

Ueber den biologischen Cycles von *Chermes viridanus* Choldk.
(Hemiptera-Homoptera, Aphidae).

Von Prof. Dr. **N. Cholodkovsky** (St. Petersburg).

(Mit 8 Textabbildungen).

Der *Chermes viridanus* m., über welchen ich in diesen Zeilen berichten will, ist eine sehr merkwürdige Species der betreffenden Gattung,—vielleicht überhaupt eine der eigenthümlichsten Species unter den *Aphiden* und *Phylloxeriden*. Ich habe dieselbe zum ersten Male den 9. Juni 1895 in Esthland (Merreküll) auf Lärchen beobachtet; ausser Esthland habe ich sie noch in der Umgegend von St. Petersburg (Strelna) angetroffen. Die Anwesenheit dieser Rindenläuse wird bei uns im Norden überhaupt erst gegen Mitte Juni bemerkbar, als die noch grüne Rinde der lang gewordenen jungen Triebe mit langer weisser Wolle und mit daran klebenden Harztröpfchen und abgeworfenen Häuten der Läuse bedeckt erscheint. Die Läuse sitzen und saugen auf der Rinde der Triebe zwischen den Nadeln. Rupft man die Nadeln ab und benetzt man den Trieb mit Alkohol,

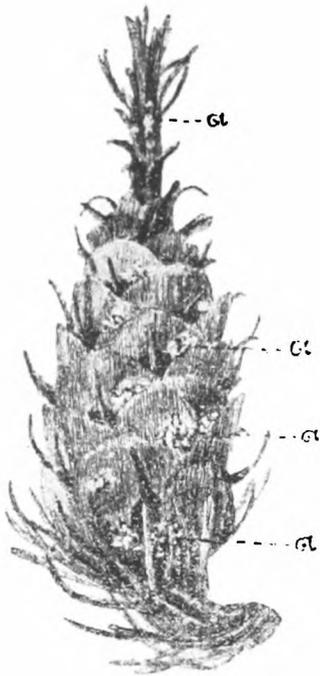


Fig. 1.

Ein Lärchenzapfen mit den darauf saugenden *Chermes viridanus* (α). Natürliche Grösse.

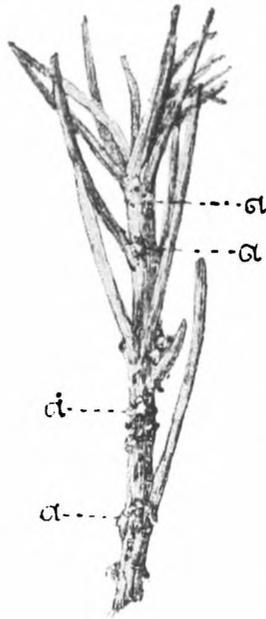


Fig. 2.

Eine Kolonie von *Ch. viridanus* auf einem abgerupten Lärchentriebe; α — die saugenden Läuse. Natürliche Grösse.

so tritt die saugende Kolonie deutlich zu Tage (Fig. 2). Ist der betreffende Trieb ein Blüthentrieb, so findet man nicht selten einzelne saugende Individuen von *Chermes viridanus* auch auf und unter den Schuppen des Zapfens (Fig. 1). Bei näherer Untersuchung erweisen sich die Läuse als ungeflügelte Individuen in verschiedenen Häutungsstadien, darunter öfters einige Nymphen mit dunkeln Flügelscheiden, oder aber besteht die ganze Kolonie aus lauter Nymphen.

Die ersten Geflügelten erscheinen in der Regel erst in der zweiten Hälfte Juni (nach dem alten Styl) oder sogar Anfang Juli. So erschienen sie z. B. im Jahre 1901 den 18. Juni, im Jahre 1900 den 2. Juli, im Jahre 1899 den 1. Juli, im Jahre 1896 den 22. Juni und nur im heissen Sommer 1895 waren sie bereits den 12^{ten} Juni da.

