

Verdunkelungsreiz Aufsteigen veranlasst hatte, so kann sie trotzdem ein Abwärtsgehen des Tieres bewirken, wenn sie auf eine geringere Intensität folgt. Das durch diese Kurve festgelegte Verhalten findet durch zahlreiche, weitere für *Leptodora*, *Bythotrephes*, *Daphnia magna* u. s. f. ausgiebige Bestätigung. Ein einfacher Versuch verdeutlicht diese Verhältnisse äußerst sinnfällig.

Versuch vom 23. V. 1906. In einem länglichen Aquarium, dessen Längsachse dem Lichteinfall parallel stand, waren Daphnien ziemlich gleichmäßig verteilt. Wurde der Fenstervorhang zur Hälfte herabgelassen, so eilten sofort alle Tiere zur Lichtseite. Wurde er ganz geschlossen, so verstärkten sich diese Bewegungen. Öffnete ich aber wieder zur Hälfte, so erfolgte ein eiliger Rückzug der Tiere an die Zimmerseite.

Es lässt sich demnach für die Cladoceren der Satz aufstellen: das „Optimum“ der Belichtung ist relativ bestimmt durch die Lichtintensität, an welche die Tiere adaptiert sind. Herabsetzen der Intensität hat Bewegung zum Licht hin, Erhöhen die Flucht vom Licht fort zur Folge. Streng genommen ist es also nicht richtig, von einem Optimum zu sprechen, da dieses Wort zunächst für absolute Werte in Anspruch genommen wird. Man sollte daher ausdrücklich von einem „relativen“ oder „adaptiven“ Optimum sprechen, resp. diesen Ausdruck überhaupt vermeiden und „Adaptationsintensität“ dafür setzen. Diejenige örtliche Region, in der das Licht die Adaptationsintensität besitzt, kann als „Adaptationszone“ bezeichnet werden. (Schluss folgt.)

---

## Zur Biologie der Gattung Chermes (i. a. S.) III.

Von Prof. Dr. O. Nüsslin (Karlsruhe).

Mit 4 Figuren.

### I. Wirtsrelation und Migrationstheorie.

Die Börner'sche Hypothese der Umkehrung der Wirtsrelation bei den Chermesinen veranlasste mich schon zweimal (15, 16), in dieser Zeitschrift das Wort zu ergreifen, um das Irrtümliche dieser Hypothese auseinanderzusetzen. Börner hat darauf erwidert (10) und seine Hypothese neuerdings vollständig zurückgezogen. Er ist aber in bezug auf die mit seiner Hypothese zusammenhängenden Neubennungen und phylogenetischen Auffassungen, sowie in bezug auf die Wertungen der verschiedenen Generationen der Chermesinenheterogonie und ihrer Wirte keineswegs zu den bewährten früheren Auffassungen zurückgekehrt, wie dies doch selbstverständlich hätte vorausgesetzt werden dürfen.

Es liegt nicht im sachlichen Interesse, wenn ein Autor, der eine neue Grundhypothese aufgestellt und auf der Grundlage der-

selben die Nomenklatur und die biologischen und phylogenetischen Wertungen geändert hat, später infolge besserer Einsicht zwar die Grundhypothese fallen, die auf derselben beruhenden Änderungen aber bestehen lässt. Im Gegensatz zu dieser Handlungsweise war und bleibe ich ein Verteidiger der alten Lehre, so hoch ich auch die Verdienste Börner's um die Systematik und Biologie von Anfang an geschätzt habe, wie aus verschiedenen Stellen meiner Veröffentlichungen (15, 16, 17) deutlich hervorgeht.

Börner wirft mir in seiner Erwiderung (10, S. 119) mit Unrecht<sup>1)</sup> vor, ich hielte seine Hypothese der Umkehr der Wirtsrelation für wesentlicher als seine anderen Funde. Und doch hatte ich ihn als „Reformator“ der Chermesinensystematik anerkannt, und seine Entdeckung der embryonalen hiemalis-aestivalis-Differenzierung als eines der „wichtigsten“ Ergebnisse seiner Forschungen hervorgehoben (15, S. 122). Börner vergisst heute, dass nicht ich, sondern er selbst das Hauptgewicht seiner biologisch-phylogenetischen Forschungen auf die jetzt von ihm aufgegebenen Hypothese der Umkehrung der Wirtsrelation gelegt hatte.

Ich schulde ihm für diese Behauptung einige Hinweise auf seine Schriften und will solche im nachfolgenden geben. In der Einleitung zu dem biologischen Kapitel seiner Monographie (2) sagte er S. 274:

„Der Kenner wird beim Lesen der vorstehenden Abschnitte sogleich bemerkt haben, wie ganz anders die Biologie der Chermiden bewertet wird, wenn man die sogen. „Zwischenkoniferen“ zu den ursprünglichen Wirtspflanzen, die Rottannen als Gallenträger zur Zwischenstation umstempelt. Und in der Tat ist mit dieser anscheinend geringfügigen Verschiebung der Schlüssel zu meiner zwar neuen, aber einzig möglichen Auffassung der komplizierten Lebensgeschichte der Chermiden, wie ihrer Phylogenie gegeben<sup>2)</sup>.

Man vergleiche ferner die nicht nur gesperrt, sondern sogar fett gedruckten Stellen auf S. 277, 278 und 280 seiner Monographie und die zuversichtlichen Ausdrucksformen dieser und anderer Stellen, und man wird mir beipflichten, dass nicht ich in meinen Abhandlungen, sondern Börner selbst besonders in seinem Hauptwerke seine Theorie der Umkehr der Wirtsrelation als den „Schlüssel seiner biologischen Auffassungen“ für die Chermesiden einst aufgefasst hatte.

Börner irrt sich auch darin, dass er nach dem Wortlaut (10, S. 119) glauben macht, mir seine Ansichtsänderung in Sachen

1) Ich muss leider diesen Punkt berühren, weil er in der Korrektur bei Börner stehen geblieben ist, obgleich dieser ihn nach brieflichen Vorstellungen meinerseits hatte streichen lassen.

2) Vom Referenten gesperrt gedruckt.

der Wirtsrelation „lange vor Erscheinen“ meines Aufsatzes brieflich mitgeteilt zu haben. Sein erster Brief, in dem mir diese Änderung mitgeteilt wurde, datiert vom 21. IX. 1908. Mein Aufsatz war aber schon am 11. IX. 1908 abgeschlossen und am 18. IX. 1908 abgeschickt! Noch in einem Briefe vom 19. VIII. 1908 hatte sich Börner zweifelhaft und skeptisch über eine event. Zurücknahme seiner Theorie der Wirtsrelation ausgesprochen.

Seine Bekehrung von seiner „Hypothese der Umkehr“ zur alten Wirtsrelation schreibt Börner ausschließlich den Resultaten der Mordwiłko'schen Forschungen zu, welche gelehrt hatten, dass die ursprünglichen Pflanzenläuse vielfach polyphag gelebt hatten und dass mit der speziellen Anpassung einzelner Generationen an spezielle Wirte die diözische Heterogonie entstanden sein wird.

Alle von mir beigebrachten Beweisgründe gegen Börner's frühere Hypothese und gegen seine damit zusammenhängenden Neuerungen sind für ihn rein subjektive<sup>3)</sup> Meinungen, welche ebenso für als gegen die alte Wirtsrelation ausgelegt werden könnten. Ich glaube, es ruhig dem Urteil der Fachgenossen überlassen zu können, ob das, was ich in Sachen der Wirtsrelation (16, S. 711—722) gegen Börner angeführt hatte, die obige Charakteristik Börner's verdient und ob er mir in seiner Erwiderung (10, S. 119—135) gerecht<sup>4)</sup> geworden ist.

3) 10, S. 135 zensiert mich Börner, indem er schreibt: „(Nüsslin unterscheidet nicht streng genug zwischen subjektiven und objektiven Beweisgründen.“ Dazu bemerke ich, dass ich allerdings im Texte niemals diesen Unterschied betont habe, ich halte alle Annahmen in den schwierigen Fragen der Chermidenbiologie für hypothetisch. Börner hat dagegen in seiner Monographie (2, S. 278) zwischen zwei subjektiven und einem objektiven Beweisgrund unterschieden. In seiner Erwiderung (10, S. 130), nachdem er das ganze doch gewiss nur subjektive Gebäude seiner Wirtsrelation selbst wieder niedergelegt hat, das er doch zuvor mit so vielen gesperrt und fettgedruckten Sätzen gestützt hatte, gibt er selbst zu, dass auch seinem früheren einzigen „objektiven“ Beweisgrund „kein objektiver Wert“ zukomme.

