

(nach ECKSTEIN und einigen anderen Autoren)	(nach PACLT)
<i>suffusella</i>	<i>unipunctella</i>
<i>radiatellum</i>	<i>ustellus</i>
<i>variata</i> Den. & Schiff.	<i>adumbrata</i> Vill.
<i>variegana</i> Den. & Schiff.	<i>asperana</i> Fabr.
<i>parallelaria</i>	<i>vespertina</i>
<i>virgaureana</i> Tr.	<i>interjectana</i> Haw.
<i>favillaceana</i>	<i>vulgana</i>
<i>communana</i>	<i>wahlbomiana</i>
<i>xerampelina</i> Hb.	<i>centrago</i> Haw.
<i>zelleri</i> Rag.	<i>tumidella</i> Germ. & Zinck.

Die plastische Modifikation des Flügels von *Pyrrhocoris apterus* Linné

(Hemiptera-Heteroptera, Pyrrhocoridae)

Von GUSTAV SEIDENSTUECKER, Gunzenhausen

(Mit 128 Textfiguren)

Einleitung

Mit der Benennung *Pyrrhocoris apterus* kennzeichnete LINNÉ im Jahre 1758 die Feuerwanze als flügelloses Insekt. Damit hatte die punaise rouge des jardins (GEOFFROY, 1762) zwar ihren wissenschaftlichen Namen erhalten, gleichzeitig aber — nomen est omen — bis in die Gegenwart ständigen Zweifel über ihre Flugfähigkeit auf sich geladen.

Selbst die Untersuchungen aus neuester Zeit (WAGNER, 1947—49) über die Ausbreitung dieser Wanze stagnieren wieder in der Frage nach dem Flugvermögen. Dieser wichtige Faktor in der Verbreitungs-Dynamik der Wanzen berührt nun *Pyrrhocoris apterus* deshalb, weil zwischenzeitlich entdeckte vollgeflügelte Exemplare einen Flug in den Bereich des Möglichen zeigten, trotz allem Mangel positiver Wahrnehmungen im Laufe von zweihundert Jahren.

Ich habe die wechselhafte Flügelbeschaffenheit der Feuerwanze im beschränkten Rahmen geprüft, ihre Ursachen erwogen und schließlich den Flug im Experiment mit nachfolgendem Ergebnis beobachtet.

Material

Aus heimischen *apterus*-Völkern entnahm ich alle Tiere, die irgendwelche Abweichungen von der normalen Gestalt des Deckflügels aufwiesen. Das Resultat der Auswertung waren 479 flügelvariante Imagines, eingetragen aus 95 Populationen innerhalb von 17 Tagen, nämlich 17 Arbeitstagen während der Jahre 1948/49/50.

Dieses nach der besonderen Form, der flächigen Ausdehnung und Länge des Flügels bunt zusammengetragene Material läßt daher vornehmlich die morphologische Beschaffenheit des Flugorgans überblicken, womit ich dem Wesen der Brachypterie unter den Heteropteren etwas näherkommen will. Zusätzlich wurden noch Farb- und Zeichnungsvarianten eingesammelt, wie sie bereits P. SCHULZE und HENKE bekannt waren und die ihrer Art nach nichts Neues boten, nunmehr aber mit einer gewissen Bedeutungsbeziehung zum Flügelpolymorphismus belegt werden sollen.

Die durchsuchten Populationen stammen von Lindenbäumen aus dem Umkreis der fränkischen Orte Gunzenhausen und Triesdorf. In der Periode des überwiegenden Auftretens der Imagines, also im Oktober und April (die Zeit der Hibernation ausgenommen), war die rasche Auswahl leicht, weil an abweichenden Tieren stets ein Mindestanteil von 5 % bemerkbar war. Einzelne Völker zeigten jedoch eine sehr unterschiedliche Durchsetzung mit Aberranten aller Art, die zwischen 5 % und 95 % schwankte und erst nach Kenntnis der verschiedenen Variationsrichtungen getrennt und zahlenmäßig genauer ergriffen werden kann.

Variation

Die ungleichwertige Menge der abweichenden Flügelträger läßt sich erst beurteilen, sobald als Richtmaß die gestaltliche Norm des Deckflügels von *Pyrrhocoris apterus* festgelegt ist. Diese Norm wird provisorisch auf den zahlenmäßig häufigsten Flügeltyp fixiert und in Fig. 3 und 4 dargestellt. Die heutige Einteilung für polymorphe Flügeltypen würde sonach bei *apterus* L. von einer forma subbrachyptera (= hypomacroptera) sprechen, weil die Flügelspitzen das 5. Tergit bedecken. Davon ausgehend lassen sich dann ohne weiteres zwei Gruppen unterscheiden:

1. die Explikanten, welche die normale Flügellänge überschreiten,
2. die Reduzenten, welche die normale Flügellänge nicht erreichen, also die ohnehin verkürzten Decken noch stärker vermindern.

Das Maximum der Plusvariation bildet das makroptere Stadium. Zwischenstufen sind zahlreich; sie verkörpern lediglich eine Längenschwankung der Membran allein (Fig. 20—26).

Die Minusvariation interessiert in weit höherem Maß. Sie ist bisher kaum beachtet worden, veranschaulicht aber doch eine ganz außerordentliche Plastizität im Formgepräge der Halbdecken. Auf eine Minimalform läßt sich hier unmöglich vorgreifen. Die Aufgliederung des Materials der Reduzenten muß vielmehr bei der Norm ihren Anfang nehmen; denn entwicklungsgeschichtlich ist der makropteren Form die Stellung des primären, ursprünglichen Typs zuzuweisen, demgegenüber die subbrachyptere Regelform der Gegenwart (Norm) schon einen Folgezustand ausdrückt. In dieser Richtung setzt sich offenbar der Abbau des Flügels fort. Bestimmte Reduktions-Grade will ich dabei nicht herausstellen, weil sie morphologisch nicht gefestigt erscheinen. Trotzdem ist die Minusvariation analysierbar und erlaubt dann einen guten Einblick in das Entwicklungsgeschehen jener Art.

In Fig. 1 habe ich alle längendifferenten Flügelformen im Quadrat *ABCD* koordiniert. Die Abszissenachse *AB* mißt den rechten Flügel, die

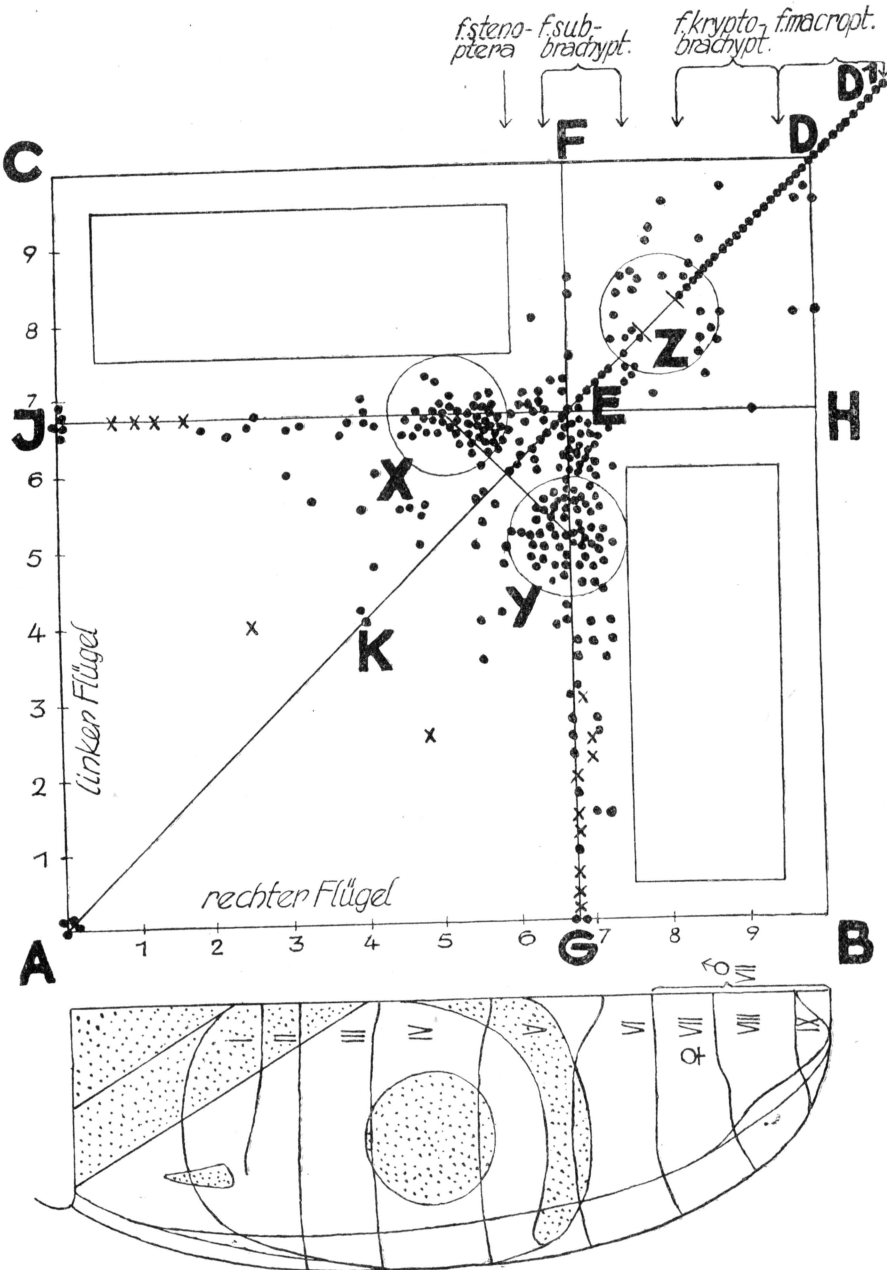


Fig. 1. Diagrammatischer Überblick zur Flügelmodifikation

Ordinatenachse AC den linken. Jeder Punkt kennzeichnet somit ein Individuum und die Länge seiner beiden Deckflügel. Alle Punkte, die sich auf der Diagonale $AD(D^1)$ bewegen, erfassen daher Tiere mit symmetrischem Flügelpaar. Die darunter angebrachte Skizze des Körpers von *apterus* (Norm) erläutert die Längswerte 1—10 durch einen Vergleich mit den Segmentgrenzen des Abdomens. Es ist darum nicht die absolute, sondern die relative Länge dargestellt, wie sie sich aus ihrem Verhältnis zum Körper ergibt.

Weit außerhalb D , etwa um Segmentbreite das Abdomende überragend, beginnen bei D^1 die Punkte der makropteren Individuen. Sie setzen sich kontinuierlich bis zum Längengrad 8,3 fort, worauf eine merkliche Unterbrechung eintritt (durch Querstriche angedeutet). Erst um den Schnittpunkt E herum verdichten sich wieder die symmetrischen Formen, im Zentrum die Flügel-Norm kennzeichnend. Bei Eintragung aller Individuen des hiesigen Faunenbestandes würden schätzungsweise 95% davon genau im Punkte E versammelt sein. In der gleichen Richtung fortfahrend ist dann zu bemerken, daß die symmetrischen Reduzenten bei Länge 6 (Mitte des 5. Segments) wiederum den Zusammenhang unterbrechen (Querbalken). Gleichzeitig tritt auf breiter Basis eine Abwanderung der Punkte in zwei Richtungen ein, sie verlassen also die Symmetrieachse und setzen die Flügelverkürzung nur mehr einseitig fort, während der zweite Flügel (rechts oder links) annähernd die Normallänge beibehält.

