

Mitteilungen aus der Biologischen Bundesanstalt
für Land- und Forstwirtschaft
Berlin-Dahlem

Heft 119

August 1966



Untersuchungen über die Biologie und phytopathologische Bedeutung der Holunderblattlaus, *Aphis sambuci* L., einer der *Aphis-fabae*-Gruppe nahe verwandten Art (Homoptera: Aphididae)

Von

Dr. I. Iglisch

Biologische Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft
Institut für gärtnerische Virusforschung, Berlin-Dahlem

Berlin 1966

*Herausgegeben von der
Biologischen Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft Berlin-Dahlem*

Kommissionsverlag Paul Parey, Berlin und Hamburg
1 Berlin 61, Lindenstraße 44-47 (Westberlin)

Inhalt

	Seite
I. Einführung	5
II. Biologie der Holunderblattlaus, <i>Aphis sambuci</i> L., und ihre systematische Einordnung unter Berücksichtigung biologischer Merkmale	6
1. Verbreitung und Wirtspflanzenkreis der Holunderblattlaus, <i>Aphis sambuci</i> L.	7
2. Experimentelle Untersuchungen zum Lebenszyklus der Holunderblattlaus, <i>Aphis sambuci</i> L.	7
a) Beschreibung des Lebenszyklus der Holunderblattlaus, <i>Aphis sambuci</i> L.	10
b) Beschreibung des Lebenszyklus der Schwarzen Bohnenblattlaus, <i>Aphis fabae</i> Scop.	13
3. Vergleich der Lebenszyklen von <i>Aphis sambuci</i> L. und <i>Aphis fabae</i> Scop.	17
4. Diskussion zur Frage der Ausklammerung der Art <i>Aphis sambuci</i> L. aus dem <i>Aphis fabae</i> -Komplex bzw. der sogenannten <i>Doralis</i> -Verwandtschaft	18
III. Phytopathologische Eigenschaften der Holunderblattlaus, <i>Aphis sambuci</i> L.	20
1. Untersuchungen über die unterschiedliche pflanzenpathogene Auswirkung des Speichels einiger Vertreter der <i>Aphis-fabae</i> -Gruppe im Vergleich mit der der Holunderblattlaus, <i>Aphis sambuci</i> L.	20
2. Zur Schädigung der Wirtspflanzen von <i>Aphis sambuci</i> L. durch diese Blattlausart	24
3. Über die Befähigung der Holunderblattlaus, <i>Aphis sambuci</i> L., zur Übertragung phytopathogener Viren	25
IV. Zusammenfassung der Ergebnisse	29
V. Literatur	31

I. Einführung

Im Rahmen einer umfassenden Bearbeitung der sogenannten „Schwarzen Blattläuse“, *Aphis fabae* Scop. und verwandte Arten*), in morphologischer, biologischer und phytopathologischer Hinsicht wurde auch die Holunderblattlaus, *Aphis sambuci* L., in die Untersuchungen einbezogen.

Da die Arbeiten mit der Holunderblattlaus abgeschlossen werden konnten, soll bereits an dieser Stelle speziell über die biologischen Untersuchungen berichtet werden.

Die Untersuchungen befaßten sich vornehmlich mit der Morphologie**) der Holunderblattlaus und der Beurteilung ihrer systematischen Stellung auf Grund biologischer Merkmale. Sie wurden im Hinblick auf die Bearbeitung der gesamten *Aphis-fabae*-Gruppe ausgerichtet; denn wie bereits J a c o b (1949) sehr treffend äußerte, sollte bei einem Studium der „Schwarzen Blattläuse“ die Holunderblattlaus keine Sonderstellung erhalten, da der Verwandtschaftsgrad zwischen *Aphis sambuci* L. und den „Schwarzen Blattläusen“ kein anderer sei, als der von Arten ein und derselben Gattung.

Die Holunderblattlaus, *Aphis sambuci* L., wird von B ö r n e r und S c h i l d e r (1930 und in S o r a u e r 1932) nicht mehr zur direkten *Aphis-fabae*-Verwandtschaft gerechnet, sondern einer eigenen Untergattung, *Aphis* s. str. B ö r n e r, zugeordnet, während man Blattlausarten der *Aphis-fabae*-Verwandtschaft in der Untergattung *Doralis* (Leach) Risso 1820, Börner und Schilder vereinigt.

Die beiden Auffassungen, die zur Zeit vorherrschen, einmal die oben erwähnte von B ö r n e r, der *Aphis sambuci* L. von der *Aphis-fabae*-Gruppe als Untergattung absondert und die Auffassung anderer Aphidologen, J a c o b (1949) wäre hier zu nennen, daß *A. sambuci* vom *Aphis-fabae*-Komplex nicht zu trennen sei, sollen im folgenden an Hand der biologischen Untersuchungen diskutiert werden.

Obgleich J a c o b (1949) außer der Morphologie auch die Biologie von *A. sambuci* behandelt hat und die Beziehungen dieser Art zum *Aphis-fabae*-Komplex diskutiert, glaube ich mit dieser Arbeit an seine Untersuchungen anschließen und sie in wesentlichen Punkten ergänzen und stützen zu können.

Über die ökonomische Bedeutung der Holunderblattlaus sowie über die Phytopathogenität dieser Art ist bisher wenig bekannt geworden. Im Handbuch der Pflanzenkrankheiten (S o r a u e r 1957) wird von B ö r n e r und H e i n z e ange-

*) Der Deutschen Forschungsgemeinschaft sei für die finanzielle Unterstützung dieser Arbeiten gedankt, ebenfalls Herrn Privatdozent Dr. Kurt H e i n z e für die Anregung zu dieser Arbeit und der kritischen Durchsicht des Manuskriptes. Herrn Prof. Dr. Dr. h. c. H. R i c h t e r, Präsident der Biologischen Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft, danke ich für die Bereitstellung eines Arbeitsplatzes im Institut für gärtnerische Virusforschung, Berlin-Dahlem.

Den Herren Prof. Dr. F. P. M ü l l e r, Prof. Dr. F. O s s i a n n i l s s o n, Dr. E a s t o p und Dr. S z e l e g i e w i e z sei für das mir zur Verfügung gestellte Vergleichsmaterial aufrichtig gedankt.

Für die sorgfältige und genaue Durchführung der Zuchtversuche im Freiland und im Gewächshaus sowie der Virusübertragungsversuche, bin ich meiner Assistentin, Frau Gerda G l i e c h, zu besonderem Dank verpflichtet.

**) Über die bereits abgeschlossene morphologisch-statistische Bearbeitung der Holunderblattlaus, *Aphis sambuci* L., und zwei ihrer Subspezies sowie über eine Bestimmungsmöglichkeit dieser drei Formen am Holunder, soll demnächst an anderer Stelle berichtet werden.

geben, daß *A. sambuci* das Verzweigungsvirus des Holunderstrauches (dwarf virus of elder) übertragen kann. Einige Übertragungsversuche bestimmter Viren mit der Holunderblattlaus führte Heinze (1960) durch und Kennedy, Day und Eastop (1962) faßten die bisher auf ihre Übertragbarkeit durch *A. sambuci* getesteten Viren in einer Liste zusammen. Da *A. sambuci* zumindest biologisch der Schwarzen Bohnenblattlaus, *Aphis fabae* Scop., und ihren verwandten Arten, nicht fern zu stehen scheint, soll auch über die Phytopathogenität und die Befähigung der Holunderblattlaus, Viren zu übertragen, berichtet werden.

II. Biologie der Holunderblattlaus, *Aphis sambuci* L., und ihre systematische Einordnung unter Berücksichtigung biologischer Merkmale

Seit Linnæus (1758), der die Art *Aphis sambuci* vom schwarzen Holunder (*Sambucus nigra*) erstmalig beschrieb, hat es viele Jahrzehnte gedauert, bis bekannt wurde, daß es sich um eine wirtswechselnde Blattlausart handelt.

Auch Koch (1857), der ein Jahrhundert später die damals bekannten deutschen Blattlausarten zusammenstellte und beschrieb, gibt für *Aphis sambuci* nur den schwarzen Holunder als Wirtspflanze an.

Mordwilko (1907) ist es zuzuschreiben, daß *Aphis sambuci* als wirtswechselnde Art erkannt wurde; denn er konnte diese Blattlausart unter Laboratoriumsbedingungen mit Erfolg auf Wurzeln von *Lychnis*-Arten ansiedeln. Zu einem ähnlichen Ergebnis kam Börner (1931); er erreichte die Koloniebildung von *Aphis sambuci* an *Rumex obtusifolius* und *R. crispus*.

Erst nach der Entdeckung des Wirtswechsels durch Mordwilko wurde *Aphis sambuci* auch an den Wurzeln anderer Pflanzen (siehe Tabelle I) gefunden. Laing (1923) beschrieb eine Population auf *Dianthus*-Wurzeln als selbständige Art, *Aphis wilsoni*, die noch von Theobald (1927) als solche anerkannt wurde. Später stellte man jedoch fest, daß es sich bei derartigen Funden meist um Vertreter der schwarzen Holunderblattlaus, *Aphis sambuci* L., handelte.

Die bisher bekannt gewordenen morphologischen und biologischen Daten über die Holunderblattlaus faßte Jacob (1949) zusammen. Er wies auf die bemerkenswert unterschiedliche morphologische Ausgestaltung der Vertreter von *Aphis sambuci* hin, die auf dem Winterwirt (*Sambucus nigra*) leben, im Gegensatz zu denen, die an den Wurzeln der Sommerwirtspflanzen vorkommen. Diese Variabilität der morphologischen Merkmale von *Aphis sambuci* war die Ursache dafür, daß beispielsweise Laing (1932) die an *Dianthus*-Wurzeln lebenden Formen der Holunderblattlaus kaum für identisch mit den Formen halten konnte, die *Sambucus nigra* besiedeln. Erst experimentelle Untersuchungen wie Aufzuchtversuche am Sommer- und Winterwirt, hätten die Zusammenhänge aufgedeckt. Eine derart starke Variabilität wesentlicher Merkmale wie die Siphollänge, Länge der Cauda, Zahl der Borsten auf der Subgenitalplatte und die Länge des dritten Fühlergliedes, ist bei Blattläusen ungewöhnlich. Auch Jacob (1949), der den Lebenszyklus der Holunderblattlaus beobachtete und dazu Aufzuchtversuche und Kreuzungen durchführte, vermochte noch nicht den experimentellen Nachweis zu führen, daß für den Ablauf des Holozyklus von *A. sambuci* L. offenbar ein obligatorischer Zusammenhang zwischen den wurzelbewohnenden Generationsserien an den krautigen Pflanzen und den Generationen, die am Winterwirt (*Sambucus nigra*) leben, besteht.

1. Verbreitung und Wirtspflanzenkreis der Holunderblattlaus, *Aphis sambuci* L.

Die schwarze Holunderblattlaus, *Aphis sambuci* L., ist eine in den nördlichen Breiten Asiens (Japan), Europas und Amerikas verbreitete Blattlausart. In fast allen Befallserhebungen von Blattläusen bestimmter Gebiete wird *Aphis sambuci* L. aufgeführt. Diese Blattlausart lebt in den nördlichen Breiten heterözisch-holozyklisch; in den gemäßigten Klimaten, beispielsweise in England, überwintert sie wohl vorwiegend anholozyklisch (J a c o b, 1949). Ihren Wirtswechsel vollzieht sie über *Sambucus nigra*. In der Literatur werden noch zahlreiche andere *Sambucus*-Arten als Wirtspflanzen für die Holunderblattlaus angegeben, jedoch fehlt bisher der experimentelle Nachweis, daß sich diese Holunderarten auch als Winterwirte*) eignen. *Sambucus racemosa* gilt nach B ö r n e r (1952) als Winterwirt für *Aphis sambucina* C. B. und *Sambucus canadensis* nach B ö r n e r und H e i n z e (1957 in S o r a u e r) als Winterwirt für *Aphis sambucifoliae* Fitch. Es sind jedoch in der Literatur keine gesicherten Angaben zu finden, daß für *A. sambucina* C. B. die Holunderart *Sambucus racemosa* und für *A. sambucifoliae* Fitch *Sambucus canadensis* tatsächlich die Winterwirtspflanzen darstellen. Werden nun die beiden genannten Blattlausarten, *A. sambucina* C. B. und *A. sambucifoliae* Fitch, für identisch mit *Aphis sambuci* L. gehalten (J a c o b, 1949), oder handelt es sich bei diesen beiden Arten um Unterarten von *Aphis sambuci* L., wie ich es vermute, so bleibt als einziger gesicherter Winterwirt für die Holunderblattlaus, *Aphis sambuci* L., nur *Sambucus nigra*.

Alle anderen in der Liste der Wirtspflanzen (Tabelle 1) aufgeführten *Sambucus*-Arten, sind bisher auf ihre Eignung als Winterwirt für *Aphis sambuci* L. noch nicht exakt geprüft worden. Aus diesem Grund und weil sich diese Holunderarten durchaus als Frühjahrswirt eignen, werden sie in der Liste getrennt von *Sambucus nigra*, jedoch als wahrscheinliche Winterwirte geführt.

Der Sommerwirtspflanzenkreis umfaßt vorwiegend Arten aus der Familie der *Caryophyllaceae* (Nelkengewächse) und die zwei Ampferarten *Rumex obtusifolius* und *R. crispus*. An den Wurzeln von *Rumex acetosa* wurde bisher nie die Holunderblattlaus gefunden, auch konnte sie im Aufzuchtversuch nicht an dieser Pflanze gehalten werden.

