

Universität Rostock
Sektion Biologie
Forschungsgruppe Phyto-Entomologie
Rostock

FRIEZ PAUL MÜLLER

Vorläufige Ergebnisse nach langjähriger zwangsweiser parthenogenetischer Dauerzuchthaltung von Aphiden

(Homoptera: Aphididae)

Einleitung

Alle Evolutionsprozesse sind eng mit Vorgängen der reproduktiven Isolierung verbunden. Besonders wirksame Barrieren für den Genaustausch entstehen dann, wenn innerhalb des Verbreitungsgebietes einer Art Populationen oder Deme mit obligatorischer telytoker Parthenogenese oder, im Falle von Heterogonie, mit Rückbildung der bisexualen Generation entstehen.

Zweifellos ist die zweigeschlechtliche Fortpflanzung der primäre, die parthenogenetische Vermehrung dagegen der abgeleitete Zustand. Entsprechendes gilt für die aus der Heterogonie hervorgegangene permanente Parthenogenese. Beispiele mit großer Aussagekraft über die evolutive Bedeutung eingeschlechtlicher Fortpflanzung liefert das Studium von Formenkplexen innerhalb der Familiengruppe der Blattläuse (Aphiden). Man findet in dieser Insektengruppe Gattungen, in denen einige Arten holozyklisch sind, das heißt unter den normalen Umweltbedingungen der gemäßigten und kalten Zonen den Jahreszyklus der Heterogonie durchlaufen, eine oder mehrere andere nur als anholozyklisch (= mit konstanter Parthenogenese) bekannte Arten und schließlich eine oder mehrere weitere Arten, die den Charakter von Formenkplexen mit holozyklischen und anholozyklischen Rassen oder Unterarten haben.

Anholozyklische Rassen liefern während der Generationenfolge entweder ausschließlich parthenogenetische ♀♀ (Virgines) oder neben diesen in geringem Anteil noch Sexuales, die häufig nur durch eins der beiden Geschlechter vertreten sind und unter normalen Umweltbedingungen des jeweiligen Wohngebietes niemals oder nur äußerst selten zur Vollendung des Holozyklus beitragen. Es liegt nahe, in solchen Formen intermediäre Taxone zu sehen, deren Abspaltung durch evolutive Divergenz erst vor relativ kurzer Zeit stattgefunden hat, oder deren Befähigung zur Entwicklung eines geringen Anteils von Sexualmorphen dadurch beibehalten wurde, daß deren Verschwinden infolge ihrer niedrigen Menge und Bedeutungslosigkeit nicht dem Selektionsdruck unterlag.

Seit langem ist bekannt, daß man holozyklische Aphiden zwangsweise beliebig lange parthenogenetisch, das heißt künstlich in anholozyklischer Lebensweise halten kann. Da das Auftreten der Sexuales im Herbst durch die Verkürzung der Photoperiode und durch die absinkenden Temperaturen ausgelöst wird,

braucht man zum Erzwingen der parthenogenetischen Dauervermehrung nur dafür zu sorgen, daß die betreffenden Aphiden mit geeigneten Wirtspflanzen im Spätsommer ins Gewächshaus gebracht werden, wo sie bei 20°C eine Zusatzbeleuchtung erhalten, die eine tägliche Photoperiode von mindestens 16 Stunden oder Dauerbeleuchtung gewährleistet.

BONNEMAISON (1951a, b, 1952) züchtete Klone der nicht wirtswechselnden Mehligten Kohlblattlaus *Brevicoryne brassicae* (LINNAEUS) und der wirtswechselnden Grünen Pfirsichblattlaus *Myzus persicae* (SULZER) im Labor unter Licht- und Temperaturverhältnissen, bei denen nur Virgines entstehen, und fand, daß solche Linien schon nach 1 bis 2 Jahren dieser Zuchtaltung die Fähigkeit zur Ausbildung von Sexuales verloren haben können, wie nach Zurückbringen in herbstliche Licht- und Temperaturverhältnisse nachgewiesen werden konnte.

Die Versuchsergebnisse des französischen Forschers sind vor allem deswegen sehr bemerkenswert, weil *Brevicoryne brassicae* in Australien und Neuseeland anholozyklisch lebt und weil von *Myzus persicae* sowohl holozyklische wie anholozyklische Rassen existieren. Ein in der Evolution stattgefundenen Vorgang von Rassendifferenzierung konnte somit unter Laborbedingungen zustande gebracht werden.

Außerdem hat BONNEMAISON ähnliche Versuche mit der Mehligten Apfelblattlaus *Dysaphis plantaginea* (PASSERINI) durchgeführt. Er züchtete einen Klon, der 1949 von einer Fundatrix abstammte, mit zwangsweiser parthenogenetischer Dauervermehrung und verglich ihn 1964 mit einem zweiten Klon, der im gleichen Jahr (1964) aus einer Fundatrix hervorgegangen war. Dabei zeigte es sich, daß der erste Klon nach 15jähriger Parthenogenese 100% Gynoparen und ♂♂ lieferte, wenn die Photoperiode ausreichend verkürzt wurde (BONNEMAISON 1965). Im Gegensatz zu den beiden erstgenannten Aphiden hatte *D. plantaginea* die Holozyklie beibehalten. *D. plantaginea* scheint also weniger zur Anholozyklie prädestiniert. Als Parallelerscheinung hierzu ist zu erwähnen, daß *D. plantaginea*, soweit mir bekannt ist, nirgends in einer anholozyklischen Form auftritt.

Die interessanten Resultate von BONNEMAISONS Versuchen gaben Veranlassung, ähnliche langjährige Dauerzuchten auch mit anderen Arten aus der Gruppe der Aphiden zu beginnen. Die beiden als erste in die parthenogenetische Dauervermehrung überführten Zuchten, nämlich *Acyrtosiphon pisum destructor* (JOHNSON) und *Acyrtosiphon pelargonii geranii* (KALTENBACH) sind aus Fundatrizen des Jahres 1955 entstanden. Nach maximal 15jähriger zwangsweiser parthenogenetischer Dauervermehrung soll hier ein Zwischenbericht über die Beobachtungen an den lange gehaltenen Aphidenzuchten gegeben werden. Mir ist außer BONNEMAISONS Institut keine weitere Stelle bekannt, die ähnliche langausgedehnte Versuche mit mehreren Aphidenarten durchführt.

Alle im folgenden genannten Zuchten sollen im Sinne der aufgegriffenen Fragestellung noch über möglichst viele Jahre weitergeführt werden. Mit diesen langausgedehnten Versuchen soll ein Beitrag zur Diskussion über das Problem des Manifestwerdens erworbener Eigenschaften geleistet werden.

