

gunsten der Parthenogenese wirken. Tiere, welche dieser Periode angehören, sind zur sexuellen Fortpflanzung unabänderlich bestimmt und gleichzeitig sehr abgeschwächt; das, was unsere Einwirkung in diesem Fall leisten kann, ist das Ende der erschöpften Kolonie zu beschleunigen.

München, den 27. Januar 1910.

Zur Biologie der Gattung *Mindarus* Koch.

Von Prof. Dr. O. Nüsslin (Karlsruhe).

(Schluss).

Das Vorkommen von Generationszwischenformen bei der Gattung *Mindarus* darf uns nicht erstaunen, da bei dieser Gattung, und zwar bei beiden Arten, die parthenogenetischen Generationen in bezug auf die Art ihrer Nachkommenschaft keineswegs streng fixiert sind. Obgleich die beiden Arten normal in dem Sinne trigenetisch und trimorph sind, dass im einzigen heterogenetischen Zyklus des Jahres (von April zu April) die drei Generationen Fundatrix, Sexuparaflyge und Sexuales aufeinanderfolgen, kommt es doch gar nicht selten vor, dass sowohl die Fundatrix neben Sexuparen direkt Sexuales, als auch die Sexuparaffiegen neben Sexuales auch parthenogenetische Weibchen erzeugen und zwar in der Weise, dass einzelne Fundatrices und Sexuparae ausschließlich nur Sexuales oder parthenogenetische Weibchen, oder aber beide gemischte zu erzeugen vermögen. Zuchtversuche einzeln eingezwingerter Weibchen sowohl, als insbesondere Schnitte durch konserviertes Material, oder Öffnung des letzteren haben dieses Ergebnis zu einem völlig gesicherten gemacht¹⁵⁾.

Durch diese Anomalien in bezug auf die Fortpflanzungsprodukte der einzelnen Generationen kann selbstverständlich der Heterogoniezklus Modifikationen im Sinne einer Kürzung oder Verlängerung, Verminderung oder Vermehrung der Generationen erfahren. Andererseits aber erklärt sich aus diesen Vorkommnissen, dass die parthenogenetischen Generationen auch in ihren morphologischen Charakteren nicht so scharf fixiert sind und dass Übergänge zwischen den beiden parthenogenetischen Generationen leichter auftreten als in anderen Gruppen der Pflanzenläuse mit streng gesondertem Fortpflanzungscharakter.

Das Vorkommen von Generationszwischenformen, welche bald mehr der Fundatrix, bald mehr der Geflügelten ähneln, ist dadurch unserem Verständnis viel näher gerückt.

15) Vgl. Nüsslin, Über eine Weißtannentriclaus (*M. abietinus* Koch). Allgem. Forst- u. Jagdzeitg. 1899, S. 210, 211, und „Zur Biologie der Gattung *Chermes*“, Biol. Centralbl. Bd. XXVIII, 1908, S. 337.

Aus der obigen Differentialdiagnose der beiden Arten *abietinus* und *obliquus* hatte sich ergeben, dass bei *obliquus* der Unterschied zwischen der Fundatrix und der Nymphe an sich, insbesondere in bezug auf die Anordnung der Wachsdrüsen geringer erscheint als bei *abietinus*. Daraus wird es a priori erklärlich, dass bei *obliquus* die „Zwischenformen“ leichter entstehen können als bei *abietinus*, bei welcher Art dieselben seltene Ausnahmen darstellen.

Aller Wahrscheinlichkeit nach spaltet sich bei *M. obliquus* der normal trigenetische Zyklus von der 2. Generation an normal in zwei Parallelgenerationen, die einerseits zur Geflügelten, andererseits zu einer 2. Ungeflügelten, nämlich zur „Zwischenform“ führen. Beiden Formen der 2. Generation sind aber normal nach ihrem Fortpflanzungscharakter Sexuparae. Während aber bei *M. abietinus* die Geflügelten die Geburtspflanze verlassen und an andere Tannen überfliegen, wo sie sich der Beobachtung, da sie keine Wachswolle abscheiden, leicht entziehen, bleiben bei *M. obliquus* die ungeflügelten Sexuparen leichter sichtbar, da sie während der Geburt der Sexuales massenhaft Wolle ausscheiden.

Außerdem scheint die aktive Lebensperiode bei *obliquus* etwas länger zu währen, da die „Zwischenformen“ auch an den schon härter gewordenen Nadeln der Maitriebe von *Picea alba* zu saugen vermögen und dieselben in bläuliche Wolle einhüllen, während *abietinus* als Fundatrix und Nymphe nur an zarten Maitrieben lebt (s. o.).

5. Der Verlust der Wachsdrüsen beim Übergang von der Nymphe zur Imago.

Wie oben hervorgehoben wurde, ist es gerade die geflügelte Generation, welche bei *Mindarus* bis zum 4. Stadium der Nymphe einen besonderen Reichtum an Wachsdrüsen, und korrespondierend hiermit eine besonders üppige Entwicklung von Wachswolle zeigt. Während nun bei den Pemphiginen und bei *Phyllaphis* (Lachnide) die Wachsdrüsen in das 5. Stadium der Imago übernommen werden und die Fliegen ebenso Wachswolle ausscheiden wie die Nymphen, vollzieht sich bei *Mindarus* vor der letzten Häutung eine Rückbildung sämtlicher Wachsdrüsen, so dass die Fliege völlig nackt und glatt, auch gänzlich unbereift, erscheint.