2. Experimentelle Untersuchungen zum Lebenszyklus der Holunderblattlaus, *Aphis sambuci* L.

Wie aus der Liste der Wirtspflanzen (Tabelle 1) hervorgeht, ist *Aphis sambuci* offensichtlich eine Blattlausart, die in der zweiten Hälfte des Frühjahres von *Sambucus nigra* zum Wurzelbereich zahlreicher krautiger Pflanzen, vorwiegend aus der Familie der *Caryophyllaceae*, überwechselt. Alle Angaben, daß auch oberirdische Teile der Sommerwirtspflanzen wie Blätter, Blattstiele und Blüten besiedelt werden, beruhen auf Aufzuchtversuchen unter Gewächshausbedingungen. Eigene Versuche zeigten, daß *A. sambuci* ohne Schwierigkeit über mehrere Jahre oberirdisch an *Rumex obtusifolius*, *R. crispus* und *Anthriscus cerefolium* parthenogenetisch gehalten werden konnte. Auch an *Moehringia muscosa* und an *Spergula arvensis* lebten die Blattläuse unter Behältern längere Zeit oberirdisch an der Pflanze.

*) Als Winter- oder Hauptwirt bezeichnet man die Wirtspflanze, auf der sich die bisexuelle Phase im Ablauf des Lebenszyklus einer Blattlausart vollzieht und an der sich die Fundatrix (= Stammutter) entwickeln kann.

Tabelle 1
Liste der Winter- und Sommerwirtspflanzen von *Aphis sambuci* L.
 (Zusammengestellt nach Angaben von PATCH, 1938; JACOB, 1949; BÖRNER, 1952; OSSIANLILSSON, 1964)

Winterwirtspflanzen		Sommerwirtspflanzen	
Familie der Caprifoliaceae:	Pflanzenfamilie	Bestiedlung im Wurzelbereich	Bestiedlung im oberirdischen Bereich
<i>Sambucus nigra</i>	Polygonaceae	<i>Rumex obtusifolius</i> <i>Rumex crispus</i>	<i>Rumex obtusifolius</i> <i>Rumex crispus</i> <i>Anthriscus cerefolium</i>
Folgende Pflanzen sind nicht als Winterwirtspflanzen gesichert, eignen sich jedoch generell als Wirtspflanzen:	Ammiaceae		
<i>Sambucus australis</i>	Lemnaceae		
<i>Sambucus canadensis</i>	Liliaceae		<i>Lemna minor</i> <i>Hemerocallis alba</i>
<i>Sambucus ebulus</i>	Caryophyllaceae	<i>Cerastium arvense</i> <i>Dianthus plumarius</i> <i>Dianthus arenarius</i> <i>Dianthus asper</i> <i>Dianthus barbatus</i> <i>Lychnis alba (Silene alba)</i> <i>Lychnis dioica (Silene dioica)</i>	
<i>Sambucus glauca</i>			
<i>Sambucus mexicana</i>			
<i>Sambucus microbotrys</i>			
<i>Sambucus nigra</i> 'Laciniala'		<i>Mochringia trinerva</i> <i>Sagina ciliata</i> <i>Silene angustifolia</i> <i>Spergula arvensis</i>	<i>Mochringia trinerva</i> <i>Spergula arvensis</i>
<i>Sambucus racemosa thunbergiana</i>	Onagraceae	<i>Oenothera</i> sp.	
<i>Sambucus angustifolia</i> (Wurzeln)	Brassicaceae	<i>Capsella bursa-pastoris</i>	
	Saxifragaceae	<i>Saxifraga</i> sp.	
	Poaceae	<i>Poa annua</i>	

Es ist also daran festzuhalten, daß sich *A. sambuci* L. im Hochsommer unter natürlichen Bedingungen vorwiegend, wenn nicht sogar ausschließlich, unterirdisch an den Wurzeln bzw. am Wurzelhals krautiger Pflanzen aufhält.

Es ist nun häufig behauptet und gelegentlich auch beobachtet worden, daß *A. sambuci* in milden Wintern anholozyklisch an den Wurzeln ihrer Sommerwirte (Jacob, 1949) und auch an den Wurzeln von *Sambucus nigra* (mündliche Mitteilung von F. P. Müller) zu überwintern vermag. Diese Angaben und die Beobachtungen von Jacob (1949), der im Herbst in England, außer in seinen Kulturen, keine Männchen an *Sambucus nigra* fand und der auch — bis auf eines — keine Wintereier sowie im Frühjahr keine Fundatrices entdecken konnte, führten zu folgenden Fragen:

1. Wie ist es zu erklären, daß unter natürlichen Bedingungen im Herbst an *Sambucus nigra* zwar die Gynoparae und die Weibchen, jedoch sehr selten nur die Männchen und abgelegte Wintereier sowie im Frühjahr die Fundatrices beobachtet worden sind?

2. Ist für *A. sambuci* tatsächlich die Möglichkeit zur anholozyklischen Überwinterung gegeben, und ist diese eventuell, auf Grund der so selten zu findenden Fundatrices, sogar die vorherrschende Art ihrer Überwinterung?

3. Besteht im Generationswechsel zwischen *A. sambuci* und *A. fabae* — der schädlichsten der „Schwarzen Blattläuse“ — also im Ablauf des gesamten Lebenszyklus beider Blattlausarten, ein genereller Unterschied?

Zur Klärung dieser Fragen wurden im Verlauf von zwei Vegetationsperioden experimentelle Untersuchungen durchgeführt, die im folgenden erläutert werden.

Im Gegensatz zu Jacob (1949), der im Frühjahr unter natürlichen Bedingungen keine Fundatrix entdeckte, sondern sie nur durch erzwungene Kopulation von Männchen und Weibchen verschiedener Herkünfte erhielt, traten Fundatrices in der Berliner Umgebung in den Jahren 1963—1966 stets auf, lokal mitunter sogar recht zahlreich.

Die Tatsache, daß in England keine, in der Berliner Umgebung dagegen die Fundatrices zahlreich auftreten, deutet daraufhin, daß *A. sambuci* in klimatisch günstigen Gebieten vorwiegend, wenn wohl auch nicht ausschließlich, anholozyklisch überwintert, sei es nun an den Wurzeln der Sommerwirtspflanzen oder an den Wurzeln verschiedener *Sambucus*-Arten.

Der Versuch, Populationen von der Fundatrix ausgehend ausschließlich am Winterwirt (*S. nigra*) während der gesamten Vegetationsperiode zu halten, sollte die Zusammensetzung der innerhalb dieser Populationen im Herbst auftretenden morphologischen Erscheinungsformen, Gynoparae, Weibchen und Männchen zeigen sowie erlauben, die Kopulationsvorgänge unter relativ natürlichen Bedingungen zu beobachten. Ferner sollte dieser Versuch auch über das Verhalten der Blattläuse am Winterwirt in den Monaten Auskunft geben, in denen unter natürlichen Bedingungen kein Befall festzustellen ist.

Zu diesem Zweck wurde im Freiland bereits die Fundatrix am Strauch in einem Behälter eingeschlossen. Von Anbeginn an wurden also stets nur die Nachkommen einer Fundatrix in ihrem Verhalten dem Winterwirt gegenüber beobachtet. Es liefen 1964 drei dieser Versuche nebeneinander und 1965 fünf, mit dem Ergebnis, daß sich alle acht Aufzuchten ohne Schwierigkeiten während der gesamten Vegetationsperiode an *Sambucus nigra* halten ließen. Die Tiere siedelten sich sowohl an den jungen und alten Blättern als auch an den Jungtrieben und bereits schwach verholzten Zweigen an. Außerdem kam es in den Behältern

fast in jeder Jahreszeit zur Übervermehrung der Populationen, so daß die Aufzuchten mit wenigen Tieren dieser Populationen wieder neu aufgebaut werden mußten.

Dieses Ergebnis zeigt eindeutig, daß sich der schwarze Holunder, *Sambucus nigra*, für *A. sambuci* nicht nur als Frühjahrs-, Herbst- und Winterwirt, sondern durchaus auch als Sommerwirt eignet. Damit verhält sich die Holunderblattlaus ihrem Winterwirt gegenüber anders als *Aphis fabae*. Zumindest von einigen Rassen *) der Schwarzen Bohnenblattlaus wird *Euonymus europaea* im Hochsommer stets abgelehnt. Eine Erklärung dafür, daß unter natürlichen Bedingungen in den Sommermonaten der Holunder fast frei von Befall der Holunderblattläuse ist, gibt dieser Versuch zunächst noch nicht.

Ein weiteres interessantes Ergebnis dieser Versuche scheint mir zu sein, daß sich im Herbst in **keinem** dieser acht Behälter ein einziges Männchen entwickelte, wohl aber zahlreiche Gynoparae, die die Weibchen produzierten. Dieses Ergebnis steht zunächst im Gegensatz zu den Beobachtungen von **Jacob** (1949), der die Männchen ja in Aufzuchten an *Sambucus nigra* erhielt. Aus seinen Aufzeichnungen geht jedoch nicht hervor, ob er nur die nachfolgenden Generationen der Fundatrices streng isoliert beobachtete; denn bei dem Versuch, Populationen von den Sommerwirtspflanzen auf den Holunder zu übertragen, und aufzuziehen, was stets sehr gut gelang, traten auch in meinen Blattlauskolonien im Herbst neben den Gynoparae immer zahlreiche Männchen auf.

Es ist festzuhalten, daß im Herbst die Zusammensetzung der morphologischen Erscheinungsformen innerhalb der Populationen eine unterschiedliche sein kann; werden nämlich die Nachkommen einer Fundatrix ausschließlich an *Sambucus nigra* gehalten und wird jeglicher Zuflug von außen verhindert, so gehen im Herbst aus diesen Populationen **keine** Männchen hervor. Werden dagegen Populationen der Holunderblattlaus von den Sommerwirtspflanzen auf den Holunder übertragen und in Zucht genommen, so werden in größerer Zahl auch Männchen gebildet.

Nach der Aufklärung dieser Verhältnisse ist es möglich, den vollständigen Lebenszyklus von *A. sambuci* (Abb. 1) zu beschreiben und gleichzeitig die oben gestellten Fragen zu beantworten.

a) Beschreibung des Lebenszyklus der Holunderblattlaus, *Aphis sambuci* L. (Abb. 1)

Aus den Wintereiern (WE), die in der Berliner Umgebung nicht selten anzutreffen sind, entwickeln sich im Frühjahr (März bis Mai) am Winterwirt die Fundatrices. Die zweite Generation setzt sich ausschließlich aus ungeflügelten Formen (Fundatrigenien) zusammen. Erst in der dritten und den folgenden fundatrigenen Generationen fliegen die Geflügelten (Emigranten, Em), die zu etwa 80 % den Bestand der Populationen bilden, vom Winterwirt zu den Sommerwirtspflanzen. An diesen wird vorwiegend der Wurzelhals, selten die Wurzel selbst, besiedelt. Anfang Juli erlöschen die Populationen am Winterwirt völlig, falls die fundatrigenen Emigranten nicht unter Zwang an ihm gehalten und die von ihnen abgesetzten Larven weiter aufgezogen werden. Sekundärpopulationen (P. s.) am Winterwirt in den Monaten Juli und August durch eventuell von den Sommerwirtspflanzen zurückfliegende virginogene Geflügelte (Exules, Ex) ent-

*) Über derartige Versuche mit *Aphis fabae* Scop. und ihren verwandten Arten, über das Rassenproblem der „Schwarzen Blattläuse“ usw., sollen spätere Publikationen berichten.

stehen offenbar am Holunder nicht oder nur höchst selten; sie konnten von mir in keinem Fall beobachtet werden.

Erst Ende August oder Anfang September erzeugen geflügelte virginogene Exules, von den Sommerwirtspflanzen stammend, am Holunder Sekundärpopulationen meist sexuparer Exules, aus denen vorwiegend Gynoparae, jedoch nur sehr selten einzelne Männchen hervorgehen.

Aus den Primärpopulationen, d. h. den reinen fundatrigenen Generationsserien, die unter Zwang das ganze Jahr über am Holunder sehr gut gehalten werden können, entwickeln sich ausschließlich die gynoparen Formen und keine Männchen. Die Männchen werden dagegen recht zahlreich, neben einer geringen Anzahl von Gynoparae, von sexuparen Exules an den Wurzeln bzw. dem Wurzelhals der Sommerwirtspflanzen gebildet. Beide Formen, Männchen und Gynoparae, fliegen von den Sommerwirtspflanzen direkt zum Winterwirt, *Sambucus nigra*. An den Wurzeln der Sommerwirtspflanzen bleiben nur wenige ungeflügelte virginogene Exules zurück.

Alle Gynoparae sind außer sexupar (= Weibchen gebärend) noch virginopar (= Virgines gebärend). Durch diese Eigenschaft der Gynoparae entstehen am Winterwirt Tertiärpopulationen (P. t.) virginoparer Formen, die jedoch durch Frosteinfluß in unseren Breiten spätestens im Dezember vernichtet werden.

