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

nachzuahmen sucht, oder ob man die Tiere durch Beleuchtung von der Seite unter mehr oder weniger künstliche Bedingungen bringt. Natürlich schließt das nicht aus, dass es auch Formen gibt, bei denen ebenso vertikale Phototaxis wie horizontale vorkommt und dass event. sogar vertikale Phototaxis allein die tägliche Vertikalwanderung bewirken kann.

Beiträge zur Biologie der Pflanzenläuse, Aphididae Passerini.

Die zyklische Fortpflanzung der Pflanzenläuse.

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

II. Die Migrationen der Pflanzenläuse.

3. Entstehung der gesetzmäßigen periodischen Migrationen bei den Pflanzenläusen[1]). Einige Eigentümlichkeiten in der zyklischen Fortpflanzung der nicht migrierenden Läuse.

Wir beabsichtigen in diesem Kapitel die Frage zu untersuchen, auf welche Weise bei vielen Pflanzenläusen die Erscheinung gesetzmäßiger, in regelmäßigen Zeitperioden sich wiederholender Migrationen von den einen Pflanzen (den Hauptgewächsen, als welche nur holzartige auftreten) auf andere (die meist krautartigen Zwischengewächse) — worauf die Läuse nach einigen Generationen wieder auf die Hauptgewächse zurückkehren, wo ihr Generationszyklus denn auch zum Abschlusse kommt — zur Ausbildung gelangen konnte.

Zu Migrationen, wie auch überhaupt zum Herüberfliegen von der einen Pflanze auf eine andere, sind naturgemäß nur die mit Flügeln versehenen Individuen befähigt. Diese Eigenschaft besitzt unter den Pflanzenläusen nur ein Teil der parthenogenetischen Weibchen und nur bei einigen Arten der Unterfamilie der *Aphidinae* können auch die Männchen geflügelt sein (bisweilen bei gleichzeitigem Vorkommen ungeflügelter Männchen). Die geflügelten parthenogenetischen Weibchen entwickeln sich aus noch indifferenten Larven dann, wenn die Ernährungsbedingungen auf der entsprechenden Nährpflanze ungünstiger werden. In solchen Fällen fliegen die geflügelten Weibchen meist auf andere Gewächse der gleichen, oder einer anderen, ihnen passende Ernährungsbedingungen bietenden Art über. Sie beginnen auf den neuen Gewächsen zu saugen und setzen hierauf ihre Jungen resp. Eier (*Phylloxerinae*) ab.

---

1) Der dem nachstehenden Aufsatze zugrunde liegende Gedanke war von dem Verf. bereits im Jahre 1901 (Zur Biologie und Morphologie der Pflanzenläuse, russisch, T. 2, Hor. Soc. Entom. Ross., T. 33, pp. 999—1103 [992—996 des Sep.-Abdr.]) kurz ausgesprochen, aber nicht weiter entwickelt worden; dieses geschieht hier zum ersten Male.

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

Zugunsten der Annahme, dass die geflügelten parthenogenetischen Weibchen der Pflanzenläuse in der Tat nur bei Eintreten ungünstiger Ernährungsbedingungen zur Entwickelung gelangen, sprechen sowohl Beobachtungen über das Verhalten der Läuse in der Natur, besonders auf krautartigen Gewächsen, dann aber auch einige direkte Versuche. Der erste Hinweis auf diesen Gegenstand gebührt meines Wissens Macchiati (1884). „Unsere erste Form" (fondatrice Lichtenstein's), sagt dieser Autor[2]), „kann sich in mehreren Generationen wiederholen. Die zweite Form (émigrante nach Lichtenstein) tritt gewöhnlich dann auf, wenn die Pflanze, auf welcher die erste Form lebt, nicht mehr imstande ist, die nachfolgenden Generationen mit einer genügenden Menge der entsprechenden Nahrung zu versehen. Wir können sogar noch weiter gehen, indem wir mitteilen, dass es uns stets gelungen ist, nach unserem Wunsche Geflügelte bei allen Arten zu erziehen, welche wir beobachtet haben, und dies auf die einfache Weise, indem wir die Pflanze durch Wassermangel verwelken ließen. Es scheint, als ob die Läuse der ersten oder dritten Form[3]), um die nachfolgenden Generationen sicher zu stellen, sodann Geflügelte der zweiten oder vierten Form hervorbringen, welche sich sofort auf eine andere Pflanze der gleichen oder einer anderen Art begeben"[4]).

Mit diesen Angaben von Macchiati stimmen auch einige meiner eigenen Versuche und Beobachtungen über das Verhalten der Pflanzenläuse im Freien überein, ebenso auch die Beobachtungen anderer Autoren. Im Frühjahre 1895 erhielt ich in Warschau eine Tulpe in einem Blumentopf, auf welcher Pflanzenläuse der Gattung *Siphonophora* Koch — sowohl ungeflügelte als auch geflügelte parthenogenetische Weibchen — saugten. Ich ließ die Pflanze mit den Läusen einige Zeitlang unter einer Glasglocke, ohne sie zu begießen. Teils infolge letzteren Umstandes, teils aber wegen der raschen Vermehrung der Läuse begann die Pflanze bald zu welken und zu vertrocknen. Dabei stellte sich heraus, dass zum Zeitpunkte des Eingehens der Pflanze nur noch geflügelte parthenogenetische Weibchen auf derselben saßen, welche dazu noch im Vergleiche mit den anfänglich auf der Tulpe lebenden Läusen von geringerer Größe waren. Ähnliche Erscheinungen habe ich öfters auch im Freien beobachten können. Auf den austrocknenden Zwischenpflanzen von *Aphis eronymi* Fabr., wie z. B. auf *Rhoeum*, *Rumex* u. a. m., entwickeln

2) Macchiati, L. A proposito della teoria del Chiarissimo Sig. J. Lichtenstein del titolo: „L'evoluzione biologica degli Aphidi in generale e della Fillossera in particolare." Bull. Soc. Ent. Ital. Anno 16, pp. 259—268.

3) Vgl. diese Zeitschr., Bd. 27, 1907, p. 755, Anm. 17. Die erste und die dritte Form sind nach Lichtenstein ungeflügelt.

4) Macchiati, loc. cit., p. 267—268.

