

Die Blattläuse, eine wenig beachtete Insektengruppe

Autor(en): **Lampel, Gerolf**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Bulletin de la Société Fribourgeoise des Sciences Naturelles =
Bulletin der Naturforschenden Gesellschaft Freiburg**

Band (Jahr): **67 (1978)**

Heft 1

PDF erstellt am: **21.09.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-308561>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Die Blattläuse, eine wenig beachtete Insektengruppe

von GEROLF LAMPEL,¹⁾

Zoologisches Institut der Universität Freiburg/Schweiz,
Entomologische Abteilung

Von den über 30 000 Insektenarten Mitteleuropas gehören 85 % in die 4 großen Holometabola-Ordnungen Hymenoptera (Hautflügler) (10 000 Arten), Coleoptera (Käfer) (7000 Arten), Diptera (Zweiflügler) (6000 Arten) und Lepidoptera (Schmetterlinge) (3000 Arten). Von den restlichen 24 Ordnungen enthält lediglich die zu den Hemimetabola zählende Ordnung der Homoptera (Gleichflügler oder Pflanzensauger) mehr als 1000 Arten. Von diesen sind etwa die Hälfte (ca. 850) Blattläuse (Unterordnung Aphidina).

In der CH sind von den genannten 850 mitteleuropäischen Blattlausarten erst etwa 370 aufgefunden worden. Die Schweiz gehört somit aphidologisch zu den "unterentwickelten Ländern". Als Pioniere der Schweizer aphidologischen Forschung seien folgende erwähnt: 1930/31 schrieb WERDER eine Arbeit über Schweizer Blattläuse mit besonderer Berücksichtigung Basels, die 79 für die CH neue Arten enthielt. 1932 fand HOLZAPFEL 11 Arten in den Gewächshäusern des Berner Botanischen Gartens (bestimmt vom deutschen Blattlausspezialisten BÖRNER). 1946–48 sammelte STÄGER im Tessin und Wallis Aphidina, unter denen 47 für die CH neue Arten waren, welche vom holländischen Blattlausspezialisten HILLE RIS LAMBERS publiziert wurden. Ab 1954 veröffentlichte W. MEIER eine ganze Reihe Schweizer Neufunde. Ich selbst konnte, v.a. im Rahmen meiner aphidologischen Studien im Botanischen Garten Freiburg i. Ü., 41 für die CH neue Arten hinzufügen. Einige Vergleichszahlen aus anderen europäischen Ländern: In Portugal sind 202, in Spanien 318, in Großbritannien ca. 525, in Dänemark ca. 350, in Schweden über 500, in Polen 660 und im europäischen Teil der UdSSR 680 heute lebende Arten bekannt. Auf der gesamten Erde wird die Zahl an rezenten Arten auf 3500 geschätzt, wobei die meisten Blattläuse Bewohner der gemäßigten Zonen sind.

1) Vortrag, gehalten vor dem Entomologischen Verein Bern am 21. Februar 1978. Frau Dr. phil. nat. Gertrud Lampel-Missbach zum 80. Geburtstag gewidmet.

Im allgemeinen kann man sagen, daß die Blattläuse eine wenig beachtete Insektengruppe sind. Der Liebhaberenentomologe befaßt sich wegen ihrer Kleinheit (Körperlänge erwachsen 0,5 – max. 7 mm) und schwierigen Präparation (es müssen stets mikroskopische Dauerpräparate angefertigt werden) kaum mit ihnen. Der Laie nimmt sie höchstens wahr, wenn sie in größeren Mengen seine Rosen oder seinen Kohl besiedeln, und je nach Temperament wird er sie dulden, oder er wird ihnen mit der “Giftspritze” zu Leibe rücken, ohne zu ahnen, daß manche Blattläuse durchaus auch für den Menschen nützlich sein können.

Morphologie

Zunächst soll einmal gezeigt werden, wie eine Blattlaus gebaut ist. Und da beginnen schon die Schwierigkeiten; denn sogar innerhalb ein- und derselben Art kommen i.d.R. mehrere verschiedene “Morphen” vor. Die Blattläuse zeigen die Erscheinung des “Polymorphismus”, d.h. das Auftreten verschiedener Morphen im Rahmen oft komplizierter Fortpflanzungszyklen, die sich morphologisch und/oder fortpflanzungsphysiologisch unterscheiden, was die Bestimmung sehr erschwert und ein weiterer Grund dafür ist, daß sich nur wenige Entomologen ernsthafter mit den Blattläusen beschäftigen.

Die wichtigste Morphe ist die Virgo, ein parthenogenetisch (d.h. ohne Besamung durch sog. Jungfernzeugung) entstehendes und sich auch wieder parthenogenetisch fortpflanzendes Weibchen. Es kann ungeflügelt (apter) oder geflügelt (alat) sein. Auf dem Aussehen der ungeflügelten Virgo (Abb. 1) sind die meisten Bestimmungsschlüssel aufgebaut. Die Virgo hat eine sehr verschiedene Gestalt, länglich oder kugelig, meist aber eiförmig. Sie ist in die typischen drei Regionen des Insektenkörpers gegliedert: Kopf, Brust und Hinterleib (Caput, Thorax und Abdomen).

Kopf: Am Kopf fallen äußerlich die Antennen, die Augen und die Mundwerkzeuge auf.

Die Antennen sind 3–6-gliedrig (6-Gliedrigkeit ist die Regel), wobei die zwei Basalglieder immer kurz sind. An den übrigen und längeren Gliedern sitzen die Geruchsorgane, Rhinarien genannt, von denen man primäre und sekundäre unterscheidet. Es handelt sich dabei um zu Riechplatten (Sensilla placodea) umgewandelte Haare. Von den primären Rhinarien, die auch schon bei den Larven vorhanden sind, findet sich eins auf dem letzten Antennenglied an der Stelle, an der der Basalteil dieses Gliedes in den z.T. sehr langen und schlanken *Processus terminalis* (Endfaden) übergeht, das andere am Ende des vorletzten Fühlergliedes. Neben dem distalen primären Rhinarium können auch noch sog. akzessorische oder Nebenrhinarien vorhanden sein. Die sekundären Rhinarien finden sich nur bei erwachsenen Blattläusen, v.a. bei der geflügelten, gelegentlich jedoch auch bei der ungeflügelten Virgo, und zwar v.a. auf dem 3., oft aber auch auf

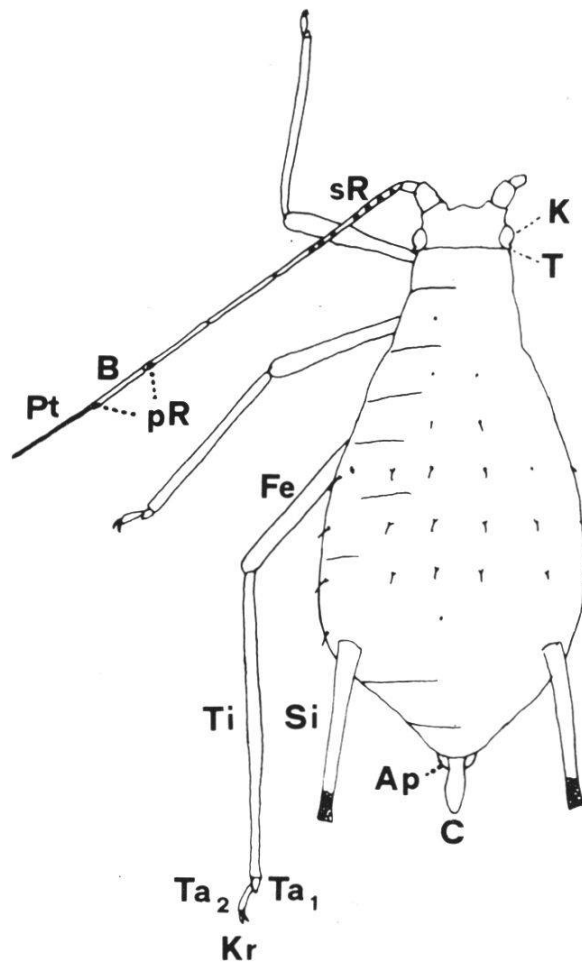


Abb. 1: Ungeflügelte Virgo, Dorsalseite (nach HEIE, 1973). pR = primäre Rhinarien, sR = sekundäre Rhinarien, B = Basalteil des letzten Antennengliedes, Pt = Processus terminalis des letzten Antennengliedes, K = Komplexauge, T = Triommatidium (hier als Anhang des Komplexauges ausgebildet), Fe = Femur, Ti = Tibia, Ta₁ = Tarsalglied 1, Ta₂ = Tarsalglied 2, Kr = Krallen (Coxa und Trochanter von oben nicht sichtbar), Si = Siphus, C = Cauda, Ap = (Sub-) Analplatte.

dem 4. und 5. und ev. sogar 6. Fühlerglied. Die Rhinarien können rund, oval oder bandförmig sein. Im letzteren Fall können sie das Fühlerglied ringförmig umgreifen. Außer den Rhinarien finden sich kleinere Geruchsorgane, sog. Rhinariellen, auf Fühlerglied 2 und an der Basis von Fühlerglied 3. Es handelt sich dabei ebenfalls um umgewandelte Haare, sog. Sensilla coeloconica oder ampullacea (am Grunde einer Grube) (KRZYWIEC, 1968). Auf Fühlerglied 2 liegt – wie bei den übrigen Insekten – auch das sog. “Johnstonsche Organ”, ein Vibrationsorgan, das vielleicht auch als Hörorgan dient (ein Lauterzeugungsmechanismus in Form eines Stridulationsapparates, gebildet aus Hinterschienenborsten und abdominalen Cuticularleisten, ist bei Blattläusen allerdings nur in der Gattung *Toxoptera* bekannt; EASTOP, 1952).

Als Lichtsinnesorgane sind bei den geflügelten und den meisten ungeflügelten Virgines Komplexaugen oder Facettenaugen, die aus einzelnen Sehkeilen, Ommatidien, zusammengesetzt sind, vorhanden. Ein Teil der ungeflügelten Virgines hat

reduzierte Augen in Gestalt sog. Triommatidien (aus nur 3 Ommatidien bestehend). Diese Triommatidien kommen bei den meisten Arten mit Komplexaugen zusätzlich zu diesen vor (an deren Hinterrand). Die geflügelte Virgo trägt außerdem 3 Punktaugen, Ocellen, eins in der Stirnmitte und zwei innen neben den Komplexaugen.

