

Beiträge zur Biologie der Pflanzenläuse, *Aphididae* Passerini.

Die zyklische Fortpflanzung der Pflanzenläuse.

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

(Fortsetzung.)

Die nicht migrierenden Arten der Gruppen *Schizoneurina* und *Pemphigina* bieten nachstehende Eigentümlichkeiten im Vergleiche mit den *Aphidina*.

Vor allem ist bei ihnen die Arbeitsteilung zwischen den verschiedenen Generationen und den verschiedenen Formen von Individuen in höherem Grade ausgesprochen, als bei der Unterfamilie der *Aphidinae*. Gewöhnlich besitzen die parthenogenetischen Weibchen sechsgliedrige Fühler (füngliedrige nur bei *Pentaphis* und *Pemphigus spirothecae*), während die Fundatrices von *Schizoneura lanigera* Hausm. füngliedrige, die Fundatrices von *Pemphigus spirothecae* Pass. sogar nur viergliedrige Fühler besitzen. Bei den ungeflügelten parthenogenetischen Weibchen von *Sch. lanigera* haben die Augen im allgemeinen drei Facetten, allein auch bei den ungeflügelten Weibchen der zweiten Generation von *Pemphigus spirothecae* weisen die Augen drei Facetten auf. Augen mit drei Facetten sind überhaupt allen Fundatrices der *Pemphiginae* eigentümlich; doch können bei anderen ungeflügelten parthenogenetischen Weibchen die Augen je nach der Spezies auch mit vielen Facetten versehen sein, so z. B. bei *Loewia passerini* Signoret. Die Fundatrices der *Pemphiginae* sind die am plumpsten gebauten parthenogenetischen Weibchen, indem sie einen aufgeblasenen Körper und verhältnismäßig kurze Beine besitzen. Allein die ungeflügelten parthenogenetischen Weibchen der Gruppen *Schizoneurina* und *Pemphigina* sind überhaupt verhältnismäßig plump gebaut und schwerfällig in ihren Bewegungen, und daher wenig dazu geeignet, ihren Wohnort selbst auf ein und derselben Pflanze zu verändern; doch sind diese Weibchen ausschließlich zur Fortpflanzung bestimmt. Die ungenügende Beweglichkeit der erwachsenen ungeflügelten Weibchen wird durch die größere Beweglichkeit der noch nicht gehäuteten Larven kompensiert: indem diese letzteren einen dünnen und schlanken Körper, sowie dünne und starke Beine besitzen, können dieselben rasch auf dem Substrate herumlaufen und sich leicht einen passenden Wohnort aussuchen. Dieses sehen wir wenigstens bei den Larven von *Schizoneura lanigera*.

Von Sexuparen sind in den Gruppen der *Schizoneurina* und *Pemphigina* nur geflügelte bekannt; nur bei *Mindarus abietinus* und *obliquus* beobachteten Nüsslin und Cholodkovsky auch ungeflügelte Sexuparen. Bei einigen Arten stellen die geflügelten Sexuparen augenscheinlich die einzige geflügelte Form dar. Mit

Bestimmtheit ist, dies einstweilen nur für *Pemphigus spirothecae* festgestellt worden, bei welchem die beiden ersten Generationen ungeflügelt sind, die dritte, im September bis November ihre volle Entwicklung erreichende Generation dagegen aus geflügelten Sexuparen besteht, welche aus den Gallen auf die Rinde der Stämme und Zweige von Pappeln überfliegt. Bei *Schizoneura lanigera* und *Loewia passerini* sind einstweilen keine gegen Ende des Frühjahres und anfangs Sommer zur Entwicklung gelangende geflügelte Weibchen festgestellt worden. Bei *Mindarus abietinus* und *obliquus* werden geflügelte Sexuparen Ende Mai und Anfang Juni beobachtet.

Bei *Schizoneura lanigera* gelangen geflügelte Sexuparen neben ungeflügelten parthenogenetischen Weibchen zur Entwicklung, welche letztere fortfahren, sich fortzupflanzen. Bemerkenswert ist die Tatsache, dass die Sexuparen in den Gruppen der *Schizoneurina* und *Pemphigina* zur Zeit ihrer vollen Entwicklung, d. h. nach der letzten Häutung, völlig entwickelte Embryonen geschlechtlicher Weibchen und Männchen in sich enthalten, welche sie in verhältnismäßig kurzer Zeit zur Welt bringen. Bei einigen Arten legen die Sexuparen ihre Jungen selbst an solchen Orten ab, wo dieselben nicht einmal saugen können; so legen die Sexuparen von *Loewia passerini* und *Pemphigus spirothecae* ihre Jungen auf die unebene Rinde der Stämme und Äste von Pappeln ab; wahrscheinlich bringen auch die Sexuparen von *Schizoneura americana* ihre Jungen auf der Rinde der Stämme und Äste von *Ulmus americana* zur Welt. Die Sexuparen von *Schizoneura lanigera* legen die Larven der geschlechtlichen Individuen nach Mokrztetzki an der Unterseite der Blätter von Apfelbäumen ab, und beenden diese Ablage am dritten oder vierten Tage, nachdem sie Flügel bekommen haben. Die Sexuparen von *Mindarus abietinus* und *obliquus* legen, nachdem sie auf den Trieben der Weißtanne ihre Entwicklung erreicht haben, ihre Jungen auf Weißtannennadeln ab.

