

| | |
|---------------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| Zeitschrift: | Mitteilungen der aargauischen Naturforschenden Gesellschaft |
| Herausgeber: | Aargauische Naturforschende Gesellschaft |
| Band: | 20 (1937) |
| | |
| Artikel: | Der Entwicklungsgang der mehligen Pflaumenblattlaus <i>Hyalopterus arundinis</i> Fabr. im schweizerischen Mittelland |
| Autor: | Dill, Walter |
| DOI: | https://doi.org/10.5169/seals-172185 |

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 23.12.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

Der Entwicklungsgang der mehligen Pflaumenblattlaus *Hyalopterus arundinis* Fabr. im schweizerischen Mittelland.

Von Walter Dill.

Inhaltsverzeichnis

| | Seite |
|---------------------------------------------------------------------|-------|
| I. Einleitung | 159 |
| II. Systematischer Teil | 161 |
| III. Übersicht über die wichtigste Spezialliteratur | 164 |
| IV. Der Entwicklungsgang von <i>Hyalopterus arundinis</i> | 171 |
| 1. Die Fundatrix | 171 |
| A. Das Ausschlüpfen der Fundatrix | 171 |
| B. Das Wachstum der Fundatrix | 173 |
| C. Die ausgewachsene Fundatrix | 176 |
| 2. Die 2. Generation | 177 |
| 3. Die weiteren Generationen auf Prunus (Ende Mai bis Juli) . | 179 |
| 4. Der Überflug auf Schilf | 183 |
| 5. Die Koloniegründung auf Schilf | 186 |
| 6. Die Generationsfolge auf Schilf | 188 |
| A. Die erste Generation | 188 |
| B. Die weiteren virginoparen Schilfgenerationen | 189 |
| C. Die Remigranten-Generation | 192 |
| D. Übertragungsversuche | 197 |
| 7. Die späten Prunus-Generationen (August bis Dezember) . | 199 |
| A. Die Prunus-Gynoparen | 199 |
| B. Die zweigeschlechtliche Generation | 205 |
| a. Die oviparen Weibchen | 205 |
| b. Die Männchen | 206 |
| 8. Die Eiablage | 209 |
| 9. Die Überwinterung | 214 |
| A. Im Freien | 214 |
| B. Im Gewächshaus | 215 |

| | |
|---------------------------------------------------------------|---------|
| 10. Schematische Darstellung des Entwicklungszyklus und Zeit- | |
| tabelle | 217-218 |
| V. Die roten Blattläuse auf Schilf | 219 |
| VI. Fühlersinnesorgane | 222 |
| VII. Wirtspflanzen | 225 |
| VIII. Parasiten und Hyperparasiten | 232 |
| IX. Zusammenfassung | 235 |
| X. Literaturverzeichnis | 238 |

I. Einleitung.

Die untersuchte Blattlausart *Hyalopterus arundinis* F. ist im schweizerischen Mittellande allgemein verbreitet. Zufolge ihres Wirtswechsels besiedelt sie 2 systematisch weitauseinander stehende Pflanzengruppen. Hauptwirtspflanzen sind *Prunus*-arten (*P. insititia* et var., *P. domestica*, *P. armeniaca*, *P. spinosa*). Als Neben-(Zwischen)wirt kommt in unserem Gebiete das Schilfrohr, *Phragmites communis* in Frage. Die Mehlige Pflaumenblattlaus ist als Schädling der genannten Obstbäume bekannt; die Schlehe wird bei uns nur seltener befallen.

Die bisherigen Kenntnisse über das Auftreten der Art in anderen Ländern sollen in einem besonderen Abschnitt kurz zusammengefaßt werden, wobei auf die noch umstrittenen Punkte in der Lebensgeschichte der Art einzugehen ist. Auch Balachowsky und Mesnil machen in ihrem Schädlingsbuche (1935) nachdrücklich auf diesbezügliche Unsicherheiten in unserem Wissen aufmerksam. Diesen Lücken in der Kenntnis des Wirtswechsels und der Geschlechtsgeneration versucht die vorliegende Untersuchung besonders nachzugehen.

Meine Beobachtungen begann ich im Herbst und Winter 1932 und führte sie dann nach einem einjährigen Unterbruch in den Jahren 1934 und 1935 (bis zum Oktober letztgenannten Jahres) weiter. Die Feststellungen im Freiland wurden in Baumschulen und Gärten, sowie an See-, Fluß- und Bachufern und Sumpfwiesen an Schilf, vor allem in den Kantonen Zürich und Aargau gemacht. Auch die Verhältnisse im Kanton Tessin (Bellinzona, Langensee, Lugarersee) konnte ich berücksichtigen. Es wurden möglichst viele und verschiedenartige Standorte aufgesucht und dort die Kolonien in Zeitabständen von 1—3 Wochen kontrolliert. Zur täglichen Überwachung benutzte ich dagegen eingetopfte Schilfpflanzen und Topfbäumchen von Pflaumen, Aprikosen, Schlehen, Nectarinen, *Prunus triloba* etc., die ich direkt infizierte. Daneben standen mir auch Obstbäume des Versuchsgartens der E.T.H. zur Verfügung. Ein-

zelne infizierte Topfpflanzen wurden zwecks Isolierung oder zum Treiben und Warmhalten jeweils ins Gewächshaus oder Laboratorium verbracht. Für Beobachtungen des Verhaltens auf Zwischenwirtspflanzen und namentlich deren Auswahl durch fliegende Individuen erwies sich die dicht beisammen stehende Gramineengruppe im Botanischen Garten in Zürich als günstig.

Zu künstlichen Infektionsversuchen mit Geflügelten verwendete ich Gazestoff als Hüllmaterial. Kurzfristige Beobachtungen konnten auch an in Wasser eingestellten Zweigen ausgeführt werden, an denen die Blattunterseiten ohne wesentliche Störung der Blattläuse unter der Binokularlupe abgesucht werden können. Übertragungen einzelner Tiere wurden mit feinem Pinsel ausgeführt, nachdem die Blattläuse durch wiederholtes Betupfen veranlaßt worden waren, ihre Stechborsten aus dem Blattgewebe herauszuziehen. Die vorwiegend von amerikanischen Forschern verwendete Methode, von jeder Generation je das zuerst und das zuletzt geborene Junge isoliert weiter zu züchten, leistete mir gute Dienste, nämlich dann, wenn infolge der Ausdehnung der Kolonien die Einzelgenerationen sonst nicht mehr auseinander zu halten waren.

Die Untersuchung lebender Blattläuse wurde mit Binokularlupen von 20-, 40- und 62facher Vergrößerung, sowie mit Hilfe des Ultropak-Mikroskopes ausgeführt. Die lebenden Tiere sind mit weißem Wachspulver bestäubt, das von den meisten Konservierungsflüssigkeiten ganz aufgelöst wird. Zur Erzielung mikroskopischer Präparate wurden entweder frische Tiere in Faure'sche Flüssigkeit oder, in 80 % Alkohol konserviertes Material, nach Mazeration, in Kanadabalsam eingeschlossen. Gute Chitinpräparate ergaben ferner eingetrocknete Blattläuse nach Mazeration in heißer 50 %iger Milchsäure (z. B. für die Zählungen der Sensorien an den Fühlern). Auch Exuvien sind gut zu morphologischen Untersuchungen geeignet.

Die vorliegende Arbeit wurde im Entomologischen Institut der E.T.H. ausgeführt, wo mir auch Warmhaus und Versuchspflanzen zur Verfügung standen. Dem Leiter des Entomologischen Institutes, Herrn Prof. Dr. Schneider-Orelli, danke ich für seine Anregung und Unterstützung herzlich. Dem Schwei-

zerischen Schulrate (Präsident: Herr Prof. Dr. A. Rohn) fühle ich mich für die Gewährung eines Stipendiums zu besonderem Danke verpflichtet. Wertvolle Förderung verdanke ich auch Herrn Prof. Dr. K. Hescheler für die Erlaubnis zu weitgehender Benützung der Bibliothek des Zoologischen Institutes der Universität Zürich, Herrn Dr. Ch. Ferrière (London) für die Bestimmung der von mir gezüchteten Parasiten und Hyperparasiten und Herrn Dr. A. Schellenberg, Dozent für Obstbau an der E.T.H., für Überlassung von Obstbäumen zu Infektionsversuchen. Im Laufe der Untersuchung forderten auch die folgenden Herren meine Arbeit in sehr verdankenswerter Weise: Dr. H. Leuzinger (Sitten), Dr. P. Suter (Wohlen, Aargau), Dr. Ch. Hadorn (Dielsdorf), Forsting. Dr. W. Nägeli (Zürich), stud. phil. R. Loosli (Zürich) und Obergärtner L. Hasenböhler (Zürich).

II. Systematischer Teil.

Das in die Familie der Aphididae, Subtribus *Aphidina* gehörige Genus *Hyalopterus* («Hellflügler») wurde von Koch im Jahre 1854 aufgestellt durch Abtrennung von 4 Arten von der Sammelgattung *Aphis*. Der vollständige Band trägt die Jahreszahl 1857, der erste Teil bis Seite 134 (mit *Hyalopterus*) erschien aber schon 1854. Der Benennung unserer Art als *Hyalopterus arundinis* (Fabr.) kommt die Priorität unter folgenden Synonymen zu:

Liste der Synonyme.

- 1762 *Aphis pruni* Geoffroy
- 1773 *Aphis Pruni* De Geer
- 1775 *Aphis Arundinis* Epigeios Fabricius (S. 734)
- 1775 *Aphis Pruni domesticae* Fabricius (S. 735)
(*Aphis pruni* Fabr. wurde von Passerini 1860 als Genotypus aufgestellt.)
- 1840 *Aphis amygdali* Blanchard (nach Börner 1931)
- 1847 *Aphis Prunifex* Amyot (nach Walker 1850)
- 1847 *Aphis Calamaphis* Amyot (nach Walker 1850)
- 1850 *Aphis Arundinis* = *Aphis Pruni* (nach Walker 1850)
- 1852 *Aphis gracilis* Walker (nach Laing 1925)

- 1854 *Hyalopterus arundinis* (Fabr.) nach Koch
1854 *Hyalopterus pruni* (Fabr.) nach Koch
1886 *Aphis phragmitidicola* Oestlund (nach J. J. Davis 1910)
(von einigen späteren Autoren auch zuweilen als
phragmiticola zitiert)
1911 *Hyadaphis umbellariae* W. M. Davidson (nach diesem
Autor selbst, 1919).

Den ersten experimentellen Nachweis des Wirtswechsels und damit der Identität von *Hyalopterus arundinis* und *H. pruni* verdanken wir der fast unbekannt gebliebenen Publikation von Osborn und Sirrine (1892), sowie den davon unabhängigen, sehr bekannten Untersuchungen Mordwilkos (1907).

Aus der einschlägigen Literatur mögen folgende Feststellungen erwähnt sein:

Réaumur (1737) bildet die Unterseite eines *Prunus*blattes ab, das zweifellos von der Mehlig Pflaumenblattlaus befallen ist. (S. 344, Fig. 9.)

Linné (1758, *Systema naturae*, ed. 10) nennt 25 Arten der Gattung *Aphis*, darunter aber keine *Prunus*-Blattlaus.

Geoffroy (1762) nennt S. 497 als Nr. 10 *Aphis pruni*, mit dem Hinweis auf Réaumur's Angaben. Eine Artdiagnose gibt er jedoch nicht. Trotzdem postuliert Hottes (1930 und 1931) die Gültigkeit dieser ersten binären Namengebung aus Prioritätsgründen — allerdings entgegen den Nomenklaturregeln.

De Geer (1773) (Deutsche Ausgabe von Götze (1780), S. 33) definiert die Pflaumenblattlaus unter Bezugnahme auf Réaumur und Geoffroy wie folgt: «*Aphis (Pruni)*, dilute viridis albo-farinosa, corniculis brevioribus: *Pruni*». De Geer ist somit der erste Autor, der eine Artbeschreibung, und zudem eine sehr prägnante, bringt. Der Artnname sollte deshalb korrekterweise lauten: *Aphis Pruni De Geer 1773*. Diese Bezeichnung hat sich jedoch nicht durchgesetzt (nur bei Dahlborn 1837), offenbar, weil De Geer's Werk erst in der 7 Jahre später erschienenen Übersetzung allgemein bekannt wurde. Inzwischen veröffentlichte aber

Fabricius (1775) folgende Artdiagnosen: S. 734: «6. *Aphis Arundinis Epigeios*: Habitat in arundinis epigeios foliis: Corpus medium, viride capite thoraceque fuscis, lanugine alba

adspersis. Antennae et pedes picei. Abdomen obtusum inerme.» — S. 735: «11. *Aphis Pruni domesticae*. Geoff. Ins. 497. 10. «Habitat in pruni domesticae foliis. Corpus virescens antennis pedibusque concoloribus. Abdominis margo plicatus. Linea abdominalis dorsalis punctumque utrinque baseos obscuriora. Anus acuminatus, corniculis filiformibus.» Gegenüber der Diagnose von De Geer ist diese weniger präzis und erwähnt die charakteristischen Wachsaußscheidungen der pruni-Form nicht. Fabricius beschreibt als erster die Schilf-Form. Seine Benennung ist zwar keine rein binäre, aber in der Folge bürgerten sich doch die Bezeichnungen *Aphis arundinis* F. und *Aphis pruni* F. ein. De Geer's Werk scheint Fabricius noch nicht gekannt zu haben. Als es sich später herausstellte, daß *pruni* und *arundinis* Synonyme seien, ergab sich, daß *arundinis* Fabr. die Priorität zukomme vor dem erst auf der folgenden Seite angeführten Namen *pruni* Fabr. Dieser Auffassung folgten z. B.: Hunter 1901, Clarke 1903, W. M. Davidson 1909, Gillette 1909, Hayhurst 1909 etc. Andere Autoren (Mordwilko 1935, Weber 1933, Börner bis 1926) nannten die Art auch weiterhin *Hyalopterus pruni* (*arundinis*) Fabr.

Über die Vulgäronamen der Art ist folgendes zu sagen: Die im *deutschen* Sprachgebiet meist angewandte Bezeichnung «Pflaumenblattlaus» ist nicht eindeutig, da der Pflaumenbaum verschiedenen Blattlausarten als Wirtspflanze dient. Unter diesen wird *Hyalopterus arundinis* in auffallender Weise durch seine Wachsabsonderung charakterisiert. Börner (1932 b, S. 39) nennt sie deshalb mit Übersetzung des im englischen Sprachgebiet üblichen Namens die «mehlige Pflaumenblattlaus.» Sie könnte auch als «Pflaumen-Schilf-Blattlaus» bezeichnet werden. Im *englischen* Sprachgebiet heißt *Hyalopterus arundinis* «Mealy Plum *Aphis*», in *Italien* «Afide farinosa» del susino resp. del pesco (im Veroneser Dialekt nach Malenotti (1933 S. 2) «afide moscabio», weil er durch starke Honigtauaußscheidung viele Fliegen anzieht). In *Frankreich* und der welschen Schweiz unterscheidet man *Hyalopterus arundinis* als «Puce-ron vert du Pêcher» von 2 andersfarbigen, ebenfalls die Pfirsichkulturen schädigenden Blattläusen. Nach Matsumura (1917, S. 40) lautet der japanische Name: «Ume-kofuki-abura».

Die Verbreitung von *Hyalopterus arundinis* kann als kosmopolitisch bezeichnet werden. In Europa und Nordamerika ist die Art allgemein verbreitet. Ferner wird sie gemeldet aus: Nordafrika, Aegypten, Palästina, Tiflis, Astrachan, Tscheljabinsk, Taschkent, Lahore, Java, Formosa, China, Japan, Queensland, Neu-Seeland und Peru.

III. Übersicht über die wichtigste Spezialliteratur.

In diesem Abschnitte möchte ich auszugsweise in chronologischer Reihenfolge die wichtigsten Feststellungen über die Mehlige Pflaumenblattlaus, wie sie sich aus der vorliegenden Literatur ergeben, mitteilen.

1. *Fabricius* (1775; S. 734 und 735). Kurze morphologische Beschreibung einer Geflügelten vom Zwischenwirt und einer Ungeflügelten von *Prunus domestica*.

2. *De Geer* (1780; S. 33—35). Beschreibung der Ungeflügelten, Nymphen, Geflügelten, oviparen Weibchen, Männchen, der Eiablage, des Eies und der Begattung. Er kennt alle Formen auf *Prunus* mit Ausnahme der Fundatrix.

3. *Kaltenbach* (1843; S. 52—55). Präzisierung der morphologischen Angaben über Ungeflügelte und Geflügelte der Pflaumen- und Schilfform.

4. *Walker* (1850; S. 388—389). Wie Kaltenbach stellt er auf *Prunus* einen von Mitte Juni bis Ende Oktober andauernden Befall fest. Erstmalig wird unter den ungeflügelten Formen auf dem Zwischenwirt das Auftreten von Farbvarietäten erwähnt.

5. *Koch* (1854; S. 21—23). Morphologie der Geflügelten und Ungeflügelten auf der Blattoberseite von Schilf. «Sie erscheint in der Endhälfte des Monats Juni.» «Geflügelte Thierchen kommen sehr vereinzelt und etwas seltener vor.» Über die Generationen auf *Prunus* schreibt er (unter *Hyalopterus pruni* F.): «Gegen das Ende des Monats Mai und in der ersten Hälfte des Monats Juni kommt die Blattlaus zum Vorschein». «Gegen den 10. des Monats Juni entwickeln sich die geflügelten Thierchen in großer Anzahl und verbreiten sodann ihre Familien auf die Blätter anderer Bäume.»

6. *Buckton* (1879; S. 110—113). Morphologie und Maße der ungeflügelten und geflügelten viviparen Weibchen auf *Prunus* und Schilf, nebst farbigen Abbildungen, Geflügelte auf Schilf (blattoberseits) meist vereinzelt. (Plate LXXV, figs. 1—3 und Plate LXXV figs. 4, 5).

7. *Osborn und Serrine* (1892; S. 236) bemerkten keine morphologischen Unterschiede zwischen den geflügelten viviparen Formen auf *Prunus* und *Phragmites*. Ihre Beobachtungen wurden im Herbst gemacht. Es gelang ihnen, Schilf-Geflügelte auf *Prunus* zu übertragen, wo sie ovipare Weibchen gebaren, von welchen Eier abgelegt wurden.

8. *Mordwilko* (1907; S. 814—815). Wichtige Feststellungen über die Art in Polen. Nachweis, daß es sich auf *Prunus* und Schilf um die gleiche Art handelt, durch direkte Übertragungsversuche. Im Oktober 1907 erzeugten geflügelte Sexuparen von Schilf auf Pflaumenblättern Junge (Junglarven oviparer Weibchen): Remigration. Im Sommer 1908 erzielte Mordwilko mit Geflügelten von *Prunus* Junge auf Schilf: Migration. Den Sommer durch können unter Umständen Kolonien auf *Prunus* zurückbleiben, «aber gewöhnlich migriert die Art auf *Phragmites communis*». «Die geflügelten Sexuparae und geflügelten Männchen auf Pflaumenblättern können auch nicht örtlicher Herkunft sein, sie können hierher von *Phragmites communis* geflogen sein.» Auf Haupt- und Zwischenwirt «entwickeln sich die ungeflügelten und geflügelten (parthenogenetischen) Weibchen gleichzeitig oder bisweilen erstere vorherrschend, besonders am Anfang ihres Erscheinens auf diesen oder jenen Pflanzen.»

9. *Van der Goot* (1915; S. 261—265). Holland. Genaue Morphologie, Maße, Längenverhältnisse der Fühlerglieder der 4 Hauptformen: ungeflügeltes und geflügeltes vivipares Weibchen, ovipares Weibchen und geflügeltes Männchen. Auf Schilf auch «dunkelviolette» Farbvarietät. Biologische Feststellungen: «Geflügelte Individuen sind während des ganzen Sommers in bedeutender Zahl vorhanden.» Sexuales anfangs Oktober.

10. *Willcocks* (1916; S. 33—37). Aegypten. Hinweis auf die Verschleppungsgefahr der Eier mit Baumschulmaterial. Ähn-

licher Zyklus wie in Amerika. Im Februar Eiablage und Schlüpfen von Eiern beobachtet. Vermutung, daß sich die Blattlaus parthenogenetisch das ganze Jahr auf Haupt- und Zwischenwirt vermehren könne. Annahme, daß Geflügelte von *Prunus* entweder auf andere *Prunus*-Blätter *oder* auf Schilf überfliegen können. Männchen und Weibchen wurden anfangs Dezember auf Aprikose und Pfirsich gefunden.

11. *Blakey* (1918; S. 1—2). Wertvolle Untersuchungen an *Prunus* in England. Fundatrix zum erstenmal beschrieben und abgebildet. In der 2. Generation sind alle Individuen ungeflügelt, die der 3. Generation gemischt. (1. Geflügelte am 20. Juni.) Vom August an treten Geflügelte auf, die dauernd auf *Prunus* bleiben. Nach Blakey sind es «Local migrants» mit Flug innerhalb des gleichen Baumes. Es handelt sich dabei um die von mir «*Prunus*-Gynoparen» benannten Formen. Die oviparen Weibchen, von denen nur ein Teil fertil sein soll, werden beschrieben und abgebildet, ebenso das Ei und die Eiablage (Mitte September—19. Oktober). Männchen fand Blakey nie auf *Prunus*.

12. *Das* (1918; S. 225—227). Beobachtungen aus Lahore. Lebenszyklus ähnlich wie in Europa und Amerika. Ausschlüpfen der Eier im März, ungeflügelte Generationen bis Mai; dann wird der Pfirsich verlassen und die Geflügelten migrieren auf Arundo und Phragmites. Im September erneuter Befall an jungen *Prunus*-Blättern. Nochmals Überflug auf Arundo (Okt.—Dez.). Auf Phragmites dauert die parthenogenetische Entwicklung den Winter durch bis in den März an, indem sich virgino-pare Tiere erhalten und nur wenige Gynoparen und Männchen gebären. Zu den Mitte Dezember auf Pfirsich sich einstellenden geflügelten Männchen und Gynoparen bemerkt Das: «These specimens either come from other peach trees or from Arundo, but mostly from the latter.» Die Frage, ob beide Sexualformen direkt auf der Hauptwirtspflanze entstehen können, bleibt auch hier noch unentschieden.

13. *Davidson, W. M.* (1919; S. 1—16). Dies ist die ausführlichste Arbeit über unsere Blattlausart, mit einer Fülle von Beobachtungen aus Kalifornien. Sie enthält morphologische Be-

schreibungen der verschiedenen Formen, meist auch ihrer Jugendstadien und zahlreiche biologische Angaben. S. 5. «It has been determined however, that wingless generations may persist on the winter hosts through the summer as late as September, but apparently they can not produce true sexes.» Auch in anderem Zusammenhang zeigt sich, daß Davidson nicht mit dem Vorkommen von *Prunus*-Gynoparen rechnete. Er nimmt einen obligatorischen Wirtswechsel an, d. h. Gynoparen und Männchen können beide nur auf dem Zwischenwirt entstehen. — Auf Myrobalanpflaumen wurden vom April bis anfangs Juni 6 ungeflügelte Generationen gezüchtet, indem stets die erstgeborenen Jungen zur Zucht verwendet wurden. Vereinzelte Geflügelte traten in der 3., 6. und 7. Generation auf. Durch die Versuchsanordnungen Davidson's wurden jedoch Generationsfolgen erzielt, die sich unter natürlichen Verhältnissen nicht am gleichen Zweig abspielen (evtl. in den Tropen und feuchten subtropischen Gegenden). Als Zwischenwirt verwendete Davidson zu seinen Zuchtvierungen *Typha*. Migrantes ließen sich darauf zuweilen ansiedeln, hatten dann aber meist wenige Nachkommen. *Typha* erwies sich in der Natur als nur schwach befallener Wirt; auch in Kalifornien wird Schilf bevorzugt. Die *Prunus*-arten verhalten sich folgendermaßen: «In California plums and prunes of the domestica type are the favorite hosts, but apricots and Asiatic types of plums and rarely almonds are attacked also». Von den Schilfcolonien werden «Summer winged aphids» beschrieben, die von Schilf auf neue Schilfpflanzen fliegen. Rotviolette Varietäten werden nicht erwähnt, dagegen werden auf *Typha* männliche Nymphen, geflügelte Männchen und «Fall migrants» = Zwischenwirts-Gynoparen (Mitte Oktober—November) nachgewiesen. Sie bilden den Abschluß der 3—10 ungeflügelten Sommergenerationen. Die Zahl der von den Gynoparen erzeugten Sexualweibchen beträgt 12—35 (!); von einem Weibchen werden maximal 7 Eier abgelegt. Von den seltenen Männchen wird angenommen, daß sie vom Zwischenwirt hergeflogen kommen.

14. *Hall* (1926; S. 30—31). Starke Verbreitung in Aegypten und Schäden an jungen Pfirsich-, Aprikosen- und Pflaumenbäumen. Auf dem Hauptwirt März—Juni und November—De-

zember; auf dem Nebenwirt (*Arundo donax* und *Phragmites communis*) Anfang November—Anfang Juni. Über Wirtswechsel, Sexuales und Eier wird nichts Näheres ausgesagt.

15. *Theobald* (1927; S. 19—26). Durch eigene Beobachtungen und Zitate wird die Lebensgeschichte der Blattlaus in England angegeben. Es werden ferner verschiedene unsichere Vermutungen geäußert, z. B. über die im Juni und Juli auf *Prunus* entstehenden Geflügelten: «These alatae fly away, some to settle on other Plums, others fly to reeds and various water grasses.» Die wenigen Remigranten, die auf *Prunus* zurückkehren, sollen sich dort stark vermehren und bis in den November hinein vivipare Nachkommen erzeugen; erst auf sie folgen dann Sexuales. Die Remigranten wären demnach keine Gynoparen. Ferner: «we may find arundinis in numbers on *Arundo* and *Poa* in May and June, pointing to its having overwintered there.» Es mag sich dabei eher um Nachkommen von Migrantes gehandelt haben.

16. *Bodenheimer* (1930; S. 229 und 423) beschreibt für Palästina starke längsgerichtete Rollungen an Mandelblättern. Die Blattlaus wurde beobachtet auf *Phragmites*: April—Juli; auf *Prunus*: April—Juni. Die Befallszeiten stimmen mit Cairo (Hall) annähernd überein. «Im Sommer verschwinden an Schilf wie an Mandeln die Aphiden. Analog den Verhältnissen in anderen Ländern ist anzunehmen, daß entweder im Juli oder im Herbst die Sexuparen entstehen, deren Eier dann überwintern.»

17. *Smith* (1931; S. 66) gibt für Kalifornien an, daß eine Fundatrix maximal 138 Junge gebären kann (5—6 pro Tag); diese Zahl wird auch in anderen Generationen fast erreicht. Die Migrantes gehören der 3.—9. Generation an. Alle Mütter der oviparen Weibchen werden als Remigrantes aufgefaßt. Diese gebären im Durchschnitt 5 Weibchen, welche je 1—3 Eier legen.

18. *Paillet* (1931; S. 260—265). Die Art spielt als Sommerschädling an Pfirsichbäumen zuweilen in Südfrankreich (Rhônetal) eine große Rolle. Parthenogenetische Generationen vom Mai bis Herbst. 2 andere Blattlausarten treten an Pfirsichbäu-

men schon früher auf. Über Wirtswechsel wird nichts mitgeteilt. Keine Sexuales und keine Eier gefunden. Einzelne parthenogenetische Weibchen wurden noch spät im Winter auf Pfirsichbäumen beobachtet, die meisten verschwanden aber mit dem Blattfall. Ansteckung von Baum zu Baum, ausgehend von einzelnen befallenen Trieben. Nicht entschieden, ob die Primärinfektion im Frühjahr durch einzelne, überwinterete vivipare Weibchen oder durch ausschlüpfende Stammütter bedingt ist. In der Umgebung von Lyon im Rhônetal ist der Pfirsichbaum am empfänglichsten für *Hyalopterus arundinis* (puceron vert du pêcher), in einer Baumschule von Grenoble wurden dagegen Aprikosenbäume deutlich vorgezogen und andernorts Pflaumenbäume. «Pour des causes qui nous échappent, certaines plantations restent indemnes de Pucerons verts à côté d'autres complètement ravagées.»

19. *Mordwilko* (1935; S. 50 und 302 ff.) erwähnt den unvollständigen Generationszyklus der Art auf Formosa und in Java, wo *Hyalopterus arundinis* «sowohl auf seinen Primärwirten (*Prunus Armeniaca*, *P. Persica*) sich fortpflanzt, als auch auf seinem Sekundärwirte (*Phragmites*), auf dem ersteren jedoch, wie auch auf dem letzteren ohne die bisexuelle Generation und ohne Fundatrices.» *Mordwilko* fand die Art auf Schilf in Gegenden, wo keine geeigneten Hauptwirtspflanzen vorkommen. (Östliche Abhänge des südlichen Urals und Mittelkareliens.) Dort müssen demnach überwinternde, parthenogenetische Generationen auf Schilf vermutet werden, ähnlich wie nach Willcocks in Aegypten, nach Hardy in Queensland, nach Das in Lahore und Davidson (1919; S. 2) in Kalifornien.

