

weitaus die Mehrzahl der Myrmekochoren zu den Mesophyten, eine kleinere Zahl auch zu den Xerophyten. Unter den Hydro- und Halophyten gibt es gar keine Myrmekochoren. Abgesehen vom Rosmarin und einigen lignosen Euphorbiaceen handelt es sich ausschließlich um krautartige, perennierende oder einjährige Pflanzen, die vor allem der Wald- und Ruderalflora, zum kleinen Teil auch der Felsenflora (z. B. Cyclamen) zuzuzählen sind. Im arktischen Europa fehlen die Myrmekochoren vollständig; auch in der subarktischen Nadelwaldzone sind sie nur spärlich vertreten. Dagegen treten sie in der Zone der mitteleuropäischen Wälder sowohl in den Wiesen als auch in den Buschformationen und in den verschiedenen Waldtypen (besonders in den Eichenmischwäldern und in den Buchenwäldern, spärlich jedoch in den Birken- und Kieferwäldern) auf. In den südeuropäischen Macchien, in den Garigues, im Karstwalde wie auch im pontischen Steppengebiet spielen sie eine geringe Rolle. In den Gebirgen lassen sich die letzten Posten bis in die *Pinus pumilio*-Region hinauf verfolgen. Besonders reich an Myrmekochoren scheinen die subalpinen Lärchenwälder zu sein. Was die myrmekochoren Ruderalpflanzen anbetrifft, so sind diese besonders im Mittelmeergebiet stark vertreten. Etwa die Hälfte davon dringt in die mitteleuropäische Waldformation, neun Arten (*Anchusa arvensis* und *officinalis*, *Centaurea cyanus*, *Fumaria officinalis*, *Lamium amplexicaule* und *purpureum*, *Veronica agrestis*, *Viola arvensis* und *tricolor*) bis in die eurasiatische Nadelwaldzone vor. Viele der Myrmekochoren sind als typische Schattenpflanzen zu bezeichnen, die besonders da auftreten, wo andere als anemochore Verbreitungsvorrichtungen notwendig sind. Es ist deshalb ziemlich wahrscheinlich, dass die Myrmekochoren in den schattenreichen Pflanzenvereinen ihre ökologischen Eigentümlichkeiten erworben haben. Phylogenetisch sind die Myrmekochoren als eine junge Gruppe zu betrachten. Der Großteil derselben ist wohl aus den Anemochoren hervorgegangen, während ein kleinerer Teil (*Euphorbia*, *Viola*) sich aus Formen mit explosiven Früchten entwickelt hat.

Hegi.

## Beiträge zur Biologie der Pflanzenläuse, *Aphididae* Passerini.

### Die zyklische Fortpflanzung der Pflanzenläuse.

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

(Schluss.)

Dank den Untersuchungen von Theo Pergande<sup>62</sup>) kennen wir nunmehr den Generationszyklus verschiedener *Hicoria*-Phylloxerinen. Am genauesten erforscht ist der Generationszyklus bei *Phylloxera pernicios*a Prgd., welche Gallen auf den Blättern, Blattstielen und

62) Pergande, Theo. North American Phylloxerinae affecting *Hicoria* (Carya) and other Trees. Proc. of the Davenport Acad. of Sc., Vol. IX, 1904, Davenport, Iowa, pp. 185 ff.

jungen zarten Trieben von *Hicoria tomentosa* hervorbringt. Im Verlaufe eines Jahres gelangen nur drei Generationen zur Entwicklung: ungeflügelte Fundatrices, geflügelte Sexuparen und ungeflügelte (mit rudimentärem Rüssel versehene) Geschlechtsindividuen. Reife Gallen mit den darin aufgewachsenen Fundatrices wurden schon am 8. Mai beobachtet. Die geflügelten Sexuparen entwickeln sich in den Gallen gegen Ende Mai. Die Sexuparen lassen sich nach ihrem Austritte aus den Gallen vorzugsweise unter den Blättern des Baumes nieder und legen hier längs den Adern des Blattes und namentlich in deren Knotenpunkten Eier von geschlechtlichen Individuen ab, und zwar größere von Weibchen und kleinere von Männchen. Vom 4. Juli ab kann man schon aus den Eiern gekrochene Larven von geschlechtlichen Individuen antreffen, wobei die Männchen die Weibchen um etwa 50% an Zahl übertreffen. Viele geschlechtliche Individuen fallen mit den Blättern zusammen zur Erde. Vom 12. Juni an sind grüne (latente) Eier angetroffen worden, welche von den Sexuales je zu einem Ei vorzugsweise auf von Gallen infizierten Zweigen in die alten Gallen, in benachbarte Risse, sowie am Stamme unter der Rinde, in Rissen der Rinde, endlich unter und zwischen Flechten abgelegt werden. Bisweilen finden sich bis zu 50 Eier an einer Stelle, wobei hier gleichzeitig auch Häute abgestorbener Weibchen zu bemerken sind. Die Eier überwintern, die Larven der Fundatrices kriechen gegen das Ende der ersten Hälfte des Aprils aus denselben aus und verursachen sodann durch ihr Saugen die Bildung von neuen Gallen.

Einen ebensolchen Generationszyklus weisen auch die meisten anderen *Hicoria*-Phylloxerinen auf. Die Gallen reifen im allgemeinen im Mai bis Juni, bei einigen Arten jedoch später, im Juli oder selbst im August (so z. B. *Phylloxera* (?) *caryae-semen* Walsh), während die Gallen von *Notabilia globosum* Shimer sogar erst im Oktober ihre Reife erlangen. Andererseits verlassen die geflügelten Sexuparen von *Phylloxera spinuloidea* Prgd. ihre Gallen in der zweiten Hälfte des März.

Bei den meisten *Hicoria*-Phylloxerinen gelangen nur geflügelte Sexuparen zur Beobachtung, allein bei *Phylloxera* (?) *caryae-venae* Fitch sind bisher nur ungeflügelte Sexuparen beobachtet worden. Was nun *Notabilia deplanata* Prgd. betrifft, welche Gallen auf den Blättern von *Hicoria tomentosa* erzeugt, so vermutet Pergande, dass die Fundatrices unmittelbar die Eier der geschlechtlichen Individuen hervorbringen, bisweilen jedoch neben Eiern parthenogenetischer Weibchen, aus welchen geflügelte Sexuparen hervorgehen. Da wir es hier mit dem ersten Falle zu tun haben, wo Fundatrices unmittelbar geschlechtliche Individuen hervorbringen würden, so wäre sehr zu wünschen, dass diese Erscheinung einer genaueren Untersuchung unterworfen würde.

Von den übrigen nicht migrierenden Phylloxeren ist die europäische *Phylloxera quercus* Boyer de F. (*coccinea* Heyd., Kalt.), welche unterhalb der Blätter von Eichen (*Quercus pedunculata*, *pubescens* und vielleicht auch noch anderer Arten) saugt, am genauesten untersucht wurden, wobei die an den Ausschnitten der Blattränder saugenden Fundatrices-Weibchen die Bildung von seitlichen Falten hervorrufen, in denen sie ihre völlige Entwicklung erreichen und darauf um sich herum Eier ablegen.