4) An manchen Stellen legt Börner mir Ansprüche und Auffassungen unter, die ich nie geäußert hatte. Man vergleiche seine Darstellung auf S. 123 u. 124 (10) mit meinem vorsichtigen, zu nichts verpflichtenden und rein abwehrenden Text (16, S. 714 unter 4.). Ich hatte Protest erhoben gegen so dogmatische Meinungen Börner's, wie sie der Satz: es sei „unmöglich“<sup>2)</sup>, die Artengliederung der Chermiden auf ihre gemeinsame Gallenpflanze zu verlegen“, indem ich sagte: „Die wirklichen Motive für die generische, z. T. auch für die artliche Spaltung, entziehen sich unserer Beurteilung.“

Die einzige Tatsache, dass auf einer Wirtspflanze (*Larix*) so heterogene Formen, wie *abietis*, *strobilobius* und *viridanus* leben, hätte Börner doch warnen sollen, seine Meinungen in so schroffer Weise wie oben auszusprechen. Unter „Artengliederung“ hatte Börner in seinem obigen Zitat offenbar die früheren „Arten“ der Gattung *Chermes* im Auge, nicht etwa die Artengliederung seiner Gattung *Pineus*, für welch letztere ich selbstverständlich den artbildenden Einfluss der Wirtspflanzen anerkenne, sagte ich doch selbst (16, S. 722), „Der Anstoß zur Änderung wird durch die Anpassung an den Zwischenwirt ausgelöst . . .“

Ich fühle mich dem Leser dieser Zeitschrift gegenüber verpflichtet, auf längere polemische Erwiderungen zu verzichten. Im nachfolgenden ist es ohnehin öfters notwendig, aus sachlichen Gründen auf Börner's polemische Darstellungen näher einzugehen.

Ich möchte mich jetzt zu einem wichtigen Gegenstand wenden, zu der Frage, ob wir der durch die umfangreichen Forschungen Mordwilko's (12, 13) veranlassten Theorie der Entstehung der Diözie aus der Polyphagie eine für alle Pflanzenläuse, oder aber eine nur für einen Teil derselben geltende Anerkennung zuerkennen dürfen.

Ich bekenne mich zur letzteren Entscheidung und gestehe gern, dass obige Theorie für die ursprünglicheren Aphidinen, Lachninen und Schizoneurinen, bei welchen der Zwischenwirt eine einjährige Pflanze ist, welche zu Ende der Saison keine Gewähr für das Gedeihen der Sexuales-Weibchen bietet, ein einleuchtendes Erklärungsvermögen besitzt. Ich selbst habe (16, S. 715—717) aus dem Mordwilko'schen Rohmaterial eine Theorie der Genese der Diözie aus der Polyphagie zu einer Zeit aufgestellt, als Mordwilko in seinen deutschen Publikationen (12) nur das Rohmaterial und einige Andeutungen gegeben hatte. Trotzdem kann ich dieser Theorie keine für alle Pflanzenläuse bindende Gültigkeit zusprechen. Überall da, wo die späteren Zwischenwirte mehrjährige Pflanzen sind, welche die Sexuales und Fundatrix aller Mutmaßung nach ebensogut zu ernähren vermögen, wie es die Urwirte vermochten, liegt kein zwingender Grund vor zur Rückkehr der Schlussgenerationen auf den Urwirt, und die Motive, welche Mordwilko speziell zugunsten seiner Theorie für die Chermesinen beigebracht hat (13), erscheinen kaum befriedigend.

Börner lässt neuerdings (10, S. 134) die Urchermesinen polyphag auf Laub- und Nadelhölzern leben und erblickt in „der Spezialisierung gewisser Generationen in Anpassung an die eine der beiden Wirtstypen“ (Haupt- und Zwischenwirt) den Anstoß zur Entstehung der Diözie.

Obgleich ich gern zugebe, dass alle Äußerungen über die Entstehung der Diözie nur mehr oder weniger plausible Hypothesen darstellen, möchte ich doch für einen Teil der Pemphiginen und für die Chermesinen zu der alten Annahme zurückkehren, dass die Diözie durch gelegentliche Verirrung einer virgoparen Fliege und Anpassung ihrer Nachkommen an eine Zwischenpflanze entstanden sein wird.

Zugunsten dieser Annahme möchte ich ganz besonders die Pemphiginen, z. B. *P. nidificus-poschingeri* anführen. Hier ist der Urwirt die Esche und die virgopare Migrantsfliege lebt auf deren Blättern, die Fundatrix auf den Blattstielen. Die virgopare Migrantsfliege sitzt reif, schwer und geburtsschwanger geworden, an Blättern und Stielen, und ist bei jedem Wind und Wetter in der Gefahr,

herabgeschleudert zu werden. Ihr Flug ist schwerfällig und unsicher, im Gegensatz zur Sexuparafliege derselben Spezies, die statt 30—40 Junge wie die erstere nur 4—8 Junge im Leib enthält und dazu weit zahlreichere Riechgruben an den Fühlern trägt, also viel flug- und orientierungsfähiger ist.

Dazu kommt, dass die Migransfliege, reif geworden, ihre Jungen sofort ablegen muss. Als die Spezies noch monözisch lebte, hatte die Migransfliege von Esche zu Esche zu fliegen. Wie viele mögen im Laufe der phylogenetischen Entwicklung unfreiwillig zu Boden gefallen sein! Diese mussten aber ihre Jungen rasch gebären, und zwar Junge von besonderer Behendigkeit und mehrtägiger Lebensdauer selbst ohne Ernährung.

Solche Exsulans-Jungläuse, die heute nur an Tannenwurzeln gedeihen können, mögen einstens, durch Zufall an Tannen verschlagen, die Anpassung eingeleitet haben. Wissen wir doch, dass nicht selten Schädlinge, die für monophag gegolten haben, durch Gelegenheit an ganz andere als die gewohnten Wirte gegangen und daselbst gedeihen sind.

Wollten wir die Entstehung der Diözie aus der Polyphagie ableiten, so müssten wir in dem speziellen Falle von *P. nidifiscus-peschingeri* eine extrem weitgehende Polyphagie annehmen: ein Leben an den Blättern der Esche einerseits und an den Wurzeln der Tannen andererseits, und dazwischen an allen möglichen anderen Wirten, kurz gesagt eine Allerweltpolyphagie.

Eine solche extreme und ausgedehnte Polyphagie erscheint im höchsten Grade unwahrscheinlich, um so mehr, als die Pemphiginen auch in zahlreichen anderen Arten zwei so extreme Wirte zeigen, einerseits Laubholzblätter, andererseits unterirdische Wurzeln, so dass die Hypothese des unfreiwilligen Abstürzens zum Boden und der gelegentlichen Anpassung an Bodenpflanzen nahegelegt wird.

Da speziell für die Chermesinen die Ableitung der Diözie aus der Polyphagie durch keinerlei Tatsache gestützt sind, so liegt kein Grund vor, die frühere Migrationshypothese, welche von der Migrans abgeleitet wird, zu opfern.

Man könnte sich vorstellen, dass es einst eine Anzahl monözisch lebender *Chermes*-Arten auf der Fichte gegeben hat, die sich insbesondere durch den verschiedenen Ort der Saugstelle der Fundatrix (bei *Piceus* fern von den Knospen, bei *strobilobius* an der Basis der Knospen, bei *abietis* und *pectinatae* auf der Knospe selbst) und durch Modifikation des Gallenbaus differenziert hatten.

Diese Spezies passten sich durch Verschlagung ihrer geflügelten Wanderläuse, die wie bei *Mindarus abietinus* in bezug auf die Tanne zunächst nur die Aufgabe und Tendenz gehabt hatten, von Fichte zu Fichte fliegend für die räumliche Ausdehnung ihrer Verbreitung zu sorgen, durch gelegentliche Flüge auf Kiefern, Lärchen,

Tannen an diese Wirte an, indem die Nachkommen der Migrantes zum Teil auf diesen fremden Wirten Gedeihen fanden. Ihre nächsten oder übernächsten Generationen lieferten geflügelte Sexuparen, deren vererbter Geruchsinstinkt zur Fichte zurückführte.

Im Laufe der Zeit wurden solche zufällige Vagabunden zu gewohnheitsmäßigen Emigranten, weil die erhöhte Anpassung ihrer Nachkommen die Vererbungstendenzen der folgenden Generationen in diesem Sinne beeinflusst hatten, indem sie neue muemetische Potenzen zu den altvererbten gemischt hatten. Diese Vermischung der alten Potenzen mit den Quoten, die durch die Anpassung auf verschiedene neue Nebenwirte hinzugekommen waren, wirkten im Sinne der Artbildung umgestaltend und erweiterten die Kluft der ehemaligen *Chermes*-Arten zu *Chermiden*-Gattungen, bezw. Untergattungen. Andererseits entstanden neue Arten durch Anpassungen an verschiedene Kiefern und Tannen-Arten.