20. *Balachowsky-Mesnil* (1935; S. 338—341). In Frankreich wurde Migration des «Puceron vert du pêcher» auf *Phragmites* und auch auf andere Gramineen beobachtet. An Pfirsichbäumen, wo die Art besonders stark auftritt, konnten nur Geschlechtsweibchen, aber nie Wintereier gefunden werden; die Verfasser vermuten, daß die Eiablage an den unterirdischen Teilen der Pflaumenbäume erfolge. Es sind noch wesentliche Lücken vorhanden in der Kenntnis der Lebensgeschichte dieser Blattlausart.

Fassen wir die wesentlichsten Punkte aus der früheren Literatur kurz zusammen, so gelangen wir zu folgenden Feststellungen:

Nachdem 1775 Fabricius *Aphis arundinis* von Gramineen und *Aphis pruni* von Rosaceen als zwei selbständige Arten beschrieben hatte, fiel erst Kaltenbach 1843 die morphologische Ähnlichkeit der beiden Formen auf. Gestützt auf die morphologische Übereinstimmung stellte Walker 1850 *Aphis arundinis* F. als Synonym zu *A. pruni* F. Demgegenüber vertritt Buckton 1879 wieder die Auffassung, daß es sich um 2 morphologisch verschiedene Arten handle, während Clarke 1903 für *Hyalo-pterus arundinis* F. den Aprikosenbaum als Nährpflanze angibt, also damit der Walker'schen Auffassung folgt. Den biologischen Nachweis für die Migration liefern erstmals die erfolgreichen Übertragungsversuche von Osborn und Sirrine (1892) und von Mordwilko (1907). Bezüglich der von Buckton behaupteten morphologischen Unterscheidungsmerkmale äußert sich Mordwilko wie folgt: «Im allgemeinen ist es nicht möglich, einen Unterschied zwischen den Pflaumen- und Schilfblattläusen festzustellen.» Auch die späteren Beobachter bestätigen in der Hauptsache diese Übereinstimmung, wenn auch gelegentlich auf kleine Unterschiede in bezug auf Farbe und Größe der Tiere oder Zahl der Fühlersensorien hingewiesen wird.

Kann demnach der Wirtswechsel der Mehlig Pflaumenblattlaus und die artliche Zusammengehörigkeit von *Hyalo-pterus arundinis* und *H. pruni* als sichere Tatsache betrachtet werden, so ergibt die Durchsicht der Literatur im einzelnen doch noch verschiedene Unklarheiten, die nicht wie die zeitlichen Verschiebungen im Auftreten bestimmter Generationen ohne weiteres als Folge ungleicher klimatischer Bedingungen gedeutet werden können.

Von solchen gar nicht oder nur ungenügend abgeklärten Problemen, mit denen sich meine Arbeit vorzugsweise befaßt, führe ich hier die folgenden an:

Herkunft der Männchen und der Gynoparen;
Verhalten der roten Generationen auf Schilf;
Überwinterungsmöglichkeiten parthenogenetischer Generationen;

Ablage unbefruchteter Eier durch Geschlechtsweibchen;
Verschiedene Wege der Neuinfektion von Steinobstbäumen;

Vergleich der Sensorienzahlen der biologisch verschiedenen Formen von *Prunus*- und *Schilfgefälgen*.

IV. Der Entwicklungsgang von *Hyalopterus arundinis*.

1. Die Fundatrix.

A. Das Ausschlüpfen der Fundatrix.

Der ganze Generationszyklus wird bei uns in einem Jahr durchlaufen. Die einzige Überwinterungsform ist das Winterei. Es wird vom oviparen Weibchen im Herbst an die Zweige des Hauptwirtes abgelegt. Gegen den Frühling hin wächst darin der Embryo heran, der bei seiner Reife vermittelst einer Kopfsäge die Eihüllen aufsprengt. Die Junglarve wird zur ausgewachsenen Fundatrix und damit zur Stammutter sämtlicher Blattlaus-individuen eines Jahresstammes. Während die Fundatrix aus einem befruchteten Ei entsteht, vermehren sich alle übrigen weiblichen Generationen ausschließlich parthenogenetisch.

Beobachtungen über das Ausschlüpfen der Wintereier konnte ich im Frühling 1934 und 1935 an freistehenden und an eingetopften Bäumen in Zürich und seiner nahen und weitern Umgebung durchführen. Die $\frac{1}{2}$ mm langen, meist in den Knospenachsen versteckt liegenden Eier heben sich von der Unterlage nur wenig ab; nach einiger Übung sind sie aber auch von bloßem Auge aufzufinden. Mit Hilfe einer 5—10fach vergrößerten Lupe kann das *Hyalopterus* sicher von anderen Blattlauseiern unterschieden werden. Zur Erleichterung der späteren Kontrolle markierte ich die Eier vermittelst Etiketten oder Bastfasern an den betreffenden Zweigen. Leider erwies sich stets ein größerer Teil der Wintereier später als steril, an einzelnen Zweigen waren es zuweilen alle unter Kontrolle stehenden. Entweder waren die betreffenden Eier unbefruchtet zur Ablage gelangt (vergl. die späteren Zuchtversuche), oder ungünstige Feuchtigkeitsverhältnisse waren schuld. Extreme Kältegrade wurden überstanden; Eiparasiten konnte ich keine fin-

den. Infolge der versteckten Lage scheinen die Eier auch nicht der Nachstellung durch Meisen ausgesetzt zu sein. Die fertilen und sterilen Wintereier konnten oft erst beim Schlüpfen der ersteren unterschieden werden, vorher sahen sie gleich aus.

In einem durch Häuser geschützten Obstgarten in Zürich beobachtete ich das Ausschlüpfen der jungen Fundatrices an folgenden Tagen: 1934 2., 3., 4., 7., 10., 13. April; anderorts bis 18. und 20. April. 1935 14., 15., 20. April; andernorts bis 30. April und 2. Mai.

Das Schlüpfen erfolgt bei *Hyalopterus* relativ spät; junge Fundatrices anderer Blattlausarten traf ich schon im März an *Prunus*-zweigen an. Wurden dagegen Versuchstopfbäumchen mit Eiern der Mehliges Pflaumenblattlaus im Gewächshaus vorgetrieben, so begann das Ausschlüpfen 1—3 Wochen früher. Desgleichen fand ich am 27. März 1935 im Freien an einem abgeschnittenen Reineclaude-Zweig, der auf dem sonnigen Gartenboden lag, eine eben ausgekrochene *Hyalopterus*-Fundatrix. Im Frühjahr 1934 konnten schon am 19. März anscheinend ausgewachsene Embryonen aus den Freiland eiern herauspräpariert werden, trotzdem das spontane Schlüpfen erst am 2. April einsetzte. An dem Umstande, daß 1935 die Schlüpfperiode gegenüber 1934 um etwa 12 Tage verspätet war, ist zweifellos die ungleiche Witterung schuld: Ende März und im April 1934 herrschte eine ausnahmsweise warme Witterung wie seit 70 Jahren nicht mehr (nach den meteorologischen Monatsberichten), während die entsprechende Periode 1935 viel kühler und regnerisch war. Sowohl 1934 als auch 1935 fand ich durch 19 Tage hindurch schlüpfende Fundatrices; die Mehrzahl konzentrierte sich aber auf die hervorgehobenen Daten.

Das Schlüpfen erfolgte vorzugsweise in den Vormittagsstunden. Liegt das Ei mit einem Ende eingekeilt im Knospenwinkel, so spaltet stets der freie Pol, wobei die Rißlinie beidseits höchstens bis zur Eimitte verläuft. Der Embryo kehrt seine Bauchseite dem Zweig zu und schlüpft mit dem Kopf voran. Die feine Hülle, die den Embryo überzieht («embryonale Cuticula», Weber 1933), trägt median am Kopf einen schwarz chitinisierten, gezähnten Kamm (Kopfsäge Flögel's, egg-burster bei amerikanischen Autoren). Dieser schneidet die dünne Haut an

der Stelle des geborstenen Chorions auf. Die embryonale Cuticula wird mit der sich herauswängenden Junglarve ein Stück weit ausgestülppt und reißt dann vorn, etwas seitlich vom Ei-sprenger auf. Je weiter sich das Tier aus dem Ei und gleichzeitig aus seinem engsten Überzug herausschafft, desto mehr sinkt dieser in sich zusammen. Die nun freie, feucht glänzende Junglarve haftet zuletzt nur noch mit dem Hinterende und den Hinterbeinen an der Austrittsstelle am Ei, wo sie Mühe hat, die zu einem winzigen Klümpchen zusammengeballte embryonale Cuticula ganz abzustreifen. Letztere bleibt am Ei zurück, teilweise noch darin steckend. In einem Falle nahm die letzte Anstrengung, den einen Hintertarsus zu befreien, noch eine Stunde in Anspruch. Die Körperanhänge, die beim Herauskommen dicht an den Körper angepreßt sind, erlangen ihre Bewegungsfreiheit — in der Reihenfolge von vorn nach hinten — 5—10 Minuten nach Abstreifung der feinen Haut. Die Beine suchen hierauf nach einem Strampeln einen Halt an dem Ästchen oder der Knospe. Sobald die vollständige Loslösung erfolgt ist, beginnt das junge Tier zu wandern. Nur in einem der 20 beobachteten Fälle konnte sich die junge Fundatrix überhaupt nicht von der Hülle loslösen und ging deswegen zugrunde.

B. Das Wachstum der Fundatrix.

In der Regel hat die Junglarve es leicht auf der Nahrungs-suche, indem sie von der verlassenen Eihülle bis zur benachbarten Knospe nur einige Millimeter zu steigen braucht. Es hängt vom Öffnungszustand der betreffenden Knospe ab, ob die Larve bei ihren Saugversuchen dort die Saugborsten in die Gewebe eindringen kann oder nicht. Im Freien konnte ich an den verschiedensten Prunussorten feststellen, daß die Achselknospen im Zeitpunkt des Ausschlüpfens eben zu schwollen beginnen. Die peripheren Knospen an Seitenästchen sind am weitesten fortgeschritten. In den meisten Fällen bleibt die Fundatrix gerade auf der «Eiknospe» und begnügt sich vorerst damit, die Knospenhülle an den saftigsten Stellen anzustechen. Besonders wenn die Knospenschuppen etwas auseinander gesprengt worden sind, sucht sie sich deren zum Vorschein gekommenen, gelblichen Teil aus. Bei zu geringer Lockerung der Knospen-

hülle werden die Stechborsten auch in die braunen, lederigen Teile der Schuppen eingesenkt. Die so erhaltene Nahrung ist aber wahrscheinlich ungenügend, denn an solchen noch geschlossenen Knospen fand ich dann und wann tote Junglarven. Schlüpft eine *Hyalopterus*-Fundatrix aus einem Ei, das an eine mehr stammwärts am Zweige gelegene Knospe abgelegt wurde, die äußerlich wenigstens noch im Ruhestadium ist, so wandert das kleine Tierchen auf dem Ästchen weiter in der Richtung gegen die Zweigspitze. Es versucht bei gelegentlichen Ruhehalten den Pflanzensaft durch Anstechen der Zweigrinde zu gewinnen, was ihm aber nicht gelingt. Die Suche nach geeigneten Knospen geht dann weiter. In Gläschen eingesperzte Fundatrices bleiben vom Auskriechen an noch 48 Stunden ohne Nahrungsaufnahme lebend. Eine so lange dauernde Wanderschaft kommt aber normalerweise nicht vor. Hat die Fundatrix eine günstige Knospe gefunden, so erfolgt dort die meist dauernde Ansiedlung. Die Saugstellung ist kopfabwärts. Die nur $\frac{1}{2}$ mm lange Junglarve hebt sich durch ihre dunkel- bis grasgrüne Farbe etwas von der meist helleren Knospenunterlage ab. Beim Suchen nach Junglarven ergaben besonders die Terminalknospen gute Resultate, wo zuweilen mehrere Junglarven sich angesiedelt hatten. Auch an andern Knospen, deren Basis mit mehreren Eiern belegt waren, fand ich bis zu 4 Fundatrices im Stadium II nebeneinander. Für das I. und meist auch für das II. Häutungsstadium der Fundatrix ist das Saugen außen an der noch kegelförmigen, stark gedehnten Knospe typisch. In dieser Stellung (3—6 erste Tage) sind die Tiere sehr exponiert. Viele gehen schon auf der Wanderung oder beim Erklettern des Knospenkegels infolge ihrer Unbehilflichkeit verloren. Auch in den vor nachteiligen Außeneinflüssen weitgehend geschützten Zuchtversuchen gingen stets Junglarven ein.

Das I. Häutungsstadium dauert nach meinen Beobachtungen je nach der herrschenden Temperatur 3—4 Tage, ebenso lange auch das II. Stadium. In der Zeitspanne von 5—8 Tagen hat auch die Wirtsknospe sich weiter entwickelt. Während die junge Fundatrix (St. I. und II.) noch an der Knospenhülle saugt, brechen an der Spitze die grünen Laubblättchen durch. Die Blattlaus beachtet sie erst, wenn die Knospenschuppen weit aus-

einander gedrängt werden und die kleinen Blättchen kurz vor der Entfaltung sind. Sie bewegt sich dann wenige Millimeter an der Knospe hinauf und siedelt sich auf einem Blättchen definitiv an. Das III. und IV., seltener auch schon das II. Häutungsstadium findet man deshalb an den aufrechtstehenden Blättchen. Die Farbe der Blattläuse, die von der Geburt an stark aufhellt, ist kaum zu unterscheiden von dem Hellgrün der Blattunterseite. Das III. und IV. Stadium besiedelt weit häufiger die Unterseite als die Oberseite der jungen Blättchen. Oberseits sitzen sie besonders an senkrecht stehenden Blättchen, die sich eben erst entfalten. An den äußersten Blättchen, solange diese noch dicht beisammen stehen, sind die Blattläuse schwer zu finden. Dies war besonders vom 13.—17. 4. 1934 der Fall, als infolge starker Wärme das Laubwerk sich sehr rasch und üppig entwickelte. Damals fand ich auch schon das II. Stadium an den Blättchen. Das III. und IV. Stadium dauert je 2—5 Tage, durchschnittlich 3. Die Exuvien bleiben oft an den noch nicht hinuntergebogenen Blättern haften.

An den fertig ausgebildeten, von der Sproßachse abgebogenen Blättchen findet man die Häutungsstadien IV und V blattunterseits, seltener am Blattstiel. Ausnahmsweise ist auch ein Stadium III dabei. Die ausgewachsene Stammutter sucht sich auf dem Blatt mit Vorliebe eine Stelle nahe der Blattbasis und nahe am Hauptnerv aus. Das Wachstum der Fundatrix verläuft demnach parallel mit der Blattentwicklung. So fand ich am 2. Mai 1935 bei der Untersuchung eines gemischten dichten *Prunus*-bestandes an den frühesten Sorten (Wangenheimerzwetschge, Ontariopflaume und Althans Reineclaude), die in voller Blüte standen und bereits bis 3 cm lange Blättchen entfaltet hatten, *Hyalopterus* im III. und IV. Stadium; daneben wies die Sorte Viktoriapflaume, deren Knospen erst wenig geöffnet waren, noch vereinzelte Fundatrices des I. und II. Stadiums auf. Der Altersunterschied betrug demnach mindestens 5—6 Tage. Am gleichen Baume traf ich nie mehr als 3 verschiedene Häutungsstadien gleichzeitig an und fand auch nie frisch ausschlüpfende Junglarven an einem Baum zu einer Zeit, wo derselbe seine Blätter schon voll entfaltet hatte. Bei der um diesen Zeitpunkt herrschenden Temperatur trockneten die verspäteten *Hyalopterus*-larven.

pteruseier ein; so fand ich am 1. 5. 1935 und am 7. 5. 1935 zahlreiche abgestorbene Eier, 2 davon mit vertrocknetem Embryo. Viele taube Eier werden beim raschen Anschwellen der Knospe und Absplittern der Knospenschuppen abgesprengt. Zuweilen blieben Überreste zurück (2. 5., 24. 5. 1935, und schon vorher). An Blütenknospen und Blütenstielen fand ich weder Eier noch saugende Fundatrices (vergl. Davidson 1919, S. 4). Die allermeisten Stammütter wurden auf Pflaumen- (incl. Reine-claude und Mirabelle) und Zwetschgensorten gefunden. Auf Aprikosenbäumen waren sie in Obstgärten und Baumschulen weniger häufig und auf wilden Schlehen (*Prunus spinosa*) selten. Daß es sich bei den Fundatrices auf den genannten Wirtschaftspflanzen nicht um verschiedene spezialisierte Rassen handelt, zeigten die erfolgreichen Übertragungen von Aprikosen-Fundatrices auf Pflaumenblätter und von letzteren auf Schlehe; die weitere Vermehrung erfolgte in normaler Weise. Versuche, Fundatrices im Stadium I künstlich auf entfaltete junge Blätter zu übertragen und dort weiter zu züchten, ergaben folgendes: Von 10 Junglarven, die an Pflaumen und Schlehen angesetzt wurden (blattoberseits), fand ich nach 5 Tagen noch 3, nach 7 Tagen nur noch eine auf den betreffenden Blättern.

C. Die ausgewachsene Fundatrix.

12—16 Tage nach dem Ausschlüpfen häutet sich die Fundatrix zum 4. Mal und ist damit ausgewachsen. Viele der zuerst geschlüpften Larven gehen vorzeitig zugrunde, so daß sich die ohnehin relativ kleine Zahl noch weiter vermindert. Eine Abwanderung auf Nachbarzweige konnte ich nie beobachten, dagegen gelegentlich eine solche um einige Blätter auf- oder abwärts.

Die ersten ausgewachsenen Fundatrices fand ich 1934 am 18. April, 1935 am 8. Mai. Frühestens 18 Stunden nach der letzten Häutung begannen die Stammütter mit dem Ablegen ihrer Jungen. Die Zahl der täglich geborenen Jungen schwankt zwischen 3—14. In den ersten Tagen ist ein Mittel von 5—7 am häufigsten, später wird dieser Durchschnittswert nicht mehr erreicht. (Eine Legepause kann während kälteren Tagen oder infolge Erschöpfung des Vorrates an reifen Embryonen ein-

treten.) Als Maximalzahl der Nachkommen einer Fundatrix stellte ich 82 fest. Am häufigsten produziert sie 40—60 Junge. In eben gereiften Stammüttern zählte ich im Mittel 55 Embryonen. Die nachfolgenden Generationen weisen keine so hohe Fruchtbarkeit auf. Die Fortpflanzungsdauer erstreckt sich meist über 17 Tage, kann aber auch nur 10 Tage dauern. Nachher bleibt die alte Fundatrix mit stark eingeschrumpfem Abdomen noch einige Tage am gleichen Ort, bis sie tot vom Blatt fällt. Im Innern können sich immer noch Embryonen befinden. Vom Ausschlüpfen aus den Eiern gerechnet, erreichten die Fundatrices in meinen Zuchtversuchen ein Alter von 30—50 Tagen. Die letzten lebenden Stammütter fand ich 1934 am 18. Mai, 1935 am 15. Juni.

2. Die zweite Generation.

Die ersten Individuen der 2. Generation beobachtete ich am 18. 4. 34 resp. am 8. 5. 35. Die reife Stammutter umgibt sich in wenigen Tagen mit einer Schar hellgrüner Junglarven. Dicht neben der Mutter beginnen die Neugeborenen sofort zu saugen und machen nach 2—3 Tagen die 1. Häutung durch. Nur ausnahmsweise entfernen sie sich in den ersten Tagen von der betreffenden Stelle. So kommt es bald blattunterseits zur Bildung einer Kolonie. (Gynopaedium nach Deegener 1918.) Jedes Tier saugt an einer von ihm als günstig befundenen Stelle und bleibt dort; nach den Häutungen werden die Stechborsten in der nächsten Umgebung wieder eingesenkt. Vereinzelte Junge wandern ab; sei es, daß sie sich auf der gleichen Blattfläche in einiger Entfernung vom dichtgedrängten Haufen niederlassen, oder daß sie ein anderes Blatt des gleichen Triebes aufsuchen. Zu einer solchen Ortsveränderung sind alle Häutungsstadien der 2. Generation befähigt. Am meisten wurden sie vom II. Stadium vorgenommen. Die aus dem Familienverbande ausgetretenen Einzelgänger wachsen dann gesondert heran. Die Abwanderung umfaßt nur etwa 10 % der Jungen; Platzmangel allein kann nicht schuld sein, da auch aus kleinen Kolonien Tiere abwandern. Eher ist es ein Wanderinstinkt, der die Ausbreitung der Art innerhalb des Baumes fördert. Eine Aufsplitterung der Nachkommenschaft in 2—4 Gruppen kann aus-

nahmsweise auch dadurch entstehen, daß die Fundatrix ihre Lege- und Saugtätigkeit am ersten Ort unterbricht, die dort festsitzenden Töchter zurückläßt und auf einem benachbarten Blatt eine neue Teilkolonie gründet und diesen Wechsel später wiederholt. Ein Abwandern der Fundatrix trat z. B. ein, als bei dem von ihr und 20 Jungen besetzten Blatt der Stiel halb abgeknickt wurde. Die Jungen befanden sich auch nach 5 Tagen noch am alten Ort; die Fundatrix hat anscheinend ein besonders feines Reaktionsvermögen auf Änderungen in der Zusammensetzung des Nahrungssafes. Die Kolonien der 2. Generation sind anfangs noch wenig auffallend; später werden die besetzten Triebe und die darunter befindlichen Blätter schon von weitem durch den reichlichen Honigtau und das weiße Mehl gekennzeichnet. Die kleinen Gruppen werden bei schönem Wetter von Ameisen besucht. Gleichzeitig verweilt meist nur eine Ameise bei einer Blattlauskolonie. Durch das Wegschleudern der Exkrementkügelchen vom After, bei hochgehobenem Abdomen, resultiert eine beträchtliche Streuung, umso mehr, als die Blattläuse in der Kolonie meist unregelmäßig nach allen Richtungen orientiert sind. Befindet sich gerade unterhalb der Kolonie in kurzer Distanz ein Blatt, so fängt es die meisten Tröpfchen auf. Fallen diese aber erst weiter unten auf Blätter, so werden sie infolge des Abstoßungswinkels weit zerstreut und es geht länger, bis sich ein zusammenhängender Honigtaubelag bildet. Nach etwa 12 Tagen sind ausgewachsene Tiere der 2. Generation vorhanden, alles Ungeflügelte.

Die Fundatrix unterscheidet sich von ihren erwachsenen Jungen vor allem durch die stärker abgerundete Form, durch den charakteristischen Körperglanz und das Fehlen der Wachsaußcheidungen. Die Farbe der Stammutter ist gelblichgrün bis oliv, diejenige der Töchter etwas dunkler, grasgrün bis blaugrün. Häufig gruppieren sich die Nachkommen exzentrisch um die nahe dem Mittelnerv sitzende Mutter herum (Abb. 1).

Mit der 2. Generation setzt die *fundatrigene Reihe* ein, wo zu man alle sich parthenogenetisch vermehrenden Nachkommen der Fundatrix auf dem Hauptwirt rechnet. Sie stellen gewissermaßen Wiederholungen der 2. Generation dar und verursachen die starke Vermehrung im Vorsommer.

Tafel 1

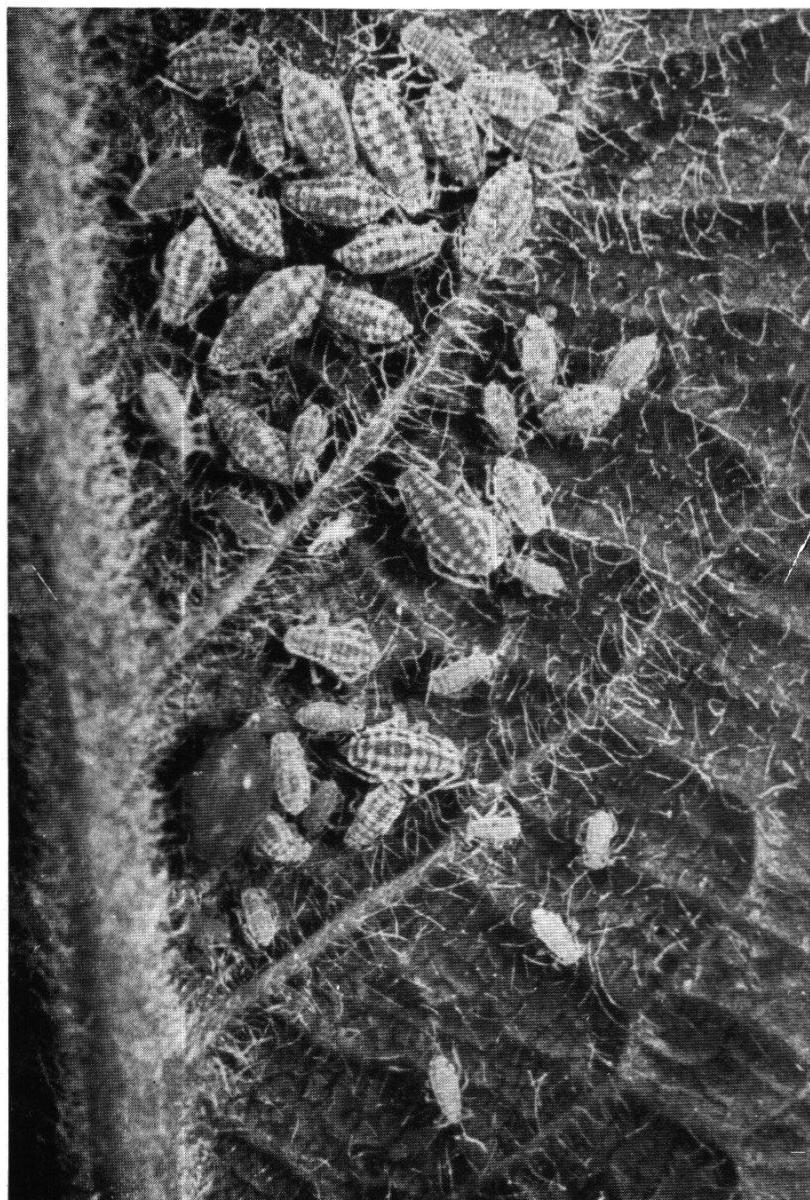
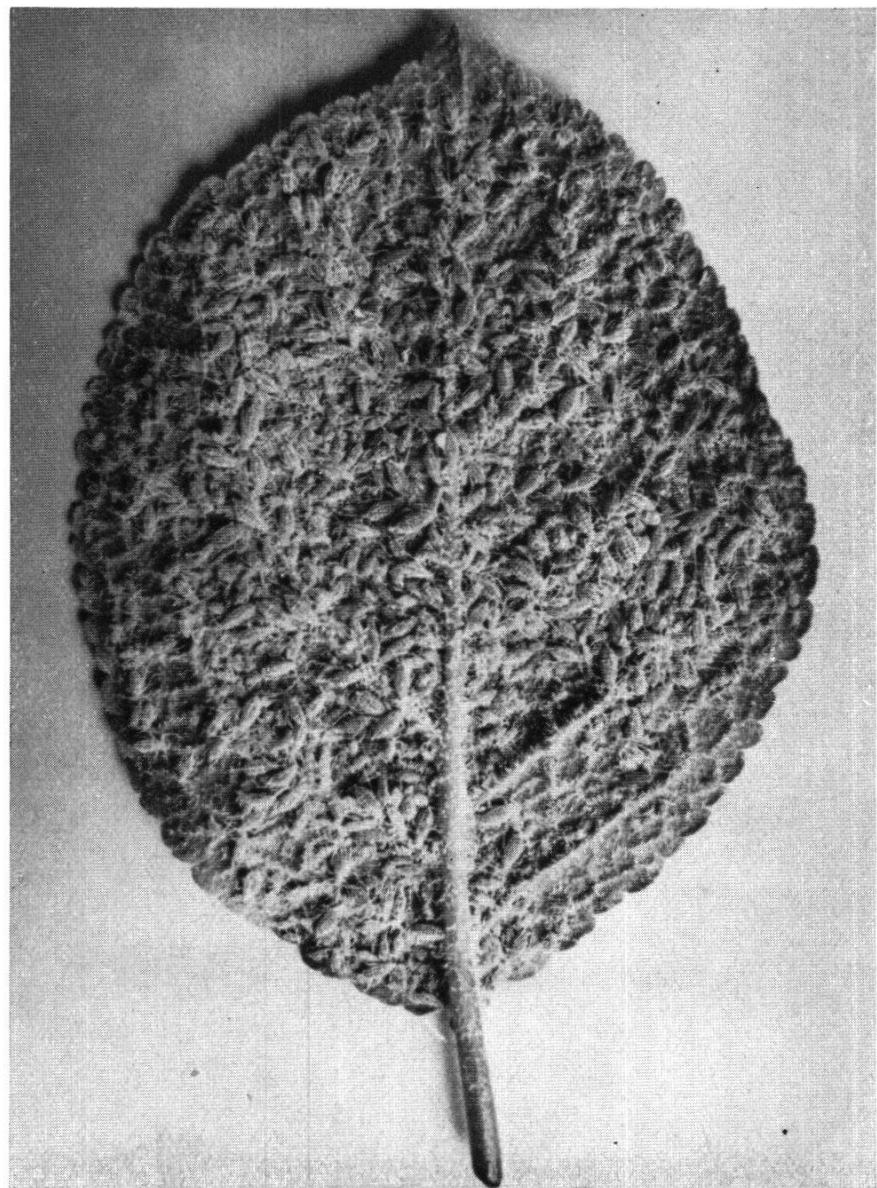


Abb. 1. Fundatrix mit Nachkommen, I.—IV. Stadium,
auf der Unterseite eines Zwetschgenblattes.
5. Mai 1934.

