

(Aus dem Institut für Pflanzenzüchtung, Quedlinburg und der Agrarmeteorologischen Forschungsstation Quedlinburg des MD. der DDR.)

## Über die Ursachen der unterschiedlichen Resistenz von *Vicia faba* L. gegenüber der Bohnenblattlaus *Doralis fabae* Scop.

### II. Über die Fluggewohnheiten, besonders das sommerliche Schwärmen, von *Doralis fabae* und ihre Abhängigkeit vom Tagesgang der Witterungsfaktoren<sup>1</sup>.

Von H. J. MÜLLER und K. UNGER.

Mit 4 Textabbildungen.

#### Einleitung.

Im ersten Teil unserer Untersuchungen über die Ursachen des verschieden starken Befalls der Pferdebohnen durch die schwarze Bohnenblattlaus wurde der allgemeine Verlauf des Massenwechsels von *Doralis fabae* in Abhängigkeit vom Witterungsverlauf 1949 in Quedlinburg geschildert, um so eine breite Grundlage für die Beurteilung des Verhaltens der Blattläuse gegenüber den Bohnen zu erhalten. Im vorliegenden zweiten Teil soll nun auf einige Besonderheiten des Blattlausfluges, insbesondere das „Schwärmen“ an Hochsommertagen in Abhängigkeit vom Tagesgang der Witterungsfaktoren, eingegangen werden, deren Darstellung den Rahmen des ersten Teils überschritten haben würde, die andererseits aber im Hinblick auf das Hauptthema von besonderem Interesse sind.

Die Beobachtungen wurden 1949 im Rahmen der Massenwechseluntersuchungen in den Gärten des Instituts für Pflanzenzüchtung Quedlinburg durchgeführt, so daß bezüglich der allgemeinen Voraussetzungen und Methoden auf den ersten Teil (Züchter 21, 1—30 1951) verwiesen werden kann. Für 1950 geplante Fortsetzung und Wiederholung der Untersuchungen des Schwärmpheomens konnten infolge des sehr viel geringeren allgemeinen *Doralis fabae*-Fluges leider nicht durchgeführt werden. Da die Erscheinung des Schwärmen nicht in jedem Jahre in einer der direkten Beobachtung zugänglichen Intensität auftritt, halten wir es für richtig, auch schon die Beobachtungen eines einzigen Jahres zu veröffentlichen, insbesondere da das Schwärmen für die Beurteilung des Wirtswahlvermögens und damit für die Analyse der unterschiedlichen Resistenz besondere Bedeutung gewinnt. In einem abschließenden Kapitel sollen unsere bisherigen Ergebnisse (einschließlich der des ersten Teils) mit den einschlägigen Befunden anderer Autoren verglichen werden.

#### Das „Schwärmen“.

Ab Ende Juni 1949 wurden bei den täglichen Kontrollen der *Vicia faba*-Bestände in zunehmendem Maße geflügelte Jungfern beobachtet, die nach kurzem Verweilen auf der eben angeflogenen Pflanze wieder abflogen. Zugleich steigerte sich an warmen Tagen im Juli die Unruhe der Geflügelten überhaupt, so daß ihre Anzahl pro Pflanze schwer zu fassen war, weil sie oft schon abflogen, bevor sie gezählt werden konnten. Es konnte sich dabei aber nicht um jene bekannte

Unruhe handeln, die in stark übervölkerten Kolonien besonders bei hohen Temperaturen schon infolge geringer Störungen (Erschütterungen usw.) die sonst so träge Tiere in lebhafte Bewegung versetzt; denn die Pflanzen trugen ja stets nur die innerhalb der letzten 24 Stunden angeflogenen Läuse und deren etwa abgesetzte Brut.

