

TIJDSCHRIFT OVER PLANTENZIEKTEN

Onder redactie van Mej. H. L. G. DE BRUYN; Dr J. A. A. M. H. GOOSSENS;
Ir P. HUS; Prof. Dr A. J. P. OORT en Dr H. J. DE FLUITER (Secretaris)

Redactie-adres: p/a Instituut voor Plantenziektenkundig Onderzoek,
Binnenhaven 4a, Wageningen

Drukkers-Uitgevers: H. Veenman & Zonen - Wageningen

56e JAARGANG (1950)

4e AFLEVERING

JULI-AUGUSTUS

DE INVLOED VAN DAGLENGTE EN TEMPERATUUR OP HET OPTREDEN VAN DE GESLACHTSDIEREN BIJ *APHIS FABAE* Scop., DE ZWARTE BONENLUIS ¹⁾

*With a summary: The effect of length of day and temperature upon the occurrence
of the sexual forms in Aphis fabae Scop., the black bean aphid*

DOOR

DR H. J. DE FLUITER

Laboratorium voor Entomologie, Wageningen

1. INLEIDING

Het beschikbaar zijn van bladluiseieren op elk willekeurig tijdstip van het jaar zou voor het oviciden-onderzoek van belang kunnen zijn. Met dit doel voor ogen werd ons onderzoek ingezet. Daarnaast leek het ons ook nog in ander opzicht van belang; het zou ongetwijfeld enige aanwijzingen kunnen geven t.a.v. de vraag, in hoeverre het voedsel, samenhangend met de physiologische toestand van de plant, dan wel uitwendige factoren, dan wel een combinatie van deze beide factoren-complexen, invloed uitoefenen op het optreden der geslachtsdieren in het najaar.

Het in de titel vermelde onderwerp behandelt slechts een onderdeel van het gehele onderzoek. Het vormt een basis, waarop verder gewerkt kan worden, aangezien het thans mogelijk is gebleken, om, althans van *Aphis fabae* Scop., de zwarte bonenluis, op elk tijdstip van het jaar de geslachtsdieren, t.w. de gynopare gevleugelden, de oviparen en de ♂♂ te verkrijgen. Reeds gelukte het ons om de oviparen na bevruchting in het laboratorium op *Vicia faba*-planten talloze eieren te laten afzetten (8). Wij slaagden er echter nog niet in om deze eieren ook te doen uitkomen; daarvoor was de temperatuur in de kweekruimte voor hun ontwikkeling waarschijnlijk nog te hoog. Een onderzoek naar de factoren, die invloed uitoefenen op de ontwikkeling van het afgezette „winter”ei zal dan ook de sluitsteen van dit onderzoek moeten vormen.

Alvorens nu in te gaan op het in de titel vermelde onderwerp, is het gewenst in het kort een overzicht te geven van de ontwikkelingscyclus van de zwarte bonenluis, *Aphis (Doralis) fabae* Scop., onder natuurlijke omstandigheden, dus in het vrije veld.

¹⁾ Voordracht gehouden voor de Ned. Ent. Ver., afd. Toegepaste Entomologie, op 9 December 1949.

2. ONTWIKKELINGSCYCLUS

Deze bladluisoort behoort tot de migrerende soorten. De voornaamste winterplant is de kardinaalsmuts, *Euonymus europaea* L., waarop de soort in het eistadium overwintert. De eieren komen, al naar de weersomstandigheden, in Maart of April uit, en de eruit voortgekomen larven ontwikkelen zich tot de z.g. stammoe-der of *fundatrix*. Deze plant zich parthenogenetisch voort; op *Euonymus* ontwikke-len zich aldus in het voorjaar een aantal generaties van *fundatrigeniae*. De na-komelingen van *fundatrix* en *fundatrigeniae* kunnen zich ontwikkelen tot on-gevleugelden of tot gevleugelden. Deze laatsten begeven zich naar de zomer-planten; het zijn de z.g. voorjaarsmigranten (*fundatrigeniae alatae*), die zich op de zomerplanten weer parthenogenetisch gaan voortplanten. Gedurende de zomer ontwikkelen zich in de bladluiskolonies langs parthenogenetische weg gevleugelde en ongevleugelde dieren (*virginoginae*); de eersten vliegen naar andere zomer-planten. In het najaar en wel in de maanden September en October ontwikkelen zich op de zomerplanten echter gevleugelden, die naar de winterplant terug-vliegen. Het zijn de herfstmigranten en wel de ♂♂ en *gynopare wijfjes*. Deze laatsten brengen op de winterplant langs parthenogenetische weg de ongevleugel-de *ovipare* ♀♀ voort, die na paring met de overgevlogen ♂♂ overgaan tot het af-zetten van de eieren, die zullen overwinteren.

In streken met een mild klimaat gedurende de winter, b.v. in Z.-Engeland en ook in Frankrijk, zou ook overwintering als *virginogina* in het veld op bonen, zaadbieten e.a. kunnen plaats vinden. Ik zelf vond in de winter van 1948—1949 nog op 17 December te Wageningen op de half-wintergroene *Eu. Bungeana* var. *semipersistens* naast talloze eieren en oviparen een kleine kolonie van zich parthe-nogenetisch voortplantende individuen (8).

De vragen, die wij ons bij het onderzoek stelden, waren:

- a. Welke zijn de factoren, die het optreden der geslachtelijke generatie in het najaar induceren, en welk effect sorteert hun inwerking?
- b. Op welk stadium in de ontwikkeling der dieren grijpen deze factoren in?

Het is echter goed om alvorens een antwoord op deze vragen te geven eerst de genetische achtergrond van de heterogone ontwikkelingscyclus te beschouwen.

3. DIFFERENTIATIE VAN PARTHENOGENETISCHE EN GAMETISCHE EIEREN

Reeds lang is het bekend, dat het verschil tussen de parthenogenetische en de gametische eieren ligt in het aantal doorgemaakte rijpingsdelingen. De partheno-genetische eieren maken nl. slechts één, de gametische eieren daarentegen 2 rij-pingsdelingen, w.o. een reductiedeling, door (BLOCHMANN, 1887; STSCHELKANO-ZEW, 1904; STEVENS, 1905; HEWITT, 1906 en VON BAEHR, 1909). Terloops zij hier opgemerkt, dat bij vele bladluisoorten en ook bij *A. fabae* Scop. de partheno-genetische moederdieren vivipaar zijn.

4. DIFFERENTIATIE DER SEXEN

De differentiatie in *eieren die* ♂, en *eieren die* wijfjes op zullen leveren, vindt haar oorzaak in het feit, dat in het eerste geval bij de eerste deling hele chromoso-men in een poollichaampje uitgestoten worden (MORGAN, 1908, 1909; VON BAEHR,

1908, 1909). De door de ♂♂ geproduceerde spermatozoën zijn voorts alle „female-producing”; de „male-producing” spermatozoën, die wel gevormd worden, gaan te gronde. Alle bevruchte eieren van Aphiden leveren dan ook larven van vrouwelijke dieren op. ¹⁾

5. PAEDOGENESE

Ook moet de aandacht gevestigd worden op de unisexuele entopaedogenese (UICHANCO, 1924) der bladluizen. Hieronder verstaan wij het verschijnsel, dat de ontwikkeling van zich parthenogenetisch ontwikkelende eieren reeds een aanvang neemt gedurende de larvale ontwikkeling van het moederdier. Zo vond UICHANCO b.v. dat bij *Macrosiphum tanacetii* en *M. rosae* – en dit gaat vermoedelijk voor de meeste bladluizen op – reeds gedurende de embryonale ontwikkeling van het moederdier eieren in het vitellarium der ovariale buizen worden uitgestoten. Ten tijde van de geboorte van de larve trof UICHANCO in elk vitellarium reeds drie eieren aan, waarvan het jongste net uitgestoten werd en het oudste reeds in een vroeg blastodermstadium verkeerde.

Ongeveer 75 % van het totale aantal nakomelingen, dat de volwassen moederdieren voortbrachten, begon zijn ontwikkeling op een prae-imaginaal stadium van het moederdier. Op het moment, dat het moederdier zelf het volwassen stadium bereikte, waren de oudste embryonen reeds volledig gevormd en klaar om geboren te worden (metamere segmentatie van oudste embryo vond binnen het ovarium van het parthenogenetische moederdier plaats ongeveer tegen het einde van het 2e larvenstadium van de moeder; rotatie vond plaats omstreeks het einde van het 3e larvenstadium van de moeder!) ²⁾

Bij het opzetten van onze proeven, zomede bij het beoordelen der resultaten moest vooral met deze extreme vorm van paedogenese rekening gehouden worden; immers het brengen van volwassen moederdieren onder bepaalde proefomstandigheden kon reeds impliceren een beïnvloeding van de kleindochters van deze dieren! Dat dit inderdaad in ons geval ook zo is, zal het onderstaande aantonen.

