

Untersuchungen zur Morphenfolge von *Pemphigus spirothecae* PASS. 1860 : Homoptera, Aphidoidea

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

Objektyp: **Article**

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

Band (Jahr): **58 (1968-1969)**

Heft 1

PDF erstellt am: **21.07.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-309146>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern. Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

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

Untersuchungen zur Morphenfolge von *Pemphigus spirothecae* PASS. 1860 (Homoptera, Aphidoidea)

VON GEROLF LAMPEL

Zoologisches Institut der Universität Freiburg, Schweiz

Die europäisch-nordafrikanische Pappelblattlaus *Pemphigus spirothecae* ist eine Bewohnerin von Blattstieldrehgallen vor allem an *Populus pyramidalis* SALISB. Die Gallbildung wird in Mitteleuropa Anfang Mai durch den Stich der Fundatrix-Erstlarve angeregt, die aus dem vom Sexualis-Weibchen abgelegten Winterei ausgeschlüpft ist. Sowohl die Fundatrix als auch ihre Nachkommen leben in dieser Galle. Nur die adulten, geflügelten Sexuparae verlassen sie im Herbst, um in Rindenritzen des Pappelstammes die Tiere der bisexuellen Generation abzusetzen.

Da alle Angehörigen der von einer Fundatrix ausgehenden Linie in ein- und derselben Galle leben, wo sie im Sommer und Herbst dichtgedrängt nebeneinandersitzen, ist die Abklärung der Morphen- und Generationenfolge sehr schwierig. Erste Untersuchungen verdanken wir KESSLER (1881), und dieser entdeckte bereits, daß zwischen Fundatrix und Sexupara eine flügellose Morphe, die Virgo, eingeschaltet ist (Abb. 1 und 2). Auch WITLACZIL (1884), TÓTH (1939) und LAMPEL (1960) bestätigten dies. Die Angabe bei TULLGREN (1909), BÖRNER und SCHILDER (1932), WEBER (1935) und BÖRNER (1949), daß *Pemphigus spirothecae* nur drei Morphen pro Jahr aufweist, entspricht nicht den Tatsachen¹.

¹ TULLGRENS Behauptung, daß Weibchen mit 6-gliedrigen Antennen «nichts anderes als ein praenymphales Stadium des geflügelten Weibchens (das heißt der Sexupara) repräsentieren», läßt sich leicht widerlegen, da echte Pränympfen der Sexupara-Morphe von *Pemphigus spirothecae*, d. h. Larven des dritten Stadiums, sich (bei etwa gleicher Körperlänge mit der Virgo-Imago) durch bereits deutlich zu erkennende Flügelscheiden auszeichnen (LAMPEL 1960; vgl. ferner die Definition der Pränymphe bei LAMPEL 1968). Auch durch die Analyse der Embryonenzahl ist eine eindeutige Trennung von Virgo-Imagines und Sexupara-Larven zu ermöglichen.

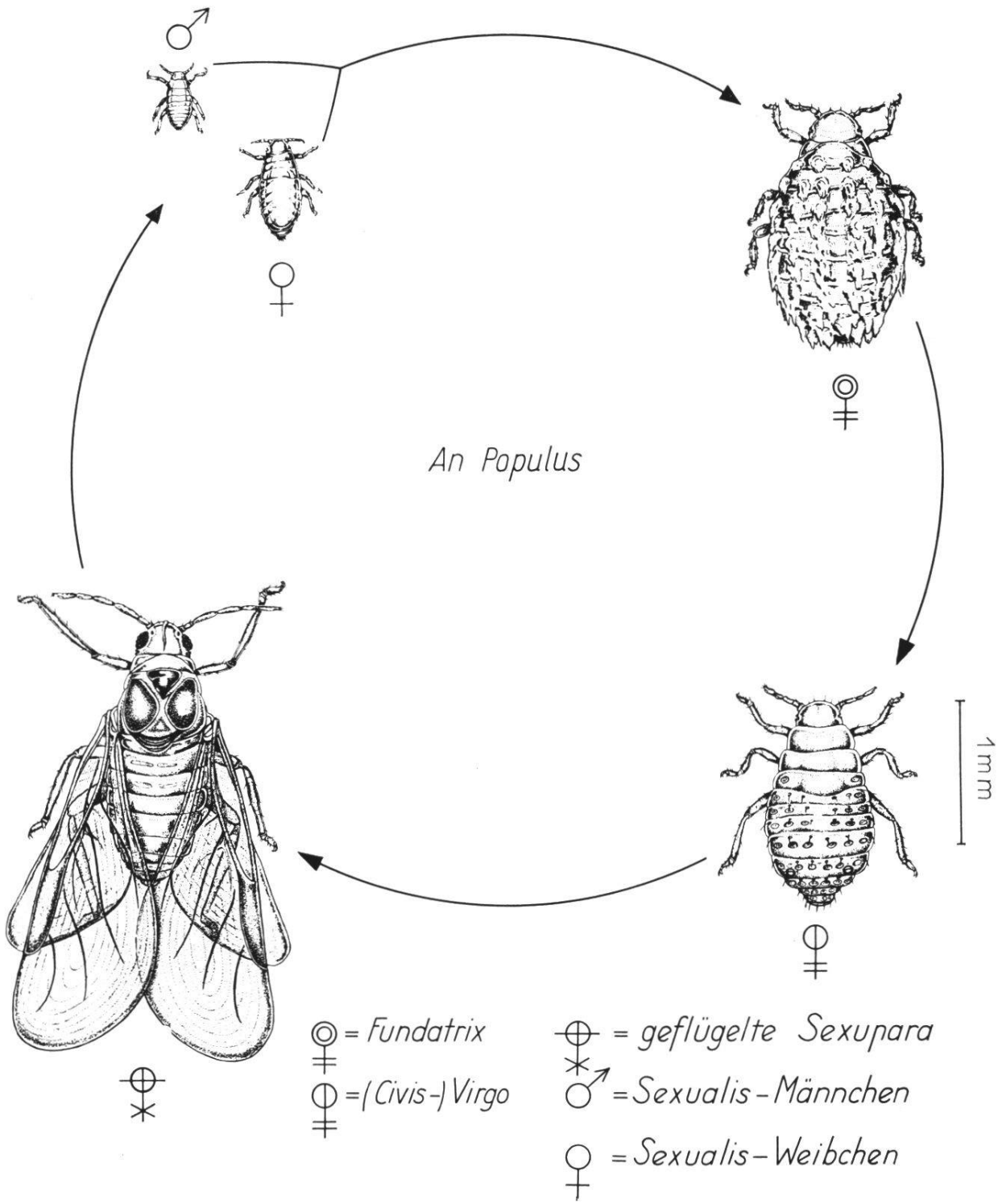
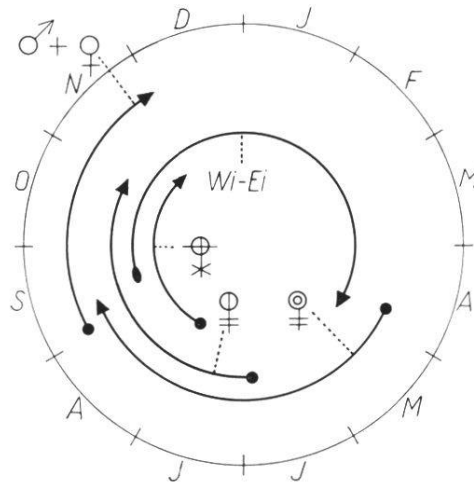


Abb. 1: Die Morphenfolge von *Pemphigus spirothecae* PASS. 1860, der Späten Blattstieldrehgallen-Pappelblattlaus oder Spiralgallenlaus in natürlicher Darstellung.