Untersucht man die mit *Ch. viridanus* behafteten Lärchentriebe im Mai oder in den ersten Juni-Tagen, so findet man nur die kleinen überwinterten Larven, und zwar nur in der unmittelbaren Nähe der Spitze des Triebes. Hier beginnen dieselben beim Aufbrechen der Knospe zu saugen und von hier aus verbreitet sich die Kolonie allmählich in der Richtung nach der Basis des Triebes. Die kleinen, noch ungehäuteten Larven sind etwa 0,5 mm. lang, hellgraugrünlich, ohne weisse Wolle, höchstens nur etwas weissbestäubt. Bei der mikroskopischen Untersuchung fällt es sehr schwer, bei ihnen die für *Chermes* charakteristischen Drüsenfacetten der Haut zu finden,—auf den ersten Anblick scheint die Chitinschicht der Haut ganz structurlos zu sein. Nur auf besonders gelungenen Balsam-oder Glycerinpräparaten bemerkt man, besonders an den

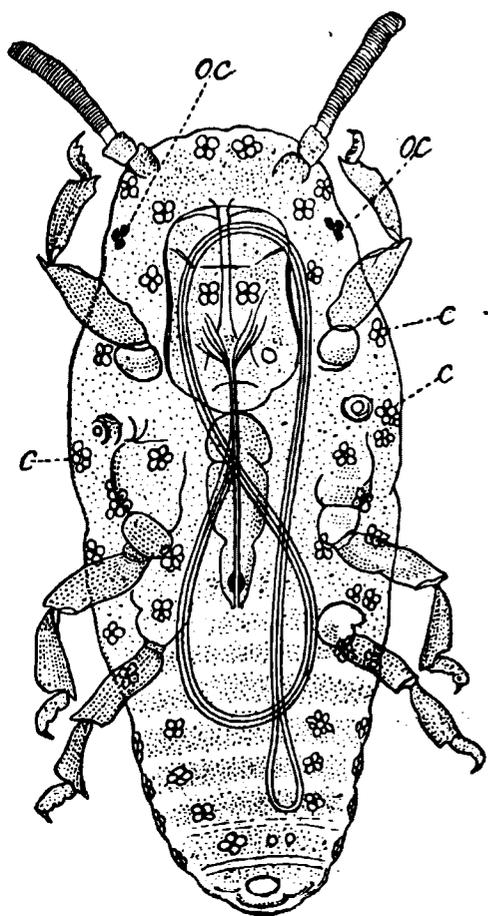


Fig. 3.

Eine überwintende Larve von *Ch. viridanus* (Zeiss Oc. 2, Obj. D). *Oc* — die Augen, *c* — die Drüsenfacettengruppen.

Seitentheilen des Körpers, Gruppen von fein contourirten Drüsenfacetten (Fig. 3), und zwar meist je 4 oder 5 (bisweilen aber auch mehr oder weniger) Facetten in jeder Gruppe. Nach dem Abwer-

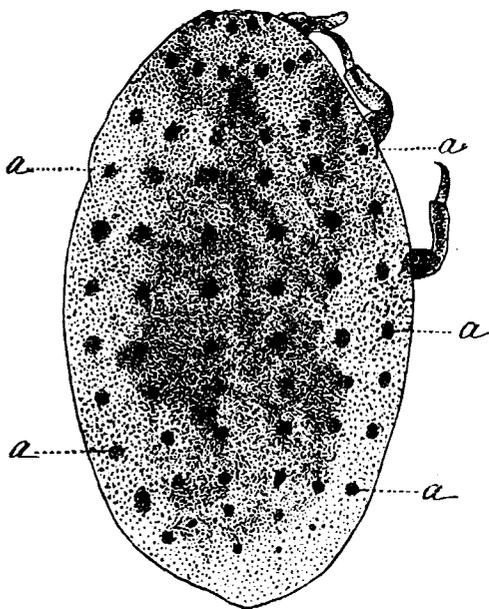


Fig. 4.

