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

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig

Professor der Botanik Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

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

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

Bd. XXVIII. 1. Dezember 1908. № 23.

Inhalt: Nüfslin, Zur Biologie der Gattung *Chermes* (Schluss). — Hesse, *Lucilia* als Schmarotzer. — Höber, Neuere Untersuchungen über den Farbensinn von Tieren. — Dettweiler, Die Aufzucht des Rindes. — Ladenburg, Naturwissenschaftliche Vorträge in gemeinverständlicher Darstellung.

Zur Biologie der Gattung Chermes. II.

Von Prof. Dr. O. Nüfslin-Karlsruhe.

(Schluss.)

III. Die Hiemalis und Aestivalis Börner's.

Börner hat zum erstenmal erkannt, dass die Nachkommen der Emigrans bei *Cnaphalodes strobilobius* und *Dreyfusia piceae* von ihrer Mutter morphologisch abweichen, und dass diese morphologischen Unterschiede schon frühzeitig, schon embryonal fixiert und erkennbar sind. Er hat diese Generationen des Sommers daher mit Recht Aestivales genannt, und wir müssen diesen charakteristischen Terminus bei den genannten beiden Chermesinengattungen *Cnaphalodes* und *Dreyfusia* in der Folge annehmen. Statt nun aber den Namen Emigrans beizubehalten, hat Börner denselben in Hiemalis umgeändert, welche Änderung wir nicht annehmen können, weil, vom Standpunkt der Beibehaltung der alten Wirtsrelation aus, kein Grund vorliegt, den Namen Emigrans fallen zu lassen.

Ebensowenig können wir den Ausdruck Aestivalis bei *Chermes* (s. str.) *abietis* L. annehmen, da *abietis* überhaupt keine Sommergeneration besitzt, ebensowenig bei *Pineus*, bei welcher Gattung die Sommergenerationen von der Emigrans morphologisch nicht, oder doch nicht hinreichend, abweichen.

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

Sodann erscheint die Bezeichnung Hiemalis nicht günstig gewählt, denn die betreffende Generation ist eine Frühjahrsgeneration und würde daher den Namen Vernalis[21]) verdient haben, falls überhaupt eine Umtaufung der seitherigen Emigrans opportun erscheinen würde.

Meinen von Börner abweichenden Standpunkt kann ich am besten erläutern, wenn ich die beiderseitigen Auffassungen in der Folge bei den vier Gruppen der Chermesinen getrennt behandle.

1. Phylogenetisch die älteste Form der Chermesinen ist *Chermes abietis* L. Sie trägt nicht nur ursprüngliche Charaktere in der Drüsenbildung, sie zeigt sich auch ursprünglich dadurch, dass Fundatrix und Emigrans kaum verschieden sind. Eine biologische Einfachheit liegt im Fehlen einer Aestivalis-Generation, so dass der pentamorphe Zyklus bei *Ch. abietis* am einfachsten und reinsten abläuft.

Ob diese Einfachheit zugleich ursprünglich ist, wird sich schwer entscheiden lassen. Börner hält, wie er mir brieflich mitteilte, diese Einfachheit für abgeleitet und erinnert an das zahlreiche Vorkommen der Exsulans-Generationen bei den ursprünglicheren Aphiden und auch bei der biologisch ursprünglichsten Chermesinengattung *Pineus*. So vielerlei auch für die letztere Meinung Börner's spricht, wir müssen zweierlei bedenken. Einmal sind *Chermes* und *Pineus* zwei weit entfernte[22]) Gattungen, die sich möglicherweise biphyletisch getrennt entwickelt haben und deren Biologie daher auch keine näheren Beziehungen zu haben braucht. Sodann brauchen wir nicht anzunehmen, dass für die Phylloxeriden die zahlreichen Generationsfolgen als ursprünglich gelten müssen, welche bei Aphiden vorkommen.

Gerade in der Serie der Fichten-Generationen, die wir bei den Chermesinen für die ursprüngliche halten, tritt Beschränkung[23]) der Generationen deutlich hervor. Infolgedessen dürfen wir auch annehmen, dass die Vermehrung der Generationen auf der Zwischenkonifere kein archaistischer Charakter

21) Analog wie bei den Crustaceen, wo z. B. Lilljeborg zwischen Vernalis-, Aestivalis-, Autumnalis-, Hiemalis-Generationen unterscheidet. Vernalis ist immer die erste Frühjahrsgeneration, welche aus dem Dauerei entsteht, oder bei überwinterndem Zyklus aus Subitaneiern hervorgeht.

22) Börner hat zuerst auf die morphologische Kluft zwischen seiner neuen Gattung *Pineus* und den übrigen *Chermesinae* hingewiesen. *Pineus* hat ein Stigmenpaar (das 6. abdominale) weniger als die anderen *Chermesinae*, und wohl in Zusammenhang damit, kommen auch bei *Pineus* niemals Wachsdrüsen am 7. und 8. Abdominalsegment vor.

23) Umgekehrt tritt bei manchen Aphiden (*Aphis padi* Kalt., *piri* Koch, *Schizoneura corni* F.) eine Vermehrung der Generationen auch auf dem Hauptwirt auf. Bei den Pemphiginen dagegen erscheint immer nur eine ungeflügelte Generation (Fundatrix) auf dem Hauptwirt genau wie bei den Chermesinen.

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

des Chermesinenphylums ist, sondern eine in Anpassung an den Zwischenwirt neu erworbene Erscheinung, denn die Generationenserie auf der Zwischenkonifere ist eine sekundäre jüngere Erwerbung des ursprünglich monözischen Chermesinenahnen.

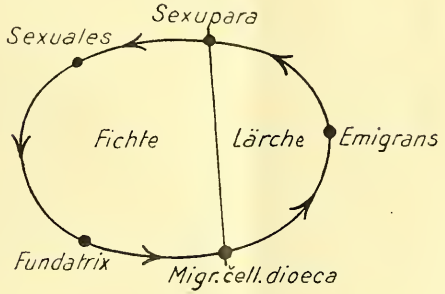
Wenn wir zunächst von der monözischen Gallenlaus und der Winterlatenzlarve absehen, so lässt sich der einfachste Chermidenzyklus von *Chermes abietis* durch folgende Schemata wiedergeben.