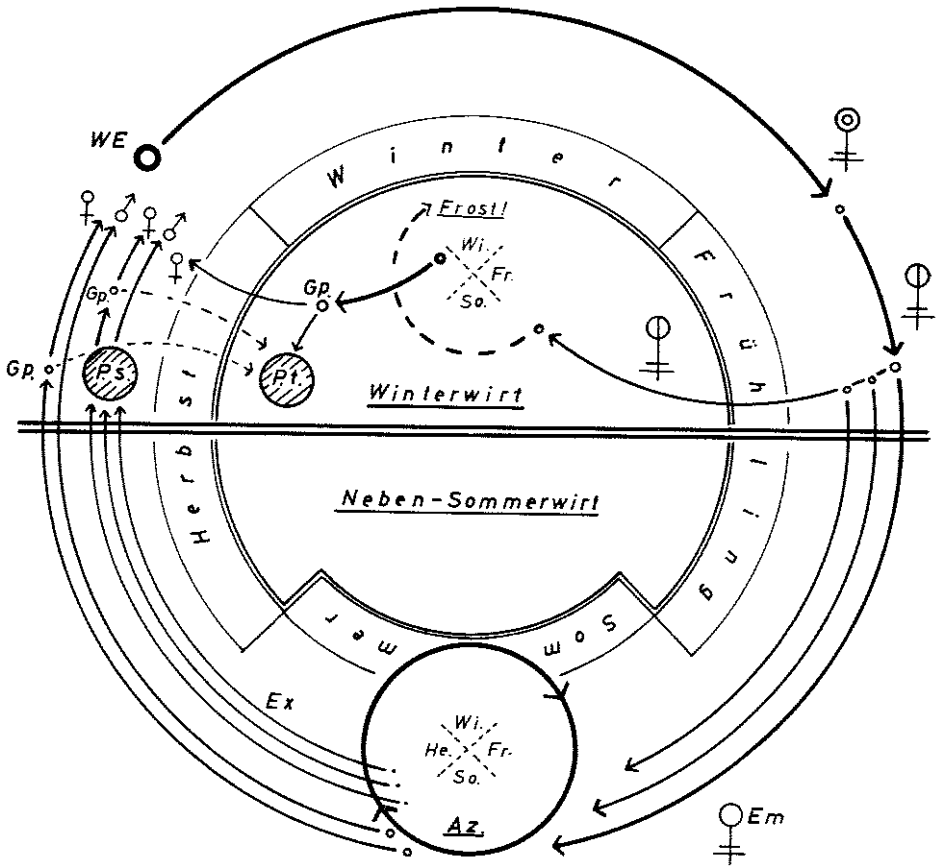
Wenn nun Mitte September, unter natürlichen Bedingungen, gleichzeitig neben den Gynoparae aus den Sekundärpopulationen am Winterwirt nur sehr wenig Männchen entstehen und am Sommerwirt ebenfalls gleichzeitig, jedoch neben wenigen Gynoparae zahlreiche Männchen gebildet werden, so wird auf dem Winterwirt die Hauptmasse der Männchen zusammen mit den Gynoparae erscheinen. Weibchen können noch nicht anwesend sein, da sie erst von den Gynoparae erzeugt werden. Die Weibchen sind zum größten Teil erst Mitte Oktober bis Anfang November kopulationsbereit, und bis zu diesem Zeitpunkt sind zahlreiche Männchen bereits abgestorben, so daß nur wenige Nachzügler in der Lage sein werden, die langlebigen Weibchen zu begatten. Diese Kalamität wird jedoch durch die Fähigkeit eines Männchens, 15–20 Weibchen begatten zu können, ausgeglichen, wie experimentell nachzuweisen war.

Das vorzeitige Erscheinen der Männchen unter Freilandbedingungen kann als ein Grund dafür angesehen werden, daß Ende Oktober, neben den zahlreichen Weibchen, nur selten Männchen zu beobachten sind. Über das häufige Fehlen der Fundatrices, beispielsweise in England, und damit für eventuell ungünstige Entwicklungsbedingungen der Wintereier in derartigen Klimaten, könnten die Untersuchungen von Behrendt (1963) über die Eidiapause von *Aphis fabae* Scop. Aufschluß geben. Er stellte fest, daß die Entwicklung der überwinterten Eier unter Einschaltung einer dreiphasigen Diapause, der Pro-, Meso- und Metadiapause verläuft. Während die Prodiapause zeitlich noch nicht abgegrenzt werden kann, die Mesodiapause temperaturunabhängig ist, jedoch von der Diapauseintensität determiniert wird, liegt die Entwicklungsschwelle der temperaturabhängigen Metadiapause bei -8°C , zeitlich für Mitteldeutschland Ende Dezember. Höhere Temperaturen als $+5^{\circ}\text{C}$ bis $+6^{\circ}\text{C}$ (maximale Temperaturgrenze während dieser Entwicklungsphase bei Eiern mit starker Diapauseintensität) stören die Entwicklung der Eier oder bringen sie sogar zum Absterben.

Die Diapauseverhältnisse der Wintereier von *Aphis sambuci* L. sind meines Wissens bisher nicht untersucht worden. Es wäre jedoch denkbar, daß für die Wintereier der Holunderblattlaus die maximale Temperaturgrenze der Entwicklungsphase der Metadiapause unterhalb von $+5^{\circ}\text{C}$, eventuell um 0°C liegt.

Der Lebenszyklus von *Aphis sambuci* L.

Abb. 1



(heterözisch - holo-anholozyklisch)

Legende :

⊙ = Fundatrix

♀ = Fundatrigenia

♀, Em = Emigranten

Ex = Exules

♀

♀

♀

WE = Wintereis

♀ = Weibchen

♂ = Männchen

Gp = Gynopara (vorwiegend Weibchen zeugende Form)

Ps = Sekundärpopulation Pt = Tertiäre Population (gebildet von Virgines, die virginopar von den Gynoparae zum geringen Prozentsatz neben den Weibchen erzeugt werden)

Wi, Fr, So, He. = die vier Jahreszeiten

AZ = Anholozyklus (an den Wurzeln krautiger Pflanzen)

Im Januar werden jedoch für England Temperaturen von 0° C bis + 10° C angegeben, und da diese zum vermutlichen Zeitpunkt der Metadiapauseentwicklung, Mitte bis Ende Dezember, wahrscheinlich noch etwas höher liegen, könnte die Metadiapause in derartigen Klimaten häufig gestört werden, so daß aus diesen Gründen nur wenig Wintereier überleben, und demnach nur selten Fundatrices zu finden sind.

Für die Berliner Umgebung dagegen, die bereits im Bereich des Übergangsklimas liegt und für die im Januar Temperaturen von 0° C bis - 10° C angegeben werden, und die auch im Dezember bereits häufig für gewisse Zeitspannen Minusgrade zu verzeichnen hat, könnten die Bedingungen für die temperaturabhängige Metadiapauseentwicklung der Wintereier von *Aphis sambuci* wesentlich günstiger sein. Hierfür spricht die Tatsache, daß im Gegensatz zu England in der Berliner Umgebung zahlreiche Wintereier ihre Entwicklung zum Abschluß bringen, da Fundatrices stets zu finden sind. Durch ihre anholozyklische Lebensweise kann die Holunderblattlaus Gebiete besiedeln, die für ihren holozyklischen Entwicklungsvorgang ungünstige Klimabedingungen haben wie beispielsweise England.

b) Beschreibung des Lebenszyklus der Schwarzen Bohnenblattlaus, *Aphis fabae* Scop. (Abb. 2)

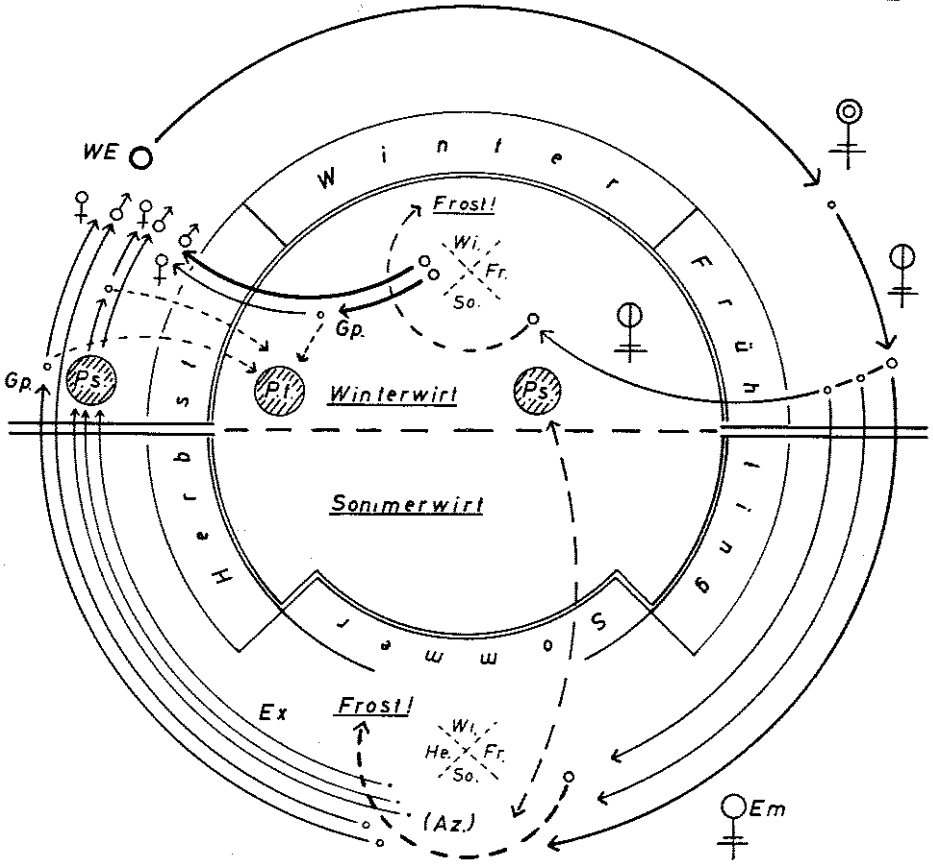
Der Lebenszyklus von *Aphis fabae* Scop. ist bereits mehrmals beschrieben und von Börner (in Janisch, 1926) schematisch dargestellt worden. Um jedoch den Vergleich zwischen den Lebenszyklen von *Aphis fabae* Scop. und *Aphis sambuci* L. ziehen zu können, soll hier der Lebenszyklus von *A. fabae* nach dem neuesten Stand der Untersuchungen wiedergegeben werden.

Aus den Wintereiern (WE) entwickeln sich im Frühjahr (März bis April) am Winterwirt (*Euonymus europaea*) die Fundatrices. Die erste fundatrigene Generation am Winterwirt setzt sich zu etwa 80 % aus ungeflügelten Tieren zusammen. In der dritten und in den weiteren fundatrigenen Generationen am Winterwirt werden zum Sommer (Mai bis Juni) hin in zunehmendem Maß, neben den ungeflügelten geflügelte Tiere, die Emigranten (Em) gebildet. Die Emigranten fliegen vorwiegend auf die Sommerwirtspflanzen, zahlreiche krautige und nichtkrautige Pflanzen, und begründen dort eine Folge von Generationen unbestimmter Anzahl. Von den am Winterwirt entstandenen fundatrigenen geflügelten Tieren werden jedoch im Frühjahr auch noch am Winterwirt selbst fundatrigene Populationen gebildet. Auch von den Sommerwirtspflanzen erreichen ständig während der gesamten Vegetationsperiode, virginogene geflügelte Tiere, die Exules (Ex), wiederum den Winterwirt. Nur gelingt es den von diesen geflügelten Tieren am Winterwirt abgesetzten Larven (L1/ph.) im Hochsommer (Juli bis August) selten, sich weiter zu entwickeln und damit Populationen aufzubauen.

Die Aufzucht verschiedener Rassen der Schwarzen Bohnenblattlaus, *Aphis fabae* Scop., am Winterwirt (*Euonymus europaea*) gelang ohne Schwierigkeit. Es konnten a) die direkten Nachkommen der Fundatrices und b) auch die von den Exules der Sommerwirtspflanzen gebildeten sekundären Populationen, am Winterwirt aufgezogen werden. Diese Fähigkeit bestimmter Rassen der Schwarzen Bohnenblattlaus, auch während der ungünstigen Jahreszeit (Juli und August), in Käfige eingeschlossen, am Winterwirt zu überdauern, läßt die Mög-

Der Lebenszyklus von Aphis fabae Scop.

Abb. 2



(heterözisch - holozyklisch / die anholozyklische Lebensweise ist in den nördlichen Breiten nur unter Gewächshausbedingungen möglich)

Legende:

- ⊙ = Fundatrix
- ♀ = Fundatrigenia
- ♀, Em = Emigranten
- WE = Winterei
- ♀ = Weibchen
- ♂ = Männchen

Gp = Gynopara (vorwiegend Weibchen zeugende Form) Ex = Exules
 Ps = Sekundärpopulation Pt = Tertiäre Population (gebildet von Virgines, die virginopar von den Gynoparae zum geringem Prozentsatz neben den Weibchen erzeugt werden)

Wi., Fr., So., He. = die vier Jahreszeiten

(Az) = unvollständiger Anholozyklus (oberirdisch an krautigen Pflanzen).

lichkeit offen, daß es *A. fabae* bzw. einigen ihrer Rassen gelegentlich auch in Freiheit gelingen mag, sich in dieser Jahreszeit am Winterwirt weiterzuentwickeln.