Fig. 7 stellt einen Querschnitt durch die Nymphe von *M. abietinus* im 3. Stadium in der Gegend des 6. Hinterleibssegments dar, an welchem sich die dorsalen Spinal- und Pleuraldrüsen zu den gewöhnlichen Marginaldrüsen gesellen, welcher also die drüsenreichste Gegend des Körpers darstellt. Die Wachsdrüsen stoßen hier in der Quere nahezu aneinander. Fig. 7 gibt auch einen Begriff von dem erheblichen Zellen-, bezw. Nährstoffmaterial, welches durch die Rückbildung der Wachsdrüsen frei gemacht werden kann.

Fig. 8 zeigt nun die Gegend einer Wachdrüse auf dem Längsschnitt durch eine Nymphe, welche sich gerade in dem Stadium der Rückbildung der Wachdrüsen befindet.

Man sieht zu äußerst, halb von der Fläche, die gefelderte Chitindecke einer Drüse. Unter dieser Decke liegen nicht die großen Drüsenzellen wie in Fig. 7, sondern längliche flache Kerne einer sich neu schließenden Hypodermis, und in der Tiefe Kerne und Zerfallprodukte der ehemaligen Drüsenzellen. Die dunklen Punkte, teils in den Kernen, teils frei, sind Kernbestandteile, welche sich mit Methylenblau intensiv gefärbt hatten. Die Häufchen von Zerfallprodukten, welche



Fig. 7. *Mindarus abietinus*, Nymphe im 3. Stadium, Querschnitt durch das 6. Abdominalsegment. 140:1.

Man sieht die kleinen Spinaldrüsen sowie die gleichgroßen Pleural- und Marginaldrüsen. Auf der Ventralseite erkennt man median den Querschnitt des Enddarms sowie die Querschnitte der engen paarigen primären Eileiter. Das Lumen des Segmentes zeigt Gruppen der maschenartig gebauten Bindegewebszellen mit verästeltm Kern, außerdem 2 größere und mehrere kleinere Zellen mit abgerundetem Kern. Dorsal lässt sich zwischen den Spinaldrüsen das Rückengefäß erkennen.



Fig. 8. *Mindarus abietinus*, Nymphe im vorgerückten 4. Stadium, medianer Längsschnitt, Randpartie der 6. Pleuraldrüse. Zu äußerst ein Stück der gefelderten Chitinkutikula dieser Drüse, darunter längliche Kerne der sich neu konstituierenden Hypodermis. Anstoßend eine Gruppe von Zerfallprodukten der Drüsenzellen, 5 große maschige Bindegewebszellen mit zackigem Kern und 4 kleine Zellen mit homogenem Plasma und rundlichem Kern. 140:1.

sich unter jeder der chitinigen Drüsenplatten finden, sind umgeben von großen Bindegewebszellen (Fettkörperzellen), welche einen zackigen Kern besitzen, dessen Zacken sich in das Maschengewebe der Zelle fortsetzen. Ein Vergleich dieser Zellform zwischen Fig. 7 und Fig. 8 zeigt die viel lockeren und größeren Maschen in Fig. 8, welche zugleich äußerst zart und durchsichtig erscheinen. Besonders hervorzuheben wäre, dass sowohl in den Zellkernen als auch in den Fäden des protoplasmatischen Netzes dieser Bindegewebszellen gleichfalls von Methylenblau gefärbte Partikel gelegen sind, während die Kerne selbst am Präparat durch Karmin gefärbt erschienen. Außer den maschigen Bindegewebszellen mit zackigem Kern finden

sich noch größere und kleinere Zellen mit abgerundetem Kern, die ersteren öfters mit Fortsätzen (Fig. 7).

In späteren Stadien der Nymphen sowie bei den Geflügelten sind die Zerfallprodukte der Wachsdrüsenzellen völlig verschwunden, auch die maschigen Bindegewebszellen und jene anderen Zellen lassen sich nur noch in äußerst verminderter Zahl zwischen den vergrößerten Embryonen entdecken. Es darf wohl als gesicherte Tatsache angesehen werden, dass die Zerfallprodukte der Drüsenzellen, geradeso wie vorher die Zellen des „Pseudovitellus“ zum Wachstum der Embryonen verwendet wurden.

6. Die Vereinfachung des Darmtrakts bei dem Männchen der Gattung *Mindarus*.

Gegenüber den Pemphiginen (i. S. Mordwilko's), zu welchen *Mindarus* bisher gestellt wurde, unterscheidet sich die Geschlechts-generation dieser Gattung durch den Besitz von Mundwerkzeugen und Darm, wodurch sich *Mindarus* den höheren Aphiden nähert.

Bei dem amphigonen Weibchen von *Mindarus* lässt sich der Darmtrakt im Bau nicht von demjenigen der übrigen parthenogenetischen Weibchen unterscheiden. Er zeigt (Fig. 9) die enge Speiseröhre, welche, nach dem Durchtritt durch den Schlundring in fast rechtem Winkel umbiegend, gerade zum Magen verläuft, in dessen Lumen sich eine kurze Strecke einstülpend. Der Magen geht deutlich abgegrenzt in den übrigen Mitteldarm über, der 5—6mal geknickt bald nach vorn bald nach hinten verläuft. Der Enddarm ist im Fall der Fig. 9 stark erweitert.

