

**Zeitschrift:** Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft Bern  
**Herausgeber:** Naturforschende Gesellschaft Bern  
**Band:** - (1892)  
**Heft:** 1279-1304

**Artikel:** Generationswechsel bei Insekten  
**Autor:** Anderegg, Ernst  
**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-319051>

### **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:** 10.02.2026

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

Ernst Anderegg.

# Generationswechsel bei Insekten.

———  
Theilweise vorgetragen in der Sitzung vom 31. October 1891.  
———

## I.

Die molekularen Bewegungen der Materie führen zu Theilungen. Theile dienen dazu, Sonder-Materien als Naturkörper darzustellen; auf dem Zusammentreten beruht das *Wachsthum*. Solche Theile können auch nur in Sonder-Materien selbst gebildet werden, jene Sonder-Materien als Bildungsstoff, Plasma, auftreten, «lebende Zellen» darstellen. Weil hier die Sonder-Materien gleichsam Werkzeuge, Organe, für die Wachsthumfähigkeit bilden, werden die betreffenden Naturkörper «Organismen» genannt. Sonach führen chemische Funktionen der Sonder-Materien nicht bei allen Naturkörpern nur allein zu einem Zerfall resp. einer Pseudomorphosen-Bildung, bei den Organismen vielmehr gerade als «Ernährungsvorgänge» zum Aufbau. Die Erhaltung einer Sonder-Materie erfordert deren Widerstand gegen die übrige Materie mit ihren Bewegungen (Kräften); in diesem Widerstand, der bei den Organismen auch im Innern der Sonder-Materien vorkommen muss, treten physikalische Funktionen auf. Die chemischen Funktionen des Plasmas werden mit diesen physikalischen Funktionen als «Lebens-Erscheinungen», physiologische Funktionen, zusammengefasst. Fremde (ev. aus der Sonder-Materie umgewandelt, von Plasma nach Aussen oder im Innern abgeschieden wordene) Stoffe können sich sodann an dem Bau der Naturkörper betheiligen, bei Organismen Schutz- oder Stützorgane des Plasmas, Nahrungsvorräthe (Reservestoffe) etc. sein.



Durch die molekularen Bewegungen entstehen wieder Theilungen der Sonder-Materien: *Die Folgen des Wachstums äussern sich in Theilungen.*

Wuchstheile können zusammen einen einheitlichen Complex darstellen. Wie nun bei den einheitlich zusammengesetzten Anorganismen, den Krystallen, die Theile (Subindividuen Haüy's, Sadebeck's) nach bestimmten Axen oft verschiedene optische, thermische und elektrische Funktionen zeigen, so können auch bei den einheitlich zusammengesetzten Organismen die Theile nach bestimmter Anordnung verschiedene physiologische Funktionen haben; die Theilung geht bei den einen Organismen, den Pflanzen, auf chemische (vegetative) Funktionen, bei den andern Organismen, den Thieren, auf chemische (vegetative) und physikalische (hier: «animalische»). Wie aber bei einem Krystall die Kanten-Winkel durch die Einwirkung gewisser Kräfte, z. B. Wärme, schwanken können, so zeigt sich auch bei den einheitlich zusammengesetzten Organismen durch äussere Einflüsse öfters eine Variabilität.

Bei den Organismen kann mit weiterem Wachstum der ganze Complex eine Theilung erfahren\*), damit eine Theilung von Funktionen sich auch wieder auf diese Wuchstheile höherer Ordnung erstrecken. Je nachdem eine Funktionen-Theilung durchgeführt ist, wird die Ausbildung dieser Wuchstheile eine ähnliche oder eine verschiedene. Auch hier können — bei Thieren — die Wuchstheile einen einheitlichen Complex darstellen, viele solcher segmentirter Körper später sogar eine Theilung noch höherer Ordnung erleiden, die Theile oft wieder zusammen Einheiten bilden. Gerade diese höchste Stufe des Wachstums ist es, welche die *Insekten* erreichen.

Die Entwicklung der Insekten gestaltet sich, wie folgt:

	Zelle
Wachsthum-Theilung:	Furchung
<i>Theile beisammen:</i>	Blastoderm bis 3-blättriger Keimstreif
Wachsthum-Theilung:	Segmentirung
<i>Theile beisammen:</i>	Embryo
Wachsthum-Theilung:	Segmentcomplex-Bildung

---

\*) Der französische Zoologe Perrier sieht in dieser Theilung, der Theilung s. str. oder Sprossbildung seiner «Meride», einen bei höheren Thieren allgemein auftretenden Generationswechsel. — Perrier, Ed., «Les colonies animales et la formation des organismes», Paris — Masson, 1881.

Theile beisammen: Larve bis Imago — Imago aus:

Cephalon		Pereion	
Procephalon	Stomatocephalon	Thorax	Abdomen
mit	mit	mit	
1 Paar	3 Paar	3 Paar	
Antennen	Gnathopoden	Extremitäten(daher: Hexapoden f. Insekten)	
<small>Nach Kolbe («Einf. Stud. Insect.» 1892) soll der Cephalon aus 5 Segmenten bestehen, indem er in der «Zunge» die Anhänge eines eingeschobenen Segmentes sieht, was aber nicht durch die Entwicklungsgeschichte begründet wird.</small>			

Die Insekten sind typisch «Eingeschnittene», Entoma.

Die Stellung der Insekten zu den übrigen Thieren zeigt die Uebersicht auf Pag. 4/5.

Die Wuchsform kann, wie auf Pag. 2 skizzirt, zu morphologisch, durch die Ausbildung von Organen für bestimmte Funktionen auch anatomisch immer höher differenzirten einheitlichen Naturkörpern führen. Jeder einheitliche Naturkörper wird als eine Individualität aufgefasst, «*Individuum*» genannt. — Wuchstheile können aber auch selbst gewisse Individualität bewahren, bei Organismen sich infolge der Contraktilität des Plasma's auch ganz selbständig machen: die Wuchsform kann somit ebenfalls zu zusammengesetzten Körpern, die aus ähnlichen oder verschiedenen, individualisirten Theilen bestehen, oder zu neuen, einfachen oder zusammengesetzten Individuen, resp. zusammengesetzten Naturkörpern führen.

Das Auftreten als ein Gesamtkörper ist somit für den Begriff «*Individuum*» kein absolutes Merkmal. — Bei den aus individualisirten Wuchstheilen zusammengesetzten lebenden Körpern ist die Theil-Individualität allerdings gering, wenn unter den «Gliedern» Theilung gewisser Funktionen (was verschiedene Ausbildungen verlangt) besteht; die verschiedenen Theil-Individualitäten stehen hier in einer sich ergänzenden Lebensgemeinschaft (Symbiose). Können sich von einem solchen Gesamtkörper auch Gruppen von Theil-Individualitäten selbständig machen, so bilden sich fehlende «Glieder» nach, wie bei Equisetaceen die «Wurzeln», bei Calycophoriden die «Schwimmglocken».

Das Zurückführen auf eine Einzelzelle ist für den Begriff «zusammengesetztes Individuum» in den biologischen Naturwissenschaften ebenfalls kein absolutes Merkmal. — Theile, die sich von einem

(Fortsetzung auf Pag. 6.)

Zu den übrigen Thieren nehmen die Insekten folgende Stellung ein:  
Funktionen-Theilung

nicht über die Zelle: über die Zelle:

**Protozoa**

Vegetative Funktionen

Vegetative Funktionen

auf Proto- auf Ento- auf (von auf Entoderm  
plasma plasma Ectoderm  
*Rhizo- Höhere umgebenes*  
*poda Sarcodina Entoplasma*  
*Mastigophora*  
*Infusoria*

**Mesozoa**

**Metazoa**

Nahrungsaufnahme.

Nahrungs- Nahrungs- Nahrungs-  
aufnahme aufnahme aufnahme  
durch Um- wenn nicht durch Ein- in entoder- in Entodermalrohr (Verdauungs- oder Körperhöhle, 0  
schliessen endos- drücken malen, durch bei niedrigen Parasiten auch nur mit Endosmose und Entodermalrohr  
mittelst motisch, durch Ein- gehenden Ein- Einstülpungen des Entodermalrohrs  
Pseudo- drücken  
podien

*Dicye-  
midæ*

**Porifera.**

**Acœlomier.**

Verdickung der  
Leibeswand-  
durch Gallert-  
zwischen-  
schicht, in  
welche Ento-  
dermzellen  
(«Schwamm-  
zellen») wandern.  
*Spongiæ*

Verdickung der Leibeswand  
durch Gallert-  
zwischen-  
schicht, in  
welche Entoderm-  
zellen wandern können  
*Cnidaria*

Verdickung der Leil  
(hauptsächlich

Wachsthum

nicht zur  
Segmentation  
führend

zur Segmentation  
führend

nicht zur  
Segmentation  
führend

*Niedere  
Platodes*

*Nemathel-  
minthes*

La

Larven  
segmentirt, durch  
Sprossung  
zw. den 2  
Abschnitten  
die def.  
Thiere

Umbildung der S  
z. d. definitiven

2 Segmente 3 Se

Anschluss:

*Nemer-  
tines  
inermes*

*Bryozoa. Hirudinei*

*Gephyrei-  
Rotifera*

Anschluss:  
*Echino-  
dermata*  
(Sprossung  
zu «  
Antimeren)

Mo

Anschluss:  
*? Mollusca....*  
(durch ge-  
wisse niedere  
Formen, wie  
Neomenia)

# Natürliches Thier-System.

..... } **I. Unterreich : Protozoa**

..... } 1. *Typus : Sarcodina*  
 ..... } 2. *Typus : Mastigophora*  
 ..... } 3. *Typus : Infusoria*  
 ..... } **II. Unterreich : Mesozoa**  
 ..... } **III. Unterreich : Metazoa**

öhle, Coelenteron),  
 nalrohr dann mit Zellausfüllung.

inürt und eine Leibeshöhle (Coelom)  
 bildend.

## Coelomier.

r Leibeswand durch Zellschicht Mesoderm  
 hlich vom Entoderm aus entstanden)

..... } 1. *Typus : Cœlenterata*

Wachsthum

zur Segmentation führend

..... } 2. *Typus : Vermes* (unsegmentirt)

Larven mit wenigen  
 Segmenten

Embryone bereits mit zahl-  
 reichen Segmenten

der Segmente Sprossung zwischen den  
 itiven Thieren Segmenten zu neuen  
 Gliedern

Keimstreif (Mesoderm-  
 ventral Keim-  
 Streif dorsal

3 Segmente 2 ursprüngl. 3 ursprüngl.  
 Segmente Segmente  
 (Lovén'sche Larve) (Nauplius)

..... } *Vermes* (ausgebildet, Segmentation ganz  
 verwischt)

*Polychaetae*

*Oligochaetae*

*Protracheata*

*Crustacea*

3. *Typus : Arthropoda*

a. *Subtypus Crustacea* (heteronom  
 segmentirt)

Anschluss :  
 Thoraco-  
 straca

(*Myriapoda*)

**Insecta**

b. *Subtypus Tracheata* (heteronom  
 segmentirt).

*Molluscoidea*

4. *Typus : Echinodermata*

5. *Typus : Molluscoidea (Brachiopoda)*

6. *Typus : Mollusca*

*Tunicata*

Segmentation zurück)

7. *Typus : Tunicata*

*Vertebrata*

8. *Typus : Vertebrata* (heteronom segmentirt)

lebenden Körper für das Wachsthum zu neuen Individuen, zu neuen Körpern frei machen, können statt durch eine direkte Theilung des einfachen oder zusammengesetzten Körpers (Theilung s. str.) oder durch eine an den Körper, resp. an oder zwischen seine höchsten Wuchstheile verlegte Theilung (Knospung, Sprossung) — die beiden Arten des Wachsthum zu zusammengesetzten Körpern — auch durch eine in den Körper, resp. in seine höchsten Wuchstheile verlegte Theilung (Sporen-, Keimkörner-Bildung) entstehen, dadurch die Wuchsform allerdings auch aus einheitlichen zusammengesetzten Körpern Individuen mit Einzelzellen (einzelligen Sporen) abzweigt. Das Freiwerden von Theilen für das Wachsthum zu neuen Individuen tritt zwar auf dem Wege zur höheren Differenzirung immer mehr zurück, da die Theile zum Aufbau des Organismus selber gebraucht werden, und schliesslich eine direkte Theilung zu neuen Individuen nicht mehr möglich wird — ja bei höchst differenzirten Thieren selbst eine Regeneration verloren gegangener Theile nicht mehr stattfindet. Wo dann aber das Wachsthum doch zu frei werdenden Theilen führen kann, kommt es zu Spross- oder Sporen-, endlich nur noch zu Sporen-Bildung\*).

Durch die Wuchsform werden bei Mineralien: bei Pflanzen: bei Thieren:  
 folgende  
 morphologische Verhältnisse  
 bedingt:

---

*Sonder-Materie*

Wachsthum

Theile frei — neue Körper  
 Theile beisammen — Gesamtkörper

Zelle

Zelle

Theil-Individualitäten

Krystallinisches  
 Aggregat

Zellenkolonie

Zellenkolonie

*Individuum*

Krystall

Zellenlager  
 (Thallus)

Mehrzelliges  
 Thier

Wachsthum

---

\*) Nach Perrier (l. c.) soll ein höher entwickeltes Individuum nur mit einem Merid, das zu einer «Keimzelle» concentrirt sein kann, anfangen; bei homonom-segmentirten Thieren können aber Segmentcomplexe doch noch zu neuen Individuen werden.

Theile frei — neue Körper	Zelle oder Zellcomplex	Zelle oder Zellcomplex
Theile beisammen — Gesamtkörper		
Theil-Individualitäten von ähnlicher Ausbildung	Gegliedelter Thallus	Thierstock
von verschiedener Ausbildung	Beblätterte Pflanze	Polymorpher Thierstock
<i>Individuum</i>		Segmentirtes Thier
Wachsthum		
Theile frei — neue Körper		Zelle od. Zellcomplex oder Segmentcomplex
Theile beisammen — Gesamtkörper		
Theil-Individualitäten		Thierstock
<i>Individuum</i>		Heteronomsegmentirtes Thier
Wachsthum		
Theile frei — neue Individuen		Zellen.

Diese Zusammenstellung umfasst bei den Organismen nur den direkten Weg zur höheren Differenzirung, die Abzweigungen (neue Körper- und Theil-Individualitäten) sind nicht weiter verfolgt.

Die Differenzirungen aus den Sonder-Materien erreichen ein bestimmtes Mass. Weil sich bei den Organismen die Sonder-Materien nicht wieder neu zu bilden vermögen, so müssen zur Forterhaltung derjenigen Organismen, welche Differenzirungen aus den Sonder-Materien haben, die undifferenzirten Sonder-Materien jeweilen wieder hergestellt werden. Dieses Herstellen der undifferenzirten Sonder-Materien für neue Entwicklungsgänge geschieht — nach Verallgemeinerung aus festgestellten Thatsachen\*) — durch die Vermischung zweier generativer (vorbereiteter), in der Regel von verschiedenen Individuen resp. Theil-Individualitäten in sogenannten «Gameten» gelieferten Kernsubstanzen (= «Idioplasmen» Nägeli's, «Keimplasmen» Weismann's\*\*): dies ist der Sexualakt. Dass es beim Sexualakt haupt-

\*) Hertwig, Dr. Oscar, «Das Problem der Befruchtung und die Isotropie des Eies, eine Theorie der Vererbung» (Jena, Gust. Fischer — 1884); Strasburger, Dr. Ed., «Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei Phanerogamen als Grundlage für eine Theorie der Zeugung» (Jena, Gust. Fischer — 1884.)

\*\*\*) Weismann, Dr. A., «Die Continuität des Keimplasmas als Grundlage einer Theorie der Vererbung» (Jena, 1885).

sächlich auf Vermischung der Kernsubstanzen ankommt, zeigt der Vorgang bei Infusorien, wo die Individuen nicht Gameten, sondern nur die Kernsubstanzen (in den Ersatzkernen) liefern, dabei eine gegenseitige Kerntheilvermischung stattfindet\*), sodann auch schon die Differenzirung der Gameten in «Ei» und «Spermatozoid», wo typisch die als «Spermatozoid» bezeichnete Gamete in der Hauptsache nur aus dem Kern besteht.

Wie aus dem Sexualakt hervorgeht, treten in den Kernsubstanzen reine Sonder-Materien auf. Bei Organismen, deren Wachsthum nur zu Substanzen-Theilung (ohne damit verbundener Funktionen-Theilung) führt, brauchen derartige Ansammlungen reiner Sonder-Materien nicht vorzukommen. Diese einzelligen Individuen oder Theil-Individualitäten, ev. auch Wuchstheile «einheitlicher» Körper, zeigen aufsteigend folgende

Stufen	bei Organismen, die aus blos unorganischen Stoffen wachsen können, was das Vorhandensein eines Pigments für Be- ziehung des Kohlenstoffs bedingt**),	bei Organismen, die den Kohlenstoff-Bedarf aus organischen Sub- stanzen beziehen müssen:
I. Reine Sonder-Materien nicht als Kerne von Plasmen geschieden :	Frei assimilirende Plasmen.	Plasmen.
II. Reine Sonder-Materien als Kerne von Plasmen geschieden, Plasmen ohne Funktionen-Thei- lung :	Kerne und frei assimi- lirende Protoplasmen.	Kerne und Protoplasmen.
III. Reine Sonder-Materien als Kerne von Plasmen geschieden, Plasmen mit Funktionen-Thei- lung :	Kerne, Protoplasmen und den Kohlenstoff beziehende Chromatophoren.	Kerne, Entoplasmen und für leichtere Beziehung organischer Substanzen auftretende Ectoplasmen.

Bloss aus frei assimilirenden Plasmen bestehen zahlreiche Phykokochromaceen, und sind dieselben durch die Thatsachen, dass das für

\*) Gruber, Dr. A., «Der Conjugationsprozess bei Paramaecium» (in: Bericht der Naturf. Gesellschaft zu Freiburg i. Br. t. II. 1887).

\*\*) Die Angaben von Winogradski-Zürich, dass die Nitromonaden ohne Vorhandensein eines Pigments Kohlenstoff aus unorganischem Reich beziehen können, sind nach Elfving nicht einwandfrei.



Kohlenstoff-Bezug auftretende Pigment einfach (nicht mit Etiolin zu Chlorophyll vermischt) auftritt und Phykochromaceen als «in höchsten Temperaturen vorkommend» — demnach solche Organismen bei der allmählig sinkenden Erdtemperatur zuerst hätten auftreten können — bekannt sind, auch als primitivste Organismen ausgewiesen. Bei den ebenfalls kernlosen Bakterien finden sich reine Sonder-Materien sehr reichlich in den Plasmen, so dass diese Bakterien nach Bütschli geradezu aus einem «Kern» bestehen sollen. \*) Sie zeigen auch, dass reicher Gehalt an fertiger Sonder-Materie (neben einer beim Wachsthum rascher auftretenden Theilung) einen grösseren Widerstand bedingt. Bei einheitlichen zusammengesetzten Körpern, deren Wuchstheile bloss aus Plasmen bestehen, werden, was den voranstehenden Satz erhärtet, in gewissen Zellen mit Eintritt dem Leben ungünstiger Einwirkungen oder — wo nicht frei assimilirende Plasmen — auch bei Erschöpfung der Nährsubstrate fertige Sonder-Materien angesammelt\*\*), sogar zu Kernen, welche Zellen dann als «Sporen» der Forterhaltung oder der Verbreitung dienen. Ansammlungen reiner Sonder-Materien zu Kernen leiten nun bei höheren Organismen die Zelltheilung ein: die Kerne wachsen in den Zellen, theilen sich, und indem sich den aus der Theilung hervorgegangenen Kernen Protoplasmen anschliessen, sind neue Zellen gebildet. Bei höheren Organismen treten somit Kerne in allen Zellen auf. Wo dann eine Funktionen-Theilung in den Zellplasmen (d. h. eine Differenzirung der nicht als Kerne ausgeschiedenen Sonder-Materien) durchgeführt wird, kann zeitweilig ein Ausgleich in den reinen Sonder-Materien durch Vermischung zweier Kernsubstanzen stattfinden, wie bei den Infusorien.

Ein solcher Ausgleich — der Sexualakt — hat nun bei den Organismen mit auf Wuchstheile gehender Funktionen-Theilung zur Herstellung der undifferenzirten Sonder-Materien aufzutreten\*\*\*); damit wird auch eine gewisse Constanz in den Differenzirungen, den *Entwicklungsgängen*, erhalten.

\*) Bütschli, «Ueber den Bau der Bakterien» (1890).

\*\*) Bei zusammengesetzten Körpern, deren Zellen mit Membrane aus (von Plasmen ausgeschiedener) Cellulose auftreten, sind Plasma-Verbindungen nachgewiesen (so 1879 von Tangl, 1883 von Russow, 1891 von Kienitz-Gerloff).

\*\*\*) P. Geddes und J. A. Thomson stellen im Einklang mit Obigem die sexuelle Fortpflanzung als «im Leben eines Organismus in einem gewissen Gegensatz zum Wachsthum stehend» hin. — Geddes and Thomson, «The evolution of sex» (London—1889).



Die Entwicklungsgänge führen von den undifferenzirten Sonder-Materien aus, den durch Sexualakte entstandenen Kernen in (sit venia verbo) «Grundzellen», stetig vorwärtsschreitend oder mit Zeitverschiebungen\*), zur Ausbildung einer oder mehrerer Individualitäten. Diese Individualitäten (Einzel-Individuen oder Theil-Individualitäten) können ausgebildet — wenn sie durch indirekte Theilung zu neuen Individualitäten oder durch Gameten-Lieferung zu Grundzellen führen — das Leben längere Zeit durch den Athmungsprozess erhalten, wobei die verathmet (oxydirt) wordene Materie wieder ersetzt werden muss; die durch jenen Ersatz bedingte «Ernährung» kann noch ein Wachsthum mit Theilungen zur Folge haben, wodurch der Fall möglich wird, dass Individualitäten zu verschiedenen Malen Theile für das Wachsthum zu neuen Individualitäten bilden. Andauernde Individualitäten können auch längere Zeit hindurch Gameten liefern.

Die Individualitäten, welche Gameten liefern und dadurch zu den Ausgangspunkten neuer Entwicklungsgänge, zu Grundzellen führen, sind sexuell. Da die beiden Gameten, welche für den Sexualakt zusammenzutreten haben, in der Regel differenzirt sind, indem nur die eine Gamete — wenigstens der Hauptsache nach — das Protoplasma zur Grundzelle stellt und dadurch als «Ei» auftritt, während die andere Gamete (wenn sie überhaupt zur Bildung kommt und nicht bloss der generative Kern geliefert wird) ihre Hauptform als «Spermatozoid» hat, so können sexuelle Individualitäten auch monoklin sein, d. h. nur einerlei Gameten liefern. Wie bei einem Krystall zuerst der allgemeine Bauplan durchgeführt wird, und daher, wenn Mangel an den die Sonder-Materie constituirenden Theilen eintritt, Flächen unausgefüllt bleiben (Scelett-Krystall), so können Entwicklungsgänge bei ungünstigen Einwirkungen oder bei Nahrungsmangel mit wenigeren Wuchstheilen zur Gameten-Lieferung führen, als es sonst — unter günstigen Verhältnissen — geschieht; wo Wuchstheile zu neuen Individualitäten führen, können somit Entwicklungsgänge auch abgekürzt werden. Wie bei Krystallen aber auch neue Ansätze vorkommen können, so vermögen sich Entwicklungsgänge unter sehr günstigen Verhältnissen auch zu erweitern; durch solche Erweiterungen kann die Gameten-Lieferung hinausgeschoben werden.

Alle Individualitäten, die in normal gleiche Entwicklungsgänge fallen und die, wenn sie sexuell sind, unter einander Zellen mit ursprünglicher Sonder-Materie (Grundzellen) zu bilden vermögen, werden

\*) Zeitverschiebungen unter Bildung von Dauerzuständen über ungünstige Zeiten oder auch nur blosser Ruhezuständen.

als «*Species*» aufgefasst. Für diesen Begriff sind demnach die Ausbildung eines einzigen Gesamtkörpers in einem Entwicklungsgang\*) und die Aehnlichkeit aller Körper, sind dieselben Einzel-Individuen, keine absoluten Merkmale. Mit dem Begriff «*Species*» wird alle sich gleich verhaltende Sonder-Materie zusammengefasst; der Begriff lässt sich daher, in dieser weitesten Fassung, auch bei den übrigen Naturkörpern anwenden (Mineralien haben bei Dimorphismus nicht dasselbe Verhalten, bei Isomorphismus nicht dieselbe Sonder-Materie).