Die Fortpflanzung von *Ph. quercus* ist dank den Untersuchungen von G. Balbiani<sup>63</sup>), J. Lichtenstein<sup>64</sup>), Dreyfus<sup>65</sup>), Del Guercio<sup>66</sup>) u. a. m. verhältnismäßig gut erforscht worden. Es erweist sich zunächst, dass auf der Unterseite der Eichenblätter eine ununterbrochene parthenogenetische Fortpflanzung (ungeflügelte Weibchen) vor sich gehen kann; außerdem wurden jedoch noch zwei Generationen geflügelter Weibchen (Sexuparen) beobachtet: Ende Juni (mehr längliche) und Ende August (mehr kurze und breite), sowie zwei Generationen ungeflügelter Sexuparen: im Juli und im September. Die Sexuparen legen zweierlei Arten von Eiern ab: größere, aus welchen Larven von Sexuales-Weibchen und kleinere, aus welchen Larven von Männchen hervorgehen. Die ungeflügelten Sexuparen kriechen nach Balbiani auf die Zweige und legen eine mehr oder wenig beträchtliche Menge von Eiern unter die Schuppen der Rinde ab, namentlich an der Basis junger einjähriger Triebe, worauf sie selbst nach kurzer Zeit hier absterben. Die früher auftretenden geflügelten Sexuparen dagegen (und nur diese hat Balbiani unter den Sexuparen gekannt) fliegen alle von der Unterseite der Blätter fort, auf welchen sie sich entwickelt haben und gehen auf andere Blätter oder sogar auf andere Eichen über, wo sie eine geringe Anzahl von Eiern bald unter Blätter, bald auf die Rinde der Äste, besonders aber unter die Rindenschuppen an der Basis des Stammes ablegen. Allein auch die später auftretenden geflügelten Sexuparen fliegen ebenfalls auf andere Eichen über. So beobachtete Lichtenstein gegen Ende des Augusts des Jahres 1874 eine Menge geflügelter Sexuparen sowohl in Spinnweben

63) Observations sur la reproduction du Phylloxera du chêne. Ann. d. Sc. natur. V. sér. Zool., T. 19, Art. 12, 1874. — Le Phylloxera du chêne et le Phylloxera de la vigne, Paris 1884.

64) Compt.-Rend. Acad. Sc. Paris, T. 97, 1874, pp. 598—600; C. R. T. 81, 1875, pp. 527—529; — C. R. T. 89, 1877, pp. 611—612 und andere Arbeiten.

65) Über neue Beobachtungen bei den Gattungen Chermes und Phylloxera. Tagebl. d. 61. Vers. deutsch. Naturf. u. Ärzte zu Köln 1888. — Über Phylloxerinen. Wiesbaden 1889. — Neue Beobachtungen etc. Zool. Anz., XII. Jahrg., 1889, pp. 65—73.

66) G. Del Guercio. Prospetto dell' Apidofauna Italiana. Soff. Fam. Chermesinae Pass. Nuove Relazioni intorno al lavori della R. Stazione di Entomologia agraria di Firenze. Serie prima, Nr. 2, 1900, pp. 173—236.

als auch unterhalb der Blätter von *Quercus coccifera* und zwar jedenfalls ohne die übrigen Formen dieser *Phylloxera*, d. h. ohne Larven, ungeflügelte parthenogenetische Weibchen und Nymphen, indem hier im entgegengesetzten Falle keine Migration hätte angenommen werden können, wie Lichtenstein dies doch getan hat.

Die geschlechtlichen Individuen entbehren eines Rüssels und eines Darmes, doch entspricht die Zahl ihrer Häutungen der für ungeflügelte Individuen der *Phylloxerinae* üblichen, d. h. sie häuten sich dreimal. Die befruchteten Sexuales-Weibchen verkriechen sich in Risse und Spalten der Rinde, wo sie je ein Ei ablegen; oft legen sie jedoch ihre Eier in der Nähe von Knospen ab, wo dieselben von verschiedenen Autoren nachgewiesen wurden (Balbiani, Del Guercio u. a. m.). Offenbar überwintern alle latenten Eier, ganz abgesehen davon, wann sie abgelegt worden sind, so dass alle Sexuparen den Jahreszyklus der Generationen zum Abschluss bringen.

Was *Phylloxerina salicis* Licht. betrifft, so ist die zyklische Fortpflanzung dieser Art noch nicht bekannt. Auch sind geflügelte Individuen bei *Ph. salicicola* Prgd. (Nordamerika) bis jetzt noch nicht beobachtet worden. Pergande beobachtete im September ungeflügelte Sexuparen, ungeflügelte parthenogenetische Weibchen — nicht Sexuparen, endlich geschlechtliche Individuen mit rudimentären Rüsseln.

Um uns den Ursprung des gegenwärtigen Generationszyklus von *Xerampelus vastatrix* besser verständlich zu machen, müssen wir zuvor die Fortpflanzung von *Schizoneura lanigera* besprechen. Bei *Sch. lanigera* pflanzen sich die Läuse vom Frühjahr an auf der ganzen Pflanze fort, auf den Stämmen, Zweigen, wo sie teilweise bis auf die Blätter übergehen, sowie auf den Wurzeln; um die Mitte des Sommers wird die Fortpflanzung an den Stämmen weniger intensiv, während sie an den Wurzeln und jungen Trieben in gleicher Weise fort dauert. Die geflügelten Sexuparen entwickeln sich im September bis Oktober sowohl auf Zweigen und Stämmen, als auch auf den Wurzeln. Sie fliegen sodann auf die Blätter über und bringen hier eine zweigeschlechtige Nachkommenschaft hervor. Stellen wir uns nunmehr vor, die Fortpflanzung der Läuse wäre nur auf den unterirdischen Pflanzenteilen erhalten geblieben, so haben wir ein Bild vor uns, wie es *Phylloxera vastatrix* auf europäischen Rebsorten darbietet. Die Reblaus konnte schon von der Zeit an, wo sie entstanden war, auf Wurzeln und unter Blättern saugen, obgleich sie ursprünglich auf den Blättern keine solchen Gallen verursachte, wie zur Jetztzeit; man wird jedoch auch annehmen können, dass sie außerdem auch noch an der dünnen Rinde der Triebe saugte. Im Laufe der Zeiten haben sich jedoch die Orte, wo gesaugt wird, infolge der Bestrebungen der Art die gegebenen Existenzbedingungen möglichst vollständig auszunützen,

auf die Wurzeln und die jungen Blätter beschränkt. Ursprünglich entwickelten sich die Sexuparen und die geschlechtlichen Individuen natürlich auch an oberirdischen Pflanzenteilen, jedoch ebenso auch auf den Wurzeln. Welches mögen nun die Ursachen gewesen sein, welche zu einer Beschränkung des Auftretens dieser Formen auf die Wurzeln der Weinrebe führten? Augenscheinlich erfolgte der Ausfall der Entwicklung geflügelter Sexuparen unter den Blättern der Weinrebe in Abhängigkeit von der Bildung von Gallen besonderer Art. Und zwar sind diese Gallen so klein und werden augenscheinlich so rasch hart, dass nur ein einziges Individuum sich in ihnen vollständig entwickeln kann; für die Larven dagegen, welche aus den innerhalb der Gallen durch das ungeflügelte Weibchen abgelegten Eiern ausschlüpfen, werden die in den Gallen herrschenden Ernährungsbedingungen schon so ungünstig, dass sie gezwungen sind, neue Wohnorte und namentlich neue junge Blätter aufzusuchen. Alle Blattgenerationen der Reblaus erweisen sich als gallenbildend wie die Fundatrices-Weibchen; aus diesem Grunde unterscheiden sie sich nur wenig von den Fundatrices und nur die Reproduktionsfähigkeit dieser ersteren gallenbildenden Weibchen nimmt mit der Zeit ab, was zweifellos mit der im Laufe des Sommers fortschreitenden Verschlimmerung der Ernährungsbedingungen im Zusammenhange steht. Allein die Gallenreblaus, und sogar deren Sommerform, legt im allgemeinen doch eine beträchtlich größere Menge von Eiern ab, als die Wurzellaus (z. B. im Verhältnis von 200 : 40), oder mit anderen Worten, unterhalb der Blätter und im Sommer sind die Ernährungsbedingungen günstiger, als auf den Wurzeln. Wenn die aus den Eiern ausgeschlüpften Larven jedoch unter den Blättern keine passenden Existenzbedingungen mehr für sich finden können, so kriechen sie auf die Wurzeln der Reben hinüber. Weshalb keine größeren und anders gearteten Gallen zur Ausbildung gelangt sind, in welchen sich auch die Nachkommen der gallenbildenden Weibchen entwickeln könnten, ist augenblicklich schwer zu sagen. Einer Bildung größerer Gallen konnte vielleicht die Pflanze selbst entgegenwirken, oder aber eine solche entsprach aus irgendwelchem Grunde nicht den Aufgaben der betreffenden *Phylloxera*-Art.