Eine Larve von *Ch. viridanus* nach dem Abwerfen der Winterhaut (2. Stadium); *a* — die Drüsenwarzen. Zeiss Oc. 2, Obj. A.

fen dieser Winterhaut erscheint die Larve in einem anderen Gewande: sie ist viel dicker geworden, bis 1 mm. lang, schmutzig grün von Farbe und trägt sechs Längsreihen von flächen Warzen (Fig. 4), die bei der mikroskopischen Untersuchung zahlreiche rundliche Drüsenfacetten aufweisen. Jetzt scheidet die Larve schon eine weissliche Wolle aus. Wie lange ein Intervall zwischen zwei Häutungen dauert, ist schwer zu bestimmen, da die Läuse im lebenden Zustande zwischen den Nadeln und unter dem wolligen Ueberzuge für eine direkte Beobachtung fast gänzlich unzugänglich sind; ausserdem hängt die Länge der Entwicklungsperioden so sehr von der Witterung und von der Temperatur der Luft ab, dass auch die Grösse eines Intervalles zwischen je zwei Häutungen stark variiren kann. Im Allgemeinen scheint die Länge eines solchen Intervalles circa eine Woche in Anspruch zu nehmen. Nach der

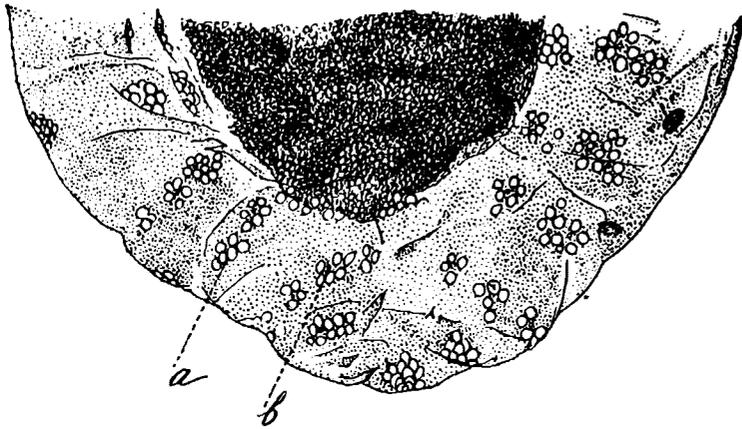


Fig. 5.

Hinterende des Körpers von eine Larve von *Ch viridanus* nach der zweiten Häutung (3. Stadium), nach einem Balsampräparat; *a*—die Drüsenfacettengruppen, *b*—die kleinen runden Poren. Inwendig sieht man den zusammen geschrumpften weichen Körper. Zeiss Oc. 2, Obj. D.

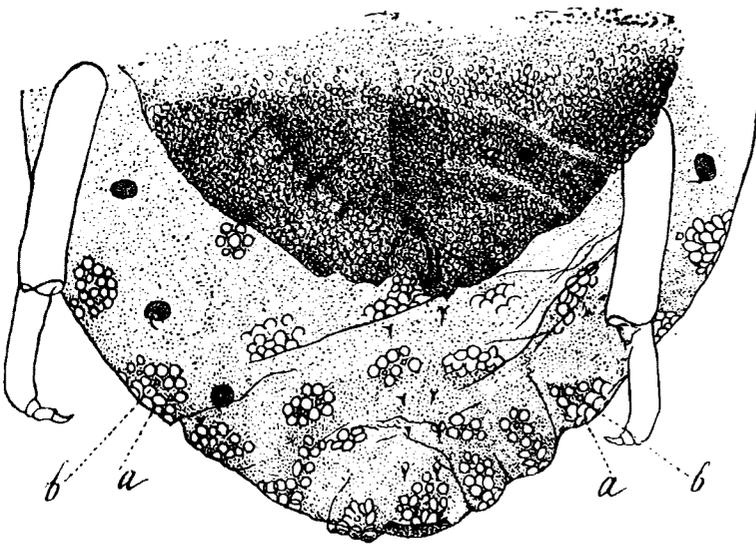


Fig. 6.