Dicht verstreute Punkte im Winkel JEG begleiten anfänglich diese Spaltung in der Einheitlichkeit des Flügelpaares; der Rest strebt den Polen J und G zu, die Reduktion bis auf den Nullpunkt, den totalen Flügelschwund hintreibend. Eine derart unnatürliche Längenverschiedenheit der Flügel ist kaum zum Ziel gesetzt. Sie ist offenbar das Mittel zum Zweck der weiteren Herabsetzung der Flügelausmaße auf die nächstniedere Stufe, die sogenannte forma brachyptera. Die einseitige Anomalie des Flügels hat in der ungeklärten, ebenfalls einseitig auftretenden Anomalie des Heteropteren-Fühlers eine Parallele und zeigt hier allem Anschein nach den Weg, der zur Umbildung eines Organs beschritten werden muß.

In der Nähe des E -Zentrums (Norm) fallen zwei Anhäufungen anomaler Individuen auf (Kreis X und Y), deren linear verbundene Mittelpunkte die Symmetrielinie gerade an jener Stelle schneiden, welche auch der letzte Achsenpunkt einnimmt und damit den Stand des mutmaßlichen Reduktionsminimums anzeigt. Bis hierher (Mitte des 5. Segments) ist demnach die symmetrische Reduktion bereits gelungen. Punkte, die darüber hinaus noch an oder schon in unmittelbarer Nähe der AD -Achse liegen, stellen unvollkommene Praeformationen dar.

Die übrigen, weiter entfernten Punkte im Winkel JEG sind als Vorposten dem gleichen Entwicklungsziel untergeordnet. Sie nähern sich vereinzelt sogar der brachypteren Formenzone (Segmentgrenze IV) und im Punkte K scheint gar die hypobrachyptere Form vervollständigt zu

sein. Fig. 94 vermittelt den Umriß und gleichzeitig das Empfinden, daß noch ein ziemlich unvollendetes Organbild vorliegt, welches schwerlich schon die endgültige Gestalt der nächstniedereren Reduktionsstufe verkörpern kann.

Es fallen im Untersuchungsfeld weiterhin zwei völlig unbesetzte Flächenbezirke auf, welche die Kernstücke von *EGBH* und *EJCF* betreffen. Hierin müßten jene Individuen Platz finden, deren einer Flügel verlängert ist, während der andere reduziert. Daß eine derart auseinanderstrebende Prägung des Flügelpaares äußerst unnatürlich wäre, versteht sich aus der Regel des allgemeinen Ebenmaßes der Organe von selbst. Außerdem erläutern diese Leerflächen, daß die vielen angetroffenen Formen nicht als planlos geschaffene Merkmalsbildungen oder Abnormitäten angesehen werden dürfen, sondern einem einheitlichen Stilplan unterworfen sind. Übrig als Hauptentwicklungsfeld schälen sich sonach nur zwei Quadrate heraus, worin wir die Explikanten (*EFDH*) und die Reduzenten (*EGAJ*) in ihrer Ausdehnung gut erfassen können.

Im Spielraum der Reduzenten ist die Verteilungsdichte der Punkte deutlich uneinheitlich, nämlich überwiegend um das Ausgangszentrum *E* (Norm) gruppiert und davon ausstrahlend bis zur Linie *JKG* hingezogen.

Anders ist das im Explikantenfeld. Hier fällt die reichlich besetzte Symmetrielinie auf, die nur auf ein kurzes Stück durchbrochen ist (um Meßziffer 8). Ich zweifle nicht, daß diese Lücke auch bei Prüfung eines vervielfachten Materials stets dünner besetzt bliebe als die übrige Strecke. Es dürfte sich hier um eine Schwelle (Umschlagspunkt) handeln, wo die Entwicklung sich für ein subbrachypter oder ein makropter determiniertes Organ entscheiden muß. Sie liegt bezeichnenderweise in enger Nähe der Norm und bedingt damit die hohe Möglichkeit des wahlweisen Übertritts zur Makropterie. Ferner nimmt die Punktstreuung die Fläche *EFDH* viel gleichmäßiger ein. Es ist daraus entnehmbar, daß die Umbildung des Flügels auf der Strecke *D—E* den gesamten Raum längst durchlaufen hat und zwar ebenfalls auf dem Weg der asymmetrischen Anomalie. Beachtlich ist die etwas dichtere Gruppierung im Bereich *Z*. Sie steht im gewissen Verhältnis zu den Anhäufungen um *X* und *Y*. Während letztere aber die fortschreitende Heranbildung symmetrischer Reduktionsmerkmale flankieren, umfaßt der *Z*-Kreis die letzten Zeugen des jüngst vergangenen Entwicklungsbildes auf der Strecke *D—E*, wo an der gleichen Stelle bereits der Fortgang des Wandlungsgeschehens durch jene Kluft ausgedrückt ist, die eine scharfe Trennung des subbrachypteren und makropteren Formtyps erstrebt.

Schließlich sind auf dem Diagramm noch solche Individuen eingetragen worden (mit Kreuz), welche eine Verkümmerng, Mißbildung oder Verkrüppelung am Flügel anzeigten, sofern diese postmetabol und endogen entstanden schienen. Traumatische Anomalien sind in den Untersuchungstoff überhaupt nicht einbezogen worden. Verletzte Tiere sind übrigens

selten aufzufinden, obwohl die Biotope oft im Trittbereich der Wege liegen. Die Ursache ist in dem baldigen Untergang aller Invaliden zu sehen, woran der häufig zu beobachtende Kannibalismus erheblichen Anteil hat (man vergleiche auch MEISSNER und HENKE). Erwähnen will ich deshalb auch, daß das besprochene Material nur Individuen umfaßt mit vollzähligen, unversehrten Gliedmaßen (Fühler, Beine). Eine Verletzung der Flügel allein ist sonach kaum annehmbar.

Jene Mißbildungen, eingeschätzt als Folge von Häutungsfehlern, passen sich nun in den Wandlungsverlauf des Flügels in der Weise ein, daß sie sichtlich diejenigen Grenzbereiche ausfüllen, welche für eine harmonische Organbildung überhaupt nicht mehr gangbar sind. Auf den Koordinaten *EG* und *EJ* setzen sie sich daher als letzte Ausläufer der Varianten bis zum vollkommenen Flügelverlust fort. Die zu beachtenden Punktgruppen bei *G* und *J* stellen Individuen dar, welche einseits gar keinen Flügel mehr aufweisen. Auch entfallen auf *A* zehn Exemplare, die beiderseits keinen Flügel haben. Es handelt sich hier nicht etwa um ausgebrochene Decken. Die Flügel gingen vielmehr schon früher verloren und sind wahrscheinlich bei der Häutung in den larvalen Flügeltaschen verblieben. Im nachfolgenden Ausfärbungsprozeß wurden die (gewöhnlich rötlichen) Einsatzstellen ersatzweise kräftiger schwarz pigmentiert. Das Unvollendete dieser Erscheinung aber drücken deutlich die offenstehenden Gelenkhöhlen aus und verweisen den ganzen Vorgang in den Bereich der Degeneration.

Diese verschiedenartigen Formveränderungen dürfen wohl in Zusammenhang gebracht und aneinandergereiht werden. Sonach vollzieht sich der Gestaltwandel sichtlich in fließendem Übergang, wobei die angedeuteten Etappen umgekehrt zum bisher verfolgten Verlauf der Flügelverkürzung zuerst mit den Pioniererscheinungen der peripheren Umbildungsakte genannt werden müssen: Degeneration, asymmetrische Anomalie, symmetrische Reduktion, Flügeldimorphismus und -polymorphismus.

Rein systematisch lassen sich die vorgefundenen Morphen folgendermaßen ordnen:

1. Explikation beidseitig, symmetrisch; Membran überragt oder erreicht fast das Abdomenende, Hautflügel ausgebildet, flugfähig.
 Forma macroptera f. *pennata* Westhoff
2. Explikation beidseitig, symmetrisch; Membran kürzer als das Abdomen, Hautflügel meist verkürzt.
 Forma kryptobrachyptera f. *membranacea* Westhoff
3. Explikation beidseitig, asymmetrisch. }
 4. Explikation einseitig. } f. *inaequalis* Stichel
 Irreguläre Plusvarianten }
5. Norm; Deckflügel bedeckt das 5. Abdominalsegment.
 Forma subbrachyptera (Nominatform) f. *apterus* Linné
6. Reduktion einseitig.

7. Reduktion beidseitig, asymmetrisch.
Irreguläre Minusvarianten.
8. Reduktion beidseitig symmetrisch, Deckflügel verschmälert, bis Mitte des 5. Segments reichend.
Forma stenoptera (Fig. 5).

Nomenklatur

Die Asymmetrietypen im Explikantenkreis sind auch anderenorts nicht entgangen, jedoch nur nomenklatorisch verarbeitet worden (f. *inaequalis* Stichel). Unter den übrigen Benennungen herrscht keine rechte Einheitlichkeit. Es findet sich in der Literatur die forma macroptera unter einem merkwürdigen Gemisch von Namen: *alata* Westhoff (GULDE, 1924), *alata* Wolff (BWANA DUDU, 1928), *pennata* Westhoff (STICHEL, 1935) *alata* Westhoff (MICHALK, 1938).

Die Verwirrung ist darauf zurückzuführen, daß WOLFF (1802) auf seine Abbildung 102b (Tafel XI) im Textteil (S. 108, Nr. 102) mit der Legende „b) varietas alata“ erläuternd hinweist. Er hat diese Varietät aber keinesfalls benannt oder seine Absicht zur Benennung irgendwie kundgetan. Die deutsche Ausgabe der Icones Cimicum drückt das ebenfalls durch die Art der Übersetzung aus, wo die Tafelerklärung lediglich besagt daß die Abbildung 102b „eine Spielart mit Flügeln“ darstellt. Den Worten „varietas alata“ kommt ebensowenig eine nomenklatorische Bedeutung zu wie irgendeiner der übrigen Tafelerklärungen. Überdies sind alle seine nomenklatorisch geschöpften Namen im Generalregister (S. 205) deutlich mit W bezeichnet und die zwei einzigen Varietäten anderer Autoren (er selbst hat keine eigenen gegründet) sind durch die besondere, trinäre Zusammensetzung hervorgehoben.

Da die intentio autoris wesentliche Voraussetzung für das Entstehen eines gültigen Namens ist, so entfällt das WOLFFsche Bildzitat als Name. Will man heute auf die Nennung von Individuen-Gruppen innerhalb einer Population nicht besser ganz verzichten, so hat bestenfalls die f. *pennata* Westh. Berechtigung. Im neuen Gulde (1935, S. 286) erscheint die zweckmäßige Bezeichnung forma macroptera; leider ist obendrein noch die f. *pennata* Westh. erwähnt und zwar fälschlich mit der Indikation der f. *membranacea* Westh.

Farbtracht

Das Wesen der Flügel-Variation von *Pyrrhocoris apterus* L. wäre schwerlich zu ergründen, wollte man die Färbung und Zeichnung der Decken gänzlich außer Acht lassen; denn jede Flächenminderung berührt unmittelbar die Musterelemente.

Das vorherrschende Rot der Larvenkörper bildet auch bei den Imagines die Grundfarbe. Dazu kommt im Geschlechtsstadium eine kontrastierende schwarze Zeichnung. Mit dem Abbändern dieser Zeichnung auf den Flügeln der Feuerwanze hat sich schon P. SCHULZE (1916) befaßt. Anhand der vorgefundenen irregulären schwarzen Querbinden und der allgemeinen Schwarz-Zunahme wird nigristische Variabilität und Zeichnungsasymmetrie hervorgehoben; die traumatische Genese wird von ihm gleichfalls verneint und die Ursache in Witterungseinflüssen vermutet. HENKE (1924) prüfte experimentell die Beeinflußbarkeit und stellte die hohe Abhängigkeit der Melaninbildung von Außenfaktoren (Temperatur) klar.

Die schwarzen Pigmente oder Melanine sind demnach als Abbau- und Härtpigmente in die Cutikula eingelagert und werden bei jeder Häutung erneuert, wobei sie durch Umweltseinflüsse nach Quantität und Lokalisation modifizierbar sind.

