

Universität Rostock
Sektion Biologie
Forschungsgruppe Phyto-Entomologie
Rostock

MARIA LUISE HUBERT-DAHL¹

Änderung des Wirtswahlverhaltens dreier Biotypen von *Acyrtosiphon pisum* (HARRIS) nach Anzucht auf verschiedenen Wirtspflanzen

(Homoptera: Aphididae)

1. Einleitung

Acyrtosiphon pisum (HARRIS) ist ein Komplex von Farbvarietäten und Biotypen, deren Unterschiede in der Wirtspflanzenwahl auf genetischen Merkmalen beruhen (F. P. MÜLLER 1962 und 1971a, F. P. MÜLLER & HUBERT-DAHL 1973). Bei umfangreichen Versuchen mit zwei Biotypen von *A. pisum* war vor einigen Jahren aufgefallen, daß Aphiden, bei denen es sich um parthenogenetische Nachkommen eines einzigen viviparen Weibchens handelte, nach Anzucht auf verschiedenen Wirten diesen Wirtspflanzen gegenüber ein verändertes Wahlverhalten zeigten. Die Ansiedelung an einer bestimmten Pflanzenart war größer, wenn die Aphiden an dieser aufgewachsen waren.

Ähnliche Beobachtungen sind bei anderen Insektenordnungen gemacht worden, z. B. bei Coleopteren von CRAIGHEAD (1921), der mit oligophagen und polyphagen Cerambyciden-Arten arbeitete und Imagines von verschiedenen Wirtsbäumen experimentell untersuchte. IWAO & MACHIDA (1961) experimentierten mit der phytophagen Coccinelliden-Art *Epyllachna pustulosa* KÖNO. Besonders häufig wurden Lepidopteren auf diese im englischen Sprachgebrauch als „conditioning“ bezeichnete, im deutschen mit „Gewöhnung“ (SCHOONHOVEN 1969) übersetzte Erscheinung untersucht, bei der Insekten diejenige Pflanze bevorzugten, an der sie von einer Larvenhäutung zur anderen oder länger gefressen hatten. Beispiele findet man bei HOVANITZ (1969), JERMY et al. (1968) und KUZNETZOV (1952), die jeweils wieder eine Vielzahl neuerer und älterer Literaturstellen zitieren.

Solche Gewöhnung ist an Aphiden relativ selten experimentell geprüft worden. AUCLAIR (1966) fand bei sieben amerikanischen *Acyrtosiphon pisum*-Klonen von Luzerne nach sieben Monaten keine Gewöhnung an Erbse. MARKKULA & ROUKKA (1970) beobachteten bei einem von zehn *A. pisum*-Klonen eine höhere Fruchtbarkeit an *Trifolium pratense* L. durch eine vier Monate, ein oder zwei Jahre dauernde Haltung an diesem Wirt. Die Zucht ausschließlich an Rotklee verringerte die Fruchtbarkeit dieses Klons auf *Vicia faba* L. Diese Erscheinung bezeichneten die beiden Autoren mit „alienation“. RUSSEL (1966) arbeitete mit *Myzus persicae* (SULZER) und *Aphis fabae* SCOPOLI und fand bei der ersten Art nach Zucht auf *Brassica pekinensis* eine wesentlich geringere Ansiedelung an Zuckerrübenpflanzen, als wenn sich die Aphiden auf der Zuckerrübe entwickelt hatten. Bei *A. fabae* hatte die Zucht auf *Vicia faba* oder Rüben keinen signifikanten Einfluß auf die Ansiedelung. SHAPOSHNIKOV (1961, 1965) beobachtete in Zuchten die Anpassung von *Dysaphis*-Arten sogar an völlig neue Wirte, wobei morphologische Änderungen aufgetreten sein sollen.

Da die eingangs genannten Beobachtungen an *A. pisum* eine Ausweitung erforderten und die obengenannten Autoren widersprüchliche Ergebnisse erhalten hatten, wurden im Jahre 1972 zur weiteren Klärung ausführlichere Versuche mit einer dritten *A. pisum*-Rasse durchgeführt.

Wenn die Nahrungspflanze der Larven das Wirtswahlverhalten der Adulten beeinflusst, dann ist dieses nicht ohne Auswirkung auf den Erfolg von Resistenzzüchtungen und auf die Schädlingsintensität oligophager Insekten in weiträumigen Monokulturen. Außerdem ist das Wirtswahlverhalten ein Selektionsfaktor und damit nicht ohne Bedeutung für die Mikroevolution.