Hinterende des Körpers einer Nymphe von *Chermes viridanus* (vgl. Fig. 5); *a*—die Facetten, *b*—die kleinen runden Poren. Zeiss Oc. 2, Obj. D.

zweiten Häutung (Fig. 5) ist die Larve bis 1,25 mm. lang und besitzt grössere Warzen, aus welchen entsprechend mehr Wolle ausschwitzt. Mit der dritten Häutung verwandelt sich die Larve in eine schmutzigrüne, mit schwärzlichen Flügelscheidenversehene Nympe. Die Nympe ist bis 1,75 mm. lang und hat sehr grosse Warzen mit zahlreichen deutlichen rundlichovalen Drüsenfacetten (Fig. 6), aus welchen lange Bündel weisser Wolle (Wachsfäden) ausschwitzen. Ueberhaupt vergrössert sich mit der Grösse der Warzen auch die Zahl der Drüsenfacetten,

welche aber auf einzelnen Warzen in weiten Grenzen variiren kann. So besitzen die Warzen nach der 2. Häutung gewöhnlich je 6, 8, 10 oder 12 Facetten, nach der dritten Häutung (im Nymphenstadium) aber bis 20 Facetten und mehr, obgleich einzelne Warzen z. B. 8—10 Facetten tragen können. Zwischen den grossen rundlichovalen Facetten finden man in jeder Facettengruppe noch eine bis drei runde, kleine scharf contourirte „Poren“.

Die Nymphen saugen mehrere Tage auf der Rinde, dann kriechen

sie auf die Nadeln herauf, häuten sich zum letzten Male und werden zu geflügelten Individuen (Fig. 7). Diese sind gelblich-grün mit

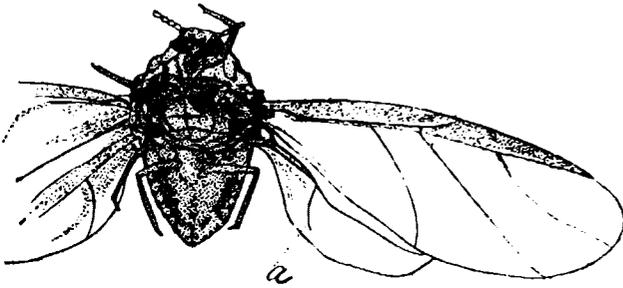


Fig. 7.

Ein geflügelter *Chermes viridanus*; a—die schiefe Ader des Hinterflügels. Nach einem Glycerin präparat. Zeiss Oc. 2, Obj. A.



Fig. 8.

Ein Fühler vom geflügelten *Chermes viridanus*. Zeiss Oc. 2, Obj. D. Nach einem Glycerinpräparat.

grauen Fühlern und Beinen, die breite Postcosta des Vorderflügels grün. Die Fühler sind annähernd so gebaut, wie bei *Ch. viridis* Ratz., d. h. das dritte Glied ist in der Regel länger als das vierte (Fig. 8); es giebt aber auch hier, wie bei anderen

Chermes-Arten, häufig Abweichungen von der Regel, indem z. B. die Glieder 3, 4 und 5 fast gleich lang sind oder das 3^{te} Glied mit dem 4^{ten} verschmilzt u. dgl. Ihrer Farbe nach sind die geflügelten *Chermes viridanus* denen von *Ch.*