Die roten Pigmente befinden sich in der Epidermis, gelten als Speicherstoffe und sind von Ernährungsbedingungen abhängig, weshalb ihre Menge schwankt und bei ungewöhnlich starkem Aufbrauch ockerfarbene (f. *ochracea* E. Wagn.) oder gelbe (f. *citrina* Schum.) Verblassung eintritt, wofür hauptsächlich pathologische Störungen auslösend sein dürften.

Wegen der unregelmäßigen und überzähligen Streifen und Flecken hatte SCHULZE schon bei der nomenklatorischen Fassung Schwierigkeiten, weshalb er die beabsichtigten *formae* auf Formenkreise (Mustergruppen) beziehen mußte. Die überdies ausgesucht symmetrischen Zeichnungsmuster auf seinen Abbildungen dürfen aber nicht täuschen. Eine strikte Abgrenzung war hier ebensowenig vollziehbar, wie gegenwärtig bei der plastischen Variation. Gerade die unregelmäßige Weise der Melaninablagerung ist das Charakteristische.

Es war bereits HENKE aufgefallen, daß seine Temperaturversuche hauptsächlich melanistische Varianten hervorbrachten (diffuse Pigmentablagerung außerhalb der Zeichnung), während die Freilandausbeuten

von SCHULZE überwiegend nigristische Varianten enthielten (Pigmentvermehrung innerhalb der Zeichnungsregionen, zusätzliche Flecken und Binden). Ferner tritt nach seinen Ergebnissen der Nigrismus schon bei schwächeren Temperaturreizen auf als der Melanismus (S.444) und ist besonders von frühzeitigen Beeinflussungen (S.473) im Larvalstadium abhängig. Darin liegt die Erklärung, warum in der Natur die nigristischen Formen sich häufiger finden. Beide Variationsweisen sind auseinanderzuhalten; sie entspringen gegensätzlichen Ursachen. Die als *forma sordida* Jak. (*carbonaria* Horv.) bekannte, extrem melanistische Form ist in der Natur nur in Wärmegebieten (Ungarn, Maintal) oder in

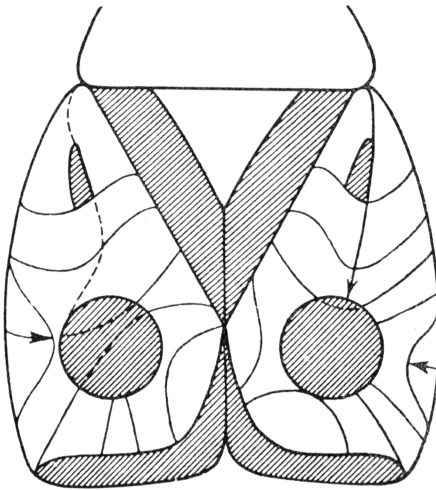


Fig. 2. Schematische Darstellung des Verlaufs der irregulären Streifenzeichnung, der Buchten und Substanzminderung

Wärmejahren auffindbar und verrät damit ihre Beziehung zu hohen Temperaturen. Die lokalisierten Fleckvergrößerungen aber (*crassipuncta* P. Sch.) sind überwiegend in unserer gemäßigten Temperaturzone vertreten.

Meine Aufmerksamkeit galt vor allem der natürlichen, nigristischen, Pigmentvermehrung. Ihrer variierend ansteigenden Ausdehnung ist eine deutliche Grenze gesetzt; denn anfänglich sind Schulter- und Mittelfleck

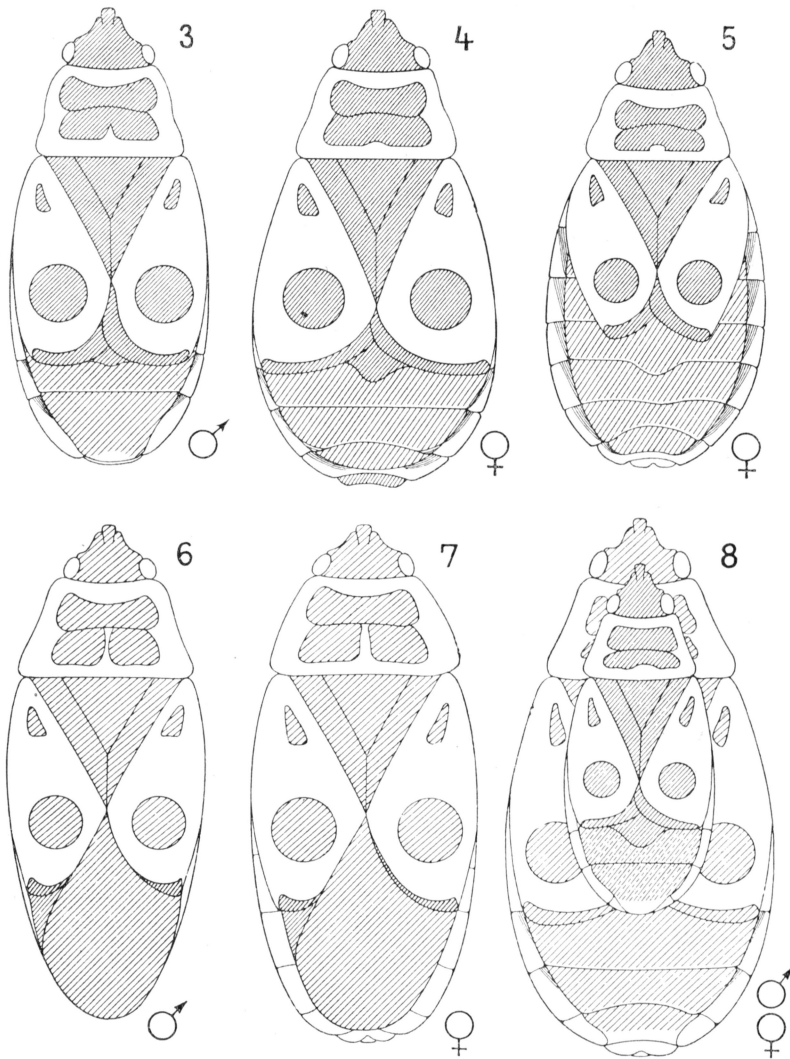


Fig. 3—4. Subbrachyptere Geschlechter von *Pyrrhocoris apterus* L. (Sexueller Dimorphismus). — Fig. 5. Forma stenoptera. — Fig. 6—7. Makropteres Paar von *Pyrrhocoris apterus* L. — Fig. 8. Extremer Größenunterschied der subbrachypteren Geschlechter

bei mäßiger Größenzunahme noch gut lokalisiert, darüber hinaus aber hört die geordnete Vermehrung im Rahmen des normalen Zeichnungsmusters plötzlich auf und ohne Übergänge breiten sich irreguläre Querbinden und zusätzliche Flecke geradezu planlos über die Halbdecken. Dieser Ablauf kongruiert auffallend mit dem Modus der Formasymmetrie, weshalb ich ihn den Vorgängen der morphologischen Reduktion gleichsetzen und als Vorstufe dazu anreihen möchte.

Diese Querbinden sind nicht wie HENKE vermutet auf feine Chitinnisse zurückzuführen, wenngleich das Farbbild ganz den Eindruck einer gewaltigen Störung macht. Eine solche wird besonders eindrucksvoll veranschaulicht, wenn die Querbinden in dünne Streifen aufgelöst mehrfach hintereinander liegen und auf breiter Linie eine Stauung des Melaninflusses andeuten, wobei der distale Flügelteil dann nicht selten weischalig ist und mißfarbig braun bis gelb gefärbt erscheint. Man denkt unwillkürlich an schroffe Außeneinwirkungen und starke Kältereize als naheliegende Ursache für Hemmungen des Ausfärbungsprozesses in dieser Form. Da HENKE aber bei extremen Temperaturen gerade keine derartige Farbstörung (Fig. 9—14) erzielt hat, scheinen mir auch hierfür langdauernde, geringe Kältereize klimatischer Natur, in Verbindung mit den endogenen Vorgängen des reduzierenden Flügels gesehen, allein veranlassend zu sein. Als Naturfunde sind mir derartige Farbabweichungen auch immer häufig begegnet; jedoch nur am normallangen Flügel. Dagegen war unter den makropteren Tieren und Plusvarianten niemals die nigristische Streifung zu finden. Es ist ersichtlich, daß die hohe Zeichnungs labilität erst mit jenem Stadium der Flügelverkürzung einsetzt, wo der zurückweichende Hinterrand dem schwarzen Kreisfleck nahekommt. Tatsächlich verkürzt sich der Flügel auch nicht proportional, sondern graduell vom distalen Ende her, welche Regel schon für den Membranschwund der Plusvarianten gilt. Der transversale Verlauf der Streifen und die allgemein in Stufenabsätzen verminderte Flügellänge weist ebenfalls darauf hin. Die Fehlfärbung geht als Bahnbrecher dem Wandlungsstrom des abnehmenden Corium voraus und bildet mit der Reduktion einen einheitlichen, eng angeschlossenen Vorgang.

Jene eigenartigen Querstreifen stehen bei der Feuerwanze nicht einzelt da. Ich konnte sie oft an *Aelia klugi* Hahn, *Carpocoris pudicus* Poda und *Eurygaster maura* L. vorfinden (Fig. 16—18). Ihr Entstehen muß mit gleichheitlichen Außeneinwirkungen erklärt werden, oder besser mit übereinstimmend verändertem Stoffwechselablauf, weil der Ausfärbungsprozeß nur indirekt auf Umweltseinflüsse reagiert. Auffallend ist ferner, daß sie vornehmlich an solchen Arten bemerkt werden, welche in Massen vorkommen, Großpopulationen bilden, weltweite Verbreitung haben, einen noch anhaltenden vertikalen Verbreitungsstrom in Nordrichtung erkennen lassen und mit starker Reaktionspotenz ausgerüstet sind. Man vergleiche hierzu die ausgeprägte melanistische Variation bei *Eurygaster testudinaria* Geoffr., die bei *maura* als dem südlicheren Faunenelement etwas geringer ist, weshalb sie wohl auf die Klimaanforderungen des Nordens (Kältereize) gelegentlich mit nigristischer Fehlfärbung reagiert. Um eine fehlerhafte, gestörte Ausfärbung handelt es sich hier nämlich, nicht etwa um eine veränderte oder neuartige Zeichnung. *Eurygaster* zeigt die Querstreifung nicht auf den versteckten Flügeln, sondern auf dem großen, überdeckenden Skutellum und auf dem Pronotum. Das ist ein Hinweis,