Bei Specien, deren Sonder-Materien als Plasmen fortzuerhalten sind, werden die von einander abstammenden Körper «*Generationen*» genannt. Erlangen Generationen im Sinne von «*Gesamtkörpern*» durch ihre Wuchstheile, treten diese nun bloss in Lebensgemeinschaft (-Körper aus verschiedenen Theil-Individualitäten) oder zu einer Einheit (-Individuum), eine complizirte Organisation, so vermögen sie anfangs nicht, unvorbereitete Nahrung zu beziehen. Wenn dieselben aus Einzel-Zellen hervorgehen, entnehmen sie die Stoffe für das erste Wachsthum entweder dem Nahrungssaft des Gesamtkörpers, der ihnen das Protoplasma gab, oder einem dem Protoplasma vom Stammkörper beigegebenen Nahrungsmaterial, nach dessen Verbrauch sie erst noch den Nahrungssaft des sie verproviantirt habenden Körpers benutzen können. Es gibt Körper, deren Ausbildung auch ganz auf Kosten der vorangehenden geschieht. — Die Zellen mit Nahrungsmaterial stellen «*Eier*» dar. Die Bildung von «*Eiern*» verlangt eigene Organe, und da die «*Eier*» in der Regel Grundzellen enthalten, dann monoklin sexuelle Generationen auch in denjenigen Exemplaren, welche den andern die Gameten zur Bildung von Grundzellen abgeben, diesen homologe Organe besitzen, so werden sie als «*Sexual-*» oder «*Genital-Organen*» bezeichnet. Wie der Entwicklungsgang doch auch bei Specien mit hoch organisirten «*Generationen*» durch mehr als nur *einen* Gesamtkörper führen kann, indirekte Theilung dann aber — von der Möglichkeit eines blossen Ablösens von Stücken bei Gesamtkörpern aus Theil-Individualitäten abgesehen — allein zu neuen Generationen (im Sinne von «*Gesamtkörper*») leitet, so können «*Eier*» auch Sporen enthalten. Durch diese einzelligen Sporen, welche das Vorhandensein von sogenannten «*Genital-Organen*» bedingen, hat es den Anschein, als ob die Species wieder auf Grundzellen geführt worden sei: solche Eier werden — im Gegensatz zu den Grundzellen

---

\*) Der Entwicklungsgang mit Ausbildung mehr als *eines* Körpers wurde zuerst durch M. Sars (1841) bei *Medusa aurita* festgestellt,

enthaltenden, den genetischen (gamogenetischen) Eiern — «parthenogenetische» genannt. Statt in einer Sporen-Bildung, kann die indirekte Theilung auch in einer Spross-Bildung bestehen, in welchem Falle die neu entstehende Generation durch den Saftstrom des Stammkörpers mit Nährstoffen versorgt wird; es sind für die Sprossung gerade diejenigen Stellen günstig, an denen aus Einzel-Zellen hervorgehende Generationen «parasitiren» könnten\*), somit auch «Genital-Organe.»\*\*) Durch Fixirung des Saftstroms vermögen die aus Einzel-Zellen (oder Sprossen) hervorgehenden Generationen an den Nährkörpern oft noch Neu- (resp. Um-) Bildungen hervorzurufen, bei höchsten Pflanzen Frucht-, bei höchsten Thieren Placenta-materna-Bildungen.

Wenn nun aber jede Individualität als eigener «Körper» aufgefasst wird, muss der Begriff «Generation» enger, als wie «Gesamtkörper» genommen werden. Die Definition «Bei Specien, deren Sonder-Materien als Plasmen fortzuerhalten sind, werden die von einander abstammenden Körper ‚Generationen‘ genannt» ist darnach zu präcisiren: die einander folgenden Individualitäten werden in den biologischen Naturwissenschaften — entstehen sie nun bei Specien mit auf Wuchstheile gehenden Differenzirungen nur aus Grundzellen (-Specien selber) oder auch aus frei werdenden oder beisammen bleibenden Wuchstheilen (-Formen der Specien) — als Generationen bezeichnet.

Entstehen bei den Specien mit auf Wuchstheile gehenden Differenzirungen die sexuellen Individualitäten aus Wuchstheilen derselben Generation, so besteht ein Wechsel zwischen agamen und sexuellen Generationen, ein «*Generationswechsel*». Die agamen Generationen können bloss aus Grundzellen oder aus Grundzellen und Wuchstheilen hervorgehen; hienach ist der Generationswechsel zwei- oder mehrgliedrig. Um die Glieder kurz zu bezeichnen, führe ich folgende *Nomenklatur* ein:

*Protogetes* (von: *πρωτος* = anfangend und *ὁ ἔτης* = das Wesen) für die aus Grundzellen entstandenen und durch Wuchstheile zu neuen Individualitäten führenden Generationen;

*Mesogetes* (von: *μέσος* = mittler und *ὁ ἔτης* = das Wesen) für die aus Wuchstheilen entstandenen und durch Wuchstheile zu neuen Individualitäten führenden Generationen;

---

\*) Strasburger hat bei Angiospermen diese Spross-Bildung im Nucleargewebe nachgewiesen. — Strasburger, «Ueber Befruchtung und Zelltheilung».

\*\*) Salensky-Wien machte eine «folliculäre Knospung» bei Salpen bekannt. Salensky, «Neue Untersuchungen über die embryonale Entwicklung der Salpen» (in: Mitth. der zoolog. Stat. zu Neapel, t. IV.).

*Sexuales* (von: sexuell) für

die aus Wuchstheilen entstandenen und durch Gameten-Lieferung (resp. Lieferung generativer Kerne) zu Grundzellen führenden Generationen.

Die sexuellen Individualitäten sind entweder von agamen ganz abhängig, d. h. bilden sich nur mittelst den ihnen von solchen gebotenen Nährstoffen aus, oder sie nehmen zu ihrer Ausbildung noch selbständig Nahrung auf. Sie können *in* Gesamtkörpern, die schon aus Grundzellen oder dann aus Wuchstheilen hervorgegangen sind, oder *als* Gesamtkörper auftreten. Wo in Verwandtschaftsgruppen Specien mit einerlei und Specien mit mehr als einerlei Gesamtkörpern auftreten, zeigt sich oft das Gesetz der Progression: ähnliche niedere Formen von «Gesamtkörpern» treten sexuell und agam auf (wie Scyphistomen bei Acalephae).

Bilden sich die sexuellen Individualitäten nur mittelst den ihnen von Agamiern gebotenen Nährstoffen aus, gehören jene agamen Individualitäten der vorangehenden oder auch noch der gleichen Generation an. Generationen können infolge Arbeitstheilung (wozu ebenfalls die Theilung in der Gameten-Lieferung zu rechnen ist) verschiedene Individualitäten umfassen. Bei Specien mit *verschiedenen* Generationen sind Generationen mit *verschiedenen* Individualitäten Mesogetes oder Sexuales, dieselben weitere (sterile oder sich auch durch Wuchstheile vermehrende) Individualitäten integrierend einschliessen. Von Sexuales abstammende agame Generationen — Protogetes — sind bei Specien, wo agame Generationen — Mesogetes — Arbeitstheilung erhalten, oft noch von jenen Sexuales ganz abhängig (wie bei höheren Moosen).

Die zu sexuellen Individualitäten führenden Agamier entstehen beim zweigliedrigen Generationswechsel aus sexuellen, beim mehrgliedrigen aus agamen Generationen. Die Generation, aus welcher sie bei einer Species mit mehrgliedrigem Generationswechsel entstehen, umfasst entweder einerlei oder — infolge Arbeitstheilung — mehr als einerlei Individualitäten; im erstern Falle können sie aus allen, im letztern Falle nur aus den einen Individualitäten hervorgehen, insofern verschiedene Individualitäten durch aufgehobene Arbeitstheilung nicht wieder gleichgestellt sind, was durch Apogamie (Versetzung sexueller Individualitäten zu agamen) möglich wird. Je nachdem aus den ähnlichen Individualitäten dieser agamen Generation (wo nur einerlei Individualitäten, aus der gesamten Generation — wo mehr als einerlei Individualitäten, in der Regel aus einer Art) bloss

jene zu sexuellen Individualitäten führende Agamier [ev., bei «Stöcken», noch zum Schutze dieser auftretende Individualitäten] hervorgehen, oder auch solche Agamier, die zu agamen Individualitäten führen, wird der Entwicklungsgang der Species ein geschlossener oder ein offener. Specien mit offenen Entwicklungsgängen werden als «ausdauernd» bezeichnet. Bei ausdauernden Specien treten sexuelle Generationen gleichsam eingeschoben auf.

Wo monoklin auftretend, können die *einen* sexuellen Individualitäten jedoch auch aus agamen Individualitäten entstehen, welche noch Agamier hervorgehen lassen, die erst zu den *andern* sexuellen Individualitäten führen [ev. auch zum Schutze der zu sexuellen Individualitäten führenden dienen] (wie bei phanerogamischen Pflanzen mit «achsenbürtigen Samenanlagen»). Wenn hier die sexuellen Individualitäten auch nicht aus Wuchstheilen derselben Generation hervorgehen, so müssen sie doch zusammen zur neuen, aus Grundzellen hervorgehenden Generation führen; auf Proto- und x Mesogetes folgt eine Generation, welche agame und monoklin-sexuelle Individualitäten umfasst, und dann Sexuales nur mit den ergänzenden Individualitäten. Es gibt aber auch Specien, wo nicht die *beiden* sexuellen Individualitäten aus Wuchstheilen hervorgehen, sondern die *einen* direkt aus Grundzellen; Gameten und zu neuen Individualitäten führende Wuchstheile werden bei diesen Specien entweder von verschiedenen oder von denselben aus Grundzellen entstandenen Individualitäten geliefert. Wie monoklin-, so können auch diklin-sexuelle Individualitäten noch durch Wuchstheile zu neuen (sexuellen) Individualitäten führen.

Individualitäten können sonach bei Specien mit auf Wuchstheile gehenden Differenzirungen

entstanden sein aus:      und      zu neuen Individualitäten führen durch:

- |                 |  |
|-----------------|--|
| 1. Grundzellen  | Beitrag zur Bildung von Grundzellen                |
| 2. Grundzellen  | Beitrag zur Bildung von Grundzellen — Wuchstheile  |
| 3. Grundzellen  | Wuchstheile  |
| 4. Wuchstheilen | Wuchstheile  |
| 5. Wuchstheilen | Wuchstheile -- Beitrag zur Bildung von Grundzellen |
| 6. Wuchstheilen | Beitrag zur Bildung von Grundzellen.               |

Die Entwicklungsgänge jener Specien gehen von Grundzellen (d. h. von undifferenzirten Sonder-Materien) aus; Grundzellen werden von sexuellen Individualitäten gebildet: die aus Grundzellen entstandenen nicht-sexuellen und die aus Wuchstheilen entstandenen Individualitäten sind demnach nur Formen in Entwicklungsgängen von Spe-



cien. — Mit Lieferung von Gameten (resp. generativen Kernen) zur Bildung von Grundzellen werden die Entwicklungsgänge geschlossen, oder sie bleiben offen (d. h. die Wuchsform setzt sich noch in neuen individuellen Ausbildungen fort). Wo die Wuchsform durch mehr als *eine* individuelle Ausbildung führt und die sexuellen Individualitäten eine Theilung in der Gameten-Lieferung zeigen, kann die Bildung der Grundzellen von zwei Generationen in Entwicklungsgängen abhängig sein: es gibt somit Generationen, die selbständig, und Generationen, die nicht selbständig zu neuen, aus Grundzellen entstehenden Individualitäten führen.

Hienach können bei Specien mit auf Wuchstheile gehenden Differenzirungen *Generationen* entweder

- a) gleich, selbständig (durch Bildung von Grundzellen oder durch Wuchstheile),
- b) verschieden, selbständig (durch Bildung von Grundzellen und durch Wuchstheile),
- c) verschieden, th. selbständig (durch Wuchstheile),  
th. unselbständig (durch Beitrag zur Bildung von Grundzellen),

d) gleich, unselbständig (durch Beitrag zur Bildung von Grundzellen) zu neuen Individualitäten führen. — Es geht daraus hervor, dass nur gleich, selbständig zu neuen Individualitäten führende Generationen rein agam sein können, dass aber in verschieden zu neuen Individualitäten führenden Generationen Uebergänge zu rein agamen Generationen bestehen.

Die verschieden zu neuen Individualitäten führenden Generationen zeigen in ihren Individualitäten — von etwa integrirend vorkommenden (wie Schutz-Individualitäten etc.) abgesehen — entweder:

1. die Species selber und sexuelle Formen der Species,
2. die Species selber und eine monoklin-sexuelle Form der Species,
3. die Species selber und eine agame Form der Species,
4. eine monoklin-sexuelle und eine agame Form der Species.

In den beiden ersten Fällen umfassen Generationen verschieden (aus Grundzellen und Wuchstheilen) entstandene Individualitäten; dies kommt dadurch zu Stande, dass Specien selber noch durch Wuchstheile zu neuen, im 1. Fall selbständigen, im 2. Fall bloss ergänzenden sexuellen Individualitäten führen: diese Specien können nur *gleiche Generationen* haben. — In den beiden letztern Fällen wird hingegen dadurch, dass nur agame Formen durch Wuchstheile zu neuen,

und zwar zu den ergänzenden sexuellen Individualitäten führen, das Auftreten zweiter, sexueller Generationen bedingt. Sind die Generationen mit jenen agamen Formen aus Grundzellen hervorgegangen — der 3. Fall —, so besitzen die Specien *verschiedene Generationen mit sexuellen Individualitäten*, sind sie dagegen bereits aus Wuchstheilen hervorgegangen — der 4. Fall —, *noch agame Generationen*. Während Generationen mit monoklin-sexuellen und mit agamen, durch Wuchstheile zu den ergänzenden sexuellen Individualitäten führenden Formen der Specien den Uebergang zu Generationen mit agamen, durch Wuchstheile zu den sexuellen Individualitäten führenden Formen machen, bilden die Specien mit aus Grundzellen hervorgegangenen «gemischten» und aus Wuchstheilen hervorgegangenen sexuellen Generationen den Uebergang zu den Specien mit einer durch die Wuchsform bedingten Succession von agamen und sexuellen Generationen, einem *Generationswechsel*.

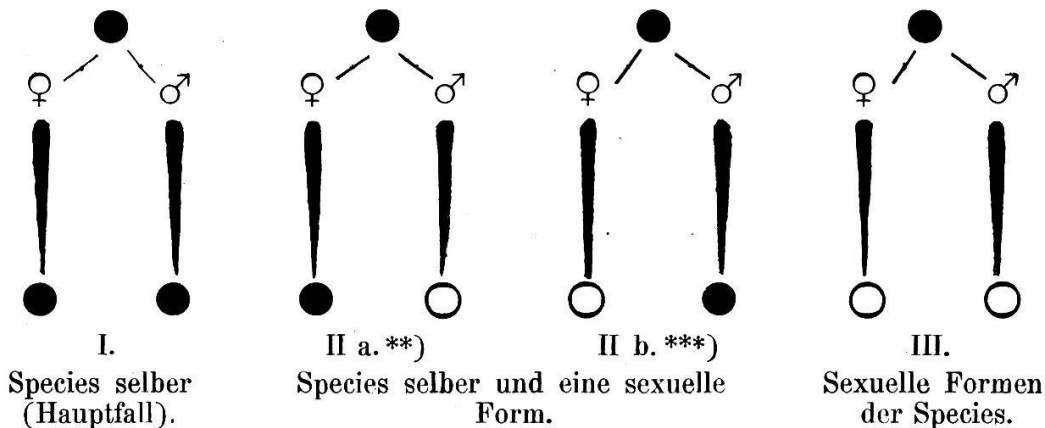
Uebergänge zu rein agamen Generationen, ja einen Generationswechsel zeigen bestimmte Insekten, obschon bei den meisten Insekten, als hoch differenzirte Individuen, die Entwicklungsgänge je nur auf *eine* individuelle Ausbildung gehen.

Die Insekten zerfallen — nach Brauer — in folgende Abtheilungen:

Apterygogenea			
Pterygogenea		Dermaptera	
		Ephemeridae	
		Odonata	
		Plecoptera	
		Orthoptera	
		Corrodentia	
		Thysanoptera	
		Rhynchota	<div> Aptera  <i>Phytophthires</i>  Homoptera  Hemiptera </div>
		Neuroptera	
		Panorpatae	
		Trichoptera	
		Lepidoptera	
		Diptera	
		Siphonaptera	
		Colcoptera	
		Hymenoptera	<div> Symphyta  Apocrita </div>
			<div> Terebrantia  Aculeata </div>
			<div> <i>Cynipidae</i>  Entomophaga  Tubulifera </div>

Ihre Entwicklung nehmen die Individuen aus verproviantirten Einzelzellen, gewöhnlich genetischen, selten parthenogenetischen «Eiern».

Die verschiedenen bei den Insekten vorkommenden Fälle der Gameten Lieferung \*) lassen sich in folgender Weise graphisch darstellen, wenn für genetisches Ei das Zeichen ●, für parthenogenetisches Ei das Zeichen ○ angewendet wird:



Die sexuellen Formen können im Fall II, müssen im Falle III aus agamen Formen entsprungen sein. Im Fall III bilden die agamen und die sexuellen Formen Generationen in den Entwicklungsgängen der Specien. Die agamen Generationen können nur aus genetischen oder auch noch aus parthenogenetischen Eiern hervorgehen. Der Generationswechsel aus zwei Gliedern

#### Protogetes — Sexuales

ist bei Hymenopteren aus der Familie der *Cynipiden*,  
der mehrgliedrige Generationswechsel

#### Protogetes — Mesogetes — Sexuales

bei Rhynchoten aus der Abtheilung der *Phytophthiren* constatirt  
worden.

\*) Die Individuen sind bei normaler Ausbildung, soweit bekannt, monoklin-sexuell; ex usu sei für das eierliefernde Individuum das Venuszeichen ♀, für das spermatozoidenliefernde das Marszeichen ♂ gesetzt.

\*\*) Leuckart bezeichnete die Parthenogenesis der ♂♂ (d. i. die Entstehung der ♂♂ aus parthenogenetischen Eiern) als Arrenotokie; sie ist unter den Insekten hauptsächlich bei staatenbildenden Aculeaten bekannt.

\*\*\*) v. Siebold bezeichnete die Parthenogenesis der ♀♀ im Gegensatz zur Arrenotokie als Thelytokie; sie tritt unter den Insekten bei Lepidopteren auf. — v. Siebold, «Beiträge zur Parthenogenesis der Arthropoden» (Leipzig — Engelmann, 1871).



## Cynipidae.

Die Cynipiden sind als Hymenopteren Insekten mit vollkommener Verwandlung: das einzelne Individuum erscheint nach einander als Larve, Puppe und Imago. Als Larve wird die zum Aufbau nöthige organische Nahrung bezogen, als Puppe die vollkommeneren Funktionen- (Arbeits-) Theilung angeordnet\*); als Imago ist sodann die Höhe der Ausbildung erreicht.

Die organische Nahrung beziehen die meisten Cynipiden nach der embryonalen Entwicklung, d. h. nach dem Aufbruch des Ei-Nahrungsmaterials, aus dem Saft von Holzpflanzen, wobei infolge der Fixirung des Saftzuflusses Gallen entstehen; besonders die Specien *Quercus* bieten Cynipiden zusagende Nahrung. Als Imagines verlassen diese *Gallicolae* die Wohnung für ein noch kurzes Dasein, um ihre Species wieder auf genetische Eier zu führen, theils aber auch nur, um parthenogenetische Eier an Nahrungsquellen zu bringen.

Das Vorkommen rein parthenogenetisirender Individuen bei Eichen-Gallwespen ist zunächst von Hartig festgestellt\*\*) und später von Reinhard in dessen Widerlegung der Walsh'schen «Hypothese vom Dimorphismus der ♀♀» bekräftigt worden.\*\*\*) Dass diese Individuen Protogetes (m.) sein könnten, hat erst der amerikanische Forscher Bassett 1873 ausgesprochen†), dass *ein Generationswechsel bei Eichen-Cynipiden* wirklich besteht, der deutsche Forscher Adler-Schleswig in den folgenden Jahren experimentell nachgewiesen.

Adler kam bei seinen zunächst mit *Neuroterus* begonnenen Zuchtversuchen zu dem im Jahre 1877 veröffentlichten Resultat, dass eine *Neuroterus*-Form als Protogetes und eine *Spathogaster*-Form als Sexuales in den Entwicklungsgang einer und derselben Cynipiden-Species gehören.††) Indem dadurch die *Neuroterus*-Form nicht als selbständige Species erkannt ist, erklärt sich

---

\*) Das «Wachsthum» während der Puppenzeit muss durch Stoffe, die während der Larvenzeit im Körper aufgespeichert wurden, stattfinden. Ueber Wachsthum durch Reservestoffe vide auch *Phytophthires*.

\*\*) Hartig, «Ueber die Familien der Gallwespen» (in : *Germer's Zeitschrift für Entom.* 1840—1843).

\*\*\*) Reinhard, «Die Hypothesen über die Fortpflanzungsweise der eingeschlechtlichen Gallwespen» (in : *Berliner Entomologische Zeitschrift* 1865).

†) *The Canadian Entomologist* 1873, p. 91.

††) Adler, Dr. H., «Beiträge zur Naturgeschichte der Cynipiden, 2) Generationswechsel» (in : *Deutsche [früher Berliner] Entomologische Zeitschrift* 1877, t. XXI, p. 218 ff.).

einerseits die scheinbar so lange Dauer der embryonalen Entwicklung vom Frühling, wo *Neuroterus* die parthenogenetischen Eier in Knospen unterbringt, bis zum Sommer, wo erst die *Neuroterus*-Gallen an den Blättern auftreten, also während einer Zeit, in welcher die Larven am leichtesten die organische Nahrung hätten erhalten können,

andererseits das scheinbar so wundervolle Anbringen ungemein zahlreicher Eier in eine Blattanlage, wenn dann im Sommer an einem und demselben Blatt eine ganze Menge Gallen auftreten.

Da die *Protogetes* als besondere und die *Sexuales* als besondereattung aufgestellt worden waren, geht hervor, dass die zu einander gehörenden Generationen im Aussehen der Imagines weiter auseinander gehen können, als die *Protogetes* verschiedener und ebenso die *Sexuales* verschiedener Specien. Adler spricht sich in jener ersten Veröffentlichung dahin aus, dass ein ähnlicher Zusammenhang, wie zwischen *Neuroterus* und *Spathogaster*, zwischen *Dryophanta* und *rigonaspis* ev. *Spathogaster* und zwischen *Aphilotrix* und *Andricus* bestehe, was er dann auch durch unermüdlich fortgesetzte Experimente und sorgfältigste Beobachtungen im Jahre 1881 als erwiesenes Faktum anlegen konnte. \*) Schon im Jahre 1880 hatte Beijerinck auch auf die Zusammengehörigkeit von *Biorhiza aptera* Fbr. und *Andricus teras*) *terminalis* Fbr. hingewiesen. \*\*)

Adler stellte den zweigliedrigen Generationswechsel für achtzehn Specien Eichen-Cynipiden fest; diese zerfallen in vier (davon drei Verwandtschafts-) Gruppen:

<b>I. Gruppe:</b> als <i>Protogetes</i> eine <i>Neuroterus</i> ,		eine <i>Spathogaster</i> als <i>Sexuales</i> .
Species 1:	<i>N. lenticularis</i> Ol.	+ <i>Sp. baccarum</i> L.
Species 2:	<i>N. laeviusculus</i> Schenk	+ <i>Sp. albipes</i> Schenk
Species 3:	<i>N. numismatis</i> Ol.	+ <i>Sp. vesicatrix</i> Schldl.
Species 4:	<i>N. fumipennis</i> Htg.	+ <i>Sp. bicolor</i> Htg.
<b>II. Gruppe:</b> als <i>Protogetes</i> eine <i>Dryophanta</i> ,		eine <i>Spathogaster</i> als <i>Sexuales</i> .
Species 5:	<i>Dr. scutellaris</i> Htg.	+ <i>Sp. Taschenbergi</i> Schldl.
Species 6:	<i>Dr. longiventris</i> Htg.	+ <i>Sp. similis</i> Adl.
Species 7:	<i>Dr. divisa</i> ?	+ <i>Sp. verrucosa</i> Schldl.
<b>III. Gruppe:</b> als <i>Protogetes</i> eine <i>Aphilotrix</i> ,		eine <i>Andricus</i> als <i>Sexuales</i> .
Species 8:	<i>A. radialis</i> Fbr.	+ <i>A. noduli</i> Htg.
Species 9:	<i>A. Sieboldi</i> Htg.	+ <i>A. testaceipes</i> Htg.
Species 10:	<i>A. corticis</i> L.	+ <i>A. gemmatus</i> Adl.

\*) Adler, Dr. H., «Ueber den Generationswechsel der Eichen-Gallwespen» in: Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie 1881, t. XXXV, p. 151 ff.).

\*\*) Entomologische Nachrichten von Katter 1880, Heft 5.

Species 11:	A. globuli Htg.	+ A. inflator Htg.
Species 12:	A. collaris Htg.	+ A. curator Htg.
Species 13:	A. fecundatrix Htg.	+ A. pilosus Adl.
Species 14:	A. callidoma Htg.	+ A. cirratus Adl.
Species 15:	A. Malpighii Adl.	+ A. nudus Adl.
Species 16:	A. autumnalis Htg.	+ A. ramuli L.

**IV. Gruppe:** als *Protogetes* eine *Biorhiza*, eine andere Form als *Sexuales*  
 Species 17: B. aptera Fbr. + *Andricus* (Teras) terminalis Fbr.  
 Species 18: B. renum Htg. + *Trigonaspis* crustalis Htg.

Durch Franz Löw wurde später die Zusammengehörigkeit zweier *Chilaspis*,

als *Protogetes Ch. nitida* Gir. + *Ch. Löwii* Wachtl. als *Sexuales*, die *Quercus Cerris* L. bewohnend,\*) nachgewiesen,\*\*) während von Schlechtendal den auch von Franz Löw vermutheten Generationswechsel mit zwei *Neuroterus*-Formen,

als *Protogetes N. Schlechtendali* Mayr + *N. aprilinus* Gir. als *Sexuales*, constatirte.\*\*\*)

Die einzelnen Specien sollten jetzt einheitlich benannt sein; allein diese revidirte Nomenklatur fand sich nirgends in der mir zugänglichen Literatur.