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

sich im Sommer vorzugsweise Nymphen und geflügelte Weibchen der Übersiedlerform (*A. papaveris* oder *rumicis*), wie ich dies z. B. in der zweiten Hälfte des Juni (a. St.) im Warschauer botanischen Garten beobachtet habe. Etwa um die gleiche Zeit stellte ich Versuche mit der Überführung von Läusen von *Rhoeum* auf die Triebe von *Evonymus europaea* an, welche in Flaschen mit Wasser gestellt und mit Glasglocken bedeckt wurden. Nach anderthalb bis zwei Wochen zeigten sich auf den im Verwelken begriffenen Trieben nur noch geflügelte Weibchen und Nymphen, welche überdies kleiner waren als die gleichzeitig mit den ungeflügelten Weibchen zum Zwecke des Versuches von *Rhoeum* genommenen geflügelten Weibchen. Auf noch saftigen Pflanzen der gleichen Art dagegen überwiegen zu derselben Zeit die ungeflügelten Weibchen an Zahl. An verschiedenen im Austrocknen begriffenen Gramineen kann man im Sommer ebenfalls vorwiegend geflügelte Weibchen und Nymphen von *Aphis avenae* (Übersiedlerform von *A. padi*) antreffen. Mitte Juni (a. St.) 1898 setzte ich Triebe von *Sambucus nigra* mit ungeflügelten und geflügelten Weibchen von *Aphis sambuci* in ein Glas mit Wasser und bedeckte das Ganze mit einer Glasglocke. Im Verlaufe der darauffolgenden Tage entwickelten sich vorzugsweise Nymphen und geflügelte Weibchen, besonders unterhalb der Blätter; nach einer Woche waren jedoch alle Läuse eingegangen, mit Ausnahme zweier geflügelter Weibchen und zweier erwachsener Ungeflügelter. Lässt man einen Pflanzenstengel mit Läusen einige Tage hindurch in einem Glasröhrchen stehen, so werden sich unter diesen Bedingungen vorzugsweise geflügelte Weibchen der entsprechenden Arten entwickeln.

Verschlechtern sich die Ernährungsbedingungen für die Pflanzenläuse, so gelangen in gewissen Fällen neben geflügelten Weibchen auch ungeflügelte zur Entwickelung, wobei diese letzteren jedoch gewisse Merkmale der geflügelten zur Schau tragen, so z. B. in dem Bau der Augen und der Fühler, sowie in den hervortretenden Seiten des Mesothorax, wie ich dieses für *Tetraneura caerulescens* Pass. (eine Übersiedlerform von *T. ulmi* De Geer) beobachtet habe. Bei dieser Wurzellaus treten in solchen Fällen, außer den typischen ungeflügelten Weibchen mit 5gliedrigen Fühlern und 3facettierten Augen, auch noch ungeflügelte Weibchen auf mit 6gliedrigen Fühlern und Augen mit 3 besonderen und 6, 10[5]) oder zahlreicheren anderen gewöhnlichen Facetten[6]). Bei *Phylloxera quercus* Boyer de Fonsc.

---

5) Drei der Facetten bilden in den zusammengesetzten Augen einen nach hinten gerichteten Vorsprung; bei den *Pemphiginae* und den *Phylloxerinae* sind dies die ersten Larvenaugen; mit den Häutungen können zu diesen larvalen Facetten noch andere Facetten hinzutreten (und zwar in denjenigen Fällen, wo die erwachsenen Individuen aus vielen Facetten bestehende Augen besitzen).

6) Vgl. diese Zeitschr., Bd. 27, 1907, pp. 542—543, p. 781, Fig. 1 d.

© Biologiezentrum Linz; download unter www.biologiezentrum.at

findet man neben geflügelten Sexuparae auch noch ungeflügelte, welche durch ihre wenig facettierten Augen und „jene Verstärkung des Mesothorax, welche durch die von den großen Vorderflügeln an diese Thoraxpartie gestellten Anforderungen bedingt ist, sich sonst ebenfalls nur bei Geflügelten findet“ [7]), einigermaßen an Nymphen erinnern. Ähnliche Erscheinungen werden auch bei den Chermesinen auf solchen Nadelhölzern beobachtet, welche den sogen. Zwischenpflanzen entsprechen, d. h. auf verschiedenen Arten von *Larix*, *Abies* und *Pineus*, so z. B. bei *Chermes-Dreyfusia piceae* Ratz., Nüssl. auf *Abies pectinata*, *nordmanniana*, *nobilis* u. a. m. Einige Aestivalis-Larven der zweiten Generation, welche nach der ersten Häutung begonnen hatten, sich zu geflügelten Sexuparen zu entwickeln oder nach der zweiten Häutung sogar Flügelscheidenstummel erhielten, ändern das Ziel ihrer Entwickelung, indem sie sich nunmehr zu ungeflügelten parthenogenetischen Sommerweibchen, sogen. Aestivales (Börner) zu entwickeln beginnen. „So entstehen Aestivalis-Mütter mit Nymphenaugen und Aestivalis-Fühlern, mit oder ohne Flügelscheidenstummel.“ Nach C. Börner ist diese Erscheinung dann zu beobachten, wann „bei viel Regen gleichzeitig die Temperatur niedrig bleibt und die Sonne nur selten durchdringt“ [8]). Es erscheint sehr wahrscheinlich, dass die günstigen Ernährungsbedingungen für die auf *Abies* lebenden Chermesinen im Frühjahre gerade mit diesen soeben geschilderten physikalischen Bedingungen zusammenfallen.

Jedenfalls zeigen die Beobachtungen von Börner, dass sich auch bei den Chermesinen die noch nicht gehäuteten Aestivalis-Larven sowohl zu ungeflügelten parthenogenetischen Weibchen, als auch zu geflügelten Sexuparen entwickeln können, wobei die Richtung, in welcher die Entwickelung erfolgt, durch die Einwirkung äußerer Faktoren auf den in der Entwickelung begriffenen Organismus bestimmt wird.