### Die Koniferen-Chermesinen.

Die Chermesinen der Nadelhölzer bieten das Eigentümliche, dass fast alle gegenwärtig bekannten Arten derselben migrierend und heteröcisch sind, oder aber Generationszyklen durchmachen, welche für die Exules der migrierenden Arten charakteristisch sind. Im Gegensatze zu allen übrigen bis jetzt besprochenen migrierenden Pflanzenläusen, besitzen die migrierenden Chermesinen die bemerkenswerte Eigenschaft, dass bei ihnen oberirdische Teile holz-

artiger Gewächse gleichzeitig als Haupt- und als Zwischengewächse dienen.

Dabei treten als Hauptgewächse verschiedene Arten von *Picea* Lk. auf, als Zwischengewächse — verschiedene andere Gattungen von Nadelhölzern, wie *Larix*, *Abies*, *Pinus*. Bis jetzt sind noch keine Fälle bekannt, dass Sexupare auf *Picea* entstünden, die geschlechtlichen Individuen dagegen auf anderen Gattungen und Nadelhölzern. Die Sexuparen entwickeln sich nur auf Zwischengewächsen und fliegen von hier auf *Picea* hinüber.

Wir sind schon früher zu dem für alle migrierenden Pflanzenlausarten gemeinsamen Schlusse gekommen, dass nur solche ursprünglich einfach polyphage Formen von Pflanzenläusen zur Migration oder Heteröcie übergehen konnten, deren Nährpflanzen zu denselben Zeitperioden sehr beträchtliche Unterschiede im Verlaufe der in den Ernährungsbedingungen eintretenden Schwankungen aufweisen. Das gleiche müssen wir auch bezüglich der Koniferen-Chermesinen annehmen, obgleich uns bis jetzt noch unbekannt ist, wie sich die Ernährungsbedingungen für die Chermesinen auf den verschiedenen Nadelhölzern verändern. Würden die Ernährungsbedingungen auf den *Picea*-Arten einerseits, und auf verschiedenen anderen Koniferen andererseits parallele und gleichgeartete Schwankungen aufweisen, so würden die ursprünglich polyphagen Formen natürlich einfach in verschiedene Arten zerfallen, von denen eine jede naturgemäß viel besser als die ursprüngliche Form an die etwas verschiedenen, speziellen Existenzbedingungen auf einer bestimmten Koniferenart angepasst erscheinen würde. So verhielt es sich z. B. wahrscheinlich mit der ursprünglichen Form von *Mindarus* Koch (aus der Gruppe der *Schizoneurina*), welche anfänglich in gleicher Weise auf eben aufbrechenden Trieben von *Abies pectinata* wie auch auf solchen von *Picea alba* leben konnte. Da nun die Lebensbedingungen und namentlich diejenigen der Ernährung auf beiden genannten Bäumen parallele Schwankungen aufweisen, so zerfiel die ursprünglich polyphage (und zwar mindestens diphage) *Mindarus*-Form mit der Zeit in zwei neue Formen: *Mindarus abietinus* Koch und *M. obliquus* Cholodk. in Anpassung an einige sich unterscheidende Lebensbedingungen auf den frisch aufbrechenden Trieben von *Abies* einerseits und *Picea alba* andererseits. Eine Migration von einem Baume auf einen anderen, oder eine Heteröcie, konnte hier auf keine Weise zustande kommen.

Was nun die Chermesinen betrifft, so verhält sich die Sache etwas anders.

Ursprünglich bewohnten eine oder einige wenige polyphage *Chermes*-Formen in gleicher Weise verschiedene Nadelhölzer, wobei sich die einzelnen Individuen nur langsam entwickelten und die zweigeschlechtliche Generation auf diesen, wie auch auf jenen Arten

von Nadelhölzern auftrat. Um jene Zeit konnten sich auf den einzelnen Gewächsen nur wenige Generationen im Jahre entwickeln; so konnten z. B. auf die sich vom Frühlinge an entwickelnden ungeflügelten Fundatrices geflügelte Sexuparen folgen, vielleicht neben ungeflügelten parthenogenetischen Weibchen; die zweigeschlechtige Generation beschloss dann den Generationszyklus. Diese *Chermes*-Form existierte natürlich in einer verhältnismäßig geringen Anzahl von Individuen.

Die weitere Entwicklung der Form bestand darin, dass dieselbe in mehrere neue Formen zu zerfallen begann, von denen eine jede schon viel besser an irgendwelche spezielle Lebensbedingungen angepasst war. Dabei erwiesen sich mehr oder weniger übereinstimmende Lebensbedingungen für die einzelnen Formen auf verschiedenen Gewächsen, so z. B. auf *Picea* einerseits und auf anderen Koniferen-Gattungen andererseits, und zwar auf gleichnamigen oder auf verschiedennamigen Teilen dieser Gewächse.

Schon zu dieser Zeitperiode konnten sich die Ahnen der zukünftigen Gattungen der Gruppe *Chermesina* herausbilden. Augenscheinlich erfolgte die Abtrennung dieser Formen in nachstehenden Richtungen. Die Gruppen *Cuaphalodes* (*Cu. strobilobius-lapponicus*) und *Chermes* s. str. (*Ch. abietis-viridis*) entwickelten sich in Anpassung an bestimmte Teile (junge Triebe) von *Picea excelsa* und an gewisse Teile von *Larix europaea*; die Gruppe *Chermes-Dreyfusia* Börn. (*Ch. coccineus* Cholodk., *piceae* Ratz., Nüssl., *fuivectus* Dreyf.) entwickelte sich in Beziehung zu einigen *Picea*-Arten einerseits und verschiedenen *Abies*-Arten andererseits; die Gruppe *Pinus* Börn. endlich (*P. sibiricus* Cholodk., *orientalis* Dreyf. — *pini* Koch, Börn., *strobi* Hart., Börn., *pineoides* Cholodk.) entwickelte sich in bezug auf einige Arten der Gattung *Picea* und verschiedene Arten der Gattung *Pinus*. Verschiedene Arten der Gattung *Picea* zeigten die Befähigung, als Antwort auf den durch das Saugen der Chermesinen hervorgerufenen Reiz, aus degenerierten Trieben und Nadeln verschiedene Arten von Gallen zu bilden. Dieses Verhalten beweist, dass die Chermesinen auf *Picea* vorzugsweise auf den sich eben öffnenden Trieben gesaugt haben. Es würde natürlich den Gesetzen über die Divergenz der Merkmale widersprechen, wenn verschiedene Formen der Chermesinen auf *Picea* vollständig übereinstimmende Triebe oder deren Teile bewohnen würden, da sich in diesem Falle keine neuen Formen von Chermesinen hätten herausbilden können. Allein sogar ähnliche Teile von Pflanzen ein und derselben Art können einen durchaus verschiedenen Charakter aufweisen und aus diesem Grunde auch gänzlich verschiedene Lebensbedingungen für die Pflanzenläuse darbieten. Und in der Tat bringt *Chermes abietis (viridis)* seine Gallen hauptsächlich auf starken jungen Fichten (*Picea excelsa*) und auf saftigen Trieben

hervor, während *Cnaphalodes strobilobius (lapponicus)* seine Gallen ausschließlich auf kränklichen Fichten und auf dünnen schwachen Trieben erzeugt,<sup>67)</sup>.