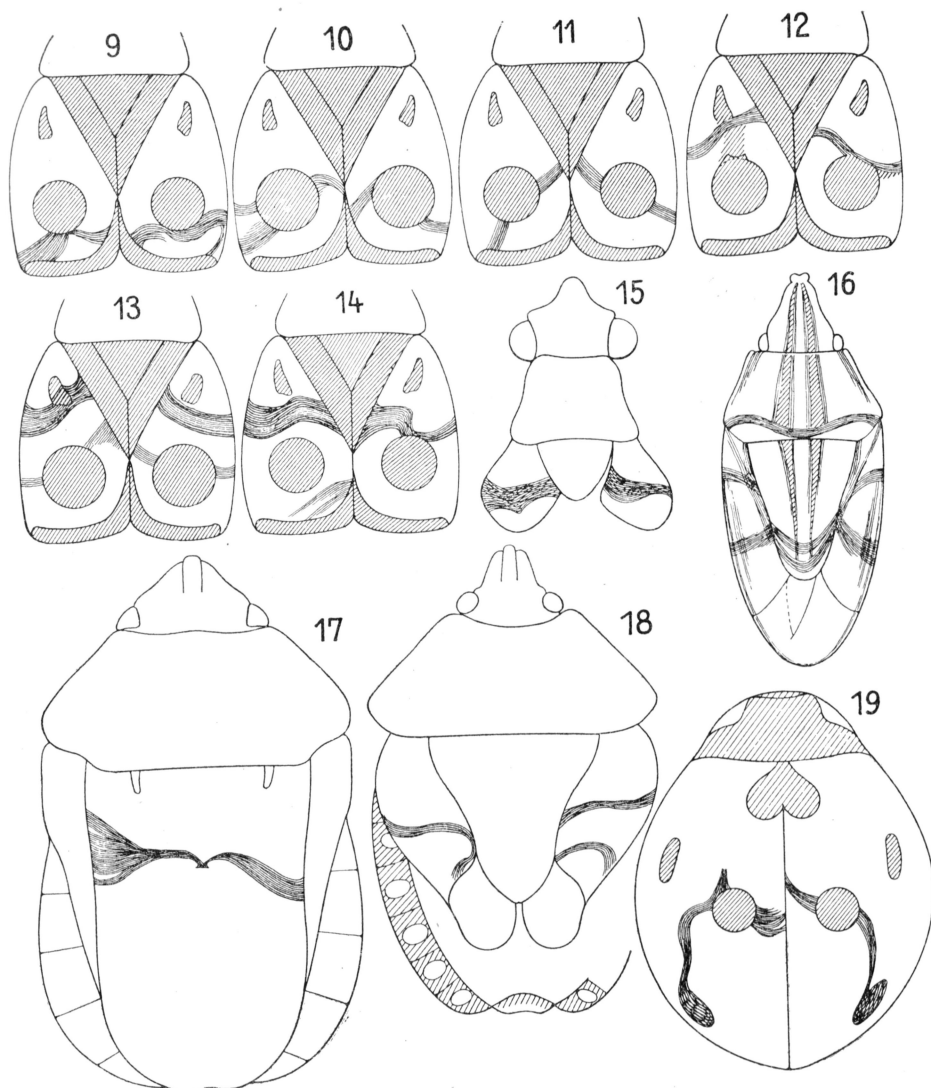


Fig. 9—14. Irreguläre Querstreifung an *Pyrrhocoris apterus* L.

Fig. 15. „ „ „ *Nysius jakobeae* Schill.

Fig. 16. „ „ „ *Aelia klugi* Hahn

Fig. 17. „ „ „ *Eurygaster maura* L.

Fig. 18. „ „ „ *Carpocoris pudicus* Poda unter Verkürzung der Halbdecken.

Fig. 19. „ „ „ *Coccinella* L. (Col.).

wiewenig derartige Verfärbungen einem bestimmten Organ gelten. Vielmehr ist die Körperoberseite schlechthin betroffen und hier vor allem die Extremitäten oder hypertelischen Körperteile (Skutellum von *Eurygaster*). Auch der dünnere Hinterrandsaum des Pronotum zeigt bei vielen Heteropteren die dunklen Querbinden. Ebensohäufig sind gerade diese Körperteile Deformierungen unterworfen, indem sie verkürzt (Flügel), gestaucht (Skutellumquerfalten) oder unregelmäßig gerandet (Pronotumsäume) in Erscheinung treten.

Ganz allgemein erzeugen die zusätzlichen schwarzen Linien und Flecken eine Verdunkelung des Farbbildes, so daß auch die Wirkung der Farbtracht wesentlich verändert ist. Das gilt gleichsinnig für die Minusreduktion, wo außerdem die schwarzen Zeichnungselemente sich hartnäckig erhalten. Die Bedeutung dieses Vorganges ist nicht belanglos, die irreguläre Streifung ist nicht irrational. Sie fällt in ihrem Verlauf weitgehend mit den „Abbruchlinien“ des Flügels zusammen, indem sie gleichsam die morphologischen Reduktionsgrenzen „vorzeichnet“. Ein Vergleich mit den außerordentlich mannigfaltigen Umrissen der reduzierten Decken läßt ersehen, daß die Randkanten dem Linienzug der schwarzen Querbinden folgen. Die großen Kreismakeln beeinflussen sogar direkt den Randverlauf des zurückweichenden Flügels in der Weise, daß sie sich länger erhalten, also resistenter sind als die roten Farbflächen, welche als tiefe Einbuchtungen von außen her und sogar als Perforationen allseitig und vorzugsweise schwinden. Diese Einbuchtungen nehmen ihren Ausgang von denselben Randstellen des Flügels, welche die schwarzen Farbstreifen der Zeichnungsvarianten einnehmen. Auch laufen die fortschreitenden Buchten regelmäßig auf den Mittelfleck zu, genau wie die hier allseits einmündenden Linien der f. *radiata* P. Sch. (vgl. SCHULZE: Fig. 16). Nach Verschmelzung des Seitenrandes mit dem Mittelfleck löst sich im Zuge der weiteren Flügelreduktion der Mittelfleck und das typische Zeichnungsmuster gänzlich auf. Erst bei stärkerer Verkürzung sind die Deckflügel-Schuppen wieder harmonischer gezeichnet und gestaltet. Man vergleiche hierzu die Figuren 27—128. Da die schwarzen Flecken dem Abbau der Decken einen sichtlichen Widerstand entgegensetzen, so dürfte in diesen stark pigmentierten Stellen der Grund liegen, weshalb die mehrfachen Reduktionsformen der Heteropterenflügel sich unter Umgehung solcher Stellen stufenweise ausgeprägt haben, das heißt, unzusammenhängende Verkürzungsgrade von verschiedener, genau fixierter Länge aufweisen.

In Fig. 2 sind die Grundzüge der streifigen Fehlfärbung eingezeichnet, womit gleichzeitig die Randeinbuchtungen verständlich werden (Pfeile). Der rechtsseitig vom Schulter- zum Mittelfleck geführte Pfeil deutet die seltene Verschmelzung beider Flecken an und kennzeichnet weiterhin eine Bruchlinie der Streifen in Richtung auf den Mittelfleck, die auch noch beim Randverlauf des reduzierten Flügels eine Rolle spielt.

Die gleiche irreguläre nigristische Fehlzeichnung ist bei *Coccinella L.* (*Coleopt.*) bemerkbar (Fig.19), wo jedoch kaum eine Flügelverkürzung bezweckt ist, sondern eine Wandlung des bereits äußerst variablen Zeichnungsmusters vor sich geht. Es wäre deshalb nicht undenkbar, daß die fraglichen Querbinden auch bei den Heteropteren eine eigene, unabhängige Variationsrichtung vertreten, die getrennt neben der Reduktion einhergeht. In diesem Falle aber müßte wohl eine Abzweigung beider Richtungen irgendwie wahrnehmbar sein. Fehlfärbung und Reduktion begleiten jedoch einander. So treten die Querlinien noch an Arten auf, deren Deckflügel schon sehr weitgehend vermindert sind (Fig.15, *Nysius jakobeae Schill.*). Meines Erachtens verkörpern die irregulären Melaninablagerungen nur Fehlschläge im Sinne von mißglückten Formveränderungen (Teilresultate), worin die Erschwertheit des physiologischen Umbildungsaktes zum Ausdruck kommt. Die äußeren Anlässe dafür lassen sich einigermaßen überblicken, wenn Lebensweise und Verbreitungsweg der Feuerwanze genau verfolgt werden.

Vorher möchte ich noch darauf hinweisen, wie groß die Zahl derjenigen Wanzen ist, welche mit *apterus* in der Farbtracht konvergieren. Sie sind überwiegend in den wärmeren Zonen des mediterranen Gebiets heimisch, weshalb der Ursprung dieser äußerlichen Ähnlichkeit in einer biozönotischen Einheit jener Arten zu suchen ist, zu denen besonders die verwandten Lygaeinen *Spilostethus*, *Cosmopleurus*, *Melanocoryphus*, dann auch *Therapha*, *Deraeocoris*, *Calocoris* u. a. Vertreter stellen. Das Vorbild waren womöglich die wehrhaft stechenden Reduviiden (*Pirates*, *Rhinocoris*, *Prostemma*), die übereinstimmende Farben tragen und den gleichen Lebensraum besiedeln. Ersichtlich fällt dieser schwarz-rote Farbkomplex mit dem Schwerpunkt des regionalen Vorkommens ihrer Träger innerhalb der klimatisch wärmeren Zonen zusammen, woraus auch die Feuerwanze stammt, wie deren Verbreitungsdichte heute noch nachweist.

Ein Verzicht auf diese Farbtracht im Sinne einer allmählichen Umwandlung ist nicht so ohne weiteres möglich, sei es weil sie Schutzwirkung ausübt oder sonstwie eine Bedeutung hat; jedenfalls ist sie in diesem besonderen Lebensbereich autochthon vorhanden. Die Reduktion des Flügels berührt aber solange nicht die Zeichnung, als deren visuelle Wirkung auf die Umwelt erhalten bleibt. Der Abbau der schwarzen Membran war deshalb schadlos zu bewerkstelligen unter der ersatzweisen Melanisierung der ehemals roten Rückentergite (s. Larven), die nach Bloßlegung ohnehin einer stärkeren Chitindecke bedurften.

Die verstärkte Reduktion (Minusvariation) dagegen verändert unweigerlich die Zeichnung und zugleich den von ihr ausgehenden Sinnesindruck auf die belebte Umwelt. Das ist im gleichen Lebensbereich kaum tragbar; eine dahingehende Variation wird erst bei gleichzeitigem Wechsel der Außenbedingungen verständlich, weshalb das Eingehen auf einen

weiteren Faktor, die ökologischen Wandlungen am Entwicklungsweg der Feuerwanze, unerläßlich ist.

Unter diesen Gesichtspunkten verlangt auch das Schutzfärbungsproblem eine andere Beurteilung als HEIKERTINGER (1919) sie gab. Das in südliche Verhältnisse und seine Biozönosen eingepaßte Farbmuster ist in unseren Breiten nicht mehr gebräuchlich und wird somit ganz richtig zur „Ungewohntfärbung“, allerdings ohne irgendwelche Zweckmäßigkeit und Schutzwirkung, sondern mit dringenden Verfallstendenzen in sich. Arten mit hoher Variationspotenz, wie *Calocoris hispanicus* Gmel., lassen den Beweis für den Rot-Schwarz-Wandel in der Süd-Nord-Verbreitung sicherlich auf statistischem Wege noch erbringen, wozu ich erwähnen möchte, daß ich den schwarzen *Calocoris hispanicus rufipes* Reut. bei Nürnberg (Eismannsberg b. Altdorf, Mai 1935, vid. ED. WAGNER) antraf.

Ökologie

Die Feuerwanze nimmt bei uns zwei deutlich getrennte Lebensbereiche ein, welche durch zwei verschiedene Nahrungsquellen bestimmt werden. Die Nahrung besteht eben nicht aus pflanzlichen Abfallstoffen aller Art, sondern es werden Kleinfrüchte, Samen und Kerne bevorzugt und unter diesen wieder die der Malven und Linden. Darnach unterscheiden wir ein Malven- und ein Lindenvorkommen; ersteres ist im Süden, letzteres im Norden häufiger.

Die Malve (*Malva Alcea* L.) ist eine selten zitierte Nahrungspflanze von *apterus*, doch war sie bereits WOLFF (1802) bekannt gewesen. Er schreibt: „Habitat gregarius in Malva sylvestri, ad arborem radices, ad muros, hybernans sub lapidibus arborumque corticibus, primo vere proveniens“. Die Linde dagegen wird namentlich nicht erwähnt, welche Einstellung ganz dem fränkischen Faunenbild der damaligen Zeit entspringt. Im Bereich dieser Malven, also in den lichten, xerothermen Laubwäldern verkörpert die Feuerwanze einen ganz besonderen Reaktionstyp. Auf weite Strecken findet man sie am Boden verstreut umherlaufend, in lebhafter Unruhe einzeln von einer Malvenstaude zur anderen wandernd. Die Gunst des klimatisch wärmeren Milieus fördert die Beweglichkeit, andererseits zwingt die sporadische Verteilung der Malvenorte zur Lauf-tüchtigkeit, zumal die nährenden Malvenfrüchte spärlich sind. Über große Waldstrecken ergießt sich ein breiter Strom rastlos wandernder Einzelgänger; ein Bild, das innerhalb deutscher Grenzen nur im Süden geläufig ist.