Die Mundwerkzeuge (Abb. 2) sind bei den Aphidina, die sich alle von Pflanzensäften ernähren, zu einem Saugrüssel umgestaltet. Die 4–5-gliedrige Rüsselscheide, die nicht mit in die Pflanze eingestochen wird, wird von der röhrenförmigen Unterlippe (Labium) gebildet, die vorn, bzw. wenn der Rüssel in Ruhe unter der Blattlaus liegt, unten rinnenförmig offen ist. In der Nähe der Rüsselbasis am Kopf wird diese Rinne recht breit und wird hier von der Oberlippe (Labrum) bedeckt. Im Inneren der Rüsselscheide liegen die 4 Stechborsten, 2 Mandibeln und 2 (1.) Maxillen. V.a. die beiden Mandibeln dienen dem mechanischen Eindringen in das Pflanzengewebe, die beiden ineinander verzahnten Maxillen schließen das Speichel- (hinten) und das Nahrungsrohr (vorn) ein. Näheres über die Nahrungsaufnahme später.

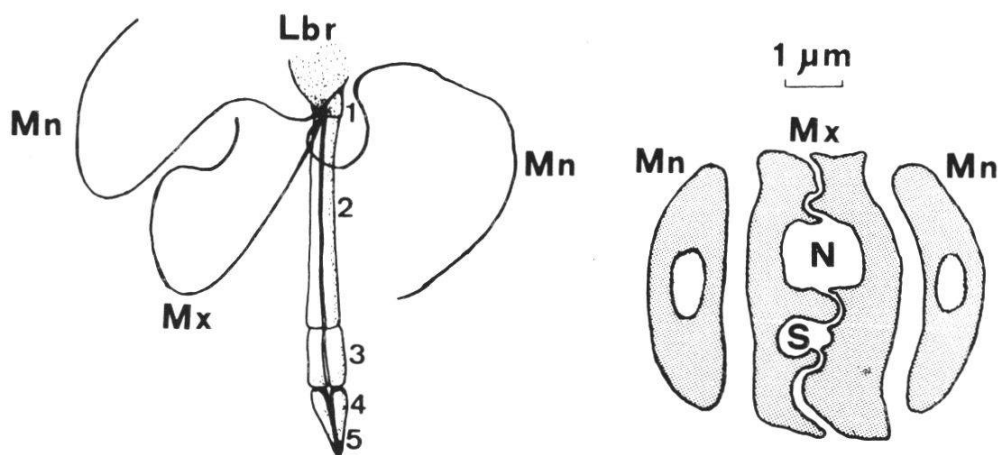


Abb. 2: Mundwerkzeuge einer Blattlaus (nach HEIE, 1973); links Totalansicht, rechts Schnitt durch die 4 Stechborsten.

1–5 Glieder des Labiums (= der Unterlippe = verschmolzene 2. Maxillen), bilden die Rüsselscheide, Lbr = Labrum (Oberlippe), Mn = Mandibel, Mx = die beiden ineinander verzahnten (ersten) Maxillen, S = Speichelrohr, N = Nahrungsrohr.

Thorax: Der Thorax ist die lokomotorische Region des Insektenkörpers. Er trägt bei der ungeflügelten Virgo 3 Paar normale Beine, die denen anderer Insekten gleichen. Ihr Fuß (Tarsus) besteht jedoch niemals aus mehr als zwei Gliedern, wovon das 1., proximale, besonders kurz ist. Das 2. trägt 2 Krallen. Selten fehlen die Krallen oder gar die ganzen Tarsen, beides z.B. bei *Hamamelistes betulinus* (LAMPEL, 1974a); hier heften sich die Tiere mit Tibia-Saugnäpfen an die Unterlage fest. Eine spezielle Einrichtung mancher Blattläuse der Familie

Callaphididae (Zierläuse) ist die Umwandlung des 1. und ev. auch des 2. Beinpaars zu Sprungbeinen (QUEDNAU, 1954; IWANOWSKAJA-SCHUBINA, 1963, 1965). Das Sprunggelenk ist entweder das Hüftgelenk zwischen Coxa und Trochanter (dann ist die Coxa dick) oder das Kniegelenk zwischen Femur und Tibia (dann ist der Femur dick). Typ 1: *Therioaphis*, Typ 2: *Saltusaphis*, *Iziphya*, *Macropodaphis*.

Bei der geflügelten Virgo kommen zu den Beinen noch 2 Paar Flügel (Abb. 3), am Meso- und Metathorax entspringend. Die Blattlausflügel sind durchsichtig und haben nur wenige Adern. Wir unterscheiden beim normalen Vorderflügel die Costa am Flügelvorderrand, die besonders starke Subcosta, die ins Flügelmal (Pterostigma) einmündet, einen einfachen Radius, eine zweimal gegabelte Media und zwei Cubitaläste, am Hinterflügel einen Radius, eine Media und einen Cubitus. Bei einigen Gruppen, z.B. bei den Pemphigidae, Adelgidae und Phylloxeridae, sind weniger Adern vorhanden. So fehlt bei den beiden letztgenannten Familien (die die rein oviparen Blattläuse bilden) im Vorderflügel der Radius. Wichtig ist, daß die geflügelten Blattläuse, ähnlich den Bienen oder "Nachtschmetterlingen", eine "funktionelle Zweiflügligkeit" erreicht haben, d.h. eine Koppelung von Vorder- und Hinterflügel, und zwar dadurch, daß ein Häkchenbündel am Vorderrand des Hinterflügels in eine umgeschlagene Falte am Hinterrand des Vorderflügels einhakt. Durch diese "funktionelle Zweiflügligkeit" wird vermieden, daß die Hinterflügel im Luftwirbel der Vorderflügel arbeiten müssen (noch eleganter haben die Dipteren dieses Problem durch echte oder "morphologische" Zweiflügligkeit gelöst).

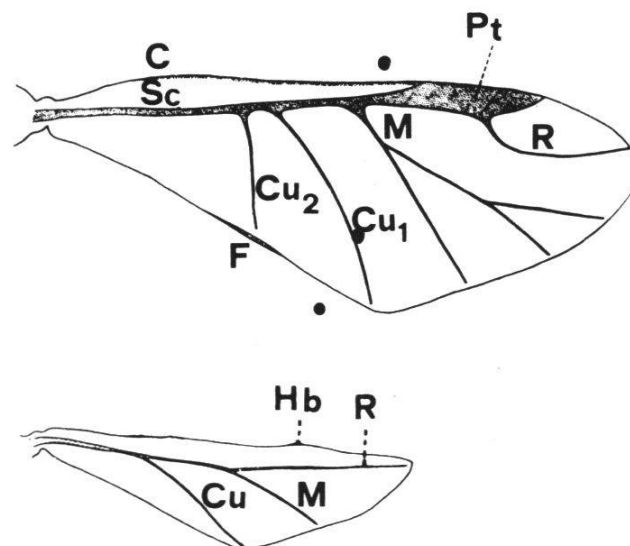


Abb. 3: Typischer Blattlausvorderflügel (oben) und -hinterflügel (unten) (nach ILHARCO, 1965).

C = Costa, Sc = Subcosta, Pt = Pterostigma (Flügelmal), R = Radius, M = Media, Cu = Cubitus, Hb = Häkchenbündel, F = Falte (umgeschlagener Flügelrand).

Abdomen: Auf dem Hinterleib sitzen bei den meisten Blattläusen auf dem 5. oder an der Grenze zwischen 5. und 6. Segment ein Paar Rückenröhren oder Siphonen, deren Gestalt sehr variiert. Am längsten sind sie bei den Aphididae, den Röhrenläusen. In anderen Familien sind sie meist kürzer, oft zu sog. Rückenporen reduziert, bei den oviparen Blattläusen fehlen sie vollständig, bei den Pemphigidae teilweise. Von der Funktion dieser Siphonen wird später noch die Rede sein.

Am Ende des Abdomens (Abb. 4) hat die Blattlaus einen Schwanz (Cauda), der bei den verschiedenen Gattungen sehr verschieden geformt ist. Der Anus, aus dem ein stark zuckerhaltiger Kot, der sog. Honigtau, abgeschieden wird, sitzt gleich unter der Cauda, ein wenig weiter vorn die Genitalöffnung. After und Geschlechtsöffnung werden durch die (Sub-) Analplatte getrennt. Vor der Geschlechtsöffnung sitzt die (Sub-) Genitalplatte. Während die Analplatte auch schon bei den Larven sichtbar ist, ist die Genitalplatte nur bei den Imagines vorhanden. Bei den Aphididae kann man die Larven auch leicht an der noch nicht voll entwickelten Cauda erkennen.

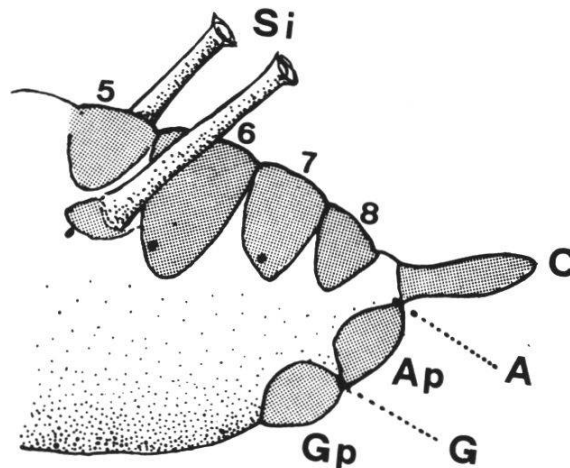


Abb. 4: Abdomenende (Hinterleibsende) einer Blattlaus (*Virgo*), von der Seite (nach HEIE, 1973). 5–8 = Abdominalsegmente 5–8, Si = Siphonen, C = Cauda, A = Anus, Ap = (Sub-) Analplatte, G = Genitalöffnung (Geschlechtsöffnung), Gp = (Sub-) Genitalplatte.

Nachdem wir die beiden Grundtypen der Blattläuse, die ungeflügelte und die geflügelte *Virgo*, kennengelernt haben, taucht die Frage auf, wann denn die eine und wann die andere Form auftritt, oder anders ausgedrückt, durch welche Faktoren Flügelbildung induziert oder unterdrückt wird. (Daß dies nicht immer ganz klappt, bezeugen viele sog. Intermediäre, die in ihrer Ausprägung zwischen der geflügelten und der ungeflügelten *Virgo* stehen, z.B. Flügelstummel oder bei Fehlen derselben wenigstens die sekundären Rhinarien der Geflügelten besitzen.) Bei den geflügelten *Virgines* unterscheiden wir zwischen solchen, die dem Wirtswechsel dienen (auf den später noch im Rahmen der Fortpflanzungszyklen ein-

gegangen werden wird), und anderen, die, z.B. bei Übervölkerung, zur bloßen Ausbreitung der Art auf andere Individuen der gleichen Wirtspflanzenart oder Wirtspflanzenkategorie (z.B. von einem krautigen Nebenwirt auf einen anderen krautigen Nebenwirt) erzeugt werden. Hier soll zunächst nur von letzteren die Rede sein.