Nachdem nun die *Chermes*-Formen in die Stammformen der heute migrierenden Arten zerfallen waren, und damit die Anpassung an spezielle Lebensbedingungen einen weiteren Fortschritt gemacht hatte, erwies es sich, dass die Ernährungsbedingungen auf den *Picea*-Arten einerseits und auf anderen Nadelhölzern andererseits bereits einen mehr oder weniger abweichenden Verlauf von Schwankungen in der gleichen Zeitperiode aufweisen. Ganz besonders konnte dies von der Zeit an eintreten, wo die Gallen auf *Picea* anfangen, eine mehr oder weniger bestimmte Gestalt anzunehmen, indem damit zweifelsohne auch eine Verbesserung der Ernährung verbunden war. Allein unter solchen Bedingungen müssen sich vorzugsweise einfache geflügelte Weibchen entwickeln, welche wiederum Eier von parthenogenetischen Weibchen ablegen, nicht aber Sexuparen. Von diesem Zeitpunkte an konnte der weitere Prozess nur noch in zwei Richtungen vor sich gehen: entweder konnte er zu einem Zerfall der polyphagen *Chermes*-Formen in monophage Arten führen, oder aber zu einem Übergange der polyphagen Formen in migrierende Arten. Da es sich aber nunmehr schon herausgestellt hatte, dass die *Picea*-Arten einerseits und die Arten der anderen Koniferengattungen andererseits nicht etwa parallele und gleichgeartete Veränderungen in den Ernährungsbedingungen der Chermesinen darstellen, sondern zur gleichen Zeitperiode vollständig verschiedene, so konnten demgemäß die polyphagen Chermesinen nur in migrierende Arten übergehen.

Natürlich ging im Anfange dieser Umwandlung parallel mit diesem Prozesse ein Zerfall der gleichen ursprünglichen Form in verschiedene Arten vor sich, welche sich in ihrer zyklischen Fortpflanzung entweder auf die *Picea*-Arten, oder auf die Arten anderer Koniferengattungen beschränkten. So blieben z. B. einige Sexuparen, welche sich auf gewissen Nadelhölzern entwickelt hatten, gleich auf denselben sitzen, oder flogen auf Bäume der gleichen Art über; ebenso blieben einige geflügelte parthenogenetische Weibchen, nachdem sie die Gallen verlassen hatten, auf *Picea* sitzen. Da sich jedoch in letzterem Falle eine viel geringere Anzahl von

67) Das gleiche Verhalten sehen wir auch in bezug auf einige andere Gattungen. So leben z. B. an den Trieben von *Pinus silvestris* folgende Arten der Gattung *Lachnus* Burm.: *L. pineus* Mordw., *L. curtipilosus* Mordw., *L. hyperophilus* Koch, *L. pini* L., Mordw., *L. taeniatus* Koch, *L. taeniatoides* Mordw., *L. pinihabitans* Mordw. Und alle diese Arten der Gattung *Lachnus* leben unter verschiedenen Lebensbedingungen, indem ihre Wohnorte bestimmte spezifische Eigentümlichkeiten aufweisen. Vgl. Mordwilko, Zur Biologie und Morphologie der Pflanzenläuse. T. II, 1901, Horae Soc. Entom. Ross., T. 33, 1901, pp. 321–327 (Russisch).

*Chermes*-Individuen ergeben konnte, als bei eintretender Heteröcie, so konnten auch die Formen von Individuen mit der Neigung zur Heteröcie schließlich die Individuen mit Neigung zur Monöcie vollständig verdrängen.

Es unterliegt wohl keinem Zweifel, dass die Bedingungen für die Entwicklung (Ernährung) der Chermesinen in den Gallen auf *Picea* viel günstiger sind, als um die gleiche Zeit auf den sogen. Zwischenkoniferen. Aus diesem Grunde sind auch die in der zweiten Generation auf *Picea* zur Entwicklung gelangenden geflügelten Emigranten im allgemeinen viel größer, als die sich ebenfalls in der zweiten Generation auf den Zwischenkoniferen entwickelnden geflügelten Sexuparen. Aus dem gleichen Grunde entwickeln sich in den Gallen auf *Picea* jetzt keine Sexuparen mehr, sondern gewöhnliche parthenogenetische Weibchen, welche Eier von wiederum parthenogenetischen Weibchen ablegen. Da die Chermesinen bei dem Verlassen der Gallen auf *Picea* keine halbwegs günstigen Bedingungen für die Entwicklung neuer Generationen mehr antreffen, so sind die Sexuparen nur für die Zwischengewächse erhalten geblieben.

Die Sexuparen, indem sie im Frühjahr auf die Nadeln von *Picea* überfliegen, sowie die sich aus deren Eiern entwickelnden geschlechtlichen Individuen können die sich ihnen um diese Zeit anbietenden Ernährungsbedingungen wenigstens noch zum Teile ausnützen (die Emigranten entwickeln sich um diese Zeit bereits in Gallen). Ebenso können auch die geflügelten Emigranten später eine halbwegs für sie passende Ernährung nur noch auf den Nadeln der Zwischenkoniferen antreffen, indem die Nadeln von *Picea* im Sommer den Chermesinen offenbar keine Nahrung mehr bieten können, von der Rinde der Triebe gar nicht zu reden. Wenn die polyphagen Arten in monophage zerfallen wären, statt sich in heteröcische Arten zu verwandeln, so hätte z. B. *Cnaphalodes strobilobius* Kalt., wenn sie nur an *Picea excelsa* gebunden wäre, die ihr im Frühjahr auf den Nadeln der Fichte gebotene Ernährung nicht ausnützen können, da ihre zweite Generation sich um diese Zeit in Gallen entwickelt, nach deren Öffnung die Fichtennadeln den Chermesinen schon keine Nahrung mehr bieten können. Ebenso hätte *Cn. hamadryas* Koch (Übersiedlerform von *Cn. strobilobius*) die Ernährungsbedingungen auf den Nadeln der Lärche nicht so vollständig ausnützen können wie gegenwärtig, wo sich die Individuenzahl dieser Art auf der Lärche durch die Emigranten von der Fichte mehr oder weniger beträchtlich vermehrt hat. Während nun in ersterem Falle ein größerer oder geringerer Teil der Nachkommenschaft von *Cn. hamadryas* hätte zu geschlechtlichen Individuen werden müssen, kann sich diese Art nummehr, nach Ausschaltung der Sexuparen aus ihrer Mitte, auf der Lärche nur noch partheno-

genetisch fortpflanzen, wodurch die Zahl der Individuen dieser Art unzweifelhaft bedeutend vermehrt wird. Es erweist sich demnach, dass die Heteröcie es einer Art gestattet, eine viel größere Zahl von Individuen hervorzubringen, als die Monophagie zweier Arten, unter der Bedingung natürlich, dass die Ernährungsbedingungen auf verschiedenen Gewächsen durchaus verschiedenartigen Schwankungen unterworfen sind.

Wir haben bereits früher<sup>68)</sup> darauf hingewiesen, dass der mit Heteröcie verbundene Polymorphismus der Generationen dem Prozesse der Bildung neuer Arten durchaus entspricht und eine vikariierende Erscheinung dieses Prozesses darstellt.