Tafel 2



10 mm

Abb. 2. Dichtbesetzte Unterseite eines Reineclaudeblattes.
Ungeflügelte der 2., 3. und 4. Generation.
11. Juni 1934.

In den weiteren Generationen von *Hyalopterus arundinis* können nun, wie bei vielen anderen Blattläusen, sowohl ungeflügelte als auch geflügelte Formen auftreten, die gleich wie die 2. Generation parthenogenetisch entstehen und sich in gleicher Weise fortpflanzen.

Die nachfolgende Übersicht veranschaulicht die Aufspaltung in ungeflügelte und geflügelte Reihen, wie sie von der 3. Generation an eintritt. Bei *Hyalopterus arundinis* treten im schweizerischen Mittellande vor der dritten Generation nie Geflügelte auf.

| Stadium | Häutung | Ungeflügelte Entwicklungsreihe | Geflügelte Entwicklungsreihe |
|---------|---------|--------------------------------|------------------------------|
| I | | Junglarve (I) | |
| II | 1. | Larve II | |
| III | 2. | Ungef. Stad. III | Pronymphe |
| IV | 3. | Ungef. Stad. IV | Nymphe |
| V | 4. | Ausgewachsene Ungef. | Geflügelte=Imago |

3. Die weiteren Generationen auf *Prunus* (Ende Mai bis Juli).

Die frühesten Junglarven der 3. Generation beobachtete ich bei Zürich 1934 am 8. Mai, 1935 am 20. Mai. Das Einsetzen der 3. Generation in den gegen 50 Individuen zählenden Einzelkolonien erfolgt allmählich, nimmt dann aber rasch zu mit der sich vergrößernden Zahl der ausgewachsenen Mütter. Die meist ebenfalls noch anwesende Fundatrix fährt indessen fort, ihre letzten Jungen abzulegen, sodaß Junglarven aus 2 verschiedenen Generationen nebeneinander vorhanden sind. Ein immer größerer Teil der Blattunterseite wird besetzt. Die Larven der 3. Generation bilden den äußersten Kranz. Auch unter den Individuen der 3. Generation gibt es solche, die das Ursprungsblatt verlassen und auf benachbarte Blätter, meist jüngere am gleichen Triebe, abwandern. So kann sich von der Stammkolonie aus die Infektion bald auf sämtliche Blätter eines Zweiges ausdehnen. An den jüngsten Blättchen der Triebenden kann ein dichter Massenbefall die Blattränder zum Einschlagen bringen. In diesem Zeitpunkt kommen überhaupt die relativ

stärksten Blattdeformationen vor. Die größeren Blätter dagegen werden in ihrer Form nicht verändert oder erleiden nur Verbiegungen der Längsachse. Das Blatt, das an der Unterseite die Fundatrixkolonie trägt, kann anfangs Juni einige (bis 8) dm von der Triebspitze entfernt sein. Meist sind dann am gleichen Zweige 2—3 dem Ursprungsblatt benachbarte, sowie einige der terminalen Blätter befallen. Die dazwischen gelegenen Blätter werden erst in der Folgezeit besiedelt. Die ersten, auf ihrer ganzen Unterseite dichtbesetzten Blätter, fand ich am 12. Mai 1934, sowie Ende Mai 1935 (Abb. 2).

In der 3. Generation treten neben Ungeflügelten auch Geflügelte auf. Mitunter gibt es Kolonien, wo die Geflügelten erst im Verlaufe der 4. Generation erscheinen. Als erste Erscheinungsdaten von Nymphen inmitten dichter Kolonien an *Prunus*-blättern notierte ich: 18. 5. 34 und 12. 6. 35 und von Geflügelten: 22. 5. 34 und 15. 6. 35. Die Zahl der entstehenden Geflügelten nimmt von diesen Daten an zu. Pronymphen und Nymphen sind in den dichten, stark bestäubten Kolonien nur schwer zu erkennen; dagegen fallen die Geflügelten mit ihren zuerst weißen, bald aber durchsichtigen, violettschillernden Flügeln auf. Die frischgehäuteten Geflügelten saugen am Ort ihrer letzten Häutung neben der abgestreiften Nymphenhaut, wo sie in etwa 15 Minuten ihre Flügel ausglätten. Nach 24 Stunden zeigen Kopf und Thorax den verstärkten, schwarzen Chitinpanzer und bald treten auch die Wachsausscheidungen auf. Die Häutung der Nymphen zu Geflügelten erfolgte auch in leeren Gläsern, in die ich am 20. Juni 1934 ein Dutzend Nymphen übertragen hatte; es wurden dort auch 2 Junge abgelegt. Die meisten Geflügelten sind nach 24 Stunden flugfähig.

Alle Geflügelten der 3. Generation sind Wanderformen (*Migrantes alatae*), die den Hauptwirt verlassen, um im Verlaufe ihres Wanderfluges (Migration) Schilfblätter zu finden. Dort lassen sie sich nieder und gründen Kolonien, die sich mehrere Generationen hindurch erhalten. Viele Geflügelte erreichen aber ihr Ziel nicht und gehen zugrunde. Die Migration von *Hyalopterus arundinis* setzt später ein als diejenige der Pflaumenblattlaus *Anuraphis helichrysi*. Das Abwandern der Geflügelten erfolgt entweder spontan oder infolge von Erschütterun-

gen der Blätter. Der Wind unterstützt die Flugbewegung. Die im Laboratorium bei absolut ruhiger Luft verfolgte Flugbahn zeigt, daß die Blattläuse aus eigener Kraft eine ansehnliche Flugfähigkeit besitzen. Läßt man sie z.B. einzeln von einem hochgehaltenen Pinsel, der durch leichten Schlag mit dem Finger erschüttert wird, abfliegen, so bewegen sie sich in wirbelndem, spiralingem Flug zum Fenster. Die Distanz von 1 m legen sie in 3—4 Sekunden zurück, wobei die Flugbahn meist etwas ansteigt. Desgleichen fliegen sie auf eine elektrische Lichtquelle zu.

Die Geflügelten der 3. und folgenden Generationen, die bis in den August hinein auf *Prunus* entstehen, lassen sich auch im künstlichen Zuchtversuch nicht zum Verbleiben und zur Koloniebildung auf *Prunus* zwingen, ihr Wirtswechsel ist demnach ein obligatorischer. Wenn bei *Hyalopterus arundinis* deshalb von «fakultativem Wirtswechsel» gesprochen wird (Weber 1930; S. 413), so ist dies nur in dem Sinne richtig, daß Ungeflügelte auf dem Hauptwirt zurückbleiben und der Befall deshalb mit dem Wegfliegen der Geflügelten nicht aufhört. Mit dem Einsetzen der Migration findet wohl eine Abnahme der Befallsintensität an *Prunus* statt, aber kein völliges Erlöschen. Da diese Geflügelten auf *Prunus* nicht zur Neugründung von Kolonien schreiten können, kommen sie für die direkte Ausbreitung der Art von einem Pflaumenbaum zum andern nicht in Frage. Nur die zurückbleibenden Reihen von Ungeflügelten führen den Befall an Pflaumenblättern weiter und können im Laufe des Sommers auch neue Partien der Baumkrone besiedeln.

Nach meinen Feststellungen wurden 1934 geflügelte Migranten vom 30. Mai bis anfangs August, 1935 erst vom 15. Juni an gebildet. An der Erzeugung dieser Geflügelten beteiligten sich die Generationen 3—8 (vielleicht bis 10). In keiner dieser Generationen entstanden jedoch lauter Geflügelte; zuerst waren noch mehr als die Hälfte der Nachkommen Ungeflügelte, später waren oft mehr als 50 % Geflügelte.

Die Aufeinanderfolge der vielen fundatrigenen Generationen der Mehlig Pflaumenblattlaus bedeutet nicht eine geradlinige Zunahme der Befallsintensität an Pflaumenbäumen; sie zeigt vielmehr an ein und demselben Zweig einen gesetzmäßi-

gen Verlauf. Voraussetzung für Zunahme oder Abklingen der Befallsstärke ist vor allem das Vorhandensein oder Fehlen junger Triebe mit frischen Blättern.

Während des Sommers können immer wieder folgende Stufen der Koloniebildung beobachtet werden:

A. *Neuansteckung* von Blättern, meist nahe der Triebspitze, durch zugewanderte Jugendstadien oder ausgewachsene Ungeflügelte aus andern Kolonien des gleichen Baumes oder eines andern, dessen Krone übergreift.

B. *Wachsen der Kolonie*, bis evtl. die ganze Blattunterseite dicht mit Blattläusen bedeckt ist. In solchen übervölkerten Kolonien nimmt die Zahl der Pronymphen und Nymphen stark zu. Blatt und Zweig sind weiß bestäubt vom ausgeschiedenen Wachs, das wie auch die abgestreiften Häute auf den Honigtau-ausscheidungen auf den Blattoberseiten kleben bleibt (Abb. 3). Dazu kommen Rußtaupilze, die im Gegensatz zum weißen Mehlablag dem Regen widerstehen.

C. *Intensive Abwanderung* aus übervölkerten Kolonien erfolgt einerseits durch Ungeflügelte nach den verschiedensten Richtungen; man findet sie auch am Stämme und auf der Erde. Es können also nicht nur neue Teile des gleichen Baumes, sondern auch benachbarte Bäume auf diesem Wege neu besiedelt werden. Eine weitere Ursache für die Bevölkerungsabnahme in der alten Kolonie ist das Wegfliegen der Migranten. Zwar wandern auch etwa Pronymphen und Nymphen zu Fuß vom übervölkerten Pflaumenblatt weg, die Hauptmenge derselben bleibt aber bis nach der letzten Häutung zurück und erst die Geflügelten verlassen als die letzten das einstmals dichtbesetzte Blatt, das sich zur Wiederbesiedelung nicht mehr eignet. So kann man während des Sommers an Pflaumenbäumen oft nebeneinander die beiden charakteristischen Befallstypen antreffen: dicht besetzte Kolonien mit vorwiegend ungeflügelten Blattläusen und aufgelockerte, im Rückgang befindliche Kolonien, vorwiegend Nymphen und Geflügelte (Abb. 4).

Nicht immer waren im späteren Sommer noch lebende *Hyalopterus* - Individuen an Bäumen zu finden, die deutliche Spuren eines Befalles in den vorausgegangenen Monaten er-

Tafel 3

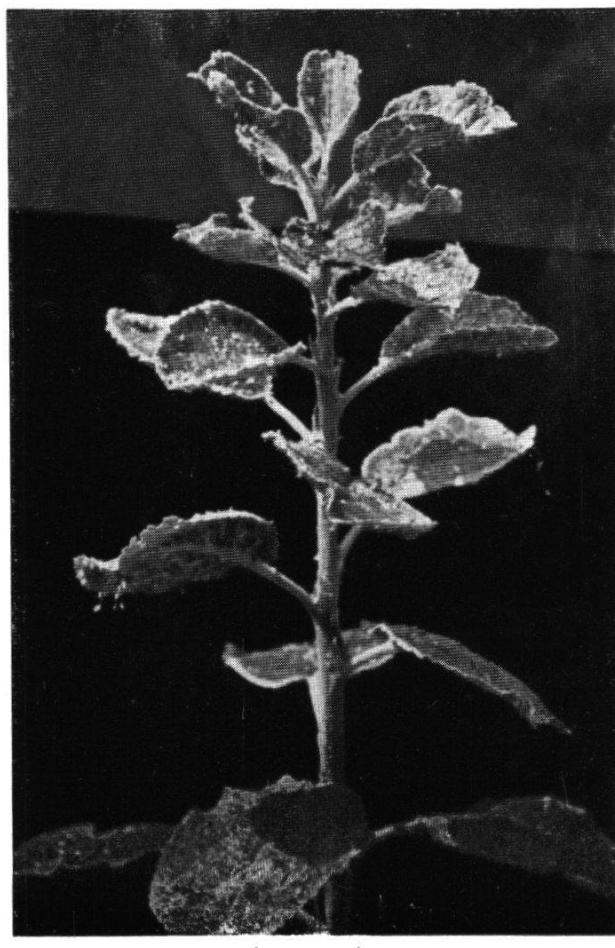
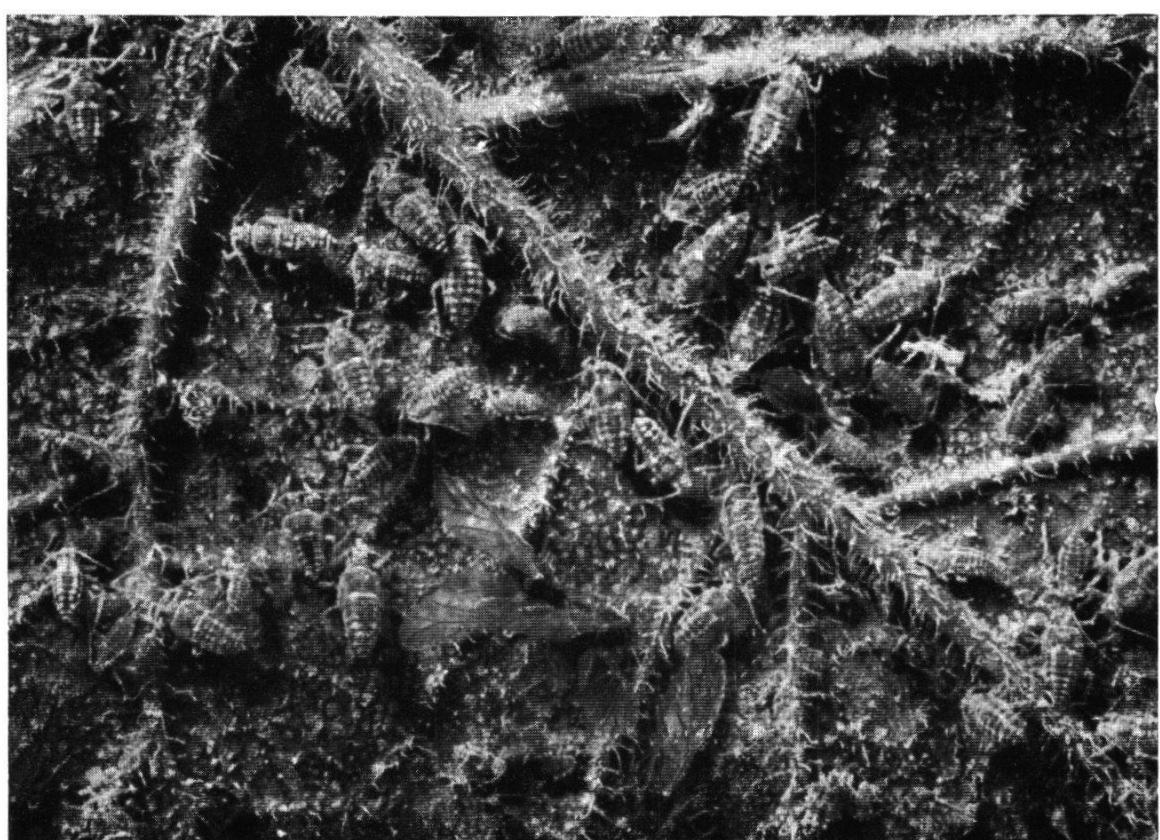


Abb. 3. Typisches Bild eines stark befallenen *Prunus*-Triebes.
16. Juli 1935.

Abb. 4. Nymphen und frisch gehäutete Geflügelte (nur noch vereinzelt Ungeflügelte) auf einem vorher stark befallenen Zwetschgenblatt.
16. Juni 1934.



10 mm

Tafel 4

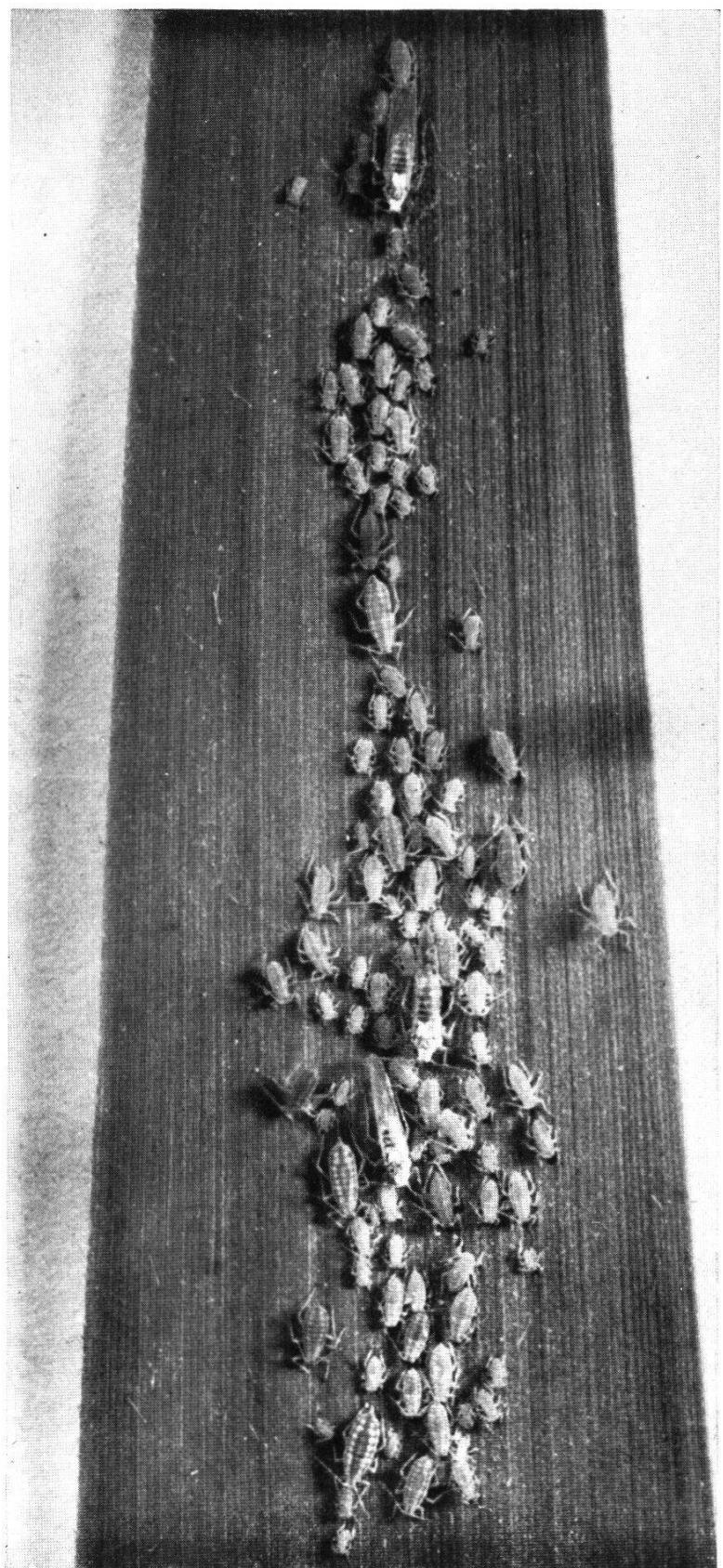


Abb. 5. Kolonien auf einem Schilfblatt.
Migranten und ihre Nachkommen, darunter einige rote.
11. Juni 1934.

kennen ließen. Besonders an alten, saftarmen Pflaumenbäumen konnte ich ein solches Erlöschen des Befalles wiederholt feststellen. Dagegen bieten junge, bis 10jährige Bäume, besonders solche in Baumschulen, reichlich Gelegenheit, die lückenlose Entwicklung der ungeflügelten Reihe bis in den Oktober hinein zu verfolgen. Dabei überschneiden sich allerdings die Generationen weitgehend, sodaß auf einem einzigen Blatt unter Umständen Angehörige von 3—4 verschiedenen Generationen nebeneinander leben. Geflügelte werden auch im Herbst noch auf den Pflaumenblättern gebildet, aber es sind jetzt nicht mehr die virginoparen Migranten, die auf Schilf überfliegen, sondern Mütter von Geschlechtsweibchen, von denen in einem folgenden Kapitel die Rede sein soll.

Niedrige Herbsttemperaturen (im Oktober) verlangsamen die Entwicklung, bis dann mit Einbruch der Winterkälte auch die letzten Vertreter der ungeflügelten Reihe auf *Prunus* absterben. Ein Überwintern der *Virgines* im Freien war in meinem Beobachtungsgebiete nie festzustellen. Im Gewächshaus ließen sich dagegen die parthenogenetischen Ungeflügelten auch während der Wintermonate weiterzüchten.

4. Der Überflug auf Schilf.

Auch im schweizerischen Mittellande wandern die geflügelten Migrantes von den *Prunus*blättern auf Schilfpflanzen, die an sumpfigen Stellen und an den Ufern von Bächen, Flüssen und Seen verbreitet sind. Die Vegetationsperiode des Schilfrohres beginnt nur wenig später als diejenige von *Prunus*. Die ersten frischen Schilftriebe erscheinen um Mitte April (Zürich 12. 4. 34 und 18. 4. 35). Solange auf *Prunus* nur Ungeflügelte der 1.—3. Generation vorhanden sind, finden sich auch keine Mehlgelben Pflaumenblattläuse an den Schilfpflanzen. Die ersten auf Schilf angeflogenen Migranten von *Hyalopterus arundinis* fand ich 1934 am 21. Mai und 1935 am 7. Juni. Daß die Schilfblätter auch schon früher zur Besiedelung geeignet wären, zeigte ein Versuch von 1934. In Warmhauszuchten aus Eiern erhielt ich *Prunus*geflügelte 2 bis 3 Wochen vor ihrem Auftreten im Freiland. Ich übertrug sie am 1. und 2. Mai auf Schilfpflanzen im Freien und erreichte normale Schilfkolonien. Meine Beob-

achtungen führten mich zur Feststellung, daß der Erstbefall von Schilf stets durch angeflogene Migranten erfolgt. So werden z. B. auch Schilfstauden, die weit im Wasser draußen stehen, frühzeitig besiedelt. Dafür spricht übrigens auch der Umstand, daß in der letzten Herbstgeneration nahezu alle Schilfblattläuse zu Geflügelten werden und vom Schilf wegfliegen. Eine Überwinterung auf den verdorrten Schilfstauden war nicht festzustellen. Es ist somit jedes Jahr eine Neubesiedelung der Schilfpflanzen notwendig, wie ich 1932—35 immer wieder beobachten konnte. Da migrierende Geflügelte auf *Prunus* von der 3. Jahresgeneration an bis in den August hinein erzeugt werden, dauert der Anflug auf Schilf 2—3 Monate an. Das Maximum des Anfluges (1934 in der ersten, 1935 in der zweiten Junihälfte) stimmt zeitlich mit der stärksten Entwicklung der *Prunus*-kolonien überein. Die spätesten erfolgreichen Übertragungen von *Prunus* auf Schilf gelangen mir 1934 noch am 10., 16. und 23. August. Dagegen waren die Geflügelten nie zwangsweise zur Ansiedlung auf *Prunus* zu veranlassen, weder durch Rückversetzung der schon an Schilf angeflogenen Tiere (24. 5., 2. und 16. 6. 35), noch durch Einbinden von *Prunus*-kolonien in Zuchtsäcke (18. 5. und 15. 6. 34), wodurch die Migranten am Wegfliegen verhindert wurden.

Die Migranten sind Fundatrigenien. Auf dem Zwischenwirt werden sie zu Gründerinnen der *virginogenen Reihen*. Die Jungen der auf Schilf ausgewanderten Geflügelten bezeichnet man als 1. *virginogene* Generation.

Die Flugtätigkeit ist bei Sonnenschein besonders rege. Er-schüttert man einen *Prunus*-zweig mit Nymphen und Geflügelten, so fällt ein Teil der frisch gehäuteten Geflügelten zu Boden; die 1—2 Tage alten Geflügelten aber erheben sich einige Meter in die Höhe und fliegen in verschiedene Richtungen in wirrem Durcheinander davon. Man kann sie einige Sekunden lang mit dem Auge verfolgen, besonders wenn die Flügel in den Sonnenstrahlen glänzen. Weht der Wind, so bestimmt dieser die Flugrichtung und vergrößert die Geschwindigkeit. Da wo Schilf weit entfernt von *Prunus* wächst, konnte ich feststellen, daß die Mehlige Pflaumenblattlaus, zweifellos mit Hilfe des Windes, kilometerlange Distanzen im Fluge überwinden kann (Scha-

chenebene bei Aarau, St. Gallische Rheintalebene). Börner (1922 S. 30) wies nach, daß *Hyalopterus arundinis* auf Schilf der Inseln Memmert und Helgoland vorkommt, während dort *Prunus* fehlt. Die Geflügelten mußten vom Festland her über eine 50 km lange Strecke angeweht worden sein. Nirgends im schweizerischen Mittellande habe ich größere Schilfbestände ohne Ansiedlung von *Hyalopterus* gefunden; allerdings war die Befallsstärke an verschiedenen Stellen und in verschiedenen Jahren sehr ungleich. Meist waren die Schilfpflanzen, die in der Hauptwindrichtung standen, zuerst und am stärksten befallen. In dichtem Schilfbestand wirkt demnach die dem Wind exponierte Seite als auffangende Wand. Aber auch auf einzelstehenden Schilfpflanzen lassen sich Migrantes nieder. Viele der auf *Prunus* entstandenen Geflügelten werden jedoch zugrunde gehen, bevor sie ihr Endziel erreichen, sei es infolge ungünstiger Witterung oder weil sie keine Zwischenwirtspflanzen aufzufinden vermögen. Um Einblick in das Orientierungsvermögen der Geflügelten zu gewinnen, ließ ich am 8. 6. 1934 zahlreiche Migrantes einzeln in 1 m Distanz vom Fenster abfliegen. Alle wirbelten direkt gegen das Fenster zu und ließen die innerhalb der Scheiben aufgestellten *Prunus*- und Schilfpflanzen unbeachtet. Vorerst war also die Orientierung nach dem Licht viel stärker als diejenige nach der Nahrung. Auch die zufällig an Schilfblättern gelandeten Tiere flogen bald weiter an die Fensterscheibe. Erst in den folgenden Tagen stellte es sich heraus, daß ein kleiner Teil der Versuchstiere nachträglich doch die Schilfblätter aufgesucht und sich hier zur Koloniegründung niedergelassen hatte, während an den *Prunuspflanzen* keine zu finden waren. Ähnliche Versuche, die in verdunkelten Räumen durchgeführt wurden, zeigten, daß auch elektrisches Licht anlockend wirkt und daß in völliger Dunkelheit ein direkter Anflug auf Schilf nicht stattfindet. Es fiel mir im Freien auch auf, daß diese Migranten besonders häufig auf weiße Gegenstände (Laboratoriumsmantel, gekalkte Mauern) anfliegen, während sie in nächster Nähe befindliche Schilfpflanzen im Beginne des Fluges kaum beachten. Selbst wenn man Schilfstauden direkt neben Geflügelte auf welkenden *Prunusblättern* stellt, so finden nur wenige und diese auf Umwegen nach 1—3 Tagen den Nebenwirt. So blieb eine

Schilf-Topfpflanze, die zwischen zwei größere Zwetschgenbäume gestellt wurde, während vieler Tage unbefallen, da die Geflügelten von den höher gelegenen *Prunus*blättern horizontal oder in ansteigender Richtung wegflogen. Erst später stellte sich ein Befall ein.