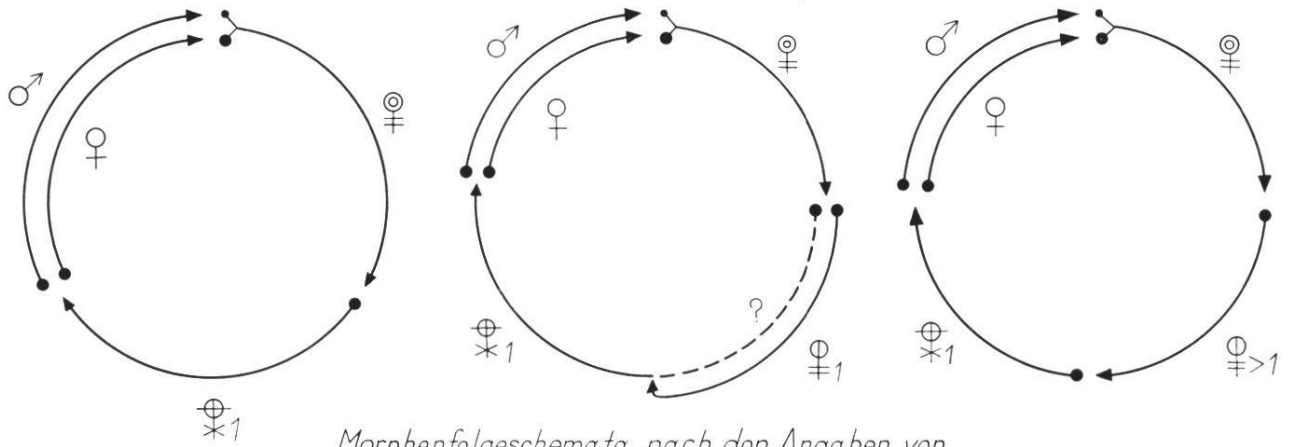
Trotzdem blieb die Frage über die genaue Morphenfolge noch offen, d. h. die Frage, ob der Zyklus von *Pemphigus spirothecae* starr fixiert ist oder ob Abweichungen vorkommen können (vgl. auch LAMPEL 1968). Ich habe mich in den letzten Jahren eingehend mit diesem Pro-

Pemphigus spirothecae
PASS. 1860

Vor allem an
Populus pyramidalis
SALISB.



Zeitschema für Mitteleuropa



Morphenfolgeschemata nach den Angaben von

TULLGREN (1909),
BÖRNER u. SCHILDER (1932),
WEBER (1935) und
BÖRNER (1949)

BÖRNER u. HEINZE (1957)

KESSLER (1881),
WITLACZIL (1884),
BLOCHMANN (1889),
ROSS (1932),
TÓTH (1939),
SILVESTRI (1939) und
LAMPEL (1960, 1968)

Abb. 2: Die Morphenfolge von *Pemphigus spirothecae* PASS. 1860 in schematischen Darstellungen nach den Ansichten verschiedener Autoren sowie Zeitschema für Mitteleuropa nach den Untersuchungen des Verfassers. Erklärung der Zeichen siehe Abb. 1.

blem befaßt, und zwar vor allem deswegen, weil BÖRNER und HEINZE (1957) schreiben, daß ein Teil der direkten Nachkommen der Fundatrix flügellos bleibt (das heißt zu Virgines wird), die spätgeborenen sich aber zu sexuparen Geflügelten entwickeln. Eine Arbeit BÖRNERs, auf der diese Angabe beruht, ist nach HEINZE (in litt.) nicht bekannt; da

die Fundatrix aber sehr lange lebt (ich fand Fundatrix-Imagines noch am 10. September, vgl. Abb. 2), bestünde immerhin die Möglichkeit, daß sie im Spätsommer, eventuell angeregt durch Außeneinflüsse wie Photoperiode, Temperatur oder Ernährung, zur Produktion von Sexuparae übergeht.

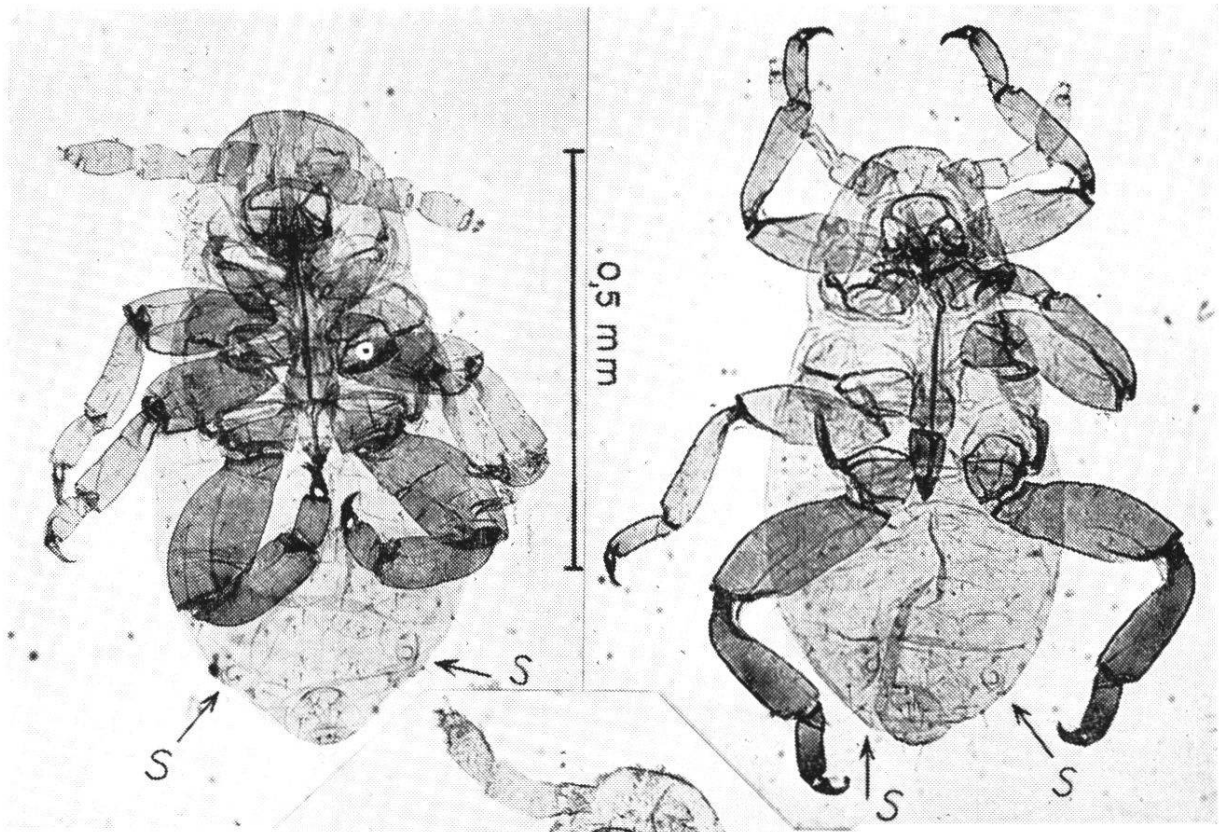
Die Nachprüfung dieser Frage ist sehr schwierig, da man die Fundatrix unter natürlichen Bedingungen nicht isolieren kann: Erstens ist das Entfernen ihrer Nachkommen aus der Galle unmöglich, ohne letztere zu beschädigen, zweitens saugen weder die Fundatrix noch eine andere Morphe irgendwo außerhalb der Galle an der Pappel. Die künstliche Ernährung, die bei *Aphididae* heute bereits mit gutem Erfolg angewandt wird, gelang bei *Pemphigidae* noch nicht, und selbst wenn sie gelänge, wüßte man nicht, ob die dann erzielten Ergebnisse die gleichen wären wie unter natürlichen Bedingungen. Ich habe deshalb vorläufig erst einmal versucht, durch rein morphologische und histologisch-embryologische Untersuchungen einige Informationen über die Morphen- und Generationenfolge von *Pemphigus spirothecae* zu erhalten.