Bei einer ganzen Reihe von Arten v.a. der Aphididae hat man dabei nachweisen können, daß es bei Übervölkerung zu einem sog. "Gruppeneffekt" (effet de groupe, crowding-effect) kommt. Sitzen viele Individuen einer Art dicht beisammen, so wird durch die ständige Berührung von Artgenossen die Produktion von flügelbildungsunterdrückendem Juvenilhormon in den Corpora allata (=Hirnanhangsdrüsen) gehemmt, und es entsteht ein mehr oder minder hoher Prozentsatz von Alatae. Daß JH und sog. Juvenoide (synthetische Stoffe mit JH-Wirkung) die Flügelbildung \pm unterdrücken, konnte z.B. v.DEHN (1963) bei *Aphis fabae*, der Schwarzen Bohnenlaus, nachweisen, indem sie Erstlarven (L_1) oder Zweitlarven (L_2) mit dem Juvenoid Farnesol bestrich oder sie Farnesoldämpfen aussetzte. Im Gegensatz zu Kontrollkolonien, in denen 80–90 % Alatae entstanden, entstanden in den behandelten Kolonien im Durchschnitt nur 23 %. Bei manchen Blattlausarten wird die Reaktion auf Übervölkerung durch bestimmte Zustände der Wirtspflanze verstärkt. Bei der Erbsenblattlaus *Acyrtosiphon pisum* z.B. werden in solchen Kolonien, die auf ausgereiften Erbsenpflanzen saugen, mehr Alatae produziert als in solchen, die auf jungen Erbsenpflanzen saugen. Im allgemeinen kann man sagen (KUNKEL und KLOFT, 1974), daß "gute" Nahrung Apteræ, "schlechte" Nahrung Alatae und "sehr schlechte" Nahrung wiederum Apteræ (sog. Minus-Apteræ, unterdurchschnittliche Kümmertiere) sich entwickeln läßt. Auch die Temperatur scheint einen gewissen Einfluß zu haben. LEES (1966) setzte ungeflügelte Virgines aus Overcrowding-Kolonien der Dunkelgrünen Wickenlaus, *Megoura viciae*, einzeln und bemerkte, daß die Geflügelten-Produktion bei 26°C rascher abnahm als bei 15°C. Hohe Temperatur scheint bei *Megoura viciae*, *Macrosiphoniella sanborni* und *Aphis craccivora* die Geflügeltenproduktion zu unterdrücken. Auch bei den meisten anderen bisher untersuchten Arten steigt im Bereich von 10–30°C bei steigender Temperatur die Anzahl der Apteræ (KUNKEL und KLOFT, 1974). Schlußendlich sei noch bemerkt, daß auch ständiger Ameisenbesuch die Flügelbildung hemmt.

Fortpflanzungszyklen

Phylogenetisch gesehen ist bei den Blattläusen der Besitz von Flügeln ursprünglich, Flügellosigkeit abgeleitet. Die (teilweise) Flügellosigkeit hat sich bei vielen Arten im Verlauf der Evolution und im Zusammenhang mit der meist reichlich zur Verfügung stehenden Nahrung entwickelt. Hand in Hand damit ging die Erhöhung der Zahl der parthenogenetischen Generationen. Während wir uns die

hypothetischen Urformen der Blattläuse als reine Gonochoristen vorstellen müssen, d.h. als Blattläuse, die nur aus ♂♂ und begattungsbedürftigen ♀♀ bestanden, wurden später 1, 2, 3 und noch mehr (bis zu 20) parthenogenetische Generationen zwischen jeweils zwei bisexuelle Generationen zwischengeschaltet, und es entstand ein Generationswechsel in Form einer Heterogonie (=Abwechseln zweier verschiedener geschlechtlicher Fortpflanzungsarten innerhalb ein- und derselben Tierart). Bei evolutiv sehr weit fortgeschrittenen Arten oder Rassen fiel schließlich die bisexuelle Fortpflanzung ganz weg, und es kam zur sog. Anholozyklie oder permanenten Parthenogenese. Diese Anholozyklie ist aus sog. "Neben-" oder "Parazyklen" holozyklischer Arten entstanden.

Die holozyklischen Arten, d.h. diejenigen, die die bisexuelle Fortpflanzung noch besitzen, können ihren Zyklus entweder auf ein- und derselben Wirtspflanze durchmachen (Monözie), oder es kann ein Wirtswechsel vorhanden sein (Heterözie). Bei Heteröziern ist der Hauptwirt derjenige Wirt, auf dem sich die gonochoristische Generation fortpflanzt. Es handelt sich dabei um eine Holzpflanze, während als Nebenwirte meist krautige Pflanzen in Frage kommen. Bei manchen Arten erfolgte vor der Stabilisierung des Wirtswechsels ein definitives Hinüberziehen aller Morphen auf den Nebenwirt oder ein Wiederaufgeben desselben, und es entstand das, was man eine holozyklische sekundäre oder Paramonözie nennt, d.h. eine aus Wirtswechsel hervorgegangene Monözie. Ursprünglich (primär) monözische Arten heißen dagegen Eumonözier. Sehr häufig läßt es sich heute allerdings nicht mehr entscheiden, ob in einem bestimmten Fall Eu- oder Paramonözie vorliegt, besonders am Hauptwirt (LAMPEL, 1965).

Während wir bei Anholozykliern i.d.R. nur die uns schon bekannte Virgo antreffen (andere Morphen, bes. ♂♂, kommen höchstens noch als Relikte vor), kommen im Holozyklus noch andere Morphen hinzu. Der Holozyklus beginnt mit der *Fundatrix*, einem sich zwar auch parthenogenetisch fortpflanzenden, aber nicht parthenogenetisch, sondern gonochoristisch entstandenen Weibchen. Die Fundatrix unterscheidet sich auch morphologisch von der Virgo, z.B. durch eine plumpere Gestalt, kürzere Antennen usw. Die Fundatrix ist meist ungeflügelt. Geflügelte Fundatrices kommen nur in phylogenetisch alten Familien vor, z.B. bei den Callaphididae (Zierläusen). I.d.R. entsteht die Fundatrix im Frühjahr aus einem sog. "Winterei", das vom Weibchen der bisexuellen Generation abgelegt wurde. Nur bei den Adelgidae schlüpft sie schon im Herbst und überwintert als Larve.

So wie die Fundatrix als erste auf die gonochoristische Generation folgende Morphe eine Sonderstellung einnimmt, tut dies auch die letzte vor derselben. Sie wird *Sexupara* genannt. Selten ist die Sexupara mit der Fundatrix identisch, z.B. bei *Acanthohermes quercus*; hier ist nur eine parthenogenetische Generation pro Zyklus vorhanden. Bei wirtswechselnden Arten entsteht die in diesem Fall stets geflügelte Sexupara i.d.R. am Nebenwirt (Ausnahme: fakultative Heterö-

zie) und fliegt zum Hauptwirt zurück. Die Sexupara unterscheidet sich zumindest fortpflanzungsphysiologisch, in manchen Fällen aber auch morphologisch (z.B. durch andere Rhinarienzahlen) von einer Virgo. Der fortpflanzungsphysiologische Unterschied zu einer Virgo besteht darin, daß eine Sexupara parthenogenetisch nicht nur weibliche, sondern auch männliche Nachkommen produziert (Amphitokie), was durch einen speziellen Chromosomenmechanismus reguliert wird (xx- xo-Mechanismus), indem in den "Weibcheneiern" eine gewöhnliche Äquationsteilung stattfindet, während sich in den "Männcheneiern" die Autosomen äquational, die x-Chromosomen aber reduktional teilen. – In manchen Fällen werden ♂♂ und ♀♀ von verschiedenen Müttern produziert, die dann *Androparae* (Männchenmütter) und *Gynoparae* (Weibchenmütter) heißen. Dies ist z.B. bei einigen (allen?) Adelgidae der Fall (STEFFAN, 1969) (auch die übrigen Morphen sollen hier streng in eine Männchen- und eine Weibchenlinie getrennt sein). Auch bei den wirtswechselnden Aphididae sind Androparae und Gynoparae vorhanden. Die Androparae (die keine reinen, sondern Virgino-Androparae sind) bleiben am Nebenwirt und erzeugen geflügelte Männchen, die nach den geflügelten Gynoparae zum Hauptwirt zurückfliegen. Bei den wirtswechselnden Aphididae ist also der Rückflug auf den Hauptwirt teilweise bis zur bisexuellen Generation verschoben.

Die bisexuelle oder *Sexualis*-Generation besteht aus zwei Morphen, den Männchen und den der Begattung bedürftigen Weibchen. – Die *Männchen* sind entweder geflügelt oder ungeflügelt und stets an ihrer komplizierten Sexualarmatur zu erkennen. Geflügelte Männchen tragen i.d.R. mehr Rhinarien als geflügelte Virgines oder Sexuparae (Gynoparae). Die Rhinarien der Männchen der Untergruppe Semnocnemidia CB. der Blattläuse und einiger Thelaxidae dienen wie bei vielen andern Insekten (z.B. Lepidoptera) der Wahrnehmung von von den zugehörigen Weibchen abgesonderten Sexuallockstoffen, sog. Sex-Pheromonen. – Die i.d.R. ungeflügelten *Weibchen* der Semnocnemidia haben meist verdickte Hinterschienen, welche sog. Pseudorhinarien oder Pseudosensoren tragen, i.d.R. rundliche, den Rhinarien der Fühler äußerlich ähnliche Gebilde. Nach manchen Fehldeutungen haben PETERSON (1970, 1971) bei *Schizaphis spp.* und MARSH (1972) bei *Megoura viciae* definitiv die bereits von WEBER (1935) ausgesprochene Vermutung bestätigt, daß es sich dabei um Drüsen handelt, die einen Sexuallockstoff absondern. Er dient einmal dazu, dem suchenden Männchen, das das Weibchen noch nicht sieht, die Sucharea zu beschränken (im Gegensatz zu den Schmetterlings-Sex-attractants, die z.T. auf viele Kilometer wirken, ist bei *Schizaphis* die Wirksamkeit auf 40 cm beschränkt), zum anderen regt er das Männchen zum Besteigen des Weibchens an. – Bei manchen Sexuales ist eine deutliche Größenreduktion gegenüber den übrigen Morphen festzustellen. Extreme Zwergsexuales kommen bei den Pemphigidae, Adelgidae und Phylloxeridae vor; bei den Pemphigidae und Phylloxeridae sind

sie dazu noch rüssellos. — Bei allen Familien außer den Adelgidae und Phylloxeridae legen nur die Sexualis-Weibchen Eier (sie werden deshalb in diesen Familien auch Oviparae genannt), die übrigen Morphen sind vivipar. — Aus den von den Sexualis-Weibchen abgelegten Eiern gehen nur Weibchen hervor (die Fundatrices). Dies hat seine Ursache darin, daß in den ♂♂ nur weibchendeterminierende Spermien entstehen; Spermien ohne x-Chromosom (männchendeterminierend) gehen zugrunde.