¹⁾ Parthenogenetisch zich voortplantende wijfjes hebben a (= b.v. 12) chromosomen; door 2 rijpsdelingen (aequatiedeling en reductiedeling) onstaan hieruit de geslachtelijke eieren met $\frac{1}{2}$ a (= b.v. 6) chromosomen.

De parthenogenetische moederdieren vormen door uitschakelen van 2 hele chromosomen, die uitgestoten worden in een poollichaam, eieren die ♂ opleveren (a-2 = 10 chromosomen).

Bij de spermatogenese doet zich het volgende voor:

8 van de 10 chromosomen paren en splitsen zich bij de eerste deling; de overblijvende 2 chromosomen gaan ongedeeld naar één pool. Eén cel krijgt dus 6 chromosomen, de andere 4 chromosomen. De grote cel met 6 chromosomen deelt zich in spermatiden met 6 chromosomen; de kleine cel met 4 chromosomen gaat te gronde.

Dit is door MORGAN onderzocht voor *Phylloxera fallax*; door VON BAEHR voor *Aphis saliceti*, waarbij het ♀ 6 en het ♂ 5 chromosomen heeft (1 is uitgestoten). Het ♂ vormt spermatiden met 2 en 3 chromosomen, waarvan de eersten te gronde gaan.

In de bovengenoemde gevallen bevruchten dus alleen de 6 resp. 3 chromosomen bevattende spermatozoën de 6 resp. 3 chromosomen bevattende eieren, waardoor wij bevruchte eieren met 12 resp. 6 chromosomen verkrijgen, die dus wijfjes moeten opleveren.

²⁾ De incubatietijd van het ei, dat op het moment van het geboren worden van het moederdier op het punt stond om uit het germarium gestoten te worden, werd vastgesteld op gem. 12 dagen en 13 uur.

6. WELKE FACTOREN KUNNEN INVLOED UITOEFENEN OP HET OPTREDEN DER GESLACHTSDIEREN?

De volgende 3 factoren komen m.i. daarvoor in aanmerking:

- a. de temperatuur
 - b. de daglengte
 - c. de physiologische toestand van de voedselplant („het voedsel”)
- } deze kunnen hetzij direct, hetzij indirect via

hun invloed uitoefenen.

Het aantal onderzoekers, dat het door ons aangesneden probleem heeft „aangeraakt” en er ook het nodige over heeft getheoretiseerd, is niet gering. Opvallend is echter het zeer geringe aantal onderzoekers, dat getracht heeft langs experimentele weg een inzicht te krijgen in het probleem. Het hier volgende beknopte literatuuroverzicht moge dit aantonen. KYBER (14) schrijft in 1815 naar aanleiding van kweekproeven met bladluizen reeds het volgende: „wo nicht alle, doch wenigstens einige Arten, durch Erzeugung aus sich selbst, ohne Männchen, sich stets forterhalten können, sobald nur die zwei Bedingnisse *Nahrung* und *Wärme* immer vorhanden sind, dass folglich warme, keinem Winter ausgesetzte Länder, weder Männchen noch die Eier notwendig machen, dass sie die Natur da als vivipara oder ovipara auftreten lasse, wo die Nahrungsquellen versiegen oder ihre Gattungen Gefahr laufen würden, im Winter unter zu gehen, weil die Lebenskeime in Eiern sicherer, als ihre zarten Mütter selbst, zu überwintern fähig sind und dass also die Meinung, die Blattläuse im Sommer für Junge gebärende, im Herbst aber für Eierlegende anzusehen, nur im beschränkten Sinne genommen werden dürfe” (l.c., p. 26–27).

MORDWILKO (17) wijst op het feit, dat in een jaarcyclus, waarin parthenogenetische en geslachtelijke generaties met elkaar afwisselen, de laatste o.h.a. optreden met het inzetten van slechtere voedingsomstandigheden. Daar echter een slechter worden der voedingsomstandigheden in het midden van de zomer voor bladluizen niet het optreden der geslachtsdieren met zich mede brengt, neemt hij ter verklaring van het optreden van de laatsten in de herfst nog de inwerking van een andere factor, nl. de temperatuur, aan (19, p. 90). Hoge temperaturen zouden op bladluizen hetzelfde effect uitoefenen als gunstige voedingsomstandigheden en resulteren in een parthenogenetische voortplanting. Bij lage temperatuur zouden primair de voedingsomstandigheden invloed uitoefenen en zou rijkelijk voedsel het optreden van parthenogenetische vormen, en onvoldoende voedsel het optreden der geslachtsdieren tot gevolg hebben. Hoe doordrongen MORDWILKO reeds was van de invloed van de temperatuur blijkt wel uit het volgende citaat: „Es lässt sich voraussetzen, dass man die gewöhnlichen Sexuparae verschiedener Arten von Pflanzenläusen im Herbst veranlassen kann statt Larven von geschlechtlichen Weibchen, solche von parthenogenetischen Weibchen abzulegen, wenn man nur für eine künstliche Erhöhung der Temperatur Sorge trägt, indem man zum Beispiel die Pflanzen mit den Läusen in ein Warmhaus verbringt” (l.c., p. 91). Alhoewel MORDWILKO hierover geen exact experimenteel onderzoek verricht heeft zou toch, echter pas veel later, blijken, dat zijn veronderstelling volkomen juist was.

Een aanwijzing voor het feit, dat lage temperaturen een rol zouden kunnen spelen bij het induceren der geslachtelijke generatie zagen vele onderzoekers in het feit, dat het optreden van geslachtsdieren bij bladluizen in de tropen tot de

uitzonderingen behoort (MASON (16), PATCH (23), v. D. GOOT (11 en 12)), en dat soorten uit noordelijke streken zich vaak in zuidelijke regionen het hele jaar door parthenogenetisch voortplanten onder uitsluiting der geslachtelijke generatie (WEBSTER and PHILLIPS (41)). Reeds uit het feit, dat de parthenogenetische generaties der bladluizen in de gematigde streken alléén in de zomer werden aangetroffen (10), meende KYBER (14) te mogen veronderstellen, dat, indien in de tropen bladluizen zouden worden gevonden, deze uitsluitend virginopaar zouden zijn! PHILLIPS (24, p. 476) kreeg sterke aanwijzingen, dat ook bij *Macrosiphum granarium* KIRBY lage temperaturen het optreden der geslachtelijke generatie in de hand werkten, terwijl hoge temperaturen het tegenwerkten. BAKER en TURNER (3, p. 986) schrijven, dat door *A. pomi* DE G. „the production of the sexes is governed apparently by two factors: the season (temperature being of prime importance in this factor) and the generation, of these the first is by far the more important”.

DAVIDSON (6, 7) werkend met *A. fabae* Scop. (door hem nog *A. rumicis* L. genoemd), kent, naar aanleiding van het feit, dat de geslachtelijke generatie in de jaarcyclus alléén optreedt op een tijdstip, dat er lage temperaturen heersen, aanvankelijk vnl. aan de temperatuur een belangrijke waarde toe. Later (7) toont hij in proeven de invloed van de temperatuur op het optreden van virginoparen en gynoparen aan. Hij kon nl. door toepassing van een temperatuursverhoging het generatieve stadium van de cyclus bij een gemiddelde temperatuur van 70 °F (= 21 °C) in het parthenogenetische stadium doen overgaan. Gedurende de winter verkreeg hij (1929) de geslachtsdieren bij natuurlijke daglengte en een temperatuur van gemiddeld 58 °F (= 14,4 °C). Bij een gemiddelde temperatuur van 70 °F (= 21 °C) daarentegen, traden slechts een gering aantal geslachtsdieren op en domineerden de parthenogenetische vormen. Zijn uiteindelijke conclusie luidt echter, dat het optreden der geslachtsdieren in het najaar geïnduceerd wordt door rhythmische seizoenveranderingen, t.w. daglengte en temperatuur, en door veranderingen in de voedselplant, opgeroepen door de beide eerstgenoemde factoren. Een nieuwe factor in deze conclusie is de daglengte en daarmee de invloed van de factor licht.

Alhoewel ook MORDWILKO (18) reeds meent, dat het licht via voedselplant en voedsel op de bladluizen een invloed kan uitoefenen, is MARCOVITCH (15) de eerste geweest, die door het experiment de grote invloed van de daglengte op het optreden van de geslachtelijke vormen bij verschillende, doch niet alle, der door hem onderzochte bladluisoorten heeft aangetoond. De onderzoekingen van GARNAR en ALLARD (9) betreffende de invloed van de veranderingen in daglengte op de fysiologische toestand van de plant gaven de stoot tot zijn onderzoek. Jammer is het, dat MARCOVITCH geen opgave doet van de temperaturen, waarmee hij gewerkt heeft, en dat ook geen contrôleproeven bij natuurlijke daglengte of bij andere daglengten werden ingezet. Toch zijn de resultaten van zijn proeven overtuigend. Zijn publicatie stimuleerde DAVIDSON (7) zijn waarnemingen omtrent de invloed van de daglengte op het optreden der geslachtsdieren bij *A. rumicis* (= *A. fabae*) te doen verifiëren. Deze kon daardoor de waarnemingen van MARCOVITCH voor deze soort bevestigen. Bij het blootstellen der kolonies gedurende de winter aan de natuurlijke daglengte + kunstlicht (= elektrisch licht van zons- ondergang tot 10 uur 's avonds, gedurende 5 dagen per week) en een gemiddelde temperatuur van 70 °F bleven de kolonies in het parthenogenetische stadium en traden er geen geslachtsdieren op.