Die geschlechtlichen Individuen der nicht migrierenden *Schizoneurina* (mit Ausnahme der Gattung *Mindarus* Koch) und *Pemphigina* entbehren eines Rüssels wie auch des Darmkanales, weshalb sie natürlich auch keine Nahrung zu sich nehmen; trotzdem machen sie die gewöhnliche Anzahl von Häutungen durch, nämlich vier. Eine Ausnahme hiervon bilden nur die geschlechtlichen Individuen der Gattung *Mindarus*, welche mit einem Rüssel versehen sind. Die geschlechtlichen Weibchen produzieren und legen nur je ein Ei ab. Bei *Mindarus abietinus* legen die geschlechtlichen Weibchen

58) Löw, Fr. Zur näheren Kenntnis der begattungsfähigen sexuierten Individuen der Pemphiginen. Verh. k. k. zool.-bot. Ges. Wien. Bd. 30, 1881, pp. 615—620. — Kessler, H. F. Die Entwicklungs- und Lebensgeschichte der Blutlaus. Kassel 1885. — Witlaczil, E. Entwicklungsgeschichte der Aphiden. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 40, 1889, p. 613.

ihre Eier an der Rinde und den Nadeln der Weißtanne ab; bei *Schizoneura lanigera* legen sie ihre Eier nach Mokrzecki, wenigstens in der Gefaugenschaft, in die Ecken der Blattnerven und in die Blattwinkel ab. Bei *Loewia passerini* und bei *Pemph. spirothecae* legen die geschlechtlichen Weibchen ihre überwinternden Eier in Vertiefungen und Risse der Rinde an den Ästen und Stämmen von Pappeln ab.

Die Larven der Fundatrices kriechen gewöhnlich im Frühling des nächsten Jahres aus den Eiern. Für *Schizoneura lanigera* geben Kessler und Keller jedoch die Möglichkeit zu, dass die Larven der Fundatrices schon im Herbst aus den Eiern kriechen, worauf sie dann überwintern. Blanc⁵⁹⁾ geht jedoch noch weiter. Er gibt nämlich an, dass die Fundatriceslarven im Herbst nicht nur ausschlüpfen, sondern auch noch eine Nachkommenschaft von 20—40 Larven hervorbringen, welche sodann überwintern. In diesem Falle wäre es nun von Interesse, die morphologischen Merkmale der ersten im Frühjahr auftretenden ungeflügelten Weibchen kennen zu lernen, indem bei den Frühjahrs-Fundatrices von *Sch. lanigera*, welche sich aus den latenten Eiern entwickeln, die Fühler nach Kessler fünfgliedrig sind, während die ungeflügelten parthenogenetischen Weibchen der nachfolgenden Generationen sechsgliedrige Fühler besitzen.

Der Generationszyklus der Wurzelarten aus der Gattung *Pentaphis* Horv. ist noch bei weitem nicht vollständig erforscht worden. Geflügelte, nicht sexupare Weibchen hat Mokrzecki bei *P. trivialis* Pass. im Süden Russlands (Dnjeprowskybezirk des Taurischen Gouv.) an den Wurzeln von Winterweizen am 9. Juni angetroffen; geflügelte Weibchen von *P. pawlowae* fand ich dagegen in der Umgebung von Warschau im letzten Drittel des Mai im Jahre 1899. Interesse verdient dabei der Umstand, dass diese geflügelten Weibchen Embryonen sowohl von parthenogenetischen Weibchen (mit Rüsseln), als auch von geschlechtlichen Individuen (ohne Rüssel) in sich enthielten, — größere, von wässerig-weißer Farbe (geschlechtliche Weibchen) und kleinere von gelblicher Farbe (Männchen). Eines dieser geflügelten Weibchen hielt ich zwei Tage auf Wurzeln von *Bromus mollis* in einem Glasröhrchen, doch legte dasselbe hier keine Jungen ab. Als ich jedoch geflügelte *P. trivialis* öffnete, welche mir in zuvorkommender Weise von Herrn Mokrzecki in Spiritus zugeschickt worden waren, fand ich in deren Innerem bis zu 13 Embryonen, welche alle Rüssel besaßen. Die geschlechtlichen Individuen können demnach, wenigstens bei *P. pawlowae*, schon im Frühjahr hervorgebracht werden.

Bei den migrierenden *Pemphiginae* gelangen im allgemeinen die gleichen Erscheinungen zur Beobachtung, wie wir sie soeben für

59) Blanc. Ce que devient le puceron des pommiers pendant l'hiver. Bull. Soc. Vaudoise sc. nat., XXI, p. 169 et suiv. (Ich zitiere nach Bertkau's Bericht für 1885 im Arch. f. Naturgeschichte.)

die nicht migrierenden Arten dieser Unterfamilie beschrieben haben, doch treten einige Eigentümlichkeiten bei ersteren in Abhängigkeit von den Migrationen in noch verstärktem Grade auf. Eine Ausnahme sehen wir bei *Anocia* (*Schizoneura*) *corni*, welche in verschiedener Hinsicht mit den migrierender Arten der Gruppe *Aphidina* übereinstimmt. So fahren z. B. die geflügelten Emigranten und die geflügelten Sexuparen, nachdem sie auf neue Gewächse herübergeflogen sind, fort. an diesen zu saugen und legen erst später Junge ab; die erwachsenen ungeflügelten parthenogenetischen Weibchen sind ziemlich beweglich, die geschlechtlichen Individuen sind mit Rüsseln versehen und saugen, obgleich sie von sehr unbedeutlicher Größe bleiben (die Männchen von bis 0,9 mm Länge, die geschlechtlichen Weibchen bis zu 1,18 mm Länge). Allein die Fundatrices besitzen Augen mit nur drei Facetten und Fühler mit nur fünf Gliedern, und die geschlechtlichen Weibchen (deren Augen ebenfalls drei Facetten haben, im Gegensatz zu den Männchen mit zahlreich facettierten Augen) legen nur je ein Ei, eine Übereinstimmung mit den übrigen *Pemphiginae*.