1. Morphologische Untersuchungen

Da sich bereits die Virgo-Erstlarven von den Sexupara-Erstlarven unterscheiden lassen, und zwar vor allem durch das Vorhandensein von Siphonenresten bei den ersteren und durch das Fehlen bei den letzteren (LAMPEL 1960), habe ich in regelmäßigen Abständen Fundatrices aus Gallen entnommen und in Glastuben einige Tage gehalten, in denen sie auch Junge absetzten. Die Untersuchung der Jungen ergab, daß niemals solche ohne Siphonenreste darunter waren.

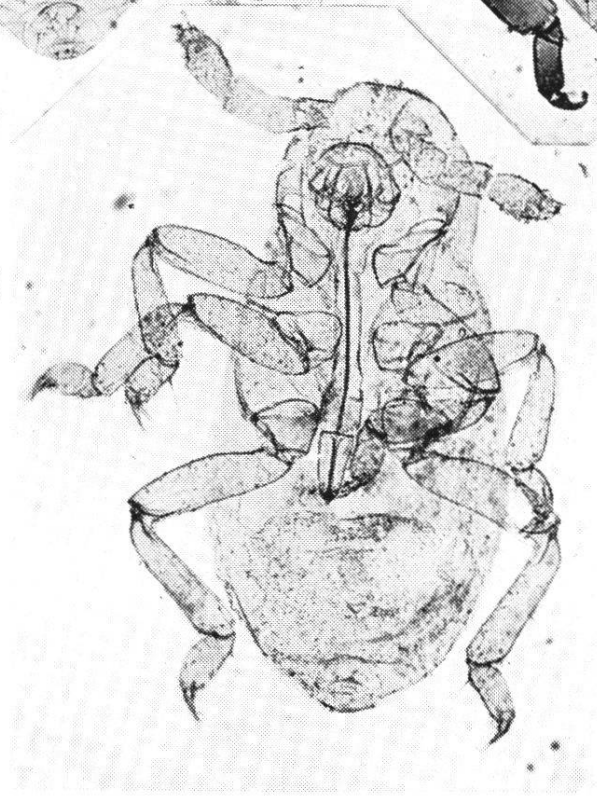
Insgesamt wurden zwischen 18. Juli und 13. September 135 Erstlarven erhalten, wobei auch im Spätsommer, das heißt ab 16. August (60 Erstlarven), keine Abweichung vom allgemeinen Verhalten auftrat. Abbildung 3 zeigt oben zwei Larven, die von Fundatrices abgesetzt wurden, links am 19. 7., rechts am 11. 9. Beide besitzen deutliche Siphonenreste. Die untere Larve wurde von einer Virgo geboren (am 20. 9.). Ihr fehlen Siphonenreste, das heißt sie ist eine Sexupara-Junglarve.

Eine Überraschung erlebte ich bei der Durchsicht der Nachkommen



♀ - L₁ 19. 7.
 (Tochter einer ♀)

♀ - L₁ 11. 9.
 (Tochter einer ♀)



♀ - L₁ 20. 9.
 (Tochter einer ♀)

Abb. 3: Oben: Von Fundatrices abgesetzte Erstlarven mit Siphonenresten (S) (Virgo-Erstlarven).
 Unten: Von einer Virgo abgesetzte Erstlarve ohne Siphonenreste (Sexupara-Erstlarve).
 Erklärung der Zeichen siehe Abb. 1.

einer zur Gewinnung von Sexupara-Junglarven angesetzten Serie von Virgines insofern, als von 23 Junglarven 3 Siphonenreste aufwiesen! Ich schließe daraus, daß die Virgo-Morphe nicht nur aus einer Generation besteht, womit die Angabe WITLACZILS (1884), daß sie sich «im Laufe des Sommers mehrmals erneuert», eine nachweisbare Stütze erhält und die Ablehnung des WITLACZILSchen Befundes durch TÓTH (1939) doch wieder in Zweifel gestellt wird. Auch gewisse embryologische Gegebenheiten (siehe Abschnitt 2) scheinen meine Annahme, daß sich die Virgo-Morphe selbst erneuern kann, zu bestätigen.

2. Embryologisch-histologische Untersuchungen

1959 fand ich, daß junge Sexualis-Embryonen sich bereits in der Großmutter, das heißt der Virgo, daran erkennen lassen, daß von den acht Embryonen in der Sexupara die dem Kopf zu gelegenen vorderen zwei stets größer und weiter entwickelt sind als die hinteren sechs. Schon TÓTH (1938) hatte entdeckt, daß die beiden vorderen Embryonen in der Sexupara zu Männchen werden, die hinteren zu Weibchen. Wenn nun die Fundatrix im Spätsommer wirklich Sexuparae gebiert, wie dies BÖRNER und HEINZE behaupten, müßten schon vor der Geburt die Sexualis-Embryonen in denselben kenntlich sein.

Ich habe deshalb eine große Menge Fundatrices histologisch untersucht, und zwar einmal Normalserien, das heißt Tiere, die ich unmittelbar nach Entnahme aus den Gallen fixiert habe und die ich in Frühsommertiere (5.7. – 14.8.) und Spätsommertiere (19.8. – 10.9.) gliedern möchte, und zum anderen «Kältetiere», die ich vor dem Fixieren 1–18 Tage ohne oder 12–16 Tage mit Nahrung (an abgeschnittenen, gallenbesetzten Zweigen) bei $6 \pm 2^{\circ}$ C hielt.

Um das Ergebnis gleich vorweg zu nehmen: Auch hier konnte ich (wie bei den morphologischen Untersuchungen) niemals Hinweise dafür finden, daß in den Fundatrices Sexupara-Embryonen vorhanden waren. Tabelle 1 zeigt die Untersuchungsergebnisse der Normalserien. Es wurden 52 Eiröhrenfolgen in Tochterembryonen aus Frühsommertieren und 24 aus Spätsommertieren der Fundatrix untersucht. Niemals konnte ein deutlicher Größenunterschied zwischen den Enkelembryonen im vorderen Eiröhrenpaar und denen in den hinteren Ovariolen (von denen in 21 Fällen sogar 4 statt nur 3 pro Seite auftraten) fest-

gestellt werden. Und was die Entwicklungshöhe anbetrifft, so ist zu sagen, daß dieselbe von vorn nach hinten mehr oder minder kontinuierlich abfiel.