Door toepassing van korte dag (8 uur daglicht) vanaf het fundatrixstadium verkreeg hij in Juni en de daaropvolgende maanden de gynoparen en hun ovipare nakomelingen; ♂♂ verschenen pas in October!

Inmiddels was ook SHULL (26 t/m 37) zijn belangrijke onderzoeken omtrent de invloed van het licht (en de temperatuur) op het optreden van gevleugelden bij *Macrosiphum solanifolii* (ten rechte *M. euphorbiae*) begonnen. Het zou mij te ver voeren om de resultaten van dit zeer fraaie werk hier uitvoerig te behandelen; hier zij slechts vermeld, dat SHULL kon aantonen, dat de werking van het licht op deze luizen een directe werking is (slechts in één geval kreeg hij ook aanwijzingen voor een indirecte werking), en dat het licht en de temperatuur bij deze bladluisoort beide een belangrijke invloed uitoefenen op het optreden van gevleugelden, en ook op het optreden van de geslachtsdieren. SHULL was de eerste, die door proeven de mate van de invloed van temperatuur en licht op het omzetten van de voortplantingswijze naging. Continu licht en hoge temperaturen induceerden parthenogenese; alternerend licht en lage temperaturen induceerden het generatieve stadium (1930). Tenslotte toonde BONNEMAISON (5) onlangs ook voor *Brevicoryne brassicae* een duidelijke invloed van de daglengte, inwerkend op plant en luis tezamen, op het optreden der geslachtsdieren aan.

Over de invloed van de veranderingen in het voedsel, samenhangend met wijzigingen in de physiologische toestand van de voedselplant, onder invloed van veranderingen van temperatuur en daglengte op de ontwikkelingscyclus der luizen is nog vrijwel geen exact onderzoek verricht. SEMICHON (25) heeft getracht na te gaan, welke de voedselfactoren waren. Hij vond op groene en gele lindebladeren larven van *Pterocallis tiliae* L.¹⁾ Hij kweekte de larven der groene bladeren op frisse groene lindebladeren en de larven van gele bladeren op gele lindebladeren verder. Dit had tot gevolg, dat de eersten zich parthenogenetisch voortplantende nakomelingen voortbrachten; terwijl de dieren, die hij op de vergelende bladeren had opgekweekt, sexuales voortbrachten.

Hieruit concludeert hij ietwat voorbarig tot een directe invloed van de plant op het optreden der geslachtsdieren (hij kweekte helaas geen exemplaren van groene bladeren verder op gele en omgekeerd!). SHULL, werkend met *Macrosiphum solanifolii* (= *euphorbiae*) kon door een bepaalde proeftechniek in zijn uitstekend opgezette proeven betreffende het optreden van gevleugelden de physiologische toestand van de voedselplant uitschakelen, waardoor hij ten slotte tot een directe invloed van het licht op de luizen kon concluderen. Slechts in één geval kreeg hij aanwijzingen, dat het licht ook indirect zou kunnen werken (in dit geval betrof het echter niet het optreden der geslachtelijke generatie, doch het optreden van virginopare gevleugelden).

7. EIGEN ONDERZOEK

A. Proefopzet

Het bladluismateriaal voor onze proeven werd ontnomen aan onze stamcultures. Met „stamcultures” bedoelen wij de cultuur van een aantal ab ovo gekweekte lijnen van *A. fabae* op *Vicia faba*, var. *Bunica* (8). Deze lijnen waren reeds sedert April 1947 onafgebroken bij ons in kweek en worden slechts door voortplanting langs parthenogenetische weg in stand gehouden.

¹⁾ = *Myzocallis tiliae* L.

De proeven werden opgezet in een ruime laboratorium-kamer, gelegen op het Noorden. Deze kamer werd later in drie afzonderlijke, doch met elkaar in open verbinding staande ruimten verdeeld ten behoeve van het nemen van daglengteproeven met behulp van kunstlicht. Het lokaal werd 's winters centraal verwarmd.

Tijdens de zomer werd gebruik gemaakt van het natuurlijke licht gedurende de natuurlijke daglengte. In de „korte dag”-series werden de planten + luizen in deze periode gedurende 8 uur (van 9–17 uur) blootgesteld aan de inwerking van het natuurlijke licht; daarna werden zij afgedekt met wijde en hoge, van boven luchtig afgesloten kartonnen cylinders en verbleven aldus 16 uur in het donker.

In de herfst- en winterperiode werd ten dele gebruik gemaakt van het natuurlijke licht (zo groeiden de stamcultures steeds op bij natuurlijk licht en natuurlijke daglengte), en ten dele van kunstlicht, dat per proefserie geleverd werd door één T.L. buis, 40 Watt, type daglicht, verstelbaar gemonteerd op 30 cm boven de planten, waardoor op de bovenste delen dezer planten (waarop zich de meeste luizen bevonden) een lichtsterkte van ± 1600 lux werd verkregen. Geëxperimenteerd werd bij daglengten van 8, 11, 12, 13, 16 en 24 uur.¹⁾

De bonenplanten groeiden op in bloempotten, welke geplaatst waren in grote, doch lage zinken bakken, gevuld met water. Hierdoor werd een regelmatig opgroeien van de planten verkregen, was de bodemvochtigheid constant en werd ook tussen de potten onderling een doeltreffende isolatie tot stand gebracht daar de planten niet ingehoesd of ingekooïd konden worden.

Bij de dagelijkse opnamen werden de oude nymphen (waarvan verwacht werd, dat zij spoedig in het volwassen stadium zouden overgaan), verwijderd om op verse *Vicia*-planten bij natuurlijke daglengte en kamertemperatuur overgebracht te worden, alwaar zij verbleven tot zij na één of enkele dagen het volwassen stadium hadden bereikt. De gevleugelden werden, na couperen der vleugels, al naar de series waaruit zij voortkwamen, binnen het laboratorium overgebracht op *Vicia faba* of *Euonymus europaea* ter contrôle van de nakomelingschap.

In de proefruimten werd de temperatuur steeds opgenomen met behulp van zelfregistrerende thermohygroimeters, dan wel met max.- en min.-thermometers. De proeven werden ingezet bij wisseltemperaturen; de schommelingen van deze temperaturen om het gemiddelde bedroegen in de zomermaanden ± 4 °C; in de herfst- en wintermaanden slechts $\pm 1\frac{1}{2}$ °C. De proefseries werden meestal om de 14 dagen overgeënt. Bij dit overenten werden dan een aantal (nl. 5) net volwassen apteren overgebracht op verse bonenplanten²⁾, waarna de proef werd voortgezet. Alle op de oude planten aanwezige nymphen werden eveneens op verse *Vicia*-planten overgebracht en tot gevleugelden verder opgekweekt.

De proeven kunnen verdeeld worden in twee groepen namelijk:

1. zomerproeven,
2. herfst- en winterproeven.

In de zomerproeven werd getracht door het toepassen van „korte dag” de dieren van het parthenogenetische stadium in het generatieve stadium over te brengen.

In de herfst- en winterproeven werd de invloed van temperatuur en daglengte

¹⁾ Hierbij werd dankbaar gebruik gemaakt van een ons door de K.E.M.A. te Arnhem ter beschikking gestelde elektrische schakelklok. Aan Professor VAN STAVEREN betuigen wij hier gaarne nog onze dank voor zijn medewerking.

²⁾ Deze planten waren bij daglicht opgekweekt onder natuurlijke omstandigheden van daglengte.

nagegaan op het overgaan van de dieren van het generatieve stadium naar het parthenogenetische stadium en omgekeerd.

Alle proeven werden opgezet in minstens 2 herhalingen; contrôleproeven waren steeds aanwezig!

B. Het optreden der gynopare gevleugelden in de stamcultures

Zowel in het najaar van 1947 als in het najaar van 1948 verschenen de gynoparen in de 3e decade van September; na een geprononceerde top in de curve van hun optreden in de eerste helft van Oct. nam hun aantal geleidelijk af; *alle gevleugelden echter, die gedurende de verdere herfst- en wintermaanden in deze cultures optraden, waren ♂♂ of gynoparen.*¹⁾

Tegen het einde van April en in de eerste week van Mei gingen in de jaren '48 en '49 de cultures der verschillende lijnen in het laboratorium plotseling en gelijktijdig van het generatieve in het parthenogenetische stadium over. Alle vanaf dit tijdstip optredende gevleugelden waren toen virginoparen, d.w.z. zij brachten een nakomelingschap voort, die zich ontwikkelde tot ongevlugelde of (zelden) gevlugelde, zich parthenogenetisch voortplantende wijfjes.