Am 5. Juli (1949) wurde bei der Kontrolle eines *Vicia faba*-Bestandes im Stumpfsburger Garten in den frühen Morgenstunden nun erstmals eine Erscheinung beobachtet, die in Zukunft fast einen Monat lang häufig wieder auftrat und die kurz als „Schwärmen“ bezeichnet werden soll, da die Ruhelosigkeit der ab- und zufliegenden Blattläuse lebhaft an die Bewegung in einem Mücken- oder Bienenschwarm erinnert. Bei wolkenlosem Strahlungswetter und fast völliger Windstille flogen die Läuse in 10 bis 25 cm Höhe in ungeheuren Mengen über den erst vor kurzem aufgegangenen Bohnen scheinbar plan- und ziellos hin und her. Das ganze Feld schien — besonders wenn man flach über den Bestand gegen das Licht blickte — wie von einem lebendigen, wogenden Netzwerk zarter Lichtpunkte überzogen. Bei genauerem Zusehen war leicht festzustellen, daß die Blattläuse ihr „Gesicht“ dabei alle nach Westen gerichtet hatten und sich tanzend und pendelnd, hin und wieder auch zurückkurvend, in westlicher Richtung bewegten, einem von dort her wehenden, kaum spürbaren Lufthauch entgegen. Ihr Ziel lag jedoch nicht in der Ferne, sondern waren die jungen Bohnen, die sie mehr oder weniger zielstrebig ansteuerten. Schon der bloße Augenschein zeigte aber, daß wahrscheinlich ebenso viele, wie auf den Blättern landeten, zur gleichen Zeit auch wieder abflogen, so daß hinter jeder Pflanze, d. h. auf der dem Winde entgegengesetzten Seite ein mehr oder weniger lockerer, in zunehmender Entfernung sich auflösender Schwarm fliegender Blattläuse zu erkennen war.

Zweifellos ähnelt die beschriebene Erscheinung bis zu einem gewissen Grade dem auch dem Laien bekannten Schwärmen der Blattläuse an schwülen Tagen. Hier schien sich aber eine Gelegenheit zu bieten, dieses Schwärmen im einzelnen, seine Abhängigkeit von Witterungsfaktoren und der Entwicklung der Gesamtpopulation, besonders im Hinblick auf Ursachen und Bedeutung für den Massenwechsel zu studieren; um so mehr, als sich dieses „Schwärmen“ in der Folgezeit in mehr oder weniger ausgeprägter Form bis in die erste Augustdekade hinein an allen Tagen beobachten ließ, an denen überhaupt aktiver Blattlausflug stattfinden konnte, wenn also nicht zu hohe Windgeschwindigkeit, Niederschläge oder zu niedere Temperatur ihn unterbanden.

<sup>1</sup> Quedlinburger Beiträge zur Züchtungsforschung Nr. 2.

## a) Spezielle Untersuchungen.

Die Beobachtungen wurden an jüngeren, erst am 18. Juni ausgelegten Bohnen ( $12,5 \times 12,5$  bis  $200 \times 200$  cm Entfernung) im Stumpfsburger Garten durchgeführt, die genaueren Zählungen und Meßreihen an einzelnen jungen Pflanzen, die in Blumentöpfen im Gewächshaus angezogen, erst für diese Beobachtungen im Garten aufgestellt und mehrfach durch neue ersetzt wurden; denn es zeigte sich, daß sie unter dem enormen Befall so stark litten, daß sie bald nicht mehr anziehend auf die Blattläuse wirkten (s. u.).

An den meisten Tagen der genannten Zeit konnten nur stichprobenartige Zählungen von beschränkter Dauer, meistens früh, mittags und abends, und allgemeinere Versuche und Beobachtungen durchgeführt werden, deren Ergebnisse im einzelnen hier aufzuführen zu viel Raum beanspruchen würde. Sie stimmen aber weitgehend mit denen überein, die am 25. Juli 1949 erarbeitet wurden und werden mit diesen und im Anschluß an diese zusammenfassend besprochen.

Um den Tagesgang des Schwärmsfluges im einzelnen zu erfassen und dabei insbesondere die Abhängigkeit von verschiedenen Witterungsfaktoren zu ermitteln, wurde am 25. Juli vom Morgengrauen bis in die tiefen Abenddämmerung hinein bei wolkenlosem Strahlungswetter der Zu- und Abflug auf zwei jungen *Vicia faba*-Pflanzen (einer Schlanstedter und einer Rastatter) fortlaufend in jeder Minute ausgezählt, ohne die Läuse selbst dabei zu stören. Bei einiger Übung kann eine einzelne Person den Ab- und Zuflug auf einer so kleinen Pflanze (von drei bis vier Blattpaaren) bequem erfassen, wenn eine zweite die Aufschreibung besorgt.