Im Freien werden bisweilen erwachsene ungeflügelte Weibchen von Pflanzenläusen angetroffen, welche mit Flügelstummeln versehen sind. So fand ich Ende Juli 1895 auf den Zweigen einer jungen Eiche unter ungeflügelten Weibchen, Nymphen und geflügelten Weibchen von *Dryobius roboris* L. (var. *longirostris* mihi) ein großes ($4^1/_2$ mm langes) ungeflügeltes parthenogenetisches Weibchen, welches dadurch auffiel, dass es rudimentäre Vorder- und Hinterflügel besaß, während die mit der Entwickelung der Flügel im Zusammenhange stehenden dorso-ventralen Muskeln und die dorsalen Längsmuskeln der Brust verkümmert oder sogar im

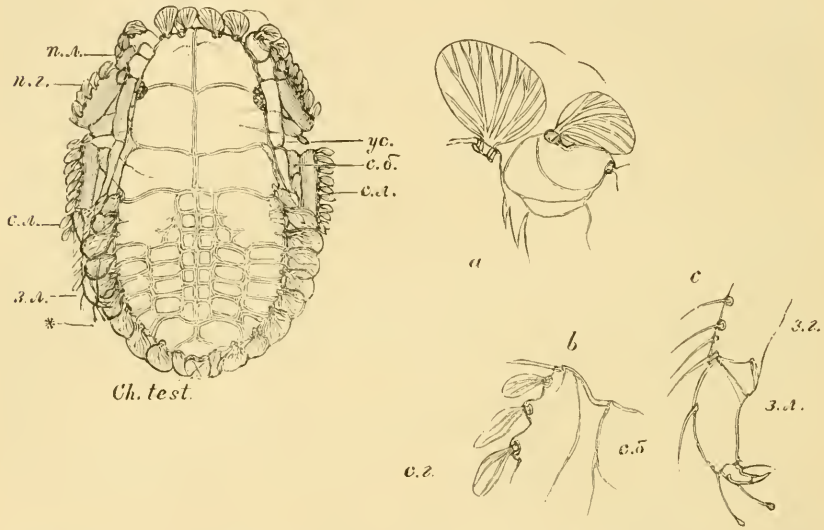
7) Dreyfus, L. Über Phylloxerinen. Wiesbaden 1889, p. 40.

8) Börner, C. Eine monographische Studie über die Chermiden. Arbeiten a. d. Kaiserl. Biolog. Anstalt für Land- und Forstwirtschaft, Bd. VI, Heft 2, 1908, pp. 145—146.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Zustande der Zerstörung waren. Augenscheinlich war die Entwickelung des betreffenden Individuums anfänglich auf eine geflügelte Form angelegt, schlug jedoch schon nach der zweiten oder dritten Häutung den Weg zu einer ungeflügelten Form ein; den Anstoß zu diesem Umschlage konnten günstiger gewordene Ernährungsbedingungen gegeben haben. In der Tat erreichte dieses Individuum die Dimensionen großer parthenogenetischer Weibchen (4—4$^1/_2$ mm Länge), während zu gleicher Zeit gesammelte geflügelte Weibchen nur 3,10 mm, Nymphen dagegen 3,18 mm Länge aufwiesen.

Fig. 1.



Ungeflügeltes parthenogenetisches Weibchen von *Dryobius roboris* L. (var. *longirostris* Mordw.) mit Flügelstummeln und normale Nymphe der gleichen Art; bei ein und derselben Vergrößerung gezeichnet. *I—III* — die drei thorakalen Segmente.

Allein nicht alle Larven parthenogenetischer Weibchen entwickeln sich bei eintretender Verschlimmerung der Ernährungsbedingungen zu geflügelten Individuen. So ergeben vor allem die aus befruchteten Eiern ausgeschlüpften Fundatriceslarven, welche sich nicht selten auch in morphologischer Hinsicht von den Larven der parthenogenetischen Weibchen der nachfolgenden Generationen unterscheiden, ausschließlich ungeflügelte Fundatricesweibchen. Die einzige Ausnahme bildet vielleicht *Drepanosiphum platanoides* Schr., indem hier von den ersten Tagen des Frühjahres an ausschließlich geflügelte parthenogenetische Weibchen zur Ausbildung gelangen.

Die unterscheidenden Merkmale der Fundatriceslarven bei den Pflanzenläusen sind von der Art, als hätten sich diese Larven im embryonalen Zustande und auch später bei sehr reichlicher Nahrung

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

entwickelt[9]); so besitzen dieselben unter anderem kürzere Fühler und Beine und kürzere Dorsalröhrchen (die sogen. „Saftröhrchen"), wo solche vorhanden sind, als die Larven der nachfolgenden Generationen[10]). Allein in denjenigen Fällen, wo die latenten Eier von geschlechtlichen Weibchen abgelegt werden, die weder einen Rüssel noch sogar einen Darmkanal besitzen, enthalten die Eier offenbar weniger Reservenährstoffe, als für die Entwickelung der geschlechtlichen Weibchen verwendet worden waren. Hieraus wird man, unter Berücksichtigung meines Gesichtspunktes betreffend die Entwickelungsbedingungen der Parthenogenese, schließen müssen, dass bei der Befruchtung der latenten Eier zugleich mit den Spermatozoen auch ein starkes Stimulum in das Ei verpflanzt wird, welches bei der Entwickelung die Stelle der Erregung durch reichliche Ernährung vertritt. Was nun die Bedingungen der weiteren Entwickelung betrifft, so entwickeln sich die Larven der Fundatrices in der Tat unter den allergünstigsten Bedingungen der Ernährung, und zwar auf jungen Blättchen, jungen Trieben u. s. w.

Eine bemerkenswerte Eigentümlichkeit weisen die Chermesinen von den Nadelhölzern auf, welche den sogen. Zwischenpflanzen entsprechen, d. h. von *Larix*, *Abies*, *Pinus*. Bekanntlich überwintern auf diesen Bäumen die noch nicht gehäuteten Chermesinenlarven und die aus diesen hervorgegangenen ungeflügelten parthenogenetischen Weibchen unterscheiden sich auch in morphologischer Hinsicht von den Larven und Imagines der nachfolgenden Generationen. Aus diesem Grunde führen die überwinternden Larven und die aus ihnen hervorgehenden ungeflügelten Weibchen einen besonderen Namen: Hiemales (Börner) oder Fundatrices spuriae (Cholodkovsky). Die Larven und die erwachsenen ungeflügelten Weibchen der folgenden Generationen dagegen werden Aestivales (Börner) oder Exules (Cholodkovsky) genannt. Es ist von Interesse, dass aus den Eiern ein und derselben erwachsenen Hiemalis oder Aestivalis-Weibchen, wie dies zuerst von Börner nachgewiesen worden ist, sowohl Hiemalis- als auch Aestivalis-Larven zur Entwickelung gelangen können, wobei erstere bis zum nächsten Frühjahre unverändert bleiben. Bei *Pineus pini*, *strobi* und *sibiricus* sind die noch nicht gehäuteten Larven jedoch noch nicht als Hiemalis- und Aestivalis-Larven unterschieden[11]). Die Bedingungen für die Bildung von Hiemalis- und Aestivalis-Eiern sind uns einst-

---

9) Vgl. diese Zeitschr. Bd. 27, 1907, p. 529—550, 561—575.