A. fabae kon gedurende de winter op *Vicia faba* doorgekweekt worden omdat wij doelbewust in het najaar lijnen geselecteerd hadden, die naast een groot aantal geslachtsdieren (♂ en gynoparen) ook steeds een meer of minder groot aantal zich langs parthenogenetische weg voortplantende ongevlugelde moederdieren opleverden; een aantal der ab ovo geselecteerde lijnen was echter in het najaar voor de kweek op *Vicia faba* verloren gegaan, doordat *alle* nakomelingen zich ontwikkelden tot geslachtsdieren!

Wanneer wij nu in het onderstaande spreken over het *generatieve stadium*, dan verstaan wij hieronder: *het stadium, waarin alle gevleugelden, die in de kolonies optreden, gynoparen of ♂♂ zijn; in het parthenogenetische stadium zijn alle optredende gevleugelden, daarentegen, virginopare wijfjes.*

In onze proeven werd het verkeren in- of het overgaan naar het generatieve resp. parthenogenetische stadium uitsluitend bepaald door onderzoek van de nakomelingschap der gevleugelde moederdieren, die hiertoe geïsoleerd werden op *Vicia faba* of op bebladerde *Euonymus*-takken; in dit laatste geval werd gedurende de winterperiode een dankbaar gebruik gemaakte van de semi-winterharde *E. Bungeana* MAXIM var. *semipersistens* (8). Gynopare wijfjes, waarvan wij de vleugels gecoupeerd hadden, zetelden zich ook heel spoedig op *Vicia faba* en brachten daarop een normaal aantal oviparen als nakomelingen voort, welke laatsten zich op de *Vicia faba*-planten normaal ontwikkelden en er na bevruchting ook talrijke wintereieren op afzetten.

De resultaten van onze proeven zijn in de tabellen A en B neergelegd, terwijl de fig. A t/m E eenanschouwelijk beeld van het effect van de verschillende omstandigheden van daglengte en temperatuur geven.

¹⁾ In het veld werden in beide jaren de allereerste herfstmigranten tegen het einde van de eerste decade van September aangetroffen; hun aantal nam in de 2e decade geleidelijk toe om in de 3e decade van September en in de eerste van October het hoogtepunt te bereiken. Dit optreden viel dus vrijwel samen met het optreden binnen het laboratorium. In grote trekken kon gezegd worden, dat de gynoparen te velde talrijk optraden zodra een gemiddelde dagtemperatuur van lager dan 18°C samenging met een daglengte korter dan 13 uur. De inductie van dit optreden van de gynoparen moest dan ± 14 dagen eerder plaatsgevonden hebben en wel op een moment, dat de gemiddelde daglengte per decade tussen de 13 en 14 uur lag.

C. Bespreking der resultaten

Uit tabel A blijkt, dat de larven, die zich tot virginopare gevleugelden hebben ontwikkeld, behoren tot de eerste larven, die door de aptere moederdieren voortgebracht zijn na het overbrengen onder de nieuwe omstandigheden. Immers de in de laatste kolom vermelde tijdsduur stemt geheel overeen met de ontwikkelingsduur van larve-volwassen dier onder de gegeven temperatuur-omstandigheden. De inwerking van de 13-24-urige belichting moet dus vrijwel terstond effect hebben gesorteerd.

Op het moment, dat de eerste jonge larve geboren wordt, is de richting, waarin zij zich zal ontwikkelen, reeds bepaald of zij wordt binnen de eerste 24 uur bepaald (althans wat het al of niet gevleugeld zijn betreft; zie de onderzoeken van SHÜLL).

Binnen 24 uur na de geboorte der larve staat dus vast of het dier gevleugeld of ongevleugeld zal worden.

De omstandigheden waaronder deze gevleugelden opgroeien, bepalen echter de hoedanigheid van hun nakomelingschap (zie fig. D). Wordt deze nakomelingschap geboren, dan ligt ook haar verdere ontwikkelingsrichting geheel vast; *van een postnatale beïnvloeding bleek nl. geen sprake meer te zijn.*

De meest logische verklaring voor de waargenomen verschijnselen, een verklaring, die wij bij het voortzetten van het onderzoek ook als werkhypothese hopen te toetsen, is m.i. de volgende:

Op het moment dat de jonge larve door het aptere moederdier – dat onder de nieuwe omstandigheden werd gebracht – werd afgezet, bevonden de eerste

TABEL A

Proeven betreffende het overgaan van het *generatieve* in het *parthenogenetische* stadium
(*Experiments on the induction of the virginoparous alatae*)

Proef ingezet op (Experiment started on)	Tijdsverl. tussen overentingen (Aphids transferred to new plants on)	Gem. dagtemp. in °C (Mean temperature in °C)		Belichting in uren (Length of day in hours)		Optreden v. eerste virginopare gevleugelden (Occurrence of first alatae virginoparae)	Aantal dagen verlopen (Number of days after transfer to experiment conditions)
				Vóór de proef (Before the experiment)	Tijdens de proef (During the experiment)		
18-10-'48	18 Oct.–4 Nov.	17,2		nat. dagl. 12,–	T.L. 16	1-11	13
4-11-'48	4 Nov.–30 Nov.	18,2		nat. dagl. 10,4	T.L. 24	15-11	11
30-11-'48	30 Nov.–13 Dec.	17,–		nat. dagl. 9,2	T.L. 16	14-12	14
30-11-'48	30 Nov.–13 Dec.	17,–		nat. dagl. 9,2	T.L. 24	11-12	11
			Vóór de proef (Before the experiment)	Tijdens de proef (During the experiment)			
13-1 -'49	13-25 Jan.	17	17	nat. dagl. 9,2	T.L. 16	24-1	11
13-1 -'49	13-25 Jan.	17	17	nat. dagl. 9,2	T.L. 13	24-1	11
13-1 -'49	13-25 Jan.	17	14,2	nat. dagl. 9,2	T.L. 13	25-1	13
Invloed van de temperatuur (Affect of temperature)							
21-7 -'48	21 Juli-3 Aug.	17,5	24,5	nat. dagl. 8,–	nat. dagl. 8,–	28-7	7

nat. dagl. = natural daylight

T.L. 24 = fluorescent lighting during 24 hours

TABEL B

Proeven betreffende het overgaan van het *parthenogenetische* in het *generatieve* stadium
(*Experiments on the induction of the gynoparous alatae and males*)

Proef ingezet op (<i>Experiment started on</i>)	Tijdsverl. tussen overentingen (<i>Aphids transferred to new plants on</i>)	Gem. dagtemp. in °C (<i>Average temperature in °C</i>)		Belichting in uren (<i>Length of day in hours</i>)		Optreden v. eerste gynoparen op (<i>Occurrence of the first gynoparae on</i>)	Aantal dagen verlopen (<i>Number of days</i>)	
				Vóór de proef (<i>Before the experiment</i>)	Tijdens de proef (<i>During the experiment</i>)		Sedert inzetten van proef (<i>After the experiment was started</i>)	Sedert laatste overenting (<i>Since the last transfer</i>)
2 -6 -'48	2-17 Juni	21		nat.	nat.			
	17-30 Juni	18		dagl.	dagl.			
26-7 -'48	26 Juli-4 Aug.	27		17,4 nat.	8 nat.	30-6	28	13
	4-19 Aug.	20,6		dagl.	dagl.			
	19 Aug.-2 Sept.	18,7		16,8	8			
4 -8 -'48	4-19 Aug.	20,6		nat.	nat.	3-9	38	15
	19 Aug.-2 Sept.	18,7		dagl.	dagl.			
4- 8-'48	4-19 Aug.	20,6		16 nat.	8 nat.	3-9	29	15
	19 Aug.-2 Sept.	18,7		dagl.	dagl.			
4 -8 -'48	4-19 Aug.	20,6		16 nat.	8 nat.	3-9	29	15
	19 Aug.-2 Sept.	18,7		dagl.	dagl.			
30-11-'48	30 Nov.-13 Dec.	17		16 T.L.	8 nat.	3-9	29	15
	13-27 Dec.	15,8		16	9,1-8,8	24-12	24	11
30-11-'48	30 Nov.-13 Dec.	17		T.L.	nat.			
	13-27 Dec.	15,8		24	dagl. 9,1-8,8	25-12	25	12 ¹⁾
			Vóór de proef (<i>Before the expe- riment</i>)	Tijdens de proef (<i>During the expe- riment</i>)				
13-1 -'49	13-25 Jan.	17,-	17,-	T.L. 24	nat.	28-1	15	15 ¹⁾
					dagl.			
13-1 -'49	13-(25 Jan.)	17,-	14	T.L. 24	9,1-9,7	31-1	18	18 ^{1) 2)}
					nat.			
13-1 -'49	(25 Jan.)-8 Febr.		14		dagl.			
	13-(25 Jan.)	17,-	14	T.L. 24	9,1-9,7	31-1	18	18 ^{1) 2)}
					nat.			
	(25 Jan.)-8 Febr.		14		dagl.			
23-2 -'48	28 Febr.-(9 Mrt.)	15,3	13,1	T.L. 13	9,1-9,7	15-3	15	15 ¹⁾
	(9)-22 Mrt.				T.L. 11			
28-2 -'48	28 Febr.-(9 Mrt.)							
	(9)-22 Mrt.	15,3	16,1	T.L. 13	T.L. 11	14-3	14	14 ¹⁾

¹⁾ De ontwikkelingsduur van larve-volwassen dier bij de betreffende temperatuur in aanmerking nemend, blijken deze gevleugelden allen nog directe nakomelingen van de oorspronkelijke moederdieren te zijn.