Parallel zu diesen Augenbeobachtungen wurden auch mikroklimatische Messungen durchgeführt. Es lag auf der Hand, die schon bei den mikroklimatischen Beobachtungen beim Abflug von den Winterwirten benutzten Instrumente (siehe Teil I) auch für Messungen an den Ackerbohnen selbst einzusetzen. Da es aber bei diesen Messungen auf eine möglichst schnelle Aufeinanderfolge verschiedener Meßpunkte ankam, und die Doppelablesung bei den beschriebenen Thermoelementen am Vergleichsthermometer und am Galvanometer erhebliche Schwierigkeiten bereitete, haben wir das gleiche Thermoelement in der beschriebenen Glashaltevorrichtung benutzt, aber die Vergleichstemperatur der zweiten Lötstelle 1 m entfernt in einer mit Eis gefüllten Thermosflasche bei konstanter Temperatur  $= 0^\circ\text{C}$  gemessen. Der Konstantdraht des Thermoelementes in dem Glashalter von 0,05 mm Durchmesser wurde an einen 1 mm starken Konstantdraht gelötet, dessen Lötstelle gegen Kupfer erst in der Thermosflasche war. Um auch die relative Luftfeuchtigkeit bestimmen zu können, wurde ein zweites Thermoelement an der Meßlötstelle mit einem winzigen Musselinläppchen versehen und darauf zur Zeit der Messung ein Tropfen destilliertes Wasser gegeben, so daß eine psychrometrische Feuchtigkeitsbestimmung möglich war. Gegenüber den im Handel befindlichen Mikrohygrometern ist diese Luftfeuchtigkeitsbestimmung genauer, wie Vergleichsmessungen ergaben. Die Gefahr bei mikroklimatischen Messungen mit der psychrometrischen Methode liegt bei dem verdunstenden Wasser, das in dem kleinen Raum die tatsächlichen Luftfeuchtigkeitswerte entstellen kann.

Da es sich bei unseren Messungen um Meßpunkte dicht an der Blattoberfläche handelte, konnten nur durch ein schnelles Zuführen des feuchten Thermoelements zum Meßpunkt und durch ein schnelles Ablesen am Galvanometer brauchbare Werte erzielt werden. Die Meßgenauigkeit bei diesen Messungen kann mit  $\pm 3\%$  relative Luftfeuchtigkeit abgeschätzt werden.

Am 25. Juli 1949 waren die meteorologischen Bedingungen für eine Untersuchung günstig. Die über dem Kontinent eingeflossenen milden Meeresluftmassen waren zur Ruhe gekommen, so daß schon seit dem 22. Juli eine rasche Erwärmung erfolgen konnte. Die Tagestemperaturen vor allem in der bodennahen Luftsicht erreichten am 24. Juli so hohe Werte, daß diese optimalen Verhältnisse die Flugstimmung der Blattläuse stark beeinflußten. Diese Periode (Hundstage) stimmte mit der zu schildernden Schwärmpause überein. (Vergleiche Anfluggang im Teil I.) Am 25. Juli schien 12,2 Stunden lang die Sonne. Geringe lokale Turbulenz brachte in den Temperatur- und Feuchtigkeitsgang eine gewisse Abwechslung, die für unsere Untersuchungen äußerst günstig war. Um die mikroklimatischen Bedingungen möglichst genau zu erfassen, wurde an der jungen *Vicia faba*, an der auch die Auszählungen der An- und Abflüge der Blattläuse durchgeführt wurden, an 16 Meßpunkten zu jedem Meßtermin trockene und feuchte Temperatur bestimmt und zwar von 6—22 Uhr. Die Ackerbohnenpflanzen standen bei diesen Beobachtungen in 2 m Entfernung von benachbarten Pflanzen. Durch die Meßergebnisse war es nun möglich zu jedem Termin des Tages eine genaue Temperatur- und Feuchtigkeitsverteilung in der Nähe der *Vicia faba* zu zeichnen (Abb. 1). Die Einzelwerte stellen dabei Mittel der innerhalb des Temperatur- bzw. Feuchtigkeitsstandes liegenden Werte dar.