Gewisse Eigentümlichkeiten im Zyklus der Generationen der gegenwärtig in Europa lebenden *Chermes*-Arten können auf folgende Weise erklärt werden. Ebenso wie nur einige wenige Nadelhölzer europäischen Ursprungs sind, so werden sich auch nur einige wenige Chermesinen-Arten als von europäischer Herkunft herausstellen können. Es sind dies *Cuaphalodes strobilobius* Kalt. (auf *Picea excelsa* und *Larix europaea*) und *Chermes abietis* L. (auf den gleichen Bäumen). Dabei geht *Larix europaea* östlich nur bis zum Königreich Polen, obgleich sie früher etwas weiter nach Osten verbreitet war; im nordöstlichen Russland und in Sibirien wird diese Lärche durch *Larix sibirica* ersetzt. Die *Chermes-Dreyfusia pectinatae* Cholodk. (*coccineus* Cholodk.) kann mit ihren Nährpflanzen *Picea excelsa* und *Abies sibirica* ihrem Ursprunge nach dem nordöstlichen Teile des europäischen Russlands und Sibirien zugezählt werden. Andere Arten dagegen verdanken ihren Ursprung wahrscheinlich anderen Ländern. So wird man annehmen können, dass *Chermes-Dreyfusia piceae* Ratz., Nüssl. nicht europäischen Ursprungs ist, indem die europäische *Picea excelsa* dieser Art ihre Hauptpflanze nicht ersetzen kann. Die Exules wohnen vorzugsweise auf der Rinde von *Abies pectinata* (europäischen Ursprungs), *A. nordmanniana* (kaukasischen Ursprungs), *A. sibirica* (Heimat Sibirien und Nordostrussland), *A. balsamea*, *A. nobilis* u. a. (nordamerikanischen Ursprungs). Als Hauptpflanze ist, will man nach *A. nordmanniana* urteilen, vielleicht *Picea orientalis* anzusehen (Heimat: Kleinasien, südwestlicher Kaukasus), oder aber, nach *A. balsamea*, *nobilis* u. a. m. zu urteilen, *P. alba*, *nigra* oder eine andere nordamerikanische Art. *Pineus orientalis* Dreyf. — *pini* Koch, Börn. stammt wahrscheinlich aus Kleinasien und dem Kaukasus (*Picea orientalis* und *Pinus silvestris*), *Pineus sibiricus* Cholodk. aus Sibirien und zum Teile aus Europa (*Picea excelsa* und *Pinus sembra*), *Pineus strobi* Hart., Börn. aus Nordamerika mit seiner Zwischenpflanze *Pinus strobus* (Osten Nordamerikas), die Hauptpflanze ist wahrschein-

68) Diese Zeitschr., Bd. 29, 1909, pp. 98 ff.

lich *Picea alba* oder *nigra*. Schwieriger ist es, etwas Bestimmtes über *Pinus pincoides* Cholodk. auszusagen (auf der Rinde von *Picea excelsa*); es ist sehr wohl möglich, dass diese Art sich mit *P. excelsa* als europäischen oder sibirischen Ursprungs herausstellen wird. In Europa mussten die Chermesinen fremdländischen Ursprungs notgedrungen den Verlauf ihrer zyklischen Entwicklung abändern, indem sie beispielsweise auf die Zwischengewächse allein angewiesen wurden.

Wenn dabei für *Pinus orientalis-pini* die Rottanne (*Picea excelsa*) auch *P. orientalis* ersetzen kann, so kann diese Rottanne für *Chermes-Dreyfusia piceae* und *Pinus strobi* deren Hauptnährpflanzen schon nicht mehr ersetzen. Obgleich sich daher auf den *Abies*-Arten und auf *Pinus strobus* noch geflügelte Sexuparen entwickeln, welche in Europa auf die Rottanne, *Picea excelsa* überfliegen, so gelangen hier geschlechtliche Individuen fast gar nicht, besonders aber keine Fundatrices zur völligen Entwicklung<sup>69</sup>).

Ebenso sind bei fehlender Lärche, *Larix europaea*, in Wäldern mit *Picea excelsa* (wie dies in den meisten Wäldern des europäischen Russlands der Fall ist) die aus den Gallen auf der Fichte emigrierenden Formen *viridis* (der Art *Chermes abietis-viridis*) und *strobilobius* (der Art *Cnaphalodes strobilobius-lapponicus*) samt ihrer Nachkommenschaft dem Untergange verfallen, und die Entwicklung der beiden entsprechenden Arten kann nur nach den *abietis*- und *lapponicus*-Formen hin vor sich gehen, d. h. in monophager oder monöischer Richtung mit Ausfall der zweigeschlechtigen Generation.

Was die zyklische Fortpflanzung bei den Vertretern der Gruppe *Hormaphidina* betrifft, so lassen sich auf dieselben durchaus alle Betrachtungen anwenden, welche wir in bezug auf die *Chermesina* angeführt haben, so lange es sich darum handelt, dass hier, wie bei den Koniferen-Chermesinen, sowohl die Hauptpflanzen wie auch die Zwischenpflanzen durch holzartige Gewächse dargestellt sind.

Nachtrag I. Wir wollen nunmehr den Ursprung eines Merkmales besprechen, welches sowohl migrierenden wie auch nicht migrierenden Arten der Unterfamilie *Pemphiginae* und der Gattung *Phylloxera* zukommt; es ist dies die Reduktion des Rüssels und des Darmes bei den geschlechtlichen Individuen, sowie die Fähigkeit der geflügelten Weibchen der *Pemphiginae* und *Phylloxerinae* eine Menge von Jungen oder Eiern auf einmal abzulegen.

In der Unterfamilie der *Aphidinae* stehen die geschlechtlichen

69) Vgl. auch Börner, C. Eine monographische Studie über die Chermiden. 1908, pp. 264—265 (*Pinus orientalis-pini*), p. 268 (*Pinus strobi*).

Weibchen an Größe oft nicht hinter den ungeflügelten parthenogenetischen Weibchen zurück.

Eine Ausnahme machen nur einige Arten aus der Gruppe der *Aphidina* (*Siphonophora rosae*, *Aphis mali*, *riburui*, *padi*, *piri*, *crataegi* u. a. m.), wovon schon weiter oben die Rede war. Ursprünglich wurden augenscheinlich auch bei den *Pemphiginae* und *Phylloxera* die geschlechtlichen Individuen einfach kleiner im Verhältnis zu den ungeflügelten parthenogenetischen Weibchen, wobei sie jedoch ihren Rüssel und Darm beibehielten und Nahrung zu sich nahmen, wie dies auch jetzt noch bei den *Vacuinina*, bei *Anoecia* (*Schizoneura corni*), sowie bei den *Chermestinae* der Fall ist. Sodann erfolgt wahrscheinlich dieselbe Erscheinung, welche auch heute noch bei *Schizoneura americana* beobachtet wird, wo, nach Riley, die geschlechtlichen Individuen mit einem Rüssel zur Welt kommen, denselben aber mit der ersten Larvenhaut wieder verlieren. Bei den geschlechtlichen Individuen von *Pemphigus spirothecae* ist der Darm nach Witlaczil im ursprünglichen embryonalen Zustande vorhanden, wird aber später stark reduziert, während bei den Weibchen auch noch der Eierstock der einen Körperseite eine Reduktion erfährt. Ganz ebenso entbehren die geschlechtlichen Individuen von *Phylloxera quercus* nach Balbiani eines Darmkanales, während bei den Weibchen der Eierstock der einen Körperhälfte bis zum Stadium einer „petite dilatation, en forme de cul de sac, de l'extrémité antérieure de l'oviducte, représentant la trompe atrophiée de ce côté. (droit) du corps“ reduziert wird; der Eierstock der anderen Seite ist nur durch eine einzige Eiröhre repräsentiert, in welcher nur ein Ei zur Entwicklung gelangt. Allein obgleich die rüssellosen geschlechtlichen Individuen auch keine Nahrung zu sich nehmen, so machen sie doch die gewöhnliche Zahl von Häutungen durch (bei den *Pemphiginae* — 4, bei *Phylloxera* — 3). Unzweifelhaft haben die rüssellosen geschlechtlichen Individuen diese letztere Eigenschaft von der Zeit her beibehalten, wo sie noch mit Rüsseln versehen waren und saugten.