²⁾ Lange ontwikkelingsduur in verband met de lage temperatuur.

() Op deze datum werd overgeënt met gemengd materiaal (larven + volw. moederdieren).

nat. dagl. = natural daylight

T.L. 16 = fluorescent lighting during 16 hours

eieren in deze larve zich nog in een zeer jong embryonaal stadium (zie de onderzoeken van UICHANCO). Deze eieren, en al de eieren, die gedurende de verdere ontwikkeling der larve voortgebracht werden, waren onderhevig aan dezelfde invloed van temperatuur en licht. Onder deze invloeden ontwikkelden zij zich *alle* tot hetzelfde generatietype (of ovipaar of virginopaar).

Dat zelfs nog de hoedanigheid van de nakomelingschap der volwassen gevleugelden door uitwendige omstandigheden beïnvloed kan worden, bleek uit de volgende waarnemingen (zie fig. E):

Een aantal gevleugelde moederdieren, dat opgekweekt was onder omstandigheden van korte dag en lage temperatuur (gem. 17 °C) werd direct na het bereiken van het volwassen stadium bij dezelfde daglengte overgebracht naar een „hoge temperatuur” (gem. 22 °C). De ontwikkelingsduur der gevleugelden van larve-volwassen dier had 12 dagen bedragen!

Het resultaat was, dat alle gevleugelden, evenals de contrôledieren, aanvankelijk uitsluitend ovipare ♀♀ voortbrachten.

Na 10 dagen sloeg de hoedanigheid der nakomelingschap bij de overgebrachte gevleugelden echter geheel om; na dit tijdstip werden nog slechts uitsluitend virginopare nakomelingen voortgebracht (in totaal werden door 4 gevleugelden aan 71 ♀♀ en 19 ♂♂ (8 : 2) het leven geschonken). De contrôledieren brachten slechts oviparen voort. In verband met het feit, dat de ontwikkelingsduur van larve tot volwassen dier bij 17 °C ± 12 dagen en bij 22 °C ± 9 dagen bedraagt, mogen wij aannemen, dat de hoedanigheid der eerste 71 voortgebrachte nakomelingen (80 %) ¹⁾ bepaald werd door de omstandigheden, welke gedurende de larvale ontwikkeling van het moederdier heersten. De eieren (20 %) ¹⁾, welke na het overgaan van het moederdier in het volwassen stadium nog in een voldoende vroeg en gevoelig embryonaal stadium verkeerden, werden beïnvloed door de vanaf dit moment heersende hoge temperatuur en ontwikkelden zich dienvolge tot virginoparen.

Uit tabel B blijkt, dat ook hier de eerste gynopare gevleugelden behoorden:

1. of tot de eerste larven, welke door de volwassen ongevleugelde moederdieren, waarmee de proef werd ingezet, werden voortgebracht, nadat zij onder de nieuwe proefomstandigheden waren gebracht,
2. of tot de eerste larven, welke voortgebracht waren door de moederdieren die bij de laatste overenting, welke gepaard ging met een temperatuursverandering, werden overgebracht. Voor dit verschijnsel geeft de zo juist genoemde verklaring ook een bevredigende oplossing.

8. SAMENVATTING DER RESULTATEN

Bezien wij nu de resultaten, die in onze proeven verkregen werden en die weergegeven zijn in de bijgaande tabellen dan kunnen deze als volgt samengevat worden (vooropgesteld dient te worden, dat in alle genomen proeven planten en bladluizen *tezamen* werden onderworpen aan de invloed van de betreffende temperatuur en belichtingsduur):

¹⁾ Hier zij nogmaals verwezen naar het onderzoek van UICHANCO (40), die vond, dat bij *M. tanacetii* en *M. rosae* ± 75 % van het totale aantal nakomelingen, dat een moederdier voortbrengt, zijn ontwikkeling begint op een prae-imaginaal stadium van het moederdier.

"LANGE DAG": BELICHTINGSDUUR 13-24 UUR („LONG DAY")

"LAGE TEMP.": $< 19^{\circ}\text{C}$ en $> 12^{\circ}\text{C}$ („LOW TEMPERATURE")

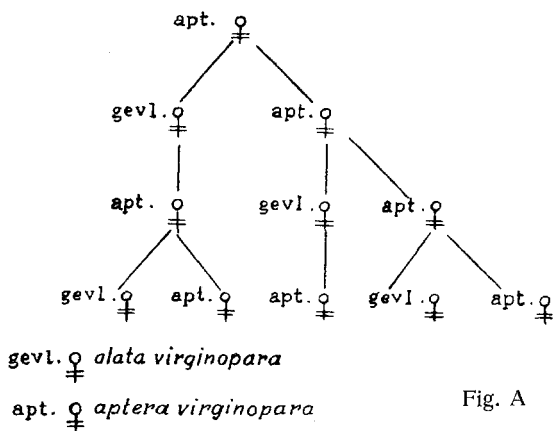


Fig. A

"KORTE DAG": BELICHTINGSDUUR 8-12 UUR („SHORT DAY")

"LAGE TEMP." GEM. TEMP. $< 19^{\circ}\text{C}$. („LOW TEMPERATURE")

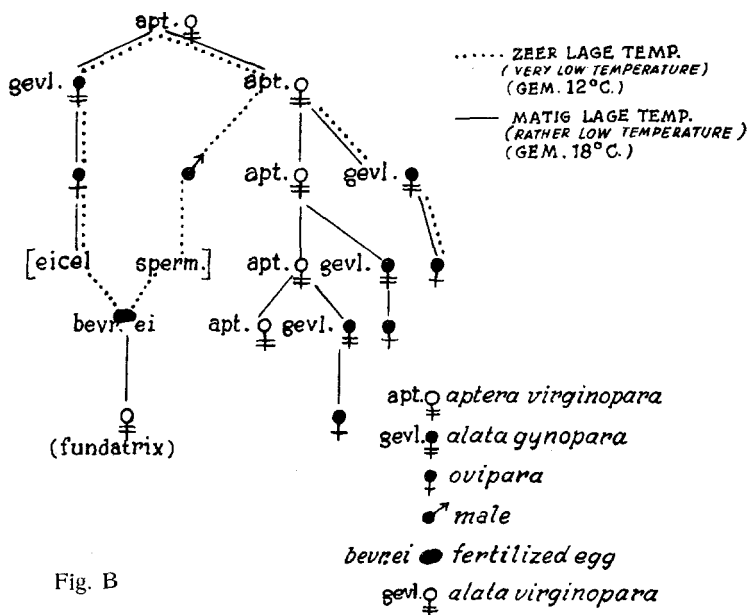
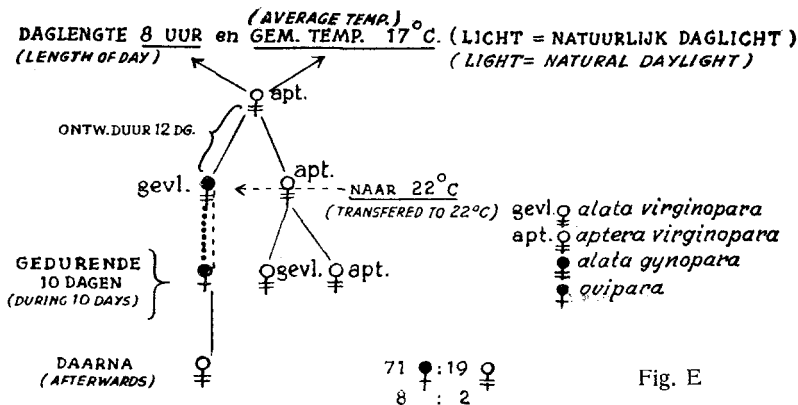
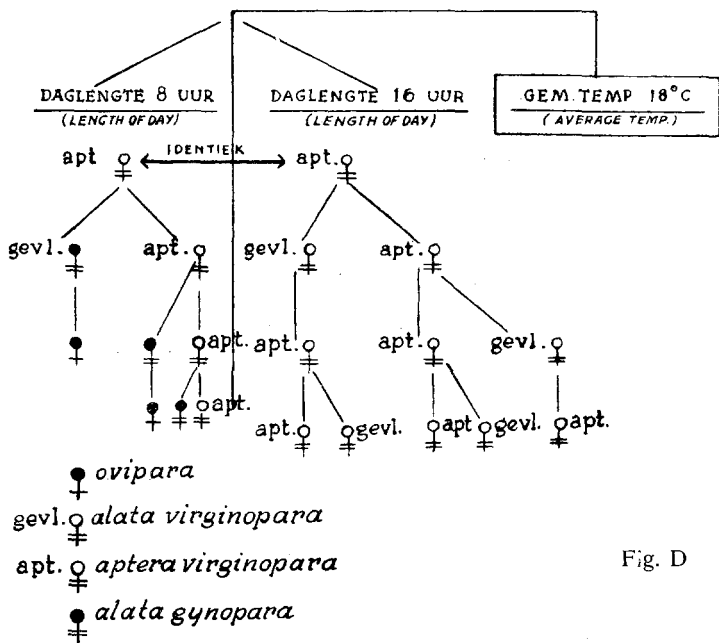
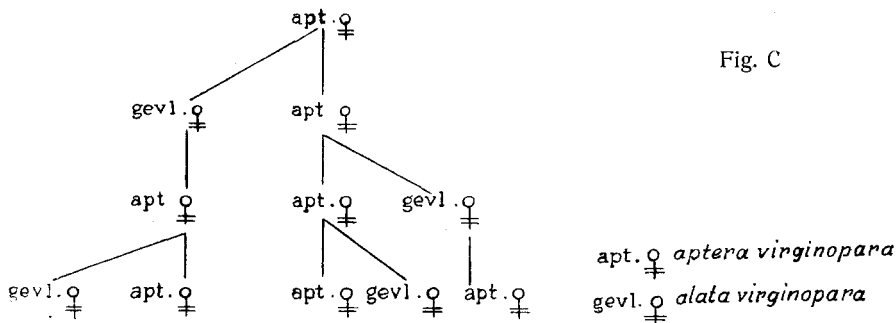