Um die äußerst komplizierten Fortpflanzungsverhältnisse der Blattläuse "unter einen Hut zu bringen", habe ich 1964 auf dem 12. Internationalen Entomologenkongreß in London eine einheitliche Namensgebung vorgeschlagen (LAMPEL 1965a, 1968), deren Grundlagen in den Abb. 5a und b enthalten sind. Auf Sonderfälle kann hier nicht eingegangen werden. I.d.R. dauert ein Zyklus ein Jahr, bei Thelaxidae, Pemphigidae und Adelgidae kommen jedoch auch zweijährige Zyklen vor. Die Verteilung der Fortpflanzungsverhältnisse innerhalb des Systems der Blattläuse ist aus folgender Familientabelle zu entnehmen (System nach BÖRNER, bedarf der Revision, v.a. Callaphididae und Thelaxidae keine einheitlichen Gruppen):

Aphidina viviovipara (nur Sexualis-♀ eierlegend, andere Weibchen vivipar)

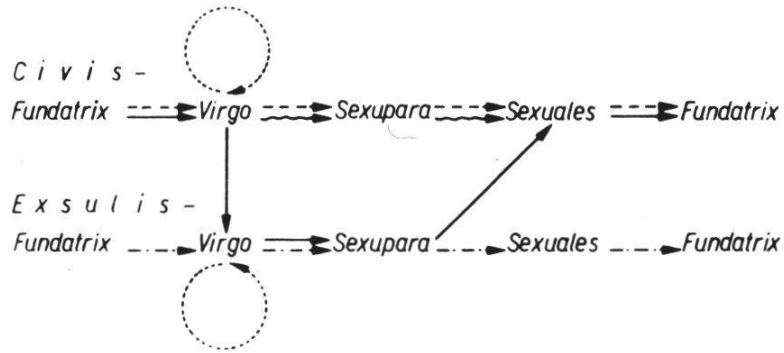
1. Familie <u>Lachnidae</u> , Baum- oder Rindenläuse	Monözie, Anholozyklie	Meist auf Gehölzen, einige an Korbblütlerwurzeln
2. Familie <u>Chaitophoridae</u> , Borstenläuse	Monözie, Anholozyklie	Meist stark behaart, auf Laubböhlzern und Gräsern
3. Familie <u>Callaphididae</u> , Zierläuse	Monözie, (Anholozyklie)	Bei manchen Arten alle Virgines geflügelt, auf Laubböhlzern, Schmetterlingsblütlern und Gräsern
4. Familie <u>Aphididae</u> , Röhrenläuse	Alle Fortpflanzungsarten	Mit gut entwickelten Siphonen, auf den verschiedensten Pflanzen, auch Farnen und Moosen, artenreichste Familie
5. Familie <u>Thelaxidae</u> , Maskenläuse	Monözie, Heterözie, Anholozyklie	An Holzgewächsen und Gräsern, bei Hormaphidinae Wirtswechsel zwischen 2 Holzgewächsen!
6. Familie <u>Pemphigidae</u> , Blasenläuse	Meist Heterözie, selten Monözie, Anholozyklie	Hauptwirte Holzgewächse, Nebenwirte i.d.R. Krautpflanzen und Gräser (Wurzeln), selten wieder Holzgewächse, Farne und Moose; oft Gallen, Zwergsexuales

Aphidina ovipara (alle Weibchen eierlegend, Zwergsexuales)

7. Familie <u>Adelgidae</u> , Tannenläuse	Heterözie, Anholozyklie	Nur an Nadelhölzern (Haupt- und Nebenwirte !), am Hauptwirt oft Gallen
8. Familie <u>Phylloxeridae</u> , Zwergläuse	Meist Monözie	Auf Holzgewächsen, sehr klein, z.T. Gallen (Reblaus!)

Am Hauptwirt oder Primärwirt
 On the definitive host or primary host
 Sur l'hôte principal ou hôte primaire

Am Nebenwirt oder Zwischenwirt oder Sekundärwirt
 On the intermediate host or secondary host
 Sur l'hôte intermédiaire ou hôte secondaire

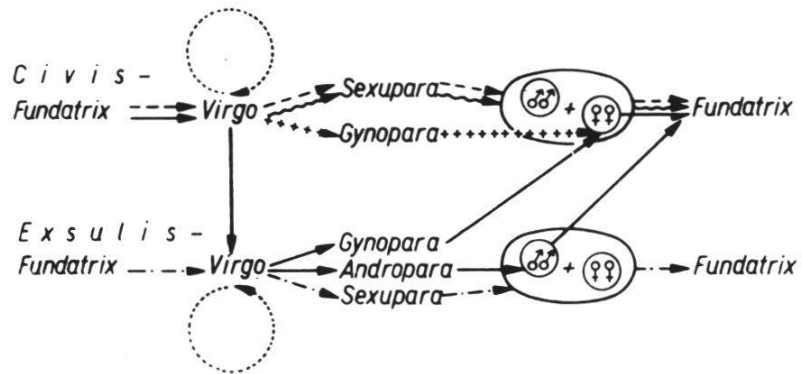


- = obligatorischer Wirtswechsel (obligatorische Heterözie), obligatory host-change, changement d'hôte obligatoire
- = holozyklische Eu- und Paramonözie am Hauptwirt
- · - · - = holozyklische Paramonözie am Nebenwirt
- + ~~~~~ = fakultativer Wirtswechsel (fakultative Heterözie), facultative host-change, changement d'hôte facultatif
- = Anholozyklie oder Parazyklie

Abb. 5a: Schema einer einheitlichen Terminologie für die Morphenfolge der Blattläuse (Aphidina) (nach LAMPEL, 1968).

Am Hauptwirt oder Primärwirt
 On the definitive or primary host
 Sur l'hôte principal ou hôte primaire

Am Nebenwirt oder Zwischenwirt oder Sekundärwirt
 On the intermediate host or secondary host
 Sur l'hôte intermédiaire ou hôte secondaire



- = obligatorischer Wirtswechsel (obligatorische Heterözie), obligatory host-change, changement d'hôte obligatoire
- = holozyklische Eu- und Paramonözie am Hauptwirt, Polyözie
- · - · - = holozyklische Paramonözie am Nebenwirt
- + ~~~~~ = fakultativer Wirtswechsel (fakultative Heterözie), facultative host-change, changement d'hôte facultatif
- + + + = partielle Spanandrie
- = Anholozyklie oder Parazyklie

Abb. 5b: Die speziellen Morphenfolgeverhältnisse in der Familie Aphididae (Röhrenläuse) (nach LAMPEL, 1968).

Mit Ausnahme einiger weniger starr fixierter Zyklen kann man im allgemeinen sagen, daß die Durchführung derselben im Rahmen genetisch fixierter Normen mehr oder minder stark von Außeneinflüssen gesteuert wird. Allein die Generationenzahl pro Zyklus ist i.d.R. temperaturabhängig: Innerhalb eines bestimmten "biologischen Bereichs" steigt die Generationenzahl mit der Temperatur und kann an Hand der Entwicklungsgeschwindigkeit nach der sog. "Wärmesummenformel" berechnet werden. Im folgenden seien zwei Punkte des Zyklusgeschehens herausgegriffen: Die Stimulation des Wirtswechsels und die Umstimmung der parthenogenetischen in die bisexuelle Fortpflanzungsweise.

Der Zweck des Wirtswechsels ist bisher nur bei solchen Arten klar, deren Hauptwirte Holzgewächse und deren Nebenwirte Krautpflanzen oder Gräser sind. Untersuchungen DIXONS (1971, 1976) bei der Traubenkirschen-Hafer-Blattlaus *Rhopalosiphum padi* ergaben die Bestätigung der bisherigen Vermutung, daß die genannten Blattläuse mit dem Verlassen des hölzernen Hauptwirtes während der Sommermonate ein Zuwenig an löslichem Stickstoff in der Nahrung vermeiden. *R.padi* verläßt den Hauptwirt in Form von *Migrantes alatae*, ehe in dessen Blättern der Gehalt an löslichem N unter 0,4 % des Trockengewichts gesunken ist, und kehrt erst im Herbst durch die Morphen der Gynoparae und Männchen auf die Traubenkirsche zurück, wenn der N-Gehalt wieder zugenommen hat. Den Sommer verbringt die Art auf Hafer und anderen Gräsern. Monözische Blattläuse auf Holzgewächsen bringen im Sommer i.d.R. nur kümmerformen hervor oder überstehen ihn als Latenzlarven, sog. "Aestivosistentes".

Auch die bisexuelle Fortpflanzung wird bei primitiven Blattlausfamilien ausschließlich oder vorwiegend vom physiologischen Zustand der Wirtspflanze induziert, während bei den Aphididae, der "jüngsten" Blattlausfamilie, es v.a. die Photoperiode (Kurztag) ist, die die Entwicklung von Sexuparae bzw. Gynoparae und (Virgino-) Androparae determiniert. Auch die Temperatur spielt eine gewisse Rolle. Erstmals konnte im Jahre 1924 MARCOWITCH bei der Kleinen Erdbeerlaus *Aphis forbesi* im Experiment durch Verkürzen der Tageslänge bereits im Sommer Sexualis- ♀♀ erzeugen. Am besten untersucht ist in dieser Hinsicht die Röhrenlaus *Megoura viciae* (LEES, 1966). Bei Kurztagsbedingungen (12 h Licht, 12 h Dunkel) werden im Experiment nur Sexualis- ♀♀ (und Männchen) erzeugt, ab 14 1/2 h Licht entstehen neben den Sexualis- ♀♀ auch Virgines und bei Langtagsbedingungen (16 h Licht, 8 h Dunkel) nur noch solche. Überlagert wird der Effekt der Photoperiode von der Temperatur. Selbst unter Kurztagsbedingungen wird die Produktion von Sexualis- ♀♀ bei 20°C unvollkommen und bei 25°C total unterdrückt. – Während bei *M.viciae* die Photoperiode für die ♂♂-Determination keine Rolle spielt, werden bei anderen monözischen und v.a. heterözischen Aphididae durch Kurztag sowohl Sexualis- ♀♀ als auch ♂♂ determiniert, wobei die "kritische Photoperiode", d.h. diejenige, bei der der Übergang von der Parthenogenese zur Bisexualität vollzogen

wird, mit steigender Temperatur eine immer kürzere Hellphase aufweisen muß (bis zu einem bestimmten Endpunkt, s.oben), wie dies z.B. DIXON (1976) bei der Traubenkirschen-Hafer-Laus zeigte. In Freiburg untersuchte mein Schüler LOHER die ebenfalls heterözische Art *Capitophorus similis*, die Ölweiden-Huflattich-Blattlaus. Bei Kurztag (8 h Licht) und 11°C erhielt er in der F₁ von apteren parthenogenetischen Weibchen ausschließlich Gynoparae und Männchen, in der F₂ die Oviparae. Bei Kurztag (8 h Licht) und 15°C waren erst in der F₄ alle Tiere Sexuales, und bei Kurztag (8 h Licht) und 19°C erhielt er insgesamt 9 Generationen, wobei die ersten Männchen in der F₃, die ersten Sexualis-Weibchen aber erst in der F₇ auftraten (noch unveröffentlicht).