Die Eiröhren wurden in den Tochterembryonen der Fundatrix in 8 verschiedenen Stadien angetroffen (Abb. 4):

- 1 = Ovariole nur mit Endfach, aus dem noch kein Ei abgegeben wurde.
- 2 = Ovariole mit sich bildendem, aber noch nicht deutlich abgetrenntem Eifach.
- 3 = Junges Einzellstadium enthaltend.
- 4 = Älteres Einzellstadium (nach der Reifeteilung) enthaltend.
- 5 = Zweizellstadium enthaltend.
- 6 = Vierzellstadium enthaltend.
- 7 = Achtzellstadium enthaltend.
- 8 = Jüngere oder ältere Blastula (ab 16-Zellstadium), ohne oder bereits mit Dotterkern, enthaltend.

Darüber hinaus gab es auch Ovariolen, die bereits 2 ($5 \times$, $6 \times$, $7 \times$, $8 \times$) oder gar 3 ($8 \times \times$) Eifächer (inklusive sich gerade bildende) beziehungsweise Embryonen besaßen. Zur Vereinfachung der mathematischen Berechnungen (siehe unten) wurden in solchen Eiröhren nur die jeweils ältesten Stadien betrachtet.

Tabelle 1 zeigt deutlich den kontinuierlichen Abfall der Entwicklungshöhe der Enkelembryonen der Fundatrix von der 1. bis zur 4. beziehungsweise 5. Eiröhre. Die Unterschiede in den Mittelwerten zwischen Frühsommertieren und Spätsommertieren sind mathematisch-statistisch nicht zu sichern, so daß man von Gleichheit sprechen kann. Auch die Kältetiere mit 73 untersuchten Eiröhrenfolgen in Fundatrix-Tochterembryonen (Tabelle 2) ergaben keinerlei statistisch zu sichernde Abweichungen. Die Stadienunterschiede $1,8 - 1,6 - 0,7 - 0,5$ gelten für die 76 Eiröhrenfolgen aus den Normalserien genau so wie für alle 149 untersuchten Fälle. Abbildung 5 zeigt zwei Eiröhrenfolgen in natürlicher Darstellung: $4 - 2 - 1 - 1$ und $6 - 4 - 3 - 1$.

Zum Vergleich sehen wir in Tabelle 3 und Abbildung 6 die Verhältnisse in Sexupara-Embryonen aus Virgines. Man beachte in Abb. 6 die deutlichen Größenunterschiede zwischen Männchen- und Weibchen-Embryonen gleichen Stadiums, ferner die Tatsache, daß die Männchen-Embryonen noch in der Großmutter bis zur Invagination kommen, während die Weibchen-Embryonen hier höchstens das Blastula-

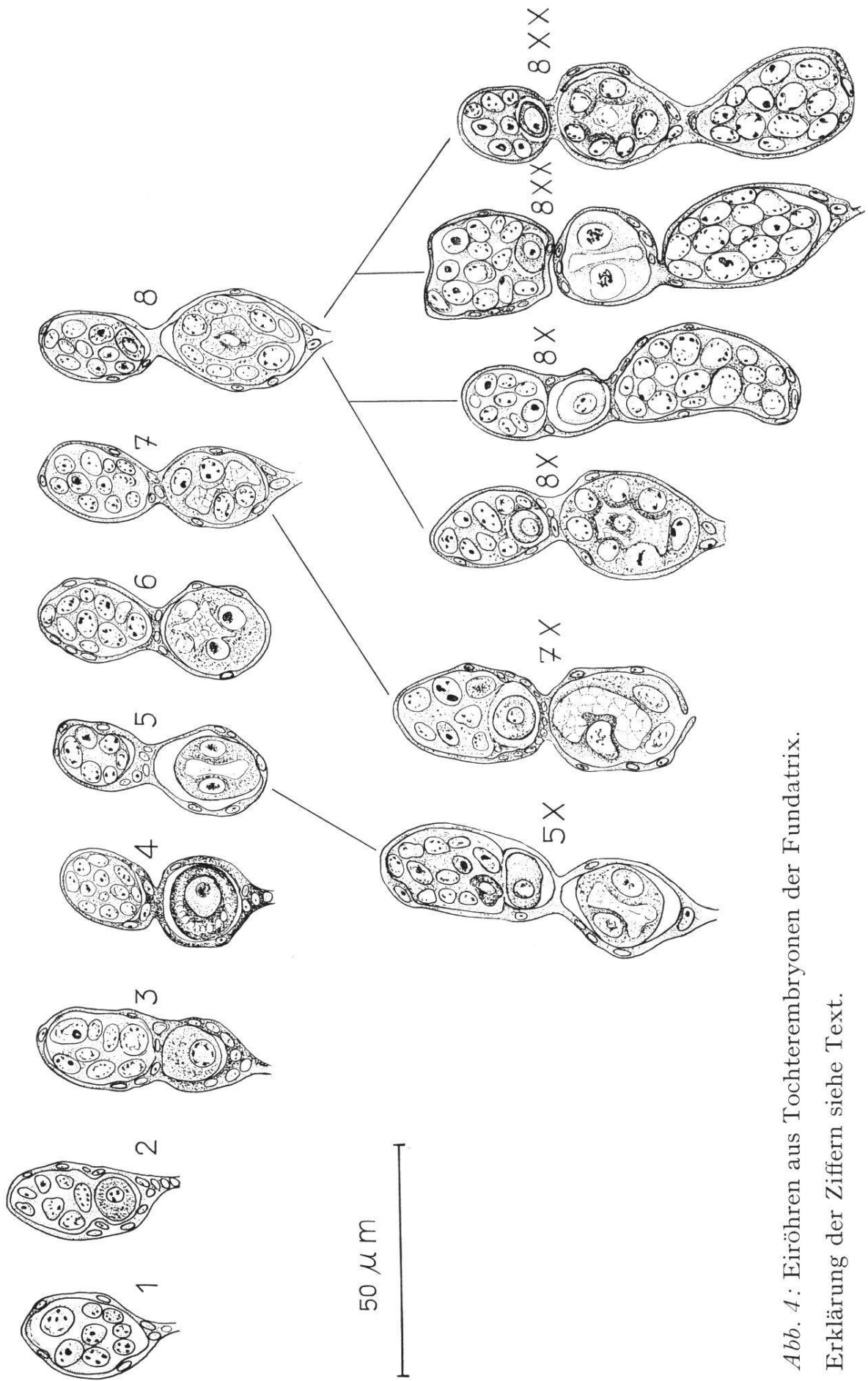


Abb. 4: Eiröhren aus Tochterembryonen der Fundatrix.
Erklärung der Ziffern siehe Text.

Normalserie Fundatrix
Frühsommertiere (5.7. - 14.8.)