Von Mai bis etwa Anfang September findet ein ständiger Wechsel virginogener Geflügelter zwischen Winter- und Sommerwirt statt. Dieser Wechsel (schematisch dargestellt in der Abb. 4) erfolgt zunächst im Frühjahr einseitig vom Winter zum Sommerwirt. Im Monat Juni findet er ziemlich gleichmäßig zwischen beiden Wirten statt, und im Juli dominiert der Flug vom Sommer zum Winterwirt. Für die Larven, die in dieser Jahreszeit von den Geflügelten am Winterwirt abgesetzt werden, bestehen durch den ungünstigen physiologischen Zustand des Winterwirtes nur geringe Möglichkeiten, kleine Populationen ungeflügelter Formen aufzubauen. Dementsprechend sind zur erneuten Abwanderung keine Geflügelten vorhanden. Auch im Herbst (August bis September) dominiert der Flug von den Sommerwirtsplanzen zum Winterwirt. Da jedoch der Winterwirt Ende August eine physiologische Umstellung erfährt und sich dadurch erneut als Nahrungsquelle für die Tiere eignet, setzt auch wieder eine stärkere Entwicklung der Kolonien ein. Die in den Kolonien gebildeten Geflügelten fliegen gelegentlich wieder Sommerwirtsplanzen an und begründen an ihnen Populationen, die allerdings schwach bleiben und später durch Frosteinfluß frühzeitig vernichtet werden.

Im Herbst (September bis Oktober) entwickeln sich dann aus den in Käfigen gehaltenen fundatrigenen Primärpopulationen die geflügelte gynopare Form (Gp) und die Männchen. Nach dem Heranwachsen der Weibchen, die als Larven von den Gynoparae abgesetzt werden, kommt es zwischen den Männchen, die recht langlebig sind, und den Weibchen zur Kopulation, worauf die Weibchen bald mit der Wintereiablage beginnen.

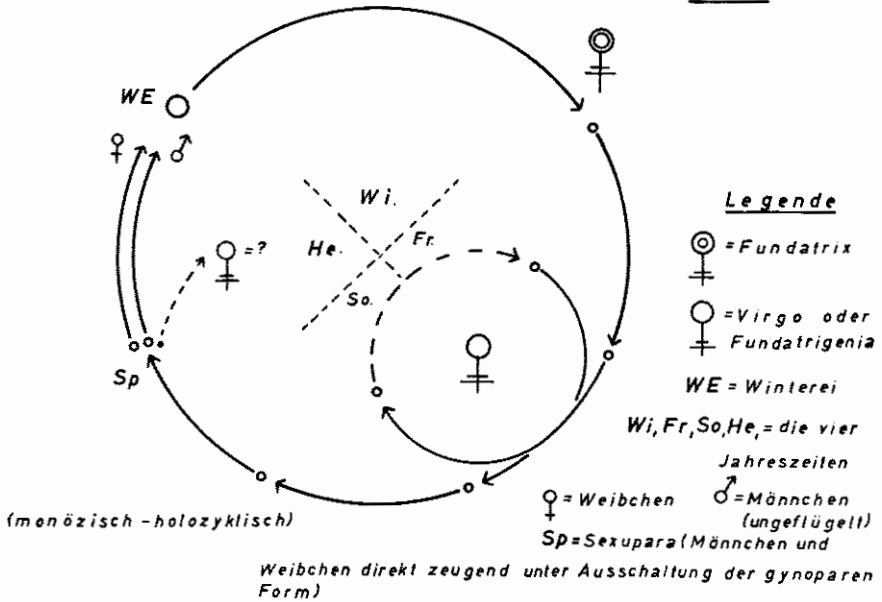
Aus den an den Sommerwirtsplanzen lebenden Populationen gehen im Herbst ebenfalls Gynoparae und Männchen hervor. Beide Formen fliegen zurück zum Winterwirt. Die Sekundärpopulationen am Winterwirt, gebildet von virginogenen Geflügelten (Exules), die in den verschiedenen Jahreszeiten von den Sommerwirtsplanzen zum Winterwirt zurückgeflogen waren, entwickeln gleichfalls die gynopare Form und die Männchen.

Es gelingt sehr leicht, die am Sommerwirt von den Emigranten begründete Generationsfolge unter geeigneten Bedingungen im Gewächshaus unbegrenzt anholozyklisch weiterzuziehen. Im Gewächshaus können dann an bestimmten Sommerwirtsplanzen gleichfalls die Gynoparae und die Männchen zur Entwicklung gebracht werden. Auch können die Weibchen ohne Schwierigkeit aufgezogen und mit den Männchen zur Kopulation gebracht werden. Bald darauf legen die Weibchen die Winterei ab. Läßt man diese Winterei im Freiland unter natürlichen Bedingungen an den Sommerwirtsplanzen, beispielsweise an *Rumex obtusifolius* oder an *R. crispus*, überwintern, so schlüpfen im Frühjahr auch die Larven. Diese gehen jedoch spätestens im zweiten Larvenstadium ein, so daß es am Sommerwirt niemals zur Entwicklung der Fundatrices kommt.

Alle Gynoparae sind in der Lage, zu einem geringen Prozentsatz, neben den Weibchen noch virginogene Formen zu erzeugen. Diese bilden dann im Herbst am Winterwirt tertiäre Populationen, die jedoch in unseren Breiten erfrieren. Bringt man sie dagegen im Gewächshaus auf geeignete Pflanzen, so können sie unbegrenzt anholozyklisch weitergezogen werden.

Der Lebenszyklus der Ampferblattlaus, Aphis rumicis L.

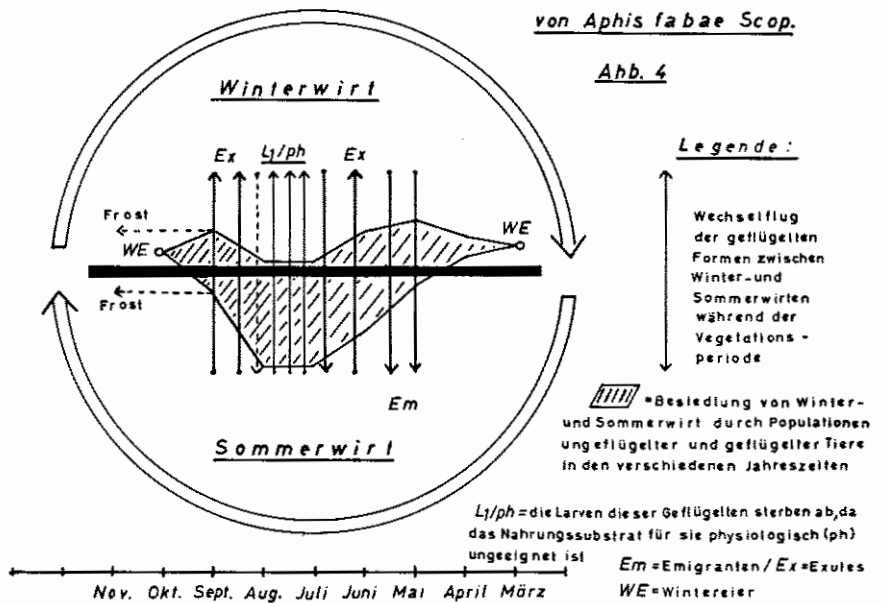
Abb. 3



Schematische Darstellung der jahreszeitlich unterschiedlichen Besiedlungsdichte der Winter- und Sommerwirte und des Wechselfluges zwischen beiden Wirten

von Aphis fabae Scop.

Abb. 4



3. Vergleich der Lebenszyklen von *Aphis sambuci* L. und *Aphis fabae* Scop.

Die Frage nach einem generellen Unterschied im Ablauf der Lebenszyklen von *Aphis sambuci* L. und *Aphis fabae* Scop. wurde aus Gründen der biologischen Verwandtschaftsverhältnisse beider Blattlausarten gestellt. Es sollte untersucht werden, ob von der biologischen Seite her die Ansicht Börner's (1930), *Aphis sambuci* L. auf Grund geringfügiger morphologischer Merkmale einer eigenen Untergattung zuzuordnen, zu stützen ist, oder ob die Biologie der Holunderblattlaus gegen diese Maßnahme — Abtrennung als Untergattung — spricht.

Bei der Schwarzen Bohnenblattlaus, *Aphis fabae* Scop., finden wir einen in unseren Breiten ausgeprägten Holozyklus, der einerseits durchaus vollständig am Haupt- bzw. Winterwirt, andererseits aber auch in Form des fakultativen Wirtswechsels über beide, den Haupt- und Nebenwirt (Winter- und Sommerwirt) abläuft, niemals jedoch sich allein am Sommerwirt vollenden kann. Die Tendenz zur anholozyklischen Lebensweise der Schwarzen Bohnenblattlaus ist zwar sehr stark ausgeprägt, jedoch kann der Anholozyklus, durch die oberirdische Lebensweise und durch die Frostempfindlichkeit der Schwarzen Bohnenblattläuse, in unseren Breiten, außer unter Gewächshausbedingungen, nicht verwirklicht werden. Demzufolge dominiert also die für Blattläuse als ursprünglich angesehene holozyklische Lebensweise. Der Sommerwirt ist wie experimentell nachzuweisen war, für die Erhaltung der Art nicht unbedingt notwendig, obwohl er der Bohnenblattlaus als Ausweichmöglichkeit in einer Zeit, in der für sie das Nahrungssubstrat des Winterwirtes physiologisch äußers ungeeignet ist, sehr gelegen kommt.

Auch für die Holunderblattlaus, *Aphis sambuci* L., ist in unseren Breiten der Holozyklus ausgeprägt, nur daß er im Gegensatz zu dem der Bohnenblattlaus, nicht allein mehr am Winterwirt existenzfähig ist, da im Herbst aus den fundatrigenen Primärpopulationen, d. h. aus den Populationen, die sich aus den direkten Nachkommen der Fundatrices aufbauen, zwar noch die gynopare Form und damit die Weibchen, jedoch keine Männchen mehr hervorgehen. Die männliche Form wird nur von am Sommerwirt lebenden Populationen gebildet, oder die Männchen gehen aus den Sekundärpopulationen hervor, die im Herbst am Winterwirt von den Exules, die selbst Populationen am Sommerwirt entstammen, aufgebaut werden.

Damit steht fest, daß sich der Holozyklus von *Aphis sambuci* L. nur über den obligatorischen Wirtswechsel zwischen Winter- und Sommerwirt zu schließen vermag. Ferner ist die anholozyklische Lebensweise bei der Holunderblattlaus wesentlich stärker ausgeprägt als bei *Aphis fabae*. Der Anholozyklus kann in unseren Breiten neben dem Holozyklus durchaus selbständig im Freiland bestehen und als eine oder — in besonders geeigneten Gebieten — als alleinige Möglichkeit zur Überwinterung der Holunderblattlaus dienen. Dies hängt jedoch eng mit der unterirdischen Lebensweise von *A. sambuci* am Sommer- bzw. auch am Winterwirt zusammen; denn oberirdisch hält sie länger anhaltenden Frosttemperaturen nicht stand.

Daß *Aphis sambuci* Temperaturen unterhalb des Gefrierpunktes gegenüber unempfindlicher als *Aphis fabae* ist, zeigten die Beobachtungen im November 1965. Im Freiland waren in diesem Monat am Holunder Populationen der Holunderblattlaus und an *Euonymus europaea* Populationen von verschiedenen Rassen der Schwarzen Bohnenblattlaus in Behältern eingeschlossen. Alle Populationen setzten sich aus wenigen ungeflügelten Virgines, zahlreichen Gynoparae, Weib-

chen und Männchen zusammen. Ein plötzlicher Temperatursturz von $+5^{\circ}\text{C}$ auf etwa -8°C — diese Temperatur von durchschnittlich -8°C hielt etwa eine Woche lang an — vernichtete restlos alle Populationen der Schwarzen Bohnenblattlausrassen, während von den Holunderblattläusen noch einige ungeflügelte Virgines, viele Gynoparae und Weibchen am Leben blieben.

Obwohl sich die virginogenen Formen der Holunderblattlaus von den Sommerwirtspflanzen an den Winterwirt (*Sambucus nigra*) und auch umgekehrt zu jeder Jahreszeit beliebig wechselseitig übertragen lassen, findet in der freien Natur während der Sommermonate kein derartiger natürlicher Wechsel geflügelter Formen statt, wie er typisch für *A. fabae* ist. Dies hängt wohl eng mit der Rückbildungstendenz virginogener Geflügelter in unterirdisch lebenden Populationen zusammen, worauf bereits Zwölfer (1958) bei den unterirdisch lebenden Anoecinae, Tetraneurini, Pemphigini und Fordinae hingewiesen hat.

Der Holozyklus der Holunderblattlaus mag in Gebieten mit strengen Wintern ohne Zweifel dominieren, in England mit seinen wärmeren Wintern scheint jedoch bereits die anholozyklische Lebensweise vorzuherrschen, wie aus den Untersuchungen von Jacob (1949) zu schließen ist.

Der Hauptunterschied zwischen beiden Lebenszyklen besteht darin, daß unter natürlichen Bedingungen für *Aphis fabae* Scop. der Holozyklus gewöhnlich über den fakultativen Wirtswechsel zwischen Winter- und Sommerwirt abläuft und daß für *Aphis sambuci* L. der obligatorische Wirtswechsel zwischen Winter- und Sommerwirt das Normale ist. Ein weiterer Unterschied wäre, zumindest für die nördlichen Breiten, daß für *Aphis fabae* die anholozyklische Lebensweise nicht möglich ist, für *Aphis sambuci* dagegen, bedingt durch die unterirdische Lebensweise, im Bereich der Möglichkeit liegt.

