ein drittes Weibchen dagegen wies zwar keine Reduktion der Eiröhren auf, allein das Ovar war in seiner Entwicklung hinter dem Ovar der Larve zurückgeblieben, so dass viele Eiröhren sich später als reduziert erwiesen haben würden²⁶⁾.

In den Gallen erleiden die in Blättern, an Blattstielen und an Trieben in normaler Weise verlaufenden vegetativen Prozesse eine Abänderung; infolgedessen können einerseits die Ernährungsbedingungen für die Pflanzenläuse sich einigermaßen günstiger gestalten, während diese günstigeren Bedingungen sich andererseits mehr oder weniger lange Zeit hindurch hinausziehen können. In der Tat kann die Entwicklung der *Chermes*-Läuse der zweiten Generation auf der Fichte nur dank der Bildung von Gallen bis zum Ende des Augusts andauern, obgleich diese Entwicklung allerdings nur außerordentlich langsam vor sich geht; auf den Nadeln der Fichte dagegen würden die *Chermes*-Läuse schon von der zweiten Hälfte des Juni (a. St.) angefangen nicht mehr saugen können, da die Nadeln zu dieser Zeit fest und hart wurden. Und in der Tat saugen die aus den Gallen ausschlüpfenden geflügelten *Chermes*-Läuse um diese Zeit nicht an den Nadeln der Fichte, sondern sie fliegen, wenn sie mit noch unreifen Eiern die Gallen verlassen haben, auf die Nadeln anderer Koniferen, wie z. B. der Lärche, der Weißtanne, der Zeder über, wo die Nadeln an und für sich zarter sind als auf der Fichte (besonders bezieht sich dies auf die Lärche). An der äußeren Oberfläche der Gallen von *Chermes strobilobius* kann man im Sommer

26) Balbiani, G. Le *Phylloxera* du chêne et le *Phylloxera* de la vigne. Paris 1884, pp. 32—33.

häufig Larven dieser Art finden, welche nur sehr selten das Stadium der Nymphe erreichen, während die innerhalb der Gallen wohnenden Läuse sämtlich auswachsen und sich zu Nymphen verwandeln. Cholodkovsky konnte sich davon überzeugen, dass diese äußeren Larven meist schon nach der ersten oder zweiten Häutung absterben und nur äußerst selten das Stadium einer Nymphe erreichen²⁷⁾. Es liegt klar zutage, dass die inneren und die äußeren Bewohner der Gallen gänzlich verschiedene Ernährungsbedingungen vorfinden und an den Nadeln der Fichte Mitte Sommer überhaupt nicht saugen.

Erblickt man die Ursache der Migration der Pflanzenläuse von den Hauptgewächsen in einer Abschwächung der Zirkulation der plastischen Substanzen innerhalb der Pflanze, so könnte man vermuten, dass, wenn im Sommer neue, junge Triebe an den Hauptgewächsen auftreten, dieselben den Pflanzenläusen augenscheinlich fast die gleichen Ernährungsbedingungen darbieten müssten wie im Frühjahr, und dass die Läuse, wenn man sie um diese Zeit von den Zwischengewächsen auf solche frische Triebe herübersetzt, an denselben saugen, sich entwickeln oder fortpflanzen müssten. Die von mir in dieser Richtung angestellten Versuche ergaben jedoch für *Aphis avenae* Fabr. (eine Übersiedlerform von *padi* L.), *A. farfarae* Koch (= *piri* Koch), *Schizoneura venusta* Pass. (= *corni* Fabr.) ein negatives Resultat. Ein positives Ergebnis erzielte ich nur bei meinen Versuchen mit der Überführung von *Aphis papyaveris* Fabr. und *A. rumicis* L. (beides Übersiedlerformen von *A. evonymi* Fabr.) von verschiedenen krautartigen Gewächsen auf die Blätter des Spindelbaums (*Evonymus europaea*): die Läuse begannen hier in der Tat zu saugen und sich fortzupflanzen. Obgleich die Bildung von Gallen durch *Phylloxera vastatrix* auf den Blättern der Weinrebe im Laufe des ganzen Sommers vor sich gehen kann, so gelingt es doch nicht immer, durch junge Wurzelläuse der Rebenphylloxera eine Gallenbildung hervorzurufen. Riley gelang es einstmals, im Winter auf einem jungen *Clinton*-Stocke die Bildung von Gallen durch junge Wurzelläuse herbeizuführen²⁸⁾. Auch Balbiani²⁹⁾ ist es gelungen, ein positives Resultat zu erzielen, indem in trockener Luft an Wurzeln erzeugene Läuse, nachdem sie auf Blätter gesetzt wurden, auf denselben auch saugten und sich fortpflanzten, und zwar vielleicht aus dem Grunde, weil die Blätter, auf welche sie gesetzt wurden, schon entwickelt waren.