In diesem Sinne möchte ich auf die Gattung *Pineus* hinweisen. Sie war vielleicht schon im monözischen Fichtenstadium generell von den anderen *Chermesinae* geschieden, so verschieden ist sie in morphologischer und biologischer Hinsicht, so verschieden ist auch der Ort der Saugstelle der Fundatrix und der Bau der Galle, welche letzteren Charaktere wir als die primären Wurzel motive zur Artsonderung betrachtet haben.

Nachdem bei *Pineus* die obligatorische Diözie mit Migration auf die Kiefer eingeführt war, kam eine neue Artsonderung in Fluss, indem sich in Anpassung an verschiedene Kiefernarten (oder Artengruppen) neue Formen *sibiricus*, *pini*, *strobi* entwickelten. Vielleicht müssen wir sogar noch Varietäten unterscheiden. Vielleicht ist *orientalis* doch nicht synonym mit *pini*, andererseits scheint sich durch Rückanpassung an Fichte aus *strobi*, einer Art, die bei uns unter Schwächung der Geschlechtsgeneration zu energischer Parthenogenese neigt, *pincoides* gebildet zu haben.

Ein Teil der Migrantes war aber der Fichte treu geblieben und lieferte ohne Emigration Sexuparen und Sexuales. Da aber nach und nach der diözische heterogenetische Zyklus größeren Erfolg gewonnen hatte, wurde die Sexualität der Fichtenserie ungünstig beeinflusst und letztere zu einer rein parthenogenetischen bimorphen Heterogonie herabgemindert (mein „B-Zyklus“). Bei einem Teil der Arten (*Pineus*-Arten, *piccae*, *pectinatae*) verschwand der B-Zyklus vollständig. An dessen Stelle gediehen hier die C-Zyklen, insbesondere infolge der Anpassung an die Rinde, welche *nüsslini*, *piccae* und *strobi* heute bis zur Gefährdung der Amphigonie geführt haben.

Das Vorhergehende sind rein hypothetische Exkurse, welche ich nur aus dem Grunde weiter ausgesprochen habe, weil neuerdings Börner und Mordwilko, ersterer mit eiliger Preisgebung seiner biologischen Grundhypothese, die alte Auffassung verlassen haben,

ohne bei den Chermesinen für die Entstehung der Migration aus der Polyphagie annehmbare und gewinnende Motive beigebracht zu haben.

Behalten wir doch die bisherigen Anschauungen bei, ehe wir etwas Besseres an ihre Stelle setzen können.

## II. Phylogenetische Wertung der Wirte und Generationen. Nomenklatur.

Wie aber auch die Entscheidung ausfallen mag, ob wir mit Mordwilko die Diözie aus der Polyphagie ableiten oder nach früherer Auffassung aus dem gelegentlichen Überflug der virgoparen Fliege monophager Arten und Anpassung ihrer Nachkommen auf dem neuen Wirt, in beiden Fällen müssen wir uns bewusst bleiben, dass eine der Wirtspflanzen der Haupt- bzw. Urwirt ist, die andere der Neben- oder Zwischenwirt. Bei Anerkennung der älteren Migrationshypothese ist diese Folgerung von Anfang an selbstverständlich, bei Annahme der Mordwilko'schen Hypothese tritt der Unterschied zwischen Haupt- und Zwischenwirt von dem Momente an deutlich in Erscheinung, wann die fakultative in die obligatorische Diözie übergeht.

Von dem Momente an vermag nur ein Wirt den Anfang und den Schluss des diözischen Heterogoniezyklus zu ernähren, das ist eben der Hauptwirt, bei den Chermesinen die Fichte, während der Neben- oder Zwischenwirt nur die mittleren Generationen ernähren kann.

Da ferner in einer früheren Periode, in einem ursprünglicheren Stadium die Heterogonie eine geringere Anzahl von Generationen enthielt, die pentagenetische bzw. pentamorphe Heterogonie aus einer tetra- bzw. trimorphen Heterogonie hypothetisch abgeleitet werden muss, da ferner die Diözie aus der Monözie entstanden ist, so muss die Fichte bzw. die auf der Fichte lebende Generationsreihe als archaistischer betrachtet werden als die Generationsreihe auf den übrigen Koniferen: auf Lärche, Tanne und Kiefer. Wenn ich daher in meiner ersten Erwiderung die penta- bis heptagenetische diözische Heterogonie heutiger Chermiden von einer trigenetischen monözischen Heterogonie, wie wir solche heute bei *Mindarus* vorfinden, abgeleitet hatte, so war dies durchaus logisch, gleichgültig, ob *Mindarus* heute abgeleitet oder primär trigenetisch ist. Jene Ableitung war rein hypothetisch gemeint und in diesem Sinne auch berechtigt.

Börner war es, welcher den Wirt, auf welchem die Fundatrix und die Sexuales leben, als sekundären Zwischenwirt einführen, und Kiefer, Lärche, Tanne als ursprüngliche Wirte anerkannt wissen wollte.

Börner war es ferner gewesen, welcher die auf der Kiefer, Lärche, Tanne lebenden „Virgo“-Generationen als den Ausgangspunkt, als die ursprünglichen Generationsformen aufgefasst hatte und die Sexupare auf die Fichte ausschwärmen ließ, um auf diesem Zwischenwirt durch Anpassung der Sexuales und der nachfolgenden Generationen neue Arten entstehen zu lassen.

Börner gegenüber halte ich es für sehr geboten, die nachfolgenden Folgerungen aus beiden bisher vertretenen Migrationshypothesen mit allem Nachdruck zu betonen.

1. Haupt- oder Urwirt und Neben- oder Zwischenwirt müssen scharf unterschieden werden. Börner hält es für „nicht zweckmäßig, den einen oder anderen zum ‚Nebenwirt‘ zu degradieren, da die Versuchung zu groß ist, die auf diesem Zwischenwirt lebenden Generationen als ‚Schaltglieder‘ nicht recht als vollwertig zu betrachten“ (10, S. 134). In dieser Schlussbegründung liegt der gegensätzliche Charakter seiner ganzen Auffassung gegenüber Cholodkovsky und mir deutlich ausgesprochen, wie sich in der Folge zeigen wird.

2. Die Reihenfolge der Generationen muss in der Weise numeriert werden, dass die erste und letzte Generation des Hauptwirtes Anfang und Ende darstellt. Börner hatte „nach reiflicher Überlegung die einzelnen Generationen der Chermiden nicht mehr numeriert . . .“ (10, S. 135). Früher hatte er jedoch im Sinne seiner umgekehrten Wirtsrelation numeriert, und er wendet sich neuerdings mit Unrecht gegen diese Darstellung meinerseits<sup>5)</sup>.

3. Der Migrationscharakter der Chermesinensheterogonie muss deutlich markiert werden und in der Nomenklatur der Generationsserie zum Ausdruck gelangen. Derjenigen Generation, welche als virgopare Fliege die Wanderung vom

---

5) (10, S. 136): „Wenn übrigens Nüsslin meiner Virgo den Sinn beilegt, dass sie die erste Generation des ganzen Zyklus sei<sup>2)</sup> . . ., so befindet er sich damit in einem mir nicht begrifflichen Irrtum“.

Ich möchte darauf Börner erwidern, dass der Irrtum doch auf seiner Seite liegen muss. Weshalb hat er denn die Virgo (das Stammvolk) mit 1. numeriert (1, S. 427), weshalb begann er die morphologische und biologische Darstellung der einzelnen Arten stets mit der III. Generation, statt mit der Fundatrix, weshalb stellte er die dichotomische Tabelle (2, S. 292) so dar, dass sie mit der Hiemalis beginnt?

Diese Frage wird er heute am besten mit dem Eingeständnis beantworten können, dass er eben irrtümlich den Zwischenwirt für den Hauptwirt und das Zwischenvolk (Exsulans) für das Stammvolk gehalten und damit eine Konfusion in der Chermidenbiologie veranlasst hatte. Gewiss hätte Börner z. B. seiner Gattung *Pineus*, als sie noch monözisch war, die Reihenfolge im Sinne unserer bisherigen Darstellung gegeben. Nachdem *Pineus* aber diözisch geworden war und die Fundatrix sich auf den Zwischenwirt verschoben hatte, begann Börner seinen Zyklus mit dem Stammvolk (Virgo, Hiemalis) als der ersten Generation.

Haupt- zum Zwischenwirt bewirkt hat und immer wieder aufs neue bewirkt, muss der Name *Migrans* erhalten bleiben, mag man adjektivisch ihren cecidogenetischen Charakter durch *Migrans cellaris* kundgeben oder nicht.