4. Diskussion zur Ausklammerung der Art *Aphis sambuci* L. aus dem *Aphis-fabae*-Komplex bzw. der sogenannten *Doralis*-Verwandtschaft

Um auf diese Frage näher eingehen zu können, sei an dieser Stelle noch der Lebenszyklus von *Aphis (Doralis) rumicis* L. beschrieben (Abb. 3). *Aphis rumicis* L., die Schwarze Ampferblattlaus, lebt monözisch-holozyklisch an *Rumex obtusifolius*. Es ist also eine nicht wirtswechselnde Blattlausart, bei der der Holozyklus ausschließlich auf *Rumex obtusifolius* abläuft. Weiterhin charakteristisch für derartige Zyklen ist die Ausbildung nur einer Form für die Produktion der Geschlechtstiere, der sexuparen Form (Sexupara, Sp.). Die für wirtswechselnde Blattlausarten wie *A. fabae* und *A. sambuci* typische gynopare Form (Gp) wird nicht entwickelt. Ferner ist die Tendenz zur anholozyklischen Lebensweise nicht vorhanden, bzw. konnte sie experimentell noch nicht nachgewiesen werden, so daß vermutlich ein obligatorischer Holozyklus vorliegt.

Diese Ampferblattlaus, *Aphis rumicis* L., wird im System nach Börner (1952) zusammen mit *Aphis fabae* Scop. in der Untergattung *Doralis* (Leach) Risso 1826, Börner und Schilder 1930 geführt. Sie wurde in den vergangenen Jahrzehnten gelegentlich mit *A. fabae* Scop. verwechselt, beispielsweise von Davidson (1921/22), der *Aphis fabae* Scop. als *Aphis rumicis* L. beschrieb. Allein daraus geht hervor, daß sich beide Arten makroskopisch in Farbe und Gestalt, relativ ähnlich sind und daß die Ähnlichkeit im Aussehen Anlaß zu Verwechslungen geben kann.

Vergleicht man jetzt den Lebenszyklus von *Aphis (Doralis) fabae* Scop. mit dem von *Aphis sambuci* L. und mit dem von *Aphis (Doralis) rumicis* L., so fällt

sofort auf, daß die Lebenszyklen von *Aphis fabae* Scop. und *Aphis sambuci* L. einander näherstehen als beide zusammen dem Lebenszyklus von *Aphis rumicis* L.

Es handelt sich hier um zwei grundsätzlich verschiedene Entwicklungsrichtungen. Die eine Richtung umfaßt spezialisierte Blattlausarten, d. h. Arten, die beschränkt sind auf eine oder wenige artverwandte Wirtspflanzen. Die ursprünglich polyphage Lebensweise haben diese Blattlausarten nach Börner (1952) im Verlauf ihrer Stammesgeschichte verloren. Die für ursprünglich gehaltene bisexuelle Fortpflanzung, d. h. für Blattläuse der Holozyklus mit der bisexuellen Phase, dominiert über die Tendenz zur anholozyklischen Lebensweise, die ja wiederum eine abgeleitete Fortpflanzungs- bzw. Lebensform darstellt. Mit der Festlegung des Holozyklus kann zusätzlich noch die Anzahl der Generationen im Verlauf einer Vegetationsperiode begrenzt sein. Diese Generationszahl ist jedoch nicht unbedingt obligatorisch. Im Zusammenhang mit der Monözie steht häufig der Verlust bzw. das Nichtvorhandensein bestimmter für den Wirtswechsel charakteristischer morphologischer Erscheinungsformen und zwar der geflügelten gynoparen Form und der geflügelten Männchen. Die Gynoparae können noch vorhanden sein, ohne ihre verbindende Funktion zwischen Sommer- und Winterwirt auszuüben wie beispielsweise bei *Aphis spiraephaga* Müller, oder sie sind zwar noch vorhanden, haben jedoch nur noch Stummelflügel und verlieren damit die Flugfähigkeit. Hier wäre eine in Kärnten (Österreich) an *Viburnum lantana* gefundene Blattlausart zu erwähnen, die nur noch Gynoparae mit Stummelflügeln entwickelt und deren Männchen flügellos sind. Es ist möglich, daß es sich bei dieser Blattlausart um *Aphis lantanae* Koch handelt, jedoch muß sie noch einer genauen morphologischen Prüfung unterzogen werden. Schließlich kann der Fall eintreten, daß keine Gynoparae vorhanden sind, und die sexupare Form (Sexupara) gleichzeitig Männchen und Weibchen erzeugt. Die Männchen derartiger Blattlausarten, die von den Sexuparae produziert worden sind, bleiben voll funktionsfähig, jedoch verlieren sie durch völlige Reduktion der Flügel ihr Flugvermögen. Dieser Entwicklungsrichtung gehört die Art *Aphis (Doralis) rumicis* L. an.

Die andere Entwicklungsrichtung umfaßt unspezialisierte Blattlausarten, d. h. Arten, die in ihrer Lebensweise noch ursprünglich polyphag sind. Sie haben einen mehr oder weniger ausgeprägten Wirtswechsel, der sogar obligatorisch sein kann. Ist letzteres der Fall, so ist für den vollständigen Ablauf des Holozyklus der Sommerwirt erforderlich, da nur an ihm die Männchen entstehen und von dort zum Winterwirt zurückfliegen. Diese Blattlausarten sind insofern als abgeleitet zu betrachten, als bei ihnen die Tendenz zur anholozyklischen Lebensweise stark ausgeprägt ist. Der Anholozyklus kann sogar die holozyklische Lebensweise verdrängen und zur alleinigen Form der Generationsfolge werden. Dieser Richtung gehören die Arten *Aphis (Doralis) fabae* Scop. und *Aphis sambuci* L. an. Wenn auch gewisse Differenzen zwischen den Lebenszyklen dieser beiden Arten vorhanden sind, so ist die Grundentwicklungstendenz, nämlich die Tendenz zum obligatorischen Wirtswechsel sowie die Möglichkeit zur anholozyklischen Lebensweise und damit zur Aufgabe der holozyklischen, die gleiche. Als Hauptunterschied bleibt, daß sich *Aphis sambuci* L. in dieser Richtung bereits weiter entwickelt hat als *Aphis fabae* Scop.

Die Einweisung von *Aphis sambuci* L. in eine besondere Untergattung begründet Börner (1952) mit der unterschiedlichen, allerdings recht variablen Pleuralbeborstung des ersten Larvenstadiums vom II. Thorakalsegment bis zum I. Abdominalsegment. Statistisch sind die Unterschiede in der Pleuralbeborstung

des ersten Larvenstudiums zwischen *Aphis* und *Doralis* sensu BÖRNER kaum zu sichern. Wird *Aphis sambuci* L. trotz der morphologisch kaum haltbaren Unterschiede im System aus der *Doralis*-Verwandtschaft herausgenommen, so müßte dies unter Berücksichtigung biologischer Gesichtspunkte mit dem gleichen Recht auch mit *Aphis rumicis* L. und anderen Arten der *Doralis*-Verwandtschaft geschehen. Wahrscheinlich jedoch werden sich ebensowenig für *Aphis sambuci* L. geeignete morphologische Merkmale finden, wie für *Aphis rumicis* L. und die anderen Vertreter der sogenannten *Doralis*-Verwandtschaft, die eine Herausnahme von *A. sambuci* aus dem *Doralis*-Komplex stützen können.

III. Phytopathologische Eigenschaften der Holunderblattlaus, *Aphis sambuci* L.

Die Holunderblattlaus, *Aphis sambuci* L. ist bisher als Schädling kaum erwähnt worden, während die Schäden, die von der Schwarzen Bohnenblattlaus, *Aphis fabae* Scop., an unseren Kulturpflanzen verursacht werden, wirtschaftlich sehr bedeutend sind und wiederholt zu eingehenden Bearbeitungen über die Biologie und phytopathologische Bedeutung dieses Großschädlings anregten. Die Frage, ob derart nahe verwandte Blattlausarten wie diese beiden unterschiedliche phytopathologische Eigenschaften haben, lag daher sehr nahe. Als wirtswechselnde Blattlausart kann *A. sambuci* ebenso wie *A. fabae* an der Übertragung von Viren auf krautigen Pflanzen beteiligt sein. Ob sie ein ähnlich guter Überträger wie *A. fabae* ist, sollten Übertragungsversuche mit den in Dahlem verfügbaren Viren zeigen.

1. Untersuchungen über die unterschiedliche pflanzenpathogene Auswirkung des Speichels einiger Vertreter der *Aphis-fabae*-Gruppe im Vergleich mit der Holunderblattlaus, *Aphis sambuci* L.

Ihren Haupt- oder Winterwirt, *Sambucus nigra*, schädigt *A. sambuci* unter natürlichen Bedingungen im allgemeinen nicht. Dies beruht jedoch nicht allein darauf, daß der Holunder von *A. sambuci* zum Sommer hin weitgehend oder völlig verlassen wird; denn auch unter experimentellen Bedingungen mit Übervölkerung im Sommer werden die Zweige, Jungtriebe und Blätter des Holunderstrauches nur sehr geringförmig deformiert. Im Gegensatz dazu verursacht *A. fabae* im Frühjahr an ihrem Winterwirt, *Euonymus europaea*, allein durch die Saugtätigkeit starke Wuchsveränderungen an den Blättern und Jungtrieben.

Bemerkenswert ist, daß im Vergleich zu Arten der *Aphis-fabae*-Gruppe, die ihren Winterwirt in den Zeiten des Wachstums durch die Saugtätigkeit schädigen, *Aphis sambuci* niemals derartige Schädigungen am Holunder verursacht. Die ihr nahe verwandten Blattlausarten des sogenannten *Doralis*-Komplexes wie beispielsweise *Aphis fabae*, *A. viburni*, *A. rumicis* und auch *A. ilicis*, rufen an ihren Winterwirten stets starke Mißbildungen in Form von Stauchungen der jungen Triebe und Einrollung der Blätter hervor. Während *A. fabae*, *A. viburni* und *A. ilicis* nur die Teile ihrer Winterwirtspflanze pathogen beeinflussen, die sich in physiologisch jungem Zustand, d. h. in der Entwicklung befinden, wird *Rumex obtusifolius*, der Winter- und Sommerwirt von *A. rumicis*, in fast jedem Wachstumsstadium geschädigt.

Da alle genannten Blattlausarten, außer *A. rumicis*, wirtswechselnde Arten sind, war es interessant festzustellen, ob die für die Winterwirtspflanzen phato-

gene Saugwirkung der *Aphis (Doralis)*-Arten, von *A. sambuci* abgesehen, auch bei den Neben- oder Sommerwirtspflanzen in Erscheinung tritt. Grundbedingung für die Durchführung eines derartigen Vergleiches der Saugwirkung verschiedener Blattlausarten war das Auffinden geeigneter Sommerwirtspflanzen für möglichst alle zu vergleichende *Aphis*-Arten. Als derartige Test- bzw. Sommerwirtspflanzen konnten *Anthriscus cerefolium*, *Rumex obtusifolius* und *R. crispus* ermittelt werden. An diesen drei Pflanzenarten kommt es stets zur Übervermehrung der genannten Blattlausarten, allerdings mit der Einschränkung, daß *A. rumicis* *Anthriscus cerefolium* und *Rumex crispus*, *A. ilicis* beide *Rumex*-Arten und *A. viburni* *Rumex obtusifolius* als Wirtspflanzen völlig ablehnen.

Um für den Versuch annähernd gleiche Ausgangsbedingungen zu schaffen, war es notwendig, diese Pflanzen nur im möglichst gleichen physiologischen Zustand für die Testversuche zu benutzen. Aus einer Samenprobe wurde ein homogenes Pflanzenmaterial herangezogen und es wurden nur gleichaltrige Pflanzen für die Testversuche ausgewählt. Alle Versuche fanden unter Gewächshausbedingungen bei 20° C bis 25° C und einer relativen Luftfeuchtigkeit von 40 bis 50 % statt. An die Testpflanzen wurde jeweils nur eine ungeflügelte Imago der entsprechenden Blattlausart gesetzt, die den Ausgangspunkt der sich aus ihr entwickelnden Population bildete. Die Ergebnisse der Versuche sind in der Tabelle 2 zusammenfassend dargestellt.

Die Populationen der vier Blattlausarten, *Aphis sambuci*, *A. fabae*, *A. viburni* und *A. ilicis*, entwickelten sich an *Anthriscus cerefolium* innerhalb von vier Wochen derart stark, daß die Pflanzen zusammenbrachen, jedoch ohne irgendeine Reaktion, sei es in Form von Wachstumsstörungen, Stauchungen oder anderen Deformationen, zu zeigen. Die Ampferarten reagieren auf den Befall der Blattlausarten — *Rumex obtusifolius* auf *Aphis sambuci* und *A. fabae* sowie *Rumex crispus* auf *Aphis sambuci*, *A. fabae* und *A. viburni* — nicht anders als *Anthriscus cerefolium* auf die Saugtätigkeit dieser Blattläuse. Auf die Saugwirkung nur einer ungeflügelten Imago von *Aphis rumicis* reagierten bereits nach 48 Stunden die jüngeren Blätter von *Rumex obtusifolius* mit einer starken Einkrümmung und auch die älteren fast ausdifferenzierten Blätter zeigten noch eine schwache Wölbung.