2. Material

Die ersten Beobachtungen wurden an zwei Biotypen von *Acyrtosiphon pisum* (HARRIS) gemacht. Der eine (Nr. 643) ist grün gefärbt und besiedelt bestens *Pisum sativum* L., der andere, rote Biotyp (Nr. 725) stammte von *Trifolium pratense* L. Sie waren seit 1955 bzw. 1957 zwangsweise parthenogenetisch meist auf *Vicia faba* gehalten worden (F. P. MÜLLER 1962, 1971b). Für die Versuche dienten Nachkommen je einer einzigen parthenogenetischen Aptere. Die ausgedehnten Untersuchungen des Jahres 1972 fanden mit einem weiteren roten Biotyp (Nr. 792) von *A. pisum* statt, der 1958 von Luzerne entnommen worden war. Die Versuchstiere sind die Nachkommen einer einzigen Fundatrix des Jahres 1959. Sie wurden

¹ Anschrift: Dr. M. L. HUBERT-DAHL, 252 Rostock 22 (DDR), Helsinki 48.

seitdem zwangsweise parthenogenetisch auf *Vicia faba* und *Medicago sativa* L. gehalten. Dieser Biotyp besiedelt in Übertragungsversuchen sowohl *Medicago sativa* wie *Trifolium pratense* (F. P. MÜLLER 1962). Am 27. Mai 1970 wurden zwei getrennte Stammzuchten angesetzt, deren eine ständig auf *M. sativa*, deren andere ständig auf *T. pratense* lebte. Diese beiden Zuchten bildeten die Ausgangsbasis für Auswahl- und Übertragungsversuche von Mitte Juli bis Mitte September 1972. Sie wurden in zwangsweiser parthenogenetischer Dauervermehrung gehalten.

3. Ergebnisse

3.1 Beobachtungen an zwei Biotypen von *Acyrtosiphon pisum* im Jahre 1967

Die ersten Beobachtungen, die ein verändertes Wahlverhalten nach Aufzucht an verschiedenen Wirtspflanzen zeigten, wurden bei Auswahlversuchen gemacht, in denen den Aphiden 2 Tage lang fünf Fabaceen zur Wahl standen: *Vicia faba*, *Trifolium pratense*, *Pisum sativum*, *Vicia villosa* Roth und *Medicago sativa*. Der grüne, auf Erbse spezialisierte Biotyp (Nr. 643) nahm außer *P. sativum* auch *V. faba* und *V. villosa* in beträchtlichem Maße an, während auf *T. pratense* und *M. sativa* bei 24 Wiederholungen nur durchschnittlich 4,8% aller Imagines gefunden wurden. Die rote, von Rotklee stammende Rasse (Nr. 725) bevorzugte überwiegend *T. pratense* und *V. faba* (Ansiedelung von 90,6% auf diesen beiden Pflanzenarten im Durchschnitt von 26 Wiederholungen). Die Versuchstiere waren überwiegend an *Vicia faba* angezogen worden, nur in 6 Wiederholungen stammten die grünen Aphiden von *Vicia villosa* und die roten von *Trifolium pratense* (1–2 Generationen auf diesen Wirten). Versuchstiere waren in allen Fällen junge adulte Virgines. Außer Apteren kamen auch 7,7% Geflügelte (grüne Rasse) bzw. 34,3% Geflügelte (rote Rasse) in die Versuche. Apteren und Geflügelte zeigten das gleiche Wahlvermögen; die Zusammenfassung der Morphen war also gerechtfertigt.

Die grüne Rasse erreichte auf *P. sativum* unabhängig von der Herkunft etwa den gleichen Ansiedelungsprozentsatz (26% bei *V. faba*-Anzucht, 23% bei *P. sativum*-Anzucht), besiedelte jedoch nach Anzucht auf *V. faba* die *V. villosa* signifikant schwächer als *V. faba*. Diese Unterschiede sind beim Vergleich der Zahlen der abgesetzten Larven sogar sehr gut gesichert (Tabelle 1). Die übrigen, anfangs erwähnten Pflanzenarten, die von jedem der beiden Biotypen nur sehr schwach besiedelt wurden, sind in diesem Zusammenhang zu vernachlässigen. Für die vorliegenden Untersuchungen wurden die Versuche noch einmal ausgewertet unter Berücksichtigung nur derjenigen Tiere, die sich an den beiden jeweils in Frage stehenden Wirtsarten (entsprechend den Zuchtpflanzen) angesiedelt hatten (siehe Tabelle 1, Spalten „Aphiden gesamt“).

Tabelle 1: Auswahlversuche mit 5 Fabaceen. Gesamtzahl der Aphiden auf *Vicia faba* und *V. villosa* (grüne Rasse) bzw. auf *Vicia faba* und *Trifolium pratense* (rote Rasse), Anteil auf *Vicia faba*, Differenz zwischen den Prozentwerten bei unterschiedlicher Zuchtpflanze sowie statistische Sicherung dieser Differenz im t-Test für Häufigkeitsziffern

	grüne Rasse nach Zucht auf <i>Vicia faba</i>			grüne Rasse nach Anzucht auf <i>Vicia villosa</i>			Differenz der %-Werte	p
	Aphiden gesamt	davon an <i>V. faba</i> : Anzahl	in %	Aphiden gesamt	davon an <i>V. faba</i> : Anzahl	in %		
Apteren u. Gefl.	314	150	47,8	154	57	37,0	10,8	< 5%
Larven	3351	1547	46,2	2100	755	36,0	10,2	< 0,1%
	rote Rasse nach Zucht auf <i>Vicia faba</i>			rote Rasse nach Anzucht auf <i>Trifolium pratense</i>			Differenz der %-Werte	p
	Aphiden gesamt	davon an <i>V. faba</i> : Anzahl	in %	Aphiden gesamt	davon an <i>V. faba</i> : Anzahl	in %		
Apteren u. Gefl.	475	128	26,9	194	41	21,1	5,8	< 10%
Larven	3469	1082	31,2	1752	363	20,7	10,5	< 0,1%