viridis sehr ähnlich, unterscheiden sich aber von denselben besonders durch den Bau des Hinterflügels, der keine quere Ader oder Falte (wie bei *Ch. viridis*) besitzt, sondern eine fast ebenso schiefe (etwas nach der Spitze des Flügels sich biegende) Ader (und Falte) trägt, wie es z. B. bei *Ch. strobilobius* zu sehen ist. Ausserdem scheiden die *Viridanus*-Geflügelten sehr viel weisse Wolle aus, was bei *Ch. viridis*,—wo die Wachsabscheidung bekanntlich fast ausschliesslich auf die drei quere Streifen (— — —) am Metathorax und am ersten Abdominalringe sich beschränkt—durchaus nicht der Fall ist. Die Wachsfäden der Wolle treten durch die Drüsenfacetten hervor, welche bei den Geflügelten ebenso stark wie bei den Nymphen entwickelt sind. Auch die Flugzeit ist bei *Ch. viridanus* eine im Vergleiche mit *Ch. viridis* ganz andere: die *Viridis*-Sexuparen fliegen nämlich um 2—3 Wochen früher, die *Migrantes alatae* (aus den Gallen) aber um 2—3 Wochen später als *Ch. viridanus*. Die Körperlänge der *Viridanus*-Geflügelten erreicht 1,8 mm., einzelne Individuen können aber um die Hälfte kleiner sein. Ueberhaupt variirt hier die Grösse der ungeflügelten wie der geflügelten Individuen ebenso stark wie bei anderen *Chermes*-Arten. Früher war ich geneigt, diese Differenzen verschiedenen Er-

nährungsbedingungen zuzuschreiben, da aber dieselben nicht selten auch bei vollständig gleichen Bedingungen vorkommen, so glaube ich nach der Analogie mit anderen *Chermes*-Arten schliessen zu können, dass die kleineren Individuen aus den von der Mutter zuletzt abgelegten Eiern stammen, wie ich solches in der That bei Lärchengenerationen von *Ch. strobilobius* Kalt. bemerkt habe ¹⁾.

Als ich im Sommer 1895 den *Ch. viridanus* entdeckt und die geflügelte Generation desselben gezüchtet habe, stellte ich Experimente an, um zu sehen, ob und auf welche Bäume die Geflügelten emigrieren werden. Es wurden den Geflügelten Fichten-, Kiefern- und Weisstannenzweige dargeboten, aber ohne Erfolg, da die Läuse auf keiner dieser Baumarten Eier legen wollten. Dafür habe ich bemerkt, dass sie auf Lärchennadeln (also ohne auf eine andere Coniferen-Species zu wandern) ihre grünlichen Eier ablegten, was ich nach einigen Tagen auch in der freien Natur reichlich constatirt habe und seitdem jeden Sommer bestätigen konnte. Die Zahl der von einer Mutter abgelegten Eier beträgt fast immer 14,—bisweilen weniger und nie eine grössere Zahl. Der Eierhaufen wird von den Flügeln der über ihm absterbenden Mutter bedeckt und ist wegen des grossen, den Körper der Eierlegerin umhüllenden Wollenklumpens von Weitem sichtbar (vgl. meine „Beiträge zu einer Monographie der Coniferenläuse, Horae Societatis Entomologicae Rossicae, Bd. XXXI, 1896, Taf. V, Fig. 4a). Nach 2—3 Wochen schlüpfen nun aus den Eiern kleine Lärvchen, die eine ziemlich lange, 8-förmige Rüsselhorstenschlinge (fast wie bei *Ch. abietis* Kalt. und viel länger als bei *Ch. viridis* Ratz.) besitzen (Fig. 3). Diese Larven saugen einige Zeit auf den Nadeln und begeben sich später auf die Rinde, um sich in die Rindenritzen an der Basis der jungen Knospen zu verkriechen und hier zu überwintern. Das sind eben diejenigen Larven, welche im Mai und Juni des nächsten Jahres auf jungen Lärchentrieben saugen und sich allmählich in geflügelte Individuen verwandeln.

Der *Ch. viridanus* entwickelt sich also, gleich *Ch. abietis* Kalt. und *Ch. lapponicus* m., ohne Migration und pflanzt sich ausschliesslich parthenogenetisch fort. Als ich in meinen „Beiträgen“ (op. cit.) diese Species und ihre Lebensweise beschrieb, habe

¹⁾ Vgl. meine *Aphidologische Mittheilungen*, Zoolog. Anzeiger, № 643, 1901, p. 295.