Schema a

I. Generation:	Fundatrix	(Fichte)
II. Generation:	Migrans cellaris dioeca	(Fichte und Lärche)
III. Generation:	Emigrans	(Lärche)
IV. Generation:	Sexupara	(Lärche und Fichte)
V. Generation:	Sexuales	(Fichte)

oder: Schema b.

Fig. 1.



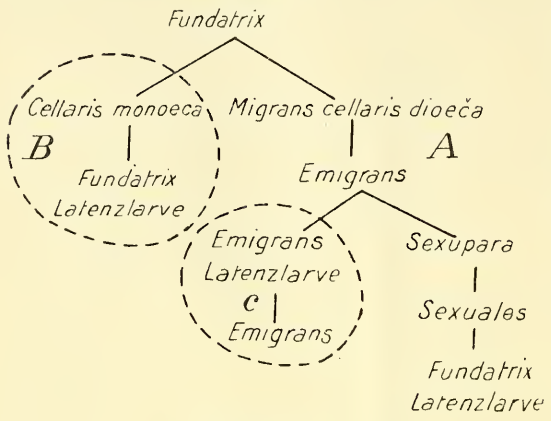
In Wirklichkeit hat nun die *Ch. abietis*-Biologie noch zwei weitere Anhängsel, welche den Zyklus komplizieren. Obgleich dem Zyklus jegliche Exsulans-Generation (oder Aestivalis) fehlt, so zweigt doch von der Fundatrix auf der Fichte eine Nebenlinie ab, indem nur aus einem Teil der Fundatrix-Nachkommen diözische Wander-Gallenläuse werden, ein anderer Teil aber auf der Fichte bleibt, und aus seinen Eiern nicht die Emigrans, sondern gleich wieder die Fundatrix zeugt, wodurch statt dem pentagenetischen pentamorphen diözischen zweijährigen Zyklus *A*, ein bigenetischer bimorpher monözischer einjähriger Zyklus *B* entsteht. Den Zyklus *A* hatte Cholodkovsky als *Chermes viridis* Ratz., den Zyklus *B* als *Ch. abietis* Kalt., zuerst als Varietät, später als Art unterschieden, während Börner nachgewiesen hat, dass von einer und derselben Fundatrix und deshalb in einer und derselben Galle monözische und diözische Gallen Geflügelte als II. Generation entstehen können.

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

Aber auch bei der *Ch. abietis-Emigrans* verwandeln sich nicht alle Eier in Sexuparen, ein Teil schlägt der Mutter nach und wird zu Emigrans — Winterlatenzlarven (Zyklus *c*).

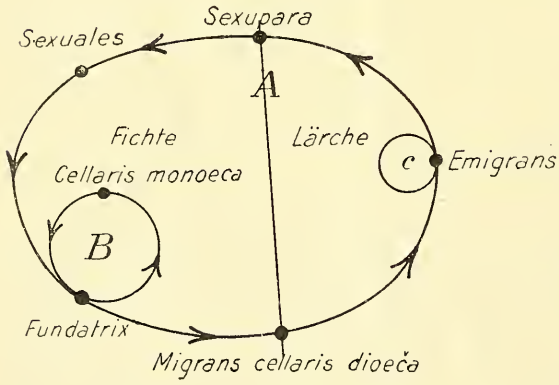
Wir müssen daher unsere Schemata in nachfolgender Weise vervollständigen.

Schema a.



Schema b[24]).

Fig. 2.



Dass ein engster monogenetischer Zyklus (*c*) vorkommen kann, habe ich zum ersten Male bei *Chermes* (*Dreyfusia*) *piceae* Ratz.[25]) (1903) nachgewiesen. Börner hat den Nachweis solcher engster Zyklen auch für *Chermes abietis* L. und *Cnaphalodes strobilobius* Kalt. gegeben. Streng genommen handelt es sich nicht um einen Fortpflanzungszyklus, sondern um ein Stehenbleiben (Latentbleiben, Beharren) der aus dem Ei entkommenen Junglarve bis zum nächsten Frühjahre.

Dieser sogen. „Zyklus“ *c* rettet und konserviert den Bestand der Emigrans auf der Zwischenkonifere und liefert den Keim für die Entwickelung der rein parthenogenetischen Exsulans-Serien (C^1 und C^2) auf der Zwischenkonifere.

Dass bei den Chermesinen solche Latenzlarven auftreten,

24) Wir haben das von Börner eingeführte Schema dadurch abgeändert, dass wir statt des Kreises eine Ellipse wählten und diese unsymmetrisch teilten, um damit wiederzugeben, dass der Fichte ein größerer Anteil an der Generationenerzeugung zukommt, ferner setzten wir das Symbol für die beiden Wandergenerationen auf die Trennungslinie selbst, weil diese Generationen auf beiden Wirten vorkommen.

25) Zur Biologie der Gattung *Chermes*. Verhandl. d. naturw. Ver. zu Karlsruhe. XVI. Bd., 1903.

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

und nicht Dauereier, dass auch im Gegensatz zu allen Aphiden das befruchtete Ei nicht als Latenzei in den Winter geht, sondern als Fundatrix-Latenzlarve, ist einer der typischen Charaktere für die ganze Familie der Phylloxeriden gegenüber der Familie der Aphiden. Ob bei Chermesinen Eier überhaupt erfolgreich überwintern können, ist zwar von Cholodkovsky[26]) für seine *Chermes (Dreyfusia) pectinatae* angenommen worden, muss jedoch als eine Ausnahme betrachtet werden, die noch der Nachuntersuchung bedarf.

Diese Winterlarven sind nun bei der Laubholzgruppe, bei den Phylloxerinae, durchweg weichhäutig, bei den Chermesinen nur noch bei den Emigrans-(Exsulans-)Larven der Gattung *Pineus*. In allen übrigen Fällen: bei den Fundatrix-Winterlarven aller Chermesinen und bei den Emigrans-(Exsulans-)Winterlarven der Gattungen *Chermes*, *Dreyfusia* und *Cnaphalodes* hat eine kräftige Ausbildung des Chitins, meist auch eine Ausscheidung von Wachswolle, für die Winterlarven Schutzorgane geschaffen.