Das Misslingen derartiger Versuche kann entweder dadurch erklärt werden, dass die im Frühjahr herrschenden Bedingungen in der Vegetation der Pflanzen sich im Sommer eben nicht wieder-

27) Beiträge zu einer Monographie der Koniferenläuse. Horae Soc. Entom. Ross. XXXI, pp. 23—24.

28) Riley, Ch. loc. cit., p. 17.

29) Compt.-rend. Acad. sc., Paris 1873, 6 octobre.

holen, oder aber vielmehr durch den Umstand, dass sich bei den migrierenden Pflanzenläusen mit der Zeit eine weitgehende Spezialisierung der einzelnen Generationen und Formen herausgebildet hat, infolge deren die Zwischengenerationen sich nur wenig an das Saugen auf den Hauptgewächsen anpassen können.

Wir haben schon darauf hingewiesen, dass zum Herbste auf vielen baumartigen Gewächsen eine Zunahme in der Vermehrung der Pflanzenläuse zu beobachten ist, ebenso dass um diese Zeit (bisweilen auch schon von Mitte Juli an) die Läuse von den Zwischengewächsen auf die (holzartigen) Hauptgewächse überfliegen. Diese Erscheinung weist darauf hin, dass von diesem Zeitpunkte an die Ernährungsbedingungen auf den Hauptgewächsen, im Vergleiche zu der vorangehenden Zeitperiode, sich etwas günstiger gestaltet haben. Wir wollen uns nunmehr klar machen, welche dementsprechende Veränderungen gegen das Ende des Sommers hin in der Vegetation der holzartigen Gewächse eintreten können.

Es erscheint sehr wahrscheinlich, dass gegen den Herbst zu, mit der Abnahme der Wärme und der Zunahme in der relativen Feuchtigkeit der Erde und der Luft, gleichzeitig auch die Vegetationsbedingungen der holzartigen Gewächse günstiger werden und gleichzeitig auch die Zirkulation der plastischen Substanzen an Intensität zunimmt; diese letzteren werden nunmehr bei dem Aufhören des Wachstums der vegetativen Organe und der Entwicklung der Früchte hauptsächlich in verschiedenen Organen der Pflanze als Reservematerial für die Triebe und Blätter des nächsten Jahres abgelegt. Noch später, vor dem Abfallen der Blätter, muss sich das Strömen der plastischen Substanzen noch verstärken, indem die Blätter nunmehr nicht nur von den Produkten der Assimilation, sondern auch noch von dem Inhalt ihrer Zellen befreit werden, so dass im Herbste, nach dem Ausdrücke von Sachs, nur noch das befreite oder entleerte Zellgerüst der Blätter von den Bäumen abfällt³⁰). Riesmüller hat die Translokation der mineralischen wie auch der organischen Verbindungen an den Blättern von *Fagus silvatica* in andere Teile der Pflanze beobachtet, wobei es sich herausstellte, dass das Gewicht der trockenen Blattsubstanz herabgesetzt wird, obgleich die Menge von Fettkörpern, Kalk, Magnesia, Kieselsäure und Zellulose in den Blättern um diese Zeit zunimmt; die Abnahme des Gewichtes erfolgt dagegen auf Kosten von stickstofffreien Extraktivstoffen, Eiweißkörpern, Kali und Phosphorsäure³¹).

Mit der Verbesserung der Ernährungsbedingungen nimmt auch die Vermehrung der Pflanzenläuse an Intensität zu. So beginnen

30) Sachs, J. Entleerung der Blätter im Herbst. Flora, 1863, Nr. 13 u. 14. Ebenso: Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. 2. Aufl., Leipzig 1887, p. 313.