Der photoperiodische Reiz soll nach LEES direkt auf das Muttertier einwirken, und zwar auf Rezeptoren in dessen Gehirnregion. Er soll dann humoral via Neurohormone zu den Embryonen weitergeleitet werden. Neuere Ergebnisse in Aphididae-Zuchten auf künstlicher Nahrung (siehe nächstes Kapitel) beweisen, daß die Photoperiode in der Tat nicht via Pflanze wirken muß: Sexuales entstehen unter Kurztag auch bei Haltung auf künstlichen Diäten (SUTHERLAND and MITTLER, 1969; TSITSIPIS and MITTLER, 1970; ARNOLD, 1975). — Es soll nicht verschwiegen werden, daß gewisse Aphididae wie z.B. *Aphis farinosa* Sexuales bereits im Juni oder Juli erzeugen, also bei Langtag. Hier scheinen andere Faktoren für die Sexuales-Determination verantwortlich zu sein, oder der sog. "interval-timer" nach LEES, der i.d.R. verhindert, daß schon in den ersten Generationen nach der Fundatrix Sexuales entstehen (z.B. bei *Rhopalosiphum padi*, vergl. DIXON and GLEN, 1971), ist ausgeschaltet.

Wirtsfinden, Ernährung

Der Anflug bzw. Zulauf von Blattläusen auf eine Pflanze erfolgt zunächst auf unspezifische Reize, unter denen v.a. die Farbe eine große Rolle spielt; die Bedeutung olfaktorischer Reize ist noch weitgehend ungeklärt. Es ist allgemein bekannt und wird vom Praktiker bei den Gelbschalenfallen zur Kontrolle des Massenwechsels kulturpflanzenschädlicher Blattläuse, v.a. der Grünen Pfirsichblattlaus, *Myzus persicae*, ausgenützt, daß viele Blattläuse neben grünen insbesondere auch orange und gelbe Gegenstände zum Niederlassen bevorzugen. In Freiburg hat mein Schüler HERGER (1975) mit ungeflügelten Virgines der 4 Blattlausarten *Aphis rumicis*, *Myzus persicae*, *Aulacorthum circumflexum* und *A.solani* Farbpräferenzversuche in Wahlkäfigen bei künstlicher Ernährung durchgeführt. Alle Arten zeigten eine deutliche Bevorzugung der Farben Gelb, Rot, Hellgrün und Braun gegenüber "weiß". Orange war bei *Aphis rumicis* am beliebtesten, für *Myzus persicae* und *Aulacorthum circumflexum* positiv, für *A.solani* jedoch indifferent oder negativ. Als einzige bevorzugte diese Art auch blau und rosa gegenüber weiß. Es geht aus diesen Versuchen hervor, daß jede Art ihr eigenes Farbpräferenzmuster hat.

Einmal auf der Pflanze angelangt, erfolgt zunächst eine Prüfung der Pflanzenoberfläche und der peripheren Gewebe auf ihre physikalische und chemische Beschaffenheit. Die Ergebnisse der Untersuchungen KLINGAUFS (1971, 1972) und anderer lassen den Schluß zu, daß auch chemische Reize bereits bei der mehr äußeren Prüfung einer Pflanze wahrgenommen werden, wobei außer Sinnesorganen an der Rüsselspitze (Labium, Mandibeln?) vielleicht auch tarsale Geschmackssinnesorgane eine Rolle spielen (siehe Stubenfliege!). Chemische Signale können z.B. durch die Komponenten der Oberflächenwachsschicht oder durch sekundäre Pflanzenstoffe wie Glycoside und Alkaloide gegeben werden. Nichtwirte werden häufig bereits nach wenigen oberflächlichen Proben wieder verlassen. Solche oberflächliche Probestiche genügen aber bereits, um sog. "stylet borne" Pflanzenviren aufzunehmen, die nur an der Rüsselspitze haften und so auf andere Pflanzen übertragen werden. Andere Viren, die sog. "zirkulativen" oder "Kreislaufviren" werden erst beim richtigen Saugen via Magen, Hämolymphe und Speicheldrüsen übertragen. Es sei auf jeden Fall darauf hingewiesen, daß die Blattläuse die wichtigsten Vektoren (Überträger) pflanzlicher Viruskrankheiten sind. – Die definitive Annahme eines Wirtes geschieht bei Phloëmsaugern erst, nachdem Nahrungssaftproben aus dem Phloëm entnommen wurden, wobei z.B. die Konzentration von Aminosäuren eine Rolle spielt. Die meisten Blattläuse sind Phloëmsauger, d.h. stechen die Siebröhren ihrer Wirte an. Nur die Adelgidae und Phylloxeridae sind Parenchymsauger, die sich von den Säften der Parenchymzellen ernähren.

Das Vordringen der Stechborsten bis zu den Siebröhren ist eine mühsame Angelegenheit. Durch histologische Untersuchungen und Markierung der Pflanzen mit radioaktiven Isotopen konnte für verschiedene Blattlausarten gezeigt werden, daß das Phloëm erst nach längerer Anstichzeit erreicht wird. Aptere Virgines von *Megoura viciae* nahmen frühestens nach 7 Minuten nachweisbare Nahrungsmengen auf; innerhalb einer Stunde nach Anstichbeginn erreichten 60 % der Tiere das Phloëm. Nach HEIE (1973) kann das Erreichen des Siebgebewebes bei gewissen Blattläusen sogar über einen Tag dauern. Die Stechborsten werden dabei interzellulär vorgestoßen, unterstützt durch Abgabe des Fermentes Pektinase im Speichel. Es wird abwechselnd die linke und rechte Mandibel vorwärts geführt, wobei der Stichkanal gerade verläuft, wenn gleichzeitig auch die Maxillen mitgezogen werden, krumm, wenn die Mandibel zunächst allein vordringt. Ein Zurückgleiten der Stechborsten wird einmal durch Querrippen an der Spitze der Mandibeln, zum anderen durch das pinzettenartige Festhalten des Stechborstenbündels durch das Labiumende unmittelbar über der Unterlage verhindert. Das Aufsaugen des Pflanzensaftes geschieht z.T. aktiv durch Pharynxmuskeln ("Saugpumpe"), z.T. passiv, da der Siebröhrensaft in der Pflanze unter einem gewissen Druck steht und den Blattläusen so geradezu "ins Maul gespritzt wird". Man benützt Blattläuse übrigens zur Siebröhrensaftgewinnung, indem

man ihnen den Rüssel mit einer Schere – oder etwas moderner mit Laserstrahlen (BARLOW and McCULLY, 1972) – abschneidet und den ausfließenden Saft auffängt.

Siebröhrensaft ist sehr zuckerhaltig, aber arm an N-Verbindungen und Vitaminen. Die phloëmsaugenden Blattläuse müssen deshalb riesige Flüssigkeitsmengen aufnehmen. Bei einigen, z.B. bei Lachnidae, passiert nicht die gesamte Flüssigkeitsmenge durch die ganze Darmlänge, sondern wird in einer "Filterkammer" teilweise direkt vom Vormagen in den Enddarm abfiltriert. Der Stickstoff liegt im Siebröhrensaft in Form von freien Aminosäuren und Amiden vor. Nach AUCLAIR (1963) beträgt der N-Gehalt in der Siebröhrensaft-Trockensubstanz 0,32–3,77 %, aber selbst von dieser geringen Menge werden nach EHRHARDT (1968) nur 50 % verwertet. Kohlenhydrate, i.d.R. Saccharose, sollen nach diesem Autor sogar nur zu 10 % verwertet werden. Fehlende Vitaminmengen, v.a. an Riboflavin, werden wahrscheinlich von den in den sog. Myzetomen untergebrachten symbiontischen Mikroorganismen der Blattläuse (Bakterien) geliefert. Das gleiche gilt auch für Sterine (Cholesterin). Blattläuse können sich auf künstlichen Diäten gut ohne diese Stoffe halten. Auch gewisse (zeitweilig) im Siebröhrensaft fehlende essentielle Aminosäuren können den Blattläusen von ihren Symbionten geboten werden.

Der den Anus der Blattläuse verlassende Kot ist eine äußerst wertvolle Nahrung für andere Insekten. Er wird, wie bereits erwähnt, Honigtau genannt und enthält neben freien Aminosäuren v.a. verschiedene Zucker, Spaltprodukte der Saccharose (Glukose, Fruktose) sowie durch Transglukosidierungen aufgebaute höhere Zucker (Di-, Tri- und Oligosaccharide). Für die Blattläuse selbst ist er schädlich insofern, als er sehr klebrig ist und z.B. ihre Atemöffnungen zukleben würde, würde er nicht abgespritzt, mittels eines Hinterbeines abgeschleudert (bei vielen Larven, vergl. KUNKEL, 1972, 1973), in Wachs eingehüllt oder von Ameisen und gewissen Fliegen direkt vom Anus der Blattläuse abgenommen. Oft sieht man, wie Ameisen die Blattläuse "betrillern", um sie zur Abgabe eines Honigtautropfens anzuregen, ähnlich wie sie ihre eigenen Artgenossen um Futter anbetteln. Dieses "Trophobioseverhalten" der Ameisen wird durch das angeborene Abwehrverhalten der Blattläuse (Heben der Hinterbeine) unterstützt, indem die Ameisen glauben, das Vorderende eines Artgenossen mit den Antennen vor sich zu haben (KLOFT, 1959; etwas anderer Meinung ist ECKLOFF, 1978).

Auch der abgespritzte oder abgeschleuderte Honigtau wird von vielen Insekten (Hymenoptera, Diptera, Coleoptera) verwertet, wobei für den Menschen das Einsammeln durch die Honigbiene *Apis mellifera* von Bedeutung ist. Es sind neben den Callaphididae, Chaitophoridae und Aphididae vor allem die rindensaugenden Lachnidae wie z.B. die Tannenhoniglaus *Cinara pectinatae* oder die Fichtenrindenlaus *C.pilicornis*, die bienenwirtschaftliche Bedeutung haben.