Ebenso müssen die ausschließlich auf dem Zwischenwirt lebenden direkten oder späteren Abkömmlinge der *Migrans* mit einem charakteristischen Namen belegt werden. Blochmann hatte sie 1889 „*Alienicolae*“ genannt. Dieser Name, obwohl einfach und zutreffend, fand weder bei Dreyfus noch bei Cholodkovsky Aufnahme. Cholodkovsky, dessen fruchtbare und erfolgreiche *Chermes*-Forschungen fast zwei Dezennien die Vorherrschaft geführt hatten, führte die Namen *Emigrans* und *Exsul*, daneben *Fundatrix spuria* und *intermedia* ein. In meiner letzten Publikation (16) verwendete ich die allgemein gebräuchlich gewordenen Namen Cholodkovsky's im strengsten Sinne, d. h. in dem Sinne, dass *Emigrans* immer die Tochter einer *Migrans* sein muss, *Exsul* oder *Exsulans* dagegen der ungeflügelte Nachkomme einer *Emigrans*, gleichgültig in welchem Deszendenzgrade. Ich habe deshalb folgerichtig bei *Dreyfusia piceae*, bei welcher Art wir noch nicht sicher die *Migrans* kennen, nur von *Exsulantes* gesprochen.

Börner hat mit Recht den alten Namen *Emigrans* für eine Generation, welche nicht mehr aktiv wandert, sondern ein Kind eines Wanderers ist, sprachlich gerügt. Da ich ihm darin beistimme, andererseits auch den strengeren Unterschied zwischen *Emigrans* und *Exsulans* nicht für besonders wichtig halte, lasse ich jetzt *Emigrans* ganz fallen und setze schlechtweg *Exsulans* an Stelle von *Emigrans* + *Exsulans*, um so mehr als ich hierdurch bei derjenigen alten Nomenklatur, die auch sprachlich richtig ist, verbleibe und das Neue, insbesondere die besonders wichtige Entdeckung einer embryonal fixierten *Aestivalis*, event. in adjektivischer Form, annehmen kann.

An Stelle meiner früheren „*Emigrans*“<sup>6)</sup> setze ich jetzt

6) Börner hat mit Unrecht die Gleichsetzung meiner *Emigrans* mit seiner *Hiemalis* gerügt, wenn er (10, S. 136) sagt: „Ebenso ist Nüsslin's Homologisierung meiner (*Virgo*) *Hiemalis* mit der alten *Emigrans* unzutreffend.“ Sehen wir einmal, welche Bezeichnungen Börner an Stelle meiner *Emigrans* bei den einzelnen *Chermes*-Arten gesetzt hat, so gelangen wir nach Ausweis seines Hauptwerkes zum Nachfolgenden:

Bei *Chermes abietis*: statt *Emigrans*: *Hiemalis* (2, S. 125).

„ *Dreyfusia piceae*: statt *Emigrans*: *Hiemalis* (S. 138).

„ *Dreyfusia pectinatae*: statt *Emigrans*: *Hiemalis* (S. 147).

„ *Cnaphalodes strobilobius*: statt *Emigrans*: *Hiemalis* (S. 153).

„ *Pineus*-Arten: statt *Emigrans*: *Hiemalis* (S. 258, 267) oder *Virgo* (*-Hiemalis* (S. 172, 184, 188)).

Wo liegt nun das Unzutreffende, zumal ich, auf *Pineus* anspielend, hinzufügte (16, S. 725): „Wo nun *Emigrans* und *Exsulans* morphologisch gleichwertig sind, vermied Börner die Ausdrücke *Hiemalis* und *Aestivalis* und setzte dafür

*Exsulans vernalis*, als derjenigen Generation, deren Entwicklung und Reife normal durch die Frühjahrssäfte ausgelöst wird. Dass unter günstigen Spätsommervhältnissen die *Exsulans vernalis* vor der Überwinterung zur Entwicklung gelangen kann, ist kein Grund, um die Richtigkeit der Namengebung zu erschüttern, solche Ausnahmen kommen vielfach vor. Wie wir wissen, überwintern der Pappelspinner und die Nonne als Ei (junge Larve im Ei), der Maikäfer als unterirdische Imago, ausnahmsweise können aber erstere als Larven, letzterer als Imago sich schon im Spätsommer oder Herbst bemerkbar machen.

Aus Ausnahmen können Regeln werden, wie ich solches bei *Dreyfusia* für erwiesen halte, und wie eine solche Regel z. B. bei dem Schwammspinner in Amerika eingetroffen ist, der dorthin verschleppt wurde und daselbst zwei Generationen erzeugt, während bei uns nur eine zustande kommt.

Wie schon früher (16) muss ich auch heute den Börner'schen Ausdruck *Hiemalis* bekämpfen, sowohl für die erwachsene Frühjahrgeneration, als für die in der Regel überwinternden Larven. Denn auch auf die durch Chitinsklerite und Wollauscheidung gefestigte „Latenz“- oder „Beharrungs“-Larve würde der Ausdruck *Hiemalis* nicht passen, abgesehen davon, dass der Namengeber unter *Hiemalis* die ganze I. Generation der auf dem Zwischenwirte lebenden Serie verstanden hat. In bezug auf die Latenzlarve sagt Börner (10, S. 142) mit Unrecht: „Aber die Latenzlarve ist nicht das Hauptcharakteristikum des *Hiemalistypus*, sondern seine Winterfestigkeit überhaupt, die den *Aestivales* nicht eigen ist.“

In ähnlicher Weise sagte Börner schon früher (1) S. 423: „Den Winterläusen ist die Winterruhe zur Notwendigkeit geworden, während die Sommerläuse unfähig sind, einen Winter zu überdauern<sup>2)</sup>.“ Börner beharrt mit obigem auf seiner Benennung der ersten Frühjahrgeneration als *Hiemalis* und erblickt nicht in der Latenz, sondern in der Winterfestigkeit das Hauptmoment. Demgegenüber kann ich heute feststellen, dass

---

schlechtweg *Virgo*, oder er wählte Zusammensetzungen wie *Virgo-Hiemalis* . . . ? Da Börner mir unter dem 20. August 1908 geschrieben hatte, dass er „prinzipiell *Hiemalis* = *Emigrans* setze“, so kann ich obige Charakteristik mir gegenüber nur dadurch erklären, dass er durch das Hin- und Herschwanken und Ändern seiner Nomenklatur selbst in der Auffassung der Namen irre geworden sein muss. Die Verwirrung muss noch wachsen, nachdem er jetzt an Stelle der *Hiemalis Virgigenia hiemalis* gesetzt hat, eine Neuerung, der ich an anderer Stelle entgegengetreten bin. Auch mit dem Ausdruck *Aestivalis* hat Börner zu verschiedenen Zeiten und an verschiedenen Orten nicht streng das gleiche gemeint. Obgleich eine *Aestivalis* im Börner'schen Sinne erst da zu Recht besteht, wo dieselbe von der *Hiemalis* geschieden ist, spricht er doch bei *Pineus* von *Virgo-Aestivalis* (2, S. 175) und sogar schlechtweg von „*Aestivalis*“ (2, S. 258)!

einerseits in den Jahren 1907, 1908 und 1909 aus *nüsslini*-Latenzlarven schon im August und September „Hiemalis“-Mütter massenhaft hervorgegangen sind, wie andererseits 1909 die von Börner als „Aestivales“ aufgefassten *piccae*-Spätsommergenerationen den Winter über als Mütter mit ihren Eiern ausgedauert haben und, um Mitte März ins Zimmer gebracht, alsbald Jungläuse auskommen ließen. Da 1909 erst am 19. März das Frostwetter vorübergehend aufgehört hat, konnten die am 17. März gefundenen lebenden *piccae*-Mütter und Eier nur vom Spätsommer stammen. Ich kann damit die Beobachtung Cholodkovsky's, dass auch *pectinatae* im Eizustande zu überwintern vermag, auch für *Dreyfusia* bestätigen und bin genötigt, meine frühere Vermutung der ausschließlichen Überwinterung der Chermesiden im Larvenzustande zu berichtigen. Wir wissen jetzt, dass es Chermesiden gibt, welche für die überwinternde Exsulansgeneration sowohl als Mutter, wie Ei, sowohl als weichhäutige nackte Larve (*Pineus*), wie als chitingefestigte, zum Teil auch durch Wolle geschützte Larve überwintern können.

Andererseits überwintert die phylogenetisch ältere Fundatrix stets als chitingefestigte und durch Wachswolle geschützte Larve, wodurch eben der sekundäre jüngere Charakter der Fundatrix parallelen Zwischenwirtsgeneration (Exsulans) hervorgeht.

Nicht die Winterfestigkeit, sondern die Latenzfähigkeit ist das charakteristischste Moment der Exsulanslatenzlarve: die Sommermitte lässt die Tannenlatenzlarven latent verharren. Ein Teil erwacht schon im August, September und Oktober zur Tätigkeit, ein Teil erst im Frühjahr, und zwar höchstwahrscheinlich durch Saftströmungen im Wirt.