Die Linde (*Tilia cordata* Mill. und *platyphyllos* Scop.) ist der zweite, wohlbekannte Aufenthalt der Feuerwanzen. Zu Hunderten zusammenge-drängt füllen sie Wurzelnischen und Rindenspalten aus, dichte Populationen bildend. Der untere Teil der Baumstämme wird kaum verlassen; nur einzelne Tiere erklimmen den oberen Stammteil, 5 Meter Höhe meist nicht übersteigend. Die Verstreuung auf dem Boden ist ebenfalls gering

und erstreckt sich vorwiegend auf den Wurzelbereich. Nur träge umherlaufend, bei ansteigender Temperatur auch lebhafter werdend, verlassen sie die Linden kaum. Auf weite Strecken sind sie überhaupt nicht anzutreffen. Es kommen auch durchaus nicht alle Linden in Betracht, besonders nicht solche im Waldbestand. Die Nähe von Mauern oder felsigem Untergrund, sowie Gesteins- oder Rohböden im Umkreis der Linden sind Bedingung und von solcher Wichtigkeit, daß eher ein Übergang auf Eichen, Robinien, Pappeln u. a. stattfindet, als daß ein Vorkommen an Linden innerhalb lückenloser Humusböden denkbar wäre.

Ausgehend von diesen beiden Gruppen mit verschiedener ökologischer Disposition gelingt es den Weg zu verfolgen, den die Feuerwanze im letzten entwicklungsgeschichtlichen Abschnitt zurückgelegt hat. Ein folgerichtiges Aneinanderreihen konkreter Beobachtungen soll die Gesamtheit der begleitenden Wandlungen des Artbildes verständlicher machen.

Der mediterran-kontinentale Gürtel war die Ausgangszone für die Invasion von *Pyrrhocoris apterus* L. auf unser mitteleuropäisches Gebiet. Diese ursprüngliche Heimat entspricht dem Verbreitungsgebiet der Malvaceen, deren Früchte die Vorzugsnahrung der Pyrrhocoriden bilden. Die Unergiebigkeit der spärlichen Früchte einer sporadisch siedelnden Nährpflanze (*Malva*) nötigt *apterus* zur Erfassung weiter Strecken; die Flugfähigkeit wäre eigentlich von Nutzen. Trotzdem hat *apterus* bereits in diesem Lebensbereich die subbrachyptere Form entwickelt, die den Flug ausschließt. Der Aufenthalt auf den Fruchtständen ist im Südklima nämlich nur kurze Zeit lohnend und zwar während der geringen Spanne des unreifen weichen Fruchtzustandes, der allein ein Besaugen mit dem Rüssel zuläßt. Zu dieser Zeit drängt sich dann *apterus* auf den hohen Staudenspitzen, gleich den Lygaeinen und den auf Raub lauernenden Reduviiden gleicher Färbung. Mit der Frucht reife tritt dann aber eine Verhärtung der Schale ein, die Früchte verstreuen sich am Boden und liegen dort die längste Zeit des Jahres, für Nahrungszwecke zunächst untauglich. Eine mechanische Zerstörung der Schale ist selten, Regen als Quellfaktor scheidet lange Zeit aus. Nur die chemische Auflösung eröffnet Aussicht, daß das Fruchttinnere nochmals zugänglich wird. Das schaffen die Bodensäuren bei Erfüllung eines Mindestbedarfes an Feuchtigkeit, also in Bodenspalten, unter Steinen. Nur ein rastloses Suchen und Ablaufen der chemisch aktiven Rohböden verschafft Nahrung. Die Flugfähigkeit verliert an Bedeutung, die Laufleistung entscheidet; Membrane werden überflüssig und für den Bodenläufer hinderlich.

Entweder an den Grenzen der Malvenverbreitung oder im klimatischen Wechsel der letzten Erdzeitperioden mag *apterus* mit der Linde in Berührung gekommen sein. Nicht nur die systematische Verwandtschaft beider Pflanzen (Ordnung *Malvales*), sondern auch die hohe nahrungsgelaltliche Affinität beider Fruchtkörper (Gehalt an Schleim und Glykosiden) mag den Übergang gefördert haben. Außerdem ist die Reaktions-

breite in bezug auf die Nahrungswahl schon durch die gelegentliche Aufnahme zahlreicher anderer Pflanzensamen erweitert gewesen. So darf in der Plastizität des Nahrungsinstinktes die Evolutionsbasis für die Heranbildung eines Lindentyps gesehen werden. Da die Linde bei uns erst in der atlantischen Zeit (5000 ante Chr. n.) Einzug hielt, so ist die Nord- und Westausbreitung von *apterus* höchstens 7000 Jahre alt, ein Zeitraum, der dem Entwicklungsstand der gegenwärtigen Modifikationen angepaßt erscheint.

Die Linde erlaubte nicht allein die Einwanderung auf atlantisches und subatlandisches Gebiet, sie veranlaßte auch eine völlige Umgruppierung des Populationsbildes bei *apterus*. Als Nahrung dienen hier ebenfalls die Früchte. Ein Ersteigen der Bäume aber findet nicht statt, da dem ursprünglichen Malventier und Bodenläufer für einen Wechsel des ökologischen Stratum der Instinkt fehlt. Der herabgesetzte Bewegungstrieb im Klima der Nordzone gebietet ansich ein Verbleiben auf der wärmeren Bodenschicht, wo überdies die Nahrung in außerordentlicher Menge angehäuft ist. Das fördert weiterhin die Seßhaftigkeit und begünstigt die Konzentration der Individuen zu dichten Gesellschaften. Die steinharten Lindenfrüchte (Nüsse) müssen auch hier erst durch chemische Lösungskraft geöffnet werden, wofür hauptsächlich Rohböden die wirksamen Angriffsstoffe stellen. Mineralische und frische Böden sind ohnehin zum Gedeihen der Linde Vorbedingung. Mauern und Gesteinsböden sind für das Auftreten der Feuerwanze in derselben Hinsicht wichtig; selbst Wege haben deshalb eine große Anziehungskraft, wo überdies die mechanische Trittwirkung noch zusätzliche Nahrung erschließt. Vielfach finden wir die Feuerwanze nur an Mauern allein, weil diese windstauenden Barrieren Flugfrüchte aller Art in so großen Mengen aufhalten, daß dort ebenfalls ideale Lebensbedingungen geboten sind. Nach Regentagen zeigen sich auf den Mauern deutlich die bläulich-violetten Klumpen der gelösten Lindennüßchen (eisenbläuernde Gerbstoffe!), die von *apterus* eifrig besogen werden.

Die reichliche Nahrung im begrenzten Umkreis der Linde wirkt sich schließlich auch auf die Individuenzahl aus. Die verstärkt eiförmige Gestalt der subbrachypteren Weibchen, zufolge der in die Breite variierenden Abdomina, zielt auf ein wachsendes Fassungsvermögen für erhöhte Eimengen hin. Das erlaubt eine gesteigerte Vermehrung, sowie den Ausgleich der höheren Mortalitätsquote innerhalb der kälteren Klimazone und der größeren Verlustziffer bei Abwanderung in günstigere, meist weit entfernte Lindenstandorte.

Ausgeprägte physogastrische Tendenzen sind aber unter den Heteropteren fast durchweg von stark reduzierten Flügeln begleitet, denn die flachen Wanzenflügel harmonisieren nicht mit den kugeligen Hinterleibern, klaffen und unterliegen fortgesetzten Beschädigungen. Einer solchen abnehmenden Entwicklung der Feuerwanzen-Flügel kommen nicht nur die

gemäßigten Temperaturverhältnisse, die Seßhaftigkeit und der Nichtgebrauch der Flügel entgegen, sondern auch die Zwecklosigkeit und die Abbauwürdigkeit der oberseitigen Farbtracht, die in die Lindenbiozönose nicht hineinpaßt. Den Zwang zur Ablage der schwarz-roten Tracht des Südens mildern lediglich wenige Umstände und erlauben die ganz allmähliche, naturhaft langwierige Anpassung. Erstens sind in der Übergangszone noch vielfach die farbgleichen Lygaeinen (*Spilostethus*, *Melanocoryphus*, *Tropidothorax*) zugegen, zweitens ruft die nunmehrige Zusammenrottung der Feuerwanzen in dichte Haufen wegen der entstehenden roten Großflächen einen ganz anderen Gesamteindruck hervor, der womöglich eine neue Schutzwirkung in sich birgt (Ähnlichkeit mit blutenden oder verpilzten Stammteilen).

Forma macroptera

Von den bisher unbesprochenen Hautflügeln ist zu sagen, daß eine strenge Proportion zum Deckflügel nur beim flugfähigen Tier wahrnehmbar ist, wo Haut- und Deckflügel immer annähernd gleichlang vorgefunden werden. Es sind das die Individuen der Strecke $D-D^1$. Sobald die Membran das Abdomenenende wesentlich unterschreitet, nehmen die kryptobrachypteren Formen überhand, indem bei ausgebildeten Hemielytren verminderte bis stark reduzierte Hautflügel auftreten, die gleichfalls der asymmetrischen Abwandlung unterliegen und sogar im umgekehrten Längenverhältnis zu den asymmetrisch verkürzten Deckflügeln stehen können. In jedem Falle aber sind sie stets kürzer als die Deckflügel und schwinden selbst bei stärkster Reduktion des Oberflügels nie gänzlich, sondern sind als kleine Lappen (von 2 mm Länge) noch vorhanden. Wie die veränderlichen Umrisse der Pronota ersehen lassen, geht nebenher noch eine regellos schwankende Atrophie der Flugmuskulatur, die aber nur die kryptobrachyptere Zwischenstufe begleitet.

Funktionsfähige Flügelpaare setzen das Vorhandensein einer entsprechenden Antriebsmuskulatur voraus. Derart ausgerüstete Individuen haben eine breitere Pronotumform infolge des erweiterten Prothorax. Die Hinterleiber dagegen sind ebenso breit wie die Vorderkörper, also auch beim Weibchen nicht erweitert. Dadurch sind die Geschlechter der makropteren Tiere einander ähnlicher und verraten in diesem Zustand auch wieder ihre primitivere, ursprünglichere Stellung (Fig. 6 und 7). Die reduzierenden Formen dagegen streben einem augenfälligen Geschlechtsdimorphismus zu (Fig. 8).

BURMEISTER erwähnt ein häufigeres Vorkommen makropterer Tiere im Süden; eine oft beargwöhnte Stelle. Sie wird verständlich aus den ökologischen Wirkungen des südlichen Raumes, der sowohl die Brachypterie eingeleitet hat, als auch den häufigeren Rückfall ins makroptere Stadium demonstriert. Der kurze Sprung zurück zur makropteren Form kehrt um so öfter wieder, je kleiner die Reduktionsspanne ist. Bei der sub-

brachypteren Form ist sie zweifellos noch sehr gering, weshalb von allen subbrachypteren Heteropteren auch stets die makropteren Formen bekannt sind. Ferner ist der Anlaß für die Rückkehr zur Makropterie im Süden reichlicher gegeben.