Die Auswirkungen des „Speichelstoffes“ von Blattläusen auf das pflanzliche Gewebe sind in den letzten Jahrzehnten mehrfach der Anlaß zu Untersuchungen gewesen. Diese suchten den Zusammenhang zwischen den „toxisch“ oder „wuchsstoffartig“ wirkenden „Speichelstoffen“ der Blattläuse und dem reagierenden Pflanzengewebe, festzustellen. Eine wuchsstoffartige Wirkung des „Speichelstoffes“ wie sie von N y s t e r a k i s, B o y s e n - J e n s e n, K l o f t und auch K ü s t e r (Lit. vgl. W a r t e n b e r g, 1953/54) angenommen wurde, konnte W a r t e n b e r g (1953 und 1953/54) auf Grund der Ergebnisse seiner Untersuchungen über den Einfluß des Speichels der Blutlaus (*Eriosoma lanigerum*) auf das Kambium von *Malus*-Arten nicht bestätigt werden. Dagegen fand er, daß nicht der „Speichelstoff“ direkt als Wuchsstoff auf das Kambium einwirkt, sondern daß immer erst zum Zeitpunkt der Einwirkung von w i r t s e i g e n e m Wirk- oder Wuchsstoff auf das Kambium der „Speichelstoff“ der Blutlaus gallenerregend wirksam werden konnte. W a r t e n b e r g nimmt an, daß allgemein das gallenerregende Insekt nicht mit wuchsstoffartigen Substanzen in das Geschehen der Pflanze eingreift, sondern daß wahrscheinlich der „Speichelstoff“ das Regulationssystem bzw. die pflanzeigenen Regulatoren ausschaltet, die durch ihre hemmende oder för-

Tabelle 2

Das unterschiedliche phytopathogene Verhalten von *Aphis sambuci* L.,
A. fabae Scop., *A. viburni* Scop., *A. ilicis* Kalt. und *A. rumicis* L. einerseits an ihren Winterwirtspflanzen
 und andererseits an gleichen Sommerwirtspflanzen

Blattlausart	Winterwirts- pflanze	Schädigung durch Speichleinwirkung	Sommerwirts- pflanze	Schädigung durch Speichlein- wirkung	Sommerwirts- pflanze	Schädigung durch Speichlein- wirkung
		Im Freiland	Im Gewächshaus bei 20—25° C / Luftfeuchtigkeit 40—50 %			
<i>Aphis sambuci</i> L.	<i>Sambucus nigra</i>	keine	<i>Rumex obtusifolius</i> <i>Rumex crispus</i>	keine	<i>Anthriscus cerefolium</i>	keine
<i>Aphis fabae</i> Scop.	<i>Euonymus europaea</i>	Starke Defor- mationen der Wachstum befindlichen Gewebe	<i>Rumex obtusifolius</i> <i>Rumex crispus</i>	keine	<i>Anthriscus cerefolium</i>	keine
<i>Aphis viburni</i> Scop	<i>Viburnum opulus</i>	Starke Defor- mationen der Wachstum befindlichen Gewebe	<i>Rumex obtusifolius</i> <i>Rumex crispus</i>	keine	<i>Anthriscus cerefolium</i>	keine
<i>Aphis rumicis</i> L.	<i>Rumex obtusifolius</i>	Starke Defor- mationen der Wachstum befindlichen Gewebe und geringfügig auch der älteren Blätter	<i>Rumex obtusifolius</i>	Starke Defor- mationen		
<i>Aphis ilicis</i> Kalt.	<i>Ilex aquifolium</i>	Starke Defor- mationen der Wachstum befindlichen Gewebe			<i>Anthriscus cerefolium</i>	keine

dernde Funktion der totipotenten Wuchshormone das Formbildungsgeschehen oder die Gewebedifferenzierung beherrschen.

Die eigenen Beobachtungen über die Reaktion der Winterwirtspflanzen auf die Speichereinwirkung der an ihnen saugenden *Aphiden* der *Aphis* (*Doralis*)-Gruppe können die Auffassung von *Wartenberg* und seine Wirkstofftheorie zum Teil bestätigen. *Aphis fabae*, *A. viburni* und *A. ilicis*, die während der gesamten Vegetationsperiode an ihrem Winterwirt zu halten waren, verursachten ebenfalls immer nur zum Zeitpunkt des Pflanzenwachstums — der pflanzeigenen Hormonaktivierung — Wuchsveränderungen der Triebe oder Blätter. Von *Rumex obtusifolius* wurden jedoch auch noch ältere Blätter auf die Einwirkung des „Speichelstoffes“ von *A. rumicis* schwach verändert. Dies wird auf der relativ lange anhaltenden Wachstumsfähigkeit der krautigen *Rumex*-Blätter beruhen, während die Laubblätter der Sträucher und Bäume (*Euonymus europaea*, *Viburnum opulus*, *Ilex aquifolium*) schneller ausdifferenziert sind und nicht mehr auf die Speichereinwirkung der entsprechenden Blattlausart reagieren.

Keine theoretische und experimentelle Erklärung fand bisher jedoch die Tatsache, daß der pflanzenpathogen wirkende „Speichelstoff“, beispielsweise der der schwarzen Bohnenblattlaus, in einer Pflanzenart (*Euonymus europaea*) wirksam wird, in anderen (*Rumex*-Arten, *Anthriscus* u. a.) völlig unwirksam bleibt. Der für *Euonymus europaea* pathogen wirkende „Speichelstoff“ von *Aphis fabae* bleibt nicht nur in *Rumex*-Arten unwirksam, sondern er verliert auch stark an Wirksamkeit in jungen Blättern von *Viburnum opulus*, an denen *A. fabae* zu leben vermag. Das Wachstum der *Viburnum*-Blätter wird jedoch vom Speichel der Schneeballblattlaus, *Aphis viburni*, wiederum sehr stark beeinflußt, obgleich ihr „Speichelstoff“ in *Rumex*-Blättern ebenfalls keine Wirkung hat. Auf den „Speichelstoff“ der Ampferblattlaus, *Aphis rumicis*, reagieren die *Rumex*-Blätter jedoch äußerst empfindlich, während der „Speichelstoff“ der Holunderblattlaus, *Aphis sambuci*, weder in *Rumex*-Arten und anderen bisher für diese Blattlaus bekannt gewordenen Sommerwirtspflanzen, noch im Winterwirt selbst sich pathogen auswirkt.

Durch die Untersuchungen von *Kloft* (1960a, b und c) und anderen Autoren (Lit. vgl. *Schälller*, 1963) ist nun bekannt geworden, daß im Speichel pflanzenaugender Insekten freie Aminosäuren enthalten sind und *Kloft* (1960) vermutete, daß mit zunehmender Aminosäurekonzentration des Speichels auch die Phytopathogenität einer Insektenart zunimmt.

Schälller (1963) prüfte die Beziehungen zwischen freien Aminosäuren des Speichels und der Phytopathogenität der betreffenden Blattlausart, indem er bei einzelnen Blattlausarten, die sich in ihrem phytopathologischen Verhalten eindeutig unterschieden, Speichelanalysen durchführte. Er verglich mit der Reblaus, *Viteus vitifolii* Fitch, die bereits im Stichbereich morphologische Veränderungen am Substrat verursacht, unter anderem auch die Holunderblattlaus, *Aphis sambuci* L., eine in dieser Hinsicht nicht phytopathogene Blattlausart. Es konnte von *Schälller* festgestellt werden, daß im Speichel der Reblaus eine hohe Gesamtkonzentration der freien Aminosäuren, dagegen bei *Aphis sambuci* und anderen schwach phytopathogenen Blattlausarten eine sehr niedrige vorliegt. Aus diesem Ergebnis könnte eine einfache Beziehung zwischen dem Aminosäuregehalt und der Phytopathogenität einer Blattlausart abgeleitet werden, wenn nicht *Schälller's* Untersuchungen ergeben hätten, daß die Aminosäurekonzentration

der stark pathogenen Blutlaus, *Eriosoma lanigerum* Hausm., noch niedriger als die von *Aphis sambuci* ist.

Bisher untersuchte man vorwiegend die Wirkung des „Speichelstoffes“ der Aphiden auf die Pflanzen (Wartenberg, 1953/54) und der Speichel von Blattläusen selbst wurde mehrfach analysiert (Lit. vgl. Schäller, 1963). Noch kaum geprüft worden ist bisher die mögliche Einwirkung des Pflanzensaftes auf die Zusammensetzung der freien Aminosäuren im Speichel der Aphiden. Die Beobachtung, daß der „Speichelstoff“ von Blattläusen einer Art auf der einen Pflanze pathogen, und der von den gleichen Tieren produzierte Speichel auf anderen Pflanzen nicht pathogen wirkt, wie es die Untersuchungen mit einigen Vertretern der *Doralis*-Gruppe ergaben, spricht für eine Beeinflussung der Aminosäurezusammensetzung oder des Aminosäuregehaltes im Speichel der Aphiden über den von den Blattläusen als Nahrung aufgenommenen Pflanzensaft.

Wenn die Pflanze in der Lage sein sollte, die Kombination der freien Aminosäuren, die Anwesenheit oder das Fehlen bestimmter Aminosäure-Arten im Speichel der Blattläuse zu beeinflussen, so wird die Phytopathogenität einer Blattlausart mit von der jeweiligen Pflanze bestimmt, auf der sie saugt.

Um diese Beziehungen zwischen Pflanze und Blattlausart zu klären, wäre es wünschenswert, Speichelanalysen naher verwandter Blattlausarten einer Gattung wie beispielsweise die der *Aphis-fabae*-Gruppe, vorzunehmen, und zwar an Tieren, die ihren Wirt pathogen beeinflussen, und darauf Speichelanalysen an den gleichen Tieren durchzuführen, nachdem sie auf einer Wirtspflanze gesogen haben, die von ihnen nicht pathogen beeinflusst wird.

2. Zur Schädigung der Wirtspflanzen von *Aphis sambuci* L. durch diese Blattlausart

Wie die Untersuchungen von Schäller (1963) gezeigt haben, schädigt *Aphis sambuci* ihre Winterwirtspflanze (*Sambucus nigra*) durch die Abgabe von freien Aminosäuren des Speichels in das pflanzliche Gewebe nicht; auch die eigenen Versuche bestätigen, daß durch die Speichelabgabe in die verschiedenen Sommerwirtspflanzen, zumindest keine toxische Wirkung zu erkennen ist.

Ein indirekte Schädigung einer Sommerwirtspflanze durch *Aphis sambuci* konnte im Spätsommer 1965 an der Nelkenart, *Dianthus arenarius*, beobachtet werden. In einem Frühbeetkasten, in dem diese und andere Nelkenarten angezogen wurden, besiedelten Holunderblattläuse die Wurzeln von *Dianthus arenarius*. Gleichzeitig betreuten Ameisen die recht starken Populationen. Zur besseren Beobachtung der Pflanzen wurden zwei dieser Töpfe mit Ameisen ins Gewächshaus überführt. Die Pflanzen welkten jedoch bereits innerhalb von zwei Wochen. Die Populationen der Blattläuse entwickelten in dieser Zeit vorwiegend die geflügelte Form; diese versuchte die Pflanzen zu verlassen. Mit ihnen verschwanden auch die Ameisen. Das von den Ameisen im Wurzelbereich der Pflanzen angelegte Gangsystem und die damit in Zusammenhang stehende mangelnde Wasserversorgung der Pflanzen waren der Grund für ihr vorzeitiges Welken.

Dies ist der einzige mir bisher bekannt gewordene Fall, daß *Aphis sambuci* an Nelken Schäden verursachen kann. Die Schädigung kommt allerdings nur indirekt im Zusammenhang mit den Ameisen zustande, sie hängt nicht mit der Nahrungsaufnahme und der Speicheleinwirkung zusammen. *Dianthus arenarius* wird gärtnerisch als Zierpflanze kaum genutzt; da die Holunderblattlaus jedoch vorwiegend von ihrem Winterwirt auf Angehörige der Caryophyllaceae (Nelken-

gewächse) fliegt, wird sie höchstwahrscheinlich auch Nelkenarten befallen, die wirtschaftlich wichtig sind. In Nelkenkulturen sollte deshalb auf diese unterirdisch am Wurzelhals der Nelkengewächse lebenden Blattlausart geachtet werden, insbesondere, wenn sich Ameisen in den Nelkenkulturen eingefunden haben.

3. Über die Befähigung der Holunderblattlaus, *Aphis sambuci* L., zur Übertragung phytopathogener Viren

Die Vektoreigenschaften von *Aphis sambuci* L. sind bisher wenig untersucht worden. Dies liegt in der Tatsache begründet, daß die Holunderblattlaus als Schädling bisher wirtschaftlich kaum in Erscheinung getreten ist. Sie wird als Überträger einer Virose des Holunderstrauches genannt (Lit. vgl. Heinze, 1959a), die, wie aus dem Handbuch für Pflanzenkrankheiten (Sorauer, 1954) zu entnehmen ist, in der Tschechoslowakei, Deutschland, Dänemark und in den Vereinigten Staaten an *Sambucus nigra* und an *S. canadensis* beobachtet wurde. Diese Virose äußert sich in einer dunkelgelben bis grünen Adernverfärbung der Blätter, im zwerghaften Pflanzenwuchs und häufig auch in der Bildung steriler Blüten. HEINZE (1960) gelangen mit *Aphis sambuci* Übertragungen mit dem Wasser- und Kohlrübenmosaik-Virus (turnip mosaic virus) und dem Virus der Vergilbungskrankheit der Zuckerrübe (sugar beet yellows virus).

Von *Aphis sambucifoliae* Fitch*, die in Nord- und Mittelamerika *Aphis sambuci* L. vertritt und vorwiegend an *Sambucus canadensis* lebt, wird angegeben (Lit. vgl. Heinze 1959a), daß sie die Streifenkrankheit (Gelbstreifigkeit) der Zwiebel (yellow dwarf of onion) kurzfristig überträgt.

Wie bereits erwähnt, besiedelt *Aphis sambuci* zumindest im Sommer die Wurzeln bzw. den Wurzelhals zahlreicher Arten aus der Familie der Caryophyllaceae (Nelkengewächse) (siehe Tabelle 1). Es ist jedoch bisher keine Beobachtung über eine Beteiligung der Holunderblattlaus an der Übertragung von Nelkenviren bekannt geworden.