Da die große Mehrzahl der Latenzlarven der Tannenspezies und, wie es scheint, die Exsulanslarven der Lärchenspezies erst im Frühjahr zu Wachstum und Fortpflanzung erwachen, so darf die betreffende erste Generation auf der Zwischenkonifere nicht Hiemalis, sondern muss Exsulans vernalis genannt werden, letzterer Ausdruck an Stelle der früheren Emigrans bzw. der überwinterten Exsulans i. e. S.

Ihre Larven müssen aber Latenzlarven genannt werden, nicht Hiemales, denn der Charakter der Überwinterung trifft nur für einen Teil zu, die Latenz für alle.

Wir handeln sowohl mit der Kreierung des Namens Vernalis wie mit dem Vorschlage, an Stelle der „Winterlarve“ Latenzlarve zu setzen, in voller Analogie zu den ähnlichen biologischen Verhältnissen bei Entomotraken, wo wir besser von Latenzei als von Winterei sprechen. Auch für die oben erwähnten Vorkommnisse gibt es Analogien bei den Entomotraken, nämlich bei denjenigen polyzyklischen Formen, bei welchen die vorzeitige Entwicklung der Latenzeier zur Regel geworden ist.

Aller Wahrscheinlichkeit nach kommt auch bei Chermesiden eine solche zur Regel gewordene vorzeitige Entwicklung der Exsulanslatenzlarve vor, wodurch Zyklen von Exsulansgenerationen entstehen, die aus Latenzlarven hervorgehen.

4. Die Generationsserie auf dem Hauptwirt muss, entsprechend der Genese der Diözie aus der Monözie, als archaischer aufgefasst werden, als die Generationsserie auf dem Zwischenwirt.

Weil die Generationsserie auf der Fichte älteren Ursprungs ist als die Exsulansserie auf dem Zwischenwirt, deshalb konnten sämtliche Chermidenarten gefestigte Fundatrix-Latenzlarven erwerben<sup>7)</sup>. Aber nicht alle Chermiden haben es auch in der Exsulans-Generation zu Latenzlarven gebracht. Die *Pineus*-Arten, die wegen der Reduktion ihrer Stigmenzahl als jüngere Glieder des Chermidenphylums angesehen werden müssen, sind auf einer niederen Stufe stehen geblieben, indem ihre Exsulanslarve den ursprünglichen nackthäutigen Zustand bewahrt hat.

Weil die Fichtenserie älter ist, erscheint nicht nur die Fundatrixlarve bei allen Gattungen gefestigt und mit Wolle ausgestattet, sondern diese Larve ist, soweit bekannt, stets der Winterruhe bedürftig geworden. Anders bei der Exsulans auf der Zwischenkonifere. Hier gibt es einmal überwinternde Larven, welche noch keine schützenden Attribute erworben haben (*Pineus*); es finden sich auch Formen, bei welchen die Exsulans-Latenzlarve der

7) Börner ist (10, S. 131) gar nicht auf meinen Gedankengang eingegangen, sondern polemisiert gegen Dinge, die ich nirgends vertreten hatte. „Die Differenzierung virgogener Winterlarven hat mit der Entstehung der Fundatrix-Winterlarve nichts zu tun . . .“ Gewiss nicht? Wer hat das behauptet? Mein Abschnitt 9 (16), S. 720 sucht wahrscheinlich zu machen, dass die Fundatrix die ursprünglichere Form und damit die Fichte der Urwirt ist, weil bei allen Arten der Chermiden schon Fundatrix-Latenzlarven gebildet worden sind, während bei den auf den Zwischenwirten lebenden Exsulans-Generationen Latenzlarven noch nicht durchweg zur Ausbildung gelangt sind, und zwar noch nicht bei der phylogenetisch jüngeren *Pineini*-Gruppe.

Wäre eine Zwischenkonifere, wie dies Börner mit so großem Nachdruck verfochten hat, der Urwirt, dann wäre die auf dem Börner'schen „Zwischenwirt“ (1), S. 427 (Fichte), entstandene Fundatrix eine jüngere Form, die erst durch Anpassung der Sexuparen an die Fichte (1), S. 426, entstanden ist.

Gerade für die *Pineini* müsste aber eine Exsulans-Latenzlarve zur Ausbildung gelangt sein, wenn die Börner'sche Anschauung zu Recht bestanden hätte, sagte er doch (1) S. 419: „Cholodkovsky beginnt mit *Chermes abietis-viridis* und *strobilobius-lapponicus*, ich halte diese hingegen für die jüngsten Zweige des Chermidenphylums<sup>2)</sup>. Wir müssen die *Pineus*-Arten als die biologisch tiefste Stufe zum Ausgangspunkt unserer biologischen Untersuchungen machen.“

Es soll hier nicht verschwiegen werden, dass Börner in seinem Hauptwerk (S. 123) *Chermes (abietis-viridis)* als die „relativ ursprünglichste Gruppe“ bezeichnet hat und auch ganz in meinem Sinne *Pineus* als abgeleitet, aber biologisch auf einer niederen Stufe stehen geblieben aufgefasst hat.

Winterruhe gar nicht bedarf (*Dreyfusia*), es können desgleichen Exsulans-Mütter und Eier überwintern (Eier bei *pectinatae* und *piccae*). Diese noch nicht gefestigten, noch schwankenden Charaktere müssen wir mit dem jüngeren phylogenetischen Alter der Exsulans in Zusammenhang bringen.

Das jüngere phylogenetische Alter der Exsulans erklärt uns auch die große Mannigfaltigkeit der Exsulans-Zyklen (meiner C-Zyklen). Sie sind wahrscheinlich heute noch in der Weiterbildung begriffen, wie dies aller Vermutung nach bei *Dreyfusia* der Fall sein wird, bei welcher sich wohl die Stammrindenform (*piccae* Ratz.) aus der Trieb- und Nadelform (*nüsslini* CB) entwickelt hat<sup>8)</sup> oder noch entwickelt. Auch die große Variabilität und Anpassungsfähigkeit einzelner Exsulansformen gegenüber der Fundatrix<sup>9)</sup>, ihr Auftreten an verschiedenen Wirten und Wirtsarten, die Sonderung in Vernalis und Aestivalis, die bei den verschiedenen Gattungen in verschiedenem Grade ausgesprochen ist, die Neigung zur Degenerierung der amphigonen Nachkommen, zur Bildung rein parthenogenetischer Fortpflanzungszyklen, welche noch impotente Rückfälle zur Amphigonie enthalten können (*Dreyfusia nüsslini* CB), sprechen für eine nur jüngeren Formen eigene Umbildungstendenz.

Gerade umgekehrt ist in der phylogenetisch älteren Fichtenserie eine regelmäßige Starrheit und Einfachheit entstanden. Der alte „B“-Zyklus (16, S. 740 und 747) zeigt keine Rückfälle zur Gamogenese mehr, tritt regelmäßig nur bigenetisch auf, was auf eine lange phylogenetische Periode schließen lässt, in welcher der völlige Ausfall der Sexupara- und Sexuales-Generationen ohne jegliche Neigung zum Rückfall Gesetz geworden ist<sup>10)</sup>.

### III. Parthenogenetische Spezies.

Nur in einem Punkte scheint heute noch eine Weiterentwicklung der Fichtenserie, in dem Sinne einer Divergenz zwischen den Generationen des „A“- und „B“-Zyklus, stattzufinden.

Cholodkovsky hat zuerst diese Unterschiede hervorgehoben und ist so weit gegangen, dass er beide Zyklen zuletzt als verschiedene Arten (*Chermes viridis* und *abietis*, *Cnaphalodes strobilobius* und *lapponicus*) getrennt hat.

8) Börner vertritt die entgegengesetzte Entwicklungsrichtung.

9) Börner selbst spricht (7, S. 16) bei der Reblaus von der „beschränkten Anpassungsfähigkeit der Fundatrix“, und sagt weiter, „nur die Virgogenia“ (die der Exsulansserie entspricht) „der Reblaus, die verderbliche Wurzellaus, hat es verstanden, sich der Europäerrebe weitgehend anzupassen, was der Fundatrix bis auf den heutigen Tag nicht recht gelungen ist“.

10) Im Gegensatz zu meiner Auffassung hält Börner den „Monocca“-Zyklus für das jüngste Glied des Chermidenphylums.

Börner hatte bekanntlich die genannten Arten als Parallelreihen je einer Art *Chermes abietis* und *Cnaphalodes strobilobius* wieder vereinigt. Er hat dies getan, einmal weil er keine konstanten Unterschiede innerhalb der Fundatrices finden konnte, vor allem aber, weil er glaubte, in einer von ein und derselben Fundatrix erzeugten Galle sowohl monözische Fliegen des „B-Zyklus“ als auch diözische Fliegen des „A-Zyklus“ gefunden zu haben. Ich hatte dieses letztere Argument als ein experimentell gesichertes und völlig beweiskräftiges aufgenommen und war mit Börner zur älteren Dreyfus'schen Auffassung zurückgekehrt (15, 16).