10) Vgl. Mordwilko, A. Zur Biologie und Morphologie der Pflanzenläuse. T. 1 (Russisch), Hor. Soc. Entom. Ross Bd. 31, pp. 276—278 (*Aphis padi*), pp. 285—287 (*Schizoneura corni*).

11) Börner, C. Eine monographische Studie über die Chermiden. Arbeiten etc. 1908, pp. 124—194. — Vgl. auch Nüsslin, O. Zur Biologie der *Chermes piceae* Ratz. Verhandl. d. deutsch. Zool. Gesellschaft. 1908, pp. 205.

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

weilen noch nicht bekannt. Erwachsene Sexuparen können sich nur aus den ersten Aestivalis-Larven entwickeln, also in der zweiten Generation, wenn man die Hiemalis-Generation als erste ansieht.

Ferner entwickeln sich auf gewissen Holzgewächsen im Sommer, trotz der für die Pflanzenläuse ungünstigen Bedingungen der Ernährung, ausschließlich ungeflügelte parthenogenetische Weibchen, wenn auch von geringer Größe und etwas abweichender Färbung. Hierher gehören unter anderem *Rhopalosiphum berberidis* Kalt., *Phyllaphis fagi* L., *Chaitophorus lyropictus* Kessl., *Schizoneura lanigera* Hausm., *Loewia* (*Schizoneura*) *passerini* Signoret a. a. m. Augenscheinlich kommt wohl in diesen Fällen wie der verhältnismäßig hohen Sommertemperatur so auch den spezifischen Eigentümlichkeiten der betreffenden Pflanzenläuse eine ausschlaggebende Rolle zu. Man wird wohl annehmen müssen, dass die hohe Temperatur, als Erreger während der Entwickelung, in der gleichen Weise wirken kann, wie reichliche Ernährung, d. h., dass sie eine stärkere Entwickelung der Fortpflanzungsorgane auf Kosten der Fortbewegungs- und Sinnesorgane bewirken kann[12]). Allein die für erhöhte Lebenstätigkeit nicht genügende mangelhafte Ernährung macht sich dabei in der geringen Größe der ungeflügelten, parthenogenetischen Sommerweibchen der genannten Arten geltend. Es ist daher sehr wohl möglich, dass bei diesen Pflanzenläusen, der Anstoß zu der Entwickelung geflügelter Weibchen nicht nur in den schlechten Ernährungsbedingungen, sondern auch noch in der etwas herabgesetzten Temperatur zu suchen ist. An den Wurzeln von *Tussilago farfara* erfolgt im Sommer die Fortpflanzung von *Aphis farfarae* Koch (*piri* Koch). Allein an solchen Stellen, welche der Sonne ausgesetzt sind, entwickeln sich vorzugsweise ungeflügelte parthenogenetische Weibchen, am Wasser und an schattigen Stellen dagegen gelangen neben diesen auch noch geflügelte Weibchen zur Entwickelung.

Nüsslin vermutet ebenfalls, dass durch die herabgesetzte Temperatur die Entwickelung von geflügelten Sexuparen bei *Holzneria* (d. i. *Prociphilus* Koch) *poschingeri* Holzn.[13]) begünstigt wird. Allein bei dem dahingehenden Versuche von Nüsslin war gleichzeitig auch noch eine andere Bedingung geliefert, und zwar eine ungenügende Ernährung, indem seine Pflanzenläuse längere Zeit hindurch (über einen Monat) im Eisschrank (bei einer Temperatur von 9° C.) gehalten wurden, und zwar natürlich auf einem abgeschnittenen Wurzelteil der Weißtanne[14]).

---

12) Vgl. Mordwilko, Die zyklische Fortpflanzung der Pflanzenläuse. I. Heterogonie etc. Biol. Centralbl. Bd. 27, 1907, pp. 529—550, 561—575.

13) *Prociphilus poschingeri* Holzner ist eine Übersiedlerform von *Pr. bumeliae* Schr. (Mordwilko, Tullgren?).

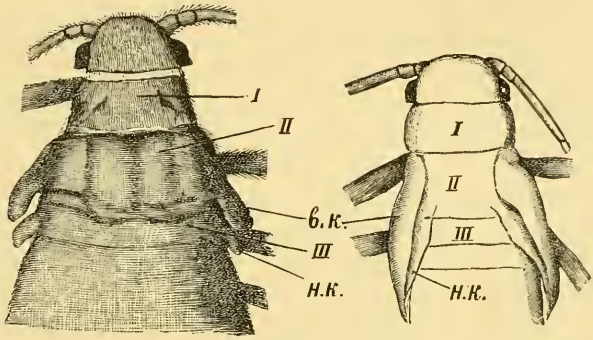
14) Nüsslin, O. Die Tannenwurzellaus. Allg. Forst- und Jagdzeitung. Dezemberheft 1899, pp. 6—7.

© Biologiezentrum Linz; download unter www.biologiezentrum.at

Vergleichen wir jedoch die soeben erwähnten Pflanzenlausarten mit anderen Arten, und zwar namentlich mit solchen, welche Kräuter bewohnen, aber auch mit gewissen Arten von den holzartigen Gewächsen, bei denen gleichzeitig auch geflügelte Weibchen zur Entwickelung gelangen, so werden wir zu dem Schlusse kommen müssen, dass verschiedene Arten von Pflanzenläusen in etwas abweichender Weise auf ähnliche äußere Bedingungen reagieren, worin denn auch ihre spezifischen Eigentümlichkeiten zum Ausdrucke gelangen.

So neige ich z. B. der Ansicht zu, dass die unbedeutende Größe der ungeflügelten Sommerweibchen von *Rhopalosiphum berberidis*,

Fig. 2.