ich mich kurz gefasst und die Eigenthümlichkeiten dieser Lebensweise nur wenig betont, da mir trotz aller sorgfältigen Beobachtung die Möglichkeit irgend welcher von mir nicht bemerkter Complication doch immer nicht ausgeschlossen zu sein schien. Besonders zweifelhaft erschien mir das Fehlen einer flügellosen eierlegenden Fundatrix, die bei allen übrigen *Chermes*-Arten vorhanden ist. Bei allen in einer Reihe von Jahren fortgesetzten und wiederholten Beobachtungen konnte ich aber eine solche Fundatrix für *Ch. viridanus* nicht finden und bin schliesslich zu der Ueberzeugung gekommen, dass *Ch. viridanus* wirklich keine Fundatrix besitzt²⁾. Während nämlich die periodisch emigrierenden *Chermes*-Arten eine Reihe verschiedener Generationen (Fundatrix vera, Migrants alatae, Fundatrix spuria, Sexuparae und Exsules, Sexuales) bilden,—während sogar in dem sehr vereinfachten Entwicklungscyclus der auf Fichte lebenden, ausschliesslich parthenogenetischen *Chermes*-Arten (*Ch. abietis* Kalt., *Ch. lapponicus* m.) jährlich wenigstens zwei Generationen (die ich Fundatrix unica und Alatae non migrantes nennen will) vorkommen,—ist die Entwicklung von *Ch. viridanus* so äusserst vereinfacht, dass jährlich nur eine (und zwar die geflügelte) Generation sich entwickelt! Der Lebenscyclus von *Ch. viridanus* ist also ebenso einfach, wie der gewöhnliche Lebenscyclus der meisten Käfer oder Schmetterlinge und bekundet keine Spur von der für die *Aphiden* und *Phylloxeriden* so charakteristischen Heterogonie.

In meiner oben citierten Arbeit habe ich versucht, einen Vergleich zwischen *Ch. viridis* und *Ch. viridanus* zu führen und habe auf zwei in biologischer Hinsicht sehr interessante Eigenthümlichkeiten der Entwicklung dieser Arten hingewiesen, nämlich 1) auf das Fehlen der ungeflügelten Exsules bei *Ch. viridis*, 2) auf die Thatsache, dass *Chermes viridanus* ausschliesslich auf der Lärche lebt, die für andere *Chermes*-Arten nur als eine Zwischenpflanze dient. „Es ist gewiss auffällig,—schrieb ich, dass gerade bei *Ch. viridis* die ungeflügelten Exsules-Eierlegerinnen fehlen, so dass

²⁾ Um Missverständnissen vorzubeugen, halte ich für nicht überflüssig, hier zu bemerken, dass bisweilen auf der grünen Rinde der Lärchentriebe einzelne flügellose Eierlegerinnen sich finden,—sie gehören aber nicht zu *Ch. viridanus*, sondern zu *Ch. strobilobius* Kalt.; das sind die Exsules der letztgenannten Art, die auf die Rinde nur zufällig verkrochen sind und normalerweise auf den Nadeln saugen.

der *Ch. viridanus*, so zu sagen, an ihre Stelle kommt, gleichsam um sie zu ersetzen“. Im Hinblick auf diese merkwürdige Eigenthümlichkeit des Lebenscyclus von *Ch. viridis* und auf die Aehnlichkeit zwischen dieser Species und dem *Ch. viridanus* (welcher offenbar dem *Chermes viridis* näher steht, als irgend einer anderen *Chermes*-Species), ist es wohl erlaubt zu versuchen, sich eine hypothetische Vorstellung über die Herkunft von *Ch. viridanus* und über seinen wahrscheinlichen Zusammenhang mit *Ch. viridis* zu bilden. Es ist nämlich wahrscheinlich, dass *Ch. viridis* früher einen eben solchen Entwicklungszyklus besass, wie es uns andere periodisch emigrierende *Chermes*-Arten (*Ch. strobilobius* Kalt., *Ch. coccineus* m., *Ch. sibiricus* m.) zeigen, d. h. seine (von den Migrantes alatae stammenden) Fundatrices spuriae zweierlei Eier legten, aus welchen einerseits die Sexuparen, andererseits die ungeflügelt bleibenden Exsules sich entwickelten. Es hat nun irgend welche Ursache (vielleicht z. B. eine Aenderung des Klima's) auf das Idioplasma der saugenden Thierchen so gewirkt, dass einerseits die Exsules zu Nymphen und dann zu Geflügelten wurden, andererseits die Fundatrix spuria (der nächsten Generationen) die Fähigkeit verlor, zweierlei Eier zu legen und seitdem nur eine Sorte der Eier, nämlich die zu den geflügelten Sexuparen führenden, legte. Das wäre also eine Mutation im Sinne de Vries³⁾, wobei aus einer der Generationen des polymorphen Entwicklungszyclus eine neue Species sich gebildet hätte.