Der von ihnen abgegebene Honigtau wird von den Bienen im Kropf eingetragen, im Stock erbrochen und zu "Wald-" oder "Tannenhonig" verarbeitet. Weitaus mehr Blattlaushonigtau als von Bienen und anderen Insekten wird von den Ameisen eingetragen. Es wurde berechnet, daß ein 60-jähriger Fichtenbestand in einem guten Jahr im Mittel 400–700 kg Honigtau/ha liefert und daß davon 2/3 Ameisen eintragen. Laut HERZIG (1938) kann durch den ständigen Ameisenbesuch die Saugtätigkeit und Vermehrung der Blattläuse auf das 2–3-fache gesteigert werden. Es kann dabei zu Saugschäden und Zuwachsverlusten an der Pflanze kommen. An krautigen Pflanzen und an Wurzeln sitzende Blattläuse werden praktisch nur von Ameisen ausgebeutet. Die Wirksamkeit der Ameisen als Verteidiger ihrer "Melkkühe" wird in der Literatur unterschiedlich beurteilt, ist im allgemeinen aber eher gering. Die Ameisen greifen nach HERZIG höchstens sich schnell bewegende Räuber an und vertreiben sie. Langsam kriechende Formen (Schwebfliegen- und Marienkäferlarven) werden von den Ameisen nur wenig beeinträchtigt. Auch die Schlupfwespen lassen sich in ihrer Eiablage durch die Ameisen kaum stören. Einen gewissen Schutz bieten die Ameisen manchen v.a. bodennah sitzenden Blattläusen durch die Errichtung von Erdwällen um sie herum, wie ich dies bei gewissen *Dysaphis*-Arten (Aphididae) und der Rosenlaus *Maculolachnus submacula* (Lachnidae) selbst beobachten konnte.

Feinde, Bekämpfung

Bei den Feinden der Blattläuse unterscheidet man zwischen Räubern (Prädatoren), Parasitoiden und Pilzkrankheiten.

Die *Räuber* fallen ihre Beute an und fressen sie sofort auf, wobei jeder Räuber während seiner Entwicklung mehr als 1 Beutetier frißt. Folgende Liste enthält die wichtigsten Räuber der Blattläuse:

Vögel: V.a. Meisen picken mitunter nach Blattläusen.

Säugetiere: Eichhörnchen wurden beim Öffnen von *Pemphigus*-Gallen beobachtet. Auch Mäuse werden als Blattlausfresser erwähnt.

Marienkäfer (Coccinellidae): Die meisten Marienkäfer, und zwar sowohl als Larven (Abb. 6a), als auch als Käfer, fressen Blattläuse. Eine Larve von *Coccinella septempunctata* frißt nach WEBER (1930/68) im Verlaufe ihrer Larvalzeit durchschnittlich 660 Blattläuse.

Andere Käfer: Carabidae, Staphylinidae (Wurzelläuse); Cantharidae.

Netzflügler: Als "Blattlauslöwen" sind die Larven der Chrysopidae (Abb. 6b), Hermerobiidae und Coniopterygidae bekannt. Die Beute wird mit den zu Saugzangen umgestalteten Mandibeln ausgesogen. Auch die Imagines der genannten Netzflügler können u.a. Blattläuse fressen, brauchen aber auch Pollenkost.

Schwebfliegen (Syrphidae): Die Larven vieler Arten der Syrphidae sind Blattlausfeinde. Diese beinlosen Maden stechen die Blattläuse mit ihren beiden Mundhaken an. Sitzt das Opfer an diesen Haken fest, so wird es ausgeschlürft (Abb. 6c).

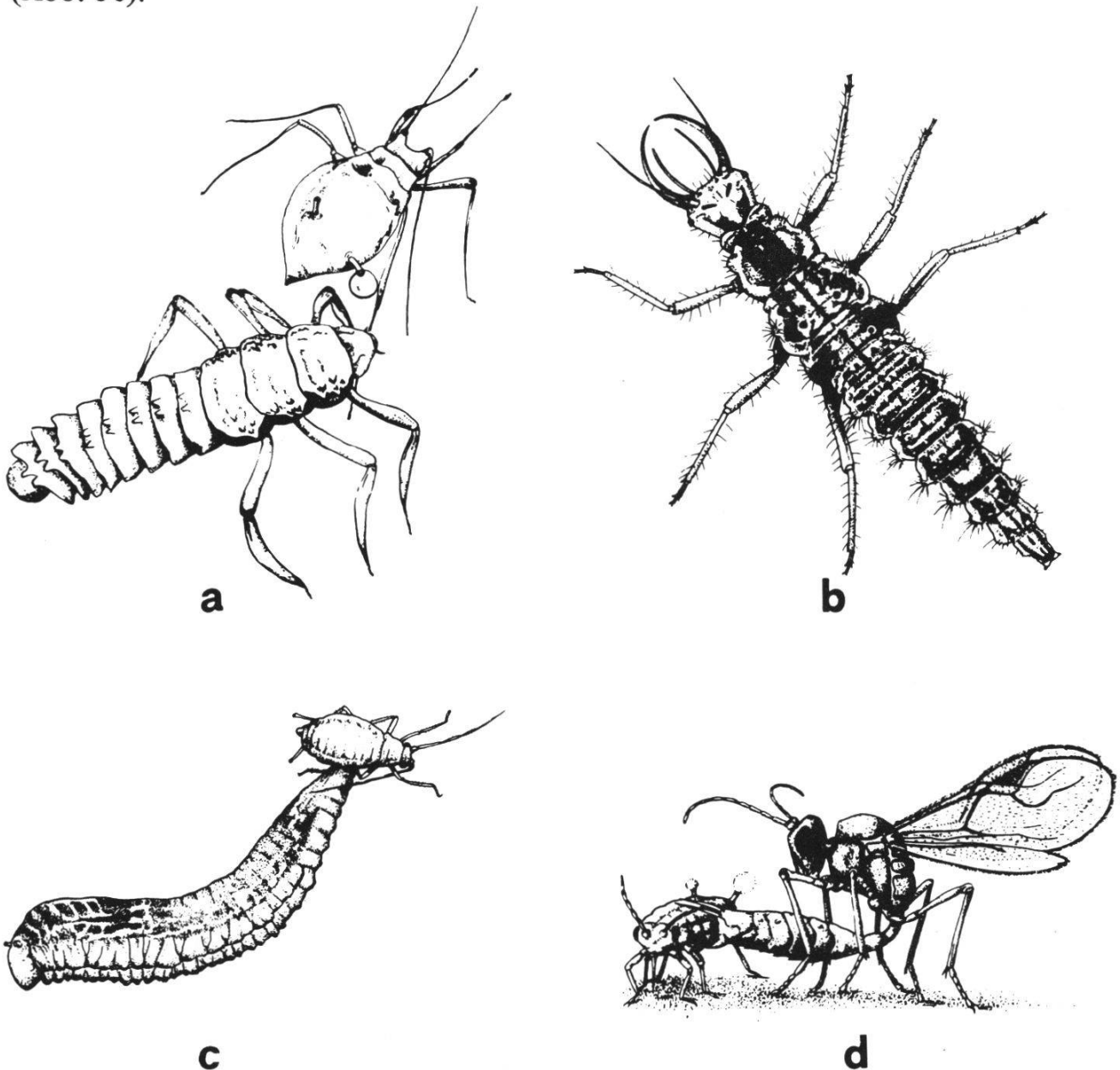


Abb. 6: Einige Blattlausfeinde.

- a: Eine Marienkäferlarve hat das Bein einer Blattlaus gepackt. Man beachte die Abgabe von Siphonalsekret durch die Blattlaus. (Nach DIXON, 1976.)
- b: Blattlauslöwe mit seinen Saugzangen (Drittlarve von *Chrysopa* sp.) (nach BLACKMAN, 1974).
- c: Schwebfliegenlarve (Fam. Syrphidae), die mit ihren Mundhaken eine Blattlauslarve angestochen hat und sie ausschlürft (nach BLACKMAN, 1974).
- d: Schlupfwespe (*Trioxys speciosus*, Fam. Aphidiidae) sticht mit ihrem Legebohrer eine Blattlauslarve an. Siphonensekret ! (Nach EIDMANN aus WEBER, 1930/68.)

Gallmücken (Cecidomyiidae): Vier Arten der Gattung *Aphidoletes* und eine Art der Gattung *Monobremia* sind aphidophag. – Auch die Larven einiger Gattungen von Chamaemyiidae und Chloropidae sind Prädatoren von Aphidina.

Wanzen: Vorwiegend auf Blattläuse als Beute spezialisiert haben sich manche Arten der Familie Anthocoridae (Blütenwanzen) und Nabidae (Sichelwanzen).

Blasenfüße (Thysanoptera): Einige Thripidae (*Aeolothrips*, *Haplothrips*, *Limothrips*) saugen Blattläuse aus.

Milben (Acari): Einige Arten von *Allothrombium* sind als Prädatoren von Aphidina bekannt.

Parasitoide sind Insekten, die ihre Entwicklung im Inneren anderer Insekten als Wirten durchmachen, diese aber schließlich – im Gegensatz zu echten Parasiten – doch abtöten. Alle Blattläuse (primär) parasitierenden Insekten sind Hymenoptera, und zwar *Schlupfwespen* aus den Familien der Aphidiidae (Ichneumonoidea), Aphelinidae und Mymaridae (Chalcidoidea). Während die Aphidiidae (Abb. 6d) meist größer als die von ihnen angestochenen Opfer sind, sind die Aphelinidae i.d.R. kleiner. Sie setzen sich auf das Opfer und stoßen ihm den Legebohrer von oben in den Leib. – Normalerweise ist in einer Blattlaus stets nur eine Parasitoidenlarve vorhanden, die sich entweder innerhalb der Haut des leergefressenen Opfers oder in einem die leere Hülle mit dem Boden verbindenden Kokon verpuppt (*Praon*). Die Schlupfwespenimago verläßt die Blattlauchülle oder den Kokon durch ein kreisrundes Loch. – Hyperparasitismus kommt vor, d.h. daß eine Schlupfwespe ihr Ei in oder an die Larve oder Puppe einer anderen, die sich bereits im Inneren einer Blattlaus befindet, ablegt. Als Hyperparasiten (Sekundärparasiten) kommen Chalcidoidea, Proctotrupoidea und Cynipoidea in Frage. – Anschließen an die Schlupfwespen möchte ich noch diejenigen *Sphecoidea (Grabwespen)*, die im Rahmen ihres Brutfürsorgeverhaltens gelähmte Blattläuse eintragen. Das Blattlausopfer wird von außen her – ebenfalls bei lebendem Leibe – von der Grabwespenlarve aufgeessen.