Noch nicht gehäutete Larven der dritten Generation von *Chaitophorus testudinatus* Thornton von oben gesehen. Körperlänge 0,73 mm. *a* = ein Teil der Stirne und das erste Glied der (viergliedrigen) Fühler der rechten Körperhälfte. *b* u. *c* = Teile der mittleren und hinteren Beine. Aus der Zeichnung ist zu ersehen, dass die plättchenförmigen Anhänge am Rande des Körpers modifizierte Haare sind. Die Ränder des Körpers sind mit differenzierten Härchen besetzt (Befestigungsweise wie bei den Haaren; an den Hinterbeinen sind die Schüppchen durch Haare ersetzt). Offenbar wird durch die Schuppen ein innigeres Anschmiegen an die darunterliegende Blattoberfläche ermöglicht.

Phyllaphis fagi und einiger anderer Arten im Vereine mit deren Gewohnheit, vereinzelt und nicht haufenweise unter den Blättern der entsprechenden Pflanzen zu leben, als eine Anpassung zum Ertragen der im Sommer ungünstigen Existenzbedingungen aufzufassen ist, indem eine geringe Körpergröße namentlich bei vereinzelter Lebensweise wohl geeignet ist, die Pflanzenläuse vor den Angriffen der räuberischen Insekten und Schlupfwespen zu schützen. Und zwar ist eine derartige sich anpassende Eigenschaft bei den noch nicht gehäuteten Larven der dritten Generation von *Chaitophorus aceris* Koch und *Ch. testudinatus* Thornton am deutlichsten ausgesprochen, indem diese Larven fast während der ganzen 3 Sommermonate unverändert auf und unter den Blättern einiger Ahorn-

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

arten verbleiben (*Ch. aceris* nur unter den Blättern, wo sie in kleinen Häufchen sitzen). Auf Grund meiner Beobachtungen werden diese Larven weder durch räuberische Insekten noch durch Schlupfwespen beunruhigt, weshalb sie fast sämtlich bis gegen das Ende des Sommers erhalten bleiben, wo die Ernährungsbedingungen für diese Pflanzenläuse besser zu werden beginnen.

In dem Kapitel „Über die Heterogonie im allgemeinen und bei den Pflanzenläusen im speziellen“[15]) wurde bereits darauf hingewiesen, dass in jedem, aus einer Aufeinanderfolge parthenogenetischer und einer zweigeschlechtigen Generation bestehenden Generationszyklus irgendwelcher Tiere, diese letztere (d. h. die zweigeschlechtige Generation) bei dem Eintreten einer Verschlechterung der Ernährungsbedingungen zur Entwickelung gelangt. Woher kommt es nun, dass auf Holzgewächsen zum Ende des Frühjahrs, wenn auf diesen die Existenzbedingungen für die Läuse ungünstiger werden, oder im Sommer auf vertrocknenden oder früh absterbenden krautartigen Gewächsen, keine geschlechtlichen Individuen zur Entwickelung gelangen, sondern nur geflügelte parthenogenetische Weibchen, und dazu nicht einmal Sexuparae[16]), sondern solche, welche wiederum Larven von parthenogenetischen Weibchen zur Welt bringen? Und warum entwickeln sich bei den Pflanzenläusen, unter übereinstimmenden Lebensbedingungen gegen Ende des Sommers und am Anfang des Herbstes, geflügelte oder ungeflügelte Sexuparae und geschlechtliche Individuen?

In diesem Falle haben wir außer der Ernährung auch noch einen anderen Faktor, und zwar die Temperatur in Betracht zu ziehen. Und zwar werden wir annehmen müssen, dass die verhältnismäßig hohe Temperatur in gleicher Weise auf den in der Entwickelung begriffenen Organismus der Pflanzenläuse wirkt, wie eine reichliche Ernährung, d. h. als ein starkes Stimulum, welches die Fortpflanzung überhaupt beschleunigend, gleichzeitig die Entwickelung der Fortpflanzungsorgane und namentlich der Genitalanlagen begünstigt und zwar zuungunsten verschiedener anderer Organsysteme und namentlich der Fortbewegungs- und Sinnesorgane. Mit einem Worte, die hohe Temperatur kann selbst bei ungenügender Ernährung solche Erscheinungen in der Entwickelung der Pflanzenläuse hervorrufen, welche zur Hervorbringung parthenogenetischer Weibchen führen. Bei herabgesetzter Temperatur tritt umgekehrt die Art der Ernährung in ihre Rechte, wobei eine reichliche Ernährung zur Entwickelung parthenogenetischer Weibchen, eine ungenügende Ernährung dagegen zur Entwickelung von Sexuparae (wenn diese sich von den gewöhnlichen parthenogenetischen

15) Diese Zeitschr., Bd. 27, 1907, p. 529, 561.

16) Eine Ausnahme bildete nur die *Chermes*-Arten auf deren Zwischengewächsen (Nadelhölzer).

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

Weibchen unterscheiden) und darauf von geschlechtlichen Individuen führt. Es lässt sich voraussetzen, dass man die gewöhnlichen geflügelten Sexuparae verschiedener Arten von Pflanzenläusen, wie z. B. von *Siphonophora rosae* L., *Aphis mali* Fabr. u. a. m. im Herbste veranlassen kann, statt Larven von geschlechtlichen Weibchen, solche von parthenogenetischen Weibchen abzulegen, wenn man nur für eine künstliche Erhöhung der Temperatur Sorge trägt, indem man zum Beispiel die Pflanzen mit den Läusen in ein Warmhaus verbringt. Einen Sommer hindurch hielt ich in Warschau verschiedene Gramineen, auf deren Wurzeln Kolonien von *Tetraneura caerulescens* Pass. saßen, in Kristallisationsschalen auf den nach Süden gelegenen Fenstern. Obgleich die Pflanzen anfingen zu vertrocknen, entwickelten sich auf ihnen dennoch keine Nymphen und geflügelte Sexuparae, sondern es traten auf ihnen ununterbrochen nur ungeflügelte parthenogenetische Weibchen auf. Im Freien dagegen ruft das frühzeitige Absterben der Pflanzen bei der gleichen Art von Pflanzenläusen eine vorwiegende Entwickelung von geflügelten Sexuparae hervor (wohl infolge der niedrigeren Temperatur der Erde unterhalb der Grasnarbe).