Betrachtet man die Prozentzahl der roten Tiere, die nach vorheriger Zucht auf *Vicia faba* bzw. auf *Trifolium pratense* auf *V. faba* sesshaft wurden, so ist auch hier deutlich zu erkennen, daß die Bevorzugung von *Vicia faba* verstärkt wurde, wenn die Aphiden an dieser Pflanze aufgewachsen waren (Tabelle 1). Für die Larven beider Biotypen sind die Prozentwertdifferenzen im t-Test für Häufigkeitsziffern (WEBER 1967) infolge der hohen absoluten Zahlen sehr gut gesichert, weniger gut (grüner Biotyp) bzw. gar nicht (roter Biotyp) für

die Imagines, da hier die Zahl der Versuchstiere relativ gering war und bei der roten Rasse die Unterschiede auch wesentlich kleiner sind. Die obengenannte Bevorzugungstendenz ist jedoch bei allen Differenzen gleichsinnig.

3.2 Beobachtungen an einem roten, von *Medicago sativa* stammenden Biotyp im Jahre 1972

3.2.1 Auswahlversuche nach 26 Monaten Haltung an *Medicago sativa* bzw. *Trifolium pratense*

Gezielte Untersuchungen wurden Mitte Juli bis Mitte August 1972 mit den in Abschnitt 2 erwähnten Parallelzuchten des roten, von Luzerne stammenden Biotyps Nr. 792 durchgeführt. Jungen Apteren (meist 50, selten weniger) wurden im Wachstumszustand etwa gleiche Stengel von *Medicago sativa* und *Trifolium pratense* paarweise zur Wahl angeboten und nach zwei (oder drei) Tagen die Zahl der seßhaft gewordenen Apteren und der von ihnen abgesetzten Larven ermittelt. Insgesamt fanden 27 auswertbare Wiederholungen mit den an Luzerne gehaltenen Aphiden und 28 Wiederholungen mit den an Rotklee gehaltenen Aphiden statt. Ein Teil der Stengelpaare stammte aus den Beeten, in denen seit Jahren aus genetisch möglichst einheitlichem Samen die Pflanzen für die Aphidenzuchten angezogen werden. Für 14 Wiederholungen (Zucht *M. sativa*) bzw. 10 Wiederholungen (Zucht *T. pratense*) wurden die Stengel aus dem Freiland entnommen, und zwar aus frisch treibenden Luzerne- und Rotkleebeständen. Es ging somit in die Versuche Pflanzenmaterial unterschiedlicher Herkunft ein, was die Allgemeingültigkeit der Aussage erhöht.

Tabelle 2: Auswahlversuche mit *Trifolium pratense* und *Medicago sativa*. Gesamtzahl der Aphiden, Anteil auf *Trifolium pratense*, Differenz zwischen den Prozentwerten bei unterschiedlicher Zuchtpflanze und statistische Sicherung dieser Differenz im t-Test für Häufigkeitsziffern

	Zucht auf <i>Trifolium pratense</i>			Zucht auf <i>Medicago sativa</i>			Differenz der %-Werte	p
	Aphiden gesamt	davon auf <i>Trif. prat.</i> : Anzahl	in %	Aphiden gesamt	davon auf <i>Trif. prat.</i> : Anzahl	in %		
Apteren	1200	257	21,1	1037	121	11,7	9,4	< 0,1%
Larven	4147	573	13,8	4737	315	6,6	7,2	< 0,1%

Tabelle 2 bringt neben den absoluten Zahlen die durchschnittlichen Ansiedelungsprozentwerte auf *T. pratense* für die Parallelzuchten. Auffällig ist, daß auf dieser Pflanze jeweils nur ein geringer Prozentsatz der Tiere anzutreffen war. Dieser Prozentsatz lag jedoch im Durchschnitt höher bei denjenigen Apteren bzw. ihren Larven, die über ca. 75 Generationen an Rotklee gehalten worden waren als bei denjenigen, die diese Zeit über an Luzerne gelebt hatten. Die Differenzen zwischen den Prozentwerten auf *T. pratense* sind im t-Test für Häufigkeitsziffern sehr gut gesichert, sowohl für die Apteren wie für die von ihnen abgesetzten Larven. Für die Apteren wurden vergleichsweise auch die Prozentwerte in jeder der einzelnen Wiederholungen berechnet und nach arc-sin-Wurzel-Transformation der t-Test durchgeführt. Dabei ergab sich eine Sicherung von $p < 0,5\%$.