Voraussetzung für die Durchführung dieses Forschungsprogramms bildet das „Kabinengewächshaus“ des ehemaligen Instituts für Phytopathologie und Pflanzenschutz der Universität Rostock. Dieses Gewächshaus besteht aus verschließbaren Zellen und ermöglicht deshalb die für das Ziel der Arbeiten dringend erforderliche Isolierung der Zuchten. Es wurde nach den Angaben des damaligen Direktors des genannten Instituts, Prof. Dr. ERNST REINMUTH, gebaut. Ich möchte Herrn Prof. REINMUTH auch an dieser Stelle für die meinen aphidologischen Arbeiten gewährte Unterstützung herzlich danken.

Material und Methode

Die Blattlausarten und -rassen, welche für die Versuche benutzt werden, sind in der beigegebenen Übersicht genannt. Sie lassen sich in zwei Gruppen eingliedern. Dabei enthält die eine Gruppe solche Arten, die in sympatrische holozyklische und anholozyklische Rassen oder Unterarten geteilt sind, oder die bei weltweiter Verbreitung auch in den Tropen vorkommen und dort anholozyklisch leben. Solche Arten sind *Acyrtosiphon pisum* (HARRIS), *Acyrtosiphon pelargonii* (KALTENBACH), *Myzus persicae* (SULZER), *Aphis frangulae* KALTENBACH und *Aphis craccivora* KOCH. Die zweite Gruppe wird repräsentiert durch *Aphis nasturtii* KALTENBACH und *Myzus certus* (WALKER). Letztere sind Aphiden, die mit holozyklischer Generationenfolge und in der Hauptsache in den gemäßigten Zonen vorkommen und bei denen noch kein Nachweis für die Existenz anholozyklischer Rassen vorliegt.

Jede Zucht ist von einem einzigen Dem gewonnen worden. Die Fundorte, die Wirtspflanzen, von denen die Aphiden aus dem Freiland entnommen wurden, die Nahrungspflanzen, auf denen die Zucht erfolgt, und das Datum des Zuchtbeginns sind in der folgenden Übersicht tabellarisch zusammengestellt.

Übersicht über Herkunft und Haltung der Aphidenzuchten

Zucht Nr.	Art respektive Unterart oder Rasse	Beginn der parthenogenetischen Dauerzucht	Fundort	Herkunftspflanze	Nahrungspflanze in der Zucht
643	<i>Acyrtosiphon pisum destructor</i> (JOHNSON)	21. 3. 1956	GroßLüsewitz bei Rostock	<i>Vicia faba</i>	<i>Vicia faba</i>
725	<i>Acyrtosiphon pisum</i> Trifolium pratense rot	16. 7. 1956	Rostock	<i>Trifolium pratense</i>	<i>Trifolium pratense</i> und <i>Vicia faba</i>
769	<i>Acyrtosiphon pisum</i> Medicago sativa grün	5. 7. 1958	Rostock	<i>Medicago sativa</i>	<i>Medicago sativa</i> und <i>Vicia faba</i>
782	<i>Acyrtosiphon pisum</i> Lotus uliginosus gelb	8. 7. 1958	Tessin bei Rostock	<i>Lotus uliginosus</i>	<i>Lotus uliginosus</i> und <i>Vicia faba</i>
792	<i>Acyrtosiphon pisum</i> Medicago sativa rot	Fundatrix 1959	Rostock	<i>Medicago sativa</i>	<i>Medicago sativa</i> und <i>Vicia faba</i>
594	<i>Acyrtosiphon pelargonii geranii</i> (KALTENBACH)	15. 7. 1955	Rostock	<i>Geranium pusillum</i>	<i>Geranium pusillum</i>
NH	<i>Myzus persicae</i> (SULZER)	25. 5. 1956	Naumburg	<i>Prunus persica</i>	<i>Rumex obtusifolius</i>
PS	<i>Myzus persicae</i> (SULZER)	24. 5. 1956	Rostock	<i>Prunus serotina</i>	<i>Rumex obtusifolius</i>
948	<i>Aphis frangulae gossypii</i> GLOVER	24. 3. 1961	Berlin-Dahlem	<i>Cucumis sativus</i>	<i>Capsella bursa-pastoris</i>
1055	<i>Aphis craccivora</i> KOCH	Fundatrix 1965	Sanitz bei Rostock	<i>Trifolium repens</i>	<i>Vicia faba</i>
852	<i>Aphis nasturtii</i> KALTENBACH	6. 6. 1960	Stuthof bei Rostock	<i>Rhamnus cathartica</i>	<i>Capsella bursa-pastoris</i>
1169	<i>Myzus certus</i> (WALKER)	7. 7. 1963	Neubartelsdorf bei Rostock	<i>Capsella bursa-pastoris</i>	<i>Capsella bursa-pastoris</i>

Die Aphiden befanden und befinden sich dauernd auf eingetopften Pflanzen in dicht-schließenden Käfigen von 60 cm Höhe und 30 × 30 cm Grundfläche. Dort sind sie streng von der Außenwelt isoliert und vor dem Zuwandern anderer Aphiden geschützt. Die Nahrungspflanzen werden für die winterliche Zuchthaltung im Gewächshaus, im übrigen aber im Freien angezogen. Um die Reinerhaltung der Zuchten zu gewährleisten, werden

die Nahrungspflanzen, nachdem sie sich in den Tontöpfen gut bewurzelt haben, mit Nikotin-Mittel gespritzt und in die obengenannten dichtschließenden Käfige gestellt. Erst nach einer Quarantänezeit, die den Nachweis der vollständigen Aphidenfreiheit erbringen muß, werden sie als Zuchtpflanzen verwendet.

Die Zuchthaltung geschieht in jedem Sommer im Freiland-Insektarium. Die Aphiden sind dort, obwohl sie in Käfige eingeschlossen sind, weitestgehend den Bedingungen des Freilandes ausgesetzt und haben im Herbst Gelegenheit, den Holozyklus abzuschließen.

Jede Zucht (mit Ausnahme von 643) hatte ihren Start im Freiland-Insektarium. Am 20. August eines jeden Jahres wurden und werden mehrere Larven aus jeder der im Freiland-Insektarium stehenden Zuchten entnommen und im Gewächshaus auf bereitgestellte, in dichtschließenden Käfigen befindliche Wirtspflanzen umgesetzt. Dort wird die weitere vivipare Vermehrung während der kalten Jahreszeit bei Temperaturen von durchschnittlich 20 °C und einer nachts eingeschalteten Zusatzbeleuchtung fortgesetzt. Als Lichtquelle dient eine im Abstand von etwa 60 cm vor jedem Käfig aufgestellte 200-Watt-Glühlampe.