Bei den migrierenden *Pemphiginae* finden wir ebenfalls eine deutlich ausgesprochene Arbeitsteilung zwischen den nicht gehäuteten Larven und den erwachsenen ungeflügelten parthenogenetischen Weibchen. Ganz besonders wenig beweglich und schwerfällig sind die Fundatrices. Bei einigen Arten sind die Fühler sogar dreigliedrig und viergliedrig, während die Augen aller Arten drei Facetten aufweisen. Die Fundatrices-Larven dagegen sind sehr beweglich und besitzen meist fünfgliedrige Fühler mit wohlentwickelten Tasthärchen. Die soeben erwähnten besonderen Merkmale der Fundatrices-Larven lassen sich gut durch den Umstand erklären, dass dieselben von der Rinde der Stämme und Äste auf die sich öffnenden Knospen herübergehen müssen, zu welchem Zwecke nicht selten recht lange Märsche zurückzulegen sind. Dafür bringen diese Individuen dann aber auch ihr ganzes Leben an ein und derselben Stelle zu und gehen ganz in der Hervorbringung von Nachkommenschaft auf. Die ungeflügelten Weibchen der nachfolgenden Generationen, welche meist nur auf Zwischengewächsen auftreten, sind zwar im allgemeinen ebenfalls mehr oder weniger schwerfällig, besitzen aber meistens bereits sechs- oder doch fünfgliedrige Fühler, bisweilen aber auch, wie bei *Tetraneura caerulescens*, sowohl sechs- wie fünfgliedrige (wobei die sechsgliedrigen Fühler bei dieser Art neben reichfacettierten Augen auftreten). Allein die ungeflügelten Weibchen von *Pemphigus ranunculi* Kalt. (Übersiedlerform von *affinis* Kalt.) sind ziemlich beweglich. Die Fundatrices der *Pistacia*-*Pemphiginae* besitzen nach Derbès viergliedrige Fühler, die ungeflügelten Weibchen der nachfolgenden Generation dagegen — fünfgliedrige Fühler.

Die geflügelten Weibchen der migrierenden Arten besitzen wohlentwickelte, reichfacettierte Augen und zwar kurze, aber mit zahlreichen, gut entwickelten Riechgrübchen versehene Fühler, wobei diese Grübchen meist in Gestalt von Halbringen und kleinen Bogen auf dem 3.—5., seltener auf dem 6. Fühlergliede angeordnet liegen. Wohlentwickelte Sinnesorgane brauchen die migrierenden *Pemphiginae* schon wegen der bei dieser Gruppe auftretenden Eigentümlichkeit, dass in den meisten Fällen weder die geflügelten Sexuparen noch die geflügelten Emigranten, nachdem sie auf neue Gewächse herübergeflogen sind, zu saugen beginnen, sondern dass dieselben sofort anfangen, Junge abzulegen. Die Sexuparen fliegen gewöhnlich unmittelbar auf die Rinde der Stämme und Äste über und legen hier Larven einer zweigeschlechtigen Nachkommenschaft ab; die geflügelten Emigranten einiger Arten, namentlich solcher, deren Zwischengewächse Wurzeln sind, legen ihre Jungen unmittelbar im Grase oder überhaupt an der Erdoberfläche in der Nähe von Wurzeln der Zwischengewächse ab, worauf deren Larven dann ihre Wohnorte selbst aufsuchen. Dies trifft nach meinen Beobachtungen z. B. bei *Tetraneura ulmi* (*caerulescens*) zu und wahrscheinlich wohl auch bei den übrigen *Pemphiginae*, deren geflügelte Emigranten ihre Jungen innerhalb eines kurzen Zeitraumes, fast unmittelbar eines nach dem anderen ablegen. So legte nach meinen Beobachtungen ein aus der Galle emigriertes geflügeltes Weibchen von *Schizoneura lanuginosa* im Verlaufe von einer halben Stunde unter dem Deckgläschen 28 Junge ab. Doch scheinen die geflügelten Emigranten auch derjenigen Pemphiginen, bei welchen sie sich auf oberirdischen Pflanzenteilen aufhalten, nicht an Zwischengewächsen zu saugen. Nach meinen Beobachtungen legte z. B. ein auf *Filago arvensis* übergesetztes geflügeltes Weibchen von *Pemphigus ovato-oblongus* Kessler gegen 20 Junge in etwa einer Viertelstunde ab, indem es nach jeder Ablage etwas weiter nach der Seite hin kroch. Ebenso beenden auch die Emigranten von *Pemphigus affinis* auf *Ranunculus flammula* die Ablage ihrer Jungen in sehr kurzer Zeit.

In denjenigen Fällen, wo weder die geflügelten Sexuparen noch die geflügelten Emigranten saugen, nachdem sie auf andere Gewächse herübergeflogen sind, müssen sich diese Läuse bei der Auswahl der für sie passenden Gewächse hauptsächlich von ihrem Geruchssinne leiten lassen. So gleichen z. B. die oval-lanzettförmigen Blätter von *Populus balsamifera* außerordentlich denjenigen von Weiden, und ich war einst im Herbste sehr erstaunt, auf der Rinde des Stammes solcher Bäume geflügelte Sexuparen von *Pemphigus ranunculi* (*affinis*)⁶⁰⁾ zu bemerken, bis ich mich durch einen

60) Im Warschauer botanischen Garten, wo ich diese Beobachtung anstellte, befanden sich in der gleichen Abteilung verschiedene Hahnenfußarten.

Blick auf die angehängte Etikette davon überzeugt hatte, dass ich es nicht mit einer Weide, sondern mit einer Pappel zu tun hatte. In der Tat sind die Geruchsorgane auf den Fühlern bei den geflügelten Weibchen der migrierenden Pemphiginen sehr gut ausgebildet.