Aus diesen Beobachtungen geht hervor, daß in den von *Prunus* wegfliegenden Migranten zuerst das Flugbedürfnis vollkommen über die Orientierung nach dem Schilf dominiert; deshalb gelingt es nur selten, junge Geflügelte durch künstliche Übertragung mit dem Pinsel auf Schilfblättern sofort seßhaft zu machen; meist fliegen sie bald wieder weg. Findet die Übertragung jedoch unter Abschluß durch Zuchsack oder Glashölzchen statt, so wird ein Teil der Geflügelten nach einer Zeit des Umherirrens (einige Stunden bis 2 Tage) schließlich sich doch an den Blättern dauernd festsetzen. Ausnahmsweise gelang auch die dauernde Besiedelung von Schilf mit Nymphen, die von *Prunus* auf Schilf gebracht wurden, indem die daraus hervorgehenden Geflügelten an Ort und Stelle zur Ablage ihrer Nachkommen schritten. Im Verlaufe der Migration werden zuweilen Zwischenlandungen von wenigen Minuten vorgenommen. Am 14. 6. 34 fand ich eine *Hyalopterus*-Migrans auf einem Blatt von *Betula pendula* ausruhend. Nicht weit davon stand an dem Bach Schilf. Die nächsten befallenen Pflaumenbäume waren einige hundert Meter entfernt. Desgleichen sah ich auch auf Schilf zuweilen Geflügelte anderer Blattlausarten für kurze Zeit verweilen, ohne zu saugen.

5. Die Koloniegründung auf Schilf.

Ist die *Migrans alata* auf Schilf angekommen, so sucht sie eine günstige Blattstelle zum Saugen und zur Ablage der Jungen. Im Gegensatz zum *Prunus*blatt, das auf der unteren Blattspalte die Blattläuse beherbergt, können an der Schilfpflanze beide Blattflächen zur Ansiedlung dienen. Die ersten Geflügelten findet man vorzugsweise blattoberseits an aufrecht stehenden und an noch nicht völlig entfalteten Schilfblättern; ferner seltener blattunterseits an etwas älteren, seitlich abstehenden Blättern. Die ältesten bleiben meist dauernd frei. Von den Geflügelten wird die Blattmitte dem Spitzenteil und den Rand-



10 mm

Abb. 6. Vier nahe beieinander angesiedelte
Migranten, mit ihren Nachkommen ein
dichtes Befallszentrum bildend.
16. Juni 1934.

Tafel 6

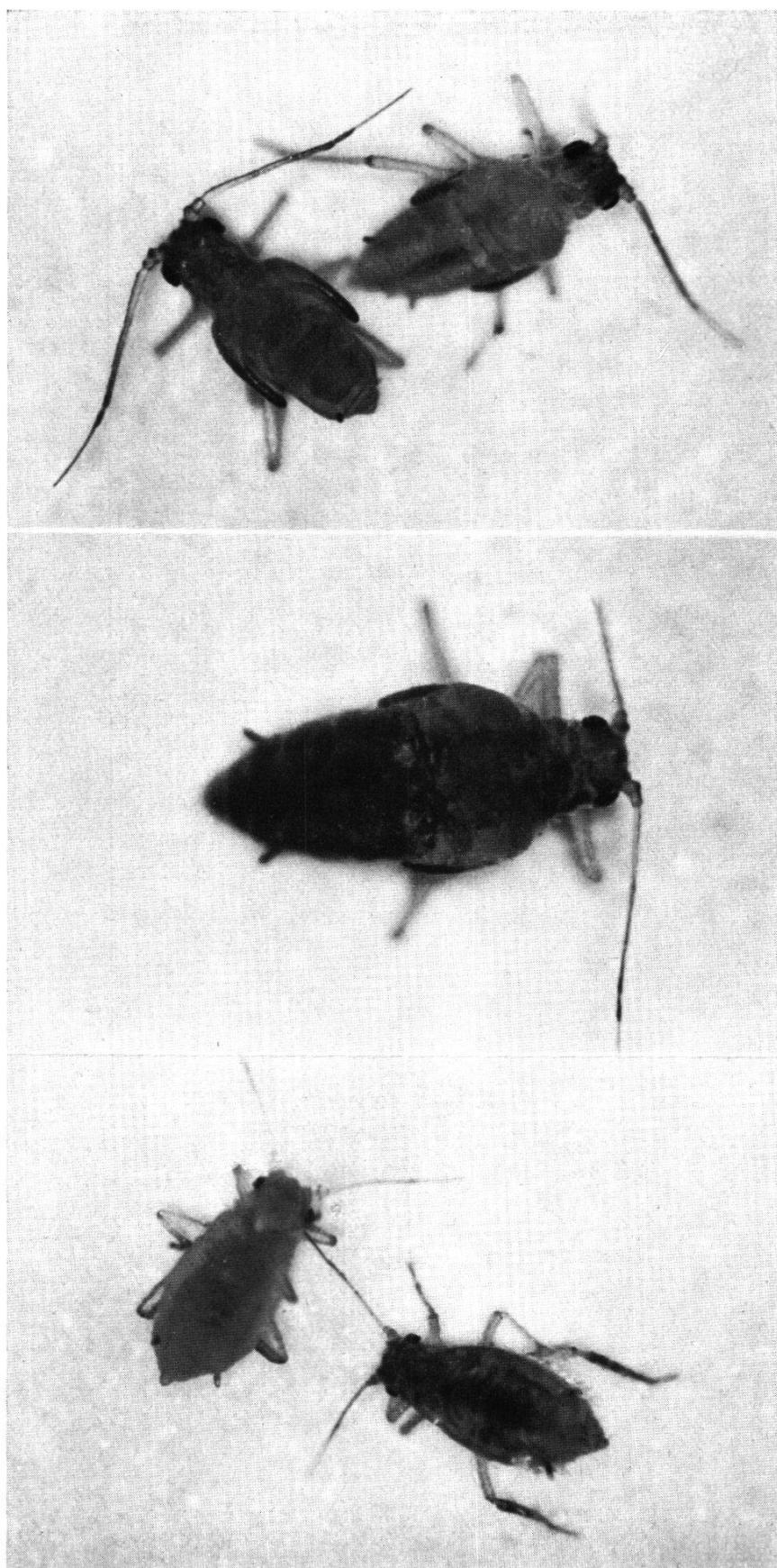


Abb. 7. Männliche Nymphen von Schilf.
15. Oktober 1934.

Abb. 8. Nymphe einer roten Schilf-Gynoparen.
15. Oktober 1934.

Abb. 9. Ovipare Weibchen.

partien vorgezogen; nach dem Festsaugen steht die Körperachse parallel zu den Längsnerven, der Kopf gegen die Blattbasis gerichtet (Abb. 5). Bald nach der Ankunft entstehen namentlich an Kopf und Brust starke, weiße Wachsausscheidungen. Auffallend ist auch ein Ring von weißem Wachsstaub, der sich auf dem Blatt um die Geflügelte herum schon nach 24 Stunden bildet und wahrscheinlich bei Drehungen um die Einstichstelle herum zustande kommt. Wenn man die Geflügelte mit einem Pinsel am Abdomenende wiederholt stört, so führt sie solche Drehungen aus. Dieser Wachskreis entsteht nicht allein bei Geflügelten, aber er ist hier besonders deutlich; ich fand ihn auch bei einzellebenden, fast oder ganz ausgewachsenen Ungeflügelten. Die Menge des abgefallenen Mehles ist ein ungefährer Maßstab für die bisherige Dauer der Ortsansässigkeit. Bei der Koloniebildung wird der Ring verwischt, indem der Staub an den Jungen haftet und verschleppt wird. Schließlich wird die ganze Fläche gleichmäßig weiß bepudert und bleibt es zuweilen noch, nachdem die Tiere verschwunden sind.

Nicht selten findet man auf dem gleichen Blatt mehrere Geflügelte (Abb. 6); dicht daneben können andere Blätter blattlausfrei sein. Am 21. 6. 35 fand ich am Rande eines Schilfdickichts in nur 50 m Entfernung von stark befallenen Pflaumenbäumen mit reicher Geflügeltenproduktion folgende Maximalzahlen pro Blatt:

Blatt A: 98 Geflügelte oberseits.

Blatt B: 14 Geflügelte oberseits; 71 Geflügelte unterseits.

Blatt C: 60 Geflügelte oberseits.

Desgleichen zählte ich am 13. Juli 1935 in der Umgebung von Aarau häufig 50 Geflügelte pro Schilfblatt, aber auch hier blieben dicht daneben andere Schilfblätter ganz frei von Blattläusen. Auch bei künstlicher Infektion von Schilfblättern unter Glasglocke setzten sich oft mehrere Geflügelte nahe zusammen auf das gleiche Blatt, sodaß sie einander fast berührten, während sich auf anderen Blättern keine einzige niederließ. Es liegt nahe, anzunehmen, daß ein Geselligkeitstrieb die Geflügelten zusammenführt, wie das auch bei der Ansiedelung von wandernden Ungeflügelten auf *Prunus* zu konstatieren ist. Bei Störungen und Übervölkerung kommt es vor, daß einzelne Geflü-

gelte ihre erste Saugstelle verlassen, auch wenn schon Junge um sie herum sitzen; andere, besonders solche blattoberseits, werden auch etwa durch Regen oder Wind weggeführt.

6. Die Generationsfolge auf Schilf.

A. *Die erste Schilfgeneration.* Kurz nach der definitiven Ansiedelung der Geflügelten auf Schilf wird das erste Junge geboren. Vorheriges Saugen an der Schilfpflanze ist aber dazu nicht unbedingt erforderlich. Denn auch solche Geflügelte, die ich kurz nach der Häutung vom Pflaumenblatt wegnahm und in ein leeres Gläschen einschloß, gebaren ein Junges. Im Tag werden auf den Schilfblättern kurz nach der Ankunft 3—4, später weniger Junge pro Geflügelte geboren. Im ganzen produziert die *Migrans alata* 30—35 Junge und bleibt nach meinen Zuchtversuchen bis 37 Tage am Leben. Die Junglarven beginnen gleich neben der Mutter zu saugen; sie stellen sich gleichfalls in die Längsrichtung des Blattes, so daß die Einzelkolonie eine bestimmte, kolonnenartige Anordnung bekommt. Sitzen jedoch die geflügelten Mütter nahe beieinander, so bleibt für die Jungen wenig Platz und sie geraten durcheinander. Die Junglarven häuten sich meist an der ursprünglichen Saugstelle. Die älteren Stadien nehmen gelegentlich kleine Ortsveränderungen vor und suchen etwa ein benachbartes Blatt auf. Während die Geflügelte in den ersten Tagen nach ihrer Ankunft auf dem Schilf ihr Flugvermögen noch besitzt, kann sie nach der Geburt einer größeren Zahl von Jungen (z. B. 9) nicht mehr wegfliegen. Verändert sie dennoch die Saugstelle, z. B. wegen Übervölkerung, so geschieht es zu Fuß, doch entsteht der charakteristische Wachskreis nach der Ortsveränderung nicht ein zweites Mal. Weitaus die Mehrzahl der von den geflügelten Migranten erzeugten Jungen wächst zu Ungeflügelten heran. Wenn ein Schilfblatt Kolonien sowohl ober- wie unterseits trägt, so hat in den meisten Fällen die Besiedelung beider Blattseiten durch verschiedene Geflügelte stattgefunden. Die Grüppchen oberseits, besonders an den noch aufgerichteten Blättern, verschwinden häufig, z. B. nach heftigen Gewitterregen. Die Unterseite hat eine rauhere Fläche und bietet besonders an den stark abgeborgenen Blättern den Kolonien besseren Schutz.

Im Vergleich mit den Generationen auf *Prunus* sind die Schilfblattläuse im allgemeinen etwas schlanker und kleiner. Ihre segmentalen, doppelreihigen Wachstupfen sind eher punktartig, bei den *Prunus*-Ungeflügelten dagegen bilden sie deutliche Häufchen. Während alle virginoparen Formen auf *Prunus* die gleiche typische grünliche Färbung mit weißer Überstäubung aufweisen, können die Schilfkolonien und selbst die Individuen innerhalb einer solchen ungleich gefärbt sein. Diese Virginogenen zeigen Farbnuancen von dunkelgrün bis gelblichgrün und gelb, letzteres besonders auf welkenden, vergilbten Blättern. Aber auch auf völlig frischen, dunkelgrünen Schilfblättern fand ich ausnahmsweise (13. Juli 1935) einzelne rein-gelbe Individuen. Mediodorsal zieht sich in der Längsrichtung häufig ein dunkelgrüner Streifen. Auf den Schilfblättern gibt es auch «rote» Blattläuse, die inmitten ihrer grünen oder gelblichen Geschwister auftreten und mit ihnen stark kontrastieren. Es handelt sich dabei um eine bei Blattläusen nicht seltene Erscheinung (z. B. Börner, 1932; S. 559). Bei *Hyalopterus arundinis* variiert diese abweichende Färbung von rötlich bis blau-violett und ist schon an den Embryonen, wenn auch nur an einzelnen Körperpartien, sichtbar. Wir werden in einem besonderen Abschnitt auf diese roten Blattläuse, die in den *Prunus*-Generationen fehlen, zurückkommen.

B. Die weiteren virginoparen Schilfgenerationen.

Mit der Reife der ersten Geflügelten beginnt das Erscheinen der Junglarven der 2. Schilfgeneration. Die frühesten diesbezüglichen Beobachtungsdaten sind: 5. 6. 1934 und 3. 6. 1935. Pro Tag werden von der Geflügelten 1—3 Junge geboren bis zu einer Gesamtzahl von 30—40. Die Kolonien dehnen sich nun rasch aus; da immer noch Geflügelte Nachkommen erzeugen, vermischen sich die Jugendstadien der 1. und 2. Schilfgeneration. Auf einzelnen Blättern steigert sich die Blattlausvermehrung nun zum eigentlichen Massenbefall, wenn auch die Befallsdichte selten so stark ansteigt wie auf *Prunus*; dicht mit Kolonien besetzte Schilfpflanzen fand ich in den Versuchsjahren von Ende Juni an bis Ende September, 1932 sogar bis Mitte Oktober. Ein schädigender Einfluß auf die ganze Schilfpflanze

oder auf die Schilfblätter ist selten sichtbar. Zuweilen konstatierte ich an oberseits stark besetzten Blättern ein Einrollen der Ränder nach oben, an der Blattspitze beginnend. Parallel mit dieser Erscheinung verfärben sich zuweilen solche Blätter vorzeitig, ebenfalls von der Spitze zur Blattbasis fortschreitend. An welkenden Schilfblättern ziehen sich die durch Abwanderung geschwächten Kolonien an die Blattbasis zurück; vereinzelte Tiere harren auch noch auf der gelb gewordenen Blattpartie aus. Gelegentlich werden zarte Schilftriebe besiedelt, doch bleiben die Blattläuse nur vorübergehend hier (August und September 1934). Die Honigtauauusscheidungen kommen an den schmalblättrigen Schilfpflanzen weniger zur Geltung als an den Pflaumenbäumen; Rußtauüberzüge fand ich keine an Schilf. Durch die aufeinanderfolgenden, ungeflügelten Schilfgenerationen werden nun nicht bloß die Blätter der gleichen Pflanze besiedelt, sondern es kann auch ein beschränktes Überwandern auf benachbarte Schilfpflanzen erfolgen, in dichtem Bestand auf Blätter, die mit den infizierten in direkte Berührung kommen, bei trockenem Boden auch durch Erklettern neuer Pflanzen. Gefördert wird aber die Blattlausausbreitung innerhalb eines Schilfareals besonders durch den Umstand, daß von *Prunus* her bis Mitte August immer neue geflügelte Migranten das Schilf anfliegen und hier Kolonien gründen. Ihre Zahl nimmt jedoch im Hochsommer deutlich ab.

Daneben besorgen auch *virginopare, nicht wirtswechselnde Geflügelte* («Sommergeflügelte») die Ausbreitung der Art von Schilf- zu Schilfpflanze. Diese letztgenannten Geflügelten kommen nur in kleiner Anzahl innerhalb ihrer ungeflügelten Geschwister vor, oft 1—2 Geflügelte unter 30—40 Geschwistern der 2. und 3. Schilfgeneration; nur in einer Kolonie entwickelten sich nahezu die Hälften der Jungen zu Nymphen. Von dem abweichenden Verhalten der vorletzten und letzten Schilfgeneration wird noch die Rede sein.

Die ersten auf Schilf gefundenen Nymphen notierte ich im Freiland am 12. 6. 34 und am 1. 7. 35; im Gewächshaus schon am 16. 5. 34 und am 5. 5. 35. Dann traten sie in vielen Schilfkolonien auf, bis zum Erlöschen der Schilfinfektion im Herbst. An verschiedenen Standorten und selbst am gleichen Fundorte

ermittelte ich am 7. August 1934 große Unterschiede; der Prozentsatz der Nymphen pro Kolonie schwankte von 0—35 %. Wie schon früher erwähnt, treten in der 1. Schilfgeneration solche nicht wirtswechselnde, virginopare Geflügelte nur ganz ausnahmsweise und höchstens 1—2 pro Nachkommenschaft einer *Migrans alata* auf (im Freien beobachtet am 15. Juni, 14. und 18. Juli, 1., 4. und 22. August 1934, ferner im Gewächshauszuchten am 19. Mai, als das 6. älteste Junge einer *Migrans* und am 29. Mai 1934). In den späteren Schilfgenerationen findet man sie häufiger, am meisten im Juli. Diese Geflügelten sind auch virginopar, aber sie gründen nur auf Schilf Kolonien, nicht auf *Prunus* (Infektionsversuche vom 23. und 24. Juli und 2. August 1934); sie dienen also ausschließlich der Ausbreitung auf dem Zwischenwirt. Eine diesen analoge, virginopare Form fehlt auf *Prunus*, obschon eine solche irrtümlicherweise von einigen Forschern vorausgesetzt wurde. Die geringe Zahl der auf Schilf produzierten Geflügelten ist bei weitem nicht mit der Menge der von *Prunus* herfliegenden *Migrantes* zu vergleichen. Das späteste Entstehen solcher Schilfgeflügelten beobachtete ich am 14. und 19. 9. 1932 in Zuchten, deren Ausgangsmaterial von Ascona (Tessin) stammte, im Jahre 1934 an Material anderer Herkunft am 20. August. Unter den auf Schilf herangewachsenen, nicht wirtswechselnden Geflügelten kommen auch *rote* (resp. *violette*) Individuen vor, die ihrerseits wieder rote Nachkommen erzeugen. Da auf *Prunus* nie rote Tiere entstehen, ist man ohne weiteres sicher, daß es sich in solchen Fällen ausschließlich um virginogene Schilfgeflügelte handelt. Desgleichen ist auch die Möglichkeit ausgeschlossen, daß diese Schilfgeflügelten (im Gegensatz zu den spätesten, noch zu besprechenden Generationen) zur Rückwanderung auf *Prunus* bestimmt wären, denn sie ließen sich in meinen Zuchtversuchen nie auf *Prunus*-blättern ansiedeln. Zudem findet man im Juli auf Pflaumenblättern keine durch Geflügelte hervorgerufenen Neugründungen von Kolonien.

Nach den obigen Ausführungen ist es verständlich, daß unter natürlichen Verhältnissen die Schilfkolonien, die man im Verlaufe des Sommers bis Ende August antrifft, nach ihrer Herkunft sehr verschieden sein können. Der größte Teil stammt

von den frühesten geflügelten Migranten ab, die schon Ende Mai von *Prunus* auf Schilf überflogen und die sich zum Teil in ausschließlich ungeflügelten Reihen durch viele Generationen hindurch (unter besonders günstigen Verhältnissen können es meiner Berechnung nach 8—10 sein) auf dem Schilf vermehrten. Dazu gesellen sich während der Sommermonate fortgesetzt neue wirtswechselnde Migranten, die von *Prunus* auf Schilf überfliegen und hier ihre ersten Jungen ablegen zu einer Zeit, wo dort bereits mehrere Generationen durchlaufen worden sind, und endlich ist auch noch mit den Nachkommen der nicht wirtswechselnden Schilfgeflügelten zu rechnen. Morphologisch können aber die Ungeflügelten, die von Migranten, ungeflügelten Virginogenien oder geflügelten Virginogenien abstammen, nicht auseinander gehalten werden, so daß es nur durch Zuchtversuche möglich war, Einblick in diese verworrenen Verhältnisse zu gewinnen.

Die Virginogenien können den Winter nicht auf Schilf überdauern. Es entstehen deshalb als Abschluß aller Schilfreihen schließlich geflügelte Formen, die den Rückflug auf *Prunus* ausführen. Die Zahl der Ungeflügelten in den Schilfcolonien nimmt infolgedessen von Ende August an stark ab, der Schilfbefall geht zurück, wenn auch an der Unterseite älterer Schilfblätter immer noch einzelne, z. T. dichtgedrängte Kolonien zu finden sind. Junge, zarte Schilfblätter stehen zwar an feuchten Standorten auch jetzt noch zur Verfügung, sie werden aber nicht mehr befallen. An diesen Spätkolonien beteiligen sich die roten Blattläuse oft in gleicher Menge wie die grünen. Ich fand vereinzelte Ungeflügelte an Schilf bis in den November hinein lebend, im Warmhaus bis zum 20. Dezember 1934. Das sind die kümmerlichen Überreste der Schilfcolonien nach der Abwanderung der auf *Prunus* zurückfliegenden Remigranten, namentlich deren Mütter.

C. Die Remigranten-Generation.

Die Jungen, die Ende August und im September von Ungeflügelten auf Schilfblättern abgelegt werden, wachsen in weit-überwiegender Zahl zu geflügelten Formen heran. Die einen

dieser Geflügelten sind Männchen, die andern sind geflügelte Mütter von Geschlechtsweibchen. Die letzte ungeflügelte Schilfgeneration stimmt morphologisch durchaus mit den andern Ungeflügelten auf Schilf überein, einzig durch ihre abweichenden Nachkommen erhält sie ihre besondere Eigenart. Börner (1932 b, S. 553) nennt eine solche Blattlaus *Virgo virginico-andropara*, womit zum Unterschied von der virginoparen *Virgo* die *gemischte* Nachkommenschaft angedeutet wird. Denn das gleiche Muttertier kann unter seinen Jungen sowohl Männchen als auch Gynoparen, d. h. künftige Mütter von Geschlechtsweibchen, aufweisen. Nachdem sie die Larven- und Nymphenstadien in den Schilfcolonien durchlaufen haben, müssen sowohl die geflügelten Männchen wie die geflügelten Gynoparen auf *Prunus* zurückfliegen, um ihrer Rolle im Generationszyklus von *Hyalopterus arundinis* gerecht zu werden.

Die gemischtbrütige Ungeflügelte erzeugt maximal 22—30 Junge. (Zählungen vom 14. und 15. 9. 1932 und 15. 9. 1934.) Gewöhnlich entwickelten sich alle zu Geflügelten (17. 9. 1932; 24. 9. 1934, wie auch im Warmhaus bis zum 8. 12. 1934). Ausnahmsweise fanden sich darunter auch Ungeflügelte im III. und IV. Stadium, die aber vielleicht von andern Kolonien zugewandert waren.

Es ist im ganzen Lebenszyklus unserer Blattlausart das einzige Mal, daß *sämtliche* Jungen einer Mutter zu Geflügelten werden. Demgegenüber entstehen die Migranten auf *Prunus* und die nicht wirtswechselnden Geflügelten auf Schilf meist nur in Minderzahl unter ihren ungeflügelten Geschwistern; zumindest finden sich in der gleichen Brut stets auch Ungeflügelte.

Die auf Schilf heranwachsenden Gynoparen und Männchen lassen sich vom Vornymphenstadium an unterscheiden (Abb. 7 und 8). Die ersteren sind schon im Stadium III etwas größer, grün oder rot (resp. violett) und fallen durch die segmental angeordneten weißen Wachshäufchen auf; das entsprechende männliche Stadium dagegen ist deutlich kleiner und gelb gefärbt. Rotfärbung tritt bei Männchen nie auf, ebenso keine Wachsaußscheidung. Die Nymphen und Geflügelten der Gynoparen enthalten Embryonen. Ich fand diese Geflügelten in den

von mir kontrollierten Schilfbeständen im Jahre 1932 von Anfang September bis Ende November, 1933 im September und Oktober und 1934 vom 28. August bis Ende Oktober. Wurden die Gynoparen sofort nach Verlassen der Nymphenhaut ohne Nahrung in Gläschen isoliert, so blieben sie höchstens 4 Tage lebend, wobei es in vereinzelten Fällen zur Ablage von 1—2 Geschlechtsweibchen kam. Die Männchen ertrugen das Hungern einige Tage länger.

Die Geburtsfolge zwischen Gynoparen und Männchen ist nach meinen vielfachen Beobachtungen eine vermischt. Eine eingetopfte Schilfpflanze wies am 4. September 1934 Kolonien auf, in denen sich ungefähr die Hälfte der Insassen im Vornymphen- oder Nymphenstadium befanden. Die Zahlen der entstandenen Geflügelten waren folgende:

| Datum der Kontrolle | Männchen | Gynoparen | |
|---------------------|----------|-------------|------------|
| | | Grüne Tiere | Rote Tiere |
| 10. Sept. 1934 | 3 | 6 | 1 |
| 11. " | 8 | 9 | 3 |
| 12. " | 8 | 10 | — |
| 14. " | 14 | 14 | 2 |
| 15. " | 9 | 7 | — |

Zählungen über längere Zeit wurden an stark befallenen Schilftrieben, die im Freien abgeschnitten und zur weiteren Beobachtung der Kolonien in Wasser eingestellt aufs Fensterbrett kamen, durchgeführt. Das normale Ausklingen des Schilfbefalles war nicht vollständig zu übersehen, weil die Blätter der in Wasser eingestellten Triebe gegen Mitte Oktober welkten und dadurch die noch vorhandenen Nymphen, unter denen sich mehr männliche als weibliche befanden, zur Abwanderung veranlaßten.

Die frühesten ausgewachsenen Männchen fand ich im Freien am 1. September 1934. Wie aus nachfolgender Tabelle zu ersehen ist, entstehen im ganzen meist mehr Gynoparen.

| Datum der Kontrolle | Männchen | Gynoparen | |
|---------------------|----------|-------------|------------|
| | | Grüne Tiere | Rote Tiere |
| 10. Sept. 1934 | 5 | 11 | 1 |
| 11. " | — | 7 | 4 |
| 12. " | — | 5 | 2 |
| 14. " | 3 | 18 | 2 |
| 17. " | 8 | 16 | 5 |
| 18. " | 2 | 8 | 7 |
| 19. " | 4 | 18 | 15 |
| 20. " | 14 | 26 | 32 |
| 24. " | 7 | 8 | 4 |
| 25. " | 5 | 6 | 10 |
| 29. " | 2 | 5 | 7 |
| 2. Okt. | 9 | 7 | 6 |
| 4. " | 15 | 12 | 5 |
| 6. " | 4 | 2 | 7 |
| 10. " | 3 | 11 | 6 |
| 11. " | 2 | 5 | 3 |
| 12. " | 1 | 5 | 1 |

Stichproben, die gleichzeitig in einem Schilfbestand in der Umgebung von Zürich gesammelt wurden, mögen das Bild noch vervollständigen:

| Datum der Kontrolle | Männchen | Gynoparen | |
|---------------------|----------|-------------|------------|
| | | Grüne Tiere | Rote Tiere |
| 18. Sept. 1934 | 9 | 14 | 15 |
| 20. " | 14 | 32 | 25 |
| 24. " | 9 | 28 | 23 |
| 26. " | 7 | 6 | — |
| 12. Okt. | 11 | 10 | 3 |

Wenn die volle Flugtüchtigkeit erreicht ist, 1—2 Tage nach dem Abstreifen der Nymphenhaut, so saugen die Männchen und Gynoparen nicht mehr an Schilf und lassen sich auch im künstlichen Zuchtversuche nicht dazu zwingen. Für diese Remigranten (in der amerikanischen Fachliteratur oft als

«Herbstmigranten» bezeichnet) ist der Rückflug auf *Prunus* unerlässlich; die Gynoparen setzen sich dort an den Blättern fest, saugen, erzeugen den charakteristischen Wachskreis und gebären Junge, die zu oviparen Geschlechtsweibchen heranwachsen, mit denen dann die Männchen kopulieren.

Bevor wir die Remigranten auf *Prunus* weiterverfolgen, sei noch kurz auf das Schicksal der wenigen zurückbleibenden Ungeflügelten und die Frage der Überwinterung von parthenogenetischen Formen auf Schilf eingegangen.

Übereinstimmend melden Beobachter aus subtropischen und tropischen Gebieten die Möglichkeit eines Vorkommens parthenogenetischer Generationen von *Hyalopterus arundinis* auf Schilf während des ganzen Jahres; ich erwähne solche Angaben für Java (Van der Goot 1917), Formosa (Takahashi 1923 nach Theobald 1927; S. 26), Queensland (Hardy 1931, S. 35), Aegypten (Willcocks 1916, S. 36). Gleiche Feststellungen melden Das (1918, S. 227) für Lahore und Mordwilko (1935, S. 302 und 303) für Mittelkarelien und den südlichen Ural. Theobald (1927, S. 23/24) vermutet eine Überwinterung auf *Arundo* und *Poa* sogar in England.