Das beste Unterscheidungsmerkmal sowohl der *Protogetes* einer Verwandtschaftsgruppe, als auch der *Sexuales* derselben bieten die *Gallen*.

Die von den *Larven der Protogetes* verursachten Gallen treten während der zweiten Hälfte einer Wachstumsperiode der Eiche, die von den *Larven der Sexuales* verursachten während der ersten Hälfte einer solchen auf. Da die neu entstehenden Individuen nach ihrer embryonalen Entwicklung einen Saftstrom vorgefunden haben müssen, so kommt es bei einer Species für den Ort des Auftretens der *Protogetes*-Gallen auf die Zeit des Absetzens der genetischen Eier, für denjenigen der *Sexuales*-Gallen auf die Einsetzung der parthenogenetischen Eier in die Knospen ab. Stellen, wo ein Saftstrom von den Larven fixirt werden könnte, bieten im Sommer anfangs noch in der Entwicklung begriffene Blätter, später die für Weiterentwicklung im nächsten Jahr sich vorbildenden Knospen, zuletzt nur noch das Cambium am Holzkörper; Stellen, wo ein Saftstrom von den Larven fixirt werden

\*) Adler's Untersuchungen giengen nur auf Cynipiden der *Quercus Robur* L. (Sommer- und Winter-Eichen).

\*\*) Löw, Dr. Fr., «Bemerkungen über die Cynipiden» (in: Verhandlungen der kais.-königl. zoolog.-botan. Gesellschaft in Wien 1884, p. 321).

\*\*\*) Zeitschrift f. Naturw. 1884, t. LVII, p. 338.

könnte, bieten *im Frühling* die Anlagen vegetativer oder reproduktiver Blätter und die Vegetationspunkte der in voller Entwicklung stehenden Knospen: die Protogetes haben entweder *Blatt-, Knospen- oder Rindengallen*, die Sexuales entweder *Blatt-, Blüten- oder Triebgallen*.

Bei den Protogetes und bei den Sexuales nehmen die Gallen, wenn die Larven nicht durch Inquilinen verdrängt werden, eine ganz charakteristische Ausbildung. Die Gallen verschiedener Specien und verschiedener Generationen sind einander *selten* ganz ähnlich (Beispiel für ganz ähnliche Gallen: die Gallen von *Aphilotrix callidoma* Htg. und *Aphilotrix Malpighii* Adl.); es sind deshalb schon Bestimmungstabellen für die Cynipiden nach den Gallen entworfen worden (wie von R. v. Schlechtendal [1879]).

In den meisten Fällen sind die Gallen das Werk je einer einzelnen Larve. Vielkammerige Gallen werden an denjenigen Stellen getroffen, wo eine einzelne Larve den Saftstrom nicht fixiren könnte. Bei den Sexuales kann es nun vorkommen, dass aus vielkammerigen Gallen nur ♀♀ oder nur ♂♂ hervorgehen, was Adler bei *Teras terminalis* Fbr. beobachtet hat. \*) Weil Osten-Sacken durch Zuchten aus gewissen Eichengallen stets nur ♀♀, aus andern stets nur ♂♂ erhielt, trat derselbe 1861 mit der Ansicht hervor, dass auch bei den als parthenogenetisirend betrachteten Cynipiden ♂♂ vorzufinden wären, ♂♂ in andern Gallen. \*\*) Walsh hatte aus Gallen ♀♀, aus andern ♂♂ von *Cynips spongificia* gezogen, dann aber aus ähnlichen Gallen die *Cynips aciculata*, daraufhin er 1864 begründen wollte, die als parthenogenetisirend betrachteten Cynipiden gehörten einer Species mit dimorphen ♀♀ an.

Wird aus dem *Auftreten der Gallen an den Eichen* der *Entwicklungsgang generationswechselnder Cynipiden* construirt, würde er sich folgendermassen gestalten:

Das genetische Ei kommt im Verlaufe einer Vegetationsperiode in das Meristem der Eiche und beginnt das Wachstum zu einem neuen Individuum, zunächst auf Kosten des der Grundzelle beigegebenen Nahrungsmaterials, dann auf Kosten des Pflanzensaftes, wobei durch den von der Larve unterhaltenen \*\*\*) Zufluss dieses Pflanzen-

\*) Adler, l. c. 1881, p. 196.

\*\*) Stettiner Entomologische Zeitschrift 1861. — Osten-Sacken hat diese Ansicht später selber wieder aufgegeben.

\*\*\* ) «Der Einfluss der Larve ist nicht nur für die 1. Anlage der Galle, sondern auch für die spätere regelmässige Ausbildung nothwendig» (Adler, l. c, 1881, p. 212).

saftes eine Galle entsteht. Gegen Ende der Vegetationsperiode der Eiche soll die Larve, da der Saftstrom nachlässt, die Entwicklung erreicht haben. Die Galle löst sich von der Eiche; die in ihr eingeschlossene Larve wird zur Puppe, es bildet sich das Imago aus. Ausgebildet, verlässt das Individuum die Galle, um der Eiche nun seine fortentwicklungsfähigen Theilstücke anzubringen. — Die parthenogenetischen Eier liegen beim Beginn der neuen Wachstumsperiode der Eiche in den Knospen. Die aus ihnen hervorgehenden Larven verursachen wieder Gallenbildung; die Larven werden sodann zu Puppen und diese zu sexuirten, gametenliefernden Imagines. Diese Individuen sollen die Species früh genug auf die genetischen Eier führen, so dass im neuen Entwicklungsgang die Protogetes noch in derselben Wachstumsperiode der Eiche als Larven die organische Nahrung beziehen können.

Der Entwicklungsgang findet sich aber thatsächlich so, wie er aus dem Auftreten der Gallen der als generationswechselnd bekannten Cynipiden construirt worden ist, *nur bei wenigen Specien* (Dryophanta-Spathegaster).

Die *meisten* Protogetes zeigen in ihrer Entwicklung eine *Zeitverschiebung*. Tritt aber eine Zeitverschiebung bei den Protogetes auf, so muss dieselbe immer ein Nachklingen auf den Entwicklungsgang der Species bis in die erste Hälfte einer Wachstumsperiode der Eiche zur Folge haben.

Jene Zeitverschiebung tritt entweder *schon beim Heranwachsen der Larven* oder dann *im Uebergang der Larven zu Puppen* ein.

Durch die *Zeitverschiebung in der Entwicklung der Protogetes-Larven* wird entweder das Ansammeln von Reservestoffen in den Gallen oder das Abwarten des erneuerten Saftstroms im Wirth bedingt. Während im ersten Fall die Ausbildung der Protogetes noch bis zum Beginn der neuen Wachstumsperiode der Eiche erfolgen kann (Neuroterus-Formen), müssen im zweiten Fall die Protogetes-Larven die erste Hälfte der neuen Wachstumsperiode für ihre Entwicklung beanspruchen (rindengallenbewohnende Aphilotrix-Formen).

Durch die *Zeitverschiebung in dem Uebergang der Larven zu Puppen* wird eine eigenartige Larvenexistenz der Protogetes bedingt, die monatelang andauern kann (so bei knospengallenbewohnenden Aphilotrix-Formen).

Nach diesen Verhältnissen sollte erwartet werden, dass an der Eiche von gewissen Specien der generationswechselnden Cynipiden nur während jeder *andern* Wachstumsperiode (nur während jedes



andern Jahres) beide Gallen auftreten, in der Zwischenperiode die Saftströmung der Eiche hingegen von solchen Specien entweder *bloss die Ausbildung der Protogetes-Gallen in der ersten Hälfte* oder *gar keine Gallenbildung* besorgte.

Es gäbe darnach folgende Fälle (übersichtlich dargestellt): \*)

Wachstumsperioden des Wirthes							
I.		II.		III.		IV.	
2. Hälfte		1. Hälfte	2. Hälfte	1. Hälfte	2. Hälfte	1. Hälfte	
I.	Prot.-G.   Sex.-G.	Prot.-G.   Sex.-G.	Prot.-G.   Sex.-G.	Prot.-G.   Sex.-G.	Prot.-G.   Sex.-G.	etc.	
II.	Prot.-G.		Sex.-G.	Prot.-G.		etc.	
III.	Prot.-G.		Sex.-G.	Prot.-G.		etc.	

Dass aber gleichwohl während *allen* Wachstumsperioden auch von solchen Specien, deren Entwicklungsgang nicht im Zeitraum eines Jahres durchlaufen werden kann, beide Gallen auftreten, hat seinen Grund im *Ausdehnen der Larvenexistenz* einzelner Individuen der Protogetes \*\*) (Bsp. Aphilotrix fecundatrix).

Wenn im Entwicklungsgang die Protogetes noch die Zeit, wo die Sexuales-Larven heranwachsen können (die erste Hälfte einer Wachstumsperiode der Eiche), zu ihrer Existenz beanspruchen, sei es als selbst heranwachsende Larven, sei es als ausgewachsene Larven, so zeigen diese Specien bis zur nächsten Wachstumsperiode der Eiche ein verschiedenes Verhalten:

die Protogetes werden *im Sommer* zu Imagines und setzen die parthenogenetischen Eier in vorgebildete Knospen, wodurch die embryonale Entwicklung der Sexuales sich verzögern muss; \*\*\*)

\*) Abkürzungen: Prot.-G. = Protogetes-Gallen; Sex.-G. = Sexuales-Gallen.

\*\*) Adler gibt für Andricus noduli Htg. an, dass sich gametenliefernde Individuen verspäten können (l. c. 1881, p. 169), hienach also auch Entstehung von Nebenreihen durch Sexuales auftritt.

\*\*\*) Dieses Verhalten wird von Fr. Löw für Chilaspis nitida Gir. angegeben (l. c.), welche Protogetes bisher in diesem Falle als einzig bekannt dastehen, insofern sich die Angabe nicht nur auf durch Zimmer-Zuchten gezeitigte Wespen bezieht. Es wurde daher von Edm. van Segvelt (in: «Les Cynipides et leurs

die Protogetes werden *im Herbst* zu Imagines und bleiben bis zum Beginn der nächsten Vegetationsperiode in ihren Gallen, um dann die parthenogenetischen Eier unterzubringen (Bsp. *Aphilotrix radidis* \*);

die Protogetes werden *im Winter* zu Imagines, wodurch sie in die richtige Zeit einlaufen (Bsp. *Biorhiza renum* Htg. \*\*).

Da die Oviposition durch die Vermittlung eines Legestachels geschieht, der an die Stellen angepasst sein muss, diese Stellen aber bei den Sexuales nicht durchwegs, wie bei den Protogetes, Knospen sind, so können die beiden Generationen einer Species durch den auf den Abdomenbau Einfluss ausübenden Legestachel bedeutend abweichen. Dies tritt scharf bei *Neuroterus-Spathegaster* hervor: *Spathegaster* = ♀♀ stechen junge Blätter an und brauchen demnach nur einen kurzen Legestachel, der aber eine grössere Beweglichkeit des Abdomens verlangt; das Abdomen der *Spathegaster*-Form ist, im Gegensatz zu dem der *Neuroterus*-Form, dem Thorax gestielt angefügt und, weil der Legestachel — eingezogen — keinen grossen Raum einnimmt, von schlanker Gestalt.

Generationen sodann, deren Individuen Stellen für die Unterbringung ihrer Eier aussuchen müssen, brauchen schnellere Locomotionen, als solche, deren Individuen die Stellen leicht auffinden. So hat *Spathegaster* bessere Flugorgane, als *Neuroterus*. Einer Locomotion durch Flügel ganz entbehrend, sind als Protogetes die *Biorhiza*-Formen, als Sexuales die Teras = ♀♀.\*\*\*)

Von *Biorhiza aptera* Fbr. fand ich (im Frühling 1891) mehrmals, besonders am Wyler-Waldrand, Gallen, einige Male auch die grösseren, «kartoffelförmigen» Wurzelgallen von *Aphilotrix radidis* Fbr. — Das Anbohren von Knospen durch *Neuroterus*-Formen konnte ich im April 1891 selbst bei ungünstiger Witterung ziemlich häufig beobachten: Die Wespen prüfen zunächst mit den langen Antennen die Knospen; haben sie zusagende Knospen gefunden, so beginnen sie

Galles,» Bruxelles 1883, p. 32) bezweifelt, ob *Chilaspis Löwii* Wachtl. wirklich zu *Chilaspis nitida* Gir. im Generationswechsel stehe, da die lange embryonale Entwicklung der Sexuales einigermaßen entfremdet; dagegen hat Adler eine verlangsamte embryonale Entwicklung bei *Biorhiza renum* nachgewiesen, von welchen Protogetes die Gallen erst im Herbst (an Blattrippen) erscheinen.

\*) Adler, l. c. 1881, p. 167.

\*\*) Adler, l. c. 1881, p. 197.

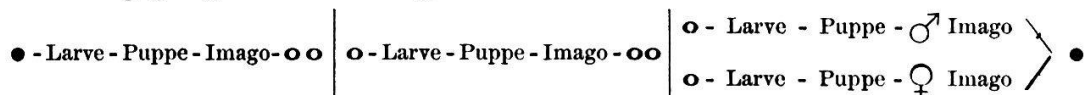
\*\*\*) Während die ♀♀ von *Teras terminalis* höchstens Flügelscheiden haben, sind die ♂♂ beflügelt.



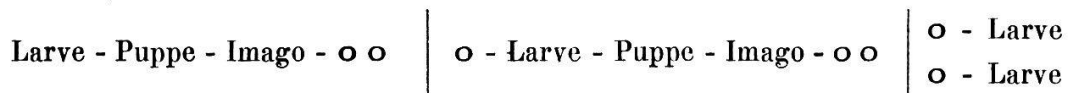


das Zuwarten einzelner (späterer) Individuen der Protogetes bei manchen Specien mit dem Erscheinen.\*)

Die Apogamie könnte sich bei den jetzigen Sexuales wieder vollziehen, was vielleicht in dem von Adler mehrmals beobachteten Knospen-Anstechen durch *Teras terminalis* Fbr.\*\*\*) eine Andeutung findet. Die jetzigen Sexuales würden dann zu Mesogetes, der Entwicklungsgang liefe auf folgendes Schema hinaus:



Nun erhielt Adler bei seinen Zuchten von einigen *Aphilotrix*-Formen (*A. seminationis* Gir., *A. marginalis* Schldl., *A. albopunctata* Schldl.) wieder die gleichen Gallen mit parthenogenetisirenden Individuen,\*\*\*) sodass hier der Entwicklungsgang mit dem Theil



des oben theoretisch aufgestellten Schemas stimmte.

Das Gesetz der Alternation von *Protogetes* und *Sexuales* kann nicht für alle Eichen-Cynipiden generalisirt werden. †)

## Phytophthires.

Die Phytophthires sind als Rhynchoten («Schnabelkerfe») Insekten mit unvollkommener Verwandlung ††): der Weg zur höheren Differenzirung führt nach dem Verlassen der Eihaut (d. h. nach dem Aufbruch des Ei-Nahrungsmaterials) nicht zu drei einander folgenden ganz verschieden aussehenden Gestalten, wie bei den Cynipiden; es können zwar, da mit dem Wachsthum die Aussenhaut oft zu eng wird, Häutungen auftreten, aber nach solchen Häutungen erscheint das Individuum in keiner fremdartigen Gestalt.

\*) Adler beobachtete dieses Zuwarten auch bei *Aphilotrix callidoma* Htg., einer Species, die ihren Entwicklungsgang normal im Zeitraum eines Jahres durchläuft. — Adler, l. c. 1881, p. 182.

\*\*) Adler, l. c. 1881, p. 195.

\*\*\*) Adler, l. c. 1881, p. 201 ff.

†) Ausser bei Eichen-Cynipiden kommt — nach Trail — nur noch bei einer auf *Pseudoplatanus* lebenden Cynipide Generationswechsel vor.

††) Dreyfus will die bisher als Ausnahme angesehene Verwandlung gewisser Rhynchoten = ♂♂ höchstens als Uebergang zur Holometabolie betrachtet wissen, — Dreyfus, «Ueber Phylloxerinen».

Das *Verlassen der Eihaut* kann innerhalb der das Nahrungsmaterial gespendeten Thiere geschehen, und zwar, wenn das Ei ein parthenogetisches ist und somit nicht für die Forterhaltung der Species selber entstand, innerhalb lebender Thiere; denn das heranwachsende Individuum kann nachher die weiters bedürftige organische Nahrung mittelst seines Stechrüssels (dem durch die Gnathopoden dargestellten «Schnabel») selbst aufsuchen, braucht also nicht wie die Cynipiden direkt in die Nahrungsquellen gesetzt zu werden.\*) Es gibt sogar Individuen, die nach dem Verlassen der Eihaut respektive des Stammthiers keiner weiteren organischen Nahrung, demnach auch keiner Vorrichtung zur Erlangung einer solchen bedürfen. Diese mit verkümmerten Gnathopoden versehenen Individuen können *nur aus der Wuchsform* entstanden sein. Für ihr fortgesetztes Wachsthum muss angenommen werden, dass sie während der Entwicklung im Ei Reservestoffe im eigenen Körper abgelagert haben. Solche Individuen sind, soweit bekannt, immer gametenliefernd.\*\*\*) Für die Ansicht der Ablagerung von Reservestoffen sprechen auch die relativ grösseren Eier, aus denen sich jene Sexuales entwickeln, bei denen sich noch ein Grössenunterschied in Bezug auf Ausbildung von ♂♂ oder ♀♀ findet. Aus grösseren Eiern, Eiern mit grösserem Nahrungsmaterial, entstehen ♀♀, weil diese — über ihre individuelle Entwicklung hinaus — noch Nahrungs-Vorsorge für Nachkommen aus Grundzellen treffen müssen.

Die nach dem Verlassen der Eihaut resp. des Stammthieres *sonst noch zur Ausbildung nöthige organische Nahrung* beziehen die Individuen, wie es schon ihr Name «Phytophthires» sagt, aus dem Saft lebender Pflanzen. Da die Saftströmung bei den Pflanzen von den Verbrauchsorten bestimmt wird, sind *Angriffsstellen an den Wirthen* jene Verbrauchsorte selber oder die Zuleitungsbahnen zu denselben.\*\*\*)

Der *Angriff von zusagenden Stellen* geschieht meist direkt, im Frühling durch herbeikriechende Jungläuse, im Verlaufe der Vegetationsperiode durch herbeikriechende Individuen, «Läuse,» oder durch

---

\*) Während bei den Cynipiden die Unterbringung der Eier an passende Orte eine Intelligenz erfordert, ist hier die Sorge für die Nachkommenschaft gering.

\*\*) Derbès-Marseille hat diese Sexuales zuerst (im Jahre 1872) nachgewiesen. — Derbès, «Notes sur les aphides du pistachier térébinthe» (in: Annales des Sciences naturelles 5e série, 1872).

\*\*\*)) Ueber Entnahme von Nahrungsstoffen durch Blattläuse aus Zuleitungsbahnen vide Büsgen, «Der Honigthau. Biologische Studie» (1891).

herbeifliegende Individuen, «Flieger». Selten sind an solchen Stellen im Herbst vorher Eier abgesetzt worden. An den einmal occupirten Stellen werden durch Parthenogenetisiren *Kolonien* gegründet. Die Thiere, oft schon der Kolonie-Begründer, können einen Saftzufluss fixiren, sodass noch *Neubildungen an den betreffenden Pflanzenstellen* (Zellwucherungen, Hypertrophien) möglich sind, oder sie entnehmen die Nahrung nur, insoweit sie der normale Saftstrom bietet. In letzterem Falle kann die Pflanze den Ausfall entweder decken oder nicht; kann sie denselben nicht decken, so entstehen *Missbildungen der betreffenden Pflanzentheile* (Deformationen). \*)

Die heranwachsenden Thiere zeigen in der Regel nur zur Zeit einer *Häutung* relative Lebhaftigkeit, sonst bleiben sie ruhig angesaugt. Im Allgemeinen wird die höchste Ausbildung mit einer vierten Häutung erreicht («Flieger»); dagegen machen viele bloss drei oder noch weniger, rüssellose Individuen gar keine Häutungen durch.

Aus obiger Erörterung geht hervor,  
dass ♂♂ und ♀♀ aus der Wuchsform,  
dass ferner parthenogenetisirende Individuen — Läuse, Flieger — aus der Wuchsform,  
dass endlich parthenogenetisirende Individuen aus genetischen Eiern entstehen können, also bei Specien der Phytophthires

*Protogetes-Mesogetes-Sexuales*

auftreten: der *mehrgliedrige Generationswechsel* besteht.

Die *Protogetes* erscheinen entweder im Herbst, um zu überwintern und im Frühjahr die Ausbildung aufzunehmen, oder aus «Wintereiern» im Frühling. Sie machen in der Regel drei Häutungen durch und sind, soweit bekannt, immer ungeflügelt. Kaltenbach, der Autor einer ersten klassischen Monographie der Phytophthiren, nennt sie «Stammthiere»,\*\*) Kessler, der Nestor der Aphidiologen, «Urthiere», Lichtenstein, der verdienstvolle Phylloxera-Forscher, «Fundatrices».

Die *Mesogetes* folgen sich in der Regel vermöge ihrer kurzen Ausbildungsperiode und ihrer Theilungsfähigkeit *während der Vegetationsperiode ihrer Wirthes als Nahrungsspender* in mehreren Generationen. In einer Generation treten entweder nur «Läuse» oder nur

---

\*) Karsch betrachtet auch diese Formen als Cecidozoen, «Gallenbildner». — Karsch, Dr. F., «Ueber Generationswechsel bei Insekten» (in: Entomologische Nachrichten 1887, p. 273).

\*\*) Kaltenbach, J. H., «Monographie der Pflanzenläuse (Phytophthires)», Aachen-Roschütz 1843.

«Flieger», oder «Läuse» und «Flieger» auf. Die geflügelten *Mesogetes* machen in der Regel vier, die flügellosen drei Häutungen durch. Die «Flieger» verlassen die Stammkolonien immer, entweder um neue Kolonien zu gründen (*Migrantes alatae* Dreyfus) oder um Sexuales auszutragen (*Sexuparae alatae* Dreyfus); der Propagation können aber auch flügellose *Mesogetes* dienen. Die neuen Kolonien werden entweder auf demselben Wirth oder auf Wirthen derselben Art oder auf Wirthen anderer Arten gegründet. — Viele Specien scheinen «heteröcisch» (d. h. für den normalen Entwicklungsgang zweier Wirthe verschiedener Art bedürftig) zu sein. Da aber die Sexuales sich stets auf der ursprünglichen Art des Wirths entwickeln, so muss bei einer Auswanderung von *Mesogetes* auf Wirthe anderer Art eine Rückwanderung der *Mesogetes* auf Wirthe der ursprünglichen Art stattfinden. Solch *regelmässige Aus- und Rückwanderungen* sind bei einer Anzahl Phytophthiren nachgewiesen; aber der *Ort der Auswanderung* konnte nur bei einigen Specien festgestellt werden. Die Aus- und Rückwanderer (*Emigrantes* Blochmann und *Remigrantes* Blochmann) sind, soweit bekannt, stets «Flieger» (*Migrantes* oder *Sexuparae alatae* Dreyfus). Die Migration ist entweder eine *allgemeine* oder eine *nur theilweise*. Wo die Migration der *Mesogetes* eine allgemeine ist, treten Auswanderungen auf Zwischenwirthe (resp. Auswanderungen überhaupt) und Rückwanderungen auf ursprüngliche Wirthe oft in einer und derselben Vegetationsperiode auf. Nach Lichtenstein und Kessler machen diese Specien dann drei Entwicklungsphasen durch, eine Frühlings-, eine Sommer-, und eine Herbst-Entwicklungsphase,\*) die Sommerentwicklungsphase auf einem (bisher bei den meisten Specien noch unbekannten) Zwischenwirth. Wo jedoch die Migration der *Mesogetes* auf einen Wirth anderer Art (Zwischenwirth) nur *theilweise* stattfindet, erfolgen Aus- und Rückwanderung nicht im nämlichen Jahr, sodass sich die Entwicklungsgänge der betreffenden Specien über mehr als eine Vegetationsperiode der Wirthe erstrecken.\*\*)

Die *Sexuales* entwickeln sich entweder nur aus dem ihnen von den Stammthieren (*Sexuparen* Dreyfus) gelieferten Nahrungsmaterial,

---

\*) Kessler, Dr. F. H., «Beiträge zur Entwicklungs- und Lebensweise der Aphiden» (in: Nova acta d. k. leop.-carol. deutschen Akademie der Naturwiss. 1884, t. XLVII, Heft 3).

\*\*) Blochmann schlägt für den ursprünglichen Wirth die Bezeichnung «Hauptnährpflanze», für den Zwischenwirth die Bezeichnung «Zwischenpflanze» vor (in: Biolog. Centralblatt 1890, t. IX, p. 271).

oder sie benöthigen zu ihrer Ausbildung noch weiterer organischer Nahrung. Dieses verschiedene Verhalten hat einen wesentlichen Einfluss auf den Grad ihrer Ausbildung: im ersten Falle sind sie rüssel- und flügellose Individuen, im letztern Falle haben sie einen Rüssel und die ♂♂ oft Flügel. Die Ausbildung der mit einem Stechrüssel versehenen Individuen wird in der Regel nach einer dritten Häutung erreicht; dagegen entbehren die rüssellosen meist der Häutungen. \*) Die ♀♀ liefern nur wenige Eier, die berüsselten oft, die rüssellosen durchschnittlich nur *eines*. Nach der Ei-Bildung tritt der Tod der Sexuales ein, oft *vor der Ei-Ablage*, wobei dann der todtte Stammkörper den Eiern eine schützende Hülle bietet. Bleibt der zur Ei-Bildung ergänzende Theil aus, so wird die Lebenszeit der Individuen ausgedehnter.