31) Zitiert nach Famintzyn, A. Lehrbuch der Physiologie der Pflanzen (Russ.) St. Petersburg 1887, p. 261.

die geflügelten Sommerweibchen von *Drepanosiphum platanoides* Schr. schon von Mitte Juli (a. St.) an, gewisse Jahre aber auch später, unter den Blättern von *Acer pseudoplatanus* Larven abzulegen, während sie sich früher fast gar nicht fortpflanzen; Ende August und im September bemerkt man dagegen unterhalb der Blätter der genannten Ahornart bereits eine ganz beträchtliche Anzahl von Pflanzenläusen und zwar von verschiedenem Alter. Ebenso beginnen von der zweiten Hälfte des Sommers an auch die Larven der dritten Generation von *Chaitophorus aceris* Koch und *Ch. testudinatus* Thornton zu wachsen und ebenso nimmt um diese Zeit auch die Vermehrung von *Ch. lyropictus* Kessler an Intensität zu. Im September dagegen, oder schon gegen Ende August (a. St.), kann man eine verstärkte Vermehrung vieler anderer Pflanzenlausarten bemerken, wie z. B. von *Aphis mali* Fabr., *A. viburni* Scop., *Rhopalosiphum berberidis* Kalt., *Phyllaphis fagi* L., *Schizoneura lanigera* Hausm., *Phylloxera quercus* Boyer de Fonsc. Gegen Ende des Sommers treten auch für die migrierenden Pflanzenläuse günstigere Ernährungsbedingungen auf den holzartigen Gewächsen ein, so dass dieselben nunmehr beginnen, von den Zwischengewächsen hierher überzusiedeln. Bei den migrierenden Arten der Gruppe Aphidina saugen auf den Hauptgewächsen die geflügelten Sexuparae und die geflügelten Männchen, welche ebenfalls von den Zwischengewächsen hierher herüberfliegen; bei *Schizoneura corni* saugen ebenfalls geflügelte Sexuparae, ebenso auch kleine ungeflügelte geschlechtliche Individuen. Bei anderen migrierenden Arten der Unterfamilie Pemphiginae dagegen saugen die auf die Hauptgewächse herübergeflogenen Sexuparae hier nicht mehr, sondern legen unmittelbar auf der Rinde der Stämme und Äste rüssellose Larven geschlechtlicher Individuen ab.

Um die Zeit, wo die Pflanzenläuse an die Hauptgewächse zurückkehren, gelingen auch die Versuche mit der Überführung geflügelter Läuse (und deren Nymphen) von den Zwischengewächsen auf die Hauptgewächse. Entsprechende Versuche habe ich mit *Aphis padi* (*avenae*), *A. piri* (*farfarae*), *A. crataegi* (*ranunculi*), *Rhopalosiphum ribis* Buett. (*lactucae* Kalt.), *Schizoneura corni* (*venusta*) ausgeführt. Allein ungeflügelte parthenogenetische Weibchen, welche von den Zwischengewächsen genommen werden, verhalten sich den Hauptgewächsen gegenüber in anderer Weise als die geflügelten Sexuparae und deren Nymphen. So habe ich z. B. nicht bemerkt, dass ungeflügelte Weibchen von *Sch. venusta*, welche von den Wurzeln von Gramineen genommen wurden, längere Zeit hindurch unter den Blättern des Hartriegels gesaugt hätten: entweder zerstreuten sie sich, oder aber, wenn sie zusammen blieben, so legten sie keine Nachkommenschaft ab; einmal krochen sie auf dem in ein Glas mit Wasser gestellten Hartriegeltrieb fast bis zur Wasser-

oberfläche herab und begannen hier am Triebe zu saugen. Auf die Blätter der Vogelkirsche herübergesetzte ungeflügelte Weibchen von *Aphis avenae* saugen dagegen mehr oder weniger gerne auf diesen Blättern, doch habe ich eine Ablagerung von Nachkommen hier nicht bemerken können. Dieser Umstand beweist auf das deutlichste, dass bei den migrierenden Pflanzenläusen eine scharf ausgesprochene Teilung der Arbeit zwischen den verschiedenen Formen der Individuen oder aber zwischen den verschiedenen Generationen eingetreten ist.