Durch die kräftige Ausbildung der Sklerite sind solche Winterlarven besonders scharf charakterisiert, da die Anordnung der Sklerite nicht nur sehr deutlich, sondern auch generisch sehr mannigfaltig erscheint. Wir können das Chitinkleid als einen Metamorphosenzustand auffassen. Dass für die Winterlarven besondere Schutzorgane (Chitinsklerite, Wachswolle) vorübergehend zur Entwickelung gelangt sind, Einrichtungen, wie sie sonst auch für Wintereier verbreitet sind, lag im Interesse der Erhaltung der betreffenden Generationen. Dass wir sie heute bei den Fundatrix-Larven aller Gattungen finden, weist auf den Vorsprung hin, den die Fichtenserie als die phylogenetisch ältere errungen hat. Im gleichen Sinne haben die phylogenetisch älteren Gattungen *Chermes*, *Cnaphalodes* und *Dreyfusia* einen Vorsprung in bezug auf die Winterlarve der Emigrans der jüngsten Gattung *Pineus* gegenüber erfahren.

Für diese Winterlarven empfiehlt es sich, einen Terminus einzuführen, und ich möchte den Ausdruck „Latenzlarve“ vorschlagen, obgleich ich die Winterlarve der *piceae*-Exsulans zuerst Beharrungslarve genannt hatte. Ich würde den Ausdruck hiemalis gewählt haben, um teilweise mit Börner zusammenzutreffen, wenn nicht Börner mit Hiemalis die ganze Generation der Emigrans identifiziert hätte.

Da Hiemalis (Börner) = Emigrans (= Exsulans z. Teil) ist, und im Hauptsinn des Wortes den Kontrast zu Aestivalis bedeutet, so fällt der im Worte selbst liegende Sinn gleichsam zu Boden, und als Generationsname für die erwachsene Form hat Hiemalis gar keinen Sinn, da müsste es Vernalis lauten. Es ist aber im allgemeinen Gebrauch, irgendeine Form mit Rücksicht

26) „Horae“ 1895, S. 67.

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

auf das ausgebildete Stadium zu bezeichnen (Migrans alata, Sexupara, Sexuales), nicht mit Rücksicht auf die Larvenform.

Also Hiemalis (Börner) muss fallen, und an Stelle von Hiemalis tritt Emigrans (bei *piceae*, *strobi:* Exsulans), an Stelle der Hiemalis-Larve: Emigrans (Exsulans)-Latenzlarve.

2. Wir schließen nun an die phylogenetisch (morphologisch) älteste Form die in diesem Sinne jüngste Gattung *Pineus* an, weil sie in biologischer Beziehung, wenn auch in ganz anderer Richtung als *Chermes* s. str. Ursprünglichkeiten kundgibt, die zu zeigen scheinen, dass *Pineus* auf einer frühen Stufe „stehen geblieben ist" (Börner, S. 123).

Dieses „Stehengebliebensein" beziehe ich mit Börner auf das Fehlen der Latenzlarve und auf das Fehlen einer echten Aestivalis-Differenzierung. Dagegen bin ich nicht Börner's Meinung, dass die reiche Entwickelung der rein parthenogenetischen Propagation auf der Zwischenkonifere *Chermes abietis* gegenüber als ein archaistischer Charakter aufgefasst werden kann, wie ich oben auseinandergesetzt habe. Was die Aestivalis-Frage betrifft, so sagt Börner selbst: „Biologisch ist es von großer Bedeutung, dass das Stammvolk" (Emigrans) „von *Pineus* monomorph ist" (S. 170), und weiter S. 175: „Ein durchgreifendes morphologisches Merkmal" existiert wohl kaum zwischen ihnen" (d. h. zwischen der ersten Sommergeneration — Virgo aestivalis Börner) „und den Winterläusen, obgleich die Drüsen bisweilen etc."

Zwar zeigen einzelne Individuen[27]) der ersten Sommergeneration Ähnlichkeiten in der Fühlerform mit den früheren Stadien der Sexupara, aber diese Unterschiede sind nicht konstant (S. 185 und 189). Wenn auch einzelne Individuen der Emigrans I (*Virgo aestivalis* Börner) im 2. Stadium der Fühler Ähnlichkeit mit der Sexuparen erkennen lassen können, so ist dies doch keineswegs bei allen Individuen und ebensowenig bei der folgenden Emigrans-Generation II der Fall (S. 176).

Börner ist geneigt, in diesen unbeständigen Vorkommnissen den Anfang einer Aestivalis-Differenzierung zu erblicken: „Das Wichtige ist, dass es bei *Pineus pini* ... nur ein einförmiges Virgovolk gibt, in dem sich nur die Geschwister der geflügelten Sexuparen unauffällig durch den Fühlerbau auszeichnen und sich dadurch als im ersten Entstehen fixierte Sommerläuse (Virgines aestivales) charakterisieren."

Eine Stelle Börner's bei der Besprechung der Gattung *Pineus* im allgemeinen (S. 170): „Es ist noch nicht erwiesen, ob meine Aestivales nicht vielleicht solche Individuen sind, die zunächst

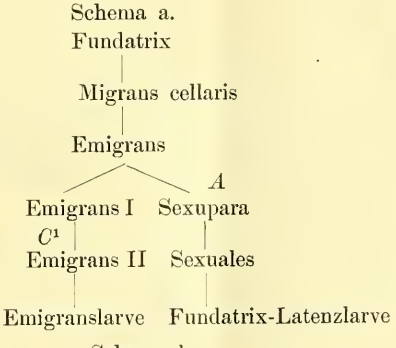
27) Monographie, S. 185.

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

die Entwickelung zur Sexupara einschlugen, dann aber, vielleicht durch äußere Faktoren (Witterung) veranlasst, noch vor der ersten, spätestens aber vor der zweiten Häutung zur Aestivalis-Virgo zurückkehrten", deutet daraufhin, dass Börner seine *Pineus*-Sommerläuse gleichsam eine Zeitlang innerhalb des 1. und 2. Stadiums die Entwickelungsrichtung der Sexupara einschlagen, dann aber abzweigen lässt, und damit bekundet, dass die Aestivalis als Differenzierung aus den Sexuparen entstanden sind. Ich halte diese Auffassung allein für richtig, da die Sexupara die phylogenetisch ältere Generation gewesen sein muss. Börner hat sich mir brieflich auch in gleicher Weise geäußert. Ich betone diese Sache deshalb, weil die Schemata Börner's, sowohl die dichotomischen (S. 292), als auch die graphischen (S. 253, 240 etc.), desgleichen die Textdarstellungen (S. 127, 128) den Anschein erwecken, als hätte sich umgekehrt die Sexupara auf einem gewissen Stadium der Aestivalis aus dieser entwickelt.