Die embryonale Entwicklung in den von den Sexuales gelieferten Eiern erfolgt rasch oder verzögert sich; daraus folgt, dass die Protogetes — wie bereits bemerkt — bei gewissen Specien schon im Herbst, bei andern erst im Frühling erscheinen.

Bei verschiedenen Specien der generationswechselnden Phytophthiren müssen nach Obigem Parallelreihen entstehen, und zwar durch die *theilweise Auswanderung von Mesogetes auf Zwischenwirthe* oder durch *theilweises Liefern von Sexuales durch Mesogetes*. Im ersten Fall werden die Parallelreihen durch Mesogetes fortgesetzt, während im zweiten Falle die direkten Reihen allein durch Mesogetes fortgeführt werden, die abgezweigten Reihen dagegen durch Sexuales sich zum Beginn von neuen Entwicklungsgängen gestalten.

Jeder Entwicklungsgang beginnt mit dem genetischen Ei, welches in der Regel am Ende einer Vegetationsperiode der Wirthspflanzen geliefert wird; da sich aber ein Entwicklungsgang über mehr als *eine* Vegetationsperiode ausdehnen kann, so geschieht die Erhaltung der betreffenden Specien zwischen Vegetationsperioden auch durch Mesogetes. Die Ueberwinterung geschieht demnach entweder :

- 1) durch das genetische Ei als solches,
- 2) durch die aus den genetischen Eiern bereits im Herbst ausgeschlüpften Protogetes,
- 3) durch Mesogetes.

---

\*) Nach Löw und Kessler sollen sich die rüssellosen Sexuales von *Schizoneura lanigera* doch sogar 4 mal häuten. — Löw's Mittheilung in «Verhandlungen d. zool.-bot. Ges.» Wien 1880, p. 620; Kessler, «Die Blutlaus» (1885).



Die hibernirenden Thiere (Protogetes und Mesogetes) verfallen in eine Art Erstarrung. Sie werden oft durch den Aufenthaltsort, oft auch durch «Flaum»-Bekleidung geschützt.

Die generationswechselnden Phytophthiren zerfallen in ovi-parthenogenetisirende und in vivi-parthenogenetisirende Specien. Während letztere die Familie Aphidae bilden, finden sich die ovi-parthenogenetisirenden Specien — nach den Vorlesungen von Prof. Dr. Th. Studer, Bern — hauptsächlich als Familie Chermetidae vereinigt.

### Chermetidæ.

Diese Phytophthiren mit nur oviparen Generationen, welche Dreyfus nach der so schnell allgemein bekannt gewordenen Reben-Phylloxera als Familie «Phylloxerinen» aufgestellt hat,\*) beziehen ihre organische Nahrung gleich den oviparen generationswechselnden Cynipiden aus dem Saft von Holzpflanzen. Die beiden Gattungen Phylloxera und Chermes scheinen sich auf Laub- und Nadelholzgewächse getheilt zu haben: soweit bis jetzt zuverlässig bekannt, kommen die Chermes-Arten ausschliesslich auf Nadelholzgewächsen, die Phylloxera-Specien ausschliesslich auf Laubholzgewächsen vor.\*\*\*) Während die Gattung Chermes schon Linné aufgestellt hat und durch Ratzeburg (1844) die Aufmerksamkeit der Forstentomologen auf ihre Specien gelenkt wurde, trat die Gattung Phylloxera erst vor, als im Jahre 1868 durch Planchon in Montpellier eine Species als tödtlich wirkender Parasit der Weinrebe bekannt wurde. Und doch sind Sexuales, das Schlussglied von Entwicklungsgängen, zuerst noch bei einer Phylloxera — bei der Eichen-Phylloxera im Jahre 1874 durch Balbiani \*\*\*) — nachgewiesen worden, während sie bei Chermes bis 1887 gänzlich unbekannt waren.

Die Protogetes der Chermetiden erscheinen meistens, bei Chermes — soweit bekannt — immer im Herbst («Wintereier» hat z. B. nach Lichtenstein's Darstellung Phylloxera quercus Boyer de Fonsc. †) Die Mesogetes vollziehen gewöhnlich Wanderungen auf Zwischenwirthe, von nadelholzbewohnenden Specien Mesogetes auf Zwischenwirthen

---

\*) Dreyfus, L., «Ueber Phylloxerinen». Wiesbaden-Bergmann, 1889.

\*\*) Entgegengesetzte Angaben sind zweifelhafter Natur. Die «Chermes fagi» (Kaltenbach, Kessler, Altum, Hartig) z. B. hat Dreyfus als Coccide erkannt. — Dreyfus, «Neue Beobachtungen bei den Gattungen Chermes L. und Phylloxera Boyer de Fonsc.» (in: Zoolog. Anzeiger von Carus 1889, t. XII.).

\*\*\*) In: Mémoires présentés à l'Académie des Sciences, Paris 1874.

†) Lichtenstein, J., «Zur Biologie der Gattung Phylloxera» (in: Stettiner Entom. Zeitg. 1875, t. XXXVI.).

auch hiberniren. Die Sexuales sind, soweit bekannt, immer ungeflügelt, bei *Chermes* mit, bei *Phylloxera* ohne Rüssel. — Die Entwicklungsgänge sind bei der *Chermes*-Species, welche an der «Rothtanne» die sogenannten Grüngallen verursacht, und der *Phylloxera*-Species, welche ein Absterben der Weinrebe bewirkt, wohl am besten bekannt.

#### Die „Grüngallen“ verursachende *Chermes*.

Diese Species ist heteröcisch, benutzt die Rothtanne (Fichte, *Picea vulgaris* Linck), an der sie ihre charakteristischen Gallen hervorbringt, als Hauptwirth, *Larix europæa* D.-C. ev. auch eine andere Coniferen-Art \*) als Zwischenwirth.

Aus den genetischen Eiern schlüpfen im Herbst Thiere, die sich an vorgebildeten Fichtenknospen ansaugen und hier überwintern. Im Frühling machen diese Protogetes drei Häutungen durch, wonach sie an Grösse gegenüber dem Winterstadium wohl um das Dreifache zugenommen haben. Nach Ablagerung von je 100 bis 150 parthenogenetischen Eiern sterben sie langsam ab.

Aus den Protogetes-Eiern gehen schlanke, schwefelgelbe Individuen hervor, welche die bereits von den Protogetes begonnenen «Gallen» weiter ausbauen: sie saugen die Basis der Nadeln hohl und setzen sich in den Höhlungen fest. Diese Thiere sind Ratzeburg's *Chermes viridis*, Kaltenbach's *Chermes abietis*. Nach der dritten Häutung haben sie dunkelgrüne Flügelscheiden und verlassen nun — infolge ihrer relativ langsamen Entwicklung erst im Sommer — die aufspringenden Gallen. Auf den nächstliegenden Nadeln machen sie dann noch eine vierte Häutung durch: sie werden zu gelbbraunen Fliegern. Es findet nun, wie Dreyfus zuerst nachgewiesen hat, \*\*) eine theilweise Auswanderung auf Lärche ev. auch andere Coniferen-Art statt. Jeder Flieger legt an seinem Standort (Fichten-Nadel oder Nadel des Zwischenwirthes) circa 40 parthenogenetische Eier ab, die

---

\*) Cholodkowsky - Petersburg gibt als normalen Zwischenwirth für den Norden *Pinus cembra* L. an (in den natürlichen Wäldern kommt die Lärche auch nicht vor); vielfache Experimente ergaben ihm, dass die Emigranten ihre Eier nicht oder höchst selten auf *Larix europæa*, sondern auf *Pinus silvestris* L., *Pinus cembra* L., *Larix sibirica* Ledeb. und *Abies sibirica* Ledeb. ablegen. — Cholodkowsky, N., «Zur Biologie und Systematik der Gattung *Chermes* L.» (in: *Horæ societatis entomologicæ rossicæ*, t. XXIV., 1890).

\*\*) Dreyfus, «Ueber neue Beobachtungen bei den Gt. *Chermes* L. und *Phylloxera* Boyer de Fonsc.» (in: *Tagebl. d. 61. Vers. deutsch. Naturf. und Aerzte in Köln 1888* — Köln, Alb. Ahe. 1889).

er, absterbend, mit seinen Flügeln bedeckt. Nach der Ei-Ablage schrumpft das Abdomen ganz zusammen, wesshalb einige Forscher eine wirkliche Ei-Ablage in Frage stellten.

Aus diesen Flieger-Eiern kommen Jungläuse, welche überwintern, auf der Rothtanne an Knospen angesaugt, auf der Lärche in Rinden-Rissen. Im Frühling häuten sie sich dreimal und legen nach ihrer Ausbildung parthenogenetische Eier.

Aus den circa 15 Eiern, welche eine Laus auf der Lärche liefert, gehen Individuen hervor, die sich nun auf Lärchenknospen ansaugen. Dies sind Koch's *Chermes laricis*, welche das Knicken der Lärchennadeln verursachen. Sie verweilen bis im Sommer auf den Lärchennadeln; nachdem sie dann mit einer vierten Häutung Flügel erhalten haben, wandern sie als schwefelgelbe Flieger auf Rothtannen zurück.

Hier, auf der Rothtanne, haben sich indessen aus den Eiern, welche im Vorjahr die Protogetes geliefert hatten, «Grüngallen» ausbauende und dadurch ein normales Wachsthum des Baumes hemmende Individuen — Ratzeburg's *Chermes viridis*, Kaltenbach's *Chermes abietis* — zu Fliegern herangebildet, von denen die *einen* auswandern.

Während die Flieger, welche sich auf der Rothtanne entwickelt haben, Eier liefern, aus denen wieder hibernirende Läuse hervorgehen, kommen aus den circa 10 schwefelgelben Eiern eines von der Lärche zurückgekehrten Fliegers gametenliefernde Individuen. — Die Sexuales wurden, als die ersten sichern bei der Gattung *Chermes*, im Jahre 1887 durch Blochmann aufgefunden.\*) Sie entwickeln sich, wie die von Fliegern abstammenden *Mesogetes*, unter den Flügeln der Stammthiere. Nach erreichter Ausbildung zerstreuen sie sich und setzen die genetischen Eier an Stellen ab, wo die aus denselben schlüpfenden Protogetes leicht die Knospen finden.

#### **Die ein Absterben der Weinrebe bewirkende Phylloxera.**

Diese Species war — wie angedeutet — bis 1868 unbekannt. Da seit dem Jahre 1863 in Frankreich in immer ausgedehnterem Maasse eine Krankheit der Weinrebe aufgetreten war, die (ohne ihr Wesen näher enträthseln zu können) mit «Pourridie» Stöcke dem Untergang entgegengeführte, kam Professor Planchon aus Montpellier 1868 auf die Idee, die Untersuchung auf die scheinbar noch gesunden

---

\*) Blochmann, «Ueber die Geschlechtsgeneration von *Chermes abietis* L.» (in: Biol. Centralblatt 1887, t. VII.).



Stöcke der «Herde» auszudehnen — er fand, dass die Krankheit durch eine Phytophthire verursacht werde. Diese *Phylloxera vastatrix* Planchon wurde nun auch in Amerika nachgewiesen.

Aus dem genetischen Ei, welches am Stamm eines Rebenstocks liegt, kommt das den Entwicklungsgang eröffnende Individuum noch im Herbst hervor, geht unter die Erde und verharret hier ohne weitere Entwicklung bis zum Frühling, wie es zuerst durch Donnadiou\*) festgestellt wurde. Im Frühling sind die Protogetes nach drei Häutungen ausgebildet und werden ovipar.

Die Mesogetes, welche sich während einer Vegetationsperiode der Weinrebe in mehreren Generationen folgen, verursachen als «Rebläuse» an den vorzugsweise feinsten Wurzelfasern Hypertrophien, die sogenannten Nodositäten («Renflements»). In der Ei-Ablage machen sie nach Carrière\*\*) Pausen, während denen sie sich bewegen, so dass ihre je 30—40 Eier (gegen Herbst zu nimmt die Zahl ab) nicht auf einem Häufchen beisammen gefunden werden. In ihrem Wachstum zeigen die Rebläuse drei Häutungen; Carrière\*\*) spricht deshalb von vier «Alterszuständen». Während die Thiere gleich nach einer Häutung schwefelgelb und glatt aussehen, wird die Färbung allmählig dunkler, und es treten an der Dorsalseite Warzen hervor. Die Dauer zwischen den einzelnen Häutungen schätzt Carrière\*\*) je nach der Temperatur, auf 3 bis 5 Tage: die vollkommene Entwicklung eines Individuums sei vom Verlassen der Eihaut an nach 12 bis 20 Tagen erreicht.

In der letzten Generation während der Vegetation oder einer Vegetationsperiode der Weinrebe treten neben Läusen auch Flieger auf, welch' letztere eine Häutung mehr haben. Diese vierte Häutung wird über dem Boden vollzogen. Es treten dabei kurz- und langgeflügelte Exemplare auf;\*\*\*) erstere dienen zur Erweiterung des

---

\*) Donnadiou's Mittheilung in: Comptes rendus de l'Académie de Paris 1887 t. CIV, Nr. 12.

\*\*) Carrière-Strassburg, «Die Reblaus (*Phylloxera vastatrix* Pl.)» (in: Biol. Centralbl. 1888, t. VII, Nr. 24).

\*\*\*) Zweierlei «Nymphen» (anwachsende Thiere mit Flügelscheiden, die dann durch eine letzte Häutung zu Fliegern werden) haben bereits verschiedene Forscher — wie 1889 Dreyfus, 1890 Bolle — nachgewiesen. Bolle gibt nun an, dass aus den die Mehrzahl bildenden grösseren Nymphen auch grössere Flieger hervorgehen, die nur grössere, zu ♀♀ führende Eier liefern, während dann die aus den kleineren Nymphen hervorgehenden Flieger (auch schon die Ansicht von Delamotte) zu den ♂♂ führen. Androphora und Gynæcophora hat Lichtenstein für *Phylloxera quercus* Boyer de Fonsc. schon (l. c. 1875) angegeben.

Stammherdes, letztere zur Anlegung neuer Herde. Die langgeflügelten Individuen verbreiten sich nach der herrschenden Windrichtung.

Die Flieger lassen sich auf Rebstöcke nieder und legen — nach Carrière\*) — zwischen den Flaum in den Winkeln der Blätter ungleich grosse Eier ab, in der Regel 1—2 kleinere und 1 grosses.

Aus den Eiern, welche die Flieger liefern, kommen die Sexuales, aus den kleineren regelmässig ♂♂ aus den circa  $\frac{1}{4}$  mal grösseren die ♀♀. Sie sind flügel- und rüssellos. Jedes ♀ legt *ein* genetisches Ei am Stamm der Weinrebe ab.

Da das genetische Ei kein «Winterei» ist, und da an Wurzeln noch Mesogetes bleiben, so bestätigt sich die von Kessler bereits im Jahre 1885 aufgestellte Ansicht, dass *Phylloxera vastatrix* (Planchon) Donnadieu nur in Thierform überwintert.\*\*)

Ungefähr zehn Jahre nach dem ersten Auftreten der Rebenwurzel-Phylloxera in Frankreich wurden zu Pregny im Kanton Genf die ersten schweizerischen Reblausherde entdeckt (1874). Zur Verhütung einer allgemeinen Verbreitung wurde vom h. Bundesrath eine Phylloxera-Commission eingesetzt, durch welche zur Belehrung über Wesen, Lebensweise etc. der Reben-Phylloxera Schriften herausgegeben wurden\*\*\*). Es wurden vom Bund zur Bekämpfung der Reblaus sodann mit andern Staaten internationale Uebereinkünfte abgeschlossen und für die Schweiz zweckmässige Gesetze erlassen. Die verabreichten Subventionen von Seite des Bundes an die von der Reblaus heimgesuchten Kantone Genf, Neuenburg, Zürich und Waadt zur Bekämpfung des Schädlings betrugen in den Jahren 1880—1888 allein 339,545 Fr. und 52 Rappen.

### Aphidæ.

Die «vivi-oviparen» (d. h. vivi-parthenogenetisirenden generationswechselnden) Phytophthiren bewohnen nicht bloss Holzpflanzen wie die Chermetiden, sondern in einzelnen Specien auch krautartige Gewächse. Sie haben durch ihre Viviparität früh die Aufmerksamkeit

\*) Carrière-Strassburg, «Die Reblaus (*Phylloxera vastatrix* Pl.)» in: Biol. Centralbl. 1888, t. VII, Nr. 24).

\*\*) Kessler, «Die Blutlaus» (Anhang), 1885, und «Weitere Beobachtungen und Untersuchungen über die Reblaus», 1888.

\*\*\*) Fatio, Dr. V., «Le Phylloxera et les moyens de le combattre; résumé des conférences fédérales données à Lausanne les 25 et 26 février 1880» (Lausanne-Fischer, 1880).

Schoch, Moritz, Mühlberg, Krämer, «Die Phylloxera (Reblaus), ihr Wesen, ihre Erkennung und Bekämpfung» (4 Vorträge, gehalten an der vom schweiz. Handels- und Landw.-Depart. abgeordneten Conferenz von Phylloxera-Experten am 9. und 10. April 1880 in Zürich) (Aarau, Christen, 1880).

der Forscher auf sich gezogen. Das «Lucinam sine concubitu» hat schon im Jahre 1695 Leeuwenhoek ausgesprochen; der Genfer Charles Bonnet erwies es durch minutiöse Beobachtungen an der Spindelbaum-Blattlaus im Jahre 1740 als Faktum.\*) Bonnet fand sodann bei der dicken Eichen-Blattlaus (*Dryobius roboris* L.) auch Sexuales, von denen die ♀♀ Eier legten, und Lyonet beobachtete das Herausschlüpfen junger Blattläuse aus Eiern im Frühling 1743.

Die Protogetes der Aphiden erscheinen — wie schon aus der Lyonet'schen Beobachtung hervorgeht — bei den meisten Specien im Frühling.\*\*\*) Die Mesogetes sind bei vielen Specien — was auch schon früh beobachtet wurde — während des Sommers am Wirth verschwunden; nach Autoren (Lichtenstein, Kessler) machen diese Specien auf Zwischenwirthten die Sommerentwicklungsphase durch (Zwischenwirthte sind aber unbekannt oder nicht genügend nachgewiesen).\*\*\*) Die Auswanderung wird bei Hypertrophien oder Deformationen verursachenden Specien (*Tetraneura*, einigen *Schizoneura* und *Pemphigus*) von den Mesogetes I unternommen, während bei den andern Specien (*Aphis*, *Lachnus*, einigen *Schizoneura* und *Pemphigus*) unter den Mesogetes I zwar auch schon Flieger auftreten, aber erst die Mesogetes II die Emigranten sind.†) Nicht-wandernde Specien können durch Mesogetes einen sogenannten «Sommerschlaf» auf dem Wirth halten (was Kessler für *Chaetophorus aceris* Koch und *Chaetophorus testudinatus* Thornton bekannt machte) oder auch den Sommer über auf dem Wirth parthenogenetisirende Generationen aufweisen (wie *Chaetophorus lyropictus* Kessler). Die Sexuales sollten gegen Ende der Vegetationsperiode der Wirthte auftreten; dagegen bestehen An-

\*) Bonnet, Ch., «Traité d'Insectologie», t. I. (Paris, 1745).

\*\*) Bereits im Herbst erscheinen die Protogetes bei *Schizoneura lanigera* Hausm. — Dass aber Protogetes erst im Sommer aus Eiern kommen sollen, wie solches von gewissen Specien angenommen wurde, bestreitet Kessler. Kessler, «Beitrag zur Entwicklungs- und Lebensweise der Aphiden» (in: *Nova acta* 1884, t. XLVII.).

\*\*\*) Lichtenstein gibt z. B. als Zwischenwirth für *Tetraneura ulmi* Geoff. *Zea Mays* L. und *Cynodon dactylon* Pers., für *Tetraneura rubra* Licht. *Panicum sanguinale* L. an. — Lichtenstein, J., «Nouvelles découvertes aphidologiques» (in: *Compt. rend.* 1883).

Horvath suchte zu widerlegen, dass *Tetraneura* an Gramineen-Wurzeln gehe.

†) Kessler gibt hiefür folgende Erklärung: der *Mangel* eines Schutzes bedinge, dass erst die Mesogetes II auswandern. — Kessler, «Beiträge zur Entwicklungs- und Lebensweise der Aphiden» (in: *Nova acta* 1884).

gaben, nach welchen Verzögerungen eintreten können.\*) Die Sexuales verschiedener Specien sind rüssellos, während sie bei andern mit einem Rüssel versehen sind; die ♀♀ sind stets ungeflügelt, die ♂♂ haben bei vielen Specien vier Flügel. Geflügelte ♂♂ und ungeflügelte ♀♀ für Aphiden hat bereits Leonh. Frisch († 1743 in Berlin) angegeben. Sexuales verschiedener Specien beschrieb sodann de Geer (1752). Von einigen häufig vorkommenden Specien wurden sie aber doch erst in neuester Zeit sicher constatirt (so von Lichtenstein 1883 diejenigen der *Aphis evonymi* Scop. und *padi* L.).\*\*)

Wie sich nun *Phylloxera quercus* Boyer de Fonsc. in ihrer Lebensweise nach der Lichtenstein'schen Darstellung mehr an diese Aphiden anschliesst (Winterei, Sommerentwicklungsphase auf Thaleichen, etc.), so treten hinwiederum bei der berüchtigsten vivi-parthenogenetisirenden *Phytophthire*, der *Schizoneura lanigera* Hausm., chermidenähnliche Verhältnisse auf.

#### ***Schizoneura lanigera* Hausm.**

Aus den genetischen Eiern, Keller's «Herbsteiern»,\*\*\*) entschlüpfen noch im Herbst die Thiere, was zuerst von Kessler †) constatirt worden ist. Die Ueberwinterungsstellen dieser Protogetes am Wirthe der *Schizoneura lanigera*, in der Regel einem Apfelbaum, bietet nach Keller hauptsächlich das Stammende in der Nähe des Wurzelhalses; Kessler hatte bei seinen Zimmerzuchten auf die durch frühere Läuse verursachten Wundstellen als Ueberwinterungsorte geschlossen.

Die Mesogetes folgen sich als «Blutläuse» den Sommer hindurch in mehreren (bis 9, 10) Generationen. Die Hauptverbreitung geschieht nach Keller mit der dritten Generation, wo die meisten Läuse nach oben wandern, um an den jungen Zweigen (ev. auch unverwachsenen Veredlungsstellen, Schnittwunden etc.) Kolonien zu gründen. Durch solche Kolonien werden dann Hypertrophien, sogenannte «Krebswunden», verursacht. Die «Blutlaus» erreicht nach den Angaben von Kessler

---

\*) Derbès gibt Sexuales von *Pemphigus terebinthi* Pass. als «im Frühling auftretend» an.

\*\*) Lichtenstein, J., «Quelques mots sur les pucerons» (in: Bull. soc. ent. Fr. 1883, p. 210).

\*\*\*) Keller, Dr. Conr., «Die Blutlaus und die Mittel zu ihrer Vertilgung» (Zürich, Orell Füssli & Cie, 1885).

†) Kessler, Dr. H. F., «Die Entwicklungs- und Lebensgeschichte der Blutlaus, *Schizoneura lanigera* Hausm.» (Cassel — Ferd. Kessler, 1885).

und Keller mit einer vierten Häutung ihre Ausbildung; sie hat den Namen davon, dass beim Zerdrücken ihre Embryone einen «blutartigen» Flecken geben. Im Herbst treten Flieger auf, welche dann die Sexuales liefern; die ungeflügelten Mesogetes aber bleiben am Standort, wo sie den Winter überleben können.

Sexuales wurden zuerst durch Göthe in Geisenheim beobachtet. \*) Sie besitzen verkümmerte Gnathopoden und machen nach Fr. Löw und Kessler \*\*) vier Häutungen durch. Die ♂♂ haben eine grünliche und die ♀♀ eine gelbliche Farbe. Letztere sind grösser und liefern je ein Ei. Die genetischen Eier werden an den Ueberwinterungsstellen der Protogetes abgesetzt, mit diesen «Herbsteiern» beginnen wieder neue Entwicklungsgänge. \*\*\*)

Ob die «wolltragende Rindenlaus des Apfelbaums» schon früher in der Schweiz heimisch war, ist nicht mit Bestimmtheit nachgewiesen, der Nachweis ihres Vorkommens fällt erst in den Anfang der 1880er Jahre, und es wird vermuthet, dass sie durch Ankauf von jungen Obstbäumen im Ausland importirt worden sei. Für diese Annahme spricht die Thatsache, dass Schizoneura lanigera Hausm. schon in den 1870er Jahren in ausländischen Baumschulen (wie Lukas'sche Baumschule in Reutlingen) verheerend auftrat und aus denselben dennoch fortwährend Bäume in die Schweiz geliefert wurden. Im vorigen Dezzennium wurde also die schweizerische landwirthschaftliche Bevölkerung neben der «Reblaus» noch auf diesen Schädling aufmerksam gemacht. Die h. Bundesbehörde hat auch für die Bekämpfung der «Blutlaus» eine belehrende Schrift herausgeben lassen, †) ein Reglement aufgestellt (Reglement vom 20. Februar 1885), den Import von Pflanzen aus den von Schizoneura heimgesuchten ausländischen Gegenden verboten und Subventionen für die Vertilgung verabreicht. Bald wurden eine Menge «Universalvertilgungsmittel» mit allen erdenklichen Namen in der

---

\*) Göthe, R., «Die Schizoneura (Aphis) lanigera Hausm.» (Berlin, 1883).