Fig. B

(LENGTH OF DAY) (AVERAGE TEMP.)
DAGLENGTE 8-24 UUR BIJ GEM. TEMP. $\pm 24^{\circ}\text{C}$ ($> 20^{\circ}\text{C}$)



1. In overeenstemming met de resultaten, die door MARCOVITCH en DAVIDSON verkregen werden, kon bij *A. fabae* het optreden van geslachtsdieren (gynoparen en ovipare wijfjes), ook in het hart van de zomer, geïnduceerd worden door de populaties, verkerende in het parthenogenetische stadium, te onderwerpen aan de invloed van de korte daglengte (8 uur licht en 16 uur donker). Uit verdere proeven, genomen gedurende de wintermaanden, bleek dat ook een daglengte van 11 uur (gevolgd door 13 uur duisternis) per etmaal hetzelfde effect te weeg kon brengen. De grens ligt bij 12 uur daglengte; een verblijf bij 12 uur daglengte had nog tot resultaat het overgaan en verder blijven in het generatieve stadium! Een daglengte van 13 uur (gevolgd door 11 uur duisternis) per etmaal induceerde daarentegen bij populaties, die in het generatieve stadium verkeerden, steeds het optreden van het parthenogenetische stadium.

2. In onze proeven varieerde de duur van de periode, gelegen tussen het tijdstip, waarop de dieren van de „lange dag” naar de „korte dag” werden overgebracht, en het tijdstip, waarop de eerste gynoparen optraden, van minimaal 2 tot maximaal bijna 6 weken. De langste duur (4- bijna 6 weken) werd waargenomen gedurende de zomermaanden (Juni t/m Aug.); de kortste duur (2-3 weken) werd waargenomen gedurende de wintermaanden (Jan. en Febr.).

De lange duur van deze periode in de zomermaanden moet toegeschreven worden aan de toen heersende hoge gemiddelde dagtemperatuur, die, zoals het onderzoek uitwees, het optreden van het generatieve stadium tegenwerkt (zie sub 4). Indien het generatieve stadium optrad, bleek dit op te treden binnen een bepaalde tijd na de laatste overenting en deze tijdsduur kwam weer overeen met de ontwikkelingsduur van larve – volwassen dier onder de betreffende omstandigheden van temperatuur.

3. Door populaties, die in het generatieve stadium verkeerden, te onderwerpen aan de invloed van een „lange dag” (13-24 uur daglicht en resp. 11-0 uur duisternis per etmaal) kon in alle proeven op korte termijn het parthenogenetische stadium geïnduceerd worden. Reeds 11-14 dagen na het brengen van de populaties onder „lange dag”-omstandigheden begonnen de virginopare gevleugelden op te treden. Ook bij temperaturen van gemiddeld 12 °C voltrok zich dit verschijnsel; alhoewel na een langere tijdsduur, samenhangend met een langere ontwikkelingsduur (zie fig. A).

4. Het onderzoek wees uit, dat ook hoge temperaturen (gem. max. dagtemp. van 30 °C en gem. min. dagtemp. van 24 °C) op korte termijn een omslag van het generatieve stadium naar het parthenogenetische stadium kunnen induceren (zie tabel A).

5. Daar de ontwikkelingsduur van larve tot volwassen dier in de sub 3 genoemde proeven 10-14 dagen duurde, impliceert het feit, dat populaties, die in het generatieve stadium verkeerden, onder invloed van de „lange dag” bij een gemiddelde dagtemperatuur van 14-18 °C na 10-14 dagen reeds in het parthenogenetische stadium waren overgegaan, dat reeds een aantal der eerste larven, die na het overbrengen der moederdieren naar de „lange dag”-omstandigheden waren afgezet, de invloed van deze „lange dag” hebben ondergaan.

Daar de bestemming van deze larven op het moment van hun geboorte reeds vastgesteld was (een post-natale beïnvloeding kon niet aangetoond worden), moet, in verband met de extreme paedogenese, die zich bij bladluizen voordoet, aangenomen worden, dat de „lange dag” in dit geval zijn invloed reeds heeft doen gelden op de embryonen, aanwezig in de larven op het moment van hun geboorte

(in overeenstemming met de resultaten van het onderzoek van UICHANCO mag aangenomen worden, dat de eerste embryonen op dit moment nog in een zeer vroeg stadium van embryonale ontwikkeling verkeerden).

6. Dit zelfde geldt ook voor de inwerking van de factor „korte dag” als factor, die het generatieve stadium induceert.

7. Op deze wijze vindt ook het feit, dat *alle* nakomelingen der geïsoleerde gevleugelden in de betreffende proefseries of oviparen of virginoparen waren,¹⁾ een plausibele verklaring.

8. Bij ons onderzoek impliceerde het onderwerpen der dieren aan een belichtingsduur van 8 t/m 12 uur, bij een gemiddelde dagtemperatuur van 19 °C en lager, steeds het optreden van het generatieve stadium (zie fig. B). Het blootstellen der dieren aan een belichtingstijd van 13 uur of langer bij een gemiddelde dagtemperatuur van 12 °C of hoger impliceerde steeds het optreden van het parthenogenetische stadium (zie fig. A).

9. Bij een gemiddelde dagtemperatuur van 12°–19 °C bleek de daglengte de dominerende factor te zijn, die het stadium bepaalt, waarin de populatie verkeert.

10. Daarnaast kan echter ook de temperatuur primair invloed uitoefenen. Dit is het geval zodra de gemiddelde dagtemperatuur boven de 20 °C ligt. In dit geval kan de hoge dagtemperatuur de functie van de lange dag overnemen, met als gevolg, dat in het generatieve stadium verkerende populaties, opgroeiende onder „korte-dag” omstandigheden (8 uur licht en 16 uur duister), bij deze temperaturen in het parthenogenetische stadium overgaan (zie tabel A en fig. C).

11. Hoge temperatuur (gem. dagtemp. hoger dan 20 °C) en lange daglengte (belichtingsduur 13 uur of langer) induceren het parthenogenetische stadium; een „korte daglengte” (12 uur en korter) induceert bij lage temperaturen (gem. dagtemp. van < 19 °C) het overgaan in het generatieve stadium; hoge temperaturen (gem. dagtemp. hoger dan 20 °C) werken dit tegen (zie fig. B en tabel A en B).

12. Des zomers vormen in het veld de lange daglengte en de meestal hoge gemiddelde dagtemperatuur een beletsel voor het optreden van de geslachtsdieren. In koude zomers is het de daglengte alléén, die het voortijdig optreden der geslachtsdieren voorkomt.

13. In de herfst is het vooral de daglengte, die het optreden der geslachtsdieren induceert. Deze inductie door de korte daglengte kan versterkt worden door gelijktijdig inzettend kouder weer, of tegengewerkt worden door een abnormaal hoge najaarstemperatuur (1949 later dan in 1947 en 1948).

14. De invloed van daglengte en temperatuur werkt praenataal in op de embryonen, die zich in gevleugelde moederdieren en hun larvenstadia ontwikkelen en wel, zoals het onderzoek van UICHANCO doet vermoeden, op de vroegste embryonale stadia, reeds aanwezig in de larvenstadia van het moederdier.