Es muss übrigens bemerkt werden, dass die Sexuparen der migrierenden Arten der *Pemphiginae* trotzdem sehr häufig bei der Wahl der passenden Hauptgewächse Irrtümer begehen. So repräsentiert der bereits mitgeteilte Fall des Auffindens geflügelter Sexuparen am Stamme von *Populus balsamifera* eine Verirrung der betreffenden Pappel-Pemphiginen, indem im Frühjahr keine entsprechenden Gallen von Pemphiginen auftreten. Auf *Populus suaveolens* fand ich im Sommer 1907 nur einige wenige Gallen von *Pemphigus pyriformis* Licht., allein im folgenden Sommer (1908) habe ich auf den gleichen Bäumen eine große Anzahl allerdings weniger gut entwickelter Gallen von *P. pyriformis*, *ovato-oblongus* und *affinis* gefunden. Im Herbst fand ich im Park von Bjelowesh an Stämmen von *Populus tremula* eine Menge Sexuparen von Pappel-Pemphiginen, deren Nachkommenschaft offenbar dem Untergange geweiht war. Einmal habe ich im September, in der Umgebung von Warschau, eine geflügelte Sexupare von *Anoecia corni* mit einem Häufchen von Jungen unter einem Blatte von *Ulmus effusa* angetroffen, wo deren Nachkommenschaft offenbar ebenfalls zugrunde gehen musste. Auf der Rinde der Stämme von *Ulmus effusa* habe ich in der Umgebung von Warschau Sexuparen von *Tetraneura ulmi* und *Schizonoura ulmi* angetroffen, allein diese Arten von Pflanzenläusen bilden keine Gallen auf *Ulmus effusa*; die Nachkommen der geschlechtlichen Individuen von *T. ulmi* und *Sch. ulmi* waren demnach im gegebenen Falle natürlich dem Untergange verfallen u. s. w. Anscheinend haben wir es in solchen Fällen mit andauernder Einwirkung der natürlichen Auslese zu tun, welche fortfährt, die weniger anpassungsfähigen Formen von Individuen aus dem Lebenswege zu entfernen.

Auf den Zwischengewächsen entwickeln sich in einer ganzen Reihe von Generationen vorzugsweise oder selbst ausschließlich so lange nur ungeflügelte parthenogenetische Weibchen, bis zu einem gewissen Zeitpunkte die Sexuparen zur Entwicklung gelangen. Nur bei *Anoecia corni* können in Abhängigkeit von äußeren Bedingungen einfache (d. h. nicht sexupare) geflügelte parthenogenetische Weibchen zur Entwicklung gelangen, welche auf neue Zwischengewächse herüberfliegen können. Bei *Pemphigus caeruleus* (*ulmi* De Geer), *P. ranunculi* (*affinis* Kalt.) und *P. filaginis* (*ovato-oblongus* Kessl.) waren die um die Mitte des Sommers beobachteten geflügelten Weibchen ausschließlich Sexuparen. Bei *P. ranunculi* (einer Übersiedlerform von *P. affinis*) fand ich jedoch gegen Ende des Frühjahres auf dem Hahnen-

füße (*Ranunculus repens*) Nymphen, und erzog aus diesen mehrere Exemplare geflügelter nicht sexuparer Weibchen. Im Dezember 1907 und Januar 1908 (a. St.) erzog ich im Zimmer überwinterte junge Individuen von *P. ranunculi*, deren Nachkommen sich vorzugsweise zu geflügelten nicht sexuparen Weibchen entwickelten.

Die Generationen migrierender *Pemphiginae* auf den Zwischengewächsen, d. h. die sogen. Exules, zeichnen sich vor den Generationen auf den Hauptpflanzen in bedeutenderem Maße aus, als dies bei den migrierenden *Aphidina* der Fall ist. Allerdings können die ungeflügelten Exules meistens mit keiner anderen auf den Hauptpflanzen lebenden Form verglichen werden, da die Fundatrices-Weibchen bei den *Pemphiginae* sich überhaupt sehr stark von den ungeflügelten parthenogenetischen Weibchen der nächstfolgenden Generationen unterscheiden. Bei den erwachsenen Fundatrices von *Tetraneura ulmi* De Geer besitzen die Augen drei Facetten, die Fühler sind dreigliedrig und die Färbung des Körpers ist dunkelolivengrün, während bei den ungeflügelten Wurzelweibchen (*T. caerulescens* Pass.) die Fühler fünfgliedrig oder sechsgliedrig sind, die Augen drei oder viele Facetten besitzen und der Körper von zitronen- oder orange-gelber Farbe ist. Bei *Anoecia corni* kann man die ungeflügelten Wurzelweibchen mit den ungeflügelten Weibchen der zweiten und der nachfolgenden Generationen auf den Hauptpflanzen vergleichen. Die letzteren sind fast ganz dunkelbraun oder schwarz gefärbt, die ungeflügelten Weibchen von *An. venusta* Pass. dagegen nicht durchgehends dunkelbraun und die jungen, noch nicht ganz erwachsenen, sogar gelb oder braungelb. Die ungeflügelten Fundatrices von *P. affinis* besitzen fünfgliedrige Fühler, dreifacettierte Augen, einen entweder länglichen oder fast kugelförmigen plumpen Körper von grüner Farbe mit weißem Flaum; die ungeflügelten Weibchen von *P. ranunculi* dagegen besitzen einen länglichovalen, stark bestäubten, hellgelblich oder grünlichgelb gefärbten Körper von geringerer Größe, sechsgliedrige Fühler, dreifacettierte Augen.

Allein bei den Fundatrices von *P. bumeliae* sind die Fühler sechsgliedrig, obgleich das dritte Glied nicht selten von dem vierten getrennt ist; bei den ungeflügelten Exules (*P. poschingeri*) sind die Fühler deutlich sechsgliedrig. Ebenso sind die Fühler auch bei den Fundatrices von *Sch. ulmi* sechsgliedrig. Allein bei den ungeflügelten Exules von *Colopha compressa* (auf den Wurzeln von *Carex*) sind die (viergliedrigen) Fühler sogar weniger entwickelt, als die (fünf- oder viergliedrigen) Fühler der Fundatrices.