\*\*) Vide Bemerkung bei Einleitung zu Phytosphiren.

\*\*\*) Die von Blanc gemachte Angabe, dass die Blutläuse beim Beginn des Winters mit Hülfe ihrer langen Rüssel am Stamm und an den Aesten Rinden-  
auswüchse zu 2—5 mm. Länge hervorrufen, deren verjüngtes Ende die todte Laus birgt, während der Auswuchs ganz von Embryonen zu 20—40 Stück bedeckt ist, wurde von ihm selbst als Verwechslung mit einer Coccide berichtigt. — Blanc, H., «Ce que devient le puceron des pommiers pendant l'hiver» und «Notice sur une Cochenille parasite des pommiers, le Mytilaspis pomorum Bouché» (in: Bull. Soc. Vaudoise Scienc. Nat. 1886 und 1887).

†) Mühlberg und Kraft, «Die Blutlaus» (Aarau-Christen. 1885).



Oeffentlichkeit angepriesen. Ob all' diese Mittel geholfen haben, ist nicht festgestellt; aber so viel ist sicher, dass *Schizoneura lanigera* Hausm. bald keine grosse Beobachtung mehr erfuhr und der Bund seine Subventionen sistirt hat.

Die *generationswechselnden Phytophthiren* zeigen, um zu recapituliren, die auf nachfolgender Seite zusammengestellten verschiedenen Verhältnisse, für welche Verhältnisse eine Auswahl von Beispielen getroffen ist.

Bei den Cynipiden wurde der Wechsel von parthenogenetisirenden und genetisirenden Generationen als Cönogenie hingestellt, die Entstehung von parthenogenetisirenden Generationen durch Vollziehung einer Apogamie erklärt: zu diesen Schlüssen führen auch theoretische Deduktionen bei den Phytophthiren.

Nicht-generationswechselnde Phytophthiren — sie setzen in der Hauptsache die Familie Coccidæ zusammen — zeigen unter den Individuen das Verhältniss: kleinere, geflügelte ♂♂ — grössere, ungeflügelte, mit langem Rüssel versehene ♀♀. Dieses Verhältniss erklärt sich dadurch, dass ein ♂ zur Ergänzung mehrerer Individuen vorgesehen ist, ein ♀ dagegen Nahrungsvorsorge für die Nachkommenschaft zu treffen hat. Reservestoffe werden beim ♂ zur vollkommeneren Ausbildung (Verwandlung in «puppenähnlichem Stadium»), beim ♀ zur «Eier»-Bildung (d. h. Lieferung von Nahrungsmaterial für die embryonale Entwicklung der Nachkommen) gebraucht. Nach der Ausbildung häuft das ♀ seine Reservestoffe noch an, bedarf daher noch weiterer organischer Nahrung; das ♂ ersetzt nur die infolge Lebensfunktionen verloren gehende Materie. \*)

Die generationswechselnden Phytophthiren, mit (und zwar in der Regel mehr als *einer* Generation \*\*) Mesogetes auftretend, zeigen nun unter den parthenogenetisirenden Individuen ungeflügelte, mit langem «Rüssel» (Rüsselborsten) versehene und geflügelte, mit kürzeren Rüsselborsten versehene Thiere. Die ungeflügelten Thiere, «Läuse», haben das Wachsthum zur vollen Individualität (die Ausbildung) in

(Fortsetzung auf Seite 42.)

---

\*) Geeddes und Thomson haben für das Thierreich als Prinzip aufgestellt: die ♀♀ sind mehr anabolisch, die ♂♂ mehr katabolisch (d. h. das Plasma der ♀♀ neigt sich mehr zu constructiven, das der ♂♂ mehr zu destructiven Prozessen hin, was sich in Passivität der ♀♀, in Aktivität der ♂♂ begründet — l. c. 1889.

\*\*) Nur *eine* Mesogetes-Generation besitzt nach Lichtenstein *Pemphigus filaginis*.



#### A. Geschlossene Entwickl.-Gänge

## I. Ohne Zwischenwirthe

## 1. Ohne «Sommerschlaf»

a. Mit sexuparen Fliegern:

Pemphig. spiroth. Pass.\*) || Wi. ● - Laus - oo|o ————— Laus ————— oo | o ————— Flieger —————

b. Mit mesoparen Fliegern:

Chætoph.lyrop. Kessl.\*\*)

Wi. ● - Laus - 00	0-Flieger-00	0-Laust-00	0-Laust-00	0 - mehrere Generat. -	0-Laust
	0-Laust-00				

## 2. Mit «Sommerschlaf» :

Chaetoph. aceris et testud.\*\*) || Wi. ● - Laus - ○○ | ○-Flieger-○○ | ○-Laus-○○ | ○ ————— Laus mit „Sommerschlaaf“ ————— ○

## II. Mit Zwischenwirthen

***a.* Ohne nicht-emigr. Flieger:**

*Tetraneura ulmi* L.\*\*\*) || Wi. ● - Laus - 00|0 — Flieger — unbek. Sommerentwicklungsphase — Flieger

**β. Mit nicht-emigr. Fliegern :**

Aphis padi L. et evon. Fbr. †) | Wi. ● - Laus - ○○ | ○-Flieger-○○ | ○ - Flieger -- unbek. Entwicklungsphase — Flieger.  
Schizoneura corni Fbr. ††) | | ○-Laus—○○ |

### B. Offene Entwicklungsgänge

### I. Ohne Zwischenwirthe:

*Schizoneura lanigera* Hausm. || ● - Laus — oo | o - Laus - oo | o - Laus - oo | o - mehrere Generationen - oo | o — L  
Phyllox. vast. (Planch.) Donn.

## II. Mit Zwischenwirthen:

*Chermes abietis-laricis*

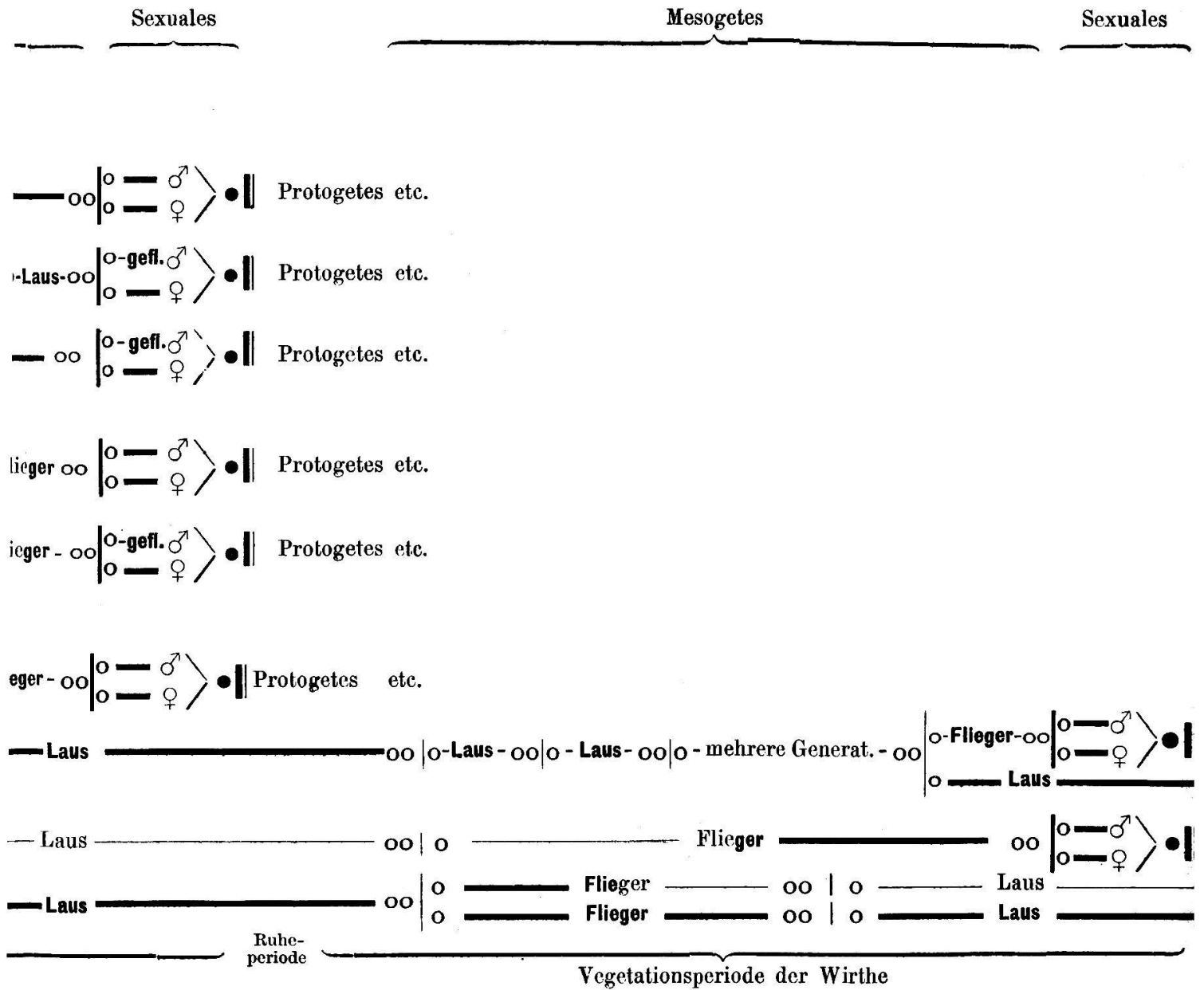
|| ● - Laus — OO

Herbst Winter

o — Flieger — o | OO — L

Vegetationsperiode der Wirthe

\*) Kessler, Dr. H. F. «Die auf *Populus nigra* L. und *dilatata* Art. vorkommenden Aphidenarten» (in XX geschichte von *Chaetophorus aceris* Koch, *Ch. testudinatus* Thornton und *Ch. lyropictus* Kessler, 3 gesonderte Art Dr. H. F., «Neue Beobachtungen und Entdeckungen der auf *Ulmus campestris* vorkommenden Aphidenarten «Beitrag zur Entwicklungs- und Lebensweise der Aphiden» (in: Nova acta der ksl. leop-carol. deutschen Akaden zu Cassel, p. 90. — Wi.● = Winter-Ei.



a XXVIII. Ber. d. Vers. f. Naturk. Cassel, 1881).      \*\*) Kessler, Dr. H. F., «Die Entwicklungs- und Lebens-  
 e Arten (bisher nur als 1 Art, *Aphis aceris* L., bekannt)» (in: Nova acta 1886, t. L. I, Nr. 2).      \*\*\*) Kessler,  
 arten» (in: Progr. d. Bürgerschule Cassel 1880) [ergänzt die Schrift von 1878].      †) Kessler, Dr. H. F.,  
 ademie der Naturforscher, XL VII, Nr. 3 [Halle 1884]].      ††) Kessler in: XXIX. und XXX. Ber. für Naturk.

kürzerer Zeit erreicht, setzen dann aber das Wachsthum zu neuen Individuen (das Parthenogenetisiren) in der Regel längere Zeit, mit dem Alter abnehmend, fort, sodass sie noch mit nachkommenden Generationen leben können\*). Bei den geflügelten Thieren, «Fliegern», führt das Wachsthum dann ausser zu selbständig werdenden Theilstücken noch zu der vollkommeneren Ausbildung der eigenen Individualität. In den «Läusen» treten ♀♀-ähnliche, in den «Fliegern» ♂♂-ähnliche parthenogenetisirende Individuen auf. Es drängt sich die Annahme auf, dass nicht nur ♀♀, sondern auch ♂♂ apogam und parthenogenetisirend geworden sind, in beiden Fällen das «Genitalorgan» sich dem Parthenogenetisiren angepasst hätte; denn bei parthenogenetisirenden Individuen ist auch das Receptaculum seminis, ein Charakteristikum für wahre Phytophthiren = ♀♀, durchwegs unbekannt. Das sogenannte «Genitalorgan» weist auf leichte Plasticität bei Phytophthiren hin. Es konnte daher auch möglich werden, dass apogam gewordene ♀♀ neben der Bildung von selbständig werdenden Wuchstheilen ebenfalls noch die vollkommenere Ausbildung erlangen: bei *Chermes abietis-laricis* bestehen in den «Gallengenerationen» zweierlei Flieger; die Einen sind Emigranten, die Mehrzahl Nicht-Emigranten, und diese Nicht-Emigranten deuten durch geringere Activität (Nicht-Wanderung auf Lärchen) auf apogame, vervollkommnete ♀♀.\*\*\*) Umgekehrt könnten apogam gewordene ♂♂ nicht mehr die vollkommenere Ausbildung erreichen, sondern die Baustoffe für die indirekte, zu neuen Individuen führende Theilung gebrauchen: Dreyfus gibt von *phylloxera rutila* (Varietät? der *Ph. coccinea*) sexupare «Läuse» an, bei denen sich das Corsaletto Targioni-Tozzetti's, das zum Halt von Vorderflügeln auftritt, vorfindet.\*\*\*)) — Die Plasticität tritt dann auch bei den Sexuales hervor, wo die ♂♂ oft auf derselben Ausbildung wie die ♀♀ stehen bleiben, oder die ♂♂ und ♀♀ sogar ganz pri-

---

\*) Nach Kessler leben z. B. Läuse von *Aphis rosæ* L. sogar noch mit vierter Generation. Kessler, Dr. H. F., «Notizen zur Lebensgeschichte der Rosenblattlaus» (in: Festschr. Vers. f. Naturk. zu Kassel 1886).

\*\*) Die Emigranten (die kleineren, activeren Flieger) der «Gallengenerationen» von *Chermes abietis-laricis* hingegen wurden schon von verschiedenen Autoren (Ratzeburg, Curtis, Westwood, Buckton, Glaser) als ♂♂ angegeben. Ratzeburg berichtet seine im III. Theil der «Forstinsekten» (1844) auf p. 201 gemachte Angabe in der 5. Auflage der «Waldverderber» (1860) dahin, dass diese «kleineren geflügelten ♂♂» doch eierlegend sind. — Ferner Gardener's Chronicle, t. IV. p. 831 und t. XII p. 580; Entom. Nachrichten 1885.

\*\*\*)) Dreyfus, L., «Ueber neue Beobachtungen bei den Gattungen *Chermes* L. und *Phylloxera* Boyer de Fonsc».

mitive Individuen sind. Wie aus der Heteron-ovie jener primitiven gametenliefernden Individuen hervorgeht, brauchen die ♂♂ weniger Nahrungsstoffe, als die ♀♀; aber es ist auch einleuchtend, dass gametenliefernde Individuen weniger Nahrung bedürfen, als parthenogenetisirende. Wenn in einer parthenogenetisirenden Generation «♂♂-ähnliche» und «♀♀-ähnliche» Individuen auftreten, ist die Möglichkeit gegeben, dass die ♂♂-ähnlichen Individuen sexupar, die ♀♀-ähnlichen mesopar sind (dieses Verhältniss gibt Cholodkowsky für *Chermes coccineus* Ratz an\*), oder dass die ♂♂-ähnlichen Individuen ♂♂, die ♀♀-ähnlichen, wenn auch zu Fliegern vervollkommenet, ♀♀ liefern (dieses Verhältniss soll nach Lichtenstein und A.\*\*\*) bei Specien mit primitiven Sexuales bestehen).

Für primitive Sexuales sind die sogenannten «Genitalorgane» der Stammthiere alleinige Nährsubstrate, während allen andern Individuen der Phytophthiren noch Pflanzenstellen als Nährsubstrate dienen müssen. Wo in einer Generation ♂♂-ähnliche Individuen resp. ♂♂ und ♀♀-ähnliche Individuen resp. ♀♀ auftreten, sind gewöhnlich beiderlei Individuen von denselben Nährsubstraten hervorgegangen.\*\*\*) Wenn die ♂♂-ähnlichen Individuen in der Regel auch mehr Nahrungsmaterial zu ihrer Ausbildung und zur Erhaltung ihres intensiveren Lebens verlangen, so bilden sie relativ weniger parthenogenetische Eier, als die ♀♀-ähnlichen Individuen: die ♀♀-ähnlichen Individuen beziehen dann in der That mehr Nahrungsmaterial, als die ♂♂-ähnlichen; das zwischen ♀♀ und ♂♂ auftretende Verhältniss setzt sich nach vollzogener Apogamie fort. Wie nun vom gleichen Nährsubstrate zweierlei, derselben Generation angehörende Individuen hervorgehen, muss angenommen werden, dass entweder das Nähr-

\*) Cholodkowsky, welcher *Chermes coccineus* Ratz. in zwei Specien auflöst gibt für diese beiden Specien (*Ch. strobilobius* Kltb. und *Ch. coccineus* Ratz. partim) an, dass die zweite auf dem Zwischenwirth entstandene Generation Flieger (Remigranten) und Läuse umfasst. — Cholodkowsky, N., «Zur Biologie und Systematik der Gattung *Chermes* L.» (in: *Horæ etc.*).

\*\*) Vide Bolle'sche Angabe für *Phylloxera vastatrix* Planch. Dieser Bolle'schen Angabe steht aber die Ansicht gegenüber, dass die activeren (langgeflügelten, ♂♂-ähnlichen) Flieger neue «Herde» anlegen und somit nicht nur ♂♂, sondern auch ♀♀ liefern müssten, wie denn auch die bloss den Stammherd vergrößernden Flieger nicht nur ♀♀ liefern könnten.

\*\*\*) Wie für *Phylloxera vastatrix* Planchon, liegen auch für vivi-parthenogenetisirende Specien mit primitiven Sexuales Angaben vor, dass der gleiche Flieger ♂♂ und ♀♀ liefert (so von Göthe für *Schizoneura lanigera*, von Kessler für *Pemphigus spirothecæ*).

substrat sich verändert (d. h. die Ersetzung der entzogenen Stoffe nicht oder ungenügend stattfindet) und die Letzten der Generation sich zu ♂♂-ähnlichen Individuen resp. ♂♂ ausbilden müssen, oder das Nährsubstrat nicht gleichmässig leistungsfähig ist und die ♂♂-ähnlichen Individuen resp. ♂♂ an ungünstigeren Theilen verproviantirt werden. Würde eine Generation bei gleichmässig leistungsfähigen und im Leistungszustande nicht veränderlichen Nährsubstraten aus zweierlei Individuen bestehen, so müssten die ♂♂-ähnlichen Individuen resp. ♂♂ und die ♀♀-ähnlichen Individuen resp. ♀♀ von verschiedenen Nährsubstraten entspringen; \*) die Nährsubstrate dieser Generation könnten entweder ungleich viele Individuen versorgen oder ungleich reichhaltig sein. Ungleich reichhaltige Nährsubstrate für primitive Sexuales wären dann anzunehmen, wenn die Stammthiere theils ♂♂-ähnlich, theils ♀♀-ähnlich sind; da nach Angaben von Lichtenstein und A. primitive ♂♂ und primitive ♀♀ zwar von verschiedenen, aber auf gleich hoher Ausbildung stehenden Individuen — gewöhnlich «Fliegern» — stammen, sollte jedoch erwartet werden, dass durch vollkommener Ausbildung der ♀♀-ähnlichen Individuen zu Fliegern (ev. durch unvollkommen bleibende Ausbildung der ♂♂-ähnlichen Individuen) die Leistungsfähigkeit der sogenannten «Genitalorgane» bei beiden Sexuparen gleich stände. Dem Einwand, dass die ♂♂-ähnlichen Individuen infolge grösserer Activität (intensiveren Lebensfunktionen) der Selbsterhaltung mehr Stoffe als die ♀♀-ähnlichen zuwenden müssten, ist entgegenzuhalten, dass die ♂♂ gegenüber den auf gleicher Ausbildung stehenden ♀♀ im Allgemeinen ihre Lebenszeit schneller beendet haben und dies auch ♂♂-ähnliche Individuen gegenüber ♀♀-ähnlichen zeigen könnten. *Chermes strobilobius* Kltb. hat Gallen, die sich zu sehr ungleicher Zeit öffnen, so dass Keller und Franz Löw zwei «Gallengenerationen» annahmen \*\*), Dreyfus die Thiere der späteren Gallen auch schon zu einer besonderen Species — *Chermes tardus* — stellte \*\*\*); Blochmann gibt an, dass aus späteren

\*) Es gäbe demnach gleichzeitig Kolonien aus ♂♂-ähnlichen und Kolonien aus ♀♀-ähnlichen Individuen, ähnlich wie bei gewissen Cynipiden Gallen mit ♂♂ und Gallen mit ♀♀ auftreten.

\*\*) Kessler, Dr. Conr., «Observations sur les limites que la nature impose à la multiplication du Kermès cocciné» (in: Recueil zoologique suisse 1884, p. 306 ff.); Löw, Dr. Fr., «Bemerkungen über die Fichtengallenläuse» (in: Verhdlg. d. ks.-kgl. zoolog.-botan. Gesellschaft in Wien, Jhr. 1884, Wien 1885, p. 481.)

\*\*\*) Dreyfus, L., «Ueber neue Beobachtungen bei den Gattungen *Chermes* und *Phylloxera*» (Vortrag Köln 1888).

Gallen Nicht-Emigranten hervorgehen,\*) diese Flieger somit als vervollkommnete ♀♀-ähnliche Individuen anzusehen wären. Nach Cholodkowsky kommen aus den Eiern der Gallen-Flieger seiner *Chermes coccineus* Läuse, von denen die Einen noch im Herbst ausgebildet sind, die Andern aber erst im Frühling ihre volle Ausbildung erlangen,\*\*) so dass hier die Hibernation zum Theil — als eine Ausnahme bei Phytophthiren — durch parthenogenetische Eier geschieht, diejenigen Läuse, welche die parthenogenetischen Wintereier liefern, als unvollkommen bleibende ♂♂-ähnliche Individuen zu betrachten wären.

Bei ursprünglich nur sexuellen Generationen hatten die ♀♀ eine grössere Prädisposition zum Parthenogenetisiren; entstanden dann aus der Wuchsform der ♀♀ neue Individuen, hatten diese hingegen eine grössere Prädisposition zur ♂ Ausbildung: die ersten parthenogenetischen Individuen bei Phytophthiren waren offenbar ♂♂.\*\*\*) Da die Protogetes nur als ♀♀-ähnliche Individuen bekannt sind, hat die Entstehung der ♂♂ aus der Wuchsform eine gesetzmässige werden müssen. Diesen parthenogenetischen ♂♂ haben sich sodann die ergänzenden Individuen durch Parthenogenesis zugesellen, aus der parthenogenetischen sexuellen Generation — Sexuales — die ♂♂ wieder hinausgeschoben (vide Schluss bei Cynipiden) oder nun die ♂♂ gleich den ♀♀ auch parthenogenetisirend werden können; die ursprünglichen parthenogenetischen ♂♂ konnten aber auch direkt apogam und parthenogenetisirend werden. Wie die ersten Mesogetes, haben sich ebenfalls folgende parthenogenetisirende Generationen auf eine jener drei Arten herausgebildet. Die Herausbildung hängt direkt mit den Nahrungs-Verhältnissen, indirekt mit den klimatischen Verhältnissen (Temperatur, Feuchtigkeit etc.), weil durch diese die Nahrungs-Verhältnisse beeinflusst werden, zusammen: unter günstigen Bedingungen entstehen Mesogetes aus ♂♂-ähnlichen, unter günstigeren Mesogetes aus ♂♂- und ♀♀-ähnlichen, unter günstigsten Mesogetes aus nur ♀♀-ähn-

\*) Blochmann, F., «Ueber den Entwicklungskreis von *Chermes abietis* L.» (in: Verhandlg. d. naturhist.- mediz. Ver. zu Heidelberg [N. F.], t. IV., p. 249 ff.).

\*\*) Cholodkowsky, N., «Zur Biologie und Systematik der Gattung *Chermes* L.» (in: Horæ . . . . 1890).