Bei getrennter Betrachtung der Ergebnisse an Freilandpflanzen und Pflanzen aus dem Beet waren diese Differenzen ebenfalls stets gleichsinnig, d. h. die Rotkleezucht besiedelte den Rotklee etwas besser als die Luzernezucht, jedoch erschien diese Tendenz bei den Pflanzen aus dem Freiland weniger deutlich ausgeprägt als bei den Pflanzen aus dem Beet. Eine Zusammenfassung ist jedoch gerechtfertigt.

Der Vergleich der beiden benutzten variationsstatistischen Methoden zeigt, daß der relativ leicht durchzuführende t-Test für Häufigkeitsziffern durchaus scharf genug ist, wenn man ein kleines p wählt. Die in den einzelnen Wiederholungen gewonnenen Zahlenwerte gehen dabei nicht verloren, da sie den Gesamtprozentwert beeinflussen, und zwar genau entsprechend ihrem Anteil an der Gesamtzahl der Versuchstiere. Wertet man dagegen die Wiederholungen einzeln aus und bildet davon einen durchschnittlichen Prozentwert, so kann man Fehler nicht vermeiden, die sich daraus ergeben, daß, aus welchen Gründen auch immer, der gesamte Ansiedelungsprozentwert in der einen Wiederholung höher lag als in der anderen, daß also die Prozentwerte einmal aus niedrigeren, einmal aus

höheren Gesamt-Aphidenanzahlen gebildet werden. Davon unabhängig gehen dann diese Prozentwerte in den durchschnittlichen Prozentwert ein, obgleich ein mit vielen Aphiden gewonnener Prozentwert eine viel größere Aussagekraft hat als ein mit wenigen Tieren gewonnener. Außerdem ist es auch für den t-Test für Häufigkeitsziffern nicht gleichgültig, ob man — theoretisch betrachtet — 200 Tiere an einem einzigen Stengelpaar oder je 50 Tiere an 4 Stengelpaaren wählen läßt. Zufällige physiologische Unterschiede zwischen den Versuchspflanzen werden im letzteren Falle selbstverständlich wesentlich besser ausgeglichen, unabhängig davon, wie ich mein Zahlenmaterial später auswerte.

3.2.2 Auswahlversuche mit Aphiden, die nach 27 Monaten Haltung an *Trifolium pratense* bzw. *Medicago sativa* die letzte Generation auf der anderen Pflanzenart verbrachten

Einige wenige Versuche (je 5 Wiederholungen mit beiden Parallelzuchten) wurden im Spätsommer 1972 auch mit Aphiden durchgeführt, die, nachdem ihre Vorfahren wie im vorigen Abschnitt seit Mai 1970 auf *Trifolium pratense* bzw. auf *Medicago sativa* gelebt hatten, die letzte Generation jeweils auf der anderen Pflanzenart zubrachten. Dazu konnten die Apteren von *M. sativa* 24 Stunden lang auf *T. pratense* Larven absetzen, umgekehrt die von Rotklee die entsprechende Zeit auf der Luzerne. Nachdem die Larven auf Klee bzw. Luzerne zur Imago herangewachsen waren, wurden mit ihnen Auswahlversuche, wie in Abschnitt 3.2.1 beschrieben, ausschließlich mit Stengeln aus dem Beet durchgeführt. Das Ergebnis bringt Tabelle 3. Die geringe Zahl an Aphiden bedingt eine nur mangelhafte (Larven) bzw. gar keine (Apteren) statistische Sicherung der Prozentwertdifferenzen. Die Tendenz ist jedoch die gleiche wie in den vorher beschriebenen Versuchen: eine Verstärkung der Ansiedelung an Rotklee, wenn die Aphiden — und zwar in diesem Falle nur die letzte Generation! — an *T. pratense* aufgewachsen waren. Die gleiche Ansiedelungsrate auf Rotklee von 21,1% wurde beobachtet, wenn die Aphiden 2 $\frac{1}{4}$ Jahre (Tabelle 2) oder nur eine Generation (Tabelle 3) auf Rotklee gelebt hatten. Dieses Ergebnis spricht für eine außerordentlich schnelle Änderung des Bevorzugungsverhaltens.

Tabelle 3: Auswahlversuche mit *Trifolium pratense* und *Medicago sativa* nach Anzucht der letzten Generation auf der entgegengesetzten Pflanze wie in den vorhergehenden 27 Monaten. Gesamtzahl der Aphiden, Anteil auf *Trifolium pratense*, Differenz zwischen den Prozentwerten und statistische Sicherung dieser Differenz im t-Test für Häufigkeitsziffern

	Zucht auf <i>Trifolium pratense</i> , letzte Generation auf <i>Medicago sativa</i>			Zucht auf <i>Medicago sativa</i> , letzte Generation auf <i>Trifolium pratense</i>			Differenz der ‰-Werte	p
	Aphiden gesamt	davon auf <i>Trif. prat.</i> : Anzahl	in %	Aphiden gesamt	davon auf <i>Trif. prat.</i> : Anzahl	in %		
Apteren	196	35	17,9	232	49	21,1	3,2	< 10%
Larven	234	20	8,5	396	60	15,2	6,7	< 2%

3.2.3 Ansiedelungsversuche

Ende August bis Anfang September 1972 wurden Ansiedelungsversuche in 10 Wiederholungen mit den Parallelzuchten durchgeführt. Je 30 junge Apteren wurden vier Tage ohne Wahlmöglichkeit auf einer Luzerne- bzw. auf einer Rotkleepflanze belassen, danach die Anzahl der sesshaft gewordenen Apteren und der von ihnen abgesetzten Larven bestimmt.