Neuerdings hat jedoch Cholodkovsky (11, S. 770ff. und 771, Fußn. 5a) einerseits seine Experimente zugunsten seiner Auffassung zum ersten Male mitgeteilt, andererseits die Möglichkeit nahegelegt, dass in dem Börner'schen Falle der Mischgallen Fundatrices von beiden Formen die Galle erzeugt und in eine und dieselbe Galle ihre Larven entlassen haben konnten, so dass die endgültige Entscheidung über Trennung oder Vereinigung obiger Formen zurückgestellt werden muss. Bis dahin müssen wir zu der Nomenklatur Cholodkovsky's zurückkehren.

Phylogenetisch sehr interessant wäre es, wenn der Unterschied zwischen der Fundatrix von *Ch. abietis* und *viridis* wirklich als konstant befunden würde, wie dies Cholodkovsky will, Börner aber bezweifelt. Da auch Cholodkovsky zugegeben hat, dass bei *Cnaph. strobilobius* und *lapponicus*<sup>11)</sup> keine konstanten Unterschiede in der Fundatrix nachweisbar sind, so wäre die Divergenz der „A“- und „B“-Zyklen von *Ch. abietis* CB schon bis zur spezifischen Trennung von *abietis* und *viridis* fortgeschritten, während die „A“- und „B“-Zyklen von *Cnaph. strobilobius* noch nicht zu einer bis auf die Fundatrix zurückgreifenden spezifischen Trennung geführt hätten.

Wir hätten somit zwei verschieden weit gediehene, zur Artbildung führende Werdeprozesse vor uns, und auch hier träte uns wieder entgegen, dass die Gattung *Chermes* es weiter gebracht hat als *Cnaphalodes*, weil erstere eben die älteste Chermidengattung darstellt.

Die absolute Zurückweisung der Möglichkeit einer Artbildung durch Parthenogenese von seiten Börner's (3, S. 170): „Da es schlechterdings nicht vorstellbar ist, dass die im normalen Zyklus

---

11) Neuerdings erkennt Börner (8) einen *Cnaphalodes lapponicus* Chld. jedoch in einem anderen Sinne als Cholodkovsky an, indem er den *Cnaphalodes lapponicus* als eine neue nordische, aber diözische Art auffasst. Diese Auffassung begründet Börner zunächst mit seiner Entdeckung einer Exsulans-Latenzlarve auf Lärche, welche von der *strobilobius*-Latenzlarve vor allem durch die Trennung des Kopfpronotalschildes in 4 Teile und durch die mediane Trennung der mesonotalen Spinal- und Pleuraldrüsen abweicht.

einer Organismengruppe verbreitete Parthenogenese die Ursache zur Entstehung neuer Rassen, Varietäten oder Arten sein kann,“ finde ich nicht gerechtfertigt, wie ich schon frühere (16, S. 75) ausgesprochen hatte<sup>12)</sup>.

Ich möchte gegenüber Börner auf das 10. Kapitel Winkler's (20, S. 147) verweisen, in welchem die Frage über den Zusammenhang von Variation (Mutation) und Parthenogenese diskutiert und die Möglichkeit bejaht wird, dass die Variation auch nach dem Eintritt des Geschlechtsverlustes fortschreiten kann. Ja es scheint sogar, dass es gerade die Parthenogenese gewesen ist, welche bei einzelnen Chermiden der Gattungen *Dreyfusia* und *Pineus* zur Variation geführt hat und zwar verbunden mit einer Schwächung oder dem völligen Verlust der Sexualität.

Ich habe schon 1903 (14, S. 15 u. 17, S. 206) wahrscheinlich zu machen gesucht, dass infolge des besonderen Gedeihens der Exsulans auf der Tanne bei *Dreyfusia piceae* (jetzt *nüsslini* CB) und der Tendenz zur Wiederholung virgoparer Nachkommen sowie ihrer Variabilität, eine Schwächung der Sexualität hervorgerufen werden konnte.

Auch Strassburger hatte 1904 und 1907 nach Winkler (20, S. 147) angenommen, „der Polymorphismus habe eine schließlich bis zur Sterilität führende Geschlechtsschwächung verursacht“.

Dass aber aus solchen zur reinen Parthenogenese neigenden Formen konstante Typen, also „Spezies“ werden können, scheint keineswegs ausgeschlossen. Auch Winkler sagt (20, S. 148): „Und da das ausgleichende Moment der Amphimixis bei apomiktischen Pflanzen ja wegfällt, so können sich eben auch alle durch Mutation entstandenen apomiktischen Einzeltypen konstant erhalten.“

Was also auch die letzte Ursache der parthenogenetischen Tendenz sein mag, ob sie in Ernährungsbedingungen oder chemisch-physikalischen Erscheinungen zu suchen ist, sobald sie aus der fakultativen in die habituelle Erscheinungsform übergeht und zum Geschlechtsverlust geführt hat, ist kein Grund vorhanden, an der Entstehung neuer Spezies durch Parthenogenese zu zweifeln.

#### IV. Genese der Zwischenwirtszyklen.

Die Ableitung der Diözie aus der alten Monözie auf der Fichte führt auch zu der Erklärung, weshalb die Exsulans-Serien auf dem Zwischenwirt eine so große Verschiedenheit von

---

12) Wenn Börner (19, S. 17) sagt: „überall haben sich bis jetzt . . . die rein parthenogenetischen Arten als Teilglieder heterogenetischer Arten herausgestellt,“ so ist dies lediglich eine zuversichtliche Meinung Börner's, der jedoch ebensowohl andere Meinungen, wie zahlreiche Beobachtungen entgegenstehen.

Gattung zu Gattung zeigen, und allem Anschein nach noch in der Jetztzeit in Umbildung begriffen sind.

Der normale Weg führte von der ungeflügelten Virgopara, wie heute noch bei monözischen Aphiden, zur Sexupara. Auch in den ersten Phasen der obligatorischen Diözie wird aus der Exsulans die Sexupara entstanden sein; d. h. es werden alle Kinder der Exsulans vernalis zu Sexuparen geworden sein (16, S. 139 und Schema IV, Fig. 1). Aus diesem ursprünglichsten und einfachsten Verhalten lassen sich nun drei Varianten ableiten:

a) Ein Teil der Eier bleibt latent auf den Organen des Zwischenwirts und entwickelt sich erst im Folgejahr, der andere Teil entwickelt sich zu Sexuparen, die auf den Urwirt zurückwandern. Da auf solche Weise in einfachster Weise die Fortexistenz der Exsulans auf dem Zwischenwirt gesichert werden konnte, wird die erfinderische Natur, um mich bequem auszudrücken, diesen Weg vor allem beschritten haben. Dass bei der speziellen Tendenz der Chermiden, im ersten Larvenstadium zu überwintern, durch welche sie sich vor allem von den Aphiden unterscheiden, an Stelle des Eies bald eine Larve und bei der ältesten Gattung eine geschützte Larve mit Chitinskleriten und Wachswolle getreten ist, also eine echte Latenzlarve, das bedeutet keinen prinzipiellen Unterschied gegenüber der Eilatenz. Wir haben oben gesehen, dass es in der Exsulans-Serie noch heute Arten gibt, welche zum Teil als Ei, zum Teil als gefestigte Larven überwintern, also teils Ei-, teils Larvenlatenz zeigen.

Von den drei oben genannten Varianten erscheint diese erste unter den Chermiden einzig noch bei *Chermes (viridis)* (Schema V, Fig. 1). Deshalb bildet diese Gattung für unsere Auffassung den Ausgangspunkt der Biologie für alle Chermiden mit Larvenlatenz, also für *Dreyfusia*, *Aphrastasia* und *Cnaphalodes*.

Es verdient hier hervorgehoben zu werden, dass *Chermes* i. e. S. auch morphologisch die ursprünglichste und einfachste Form ist, da zwischen der Fundatrix und der Exsulans in der Bildung der Drüsen kein, in der Bildung der Platten nur ein minimaler Unterschied besteht, indem bei der Exsulans die vier pronotalen Einzelplatten der Fundatrix zu einem einzigen Schilde verwachsen sind. Die Exsulans von *Chermes* i. e. S. ist also auch morphologisch auf einem ursprünglicheren Stande stehen geblieben, als bei allen anderen *Chermesini*.

b) Eine zweite biologische Variante wurde dadurch ermöglicht, dass die Larven der Exsulans noch kein Ruhebedürfnis, keine Latenz erworben haben, sondern Generation auf Generation je nach der Saison in größerer oder geringerer Anzahl fortzeugen (Fig. 1, Schema III). Diese Variante hat zu dem biologischen „C<sup>1</sup>-Zyklus“

(16, S. 743) der *Pineini* geführt. Schon die im Sommer aus den Eiern der *Migrans* entstandene Junglarve kann, wie eigene Versuche bei *orientalis* gezeigt haben, sich häuten und weiter entwickeln, die Tochter der *Exsulans vernalis* spaltet sich erst im späteren Larvenstadium (nach Börner erst im zweiten oder dritten) in *Sexupara* und *Exsulans*. Die *Sexupara* konnte hier aus der *Exsulans* entstanden zu sein, nicht umgekehrt, obwohl auch die entgegengesetzte Auffassung möglich ist.