Von diesem mit den Befunden bei allen weiblichen *Mindarus*-Generationen übereinstimmenden Verlauf des Darmtraktes weicht das Männchen sehr wesentlich ab, indem (Fig. 10) die Speiseröhre allmählich in den Mitteldarm übergeht, eine Magendifferenzierung ganz fehlt und der Mitteldarm gerade nach hinten verläuft. Diese Bildung erinnert an die gerade verlaufende Darmanlage bei Pemphiginen (Fig. 12), unterscheidet sich jedoch von den letzteren durch das der ganzen Länge nach vorhandene Lumen und die Funktionstüchtigkeit, während bei Pemphiginen (*Nidificus-poschingeri*) der Darm nur embryonal und in der Hauptsache nur als solider Zellstrang auftritt.

Nach dem Verhalten des Darmtrakts beim *Mindarus*-Männchen ist die Tendenz zur Vereinfachung der Organisation der Sexuales-Generation deutlich erkennbar. Dass sie nur beim Männchen in Erscheinung getreten ist, lässt sich aus der sexuellen Frühreife des Männchens leicht verstehen. Fig. 10 zeigt, dass der Hoden schon im Embryo geformte Spermatozoen besitzt, dass also die Spermato-genese von der selbständigen Nahrungsaufnahme des Männchens

nahezu unabhängig ist. Auch ist schon bei den männlichen Embryonen die Nahrungsmasse, welche von den maschigen Bindegewebszellen

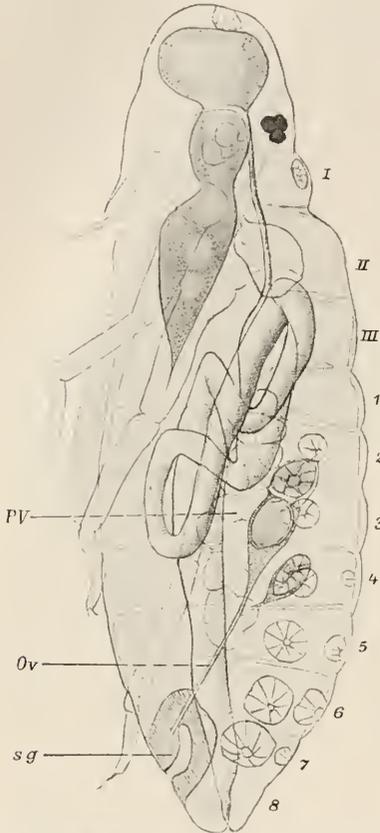


Fig. 9. *Mindarus obliquus*, ein Weibchen nach eben vollzogener 1. Häutung. Der mit enger Speiseröhre und mit deutlicher Magensonderung versehene, in mehreren Schlingen aufgerollte Darmtrakt deutlich erkennbar. Von den Genitalien ist der linke primäre Ovidukt (*Or*), der zu 2 Eiröhren führt, der Pseudovitelus (*Pr*) und die mediane sekundäre Genitaleinstülpung zwischen 7. und 8. Segment sichtbar. Marginaldrüsen am Prothorax und 2. bis 7. Abdominalsegment, Pleuraldrüsen am 4. bis 7. Segment. Speicheldrüsen im Mesothorax. 140:1.

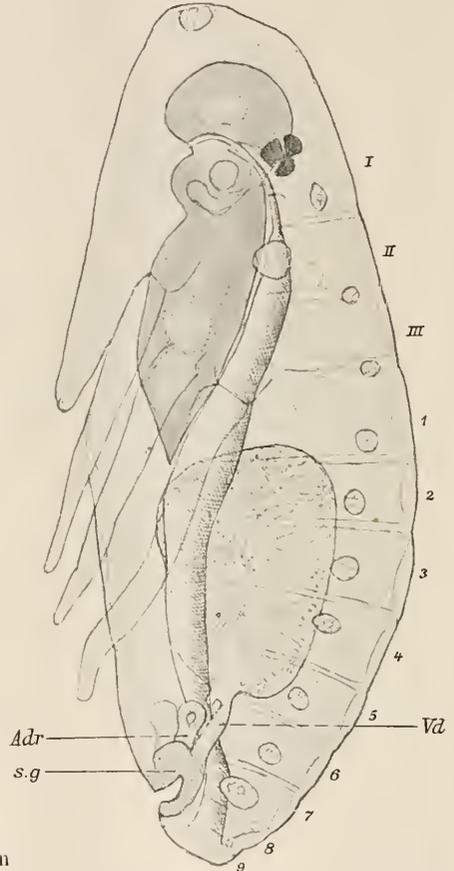


Fig. 10. *Mindarus abietinus*, männlicher Embryo aus einer Sexuparen entnommen. Der Darmtrakt verläuft fast gerade, die Magendifferenzierung fehlt. Im mächtigen noch unpaaren Hoden schon die Spermatozoen differenziert, teilweise paarige Samenleiter (*Vd*), paarige Anhangsdrüsen (*Adr*) und sekundäre Genitaleinstülpung sichtbar. Speicheldrüsen im Mesothorax (*II*). Marginaldrüsen vom Prothorax fortlaufend bis zum 7. Abdominalsegment. Scheiteldrüse. 120:1.

geliefert wird, frühzeitig zur Reifung des Hodens fast ganz aufgebraucht worden, weshalb die männlichen Embryonen frühzeitig durchsichtig erscheinen, während die weiblichen Embryonen zur

gleichen Zeit noch von trüben nahrungsreichen maschigen Bindegewebs- und von Pseudovitelluszellen gefüllt sind und daher dunkel und wenig durchsichtig erscheinen.