Der nach jedem 20. August im Freien verbliebene Zuchtteil wird als Herbstmorphenversuch laufend auf das Auftreten von Sexuales beobachtet. Nach Abschluß des Jahreszyklus werden in den meisten Fällen die Eier gesammelt und über Winter in mit Watte verschlossenen Glasröhrchen im Freiland-Insektarium aufbewahrt. Aus diesen Eiern konnten im folgenden Frühjahr meist mit Erfolg Fundatrizen gezüchtet werden.

Alle Zuchten, die den Winter in parthenogenetischer Vermehrung bei Dauerbeleuchtung im Gewächshaus verbracht haben, werden am 30. April oder am 2. Mai wieder in das Freiland-Insektarium gebracht.

Bis auf die Periode der erzwungenen parthenogenetischen Wintervermehrung leben die Blattläuse demnach im Freiland.

Der für den vorliegenden Bericht gewählte Stichtag ist der 31. Januar 1970.

Beobachtungen und Ergebnisse

Acyrtosiphon pisum (HARRIS)

Die fünf *A. pisum*-Herkünfte, welche in parthenogenetischer Dauerzucht gehalten werden, haben den Charakter von bionomischen Rassen oder Unterarten. Jede befällt nur eine begrenzte Anzahl von Fabaceen. *Vicia faba* ist jedoch für den gesamten *A. pisum*-Komplex eine gut geeignete Futterpflanze und wird deshalb in allen Dauerzuchten neben der Herkunftspflanze benutzt. Über die bionomischen Eigenschaften der *A. pisum*-Rassen wurde bereits berichtet (F. P. MÜLLER 1962).

Zeitliches und mengenmäßiges Auftreten von Geflügelten sind bei den einzelnen *A. pisum*-Rassen verschieden und werden auch während der Zuchthaltung weiterbeobachtet.

In den winterlichen parthenogenetischen Zuchten sind bei allen fünf *A. pisum*-Herkünften vereinzelt ♂♂ aufgetreten. Ovipare ♀♀ wurden dagegen niemals beobachtet. Die Entstehung von oviparen ♀♀ ist somit leichter zu unterdrücken als diejenige der ♂♂. Das ist eine Erscheinung, die für die zwangsweise parthenogenetische Dauervermehrung von Aphiden ganz allgemein zutrifft.

Acyrtosiphon pisum destructor (JOHNSON), Nr. 643

Diese grünen Aphiden hatten die Aufmerksamkeit auf sich gezogen, weil sie am Ende des Winters 1955/56 an *Vicia faba* in einem Gewächshaus des Instituts für Pflanzenzüchtung in Groß Lüsewitz bei Rostock auftraten. Ich erhielt sie

von Herrn Dr. K. NETZEL, wissenschaftlicher Mitarbeiter an dem genannten Institut, und züchtete sie auf *Vicia faba*. Bald stellte es sich heraus, daß sie *Pisum sativum* als bevorzugte Wirtspflanze besiedelten, während die übrigen in parthenogenetischer Dauervermehrung gehaltenen *A. pisum*-Stämme die Erbse völlig ablehnten oder sich nur schwach daran entwickelten. In Hinblick auf diese Wirtsbevorzugung und die Färbung hatte ich für diesen Stamm die Bezeichnung „*Pisum sativum* grün“ gewählt (F. P. MÜLLER 1962).

Der Verdacht, daß es sich wegen der von 1955 auf 1956 stattgefundenen parthenogenetischen Gewächshausüberwinterung um eine anholozyklische Form handeln könnte, hat sich nicht bestätigt. Die Aphiden hatten lediglich unter den Gewächshausbedingungen die parthenogenetische Generationenfolge beibehalten; im Freiland schlossen sie den Jahreszyklus, wenn auch wenig später als die übrigen *A. pisum*-Zuchten, vollständig mit Sexuales ab. Der Stamm muß deshalb aus einer oder mehreren Fundatrizen des Jahres 1955 hervorgegangen sein.

Sämtliche in den Zuchten „*Pisum sativum* grün“ 643 entstandenen ♂♂ waren geflügelt. Die vorliegende Form wird deshalb, HILLE RIS LAMBERS (1947) folgend, als identisch mit *Acyrtosiphon pisum* ssp. *destructor* (JOHNSON, 1900) betrachtet.

Ein besonders auffallendes Kennzeichen des Stammes 643 ist der hohe Geflügeltenanteil. Ab Mitte September und im Oktober bestehen die Freilandzuchten fast vollständig aus Geflügelten, welche später, neben wenigen geflügelten ♂♂, durch ovipare ♀♀ ersetzt werden.

Am 18. November 1969 enthielt die Freilandzucht nur noch ovipare ♀♀, nachdem zuvor auch einige geflügelte ♂♂ gesehen worden waren. Die Freilandzuchten der voraufgegangenen 14 Jahre hatten ebenfalls 100% Sexuales ergeben. 15jährige parthenogenetische Dauervermehrung hatte demnach noch keine Veränderung in Richtung auf Anholozyklie bewirkt. Auch hinsichtlich des Auftretens von Geflügelten konnten keine Veränderungen registriert werden.

Trifolium pratense rot, Nr. 725

Auch dieser Stamm ist durch häufiges und anteilmäßig starkes Auftreten von Geflügelten ausgezeichnet. Aber Geflügelte sind im Herbst nur in den Gewächshauszuchten bei Dauerbeleuchtung vorhanden, während sie im Herbst in den Freilandzuchten völlig fehlen, da die oviparen ♀♀ im Gegensatz zum Stamm 643 die Töchter von Ungeflügelten sind. Die ♂♂ sind ausnahmslos ungeflügelt.

Im Laufe von 14jähriger parthenogenetischer Dauervermehrung sind keine Änderungen zustande gekommen. Die Freilandzucht schloß im Laufe des November 1969 vollständig mit Sexuales ab.

Medicago sativa grün, Nr. 769

Während der parthenogenetischen Dauerhaltung sind nur sporadisch und in geringem Mengenanteil Geflügelte aufgetreten. Erfolgte dagegen die Zucht über Fundatrizen, so entstanden Geflügelte in der ersten auf die Fundatrix folgenden

Generation in einem Mengenanteil von etwa 25% und besonders gehäuft im Juni, abklingend im Juli, später nicht zahlreicher als in der parthenogenetischen Dauerzucht. Die oviparen ♀♀ entstehen aus Ungeflügelten; die ♂♂ sind ungeflügelt.

Die Freilandzucht des Jahres 1969 schloß Anfang November holozyklisch ab, nachdem 12jährige parthenogenetische Fortpflanzung voraufgegangen war, und nachdem die Freilandzucht eines jeden vorherigen Jahres mit Sexuales geendet hatte.