Weder im schweizerischen Mittelland noch im Maggiadelta am Langensee (Beobachtungen im Frühjahr 1933) konnte ich *Hyalopterus arundinis* je in Überwinterung an Schilf nachweisen; alle Erstinfektionen an Schilfblättern rührten von wirtswechselnden Geflügelten her; im Herbst oder Spätherbst erlosch die Erzeugung ungeflügelter Virgines von selbst, indem die letzten Jungen zu Männchen oder Gynoparen heranwuchsen. Nicht einmal in Warmhauszuchten wurde eine grundsätzliche Umstellung erzielt, indem junge Larvenstadien, die aus späten Kolonien in der Umgebung von Zürich am 3. Oktober 1934 auf junge eingetopfte Schilfpflanzen im Warmhaus übertragen wurden, trotzdem nach 2 Generationen keine Ungeflügelten mehr erzeugten, sondern ausschließlich Männchen und Gynoparen. Am 20. Dezember war der Schilfbefall vollständig erloschen.

Den Gynoparen und den Männchen ist gemeinsam, daß sie nur 1—2 Tage, bis zur Erhärtung des Chitinskelettes, an Schilfblättern bleiben und nachher bestrebt sind, auf *Prunus* zurück-

zugelangen. Die Fluggeschwindigkeit ist bei Gynoparen und Männchen eine übereinstimmende; die Geruchsorientierung dagegen ist etwas verschieden. Für die Gynoparen ist das Auffinden von *Prunus*-Blättern, auf denen sie sich niederlassen und mit der parthenogenetischen Erzeugung der Geschlechtsweibchen beginnen, das Entscheidende, während die Männchen weniger vom Hauptwirt an und für sich als von den Geschlechtsweibchen angelockt werden.

Die weitere Beobachtung der auf *Prunus* zurückgekehrten Schilf-Gynoparen wird nun durch den Umstand außerordentlich erschwert, daß — wie in einem folgenden Abschnitt noch darzulegen ist — gleichzeitig auch in den *Prunus*-Kolonien geflügelte Gynoparen herangewachsen sind. Da diese «*Prunus*-Gynoparen» morphologisch nicht von den grünen Schilf-Gynoparen zu unterscheiden sind, kennt man bei spontanen Funden von Gynoparen an *Prunus* ihre Herkunft oft nicht. Nur bei den roten Gynoparen steht von vornherein fest, daß sie auf Schilf herangewachsen sind.

D. Übertragungsversuche.

Sowohl grüne wie rote Schilf - Gynoparen konnte ich in meinen Infektionsversuchen, die an freistehenden wie auch an eingetopften Versuchsbäumen durchgeführt wurden, zur Ansiedlung und Vermehrung auf *Prunus*-Blättern bringen. (St. Julianenpflaume, Zimmer's Frühzwetschge, Fellenberg-Zwetschge, Aprikose *Précoce de Boulbon* und Schlehe (*Prunus spinosa*). Die roten und grünen Gynoparen erzeugten stets ausschließlich gelblichgrüne Junge.

Versuch I.

12. 9. 1934.

- 8 h. Unter einer Glasglocke im Laboratorium: 9 grüne Schilf-Gynoparen (seit 1—2 Tagen geflügelt auf Schilf) mit Pinsel aufgesetzt auf Blätter von frischen Trieben einer Zimmer's Frühzwetschge.
- 14 h. Die Geflügelten sitzen unten auf der weißen Papierunterlage auf der Fensterseite. Einige marschieren auf dem

Blatt ruhelos umher. Alle werden wieder auf die *Prunus*-blätter gebracht.

13. 9. 12 h. 1 Geflügelte mit Wachskreis + 5 Junge blattunterseits am 7. obersten Blatt. Einige Geflügelte an der Glaswand, keine mehr am Boden.
17. 9. 3 weitere Kolonien zu 5—8 Jungen. Die anderen Gynoparen tot.

Versuch II.

17. 9. 1934.

17 h. 3 rote Schilf-Gynoparen unter einer Glasglocke auf in Wasser eingestellte Schilfzweige übertragen; daneben ein ebenfalls eingestellter Pflaumenzweig, auf den am folgenden Morgen 2 weitere rote Schilf-Gynoparen gesetzt werden.

| 18. 9. <i>Schilf</i> | <i>Prunus</i> |
|-----------------------------------------|------------------------------------------------------------------------------------|
| 8 h. 2 rote Geflügelte blattoberseits | — |
| 19. 9. 12 h. Schilf völlig verlassen | Geflügelte I + 6 hellgelbe Junglarven, blattunterseits. |
| 20. 9. — | Geflügelte I mit 8 Jungen im I. Stadium. Geflügelte II mit 5 Jungen im I. Stadium. |
| 22. 9. leer | Die beiden Kolonien entwickeln sich normal; 3 Geflügelte sind tot ohne Junge. |

Ich prüfte in diesem Zusammenhange die Frage, ob auch andere, mit *Prunus* immerhin nahverwandte Pflanzenarten von den Gynoparen zur Ablage der Jungen angenommen würden:

Versuch III.

12. 10. 1934. 4 Schilf-Gynoparen (grüne und rote) wurden auf Blätter eines eingestellten Apfelzweiges aufgesetzt, geschützt durch eine Glasglocke.
- 17 h. blattoberseits aufgesetzt.
- 17 h. 25. 2 blattunterseits ruhig, 1 am Boden.

13. 9.

8 h. 1 grüne und 1 rote blattunterseits festgesaugt, ohne Junge.

17 h. Blätter verlassen.

Auch ähnliche Versuche auf andern Rosaceenblättern, im Freien wie im Laboratorium, verliefen negativ; die Schilf-Gynoparen gebären demnach ihre Jungen (meist 6—8) nur auf *Prunus*.

7. Die späten *Prunus*-Generationen (August—Dezember).

Im schweizerischen Mittelland und ebenso im Tessin können sich die fundatrigenen Generationen unter günstigen Verhältnissen den Sommer durch auf *Prunus* erhalten, wie es auch für andere Gebiete bekannt ist. Nicht selten findet man aber von Mitte Juli an und später in zunehmender Zahl Bäume, die trotz ihrer weißbestäubten Blätter und Triebe und zuweilen verbogenen äußersten Blätter doch keine Blattläuse mehr aufweisen. Nur noch Überbleibsel der durch Feinde vernichteten oder Spuren der abgewanderten Blattläuse sind darauf anzu treffen.

Die Mehlige Pflaumenblattlaus hat vom Juni bis in den Herbst hinein die Möglichkeit, neben Geflügelten stets auch Ungeflügelte zu erzeugen. Da nie alle Nachkommen zu geflügelten Migranten werden, entstehen Hauptwirtsgenerationen als Töchter von Ungeflügelten bis in den Herbst hinein im Freien; in meinen Warmhausversuchen konnte ich sie auch den Winter hindurch weiterzüchten. (Mehrmaliges Übertragen auf frisch getriebene Pflaumenbäumchen in den Wintern 1932/33 und 1934/35).

A. *Die Prunus-Gynoparen*.

Während den ungeflügelten Individuen auf *Prunus* stets die parthenogenetische Vermehrung der Art auf dem Hauptwirt obliegt, treten vom August an in den *Prunus*-Kolonien biologisch neuartig sich verhaltende, morphologisch nicht von den Migranten zu unterscheidende Geflügelte auf, die parthenogenetisch weibliche Geschlechtstiere erzeugen; wir nennen sie *Prunus-Gynoparen*.

Über den «Charakter» der *Prunus*-Geflügelten machte ich 1934 die in der folgenden Tabelle zusammengestellten Feststellungen.

Tabellarische Zusammenstellung der Beobachtungen über *Prunus*-Geflügelte.

+= erfolgreich, - = negativ verlaufener Übertragungsversuch.

| Versuchs-datum | Übertragung von <i>Prunus</i> -Geflügel-ten auf Schilf (Migranten) | Übertragung von <i>Prunus</i> -Ge-flügelten auf <i>Prunus</i> (<i>Prunus</i> -Gyno-paren) | Freilandbeobach-tungen über Kolo-niegründungen durch Geflügelte an <i>Prunus</i> blättern |
|----------------|--------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------------------------------------------|
| 11. 5. 1934 | + Migrans | | |
| 18. | + „ } | Gewächshaus- versuche | |
| 7. 6. | + | | |
| 8. | + | | |
| 12. | + | | |
| 15. | + | — | |
| 28. | + | | |
| 30. | + | | |
| 19. 7. | + | — | |
| 24. | + | | |
| 25. | + | | |
| 27. | + | | |
| 31. | + | | |
| 1. 8. | + | | |
| 7. | + | | |
| 8. | | + Gynopare | 1 Gynopare mit 6 Jungen (von <i>Prunus</i> her) |
| 10. | + | + „ | |
| 14. | + | | |
| 16. | + | | Gynopare |
| 17. | | | “ |
| 20. | | | |
| 21. | | | |
| 22. | + | + „ | |
| 23. | | | |
| 24. | — | | “ |
| 29. | — | | |
| 30. 8. | — | | |
| 31. | — | + „ | “ |
| 1. 9. | | + „ | (von <i>Prunus</i> u. von Schilf) |
| 5. | | + „ | |

| Versuchs-datum | Übertragung von Prunus-Geflügelten auf Schilf (Migranten) | Übertragung von Prunus-Geflügelten auf Prunus (Prunus-Gynoparen) | Freilandbeobachtungen über Koloniegründungen durch Geflügelte an Prunusblättern |
|----------------|-----------------------------------------------------------|------------------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------|
| 6. | — | | |
| 7. | — | | |
| 13. | — | + | " |
| 17. | — | | |
| 20. | — | | " (von Prunus u. von Schilf) |
| 29. | — | | |
| 3. 10. | | + | " |
| 17. | | + | " |
| 20. | | + | " (von Prunus u. von Schilf) |
| 8. 11. | | + | " |
| 13. | | + | " |
| 28. | | + | " |
| 8. 12. | | + | " |
| 10. | | + | " |
| 24. 1. 1935 | | + | |
| 13. 2. | | + | |
| 26. 4. | | + | |
| 18. 5. | | + | |
| | | | Gewächshauszuchten |

Aus obiger Zusammenstellung geht deutlich hervor, daß die Geflügelten, welche von Juni bis anfangs August in den Prunus-Kolonien heranwachsen, ausschließlich virginopare Migranten sind, die nicht auf Prunus, sondern auf Schilf zur Fortpflanzung schreiten. Ferner, daß dagegen jene Geflügelten, die von Ende August an auf Prunus-Blättern entstehen, ebenso ausnahmslos auf Prunus verbleiben und hier ihre Nachkommen, lauter Geschlechtsweibchen, absetzen. In der Übergangszeit, d. h. in den Versuchen vom 8.—24. August 1934, wachsen in den Prunus-Kolonien sowohl Migranten als auch Gynoparen heran. Zu den Prunus-Gynoparen gesellen sich auf Prunus im September oder später auch noch remigrierende Schilf-Gynoparen sowie die Männchen, die ebenfalls vom Schilf herkommen.

Ich füge zur Ergänzung noch einige Protokollauszüge bei. Die frühesten Prunus-Gynoparen, die sich bei Übertragungsversuchen als solche erwiesen, wurden Kolonien auf Schlehen-

blättern entnommen. Erst vom 20. August an entstanden auf den andern *Prunus*-arten durchwegs Gynoparen.

An einem Fellenberg-Zwetschgenbaum, der starken Befall aufwies, entdeckte ich am 8. August 1934 auf der Unterseite eines bisher leeren Blattes eine kleine Kolonie, die von einer Geflügelten gegründet worden war. Sie hatte sich mitten auf der Blattfläche angesiedelt, ihr Wachs im Kreis zerstäubt und 6 kleine gelbliche Junge abgesetzt. Die Geflügelte mußte von *Prunus* hergekommen sein, vermutlich aus der Nähe, denn Schilf gab es keines weit und breit und zudem hatten sich zu dieser Zeit auf Schilf noch keine remigrierenden Gynoparen gebildet.

Am gleichen Tage fand ich auch auf *Prunus nana* eine stark bestäubte Geflügelte mit 2 Jungen. Es handelte sich dabei um eine künstliche Infektion mit Ungeflügelten und Nymphen aus *Prunus*-kolonien vom 19. 7. 34. Später häuften sich die Funde solcher typischer Grüppchen immer mehr: 1 Geflügelte im Zentrum eines Wachskreises mit meist 6—10 Jungen im nahen Umkreis. Alle Larven wuchsen zu oviparen, bisexuellen Weibchen heran.

Aufschlußreich ist folgendes Versuchsprotokoll:

Auf dem Laboratoriumstisch wurden 12 *Prunus*-Geflügelte von Blättern desselben Baumes mit Massenbefall (speziell Nymphen und Geflügelte) in einer offenen Schale unter eine große Glasglocke gebracht, unter welcher sich in Gläser eingestellte Schilf- und Schlehenzweige befanden. Den Geflügelten wurde die Wirtsauslese überlassen.

Beginn des Versuches: 20. 8. 34. 19 h.

21. 8. Schilf leer. Glasschale von allen Geflügelten verlassen.

Prunus leer. Sie tummeln sich zuoberst an der Glasglocke.

23. 8. Keine Geflügelten mehr am Glas!

Schilf: Oberseits: 1 Gefl., Wachskreis, 3 grüne Junglarven.

Unterseits: 2 Gefl. nahe beisammen, 2 Wachskreise, 7 grüne Junglarven.

Prunus: Oberseits (!) auf dem 9. obersten Blatt: 1 Gefl. mit starkem Wachskreis und 6 grüngelbe Junge. Unterseits: 1 Gefl., Wachskreis und 3 Junglarven.

25. 8. Schilf: Weiterbestehen der Kolonien. 1 Gefl. hat nach 3 grünen noch 3 rote Junglarven abgesetzt. 1 weitere Gefl. hat sich niedergelassen.

Prunus: Weiterbestehen der früheren Kolonien.

Dazu neu: Unterseits auf 5 Blättern je 1 Gefl. + Wachskreis + 3 hellgrüne Junge.

27. 8. Auf beiden Wirtspflanzen ist die Zahl der Jungen angewachsen. Wenige Individuen sind abgewandert, da die Blätter zu welken beginnen.

Von den 12 Versuchstieren hatten sich also 11 auf Blättern niedergelassen und waren zur Fortpflanzung geschritten. Die Jungen auf Prunus waren Geschlechtsweibchen, jene auf Schilf dagegen Virgines.

Die Prunus-Gynoparen treten — im Gegensatz zu den Schilf-Gynoparen — in mehreren Generationen hintereinander auf (August—Dezember in der Natur, im warmen Gewächshaus 1934/35 aus überwinterten parthenogenetischen Stämmen bis in den Mai). Inbezug auf die Nachkommenschaft und die Ansiedlungsverhältnisse stimmen die Gynoparen beiderlei Herkunft überein.

Die Prunus-Gynoparen haben folgende Möglichkeiten inbezug auf den Ort der Koloniegründung:

I. Sie fliegen auf bisher nicht befallene Prunusbäume. Dafür konnte ich allerdings nur wenige Beispiele ausfindig machen (21. 8.; 15. 9.; 26. 9.; 1. 10. 1934). Es waren nur je 1—2 Geflügelte an einem Prunusbäumchen, die aus mindestens 50 Meter Entfernung (Abstand vom nächsten befallenen Prunusbaum im Versuchsgarten wie auch im Botanischen Garten) herbeigeflogen waren. Auf diese Weise erfolgt also die Ausbreitung der Art auf neue Wirtspflanzen noch im Herbst.

II. Die Prunus - Gynoparen siedeln sich auf ihrem ursprünglichen Baume wieder an, an Blättern anderer Zweige oder am selben Zweige. (Häufige Verbreitungsart, beobachtet in großer Zahl an Versuchsbäumen und in Baumschulen.)

III. Verhältnismäßig selten kommt es vor (besonders im Spätherbst), daß die Gynoparen gleich auf dem Blatt, wo sie heranwachsen, auch zur Vermehrung schreiten. Ihre Jungen vermischen sich dann mit Nymphen und jungen Virgines. (Z. B. am 20. 9.; 26. 9.; 6. 11.; 9. 11. und 10. 11. 1934). Gelegentlich setzen sie sich somit ohne vorherigen Flug fest. Dieser scheint für sie nur mehr oder weniger obligatorisch zu sein. Es gibt aber Blätter, auf denen sich massenhaft Gynoparen entwickeln, die schließlich ganz verlassen werden.

Mit Vorliebe suchen die Gynoparen noch nicht besetzte Blätter auf und zwar im Gegensatz zu den Ungeflügelten meist nicht die jüngeren, sondern schon ältere; von der Triebspitze aus gezählt beispielsweise bis zum 18. schon recht derben Blatt, das evtl. früher einen Massenbefall überstanden hat. Im Übertragungsexperiment ließen sich die Gynoparen aber auch auf jungen Zwetschgenblättern züchten, ohne Beeinträchtigung ihrer Nachkommenschaft. (Am 16. 2.; 26. 4. und 2. 5. 1935 mit Gynoparen aus der Gewächshauszucht.) Auf Aprikosenbäumchen sind nach meinen Beobachtungen die Gynoparen seltener als auf Zwetschgen-, Pflaumen-, Reineclaude- und Mirabellenbäumen. Auch auf Schlehensträuchern beobachtete ich sie gelegentlich, besonders da, wo ein Befall schon 1932, 1933 und 1934 bemerkt worden war. Gynoparen mit ihren Jungen fand ich auch an *Prunus Pissardi*, einem nur gelegentlich von *Hyalopterus arundinis* in Baumschulen befallenen Zierbaum. Am 15. 9. und 26. 9. stellte ich in zwei verschiedenen Baumschulen (Aarau und Zürich) total 4 Gynoparen mit je 6—10 Jungen im I. und II. Häutungsstadium auf Pfirsichblättern fest. Die betreffenden Pfirsichbäume standen in Berührungsnahe mit befallenen Pflaumenbäumen. Pfirsich fand ich hier sonst nie mit *Hyalopterus* infiziert; auch Eiablagen entdeckte ich nie, sodaß der Pfirsichbaum in der Ostschweiz nicht als Nährpflanze gelten kann. Das Schilfrohr wurde in Versuchen von *Prunus*-Gynoparen nicht als Wirtspflanze angenommen.

Gynoparen mit ihrem Kranz von Jungen waren zu finden vom 17. 8. bis 23. 12. 1932 und vom 8. 8. bis Mitte November 1934. Oft kommen sie an Bäumen nur vereinzelt vor, zuweilen fast auf jedem Blatt eines Zweiges und gegen den Spätherbst

auch zu mehreren Grüppchen auf dem gleichen Blatt. Wie bei den Migrantes auf Schilf, zeigt sich auch bei den Gynoparen manchmal die Neigung zu dichter Anhäufung.

Die *Prunus*-Gynoparen können in 24 Stunden 5—7 Junge gebären. Als maximale Zahl der Nachkommen fand ich 14, als häufigste 6—9, also im Vergleich zu allen virginoparen Formen eine geringere Fruchtbarkeit. Die Gynopare lebt meist noch viele Tage (2—3 Wochen) inmitten der heranwachsenden Töchter.

B. Die zweigeschlechtliche Generation.

Die Sexuales-Weibchen sind ovipar und ungeflügelt, die Männchen dagegen geflügelt.

a) Die oviparen Weibchen.

Die von Schilf- oder *Prunus*-Gynoparen geborenen Geschlechtsweibchen unterscheiden sich morphologisch nicht; beide finden sich ausschließlich auf *Prunus*blättern. Die *Prunus*-Gynoparen sind viel häufiger als die Schilf-Gynoparen. Die Geschlechtsweibchen häuten sich 4mal. Ihre Entwicklungszeit, die mitunter in kühle Herbsttage fällt, kann 12 Tage oder länger dauern; bei tiefen Temperaturen bleiben sie mehr als einen Monat am Leben.

Ovipare Weibchen fand ich an Pflaumenblättern zu folgenden Zeiten:

| Von <i>Prunus</i> -Gynoparen ab- stammend: | Von Schilf-Gynoparen ab- stammend: |
|-----------------------------------------------|---------------------------------------|
| 1932 17.8.—Ende Dezember | Mitte Sept.—Mitte November |
| 1933 Sept.—4. 12. | (Beobachtungen un- vollständig) |
| 1934 8.8.—6.12. | Anfang Sept.—Ende Okt. |

Die lange Zeitspanne, in der ovipare Weibchen auf *Prunus*blättern zu finden sind, hängt damit zusammen, daß die *Prunus*-Gynoparen in verschiedenen Jahresgenerationen heranwachsen und deshalb auch die Geschlechtsweibchen nicht gleichzeitig entstehen.

Die Gynoparen erzeugten in allen beobachteten Fällen ausschließlich Geschlechtsweibchen, nie zuerst vivipare *Virgines*, wie dies ausnahmsweise für wenige andere Blattlausarten be-

schrieben wurde. In Zuchten, die unter sehr ungleichartigen Milieueinflüssen standen (Wärme, Licht, Blattalter), machte sich dies nicht bemerkbar in der Determination der Jungen.

Schon als 0,6 mm lange gelbliche Junglarven kann man die Sexualweibchen von den Virgines im I. Stadium sicher unterscheiden; ausgewachsen unterscheiden sie sich von den Virgines durch die geringere Größe. Sie sind stark spindelförmig, von rundlichem Querschnitt, mit schwachem Glanz. Ausgewachsene Individuen besitzen einen dunkelgrünen Rückenstreifen, ältere werden dunkel olivgrün-bräunlich. Zur Zeit der Eireife sind die 2—3 größten Eier durch die Körperwand mittelst Lupe sichtbar. Besonders auffallend sind die schwärzlichen, verbreiterten Hintertibien mit 50—67 kreisförmigen Sensorien und die seitlich und ventral am Abdomen erfolgende Ausscheidung silberweißer Wachsnädelchen in dichten, kurzen Büscheln (Abb. 9). Bei den oviparen Weibchen ist das Vorhandensein des Receptaculum seminis und einer paarigen Anhangsdrüse festzustellen; beides fehlt den Virgines.

Die oviparen Weibchen saugen vorzugsweise an alten Blättern, wohin sie von den Gynoparen in den allermeisten Fällen abgelegt werden. Der Saft junger Blätter, auf die ich sie, z. B. in Treibhausversuchen am 6. 2. 33 aufsetzte, behagte ihnen nicht, sie wanderten fort. Ansiedlungsversuche mit Geschlechtsweibchen auf Schilfblättern verschiedenen Alters im Gewächshaus führten gleichfalls zu keinem Erfolg. Ebenso verschmähten jüngere und ältere Geschlechtsweibchen dargebotene Blätter von Pfirsich, Apfel, Weichsel und Kirsche.

Auf der Unterseite der alten *Prunus*blätter saugen die Oviparen tagelang mit ihren gut ausgebildeten Stechborsten und erwarten hier in geschlossener, kleiner Kolonie das Eintreffen von Männchen.

b) Die Männchen.

Die Entwicklung der Männchen auf Schilf wurde schon geschildert. Ich fand sie auf Schilfblättern

1932: vom 7. 9. bis 21. 11.

1933: im Oktober

1934: vom 1. 9. bis Ende Oktober.

Mein Hauptaugenmerk richtete ich darauf, ob auch auf *Prunus* Männchen heranwachsen könnten. In der Literatur über *Hyalopterus arundinis* wird diese Frage nicht ausdrücklich gestellt und es liegen darüber keine Feststellungen vor. Bei meinen Freilandbeobachtungen in Baumschulen und Gärten 1932 bis 1934 und bei der mikroskopischen Durchsicht zahlreicher Proben, sowie in den Zuchten stieß ich nie auf Männchen, die auf *Prunus* in Entstehung waren. Im Herbst 1932 und 1934 fand ich im ganzen 9 Männchen auf *Prunus*; alle waren zugeflogen, denn es fehlten entsprechende Jugendstadien völlig. Einige verdächtig kleine Nymphen, die allerdings nicht gelblich, sondern grün wie die *Gynoparennymphe* waren, erwiesen sich bei der anatomischen Untersuchung nur als Kümmerformen von solchen und enthielten Embryonen. Es war auch denkbar, daß ungeflügelte Männchen auf dem Hauptwirt produziert werden könnten. (In Analogie zu *Hyalopterus atriplicis* L. und *Doralis* (*Aphis*) *pomi* De Geer). Alle diese Nachforschungen verliefen aber negativ. Ich kam deshalb zum Schluß, daß im schweizerischen Mittellande die Männchen nur auf dem Nebenwirt (Schilf) entstehen können. Die Möglichkeit einer Kopulation hängt infolgedessen davon ab, ob die Männchen nach einem aktiven oder passiven Wanderflug auf *Prunus* gelangen und dort Weibchen antreffen.

Die Männchen sind von allen geflügelten Formen die lebhaftesten. Unter den *Hyalopterus*-Geflügelten besitzen sie die größte Zahl Sensorien auf den langen Fühlern, auch die Facettenaugen sind auffallend groß. Von jungen geflügelten Männchen, die ich von Schilfblättern wegnahm, blieben einige im Laboratorium bei Zimmertemperatur bis 6 Tage ohne Nahrungsaufnahme am Leben (30. 11—6. 12. 1934). Ihr Abdomen war allerdings stark eingeschrumpft. Mit reifen oviparen Weibchen zusammengebracht, machten sie vergebens Anstrengungen zur Kopulation.

Alle Männchen flogen in Zuchtversuchen 1—2 Tage nach der letzten Häutung vom Schilfblatt fort. Sie ließen sich auch unter Abschluß nicht zum weiteren Verbleiben auf Schilf zwingen. In der Natur traf ich auf Schilf nie ältere Männchen an. Das Alter der Männchen kann man nämlich nach der Ausfär-

bung der stärker chitinisierten Teile (Kopf, Brust und Geschlechtsparameren) und auch nach der mehr oder weniger prallen Füllung des Abdomens einschätzen. Männchen erzeugen im Gegensatz zu den weiblichen Geflügelten nie Wachskreise, ihr Körper ist auch nie mehlig bestäubt.

Am 6. 10. 34 brachte ich halbverdorrte Schilfblätter mit eben gehäuteten Männchen und Gynoparen mit blattlausfreien Zwetschgenzweigen zusammen unter eine große Glasglocke. Am 9. 10. waren 3 Gynoparen auf die Prunusblätter übergesiedelt und hatten dort bereits je 3—5 Junge abgelegt. Die Männchen saßen am Glas und am Boden, keines auf den Blättern.

Bei künstlicher Übertragung flugtückiger Männchen auf Prunusblätter, auf denen keine Geschlechtsweibchen vorhanden waren, erfolgte stets ein baldiges Abwandern der Männchen; nie ließen sie sich dort zum Saugen nieder. (Versuche vom 14. 10. 32; 11. 9.; 15. 9.; 1. 10. und 17. 11. 1934, je mit 4—10 Exemplaren.)

Ganz anders benehmen sich die Männchen, wenn sie auf Prunusblätter gebracht werden, auf denen ovipare Weibchen heranwachsen. Sind die Partnerinnen noch nicht reif, so siedelt sich das Männchen mitten unter ihnen an und saugt hier tagelang. Als 1 Männchen am 16. 11. 34 zu 2 oviparen Weibchen im IV. Stadium gebracht wurde, wartete es bis zum 20. 11. die Reife der Weibchen ab.

In Bestätigung dieser Ergebnisse beobachtete ich auch in der Natur nur Männchen in Gesellschaft von Weibchen. Bei meinen täglichen Kontrollbeobachtungen und Exkursionen in Baumschulen fand ich an nachgenannten Daten Männchen auf Prunus (9 Fälle, worunter 6 Männchen in der Umgebung von Zürich und 3 bei Aarau):

1. 10. 32. 1 ♂ auf Schlehe
1. 10. 32. 1 ♂ auf Zimmer's Frühzwetschge
3. 10. 32. 1 ♂ auf Pflaume
13. 10. 32. 1 ♂ auf Mirabelle de Nancy
14. 10. 32. 1 ♂ auf Aprikose Précoce d'Espérens
8. 10. 34. 1 ♂ und 2 ♂ je auf einem Pflaumenblatt
13. 10. 34. 1 ♂ auf Schlehe. (Gleicher Strauch wie im erstgenannten Fall.)