Das Männchen von *Mindarus* häutet sich und wächst rasch. Von seinen Genitalorganen haben nur die Anhangs-(Schleim-)drüsen eine bedeutendere Zunahme zu erfahren. Die Wachsdrüsen gehen beim Übergang ins letzte Stadium ebenfalls wie bei den Geflügelten verloren. Der Nahrungsbedarf durch selbständige Nahrungsaufnahme ist daher ein kleiner, der Darmtrakt konnte sich vereinfachen und hierdurch selbst Stoffe für das Wachstum der Genitalien opfern.

Das Weibchen von *Mindarus* hat mehrere große Eier zu entwickeln, außerdem gewaltige Kittdrüsen, eine wohlgebildete Samentasche und die für *Mindarus* charakteristischen ventralen Wachsdrüsen zu bilden. Es hat ein relativ langes Leben und ein erhebliches Wachstum. Es musste daher seinen Darmtrakt voll ausbilden, da es höchst unreif geboren wird.

In diesen Beziehungen steht das *Mindarus*-Weibchen den Pemphiginen fern und schließt sich den Lachninen und Aphidinen an. Wie langsam die Reife des Weibchens von *Mindarus* verläuft, zeigt das Weibchen der Fig. 9, welches bereits eine Häutung vollzogen hat und bei welchen nur die eine der linksseitigen Eiröhren ein differenziertes Ei, die andere noch indifferente Zellen im Endfach enthält.

7. Der Bau der Genitalorgane bei der Gattung *Mindarus*.

Zur Beurteilung der systematischen Stellung der Gattung *Mindarus* sei zunächst noch auf den eigenartigen Bau der männlichen Genitalorgane aufmerksam gemacht, insbesondere auf die proximale und distale Vereinigung der paarigen Samenleiter, während der Hoden sich später, wenn auch unvollständig teilt. Im Gegensatz hierzu steht die vollständige Trennung der paarigen Samenleiter bei Pemphiginen, für welche uns *Prociophilus nidificus-poschingeri* als Beispiel dienen soll (Fig. 12).

Die Samenleiter von *Mindarus* sind gegen den Hoden und gegen das Atrium zu vereinigt, divergieren jedoch im mittleren Verlauf, eine breite Spalte bildend, durch welche der Enddarm hindurchzieht. Bei *Prociophilus* verlaufen die Samenleiter im ganzen Verlauf paarig, rechts und links von dem zum Zellstrang gewordenen rudimentären Enddarm gelegen (Fig. 12).

Wenn schon hierin ein wesentlicher anatomischer Unterschied liegt, so erscheinen die Differenzen in bezug auf die Bildung der Schleimdrüsen noch bedeutender! Bei *Mindarus* sind die Schleimdrüsen abgesonderte Bildungen und zwar schon in der embryonalen Anlage (Fig. 10, *Abt.*). Im reifen Zustand werden sie zu nahezu kugligen Gebilden, die auf dicken Stielen (Ausführgängen) dem

Atrium aufsitzen (Fig. 11). Bei *Prociphilus* sind die Schleimdrüsen nur Erweiterungen der Samenleiter selbst (Fig. 12).

Als weiteren Unterschied in bezug auf die männlichen Genitalien sei hier noch kurz erwähnt, dass bei *Mindarus* eigentliche Penisbildungen fehlen, das männliche Atrium wird röhrenartig aus-

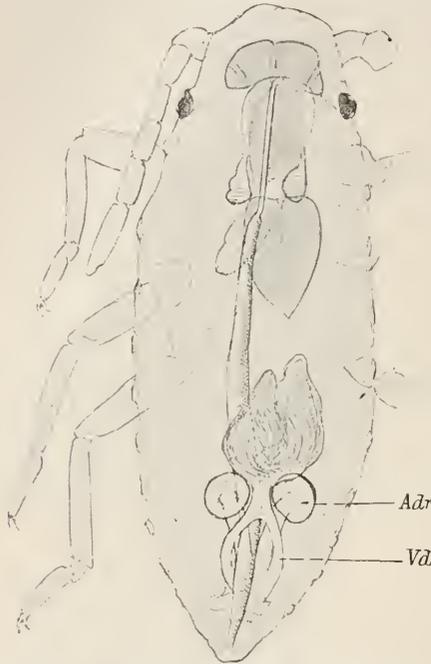


Fig. 11. *Mindarus abietinus*, Männchen im 3. Stadium, vor der letzten Häutung stehend, vom Rücken gesehen. Im Hoden liegen reife aufgerollte Spermatozoen. Der Hoden setzt sich in einen zunächst unpaaren Samenleiter fort, der sich bald gabelt (*vd*), den Enddarm durchlassend, und dann wieder vereinigt. Die jetzt vollentwickelten Anhangsdrüsen (*Adr*) am inneren Ende kugelig erweitert münden mit breiten paarigen Ausführgängen ventralwärts getrennt im männlichen Atrium. Darm, Speicheldrüsen und die in Rückbildung begriffenen Wachsdrüsen sichtbar. 130 : 1.