Von demselben Gesichtspunkte aus betrachtet können die Beobachtungen und Versuche mit der Wurzelform der Reblaus von C. Keller und C. Morgan mit denjenigen von P. Boiteau verglichen werden. Und zwar zeigen die Versuche von Keller und Morgan, dass die geflügelten Sexuparae von *Phylloxera vastatrix* bei ungenügender Ernährung zur Entwickelung gelangen, doch wurde bei den Versuchen von Keller die Zimmertemperatur möglichst herabgesetzt. Bis zum 23. Juli erfolgte bei den Versuchen von Keller nichts Außergewöhnliches: es gelangten noch keine Nymphen zur Entwickelung. Da indessen die Bündel von Rebenwurzeln auszutrocknen begannen, so krochen die Rebläuse zum größten Teile auseinander und liefen an den Wandungen des Gefäßes herum. Am 27. Juli waren keine Läuse zu bemerken, allein am 1. August zeigte sich ein aus vielen Individuen bestehender Schwarm von geflügelten Sexuparae, worauf am 2., 3. und 6. August die übrigen Teile dieser Generation nachfolgten. Keller spricht sich über diese Erscheinung in folgender Weise aus: „Anstatt infolge von Nahrungsmangel unterzugehen, hatten sich die noch nicht ausgewachsenen Blattläuse in Geflügelte verwandelt — ein Beweis für die große Anpassungsfähigkeit des Tieres.“ „Nahrungsentzug bedingt ein Aufhören der Parthenogenese“ [17]). Aus den noch früher angestellten Versuchen von Morgan geht ebenfalls hervor, dass eine ungenügende Ernährung die Entwickelung von geflügelten Sexu-

---

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

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

parae begünstigt, eine reichliche Ernährung dagegen — dieselbe aufhält. Der früheste Termin, an welchem Morgan geflügelte Exemplare aufzog, war der 9. Juli (n. St.)[18]. Boiteau hingegen, welcher im Verlaufe von beinahe sechs Jahren eine Reihe aufeinanderfolgender parthenogenetischer Generationen (i. g. 24 oder 26) in Glasröhrchen aufzog, erhielt erst im zweiten Versuchsjahre Nymphen und geflügelte Sexuparae[19]. Aus den Angaben von Boiteau geht jedoch nicht hervor, bei welcher Temperatur er seine Läuse gehalten hat. Außerdem hatte dieser Autor für eine jede neue Generation wahrscheinlich auch neue Wurzeln genommen, so dass die Läuse bei günstigen Ernährungsbedingungen erzogen werden konnten.

Wenn nun aber bei einigen Arten von Pflanzenläusen im Verlaufe des Sommers vorwiegend und selbst ausschließlich ungeflügelte parthenogenetische Weibchen zur Entwickelung gelangen und vorhanden sind, so gibt es andererseits Arten von Pflanzenläusen, bei welchen im Sommer nur geflügelte parthenogenetische Weibchen vorkommen. Hierher gehören namentlich die Arten aus der Gruppe der Callipterina: *Callipteroides betulae* Koch, *tuberculatus* (*Callipterus*) *querceus* Kalt., *Pterocallis tiliae* L. u. a., während bei *Drepanosiphum platanoides* Schr. sogar die Fundatrices geflügelt sind. Auf eine Verschlimmerung der Ernährungsbedingungen im Sommer reagieren solche Pflanzenläuse nur durch eine Herabsetzung der Reproduktionsfähigkeit, womit bisweilen gewisse Eigentümlichkeiten des äußeren Baues verbunden sind, wie dies z. B. bei *Drepanosiphum platanoides* der Fall ist. Die oben erwähnte Erscheinung (d. h. die ausschließliche Entwickelung von geflügelten parthenogenetischen Weibchen im Sommer) werden wir auch als eine Anpassung an das Ertragen ungünstiger Existenzbedingungen des Sommers auffassen müssen. Wenigstens sind die geflügelten Sommerweibchen mit ihrem verhältnismäßig leichten Fluge den Angriffen räuberischer Insekten wenig ausgesetzt, so dass sie die ungünstige Periode des Sommers verhältnismäßig gut überstehen.

Mögen sich nun im Sommer nur ungeflügelte parthenogenetische Weibchen entwickeln, oder neben diesen auch noch geflügelte, so treten doch stets bei allen Pflanzenläusen zum Ende des Frühjahres und am Anfange des Sommers geflügelte Weibchen auf, welche dann von einer Pflanze auf eine andere überfliegen können. Ein solches Auftreten von geflügelten Weibchen haben wir schon

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

19) Boiteau, P. Eine ganze Reihe von Aufsätzen in den Compt. rend. Acad. Sciences Paris: T. 83, 1876, pp 430—432; T. 93, 1881, pp. 943—946; T. 105, 1887, pp. 157 u. ff.; T. 94, 1882, pp. 1453 u. ff.; T. 95, 1882, pp. 1200 u. ff.; T. 97, 1883, pp. 1180 u. ff.; T. 105, 1885, pp. 31 u. ff.; T. 105, 1887, pp. 157 u. ff.

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

für *Rhopalosiphum berberidis* Kalt., *Chaitophorus lyropictus* Kessl., *Phyllaphis fagi* L. kennen gelernt. Ähnlich verhalten sich auch noch mehrere andere Arten von Pflanzenläusen, bei welchen im Sommer ebenfalls ausschließlich oder doch wenigstens in überwiegender Mehrzahl ungeflügelte parthenogenetische Weibchen zur Entwickelung gelangen. So entwickeln sich z. B. bei dem an Kiefernnadeln saugenden *Schizolachnus agilis* Kalt. während des gesamten Sommers ausschließlich ungeflügelte Weibchen, allein Ende Mai (a. St.) (1895) fand ich auf den Nadeln von *Pinus abchasia* im Warschauer botanischen Garten außer Larven dieser Art fast nur noch Nymphen und geflügelte Weibchen. Genau ebenso entwickeln sich bei *Lachnus nudus* De Geer geflügelte Weibchen in großer Anzahl in der ersten Hälfte des Juni, wo sie neue Kolonien von Läusen auf jungen Kiefernstämmchen gründen; allein späterhin entwickeln sich bei dieser Art während des ganzen Sommers nur noch ungeflügelte parthenogenetische Weibchen, welche schließlich die geschlechtlichen Individuen hervorbringen. Bei der unter den Blättern von *Quercus pedunculata* u. a. Eichen saugenden *Phylloxera quercus* Boyer de F. treten die ersten geflügelten Sexuparae Ende Juni, die zweiten — im August auf[20]).