Stets saßen die Männchen blattunterseits ruhig in der Gruppe oviparer Weibchen. Zur Weiterbeobachtung wurden die betreffenden Blätter dann im Laboratorium in Glasschalen gelegt. Im Freien traf ich nie Paare in Kopulation, dagegen konnte ich im Laboratorium die Paarung beobachten nach künstlichem Zusammenbringen geschlechtsreifer Partner aus Freilandmaterial (am 14. und 15. 10. 1932, 11. 10., 12. und 29. 11. 1934) sowie aus Gewächshauszuchten (am 16. 11., 8. 12. 1934 und 26. 2. 1935). Sowohl auf *Prunus*-Blättern gesammelte als auch direkt den Schilfcolonien entnommene Männchen gingen mit reifen Weibchen in Paarung. 24 Stunden nach der letzten Häutung sind die Männchen kopulationsfähig. Die Kopulation fand mit Weibchen von *Prunus*-Gynoparen-Abstammung und Schilf-Gynoparen-Abstammung statt. Die in eine Entfernung von einigen Zentimetern zu Weibchen gesetzten Männchen bemerkten erstere oft erst nach einigen Minuten Herumlaufens. Ein Männchen hatte Mühe, auf einem Blatt mit Geflügelten, Nymphen, Larven und wenigen oviparen Weibchen diese herauszufinden. Zuerst machte es erfolglose Begattungsversuche an einer Nymphe und hernach an einer ausgewachsenen Ungeflügelten (20. 9. 34). Es betastete dann verschiedene Individuen mit den Fühlern, bis schließlich ein ovipares Weibchen als Partner gefunden wurde. Die Kopulationen erstreckten sich jeweils über 7, 7, 8, 10, 11, 11, 12 Minuten und eine dauerte nahezu eine Stunde. Dabei schwingen beide Tiere zeitweise die Fühler. Das Weibchen saugt weiter oder schleppt das Männchen mit sich fort. Die Loslösung geschieht durch seitliches Abdrehen des Männchens. Die Weibchen ließen sich nur einmal begatten. Dagegen führte ein Männchen an dem auf die letzte Häutung folgenden Tage zwischen 13 h und 15 h 7 Paarungen aus. Schon am nächsten Vormittag ging es zu grunde.

8. Die Eiablage.

Die oviparen Weibchen wachsen gruppenweise am Ort ihrer Geburt heran, zerstreuen sich aber mit dem Erreichen der Lege-reife. Man findet dann die von den Blättern abgewanderten Weibchen als Einzelgänger an den Zweigen, wo sie zur Eiablage schreiten. Besonders im November und auch noch an-

fangs Dezember in den Jahren 1932 und 1934 konnte ich oft beobachten, wie sie geschickt über Hindernisse der Zweige hinweg klettern. Ob sie zuweilen zwischen der Ablage der einzelnen Eier wieder an die Blätter zum Saugen gehen (Davidson 1919, p. 14), konnte ich nicht entscheiden. Am 8. 11. 34 saß ein Weibchen stundenlang auf einem 5 mm dicken Zwetschgenzweig und hatte die Saugborsten durch die Rinde eingebohrt, trotzdem der gleiche Zweig noch grüne Blätter trug. Ein anderes bezog seine Nahrung aus einer verletzten Knospe. An kalten Tagen können sie auch lange Zeit bewegungslos verharren; sie blieben vom 3. 12. bis 20. 12. 32 in einem Gläschen ohne Nahrungsaufnahme lebend.

Die Eiablage erstreckt sich infolge des ungleichzeitigen Erscheinens der Weibchen über einen beträchtlichen Zeitraum. Die meisten Eier werden im November abgelegt. Ich ermittelte folgende Daten der Eiablage:

- 1932: 20. 10. (vereinzelt), 9. 11. (Maximum), 17. 12., 24. 12. (geschützte Stellen).
- 1933: 6. 11. bis 2. 12.
- 1934: 15. 9., anfangs Oktober, 17. Oktober vereinzelt; Ende Oktober (Maximum) bis 5. 12. 34.
- 1935: Von den an getriebenen *Prunus*-bäumchen gezüchteten Weibchen wurden im Gewächshaus vom 23. 4.—4. 5. Eier abgelegt.

Die frühesten Weibchen gelangen nur ausnahmsweise zur Eiablage; deshalb findet man vor Ende Oktober nur selten Eier von *Hyalopterus arundinis*. Angaben über die Eiablage durch die Geschlechtsweibchen finden sich bei De Geer (Übersetzung 1780, S. 34—35), Willcocks (1916, S. 34), Blakey (1918, S. 2 mit Abbildung), Davidson (1919, S. 14) und Smith (1931, S. 66). Ein am 12. 9. 34 begattetes Weibchen legte am 15. 9. in einer Glasdose innerhalb weniger Stunden 2 hellgrüne Eier ab, die bis zum 19. 9. dunkelviolette Farbe angenommen hatten. Auch in anderen Fällen wurden einzelne Eier in Glasschalen abgelegt.

Durch die Körperwand der legereifen Weibchen scheinen 2—3 Eier durch; bei der anatomischen Untersuchung findet man bis 7. Sind die ersten 2—4 abgelegt, so braucht es einige Tage, bis weitere reif sind.



Abb. 10. Winterei von *Hyalopterus arundinis* an einer Knospe angekittet.

—
1/2 mm

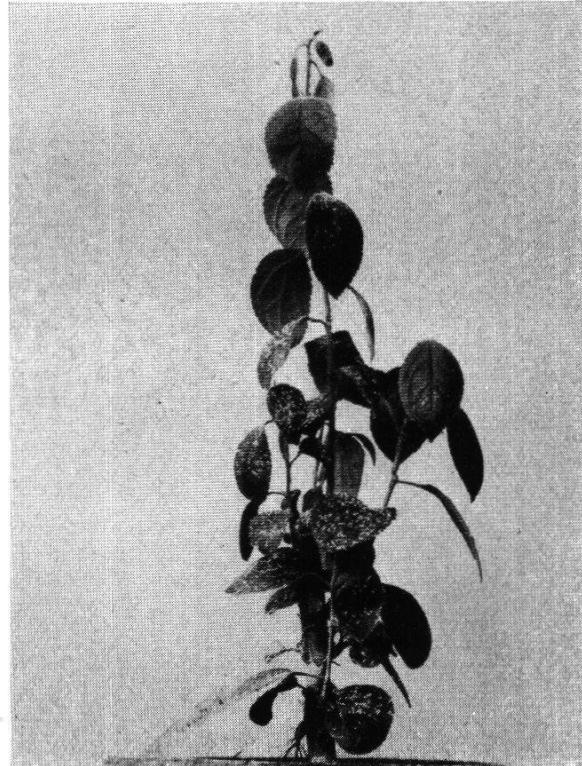


Abb. 11. Im Warmhaus getriebene Pflaumen-Topfpflanze, die vor wenigen Tagen einen Massenbefall überstanden hat. Blätter etwas schlaff, von Honigtau überzogen, auf dem Exuvien kleben. Nur noch einige Gynoparen sind auf den Blattunterseiten angesiedelt.
26. März 1935; Überwinterung.

—
60 mm

Tafel 8

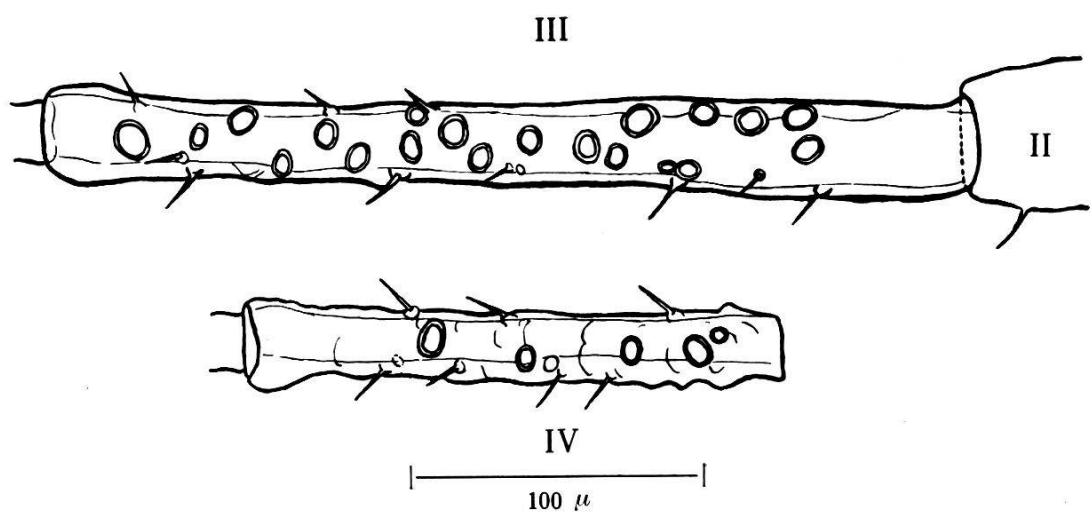


Abb. 12. Fühlerglied III und IV einer Migrans von Prunus.

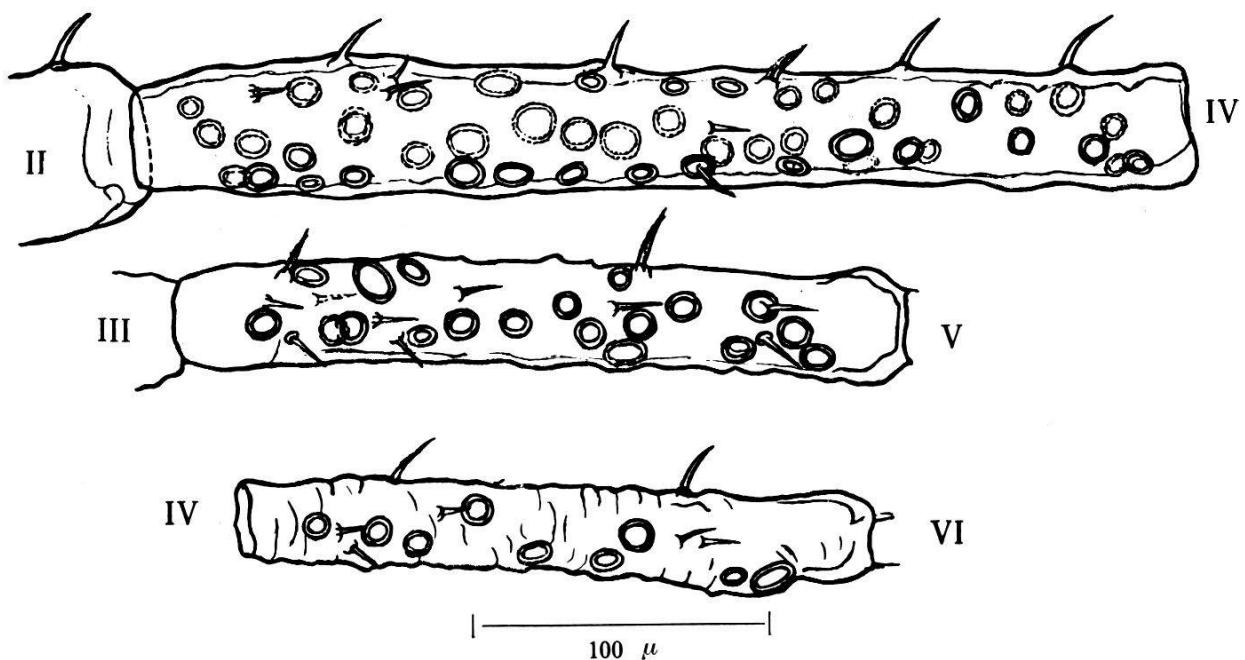


Abb. 13. Fühlerglied III, IV und V eines Männchens.

Am häufigsten fand ich im Freien abgelegte Eier von *Hyalopterus arundinis* an Pflaumen- und Zwetschgenbäumen, seltener an Aprikosen, sehr selten an Schlehen, nie an Pfirsich oder anderen Obstbäumen. In Baumschulen konnte ich auch an *Prunus Pissardi* und *P. Pissardi Moseriana* vereinzelte Eier nachweisen.

Das Winterei.

Das Ei hat im Moment der Ablage eine gleichmäßig ovale Form, wird dann aber an der Anheftungsstelle leicht abgeplattet. Frisch abgelegt ist es hellgrün glänzend und mißt im Durchschnitt 530 : 260 μ . Nach 4—5 Tagen nimmt es nach einer dunkelgrünen Übergangsfärbung die bleibende matte, dunkelviolette Farbe an. Die Eier stimmen dann mit der Farbe der Unterlage gut überein. Der Farbwechsel trat bei legereifen Eiern, die künstlich herauspräpariert wurden, nicht ein. Die tiefschwarzen, starkglänzenden Wintereier der blattkräuselnden Pflaumenblattlaus *Anuraphis helichrysi* Kalt. sind oft an den gleichen Stellen wie diejenigen von *Hyalopterus arundinis* und zuweilen untermischt mit ihnen zu finden. Die *Hyalopterus*-Eier unterscheiden sich aber deutlich durch die auf der Eioberfläche aufgestreuten Wachsnädelchen (Abb. 10). Diese silberweißen, zirka 40 μ langen Nadelchen sind nur lose mit der Längsseite aufgelegt und lassen sich leicht abwischen. Sie bedecken schon das frisch abgelegte Ei und werden im Moment der Eiablage vom Weibchen mit den Hintertibien seitlich am Abdomen abgestreift und auf das Ei übertragen.

Die Wintereier werden in der Regel in den Winkel zwischen einer lateralen Blattknospe und dem einjährigen Zweige hineingeschoben. Sehr selten nur fand ich Wintereier auch am Blattstiel oder auf der Blattunterseite abgefallener Blätter. Anstatt an die bevorzugte Knospenbasis werden Eier gelegentlich auch seitlich an Knospen oder in die Wülste von Verzweigungen, in Rindenrisse und Blattnarbengrübchen abgelegt.

Einblick in die zahlenmäßige Verteilung der Wintereier von *Hyalopterus arundinis* gibt die folgende Zusammenstellung von Auszählungsergebnissen an Pflaumenbäumen der Sorte «Schöne von Löwen», die im Vorjahr starken Blattlausbefall aufwiesen.

Eizählungen an 3—8 mm dicken Pflaumenzweigen (13. 3. 1934).

| Zweig Nr. | Zahl der Knospen mit je | | | | Zahl der Eier pro Zweig | Abstand des untersten Eies von der Zweig- spitze: (cm) | Abstand des obersten Eies v. d. Zweig- spitze |
|--------------|----------------------------|---|---|---------|-------------------------------|-----------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------|
| | 1 Ei | 2 | 3 | 4 Eiern | | | |
| 1 | 5 | 1 | | | 7 | 60 | 22 |
| 2 | 4 | | | | 4 | 44 | 27 |
| 3 | 6 | 3 | 1 | 1 | 19 | 51 | 8 |
| 4 | 6 | 1 | 4 | | 20 | 41 | 6 |
| 5 | 8 | 4 | 1 | | 19 | 63 | 15 |
| 6 | 2 | 2 | | | 6 | 41 | 4 |
| 7 | 6 | 5 | 3 | | 25 | 36 | 8 |
| 8 | 6 | 3 | 1 | | 15 | 58 | 12 |
| 9 | 5 | | | | 5 | 51 | 36 |
| 10 | 12 | 3 | | 1 | 22 | 67 | 8 |
| 11 | 4 | 1 | 1 | | 9 | 77 | 20 |
| 12 | 3 | | | | 3 | 58 | 29 |
| 13 | 2 | 3 | | | 8 | 32 | 7 |
| 14 | 9 | 1 | | | 11 | 44 | 14 |
| 15 | 4 | 1 | | | 6 | 41 | 15 |
| 16 | 2 | 4 | | | 10 | 54 | 17 |
| 17 | 10 | 4 | 2 | | 24 | 51 | 6 |
| 18 | 4 | 7 | 3 | | 27 | 49 | 10 |

Aus der Tabelle ist zu ersehen, daß die Mehrzahl der belegten Knospen (98 von 159) nur je 1 Ei trug, an 43 Knospen fand ich je 2, an 16 je 3 und an 2 je 4 Eier. 4 Eier pro Knospe stellen übrigens nicht das Maximum dar; bei anderen Zählungen fand ich bis 7 Eier an der gleichen Knospe, auch in Rindenrissen sitzen zuweilen zahlreiche Eier dicht beisammen. Solche Anhäufungen sind auf die Anwesenheit zahlreicher oviparer Weibchen zurückzuführen, da das Einzelgelege meist über eine größere Distanz zerstreut wird.

Die Gesamtzahl der Eier pro Zweig schwankte bei diesem stark befallenen Material zwischen 4 und 27. Im Durchschnitt erstreckte sich die mit Eiern belegte Zone der 18 untersuchten Zweige über 36,4 cm, wobei das oberste Ei durchschnittlich 14,7,

das unterste 51,0 cm von der Zweigspitze entfernt lag. Selbst ein Rückschnitt der Zweige um 3—4 dm würde demnach keine vollständige Beseitigung der Wintereier ermöglichen.

Auffallend war die große Zahl nicht entwicklungsfähiger Eier; es blieb zu untersuchen, ob und in welchem Umfange auch von unbegatteten Geschlechtsweibchen Eier abgelegt werden. Ich machte darüber folgende Feststellungen: Unbegattete Geschlechtsweibchen, die nach der letzten Häutung sofort isoliert worden waren, legten ohne Nahrungsaufnahme ausnahmsweise 1 Ei im Zuchtglas. Daneben wurden auch Gynoparen von Schilf und von *Prunus* auf die Blätter freistehender Pflaumen- und Zwetschgenbäume übertragen und die betreffenden Zweigpartien, nachdem durch genaue Kontrolle das Fehlen eines jeden Spontanbefalles konstatiert war, in Gazesäcke eingeschlossen. Damit war ein Anflug von Männchen zu den in den Gazesäcken entstandenen oviparen Weibchen verhindert und es mußte sich zeigen, wie weit unbegattete Geschlechtsweibchen unter Freilandverhältnissen zur Eiablage schreiten.

a) An St. Julien Pflaume wurden am 12. 9. 1934 5 grüne Schilf-Gynoparen angesetzt; bei der Schlußkontrolle am 7. 11. 34 fand ich 6 Eier.

b) An Zimmer's Frühzwetschge wurden am 10. 10. 34 in 2 getrennten Zuchten 10 grüne und 5 rote Schilf-Gynoparen angesetzt; im ersten Zuchsack fand ich am 6. 12. 34 4 Eier, im zweiten nur 1 Ei.

c) An Reineclaude d'Oullins wurden am 3. 10. 34 12 *Prunus*-Gynoparen angesetzt; die Schlußkontrolle am 6. 12. 34 ergab 4 Eier.

d) An Fellenbergs Zwetschge erhielt ich im gleichen Zeitraum von 10 *Prunus*-Gynoparen nur 1 Ei.

In einigen ähnlichen Versuchen waren dagegen bei der Schlußkontrolle keine Eier vorhanden.

Im folgenden Frühjahr erwiesen sich die Eier aus den Zuchten a)—d) als steril; beim Öffnen waren sie leer. Desgleichen vertrockneten auch alle anderen unbefruchtet gebliebenen Wintereier, die ich auf abgeschnittenen Zweigstücken oder in Gläschchen überwinterte, so daß bei *Hyalopterus arundinis* wie bei anderen Blattlausarten unbegattete Geschlechtsweibchen wahr-

scheinlich nur sterile Eier ablegen. Da auf Schilf in der zweiten Oktoberhälfte keine Männchen mehr heranwachsen, sind die oviparen Weibchen, die erst später auftreten, für die Erhaltung der Art bedeutungslos, indem ihre Eier unbefruchtet bleiben und deshalb nicht entwicklungsfähig sind.

9. Die Überwinterung.

A) Im Freien.

Im Abschnitte über die früheren Publikationen, die sich mit *Hyalopterus arundinis* befassen, wurde bereits darauf hingewiesen, daß für tropische und subtropische Gebiete die Möglichkeit einer ununterbrochenen parthenogenetischen Generationsfolge sowohl auf Hauptwirt wie auf Zwischenwirt besteht (Mordwilko 1935, S. 50 und S. 302). Ich widmete deshalb meine besondere Aufmerksamkeit auch der Überwinterungsfrage im Gebiete des schweizerischen Mittellandes.

Auf *Schilf* bricht der Blattlausbefall, wie schon gezeigt wurde, bei uns am Ende der Vegetationszeit ausnahmslos ab; alle Erstinfektionen im Frühjahr, die ich an Schilfblättern feststellen konnte, waren auf angeflogene Migranten zurückzuführen.

Es blieb noch die Frage offen, ob an *Prunus* neben der Überwinterung durch befruchtete Wintereier nicht vielleicht auch eine Überwinterung durch ungeflügelte Virgines möglich wäre, sei es an den ober- oder unterirdischen Partien der Pflaumen- und Zwetschgenbäume. Wahrscheinlich erschien die letztgenannte Möglichkeit allerdings kaum, weil die Virgines ausschließlich an Blättern saugen (die im Winter fehlen), nicht aber an verholzten Trieben, ruhenden Knospen oder Wurzeln. Bei der Blattlaus des Apfelbaumes, wo eine oberirdische Überwinterung junger Virgines auch für unsere Gegend sicher nachgewiesen ist (Schneider-Orelli und H. Leuzinger, Untersuchungen über die virginoparen und sexuparen Geflügelten der Blattlaus. Beibl. Nr. 9 zur Vierteljahrschrift der Nat. f. Ges. in Zürich, 1926, S. 57—59) liegen die Verhältnisse wesentlich anders. Auch dann, wenn ein Teil der Virgines von *Hyalopterus arundinis* unsere Wintertemperaturen zu ertragen vermöchte,

was am ehesten an geschützten Stellen der Stammbasis der Fall sein könnte, so würde ihnen doch jede Gelegenheit zur Aufnahme geeigneter Nahrung fehlen. Tatsächlich rührten auch alle Erstinfektionen an *Prunus*, die ich beim Laubausbruch in den Versuchsjahren beobachten konnte, ausnahmslos von jungen Fundatrices her; der erste Frühjahrsbefall war also stets auf Wintereier, nie auf überwinterete *Virgines* zurückzuführen.

So lange einzelne Blätter befallener *Prunusbäume* dem Blattfall widerstehen, können auch noch einzelne *Virgines* anzutreffen sein; so fand ich die letzten lebenden *Virgines* des Jahres an jungen Pflaumenbäumen in geschützter Lage am 23. 12. 1932, 2. 12. 33 und 1. 12. 34. Die Kälteresistenz der Art zeigte sich auch in einem 38stündigen Kälteversuche (16. und 17. 11. 34): Kolonien auf Zwetschgenblättern wurden allmählich auf -12° C. abgekühlt, bei dieser Temperatur belassen und nachher langsam wieder aufgetaut. 18 % der Tiere blieben lebend!

B) Im Gewächshaus.

Als Ausgangsmaterial dienten späte Kolonien aus dem Freiland vom 12. 12. 34. Es wurden vivipare Ungeflügelte mit starker Vermehrung ausgesucht und auf junge Blätter von Topfbäumchen der St. Julienpflaume übertragen. Diese Pflaumensorte eignet sich für *Hyalopterus*-Zuchten besonders gut. Damit stets junge Blätter zur Verfügung standen, welche eine andauernde parthenogenetische Vermehrung begünstigen, wurden nach 2—4 Wochen jeweils kahle Bäumchen angetrieben, indem man sie aus dem Freien in das Gewächshaus brachte oder sie während einer Nacht einem Warmwasserbad von 30° C. unterwarf und erst nachher im Gewächshaus aufstellte. Das Warmbad beschleunigte das Aufbrechen der Knospen um einige Tage. Die durchschnittliche Gewächshaustemperatur betrug 20° C. Schon in den beiden vorhergehenden Wintern hatte ich diesbezügliche Vorversuche eingeleitet, mußte sie aber vorzeitig abbrechen.

Die Nachkommen der reifen *Virgines*, die am 12. 12. 34 als Ausgangsmaterial dienten, bestanden zum größten Teil (über 80 %) wieder aus ungeflügelten *Virgines* (2. Generation). Schon die 3. Generation führte zu einem Massenbefall auf der Unter-

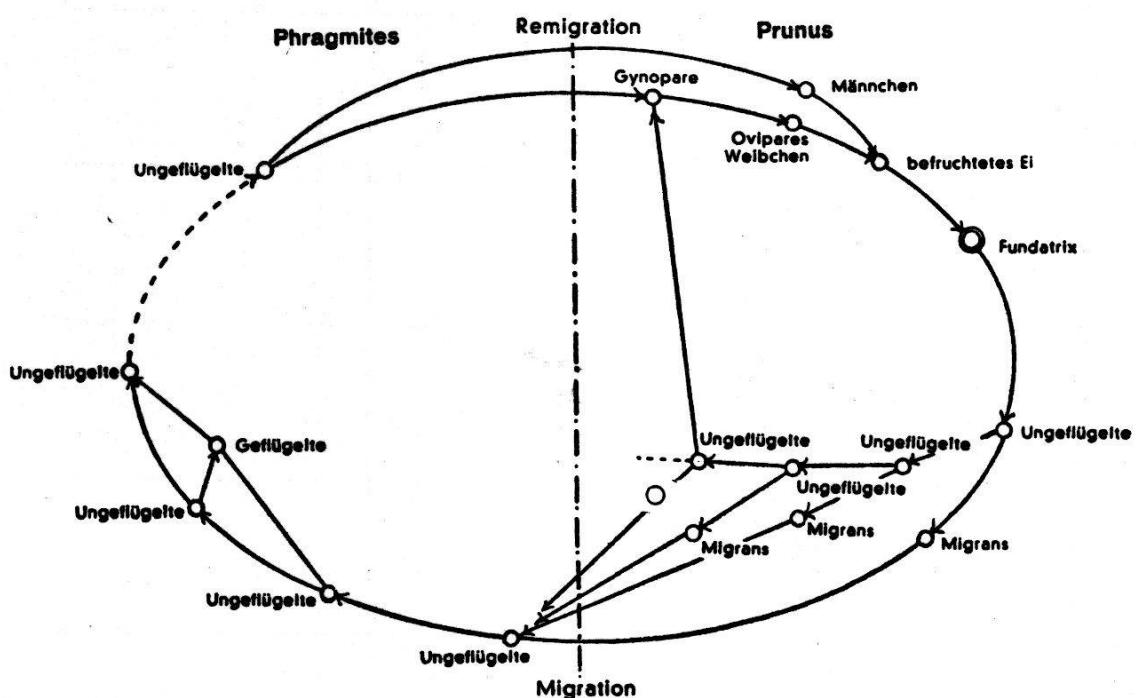
seite der jungen Pflaumenblätter; der größere Teil dieser Generation entwickelte sich aber zu Nymphen und Geflügelten. Infolge der Überfüllung der Kolonien setzte ein starkes Abwandern besonders der ausgewachsenen ungeflügelten Virgines ein, die an den Stämmchen auf- und abwärts marschierten, sich auf dem Topfrand ansammelten und nach allen Richtungen wegwanderten und Spontaninfektionen an anderen Topfbäumchen erzeugten. Durch wiederholte Übertragungen solcher Virgines auf frische Bäumchen gelang es mir, bis Ende April 1935 die Reihe ungeflügelter Virgines durch 8 Generationen hindurch weiterzuzüchten. Daneben entstanden aber in großer Zahl auch Geflügelte, die sich ausnahmslos als Gynoparen erwiesen.

Diese Geflügelten siedelten sich im Gegensatz zu den Ungeflügelten nur auf älteren Blättern an, bildeten dort den charakteristischen Wachskreis und erzeugten ovipare Weibchen. Auf Blättern vorgetriebener Schilfstopfpflanzen, die im Gewächshaus zur Verfügung standen, ließen sich diese *Prunus*-Gynoparen nicht ansiedeln, dagegen flogen sie auf andere Pflaumentopfbäume über und legten dort ihre Jungen ab.