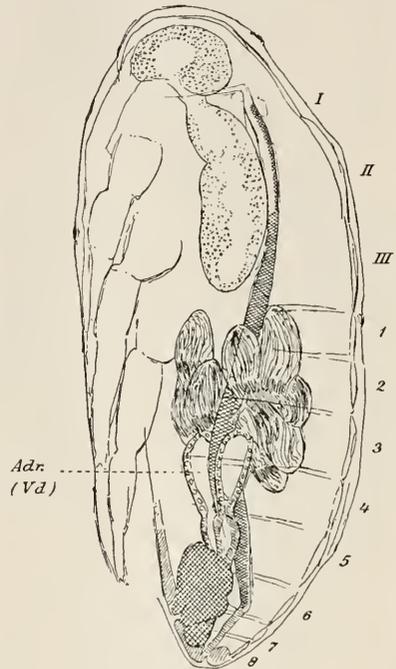


Fig. 12. *Prociphilus nidificus-poschingeri*, männlicher Embryo. In den büschelig abgeteilten Hoden geformte Spermatozoen, deren gefärbte Köpfchen erkennbar sind. Zwei getrennte Samenleiter, deren oberer Abschnitt sekretorisch wirkt und zu einer Art Schleimdrüse geworden ist (*Adr*). Der Darm zieht zwischen dem linken und rechten Samenleiter und den Hodenpartien hindurch und ist mit Ausnahme des vordersten Teiles, der ein Lumen besitzt, ein solider zelliger Strang. Der Embryo liegt in seiner Hülle. 120 : 1.

gestülpt, bei *Prociphilus* sind dagegen chitinisierte spangenartige Penisgebilde vorhanden, auch scheint hier eine Art Präputialsack vorzukommen, welcher taschenartig ausgestülpt werden kann.

Wie die männlichen Genitalorgane von *Mindarus* einen wesentlich anderen Bauplan zeigen als die gleichnamigen Organe bei Pemphiginen, so auch die weiblichen.

Schon der weibliche Embryo zeigt bei *Mindarus* eine größere Zahl von Eiröhren (Endfächer), bei *obliquus* 4—6, bei *abietinus* das doppelte und darüber, bei *Prociophilus* sind ähnlich wie bei dem amphigonon Weibchen der Chermesinen nur zwei meist ungleiche Eiröhren vorhanden, von denen immer nur die eine zur Entwicklung gelangt, die andere sehr bald resorpiert wird. Das *Mindarus*-Weibchen legt mehrere Eier, *Prociophilus* immer nur ein Ei. Dieses eine Ei ist schon im Mutterleib der Sexuparen weit über die halbe Größe herangereift, während bei *Mindarus* (Fig. 9) selbst nach der ersten Larvenhäutung noch ganz undifferenzierte Endfächer vorhanden sein können.

Das *Prociophilus*-Ei kann auf Kosten der Zellen im Endfach und der Nährstoffe der Pseudovitellus zur vollen Größe ohne jegliche Nahrungsaufnahme heranwachsen, während die Reifung der *Mindarus*-Eier reichliche Nahrungsaufnahme von seiten der Mutter beanspruchen (s. o.).

Während bei *Mindarus* sich geräumige Kittdrüsen und eine große Samentasche entwickeln¹⁶⁾, sind diese Organe als gesonderte Bildungen bei *Prociophilus* nicht nachweisbar. Es findet sich hier nur ein unpaarer Eileiter ohne Anhangsorgane.

Die für *Mindarus* so typischen ventralen Wachsdrüsen der gamogenetischen Weibchen fehlen bei den Pemphiginen, deren Ei von dem Weibchen verborgen untergebracht wird, wobei sich das Weibchen selbst an diese Stelle begibt. Zuletzt wird die Haut des Weibchens über das relativ riesige Ei von hinten nach vorn zusammengezogen und das völlig eingeschrumpfte Weibchen, jetzt viel kleiner als das Ei, sitzt seinem vorderen Ende noch kurze Zeit an.

Bei *Mindarus* werden die Eier in größeren Zwischenräumen abgelegt und zwar frei und äußerlich, dafür jedoch geschützt durch eine Palisadendecke aus Wachsfäden¹⁷⁾.

Die Schilderung der von Pemphiginen so abweichenden Verhältnisse im Bau der männlichen und weiblichen Genitalorgane bei *Mindarus* war als ein weiterer Beleg für unsere obige Auffassung über die systematische Stellung dieser Gattung an dieser Stelle zur Darstellung gebracht.

8. Das Prinzip der Sparsamkeit bei den Pflanzenläusen. insbesondere bei der Gattung *Mindarus*.

An dieser Stelle interessieren uns besonders diejenigen Fälle, in denen das Prinzip der Sparsamkeit zu partiellen Einschränkungen führt, zu Vereinfachungen oder Verkümmierungen einzelner Organe

16) Vgl. 1. Fig. 2 S. 481.