Der auslösende Faktor für jenen spontanen Rückfall brachypterer Heteropteren ins makroptere Stadium ist noch ziemlich ungeklärt. Nach meiner Beobachtung an Wanzen, deren Rückbildungsvermögen aus dem Vorkommen dimorpher Formen entnehmbar ist (*Geocoris grylloides* L., *Coranus subapterus* Deg. u. a.), tritt Makropterie ein, sobald der bisher eingenommene Biotop ungeeignet wird und die vitalen Bedingungen darin allmählich schlechter werden. Das ist z.B. der Fall, wenn zufolge des sukzedenten Fortschreitens der Vegetation die aufkommende Buschformation den Malvenwuchs unterbindet, oder die Umgebung der Linden durch Bodenveränderungen humös wird. Bei der Feuerwanze würde das einen Ortswechsel dringend machen, weil die notwendigen Samen fehlen oder nicht mehr erschlossen werden. Das gleiche bewirken auch anhaltende Trockenheitsperioden, welche die hydrolytische Bodenwirkung aufheben; doch brauchen die gesamten atmosphärischen Verhältnisse nicht sonderlich verändert zu sein, wenngleich ein gewisser Temperaturanstieg meist damit verbunden ist.

Ich war anfänglich anzunehmen versucht, daß ein ungünstig gewordener Biotop durch räumliche Einengung und Abnahme der Individuenmenge eine zwangsläufige Konzentration der jeweiligen Restanten, Inzucht und Verdichtung des Erbgutes hervorruft und zu rückschlägigen Tendenzen (Atavismus) bei der Nachkommenschaft führt, so daß der ursprünglichere, makroptere Phaenotyp wieder in den Vordergrund tritt. Gegen einen erbgesetzlich gelenkten Ablauf sprechen aber viele Punkte. Die oft erwogene Erbllichkeit der verschiedenen Flügelformen und deren „mutatives“ Auftreten kann ich bei der Feuerwanze, wie auch bei dem größten Teil der flügelpolymorphen Heteropteren nicht bejahen. Hier muß zumindest ein Unterschied zwischen den konstanten und den labilen Reduktionen gemacht werden.

Auf einem ersichtlich verlöschenden Biotop (stark betretener Weg der Bahnhofanlage Nördlingen) habe ich aus einer Population mit 95%igem Gehalt an flugfähigen Feuerwanzen alle makropteren Individuen vor ihrem Abflug an einen gänzlich isolierten Standort bei Gunzenhausen nach völliger Beseitigung des dort hausenden brachypteren Volkes versetzt und im Folgejahr unter den Nachkommen kein einziges makropteres Stück mehr vorgefunden. Umgekehrt nahmen in langjährig bekannten Populationen plötzlich die makropteren Tiere überhand, weshalb kaum eine Vererbung, also eine regelmäßige, gesetzmäßige Wiederkehr elterlicher Eigenschaften annehmbar ist.

Betrachten wir darum die Außeneinflüsse als mutmaßliche Ursache genauer, so stehen uns zunächst wieder die Versuchsergebnisse von HENKE

zur Verfügung. Hier hatten die in allen Graden der Erträglichkeit variierten Temperaturen nur eine quantitativ schwankende Melaninablagerung zur Folge. Dieses Resultat ist insofern verständlich, als nur ein einziger Faktor zur Anwendung kam, der unmöglich die vielen Wirkungen des gesamten Umweltsdruckes auslösen konnte, wie sie unter natürlichen Verhältnissen aus Temperaturveränderungen entspringen.

In der Natur bewirkt erhöhte Temperatur nicht nur ein wechselndes Ausfärbungsergebnis, sondern erzeugt Trockenheit, unterbindet die Lösungsarbeit des Bodens und läßt die Samen ungenießbar; sie verursacht somit Nahrungsmangel, hemmt die Entwicklung und setzt im Imaginalstadium die Fruchtbarkeit der Weibchen herab durch geringere Eiproduktion bei gleichzeitiger Minderung des abdominalen Volumens. Die Suchreaktionen steigern sich, erhöhen die Laufleistung, was den Wuchs thorakalen Muskeln beeinflußt und womöglich aus dynamischen Erfordernissen heraus den korrelaten Ansatz von Flugmuskeln im Prothorax fördert. Dieser Komplex von Beziehungen, entsprungen aus den verschlechterten biotopischen Bedingungen, wirkt sich nach Beobachtung nicht sofort und in der gleichen Generation aus, sondern meist erst in der nachfolgenden. Bis zur Ausbildung makropterer Tiere lassen die eingehenden Biotope oft auch jahrelang die Notlage ihrer Bewohner verfolgen (Kannibalismus, Schnecken-, Würmer-, Flechtennahrung), bevor die Restbestände das Auftreten flugfähiger Tiere zeitigen.

Es sind also nicht, wie vielfach angenommen wird, die günstigen klimatischen oder optimalen Lebensbedingungen, welche die Makropterie auslösen, sondern die Zwangslagen an den Grenzen der ökologischen Valenz.

Wärme löst keine Makropterie, Kälte keine Brachypterie aus; sondern beide Kräfte veranlassen lediglich eine Umstellung im Bereich der Modifikationsbreite. Welche der möglichen Variationsrichtungen eingeschlagen wird, bestimmen zahlreiche endogene Faktoren. Die experimentell angewandten spezifischen Reize (Temperatur) konnten daher das Ergebnis nicht eindeutig bestimmen, vielmehr lediglich eine Wirkung auslösen, die ihrem Resultat nach bereits durch andere Faktoren weitgehend vorbestimmt war. Darauf ist es zurückzuführen, daß die Versuche sowohl bei erhöhter, wie bei erniedrigter Temperatur übereinstimmende Ergebnisse in der Art der Melanisierung brachten.

Bei den Versuchen über die Beeinflußbarkeit der Feuerwanze konnte seinerzeit die Reaktionsweise, das heißt die allein erbmäßig geregelte und vorausbestimmte Auswirkung der äußeren Einflüsse nicht in vollem Umfang ermessen werden. Ich habe darauf hingewiesen, daß der subbrachyptere Normaltyp den gegenwärtig erreichten Entwicklungszustand darstellt, womit dann erfahrungsgemäß alle übrigen bereits durchlaufenen Reaktionsmöglichkeiten als eingeschränkt gelten, wie das schließlich bei der Feuerwanze die zahlenmäßige Minderheit der makropteren Phaenotypen tatsächlich ausdrückt.

Ebenso wie die beiden Variationsrichtungen im Explikantenkreis mit einer alternativen, im Reduktionskreis mit einer fließenden Modifikation in Erscheinung treten, so sind auch die Reaktionsweisen im Versuch andersgerichtet und wahren ihre Eigenart nachhaltig, ohne von vornherein diese Anlagen am Larvenstadium erkennen zu lassen. Die ins makroptere

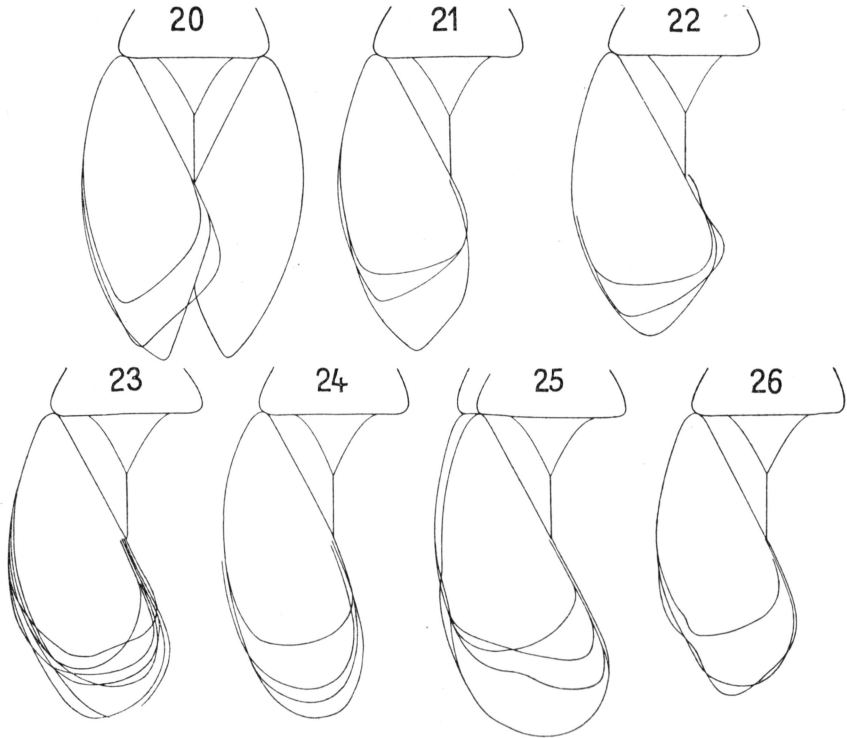


Fig. 20—26. Flügelumrisse der Explikanten planimetrisch übereinandergezeichnet; ausgeglichene, harmonische Formen, nur vereinzelt noch seichte Randeinbuchtungen (Fig. 25, 26), deren Bedeutung bei der Reduzentengruppe erkenntlich wird

Stadium umschlagenden Modifikanten offenbaren in der Natur eine Ausbreitungsreaktion zufolge verschlechterter Lebenslage; sie tritt nur sehr zögernd und ersichtlich unter erschwerten Vorbedingungen innerer Umstellungsfähigkeit ein, was auf der schon ganz auf Reduktion eingestellten Organbestimmung beruht. Die fließende Modifikation der Reduzenten dagegen ist eine Anpassungserscheinung, die leichter eintritt, weil unser Faunenanteil seit langem unter dem vorherrschenden Umweltdruck der geographischen Lage geformt wird, so daß Versuchstiere auf jede Art von Temperatureinwirkungen zunächst mit der seit Generationen gewohnten Weise reagieren, nämlich mit Melaninschwankungen, Nigrismus und asymmetrischer Reduktion. Es ist eben zu berücksichtigen, daß es sich

bei der Normalform der Feuerwanze schon um eine Dauermodifikation handelt. Zucht- und Temperaturversuche werden dadurch erschwert. HENKE hatte jedenfalls keinen Zuchterfolg bei melanistischen Formen; es hat nicht einmal eine Übertragung von Farbmerkmalen eines Larvenstadiums ins nächstfolgende Stadium beim gleichen Individuum stattgefunden.

GULDE erwähnt, daß das Weibchen seltener makropter vorkommt als das Männchen, was tatsächlich zutrifft. Da das Weibchen zum Zwecke der Arterhaltung im Norden die Nachkommenschaft erhöht und deshalb eine tiefgreifende Anpassung im Habitus entwickelt hat, ist die Rückkehr in die schlanke Flugform von einer weitergehenden Umgestaltung betroffen als beim Männchen, bei dem der Wechsel ins makroptere Stadium nicht so umwälzend ist. In einer Population mit 95% Plusvarianten habe ich die Geschlechter in folgender typischer Verteilung vorgefunden:

	Weibchen	Männchen
asymmetrische Explikanten	31	19
kryptobrachyptere Tiere	23	24
makroptere Tiere	32	53
	86	96

Die asymmetrischen Übergangs- und Versuchsfälle sind beim Männchen nur sehr gering vertreten, während das Weibchen in entschieden mehr, nämlich in fast genau so vielen Versuchsfällen stecken geblieben ist, als ihm vollständige Flügel gelungen sind. Die kryptobrachyptere, symmetrische Ausbildung drückt ebenfalls noch das unerreichte Ziel aus und ist in beiden Geschlechtern ziemlich gleichmäßig eingetreten. Dagegen überwiegen erheblich die flugfähigen Männchen.

Im Reduzentenkreis jedoch eilt die Adaption des Weibchens voraus; in meinem Material ist das nur mit geringem Unterschied zeigbar: 66 ♀♀, 61 ♂♂ mit Stenopterie. Zahlen- und gradmäßig hat die Brachypterie aber unter den Heteropteren-Weibchen allgemein einen deutlichen Vorsprung.