Auch die geflügelten Sexuparen unterscheiden sich in mehr oder weniger bedeutendem Maße von den geflügelten Emigranten. So kehren z. B. die Sexuparen von *Tetraneura ulmi* De Geer auf die Ulme nur in der Form *caerulescens* Pass. zurück (fünf Punktaugen, mit Saffthöckern am Abdomen, während die Emigranten

von *T. ulmi* nur drei Punktaugen und keine Saffthöcker besitzen); auf den Ulmen dagegen gelangen nur äußerst selten geflügelte Emigranten der Form *caerulescens* (z. B. in verschiedenen Jahren auf ein und denselben Bäumen) zur Entwicklung. Die Sexuparen von *Pemphigus affinis* (in der Form *ranunculi*) unterscheiden sich von den geflügelten Emigranten namentlich durch den Bau ihrer Fühler, und dasselbe bezieht sich auch auf *P. orato-oblongus* Kessler (= *mar-supialis* Courchet) (Sexuparen in der Form *P. gnaphilii* Kalt. = *filaginis* Boyer de F.). Es unterscheiden sich auch die Sexuparen der *Pistacia*-Pemphiginen, weshalb Lichtenstein dieselben auch nach ihrer Ähnlichkeit mit den Emigranten einzelner *Pistacia*-Pemphiginen auf *oides* benannte, was jedoch natürlich noch nicht als eine Garantie für deren Zugehörigkeit zu diesen oder jenen Arten dienen kann.

Viele Pemphiginen migrieren auf mehrjährige, meist krautartige Gewächse oder aber auf Wurzeln von Bäumen (*Pemphigus xylostei* De Geer — auf die Wurzeln der Fichte, *Pemph. bumeliae* Schr. auf die Wurzeln der Weißtanne. Auf diesen letzteren können sich die Übersiedler fortpflanzen und nach Abstoßung eines Teiles der Sexuparen aus ihrer Mitte auch in irgendeiner Form überwintern, namentlich aber in Gestalt nicht gehäuteter Larven und junger Individuen (*Tetraneura rubra* — *aeac-maydis*, *T. ulmi* — *caerulescens*, *Pemph. bumeliae* — *poschingeri*, *P. xylostei*, *P. affinis-ranunculi*, *P. pyri-formis* — *lactucarius*, *Colopha compressa* auf den Wurzeln von *Carex*). Handelt es sich um mehrjährige (und zwar mindestens um zweijährige) Kräuter oder um Wurzeln von Bäumen, so kann die Migration von den Hauptpflanzen auf eine verhältnismäßig späte Jahreszeit übertragen werden, so dass es sich in diesem Falle ereignen kann, dass die geflügelten Sexuparen-Emigranten nicht mehr in dem gleichen Jahre zur Entwicklung gelangen werden.

Bei den migrierenden Pemphiginen entwickeln sich die geflügelten Emigranten schon in der zweiten Generation, allein die erste Generation — die Fundatrices — und teilweise auch die zweite — die Emigranten — entwickeln sich verhältnismäßig sehr langsam. Allerdings entwickeln sich bei *Pemph. nidificus* Löw (welcher Eschenblätter aufrollt) die geflügelten Emigranten schon von Mitte Mai an, um welche Zeit sie auch von den Eschen fortfliegen, und Anfang Juni kann man hier schon keine Läuse dieser Art mehr antreffen. Aber bei *P. bumeliae*, welcher an der zarten Rinde der Stämme und Äste von Eschen saugt (so z. B. da, wo sich Risse und Anschwellungen gebildet haben), entwickeln sich die geflügelten Emigranten im Laufe des ganzen Monats Juni. Bei *P. xylostei* De Geer kann man Nymphen und geflügelte Emigranten in aufgerollten Blättern, später auch an Trieben und unter normalen Blättern von *Lonicera tatarica* und *xylosteum* noch Mitte Juni und später antreffen. Verhältnismäßig spät entwickeln sich auch die

auf Ulmen und Pappeln gallenbildenden Pemphiginen, bei welchen die geflügelten Emigranten gegen Mitte Juni, bisweilen etwas früher oder später, zur Entwicklung gelangen. Die geflügelten Weibchen von *Sch. ulmi* migrieren etwas früher, und zwar Anfang Juni, wogegen die geflügelten Weibchen von *Sch. lamiginosa* (Gallen auf *Ulmus campestris*) und *Colopha compressa* (Gallen auf *Ulmus effusa*) in der zweiten Hälfte des Juni (a. St.) migrieren.

In der Umgebung von Warschau beobachtete ich Nymphen und geflügelte Emigranten von *Pemph. bursarius* im Juni und Juli und in einem Jahre fand ich sogar noch Mitte September (a. St.) Nymphen und geflügelte Emigranten in Gallen auf einer jungen Schwarzpappel. Alb. Tullberg teilte mir mit, dass er eine ähnliche Beobachtung an *P. pyriformis* Lichtenstein angestellt habe (Ende September n. St.). Er fand bisweilen geflügelte Emigranten in Gallen schon im September.

Ursprünglich, als die Erscheinung der Migrationen noch im Entstehen begriffen war, könnten die migrierenden Pemphiginen im Verlaufe der gesamten Vegetationsperiode ihrer Hauptpflanzen auf diesen letzteren saugen, wie wir dies noch jetzt bei den nicht migrierenden Pemphiginen beobachten. Von ganz besonderem Interesse ist in dieser Hinsicht die nicht migrierende Art *Schizoneura americana* nach den Mitteilungen von Riley, vorausgesetzt, dass dessen Versuche ganz genau durchgeführt worden sind.