In der Zahl der Larven pro Aptere war keine Tendenz zu erkennen, daß die Herkunft von einer bestimmten Pflanze die Fruchtbarkeit an dieser Pflanze erhöht. An *Trifolium pratense* lag die durchschnittliche Anzahl Larven pro Aptere stets niedriger als an *Medicago sativa*, was dem Bevorzugungsverhalten des untersuchten Biotyps entspricht. Ein Signifikanztest wurde nicht durchgeführt.

Betrachtet man dagegen die Ansiedelungsrate der erwachsenen Aphiden (Tabelle 4), so waren die höchsten Prozentzahlen dann zu verzeichnen, wenn die Tiere auf die gleiche Pflanze gebracht wurden, an der sie auch die vergangenen 2 $\frac{1}{4}$ Jahre gehalten worden waren. Die Rotkleezucht siedelte sich auf Rotklee etwas besser an als auf Luzerne; die Differenz zwischen den beiden Prozentwerten ist im t-Test für Häufigkeitsziffern nur

Tabelle 4: Ansiedelungsversuche an *Trifolium pratense* und *Medicago sativa*. Anteil der angesiedelten Apteren an der Gesamtzahl der Versuchstiere in %

Ansiedelung an	nach 2 1/4 Jahren Zuchthaltung auf	
	<i>Trifolium pratense</i>	<i>Medicago sativa</i>
<i>Trifolium pratense</i>	97,3%	75,0%
<i>Medicago sativa</i>	93,3%	95,7%

schwach gesichert ($p \sim 5\%$). Ein wesentlich geringerer Prozentsatz der Apteren kam jedoch zur Ansiedelung, wenn die Aphiden, die bisher auf Luzerne gelebt hatten, plötzlich auf Rotklee gesetzt wurden. Sowohl die Differenz zur Ansiedelungsrate der Rotkleezucht auf Rotklee als auch die Differenz zur Ansiedelungsrate der Luzernezucht auf Luzerne ist hier im t-Test für Häufigkeitsziffern mit $p < 0,1\%$ signifikant.

4. Diskussion

Die dargelegten Ergebnisse zeigen, daß bei *Acyrtosiphon pisum* in bezug auf das Wahlverhalten eine Gewöhnung an die Wirtspflanze stattfinden kann. Diese Gewöhnung ist nach einem langen Aufenthalt (ca. 75 Generationen) an einer bestimmten Pflanzenart zu beobachten, aber auch schon nach einer Generation nachweisbar. Drei Möglichkeiten nennen JERMY et al. (1968) für die veränderte Bevorzugung eines Nährsubstrats:

- (1) geruchliche Gewöhnung über die Präimaginal-Stadien,
- (2) Entwicklung von Formen mit verschiedenen Ernährungsgewohnheiten durch natürliche oder künstliche Selektion,
- (3) Modifizierung der Ernährungsgewohnheiten durch Induktion spezifischer Präferenz in einer ontogenetischen Phase.

Dabei ist meiner Meinung nach die erste Hypothese nur ein Teil der dritten, es wird deshalb hier nur nach den Punkten 2 und 3 gefragt. Welche dieser beiden Änderungsmöglichkeiten, Selektion oder Modifikation, für die hier untersuchten Fälle der Gewöhnung von *A. pisum* an bestimmte Wirtspflanzen zutrifft, wird zur Diskussion gestellt.