Aus dem Pflanzenreiche gibt es gewisse endoparasitische *Pilze*, die den Blattläusen zu schaffen machen, nämlich die zu den Zygomycetes (Jochpilzen) gehörenden Entomophthoraceae (aus der Stubenfliege bekannt: *Empusa muscae*, bei Blattläusen 17 verschiedene *Entomophthora*-Arten, s. HALL, 1973; ZIMMERMANN, 1978; von mir im Bot. Garten Freiburg z.B. gefunden: *E. fresenii* und *E. virulenta*).

Ganz so hilflos, wie man meinen möchte, sind die Blattläuse ihren Feinden gegenüber nicht. Sie haben eine ganze Reihe von Abwehr- und Meidereaktionen entwickelt (KLINGAUF, 1967). Als Abwehrreaktionen kann man ein Treten mit den Hinterbeinen oder eine Sekretabgabe aus den Siphonen, als Meidereaktionen Flucht oder ein Sich-fallen-lassen von der Wirtspflanze beobachten. Hier sei besonders auf die Bedeutung des aus den Siphonen austretenden Sekrets eingegangen. Schon 1891 berichtete BÜSGEN, daß verschiedene Blattlausarten aus

den Siphonen ein öliges Sekret abscheiden, wenn sie angegriffen werden. Dieses Sekret erhärtet rasch und kann u.U. Räuber durch Verkleben der Kiefer oder Schlupfwespen durch Verkleben des Legestachels stark behindern. In der Zeit, in der sich der beschmutzte Feind reinigt, kann dann die Blattlaus entweichen. Ein Räuber, der schon ein Bein der Beute gepackt hat (Abb. 6a), wird es u.U. wieder loslassen, wenn er vollgespritzt wird. Wichtig ist noch, daß das Sekret der Siphonen auch einen flüchtigen Stoff enthält, ein sog. Alarmpheromon, das anderen Mitgliedern der Kolonie anzeigt, daß ein Artgenosse angegriffen wird und sie so zur Flucht veranlaßt. Die chemische Untersuchung des Alarmpheromons verschiedener Blattlausarten ergab, daß es sich dabei um β -Farnesen handelt (BOWERS et al., 1972; EDWARDS et al., 1973; WIENTJENS et al., 1973). – Ein absolutes Novum ist die Entdeckung des Vorkommens von "Soldaten" bei Blattläusen. Der Japaner AOKI entdeckte 1977 bei *Colophina clematis* (Pemphigidae), daß spezielle L_1 mit verkürztem Rüssel und vergrößerten Vorder- u. Mittelbeinen existieren, die zu mehreren Prädatoren (Syrphidenlarven) angreifen und töten. Weitere Pemphigidae mit L_1 - "Soldaten" sind *Colopha* sp. und *Pemphigus dorocola* (AOKI, 1978). Die gleiche Funktion erfüllen die "pseudoskorpionsartigen" L_1 von *Pseudoregma alexanderi* (Thelaxidae, Hormaphidinae, Oregmini) (AOKI and MIYAZAKI, 1978).

Eine Bekämpfung von Blattläusen in Gewächshäusern, im Gartenbau und in der Landwirtschaft ist vor allem im Hinblick auf ihre Rolle als Virusüberträger oft sinnvoll. Man sollte aber vorher, insbesondere bei chemischer Bekämpfung, Prognosen über den zu erwartenden Massenwechsel besonders gefährlicher Arten wie z.B. der Grünen Pfirsichblattlaus oder der Schwarzen Bohnenlaus (z.B. durch Wintereierzählungen) durchführen und die Bekämpfung dann gezielt nur dort durchführen, wo sie gerechtfertigt ist. Eine biologische Bekämpfung von Blattläusen mit Hilfe ihrer natürlichen Feinde wurde bisher nur selten in größerem Maßstab durchgeführt. So haben z.B. SHANDS und Mitarbeiter (1963) in den USA bei Kartoffel-Blattläusen mit *Entomophthora*-Arten sehr gute Erfolge erzielt. In Gewächshäusern hat man mit Erfolg Schlupfwespen (Aphidiidae) (s.z.B. TREMBLAY, 1974; HOF SVANG and HÅGVAR, 1978) und Gallmücken (Cecidomyiidae) (s.z.B. MARKKULA and TIITTANEN, 1977) gegen Blattläuse, v.a. die Grüne Pfirsichblattlaus, *Myzus persicae*, eingesetzt. Im Freiland sind eindeutige Erfolge mit Prädatoren und Parasitoiden weniger vorausberechenbar, und ihr (kostspieliger) Einsatz unterbleibt deshalb i.d.R. Man hält sich hier lieber an chemische Mittel (Insektizide). Gegen Blattläuse wurden bisher v.a. Nikotinpräparate und Phosphorsäureester (z.B. E 605) angewandt, unter letzteren auch sog. systemische Gifte, die via Pflanze wirken. Leider sind sie unspezifisch, d.h. treffen auch andere Insekten wie z.B. die Honigbiene und auch die Feinde der Blattläuse. Dies ist bei einem neuen Präparat der Fa. MAAG, Pirimor, einem Carbamat, nicht mehr der Fall. Pirimor ist deshalb für den sog.

integrierten Pflanzenschutz besonders gut geeignet: Es wirkt (als Kontaktmittel oder systemisch, wenn es von den Pflanzenwurzeln aufgenommen wird) selektiv nur auf Blattläuse und läßt Nützlinge und Blattlausfeinde am Leben. Außerdem wirkt es auch gegen solche Blattlausstämme, die gegen Phosphorsäureesterpräparate bereits resistent geworden sind.

Außer der chemischen Bekämpfung sind auch schon Versuche unternommen worden, Blattläuse mittels Juvenilhormon-Analoga oder Chemosterilantien zu bekämpfen. Verschiedene Juvenilhormon-Analoga zeigten eine gute bis sehr gute Wirkung gegen Aphididae (MEIER et al., 1975; FRISCHKNECHT und MÜLLER, 1976). Der Haupteffekt liegt in der Erzeugung sog. "Supralarvae", die zwar eine große Anzahl Embryonen enthalten, diese aber wegen der Mißbildung der Geschlechtsausführwege nicht absetzen können. Schädliche Nebenwirkungen auf Prädatoren und Parasitoide konnten nicht beobachtet werden. – Die Anwendung von Chemosterilantien erwies sich im Laborversuch bei Virgines von *Aphis fabae* ebenfalls als erfolgversprechend (STEFFAN und STÜBEN, 1976). Das Endziel, die genetische Bekämpfung von Blattläusen mittels der Sterilpartnertechnik, wie sie in den USA in den 60er Jahren bei der Ausrottung der Rindermyiasisfliege *Cochliomyia hominivorax* mit sagenhaftem Erfolg angewandt wurde, ist bei Blattläusen aber noch weit von der praktischen Durchführung entfernt. Sie setzt außerdem die genaue Kenntnis der Zyklusbiologie der zu vernichtenden Blattlausart unter den jeweils herrschenden Umweltsbedingungen voraus und ist so ein sehr schwieriges Unterfangen.

Zusammenfassung

Die vorliegende Arbeit gibt einen Überblick über Morphologie, Zyklusbiologie, Wirtsfinden, Ernährung, Honigtauproduktion, Feinde und Bekämpfung der Blattläuse (Homoptera – Aphidina), einschließlich der Befunde einiger neuerer Untersuchungen.

Summary

The present paper gives a survey of the morphology, cyclic reproduction, host finding, nutrition, honey dew-production, enemies and control of the plant-lice (aphids) (Homoptera – Aphidina), including the results of recent research work.

Résumé

L'article donne un aperçu sur la morphologie, la reproduction cyclique, la découverte des plantes hôtes, la nutrition, la production du miellat et les ennemis des pucerons (Homoptera – Aphidina) ainsi que sur la lutte contre eux en considérant spécialement les recherches les plus récentes.

Literaturverzeichnis

AOKI, S.: *Colophina clematis* (Homoptera, Pemphigidae), an aphid species with "soldiers". Kontyu (Tokio) 45, 276–282 (1977).

- : Two pemphigids with first instar larvae attacking predatory intruders (Homoptera, Aphidoidea). *New Entomol.* 27, 67–72 (1978).
- , and MIYAZAKI, M.: Notes on the pseudoscorpion-like larvae of *Pseudoregma alexanderi* (Homoptera, Aphidoidea). *Kontyu (Tokio)* 46, 433–438 (1978).
- ARNOLD, M.-L.: Zur Sexuales-Produktion von *Dysaphis plantaginea* bei Haltung auf künstlicher Diät (Homoptera: Aphididae). *Entomologica Germanica* 1, 253–257 (1975).
- AUCLAIR, J.-L.: Aphid feeding and nutrition. *Ann. Rev. Entomol.* 8, 439–490 (1963).
- BARLOW, C.-A., and McCULLY, M.E.: The ruby laser as an instrument for cutting the stylets of feeding aphids. *Canad. J. Zool.* 50, 1497–1498 (1972).
- BLACKMAN, R.: Aphids. Ginn & Co.: London and Aylesbury 1974.
- BOWERS, W.S., NAULT, L.R., WEBB, R.E., and DUTKY, S.R.: Aphid alarm pheromone: Isolation, identification, synthesis. *Science (Washington, D.C.)* 177, 1121–1122 (1972).
- BÜSGEN, M.: Der Honigtau. Biologische Studie an Pflanzen und Pflanzenläusen. *Jenaische Z.Naturw. (N.F.)* 25, 339–428 (1891).
- DEHN, M.v.: Hemmung der Flügelbildung durch Farnesol bei der schwarzen Bohnenlaus, *Doralis fabae* SCOP. *Naturwiss.* 50, 578–579 (1963).
- DIXON, A.F.G.: The life-cycle and host preferences of the bird cherry – oat aphid, *Rhopalosiphum padi* L., and their bearing on the theories of host alternation in aphids. *Ann. appl. Biol.* 68, 135–147 (1971).
- : Biologie der Blattläuse. Fischer: Stuttgart – New York 1976.
- , and GLEN, D.M.: Morph determination in the bird cherry – oat aphid, *Rhopalosiphum padi* L. *Ann. appl. Biol.* 68, 11–21 (1971).
- EASTOP, V.F.: A sound production mechanism in the Aphididae and the generic position of the species possessing it. *The Entomologist* 85, 57–61 (1952).
- ECKLOFF, W.: Wechselbeziehungen zwischen Pflanzenläusen und Ameisen. *Biologie in unserer Zeit* 8, 48–53 (1978).
- EDWARDS, L.J., SIDDALL, J.B., DUNHAM, L.L., UDEN, P., and KISLOW, C.J.: Trans- β -farnesene, alarm pheromone of the green peach aphid, *Myzus persicae* (SULZER). *Nature (London)* 241, 126–127 (1973).
- EHRHARDT, P.: Einfluß von Ernährungsfaktoren auf die Entwicklung von Säfte saugenden Insekten unter besonderer Berücksichtigung von Symbionten. *Z. Parasitenkde.* 31, 38–66 (1968).
- FRISCHKNECHT, M.L., and MÜLLER, P.J.: The use of insect growth regulators in integrated pest control. *Mitt. Schweiz. Entomol. Ges.* 49, 239–244 (1976).
- HALL, I.M.: Pathogens of aphids. In: LOWE, A.D. (Editor): *Perspectives in aphid biology.* *Bull. Entomol. Soc. New Zealand* 2, 30–39 (1973).
- HEIE, O.E.: *Bladlus.* *Natur og Museum* 15, nr. 4 (1973).
- HERGER, P.: Einfluß von Farbe und Nahrungszusammensetzung auf das Saugverhalten der künstlich ernährten Ampferblattlaus, *Aphis rumicis* (Homoptera: Aphididae). *Entomologica Germanica* 2, 149–166 (1975).
- HERZIG, J.: Ameisen und Blattläuse. *Z. angew. Entomol.* 24, 367–435 (1938).
- HILLE RIS LAMBERS, D.: Neue Blattläuse aus der Schweiz (Homopt., Aphidae). *Mitt. Schweiz. Entomol. Ges.* 20, 323–331, 649–660 (1946–1947), 23, 37–46 (1950).