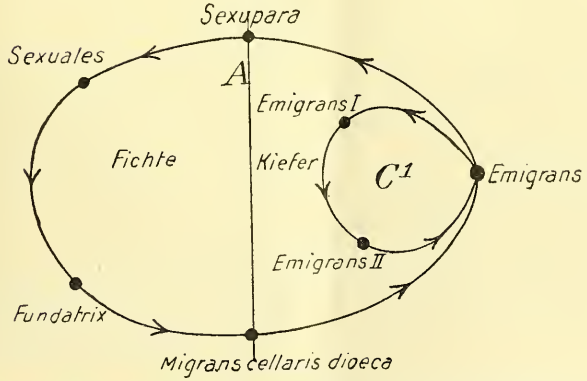
Wir lassen im nachfolgenden die beiden Schemata für die Gattung *Pineus* folgen.

Schema a.



Schema b.

Fig. 3.



Wir unterscheiden also bei *Pineus* nur zwei Zyklen: außer dem normalen *A*-Zyklus, der der gleiche wie bei *Chermes abietis* bleibt,

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

noch einen zweiten monomorphen aber trigenetischen rein parthenogenetischen einjährigen monözischen Zyklus auf der Kiefer.

Dieser C^1-Zyklus bei *Pineus* hat sich aus dem *c*-Zyklus bei *Chermes abietis* dadurch entwickelt, dass die Emigrans-Latenzlarve vorzeitig schon im Sommer zur Entwickelung gelangt ist. Insoferne enthielt der *c*-Zyklus von *Ch. abietis* den Keim für den C^1-Zyklus von *Pineus*. Der von der Fundatrix ausgehende *B*-Zyklus fehlt bei dem *Pineus*-Phylum vollständig.

Börner hat bei seinem *Pineus*-Schema (S. 261) statt Emigrans: Virgo (Hiemalis), statt Emigrans I: Virgo (Aestivalis), statt Emigrans II schlechtweg Virgo gesetzt. Ich kann diese Neuerung nicht als Verbesserung ansehen, da Börner selbst sein Virgo-Volk monomorph nennt. Wenn ich statt Exsulans I und Exsulans II: Emigrans I und Emigrans II setze, so ist es geschehen, weil ich jetzt[28]) in Hinsicht auf den Aestivalis-Begriff Börner's bei *Dreyfusia* und *Cnaphalodes* den Exsulans-Begriff enger fasse, für solche Zyklen und Arten, bei denen eine echte Emigrans verloren gegangen, bezw. noch nicht bekannt ist.

3. Gattung *Dreyfusia*.

Unser Wissen ist für die Tannen-Chermesinen noch recht lückenreich. *Dreyfusia funitectus* Dreyf. kann hier ganz vernachlässigt werden. Von *Dreyfusia pectinatae* kennen wir zwar durch Cholodkovsky den Hauptzyklus *A* befriedigend, aber bezüglich des *C*-Zyklus sind verschiedene Deutungen möglich, und der *B*-Zyklus scheint völlig zu fehlen.

Sicher vorhanden ist bei *Dreyfusia piceae* eine typische Aestivalis-Generation. Ob bei *pectinatae* statt der Aestivalis-Wiederholung eine Emigrans-Wiederholung anzunehmen ist, oder nach der Meinung Börner's Aestivalis-Wiederholung und Emigrans-Latenzlarven, lässt sich vorerst noch nicht sicher entscheiden, da zur Zeit der Cholodkovsky'schen Forschungen die Aestivalis-Entdeckung, die wir Börner verdanken, noch unbekannt war. Eigene Befunde bei *Dreyfusia piceae*, die gleichfalls noch kontrollbedürftig sind, lassen es aber immerhin als möglich erscheinen, dass eine Aestivalis-Generation und daneben Emigrans-Wiederholung vorkommt.

Börner fasst den Zyklus von *pectinatae*, wie folgt (s. die beiden nebenstehenden Schemata), auf:

Von den beiden Zyklen (außer *A*) hätten wir:

Erstens den *c*-Zyklus wie bei *Chermes abietis*, zweitens den C^2-Zyklus ähnlich wie bei der Gattung *Pineus*, nur mit dem Unterschiede, dass bei *pectinatae* die beiden Aestivalis-Generationen

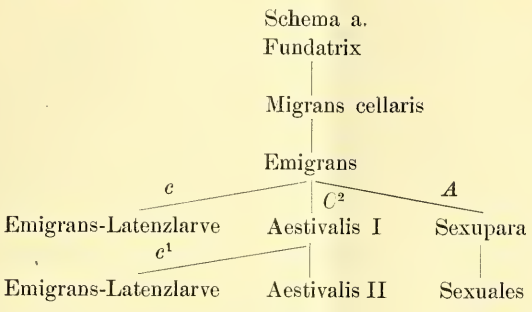
---

28) Gegenüber dem früheren Gebrauche des Begriffes Exsulans.

29) „Horae“ 1895, S. 67.

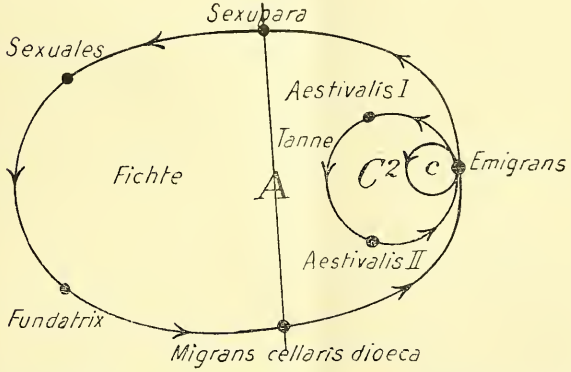
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

nach Börner sich morphologisch scharf von Emigrans unterscheiden. Der Zyklus *c* wird von Börner deshalb vermutet, weil Cholodkovsky die Larvennachkommen der Aestivalis I als übereinstimmend mit den Latenzlarven der Emigrans beschreibt, für welche Börner eine Weiterentwickelung im Sommer für ausgeschlossen hält. Daher weist Börner die Emigrans-Latenzlarven ausschließlich dem engsten *c*-Zyklus zu, obgleich Cholodkovsky besonders hervorhebt, dass diese Latenzlarven weitere



Schema b.

Fig. 4.