Die geschlechtlichen Individuen der Pemphiginen und der Gruppe *Phylloxerina* können natürlich nicht zur Vermehrung dienen, da die Sexuales-Weibchen nur je ein Ei ablegen; sie dienen ausschließlich nur zum Zwecke der Amphimixis. Die Einbuße der Fähigkeit, die Individuenzahl der Art zu vermehren, konnte bei den Weibchen nur aus dem Grunde vor sich gehen, weil die Vermehrung der Individuenzahl durch die vorangehende parthenogenetische Fortpflanzung in genügendem Maße gewährleistet wird. Indem nun das Erreichen großer Dimension namentlich durch die geschlechtlichen Weibchen und die Fruchtbarkeit zu einer für die Art gleichgültigen Erscheinung geworden sind, so konnten die Dimensionen der geschlechtlichen Individuen infolge Panmixie etwas geringer

werden und es konnte auch eine teilweise Reduktion des Rüssels und des Darmes eintreten. Bei der weiteren Verringerung der Dimensionen konnten jedoch auch die Vorteile eine Rolle spielen, welche mit diesen Erscheinungen für die Art verbunden sind.

Augenscheinlich ist es für die Pflanzenläuse von Vorteil, die überwinterten Eier in Aushöhlungen und Risse der Rinde und unter abstehende Rinde abzulegen, wo diese Eier im Herbst und im Frühjahr besser aufbewahrt sind. Die oviparen (geschlechtlichen) Weibchen von *Drepanosiphum platanoides* und den *Chaitophorus*-Arten vom Ahorn sind von verhältnismäßig beträchtlichen Dimensionen (3 mm resp. 2,5—3 mm) und hätten infolge einer solchen Größe nicht in die kleinen Spalten und Aushöhlungen der Rinde auf Ästen und Stämmen eindringen können. Allein das Abdomen dieser Weibchen ist in seinem hinteren Abschnitte, hinter den Röhrechen, in die Länge ausgezogen und verengert und dabei ist dieser ausgezogene Teil sehr beweglich, indem er sich senken und heben kann. Eine solche Konstruktion des Abdomens gestattet den geschlechtlichen Weibchen, ihre Eier in Höhlungen und Risse der Rinde abzulegen. Bei *Lachnus agilis* Kalt. legen die Weibchen ihre Eier nach meinen Beobachtungen unter die Schuppen der Rinde auf Ästen und Trieben der Kiefern ab, allein die Möglichkeit, dieses zu tun, wird hier dadurch erreicht, dass bei diesen Weibchen der ganze Körper dünn und in die Länge gestreckt ist, so dass das Abdomen leicht unter die Rindenschuppen hinabgebogen werden kann. Die kleinen oviparen Weibchen von *Aphis evonymi* Fabr. und *A. padi* Kalt. legen ihre Eier nicht nur an der Rinde von Trieben und Zweigen ab, sondern auch unter abstehende Rinde, was ihnen infolge ihrer geringen Größe keine Schwierigkeiten verursacht.

Die geschlechtlichen Individuen der Gattung *Vacuna* Heyd. sowie diejenigen von *Anoecia* (*Schizoneura*) *corni* sind mit Rüsseln versehen und saugen, allein nichtsdestoweniger wachsen sie fast gar nicht und in den Sexuales-Weibchen reift nur ein einziges Ei heran. Es mag hier eine Beobachtung von F. H. Kessler über *An. corni* mitgeteilt werden, welche ich auf Grund eigener Anschauung bestätigen kann. Im Herbst fliegen die Sexuparen von *An. corni* massenweise auf Hartriegel verschiedenen Alters über, allein im nächsten Frühjahr findet man keine Fundatrices dieser Art auf sehr jungen Hartriegeln mit glatter Rinde an Stämmen und Ästen; aus diesem Grunde hatte Kessler sogar vermutet, dass die geschlechtlichen Weibchen keine Eier auf glatter Rinde ablegen<sup>70</sup>). Wenn jedoch Eier sogar auf glatter Rinde abgelegt werden sollten, so liegt es doch auf der Hand, dass solche Eier

---

70) Kessler, H. F. Die Entwicklungs- und Lebensgeschichte von *Schizoneura corni* Fabr. Kassel 1883, p. 6.

während der Herbstregen und der Frühjahrsschneeschmelze nicht erhalten bleiben können.

Gerade durch ihre geringe Größe sind die geschlechtlichen Weibchen der Pemphiginen und der Phylloxerinen befähigt, behufs Ablage ihrer Eier sich in Höhlungen und Rissen der Rinde, unter deren Schuppen und überhaupt in verschiedenen verborgenen Orten zu verkriechen.

Hat es sich jedoch als notwendig erwiesen, dass die geschlechtlichen Individuen eine geringe Größe besitzen, so wird es gleichgültig für die Art sein, ob dieselben saugen oder nicht, wenn sie nur entwickelte Geschlechtsprodukte in sich enthalten. Falls der Rüssel und der Darm bei solchen geschlechtlichen Individuen im Vergleich mit dem früheren Verhalten, als diese Organe noch eine Rolle spielten, etwas geringer werden konnten (Panmixie), so wird weiterhin jenes Prinzip wirksam gewesen sein können, welches besagt, dass wenn ein Organ einmal begonnen hat, sich zu entwickeln oder umgekehrt in seiner Entwicklung zurückzubleiben, dieser Prozess auch noch ferner in demselben Sinne andauern muss, bis er durch die Wirkung der natürlichen Auslese aufgehalten wird. Denn wenn ein Organ sich weiter entwickelt, oder aber umgekehrt in seiner Entwicklung nachlässt, so ist dies zweifellos das Ergebnis einiger Veränderungen im Keimplasma; sind aber diese Veränderungen aus irgendwelchen Gründen einmal erfolgt, so wird man naturgemäß erwarten können, dass dieselben in diesem Sinne auch noch weiter fort dauern werden, und dass dies jedenfalls eher stattfinden wird als das umgekehrte Verhalten<sup>71)</sup>. Es konnte demnach schon infolge des erwähnten Prozesses eine völlige Reduktion des Rüssels und des Darmes bei den geschlechtlichen Individuen der Pemphiginen und der Gruppe *Phylloxerina* stattfinden. Allein gleichzeitig konnte es sich auch als nützlich erweisen, das infolge der Reduktion von Rüssel und Darm frei werdende plastische Material zu irgendeinem Zwecke zu utilisieren, wie z. B. zum Wachstum und zur Reifung der Geschlechtsprodukte. In diesem letzteren Falle konnte die Reduktion natürlich rascher vor sich gehen als in ersterem Falle.

In der Unterfamilie der *Pemphiginae* saugen die Sexuparen nur bei den Arten der Gattung *Vacuna* und vielleicht bei *Anoecia corni*, zum Teil ist dies auch bei *Sch. lanigera* und *Mindarus* Koch der Fall, allein bei anderen Arten hören sie nach der letzten Häutung auf zu saugen und legen direkt Larven der zweigeschlechtigen

71) Diesen Satz begründet Weismann auf der Germinalselektion. Vgl. Weismann, A. Neue Gedanken zur Vererbungsfrage. Jena 1895, p. 11. — Ders. Über Germinalselektion. C.-R. du 3. Congr. intern. Zool. Leyde 1896, p. 35—70. — Vorträge über Deszendenztheorie. Jena 1902, Bd. II, XXV u. XXIV. Votr., p. 128.