Lotus uliginosus gelb, Nr. 782

Dieser Stamm ist in bezug auf Geflügelenaufreten und Sexuales dem vorhergehenden sehr ähnlich, aber anscheinend ist die Geflügeltenproduktion bei parthenogenetischer Dauerhaltung noch geringer. Ohne daß Veränderungen festgestellt werden konnten, vollendete die Freilandzucht des Jahres 1969 nach 12jähriger Parthenogenese bis Anfang November ihre Generationenfolge mit der Entstehung von 100% Sexuales. Auch die Freilandzuchten der Jahre 1958 bis 1968 führten restlos zu Sexuales.

Medicago sativa rot, Nr. 792

Zusammen mit den Ausgangstieren des grünen Stammes 769 waren von dem gleichen Luzernefeld auch einige rote *A. pisum*-Larven eingetragen worden. Aus ihnen wurde eine Zucht auf Luzerne aufgebaut. Aber diese blieb 1958 vollständig im Freiland und vollendete dort ihren Holozyklus. Aus den wenigen erhaltenen Eiern schlüpfen Ende März 1959 Larven, die auf Luzerne überführt wurden. Nur eine entwickelte sich bis zur erwachsenen Fundatrix. Mit dieser Fundatrix wurde die nunmehr seit 11 Jahren bestehende parthenogenetische Dauerzucht begonnen. Der Stamm 792 kann wegen seines Entstehens aus einem einzigen eingeschlechtlichen Tier als Klon bezeichnet werden. Geflügelenaufreten und Sexuales sind wie bei 769.

Während der gesamten Zuchthaltung zeigten sich keine Veränderungen. Die Freilandzucht eines jeden Jahres führte bei Abschluß der Vegetationsperiode zur vollständigen Entwicklung zu Sexuales. Der holozyklische Abschluß der Freilandzucht des Jahres 1969 erfolgte Mitte November.

Acyrtosiphon pelargonii geranii (KALTENBACH), Nr. 594

Der untersuchte Stamm ist grün gefärbt. Er besiedelt im Gegensatz zu einer nahe verwandten, ebenfalls auf *Geranium* spp. lebenden, aber roten Form auch Gartenerdbeere und *Malva neglecta*.

Während der bisher 15jährigen parthenogenetischen Dauervermehrung ist die Befähigung zur Vollendung des Holozyklus nicht vermindert worden. Die Freilandzucht des Jahres 1969 enthielt Mitte November nur noch adulte Geschlechtstiere und war somit zum holozyklischen Abschluß gekommen.

Im Gegensatz zu den übrigen untersuchten Blattlausstämmen sind bei 594 im Zuge der langjährigen Parthenogenese Veränderungen eingetreten. Diese

betreffen eine Verschiebung des Zahlenverhältnisses der ♂♂ zu den oviparen ♀♀ zugunsten der ♂♂ und das Aufhören der Entstehung geflügelter Virgines.

In den Freiland-Zuchten überwogen bis einschließlich 1962 die oviparen ♀♀ gegenüber den ♂♂, wie es in den herbstlichen Populationen holozyklischer Aphiden die Regel ist. Aber ab 1963 waren zu der Zeit, wenn die meisten Sexuales das Adultenstadium erreicht hatten, die ♂♂ um ein Mehrfaches stärker als die oviparen ♀♀ vertreten. Die ♂♂ sind schon als Larven deutlich zu erkennen, da sie — die übrigen Morphen sind sämtlich grün — in allen Entwicklungsstadien gelb gefärbt sind.

Die ♂♂, welche die Zucht 594 lieferte, sind ausnahmslos ungeflügelt. ♂♂ wurden wiederholt während der winterlichen Dauerbeleuchtung beobachtet, einige Male sogar während des Sommers im Freiland; zum Beispiel enthielten die Freilandzuchten am 21. 6. 1965 und am 9. 7. 1969 jeweils mehrere ♂♂. Auch hier zeigte sich die bereits bei *Acyrtosiphon pisum* erwähnte Erscheinung, daß erzwungene Parthenogenese die oviparen ♀♀ restlos, die ♂♂ dagegen nur unvollständig zum Verschwinden bringen kann.

Mit der Verminderung des Anteils der oviparen ♀♀ unter den Sexuales war zum mindesten bis 1967 keine Beeinträchtigung der Fähigkeit zur bisexuellen Fortpflanzung verbunden. Die im Herbst 1967 abgelegten Eier erwiesen sich zum Schlüpftermin im Frühjahr 1968 als normal entwicklungsfähig. Ein Unfall vernichtete leider alle 68 Eier, die der Freilandzucht des Jahres 1968 entnommen worden waren, so daß über ihre Entwicklungsfähigkeit keine Aussagen gemacht werden können.

Es fiel schon frühzeitig auf, daß in der parthenogenetischen Dauerzucht nur selten Geflügelte erschienen. Ende September 1956 wurde zum letzten Mal eine Geflügelte gesehen. Seit dieser Zeit konnten in der parthenogenetischen Dauerzucht niemals wieder Geflügelte beobachtet werden. Selbst sehr dichte Besiedelung, bei welcher der zur Geflügeltenentstehung beitragende Gruppeneffekt als besonders stark zu erwarten war, brachte nur ungeflügelte Tiere hervor. Um Geflügelte zu erhalten, mußte die holozyklische Generationenfolge eingeschaltet werden. Das Ausbleiben der Geflügelten schon nach wenig mehr als einjähriger parthenogenetischer Zwangsvermehrung deutet auf einen bisher noch nicht erkannten Faktor der Morphendifferenzierung mancher Aphiden. Dieser Faktor, welcher die Entstehung von Geflügelten hemmt, wird bestimmt durch die Zahl der parthenogenetischen Generationen, die seit der Fundatrix durchlaufen wurden. Ob er weitere Verbreitung hat, müssen parthenogenetische Dauerzuchten mit anderen Aphiden zeigen.

Myzus persicae (SULZER)

Die Grüne Pflirsichblattlaus ist in den Dauerversuchen durch zwei holozyklische Stämme vertreten. Beide werden seit 1956, das heißt nunmehr seit 14 Jahren, zwangsweise parthenogenetisch gehalten. Zunächst dienten Grünkohl, Raps und *Rumex obtusifolius*, aber seit Beginn des Jahres 1959 ausschließlich *Rumex obtusifolius* als Nahrungspflanze.