Generationen der Saison entstehen lassen, welche sich von der Emigrans (Vernalis) nicht unterscheiden sollen.

Da auch ich[30]) für *Dreyfusia piceae* Ratz. ähnliche Beobachtungen von der Weiterentwickelung der Latenzlarven Nachkommen der von alter Tannenrinde stammenden Emigrans-(Vernalis-)Mütter gemacht habe, und die Nachkommen dieser Larven an alter Stammrinde nicht für gleichwertig mit der Nadel-Aestivalis hielt, so muss die Frage, ob bei *Dreyfusia* neben dem Aestivalis-Zyklus C^2 nicht etwa noch ein Emigrans-Zyklus C^1, wie wir einen solchen bei *Pineus* getroffen haben, vorkommt. Die morphologische

30) Nüßlin, Zur Biologie der *Chermes piceae*. Verhandl. d. Deutsch. Zool. Ges., 1908.

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

Aestivalis-Unterscheidung ist erst von Börner in allerneuester Zeit als wichtiger Bestandteil der Chermesinen-Wissenschaft zugeführt worden, welcher sowohl zur Zeit der Cholodkovsky'schen wie auch meiner Forschungen noch 1907 gefehlt hat. Auf Grund der Börner'schen Errungenschaften müssen daher die Erscheinungen der Biologie bei *pectinatae* und *piceae* nochmals nachgeprüft werden, und ich muss deshalb im vorliegenden Aufsatz von der ausführlichen Erörterung meiner von Börner zurzeit noch abweichenden Auffassungen in der *Dreyfusia*-Biologie absehen.

4. Gattung *Cnaphalodes*, Spezies *strobilobius* Kalt.

Wir setzen diese Gattung an den Schluss, nicht mit Rücksicht auf deren phylogenetisch-systematische Stufenfolge, sondern in Hinsicht auf die reiche Komplikation ihrer Biologie, welche außer dem *A*-Zyklus, den *B*-, *c*- und C^2-Zyklus enthält, den C^2-Zyklus nach Börner trigenetisch. Dagegen ist von dem *Pineus*-C^1-Zyklus nichts bekannt geworden.

Cnaphalodes strobilobius hat die nachfolgende Biologie (s. die beiden nebenstehenden Schemata):

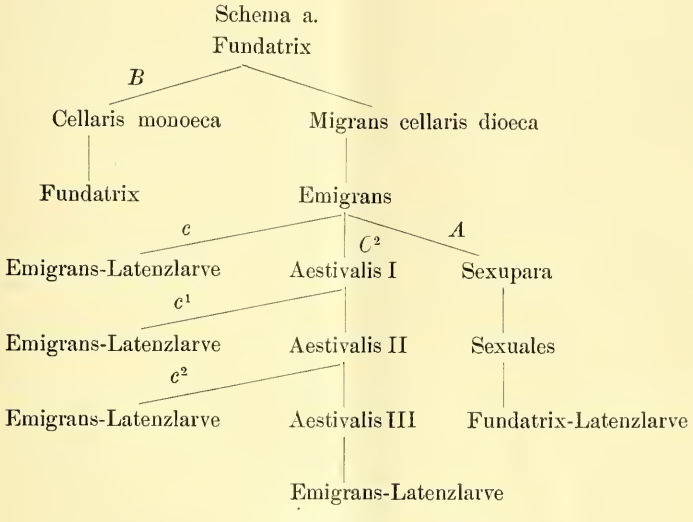
Wir sehen aus den biologischen Schemen, dass jede Aestivalis-Generation, gerade so wie die Emigrans-Mutter, einen Teil ihrer Eier konservativ für die Lärche in der unveränderlichen unbeeinflussbaren Form der Latenzlarven gleichsam absondert, während der andere Teil der Eier sich weiter in der Sexupara- und Aestivalis-Richtung entwickelt. Hierbei kommt deutlich zum Ausdruck, dass der sogen. Zyklus *c* nicht als eigentlicher Zyklus aufgefasst werden kann, da auch bei den Aestivalis-Generationen Latenzlarven vorkommen.

Wenn wir die *C*-Zyklen in ihrer möglichen Genese nochmals vergleichend überblicken, so können wir von *Chermes abietis* ausgehen, bei welcher Form für die Erhaltung der Emigrans-Generation auf der Zwischenkonifere dadurch Sorge getragen worden ist, dass nicht alle Eier die Bestimmung fanden, als Sexuparen für die Lärche geopfert zu werden, welche zur Fichte heimkehren.

Gerade zu Beginn der Diözie musste es für deren Fixierung von größtem Wert erscheinen, einen Teil der Nachkommenschaft für die Zwischenkonifere zu sichern. Dies konnte entweder durch Deponierung latent bleibender Eier (oder bei Phylloxeriden von Larven) geschehen, oder durch Einrichtung eines parthenogenetischen echten Zyklus einiger auf der Zwischenkonifere verbleibender ungeflügelter Generationen, welche ursprünglich mit der Mutter-Emigrans formidentisch waren (C^1-Zyklus), bei weiterer Anpassung aber sich zur Aestivalis differenzierten (C^2-Zyklus). Möglicherweise lag dazwischen noch eine Biologie, in welcher der C^1- und C^2-Zyklus gemischt auftrat, wie ich solches für die Gattung *Dreyfusia* vermute.

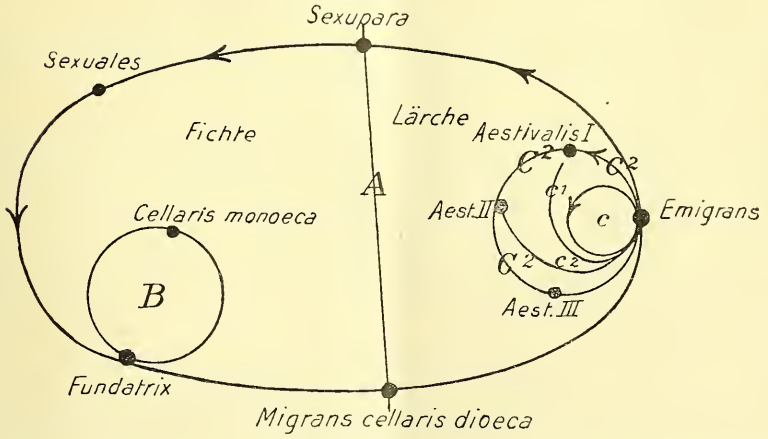
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

In allen Fällen der C^1- und C^2-Zyklen konnte als weiteres Sicherungsmittel für die Erhaltung der Emigrans-Biologie auf der Zwischenkonifere die Wirksamkeit der Latenzlarve hinzukommen, um die Wirkung zu summieren. Wir sehen dies bei *Dreyfusia* und *Cnaphalodes*, und Börner selbst hat das gleiche für



Schema b.