Die aus den überwinterten Eiern hervorgegangenen Fundatrices verursachen durch ihr Saugen an der Unterseite der Blätter von *Ulmus americana* ein Aufrollen dieser Blätter zu Röhren, ähnlich wie diese von *Sch. ulmi* hervorgebracht werden. Hier entwickelt sich eine zweite ungeflügelte und eine dritte geflügelte Generation. Die von den geflügelten Weibchen abstammenden Larven der vierten Generation verursachen auf den Blättern ein neues Aufrollen derselben, entwickeln sich in denselben zu ungeflügelten Weibchen und bringen eine fünfte Generation geflügelter Sexuparen hervor. Diese letzteren fliegen auf die Rinde der Äste und Stämme hinüber, wo sie die rüssellosen Sexuales ablegen. Bei *Prociphilus xylostei* verursachen die Fundatrices durch ihr Saugen ein Aufrollen der Blätter von *Lonicera tatarica* und *L. xylosteum*. Ebendasselbst gelangen häufig auch geflügelte Emigranten zur Entwicklung, allein häufig kriechen dieselben als Nymphen oder selbst als Larven auf Triebe oder unter ausgewachsene Blätter herüber und erreichen hier, indem sie bisweilen ebenfalls Blätter aufrollen, ihre definitive Entwicklung. Ursprünglich aber konnte sich diese Art auf den Trieben und unter den Blättern wahrscheinlich auch noch weiter entwickeln. Bei den Pappeln und Weiden fahren die Triebe auch um die Mitte des Sommers fort zu wachsen und neue junge Blättchen hervorzubringen. Infolge dieser Eigenschaft der Pappeln konnten sich auch im Sommer

neue Gallen bilden, wie dies zum Teil aus dem Beispiele von *Pemph. affinis* Kalt. hervorgeht. Die Larven der Fundatrices beginnen unter den im Frühjahr sich ausbreitenden jungen Blättchen von *Populus nigra* und *P. pyramidalis* zu saugen, wodurch sie die Bildung seitlicher Faltengallen verursachen, welche späterhin fester werden und den Fundatrices einen ziemlich soliden Schutz gegen die Außenwelt verleihen. Die Fundatrices erlangen ihre definitive Entwicklung etwa um die Zeit der vollen Entwicklung der ersten Blätter und beginnen sodann die Larven der zweiten Generation abzulegen. Diese letzteren verlassen die Faltengallen der Fundatrices und streben längs den Trieben nach deren Spitzen, wo sie die Unterseite der neuen jungen Blätter in ziemlich dichter Menge bedecken. Da nun an der Unterseite der frischen jungen Blättchen nicht etwa einzelne Larven der zweiten Generation saugen, sondern eine mehr oder weniger beträchtliche Menge derselben, so biegen sich die Blätter mit ihren seitlichen Längsrändern nach unten um. Bei raschem und energischem Wachstum der jungen Blätter, wie dies namentlich auf jungen und kräftigen Pappeln der Fall ist, sind nun die Seitenteile der Ränder bestrebt, sich wieder auszubreiten, so dass die Blätter eine recht verschiedenartige Gestalt annehmen. Hier entwickeln sich die Larven der zweiten Generation zu Nymphen und geflügelten Emigranten, wobei es nunmehr jedoch zu keiner neuen Gallenbildung mehr kommt.

Wie es sich ursprünglich mit den Gallenbewohnern der Ulme verhalten hat, lässt sich gegenwärtig schwer sagen. Vielleicht besaßen die Gallen von *Tetraneura* und *Colopha* ursprünglich noch keine so vollendete Gestalt, welche die Möglichkeit einer erneuten Gallenbildung auf den entwickelten Blättern der Ulme ausschließt, oder aber die geflügelten Weibchen der zweiten Generation konnten einfach unter den frischen Blättern dieser Bäume saugen, ohne solch vollendete Gallen zu bilden, wie dies durch die Fundatrices geschieht.

Bei den *Pistacia*-Pemphiginen entwickeln sich nach Derbès die geflügelten Emigranten in der dritten Generation, und zwar von Ende August an bis Ende Oktober. Es unterliegt keinem Zweifel, dass dieselben nur auf mehrjährige oder doch wenigstens zweijährige krautartige Pflanzen herüberfliegen können, obgleich *Aploneura tertisei* Pass. nach Lichtenstein auch an den Wurzeln von *Bromus mollis* und *Hordeum vulgare* saugen kann. Auf den Wurzeln von Gramineen saugt nach Courchet auch *Pemph. semilunaris* und *P. follicularius*. Allein im allgemeinen sind die Zwischengewächse der *Pistacia*-Pemphiginen noch recht wenig bekannt, ebenso auch das Verhalten der Läuse auf denselben. Jedenfalls entwickeln sich nach Derbès im Frühling auf den Zwischenpflanzen geflügelte Sexuparen, welche in der ersten Hälfte des Mai auf *Pistacia*-Bäume

herüberfliegen und hier in Rissen der Rinde und unter letzterer rüssellose Larven der zweigeschlechtigen Generation hervorbringen.

Wie konnte nun bei den *Pistacia*-Pemphiginen eine so späte Migration von den Hauptpflanzen auf die Zwischenpflanzen zur Entwicklung gelangen? Zu der Zeit, wo sich bei anderen Pflanzenläusen schon Sexuparen und Sexuales entwickeln, gelangen bei den *Pistacia*-Pemphiginen erst geflügelte Emigranten zur Entwicklung. Die Annahme, dass bei den *Pistacia*-Pemphiginen die ursprünglichen Sexuparen mit der Zeit zu Emigranten geworden sind, scheint mir ganz unzulässig, da man unmöglich annehmen kann, dass die Sexuparen angefangen hätten, von holzartigen Pflanzen auf Kräuter überzufliegen. Natürlicher erscheint die Annahme, dass eine so späte Migration der *Pistacia*-Pemphiginen sich nur aus einer früheren Migration entwickelt haben konnte, natürlich aber nur unter der Voraussetzung, dass die Zwischenpflanzen mehrjährig gewesen waren. Es ist sehr wohl möglich, dass vereinzelte Fälle sehr später (Herbst-) Migrationen auch bei den übrigen Pemphiginen vorkommen. Einen solchen Fall konnte ich in der Umgebung von Warschau für *Pemph. bursarius* nachweisen. In Bjelowesh habe ich noch in der ersten Hälfte des August 1907 (a. St.) sitzende Gallen von *Pemph. pyriformis* Licht. und Gallen von *P. ovato-oblongus* mit Nymphen und geflügelten Emigranten gefunden. Tullberg hat noch Ende September Emigranten von *P. pyriformis* Licht. beobachtet. Nachforschungen in dieser Hinsicht werden noch mehr ähnliche Fälle zutage fördern. Damit jedoch aus zufälligen Erscheinungen einer späten Migration eine regelmäßige Erscheinung entstünde, musste die späte Migration notwendigerweise irgendwelche Vorteile im Kampfe um das Dasein für die Art bieten. Doch ist es sehr schwer, schon jetzt eine Antwort auf die Frage zu geben, welcher Art die Vorteile sind, die den *Pistacia*-Pemphiginen durch eine späte Migration geboten werden.