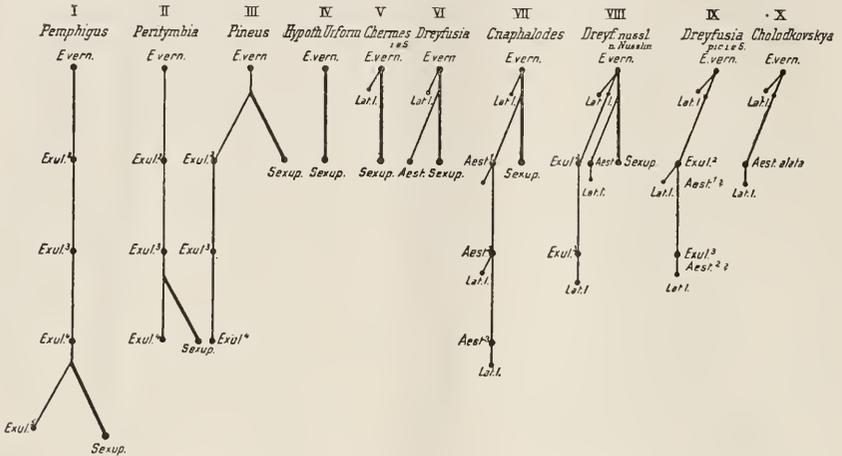


Fig. 1. Genese der Zwischenwirts-Serie. Die dicken Striche bedeuten die Entwicklungslinie zur *Sexupara*. Von I—III rückt die *Sexupara*-differenzierung immer weiter nach dem Frühjahrsbeginn und in die erste *Exsulans*-generation vor. Bei allen *Chermesini* ist sie ab ovo jünger als die echte *Aestivalis*. In IX und X ist sie ganz erloschen.

Wir wollen im Hinblick auf die Biologie von *Pineus* nicht unterlassen, an die Biologie einzelner Pemphiginen zu erinnern, z. B. des *Pemphigus nidificus-poschingeri* Fig. 1, Schema I, oder an die näher verwandte Phylloxerine *Peritymbia vitifolii* (Reblaus)<sup>13)</sup>, Fig. 1, Schema II. Bei *nidificus-poschingeri* entsteht die *Sexupara* erst durch die Kühle des Herbstes (September, Oktober) aus einem späten Glied der *Exsulans*-serie, kann aber künstlich durch Kälte-wirkung aus einem früheren Gliede der *Exsulans*-kette erzeugt

13) Das Schema Börner's von der Biologie der Reblaus (4, S. 4) zugrunde legend, gelangen wir zu Schema II in Fig. 1. Es zeigt sich hier, dass die den Chermesinen so nahe stehende Phylloxerine biologisch noch viel näheren Anschluss an die Pemphiginen zu erkennen gibt als etwa *Pineus*. Weshalb Börner die Reblaus diözisch nennt, ist nicht recht klar. Wenn verschiedene Organe und Orte eines und desselben Wirtes schon „Diözic“ bedeuten, wie soll man dann die Biologie einzelner Chermesinen, deren *Exsulans*-Serie teils an Nadeln, teils am Stamm leben, benennen?

werden (18). Dass die Tochter der Migrans von *nidificus-poschingeri*, welche 1909 am 30. Mai entschlüpfte, schon am 20. Juni Exsulanslarven einer zweiten Generation zu erzeugen vermochte, konnte ich heuer feststellen (19). Hier geht also zweifellos die Sexupara nicht aus dem ersten Nachkommen der Migrans, wie normal bei *Pineus*, sondern aus einer späteren Generation hervor.

Ein Hauptunterschied zwischen der Biologie von *Pemphigus nidificus-poschingeri* und *Pineus* liegt in folgenden Momenten:

1. *Pemphigus* vollendet seine polygenetische diözische Heterogonie in einem Jahre, *Pineus* in zwei Jahren.
2. Trotz der kürzeren Ablaufsfrist ist die *Pemphigus*-Heterogonie reicher an Generationen als diejenige von *Pineus*.
3. Der Grund hierzu liegt in dem Fehlen irgendeiner Latenz bei *Pemphigus*, bei welcher nur das im Oktober und November abgelegte Winterei ruht, während bei *Pineus* eine relative Latenz schon zur Entwicklung gekommen ist. Die Anfang Juli der Migrans entschlüpfenden Larven bleiben zum Teil im ersten Stadium stehen, zum Teil erzeugen sie noch verfrühte Mütter, deren Junglarven (oder Eier) überwintern. In diesem Falle tritt eine Parallele zu *Pemphigus* insofern hervor, als die Sexupara aus einer späteren Generation der Exsulansserie entstanden ist, jedoch nicht im Herbst, sondern im ersten Frühjahr.

Nach dem Vorgetragenen stehen sich *Pineus* und *Pemphigus* biologisch nicht so ferne. Jedenfalls bildet *Pineus* einen Gegensatz zu allen *Chermesini* (vgl. 16, S. 750).

c) Eine dritte Variante führt zu den Vorkommnissen bei *Cnaphalodes*, *Aphrastasia* und *Dreyfusia*. Hier entstehen echte Sommergenerationen (C<sup>2</sup>-Zyklus), (16, S. 745 u. 747), Aestivales (Börner), sie sind jedoch nicht aus den Latenzlarven der Exsulans vernalis entstanden, sondern aus den Sexuparalarven derselben (vgl. Fig. 1, Schema VI, VII, VIII) und zwar auf der Stufe zu Ende des ersten Larvenstadiums, sie sind daher infolge einer späteren Abspaltung entstanden und haben nichts gemein mit der Abspaltung der Latenzlarven von *Chermes* i. e. S., oder der Teilung bei *Pineus* und *Pemphigus* in Exsulanten und Sexuparen. Infolge dieser phylogenetisch später erfolgten Aestivalis-Differenzierung bei den genannten *Chermesini* stehen sich Aestivalis und Sexupara morphologisch näher als beide den Exsulans-Latenzlarven. Auch erfolgt die Aestivalis-Sexupara-Differenzierung ontogenetisch auf einer späteren Stufe als die Sonderung der Exsulans-Latenzlarve. Es ist eines der Hauptverdienste Börner's, festgestellt zu haben, dass die Sonderung von Latenzlarve einerseits und Aestivalis-Sexuparalarve andererseits schon embryonal erkennbar ist. Diese Entdeckung konnte ich für *Dreyfusia nüsslini* CB vollauf bestätigen (17, S. 221).

In meinem Stuttgarter Vortrage (17) hatte ich angegeben, „dass auch die Sexupara im ersten Stadium der Junglarve (17, Fig. 2) an ihrem deutlich größeren Vorderhirn unterschieden werden kann“, so dass danach „die von einer und derselben Mutter stammenden, später so verschiedenartigen Nachkommen: die Hiemalis-Beharungslarven, die Nadelaestivales und die Sexuparen auch schon ab ovo verschieden“ wären. Auf diese Stelle beziehend hat später Börner (5, S. 648) meine obigen Angaben nachgeprüft, aber nicht bestätigen können.

Ich habe deshalb eine Untersuchung meiner sämtlichen Präparate vorgenommen, eingehender, als es mir im vergangenen Mai möglich gewesen war, damals, als der schon früher ausgearbeitete Vortrag infolge der unterdessen neu erschienenen Monographie Börner's rasch allerlei Ergänzungen erfahren musste.

Fig. 2.

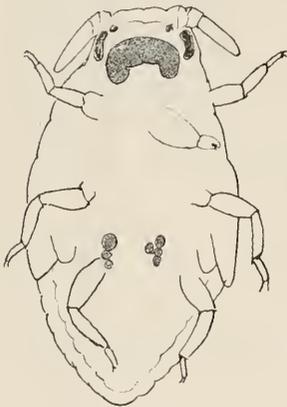


Fig. 3.

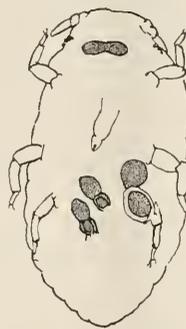


Fig. 2. *Dreyfusia nüsslini*. Sexupare (Nympe) im 4. Stadium. Gehirn groß, infolge der Schläppen hufeisenförmig herabgezogen. 2 Ocellen sichtbar. Genitalien noch klein. Fühler und Beine relativ groß. 0,83 mm l. Schematisch.