Flug

Tiere mit D-D¹-Flügelänge habe ich in Glasbehälter von 200 ccm Rauminhalt versetzt und in einer Anzahl von 15 Exemplaren dicht von außen her mittels elektrischer Glühbirne von 200 Watt dem Licht und steigender Wärme ausgesetzt. Vorherige Versuche mit Wärme allein sind mißlungen, ebenso Versuche in den Abendstunden. Die zur Mittagszeit dergestalt beeinflussten Tiere gerieten unverzüglich in lebhafte Unruhe. Unter Ansteigen der Bewegungsintensität innerhalb weniger Minuten, ausgedrückt durch rasches Umherlaufen, Zittern der Antennen, häufiges Putzen der Beine, trat bald ein Anheben der Flügel in Schrägstellung ein. Eiliges Durchkämmen und Lockern der Hautflügel mit den Hinterbeinen, dazwischen schwirrendes Bewegen, das waren die letzten Reaktionen, bevor die ganze Gesellschaft die Glaswände hinunter erschöpft zu Boden glitt. Wiederholte erfolglose Versuche belehrten schließlich, daß der Bewegungsdrang (Hitzevlucht) der Lichtquelle zugewendet ist und eine primitive Flugtechnik den

geraden Vorwärtsflug bevorzugt, der von der beleuchteten Glaswand aus nicht möglich war. Vertikal eingefügte Stäbe mit freiem oberem Ende führten schließlich zum Ziel: bei $+35^{\circ}$ Celsius (Innentemperatur) höchste Beweglichkeit, bei 40° Abflug von der Spitze der erklommenen Stäbe zunächst gegen die belichtete Glaswand und darauf quer durch den Behälter. Trotz der kleinen Probeflugstrecke genügt diese wiederholte Beobachtung um festzustellen: die Feuerwanze fliegt!

Im Freiland lösen sich die makropteren Tiere wohl unter dem Einfluß ihres gesteigerten Wandervermögens bald von der Masse der übrigen Artgenossen ab. Man findet sie daher häufiger an den oberen Stammteilen der Linde in Mannshöhe, wo sie offenbar eine Abflugbasis suchen. Löns fand die geflügelten Tiere häufig an den Spitzen von Grashalmen und auf *Tanacetum* (Entom. Nachr., 16, 10, 1890), was alles darauf hindeutet, daß gleichzeitig mit der Makropterie sich ein verändertes Verhalten einstellt. Von einer überwiegend makropteren Linden-Population konnte ich nach 7 Tagen kein lebendes Stück mehr antreffen; selbst die wenigen brachyppteren Individuen hatten den Biotop verlassen. Der Flug im Freien ist sicherlich von höheren Tagestemperaturen abhängig und entgeht nur deshalb so leicht der Beobachtung, weil er nicht direkt aus der Population heraus stattfindet. Es geht ihm meist ein mehr oder weniger langer Wanderweg voraus, bevor optimale Temperaturen den Flug auslösen. Die Feuerwanze fliegt somit nicht aus der Populationsmitte ab und landet auch nicht darin. Sie fliegt wahrscheinlich überhaupt keine Linden an, denn ich finde sie regelmäßig auf besonnten Mauern, die ihr ebenso wie die Gesteins- und Rohböden als Nahrungslieferanten viel wichtiger sind. Dort finden sich allenfalls in den Spalten genießbare pflanzliche Stoffe im geeigneten Zersetzungszustand. Eine allmähliche Auswahl der Nahrungsstoffe führt sie erst mit der Zeit in den engeren Bereich des bevorzugten Fruchtträgers, soweit sein besonderer Fruchtreichtum und die dadurch erhöhte

Figurenerklärungen zu Seite 51 u. 52.

Fig. 27—34. Reduktion mit abgestutztem Hinterrand, resistierendem Mittelfleck und markanter Restform (Fig. 34) vom *Cimex*-Typ.

Fig. 35—43. Annäherung und Verschmelzung des Mittelflecks gegen den Hinterrand.

Fig. 44—61. Außenrand-Einbuchtung mit Verschmelzen des Mittelflecks; im kritischen Stadium Auflösung des Zeichnungsmusters (Fig. 56) und Perforation (Fig. 57).

Fig. 62—68. Rand-Einbuchtung im Bereich des schwindenden Schulterflecks, mit Perforation beginnend und den weiteren Verlauf vorzeichnend.

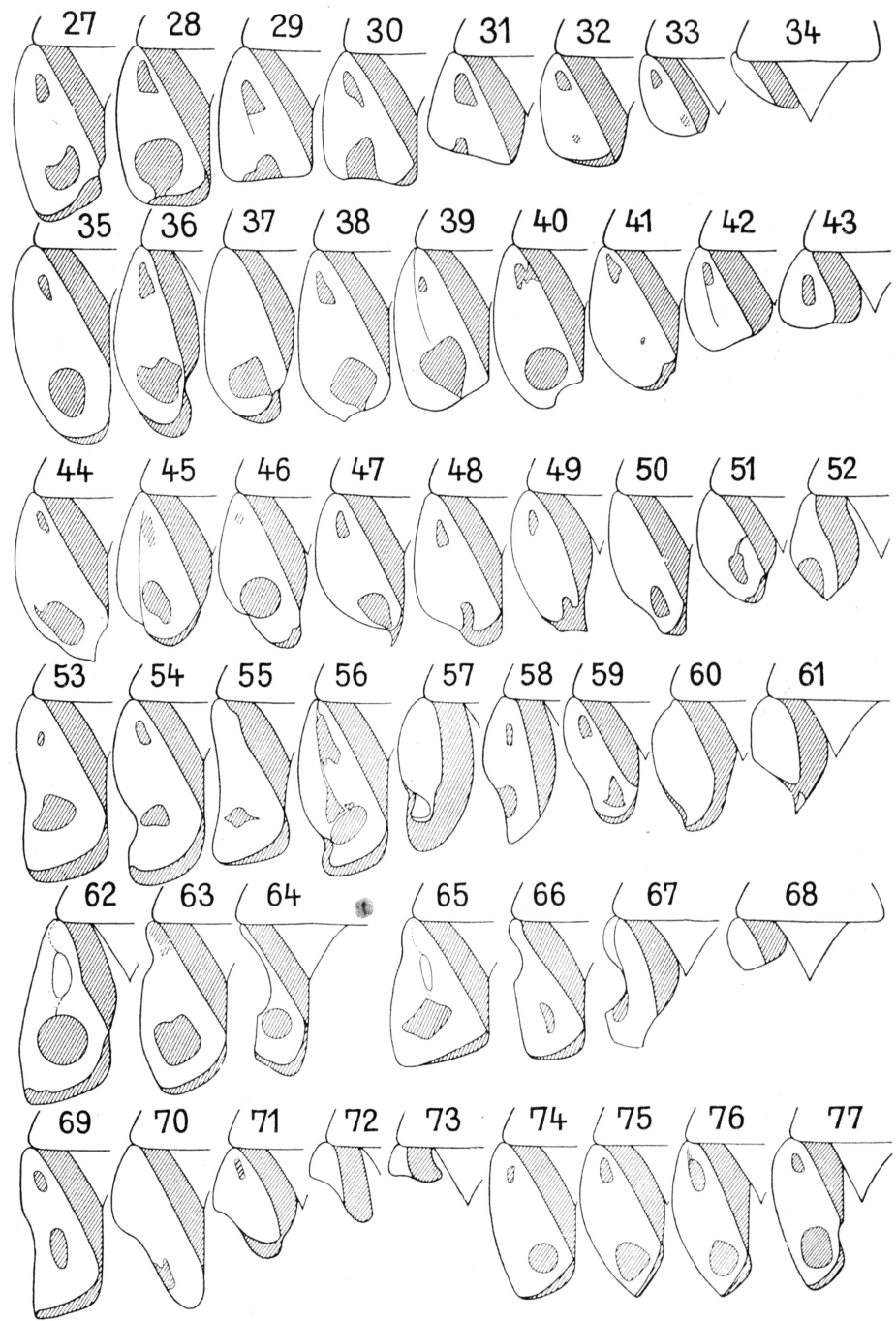
Fig. 69—73. Außenrand-Buchten.

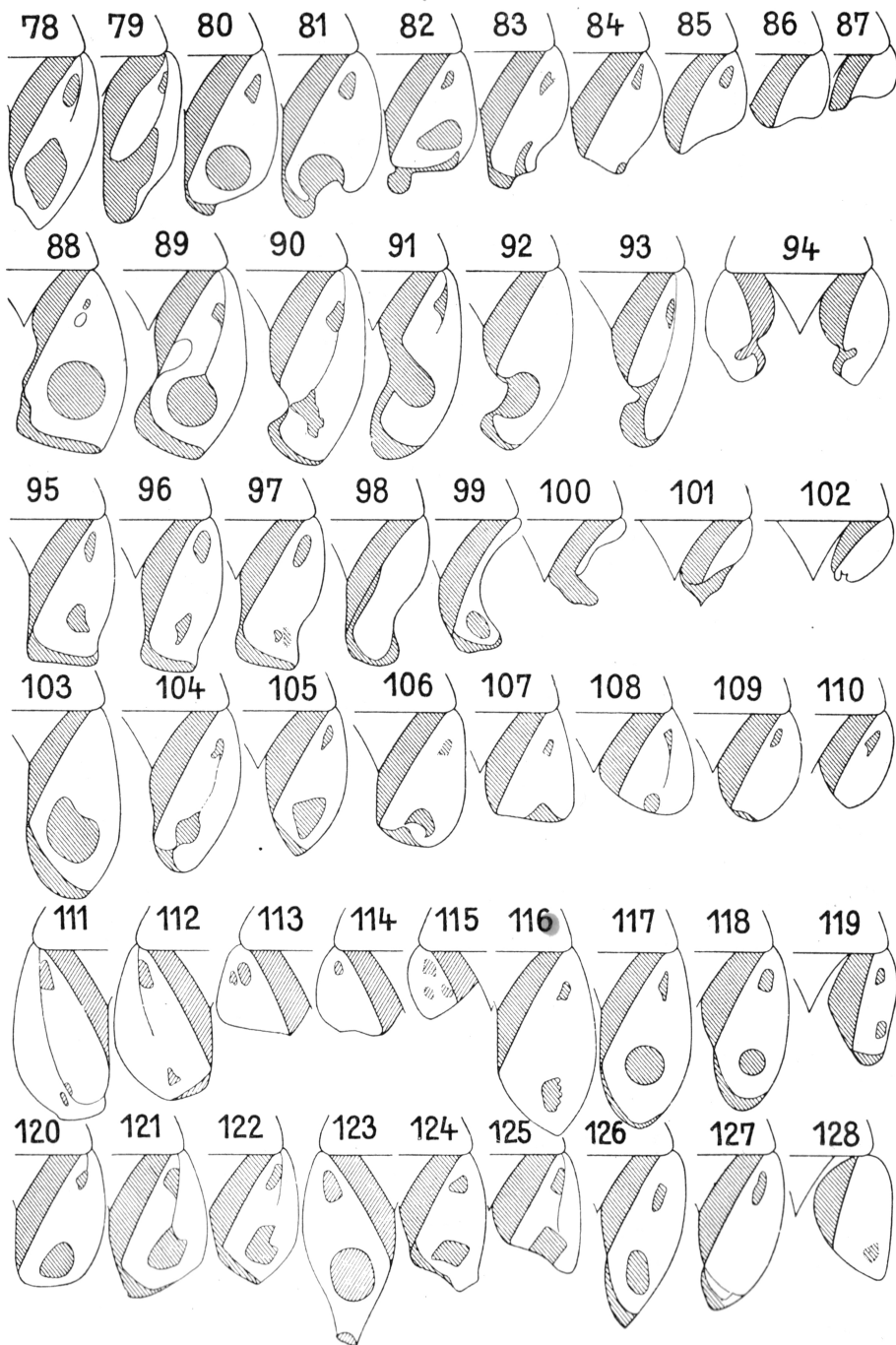
Fig. 74—77. Verschmälerung (Stenopterie) vom Skutellum her.