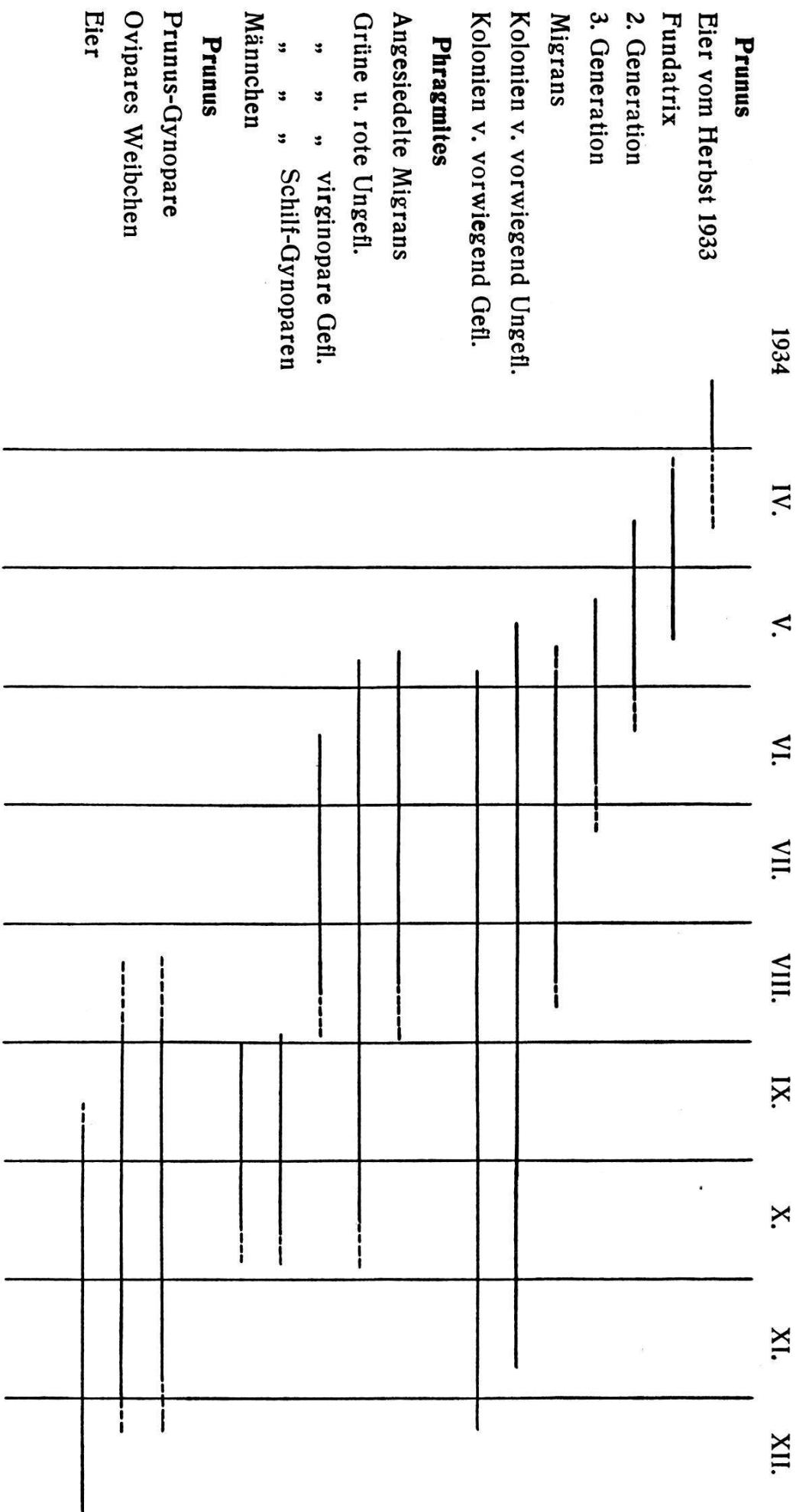
Diese Gewächshausversuche vom Winter 1934/35 beweisen, daß unter künstlichen Bedingungen (geeignete Temperatur und Vorhandensein junger Pflaumenblätter) auch *Hyalopterus arundinis* aus dem schweizerischen Mittelland die parthenogenetische Generationsfolge vom Herbst bis zum Frühjahr weiterführen kann, wobei das Bild des Massenbefalles mit Wachsausscheidungen und Honigtauproduktion mit dem der Sommerkolonien im Freiland übereinstimmt (Abb. 11). Der Hauptunterschied zu der Entwicklung im Sommer bestand im völligen Ausbleiben der migrierenden virginoparen Geflügelten in diesen Gewächshauszuchten. Das andauernde Entstehen zahlreicher Gynoparen deutet auf eine direkte, starre Fortsetzung jener herbstlichen Entwicklungstendenzen hin, wie sie in den *Prunus*-kolonien unter natürlichen Verhältnissen im Herbst durch den Wegfall der Migranten und ihre Ersetzung durch die *Prunus*-Gynoparen in Erscheinung treten. Die Erzeugung von Geschlechtsweibchen in den Winterzuchten führte die Generationenfolge gewissermaßen in eine Sackgasse, da Männchen, die nur auf Schilf heranwachsen könnten, zu dieser Zeit fehlten und

die Oviparen deshalb unbegattet blieben. Die Wintereier wuchsen zwar im Körperinnern zu normaler Größe heran, gelangten aber in den meisten Fällen nicht zur Ablage, auch wenn die Geschlechtsweibchen von den Blattunterseiten auf Zweige übertragen wurden oder durch Abkühlung bis auf $+3^{\circ}\text{C}$. die natürliche Temperatursenkung nachgeahmt wurde. Ein einziges Winterei gelangte in dieser Beobachtungsreihe zur Ablage, es blieb jedoch ohne Weiterentwicklung.

Zusammenfassend wird der geschlossene Entwicklungsgang von *Hyalopterus arundinis*, wie er sich bei uns im Freien abspielt, dargestellt durch das folgende zyklische Entwicklungsschema. Die beigegebene Zeittabelle veranschaulicht zudem, über welche Zeiträume sich die verschiedenen biologischen Typen und Koloniezusammensetzungen im Laufe eines Jahres erstrecken.



Schematische Darstellung des Entwicklungszyklus von *Hyalopterus arundinis*.



Zeittabelle der verschiedenen biologischen und Kolonie-Typen. 1934. Freiland.

V. Die roten Blattläuse auf Schilf.

Es ist von verschiedenen Blattlausarten bekannt, daß sie Farbvarietäten bilden. Bei einigen grünen Aphiden ist die rote Varietät in der Literatur besprochen. *Macrosiphum solanifolii* Ashmead wurde von Shull (1925) eingehend untersucht. Bei *Rhopalosiphum lactucae* entstehen nach Börner (1914, S. 180) rötliche Individuen nur auf dem Nebenwirt im Herbst; es handelt sich um rötliche Gynoparen (neben grünen) und um ausnahmslos rote Männchen. Das Vorkommen rötlicher Tiere wird ferner von *Macrosiphum rosae*, *M. granarium*, *M. pseudorosae*, *Myzus persicae*, *Anuraphis roseus*, *A. bakeri* und von *Hyalopterus arundinis* Fab. erwähnt.

Über rote (violette) *Hyalopterus arundinis* finden sich in der Literatur schon Angaben bei Walker (1850, S. 388), Houard (1908, S. 74; 1913, S. 1273), Van der Goot (1915, S. 261), Theobald (1927, S. 24) und Opmanis (1928, S. 77). Man hatte aber bei unserer Art keine näheren Kenntnisse, in welchen Generationen rote Formen vorkommen.

Auf dem Hauptwirt fand ich stets nur grüne, nie rote Individuen von *Hyalopterus arundinis*. Auf Schilf beobachtete ich sie dagegen an allen Fundorten und während des ganzen Sommers. Es treten dort 3 biologische Typen in beiden Farbvarietäten auf, die Ungeflügelten, die Sommergeflügelten und die Gynoparen, nicht aber die Männchen.

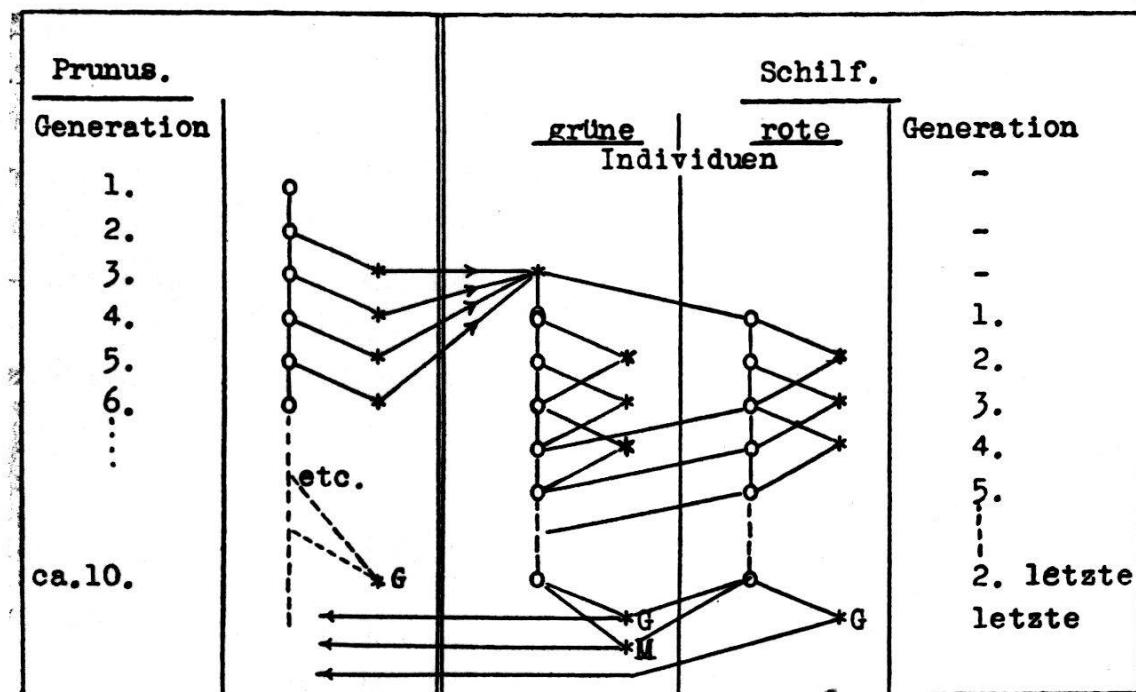
Die frühesten Beobachtungsdaten waren 24. 5. 34 und 9. 6. 35; schon in der ersten Schilfgeneration waren einzelne Nachkommen der Migrantes rot. Auch auf *Arundo donax*, wo sich einige Geflügelte niedergelassen hatten und bis 5 Junge absetzten, fanden sich unter diesen einige rote Individuen (26. 6., 1. 7., 11. 7. 1935). Es wurden einige Fälle beobachtet, wo Migrantes ausschließlich grüne Nachkommen hatten (18. 5. 35, 1. 7. 35, 15. 8. 32, 25. 8. 34). Es kam dagegen nie vor, daß eine Migrans lauter rote Nachkommen absetzte. Gewöhnlich sind die ersten von den Migrantes auf Schilf abgelegten Jungen rein grün, seltener (z. B. am 27. 7., 13. 8. 34) gemischtfarben grün-violett. Solche gesprenkelte Individuen der 1. Schilf-Generation

behalten ihr Aussehen oft dauernd oder werden vorwiegend rot. Rote und grüne Jungre werden zuweilen in gleichfarbenen Gruppchen nacheinander hervorgebracht. Ein Alternieren der Farbe nach je 1—2 Individuen kommt aber auch vor. Eine Kolonie kann sich deshalb aus grünen und violetten Tieren jeden Stadiums zusammensetzen. Die Verhältniszahl Grün: Rot unterliegt von Kolonie zu Kolonie beträchtlichen Schwankungen. Stets überwiegen die grünen Individuen in der 1. Generation; die roten machen gewöhnlich $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{3}$ aus. An einer Fundstelle bei Aarau fiel mir 1932 wie 1935 das spärliche Vorkommen der roten Blattläuse besonders auf. Geflügelte mit sowohl grünen wie roten Jungen stellte ich bis zum 14. 9. 32 resp. 13. 8. 34 fest.

Die *Migrans* ist die einzige grüne Form, welche außer grünen auch rote Jungre erzeugt; von diesen letzteren stammen die späteren einheitlich roten Schilfgenerationen ab. Durch Zuwanderung von grünen und roten Individuen entstehen dann meist in der Folge farbig gemischte Kolonien. Auch von roten virginoparen Schilfgeflügelten erhielt ich gleichgefärbte Jungre. Von Mitte Juni bis Mitte Juli nur ausnahmsweise, später immer zahlreicher fand ich unter den Jungen roter ungeflügelter Mütter einen Rückschlag zu grünen oder rötlichgrünen. Einzelne rote Stämme bleiben jedoch bis zum Herbst einheitlich rot. Bei den mitunter roten ungeflügelten Müttern der Männchen scheinen die Embryonen grün durch, denn die Männchen sind nie rot. Desgleichen zeigt das Abdomen der roten Gynoparen durchscheinende grüne Flecken, herrührend von den Embryonen der oviparen Weibchen. Nur ein einziges Mal (24. 9. 34) fand ich zwei schwach rötliche ovipare Weibchen im Junglarvenstadium, deren Weiterzucht leider mißlang; im übrigen waren alle oviparen Weibchen schon vom Embryonalstadium an grünlich. — Da die auf *Prunus* kopulierenden Geschlechtstiere nie von rötlicher Farbe sind, spielt diese für die Vererbung bei *Hyalopterus arundinis* offenbar keine Rolle.

Die gegenseitigen Verwandtschaftsbeziehungen zwischen roten und grünen Schilf-Blattlaustypen sind im folgenden Diagramm dargestellt.

Verwandschaftsbeziehungen zwischen roten und grünen Individuen.



Zeichenerklärung. ○ = Ungeflügelte. → = Migration.
* = Geflügelte. ← = Remigration.
G = Gynopare.
M = Männchen.

Es besteht vollständige Analogie in der Lokalisierung des grünen und rotvioletten Pigmentes. Bei beiden Formen sind die ersten Embryonalstadien noch farblos. Die roten Junglarven lassen bei Verletzung einen schwach rötlichen Saft austreten. Die mikroskopische Untersuchung des Körperinhaltes der ausgewachsenen roten Ungeflügelten und Geflügelten zeigt, daß das Pigment in sehr zahlreichen Kugelchen (am häufigsten von 3—30 μ Durchmesser) und Gruppen solcher enthalten ist. Nach der Reaktion mit Sudan III sind es Fettkugeln in der Körperflüssigkeit. Das mehr oder weniger dichte Vorkommen dieser Pigmentträger bestimmt den Farbton. Die Organe der roten Individuen sind an sich farblos, im besonderen auch der Darm und der ausgestoßene Honigtau. Die Exuvien der roten Formen sind von denjenigen der grünen nicht zu unterscheiden. Die von Schlupfwespen ausgefressenen Individuen verlieren ihre Farbe vollständig. Auf natürliche Weise oder durch künstliche Beein-

flussung an den Rückenröhren ausgetretene Tropfen sind dagegen rot gefärbt, vermischt mit größeren gelben Fettropfen. Vom September an scheint das rote Pigment in Ungeflügelten und Schilf-Gynoparen nur noch spärlicher vorhanden zu sein. Beim Anstechen treten meist keine roten Kügelchen mehr aus; oft sind nur noch die zuerst geborenen Jungen der ungeflügelten Mütter rot, die der roten Gynoparen sind gelbgrün.

Meine Untersuchungen über den Sitz der roten Farbe stimmen weitgehend mit denjenigen von Shull (1925) an *Macrosiphum solanifolii* überein. (Auftreten von gefärbten Körperchen in der Haemolyphe.)

VI. Fühlersinnesorgane.

Sie wurden an den abgetrennten, mit Milchsäure (50 %) unter Erwärmung leicht mazerierten Fühlern unter dem Mikroskop gezählt. Diese stammten von zu verschiedener Zeit an verschiedenen Fundorten gesammelten Individuen, indem damit möglichst eine Durchmischung aller Varianten angestrebt wurde.

Die kreisförmigen sekundären Rhinarien (Riechplatten oder Sensorien) beschränken sich bei *Hyalopterus arundinis* (und den meisten Aphidinen) auf das III., IV. und zuweilen V. Fühlerglied der geflügelten Formen. Es sind imaginale Merkmale, die aber den ungeflügelten Ausgewachsenen fehlen. Auf dem I. und II. Fühlerglied stellte ich vereinzelt vorkommende, sehr kleine runde Sensorien fest, die bei der folgenden Zusammenstellung nicht berücksichtigt werden. Regelmäßig kommt sodann am distalen Teil des V. Fühlergliedes ein primäres Rhinarium mit Wimperkranz vor. Am VI. Glied, an der Basis des Processus terminalis, ist ein ebensolches vorhanden, das stets von 6 kleinen, runden «Nebenrhinarien» bogenförmig umgeben ist.

Die variable Größe und die mehr oder weniger gesetzmäßige Anordnung der sekundären Sensorien ist aus Abb. 12 und 13 zu ersehen.

Sensorienzahlen für *Hyalopterus arundinis* nach früheren
Autoren aus verschiedenen Ländern.

| | Prunus-Geflügelte | | | Zwischenwirtsgefl. | | | Männchen | | |
|------------------------------------|-------------------|------|-----|--------------------|------|-----|----------|-------|------|
| | III | IV | V | III | IV | V | III | IV | V |
| Van der Goot 1915 (Holland) | 25—30 | 8—12 | 1 | | | | 40 | 25 | 10+1 |
| Theobald 1927 (England) | 32—40 | 5—8 | | | 4—5 | | | | |
| Opmanis 1928 (Lettland) | 20—29 | 7—10 | | 19, 20 | 4—7 | | | | |
| Hall 1926 (Aegypten) | 11—18 | 0—3 | 0 | 14—36 | 0—13 | 0—5 | | | |
| Patch 1914 (Maine USA) | 30± | 8 | | | | | | | |
| Davidson 1911 (Kaliforn.) | 25—30 | 5—9 | 1 | | | | | | |
| Davidson 1919 , | 23—30 | 4—10 | 1—2 | | | | 38—53 | 19—29 | 9—18 |
| Hottes-Frison 1931 (Illinois) | 20—40 | | | | | | | | |
| Gillette-Palmer 1932 (Colorado) | 27 | 3—8 | 0 | | | | | | |

Der Vergleich der Literaturdaten zeigt mehr oder weniger eine Übereinstimmung der Zahlen für die Prunus-Geflügelten.

Baker und Turner (1916) stellten die Sensorienzahlen von 4 verschiedenen geflügelten Typen von *Aphis malifoliae* Fitch zusammen. Sie ließen sich aber dadurch nicht voneinander abgrenzen, nicht einmal die Männchen.

Die Sensorienzahlen der Tabelle S. 224 zeigen, in wie weit Abweichungen in diesem Merkmal bei den Geflügelten von *Hyalopterus arundinis* vorliegen. Die Angaben der gefundenen extremen Werte zeigen die recht beträchtlichen Schwankungen innerhalb ein und desselben Typs. Sogar zwischen rechtem und linkem Fühler desselben Individuums kommen große Abweichungen vor. (Z. B. bei Männchen, III. Glied: 35 und 42; 44 und 51. — Bei Weibchen, III. Glied: 17 und 24; 23 und 29; 19 und 25. — IV. Glied 1 und 7; 3 und 7.) Ebenso zeigen sich die kleinen Rhinarien am V. Glied der Viviparen meist nur auf einem Fühler.

Die Übereinstimmung zwischen den Migranten vor und nach dem Überflug auf Schilf (identische Form) ist bedeutend größer als zwischen den Prunus- und Schilf-Gynoparen. Immerhin muß man in der Beurteilung der Unterschiede in den Sensorienzahlen doch recht vorsichtig sein, da Material von verschiede-

Eigene Zählungen der sekundären Fühlersensorien bei den verschiedenen Geflügeltentypen.

| Typen: | Fühlerglieder: | | |
|------------------------------------------------|-----------------------------------|-----------------------------|------------------------------------------------------------|
| | III | IV | V |
| 1. Migrans auf <i>Prunus</i> (vor dem Wegflug) | 16–31; $D_{56} = 21,3$ | 1–12; $D_{57} = 4,9$ | $1-(1+1)$ (1+1) bei 8,8 % |
| 2. Migrans nach dem Überflug auf Schilf | 17–32; $D_{112} = 22,5$ | 1–10; $D_{114} = 5,2$ | $1-(1+1)$ (1+1) bei 2,5 % |
| 3. Virginopare Schilfgeflügelte (grün) | (10) 12–22; $D_{38} = 17,0$ | 1–5; $D_{34} = 2,9$ | $1-(1+1)$ (1+1) bei 6,9 % |
| 4. Virginopare Schilfgeflügelte (rot) | 12–22; $D_{11} = 17,6$ | 0–3; $D_{13} = 2,0$ | 1 |
| 5. Schilf-Gynoparen (grün) | 26–37; $D_{37} = 28,9$ (22–40) | 4–12; $D_{36} = 7,8$ | $1-(1+3)$ $(1+1)=22,2\%$ $(1+2)=5,6\%$ (1+3)=2,8 % |
| 6. Schilf-Gynoparen (rot) | 28–38; $D_{19} = 31,8$ | 5–12; $D_{20} = 8,5$ | $1-(1+2)$ $(1+1)=35\%$ $(1+2)=15\%$ |
| 7. Prunus-Gynoparen (Freiland) | 19–32; $D_{46} = 26,0$ | 4–10; $D_{47} = 6,4$ (2) | $1-(1+2)$ $(1+1)=17,8\%$ $(1+2)=2,2\%$ |
| 8. Prunus-Gynoparen (Winterzucht im Gew.haus) | 19–34; $D_{90} = 25,9$ | 2–12; $D_{89} = 6,8$ | $1-(1+4)$ $(1+1)+6,7\%$; (1+2)=4,4 % |
| 9. Männchen (vor und nach der Remigration) | 42–59; $D_{65} = 46,9$ | 17–35; $D_{69} = 25,7$ | $(1+4)=1,1\%$ $(1+7)-(1+20)$ $D_{66}=(1+10,9)$ |

Erklärung: 42–59 = Minimal- und Maximalwert der Zählungen.
 D_{65} = Arithmetisches Mittel aus 65 Zählungen des betr. Gliedes.

nen Lokalitäten zuweilen Verschiedenheiten aufwies. Grüne und rote Farbvarietäten unterscheiden sich bezüglich der Sensorienzahlen nicht grundsätzlich. Die virginoparen Schilf-Geflügelten besitzen am wenigsten sekundäre Rhinarien. Die Männchen sind mit der größten Zahl von Sensorien ausgerüstet. Die Schilf-Gynoparen tragen durchschnittlich auf dem III. Fühlerglied mehr Sinnesorgane als die *Prunus*-Gynoparen. Interessant ist der quantitative Vergleich zwischen *Prunus*-*Migrans* und *Prunus*-Gynoparen inbezug auf dieses Merkmal, da auch sonst beide morphologisch übereinstimmen. Die von mir ermittelten Zahlen weichen nur wenig voneinander ab, indem bei ähnlichen Grenzwerten die Gynoparen auf allen Gliedern etwas höhere Mittel besitzen. Männchen sind an jedem einzelnen der Fühlerglieder III—V zu erkennen, da ihre Sensorienzahlen diejenigen aller übrigen Geflügelten übertreffen. Auf Schilf lassen sich die Sommergeflügelten (*Virginopare* Geflügelte) auf Grund der niedrigen Sensorienzahlen mit Sicherheit von den Gynoparen unterscheiden.

Im übrigen genügen aber die Sensorienzahlen nicht, um alle Geflügeltypen sicher zu identifizieren.

VII. Die Wirtspflanzen von *Hyalopterus arundinis* F.

A. Hauptwirt.

a) Nach *eigenen* Feststellungen.

Stark anfällig.

1. *Prunus insititia* L., Pflaume.
2. *P. insititia*, var. *syriaca* Borckh. Mirabelle.
3. *P. insititia*, var. *italica* Borckh., Reineclaude.
4. *P. domestica* L., Zwetschge.
5. *P. Armeniaca* L., Aprikose.
6. *P. spinosa* L., Schlehe, Schwarzdorn.

Anfällig.

7. *P. Pissardi* Carr. (Blutpflaume) mit Varietäten.
8. *P. Myrobalana*.
9. *P. Brigantiaca* Will.

10. *P. monticola*.

11. *P. incisa* Thbg.

Schwach anfällig.

12. *P. nana* Stokes.

13. *P. Mume*, japanische Aprikose.

14. *P. Maryana*.

15. *P. Juliana*.

16. *P. sibirica* L.

Nur vorübergehend anfällig.

17. *P. communis* (L.) Arcangeli, Mandel

18. *P. persica* (L.) Stokes, Pfirsich.

19. *P. persica*, var. *nectarina* hort., Nectarine.

20. *P. triloba* Lindl. «Mandelbäumchen».

21. *Pyrus Malus* L. Apfelbaum.

b) Nach Feststellungen *anderer Autoren*.

22. *Prunus americana*. China (Takahashi 1924), Colorado (Gillette-Palmer 1932).

23. *P. serotina*. New York (Olsen 1921).

24. *Umbellularia californica* Nutt. Californien (Davidson, W. M. 1911).

25. Cultivated columbine = Akelei. New York (Leonard 1926).

26. *Buddleia madagascariensis*. Aegypten (Hall 1926).

27. *Salsola kali*. England (Walker 1850).

28. *Salix*? (Walker?) nach Theobald 1927.

Die weitaus häufigsten Hauptwirtspflanzen der Mehligsten Pflaumenblattlaus sind im Schweizerischen Mittelland wie schon gesagt die *Pflaumen- und Zwetschgenbäume* mit ihren verschiedenen Sorten. Auch *Aprikosenbäume* werden häufig befallen. In Baumschulen mit gemischten Reihen werden jedoch Pflaumen- und Zwetschgenbäume meist bevorzugt. Auf Aprikose konnte ich ebenfalls das Fortdauern des fundatrigenen Stammes den Sommer durch, die Bildung von *Prunus-Gynoparen*, den Besuch von Männchen und die Ablage von Winter eiern beobachten. Auf *Schlehensträuchern* (*Prunus spinosa*)

fand ich *Hyalopterus* seltener. (Zürich und Umgebung: 5 Fundorte, Waldrand bei Rünenberg (Baselland) und Moosleerau (Kt. Aargau). Auch auf Schlehe fand ich entwicklungsfähige Wintereier. Stellenweise blieb der Befall während 3 Jahren auf die gleichen Zweige lokalisiert.

An *Prunus Pissardi* Carr. fand ich *Hyalopterus*-Kolonien nur in Baumschulen, dicht neben befallenen Pflaumenbäumchen. Die künstlichen Übertragungsversuche fielen ebenfalls positiv aus; es konnten auch Wintereier festgestellt werden. Van der Goot (1915, S. 264) erwähnt ebenfalls *P. Pissardi* als Wirtspflanze. Mit *Prunus Myrobalana* verliefen meine Übertragungsversuche positiv, also in Übereinstimmung mit Davidson (1919) in Californien. Die Nummern 9—16 der vorstehenden Liste füge ich gestützt auf meine Zuchtversuche (gute Vermehrungsergebnisse) dem Verzeichnis der Nährpflanzen von *Hyalopterus arundinis* bei; 21 weitere Prunussorten erwiesen sich als nicht anfällig.

Teilweise abweichend von den Feststellungen anderer Autoren sind meine Befunde über die Anfälligkeit der Nummern 17—21 meiner Pflanzenliste. Weder mit *Hyalopterus*-Material von Pflaume noch mit solchem von Aprikose gelang es mir, einen andauernden Befall an jungen *Mandelbäumen* zu erzielen; dagegen fand ich am 5. 7. 34 in Bellinzona 2 Zweige eines älteren Mandelbaumes stark mit *Hyalopterus arundinis* besetzt, wobei die Kolonien sich in der typischen Anordnung längs des Mittelnervs befanden und reichlich Honigtau produzierten. An einem nahen Pfirsichbaum und an den anderen Steinobstbäumen des betreffenden Gartens fand ich keine Kolonien. Angaben über den Befall von Mandelbäumen liegen vor aus Palästina (Bodenheimer 1930), Italien (Passerini 1863, Macchiati 1883, Del Guercio 1900, Carimini 1931), Rußland (Mordwilko 1929) und Californien (selten nach Davidson, 1919).

An *Pfirsichblättern* fand ich in den Kantonen Aargau und Zürich nur ausnahmsweise (im Herbst) angeflogene Gynoparen mit wenigen Jungen des I. und II. Larvenstadiums, dagegen nie Wintereier, Fundatrices oder eigentliche Kolonien. Meine Infektionsversuche erzielten trotz mannigfaltiger Abänderungen und Wiederholungen nur einen vorübergehenden Befall ohne

nachhaltige Vermehrung. Auch «Nectarinen» verhielten sich negativ.

Anders verhält sich *Hyalopterus arundinis* in der *Westschweiz*, wie sich u.a. aus folgenden Mitteilungen von Dr. H. Leuzinger, Sitten, ergibt: «Die unter dem Namen «puceron vert du pêcher» bekannte Art ist wohl der weitverbreitetste Blattlausschädling des Pfirsichs im Wallis. Ich erinnere mich nicht, hier eine Pfirsichpflanzung gesehen zu haben, in welcher dieser Schädling nicht vorkommt. In meinem Versuchsgarten sind sämtliche Pfirsichbäume jedes Jahr trotz mehrmaliger sorgfältiger Bespritzung mit Kontaktmitteln stark befallen, ebenso auch andernorts in der Umgebung von Sitten. Der Befall setzt nach meinen Beobachtungen gewöhnlich im Mai ein und nimmt im Juni und Juli stark zu. Die ganze Unterseite der Blätter ist dicht besetzt mit den grünen, mehlig überzogenen Blattläusen. Die Blätter krümmen sich jedoch nicht oder nur unmerklich ein, fallen aber meistens vorzeitig ab. Der Schaden ist beträchtlich. Gegen Mitte August nimmt der Befall auf Pfirsich stark ab. Die meisten Blätter zeigen auf der Unterseite bloß noch den weißen Wachsbelag, Exuvien und hie und da einzelne Blattläuse. Nur auf jungen Blättern können noch dichtere Kolonien aufgefunden werden.