In Abschnitt 3.2.2 wurde beschrieben, daß schon nach einer Generation eine Änderung des Wahlverhaltens beobachtet werden konnte, und zwar dahingehend, daß die Tiere, deren Vorfahren ca. 78 Generationen an *Medicago sativa* und nur in der letzten Generation an *Trifolium pratense* gelebt hatten, den Rotklee in stärkerem Maße annahmen als jene, die nach entsprechend langem Rotklee-Aufenthalt nur eine Generation an Luzerne lebten. Eine so schnelle Änderung des Wahlverhaltens scheint nur als Modifikation erklärbar. Tabelle 3 gibt dazu die Zahlenwerte. Aufschlußreich ist in diesem Zusammenhang ein Vergleich mit Tabelle 2, die die Ergebnisse der Auswahlversuche nach ausschließlicher Zuchthaltung entweder an *T. pratense* oder an *M. sativa* beinhaltet. Der Ansiedelungsprozentsatz auf *T. pratense* ist nämlich gleich hoch unabhängig davon, ob nur die letzte oder ob die letzten 75 Generationen auf dieser Pflanze gelebt hatten. Der Einfluß der Nahrungspflanze auf die Wirtswahl wird besonders durch die Tiere von *M. sativa* ausgewiesen, die nur eine Generation auf *T. pratense* lebten und eine deutlich veränderte Bevorzugung dem Rotklee gegenüber zeigten, obwohl Luzerne eindeutig die bevorzugte Wirtspflanze des benutzten Biotyps ist. Die Ansiedelungsprozentsätze auf *T. pratense* sind jedoch geringer und nicht einheitlich, wenn man die Aphiden, die zuletzt bzw. die ganze Zeit auf *M. sativa* gehalten wurden, vergleicht. Nach ausschließlicher Zuchthaltung an Luzerne wählten nur 11,7% der Apteren den Rotklee (Tabelle 2), nach Zuchthaltung an Rotklee und nur der letzten Generation an Luzerne wählten 17,9% der Apteren den Rotklee (Tabelle 3). Die Differenz zwischen diesen beiden Werten ist im t-Test für Häufigkeitsziffern mit etwa 2% Irrtumswahrscheinlichkeit gesichert. Es ist danach sehr wahrscheinlich, daß die Gewöhnung an *T. pratense* in einer Generation nicht ganz verschwindet, daß sie aber andererseits in einer Generation bis zu ihrer vollen Höhe ansteigen kann. Das erstere läßt sich deuten als eine Modifikation des Wahlverhaltens, die eine Generation überdauert.

Die Änderung des Wahlverhaltens gegenüber dem Rotklee, die eine Generation überdauert und (Tabelle 3) bereits nach einer Generation das in den Versuchen ermittelte Maximum erreicht, führt zu der Frage, ob selektive Vorgänge mitbeteiligt sein können. Die Einbeziehung dieser Möglichkeit ergibt sich vor allem durch die Ergebnisse des Ansiedelungsversuches (Tabelle 4). In diesem Versuch waren die Aphiden gezwungen, die dargebotene Wirtspflanze entweder anzunehmen oder zugrunde zu gehen. Am höchsten war der Ansiedelungsprozentsatz, wenn den Aphiden diejenige Pflanze angeboten wurde, auf der sie langfristig aufgewachsen waren. Übertragung von *T. pratense* auf *M. sativa* brachte keine deutliche Senkung des Ansiedelungsprozentsatzes mit sich; letzterer ist nicht signifikant niedriger als derjenige der Luzernezucht auf *M. sativa*. Bei der umgekehrten Übertragung von Luzerne auf Rotklee kamen aber signifikant weniger Aphiden zur Ansiedelung als in allen anderen Fällen. Ein relativ großer Teil der Aphiden ging also nach der Übertragung von Luzerne auf Rotklee zugrunde. Entsprechendes ist sicher auch geschehen, als die 27 Monate auf Luzerne lebenden *A. pisum* zwangsweise auf Rotklee mußten, bevor die in Abschnitt 3.2.2 (Tabelle 3) geschilderten Versuche durchgeführt wurden. Während der 24 Stunden, in welchen die Mütter der Versuchstiere Gelegenheit zur Besiedelung des Rotklee hatten, haben wahrscheinlich in erster Linie nur diejenigen Larven abgesetzt, die durch besondere Befähigung zum Rotklee-Befall ausgezeichnet waren. Auch von den heranwachsenden Larven blieben nur solche auf dem Rotklee, die diesen als Nährsubstrat akzeptierten.

Da offenbar eine Ausmerzung derjenigen Tiere stattfand, die den Rotklee verweigerten, darf die Möglichkeit von Selektion auf die Befallsfähigkeit für *T. pratense* nicht ausgeschlossen werden. Überraschend war es jedoch, daß diese mögliche Selektion die Ansiedelungsrate auf *T. pratense* nach einer Generation ebenso wie nach 26 Monaten in beiden Fällen auf 21,1% erhöhte, d. h. nach einer vielfach längeren Zeit keine verstärkte Auswirkung zeigte. Eine Erhöhung der Fruchtbarkeit an Rotklee, wie sie MARKKULA und ROUKKA (1970) erzielten, nachdem sie *A. pisum* längere Zeit an *T. pratense* gehalten hatten, konnte hier nicht beobachtet werden. Die beiden finnischen Autoren haben jedoch mit einem Biotyp gearbeitet, der Erbse und Rotklee besiedelt, so daß man ihre Versuchsergebnisse von den meinigen gesondert betrachten muß.

Hohe Mortalität, ein Zeichen für mögliche Selektion, beim Übergang von einem Wirt zum anderen beobachteten auch CRAIGHEAD (1921) für Cerambyciden, HOVANITZ (1969) für *Pieris*-Raupen und SHAPOSHNIKOV (1961, 1965) für *Dysaphis*-Arten.