Bis etwa  $8^0\text{ DSZ}$  (Deutsche Sommerzeit) beherrscht noch die starke Abkühlung der Nacht die Temperaturverteilung im Bereich der beobachteten *Vicia faba*. Durch den Transpirationsstrom bringt die Pflanze zwar noch etwas höhere Temperatur aus dem Erdboden in die Pflanze, die aber durch die Verdunstungskälte auf der Schattenseite der Blätter auf  $16^\circ\text{C}$  herabgedrückt wird. Die auf der Unterseite sitzenden Blattläuse leben also noch unter der für die Flugstimmung so entscheidenden Schwellentemperatur von  $17^\circ\text{C}$  (siehe Teil I). Nur die zufällig auf der Blattoberseite sich befindenden Blattläuse werden durch überschwellige Temperaturwerte zum Abflug bewogen. Die Temperaturverteilung (Abb. 1 a + b) erinnert an die schon in Teil I besprochene Temperaturverteilung am Pfaffenbüchsen beim Verlassen des Winterwirtes (S. 8). Es zeigte sich nun bald, daß die Blattläuse von dem in unserer Zeichnung links oben befindlichen Blatt bevorzugt abflogen. Die auf diesem Blatt herrschenden Temperatur- und Feuchtigkeitsverhältnisse eigneten sich so besonders gut als Bezugsgröße.

Um nun für eine Korrelationsrechnung geeignete Vergleichsgrößen zu erhalten, wurden 10-Minuten-Intervalle gebildet für die in dieser Zeiteinheit herrschende Mitteltemperatur und für die mittlere relative Luftfeuchtigkeit an der Blattoberfläche des oben beschriebenen Blattes der *Vicia faba*, und ferner die 10-Minutensummen des An- und Abfluges der Blattläuse. Als wirkliche Vergleichsgröße kommt aber nur