Um das Morphenauftreten im Herbst bei normaler Photoperiode zu kontrollieren, wurden bis einschließlich 1962 neben dem Stammzuchtkäfig bei Ende des Sommers 4 weitere Käfige angesetzt. Je zwei dieser Käfige verblieben im Freiland, die beiden anderen kamen ohne Zusatzbeleuchtung ins Gewächshaus. Sowohl im Freien wie im Gewächshaus enthielt ein Käfig 3 Grünkohlpflanzen, der andere 3 *Urtica urens*-Pflanzen. Jede Pflanze wurde um den 1. September mit 10 Larven aus dem Stammzuchtkäfig besetzt. Seit 1963 wird auf diese 4 zusätzlichen Käfige verzichtet und nur noch der mit *Rumex obtusifolius* besetzte Stammzuchtkäfig für den Herbstmorphenversuch benutzt.

Sämtliche Geflügelte werden in jedem Jahr mit Beginn des Monats Oktober in regelmäßigen Abständen von einer Woche aus den Käfigen entfernt und nach Überführen in Alkohol getrennt nach ♂♂ und weiblichen Geflügelten gezählt. Um rechtzeitigen Hinweis für mögliche parthenogenetische Weitervermehrung zu erhalten, wird bei der Entnahme der geflügelten Morphen auf das Vorhandensein von ungeflügelten Virgines und von Junglarven geachtet. Bei frühen Frosteinbrüchen kommen die Käfige ins ungeheizte oder schwach geheizte Gewächshaus.

Auch in den bei Dauerbeleuchtung und durchschnittlich 20°C stehenden parthenogenetischen Dauerzuchten werden ab Anfang Oktober sämtliche geflügelten Tiere abgelesen. Es entstehen trotz Wärme und ununterbrochener Lichtzufuhr während des Winters vereinzelte ♂♂, deren Erscheinen auch nach Überführen der Käfige ins Freiland bis Mai oder Juni, manchmal sogar bis Juli andauert.

Stamm NH

Ausgangstiere waren mehrere Fundatrigenien vom Pfirsich. Die Herbstmorphenversuche haben mit Ausnahme des Jahres 1964 in jedem Jahr holozyklischen Abschluß ergeben; die Pflanzen waren im November oder Dezember nach dem Verschwinden der Geflügelten läusefrei.

Der Freiland-Käfig des Jahres 1964 enthielt am 29. Dezember, nachdem er 6 Tage zuvor ins Gewächshaus gestellt worden war, außer einer roten Nymphe und mehreren rötlichen Pronymphen und ebensolchen Larven auch zwei ungeflügelte adulte Virgines und mehrere Junglarven. Die Besiedelung (auf *Rumex obtusifolius*) blieb zunächst nur schwach, nahm aber Anfang Februar 1965 rasch zu. In den folgenden Monaten sind viele Geflügelte, im Mai außerdem eine größere Anzahl ♂♂ erschienen. Die ungeflügelten Virgines hatten die für holozyklische *Myzus persicae*-Formen charakteristische gelbliche Färbung. Obwohl diese Zweigzucht im Gewächshaus blieb, hat sie Anfang 1966 mit der parthenogenetischen Weitervermehrung aufgehört, das heißt nicht einen zweiten Winter in der parthenogenetischen Fortpflanzungsweise überstanden.

Stamm PS

Dieser Stamm ist ein Klon, da er von einer einzigen Fundatrix abstammt; diese ist im Mai 1956 auf *Prunus serotina* gesammelt worden. Zuchthaltung und Herbstmorphenversuche sind genau wie bei NH durchgeführt worden.

Auch hier ist winterliche parthenogenetische Weitervermehrung ohne Verlängerung der Photoperiode nur in einem einzigen Fall zustande gekommen. Es handelte sich dabei um den Käfig mit *Urtica urens* im Gewächshaus im Herbst 1957. Alle übrigen Herbstmorphenversuche führten zu holozyklischem Abschluß.

Die wenigen Ungeflügelten, die in dem *Urtica urens*-Käfig Ende Dezember 1957 noch vorhanden waren, wurden auf Raps übersetzt. Ab Mitte Februar 1958 diente Kartoffel, aber Mitte April wiederum Raps als Nahrungspflanze. Die Besiedelung war ab Mitte Februar sehr dicht, ging aber im März und April stark zurück, wobei ovipare ♀♀ und ein ♂ auftraten, und machte Mitte April den Eindruck, als wollte sie abschließen. Es waren um diese Zeit nur noch mehrere grüne Nymphen vorhanden. Die aus diesen hervorgegangenen Geflügelten sind offenbar vorherrschend virginopar gewesen. Am 10. Mai 1958 waren nur noch etwa 20 ovipare ♀♀ vorhanden, außerdem aber 16 weibliche Geflügelte, einige grüne Nymphen, eine aptere Virgo und etwa 70 Larven aller Stadien; Junglarven befanden sich insbesondere neben den Geflügelten. Diese abgezweigte Zucht konnte danach auf Meerrettich und *Rumex obtusifolius* mit normaler Entwicklung gehalten werden. Von ihr wurden Grünkohl- und *Urtica urens*-Zuchten für Freiland und Gewächshaus abgezweigt, so daß 5 Zuchten für die Herbstbeobachtung zur Verfügung standen. In allen Zuchten erfolgte holozyklischer Abschluß bis spätestens Ende November. Es war also auch hier nur ein einziger Winter parthenogenetisch überdauert worden; der zweite Herbst bewirkte Aufhören der parthenogenetischen Weitervermehrung durch 100%iges Erscheinen von Herbstmorphen.

Aphis frangulae gossypii GLOVER, Nr. 948

A. frangulae gossypii, die Gurkenblattlaus, ist aus der Literatur als anholozyklische Aphide bekannt. Diese Eigenschaft zeigte ein Stamm (Nr. 1271), der am 28. 6. 1964 von Gurke in Tessin bei Rostock entnommen worden war, seitdem an *Capsella bursa-pastoris* gezüchtet wird, und bei dem niemals Sexuales beobachtet wurden, selbst dann nicht, wenn die Zucht bis zum Frosteinbruch im Freien stehen blieb.

Der Stamm 948 jedoch, der von Gurke aus Berlin-Dahlem (Dr. K. HEINZE) stammte und in Rostock seit 1961 virginopar in Zucht gehalten wird, bildet im Spätherbst im Freiland ovipare ♀♀ und beendet damit die parthenogenetische Vermehrung. Es wurden aber nie ♂♂ festgestellt; die sehr wenigen Eier erwiesen sich niemals als entwicklungsfähig. Deshalb gab es für die Weiterhaltung nur zwei Möglichkeiten: entweder zwangsweise parthenogenetisch in der gleichen Weise wie bei den übrigen in dieser Arbeit behandelten Holozyklikern oder durch Hinzusetzen von ♂♂ einer normal holozyklischen *A. frangulae*-Form. Der letztere Versuch wurde von meinem früheren Mitarbeiter K. H. THOMAS (1968) mit Erfolg durchgeführt.