17) Vgl. 1. Fig. 4 S. 483.

oder zu Einrichtungen zum Zwecke der Verbesserung und Vermehrung anderer.

Diese Vorkommnisse finden sich vielfach bei den Pflanzenläusen. Gerade die obigen Betrachtungen, welche die Gattung *Mindarus* betreffen, lieferten hierfür einleuchtende Beispiele.

1. Sobald die Pflanzenlaus am Wirt sesshaft wird, werden Bewegungs- und Orientierungsorgane mehr oder weniger rückgebildet (eingespart). Vor allem gehen die Flugorgane verloren, mit ihnen mehr oder weniger die zusammengesetzten Augen, welche meist nur den fliegenden Insekten eigen sind. Mit den Flügeln werden die Flugmuskeln, mit den zusammengesetzten Augen die betreffenden Gehirnteile zurückgebildet. Auch die Fühler können reduziert werden und ebenso die daran befindlichen Riechorgane. Mit Flügeln und Flugmuskeln bilden sich die betreffenden Körpersegmente, Mittel- und Hinterbrust, zurück. Das Tier erhält eine wesentlich veränderte Gesamtgestalt. Da aber die gleichen Nahrungsquellen wie für das flugfähige Insekt (die Generation) zur Verfügung stehen, wird die Nahrung für andere Zwecke, für die Produktion von Eiern verwendet. Infolgedessen erscheint der die Eier erzeugende Körperteil, der Hinterleib, enorm vergrößert. In zweiter Linie wird auch in bezug auf die Beine gespart, die flugunfähige Pflanzenlaus hat auch kleinere Beine.

2. Neben den Einsparungen, die infolge des Sesshaftwerdens der parasitischen Pflanzenläuse vor sich gehen, kommen insbesondere Ersparnisse in Betracht, die durch die Vereinfachung der Fortpflanzungsweisen erzielt werden. Die Zweigeschlechtlichkeit stellt zwar in Tier- und Pflanzenreich die Regel dar, sobald Tiere und Pflanzen überhaupt über die Fortpflanzung durch Teilung und Knospung fortgeschritten sind. Trotzdem erscheint die Zweigeschlechtlichkeit keineswegs als eine unbedingte Naturnotwendigkeit, sie kann bei Parasiten deshalb wieder mehr oder weniger rückgebildet werden.

Überall da, wo bei einer Pflanzenlaus innerhalb der Saison mehrere Generationen auftreten, bleibt die Zweigeschlechtlichkeit nur bei einer Generation (der amphigenen oder gamogenetischen Generation) erhalten, während die anderen Generationen eingeschlechtlich werden. Die eingeschlechtlichen Generationen sind immer weiblich (parthenogenetisch), weil ohne Ei keine geschlechtliche Fortpflanzung möglich ist, wohl aber ohne das männliche Element. Es entstehen auf solche Weise Generationsketten, in denen parthenogenetische Generationen mit einer amphigenen Generation abwechseln, sogen. Heterogonien.

Bei allen Pflanzenläusen im engeren Sinne außer den Schildläusen ist die Heterogonie zur Regel geworden.

Der Vorteil der Heterogonie ist bedeutend. Die parthenogenetische Generation kann alle die Einrichtungen, welche das amphigone Weibchen braucht, einsparen. Es braucht keine Organe, welche der Begattung dienen (Begattungstasche, Samentasche) und ist in bezug auf die Fortpflanzung unabhängig von den Zufällen der Begattung geworden, was einen enormen Zeitgewinn bedeutet.

Anfangs wechseln nur wenige parthenogenetische Generationen mit einer amphigonen ab, dann werden es immer mehr parthenogenetische Generationen, und zuletzt wird auch die einzige amphigone Generation überflüssig, erscheint zunächst nicht mehr alljährlich und geht zuletzt ganz verloren, so dass aus rein parthenogenetischen Zyklen parthenogenetische Arten entstehen können.

Es steht außer Zweifel, dass eine Anzahl von Chermesinen-Arten sich heute ausschließlich parthenogenetisch fortpflanzen. Wir wissen auch, dass der Verlust der amphigonen Fortpflanzung sich in stufenweise weiterschreitender Genese vollzieht.

So finden sich bei *Dreyfusia nüsslini* zwar noch alljährlich Weibchen und Männchen einer amphigonen Generation, diese ist aber impotent geworden, es kommt nicht mehr zur Bildung eines befruchteten entwickelungsfähigen Eies. Bei *Pineus strobi* gibt es zwar noch eine sexupare Generation, sie geht jedoch vor der Erzeugung der Sexuales zugrunde, und bei *Dreyfusia piceae* ist auch die sexupare Generation ausgefallen, hier blieben nur noch flügellose Exsulantengenerationen übrig.

Es gibt Autoren, welche sich gegen die Anerkennung des definitiven „ewigen“ Ausfalls der Gamogenese und gegen die Möglichkeit der Entstehung rein parthenogenetischer Kategorien (Spezies) erklärt haben. So der ausgezeichnete Chermesinensystematiker C. Börner. Er musste aber zugeben, dass jene Formen sich heute (ortsweise) ausschließlich parthenogenetisch fortpflanzen, ja er gesteht sogar zu, dass die parthenogenetische Fortpflanzungsweise solcher Formen Jahrhunderte hindurch denkbar sind. Aber irgendwann oder irgendwo müssten sie zur Gamogenese zurückkehren, weil die zweigeschlechtliche Fortpflanzung eine phylogenetisch uralte Einrichtung sei. So Börner.