Fig. 5.



Pineus vermutet, wo möglicherweise die weiche Larve beharrt und überwintert, gerade so wie ich dies als ursprüngliches Verhalten für *Chermes abietis* ansehen möchte, bevor diese phylogenetisch älteste Chermesine einen geschützten Latenzlarvenzustand erworben hatte.

Aus allem aber ersehen wir die große Bedeutung, welche der Latenzlarve und vor allem der geschützten Latenzlarve für die Er-

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

haltung der Emigrans-Serie zukommt, eine Bedeutung, auf welche ich zuerst 1903 hingewiesen hatte, und welche Börner 1908 im obigen Sinne deutlich hervorhebt.

Dass bei Arten, wie *Dreyfusia piceae*, welche den *A*-Zyklus infolge der Unfruchtbarkeit ihrer Sexuales-Generation eingebüßt und damit die Amphigonie verloren haben, eben dieselbe Latenzlarve auch die Rolle, welche die amphigone Fortpflanzung durch Amphimyxis im Sinne der Konstanzerhaltung spielt, übernehmen wird, diese Annahme war nur eine weitere Konsequenz, welche ich zuerst 1903 gezogen hatte und welche ich auch noch heute für alle diejenigen Fälle festhalte, in welchen die amphigone Fortpflanzung verloren gegangen ist, bezw. verloren zu gehen droht.

Was den *B*-Zyklus der Cellaris monoeca betrifft, so kommt er nur bei der phylogenetisch ältesten Gattung *Chermes* s. str. und bei der ebenfalls phylogenetisch alten und zugleich biologisch am weitesten fortgeschrittenen Gattung *Cnaphalodes* vor, fehlt aber sicher bei der phylogenetisch jüngsten und biologisch in mancher Richtung ursprünglichsten Gattung *Pineus*, und ebenso bei der Gattung *Dreyfusia*, welche sich in einzelnen Punkten biologisch an *Pineus* anzuschließen scheint (ausgebreitetes Rindenleben der Emigrans-Serie und mutmaßlicher C^1-Zyklus). Er erscheint deshalb als eine Eigentümlichkeit des gemeinsamen Urahns der auf die Lärche migrierenden Gattungen *Chermes* und *Cnaphalodes*, zwei Gattungen, welche auch konstitutionell durch die grünlich-gelbliche Färbung aller Larven und der larvoiden Sexuales blutsverwandt zu sein scheinen, im Gegensatz zu den in den larvoiden Stadien rötlichen Formen der Gattungen *Pineus* und *Dreyfusia*.

Sowohl wegen des Vorkommens der *B*-Biologie bei *Chermes* s. str. als auch wegen des Ausfalls der Sexupara- und Sexuales-Generationen im *B*-Zyklus, halte ich denselben für einen ursprünglichen, aber abgekürzten, Sonderzyklus auf dem Urwirt, der aus der Zeit der fakultativen Diözie abzuleiten ist.

Börner dagegen hält die Monözie der Cellaren für das jüngste Glied der biologischen Zyklen.

IV. Phylogenie und Systematik.

An dieser Stelle seien nur in Kürze einige Bemerkungen angereiht, und die von uns befolgte Trennung der Chermesinae in die vier Gruppen (Gattungen) *Chermes*, *Cnaphalodes*, *Dreyfusia* und *Pineus* gerechtfertigt.

Der Reformator der *Chermesinae*-Systematik (Börner) hat *Chermes* s. str. und *Dreyfusia* als Untergattungen zu einer Gattung *Chermes* s. lat. vereinigt, eine Vereinigung, die ich im Interesse der fortlaufenden Darstellung der Biologie nicht befolgt habe. Bio-

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

logisch ist die Vereinigung von *Chermes* s. str. und *Dreyfusia* kaum zu rechtfertigen, morphologisch steht sie auf schwachen Füßen.

Die Wachsdrüsenbildungen der Emigrans und Fundatrix-Latenzlarven sind in beiden Untergattungen so erheblich abweichend, ebenso ist die Grundfärbung der larvoiden Sexuales und der Larvenformen bei *Chermes* s. str. gelblich oder grünlich, bei *Dreyfusia* rötlich, welche Färbungen auf eine konstitutionelle Verschiedenheit[31]) hinweisen, dass ich das von Börner angeführte Gemeinsame für *Chermes* und *Dreyfusia*, insbesondere in bezug auf die Drüsenfazetten der Imagines, nicht so hoch werten kann, wie es Börner getan hat.

Börner selbst betont in seiner systematischen Besprechung (S. 120—123) und anderwärts, die große Unabhängigkeit der vier Chermesinengruppen, die bald in dieser, bald in jener Generation die größten Verschiedenheiten, bald bei entfernteren Gruppen erhebliche Annäherungen zeigen.

Bei einer solchen gegenseitigen Unabhängigkeit der vier Gruppen, und Unsicherheit der systematischen Stellung zueinander erscheint es nicht angezeigt, zwei Gruppen näher zusammenzufassen, die biologisch so große Gegensätze zeigen wie *Chermes* s. str. und *Dreyfusia*:

	Chermes s. str. *CB*	*Dreyfusia CB*
Aestivalis:	fehlt	vorhanden
B-Zyklus:	vorhanden	fehlt
Zwischenwirtsbiologie:	minimal	zu größter Ausdehnung geneigt
Zwischenwirt:	Lärchen	Tannen
Fundatrix:	saugt an der Basis der Knospe	auf der Knospe
Galle:	den Trieb mehr oder weniger schonend	den Trieb völlig aufbrauchend

Börner selbst hat die generelle Differenzierung auf generisch verschiedene Wirte verlegt, und es erscheint nur konsequent, wenn wir zwischen *Chermes* s. str. und *Dreyfusia* Gattungs- und nicht bloß Untergattungsunterschiede annehmen.