Generation ab, wobei sie diese Ablage in sehr kurzer Zeit beenden, da die Embryonen bei ihnen fast alle gleich weit entwickelt sind. Ebenso verhält es sich offenbar auch bei den Sexuparen der *Phylloxerinae*, nur mit dem Unterschiede, dass diese letzteren nicht Junge, sondern Eier ablegen. In solchen Fällen können die Sexuparen zweifellos keine so zahlreiche Nachkommenschaft hervorbringen, als dann, wenn die Embryonen resp. die Eier (*Phylloxerinae*) je nach erfolgter Entwicklung resp. Reifung und folglich in größeren Zeitintervallen abgelegt werden. Und in der Tat kann in den Eiröhren nur eine bestimmte Anzahl reifer Eier oder entwickelter Embryonen enthalten sein und es können dann keine neue Eizellen mehr aus den Endkammern in die Ovarialröhren treten; werden jedoch die Jungen resp. Eier nach Maßgabe erreichter Reife oder Entwicklung abgelegt, so können auch neue Eizellen aus den Endkammern in die Eiröhren eintreten; außerdem können mehr Eier oder Embryonen verschiedener Altersstufen und folglich auch verschiedener Größe in den Eiröhren Unterkunft finden, als ganz gleichmäßig entwickelte Eier resp. Embryonen. In ersterem Falle wird der mütterliche Organismus natürlich eine größere Menge plastischer Substanzen für die Entwicklung aller Eier oder Embryonen verausgaben müssen, und daher muss auch das parthenogenetische Weibchen (Sexupare) während des Ablegens der Eier oder der Embryonen Nahrung zu sich nehmen, wie wir dies denn auch an den Sexuparen in der Unterfamilie der *Aphidinae*, bei der Gattung *Vacuna* und bei *Anoecia corni* gesehen haben.

Die hier besprochene Eigentümlichkeit der *Phylloxerinae* und *Pemphiginae* halte ich für ein Erbteil aus jenen Zeiten, wo die Pflanzenläuse sich noch nicht sehr stark vermehren konnten und wo ihre Organisation sich einer vollen und ganzen Utilisierung der vorhandenen günstigen Ernährungsbedingungen noch nicht angepasst hatte. Offenbar werden die geschlechtliche Individuen hervorbringenden Sexuparen diese Eigentümlichkeit in reinerer Gestalt aufweisen müssen, als die geflügelten parthenogenetischen Weibchen, welche wiederum parthenogenetische Weibchen hervorbringen, indem die parthenogenetische Fortpflanzung aus der zweigeschlechtigen hervorgegangen ist und die ersten geflügelten parthenogenetischen Weibchen der Pflanzenläuse wahrscheinlich Sexuparen gewesen sind. Nachdem die geflügelten Emigranten einiger Arten, namentlich der verhältnismäßig früh migrierenden Chermesinen, auf Zwischengewächse aus den Nadelhölzern herübergeflogen sind, beginnen sie in der Tat zu saugen und nur dann legen dieselben eine gewisse Menge von Eiern ab; was die *Pemphiginae* betrifft, so konnte ich mich nicht davon überzeugen, dass z. B. die *Pemphigus affinis* und *P. oratobloungus* auf krautartigen Zwischengewächsen saugten, obgleich dieselben auf Blättern und Stengeln dieser Gewächse saßen; jedenfalls

konnte ich feststellen, dass die großen und dicken Emigranten auf den Zwischengewächsen nicht saugten. Die ungeflügelten parthenogenetischen Weibchen der *Pemphiginae* und *Phylloxerinae* dagegen, da sie am besten an die Ausnützung günstiger Ernährungsbedingungen und somit auch an starke Vermehrung angepasst sind, legen ihre Jungen resp. Eier ab, sowie diese ihre Entwicklung resp. Reife erlangt haben. Allein schon in der Gruppe der *Vacuinina* und bei *Anoecia corni* legen auch die geflügelten parthenogenetischen Weibchen ihre Jungen nach Maßgabe ihrer Reife ab, und das gleiche Verhalten bemerken wir auch in der am weitesten vorangeschrittenen und veränderten Unterfamilie der *Aphidinae*.

Natürlich müssen in den Lebensbedingungen der *Pemphiginae* und *Phylloxerinae* derartige Züge enthalten sein, welche die Beibehaltung der alten Eigentümlichkeit der geflügelten Weibchen und namentlich der Sexuparen bei den Pflanzenläusen begünstigten. In einigen Fällen können diese Eigenheiten augenscheinlich festgestellt werden. So finden die geflügelten Sexuparen der *Pemphiginae* zur Zeit ihrer Entwicklung häufig bereits ungünstige Ernährungsbedingungen auf ihren Nährpflanzen an; in Abhängigkeit oder aber auch unabhängig hiervon legen sie ihre Nachkommenschaft direkt auf die Rinde der Stämme und Äste von Bäumen ab (z. B. *Loewia passerini*, *Pemphigus spirothecae* und alle migrierenden Arten von Pemphiginen, mit Ausnahme von *Anoecia corni*).

Nachtrag II. Man kann im Freien häufig beobachten, dass sowohl geflügelte Emigranten-Weibchen als auch Remigranten-Sexuparen auf nicht für sie passende Gewächse geraten, wo ihre Nachkommenschaft natürlich dem Untergange verfallen ist. So beobachtete N. Choldkovsky, „dass die Geflügelten von *Ch. abietis* Kalt. nicht selten ihre Eier, anstatt auf der Fichte, auf anderen Nadelhölzern ablegen, während z. B. die geflügelten *Ch. lapponicus* m.“ (i. e. Choldk.) „unter ganz gleichen Bedingungen fast nie dazu zu bringen sind“<sup>72)</sup>. Auch ich habe einmal beobachtet, wie geflügelte Sexuparen von *Anoecia corni* ihre Jungen unter die Blätter von *Ulmus effusa* ablegten (in der Umgebung von Warschau); ein anderesmal sah ich ziemlich viele Sexuparen der gleichen Art unter Blättern von *Populus alba*, wo sie ebenfalls Junge ablegten (Bjelowesh). Auf die Rinde der Stämme von *Populus tremula* setzen sich in ziemlich beträchtlicher Anzahl die Sexuparen von *Pemphigus affinis-ranunculi*, *ovato-oblongus* — *flaginis* u. a. m. und legen hier Larven von geschlechtlichen Individuen ab, wie auch auf den Stämmen von *Populus nigra*, *pyramidalis* und *suaveolens*, obgleich

72) Beiträge zu einer Monographie der Koniferenläuse. Horae Soc. Entom. Ross., T. 31, 1896, p. 10.

auf *Populus tremula* niemals irgendwelche *Pemphigus*-Gallen gebildet werden (Bjelowesh 1907 und 1908). Dasselbe Verhalten kann man auch in bezug auf die migrierenden Arten der Gruppe *Aphidina* beobachten, bisweilen aber auch bei den nicht migrierenden Arten. Alle derartigen Erscheinungen müssen augenscheinlich in dem Sinne aufgefasst werden, dass der Prozess der Bildung streng an gewisse Lebensbedingungen angepasster Pflanzenlausarten bis zum heutigen Tage noch nicht sein Ende erreicht hat, d. h. dass auch gegenwärtig die natürliche Auslese noch in dem angegebenen Sinne weiter wirkt. Jedenfalls werden derartige Erscheinungen in keinem Falle als Ursachen für die Bildung neuer Arten angesehen werden können.

Nachtrag III. Das I. Kapitel der vorliegenden Arbeit „Die Migrationen der Pflanzenläuse“<sup>73)</sup> war kurz vor der vorzüglichen Monographie von C. Börner über die Chermiden<sup>74)</sup> und fast gleichzeitig mit dem Autoreferat über diese Monographie<sup>75)</sup> im Drucke erschienen. Infolge der Untersuchungen von Börner und bezüglich *Chermes piceae* auch infolge der Befunde von O. Nüsslin<sup>76)</sup>, ist der von mir gegebenen Darstellung des Lebenszyklus der Chermesinen noch folgendes hinzuzufügen.

C. Börner stellt ganz bestimmt fest, dass die aus den Gallen auf der Rottanne hervorgehenden Formen geflügelter Weibchen: *abietis* und *viridis* ebenso wie auch *strobilobius* und *lapponicus* keine selbständigen Arten oder Varietäten darstellen, sondern — wie dies auf Grund theoretischer Betrachtungen auch zu erwarten war — nur verschiedene Formen von geflügelten Weibchen der Arten: *Chermes abietis* L., Kalt. (*viridis* Ratz.) und *Cnaphalodes strobilobius* Kalt. (*lapponicus* Choldk.) sind<sup>77)</sup>. Es gibt daher auch keine sogenannten biologischen Arten oder Spezies-Sorores.