Das Nelkenmosaik-Virus (carnation mosaic virus) wird nach Brierly und Smith (1957) von *Myzodes persicae* Sulz. übertragen. Von der virösen Vergilbung der Nelke (carnation yellow complex), die eine Mischinfektion aus Nelkenmosaik- und Nelkenstrichel-Virus darstellt, soll nach Brierly und Smith (1957) die eine Komponente, das Nelkenstrichel (carnation streak virus) nicht blattlausübertragbar sein. Das Handbuch der Pflanzenkrankheiten (Sorauer, 1954) gibt an, daß für die Übertragung des Virus der virösen Vergilbung (carnation yellow complex virus) auch Blattläuse noch nicht geklärt systematischer Zugehörigkeit als Vektoren gelten. Es ist zu vermuten, daß *Aphis sambuci* durchaus eine Rolle bei der Übertragung von Nelkenviren spielen kann und daß sie eventuell in der Gruppe der erwähnten Vektoren ungeklärter systematischer Zugehörigkeit einzufügen ist.

Über Vektoreigenschaften der Holunderblattlaus, *Aphis sambuci* L., geben die folgenden Untersuchungen, deren Ergebnisse in der Tabelle 3 zusammengefaßt sind, Auskunft. Die Übertragungsversuche wurden mit folgenden Viren durchgeführt: „Wasser- und Kohlrübenmosaik-Virus WKM (turnip mosaic virus),

*) Die Holunderblattlaus, *Aphis sambucifoliae* Fitch, wird von Jacob (1949) als fraglich identisch mit *A. sambuci* L. gehalten. Jacob kommt zu dieser Auffassung, obwohl Dr. Hille Ris Lambers ihm brieflich mitteilte, daß einiges dafür spräche, die Selbständigkeit von *A. sambucifoliae* Fitch als Art beizubehalten. Wahrscheinlich handelt es sich bei *A. sambucifoliae* Fitch um eine Unterart von *A. sambuci* L. wie die Untersuchung allerdings nur einer ungeflügelten Virgo vermuten läßt.

Variante des Wasser- und Kohlrübenmosaik-Virus VWKM (strain of turnip mosaic virus), Gelbes Bohnenmosaik-Virus (bean yellow mosaic virus), Dahlienmosaik-Virus (dahlia mosaic or stunt virus), Zuckerrübenmosaik-Virus (mosaic virus of sugar beet), Gurkenmosaik-Virus (cucumber mosaic virus), Aucuba-Virus der Kartoffel (potato aucuba mosaic virus), Aspermie-Virus der Tomate (aspermy virus of tomato), Salatmosaik-Virus (lettuce mosaic virus), Y-Virus der Kartoffel (Tabakrippenbräune) (browning of midribs of tobacco), Vergilbungs-Virus der Zuckerrübe (sugar beet yellows virus).“

Insgesamt wurden 11 Viren, ein semipersistentes, das Vergilbungs-Virus der Zuckerrübe und 10 nicht persistente Viren auf ihre Übertragbarkeit durch *Aphis sambuci* L. untersucht. Die Übertragungen mit dem Vergilbungs-Virus der Zuckerrübe und des Wasser- und Kohlrübenmosaik-Virus verliefen erfolgreich. Auf vier von zehn Testpflanzen (Zuckerrüben) wurde das Vergilbungs-Virus der Zuckerrübe nach zweitägiger Saugzeit der Holunderblattläuse an der Infektionsquelle (Zuckerrübe) und anschließender zweitägiger Saugzeit an den Testpflanzen übertragen. Bei den Übertragungsversuchen mit dem Wasser- und Kohlrübenmosaik-Virus wurden in vier Versuchen stets wenigstens vier von zehn Testpflanzen infiziert, so daß von einer relativ hohen Übertragungsrates dieser Virus-Art durch *Aphis sambuci* L. gesprochen werden kann. Diese Resultate bestätigen die bereits von H e i n z e (1960) erzielten Ergebnisse, der mit *A. sambuci* diese beiden Viren übertragen konnte.

Auch eine Variante des Wasser- und Kohlrübenmosaik-Virus VWKM und das Zuckerrübenmosaik-Virus sind durch *Aphis sambuci* übertragbar, obgleich H e i n z e (1960) keinen Übertragungserfolg verzeichnen konnte. Die Ergebnisse von H e i n z e sind von K e n n e d y, D a y und E a s t o p (1962) übernommen worden. Nach ein- bis zweistündiger Hungerzeit der Blattläuse und anschließender Saugzeit von etwa 15 Minuten auf der Infektionsquelle, der eine eintägige Saugzeit auf den Testpflanzen folgte, wurden vier von zehn Testpflanzen (Kohlrübe) mit der Variante des Wasser- und Kohlrübenmosaik-Virus VWKM und zwei von zehn Testpflanzen (Zuckerrübe) mit dem Zuckerrübenmosaik-Virus infiziert.

In den Versuchen mit dem Dahlienmosaik-Virus und dem Salatmosaik-Virus konnten erstmalig Übertragungsversuche mit *Aphis sambuci* erzielt werden. Die Übertragungsversuche mit dem Dahlienmosaik-Virus wurden in drei verschiedenen Jahreszeiten angesetzt (August 1964, März und April 1966). *Aphis sambuci* übertrug das Dahlienmosaik-Virus nur jeweils auf eine von zehn Testpflanzen, obgleich die Tiere auf den Blättern der Infektionsquelle für das Dahlienmosaik-Virus und den Testpflanzen — in beiden Fällen *Verbesina* — zahlreiche Einstichversuche ausführten. Sie verhielten sich auf den Blättern von *Verbesina* nicht anders als auf den Blättern der Wasserrübe, der Infektionsquelle des von ihnen in einem Parallelversuch gut übertragenen Wasser- und Kohlrübenmosaik-Virus.

Die Übertragung des Salatmosaik-Virus wurde in zwei Versuchen mit jeweils verschiedenen Infektionsquellen und Testpflanzen durchgeführt. Obgleich beide Versuche zur gleichen Jahreszeit im April 1966 parallel liefen, übertrugen die Holunderblattläuse das Salatmosaik-Virus von Salat auf Salat (Sorte Maikönig) nicht, während bei der Übertragung des Salatmosaik-Virus von *Chenopodium quinoa* auf *Chenopodium quinoa* vier von zehn Testpflanzen erkrankten.

Mit dem Gurkenmosaik-Virus, dem Aspermie-Virus der Tomate und dem Y-Virus der Kartoffel war kein Übertragungserfolg zu verzeichnen. Übertragung-

Versuche zur Übertragbarkeit verschiedener Viren durch *Aphis sambuci* L.

Versuchsdatum	Virus	Wirtspflanze der Blattläus	Infektionsquelle	Testpflanze	Infizierte Pflanzen	Pflanzen ohne Symptome
August 1964	Wasser- und Kohlrübenmosaik-Virus/WKM	<i>Sambucus nigra</i>	Wasserrübe	Wasserrübe	5	5
Juli 1965		<i>Rumex crispus</i>			4	6
März 1966		<i>Rumex crispus</i>			6	4
April 1966		<i>Rumex crispus</i>			7	3
August 1964	Variante des Wasser- und Kohlrübenmosaik-Virus/VWKM	<i>Rumex crispus</i>	Kohlrübe	Kohlrübe	4	6
September 1964	Gelbes Bohnenmosaik-Virus	<i>Rumex obtusifolius</i>	Buschbohne Sorte: Wade	Buschbohne Sorte: Wade	—	10
August 1964	Dahlienmosaik-Virus	<i>Rumex crispus</i>	<i>Verbesina</i>	<i>Verbesina</i>	1	9
März 1966					1	9
April 1966					1	9
März 1966	Zuckerrübenmosaik-Virus	<i>Rumex crispus</i>	Zuckerrübe	Zuckerrübe	—	10
April 1966					2	8
März 1966	Garbenmosaik-Virus	<i>Rumex obtusifolius</i>	<i>Nicotiana megalostiphon</i>	<i>Nicotiana megalostiphon</i>	—	10
April 1966		<i>Rumex crispus</i>			—	10
März 1966	Aucuba-Virus der Kartoffel	<i>Rumex crispus</i>	<i>Nicotiana megalostiphon</i>	<i>Nicotiana megalostiphon</i>	—	10
April 1966					—	10
März 1966	Aspermie-Virus der Tomate	<i>Rumex crispus</i>	<i>Nicotiana megalostiphon</i>	<i>Nicotiana megalostiphon</i>	—	10
April 1966					—	10
April 1966	Salatmosaik-Virus	<i>Rumex crispus</i>	Salat/Sorte: Maikönig	Salat/Sorte: Maikönig	—	10
			<i>Chenopodium quinoa</i>	<i>Chenopodium quinoa</i>	4	6
März 1966	Y-Virus der Kartoffel	<i>Rumex crispus</i>	<i>Nicotiana megalostiphon</i>	<i>Nicotiana megalostiphon</i>	—	10
April 1966					—	10
Mai 1965	Vergilbungs-Virus der Zuckerrübe	<i>Rumex crispus</i>	Zuckerrübe	Zuckerrübe	4	6

gen dieser drei Viren durch *Aphis sambuci* gelangen auch Heinze (1960) nicht. Weiterhin stellte Heinze die Nichtübertragbarkeit des Blattroll-Virus der Kartoffel (potato leaf-roll virus), der Tomatenstauche (dwarfing of tomato), des Enationen-Virus der Erbse (pea enation mosaic virus), des Luzernemosaik-Virus (mosaic virus of alfalfa) und des Tropaeolummosaik-Virus (mosiac of *Tropaeolum*) durch *Aphis sambuci* fest.

In diese Gruppe der von *Aphis sambuci* nicht übertragbaren Viren gehören noch das Aucuba-Virus der Kartoffel, daß die Holunderblattläuse von *Nicotiana megalosiphon* auf *N. megalosiphon* nicht übertragen und das Gelbe Bohnenmosaik-Virus, daß gleichfalls von Bohne auf Bohne nicht zu übertragen war (siehe Tabelle 3). Ferner geben Kennedy, Day und Eastop (1962) an, daß *A. sambuci* die Schwarzringfleckigkeit des Kohls (cabbage black ring spot) überträgt.

Die unterschiedliche Übertragbarkeit bestimmter nicht persistenter Viren durch ein Blattlausart bzw. -rasse ist bereits häufig beobachtet und diskutiert worden (Heinze, 1950, 1959a und 1959b; Iglisch, 1963). Auch die mit *Aphis sambuci* durchgeführten Übertragungsversuche zeigen eine unterschiedliche Übertragbarkeit der Viren durch diese Blattlausart, obgleich die Holunderblattläuse auf den Infektionsquellen und Testpflanzen (*Nicotiana megalosiphon*, Bohne und Salat) der von ihnen nicht übertragbaren Viren ein gleiches Verhalten zeigten wie auf den Infektionsquellen und Testpflanzen (Wasserrübe, Kohlrübe, Zuckerrübe, *Verbescina* und *Chenopodium quinoa*) der von ihnen übertragbaren Viren. Daraus ist zu schließen, daß die Eignung der Wirtspflanze und das Saugverhalten der Blattlaus nicht allein über den Infektionserfolg entscheiden. Die Ursache für die unterschiedliche Übertragbarkeit nicht persistenter Viren durch Blattläuse ist meines Wissens noch nicht restlos aufgeklärt. Eventuell ist sie in der Wechselwirkung zwischen aminosäure- und virushaltigen Pflanzensaft und dem Speichel der Blattlaus, der gleichfalls freie Aminosäuren enthält, zu suchen. Es ist denkbar, daß durch das Saugen von *Aphis sambuci* an der Salatpflanze, im Bereich der Saugstelle für die Viren oder Virusvorbildungsstufen ein physiologisches Milieu entsteht, das auf aktives Virus eine inaktivierende Wirkung ausübt. Kommt das gleiche Virus (Salatmosaik-Virus) im Saft einer Pflanze (*Chenopodium quinoa*), in der andere physiologische Bedingungen herrschen, mit dem Speichel von *A. sambuci* in Berührung, so entsteht vermutlich im Stichbereich ein anderes physiologisches Milieu, das auf das Virus keine inaktivierende Wirkung hat. So wäre es zu erklären, daß *A. sambuci* das Salatmosaik-Virus von *Chenopodium quinoa* auf die gleiche Pflanze überträgt, von Salat auf Salat jedoch nicht.