Soviel mir bekannt ist, sind bis jetzt bei *Schizoneura lanigera* Hamm. noch von niemandem gegen Ende des Frühjahres geflügelte parthenogenetische Weibchen beobachtet worden, obgleich Fr. Löw angibt, dass nach Lichtenstein auch bei dieser Art eine geflügelte Frühjahrsgeneration auftreten soll[21]). Eine sicher festgestellte Ausnahme von der allgemeinen Regel bildet einstweilen *Pemphigus spirothecae* Pass., bei welchem die beiden ersten Generationen aus sich äußerst langsam entwickelnden ungeflügelten parthenogenetischen Weibchen (diejenigen der ersten sind Fundatrices), die dritte — aus geflügelten Sexuparae besteht, welche im September bis November auftreten.

Die Reihe parthenogenetischer Generationen schließt gewöhnlich Ende Sommer oder im Herbste mit der Entwickelung von Sexuparae, einer zweigeschlechtigen Generation und überwinderten Eiern. Bei allen *Pemphiginae* und *Phylloxerinae* treten die Sexuparae nur in Gestalt geflügelter Weibchen auf, doch besitzt *Phylloxera quercus* außer geflügelten auch noch ungeflügelte Sexuparae (Dreifus, Balbiani), ebenso auch *Mindarus abietinus* Koch und *obliquus* Chol. auf den Trieben von *Picea alba* (nach Nüsslin und Cholodkovsky). Bei *Phylloxera caryae-venae* Fitch. sind die Sexuparen nach Pergande

---

20) Dreyfus, L. Neue Beobachtungen bei den Gattungen *Chermes* L. und *Phylloxera* Boyer de F. Zool. Anz. 1889, Nr. 299 u. 300, p. 92.

21) Löw, Fr. Über das Vorkommen der Bluttlaus (*Schizoneura lanigera* Hausm.) in der Umgebung von Wien. Verhandl. zool.-botan. Gesellsch. Wien, Bd. 35, Sitz.-Ber. p. 25.

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

sogar normaliter ungeflügelt[22]). Was dagegen die *Aphidinae* anbetrifft, so sehen wir hier eine große Mannigfaltigkeit je nach der Spezies. So sind die Sexuparae bei einigen Arten geflügelt und ungeflügelt (*Siphonophora rosae* L., *S. pelargonii* Kalt., *Myzus cerasi* Fabr., *Aphis mali* Fabr., *A. brassicae* L., *Chaitophorus leucomelas* Koch u. a. m.). Bei anderen Arten dagegen sind die Sexuparae entweder ausschließlich ungeflügelt (*Myzus absinthii* L., *Chaitophorus aceris* Koch, *Lachnus nudus* De Geer u. a.), oder aber nur geflügelt (so z. B. bei allen Arten, wo sich auch im Sommer nur geflügelte parthenogenetische Weibchen entwickeln, ferner bei *Lachnus pinihabitans* Mordw., *L. juniperinus* Mordw., *P. spirothecae*, *Loewia passerini*, *Schizoneura lanigera* u. a.). Die geflügelten Sexuparae (wie auch die nicht sexuparen geflügelten Weibchen, welche in der zweiten oder dritten Generation gegen Ende des Frühjahres und Anfang Sommers zur Entwickelung gelangen) können auf andere Pflanzen der gleichen oder einer nahestehenden Art herüberfliegen (was sie meistens auch tun), wo sie einer zweigeschlechtigen Generation oder nur geschlechtlichen Weibchen (so z. B. bei *Siphonophora rosae* L., *Aphis mali* Fabr., *Aphis viburni* Scop., *Myzus cerasi* Fabr. und anderen Arten) den Ursprung geben und verhalten sich überhaupt wie die Sexuparae migrierender Arten; dieses Verhalten, bei gleichzeitiger Abnahme dieser Arten auf den gleichen Gewächsen im Sommer (und namentlich auf alten Gewächsen), hat denn auch Lichtenstein und Kessler offenbar veranlasst, diese Arten als migrierend anzusehen.

Bei *Schizoneura lanigera* Hausm. hört die Fortpflanzung auf dem Stamme der Apfelbäume Mitte Sommers auf, oder wird doch wenigstens ganz herabgesetzt, während sie auf den Trieben und Wurzeln noch andauert. Im September und Oktober dagegen erstreckt sich die Vermehrung der Läuse wiederum auch auf den Stamm. Um diese Zeit gelangen auch geflügelte Sexuparae zur Entwickelung, welche sich meist auf der Unterseite der Blätter des Apfelbaumes niederlassen.

Zu gesetzmäßigen periodischen Migrationen von den einen Pflanzen auf andere gehen einzelne Arten aus verschiedenen Gruppen und selbst Gattungen über. Dieser Umstand weist darauf hin, dass die Erscheinung der Migrationen sich unabhängig von der Abstammung irgendeiner Form der Pflanzenläuse herausgebildet hat, dagegen in Abhängigkeit von dem Vorhandensein gewisser passender Existenzbedin-

22) Pergande, Theo. North American Phylloxerinae affecting *Hicoria (Carya)* and other Trees. Proceedings of the Davenport Academy of Sciences, Vol. IX, 1904. Davenport, Jowa, pp. 185ff., pp. 239—243.

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

gungen. Eine solche Existenzbedingung, und dazu noch die hauptsächlichste, haben wir zweifellos in der Polyphagie einzelner Pflanzenlausarten zu erblicken, namentlich, wenn sich dieselbe auf sehr verschiedene Pflanzen erstreckt, wie z. B. auf holzartige Gewächse einerseits und krautartige andererseits. Alle jetzt migrierenden Pflanzenläuse wenigstens sind sicher polyphage Arten, und sind es auch, wie man wohl annehmen muss, von allem Anfange an gewesen.

Es sind jedoch in bezug auf die Entstehung der Migrationen bei den Pflanzenläusen Hypothesen aufgestellt worden, welche auf der Annahme einer ursprünglichen Monophagie der jetzt migrierenden Pflanzenlausarten aufgebaut sind, weshalb ich es für notwendig erachte, ausführlicher auf diese Frage einzugehen.