Bis jetzt hat der im Gewächshaus bei Dauerbeleuchtung parthenogenetisch weitervermehrte Stamm 948 in jedem Jahr im Freiland mit dem Auftreten von oviparen ♀♀ abgeschlossen. Die oviparen ♀♀ sind Nachkommen von Geflügelten;

diese sind regelmäßig im Oktober in den Freilandzuchten stark überwiegend vorhanden. Am 26. 11. 1969 enthielt die Freilandzucht 60 erwachsene ovipare ♀♀, 15 große Larven, die verdickte Hinterschienen besaßen und deshalb als ovipare ♀♀ ausgewiesen waren, und 6 Geflügelte. Danach erfolgte weiterer Rückgang der Aphidenzahlen, bis die Zuchtpflanze (*Capsella bursa-pastoris*) schließlich läusefrei war. Irgendwelche Veränderungen nach der 9jährigen parthenogenetischen Dauervermehrung konnten bis jetzt nicht erkannt werden.

***Aphis craccivora* KOCH, Nr. 1055**

Dieser Stamm war zunächst holozyklisch im Freiland-Insektarium gehalten worden (leg. et ed. Dr. H. HOFFMANN), aber die Population, die aus den Fundatriden des Jahres 1965 erhalten worden war, kam am 20. August des gleichen Jahres bis zum 2. Mai des folgenden Jahres ins Warmhaus bei Dauerbeleuchtung. Ab 1966 ist in jedem Jahr am 20. August die eingangs beschriebene Zweiteilung in eine Freilandzucht und eine mit Dauerbeleuchtung versehene Gewächshauszucht durchgeführt worden.

Die Freilandzucht hat in jedem Jahr mit oviparen ♀♀ und geflügelten ♂♂ abgeschlossen. Obwohl *Vicia faba* während des Sommers dicht besiedelt wurde, erwies sie sich im Herbst als weniger geeignete Wirtspflanze. Aber der holozyklische Abschluß war auch 1969 deutlich. Die über 5 Jahre ausgedehnte parthenogenetische Dauervermehrung hatte somit keine Veränderung in Richtung auf Zurücktreten der Sexualmorphen erreicht.

***Aphis nasturtii* KALTENBACH, Nr. 852**

Zum Ansetzen der Zucht dienten kleine bis mittelgroße Larven der ersten fundatridigen Generation, welche 1961 im Freiland-Insektarium auf Kartoffel übergeführt worden waren. Von 1961 auf 1962 sowie von 1962 auf 1963 existierte jeweils nur eine Zucht, die sich im Gewächshaus bei Dauerbeleuchtung parthenogenetisch weitervermehrte. Erst ab 1963 wurde in jedem Jahr außerdem eine Freilandzucht für den Herbstmorphenversuch abgezweigt.

Die ♂♂ sind bei *A. nasturtii* schon als neugeborene Larven und sogar als Embryonen zu erkennen, da sie im Gegensatz zu den hell gelblichgrünen Jugendstadien der übrigen Morphen dunkel grünlichgrau gefärbt sind. Sie traten in der Dauerbeleuchtungszucht während der gesamten Periode der Gewächshaushaltung auf, waren oft in sehr hohem Mengenanteil vorhanden und zeigten sich auch noch Ende Mai, wenn die Zucht wieder im Freiland stand.

Die Freilandzucht hat bisher in jedem Jahr holozyklisch abgeschlossen. Es entstanden Gynoparen und ♂♂, die von der Nahrungspflanze des Sommers (*Capsella bursa-pastoris*) abwanderten. Wenn Ende Oktober oder Anfang November noch vereinzelt ungeflügelte vivipare ♀♀ übriggeblieben waren (1964 und 1965), wurden diese auf *Capsella bursa-pastoris* ohne veränderte Belichtung ins Gewächshaus gebracht. Sie setzten dort keine Larven ab; es handelte sich also um überalterte Tiere, die ihre Fortpflanzungsperiode bereits hinter sich hatten.

Ab 1966 wurde in der zweiten Septemberhälfte eines jeden Jahres eine eingetopfte *Rhamnus cathartica*-Pflanze in den Freiland-Käfig zugesetzt. Es entstand gute Besiedelung durch Gynoparen, ovipare ♀♀ und ♂♂ in demselben Maße, wie die Aphiden an *Capsella* weniger wurden. Die oviparen ♀♀ belegten die Kreuzdornpflanze mit zahlreichen Eiern. Aus diesen schlüpften in jedem Frühjahr Fundatrizen, die sich an Kreuzdorn normal entwickelten. Auch die Freilandzucht des Jahres 1969 endete auf *Capsella* vollständig mit Gynoparen und ♂♂ und mit dichtem Eibesatz auf *Rhamnus cathartica*.

Der holozyklische Abschluß erfolgte nach 9jähriger Zwangspartenogenese.

Myzus certus (WALKER), Nr. 1169

Seit seinem Auffinden 1963 wird dieser Stamm parthenogenetisch vermehrt. Eine Freilandzucht für den Herbstmorphenversuch ist in jedem Jahr abgezweigt und beobachtet worden. Jedesmal schloß die Freilandzucht holozyklisch ab, ohne daß deutliche Veränderungen erkennbar waren. Es entstanden seit 1964 nur sehr wenige ♂♂; 1965, 1966 und 1969 wurden keine ♂♂ beobachtet und keine entwicklungsfähigen Eier erhalten. Da aber die ♂♂ schon in der Freilandzucht des Jahres 1963 auffallend schwach vertreten waren, kann noch nicht entschieden werden, ob mit der parthenogenetischen Dauervermehrung tatsächlich eine Verminderung der ♂♂-Entstehung verbunden war. Es sind in den Zuchten im Gewächshaus mit Dauerbeleuchtung sowie anschließend im Frühjahr im Gegensatz zu den meisten übrigen untersuchten Aphiden niemals ♂♂ beobachtet worden.

Jeder normale holozyklische Abschluß ergab entwicklungsfähige Eier. Die Fundatrizen erhielten 1964 und 1965 *Capsella bursa-pastoris*, 1968 Gartenstiefmütterchen (*Viola tricolor*) angeboten. An beiden Pflanzenarten gelangten Fundatrizen zur Entwicklung. Die Fundatrizen von 1969 mußten an Gartennelke (*Dianthus caryophyllus*) saugen. An dieser Pflanze, die auch bei einem Übertragungsversuch im Juni 1964 abgelehnt worden war, erfolgte keine Entwicklung.

Die erzwungene Parthenogenese war bis jetzt über 7 Jahre ausgedehnt worden, ohne daß vivipare Weitervermehrung unter den natürlichen Bedingungen des Herbstes beobachtet werden konnte.