Auf Aprikosen kann sich *Hyalopterus pruni* ansiedeln, bildet aber im Wallis nie große dauernde Kolonien. Ich habe versucht, in meinem Garten, in welchem sich nebeneinander Pfirsich-, Aprikosen- und Pflaumenbäume (Fellenberg) befinden, die Blattlaus auf Pflaumen- und Aprikosenzweige zu übertragen. Sowohl auf Pflaume wie Aprikose siedelten sich kleine Kolonien an, verschwanden aber nach wenigen Wochen wieder vollständig, obwohl die betreffenden Bäume nie bespritzt wurden. In der Tat spielt *Hyalopterus pruni* nach meinen Beobachtungen im Wallis sicher überhaupt keine Rolle als Aprikosen-schädling und jedenfalls auch als Pflaumenschädling nur eine untergeordnete.»

Wie im Wallis macht sich die Mehlige Pflaumenblattlaus auch in nachfolgenden Ländern als *Pfirsichschädling* stark bemerkbar:

Frankreich, spez. im Südosten (Balachowsky 1931, Paillot 1931, Balachowsky-Mesnil 1935).

Italien, Poebene-Calabrien. (Passerini 1863, etc., Macchiati 1883, Del Guercio 1900 etc., Carimini 1931, Beffa 1934).

England (auch Nectarine), (Buckton 1879, Fryer 1916, Theobald 1918, 1927, Davidson 1925).

Rußland (Dobrowliansky 1913, Kiew; Uwarow, 1914, Stawropol, Transkaukasien; Sacharow, 1916; Scherubel 1923, Astrachan).

Palästina (Bodenheimer, 1930).

Aegypten (Willcocks 1916, Hall 1926).

Lahore (Indien), (Das 1918).

Japan (Tokyo, Kyoto, Nara), (Matsuda 1929).

Dagegen scheint Pfirsich nicht anfällig zu sein (oder wird zumindest nicht als Wirt genannt) in Californien (Davidson 1917, 1919, Essig 1911 etc.); Colorado (Gillette-Palmer 1932); Polen (Judenko 1930, Strawinski 1931, Janiszewska 1932); Deutschland (Kirchner 1923 und ältere Autoren); Lettland (Oppmanis 1928, Zirnits 1927) und Holland (Van der Goot 1915).

An *Prunus triloba* fand ich am 16. 9. 32 in einer Baumschule in Dielsdorf eine spontan entstandene, vorzugsweise aus Nymphen und Geflügelten bestehende Kolonie, ferner einen vorübergehenden Befall an einem im Gewächshaus stehenden Topfbäumchen. Künstlich infizierte Bäumchen waren nach einigen Tagen stets wieder verlassen.

Den Nachweis des einzigen von mir untersuchten Befalles eines *Apfelbaumes* verdanke ich Dr. P. Suter, der Ende Juni 1933 in Wohlen (Aargau) dicht neben befallenen Zwetschgenbäumen ausgedehnte *Hyalopterus*-Kolonien an mehreren Apfelblättern antraf. Meine künstlichen Übertragungsversuche auf Apfelbäume mißlangen. Del Guercio (1911, S. 297) meldet *Pyrus Malus* L. von der Iberischen Halbinsel als einzige Wirtspflanze, ebenso Tavares von Portugal (1914, S. 184).

1863 wurde von Passerini *Vitis vinifera* als Wirtspflanze genannt, doch stellte er 1871 seine Angabe dahin richtig, daß es sich nur um eine zufällige Anwesenheit dieser Blattläuse gehandelt habe, da die betreffende Rebe an einen befallenen Mandelbaum anlehnte.

Der Vollständigkeit halber fügte ich in meiner Liste (Nr. 22—28) auch die übrigen in der Literatur genannten Wirtspflanzen bei; soweit ich mit ihnen Infektionsversuche ausführen konnte, war das Ergebnis negativ. Die eine oder andere Angabe kann möglicherweise auch auf einem Irrtum der betr. Autoren beruhen.

Abschließend läßt sich feststellen, daß der Grad der Anfälligkeit für *Hyalopterus*-Befall bei den verschiedenen Hauptwirtspflanzen variiert und daß zudem innerhalb der Sorten der gleichen Pflanzenart noch Anfälligeitsunterschiede vorkommen. — Das in verschiedenen Gebieten stark abweichende Verhalten unserer Blattlausart gegenüber dem Pfirsichbaum läßt die Vermutung nicht ganz unberechtigt erscheinen, daß *Hyalopterus arundinis* eine gewisse Differenzierung in biologische Rassen erfahren habe.

B. Zwischenwirt.

a) Nach *eigenen* Feststellungen.

Stark anfällig.

1. *Phragmites communis* Trin., gemeines Schilfrohr.

Schwach anfällig.

2. *Phalaris arundinacea* L., Rohrglanzgras.
3. *Typha latifolia* L., Breitblätteriger Rohrkolben (Fam. Typhaceae).
4. *Arundo donax* L., Pfahlrohr.

b) Nach Feststellungen *anderer Autoren*.

5. *Calamagrostis Epigeios* (L.) Roth, Land-Reitgras.
6. *Molinia coerulea* (L.) Moench, Pfeifengras, Besenried.
7. *Calamagrostis litorea* Schrader = *C. Pseudophragmites* Baumg. Schilfähnliches Reitgras.
8. *Elymus* (*Calamagrostis*) *arenarius*
9. *Dactylis glomerata* L., gemeines Knäuelgras
10. *Ammophila arundinacea*
11. *Scirpus caespitosus* L.
12. *Scirpus lacustris* L.

Nr. 7—12 nach
Wilson u. Vickery
1918.

13. *Juncus* spec. L. (nach Walker laut Davidson 1925)
14. *Poa annua* L., einjähriges Rispengras (nach Theobald 1927).
15. *Phragmites kirki* (in Lahore nach Das 1918).
16. *Phragmites vulgaris* (nach Wilson und Vickery 1918).
17. *Phragmitis phragmitis* (in Illinois nach Davis, J. J., 1910).

Phragmites communis Trin. ist im schweizerischen Mittellande weitaus die wichtigste Zwischenwirtspflanze von *Hyalopterus arundinis*. Das Vorkommen dieser Blattlausart auf Schilf wird aus folgenden andern Ländern gemeldet:

Deutschland, Italien, Frankreich, Belgien, Niederlande, England, Schottland, Schweden, Lettland, Polen, Rußland, Palästina, Aegypten, U.S.A., Japan, Korea, Formosa, Java, Australien, Queensland.

Am 5. 10. 35 fand ich am Aareufer bei Aarau eine aus etwa 50 ungeflügelten Individuen und 3 Nymphen bestehende Kolonie von *Hyalopterus arundinis* blattoberseits auf *Phalaris arundinacea*. Weitere Nachforschungen und Übertragungsversuche an dieser Pflanzenart verliefen dagegen ergebnislos.

Typha latifolia wird für Californien (Davidson 1917 und 1919, Swain 1919) und Illinois (Hottes-Frison 1931) als Zwischenwirt angegeben und entwickelt dort die ganze virginogene Generationsreihe. In meinem Beobachtungsgebiete fand ich *Typha* dagegen nie befallen. Es gelang mir jedoch, im künstlichen Übertragungsversuch einmal eine größere Kolonie (31. 7. 35), bestehend aus Ungeflügelten und virginoparen Geflügelten, und zwar sowohl grünen wie roten Individuen, auf einem *Typha*-blatt zu erzielen. Ungeflügelte, die ich von *Phragmites* auf *Typha* übertrug, hielten sich dort bis zu einer Woche und erzeugten Junge.

Arundo donax wurde im Botanischen Garten in Zürich nicht selten von Migranten angeflogen, die dort bis zu 5 Junge produzierten. Geschlossene Kolonien bildeten sich aber nie: nach ein paar Tagen waren die Blattläuse jeweils wieder verschwunden, sodaß meine Beobachtungen mit Börner's Feststellung an *Arundo donax* (1932) übereinstimmten: «im Sommer vorübergehend». Für Italien, Palästina, Aegypten, Lahore, Ja-

pan, U.S.A. und Peru wird *Arundo donax* als Wirtspflanze von *Hyalopterus arundinis* angeführt.

Calamagrostis Epigeios wurde schon von Fabricius (1775, S. 734) als Wirtspflanze genannt und die Blattlaus deshalb von ihm als *Aphis arundinis epigeios* benannt. Auch für England (Walker 1850), Italien (Passerini 1863 und 1871, Del Guercio 1900) und Rußland (Mordwilko 1929) wird *Calamagrostis Epigeios* als Zwischenwirt von *Hyalopterus arundinis* angegeben. Meine diesbezüglichen Übertragungsversuche verliefen wie diejenigen von Börner (1932) negativ.

Für *Molinia coerulea* stellte Börner 1932 einen «vorübergehenden» Befall fest. Weder mit *Hyalopterus*-Kolonien von Schilf noch von *Prunus* konnte ich eine einige Tage dauernde Besiedlung erreichen. Im Botanischen Garten in Zürich blieb *Molinia coerulea* während des ganzen Sommers 1935 ohne Befall, obschon sich in der Nähe ausgedehnte *Hyalopterus*-Herde befanden.

Die übrigen in meinem Verzeichnis der Zwischenwirte angeführten Pflanzenarten (Nr. 7—17) blieben, soweit ich ihr Verhalten nachprüfen konnte, völlig unanfällig. Börner faßt sie nicht als «echte Wirtspflanzen» auf.

Ob in unserem Gebiete noch mit der Entdeckung weiterer Zwischenwirte zu rechnen ist, bleibt vorerst eine offene Frage; sicher würden aber solche gegenüber Schilf eine stark untergeordnete Rolle spielen.

VIII. Parasiten und Hyperparasiten.

In der Literatur finde ich Angaben über folgende Parasiten von *Hyalopterus arundinis*:

Praon flavinode Hal., gelegentlich mit einem Hyperparasiten *Lygocerus* sp. In Südrussland auf *Prunus* (Dobrowliansky 1913).

Aphidius sp. in den parthenogenetischen Geflügelten und Ungeflügelten auf Pflaume und Schilf in Polen. (Ausführliche histologische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen von J. Janiszewska, 1932.)

Eine unbestimmte Art aus der Familie der Chalcididae auf *Prunus* aus Schottland (Jackson, 1918).

Die von mir gezüchteten Parasiten und Hyperparasiten wurden in liebenswürdiger Weise von Herrn Dr. Ch. Ferrière am Britischen Museum in London wie folgt bestimmt.

I. Primäre Blattlausparasiten.

Praon volucre Hal. }
Ephedrus lacertosus Hal. }
Aphelinus flavipes, Först., (Aphelinidae), von Schilf-Hyalopterus.

II. Hyperparasiten.

Asaphes vulgaris Walk. (Pteromalidae).

- a) Aus *Ephedrus lacertosus* von Schilf.
- b) Aus *Praon volucre* von *Prunus* und Schilf.

Charips cameroni D. T. (Cynipidae) aus *Praon volucre* von *Prunus* und Schilf.

Lygocerus giraudi, Kieff. (Calliceratidae) aus *Ephedrus lacertosus* (Schilf) und aus *Praon volucre* (*Prunus* und Schilf).

Alle Species waren schon von andern Blattlausarten bekannt. Über die zwei erstgenannten Parasiten füge ich hier einige meiner Beobachtungen bei.

Praon volucre Hal. ist auf Haupt- und Zwischenwirt der verbreitetste Hyalopterus-Parasit. Ich fand pro Blatt bis 20 von dieser Art parasitierte weiße Blattlausskelette. Die Syrphuslarven sind allerdings für die Blattlauskolonien noch verheerender. *Praon volucre* macht sich in den Blattlauskolonien den ganzen Sommer hindurch bemerkbar, auch vereinzelte Fundatrices waren parasitiert (19. 5. 34). Die ungeflügelten Generationen auf *Prunus* wie auf Schilf werden vorzugsweise von ihm heimgesucht. Desgleichen erwiesen sich geflügelte Migrantes nach ihrer Ankunft auf Schilf (14. 6. 34) als parasitiert, sodaß auch die passive Verschleppung für die Ausbreitung von *Praon* von Bedeutung ist. Ferner fand ich auch virginopare Schilfgeflügelte und Gynoparennympchen sowohl auf *Prunus* wie auf *Phragmites*, die von *Praon* parasitiert waren. Aus Tes-

sinermaterial schlüpften noch am 13. 10. 34 Praon-Imagines aus; lebende Larven dieses Parasiten fanden sich in Cocons auf abgefallenen Pflaumenblättern noch am 30. 11. 34. Ovipare Weibchen und Männchen wurden nicht befallen. Die roten Schilfblattläuse verlieren, wenn sie parasitiert sind, allmählich die Farbe. Ich konnte auch das Anstechen von *Aphis pomi* D. G. durch Praon volucre verfolgen. Der Legestachel wird in die verschiedensten Altersstadien von *Hyalopterus*, auch in Ge- flügelte und selbst in tote Blattläuse eingestochen. Einmal zählte ich 13 Einstiche innerhalb 10 Minuten. Wenn die Praonlarve nahezu ausgewachsen ist, erscheint die parasitierte Blattlaus stark aufgedunsen und verfärbt und läßt den schwarzen Darm- inhalt der Parasitenlarve durchscheinen. Aber auch die jungen Praonlarven können durch Aufhellen des Blattlauskörpers in Benzol, das mit Chloralhydrat gesättigt wurde (von Breemen 1926), oder in Cedernholzöl nach vorausgegangener Fixierung durch Carnoy'sche Flüssigkeit in ihrer Lage im Wirte sichtbar gemacht werden, wenn man sie nicht herauspräparieren will. Die Praonlarve verläßt die ausgehöhlte Blattlaus auf der Ven- tralseite und spinnt zwischen Unterlage und Blattlaus einen Cocon, sodaß der Blattlauskörper gewissermaßen auf einem Sockel ruht. Dieses Einspinnen läßt sich am besten auf einer Glasunterlage beobachten. Entfernt man die verpuppungsreife Larve von der Blattlausleiche, so ist sie nicht imstande, den Cocon herzustellen, weil es an den nötigen Anheftungsstellen fehlt. Die Praon-Cocons findet man vorzugsweise blattunter- seits an *Prunus* und *Phragmites*, an letztgenannter Pflanze aber auch blattoberseits, gelegentlich auch an *Prunus*-Blattstielen. Der hohle Blattlauskörper schrumpft ein und zerreißt oft am Rücken. Die Praon-Imago verläßt den Cocon durch ein rundes Loch im gesponnenen Sockel, nahe an der Blattfläche. Oft liegt diese Öffnung — zuweilen noch mit anhaftendem Deckelchen — unter der Cauda. Befindet sich die Öffnung aber auf der Ven- tralseite des Cocons, so röhrt sie von einem Hyperparasiten her.

Ephedrus lacertosus sah ich im Gegensatz zu Praon nie aus geflügelten Blattläusen ausschlüpfen, ein einziges Mal aus einer *Hyalopterus*-Nymphe im Gewächshaus (14. 11. 34). Ich fand die

von ihm parasitierten ungeflügelten Blattläuse von schwarzblauem Aussehen schon vom Frühjahr an auf *Prunus*, von Mitte Juni an auch auf Schilf. Die früheste Imago von *Ephedrus* schlüpfte am 5. 5. 34; Cocons fand ich bis zum 7. 11. 34 an Pflaumenblättern im Freien. *Ephedrus* ist bei uns seltener als *Praon*. Seine Coconbildung erfolgt im Innern der parasitierten Blattlaus, nachdem die Blattlausmumie auf der Bauchseite geöffnet und an der Unterlage festgeklebt wurde. Das Ausschlüpfloch befindet sich meist dicht am Hinterende des Blattlaus-skelettes, seltener am Kopfende. Soweit ich sehen konnte, erfolgt die Überwinterung von *Ephedrus* im Cocon an den abgefallenen *Prunus*blättern.

Aphelinus flavipes Först. verläßt die parasitierte Blattlaus durch ein dorsal gelegenes Ausflugsloch, wie es auch bei den Hyperparasiten *Asaphes vulgaris* Walk. und *Lygocerus giraudi* Kieff. der Fall ist.

Das auffallende Zurückgehen von *Hyalopterus*-Kolonien auf Haupt- und Zwischenwirt während des Sommers, wobei in kurzer Zeit ein starker Blattlausbefall zum Erlöschen gebracht werden kann, ist aber in den meisten Fällen nicht auf diese parasitischen Hymenopteren, sondern auf die räuberische Tätigkeit der sehr häufigen *Syrphus-Larven* zurückzuführen, die von anfangs Mai an bis in den Spätherbst ohne Unterbruch gefunden werden konnten.

Kolonien von *Hyalopterus arundinis* wurden ferner stellenweise stark dezimiert durch *Coccinelliden*- und *Neuropteridenlarven*. Seltener beobachtete ich als weitere Feinde der Blattlaus Milbenlarven (auf Migranten an Schilf, 10. 6. und 13. 7. 35) und Raubwanzen (Anthocoriden) im Juli 1935 auf *Prunus*.

IX. Zusammenfassung.

1. Die vorliegende Arbeit behandelt den Entwicklungsgang der wirtswechselnden Blattlausart *Hyalopterus arundinis* F., gestützt auf mehrjährige Untersuchungen im schweizerischen Mittelland.
2. Die einzige Überwinterungsform ist das befruchtete Winterei. Die parthenogenetischen Generationen sterben bei

uns sowohl am Hauptwirt (*Prunus*), wie auch am Zwischenwirt (*Phragmites*) im Spätherbst aus; nur in Gewächshauszuchten mit erhöhter Temperatur und künstlich vorgetriebenem Pflanzenmaterial konnte auf *Prunus* die parthenogenetische Vermehrung bis zum Frühling aufrecht erhalten werden.

3. Im schweizerischen Mittelland wird deshalb die 1. Jahresgeneration ausschließlich durch die anfangs April aus dem Winterei ausschlüpfende Fundatrix gebildet, die die Reihe der sich parthenogenetisch vermehrenden Blattlausgenerationen eröffnet.
4. Die 2. Generation umfaßt nur ungeflügelte Virgines, die die *Prunus*blätter kolonienweise besiedeln; von der 3. Generation an entstehen neben ungeflügelten auch geflügelte Blattläuse.
5. Die Geflügelten, die vom Mai bis anfangs August in den Kolonien auf dem Hauptwirt (*Prunus*) entstehen, dienen dem Wirtswechsel (*Migrantes alatae*). Ihre Jungen finden nur auf Zwischenwirtspflanzen (*Phragmites*) die Möglichkeit zur Entwicklung und Vermehrung.
6. Im Spätsommer und Herbst entstehen in den Kolonien an *Prunus* andere geflügelte Blattläuse (geflügelte Gynoparen). Diese bleiben auf dem Hauptwirte und erzeugen hier ausschließlich ovipare Weibchen.
7. Außer den Migranten und den Gynoparen werden auf *Prunus* keine anderen Formen von Geflügelten gebildet. Dagegen folgen hier ungeflügelte Virgines unter günstigen Ernährungsbedingungen (junge Blätter) bis zum Spätherbst in etwa 8 und mehr Generationen aufeinander.
8. Die Erstbesiedelung der Schilfpflanzen erfolgt durch die von *Prunus* wegfliegenden geflügelten Migranten; damit beginnt jeden Vorsommer die Reihe der parthenogenetischen Generationen auf dem Zwischenwirt.
9. In den bis zum Spätherbst aufeinanderfolgenden Schilfgenerationen treten neben ungeflügelten auch spärlichere geflügelte Virgines auf, die auf andere Schilfpflanzen überfliegen. Später entstehen in den Schilfcolonien auch

geflügelte Gynoparen und geflügelte Männchen; beide sind zum Rückflug auf den Hauptwirt bestimmt (Remigranten).

10. Paarung und Eiablage finden auf *Prunus* statt; die von *Prunus*-Gynoparen und von Schilf-Gynoparen abstammenden Geschlechtsweibchen verhalten sich völlig übereinstimmend. Von unbegattet gebliebenen oviparen Weibchen können unbefruchtete Wintereier abgelegt werden; doch erwiesen sich diese in allen von mir untersuchten Fällen als nicht entwicklungsfähig. Der Wirtswechsel ist demnach bei uns für die Erhaltung der Art unentbehrlich, weil die Männchen nur auf dem Zwischenwirt entstehen, unbegattete Geschlechtsweibchen aber entwicklungsunfähige Wintereier produzieren. *Hyalopterus arundinis* gehört demnach zu den Blattläusen mit obligatorischer (nicht mit fakultativer) Migration.
 11. Weitere Feststellungen betreffen die Unterschiede in der Zahl der Fühlersinnesorgane bei den geflügelten Formen, das Auftreten «roter Blattläuse» in den Generationen auf Schilf, die Ergebnisse zahlreicher Übertragungsversuche zur Ermittlung der Anfälligkeit des Nährpflanzenkreises, sowie die häufigsten Parasiten und Hyperparasiten.
 12. Bei uns sind Pflaumen-, Zwetschgen- und Aprikosenbäume, sowie *Prunus spinosa* die wichtigsten Hauptwirspflanzen. Pfirsichbäume erwiesen sich als nicht anfällig. Als Zwischenwirt kommt *Phragmites communis* die ausschlaggebende Bedeutung zu.
-

Literaturverzeichnis.

A. Wichtigste Literatur über die Biologie und Systematik von *Hyalopterus arundinis*.

1. *Amyot, M.* 1847. Entomol. Française. Rhynchotes. Ann. Soc. Ent. France. II. Sér. V, S. 476, 477.
2. *Baker, A. C.* 1920. Generic classification of the Hemipterous Family Aphididae. U.S. Dept. Agric. Bull. 826. S. 47—48.
3. *Balachowsky, A. et Mesnil, L.* 1935. Les insectes nuisibles aux plantes cultivées. Paris. T. I. S. 338—341.
4. *Blakey, J. G.* 1918. The mealy Plum Aphid. The Gardener's Chronicle. 63, S. 1—2.
5. *Bodenheimer, F. S.* 1930. Die Schädlingsfauna Palästinas. Beiheft der Ztschr. f. ang. Ent. S. 229 und 423.
6. *Börner, C.* 1922. Über Fernflüge von Blattläusen nach Beobachtungen auf Memmert und Helgoland. Verh. Deutsch. Ges. ang. Ent. 3. S. 30.
7. — — 1930. Beiträge zu einem neuen System der Blattläuse. Arch. tax. Ent. 1. S. 171—173.
8. — — 1931. Mitteilungen über Blattläuse. Anz. Schädl. kd. 7, S. 8, 10.
9. — — 1932a. Mitteilungen über Blattläuse. Anz. Schädl. kd. 8, S. 39.
10. — — und *Schilder, F. A.* 1932b. Aphidoidea. Sorauers Handbuch der Pflanzenkrankheiten. V., 2. Teil. S. 592. P. Parey, Berlin.
11. *Buckton, G. B.* 1879. Monograph of the British Aphides. II. S. 109—113.
12. *Das, B.* 1918. The Aphididae of Lahore. Mem. Ind. Museum. 6, No. 4, S. 225—227.
13. *Davidson, W. M.* 1911. Two new Aphids from California. Journ. Econ. Ent. 4, S. 559.
14. — — 1919. Life History and Habits of the Mealy Plum Aphid. U.S. Dept. Agric. Bull. 774. S. 1—16.
15. *Dobrowliansky, V. V.* 1913. Zur Biologie der Blattläuse und Beerensträucher. Ref. Rev. appl. Ent. 1914, S. 80.
16. *Fabricius, J. Ch.* 1775. Systema Entomologiae. S. 734, 735.
17. *Fryer, J. C. F.* 1916. Plum Aphides. Journ. Board Agric. 23, S. 661 bis 664.
18. *De Geer, Ch.* (1773). Mémoires pour servir à l'histoire des Insectes. Übersetzung von J. A. E. Götze, III, S. 33—35. 1780.
19. *Geoffroy, E. (anonym)* 1762. Histoire abrégée des Insectes qui se trouvent aux environs de Paris. I, S. 497.
20. *Goot, P. van der.* 1915. Beiträge zur Kenntnis der Holländischen Blattläuse. Haarlem-Berlin. S. 260—265.

21. *Hall, W. J.* 1926. Notes on the Aphididae of Egypt. Minist. Agric. Egypt. Bull. 68. S. 30—31.
22. *Hottes, F. C.* 1930. Aphid Homonyms. Proc. Biol. Soc. Washington. 43, S. 182.
23. *Janiszewska, J.* 1932. Untersuchungen über die Hymenoptere Aphidius sp., Parasiten der Blattlaus *Hyalopterus pruni* Fabr. Bull. Intern. Acad. Polonaise Sci. et Lettr., Cl. Sci. Math. Nat. Sér. B. Sci. Nat. (II). 1932, S. 277—293.
24. *Kaltenbach, J. H.* 1843. Monographie der Familien der Pflanzenläuse. Aachen. S. 52—55.
25. *Koch, C. L.* 1854. Die Pflanzenläuse, Aphiden. Nürnberg. S. 16, 21—23.
26. *Malenotti, E.* 1933. Gli Afidi del PESCO. Minist. Agric. Foreste. Verona. (Autoriass.) S. 2.
27. *Mordwilko, A. K.* 1907, 1909. Beiträge zur Biologie der Pflanzenläuse. Biol. Ctrbl. 27, S. 814—815; 29, S. 107, 182.
28. — — 1935. Die Blattläuse mit unvollständigem Generationszyklus und ihre Entstehung. Ergeb. Fortschr. Zool. 8, S. 50, 302—304, 308 bis 309.
29. *Oestlund, O. W.* 1886. List of the Aphididae of Minnesota. 14th ann. Rep. State Geol. Minn. S. 17—56.
30. *Opmanis, K.* 1928. Ein Beitrag zur Kenntnis der Aphidenfauna Lettlands. Latv. Univ. Riga. S. 76—77.
31. *Osborn, H. & Surrine, F. A.* 1892. Notes on Aphididae. Insect Life. V. U.S. Dept. Agric. Div. Ent. S. 236.
32. *Paillet, A.* 1931. Les Insectes Nuisibles. Paris. G. Doin & Cie. S. 260 bis 265.
33. *Passerini, G.* 1860. Gli Afidi con un prospetto dei generi ed alcune specie nuove italiane. Parma (u. Passerini 1863, Aphididae Italicæ).
34. *Patch, E. M.* 1914. Maine Aphids of the Rose Family. Maine Agric. Expt. Sta. Bull. 233, S. 265.
35. *Réaumur, de.* 1737. Mémoires pour servir à l'histoire des Insectes. III., mém. IX. S. 281—350. Pl. 23, fig. 9—10.
36. *Smith, L. M.* 1931. *Hyalopterus arundinis*, Rep. Agric. Expt. Sta. Univ. California. 1929—30. S. 66.
37. *Theobald, F. V.* 1927. The Plant Lice or Aphididae of Great Britain. Headley Brothers, London. II., S. 17—26 (mit Angabe zahlr. Lit.).
38. *Walker, F.* 1850. Descriptions of British Aphides. Ann. Mag. Nat. Hist. Ser. 2. V. S. 388—389.
39. *Willcocks, F. C.* 1916. Some Notes on the Mealy Plum Aphid, *Hyalopterus pruni*, F. Bull. Soc. Ent. Egypt. IX. part 2. S. 33—37.

Weitere 182 Nummern (z. T. als Referate in der Rev. Appl. Ent.) geben Aufschluß über die Verbreitung und die Wirtspflanzen von *Hyalopterus arundinis*. Wegen Raumersparnis wird auf diese Literatur hier nicht hingewiesen.

B. Allgemeine Literatur.

40. *Baker, A. C. & Turner, W. F. 1916.* Rosy Apple Aphid. Journ. Agric. Res. VII. No. 7. S. 321—343.
 41. *Börner, C. 1914.* Blattlausstudien, Abh. Nat. Ver. Bremen. 23., H. 1. S. 164—184.
 42. *Deegener, P. 1918.* Die Formen der Vergesellschaftung im Tierreiche. Leipzig, Verl. Veit & Comp.
 43. *Dingler, M. 1926.* Die Darstellung der Generationsfolge bei den Pflanzenläusen. Forstw. Zentr.bl. 48, S. 572—578.
 44. *Schneider-Orelli, O. & Leuzinger, H. 1926.* Untersuchungen über die virginoparen und sexuparen Geflügelten der Blattlaus. Beibl. No. 9 zur Vierteljahrschrift der Nat.f.Ges. Zürich, S. 57—59.
 45. *Shull, A. F. 1925.* The life-cycle of *Macrosiphum solanifolii* with special reference to the genetics of colour. Amer. Nat. 59, S. 289—310.
 46. *Weber, H. 1930.* Biologie der Hemipteren. Berlin, J. Springer.
 47. — — 1933. Lehrbuch der Entomologie. G. Fischer, Jena.
 48. — — 1935. Hemiptera III, Biologie d. Tiere Deutschlands. Bornträger, Berlin.
-