Was nun den Umstand betrifft, dass sich die Sexuparen bei den *Pistacia*-Pemphiginen im Frühjahr entwickeln, so können sich diese Formen auf mehrjährigen Kräutern ja überhaupt bald gegen Ende des Sommers (und dies in den meisten Fällen) oder aber gegen Ende des Frühjahres entwickeln, wie z. B. bei *Pentaphis pawlowae* Mordw. Vielleicht wird durch spätere Beobachtungen noch nachgewiesen werden, dass sich auch bei den *Pistacia*-Pemphiginen die Sexuparen ebenfalls gegen Ende des Sommers entwickeln können, bei anderen migrierenden Pemphiginen dagegen umgekehrt ebenfalls im Frühjahr, wenn auch nur zum Teile und in vereinzelten Fällen. Ich habe feststellen können, dass bei *Pemph. ranunculi* Kalt. (einer Übersiedlerform von *P. affinis* Kalt.) schon Ende Mai geflügelte parthenogenetische Weibchen auftreten (wenn auch keine Sexuparen). Allein es können sich hier möglicherweise auch Sexuparen entwickeln. Einstweilen fehlen dahingehende Beobachtungen über

Tetraneura zae-maydis Duf. (= *rubra* Licht.) und *T. caeruleseus* Pass. (*ulmi* De Geer).

Wir haben gesehen, dass die Exules (Übersiedler) vieler *Pemphiginae* auf den Wurzeln (bisweilen aber auch auf den Stengeln, wie z. B. bei *Pemphigus [affinis] ranunculi*) krautartiger Gewächse, oder aber auf den Wurzeln holzartiger Gewächse leben.

Hier überwintern die Exules und können sich überhaupt eine unbestimmt lange Zeit hindurch fortpflanzen. Stellt man sich daher vor, dass in einer bestimmten Gegend das Zwischen- oder Hauptgewächs aus irgendwelchem Grunde verschwunden sei oder überhaupt von jeher gefehlt habe, so wird folgende Erscheinung eintreten müssen. Jede beliebige migrierende Art wird nur auf mehrjährigen Zwischengewächsen erhalten bleiben können, muss aber mit dem Ausfall dieser letzteren unweigerlich verschwinden. So wird sich z. B. *Procioph. poschingeri (bumeliae)* auf den Wurzeln der Tannen selbst in dem Falle fortpflanzen können, wenn in der betreffenden Lokalität die Esche (*Fraxinus excelsior*) aus irgendwelchem Grunde verschwinden würde; nur die Sexuparen werden in diesem Falle für die Art verloren gehen. Man wird aber nicht darauf rechnen können, *Procioph. bumeliae* auf Eschen in solchen Lokalitäten anzutreffen, wo z. B. die Tanne verschwunden ist, wie dies unter anderem in einem ungeheuren Gebiete Mittel- und Südrusslands der Fall ist. Ich habe *Proc. bumeliae* in der Umgebung von Warschau gefunden, und auch auf einem Gute Gorodok bei Rovno (Gouv. Wolhynien), ferner im Parke von Bjelowesh. Für andere Lokalitäten Russlands liegen dagegen einstweilen noch keinerlei Angaben vor. (Parks mit ihren künstlichen Anpflanzungen können hierbei naturgemäß nicht in Betracht gezogen werden.)

In Bjelowesh und dessen Umgebungen habe ich keine *Ulmus effusa* angetroffen und konnte aus diesem Grunde auch keine Gallen von *Colopha compressa* finden (dagegen finden sich in dem genannten Parke Exemplare von *Ulmus campestris* mit den diesen Bäumen zukommenden Pflanzensäften: *Schizoneura ulmi* und *Sch. lanuginosa*, *Tetraneura ulmi* und *T. pallida*). Trotz des Fehlens von *Ulmus effusa* habe ich jedoch auf den Wurzeln von *Carex (paludosa?)* Exules von *Colopha compressa* angetroffen. Es ist natürlich sehr wahrscheinlich, dass *Ulmus effusa* früher auch in der Umgebung von Bjelowesh vorkam, wie sie auch jetzt noch in den Wäldern von Bjelowesh angetroffen wird.

Was in Bjelowesh in bezug auf *Colopha compressa* der Fall ist, wird an anderen Orten bei dem Verschwinden von *Ulmus campestris* auch in bezug auf *Tetraneura caeruleseus (ulmi)* oder *zae-maydis (rubra)* der Fall sein können.

Recht rätselhaft erscheint der Lebenszyklus von *Schizoneura piri* Goethe, welche sich ohne Unterbrechung auf den Wurzeln

der Birnbäume, *Pirus communis*, fortpflanzt und hier auch überwintert. Im Spätsommer und im Herbst entwickeln sich auf den Wurzeln der Birnbäume neben ungeflügelten parthenogenetischen Weibchen auch geflügelte Sexuparen, welche die Erde verlassen. Das weitere Schicksal dieser letzteren ist bis jetzt jedoch nicht festgestellt worden.