Dass eine solche Verwandlung sich in der That vollziehen konnte, zeigen uns die Fälle, wo wir bei den *Phylloxeriden* intermediäre Formen zwischen geflügelten und ungeflügelt Eierlegerinnen finden. Ich meine die mit zusammengesetzten Augen versehenen, aber flügellos bleibenden Sexuparen der Eichen-*Phylloxera*-Arten, wie solche von Dreyfus⁴⁾ und später auch von mir⁵⁾ beobachtet worden sind. „Es dürfte dies—sagt Dreyfus l. c.—die Balbiani'sche Definition bestätigen, dass man die ungeflügelten Sexuparen als Geflügelte bezeichnen könne, bei denen die geschlecht-

³⁾ Vgl. H. de Vries, Die Mutationstheorie, Bd. I, Leipzig, 1901; Derselbe, Die Mutationen und die Mutationsperioden bei der Entstehung der Arten. Leipzig, 1901.

⁴⁾ Vgl. Dreyfus, Die Phylloxerinen. Wiesbaden, 1889 (pp. 40 - 41).

⁵⁾ *Aphidologische Mittheilungen*. Zoologischer Anzeiger, № 602, 1899, p. 476.

liche Reife der Zeit der Metamorphose vorausgeeilt sei“. Die Geflügelten machen nämlich 4 Häutungen durch, die ungeflügelten Sexuparen werden aber schon nach der dritten Häutung (also in einem der Nymph e entsprechenden Stadium) geschlechtsreif; sie zeigen folglich eine beschleunigte Entwicklung und stellen, so zu sagen, gewissermassen einen Fall der Paedogenese dar. Dasselbe lässt sich auch von den übrigen ungeflügelten Eierlegerinnen (den Fundatrices verae et spuriae, den Exsules) sagen. Wenn nun also, —wie es wohl allgemein anerkannt wird,—günstige Ernährungsbedingungen eine beschleunigte Entwicklung zur Folge haben können,—so konnte auch umgekehrt eine Verschlechterung der Ernährung (z. B. ein streng gewordenes Klima) einen hemmenden Einfluss haben und die ungeflügelten Exsules in Geflügelte verwandeln. Von solchem Standpunkte aus wird es auch begreiflich, dass die betreffende Fundatrix spuria ihre Fähigkeit, die zu den ungeflügelten Exsules führenden Eier zu legen, verloren hatte und seitdem ausschliesslich die langsamer sich entwickelnden geflügelten Sexuparen producirte. Nach dieser Auffassung stammt also der *Ch. viridanus* vom *Ch. viridis* ab, dessen Exsules sich zu einer selbstständigen Species emancipiert haben. Wenn es dem so ist, so können wir auch begreifen, dass disse Species ausschliesslich auf der Lärche lebt.

Ob und in wie fern die hier angeführten Erwägungen der wirklichen Stammesgeschichte von *Ch. viridanus* entsprechen, lässt sich, wie in allen hypothetischen Fragen, gewiss nicht direkt entscheiden; jedenfalls sehe ich aber nicht, wie die merkwürdigen Eigen thümlichkeiten der Lebensgeschichte von *Ch. viridis* und *Ch. viridanus* anders zu deuten und zu erklären wären.