ER 1	ER 2	ER 3	ER 4	ER 5	n
8XX	8X	8X	8	6	1
8XX	8X	7X	3	2	1
8	8	6	6	-	2
8X	8X	5	4	2	1
8X	8	3	2	-	1
8X	7X	6	2	-	1
8X	6	4	3	2	1
8X	6	4	3	-	1
8	6	4	2	-	1
8	6	3	1	1	1
8	5	4	2	-	1
8	4	3	2	-	1
8	4	3	1	-	1
8	4	2	2	1	1
8	4	1	1	-	2
8	3	2	2	1	1
7X	5	3	2	-	1
7X	4	3	3	-	1
7	4	3	2	1	1
7	4	2	1	-	1
7	4	1	1	-	1
7	3	2	1	-	1
6	5	3	3	-	1
6	4	2	2	2	1
6	3	1	1	-	1
6	2	2	1	-	1
5X	3	3	1	-	1
5	3	1	1	1	1
5	2	2	2	-	1
5	2	1	1	1	1
5	2	1	1	-	1
4	3	3	2	2	1
4	3	3	2	1	1
4	3	2	1	-	2
4	3	1	1	-	2
4	2	2	1	-	2
4	2	1	1	-	2
4	2	1	1	-	2
3	3	1	1	1	2
3	2	1	1	1	1
3	2	1	1	-	1
3	2	1	1	-	1
<u>6</u>	<u>2</u>	<u>1</u>	<u>1</u>	<u>-</u>	<u>6</u>
∅	1,9	1,6	0,7	0,7	52
F					

Normalserie Fundatrix
Spätsommertiere (19.8. - 10.9.)

ER 1	ER 2	ER 3	ER 4	ER 5	n
8	8	3	1	-	1
8X	7	3	1	-	1
8X	4	3	2	2	1
8	4	2	2	-	1
7	3	1	1	1	1
6	4	3	2	2	1
6	3	2	1	1	1
5	4	3	2	-	1
5	4	2	1	1	1
5	3	2	1	-	1
5	3	1	1	-	1
4	3	3	1	-	3
4	3	2	1	1	1
4	3	1	1	-	1
4	2	1	1	-	1
4	2	1	1	-	1
3	3	1	1	1	1
3	3	1	1	1	1
3	2	1	1	-	1
<u>3</u>	<u>2</u>	<u>1</u>	<u>1</u>	<u>-</u>	<u>6</u>
∅	1,5	1,4	0,7	0,0	24
S					

∅ F+S 1,8 1,6 0,7 0,5

Tabelle 1: Übersicht über die Sequenz der Entwicklungsstadien der Fundatrix-Enkel, solange sich ihre Mütter selbst noch im Embryonalzustand befinden; Normalserien.

Die Entwicklungsstadien tragen die Ziffern 1–8. Erklärung siehe Text.

n = Zahl der untersuchten Eiröhrenfolgen in Fundatrix-Tochterembryonen.

Die Zahlen unter den Klammern sind Durchschnittswerte für den Abfall der Entwicklungshöhe der Fundatrix-Enkel in jeweils 2 aufeinanderfolgenden Eiröhren (ER). ER 1 = vorderste, ER 5 = hinterste Eiröhre.

K ä l t e s e r i e Fundatrix

Ohne Nahrung

ER 1	ER 2	ER 3	ER 4	ER 5	n
8X	8	3	2	1	1 S
8X	8	3	1	-	1 F
8X	8	2	1	1	1 F
8	8	2	1	-	1 S
8X	7	7	2	-	1 F
8X	7	5	3	-	1 F
8X	7	4	3	-	1 F
8	7	3	3	-	1 S
8X	7	3	2	1	1 S
8	6	4	3	1	1 S
8	4	2	2	1	1 S
8	4	2	1	-	1 S
8X	3	2	2	-	1 S
8	3	2	1	1	1 S
8	3	2	1	-	1 F
8	3	1	1	-	1 S
7	4	3	3	1	1 S
7	4	3	1	1	1 S
7	3	2	1	1	1 S
7	3	2	1	-	2 1F, 1S
6	6	3	1	1	1 S
6	3	1	1	-	2 S
5	3	1	1	1	1 S
5	3	1	1	-	1 S
4	5	2	1	-	1 S
4	3	3	1	-	1 S
4	3	2	2	-	1 S
4	3	2	1	-	1 S
4	3	1	1	-	1 S
4	2	1	1	-	2 S
3	3	3	2	-	1 S
3	3	1	1	-	1 S
3	2	2	1	-	2 S
3	2	1	1	1	1 S
3	2	1	1	-	5 2F, 3S
2	2	1	1	-	2 F
\emptyset 1,8 1,8 0,7 0,6					45

K ä l t e s e r i e Fundatrix

Mit Nahrung

ER 1	ER 2	ER 3	ER 4	ER 5	n
8X	8	8	2	1	1 F
8X	7X	6X	3	-	1 F
8	7	2	1	-	1 S
8X	5	3	2	1	1 F
8X	4	3	3	2	1 S
8	4	3	1	-	1 F
8	3	2	1	-	1 S
7	5	3	2	1	1 F
7	3	2	1	-	1 S
6	4	3	2	2	1 S
6	4	3	2	-	1 F
6	3	3	3	-	1 F
6	3	2	1	-	1 S
6	2	1	1	-	1 F
5	3	2	1	-	1 F
4	3	1	1	1	1 S
4	3	1	1	-	1 F
4	2	1	1	-	1 S
3	3	1	1	-	1 S
3	3	1	1	-	1 S
3	2	1	1	1	1 F
3	2	1	1	-	7 S
2	2	1	1	1	1 S
\emptyset 1,9 1,3 0,7 0,5					28
\emptyset 0+M N 1,8 1,6 0,7 0,6					

Tabelle 2: Übersicht über die Sequenz der Entwicklungsstadien der Fundatrix-Enkel, solange sich ihre Mütter selbst noch im Embryonalzustand befinden; Kälteserien.

- F = Frühsommertiere der Fundatrix
 - Ohne Nahrung, fixiert zwischen 20.7. und 14.8. (jeweiliges Versuchsende)
 - Mit Nahrung, fixiert 28.7. (Versuchsende)

- S = Spätsommertiere der Fundatrix
 - Ohne Nahrung, fixiert zwischen 24.8. und 18.9. (jeweiliges Versuchsende)
 - Mit Nahrung, fixiert zwischen 30.8. und 23.9. (jeweiliges Versuchsende)

Weitere Erklärungen siehe Legende zu Tabelle 1 und Text.