15. Deze invloed kan theoretisch zijn:

- a. een selectieve, in dieer voege, dat b.v. al naar de omstandigheden de ontwikkeling of van de virginogene- of van de ovipare embryonen door haar dermate beïnvloed wordt, dat zij „weg” geselecteerd worden (te gronde gaan).
- b. er wordt een richtinggevende invloed uitgeoefend, die maakt, dat wel alle embryonen tot volledige ontwikkeling komen, doch dat slechts één bepaald type (of virginogenen of oviparen) aangelegd wordt. In dit stadium van het onder-

¹⁾ Dit in tegenstelling met de resultaten van SHULL (31), die de factoren op een ouder larvenstadium liet inwerken en daardoor een gemengde nakomelingschap verkreeg!

zoek is het nog niet te zeggen, welke van deze beide mogelijkheden zich in werkelijkheid voordoet. De resultaten wijzen in de richting, genoemd sub. b. Evenmin kan met zekerheid iets gezegd worden omtrent het wezen van de factor, die de embryonen direct beïnvloedt (fotochemisch en thermochemisch proces).

16. De hoedanigheid der nakomelingschap van gynoparen, die net in het volwassen stadium waren overgegaan, en die zich ontwikkeld hadden onder omstandigheden van „korte dag” (8 uur licht–16 uur duisternis) en een gemiddelde dagtemperatuur van 17 °C, kon door het onderwerpen der volwassen moederdieren aan de invloed van hoge temperaturen (gem. dagtemp. van 20 °C) vanaf het moment, waarop zij het volwassen stadium bereikten, nog beïnvloed worden. In dit geval werden gedurende de eerste 10 dagen oviparen voortgebracht; daarna waren alle nakomelingen echter virginogenen. Het aantal oviparen in de nakomelingschap dezer dieren bedroeg $\pm 80\%$, het aantal virginogenen $\pm 20\%$ (71 ♀♀ en 19 ♂♂) der totale nakomelingschap. De contrôledieren leverden slechts oviparen als nakomelingen op (zie fig. E).

17. Bij korte dag (8–12 uur) en een gemiddelde temperatuur van 15–19 °C traden gynopare wijfjes in onze kolonies algemeen op. Hun aantal nam echter toe naarmate de temperatuur afnam.

♂♂, daarentegen, waren onder deze omstandigheden zeldzaam; zij traden pas bij een gemiddelde temperatuur van 14 °C en lager in noemenswaardig aantal op. Bij „korte dag” en een gemiddelde temperatuur van 12 °C traden zowel de gynoparen als de ♂♂ zéér talrijk op. Het feit, dat de ♂♂ vooral optreden bij lagere temperaturen, en het optreden der gynopare gevleugelden daarentegen reeds bij iets hogere temperaturen in opvallende mate plaats kan vinden, impliceert, dat de ♂ te velde bij hun optreden reeds volwassen ovipare ♀ kunnen aantreffen.

18. Vermeld moet ook nog worden het optreden van intermediaire vormen in onze licht- en temperatuurproeven. Zo verkregen wij als intermediairen o.m.:

- a. verschillende vormen van brachypterie bij virginopare en sexupare gevleugelden;
- b. verschillende vormen van brachypterie bij ovipare ♀ enerzijds, tegenover gevleugelde wijfjes met typisch ovipare kenmerken anderzijds;
- c. intermediaire vormen, wat de nakomelingschap betreft.

Het optreden van deze intermediaire vormen toont duidelijk de plasticiteit en de beïnvloedbaarheid van de embryonen door de genoemde uitwendige factoren aan.

19. Uit onze proeven kan geen conclusie getrokken worden omtrent een evt. directe of indirecte inwerking van daglengte en temperatuur op de luizen, daar plant en dier beide onderworpen werden aan de invloed van dezelfde uitwendige factoren.

Toch zijn er, mede in verband met de resultaten die SHULL bij zijn onderzoekingen omtrent de invloed van het licht op het optreden van gevleugelden bij *M. solanifolii* (thans *euphorbiae*) verkreeg, redenen om aan te nemen, dat het licht ook hier een directe invloed uitoefent. De snelle (d.w.z. haast onmiddellijke) reactie op het overbrengen onder de nieuwe omstandigheden wijst sterk in deze richting.

Tenslotte wil ik er nadrukkelijk voor waarschuwen de bij het onderzoek omtrent *A. fabae* verkregen resultaten te generaliseren! Niets is gevaarlijker dan dat; immers er

zijn enerzijds reeds bladluisoorten te over bekend (*Pentatrichopus fragaejoli* CCKLL., *Aphis saliceti* KALT., *Panymerus* (*Lachnus*) *hyalinus* KOCH, *Lachnus piceicola* CHOL. e.a., waaronder alle *Chermesinen*), waarbij de geslachtsdieren op een geheel ander tijdstip in het jaar optreden (resp. voorjaar en midden in de zomer!), hetgeen er reeds op wijst, dat zij geheel anders dan *A. fabae* reageren op de directe of indirecte inwerking der zo juist besproken uitwendige factoren; anderzijds bewijst het eveneens sterk reageren op de daglengte van ondergronds levende, wortelbewonende bladluizen (zie MARCOVITCH, 15) in de richting, dat deze factor ook indirect via de plant zijn inwerking kan doen gelden. Met een zeer verschillend reageren op de inwerking van de besproken factoren van onderling verschillende bladluisoorten moet steeds rekening gehouden worden. Een groot veld voor fundamenteel onderzoek ligt hier nog voor de onderzoeker open.

9. SUMMARY

In our summer experiments on the effect of length of day and temperature on the occurrence of the gametic forms in *Aphis* (*Doralis*) *fabae* SCOP. we used the natural daylight; the beanplants, on which the aphids (apterous virginogeniae) were feeding, however, never got direct sunlight.

In our autumn- and winter experiments we used either the natural daylight (stockcultures) or artificial fluorescent lighting produced by one 40 Watt tube daylight type, mounted at a distance of 30 cm over the beanplants (*Vicia faba* var. *Bunica*); in this case the tops of the young plants were exposed to a lightintensity of ± 1600 lux. Temperature and relative humidity were controlled by selfregistering thermohygroscopes. In all experiments the plants grew up in pots under the same conditions of soilhumidity. Every fortnight a fixed number of newly matured aphids were transferred to fresh young plants (the same number of aphids on each plant), grown up under natural conditions of daylight; during the experiments plants and aphids grew up under the experiment conditions of temperature and length of day.

In our stockcultures reared in the laboratory under natural conditions of length of day winged gynoparous females and winged males appeared at almost the same time as in the field viz in the course of September; they occurred, however, in great numbers in the 3rd decade of September and in the first half of October.

Some of our lines, reared ab ovo, under autumn conditions of length of day and temperature developed into 100 % gynoparae and males. Beside these lines, however, a number of lines continued to produce winged sexual forms as well as wingless virginogeniae. The latter could be reared in the laboratory during winter-time under natural conditions of length of day and a mean temperature of 18 °C and less. All the winged specimens occurring under these conditions, however, were gynoparous females or/and males (gametic stage of the yearcycle).

In the last week of April and the first weeks of May the stockcultures passed into the parthenogenetic stage of the yearcycle. Starting from this point all the winged specimens occurring in these stockcultures, — reared under natural conditions of length of day and, at this time, also under almost natural conditions of temperature — were virginoparous females (parthenogenetic stage of the yearcycle). This change in both years 1948 and 1949 coincided with the occurrence of the springmigrants in colonies of fundatrigeniae on *Euonymus* and other winter-hosts in the field.

In agreement with the results of MARCOVITCH and DAVIDSON gynoparous and oviparous females could be obtained in midsummer by breeding the aphids at a length of day of 8 hrs and a mean temperature of 19 °C and less (see table B).

High temperatures (average temperature of 20 °C and more), however, prevented the occurrence of the sexes, also under these conditions of length of day (see table A and B).

Our autumn and winter experiments showed that breeding the aphids at a length of day (natural or artificial day light) of 8–12 hrs, acting together with a mean temperature of 12–19 °C always induced the exclusive occurrence of ♂ and gynoparae as winged forms (see fig. B). A length of day of 13–24 hrs (natural or artificial day light) acting together with a mean temperature of 12–19 °C always induced the disappearance of these winged sexual forms and the exclusive occurrence of winged and wingless virginoparae i.e. of the parthenogenetic part of the yearcycle. All winged specimens occurring under these conditions were alatae virginoparae (see fig. A).

A mean temperature of 20 °C and more induced the occurrence of the parthenogenetic forms even at a length of day of 8 hrs (see table A). A high mean temperature (20 °C and more) always induced the parthenogenetic forms (see table A, B and fig. C and E); a long day had the same effect (length of day 13 hrs and more; see fig. A and D).

A short day (12 hrs and less) induces the occurrence of the gametic forms at a low temperature (a mean temperature of < 19 °C, see fig. B); a high temperature (mean temperature of > 20 °C), however, under these circumstances of length of day induces the occurrence of the agametic generations (see fig. C and E).

Temperature and length of day must affect directly or indirectly the prenatal stages of the aphids, developing in the winged forms and their larval stages. In one experiment alatae, bred at a mean temperature of 17 °C and a length of day of 8 hrs, were transferred immediately after their last molt to a mean temperature of 22 °C. In this case these alatae produced oviparae (71 = 80 %) during the first 10 days; afterwards only virginoparae (19 = 20 %) were produced (see fig E). In the control series only oviparae were produced.