Andererseits liegen einstweilen noch keinerlei Hinweise darauf vor, dass der Generationszyklus dieser Art sich nur auf den Birnbaum beschränkt. Von den europäischen migrierenden Arten der Gattung *Schizoneura* Hart. bleibt nur eine Art, *Sch. lanuginosa* Hart. übrig, für welche bis jetzt das Zwischengewächs weder nachgewiesen noch vermutet worden wäre. Man wird daher vielleicht annehmen können, dass *Sch. piri* nur eine Übersiedlerform von *Sch. lanuginosa* darstellt. Allein in diesem Falle würden sich die Sexuparen mehr oder weniger beträchtlich von den geflügelten Emigranten unterscheiden, was indessen bei *Sch. ulmi-fodiens* und *Colopha compressa* nicht zu bemerken ist. Leider besitze ich bis jetzt keine Sexuparen von Eschenstämmen, welche als *Sch. lanuginosa* angesehen werden könnten. Wenn der Versuch mit der Erzielung von Nachkommen geflügelter Emigranten von *Sch. lanuginosa* auf den Wurzeln des Birnbaumes ein negatives Resultat ergeben sollte, so wird man nur noch annehmen können, dass für *Sch. piri* die dieser Art entsprechende Hauptpflanze in Europa verschwunden ist, oder aber dass dieselbe nicht zusammen mit der Birne bis hierher vorge drungen ist.

Der Generationszyklus von *Paraclotus cimiciformis* und verschiedenen Arten der Gattung *Pentaphis* Horvath ist bisher noch nicht in genügender Vollständigkeit erforscht worden. Das gleiche bezieht sich auch auf *Rhixoctonus ampelinus* Horv. (auf den Wurzeln der Weinrebe).

In der Unterfamilie der *Phylloxerinae* Dreyfus lassen sich einstweilen zwei Gruppen unterscheiden, die *Chermesina* und die *Phylloxerina*.

Wir wollen uns zunächst mit der zyklischen Fortpflanzung der Phylloxerinen⁶¹⁾ beschäftigen.

61) Gegenwärtig kann man in der Gruppe der *Phylloxerinae* folgende Gattungen unterscheiden:

- A. Die ungeflügelten parthenogenetischen Weibchen scheiden keinen Wachsflaum aus.
- B. Die Fühler der geflügelten Weibchen sind deutlich viergliedrig . . . Gatt.: *Notabilia* Mordw., Typus: *Phylloxera notabilis* Prgd., bringt Gallen auf *Hicoria (Carya) olivaeformis* hervor. Hierher gehört auch *Ph. caryae-fallax* Riley auf *Hicoria alba*, *Ph. globosum* Schimer auf *Carya glabra, amara*, *Ph. deplanata* Prgd. auf *Hicoria tomentosa*. Nordamerika.

Alle gegenwärtig bekannten Phylloxerinen sind Bewohner mehrerer Gattungen von Laubbölkern. Sie leben auf Blättern, seltener auf der Rinde der Triebe und Zweige und nur eine einzige Art, *Xerampelus vastatrix* Planchon pflanzt sich auch auf den Wurzeln seiner Nährpflanze, der Weinrebe, *Vitis vinifera*, fort. Die Mehrzahl aller Arten bringt Gallen auf Blättern, Blattstielen und zum Teil auch auf frischen Trieben hervor. Die beträchtliche Mehrzahl der bis jetzt bekannten Phylloxerinen bewohnt Nordamerika; so sind z. B. auf verschiedenen Arten von *Hicoria* (*Carya*) 31 Arten beschrieben worden, welche den beiden Arten *Phylloxera* Boyer de F. und *Notabilia* Mordw. angehören. In Europa dagegen finden sich nur einige wenige Arten der *Phylloxerinae*, und zwar *Phylloxera quercus* Boyer de F. (unterhalb der Blätter von Eichen), *Ph. corticalis* Kalt. (in feinen Rissen der Rinde von *Quercus pubescens*) und *Phylloxerina salicis* (in Rissen der Rinde auf Stämmen und Ästen von Weiden (*Salix*). *Xerampelus vastatrix* in Europa ist bekanntlich nordamerikanischer Herkunft.

In Anbetracht des Umstandes, dass mit Ausnahme von *X. vastatrix* alle Arten der Phylloxerinen nur oberirdische Teile von Laubbölkern bewohnen, demnach in sich mehr oder weniger parallel verändernden Ernährungsbedingungen leben, mussten die ursprünglich polyphagen Formen der Phylloxerinen mit der Zeit in einfach monophage und streng spezialisierte Arten zerfallen und es konnten auf keine Weise migrierende Arten aus denselben hervorgehen.

(Schluss folgt.)

- BB. Die Fühler der geflügelten Weibchen sind dreigliedrig (obschon sie morphologisch als viergliedrig angesehen werden müssen).
- C. Das dritte Glied der Fühler ist mit zwei ungleich gestalteten Riechgrübchen versehen: das Grübchen auf der ersten Hälfte des Gliedes ist rund, dasjenige der distalen Hälfte — in die Länge gestreckt . . . Gatt.: *Phylloxera* Boyer de F., Typus: *Ph. quercus* Boyer de F. (*coccinea* Heyd.) unterhalb der Blätter von *Quercus pedunculata*, *pubescens* und vielleicht auch noch anderer Eichenarten. Europa. Hierher gehört auch die Mehrzahl der auf verschiedenen *Hicoria* in Nordamerika gallenbildenden Arten.
- CC. Das dritte Glied der Fühler ist mit zwei gleich abgerundeten Riechgrübchen versehen: das eine befindet sich in der basalen Hälfte des Gliedes, das zweite vor dem Gipfel der zweiten Hälfte . . . Gatt.: *Xerampelus* Del Guercio, Typus: *Ph. vastatrix* Planchon auf den Wurzeln und Blättern der Weinrebe (auf den Blättern Gallen bildend). Vaterland — Nordamerika.
- AA. Die ungeflügelten parthenogenetischen Weibchen scheiden einen Wachsfleum aus . . . Gatt.: *Phylloxerina* Börn., Typus: *Ph. salicis* Licht. in Rissen der Rinde auf Stämmen von Weiden (Europa). Hierher auch *Ph. salicola* Prgd. (= ? *salicis* Licht.) auf der Rinde von Stämmen und Ästen, bisweilen auch unter den Blättern von *Salix discolor* und *humilis* in Nordamerika.

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. 147-160](#)