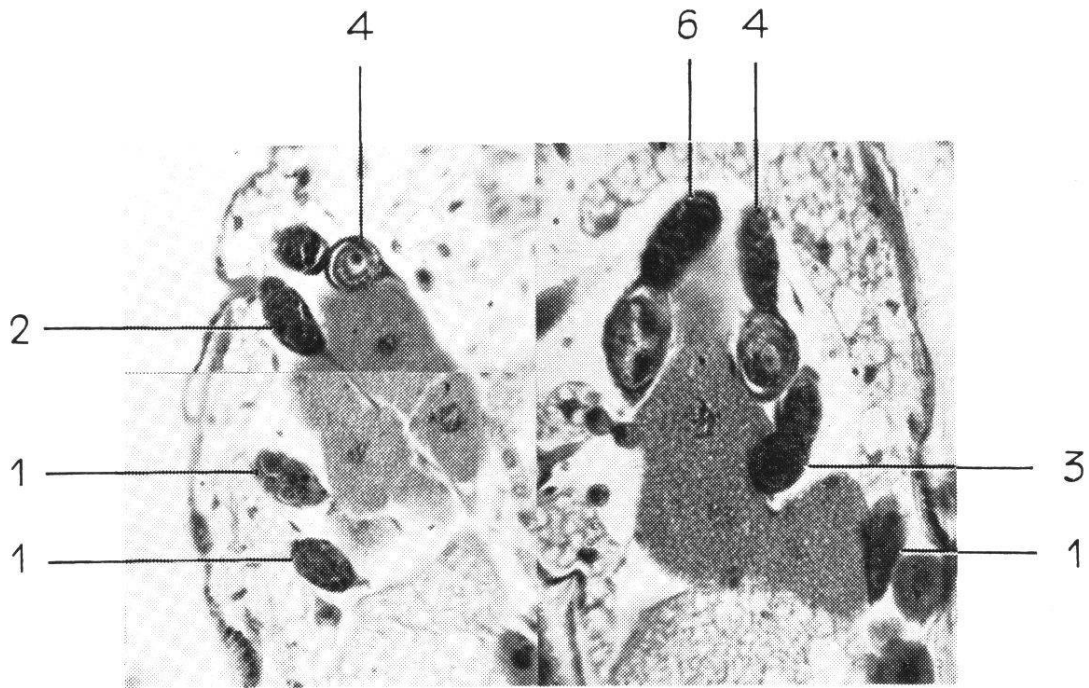


Abb. 5: Zwei Eiröhrenfolgen in Tochterembryonen der Fundatrix, links 4 – 2 – 1 – 1, rechts 6 – 4 – 3 – 1. Erklärung der Ziffern siehe Text.

N o r m a l s e r i e Virgo

ER 1	ER 2	ER 3	ER 4	n	ER 1	ER 2	ER 3	ER 4	n
13	9	9	8	1	9	7	7	6	1
13	9	8	8	1	9	6	6	4	2
12	8X	8	8	2	9	4	3	3	1
12	8	8	8	1	9	3	3	3	1
11	9	8	8	1	8	4	4	3	1
11	8X	8X	8	1	8	3	3	3	1
11	8X	8	8	2	8	3	3	2	2
11	8	8	8	11	8	3	2	2	1
11	8	8	7	1	8	2	1	1	2
11	7	7	7	1	8	1	1	1	2
11	7	5	5	1	7	3	2	2	2
11	7	5	4	1	7	2	1	1	1
11	6	6	4	1	7	1	1	1	2
10	8	8	7	1	6	2	1	1	1
10	8	7	7	1	6	1	1	1	1
10	6	5	5	1	5	2	1	1	1
10	6	5	3	1	5	1	1	1	2
10	5	5	5	1	4	1	1	1	2
10	5	4	4	1	3	1	1	1	2
10	3	3	2	1	2	1	1	1	2
9	8	8	5	1	2	1	1	1	1
					$\bar{\emptyset}$ 3,9	0,3	0,3		62

Tabelle 3: Übersicht über die Sequenz der Entwicklungsstadien der Sexuales, solange sich ihre Mütter, die Sexuparae, selbst noch im Embryonalzustand befinden.

Die Entwicklungsstadien tragen die Ziffern 1–13. Erklärung siehe Text.

n = Zahl der untersuchten Eiröhrenfolgen in Sexupara-Embryonen.

Die Zahlen unter den Klammern sind Durchschnittswerte für den Abfall der Entwicklungshöhe der Virgo-Enkel in jeweils 2 aufeinanderfolgenden Eiröhren (ER). ER 1 = vorderste, männchenproduzierende Eiröhre, ER 2 – 4 = hintere, weibchenproduzierende Eiröhren.



Abb. 6: Eiröhren aus Sexupara-Embryonen.
 Erklärung der Ziffern siehe Text.
 Dok = Dotterkern, Myk = primärer Mycetomkern,
 Ug = Urgeschlechtszellen (Ursamenzellen).

Stadium erreichen. Die Bezeichnung der Ovariolen ist die gleiche wie bei den Eiröhren in den Tochterembryonen der Fundatrix (siehe Seite 62). Darüber hinaus sind noch folgende Stadien anzutreffen:

- 9 = Ovariole mit Embryo im Blastulastadium und deutlich erkennbarem primärem Mycetomkern (-en primären Mycetomkernen). Dies ist das letzte Stadium, welches die Ovariolen mit Weibchen-Embryonen erreichen ¹.
- 10 = Ovariole mit Embryo im Blastula-Stadium, in dessen Furchungshöhle die Urgeschlechtszellen (Ursamenzellen) einzuwandern beginnen.
- 11 = Ovariole mit Embryo (Blastula); dieser im fortgeschrittenen Stadium der Immigration der Urgeschlechtszellen.
- 12 = Ovariole mit Embryo in beginnender Gastrulation (Invagination).
- 13 = Ovariole mit Embryo in fortgeschrittener Gastrulation (Invagination).

Obwohl in jeder Ovariole der Sexupara nur ein Embryo erzeugt wird, konnte doch in fünf Fällen bei der vordersten weibchenerzeugenden Ovariole und in einem Fall bei der zweiten, mittleren weibchenerzeugenden Ovariole auch ein zweites Eifach (mit jungem Einzellstadium) entdeckt werden (8 ×). Vermutlich kommt dieses Ei nicht zur Entwicklung und dient wie der Inhalt des Endfachs ebenfalls der telotrophen Ernährung des ältesten Eies beziehungsweise Embryos.

Tabelle 3 zeigt das deutliche Vorseilen des Männchen-Embryos der Eiröhre 1 gegenüber den Weibchen-Embryonen der Eiröhren 2 bis 4, wie dies auch in Abb. 25 meiner Arbeit von 1959 zeichnerisch dargestellt ist. Es sind stets nur 4 Eiröhren jederseits vorhanden, und die Stadienunterschiede zwischen denselben betragen 3,9 – 0,3 – 0,3 von vorn nach hinten (Durchschnittsergebnis aus 62 Fällen).

Abbildung 7 zeigt schließlich noch die graphische Darstellung der Prüfung, ob die Sequenzen der Ei- beziehungsweise Embryonalstadien in den Ovariolen der Fundatrix-Tochterembryonen (Fall A) ² und der

¹ Nur in Ausnahmefällen werden die Weibchen-Embryonen bereits in der Großmutter mit Symbionten infiziert. Ich fand insgesamt 3 Virgines (am 10. 9. 1963, 19. und 20. 9. 1967), deren weibliche Enkelembryonen bereits Symbionten enthielten. Im Normalfall erfolgt die Infektion der Weibchen-Embryonen erst nach der Geburt ihrer Mütter, der Sexuparae.

² Für die Berechnungen wurden nur die Fundatrix-Enkelembryonen der Normalserien herangezogen.