Die Virusübertragungsversuche mit der Holunderblattlaus, *Aphis sambuci* L., zeigen deutlich, daß diese bisher als Schädling nur selten genannte Blattlausart durchaus in der Lage ist, wirtschaftlich nicht unbedeutende Viren wie das Vergilbungs-Virus der Zuckerrübe, das Zuckerrübenmosaik-Virus und andere, zu übertragen. Wenn auch die Infektionsquellen der hier untersuchten Viren nicht zu den eigentlichen Wirtspflanzen von *Aphis sambuci* zählen und deshalb die Gefahr einer Übertragung dieser Viren durch die Holunderblattlaus gering sein mag, so ist doch zu beachten, daß *Aphis sambuci* durchaus für mehrere Tage, also relativ langfristig, beispielsweise an den Zuckerrüben leben und so zum Gelegenheitsüberträger des semipersistenten Virus der Vergilbungskrankheit der Zuckerrübe werden kann. Auch derartige Gelegenheitsüberträger können für unsere Kulturpflanzen eine nicht unbedeutende, schädliche Rolle spielen. Auf der Suche nach geeigneten Sommerwirtspflanzen gelangen die Geflügelten

auf die Anbauflächen (z. B. Zuckerrübenfelder), die durch ihre grüne bis gelbgrüne Fläche einen Anziehungspunkt für die Blattläuse darstellen. Auf den angebauten Pflanzen nehmen die Geflügelten zahlreiche Einstichversuche vor, um die Pflanzen auf ihre Eignung als Nahrungsquelle zu testen. Eignet sie sich nicht dazu, so fliegen die Blattläuse wieder ab, um an anderen Pflanzen des Feldes ihre Saugversuche zu wiederholen. Dabei werden Viren von lokal auf den Feldern vorhandenen Virusherden leicht über weitere Teile des Feldes verbreitet. Dadurch, daß diese Geflügelten der Gelegenheitsüberträger sich nur kurzfristig auf den Pflanzen aufhalten und kaum Larven absetzen, können von ihnen die Viren schneller verbreitet werden als von Geflügelten anderer Blattlausarten, für die sich die Pflanzen als Wirte eignen. Diese setzen sich schnell fest, ohne weitere Einstichversuche vorzunehmen und beginnen mit der Nahrungsaufnahme und dem Absetzen der Larven, die die Kolonien aufbauen. Besonders Mitte bis Ende Juni — in unseren Breiten während der Hauptflugzeit der Holunderblattlaus von *Sambucus nigra* zu den Sommerwirtspflanzen — ist es nicht ausgeschlossen, daß auch Rübenfelder kurzfristig von *Aphis sambuci* angefliegen werden.

IV. Zusammenfassung der Ergebnisse

Die für die Holunderblattlaus, *Aphis sambuci* L., bekannt gewordenen Wirtspflanzen werden in einer Liste zusammenfassend aufgeführt.

Der Lebenszyklus von *A. sambuci* L. wird untersucht und mit dem von *A. fabae* Scop. verglichen. Als Hauptunterschied zwischen beiden Lebenszyklen wird für *A. fabae* der fakultative und für *A. sambuci* der obligatorische Wirtswechsel festgestellt. Dies liegt darin begründet, daß die am Winterwirt gehaltenen fundatrigenen Generationen von *A. sambuci* im Herbst keine Männchen bilden. Nur aus Populationen an den Sommerwirtspflanzen oder solchen, die von Exules am Winterwirt erzeugt werden, gehen Männchen hervor.

Die biologischen Untersuchungen können die Auffassung B ö r n e r's (1930), der *A. sambuci* in eine besondere Untergattung einweist und damit aus der sogenannten *Doralis*-Verwandtschaft herausnimmt, nicht bestätigen. Daß auch die von B ö r n e r genannten morphologischen Differenzen wegen ihrer Variabilität hierzu nicht ausreichen, wird in einer späteren Arbeit begründet.

Der Vergleich einiger Blattlausarten der sogenannten *Doralis*-Gruppe (*Aphis fabae* Scop., *A. viburni* Scop., *A. ilicis* Kalt., *A. rumicis* L.) mit *A. sambuci* L. zeigt, daß die *Aphis* (*Doralis*)-Arten ihre Winterwirte schädigen, während am Winterwirt von *A. sambuci*, auch bei starkem Befall, keine Wuchsveränderungen zu beobachten sind. Alle genannten Arten verursachen dagegen — bis auf *Aphis rumicis* L. an *Rumex obtusifolius* — an bestimmten Testpflanzen wie *Rumex rumicis* L. an *Rumex obtusifolius*, *R. crispus* und *Anthriscus cerefolium* durch den Einfluß ihrer „Speichelstoffe“ keine Wachstumsstörungen. Die Wirkung der von den Blattläusen produzierten „Speichelstoffe“ ist sehr wahrscheinlich eine toxische und keine wuchstoffartige. Die Fragen über eine eventuelle Beeinflussung der Aminosäurezusammensetzung oder des -gehaltes im Speichel der Blattläuse durch den aufgenommenen Pflanzensaft bleiben noch unbeantwortet. Über die damit im Zusammenhang stehende Abhängigkeit der Phytopathogenität einer Blattlausart von der betreffenden Pflanze, an der sie saugt, liegen bisher keine Untersuchungsergebnisse vor.

Es gelang die Übertragbarkeit folgender Viren durch *Aphis sambuci* L. nachzuweisen: Das Vergilbungs-Virus der Zuckerrübe (sugar beet yellows), das

Wasser- und Kohlrübenmosaik-Virus WKM (turnip mosaic virus) sowie eine Variante des Wasser- und Kohlrübenmosaik-Virus VWKM (strain of turnip mosaic), das Dahlienmosaik-Virus (dahlia mosaic virus), das Zuckerrübenmosaik-Virus (mosaic of sugar beet) und das Salatmosaik-Virus (lettuce mosaic disease). Das Salatmosaik-Virus wurde von *A. sambuci* nur von *Chenopodium quinoa* auf *Ch. quinoa* und nicht von Salat auf Salat übertragen. Es steht somit fest, daß *A. sambuci* L. durchaus in der Lage ist, Viren unserer Kulturpflanzen zu übertragen. Bisher galt die Art als ein wirtschaftlich unbedeutender Schädling.

Auf eine mögliche Beteiligung von *A. sambuci* L. an der Übertragung der Nelkenvirosen, das Nelkenmosaik-Virus (carnation mosaic virus) und die viröse Vergilbung der Nelke (carnation yellows complex), wird hingewiesen.

Summary

A list is presented of the host plants of *Aphis sambuci* L. which are known till now.

The life-cycle of *A. sambuci* could be described and is compared with the life-cycle of *A. fabae* Scop. The main difference between these two life-cycles is the facultative host plant-change of *A. fabae* Scop. and the obligate host plant-change of *A. sambuci* L. The reason for that is the inability of the fundatrigenic generations of *A. sambuci* to produce males in autumn on *Sambucus nigra*. The males are only formed of populations of the summer host plants or of the secondary populations on the elder, which originate of exules from populations of the summer host plants.

The results of the biological examinations can not support the opinion of Börner (1930) to separate *A. sambuci* L. as a subgenus from the *Aphis fabae*-group or the so-called *Doralis*-relationship.

The comparison of the behaviour of some species of the *Aphis fabae*-group (*Aphis fabae* Scop., *A. viburni* Scop., *A. ilicis* Kalt., *A. rumicis* L.) with *Aphis sambuci* L. shows, that *A. sambuci* does not injure *Sambucus nigra*, on the other hand the species of the *Aphis fabae*-group cause malformations on their winter host plants. On several test or summer host plants like *Rumex obtusifolius*, *R. crispus* and *Anthriscus cerrefolium*, there is no damage by the saliva of all the species, with the exception of *A. rumicis* L., the feeding of which is very injurious to *Rumex obtusifolius*. The saliva of the aphids has a toxic effect and does not act as a growth-regulating substance. At the moment there is no answer to the supposition that the sap of different plants influences the concentration or the combination of the free aminoacids in the saliva of the aphids in a different manner. In connection with this question it is not yet possible to decide if differences in sucking effects of the aphids depend upon the concentration or upon the combination of the free aminoacids.

Under experimental conditions *Aphis sambuci* L. is able to transmit the semi-persistent sugar beet yellows virus and non persistent viruses, like turnip mosaic virus (WKM), a strain of turnip mosaic virus (VWKM), the dahlia mosaic virus, the mosaic virus of sugar beet and the lettuce mosaic virus. But lettuce mosaic virus is transmitted by *Aphis sambuci* from *Chenopodium quinoa* to *Ch. quinoa* only and not from lettuce to lettuce.

It is uncertain but possible that *A. sambuci* is able to transmit the carnation mosaic virus and the carnation yellows complex virus; this is a question of further investigations.

V. Literatur

- Behrendt, K., Über die Eidiapause von *Aphis fabae* Scop. (Homoptera: Aphididae). Zool. Jahrb., Abt. allg. Zool., Physiol. 70. 1963, 309–398.
- Börner, C., Beiträge zu einem neuen System der Blattläuse. Arch. klass. phyl. Ent. 1. 1930, 115–180.
- , Mitteilungen über Blattläuse. Anz. Schädl.kunde 8. 1931, 117.
- , Europae Centralis Aphides. Die Blattläuse Mitteleuropas. Namen, Synonyme, Wirtspflanzen, Generationszyklen. Mitt. Thüring. Bot. Ges. Beih. 3, 1. u. 2. Lfg., (mit Nachtrag), Weimar, 1952, 1–488.
- Börner, C. und Schilder, F. A., Alphabetisches Verzeichnis der Gattungsnamen. Arch. klass. phyl. Ent. 1. 1930, 181–194.
- , In: Sorauer, P., Handbuch der Pflanzenkrankheiten Bd. 5. 1932, 551.
- Börner, C. und Heinze, K., Aphidina-Aphidoidea. In: Sorauer, P., Handbuch der Pflanzenkrankheiten Bd. 5, 2. Teil, 5. Aufl. 1957.
- Davidson, J., Biological studies of *Aphis rumicis* L. Bull. ent. Res. 12. 1921, 81–91.
- , Biological studies of *Aphis rumicis* L. reproduction on varieties of *Vicia faba*. Ann. Appl. Biol. 9. 1922, 135–145.
- Franssen, C. J. H., Die Biologie und Systematik der europäischen schwarzen Blattläuse. Ztschr. angew. Ent. 17. 1931, 106–145.
- Heinze, K., Zur Übertragung pflanzlicher Viruskrankheiten durch Blattläuse. Nachr.bl. dtsh. Pflschutzd., Braunschweig, 2. 1950, 49–53.
- , a) Phytopathogene Viren und ihre Überträger. Verlag Duncker & Humblot, Berlin, 1959.
- , b) Über das Verhalten unbeständiger phytopathogener Viren bei der Übertragung durch Blattläuse. Phytopath. Ztschr. 36. 1959, 131–145.
- , Versuche zur Übertragung nicht persistenter und persistenter Viren durch Blattläuse. Nachr.bl. dtsh. Pflschutzd., Braunschweig, 12. 1960, 119–121.
- Iglisch, I., Versuche zur Übertragung persistenter, semipersistenter und nicht persistenter Viren durch *Idiopterus nephrolepidis* (Davis, 1909), einer an Farnen schädlichen Blattlaus. Anz. Schädl.kunde, 36. 1963, 159–163.
- Janisch, R., Lebensweise und Systematik der „Schwarzen Blattläuse“. Arb. Biol. Reichsanst. 14. 1926, 291–366.
- Jacob, F. H., A study of *Aphis sambuci* L. (Homoptera: Aphididae) and a discussion of its bearing upon the study of the „black aphids“. Part I and II. Proc. R. ent. Soc. London, 24. 1949, 90–98, 99–110.
- Kennedy, J. S., Day, M. S. and Eastop, V. F., A conspectus of aphids as vectors of plant viruses. Commonwealth Inst. of Entom. (Commonwealth agric. Bur.), London, 1962, 114 p.
- Kloft, W., Wechselwirkungen zwischen pflanzensaugenden Insekten und den von ihnen besogenen Pflanzengeweben.
- a) Teil I, Ztschr. angew. Ent. 45. 1960, 337–381.
- b) Teil II, Ztschr. angew. Ent. 46. 1960, 42–70.
- , c) Nachweis freier Aminosäuren als phytopathologisch wirksame Stoffe im Speichel plantisugar Insekten. Verh. 11. Int. Kongr. Ent., Wien, 1960. Verlag Ist. Ent. Univ. Pavia, 141–144.
- Koch, C. L., Die Pflanzenläuse Aphiden. Nürnberg 1857, 1–335.
- Köhler, E. und Klinowski, M., Viruskrankheiten. In: Sorauer, P., Handbuch der Pflanzenkrankheiten Bd. 2, 6. Aufl., 1. Lfg., 1954, 1–770.

- Laing, F., Aphidological Notes (Hemiptera-Homoptera). Ent's mon. Mag., London, 59. 1923, 239.
- Linnaeus, C., Systema Naturae. Ed. 10. 1758.
- Mordwilko, A., Beiträge zur Biologie der Pflanzenläuse. Biol. Zentralbl. 27. 1907, 769.
- Ossiannilsson, F., Contributions of the Knowledge of Swedish Aphids III. List of Food Plants. Lantbrugshögskolans Annaler 30. 1964, 435—464.
- Patch, E. M., Food-Plant Catalogue of the Aphids of the World. Maine agric. Exp. Stat. Bull. 393. 1938, 35—430.
- Schäller, G., Papierchromatographische Analyse der Aminosäuren und Amide des Speichels und Honigtaues von 10 Aphidenarten mit unterschiedlicher Phytopathogenität. Zool. Jahrb., Abt. allg. Zool., Physiol. 70. 1963, 399—406.
- Theobald, F. V., The plantlice or Aphididae of Great Britain. Vol. II, 1927, 95, 181, 398.
- Wartenberg, H., Über pflanzenphysiologische Ursachen des Massenwechsels der Apfelblutlaus (*Eriosoma lanigerum* auf *Malus pumila*). Mitt. Biol. Zentralanstalt Berlin-Dahlem, 75. 1953, 53—56.
- , Histologische Studien über Blutlausgallen, Blutlausabwehrnekrosen, Parenchymholzbinden und Markflecken bei Malusarten. Wiss. Ztschr. Friedrich-Schiller-Univ. Jena, 3. 1953/54, 409—430.
- Zwölfer, H., Zur Systematik, Biologie und Ökologie unterirdisch lebender Aphiden (Homoptera: Aphidoidea). Ztschr. angew. Ent. 43. 1958, 1—52.