Auswertung der bisherigen Ergebnisse

Zwei Hypothesen existieren über die Entstehung anholozyklischer Rassen bei Aphiden. MORDVILKO (1935) führt die Entstehung des „unvollständigen Generationszyklus“ auf Mutationen und Selektion zurück. Verschwinden oder Fehlen der Primärwirte bei wirtswechselnden Aphiden oder Vorkommen in den Tropen und Subtropen, wo an sich schon die Sexuales unterdrückt werden, macht die sexuparen Morphen überflüssig. Mit den Sexuparen kamen nach MORDVILKO jedesmal diejenigen Variationsrichtungen um, welche die Potenz zur Ausbildung von Sexuales enthielten. Umgekehrt überlebten jedesmal mit den ungeflügelten und geflügelten Virgines solche Variations-

richtungen, in denen es nicht unbedingt zum Auftreten von Sexuales kommt. Wenn die Sexuales aber einmal verschwunden sind, „so können sie nicht von neuem erscheinen, selbst wenn sich die Existenzbedingungen nachträglich verändern sollten; denn zweifellos mußten im Keimplasma selbst Veränderungen vor sich gehen“.

Die zweite Hypothese stammt von BONNEMAISON (1951a, 1965) und wurde auch in zusammenfassenden Darstellungen von HILLE RIS LAMBERS (1966) und LAMPEL (1968) übernommen. Sie setzt in den Aphiden einen „facteur interne“ voraus, der vermutlich hormonalen Ursprungs ist, und dessen Fortbestehen beziehungsweise Abschwächung die Möglichkeit des Hervorbringens der Sexuales in solchen Linien bestimmen soll, deren Lebensbedingungen über mehrere aufeinanderfolgende Jahre für die Sexualesentstehung ungünstig waren. Dieser Faktor sei bei *Myzus persicae* und bei *Brevicoryne brassicae* nach 3,5 bis 7,5 Jahren ununterbrochener parthenogenetischer Fortpflanzung verschwunden, aber bei *Dysaphis plantaginea* selbst nach 15 Jahren zwangsweiser Parthenogenese noch vorhanden gewesen.

Zunächst scheinen manche Argumente die Richtigkeit von BONNEMAISONS Hypothese zu bestätigen. Diese Argumente sind neben den Versuchsergebnissen des französischen Forschers die Feststellungen, daß manche anholozyklische Aphidenrassen in begrenztem Umfang Sexuales, oft nur ein Geschlecht, hervorbringen und deshalb als Zwischenformen in einem von der Holozyklie bis zur Produktion ausschließlich virginoparer Morphen fortschreitenden Prozeß angesehen werden können. Derartige Verhältnisse kann man für den Formenkreis der Grünen Pflirsichblattlaus in Betracht ziehen. Hier sind die streng holozyklischen Stämme NH und PS das eine Extrem; ein anholozyklischer Stamm dagegen, den ich seit 1952 beobachte, und in dem noch niemals Sexuales entstanden sind, ist offenbar das Endstadium in der Entwicklung zur Anholozyklie. Zwei weitere anholozyklische *M. persicae*-Stämme, die von mir seit 1953 gehalten werden, ergeben hin und wieder vereinzelt ♂♂ und vermitteln den Eindruck von Zwischenstufen (F. P. MÜLLER 1958).

Die Ergebnisse meiner langjährigen Zuchtversuche sprechen aber mehr für MORDVILKOS Hypothese. In keinem Fall wurden bisher Veränderungen in Richtung auf Manifestwerden der permanenten Parthenogenese erkannt. Die einzige bisher eingetretene Veränderung war auf *Acyrtosiphon pelargonii geranii* beschränkt und betraf das Verschwinden der Geflügelten und eine Verschiebung des Zahlenverhältnisses der Geschlechter bei den Sexuales durch sehr starkes Überwiegen der ♂♂. Das sind aber Umwandlungen, die, zum mindesten in der Situation des Jahres 1969, keine Beziehung in Richtung auf Anholozyklie erkennen lassen.

Zusammenfassung

Stammzuchten von 12 holozyklischen Aphiden, welche sieben Arten angehören, sind über einen langen Zeitraum mit künstlich hervorgerufener parthenogenetischer Dauervermehrung weitergeführt worden. Alle Zuchten werden während des Sommers in einem Freiland-Insektarium unter natürlichen Umweltbedingungen gehalten. Am 20. August

eines jeden Jahres werden mehrere Larven von jeder Zucht in ein Gewächshaus überführt, wo sie zur Fortsetzung der parthenogenetischen Stammzucht dienen. Die parthenogenetische Weitervermehrung wird erzwungen durch eine Durchschnittstemperatur von 20° C und durch Dauerbeleuchtung mittels einer 200-Watt-Glühlampe, die von der Abend- bis zur Morgendämmerung eingeschaltet wird und in einer Entfernung von 60 cm vor jedem Käfig aufgestellt ist. Am 30. April oder am 2. Mai des folgenden Jahres werden diese Stammzuchten wieder ins Freie gebracht. Die Zuchten, welche nach dem 20. August im Freien verbleiben, dienen zu Feststellungen über das Auftreten von ♂♂ und oviparen ♀♀ und ob der Jahreszyklus durch Erscheinen von 100% Sexuales abgeschlossen wird. — Auf diese Weise ist die ununterbrochene zwangsweise parthenogenetische Dauervermehrung bisher über 15 Jahre bei einer Rasse von *Acyrtosiphon pisum* (HARRIS) und von *Acyrtosiphon pelargonii geranii* (KALTENBACH), über 14 Jahre bei einer Form von *Acyrtosiphon pisum* und zwei Zuchten von *Myzus persicae* (SULZER), über 12 Jahre bei zwei Formen von *Acyrtosiphon pisum*, über 11 Jahre bei einer Form von *Acyrtosiphon pisum*, über 9 Jahre bei einer Form von *Aphis frangulae gossypii* GLOVER und von *Aphis nasturtii* KALTENBACH, über 7 Jahre bei einer Form von *Myzus certus* (WALKER) und über 5 Jahre bei einer Form von *Aphis craccivora* KOCH ausgedehnt worden. — Es wurde keine Veränderung in Richtung auf den Verlust der Fähigkeit zum Hervorbringen der Sexuales beobachtet. — In der Zucht von *Acyrtosiphon pelargonii geranii* sind nach 9 Jahre während der Parthogenese in jedem Herbst unter natürlichen Umweltbedingungen viel mehr ♂♂ als ovipare ♀♀ entstanden, und seit dem zweiten Jahr der Parthenogenese sind keine Geflügelten mehr gebildet worden. Diese Veränderungen stehen jedoch anscheinend in keiner Beziehung zu einer Entwicklung einer anholozyklischen Form.