Sexupara-Embryonen aus Virgines (Fall B) auch mathematisch-statistisch gesichert unterschiedlich sind. Das ist ein typisches Regressionsproblem. Zunächst wurden beide Fälle mit einem linearen Regressionsprogramm behandelt (für die Durchführung danke ich Herrn Dr. H. Kres, wiss. Mitarbeiter am Lehrstuhl für mathematische Statistik der Eidgenössischen Technischen Hochschule Zürich). Es ergaben sich als Regressionskoeffizienten für den Fall A $b = 0,5087$, für den Fall B $b = 1,7581$. Der Unterschied zwischen diesen beiden Koeffizienten wurde mit dem t-Test geprüft, wobei sich ein Wert von $t = 3,7913$ bei $n = 431$ ergab, das heißt, das Ergebnis ist gut gesichert. Die Prüfung des Stadienabfalls zwischen 1. und 2. Eiröhre allein ergab mit dem t-Test, daß die Verschiedenheit von Fall A und Fall B sogar sehr gut gesichert ist.

Obwohl auch bei linearer Behandlung des Falles B ein gutes Ergebnis erhalten wurde, erbrachte die zusätzlich durchgeführte F-Prüfung auf Linearität, daß diese den Daten nicht gut angepaßt ist und es besser wäre, ein Polynom 2. Grades (eine Parabel) anzupassen, wobei im kritischen Bereich (zwischen Eiröhre 1 und 2) die Parabel noch steiler verläuft als die Gerade.

Zum Abschluß des histologisch-embryologischen Teils ist noch zu erwähnen, daß in 3 Fällen die in Virgines enthaltenen Embryonen nicht Sexupara-, sondern Virgo-Embryonen waren: Es waren keine deutlichen Größenunterschiede zwischen den Enkelembryonen der vorderen und denen der hinteren Eiröhren zu erkennen, und die Sequenzen der Stadien der Enkelembryonen waren zweimal 4-3-2-1 und einmal 4-3-1-1, Sequenzen, die in Sexupara-Embryonen niemals vorkommen.

Um die beiden wichtigsten Ergebnisse meiner Untersuchungen nochmals zusammenzufassen, so steht ziemlich sicher fest, daß die Morphenfolge Fundatrix – Sexupara nicht existiert, daß sich aber unter Umständen die Virgines selbst erneuern können.

Durchschnittliche
Stadienunterschiede

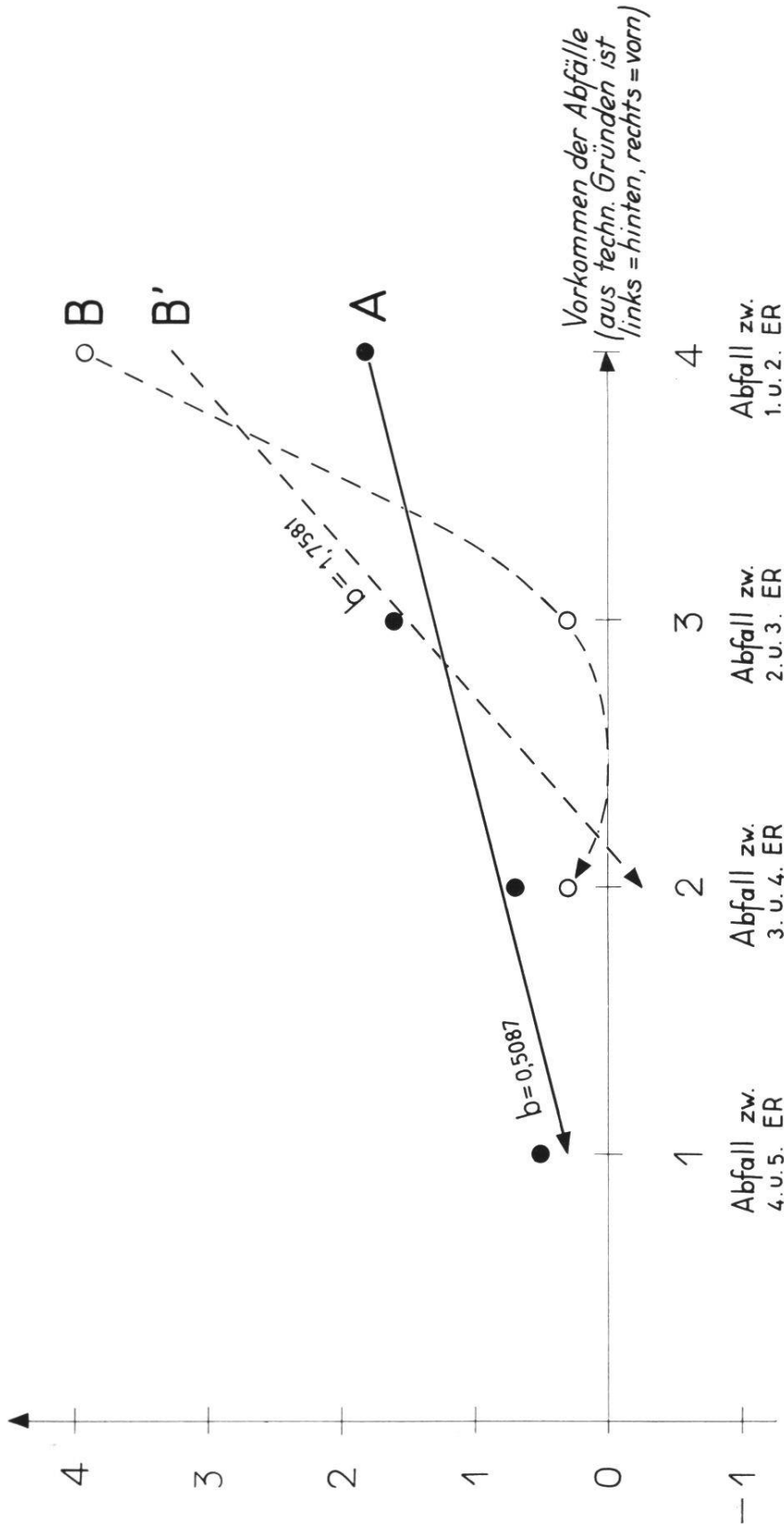


Abb. 7: Der unterschiedliche Abfall der Entwicklungshöhen der Enkelembryonen der Fundatrix und der Sexualis-Embryonen von der vordersten bis zur hintersten Ovariole (ER), solange ihre Mütter selbst noch Embryonen sind. Die eingetragenen Punkte stellen die Mittelwerte des Abfalls der Entwicklungshöhe zwischen je 2 Ovariolen dar, die sich aus den Tabellen 1 und 3 ergeben.

A = Sequenz der Entwicklungshöhen-Abfälle der Eier beziehungsweise Embryonen, welche zu Enkeln der Fundatrix werden.

B und B' = Sequenz der Entwicklungshöhen-Abfälle der Eier beziehungsweise Embryonen, welche zu Sexuales werden. Weiteres siehe Text.

ZUSAMMENFASSUNG

Im Verlaufe meiner Untersuchungen über die Morphenfolge der Pappelblattlaus *Pemphigus spirothecae* fand ich als Hauptresultat, daß es keine Abweichung von der Folge Fundatrix – Virgo – Sexupara – Sexuales gibt. Eine Direktfolge Fundatrix – Sexupara konnte ich niemals feststellen.