Die Aphiden der Zucht 792, mit der die Versuche des Abschnittes 3.3 durchgeführt wurden, sind die Nachkommen einer einzigen ungeflügelten Virgo. Es müßte sich deshalb um genetisch völlig einheitliches Tiermaterial gehandelt haben, das keine Voraussetzungen für Divergenz durch unterschiedlichen Selektionsdruck in sich hätte. Ansatzpunkte für mögliche Selektion sind aber trotzdem nicht auszuschließen, nachdem COGNETTI (1961, 1965) bei einigen Blattlausarten endomeiotische Vorgänge nachweisen konnte, in deren Folge bei der diploiden Parthenogenese der Aphiden in heterozygoten Linien ein rezessives Merkmal plötzlich hervortreten kann. Die Zucht 792 ist heterozygot in bezug auf das Farbmerkmal (F. P. MÜLLER 1962, 1971a); es besteht somit auch die Möglichkeit von Heterozygotie hinsichtlich des Nahrungswahlverhaltens.

In der vorliegenden Arbeit wurde nur die Gewöhnung an solche Pflanzenarten geprüft, die zum Wirtspflanzenkreis der jeweiligen Biotypen gehören. JERMY et al. (1968) und KUZNETZOV (1952) konnten keine Anpassung von Schmetterlingsraupen an völlig neue Wirte auf dem Wege der Gewöhnung beobachten. Jedoch SHAPOSHNIKOV (1961, 1965) nimmt für *Dysaphis*-Arten einen solchen Übergang auf normalerweise völlig abgelehnte Pflanzen an, wobei sogar morphologische Änderungen auftreten sollen. In allen Versuchen mit *A. pisum* fällt auf, daß die Gewöhnung an die andere Pflanzenart nie zu einer alternativen Änderung des Bevorzugungsverhaltens führt, sondern stets nur die Ansiedelung auf der weniger günstigen Pflanze etwas, meist signifikant fördert.

Wenn die festgestellten Veränderungen der Wirtsbevorzugung ausschließlich auf modifikativ induzierten Verhaltensweisen beruhen, die hier mit Gewöhnung bezeichnet wurden, ist auf diesem Wege nicht mit der Entstehung neuer Biotypen zu rechnen. Sie können jedoch beginnende Biotypenbildung fördern, weil durch sie genetisch gleiche Individuen in verstärkter Populationsdichte auf engem Raum zusammengeführt werden. Die hier

nachgewiesenen Änderungen des Wirtswahlverhaltens, seien sie modifikativ oder selektiv zustande gekommen, sind dazu geeignet, die Schädwirkung oligophager Insektenarten zu steigern, wenn ein und dieselbe Wirtspflanze auf großen Flächen und oft nacheinander angebaut wird.

Zusammenfassung

Adulte vivipare Weibchen eines grünen und eines roten Biotyps von *Acyrtosiphon pisum* (HARRIS) konnten in Käfigversuchen frei auswählen zwischen Pflanzen von *Vicia faba* L., *Vicia villosa* ROTH, *Pisum sativum* L., *Trifolium pratense* L. und *Medicago sativa* L. Hauptsächliche Wirtspflanzen der grünen Form sind *Vicia villosa* und *Pisum sativum*, während dagegen die rote Form auf *Trifolium pratense* beschränkt ist. Beide Biotypen lassen sich jedoch mit Erfolg auf *Vicia faba* züchten. Aphiden, die aus Stammzuchten an *Vicia faba* entnommen wurden, besiedelten diese Pflanze zu einem höheren Prozentsatz im Vergleich mit Blattläusen beider Biotypen nach Zuchthaltung in einer Dauer von 1–2 Generationen auf *Vicia villosa* bzw. *Trifolium pratense*.

Adulte ungeflügelte vivipare Weibchen eines anderen roten Biotyps, der *Medicago sativa* als Wirt bevorzugt und der auch zur Besiedelung von *Trifolium pratense* befähigt ist, zeigten nach Zuchthaltung auf *Trifolium pratense* eine etwas erhöhte Ansiedelung auf Rotklee im Vergleich mit solchen, die sich auf Luzerne entwickelt hatten. Ernährung auf Rotklee für die Dauer von einer Generation bewirkte die gleiche Zunahme der Ansiedelung auf *Trifolium pratense* wie nach einer Zuchtperiode von 26 Monaten auf dieser Pflanze.

Summary

In cage experiments adult viviparae of a green and a red biotype of *Acyrtosiphon pisum* (HARRIS) were allowed to settle by choice on *Vicia faba* L., *Vicia villosa* ROTH, *Pisum sativum* L., *Trifolium pratense* L., and *Medicago sativa* L. The principal host plants of the green form are *Vicia villosa* and *Pisum sativum*, the red form on the other hand is restricted to *Trifolium pratense*. Both biotypes, however, can be reared successfully on *Vicia faba*. Aphids taken from stock cultures on *Vicia faba* settled on this plant to a higher percentage compared with aphids of the same biotypes after rearing for 1–2 generations on *Vicia villosa* or *Trifolium pratense*, respectively.

Apterous viviparous females of another red biotype, which prefers *Medicago sativa* as host and which settles also on *Trifolium pratense*, indicated after rearing on *Trifolium pratense* a somewhat increased colonization on red clover in comparison with those that had developed on alfalfa. Feeding on red clover for one generation caused the same increase of the colonization on *Trifolium pratense* as a rearing period of 26 months on this plant.