Börner bestätigt ferner die Richtigkeit der Voraussetzung von L. Dreyfus, wonach *Pineus orientalis* Dreyf. und *P. pini* Koch ein und derselben Art angehören. Bei *P. pini* entwickeln sich auf dem Zwischengewächse, und zwar auf der Rinde namentlich junger

73) Diese Zeitschr., Bd. 27, 1907, pp. 747—767, 769 ff.

74) Eine monographische Studie über die Chermiden. Arb. a. d. Kais. biolog. Anstalt f. Land- u. Forstwirtschaft., Bd. VI, Heft 2, 1908, pp. 81—320, Taf. VII—IX.

75) Systematik und Biologie der Chermiden. Zool. Anz., Bd. 32, 1907, pp. 413—428.

76) Zur Biologie der Gattung *Chermes* Htg., insbesondere über die Tannensindendlaus *Chermes piceae* Ratz. Verhandl. d. naturwiss. Ver. Karlsruhe, 16. Bd., 1903. — Die Biologie von *Chermes piceae* Ratz. Nat. Zeitschr. f. Land- u. Forstwiss., 1. Jahrg., 1903, pp. 25—33, 59—67. — Zur Biologie der *Chermes piceae* Ratz. Verh. d. Deutsch. Zool. Gesellsch. 1908, pp. 205 ff.

77) Siehe auch die vor kurzem erschienene Schrift Börner's: Über Chermesiden. II. Experimenteller Nachweis der Entstehung diözischer aus monözischen Cellaren. Zool. Anz. Bd. 33, 1908, pp. 612—616.

Kiefertriebe, in der zweiten Hälfte des Mai bisweilen geflügelte Sexuparen, welche auf *Picea orientalis* und *P. excelsa* herüberfliegen. Die Gallen auf diesen Fichten erinnern an die Gallen von *Pineus sibiricus* Cholodk. auf *Picea excelsa*, sind aber zum Unterschiede von letzteren nicht gekrümmt, sondern gerade. Die Gallen sind von langer Gestalt, die Nadeln noch wenig verändert. Was die von Cholodkovsky<sup>78)</sup> Ende Juni bis Anfang Juli auf den Kiefernadeln beobachteten Geflügelten Nichtsexuparen betrifft, so konnten dieselben nach Börner aus den Gallen auf *Picea* hierher geflogen sein. Allein Cholodkovsky bemerkt ausdrücklich, dass er auf den Kiefernadeln die entsprechenden Nymphen der geflügelten Übersiedler beobachtet hat.

Eine ähnliche zyklische Fortpflanzung bietet auch *Pineus strobi* Hart., Börn. dar, doch ist die demselben entsprechende *Picea*-Art noch nicht bekannt. Nach den Vermutungen von Börner dürfte sich *Picea alba* als die Hauptpflanze dieser Art erweisen; das Vaterland dieser Fichte ist, gleich dem von *Pinus strobus*, Nordamerika.

Die zyklische Fortpflanzung von *Chermes-Dreyfusia piceae* Ratz., Nüssl. ist schon von Nüsslin gründlich untersucht worden. Diese Art lebt auf der Rinde von *Abies pectinata*, *A. nordmannica* u. a. m. Die Hiemales (nach Börner) oder Fundatrices spuriae (nach Cholodkovsky), welche sich aus den auf den Nadeln von *Abies* überwinterten Larven entwickelt haben, geben entweder den Aestivales (nach Börner) oder aber den Hiemales ihren Ursprung. Die Aestivales bringen wiederum Hiemales hervor, welche den Generationszyklus auf den Zwischenpflanzen beschließen<sup>79)</sup>. Bisweilen entwickeln sich aus den Larven der ersten Aestivales Nymphen und geflügelte Sexuparen, welche in Europa auf *Picea excelsa* herüberfliegen, aber hier fast niemals eine Bildung von Gallen hervorrufen. Offenbar ist *Picea excelsa* nicht die passende Hauptpflanze für *Chermes-Dreyfusia piceae*.

Für die ungeflügelten parthenogenetischen Weibchen auf den Zwischenpflanzen schlägt Börner neue Bezeichnungen vor: *Virgo hiemalis* = *Fundatrix spuria* Cholodk. und *Virgo aestivalis* = *Exsul* Cholodk. Für die aus den Gallen auf *Picea* hervorgehenden geflügelten Weibchen schlägt Börner die Namen *Cellaris dioeca* und *Cellaris monoeca* vor, je nachdem ob diese Weibchen auf Zwischenpflanzen migrieren oder auf *Picea* sitzen bleiben.

78) Cholodkovsky, N. Aphidologische Mitteilungen. 25. Zum „Chermesiden-System“ von C. Börn. Zool. Anz., Bd. 32, 1908, p. 689, spez. 691.

79) Bisweilen kann man das gleiche Verhalten auch bei *Cnaphalodes strobilobius* auf der Zwischenpflanze beobachten, allein bei *Cn. strobilobius* ist die Zahl der Aestivales-Generationen eine größere. Bei *Chermes abietis* bringen die Hiemales auf den Zwischengewächsen ebensolche Hiemales oder aber Larven von Aestivales hervor, welche sich alle in Nymphen und in geflügelte Sexuparen verwandeln (vgl. Börner, C. Eine monographische Studie etc. 1908).

Bemerkung zu Seite 785—786 des 27. Bandes dieser Zeitschrift 1907. Im Sommer 1908 gelang es mir, auf den Wurzeln von *Ribes nigrum* Nachkommen geflügelter Emigranten von *Schizoneura ulmi* zu erzielen. Die Frage über den Zusammenhang von *Sch. ulmi* Deg. mit *fodiens* Buct. ist dadurch endgültig entschieden worden.

Bezüglich *Prociophilus bumeliae-posehingeri* und *Colopha compressa* siehe oben.

Bemerkung zu Seite 792—795 des gleichen Bandes. Neuerdings bin ich der Ansicht, dass in der Gruppe der *Hormaphidina* die Gattungen *Hormaphis* und *Hamamelistes* (ausgenommen *Cerataphis*) zu unterscheiden sind und dass *Hormaphis betulae* Mordw. nunmehr *Hamamelistes betulae* heißen muss.

Bemerkung zu Seite 814—815. Im Sommer 1908 ist es mir gelungen, in einem Glase auf Blättern von *Phragmites communis* Nachkommen geflügelter Weibchen zu erzielen, welche sich auf der Unterseite der Blätter von *Prunus domestica* entwickelt hatten.

Druckfehlerberichtigung: In Bd. 27, 1907, S. 803, Z. 5 von oben lies Gramineen statt Gramineenwurzeln.

## Zur Biologie von *Hydra*. Depressionserscheinungen und geschlechtliche Fortpflanzung.

Von Eugen Frischholz.

(Aus dem zoologischen Institut München.)

### Inhalt.

- I. Einleitung.
  - 1. Versuchsziele.
  - 2. Übersicht der Versuchsanordnung.
  - 3. Art der Kulturführung u. Beobachtung.
  - 4. Systematisches.
- II. Der Verlauf der Kulturen.
  - 5. Stammkulturen A, B, C (Depressionserscheinungen).
  - 6. Serie I.
  - 7. Serie II. } "
    - a) Hauptkulturen.
    - b) Nebenkulturen (Durchlüftungen).
  - 8. Serie III und IV.
    - a) Anlage.
    - b) Depressionen.
    - c) Entwicklung von Geschlechtsprodukten.
    - d) Gonochorismus.
    - e) Zusammenhang zwischen Depressionen u. geschlechtl. Fortpflanzung.
  - 9. Serie V. (Aus Eiern gezüchtete Kulturen.)
- III. Schluss.

#### Tabellen:

- I. Serie I. *H. fusca*: Einfluss der Temperatur auf Depressionen.
- II. " II. " " " " " " " " " "

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://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. 164-182](#)