Der erste Autor, der sich über den Ursprung der Migrationen bei den Pflanzenläusen ausgesprochen hat, war Fr. Blochmann, welcher jedoch nicht auf eine spezielle Besprechung dieser Frage eingegangen ist. Er sagt folgendes: „Ich schlage vor, ‚ursprüngliche' oder ‚Hauptnährpflanzen' (definitiver Wirt) bei allen wandernden Aphiden diejenige Pflanze zu nennen, auf welcher die Geschlechtsgeneration lebt und das befruchtete Ei ablegt, ‚Zwischenpflanze' (Zwischenwirt) dagegen diejenige, auf welcher die betreffende Blattlausart nur in parthenogenetisch sich fortpflanzenden Generationen vorkommt[23])."

Der gleichen Auffassung haben sich später auch N. Cholodkovsky und O. Nüsslin angeschlossen.

Cholodkovsky wirft nachstehende Fragen auf: „Wie kam diese merkwürdige Erscheinung zustande und ist der periodische Wechsel der Nahrungspflanzen ursprünglicher als eine exquisite Monophagie oder umgekehrt? Welche Koniferen-Arten sind für ursprüngliche *Chermes*-Nahrungspflanzen zu halten, — ob die Arten des Genus *Picea* Lk. oder aber der Genera *Pineus* L., *Larix* Lk., *Abies* Lk.?" Nachstehende Erscheinungen sind nach Cholodkovsky von ausschlaggebender Bedeutung: „1. das Zurückkehren der Sexuparen, zum Erzeugen der Sexuales, immer auf die Fichte, 2. die Entstehung der gallenbildenden Fundatrix aus dem befruchteten Eie, welches stets auf der Fichte abgelegt wird, 3. das Ausfallen der Geschlechtsgeneration (vom obenerwähnten zweifelhaften Falle von Dreyfus abgesehen) auf Zwischenpflanzen, 4. das Vorhandensein ausschließlich auf der Fichte lebender, nicht emigrierender *Chermes*-Rassen[24])." „Ich glaube also", fährt Cholodkovsky fort,

---

23) Blochmann, Fr. Über die regelmäßigen Wanderungen der Blattläuse. Biol. Centralbl. IX, Bd. 1888—90, p. 272.

24) Derartige nicht migrierende und sich ausschließlich auf parthenogenetischem Wege auf der Fichte fortpflanzenden Rassen oder Arten, gibt es indessen, wie dies von C. Börner nachgewiesen wurde, in Wirklichkeit nicht. Börner sagt, „dass

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

„dass die Vorfahren unserer *Chermes* ursprünglich ausschließlich auf *Picea*-Arten und zwar einfach auf der Rinde lebten, und hier, wie viele andere Aphiden, am Ende Sommers zu ihrer Geschlechtsgeneration gelangten. Erst nachträglich ist die mit einer Wanderung verbundene Komplikation eingetreten und hat den 1jährigen Zyklus in einen 2jährigen verwandelt. Die auf Fichten erzeugten Geflügelten konnten nämlich durch Wind oder anderswie auf fremde Koniferen-Arten übertragen werden, wo sie ihre Eier ablegten, wie dies auch heute zufälligerweise mit verschiedenen Blattläusen geschieht. Die von ihnen im folgenden Frühling erzeugten und infolge der ungewohnten Nahrung kleiner gewordenen Sexuparen konnten ebenso vom Winde wieder auf Fichten übertragen werden, wo sie zur Geschlechtsgeneration führten. So entstand ein 2jähriger Zyklus, welcher also seine Existenz der Mischung der Wälder verdanken mag“ [25]).

In ähnlicher Weise hat sich auch O. Nüsslin ausgesprochen. Die Fichte oder Rottanne war die ursprüngliche Nährpflanze der *Chermes*-Arten, auf welcher sich der gesamte Generationszyklus abspielte. Sodann geht aber folgendes vor sich. Die geflügelten parthenogenetischen Weibchen können zufällig auf andere Koniferen überfliegen und dort eine ungeflügelte parthenogenetische Generation hervorbringen. „Wenn deren nächsten Nachkommen Sexuales sind, so wird die Wanderung für die Spezies ohne Ergebnis bleiben, da ein Gedeihen der Sexuales oder der nächstjährigen Fundatrix auf der fremden Wirtspflanze einmal unwahrscheinlich und jedenfalls für die Entstehung eines pentamorphen Zyklus wertlos gewesen wäre. — Nehmen wir dagegen an, die Nachkommen der ungeflügelten Generation auf der neuen Wirtspflanze seien Geflügelte geworden, so werden diese später bei der eintretenden Wanderung, ihrem ererbten Geruchsinstinkte folgend, zur Tanne zurückfliegen, und dort würden sie, wenn es normale Geflügelte, d. h. Sexuparae sind, das Winterei ablegen und den Zyklus aufs neue eröffnen [26]).“

(Fortsetzung folgt.)

---

ich die ‚Parallelreihen von Dreyfus‘ im weitesten Sinne habe bestätigen können, dass es biologische Arten im Sinne Cholodkovsky's nach den bis jetzt gesammelten Erfahrungen unter den Chermiden nicht gibt.“ Vgl. Börner, C. Systematik und Biologie der Chermiden. Zool. Anz., Bd. 32, 1907, p. 413 ff. — Eine monographische Studie über die Chermiden. Arb. a. d. K. Biol. Anst. f. Land- u. Forstwirtsch., Bd. VI, Heft 2, 1908, pp. 81—320. — Über Chermesiden. Zool. Anz., Bd. 33, 1908, pp. 612—614. — Vgl. auch Mordwilko, Biol. Centralbl., Bd. 27, 1907, pp. 761—764.

25) Cholodkovsky, N. Beiträge zu einer Monographie der Koniferenläuse. Horae Soc. Entom. Rossicae, T. 30, 1895, pp. 49—51.

26) Nüsslin, O. Zur Biologie der Gattung *Chermes*. Biol. Centralbl., Bd. 28, 1908, p. 333 ff.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der kgl. bayer. Hof- u. Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Biologisches Zentralblatt

Jahr/Year: 1909

Band/Volume: 29

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

Artikel/Article: Beiträge zur Biologie der Pflanzenläuse, Aphididae Passerini. Die zyklische Fortpflanzung der Pflanzenläuse. 82-96