Ich möchte es dagegen für viel wahrscheinlicher halten, dass diese parthenogenetischen Arten eher überhaupt aussterben, als dass sie nach Jahrhunderten wieder zur Gamogenese zurückkehren. Den Grund für diese Auffassung suche ich in der steigenden Rückbildung und Verkümmern der amphigonen Generation selbst. Während die parthenogenetischen Generationen an Größe und Fruchtbarkeit zunehmen, und häufig neben flügellosen Generationen solche von vollkommenstem Imagocharakter erzeugen können, wie dies insbesondere bei den zur Wanderung von Pflanze zu Pflanze bestimmten „*Migrantes alatae*“-Generationen der Fall zu sein pflegt, ist die

amphigone Generation mit dem Auftreten der Parthenogenese und Heterogonie zu einem allmählich von Stufe zu Stufe fortschreitenden Herabsinken der Organisation verurteilt. Zuerst wird das amphigone Weibchen flügellos, während das Männchen noch Flügel besitzt (viele Aphidinen), dann werden Weibchen und Männchen flügellos (alle Pemphiginen, alle Phylloxeriden), darauf nimmt die Größe der amphigonen Geschlechter ab: es entstehen Zwerg-Männchen, oder Zwerg-Männchen und Zwerg-Weibchen, und zuletzt sinkt die Organisationshöhe, indem die Mundteile und der Darmtrakt verkümmern und zuletzt verloren gehen (viele Pemphiginen). In bezug auf die Vereinfachung oder die Rückbildung der Ernährungsorgane zeigt das Männchen häufig einen Vorsprung vor dem Weibchen (*Mindarus*), während in bezug auf die Rückbildung der Flügel umgekehrt das Weibchen vorangegangen war. Es ist dies leicht zu erklären, da das Männchen immer beweglicher sein muss als das Weibchen, aber für die Anlage seiner winzigen Samenzellen keiner selbständigen Nahrungsaufnahme bedarf. Bei *Mindarus*, bei welcher Gattung das Weibchen noch mehrere Eier ablegt, ist der Darmtrakt des amphigonen Weibchens nicht von dem des parthenogenetischen Weibchens zu unterscheiden, das Männchen hat dagegen einen geraden kurzen Darmtrakt, besitzt meist schon im Mutterleibe geformte Spermatozoiden und vollzieht seine Häutungen in wenigen Tagen.

Bei Pemphiginen ist der Darmtrakt beim frisch geborenen Männchen und Weibchen verloren gegangen oder nur noch in Form von rudimentären Zellsträngen vorhanden, im Embryonalleben kommen jedoch noch Lumina an gewissen Stellen des Darmes vor.

So sind die gamogenetischen Geschlechtsindividuen zuletzt zu denkbarst kleinen und in der Organisation herabgesunkenen Personen geworden. Die Sparsamkeit der Natur hat damit die Reduktion der zweigeschlechtlichen Sexualität auf die äußerste Spitze getrieben. Die heute geborenen Sexuales häuten sich von Tag zu Tag, oft innerhalb weniger als 24 Stunden (Pemphiginen), das einzige Ei ist hier nach kaum einer Woche „abgelegt“, d. h. die weibliche Haut wird über dem rasch herangewachsenen Ei abgestreift.

Liegt da nicht die Frage und der Gedanke nahe, dass die Sexualpersonen zuletzt an ihrer fortschreitenden Degeneration zugrunde gehen? Sollte es ein Zufall sein, dass überall da, wo zwerghaft gewordenen Männchen (z. B. bei Rotatorien, Cirrhipeden) vorkommen, oder wo Heterogonie Regel ist (z. B. bei Phylloxeriden, Gallwespen) einzelne Arten bekannt geworden sind, bei denen die Männchen sehr selten sind oder überhaupt fehlen, ähnlich wie bei Chermesiden die ganze amphigone Generation bei manchen Arten tatsächlich nicht mehr vorkommt?

Das Motiv für alle diese Erscheinungen einer regressiven Metamorphose der Geschlechtsgenerationen und der Geschlechtspersonen ist Sparsamkeit, die Bedingungen, unter welchen dieses Prinzip in so erstaunlicher Mannigfaltigkeit und mit solch gesteigerter Intensität in Erscheinung zu treten vermag, sind in dem sesshaften Parasitismus gegeben. Die Energien, welche unter den Bedingungen des sesshaften Parasitismus sich auszulösen vermögen, mussten sich in der Richtung der Fortpflanzung, bezw. Vermehrung äußern, andere Möglichkeiten sind oft nicht gegeben. Die Ernährung, d. h. der Nahrungserwerb ist dem sesshaften Parasit so leicht gemacht, dass Betätigungen von Bewegungs- und Sinnesenergien zeitweise ganz ausgeschlossen sind. Für ganze Generationen kommt nur die Bewegung vom Ort des Eies zum Ort des Saugens in Betracht, dieser ist nur vom jüngsten Larvenstadium zurückzulegen und oft ein sehr kurzer.