- HOF SVANG, T., and HÄGVAR, E.B.: Effect of parasitism by *Ephedrus cerasicola* STARY on *Myzus persicae* (SULZER) in small glasshouses. *Z. angew. Entomol.* 85, 1–15 (1978).
- HOLZAPFEL, M.: Die Gewächshausfauna des Berner Botanischen Gartens. *Rev. Suisse Zool.* 39, 325–374 (1932).
- ILHARCO, F.A.: Afideos das fruteiras de Portugal Continental [Aphids of fruit-trees from Portugal]. Portugiesisch mit engl. Zusammenfassung. *Agronomia lusitana* 27, 5–86 (1965).
- IWANOWSKAJA-SCHUBINA, O.I.: Nowy wid prygajuschtschej tli (Homoptera, Aphidoidea) is Zentralnoj Kulundy. *Trudy Biol. Inst. Akad. Nauk SSSR, Sib. Otdel.*, 10, 72–76 (1963).
- — : Nowye widy roda *Macropodaphis* REM. et DAV. (Aphidoidea, Homoptera) w Sapadnoj Sibiri [New species of the genus *Macropodaphis* REM. et DAV. (Aphidoidea, Homoptera) in Western Siberia]. Russisch mit engl. Zusammenfassung. In: TSCHEREPANOW, A.I. (Herausgeber): *Nowye i maloiswestnye widy fauny Sibiri*, 63–70. Sib. Otdel. AN SSSR: Nowosibirsk 1965.
- KLINGAUF, F.: Abwehr- und Meidereaktionen von Blattläusen (Aphididae) bei Bedrohung durch Räuber und Parasiten. *Z. angew. Entomol.* 60, 269–317 (1967).
- — : Die Wirkung des Glukosids Phlorizin auf das Wirtswahlverhalten von *Rhopalosiphum insertum* (WALK.) und *Aphis pomi* de GEER (Homoptera: Aphididae). *Z. angew. Entomol.* 68, 41–55 (1971).
- — : Die Bedeutung von peripher vorliegenden Pflanzensubstanzen für die Wirtswahl von phloëmsaugenden Blattläusen (Aphididae). *Z. Pflanzenkrankh. u. Pflanzenschutz* 79, 471–477 (1972).
- KLOFT, W.: Versuch einer Analyse der trophobiotischen Beziehungen von Ameisen zu Aphiden. *Biol. Zbl.* 78, 863–870 (1959).
- KRZYWIEC, D.: Neue, unbekannte Sinnesorgane der Blattläuse (Homoptera, Aphidoidea). *Bull. Acad. Pol. Sci., Cl. II*, 16, 765–771 (1968).
- KUNKEL, H.: Die Kotabgabe bei Aphiden (Aphidina, Hemiptera). *Bonn. Zool. Beitr.* 23, 161–178 (1972).
- — : Die Kotabgabe der Aphiden (Aphidina, Hemiptera) unter Einfluß von Ameisen. *Bonn. Zool. Beitr.* 24, 105–121 (1973).
- — , und KLOFT, W.: Polymorphismus bei Blattläusen. In: SCHMIDT, G.H. (Herausgeber): *Sozialpolymorphismus bei Insekten*, 152–201. Wiss. Verlagsges.: Stuttgart 1974.
- LAMPEL, G.: Neue Aspekte in der Terminologie des Aphidoidea-Generations- und Wirtswechsels. *Proc. 12. Int. Congr. Entomol. London 1964*, 115–117 (1965a).
- — : Die Erscheinungsformen des Blattlaus-Generations- und Wirtswechsels (Homoptera, Aphidoidea). *Rev. Suisse Zool.* 72, 609–618 (1965b).
- — : Die Biologie des Blattlaus-Generationswechsels. Fischer: Jena 1968.
- — : Für die Schweiz neue Blattlaus-Arten (Homoptera, Aphidina) 1. *Mitt. Schweiz. Entomol. Ges.* 47, 273–305 (1974a).
- — : Die Blattläuse (Aphidina) des Botanischen Gartens Freiburg/Schweiz. *Bull. Soc. Frib. Sc. Nat.* 63, 59–137 (1974b), 64, 125–184 (1975), 65, 197–255 (1976).

- LEES, A.D.: The control of polymorphism in aphids. *Adv. Insect Physiol.* 3, 207–277 (1966).
- MARCOWITCH, S.: The migration of the Aphididae and the appearance of the sexual forms as affected by the relative length of daily light exposure. *J. agric. Res.* 27, 513–522 (1924).
- MARKKULA, M., and TIITTANEN, K.: Use of the predatory midge *Aphidoletes aphidimyza* (ROND.) (Diptera, Cecidomyiidae) against aphids in glasshouse cultures. USDA AS ARS-NE 85, 96 (1977).
- MARSH, D.: Sex pheromone in the aphid *Megoura viciae*. *Nature (New Biol.)* 238, 31–32 (1972).
- MEIER, W.: Über *Myzus varians* DAVIDSON und einige weitere *Myzus*-Arten aus der Schweiz (Hemipt. Aphid.). *Mitt. Schweiz. Entomol. Ges.* 27, 321–409 (1954).
- — : Beiträge zur Kenntnis der grünstreifigen Kartoffelblattlaus, *Macrosiphum euphorbiae* THOMAS 1870, und verwandter Arten (Hemipt., Aphid.). *Mitt. Schweiz. Entomol. Ges.* 34, 127–186 (1961).
- — : *Macrosiphum alpinum* n.sp. (Homoptera: Aphididae). *Mitt. Schweiz. Entomol. Ges.* 40, 118–124 (1967).
- — : Ergänzungen zur Blattlausfauna der Schweiz (Homoptera, Aphididae). *Mitt. Schweiz. Entomol. Ges.* 45, 1–30 (1972), 48, 405–435 (1975).
- — , FELS, P., und KOLAR, O.: Über die Wirkung von Juvenilhormon-Analogen als Wachstumsregulatoren bei Blattläusen. *Mitt. Schweiz. Entomol. Ges.* 48, 13–21 (1975).
- — , KOLAR, O., und RAMSER, E.: Erfahrungen mit Juvenilhormon-Analogen zur Blattlausbekämpfung in Feldversuchen, 1972 bis 1974. *Mitt. Schweiz. Landwirtsch.* 23, 1–16 (1975).
- PETTERSSON, J.: An aphid sex attractant. *Entomol. scand.* 1, 63–73 (1970), 2, 81–93 (1971).
- QUEDNAU, W.: Monographie der mitteleuropäischen Callaphididae (Zierläuse [Homoptera, Aphidina]) unter besonderer Berücksichtigung des ersten Jugendstadiums. *Mitt. Biol. Zentralanst. Land- u. Forstwirtsch. Berlin-Dahlem H.* 78 (1954).
- SHANDS, W.A., SIMPSON, G.W., and HALL, I.M.: Importance of entomogenous fungi in controlling aphids on potatoes in northeastern Maine. *Bull. Maine agric. Exp. Sta.* 6 (Techn. Ser.), 1–42 (1963).
- STEFFAN, A.W.: Generative Parallelreihen in den Entwicklungszyklen der Fichtengallenläuse. *Umschau* 69, 843–844 (1969).
- — , und STÜBEN, M.: Zur Ausschaltung des Fortpflanzungsvermögens parthenogenetischer Weibchen von *Aphis fabae* SCOP. (Homoptera: Aphididae) durch Kontraktbehandlung mit Chemosterilantien. *Z. angew. Entomol.* 80, 56–69 (1976).
- SUTHERLAND, O.R.W., and MITTLER, T.E.: Sexual forms of the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum*, produced on an artificial diet. *Entomol. exp. & appl.* 12, 240–241 (1969).
- TREMBLAY, E.: Possibilities for utilization of *Aphidius matricariae* HAL. (Hymenoptera Ichneumonoidea) against *Myzus persicae* (SULZ.) (Homoptera Aphidoidea) in small glasshouses. *Z. Pflanzenkrankh. u. Pflanzenschutz* 81, 612–619 (1974).

- TSITSIPIS, J.A., and MITTLER, T.A.: Convenient lighting system for inducing the production of sexual forms of aphids feeding on artificial diets. *Ann. Entomol. Soc. Amer.* 63, 1665–1667 (1970).
- WEBER, H.: *Biologie der Hemipteren*. Springer: Berlin 1930. Reprint: Asher: Amsterdam 1968.
- — : Hemiptera III. In: SCHULZE, P.: *Biologie der Tiere Deutschlands* 38 (31), 209–286. Borntraeger: Berlin 1935.
- WERDER, A.O.: Beitrag zur Kenntnis der Aphiden-Fauna von Basel und Umgebung. *Verh. Naturf. Ges. Basel* 42, 1–98 (1930–31).
- WIJNTJENS, W.H.J.M., LAKWIJK, A.C., and van der MAREL, T.: Alarm pheromone of grain aphids. *Experientia* 29, 658–660 (1973).
- ZIMMERMANN, G.: Zur Biologie, Untersuchungsmethodik und Bestimmung von Entomophthoraceen (Phycomycetes: Entomophthorales) an Blattläusen. *Z. angew. Entomol.* 85, 241–252 (1978).