Zum Sommer fliegen die migrierenden Pflanzenlausarten auf verschiedene krautartige Gewächse über (und zwar bald an deren oberirdische, bald an deren unterirdische Teile); seltener wandern dieselben auf die Wurzeln holzartiger Gewächse über. Aus welchem Grunde die krautartigen Gewächse im Sommer den Läusen günstigere Existenzbedingungen bieten als die holzartigen, ist im allgemeinen schwer zu entscheiden. Offenbar spielen hier die Eigentümlichkeiten des Baues und der Vegetation der Kräuter eine große Rolle. Sehr viele krautartige Gewächse, namentlich die als Zwischengewächse dienenden, entwickeln sich erst nach den holzartigen, so dass vor ihrer Entwicklung oder noch bevor sie erschienen sind, auf den holzartigen Gewächsen bereits eine oder zwei Generationen von Pflanzenläusen zur Entwicklung gelangen. Mir schien die Frage von besonderem Interesse, ob die Fundatricesweibchen auf den Zwischengewächsen saugen können; für viele Arten migrierender Pflanzenläuse konnten diesbezügliche Versuche jedoch nicht ange stellt werden, weil zur entsprechenden Zeit noch keine passenden Zwischengewächse aufzufinden waren.

Auf vielen krautartigen Gewächsen leben gewisse Arten von Pflanzenläusen beständig (ohne von holzartigen Gewächsen hierher zu migrieren). Zum Herbste oder am Ende des Sommers werden von den geschlechtlichen Weibchen solcher Läuse Eier auf die Blätter, Stiele oder Früchte abgelegt, und diese Eier überwintern an den betreffenden vertrockneten und abgestorbenen Pflanzenteilen (hierher gehören *Siphonophora ulmariae* Schr. (= *pisi* Kalt.), *S. millefolii*, *S. cerealis* (= *granaria*), *Myzus absinthii*, *Aphis brassicae*, *A. plantaginis*, *Sipha glyceriae* u. a. m.). Entsprechend dem verhältnismäßig späten Auftreten dieser Kräuter erscheinen aber auch die Pflanzenläuse erst sehr spät auf denselben. So kann man z. B. in der Umgebung von Warschau in gewissen Jahren Mitte April nur sehr wenige kleine, eben hervorgewachsene Stengel von *Tanacetum vulgare*, *Urtica dioica*, *Capsella bursa-pastoris* antreffen, während die Stengel von *Artemisia absinthium*, *A. vulgaris*, *Cichorium intybus*, *Chenopodium* und *Carduus* noch später auftreten, z. T. erst gegen Anfang Mai (a. St.). (*Filago* und *Gnaphalium* erscheinen erst während dieses Monats. Auch die Pflanzenläuse erscheinen auf diesen

Gewächsen erst Ende April oder im Mai [a. St.] Auf künstliche Weise lässt sich die Entwicklung der Fundatrices solcher Pflanzenlausarten aus den überwinterten Eiern natürlich beschleunigen. So habe ich z. B. in Warschau Mitte März (a. St.) des Jahres 1904 Erbsensamen in einen im Zimmer stehenden Blumentopf gesteckt und legte auf die etwas hervorgewachsenen Erbsenpflänzchen am 26. März (a. St.) vertrocknete Blätter und Stengel von *Lathyrus ensifolius* mit darauf überwinterten Eiern von *Siphonophora ulmariae* (*pisi*); Larven von Fundatrices waren auf den jungen Gipfelblättern der Erbsen schon am 31. März und am 1. April (a. St.) zu sehen. Indem ich im Jahre 1899 im Warschauer botanischen Garten, vom 24. April (a. St.) angefangen, die Pflanzen sorgfältig untersuchte, fand ich erst am 12. Mai eine kleine Kolonie von *Myzus tanacetii* auf jungen Stengeln von *Tanacetum vulgare*, sodann am 18. Mai an jungen Blättchen von *Tanacetum boreale* Kolonien ungeflügelter Individuen von *Siphonophora millefolii* (und zwar sowohl erwachsene wie auch junge Läuse); auf *Artemisia absinthium* waren jedoch noch keine Läuse aufgetreten, ebensowenig wie auch auf vielen anderen Kräutern. Auf einem bereits ausgewachsenen *Rumex maximus* dagegen waren um diese Zeit bereits geflügelte Weibchen von *Aphis evonymi* aufgetreten, welche von dem Spindelbaum hierher übergeflogen waren und schon Larvenhäufchen abgelegt hatten.

Überhaupt ist zu bemerken, dass, während bei vielen Pflanzen, wenigstens bezieht sich dies auf die holzartigen Gewächse, verschiedene vegetative Prozesse im Sommer herabgesetzt erscheinen, die krautartigen Gewächse sich zu der gleichen Periode gut entwickeln und gleichzeitig in den meisten Fällen den Pflanzenläusen dabei durchaus günstige Ernährungsbedingungen darbieten. Durch die Verschiedenheit in den Bedingungen der Vegetation zwischen den holzartigen und den krautartigen Gewächsen lässt sich denn auch die Ursache erklären, warum viele Arten von Pflanzenläusen von ersteren auf letztere migrieren.