\*\*\*) Moniez will das ♂ der Coccide *Lecanium hesperidum* im ♀ Organ gefunden haben (vide: Comptes rend. hebdomadaires des Séances de l'Académie des sciences 1887, t. CIV); es würde somit ein arrenotokisches Verhältniss (und zwar: Entstehung *primitiver* ♂♂ aus der Wuchsform) noch bei Phytophthiren bestehen.



lichen Individuen. Die Bedingungen können sich während dem Wachsthum einer Generation auch verändern: günstiger werden sie im Verlaufe der ersten Hälfte einer Vegetationsperiode der Wirthe werden, weniger günstig im Verlaufe der zweiten Hälfte, für gewisse Specien — was wesentlich von der Lage der Nährsubstrate an den Wirthen abhängt — auch mitten in einer Vegetationsperiode. Kommen Mesogetes während dem Wachsthum noch in günstigere Verhältnisse, so können ♀♀-ähnliche Individuen die vollkommenere Ausbildung erlangen, ♂♂-ähnliche Individuen eine den ♀♀-ähnlichen annähernd gleich stehende Anzahl Wuchstheile bilden; dies tritt z. B. bei *Chermes abietis-laricis* in der «Gallengeneration» auf. Wenn Mesogetes während dem Wachsthum in weniger günstige Verhältnisse gelangen, können Jungläuse mittelst angesammelten Reservestoffen einen sogenannten «Schlaf» (Winter- oder Sommer-Schlaf) antreten, bis zur Bildung von selbstständig werdenden Wuchstheilen vorgerückte Individuen wenige, oft nur ein paar (2, 3) solcher Wuchstheile bilden, wo jedoch nur ein paar, diese so mit Reservestoffen versehen, dass sich aus ihnen noch primitive Sexuales entwickeln — ♀♀-ähnlich, vorerst aber auch mittelst Reservestoffen die vollkommenere Ausbildung, ♂♂-ähnlich, auch wieder gar nicht die vollkommenere Ausbildung erreichen. Zweierlei sexupare Flieger, infolge Versetzung von Mesogetes in weniger günstige Verhältnisse entstehend, hat z. B. *Phylloxera vastatrix* (Planch.) Donn.; die Versetzung in weniger günstige Verhältnisse geschieht nach Carrière durch Mangel an Feuchtigkeit, indem die «Radicellen» (Nodositäten) austrocknen,\*) was Keller durch den experimentellen Versuch nachgewiesen habe.\*\*\*) Wenn die sexuparen

\*) «Die Anschwellungen der Radicellen, welche den Rebläusen ihre Hauptnahrung bieten, gehen — und zwar wie mit einem Schlage — in der zugleich heissesten und trockensten Periode des Jahres, welche im mittleren Europa im Herbste einzutreten pflegt, zu Grunde, und zur selben Zeit entwickeln sich die geflügelten Formen. Da der Eintritt dieser Periode in verschiedenen Gegenden um Wochen und mehr differirt, tritt entsprechend die geflügelte Form an dem einen Orte im Juli oder anfangs August, am andern Ende August und anfangs September, in Klosterneuburg in Oesterreich erst Ende September und anfangs Oktober auf. Das Absterben der Anschwellungen ist nur durch den Mangel an Feuchtigkeit bedingt — an Reben, welche in einem Blumentopf gleichmässig feucht gehalten werden, gehen die Anschwellungen nicht zu Grunde, die Thiere haben keinen Grund, auszuwandern; so halten sie sich auch an isolirten feuchten Anschwellungen lange Zeit und pflanzen sich daran in gewohnter Weise fort.» (Carrière in: «Reblaus» 1888.)

\*\*) Keller, Dr. Conr., «Die Wirkung des Nahrungsentzuges auf *Phylloxera vastatrix*» (in: Zool. Anzeiger von Carus, t. X, 1887, p. 583).

«Flieger» von *Phylloxera vastatrix* aus den nahrhaftest gewesenen Theilen hervorgehen, wie es Cornu und Balbiani angeben, so ist es denkbar, dass daneben — aus weniger günstigen Theilen hervorgegangen — auch sexupare Läuse auftreten; solche wollen Balbiani und Rösler beobachtet haben. Geflügelte und ungeflügelte Sexuparen sollen auch *Phylloxera punctata*, *Phylloxera rutila* und *Phylloxera coccinea* in verschiedenen Generationen haben. \*) — Von Specien mit nicht-primitiven Sexuales treten die sexuellen Individuen direkt unter ungünstigen Bedingungen auf, und weil die Bedingungen in der Regel erst allmählig ungünstig werden, so sind die sexuparen Mesogetes auch meistens Flieger.

Die generationswechselnden Phytophthiren haben sich ganz an die Nahrungs-Verhältnisse accommodirt. Wie die Specien als Nährsubstrate nicht gleich resistente Pflanzenstellen benutzen und die klimatischen Verhältnisse deshalb während einer Vegetationsperiode der Wirthe auf die Nahrungs-Verhältnisse der Specien verschieden einwirken, tritt der mehr oder weniger grosse Polymorphismus auf. Am Ende einer Vegetationsperiode wird bei ausdauernden Wirthen (vide: Protoplasma-Verbindungen) stickstoffhaltige Materie von nicht-resistenten Theilen — wie Laubblättern — eingezogen: Specien, die ihre Nährsubstrate an solchen unwiderstandsfähigen Theilen haben, müssen sich mittelst Grundzellen — «Wintereiern» — forterhalten; Specien aber, deren Nährsubstrate an winterfesten Theilen liegen, können in Läusen sich mit Reservestoffen für eine Hibernation versorgen, somit ausdauern. Wenn nun auch anfangs einer Vegetationsperiode sich für generationswechselnde Phytophthiren die günstigsten Verhältnisse vorfinden, dauern dieselben doch nur bei wenigen Specien bis gegen Ende der Vegetationsperiode an. Bei den meisten Specien machen sich schon in den Nahrungs-Verhältnissen der ersten Mesogetes äussere Einflüsse geltend. Aphiden mit «gallenbildenden» Nährsubstraten haben — infolge einer Austrocknung der «Gallen» — Flieger, Aphiden, deren «nicht-gallenbildende» Nährsubstrate langsamer von klimatischen Verhältnissen beeinflusst werden, Läuse und Flieger, worauf dann entweder Flieger oder übersommernde Läuse folgen; die

\*) Dreyfus, Dr. L., «Neue Beobachtungen bei den Gattungen Chermes und Phylloxera» (in: Zool. Anz. von Carus, t. XII, 1889). — Nach Rösler's Mittheilung auf dem internationalen land- und forstwirthschaftlichen Congress in Wien 1890 sollen von ungeflügelten Sexuparen bei *Phylloxera vastatrix* berüsselte Sexuales hervorgehen; die geflügelten Sexuparen sollen bis 20 ungleich grosse Eier bergen, welche paarweise gelegt werden.

Flieger übertragen als activere — ♂♂-ähnliche — Individuen hier Theilstücke (resp. Embryone) in entferntere neue Nährsubstrate und zwar, wo sie noch neben Läusen ausgebildet werden, in Nährsubstrate derselben Wirthe, da die Nahrungs-Verhältnisse noch zusagen, wo sie hingegen allein ausgebildet werden, in unbekannte Nährsubstrate. Diese Aphiden mit Emigranten\*) sollen nach Lichtenstein unterirdisch eine Sommerentwicklungsphase ausserhalb des Hauptwirthes durchmachen — im Herbst treffen sexupare Remigranten ein. Chermes-Gallen — «Gallen» an Nadelhölzern — widerstehen den klimatischen Einflüssen länger, die Mesogetes kommen während dem Wachsthum in günstigere Verhältnisse: als Gallengeneration treten bei Chermes-Specien entweder nur ♂♂-ähnliche, nun aber zahlreiche parthenogenetische Eier bildende Individuen auf (Beispiel: Chermes coccineus (Ratz.) Cholodk.), oder auch noch ♀♀-ähnliche, nun aber zur Fliegern vervollkommnete (Beispiel: Chermes abietis Klth.). Wenn dann die Chermes-Gallen vertrocknen, die Flieger ausgebildet werden, so übertragen die ♂♂-ähnlichen Thiere ihre Theilstücke auf Zwischenwirthe; aus den von Gallen-Fliegern gelieferten Eiern kommen während der Vegetationsperiode in der Regel nur noch überwinternde, dann aber ♀♀-ähnlich werdende Individuen\*\*). Wie bei den generationswechselnden Eichen-Cynipiden während der ersten Hälfte einer Vegetationsperiode ♂♂ und ♀♀ (Sexuales), während der zweiten Hälfte ♀♀-ähnliche Individuen (Protogetes), so können also bei oviparen Phytophthiren auf dem Hauptwirth während einer Vegetationsperiode zuerst Mesogetes aus ♂♂- und ♀♀-ähnlichen Individuen, dann Mesogetes aus ♀♀-ähnlichen Individuen entstehen. Da sich von jenen Phytophthiren während der ersten Hälfte einer Vegetationsperiode ebenfalls sexupare Remigranten entwickeln, werden während der zweiten Hälfte auf dem Hauptwirth aber auch Sexuales früh genug ausgebildet, dass aus den genetischen Eiern noch Individuen hervorgehen, welche Reservestoffe für eine Hibernation anzusammeln vermögen (überwinternde Protogetes). Wie hieraus hervorgeht, werden von Haupt- und Zwischenwirthten während der ersten Hälfte der Vegetationsperioden den Chermes-Specien ungleich günstige Nahrungs-

\*) Der Ansicht, dass bei nicht Hypertrophien oder Deformationen verursachenden Aphiden infolge langsamer sich geltend machenden äusseren Einflüssen erst die Mesogetes II Emigranten sind, steht diejenige von Kessler gegenüber.

\*\*) Zweierlei Läuse — Abkömmlinge von Emigranten — haben nach Cholodkowsky Chermes-coccineus-pectinatae und Chermes sibiricus-cembrae. — Cholodkowsky, N., «Zur Biologie der Gattung Chermes L.» (in: Horae... 1890).

Verhältnisse geboten: von einer Species können auf dem Hauptwirth ♂♂-ähnliche und zu Fliegern vervollkommnete ♀♀-ähnliche und auf dem Zwischenwirth ♂♂-ähnliche und nicht-vervollkommnete ♀♀-ähnliche Individuen,\*) oder auf dem Hauptwirth zweierlei und auf dem Zwischenwirth einerlei Individuen, oder auf dem Hauptwirth mesopare ♂♂-ähnliche und auf dem Zwischenwirth sexupare ♂♂-ähnliche Individuen entstehen. Auch in der zweiten Hälfte der Vegetationsperioden können die Nahrungs-Verhältnisse auf dem Zwischenwirth weniger günstig sein, als auf dem Hauptwirth, von einer Chermes-Species auf dem Hauptwirth ♀♀-ähnliche Individuen (Mesogetes, nach Sexuales: Protogetes) und auf dem Zwischenwirth ♀♀-ähnliche und unvollkommen bleibende ♂♂-ähnliche Individuen entstehen.\*\*\*) — Bei Phytophthiren, für welche günstigste Verhältnisse in den Vegetationsperioden lange, oft bis gegen Ende andauern, folgen sich mehrere Generationen mesoparer Läuse; dabei werden die Einwirkungen klimatischer Verhältnisse aber doch dadurch bemerkbar, dass mit allmähligem Zurücktreten der Vegetationsthätigkeit der Wirthe die Zahl der Theilstücke gegen Herbst abnimmt. Kommen von solchen Phytophthiren Individuen plötzlich in ungünstige Verhältnisse, so werden sie zu Sexuparen, wenn die Nährsubstrate auf den betreffenden Wirthstheilen versiegt werden, zu die ungünstige Zeit überdauernden Läusen, wenn sie — heranwachsend — noch Reservestoffe ansammeln können — Ersteres beim Absterben der Wirthe oder Wirthstheile, Letzteres am Schluss der Vegetationsperiode betreffender Pflanzentheile der Fall ist.\*\*\*) Ein natürliches

\*) Dieses Verhältniss weist Chermes strobilobius (Kltb.) Cholodk. im mittleren Europa auf.

\*\*) ♀♀-ähnliche Individuen auf dem Hauptwirth und ♂♂-ähnliche Individuen auf dem Zwischenwirth würde nach Blochmann, indem er die hibernirenden Läuse auf der Rothtanne als «mit langen», diejenigen auf der Lärche aber als «mit kurzen Rüsselborsten versehen» angiebt, Chermes abietis-laricis besitzen; nach Dreyfuss kommen aber auch auf der Lärche hibernirende Läuse mit langen Rüsselborsten vor, Cholodkowsky hingegen fand zwischen hibernirenden Läusen auf Haupt- und Zwischenwirth keinen Unterschied. — Blochmann, Aufsatz, und Dreyfus, Replik, in: Biolog. Centralblatt von Rosenthal 1889/90, t. IX, p. 271 und 363; Cholodkowsky in: Horae 1890, t. XXIV.

\*\*\*) Carrière erklärt hiegegen die Hibernation von «Rebläusen» dadurch, dass «ungenügend ernährte Thiere bei einer Nahrungsentziehung nicht mehr die nöthige Kraft zu jener Umwälzung und Neubildung im Organismus, die zu sexuparen Fliegern führt, besitzen, obschon die ungenügende Nahrungszufuhr ausreicht, um die bisherige individuelle Entwicklung, wenn auch verlangsamt, fort dauern zu lassen.» — Carrière, «Die Reblaus» (in: Biol. Central 1888).

Absterben von bewohnten Wirthstheilen wird durch Trockenheit herbeigeführt, \*) indem nun die Transpiration im Verhältniss zur Wurzelthätigkeit — die Wirthe der Phytophthiren sind Pflanzen von höchster Differenzirung — zu gross wird, Protoplasma sich von wenig geschützten Theilen (wie Blättern, Rinden-Hypertrophien) in geschütztere einzieht; dies tritt besonders im Herbst auf, wo niedrige Temperatur die Wurzelthätigkeit herabsetzt und erhöhte Windstärke die Verdunstung beschleunigt. Wenn die klimatischen Verhältnisse aber solcher Art sind, dass sich die bewohnten Wirthstheile auch über ungünstige Zeit erhalten können, so werden sexupare Individuen höchst selten anzutreffen sein; so waren die Flieger von *Phylloxera vastatrix* in Italien, als 1883 Targioni-Tozzetti seine Ansicht betreffs Erhaltung der Reblaus Balbiani gegenüber aufrecht hielt, \*\*) noch gänzlich unbekannt geblieben. Das Gleiche ist der Fall, wenn schädlich einwirkende klimatische Verhältnisse (niedrige Temperatur, Winde) von Pflanzen künstlich abgewendet werden: in Gewächshäusern finden sich z. B. von Cocciden parthenogenetisirende Individuen den ganzen Winter über, Kyber will Rosen- und Nelken-Blattläuse durch günstige Ernährungs- und Temperatur-Bedingungen vier Jahre hindurch parthenogenetisch fortgeführt haben \*\*\*). Erfolgt das Absterben bewohnter Wirthstheile nicht plötzlich (wie bei Hypertrophien), sondern allmählig, können sich Sexuales typisch — als geflügelte ♂♂ und ungeflügelte ♀♀ — ausbilden; eine solche Species mit typischen Sexuales ist die Ahornblätter bewohnende *Chaetophorus lyropictus* Kessl. Wie Specien mit typischen Sexuales in der übersichtlichen Zusammenstellung (Tabelle) als Mesogetes I Flieger und Läuse aufweisen — dieser «Ansatz von Sexuales» auf die Vollziehung einer Apogamie bei ♂♂ deutet —, so muss für *Chaetophorus lyropictus* angenommen werden, dass bei der Blatt-Ausbildung Individuen der ersten Mesogetes der Saftstrom zu intensiv wird und eine ungenügende Ernährung stattfindet. Dass Parasiten einem zu intensiven Saftstrom nicht genügend Nahrung zu entziehen vermögen, zeigen Cynipiden-Larven; es werden bei generationswechselndem Cynipiden von den Protogetes bedeutend mehr «Eier» untergebracht, als dann Larven zur Entwicklung

\*) Vide über das Vertrocknen von Pflanzen ev. Pflanzentheilen: Kihlmann, A. Osw., «Pflanzenbiologische Studien etc.» (Helsingfors-Weilin und Göös, 1890).

\*\*) Targioni-Tozzetti, «Questione sulla esistenza dell'ovo di inverno della Fillossera della vite, nuovamente proposta nell'adunanza della Società nel 3 giugno 1883 (Bull. soc. ent. ital., t. XV, p. 169).

\*\*\*) Mittheilungen von J. F. Kyber in: Germar's Magazin der Entomologie 1815.



kommen.\*) Das Wachsthum generationswechselnder Phytophthiren passt sich aber sonst der Intensität der Vegetation, die wesentlich von klimatischen Verhältnissen abhängt, an. Diese Anpassung äussert sich einmal in der Art individueller Ausbildungen: bei intensiverer Vegetation — günstigsten Bedingungen — entstehen ♀♀-ähnliche Individuen; im Norden fand z. B. Cholodkowsky von der «wilden» *Chermes strobilobius* in der Gallengeneration keine ♂♂-ähnlichen Individuen, d. h. keine Emigranten.\*\*\*) Die Anpassung kann sich sodann in der Zeitdauer individueller Ausbildungen äussern: bei intensiverer Vegetation beanspruchen die individuellen Ausbildungen eine kürzere Zeit; es treten z. B. im südlichen Frankreich während einer Vegetationsperiode mehr, bis doppelt so viel Generationen «Rebläuse» als in Deutschland, in Alpgeländen die Gallen-Flieger von *Chermes* (nach Keller\*\*\*) früher als in Tieflandgebieten der Schweiz auf. Ist die Intensität der Vegetation jedoch so gering, dass das Wachsthum sistirt bleibt, so können anwachsende Thiere während dieser «Winterruhe» der Wirth nur die individuelle Erhaltung (mittelst Reservestoffen) zeigen, um sich dann im Frühling, wenn der Wirth wieder sein Wachsthum aufnimmt, erst vollständig auszubilden; die Entwicklung ist hier nur scheinbar eine lange, weil sie — ähnlich wie z. B. die von *Neuroterus*-Larven in freien, über Winter ausgetrockneten Gallen — unterbrochen wird. Diese Individuen können bei Phytophthiren auch Protogetes sein, indem sie noch vor Eintritt der Ruheperiode auszuschlüpfen und Reservestoffe anzusammeln vermögen; die genetischen Eier dieser Specien werden im Herbst indirekt — durch Sexuparen — oder direkt — durch ♀♀ — in noch günstige Nährsubstrate gebracht. Die Unterbrechung kann aufgehoben werden, wenn durch Feuchtigkeit und höhere Temperatur von den Wirthen oder Gallen Nahrung zur Ausbildung geboten wird.†) Wie das Auftreten von Sexuales ev. Sexuparen bei Phytophthiren durch künstlich herzustellende günstige Bedingungen wieder hinausgeschoben, so kann dasselbe aber auch durch künstlich herbeizuführendes Absterben von Wirthstheilen, sei es, dass

---

\*) Nach Ratzeburg («Die Forstinsekten III. Theil») sind von Gallwespen in grösserer Menge gewöhnlich nur unterdrückte oder auf schlechtem Boden erwachsene Eichen befallen.

\*\*) Cholodkowsky, N., «Zur Biologie und Systematik der Gattung *Chermes* L.» (in: *Horæ...* 1890).

\*\*\*) Keller, Prof. Dr. C., Mittheil. in «Schweiz. Zeitschrift f. d. Forstwesen 1885».

†) Adler erhielt aus Gallen, welche im Zimmer aufbewahrt wurden, die Imagines von *Neuroterus lenticularis* bereits im November und Dezember. — Adler, l. c. 1880, pag. 156.



diesen die Wurzelthätigkeit nicht mehr zu Gute kommt, sei es, dass diesen die Transpiration gesteigert wird, verfrüht werden: Göldi beschaffte sich z. B. an einem Versuchsaast Flieger der *Schizoneura lanigera*,\*) Keller durch Vertrocknen-Lassen von Nodositäten Flieger der *Phylloxera vastatrix*. Zimmer-Zuchten gewähren desshalb auch nicht einen ganz sicheren Einblick in die Lebensgeschichte einer Species.\*\*)

Nach einem in der Systematik sich Geltung gemachten Grundsatz werden die «ähnlichen» Individuen als besondere Specien hingestellt. Linné hatte die *Phytophthiren* der Ahorn-Blätter kurzweg als *Aphis aceris*, diejenigen der Fichten-Gallen als *Chermes abietis* zusammengefasst. Als *Phylloxera vastatrix* Planch. auch in Amerika nachgewiesen war, wurde sie durch Riley, den gegenwärtigen Vorsteher für Insektenkunde im Ackerbau-Amt der Vereinigten Staaten (Division of Entomology), mit den dort seit 1854 bekannt gewordenen *Phytophthiren* an Rebenblättern\*\*\*) in Zusammenhang gebracht. Diese Rebenblatt-*Phylloxera* wurde nun auch in Europa auf amerikanischen Weinstöcken beobachtet. Lichtenstein erblickte in denselben die *Mesogetes* I von *Phylloxera vastatrix*; weil die *Mesogetes* aber nur auf Clinton-Reben «Blattgallen» erzeugen und daher auf europäischen Reben nicht hätten existiren können, stellte er hypothetisch auf: wenn auch viele absterben müssen, so gehen einige im «Struggle of life» (Darwin) an die Wurzeln, wohin sonst erst ihre Nachkommen ziehen würden. Die Ansicht, dass die *Protogetes* von *Phylloxera vastatrix* ihre «Eier» an die Blätter ablegen, hat sodann Ráthay auf dem internationalen land- und forstwirtschaftlichen Congress in Wien 1890 wieder vertreten.

Jenes systematisirende Verfahren hat aber zur Folge, dass Specien sich oft noch durch feinere Unterschiede der Individuen auflösen lassen. Aus *Chermes abietis* L. wurden in Rücksicht auf Gallenbildung etc. von Kaltenbach und Ratzeburg im Jahre 1843 zwei Specien

---

\*) Göldi, Dr. Em. A., «Studien über die Blutlaus (*Schizoneura lanigera*)» (Schaffhausen - Rothermel, 1885) und «Aphorismen, neue Resultate und Conjecturen zur Frage nach den Fortpflanzungsverhältnissen der *Phytophthiren* enthaltend» (in: Mittheilungen der schweiz. entomol. Gesellschaft 1884—1887, p. 158 ff.).

\*\*) Von Seiten der Vereinigten Staaten Nordamerikas sind in den Insektenhäusern (*Insectarys*) zur Kenntniss der Lebensweise von Insekten und der Bekämpfung von Schädlingen mit grossem Aufwand Einrichtungen getroffen, um für Specien *die* Verhältnisse, welche möglichst den natürlichen entsprechen, erhalten zu können (solche bestehen seit 1889 zu Amherst in Massachusetts und zu Ithaca in New-York). — Wilckens, Prof. Dr. M., «Nordamerikanische Landwirtschaft» (Tübingen, 1890).

\*\*\*) Sie wurden im Jahre 1854 von Asa Fitch als *Pemphigus vitifolii* beschrieben.

gemacht: die «Grüngallen-Bewohner» hiessen nun *Chermes abietis* Kltb. oder *viridis* Ratz., die «Rothrandgallen-Bewohner» *Chermes strobilobius* Kltb. oder *coccineus* Ratz. \*) Durch Donnadieu wurde im Jahre 1887 die bereits von Laliman in Bordeaux bezweifelte Zugehörigkeit der Rebenblatt- zur Rebenwurzel-Phylloxera auf Grund anatomischer und physiologischer Verschiedenheiten zurückgewiesen.\*\*)

Wie dann Entwicklungsgänge erforscht wurden, mussten oft «Specien» getrennt, oft «Specien» vereinigt werden. So erwies sich nach Kessler's Untersuchungen die *Aphis aceris* L. als drei Specien: *Chætophorus aceris* Koch, *testudinatus* Thornton und *lyropictus* Kessl. Dreyfus hat die *Chermes abietis* Kltb., die *Chermes laricis* Koch und die von Blochmann aufgefundenen Sexuales von *Chermes abietis* L. dagegen bloss als Generationen *einer* Species erkannt, wobei er die Remigranten noch mit *Chermes obtectus* Ratz. identificiren zu dürfen glaubte.\*\*) Von Cholodkowsky wurde *Chermes coccineus* Ratz. als Gallengeneration zweier verschiedener Specien hingestellt; als «Fichten- (Tannen-) Läuse», d. h. ovipare Phytophthiren, welchen *Picea excelsa* Linck zum Hauptwirth dient, giebt er vier Specien an, indem sich ausser den «Sammel-Gallen» bildenden (diese Generationen: *Chermes abietis* L. = *Chermes abietis* Kltb. und *coccineus* Ratz. = *Chermes abietis* Kltb., *strobilobius* Kltb. [*coccineus* Ratz. partim] und *coccineus* Ratz. partim) noch eine «Einzel-Gallen» bildende Species (die Generation: *Chermes sibiricus* Cholodk.) finden liess. †)

Wie durch mesopare Generationen Parallelreihen auf verschiedenen Wirthsarten entstehen können, so sind für gewisse Specien auch schon durch Mesoparen entstehende Parallelreihen auf einer und derselben Wirthsart angenommen worden. Bereits Leukart vermuthete solche Parallelreihen bei *Phylloxera vastatrix* Planch. Gleich dieser

(Fortsetzung auf Seite 55.)

\*) Kaltenbach, J. H., «Monographie der Pflanzenläuse (Phytophthires), I. Theil» (Aachen-Roschütz, 1843); Ratzeburg, Jul. Th. Chr., «Die Forstinsekten oder Abbildung und Beschreibung der in den Wäldern Preussens und der Nachbarstaaten als schädlich oder nützlich bekannt gewordenen Insekten, III. Theil» (Berlin-Nicolai, 1844).

\*\*) Donnadieu, A. L., «Sur les espèces de *Phylloxera* de la vigne» (in: Comptes rendus de l'académie de Paris 1887, t. CIV, No. 19.).

\*\*\*) Dreyfus, L., «Ueber neue Beobachtungen bei den Gtg. *Chermes* und *Phylloxera*» (Vortrag, gehalten am 19. Sept. 1888 in der zoolog. Sektion der 61. deutschen Naturforscher-Versammlung zu Köln); Cholodkowsky, N., «Weiteres zur Kenntniss der *Chermes*-Arten» (in: Zoolog. Anz. von Carus 1889, t. XII. Nr. 305).