Ich habe die Fortpflanzung der sehr langlebigen Fundatrix (sie lebt von April/Mai bis September) die ganze Saison hindurch verfolgt und fand:

1. Die abgelegten Junglarven waren stets Virgines, was man am Vorhandensein von Siphonenresten auf ihren Abdomina erkennen konnte. Selbst im September konnte ich nie direkte Abkömmlinge der Fundatrix ohne Siphonenreste, das heißt Sexuparae, beobachten.

2. Auch die histologische Analyse der Eiröhren (Ovariolen) der in der Fundatrix vorhandenen Embryonen der nächsten Generation hat nie Hinweise auf das Vorkommen von Sexuales ergeben. Man kann sagen, daß sich diese Embryonen immer zu Virgines entwickeln und nie zu Sexuparae.

Die Sexuparae, welche vier Eiröhren auf jeder Seite enthalten, können bereits als Embryonen daran erkannt werden, daß in ihrer vordersten (dem Kopf zu gelegenen) Ovariole der Embryo (= der männliche Embryo) stets größer und weiter entwickelt ist als die Embryonen in den drei folgenden Eiröhren (= die weiblichen Embryonen). Im Gegensatz dazu ist der Unterschied zwischen der ersten Eiröhre und den folgenden in denjenigen Embryonen, die sich zu Virgines entwickeln, niemals so auffallend. Dies konnte ich auch statistisch beweisen.

Als Nebenresultat fand ich, daß die Virgo-Morphe nicht nur aus einer Generation besteht, sondern sich auch selbst erneuern kann.

SUMMARY

During my researches on the sequence of the morphs of the poplar-aphid *Pemphigus spirothecae* I found as main result, that there is no deviation from the sequence Fundatrix – Virgo – Sexupara – Sexuales. I could never detect a direct sequence Fundatrix – Sexupara.

I pursued the reproduction of the Fundatrix, which lives very long (from April/May till September), during the whole season and found:

1. The deposited larvae were always Virgines, because there were always tubercles (rests of siphons) on their abdomina. Even in September I could never observe direct descendants of the Fundatrix without tubercles, that means Sexuparae.

2. Also the histological analysis of the ovarian tubes in the embryos, which are to be found in the Fundatrix, never gave any indication of the presence of Sexuales. One can say that these embryos always develop into Virgines and never into Sexuparae.

The Sexuparae, which contain four ovarian tubes on each side, can be recognized already in the embryonic stage by the fact, that the embryo in their foremost ovarian tube (towards the head) (= the male embryo) is always bigger

and more developed than the embryos in the three following ovarian tubes (= the female embryos). On the contrary, the difference between the first ovarian tube and the following ones in those embryos, which develop into Virgines, is never so striking. This I could also prove statistically.

As accessory result I found, that the morph of the Virgo does not consist of only one generation, but that it can reproduce itself.

RÉSUMÉ

Dans mes recherches sur la séquence des morphes chez le puceron du peuplier *Pemphigus spirothecae* j'ai trouvé comme résultat principal, qu'il n'y a pas de déviation de la séquence Fundatrix – Virgo – Sexupara – Sexuales. Je n'ai jamais pu constater une séquence directe Fundatrix (fondatrice) – Sexupara (sexupare).

J'ai suivi la reproduction de la fondatrice, qui vit très longtemps (depuis avril/mai jusqu'en septembre), pendant toute la saison annuelle et ai trouvé les résultats suivants :

1. Les larves déposées étaient toujours des virgines. On pouvait connaître cela à la présence des tubercules (restes des siphones) sur leurs abdomina. Même en septembre je n'ai jamais observé des descendants directs de la fondatrice sans tubercules, ce qui veut dire des sexupares.

2. Aussi l'analyse histologique des ovarioles des embryons, qui se trouvent dans la fondatrice, n'a jamais donné des indications sur la présence des sexués. On peut dire, que ces embryons se développent toujours en virgines et pas en sexupares.

Les sexupares, qui contiennent quatre ovarioles de chaque côté, sont reconnaissables déjà au stade embryonnaire par le fait, que l'embryon dans leur première ovariole (vers la tête) (= l'embryon mâle) est toujours plus grand et plus développé que les embryons dans les trois ovarioles suivantes (= les embryons femelles). Au contraire, la différence entre la première ovariole et les suivantes chez les embryons, qui se développent en virgines, n'est jamais si frappante. Cela j'ai pu l'assurer aussi statistiquement.

Comme résultat secondaire j'ai trouvé, que la morphe de la virgo ne consiste pas en une seule génération, mais qu'elle peut s'autoreproduire (se reproduire elle-même).

LITERATURVERZEICHNIS

- BLOCHMANN, F.: Über die regelmäßigen Wanderungen der Blattläuse, speziell über den Generationszyklus von *Chermes abietis* L. Biol. Cbl. 9, 271–284 (1889).
- BÖRNER, C.: *Aphidoidea*, Blattläuse. In: BROHMER, P.: Fauna von Deutschland, 6. Aufl., 206–220. Quelle & Meyer: Heidelberg 1949.
- – und K. HEINZE: *Aphidina – Aphidoidea*. In: SORAUER, P.: Handbuch der Pflanzenkrankheiten, 5. Aufl., 5, Teil 2, 1–402. Paul Parey: Berlin und Hamburg 1957.
- – und F. A. SCHILDER: *Aphidina*. In: SORAUER, P.: Handbuch der Pflanzenkrankheiten, 4. Aufl., 5, Teil 2, 551–715. Paul Parey: Berlin 1932.
- KESSLER, H. F.: Die auf *Populus nigra* L. und *Populus dilatata* AIT. vorkommenden Aphiden-Arten und die von denselben bewirkten Mißbildungen. Ber. Ver. Naturk. Cassel 28, 36–76 (1881).
- LAMPEL, G.: Geschlecht und Symbiose bei den Pemphiginen. Z. Morph. Ökol. Tiere 48, 320–348 (1959).
- – Die morphologischen und ökologischen Grundlagen des Generationswechsels monözischer und heterözischer Pemphiginen der Schwarz- und Pyramidenpappel. Z. angew. Entomol. 47, 334–375 (1960).
- – Die Biologie des Blattlaus-Generationswechsels. Gustav Fischer: Jena 1968.
- ROSS, H.: Praktikum der Gallenkunde. Julius Springer: Berlin 1932.
- SILVESTRI, F.: Compendio di Entomologia applicata, Parte Speciale 1. Tipografia Bellavista: Portici 1939.
- TÓTH, L.: Entwicklungszyklus und Symbiose von *Pemphigus spirothecae* PASS. (*Aphidina*). Z. Morph. Ökol. Tiere 33, 412–437 (1938).
- – Über die Biologie der Blattlaus *Pemphigus spirothecae* PASS. Z. angew. Entomol. 26, 297–311 (1939).
- TULLGREN, A.: Aphidologische Studien I. Arkiv för Zoologi 5, 1–190 (1909).
- WEBER, H.: *Aphidina*, Blattläuse. In: SCHULZE, P.: Biologie der Tiere Deutschlands, Teil 31, 209–286. Gebr. Borntraeger: Berlin 1935.
- WITLACZIL, E.: Entwicklungsgeschichte der Aphiden. Z. wiss. Zool. 40, 559–696 (1884).