If acting together with an mean temperature of 12–19 °C, a short day (8–12 hrs) always implies the occurrence of the gametic forms (see fig. B). In this case males rarely occur at a daily mean temperature of 15–18 °C; at a mean temperature of 14 °C and less, however, they are much more numerous. The number of gynoparous females also increases with the decrease of temperature.

In our experiments apterous virginoparae appeared to be able to produce a mixed offspring of gynoparae and winged or/and wingless virginoparae. No apterous virginogeniae were observed producing both males and gynoparae in their offspring.

Intermediate forms (brachypterous gynoparae; brachypterous virginoparae; gynoparae, producing a mixed offspring of oviparae and virginoparae; winged and brachypterous oviparae) also occurred in our experiments; their occurrence was induced by the transference of their parents to different experiment conditions viz from a short day to a long day, from low temperatures to high temperatures a.s.o.

Breeding the aphids on beanplants at continuous fluorescent light under all circumstances of temperature resulted in the occurrence of dense populations and many virginoparous alatae (this in contradiction with the results of SHULL in his

experiments with *Macrosiphum euphorbiae* (THOMAS) (= *solanifolii* ASHM.).

The results obtained in our experiments with *Aphis* (*Doralis*) *fabae* SCOP. should not be generalized to other kinds of aphids.

10. LITERATUUR

1. VON BAEHR, W. B., Ueber die Bildung der Sexualzellen bei Aphididae. Zool. Anz., XXXIII: 507–517, 1908.
2. —, Die Oögenese bei einigen viviparen Aphididen und die Spermatogenese von *Aphis saliceti*, mit besonderer Berücksichtigung der Chromatinverhältnisse. Arch. f. Zellforsch. 3: 269–333, 1909.
3. BAKER, A. C. and TURNER, W. F., Morphology and biology of the green apple aphid. Journ. agric. Res. 5: 955–995, 1916.
4. BLOCHMANN, F., Ueber die Richtungskörper bei Insekteneiern. Morph. Jahrb. 12: 544–574, 1887.
5. BONNEMAISON, L., Notes sur les facteurs conditionnant l'apparition des formes sexuées chez les aphididae. Compt. rend. d. sé. de l'acad. d. Sc., 226: 2093–2094, 1948.
6. DAVIDSON, J., Biol. studies of *A. rumicis* L. A. Appearance of winged forms. B. Appearance of sexual forms. Scient. Proc. of the Royal Dublin Soc. XVI (N.S.): 304–323, 1920.
7. —, On the occurrence of the parthenogenetic and sexual forms in *Aphis rumicis* L. with special reference to the influence of environmental factors. The Ann. of Appl. Biol.: 104–134, 1929.
8. DE FLUITER, H. J., Over de voedselplanten van de zwarte bonenluis, *Aphis* (*Doralis*) *fabae* Scop. Tijdschr. o. Plantenz., 55: 69–87, 1949.
9. GARNER, W. W. and ALLARD, H. A., The effect of the relative length of day and night and other factors of the environment in growth and reproduction in plants. Journ. of agr. Res. 18: 553–606, 1920.
10. DE GEER, CH., Mém. pour servir à l'hist. des Insectes, 2, pt. 1: 29–32, 1771.
11. VAN DER GOOT, P., Zur Kenntniss der Blattläuse Java's. Contr. à la Faune des Indes Néerl. 1: 1–301, 1917 (zie p. 2–3).
12. —, The Aphididae of Lahore. Mém. Indian Mus. 6: 135–274 (naar Marcovitch l.c. p. 520).
13. HEWITT, C. G., The cytological aspect of parthenogenesis. Mem. Proc. Manch. Lit. Phil. Soc. 50: 1–38, 1906.
14. KYBER, J. F., Einige Erfahrungen und Bemerkungen über Blattläuse. Germar's Mag. der Ent. 1: 1–39, 1815.
15. MARCOVITCH, S., The migration of the Aphididae and the appearance of the sexual forms as affected by the relative length of daily light exposure. Journ. agr. Res. XXVII: 513–522, 1924.
16. MASON, A. C., Life history of some Florida Aphids. Florida Ent. 5: 53–59, 62–65, 1922.
17. MORDWILKO, A., Beitr. z. Biol. der Pflanzenläuse, Aphididae Passerini. Die zyclische Fortpflanzung der Pflanzenläuse. I. Die Heterogonie im allgemeinen und bei den Pflanzenläusen im speziellen. II. Die Migration der Pflanzenläuse, ihre Ursachen und ihre Entstehung. Biol. Centr. blatt, 27: 529–550; 561–575 en 747–816, 1907.

18. MORDWILKO, A., Id. II. Die Migrationen der Pflanzenläuse. Biol. Centr. blatt, 28: 631-639; 649-662, 1908.
19. —, Beitr. z. Biol. der Pflanzenläuse, Aphididae Passerini. Die zyklische Fortpflanzung der Pflanzenläuse. Biol. Centr. blatt, 29: 82-96; 97-118; 147-160; 164-182; 1909.
20. MORGAN, A. C. F., Notes on experiments made with the winged form of *Phylloxera vastatrix radicola*. Trans. Ent. Soc. London, Proc. 1885: XXVII-XXXII.
21. MORGAN, T. H., The production of two kinds of spermatozoa in Phylloxerans-functional „female producing” and rudimentary spermatozoa. Proc. Soc. Exp. Biol. and Med., 5: 36-57, 1908.
22. —, A biological and cytological study of sex determination in Phylloxerans and Aphids. Journ. Exp. Zool. 7: 239-353, 1909.
23. PATCH, E. M., The life cycle of Aphids and Coccids. Ann. Ent. Soc. of Am. XIII: 156-167, 1920.
24. PHILLIPS, W. J., *Macrosiphum granarium*, the English grain Aphis. Journ. agr. Res. 7: 463-481, 1916.
25. SEMICHON, L., Le cycle hétérogonique de *Pterocallis tiliae* L. et la présence de la chlorophylle. Comptes Rend. hebd. d. Séances de l'Acad. d. Sc. 153: 974-977, 1911.
26. SHULL, A. F., Genetic relations of the winged and wingless forms to each other and to the sexes in the Aphid *Macrosiphum solanifolii*. The Amer. Naturalist LII: 507-520, 1918.
27. —, Sex and the parthenogenetic-bisexual cycle. The Amer. Naturalist LIX: 138-155, 1925.
28. —, Duration of light and the wings of the Aphid *Macrosiphum solanifolii* (= *gei*). Roux' Archiv. f. Entw. Mech. d. Org. 113: 210-239, 1928.
29. —, Determination of types of individuals in Aphids, Rotifers and Cladocera. Biol. Rev. and Biol. Proc. of the Cambr. Philos. Soc. IV: 218-249, 1929.
30. —, The effect of intensity and duration of light and of duration of darkness, partly modified by temperature upon wingproduction in Aphids. Roux' Archiv. f. Entw. Mech. der Org. 115: 825-851, 1929.
31. —, Control of gamic and parthenogenetic reproduction in winged aphids by temperature and light. Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererb. lehre LV: 108-127, 1930.
32. —, Order of embryonic determination of the different features of gamic and parthenogenetic aphids. Zeitschr. f. Ind. Abst. u. Vererb. lehre LVII: 92-110, 1931.
33. —, An internal but non-genetic character affecting wing production in response to light in an aphid. The Am. Nat. LXVI: 180-183, 1932.
34. —, Clonal differences and clonal changes in the Aphid *Macrosiphum solanifolii*. The Am. Nat. LXVI: 385-420, 1932.
35. —, Combinations of current and antecedent conditions in relation to wingproduction in Aphids. The Biol. Bull. LXVIII: 35-51, 1935.
36. —, The production of intermediate winged aphids with special reference to the problem of embryonic determination. The Biol. Bull. LXXII, 1937.
37. —, The mechanism through which light and heat influence genetic factors for wing development in aphids. Journ. Exp. Zool. 89: 183-195, 1942.

38. STEVENS, N. M., A study of the germ cells of *Aphis rosae* and *Aphis oenotherae*. Journ. Exp. Zool. 2: 313–333, 1905.
39. STSCHELKANOVZEW, J. P., Ueber die Eireifung bei viviparen Aphiden. Biol. Centr. blatt 24: 104–112, 1904.
40. UICHANCO, L. B., Studies on the embryogeny and postnatal development of the Aphididae with special reference to the history of the „symbiotic organ” or „mycetom”. The Philippine Journ. of Science 24: 143–249, 1924.
41. WEBSTER, F. M. and PHILLIPS, W. J., The spring green aphid or „Green Bug”. U.S. Dept. Agr. Bur. Ent. Bull. 110: 1–153, 1912.
42. WINKLER, H., Verbreitung und Ursache der Parthenogenesis im Pflanzen- und Tierreich, Jena, 1920.