†) Cholodkowsky, N., «Zur Biologie und Systematik der Gtg. *Chermes*» (in: Horæ societatis entomologicae rossicae 1890). — *Chermes*-Formen sind darnach folgendermassen zusammenzustellen:

<b>Chermes coniferarum Cholodk.</b> Hauptwirth : Picea excelsa Linck. Zwischenwirth : Larix, Abies, Pinus.		<b>Ch. abietis (L. partim) Kltb., viridis Ratz.</b>		<b>Ch. laricis Koch od. Ch. auf Pinus cembra etc.</b>	<b>Ch. oblectus Ratz ?</b>	<b>I. Sexuales Blochm.</b>
		● - Laus — OO	O — Flieger — OO   O — Laus — OO O — Flieger — OO   O — Laus — OO	O — Flieger — OO O — Flieger — OO	O — Flieger — OO O — Flieger — OO	
Hauptwirth : Picea excelsa Linck. Zwischenwirth : Larix (europaea)		<b>Ch. abietis L. partim, strobilobius Kltb., coccineus Ratz. partim — inclusive: Ch. tardus Dreyf., lapponicus Cholodk.</b>		<b>Ch. hamadryas Koch.</b>		<b>II. Sexuales Dreyf.</b>
		Laus — OO	O — Flieger — OO   O — Laus — OO O — Flieger — OO   O — Laus — OO	O — Flieger — OO O — Laus — OO O — Flieger — OO O — Flieger — OO	O — Flieger — OO O — Flieger — OO	
Chermes mit Zwischenwirth aus bestimmter Conif.-Gttg. Hauptwirth : Picea excelsa Linck. Zwischenwirth : Larix (europaea)		<b>Ch. coccineus Ratz. partim</b>		<b>Ch. pectinatae Cholodk.</b>	<b>Ch. oblectus Ratz ?</b>	<b>III. Sexuales Cholodk.</b>
		● - Laus — OO   O — Flieger — OO	O — Laus — OO O — Laus — OO	— Flieger — OO — Laus — OO	O — Flieger — OO O — Flieger — OO	
Hauptwirth : Picea excelsa Linck. Zwischenwirth : Larix (europaea)		<b>Ch. sibiricus Cholodk.</b>		<b>Ch. cembrae Cholodk.</b>		<b>IV. Sexuales Dreyf. ?</b>
		Laus — OO   O — Flieger — OO	O — Laus — OO O — Laus — OO	— Flieger — OO	O — Flieger — OO O — Flieger — OO	
Hauptwirth : Picea excelsa Linck. Zwischenwirth : Larix (europaea)		<b>Ch. orientalis Dreyf.</b>		<b>Ch. pini Koch ?</b>		<b>V. Sex. Dreyf.</b>
		● - Laus — OO   O — Flieger — OO	— Laus — OO	— OO	O — Flieger — OO O — Flieger — OO	

Die von Dreyfus angestellten Kreuzungsversuche mit ♂ I und ♀ II, ♂ II und ♀ I, ♂ II und ♀ V blieben — im Gegensatz von Versuchen mit Phylloxera punctata-♂ und Phylloxera coccinea-♀ — erfolglos (Dreyfus, Dr. L., «Zu Prof. Blochmann's Aufsatz, Ueber die regelmässigen Wanderungen der Blattläuse, speziell über den Generationencyklus von Chermes abietis» in: Biol. Centralbl. t. IX., p. 363 ff.), dies beweist, dass I, II und V gesonderte (II vielleicht mit III, V mit IV zusammenhängende) Specien sind.

Phylloxera, sollte nach Göldi auch die «viviparthenogenetisirende Chermetide» eine oberirdische und eine unterirdische Reihe im Entwicklungsgang haben: die zufällig an Wurzeln vorkommenden «Blutläuse»\*) stellt Göldi als

Parallelreihe *Schizoneura lanigera radicicola inalata* und *radicicola alata* zu der Reihe\*\*) — — — *ramicola inalata* und *ramicola alata*.

Obschon Dreyfus die Angaben von Blattgallen - Fliegern bei der Reben-Phylloxera (durch Shimer u. A.) für irrig erklärt, glaubt er — die Auffassung der Rebenblatt-Phylloxera als separate Species (*Phylloxera pemphigoides* Donnadieu) verwerfend — doch, es seien bei *Phylloxera vastatrix* durch Mesoparen entstehende Parallelreihen anzunehmen.\*\*\*)

Wie hingegen die gallicole Reben-Phylloxera von Lichtenstein und Ráthay als *Mesogetes* I in den Entwicklungsgang der *Phylloxera vastatrix* eingereiht worden ist, so liessen sich «Migrationsreihen» theoretisch auch als *Glieder* von Entwicklungsgängen einfügen. Der Polymorphismus bei parthenogenetisirenden Individuen einer Species würde dadurch zu erklären sein, dass Entwicklungsgänge ungleichzeitig beginnen. Wenn Blochmann es für möglich hält, dass eine Chermes-Galle Individuen beherbergen kann, die verschiedenen, ungleich weit vorgeschrittenen Entwicklungsgängen angehören†), so liegen jedoch Angaben vor, dass polymorphe Mesoparen von den gleichen Thieren abstammen††). Nebenreihen könnten doch auch nur so entstanden gedacht werden, dass sich Entwicklungsgänge einer Species verlängerten, event. wieder verkürzten. Würden Specien nur scheinbar «ausdauernd» sein, wäre jener Polymorphismus aber leichter dadurch zu erklären, dass *noch* verschieden lange Entwicklungsgänge auftreten (vide Tabelle am Schluss dieses Theils folgende Seite). — Die Einreihung der Rebenblatt-Phylloxera in den Entwicklungsgang von *Phylloxera vastatrix* Planch. stützt

---

\*) Göthe hat eine Varietät von *Schizoneura lanigera* als «Wurzellaus des Birnbaums» beschrieben.

\*\*) Göldi, Dr. E. H., «Studien über die Blutlaus (*Schizoneura lanigera* Hausm.) [*Puceron lanigère*]» (Schaffhausen, 1885).

\*\*\*), Zoologischer Anzeiger von Carus 1889, t. XII, Nr. 299 und 300.

†) Blochmann, Prof. Dr. F., «Ueber die regelmässigen Wanderungen der Blattläuse, speziell über den Generationencyclus von *Chermes abietis* L.» (in: Biolog. Centralblatt von Rosenthal 1889/90, t. IX, p. 271).

††) Dreyfus sagt in seiner Schrift «Ueber Phylloxerinen» (1889): «Das Merkwürdigste in der Entwicklungsgeschichte der Phylloxerinen ist die Thatsache, dass bei gewissen Generationen *aus einer und derselben Mutter* vollständig verschiedene Thiere hervorgehen, welche zu gleicher Zeit einen ganz verschiedenen Entwicklungscyclus durchmachen.»

Ráthay auf Uebertragungsversuche\*); wie aber gewisse Phytophthiren schon im Freien auf verschiedenen Wirthen vorkommen\*\*), ist bei Zuchten die Einlebung von Phytophthiren auf neue Wirthe ev. auch andere Wirthstheile bereits mehrfach zu Stande gebracht worden\*\*\*), sodass auch bei der Rebenblatt-Phylloxera die Uebertragung auf neue Nährsubstrate möglich wäre. Die Verschiedenheit der Nahrung bei einer Species kann etwa einen Einfluss auf die Färbung der Individuen haben; so sind die Sexuparen von *Chermes coniferarum* (d. i. die Species mit *Ch. abietis* Kltb. als Gallengeneration) gelb, wenn sie auf der Lärche, dagegen nach Cholodkowsky's Vermuthung †) röthlich, wenn sie auf der Zirbelkiefer (Arve) herangewachsen sind.

\*) Ráthay, Emerich, «Das Auftreten der Gallenlaus im Versuchsweingarten zu Klosterneuburg 1887» (in: Verhandl. d. k. k. zool.-botan. Gesellschaft in Wien 1889, t. XXXIX, p. 47--88).

\*\*) Kessler giebt z. B. an, dass sich die «Spindelbaum-Blattlaus» (*Aphis evonymi* Tbr.) sehr häufig auf *Viburnum opulus* L. entwickelt. (Nova acta 1884.)

\*\*\*) Cholodkowsky erhielt z. B. im Park der Forstakademie zu Petersburg Emigranten von *Chermes strobilobius* auf *Abies Engelmanni* Parry.

†) Cholodkowsky, N., «Zur Biologie und Systematik der Gattung *Chermes*».

Nach den verschiedenen Erklärungen des Polymorphismus bei parthenogenetisirenden Individuen würde das Entwicklungsschema von *Chermes abietis* sich zum Beispiel folgendermassen gestalten:

Von 1892 ausgehend:	1892 93	1893 94	1894 95	1895 96
I. Entwicklungsgänge offen, allmählig auslaufend («ausdauernde» Species):	Prot.	Fl. em. — L. — Fl. rem. — Sex.    Prot.	Fl. em. — L. — Fl. rem. — Sex.    Prot.	Fl. em. — L. — Fl. rem. — Sex.    Prot.
		Fl. — L. — Fl. em. — L. — Fl. rem. — Sex.    Prot.	Fl. — L. — Fl. em. — L. — Fl. rem. — Sex.    Prot.	Fl. — L. — Fl. em. — L. — Fl. rem. — Sex.    Prot.
II. Entwickl.-Gänge geschlossen, gleich lang, n. Blochmann: (Dreyfuss nimmt mehr als eine Generation Nicht-Emigranten [Fl.] an.)	Prot. — Fl. — L. — Fl. em. — L. — Fl. rem. — Sex.    Prot. — Fl.	Prot. — Fl. — L. — Fl. em. — L. — Fl. rem. — Sex.    Prot. — Fl.	Prot. — Fl. — L. — Fl. em. — L. — Fl. rem. — Sex.    Prot. — Fl.	Prot. — Fl. — L. — Fl. em. — L. — Fl. rem. — Sex.    Prot. — Fl.
III. Entwickl.-Gänge geschlossen, ungleich lang, n. Blochmann: (Cholodkowsky nimmt längere Entwickl.-Gänge durch Einschlebung von Generationen Nicht-Emigranten [Fl.] an.)	Prot. — Fl. em. — L. — Fl. rem. — Sex.    Prot. — Fl. em. — L. — Fl. rem. — Sex.    Prot. — Fl.	Prot. — Fl. em. — L. — Fl. rem. — Sex.    Prot. — Fl. em. — L. — Fl. rem. — Sex.    Prot. — Fl.	Prot. — Fl. em. — L. — Fl. rem. — Sex.    Prot. — Fl. em. — L. — Fl. rem. — Sex.    Prot. — Fl.	Prot. — Fl. em. — L. — Fl. rem. — Sex.    Prot. — Fl. em. — L. — Fl. rem. — Sex.    Prot. — Fl.

Abkürzungen: Fl. = geflüg. Mesogetes, speciell:  
 — em. = Emigranten.  
 — rem. = Remigranten.

Prot. = Protogetes.  
 L. = ungeflügelte Mesogetes.  
 Sex. = Sexuales.



## II.

Parthenogenetisierende Individuen sind zunächst für «Androgynes» — Hermaphroditen, die sich selbst genug wären [ $\begin{smallmatrix} \sigma \\ + \end{smallmatrix}$ ] — gehalten worden, so die viviparen Phytophthiren von Leeuwenhoek, so «Coccus tinctorius Polonicus» von Cestoni. Weil das Gesetz der «vermiedenen Selbstbefruchtung» bereits bekannt war\*), und weil unter den Specien, die zu diesen sonderbaren Zwittern gehören sollten, auch ergänzende Individuen aufgefunden wurden, wie 1703 durch de la Hire bei Aphiden, so legte Breynius den Naturforschern im Jahre 1733 in den *Actis Naturae Curiosorum* folgendes Problemata physicum vor: «An in-  
«dubitate demonstrari possit, in rerum natura genus aliquod Animalium  
«vere Androgynum, id est, quod fine adminiculo Maris sui generis,  
«ova in et a se ipso foecundata parere, adeoque solum ex et a se  
«ipso genus suum propagare possit?»

Das Vorkommen erwiesen und damit jene Aufgabe gelöst zu haben, glaubte Bonnet im Jahre 1740 durch die Versuche mit der Spindelbaum-Blattlaus. Allein sein Verwandter Trembley warf darauf hin die Frage auf, ob nicht aus einem genetischen Ei mehrere Individuen heranwachsen könnten,\*\*) und Bonnet fand nun wirklich bei den Blattläusen genetische Eier.

Erst ein Jahrhundert später (1842) führte der dänische Forscher Steenstrup den Begriff «Generationswechsel» in die Biologie ein, indem er die Specien vom genetischen Ei bis wieder zum genetischen Ei begrenzt und die aus der Wuchsform entstehenden Individuen, welche erst zu genetischen Eiern leiten, als die sexuellen Generationen den «Ammen»-Generationen gegenüberstellt;\*\*\*) die «Ammen», welche die Sexuales hervorgehen lassen, bilden sich entweder direkt aus genetischen Eiern oder aus «Grossammen». Häckel unterscheidet nun in seiner generellen Morphologie (1876) zwei Arten der Amphigonie, die Hypogenesis, wenn das Produkt des genetischen Eies ein einziger Biont — ein einziges physiologisches Individuum — ist, die Metagenesis (von Beneden), wenn das Produkt des genetischen Eies aus mehreren Bionten besteht. — Lichtenstein stellte sodann

---

\*) de Réaumur, R. A., «Mémoires pour servir à l'histoire des insectes» (Paris 1734—42), t. VI., p. 525.

\*\*) Bonnet, Ch., «Considérations sur les Corps organisés» (Amsterdam, 1760).

\*\*\*) Als «Entdecker des Generationswechsels» wird oft der Dichter Chamisso angegeben, welcher anlässlich seiner Reise mit dem Rurik (1815—18) den Zusammenhang zwischen Einzel-Salpen und Ketten-Salpen aussprach.



anfangs der 1880er Jahre den in der Wissenschaft anerkannten Entwicklungsgang durch mehr als *eine* Generation dar *als Metamorphose zu Sexuales*; indem er aber diesen Entwicklungsgang bei Insekten dem Wachsthum ein- oder mehraxiger Blütenpflanzen vergleicht, spricht er von einer «*Anthogenesis*».

Im gleichen Jahre, in welchem Steenstrup das Wesen des Generationswechsels auseinandersetzte (1842), hat Dzierzon, der bekannte Bienen-Beobachter, die Angabe erneuert, dass es *parthenogenetisirende sexuelle Individuen* gäbe. Diese Angabe unterzog sodann von Siebold einer gründlichen Prüfung: im Jahre 1856 machte er eine «*wahre Parthenogenesis*» bei Schmetterlingen und Bienen bekannt\*). Th. von Siebold setzt die genetischen Eier den parthenogenetischen Eiern gleich, sodass dann auch in all' den Fällen, wo ein Individuum nur parthenogenetische Eier liefert, dasselbe als wirkliches ♀, nicht als agames Individuum, betrachtet werden muss. Nach dieser Auffassung, der sich Leuckart und Claus anschlossen, giebt es nicht nur eine Amphigonie (Häckel), sondern auch eine Monogonie; Specien werden bei Insekten nicht nur durch genetische Eier, was zweierlei sexuelle Individuen verlangt, sondern durch Eier überhaupt begrenzt. Eine Species kann — wie Leuckart sagt\*\*) — Heterogonie (Joh. Müller) zeigen.

*Ein Generationswechsel besteht bei den Insekten weder nach Lichtenstein noch nach Leuckart-Claus. Die parthenogenetisirenden Generationen sind nach der Anthogenesis bloss Alterszustände einer Species, nach der wahren Parthenogenesis aber die Species selber in heteromorphem Auftreten.*

## Anthogenesis.

(Theorie Lichtenstein.)

Der Entwicklungsgang bei Insekten-Specien mit rein parthenogenetisirenden und nur gametenliefernden Individuen ist dem bei Insekten-Specien mit einfacher oder Hyper-Metamorphose ähnlich: die gametenliefernden Formen — Sexuales — repräsentiren die Imagines; die parthenogenetisirenden Formen sind nur die der Ausbildung

---

\*) von Siebold, Prof. Dr. Th., «Wahre Parthenogenesis bei Schmetterlingen und Bienen» (Leipzig, 1856).

\*\*) Leuckart, Prof. Dr. R., «Die Fortpflanzung der Blatt- und Rindenläuse» (in: Mitth. d. landw. Instituts Leipzig 1875).

vorangehenden Lebensalter, wesshalb sie Lichtenstein «Pseudogynes» nennt.)\*

Als Norm treten vier Pseudogynen auf, die Pseudogyne fundatrix, die Pseudogyne migrans (franz: émigrante), die Pseudogyne gemmans (franz: bourgeonnante) und die Pseudogyne pupifera. Wie das Genitalsystem ursprünglich zwittrig [ $\sigma^+$ ] angelegt ist, haben sich sodann in der Ausbildung auch die beiden Sexualformen [ $\sigma$  und  $\varphi$ ] geschieden. Lichtenstein nennt daher diese Specien «monöcische», im Gegensatz zu den «diöcischen», bei denen aus einem genetischen Ei ein entweder nur Ei-Gameten oder nur Spermatozoiden bildendes Individuum sich entwickeln kann. Er vergleicht den Entwicklungsgang der monöcischen Specien mit dem Wachsthum einer Blütenpflanze, eines Baumes: das (genetische) Ei ist der Same, die Fundatrix der Stamm, die Migrantes die Aeste, die Bourgeonnantes die Zweige, die Pupifères die Blumen; die Sexuales aber entsprechen den Staubgefässen ( $\sigma\sigma$ ) und den Fruchtknoten ( $\varphi\varphi$ ), sie führen wieder zum (genetischen) Ei, Bei einer monöcischen Insekten-Species giebt es demnach nur *ein* Ei, das genetische, aus dem die Fundatrix entsteht; die übrigen Pseudogynes und die Sexuales bilden sich aus «Knospen in Form von Eiern» (ovi-gemmations, œufs-bourgeons).

Schon im Jahre 1770 hatte Baron von Gleichen für die Ulmen-Blattläuse nach achtjährigen Beobachtungen ausgesprochen, dass «ihre Vermehrung durch ein pflanzenähnliches Aussprossen im Leib, gleichsam durch Ableger geschehe». Im Jahre 1839 stellte von Siebold die viviparen Individuen von Phytophthiren als «mit einem stolo prolifer versehen» hin, wesshalb Steenstrup sie dann zu den «Ammen» rechnete. Huxley setzte sodann (1858) die parthenogenetischen Eier in Analogie mit den «Ablegern» jener viviparen Individuen.\*\*\*) Die Oeufs-bourgeons (Lichtenstein) oder Pseudova (Huxley) werden entweder früh abgesetzt (ovi-parthenogenetisirende Specien) oder erst nach vorgeschrittener Entwicklung (vivi-parthenogenetisirende Specien). Die beiden sexuellen Formen sollen oft sogar (auch bei sonst oviparen Specien) als verschiedengrosse Puppen — pupes — gelegt werden,

---

\*) Lichtenstein, Dr. J., «De l'évolution biologique des pucerons en général et du Phylloxera en particulier» (Paris-Bordeaux, 1883) und «Les Pucerons, Monographie des Aphidiens (Aphididae Passerini, Phytophthires Burmeister)» (Montpellier, 1885).

\*\*) Huxley, Th., «On the agamic reproduction and morphology of aphids» (in: Transact. of the Linnean soc. 1858).

wie es zunächst Lichtenstein für *Phylloxera quercus* Boyer de Fonsc., sodann Kessler für *Pemphigus spirothecae* Pass., neuerdings Carrière für *Phylloxera vastatrix* Planch. aufstellte;\*) davon erklärt sich der Lichtenstein'sche Name «Pupifères» für die Träger der Sexuales. — Durch die «Knospungsfähigkeit» (*fécondité bourgeonnante*) können die Lebenszustände vervielfältigt werden; reiche Knospungsfähigkeit zeigen besonders die *Pseudogynes gemmantes*. In Folge dieser Theilungen werden dann aber die sexuellen Formen in der Ei-Lieferung eingeschränkt; bei vielen Specien geben die ♀♀ nur je *ein* Ei. Wie die monöcischen Insekten als Norm vier *Pseudogynen* durchlaufen, so die *Pseudogynen* als Norm vier Häutungen, bevor sie — die *Pseudogynes* — die Knospungsfähigkeit erlangen, zu *mères pondeuses* werden. Für den Formzustand der *mères pondeuses* hat Carrière im Jahr 1888 den deutschen Ausdruck «Legelarve» vorgeschlagen.

Vollkommen aussehende Individuen müssen nur als Larven angesehen werden, sobald sie nicht Sexuales sind.

## Wahre Parthenogenesis.

(Theorie der Heterogonie)

Das genetische Ei wird dem parthenogenetischen Ei gleichgestellt. «Das Ei bleibt beständig dasselbe, bleibt stets das Produkt derselben, einer geschlechtlichen Thätigkeit, mag der Kreis der Bedingungen, unter welchen es sich zu einem neuen Geschöpfe entwickelt, durch den Zutritt von Sperma oder auch ohne denselben geschlossen werden», sagt Leuckart in seinem «weiteren» Beitrag zur Parthenogenesis vom Jahre 1859.\*\*)

---

\*) Lichtenstein, J., «Zur Biologie der Gattung *Phylloxera*» (in: Stettiner Entomol. Zeitung 1875); Kessler, H. F., «Die auf *Populus nigra* L. und *Populus dilatata* Art. vorkommenden Aphidenarten» (in: XXVIII. Bericht d. Vereins f. Naturkunde zu Cassel, 1881); Carrière, J., «Die Reblaus (*Phylloxera vastatrix* Planch.)» (in: Biolog. Centralblatt von Rosenthal 1888, t. VII). — Carrière begründet die Ansicht, es seien bei Chermetiden (*Phylloxera*-Specien) *Puppen*, damit, dass es uns, wo wir sonst in der Thierreihe «Eier» (d. h. entwicklungsfähige, mit Nahrungsmaterial versehene Zellen) kennen, unmöglich ist, das Geschlecht der aus ihnen sich entwickelnden Individuen nach äusseren Merkmalen der Grösse oder sonstigen Unterschieden zu erkennen. (Vide dagegen die Erklärung bei *Phytophthires*.)

\*\*) Leuckart, Dr. R., «Die Fortpflanzung der Rindenläuse, ein weiterer Beitrag zur Parthenogenesis» (in: Wiegmann's Archiv für Naturgeschichte 1859, t. XXV).

Wie anfänglich hermaphroditische Individuen, so wurden nun «hermaphroditische» Eier angenommen. Diese von Barthelemy aufgestellte Hypothese\*) wurde aber von Th. von Siebold als unhaltbar erklärt, weil es sich nicht einsehen lässt, warum gewisse Individuen bald «œufs ordinaires» (befruchtungsbedürftige Eier), bald «œufs plus complets» (das ♂ und ♀ Princip in sich vereinigende Eier) liefern sollen.\*\*)

Der englische Embryologe Balfour schrieb sodann die Parthenogenesis dem Mangel an «Richtungskörperchen» zu:\*\*\*) die Ausstossung der «Richtungskörperchen» sei ein in Rücksicht auf die Befruchtung nothwendiger Excretionsprozess; es muss im «Eikern» für den «Spermakern» Raum gewonnen werden, wenn nicht Parthenogenesis eintreten soll. Weismann hat dann aber für parthenogenetische Eier verschiedener Daphniden («Sommereier»), Blochmann für die parthenogenetischen Eier vivi-oviparer Phytophthiren das Vorhandensein von — allerdings nur *einem* — «Richtungskörperchen» nachgewiesen.†) Weil bei genetischen Eiern in normaler Weise zwei «Richtungskörperchen» entstehen, brachte Weismann die Parthenogenesis mit dem Vorhandensein nur *eines* «Richtungskörperchens» in Verbindung; allein Gust. Platner hat gelegentlich seiner Untersuchungen der *Liparis dispar* L. auch bei parthenogenetischen Eiern zwei «Richtungskörperchen» gefunden.††)

Die Parthenogenesis beruht somit bloss auf einer Emancipation des Eies von der Einwirkung des ♂ Principis. Gewisse ♀♀ haben sich von einer Ergänzung durch ♂♂ ganz emancipirt; dadurch werden nach Balbiani aber die Nachkommen derselben geschwächt, es treten desshalb unter diesen wieder ♂♂ auf, «um die erlöschende Repro-

---

\*) Barthelemy, «Etudes et Considérations générales sur la Parthenogénèse» (in: Ann. d. sc. nat. 1859).

\*\*) v. Siebold, Dr. Th., «Beiträge zur Parthenogenesis der Arthropoden» (Leipzig, Engelmann, 1871). — Fälle, dass ein Individuum Nachkommen von genetischen und parthenogenetischen Eiern haben kann, werden zwar von italienischen Forschern noch in neuerer Zeit bestritten. Ulivi, G., «Raccolta dei cinque più interessanti studi contro la parthenogenesi» (ed. 3 — Torino, 1880); Veson-Padua, «Ueber Parthenogenese bei *Bombyx mori*» (in: Zool. Anz., t. XI, p. 263).

\*\*\*) Balfour, «Handbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte» (übersetzt von Vetter) (Jena, 1880).