Резюме

Взрослые живородящие самки зелёного и красного биотипов *Acyrtosiphon pisum* (HARRIS) могли в попытке в клетках свободно выбирать среди растений *Vicia faba* L., *Vicia villosa* ROTH, *Pisum sativum* L., *Trifolium pratense* L. и *Medicago sativa* L. Основными растениями-хозяевами зелёной формы являются *Vicia villosa* и *Pisum sativum*, в то время как красная форма обычно живёт только на *Trifolium pratense*. Ооба биотипа можно однако успешно выращивать и на *Vicia faba*. Aphidae, взятые из племенного разведения на *Vicia faba*, в более высоком проценте населились на этом растении по сравнению с Aphidae обоих биотипов, которых выращивали в ходе 1–2 поколений на *Vicia villosa* и, соответственно, *Trifolium pratense*.

Взрослые бескрылые живородящие самки другого красного биотипа, который преимущественно живёт на *Medicago sativa*, а может жить и на *Trifolium pratense*, показывали после племенного разведения на *Trifolium pratense* несколько повышенную склонность к жизни на *Trifolium pratense* по сравнению с такими, которые развивались на люцерне. Кормление на *Trifolium pratense* в течение одного поколения вызвало равное увеличение поселения на этом растении как 26-месячное разведение на этом растении.

Literatur

- AUCLAIR, J. L. Dissimilarities in the biology of the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum* (Homoptera: Aphididae), on alfalfa and peas in New Mexico. Ann. ent. Soc. America 59, 780–786; 1966.
- COGNETTI, G. Endomeiosis in parthenogenetic lines of aphids. Experientia 17, 168–169; 1961.
- Parthenogenesis in aphids. Proc. XIII Int. Congr. Entom. London 1964, 250; 1965.
- CRAIGHEAD, F. Hopkins host-selection principle as related to certain cerambycid beetles. Journ. Agr. Res. 22, 189–220; 1921.
- HOVANITZ, W. Inherited and/or conditioned changes in host-plant preference in *Pieris*. Ent. exp. appl. 12, 729–735; 1969.
- IWAO, S. & MACHIDA, A. Further experiments on the hostplant preference in a phytophagous lady-beetle, *Epilachna pustulosa* KÖNO. The Insect Ecology (Tokyo) 9, 9–16; 1961. [Zit. nach JERMY et al. 1968.]
- JERMY, T., HANSON, P. E. & DETHIER, V. G. Induction of specific food preference in lepidopterous larvae. Ent. exp. appl. 11, 211–230; 1968.
- KUZNETZOV, V. I. (Die Fragen der Anpassung von Lepidopteren-Arten an neue Nahrungsbedingungen). Trudy Zool. Inst. 11, 166–181; 1952. [russisch]
- MARKKULA, M. & ROUKKA, K. Resistance of plants to the pea aphid *Acyrtosiphon pisum* HARRIS (Hom., Aphididae). I. Fecundity of the biotypes on different host plants. Ann. Agric. Fenn. 9, 127–132; 1970.
- MÜLLER, F. P. Biotypen und Unterarten der „Erbsenlaus“ *Acyrtosiphon pisum* (HARRIS). Ztschr. Pflanzenkrankh. 69, 129–136; 1962.
- Isolation mechanisms zwischen sympatrischen bionomischen Rassen am Beispiel der Erbsenblattlaus *Acyrtosiphon pisum* (HARRIS) (Homoptera, Aphididae). Zool. Jb. Syst. 98, 131–152; 1971a.
- Vorläufige Ergebnisse nach langjähriger zwangsweiser parthenogenetischer Dauerzuchthaltung von Aphiden. Beitr. Ent. 21, 165–178; 1971b.
- & HUBERT-DAHL, M. L. Wirtspflanzen und Überwinterung eines an Erbsen lebenden Biotyps von *Acyrtosiphon pisum* (HARRIS) (Homoptera: Aphididae). Dtsch. Ent. Ztschr., N.F., 20, 321–328; 1973.
- RUSSEL, G. E. Observations on the settling behaviour of aphids on sugar-beet plants in the glasshouse. Journ. agric. Sci., Camb. 67, 405–410; 1966.
- SCHOONHOVEN, L. M. Gustation and foodplant selection in some lepidopterous larvae. Ent. exp. appl. 12, 555–564; 1969.
- SHAPOSHNIKOV, G. Ch. Specificity and appearance of adaptations to new hosts in aphids during the process of the natural selection. Entom. Obozrenie 40, 739–762; 1961. [Russisch m. englischer Zus.]
- Morphological divergence and convergence in the experiment with aphids (Homoptera, Aphidinea). Ent. Obozrenie 44, 3–25; 1965. [Russisch m. englischer Zus.]
- WEBER, E. Grundriß der biologischen Statistik. 6. Aufl. VEB GUSTAV FISCHER Verl. Jena, 674 Seiten; 1967.