Wenn wir aber letzteres vorziehen, dann wäre es besser gewesen, nur zwei Gattungen *Chermes* s. lat. und *Pineus* zu unterscheiden und der Gattung *Chermes* s. lat. die drei Untergattungen *Chermes* s. str. *CB*, *Cnaphalodes CB* und *Dreyfusia CB* unterzuordnen.

Sobald wir vier Gattungen wie oben unterscheiden, muss *Pineus* den Rang einer Obergattung oder Gruppe erhalten, der die drei übrigen entgegenzusetzen sind.

Börner hat die große morphologische Differenz zwischen *Pineus* und den drei übrigen Gattungen zum erstenmal zur Evidenz aufgeklärt.

31) Mit Rücksicht auf eine solche konstitutionelle Bedeutung der Färbung der Körpersäfte kann ich auch nicht glauben, dass *Chermes viridanus* Chol. eine *Pineus*-Art ist.

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

Aber auch ihre biologischen Unterschiede hat er zum ersten Male deutlich hervorgehoben. Die morphologischen wie die biologischen Unterschiede von *Pineus* und den drei übrigen Gattungen verdienen den Rang einer über der Gattung stehenden Kategorie:

	Pineus CB	*Chermes* s. str. *CB*, *Cnaphalodes CB* und *Dreyfusia CB*
Stigmen am 6. Abdominalsegment:	fehlen	vorhanden
Anale Wachsdrüsen:	fehlen	bei Drüsen tragenden Generationsstadien vorhanden
Emigrans-Larven:	zarthäutig	geschützte Latenzlarven
Facetten der Fundatrix-Larve:	polygonal	rundlich
Zwischenwirt:	Kiefern	Tannen oder Lärchen
Fundatrix-Saugstelle:	fern von der Knospe	nahe der oder auf der Knospe
Gallen:	lang, locker und mit nicht verwachsenen Rändern	rundlich und verwachsen
Engster *c*-Zyklus:	fehlt	ist vorhanden
Zwischenwirtsbiologie der Emigrans-Serie:	kaum auf Nadeln, fast ausschließlich auf Rinde	teils ausschließlich auf Nadeln, teils gemischt auf Nadel und Rinde
C^1-Zyklus:	bildet den ausschließlichen Nebenzyklus auf den Zwischenwirt	fehlt, oder ist möglicherweise bei *Dreyfusia* neben dem C^2-Zyklus vorhanden
Aestivalis-Differenzierung:	fehlt	vorhanden

Nach allem tragen die heutigen *Chermesinae* den Charakter eines systematischen Relikts. Die wenigen von Börner unterschiedenen 11 Arten (darunter zwei fragliche) verteilen sich auf vier Gattungen, bezw. Untergattungen, und darüber liegen wiederum zwei Kategorien von höherem Rang als Gattungsdignität. Zwei der von Börner angeführten Formen *Pineus pineoides* Chol. und *viridanus* Chol. sind bisher nur als rein parthenogenetische bekannt geworden, und es muss noch als offene Frage angesehen werden, ob nicht bei den Chermesinen einzelne ursprünglich amphigonen Zyklen unter Varietätenbildung in neue rein parthenogenetische Zyklen überzugehen im Begriffe stehen.

V. Parthenogenetische Spezies?

C. Börner ist ein Reformator für die Systematik der Chermesinen geworden, und er verdankt seinen großen Erfolg seiner Überzeugung als strenger Systematiker.

Diese Überzeugung spricht sich an verschiedenen Teilen seines Werkes aus.

So sagt er S. 286: „Wie für die weibflügeligen Pflanzenläuse überhaupt die Parthenogenese und Heterogonie, ist für die Chermesinen die diözische Heterogonie eine Naturnotwendigkeit“ und S. 287: „So dogmatisch, so altmodisch es klingen mag, gerade hier kann ich auf Grund der von anderen und mir gemachten

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

Beobachtungen nicht von der Konstanz der Art, der Gattung lassen.

Mit diesen und anderen Äußerungen steht es gleichsam in Widerspruch, wenn er einerseits Formen wie *Pineus pineoides* (Chol.) *CB* und *viridanus* Chol. als Arten (oder Varietäten) auffasst, obgleich sie nur in monomorpher Parthenogenese erscheinen, und andererseits zustimmt, dass *Pineus strobi* und *Dreyfusia* bei uns ausschließlich parthenogenetisch geworden sind.

Diese Widersprüche aber sind bei Börner nur scheinbare. Er lässt die Amphigonie nur zeit- oder ortsweise fehlen, sie kann im Zyklus, der bei jeder Art eine diözische Heterogonie sein muss, latent bleiben oder ausfallen, aber irgendwo (geographisch), oder irgendwann, und sei es erst nach „Jahrhunderten", muss sie angenommen werden. „Ein Sichemanzipierenwollen von der zweigeschlechtlichen Generation, die Heranzüchtung einer reinen Parthenogenese aus der sicherlich uralten Heterogonie ist . . . eine phylogenetische Unmöglichkeit" (S. 285). Dies ist der Standpunkt Börner's.

Er steht in direktem Gegensatz zu Cholodkovsky, welcher sicher zu weit gegangen war, indem er *Chermes abietis* Kalt. und *Chermes lapponicus* Chol. als rein parthenogenetische Spezies aufgestellt hatte.

Eine ganz andere Frage ist es aber, ob diese rein parthenogenetischen Parallelzyklen wie die *B*- und *C*-Zyklen für immer und ewig an die Amphigonie gebunden sein müssen, oder ob die Möglichkeit zugestanden wird, dass sie sich einmal von der Amphigonie emanzipieren und im Sinne von Cholodkovsky zu rein parthenogenetischen Arten werden können.

In diesem Sinne kann ich mich dem dogmatischen Standpunkt Börner's nicht anschließen, muss aber zugeben, dass ich beide Standpunkte mehr als Gefühls- und Glaubens-, wie als Erfahrungssache betrachte.

VI. Die Saugtätigkeit der Chermesinen und die Gallenbildungen.

Die Chermesinenläuse saugen in ihren verschiedenen Generationen und Häutungsstadien bald nur auf Nadeln oder nur auf Rinde, oder wechselnd an beiden Wirtsorganen.

Das Saugen an der Nadel kann mit einem gewissen Recht als ursprünglicher aufgefasst werden, als das Saugen an der Rinde, denn

1. Saugen alle Imagines nur an der Nadel, sowohl die Cellaren als die Sexuparen, und ebenso alle Sexuales, von fünf Generationen des normalen pentamorphen Zyklus also schon drei. Gerade die Imagines und die Sexuales vereinigen aber gewissermaßen die Repräsentation der monogenetischen Amphigonie.