†) Weismann, «Richtungskörperchen bei parthenogenetischen Eiern» (in: Zool. Anz. von Carus 1886); Blochmann, «Ueber die Richtungskörper bei Insekten-eiern» (in: Biol. Centralblatt 1887/88, t. VII, p. 430).

††) Biologisches Centralblatt von Rosenthal 1889/90.

duktionsfähigkeit neu zu beleben».\*) Dies würde das Auftreten der Specien bald als reine ♀♀, Virgines [fecundae] Dreyfus, bald als ♀♀ neben ♂♂, Sexuales Blochmann, erklären.\*\*)

Verschiedenartige Entstehung derselben Specien — bald aus genetischen Eiern, bald aus wahren parthenogenetischen — haben bereits im Jahre 1858 Leuckart für ovipare und Claus für die oviviparen Phytophthiren aufgestellt,\*\*\*) sodann im Jahre 1877 Adler für Eichen-Cynipiden. Der mit dieser Heterogonie verbundene Heteromorphismus steht nach Adler, Graber und A. einem «Saison-Dimorphismus», wie er durch biologische Experimente bei rein amphigonen Insekten (als auffallendes Beispiel: *Vanessa levana-prorsa* L.) nachgewiesen ist, †) gleich. ††)

---

Die im Allgemeinen als «Generationswechsel» bezeichnete biologische Erscheinung bei Eichen-Cynipiden und Phytophthiren ist nach meiner Anschauung

in der Succession von zweien oder mehreren durch die *Wuchsform der Species* entstehenden *Generationen* bedingt.

Ich fasse damit die rein parthenogenetisirenden und die ihnen folgenden genetisirenden Individuen wie Lichtenstein als *in den Entwicklungsgang einer Species gehörend* (aber nicht als blosse Ent-

---

\*) Balbiani, «Le Phylloxera du Chêne et le Phylloxera de la vigne» (Paris. 1884).

\*\*) Witlacil hat für die reinen ♀♀ das Venuszeichen mit verdoppelten Querstrichen  $\left[ \begin{smallmatrix} \circ \\ + \end{smallmatrix} \right]$  eingeführt. («Der Polymorphismus von *Chaetophorus populi*» in: Denkschrift der kais. Ak. d. Wiss. Wien 1884, p. 388.) — Blochmann erweiterte dann dieses Zeichen dahin, dass er für die Protogetes (m.) in den Ring noch ein kleineres einfügt, für die mesoparen «Flieger» (m.)  $\left( \begin{smallmatrix} \circ \\ + \end{smallmatrix} \right)$ , für die sexuparen «Flieger» (m.)  $\left( \begin{smallmatrix} \odot \\ + \end{smallmatrix} \right)$  braucht. (Ueber die regelmässigen Wanderungen der Blattläuse etc.» in: Biolog. Centralblatt 1889/90, t. IX., p. 271).

\*\*\*) Leuckart, Prof. Dr. R., «Zur Kenntniss des Generationswechsels und der Parthenogenesis der Insekten» (Frankfurt, 1858); Claus, Prof. Dr. G., «Generationswechsel und Parthenogenesis im Thierreich» p. 22 (Marburg, 1858. — Claus hatte nach einer Mittheilung von Leuckart auch schon *Chermes*-♂♂ gesehen und untersucht.

†) Weismann, «Studien zur Descendenz-Theorie — Ueber den Saison-Dimorphismus der Schmetterlinge» (1875).

††) Adler, «Beiträge zur Naturgeschichte der Cynipiden — II. Generationswechsel» (in: Deutsche Ent. Zeitsch. 1877); Graber, Dr. V., «Die Insekten» II. Th. 2. Hälfte, Cap. VII (München-Oldenbourg, 1879).



wicklungszustände, Metamorphose) und wie Leuckart als *einander gleichgestellte Generationen* (aber nicht als heteromorphes Auftreten der Species selbst) auf.

*Die Gründe, warum ich die parthenogenetisirenden und die ihnen folgenden genetisirenden Individuen als in den Entwicklungsgang einer Species gehörend — nicht als heteromorphes Auftreten einer Species selbst, wie es die Annahme der wahren Parthenogenesis erfordern würde — betrachte, diese Gründe sind:*

Die Sexualität ist nicht *morphologisch* (in der Form, wie durch v. Siebold), sondern *physiologisch* (im Akt, wie durch Oscar Hertwig) zu suchen. Die morphologischen Verhältnisse (Form der Gameten, Bildungsorte) wechseln; die physiologischen Vorgänge bleiben sich gleich. «Der Conjugationsprozess der Infusorien ist jetzt mit aller wünschenswerthen Sicherheit auf die bei der sexuellen Fortpflanzung der Vielzelligen sich abspielenden Vorgänge zurückgeführt», dieser Satz\*) bekräftigt meine Anschauung, trotzdem Leuckart sagt: «Wenn wir bloss jene Fortpflanzung als geschlechtliche bezeichnen wollen, bei der ein Zusammenwirken von zweierlei Zeugungsstoffen, d. i. eine Befruchtung, stattfindet, ist kein Grund vorhanden, den Generationswechsel bei den Blattläusen in Frage zu stellen — es scheint jedoch weniger das Stattfinden einer Befruchtung, als vielmehr die Natur des sich entwickelnden Substrates für die Annahme einer geschlechtlichen und ungeschlechtlichen Zeugung massgebend zu sein.\*\*) Charakteristikum für Grundzellen, somit auch für genetische Eier ist eben der Befruchtungskern; daher ist es, wie die Infusorien zeigen, sogar gleichgültig, ob es zur Differenzirung von Gameten kommt.\*\*\*) Die Gameten brauchen nicht in besonderen Organen aufzutreten; sogenannte «Genitalorgane» werden aber bei Metazoen da nöthig, wo zur Aufnahme der individuellen Entwicklung Nahrungsmaterial schon in Stammkörpern beigegeben werden muss. Solche Organe können jedoch ebensogut selbstständig werdenden Wuchstheilen dienen. Nach Prof. Dr. Studer-Bern†) tritt bei der ungeschlechtlichen Fortpflanzung der Metazoen entweder «Theilung» (Theilung s. str., Fissiparität) oder «Knospung» oder «Sporenbildung» auf, bei letzterer sich eine

\*) Gruber Prof. Dr. H., «Die Conjugation der Infusorien» (in: Biol. Centralblatt 1890/91, p. 136).

\*\*) Leuckart, l. c. 1859.

\*\*\*) Bei den Angiospermen kommt es z. B. von der *einen* — der «♂-lichen» — Seite nach Strasburger nicht zur Differenzirung von Gamenten.

†) Repetitorium der Zoologie S./S. 88.



Zelle aus einem complicirten Körper ablöst, und zwar direkt von der Wandung des mütterlichen Thieres oder — zur Darstellung eines parthenogenetischen Eies — in Geschlechtsorganen. — Bereits Radlkofer rechnet die Parthenogenese nicht der sexuellen Fortpflanzung zu; \*) das Criterium für die sexuelle Fortpflanzung bietet ihm die Beschaffenheit der Produkte (Zelotypen) — durch die sexuelle Fortpflanzung entstehen ähnliche Individuen oder ähnliche Individuen-Reihen.

Das Parthenogenetisiren tritt — wie jedes «ungeschlechtliche Vermehren» \*\*) — nicht zur *Erhaltung der Specien*, sondern zur *Ausdehnung des Wachstums dieser Specien* auf. Es findet sich bei solchen Specien, die an reichen Nahrungsquellen sind: die generationswechselnden Cynipiden und Phytophthiren sind Parasiten im Sinne der wissenschaftlichen Naturgeschichte (d. h. Wesen, die sich auf Kosten eines zweiten lebenden Organismus — des sogenannten «Wirths» \*\*\*) — ernähren). †) Versiegt die Nahrungsquelle, so wird die Species auf das genetische Ei zurückgeführt. Diese «Reproduktion» wird bei Specien, deren Wachsthum («Vegetation») zu mehreren Generationen führen kann, durch ungünstige Verhältnisse gefördert, ††) wenn Kessler auch die von Keller postulierte Wirkung des Nahrungs-entzuges auf *Phylloxera vastatrix* bestreitet und die Beobachtungen

\*) Radlkofer, «Ueber das Verhältniss der Parthenogenese zu den andern Fortpflanzungsarten» (Leipzig, 1858).

\*\*) Kleinenberg hat z. B. das Verschwinden von Knospen an Hydren bei Nahrungsmangel beobachtet.

\*\*\*) Charakteristische Hypertrophien an Pflanzen sind oft schon, bevor als Wirkungen von Parasiten erkannt, beschrieben worden, so die Fichten-Gallen im XVI. Jahrhundert vom Botaniker Clusius; dass Eichen-Gallen «Brutstätten von Wespen» sind, wusste aber bereits Swammerdam. Gegen die Gift-Theorie, welche die Bildung von Hypertrophien erklärt, und wie sie z. B. durch Cornu (1879) für die Nodositäten der *Phylloxera vastatrix* aufgestellt wurde, ist einzuwenden, dass Zellwucherungen nur an Pflanzenstellen, wo ein Saftstrom fixirt werden kann, entstehen. Als Prädisposition einer Pflanze zum Wirth wird etwa ein verlangsamter Saftstrom angegeben (vide z. B. Ratzeburg). Eckstein vertritt dagegen in «Pflanzenzellen und Gallenthiere» (Leipzig-Freese, 1891) für Gallenbildung noch eine reine «Reizwirkung» (Hoffmeister).

†) Einige sind auch Parasiten im Sinne der angewandten Naturgeschichte (Schädlinge); so ist die Reblaus für die Schweiz wohl in des Wortes eigentlichster Bedeutung das «kostbarste Insekt» geworden, dem nach einer Berechnung von C. Borel bereits 58,74 ha. Rebland mit einem Kostenaufwand von 1,627,560 Franken geopfert werden mussten.

††) Versuche hierüber stellte z. B. Klebs mit *Hydrodictyon* an.

Göldi's als unzuverlässig hinstellt. \*) Parthenogenetisirende Generationen finden sich und dauern an bei Nahrungsüberfluss. \*\*) Cholodkowsky nimmt — im Einklang mit Balbiani's Degenerations-Theorie — für *Chermes coniferarum* an, dass im Laufe vieler parthenogenetischen Generationen auf dem Hauptwirth die Individuen (*Chermes abietis* Kltb.) sich degeneriren und ebenso die Gallen kleiner werden. Nennt aber z. B. Fatio (1880) die Sexuales bei *Phylloxera vastatrix* «*Régénérateurs*», so betrachtet Targioni-Tozzeti die Abnahme im Parthenogenetisiren bei Rebläusen gegen Winter hin doch nur als eine Folge der Verminderung von Temperatur und Nahrung — Boiteau hat sieben Jahre hindurch 25 parthenogenetische Generationen ziehen können.

Der Heteromorphismus ist nicht einem «*Saison-Dimorphismus*» gleichzustellen, sondern geht aus einem durch die Nahrungsverhältnisse vorgezeichneten *Wachsthum der Individuen zu verschiedenen Bestimmungen* hervor. Wäre er einem «*Saison-Dimorphismus*» gleich, müssten stets alle Individuen gleich angepasst werden; es giebt aber z. B. Aphiden, welche in einer Generation «*Läuse*» und «*Flieger*» aufweisen. Die generationswechselnden Cynipiden und Phytophthiren haben sich in ihrer Lebensweise eben *den Wirthen* ganz angepasst, oft nicht bloss für die Vegetations-, auch für die «*Ruhe-*» Perioden derselben. \*\*\*) —

*Die Gründe hingegen, warum ich die parthenogenetisirenden und die ihnen folgenden genetisirenden Individuen als einander gleichgestellte Generationen — nicht, wie nach der Anthagenesis, als blosse Entwicklungszustände — im Entwicklungsgang der Species betrachte, sind:*

Das Mass für die Höhe der Ausbildung ist nicht die *Sexualität*, sondern die *Gesammtorganisation*. Bei den Eichen-Cynipiden erreichen

---

\*) Kessler, Dr. H. F., «Ueber die Verwandlung der ungeflügelten Rebläuse in geflügelte» (in: Centralblatt für Bacteriologie und Parasitenkunde 1889, t. V., p. 301—313).

\*\*) Düsing, C., «Die Regulirung des Geschlechtsverhältnisses etc.» (Jena'sche Zeitschrift 1874, t. XVII).

\*\*\*) Die genetischen Eier brauchen nicht «*Winter-*», die parthenogenetischen Eier nicht «*Sommer-Eier*» zu sein. — Eine Anpassung zeigt sich in «*gestielten*» Eiern: bei Cynipiden, wo die Eier in die Nahrungsquellen kommen müssen, dient ein Stiel als Athemröhre, bei Phytophthiren, wo die parthenogenetischen Eier an Nahrungsquellen gelegt werden, zur Befestigung (die besonders Blattunterseiten bewohnenden Phytophthiren sind viviparthenogenetisirend).

die Protogetes und die Sexuales durch Larven/Puppen denselben Grad der Ausbildung: hier kann sicherlich nicht von einer Subordination der Protogetes die Rede sein. Bei gewissen Phytophthiren sind die geflügelten Mesogetes, welche nach der Anthogenese als «Legelarven» gelten, höher organisirt, als die ungeflügelten, vielleicht gar noch ohne «Rüssel» auftretenden Sexuales; wenn auch Göldi sagt, «die viviparen Individuen sind zu Gunsten einer potenzierten Vermehrungsfähigkeit parthenogenetisirend gewordene, hinsichtlich der übrigen Organsysteme vereinfachte ♀♀» \*), so bezieht sich diese Vereinfachung doch nur auf das «Genitalsystem».

Wie im Allgemeinen die parthenogenetisirenden Individuen bei Phytophthiren eine höhere, bei Eichen-Cynipiden eine gleich hohe Ausbildung, als die Sexuales, nehmen, so kann ihre Ausbildung in andern Fällen auch zurückbleiben. «Pädogenetisirende» Individuen unter Insekten sind durch den Kasaner Professor der Zoologie N. Wagner im Jahre 1861 bekannt geworden \*\*). Es sind sodann auch die Protogetes und die ungeflügelten Mesogetes der Phytophthiren schon als pädogenetisirend angesprochen worden, weil erst in den «Fliegern» Imagines auftreten sollen (die Ausbildung zu Fliegern muss aber nach meinen bei Chermes gemachten Beobachtungen und Untersuchungen als Hyper-Evolution betrachtet werden): nach Seidlitz sind nur Flieger ortho-(partheno-)genetisirend \*\*\*); Balbiani definirt die ungeflügelten Sexuparen als «geflügelte, bei denen «die geschlechtliche Reife» der Zeit der Metamorphose vorausgeeilt ist».

Die Vergleichung des durch mehrere Generationen führenden Entwicklungsganges bei Insekten mit dem Entwicklungsgange einer «Blüthenpflanze» muss in anderer Weise, als sie Lichtenstein zog, gemacht werden; ist doch in unserem Jahrhundert der entwicklungsgeschichtlichen Forschungen die biologische Thatsache erkannt worden, dass durch fast das ganze Pflanzenreich — auch bei Phanerogamen — ein Wechsel von agamen und sexuellen Generationen vorkommt. Es würde sich zum Beispiel die Vergleichung der Entwicklungsgänge einer ausdauernden Phytophthiren-Species, wie Rebenwurzel-Phylloxera [I], und einer ausdauernden Angiospermen-Species [II] so gestalten, wie sie in der Tabelle am Schluss angegeben ist.

---

\*) Göldi, «Aphormismen» (in: Mitth. schweiz. ent. Ges. t. VII, p. 158) — er sah allerdings in den «Herbstfliegern» ergänzungsbedürftige ♀♀.

\*\*) Leuckart, «Die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Cecidomyen-Larven» (in: Wiegmann's Archiv für Naturgeschichte 1865, t. XXXI).

\*\*\*) Seidlitz, «Parthenogenesis etc. im Thierreich» (1872).

Wie aus dieser Vergleichung — vide Schlusstabelle, «Sexuales» — hervorgeht, wird bei Angiospermen im Pollenschlauch eine die Eigameten-Liefer ergänzende Individualität angenommen; dies geschieht auf Grund von Kerntheilungen, wobei ein vegetativer Kern und generative Kerne entstehen. H. von Ihering sieht nun auch im «Ei» der Metazoen eine Individualität, weil der Kern der Ei-Gamete resp. Spore sich theilt und Kerne (manchmal mit Protoplasma, wie es Blochmann für Aphideneier nachwies) als «Richtungskörperchen» ausgestossen werden; diese «Richtungskörperchen» seien, wenn Weismann ihnen auch eine physiologische Bedeutung zuschreibe, abortive «Keime», in gewissen Fällen können alle Keime zur Entwicklung kommen (Polyembryonie bei *Praopus*\*). Nach Strasburger sind die «Richtungskörperchen» aber bloss Ausstossungen, ähnlich wie die Paranuclei bei pflanzlichen Sporen- (incl. Pollen-) Mutterzellen; die Erscheinung, dass nur ein Theil des Körpers zur Weiter-Entwicklung kommt, ist bei Organismen nichts Aussergewöhnliches (vide: Nemertines inermes — Echinodermata). Polyembryonie könnte hingegen dann auftreten, wenn ein Befruchtungskern sich theilt und eigen entwicklungsfähige Zellen — «Sporen» — entstehen, die Grundzellen zu bloss theoretisch nachweisbaren Protogetes würden, ein Verhältniss, wie es Gymnospermen aufweisen\*\*).

Wie der Begriff «Generationswechsel» durch Lichtenstein als *die Folge heteromorpher gleichgestellter Individuen einer Species*, durch Leuckart als *die Folge verschiedener Individuen im Entwicklungsgang einer Species* definirt wird, so besteht nach meiner *auf viele eigenen Beobachtungen gestützten Darlegung* bei Eichen-Cynipiden und Phytophthiren ein *eigentlicher Generationswechsel*, der nach der Annahme einer Anthogenesis ausgeschlossen wäre, weil die Individuen nicht einander gleichgestellt werden, ebenso nach der Annahme einer wahren Parthenogenesis, weil die Individuen nicht in *einen* Entwicklungsgang gehörten. Wenn der Generationswechsel Steenstrup (Metagenesis Häckel) im Thierreich bisher nur für *Specien mit primär agamen Individuen* anerkannt wurde, ist er nach meiner vorstehenden Erörterung auch für *Specien mit apogam gewordenen, sekundär agamen Individuen* vorhanden. Frühere Sexualorgane dienen nur noch als Behälter

---

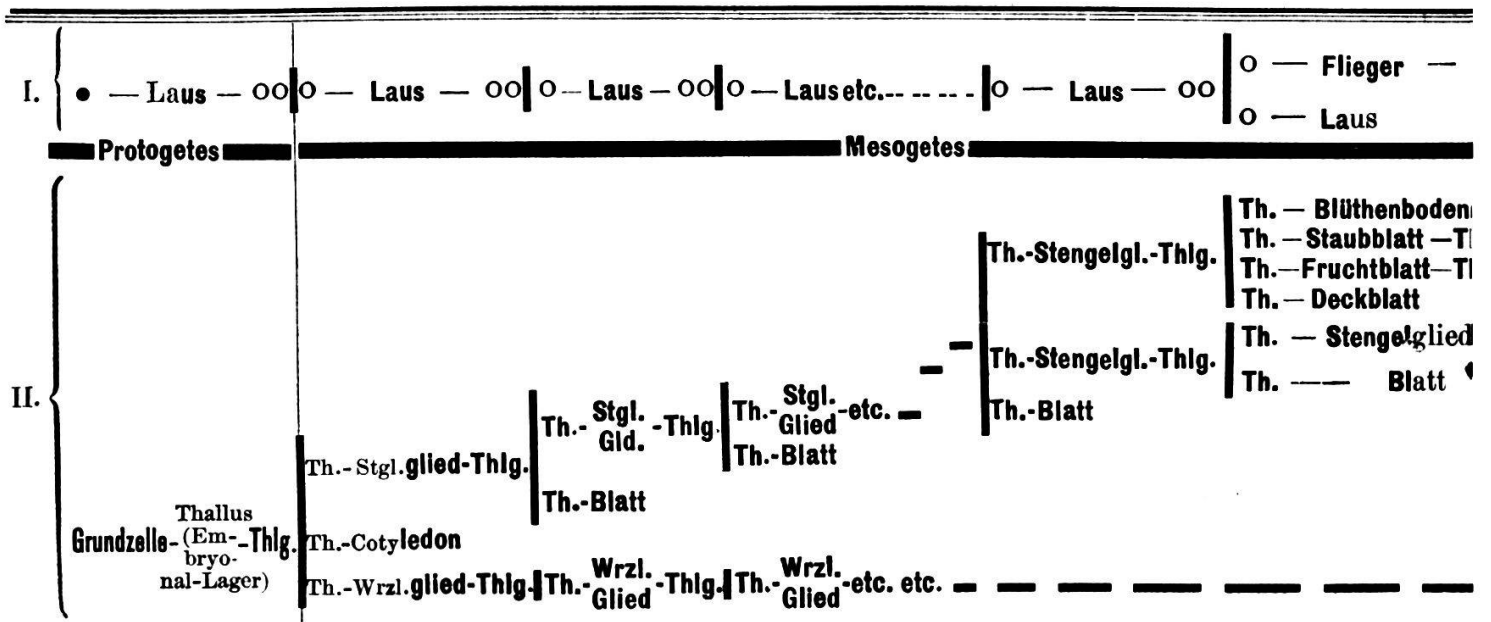
\*) v. Ihering, Dr. H., «Ueber «Generationswechsel» bei Säugethieren» (in: Biol. Centralblatt 1886/87, t. VI, p. 532).

\*\*) Die Temnogenesis (v. Ihering) erhält hienach eine Einschränkung — im Thierreich ist Polyembryonie durch Kleinenberg bei *Lumbricus trapezoides* und durch v. Ihering bei den Gürtelthieren *Praopus* bekannt geworden.

für die selbständig werdenden Wuchstheile, wo dieselben noch mit Nahrungsmaterial versorgt werden können; dass auch frühere «♂-liche» Sexualorgane Behälter für Zellen mit vegetativen Kernen, die eine selbständige Entwicklung aufnehmen können, sind, beweisen die sogenannten «Spermatien» bei Lichenes, welchen auch die Mikrosporen bei höheren Pflanzen analog zu stellen sind. Würden die Existenzbedingungen für solche Specien ununterbrochen günstig sein, so würde der Generationswechsel aufgehoben und diese Specien sich nur noch in Mesogetes fortentwickeln, ähnlich wie höhere Pilze nur in Mesogetes bekannt sind. [Vergleiche die auf meine Untersuchungen bei Chermes abietis L. vom Jahre 1891 sich stützende Darlegung der Anpassung von Phytophthiren an die Nahrungsverhältnisse.]

Zur Vergleichung der Ansichten von Leuckart und Lichtenstein mit den hier niedergelegten Ergebnissen meiner Forschungen und Deduktionen möge folgende bildliche Darstellung dienen.

Nach Leuckart, der den Entwicklungsgang bei Insekten mit jedem Individuum abschliesst, bilden die Entwicklungsgänge bei sogenannten «generationswechselnden Specien» eine aufsteigende unterbrochene Linie: z. B.

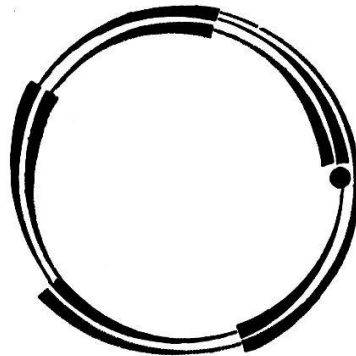


Nach Lichtenstein, der den Entwicklungsgang mit Sexuales abschliesst, bildet die Entwicklung der einander folgenden verschiedenen «Individuen» eine aufsteigende fortlaufende Linie: z. B.



Nach meiner Darlegung, wonach je ein Entwicklungsgang mit dem genetischen Ei abschliesst, gleicht er bei generationswechselnden Insekten dem unterbrochenen Umgang einer aufsteigenden Spirale, sodass der Ausgangspunkt jeweilen über dem Anfangspunkt eines Umgangs als genetisches Ei zu stehen kommt; bei «ausdauernden» Entwicklungsgängen bilden sich von dieser Hauptspirale aus durch Abzweigungen Zwischenspirale, diese Abzweigungen überspringen zunächst das genetische Ei, um nach dem vollen Umgang wieder mit dem genetischen Ei einzulaufen (auch von diesen Zwischenspiralgängen können wieder Abzweigungen in gleicher Weise stattfinden): z. B.

— — — — — = Hauptspiralgang  
 . . . . . = Zwischenspiralgang



Kleines ○ — primitives ♂ — Spermatozoid Grosses ○ — primitives ♀ — Ei-Gamete	● — Laus — ○○	○ — Laus — ○○   ○ — Laus. Laus — ○○   ○ — Laus.
<b>Sexuales</b>	<b>Protogetes</b>	<b>Mesogetes</b>
Mikrospore - Pollenschlauch m. gener. Kern Makrospore - Prothallium - Ei-Gamete	Grundzelle — (Embryonal-Lager) — Thlg.	Th. - Stengelglied - Thlg.   Th. — Stengelglied Th. — Cotyledon   Th. — Blatt Th. - Wurzelglied - Thlg.   Th. — Wurzelglied Stengelglied - Thlg.   Th. — Stengelglied Blatt   Th. — Blatt
		Th. - Wurzelglied - Th.   Th. Wurzelglied