Fig. 78—87. Randverschmelzungen des Mittelflecks und Beruhigung der Formen nach Überwinden der Mittelfleckzone.

Fig. 88—94. Innenrand-Buchtung unter Perforation und Einschmelzung des Mittelflecks.

Fig. 95—128. Weitere Reduktionsformen.





Wahrscheinlichkeit der Ausbreitung über den geeigneten Bodenflächen zusammentreffen, gleichgültig ob es dann eine Linde, eine Eiche oder Robinie ist.

Verbreitung

Die Fähigkeit zu aktiver Ausbreitung des subbrachypteren Tieres ist mit der Lauf- tüchtigkeit allein gegeben und scheint in Südposition wegen der gesteigerten Bewegungs- intensität vollkommen ausreichend zu sein. Gerade dort aber treten die makropteren Tiere häufiger auf, was ich schon mit der öfteren Verödung der Nahrungsfelder auf Trockenflächen und dem vielfach rascher wechselndem Florenbild begründete. Diese Fährnisse treten im nördlichen Lindenberg nicht so häufig ein. Nahrung ist dort jahrhundertlang am gleichen Baum auffindbar und das daraus entsprungene brachyp- tere Entwicklungsstreben hat die Regeneration der Flugfähigkeit eingeschränkt. Es können deshalb die nördlichen Vorposten der Feuerwanze immer weniger auf Verbrei- tungsgunst rechnen, ganz nach dem Maß der erreichten oder im Prozeß befindlichen Fortgeschrittenheit des Reduktionsgrades.

Es ist zu verstehen, daß die Nordverbreitung wegen der geringen Unterstützung durch einen Flug sehr verzögert ist und dem Lauftier in Flüssen und Kulturgürteln ernstliche Grenzen gesetzt sind. Die passive Ausbreitung ist dagegen nicht ganz aus- sichtslos; man denke nur an einen Transport der jungen Larven mit den Flugfrüchten der Linde (Windverbreitung).

Zusammenfassung

Eine Rückschau auf das Ausmaß der Flügelvariation bei *Pyrrhocoris apterus* L. ergibt, daß die vorgefundene Vielgestaltigkeit sich im Rahmen der bei vielen Heterop- teren schon fixierten Abstufung der Flügellänge bewegt. Damit sind die finalen Ten- denzen des Gestaltwandels vorgezeichnet. Der kausale Anlaß dafür wurde in Verbin- dung mit den Veränderungen physiologischer, biologischer und ökologischer Art ge- sucht und in der Plastizität des Nahrungsinstinktes gesehen, womit neue Verbreitungs- gebiete und Entwicklungsmöglichkeiten eröffnet worden sind, die dann in mehreren Merkmalen zur Anpassung an die neuen Umweltsbedingungen zwangen.

Anhand der abändernden Flügel gewährte die Feuerwanze einen Einblick in das Wesen der Brachypterie unter den Heteropteren und veranschaulichte den Pterygo- polymorphismus als einen allmählichen Umbildungsvorgang, der stufenweise und inner- halb der Stufen mit asymmetrischer Anomalie fortschreitet. Dabei wird der verfllossene Entwicklungsgang noch in alternativer Modifikabilität wiederholt, und hebt sich hier bereits mit erkennbarer Trennlinie vom gegenwärtigen Lebenslagetypus, der forma subbrachyptera (Norm) ab.

Die Heranbildung weiterer Reduktionsstufen wird bewußt durch eine gesteigerte und fließend modifizierende Minderung der Deckflügel, wobei Veränderungen nigri- stischer Art an der Zeichnung den plastischen Umbildungen vorausgehen. Der Zu- sammenhang der irregulären Melaninablagerung in Querbindenform mit den Ver- kürzungsvorgängen wurde anhand von Bildreihen wahrscheinlich gemacht und aus der gleichen Bedingtheit beider Erscheinungen gefolgert.

Die Gesamtheit der mannigfaltigen Flügelformen ist in der Anlage genetisch vor- handen und bildet die artspezifische Reaktionsbasis, das heißt, jedes Individuum enthält die gesamten Möglichkeiten vom maximalen Explikanten bis zum minimalen Reduzenten als Reaktionsnorm. Welcher Flügeltyp jeweils in Erscheinung tritt entscheiden die Außenfaktoren. Temperatur und Klima als bedeutendste Wirkkräfte haben auf die Flügelform entscheidenden Einfluß ausgeübt und sind weiterhin tätig. Sie sind jedoch nur indirekt wirksam und soweit durch die jeweiligen Reizgrade gemeinschaftlich alle

übrigen Komponenten hervorgerufen werden, die den Stoffwechselprozeß dann derart nachhaltig umgestalten können, daß die Entstehung verschiedener Flügeltypen gesichert ist.

Die bei anderen Heteropteren bekannten mehrstufigen Reduktionsformen sind nach dem Vorbild der Feuerwanze einzuschätzen und dürfen nicht als Mutationen betrachtet werden. Es handelt sich vielmehr um mehr oder weniger stark fixierte Lebenslagetypen, die ganz nach der ökologischen Valenz und dem Grad der beibehaltenen Elastizität ihrer inneren Faktoren sprunghaft oder fließend mehrere Ausbildungsstufen verwirklichen können. Extreme Brachypterie verbindet sich dabei oft mit hochspezialisierter Anpassung aller Lebenserscheinungen, verständlich durch den gleichzeitigen Verlust der ursprünglichen Reaktionspotenzen (gehemmtes Regenerationsvermögen). Das Weibchen eilt in der Anpassung meist voraus, weshalb den Flügel-Polymorphismus häufig ein Dimorphismus der Geschlechter begleitet.

Schluß

Eine kleine Aufsammlung von Tieren, die jeder vom ästhetischen Sammelprinzip Beherrschte als Mißbildungen verschmäht und von jeglicher Betrachtung ausgeschlossen hätte, hat hier nicht nur einen brauchbaren Untersuchungstoff abgegeben, sondern auch gewisse Ergebnisse gebracht und darüber hinaus noch manche Frage als Anregung für weitere Untersuchungen offengelassen. Eine unserer bekanntesten Wanzen gewann aus dem Blickfeld der ökologischen Beziehungen gesehen eine neue interessante Seite, die LINDBERG noch 1948 (Fauna of Cyprus) mit folgenden Zeilen übergehen mußte: Der Ursprung der Feuerwanze ist ungewiß. Es handelt sich möglicherweise um eine mediterrane, weit über die Grenzen dieser Subregion nord- und ostwärts vorgedrungene Art.

Literaturverzeichnis

- BWANA DUDU, Zusatz zu der Arbeit von Herrn O. Meißner über die „Färbung der Feuerwanze“ usw. Ent. Ztschr., **42**, 269, Frankfurt a. M., 1928.
- HEIKERTINGER, F., Zur Lösung des Trutzfärbungsproblems. Der Fall *Pyrrhocoris apterus* und das Prinzip der Ungewohntfärbung. Wiener Ent. Ztg., **37**, 179, 1918.
- GULDE, J., Die Wanzen Mitteleuropas, **4**, 286, Frankfurt a. M., 1935.
- , Die Wanzen der Umgebung von Frankfurt a. M. und des Mainzer Beckens. Abh. Senckenb. Naturf. Ges., **37**, 367, Frankfurt a. M., 1921.
- HENKE, K., Die Färbung und Zeichnung der Feuerwanze *Pyrrhocoris apterus* L. und ihre experimentelle Beeinflußbarkeit. Ztschr. vergl. Physiol., **1**, 297, 1924.
- HERTER, K., Untersuchungen über den Temperatursinn der Feuerwanze (*Pyrrhocoris apterus* L.). Biol. Zbl., **43**, 27, 1923.
- JORDAN, K., Der Einfluß von strengen Wintern auf die Flügelausbildung bei deutschen Wasserläufern (*Hem. Het. Gerridae*). Forschungen und Fortschritte, **26**, 182, 1950.
- MEISSNER, O., Die Färbung der Feuerwanze *Pyrrhocoris apterus* L., in den einzelnen Stadien. Ent. Ztschr. Frankfurt a. M., **42**, 151, 1928.
- MICHALK, O., Die Wanzen der Leipziger Tieflandschaft und der angrenzenden Gebiete. Sitzungsber. Naturf. Ges. Leipzig, **63—64**, 74, 1938.
- SCHULZE, P., Eine *Pyrrhocoris apterus* L. mit merkwürdigen Flügelverhältnissen. Berl. Ent. Ztschr., **58**, 239, 1913.
- , Das Abändern der Zeichnung auf den Flügeln der Feuerwanze. Sitzungsber. Ges. naturf. Freunde Berlin 1916, p. 385, 1916.
- , Bemerkungen zur Lebensgeschichte von *Pyrrhocoris apterus* L. Dtsch. Ent. Ztschr., 1918, p. 159—161, 1918.
- STICHEL, W., Illustrierte Bestimmungstabellen der deutschen Wanzen, p. 350, Berlin 1935.

- WAGNER, ED., Befindet sich die Feuerwanze in unserem Gebiet im Vordringen? *Bombus*, **9**, 33, 1939.
- , *Pyrrhocoris apterus* L. *Bombus*, **42**, 181, 1947.
- , Noch einmal die Feuerwanze! *Bombus*, **54**, 233, Hamburg 1948.
- , *Pyrrhocoris apterus* L. *Bombus*, **51**, 221, 1948.
- , Ist die Feuerwanze bei uns in der Ausbreitung begriffen? *Beitr. Natk. Niedersachsens*, **4**, 1, 1949.
- WESTHOFF, F., Verzeichnis bisher in Westfalen aufgefundenen Arten aus der Gruppe, Hemiptera heteroptera. *Jahresber. Westfäl. Prov. Ver. Wiss. u. Kunst*, **12**, 33—46 1884.
- WOLFF, J., *Icones Cimicum*, **3**, 108, Fig. 102b, Erlangen, 1802.

Ergebnisse von Zehrwespenzuchten aus Schildläusen

(Hymenoptera: Chalcidoidea)

(1. Teil)

Von HEINRICH SCHMUTTERER

Institut für angewandte Zoologie, München

Parasitische Zehrwespen sind die natürlichen Hauptfeinde der Schildläuse. Räuberische Käfer und Vertreter einiger weiterer Insektengruppen treten dagegen — von wenigen Ausnahmen abgesehen — in unserer Fauna als Schildlausfeinde weit zurück (SCHMUTTERER, 1952).

Bei ökologischen Untersuchungen über die Cocciden Frankens, die im Zoologischen Institut der Universität Erlangen durchgeführt wurden, (SCHMUTTERER, 1952) hat Verf. aus den bearbeiteten Schildläusen eine große Zahl parasitischer Zehrwespen gezogen. In Ermangelung von Spezialliteratur mußte zunächst die Auswertung der Zuchtergebnisse zurückgestellt werden. Unterdessen konnte die Bearbeitung des durch zahlreiche Parasitenzuchten aus südbayerischen Cocciden stark vermehrten Chalcididenmaterials aufgenommen werden¹⁾.

Allgemeine Vorbemerkungen

Von zwei Zehrwespenfamilien, den *Encyrtidae* und *Aphelinidae*, sind bei uns besonders viele Arten Schildlausschmarotzer. Auch einige Mymariden-, Eulophiden-, Signiphoriden- und Platygasteridenarten parasitieren in Mitteleuropa bei Cocciden.

Der Prozentsatz der in den Schildlauskolonien befallenen Einzeltiere schwankt je nach Art und Biotop sehr stark. Bei manchen Arten, beispielsweise den heimischen Ortheziinen (*Orthezia urticae* L., *Arctorthezia cataphracta* Shaw, *Ortheziola vejtdovskyi* Šulc, *Newsteadia floccosa* Degeer) und

¹⁾ In einer früheren Veröffentlichung (SCHMUTTERER, 1951) wurden bereits acht Chalcididenarten behandelt.