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

2. Saugen einzelne Emigrans-Jungläuse (*Ch. abietis* L. und *Ch. strobilobius* Kalt.) kurze Zeit, und zwar zuerst an Lärchennadeln, um erst später an die Rinde überzugehen.

   Es ist dieses Verhalten um so mehr zu beachten, als die Gattung *Chermes* s. str. zweifellos die phylogenetisch älteste ist.
3. Nach Börner (S. 217) saugen auch Fundatrix-Junglarven zuerst an Nadeln. Nach meinen Beobachtungen sitzt die *Pineus pini* Koch auf der *Piceae orientalis* zuerst an der Basis der Nadeln, welche letztere jedoch auch von Börner als Rinde aufgefasst wird, so dass dieser Fall nach Börner nicht hierher gehören würde.
4. Bei *Dreyfusia pectinatae* Chol. leben die Emigrantes (und Aestivales) ausschließlich auf Nadeln, so dass bei dieser Spezies ein Rindenleben ganz fehlt, indem auch die Fundatrix auf der Knospe saugt.

   Auch bei *Dreyfusia piceae* lebt die eigentliche Aestivalis auf Nadeln.
5. Nur bei der phylogenetisch jüngsten Gattung *Pineus* überwiegt das Rindenleben derart, dass die Fundatrix — ausschließlich, und die Emigrans-Serien fast ausschließlich, auf der Rinde leben.
6. Das auffällige Vorkommen der Exsulans-Generationen von *Dreyfusia piceae*, sowie der *Pineus strobi* auf älterer Stammrinde, bei denen der volle *A*-Zyklus verloren gegangen ist, muss als eine sekundäre Anpassung angesehen und kann nicht als ursprüngliches Verhalten aufgefasst werden.

Ich befinde mich daher in gegensätzlicher Auffassung zu Börner, welcher (S. 217) sagt: „Ich selbst möchte jene“ (d. h. die Rindensauger) „auch für ursprünglicher halten, und den Übergang auf die Nadel mit der larvoiden Umformung der Sexuales und mit der Anpassung an *Larix* und *Abies* in Zusammenhang bringen.“

Während die Saugtätigkeit auf den Nadeln, wenn wir von der Gallenbildung absehen, nur Gelbfleckigkeit und Verkrümmung erzeugen kann, vermögen die Rindensauger Anschwellungen und zum Teil gewaltige Deformierungen hervorzurufen. Neuerdings hat Börner in den Figuren 71, 72 und 73 auf S. 220 und 221 seiner Monographie solche Bildungen in Text und Bild dargestellt.

Dass solche Bildungen nicht als Gallen aufgefasst werden können, wie es zuerst Cholodkovsky und dann andere getan haben, hatte ich schon früher hervorgehoben, eine Auffassung, der auch Börner gefolgt ist (S. 220).

In seiner „Monographie“ hat Börner in bezug auf die echte und einzige *Chermes*-Galle (an der Fichte) den Nachweis zu liefern gesucht, dass die bisherige Auffassung einer Nadelgalle unrichtig sei.

Die *Chermes*-Galle ist „eine echte Rindengalle“ sagt Börner

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

S. 222. Die Rindenstiele der Nadeln, nicht die Nadeln selbst, seien es, welche durch den Stich der Fundatrix-Mutter zur Hypertrophie und abnormen Wucherung gereizt werden. Da aber, wie Börner selbst angibt, durch die Wucherung der Rindenstiele die Trennungszone zwischen Rindenstiel und Nadel rückgebildet wird, und die Nadel selbst in die Bildung der Gallenschuppe ganz aufgehen kann (S. 222 und Fig. 76, S. 223), so ist damit eine Deformierung der Nadeln zugegeben, wenn auch der erste Anreiz von dem Rindenstiel der Nadel ausgegangen sein mag.

Außerdem ist zu bedenken, dass die Fundatrices von *pectinatae* und *strobilobius* auf der Knospe sitzen, also die Nadelanlagen in der Knospe bei ihrem Saugen direkt beeinflussen.

Die *Chermes*-Galle der Fichte kann daher nicht als reine Rindengalle aufgefasst werden, sondern als eine gemischte Rinden- und Nadelgalle.

Lucilia als Schmarotzer.

Von Dr. Erich Hesse.

Im Anschluss an meinen Bericht „*Lucilia* in *Bufo vulgaris* Laur. schmarotzend“ [1]) möchte ich hier wieder mehrere Fälle dieses Parasitismus als weitere Beiträge bekannt geben, sieben davon abermals genannte Kröte, einen anderen die Misteldrossel (*Turdus viscivorus* L.) als Wirt betreffend.

Die an *Bufo* beobachteten Fälle belege ich mit fortlaufenden Nummern; da vielleicht im Laufe der Zeit noch mehr Material zusammenkommen wird, lassen sich auf diese Weise die einzelnen Fälle bei gegenseitigen Vergleichen kurz und leicht mit ihrer Nummer heranziehen.

Das Benehmen der Kröten, die alle wieder in demselben Behälter untergebracht wurden, glich dem in den l. c. beschriebenen Fällen; ich fasse mich deshalb kurz. Auch Zeichnungen gebe ich nicht bei; die Lurche wurden, wie dies aus den einzelnen Fällen ersichtlich sein wird, entweder gar nicht oder mehr oder weniger weit von den Larven angegriffen oder zerstört; im übrigen verweise ich auf die Tafel in meinem ersten Bericht.

Fall IV. Am 3. September 1906 eine ca. 6 cm lange Kröte tot gefunden auf dem Damm zwischen Mühl- und Mittelteich in Rohrbach, der Kadaver trotz der enormen Hitze noch ganz frisch, das Tier also wohl erst kurz zuvor verendet. Die bereits halberwachsenen Fliegenlarven auf der rechten Seite in dem schon sehr stark zur Fraßhöhle ausgedehnten Nasenloch (größter Durchmesser ca. 6 mm, Höhe ca. 3 mm), nach innen bis in die Orbita vorge-

1) Biol. Centralbl., Bd. XXVI (1906), S 633—640.

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): Nüsslin Otto

Artikel/Article: Zur Biologie der Gattung Chermes. II. 737-753