Auf den einjährigen Zwischengewächsen, und zwar sowohl auf deren oberirdischen Teilen, wie auch auf den Wurzeln, können die migrierenden Pflanzenlausarten sich nur im Sommer entwickeln; dasselbe gilt auch für die oberirdischen Teile der mehrjährigen krautartigen Gewächse, da diese Teile gegen das Ende der Vegetationsperiode hin absterben und vertrocknen. Auf den unterirdischen Teilen der mehrjährigen krautartigen Gewächse dagegen können die Pflanzenläuse auch während des Winters in Gestalt von Larven und jungen ungeflügelter Individuen fortbestehen, um im Frühjahr einer Reihe neuer Generationen den Ursprung zu geben. In derartigen Fällen entwickeln sich gegen das Ende des Sommers hin und im Herbst meist nicht alle Larven zu Nymphen und geflügelten Weibchensexuparen, welche dann auf die Hauptgewächse

zurückfliegen, sondern ein Teil der Larven entwickelt sich zu ungeflügelten Weibchen, oder aber er überwintert in Abhängigkeit von Zeit und Temperatur, ohne sich weiter zu entwickeln, in der Erde.

Von Interesse ist jedoch hierbei der Umstand, dass auf den Zwischengewächsen keine zweigeschlechtige Generation zur Entwicklung gelangt und dass hier keine überwinterten Eier abgelegt werden. Diese Erscheinung wird jedoch erst in dem nächstfolgenden Kapitel zur Besprechung gelangen.

Auf den Wurzeln einiger Sträucher, wie z. B. auf der schwarzen Johannisbeere, auf der Weinrebe sowie auf einigen Bäumen, wie z. B. dem Birnbaum und dem Apfelbaum, saugen im Sommer ebenfalls Pflanzenläuse, welche sich hier auch fortpflanzen; es sind dies: auf den Wurzeln von *Ribes nigrum* — *Schizoneura fodiens* Buct. (eine Übersiedlerform von *Sch. ulmi* De Geer), auf den Wurzeln der Weinrebe — *Phylloxera vastatrix* (Wurzelform), auf den Wurzeln des Birnbaumes — *Schizoneura piri* Goethe, auf den Wurzeln des Apfelbaumes — *Sch. lanigera* Hausm., auf den Wurzeln der Weißtanne — *Pemphigus poschingeri* Holzn. *Phylloxera vastatrix* Planchon überwintert auf den Wurzeln in Gestalt noch ungehäuteter Larven, *Sch. piri*³²⁾, *lanigera*³³⁾ und *Pemph. poschingeri*³⁴⁾ dagegen in Gestalt junger ungeflügelter parthenogenetischer Weibchen.

Allein auch auf einigen Sträuchern und Bäumen erscheinen die Pflanzenläuse nicht etwa zu der Zeit, wo sich die Knospen öffnen, sondern beträchtlich später, fast gleichzeitig mit den Läusen auf den krautartigen Gewächsen. Hierher gehören u. a. die Arten *Aphis sambuci* L. auf *Sambucus nigra*, *Hyalopterus pruni* Fabr. auf *Prunus domestica*, *Siphonophora caraganae* Mordw. auf den Trieben. Blättern und Schoten von *Caragana arborescens*. Diese Pflanzenläuse treten erst von Mitte Mai (a. St.) an in halbwegs bemerkbarer Menge auf. Sehr spät tritt *Aphis laburni* Kalt. auf der weißen Akazie auf. In Warschau habe ich Pflanzenläuse der letztgenannten Art im Juli in großer Menge beobachtet. Kaltenbach fand deren ungeflügelte und geflügelte Weibchen im Juli bis August³⁵⁾. Der vollständige Entwicklungszyklus von *A. laburni* ist bis jetzt noch nicht bekannt geworden.

Die *Chermes*-Läuse, welche auf der Fichte Gallen bilden und am Anfang und in der Mitte des Sommers diese letzteren verlassen,

32) Goethe, H. Die Wurzellaus des Birnbaums. Stuttgart 1884.