Die Ergebnisse dieser über einen langen Zeitraum ausgedehnten Versuche führen zu der Annahme, daß anholozyklische Blattlausrassen mit größerer Wahrscheinlichkeit durch Mutationen und Selektion als durch allmähliche physiologische Umstimmung entstanden sind.

Summary

Stockcultures of 12 holocyclic aphids belonging to seven species have been reared over a long period by artificially induced uninterrupted parthenogenetic propagation. All cultures are held during summer in an open air insectary under natural conditions. On 20th August of each year, some larvae from each culture are removed into a hothouse forming there the continuation of the parthenogenetic stockcultures. The parthenogenetic reproduction is induced by a mean temperature of 20° and by a permanent lighting performed by switching on from dusk to dawn a 200 Watt bulb mounted at a distance of 60 cm from each cage. On 30th April or 2nd May of the following year these stockcultures are brought into the open air again. The cultures remaining after 20th August in the open ground serve for ascertaining the occurrence of ♂♂ and oviparous ♀♀ and whether the yearcycle is finished by the appearance of 100% sexual morphs. — Thus the artificially uninterrupted parthenogenetic propagation hitherto is extended over 15 years in one race of *Acyrtosiphon pisum* (HARRIS) and of *Acyrtosiphon pelargonii geranii* (KALTENBACH), over 14 years in one strain of *Acyrtosiphon pisum* and in two cultures of *Myzus persicae* (SULZER), over 12 years in two strains of *Acyrtosiphon pisum*, over 11 years in one strain of *Acyrtosiphon pisum*, over 9 years in one strain of *Aphis frangulae gossypii* GLOVER and of *Aphis nasturtii* KALTENBACH, over 7 years in one strain of *Myzus certus* (WALKER), and over 5 years in one strain of *Aphis craccivora* KOCH.

No change into the direction to a loss of the capability for producing sexuals has been observed.

The culture of *Acyrtosiphon pelargonii geranii* has bred after a 9 years' continued parthenogenesis in each autumn under natural conditions many more ♂♂ than oviparous ♀♀, and since the second year of parthenogenesis no winged specimens have been formed. These changes, however, apparently are not concerning the development of an anholocyclic form.

The results of the long-termed experiments make us suppose anholocyclic aphid races to be derived rather by mutations and selection than by gradual physiological conversion.

Резюме

Проводились основные разведения 12-и голоциклических тлей семи видов через длительное время с искусственно вызванным девственным непрерывным размножением. Все разведения держатся в течении лета в инсектарии под полевым условиям. 20-ого августа каждого года переводятся несколько личинок каждого разведения в теплицу, где они служат продолжению девственного основного разведения. Девственное размножение вынуждается средней температурой 20° и непрерывном освещением при помощи лампы 200 ватт, которая светит от вечера до утра в расстоянии 60 см от каждой клетки. 30-ого апреля или 2-ого мая переносятся основные разведения в открытый грунт. Те разведения, которые после 20-ого августа остались под полевыми условиями, служат отмечению возникновения самцов и яйцекладущих самок и сведению о том, оканчивают ли 100% полоносок (Sexuales) годичный цикл. — По этому способу проводили непрерывное размножение в принудительном порядке 15 лет у расы *Acyrtosiphon pisum* (HARRIS) и *Acyrtosiphon pelargonii geranii* (KALTENBACH), 14 лет у формы *Acyrtosiphon pisum* и две разведения от *Myzus persicae* (SULZER), 12 лет у двух форм *Acyrtosiphon pisum*, 11 лет у одной формы *Acyrtosiphon pisum* 9 лет у одной формы *Aphis frangulae gossypii* GLOVER и *Aphis nasturtii* KALTENBACH, 7 лет у одной формы *Myzus certus* (WALKER) и 5 лет у одной формы *Aphis craccivora* KOSN. — Не отмечалось изменение в сторону потери качества к произведению полоносок (Sexuales). — В разведении *Acyrtosiphon pelargonii geranii* возникли после девятилетней девственности каждую осень под природным условиям больше самцов чем яйцекладущих самок и после второго года девственности не образовались крылатые. Эти изменения по-видимому не стоят в связи с развитием неголоциклической формы. — Результаты этих опытов, которые велись в течении длительной времени, приводят к предположению, что неголоциклические расы тлей возникают с более большой вероятностью в результате мутаций и селекции чем в результате постепенного физиологического изменения.

Literatur

- BONNEMAISON, L. Contribution à l'étude des facteurs provoquant l'apparition des formes ailées et sexuées chez les Aphidinae. Ann. de l'Inst. Nat. Rech. Agron., Série Ann. des Epiphyties 2, 1—388; 1951a.
- Déterminisme de l'apparition des formes sexuées chez les Aphidinae (Hémiptères Aphididae). Bull. Soc. d'Hist. Naturelle de Toulouse 86, 108—112; 1951b.
- Remarques sur les migrations chez les Aphidinae. Trans IXth Int. Congr. Ent., Vol. 1, 490—494; 1952.
- Recherches sur la détermination de la production des sexupares ailés et des mâles de *Dysaphis plantaginea* PASS. (Homoptères Aphididae). Ann. Soc. Ent. France (N. S.) 1 (3), 659—688; 1965.
- HILLE RIS LAMBERS, D. Contributions to a monograph of the Aphididae of Europe, Part III. Temminckia 7, 179—319; 1947.
- Polymorphism in Aphididae. Annu. Rev. Ent. 11, 47—78; 1966.
- LAMPEL, G. Die Biologie des Blattlaus-Generationswechsels. Jena, 264 pp.; 1968.
- MORDVILKO, A. Die Blattläuse mit unvollständigem Generationszyklus und ihre Entstehung. Ergebn. Fortschr. Zool. 8, 36—328; 1935.
- MÜLLER, F. P. Bionomische Rassen der Grünen Pfirsichblattlaus *Myzus persicae* (SULZ.). Arch. Freunde Naturg. Mecklenburg 4, 200—233; 1958.
- Biotypen und Unterarten der „Erbsenlaus“ *Acyrtosiphon pisum* (HARRIS). Ztschr. Pflanzenkr. u. Pflanzenschutz 69 (3), 129—136; 1962.
- THOMAS, K. H. Die Blattläuse aus der engeren Verwandtschaft von *Aphis gossypii* GLOVER und *A. frangulae* KALTENBACH unter besonderer Berücksichtigung ihres Vorkommens an Kartoffel. Ent. Abh. Mus. Tierk. Dresden 35, Nr. 4, 337—390; 1968.