Fig. 3. *Dreyfusia nüsslini*. Aestivalis im 4. Stadium. Eierlegerin. Gehirn klein und quer, 3ocellige Larvenaugen. Fühler und Beine klein. Genitalien (sichtbare Endfächer und Eifächer) groß. ca. 0,8 mm l. Schematisch.

Die Ergebnisse dieser Nachprüfung veranlassen mich zu der nachfolgenden wesentlichen Berichtigung. Danach ist zwar in bezug auf das Gehirn eine Unterscheidung im ersten Stadium der Junglarven der Exsulans, Aestivalis und Sexupara bei *Dreyfusia nüsslini* CB möglich, aber für die Aestivalis und Sexupara nicht ab ovo, sondern erst gegen das Ende des ersten Stadiums vor der Häutung zum zweiten Stadium. Dagegen ist für Aestivalis und Sexupara einerseits und Exsulans-Latenzlarve andererseits der Unterschied, wie im Hautskelett und in der Borstenbildung, so auch im Bau des Gehirns, schon ab ovo vorhanden.

Die Exsulans-Latenzlarve hat vom Ausschlüpfen an ein von vorn nach hinten schwach entwickeltes Gehirn. Die beiden Oberschlundganglienhälften sind außerdem in einem äußerst stumpfen Winkel zueinander gerichtet, indem die längeren Achsen ihrer

ellipsoiden Formen fast genau quer (bilateral) gerichtet sind (17, Fig. 1, S. 221). Die größte Breite des Gehirns der Latenzlarve ist keineswegs stets geringer als die größte Breite beim Aestivalis- und Sexupara-Gehirn. Nach meinen Messungen schwankt die erstere zwischen 17 und 25 % der Gesamtlänge des Körpers, die größte Breite des Gehirns der Aestivalis und Sexupara zwischen 18 und 24 % der Gesamtlänge<sup>14</sup>). Trotzdem macht das Gehirn der Latenzlarve einen wesentlich kleineren Eindruck. Seine prozentual große Breite rührt einmal von dem stumpfen Winkel her, unter welchem die beiden Hälften in der Quere angeordnet sind, dann aber von der gestauchten Gestalt des Körpers der Latenzlarve.

Der wesentlichste Charakter des Gehirns der Latenzlarve gegenüber der jüngsten Aestivalis- und Sexuparalarven liegt:

1. in der queren Richtung der Längsachsen der beiden Gehirnhälften,
2. in der geringen Entwicklung von vorn nach hinten,
3. in der geringen Entwicklung nach hinten überhaupt, indem sein Hinterrand entweder in der Linie zwischen den beiderseitigen hintersten Ocellen, oder vor derselben gelegen ist (vgl. 17, Fig. 1). Im übrigen kann der stumpfe Winkel der beiden Hälften des Gehirns, die relative Größe der langen und kurzen Achse der Einzelhälften, sowie die Gesamtgröße und die Lage nicht unerheblich schwanken.

Im Gegensatz zu dem Gehirnbau der Latenzlarve steht nun der Gehirnbau der jüngsten Larvenform bei Sexupara und Aestivalis. Er kennzeichnet sich dadurch, dass es:

1. eine dem rechten Winkel sich nähernde Winkelstellung der beiden Längsachsen der Gehirnhälften annimmt (17, Fig. 2, S. 221)<sup>15</sup>),
2. von vorn nach hinten stark entwickelt ist,
3. eine mehr oder weniger starke Ausladung hinter das Ocellenauge erleidet.

Je jünger die Aestivalis-Junglarve ist, desto ähnlicher ist ihr Gehirnbau demjenigen der Sexupara. Aber schon gegen Ende des ersten Stadiums macht sich eine Divergenz geltend, indem bei der Sexupara die Winkelstellung der Gehirnhälften den rechten Winkel erreicht oder zum spitzen Winkel hin überschreitet und die Ausladung nach hinten zunimmt, während die Aestivalis in diesen Charakteren den umgekehrten Entwicklungsgang einschlägt. Noch deutlicher zeigt sich diese

14) In diesem Sinne sind also sowohl meine früheren Angaben (17), als auch die Angaben Börner's (5, S. 648, Fußnote 2 und a. a. O.) zu berichtigen.

15) Ob die in 17, Fig. 2 abgebildete Larve eine Aestivalis oder Sexupara ist, wird in diesem jungen Stadium kaum zu entscheiden sein. Das Präparat stammt

Divergenz in den späteren Stadien der Sexupara und Aestivalis, in dem zweiten Stadium oder gar im vierten Stadium der erwachsenen Aestivalis (Fig. 3) und der Nymphe der Sexuparen (Fig. 2). Jetzt ist das Gehirn der Aestivalis-Mutter zu dem Typus zurückgekehrt, welchen die Latenzlarve zeigt und welcher überhaupt bei allen ungeflügelten Generationen, auch bei der Fundatrix und bei den Sexuales der Chermiden die Regel ist<sup>16</sup>). Dass die junge Aestivalis im jüngsten Stadium ihrer Entwicklung den Gehirntyp der Sexuparen-Schwester trägt, gibt uns deutlich zu erkennen, dass sie aus der Sexupara phylogenetisch entstanden ist, als eine ungeflügelte Schwester der Sexupara, der die Aufgabe zuteil geworden war, auf der Zwischenkonifere zu verbleiben<sup>17</sup>). (Schluss folgt.)

---

aus dem Jahr 1902 und war damals als Sexupara etikettiert worden, zu einer Zeit, als es noch keine Aestivalis-Hiemalis-Unterscheidung gab. Was die Fig. 1 betrifft, so ist dieselbe in der Tat, wie Börner hervorhebt, eine Exsulans-Latenzlarve, auch ich hatte sie nie anders gedeutet (bei der Demonstration in Stuttgart wurde sie auf der beigegebenen Zeichnung Hiemalis genannt), ich hatte im Text (17, S. 222) nur deshalb auf die Fig. 1 hingewiesen, weil ich Fig. 2 für eine differenzierte Sexupara gehalten und geglaubt hatte, dass die Aestivalis im Gehirnbau mit der Exsulans übereinstimme. Das war ein Irrtum, den Börner mit Recht betont hatte.

16) Der Gehirnbau in diesem Stadium zeigt deutlich, dass die Aestivalis sich regressiv gegenüber den jüngeren Stadien entwickelt. Es erscheint diese Tatsache nicht gleichgültig bei der Entscheidung der genetischen Frage, ob sich die Aestivalis aus der Sexupara entwickelt, oder ob das Umgekehrte der Fall gewesen ist.

17) Das Gesagte gilt natürlich nur für die *Chermesini* mit Aestivalis-Differenzierung und späterer Abspaltung der Aestivalis aus der Sexupara, nicht für *Pineus* und *Pemphigus*, wo die Sexupara aus der Exsulans hervorgehen kann. Umgekehrt scheint Börner bei *Pineus* im Texte (2, S. 170) seine *Pineus*-Aestivalis eine Zeitlang „die gleiche Entwicklung zur Sexupara“<sup>2</sup>) einschlagen, dann spätestens aber vor der zweiten Häutung zur Aestivalis-Virgo zurückkehren zu lassen.

Dieser Auffassung widersprechen aber seine graphischen Schemas (10, S. 139, Fig. 1 und 5, S. 657), auf welchen die Tochter der Hiemalis eine Zeitlang zur Aestivalis läuft und erst in der Mitte ihres Weges (von 1 zu 2) sich mit einem Teil ihrer Nachkommen zur Sexupara entwickelt.

Ebenso lässt Börner auch bei den *Chermesini* an den meisten Stellen seines Textes und überall in der graphischen Darstellung umgekehrt die Sexupara aus der Aestivalis in dem Sinne hervorgehen, dass die Entwicklung zuerst in der Aestivalis-Richtung läuft und erst später unter günstigen Witterungsverhältnissen die Sexuparen entstehen. Selbst bei *Chermes abietis*, bei der es gar keine Aestivalis gibt, lässt Börner die Nymphen aus „Aestivalis-Larven“ entstehen (2, S. 247), bei *Cnaphalodes* leitet er die zur Sexupara führenden Bestandteile auf dem 3. Stadium der Aestivalis ab (S. 159), ebenso deutlich geht diese Anschauung Börner's aus seinem Schema auf S. 292 hervor, wo die Sexupara auf einer gewissen Stufe aus der Aestivalis abgeleitet wird.

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1910

Band/Volume: [30](#)

Autor(en)/Author(s): Nüsslin Otto

Artikel/Article: [Zur Biologie der Gattung Chermes \(i. a. S.\) III. 16-37](#)