33) Göldi, E. Studien über die Blutlaus. Schaffhausen 1885. — Portschinsky, J. Über die Insekten, welche sich den Obstgärten in der Krim schädlich erweisen. Die Blutlaus und einige andere Pflanzenläuse. (Russ.) St. Petersburg 1886.

34) Nüsslin, O. Die Tannenwurzellaus. Allgem. Forst- und Jagdzeitung. Dezemberheft 1889.

35) Kaltenbach, J. Monographie der Familie der Pflanzenläuse. Aachen 1843, p. 85.

setzen sich nicht auf den Fichtennadeln fest, sondern fliegen auf andere Koniferen hinüber und zwar auf die Lärche, die Weißtanne und die Zeder, wo sie sich auf den Nadeln niederlassen. Es ist sehr wohl möglich, dass die Nadeln der Fichte zu der betreffenden Zeit für die zarten Emigranten nicht die passende Nahrung abgeben. Wir haben sogar gesehen, dass sich die Larven von *Chermes strobilobius*, welche auf die Außenseite der Gallen geraten, nicht vollständig entwickeln können; auf die Nadeln gehen diese Läuse überhaupt nicht über. Allein die gegen Ende des Frühjahres auf die Fichte zurückkehrenden geflügelten *Chermes*-Sexuparen saugen auf den Fichtennadeln, ebenso wie die aus ihnen hervorgehenden geschlechtlichen Individuen. Die sich im Anfang August auf den Fichtennadeln entwickelnden Larven der Fundatrices von *Chermes abietis* und *Ch. lapponicus* dagegen saugen hier augenscheinlich nicht, da dieselben später, ohne sich zu häuten, auf den Knospen der Fichte überwintern.

Druckfehlerberichtigung. Von der ersten Hälfte dieses Artikels (Nr. 19) sind folgende Fehler zu berichtigen:

Auf S. 631 Z. 19 v. o. lies: *campestre* statt *compestre*; S. 632 Z. 7 v. o. lies: Boyer de Fonse statt Boy de Fouse; S. 633 Z. 3 v. u. lies: 4) Kessler, H., Ibid.; S. 634 Z. 30 v. o. lies: *lanigera* statt *lonigera* und Z. 38 Fouse, statt Fouse. — S. 635 ist für die Anmerkung 11) Ibid. folgendes zu lesen:

11) Nüsslin, O. Über eine Weißtannentrieblaus (*Mindarus abietinus* Koch). Allg. Forst- und Jagdzeitung. Juniheft 1899. — Über das Auftreten der Weißtannentrieblaus (*M. abietinus* Koch) im Badischen Schwarzwalde während des Sommers 1903. Ibid. Januarheft 1904 — Zur Biologie der Schizoneuridengattung *Mindarus* Koch. Biol. Centralbl. Bd. XX, 1900, pp. 479—485. — Cholodkovsky, N. Aphidologische Mitteilungen. 9. Zur Kenntnis der auf Nadelhölzern lebenden Schizoneurinen. Zool. Anz. Bd. XXII, 1899, pp. 473—474. — 17. Zur Geschichte der *Schizoneura obliqua* in Ibid. Bd. XXIV, 1901, p. 296.

Auf S. 636 Z. 26 v. o. ist zu lesen: Ulme, Esche, Geißblatt; auf Z. 8 v. u.: Ein statt Fin und auf Z. 4 v. u.: Sträuchern statt Büschen; S. 638 Z. 7 lies: Hieraus statt Hieranf; Z. 21 ist statt sind; Z. 29 *bambiforus* statt *bombiformis*.

Studien über die Pigmentverschiebung im Facettenauge.

Von Karl v. Frisch.

(Aus dem Physiologischen Institut der Wiener Universität.)

Die im folgenden mitgeteilten Versuche führten keineswegs zu klaren Resultaten. Wenn diese dennoch veröffentlicht werden, geschieht es, weil in diesem Falle auch die negativen und oft unverständlichen Ergebnisse nicht uninteressant scheinen und vielleicht zu weiteren Untersuchungen anregen.

Fast alle Facettenaugen enthalten bekanntlich zwei meist deutlich voneinander geschiedene Lagen eines schwarzen Pigmentes und außerdem eine stark lichtreflektierende Substanz, ein „Tapetum“.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1908

Band/Volume: [28](#)

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

Artikel/Article: [Beiträge zur Biologie der Pflanzenläuse, Aphididae
Passerini. 649-662](#)