Für diese erste Jugendzeit hat die Natur die Möglichkeit für eine Betätigung motorischer und sensibler Energie geboten, und in der Tat sind die Junglarven nicht selten äußerst mobil und vereinzelt sogar mit besonderen nur im 1. Larvenstadium auftretenden Sinnesorganen (Sinnespolster der Junglarven von *Prociophilus nidificus-poschingeri*) ausgestattet. Ist der Ort der Saugtätigkeit erreicht, so kann ihn die Pflanzenlaus in Fällen nicht mehr verlassen, sie ist bei Nahrungsarmut infolge von Überfüllung zum Darben (Kümmerformen) und selbst zum Hungertod verurteilt, weil die Bewegungsorgane durch ihre Verkümmerng den schweren Körper nicht von Ort zu Ort zu tragen vermögen.

Nur einzelne Generationen machen hiervon eine Ausnahme, es sind die zu Imagines heranwachsenden Generationen, deren Bewegungs- und Sinnesorgane von Häutungs- zu Häutungsstadium sich vervollkommen, Generationen, denen die Verbreitung der Spezies von Ort zu Ort, von Pflanze zu Pflanze obliegt.

Dass aber auch bei diesen vollkommenen Imagogenerationen Rückbildungen vorkommen können, lehrt uns *Mindarus*, bei welcher Gattung kurz vor der Umbildung der Nymphe zur Imago die vollkommene Rückbildung der mächtigen Wachdrüsen stattfindet, sei es zugunsten der Entwicklung der Nachkommen, sei es zugunsten der Imago selbst, zum Zwecke der Festigung ihrer Chitinkutikula und zur Erzeugung der Hautpigmente. Während in diesem Falle zum Zwecke der Erreichung des Imagostadiums, gleichsam im letzten Augenblicke, nahe am Schluss der Nymphenperiode, Organe geopfert werden, um Nährstoffe (Baustoffe für die Imago) flüssig zu machen, zeigen uns die bei *M. obliquus* geschilderten Vorkommnisse ein gerade entgegengesetztes Phänomen: die Opferung des Imagostadiums selbst kurz vor dem Ende der Nymphenperiode und den Rückschritt von der schon erreichten Höhe der letzten

Nymphenstufe zu fundatrixähnlichen Zwischenformen, wobei schon gebildete Organe (Flügelmuskeln, Flügelanlagen) wieder aufgelöst werden.

Wir haben oben wahrscheinlich zu machen gesucht, dass diese Rückbildungen mit Rücksicht auf die fremdländische Wirtspflanze im Interesse der Art gelegen sein konnte und deshalb solche Fortschritte gemacht hat, dass sie erblich und in frühere ontogenetische Stufen zurückverlegt wurde.

Das Prinzip der Sparsamkeit hatte in allen bisher erwähnten Fällen in partieller Richtung sich geltend gemacht, in dem Sinne, dass einzelne Organe oder Einrichtungen zugunsten anderer geschmälert oder geopfert wurden.

Die Pflanzenläuse liefern jedoch auch zahlreiche Beispiele für die gleichförmige Wirkung des genannten Prinzips auf alle einzelnen Teile und Organe eines Individuums oder einer Generation. Es gibt individuelle Kümmerformen, es gibt aber auch ganze Kümmergenerationen.

In ersteren Falle sehen wir ein ausnahmsweises und gelegentliches Auftreten einzelner Kümmerer unter dem Einfluss der Ungunst der Verhältnisse des Wirts oder der Überfüllung und Nahrungskonkurrenz.

In zweiten Fall handelt es sich um regelmäßige Erscheinungen, welche insbesondere mit der Jahreszeit, dem Klima oder der Höhenlage ursächlich zusammenhängen. Auch die Saftverhältnisse der Wirte sind verschiedene im Frühjahr, Hochsommer und Herbst. Es ist deshalb die Annahme naheliegend, dass die Generationen des Frühjahrs üppiger gedeihen, größer und fruchtbarer werden können als die späteren, die letzteren sind den ersteren gegenüber normale Kümmerformen.

Ebenso sind die Orte am Wirt verschieden in bezug auf den Nahrungsreichtum. Parallele an verschiedenen Wirtsarten lebende Generationen werden hierdurch verschieden gedeihen. Die minder begünstigten werden zu normalen Kümmerformen. Insbesondere die Chermesinen liefern viele Beispiele. Bei *Aphrastasia pectinatae* ist die *Exsulans aestivalis* gegen die allgemeine Regel größer und fruchtbarer als die *Exsulans vernalis*, weil letztere an den saftigen Nadeln des jungen Maitriebs, erstere an vorjährigen Nadeln zur Entwicklung kommt. Die Rinde junger Triebe ist stets nahrungsreicher als die Nadeln, den Rindengenerationen des Frühjahrs gegenüber (*Vernales* von *Dreyfusia nüsslini*, *Cnaphalodes strobilobius*) verhalten sich deshalb die entsprechenden *Aestivales* als normale Kümmerformen. Besonderen Nahrungsreichtum liefern die Gallen, weshalb die an Nadeln entstehenden *Sexuparae* stets als normale Kümmerer erscheinen gegenüber den in Gallen entstehenden *Migrantes alatae*.

ZOBODAT - 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 Mindarus Koch. 440-452](#)