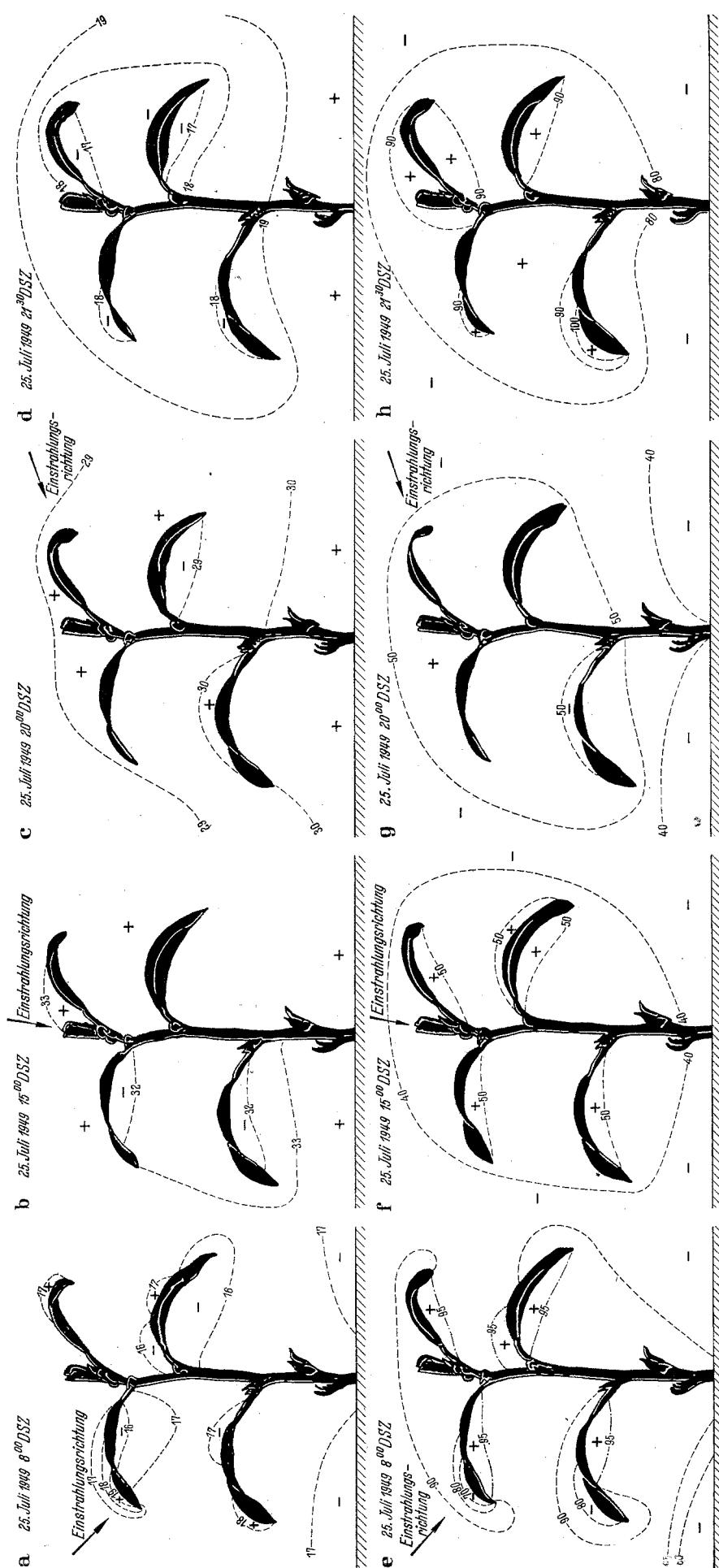


Abb. 1. a--d Temperaturverteilung in Grad Celsius um eine *Vicia faba*-Pflanze am 25. Juli 1949 zu verschiedenen Zeiten am 25. Juli 1949. e--h Verteilung der relativen Luftfeuchtigkeit (in %)

der Abflug auf der Versuchspflanze in Betracht, da die oben angegebenen meteorologischen Bedingungen nur für die Abflugstimmung auf dieser zuständig sind. Unter welchen Bedingungen die zugeflogenen Blattläuse zum Abflug angereizt wurden, ist uns bei diesen Untersuchungen nicht zugängig gewesen, da wir den Abflugsort der zugeflogenen Blattläuse nicht kannten und so auch dort keine Messungen durchführen konnten. Prinzipiell ließe sich im Vergleich zu den statistischen Auswertungen im Teil I sagen, daß entweder eine mittlere Bezugsgröße, (wie sie die Werte in einer benachbarten Klimahütte darstellen), benutzt wird, die auf alle lokalen Besonderheiten mit einer mehr oder weniger großen Genauigkeit anzuwenden ist, oder mikroklimatische Messungen direkt am Beobachtungsort. Welche großen Fehlerquellen das erste Verfahren mit sich bringt, wurde schon im Teil I beschrieben. Bei den mikroklimatischen Vergleichsgrößen fallen alle diese Ungenauigkeiten weitgehend fort. Die mikroklimatischen Meßwerte lassen sich aber dann nur mit dem am Beobachtungsort gefundenen biologischen Vergleichsgrößen in Beziehung setzen, hier nur mit dem Abflug der Blattläuse an der beobachteten *Vicia faba*.

Neben der schon erwähnten Ackerbohne, und zwar einer Schlanstedter, wurde zur gleichen Zeit dicht neben dem Standort der Schlanstedter noch eine Rastatter Bohnenpflanze beobachtet, zunächst um eine weitere Vergleichsgröße zu besitzen und weiter, um eventuelle Unterschiede im Anflug bei den verschiedenen Sorten nachzuprüfen. Auf diese letzte Fragestellung soll aber erst in einem weiteren Beitrag zur unterschiedlichen Resistenz von *Vicia faba* gegen-

über *Doralis fabae* eingegangen werden. In einer Korrelationstabelle (Tab. 1) haben beide Beobachtungsergebnisse im Zusammenhang mit der Temperatur die gleiche Verteilung. Die in Klammern

kommen kann. Geringe Abflüge können etwa ab 17°C bei allen gemessenen Temperaturgrößen vorkommen, stärkere Abflüge aber nur in einem bestimmten optimalen Bereich zwischen 23 und 30°C bei einem Zentrum des optimalen Bereichs bei 26°C. In Tabelle 2 sind die PEARSONSchen Korrelationsverhältnisse angegeben, die vor allem die Reproduzierbarkeit durch die beiden Untersuchungsergebnisse belegen.

Tabelle 1. Korrelationstabelle der Abflüge von *Doralis fabae* und der Temperaturmittel in 10 Minuten-Intervallen am 25. 7. 49.

Klassen- mittel	Temperatur- Klassen	x (1)										x (2)									
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
34,5	34,1—35,0																				
33,5	33,1—34,0																				
32,5	32,1—33,0																				
31,5	31,1—32,0																				
30,5	30,1—31,0																				
29,5	29,1—30,0																				
28,5	28,1—29,0																				
27,5	27,1—28,0																				
26,5	26,1—27,0																				
25,5	25,1—26,0																				
24,5	24,1—25,0																				
23,5	23,1—24,0																				
22,5	22,1—23,0																				
21,5	21,1—22,0																				
20,5	20,1—21,0																				
19,5	19,1—20,0																				
18,5	18,1—19,0																				
17,5	17,1—18,0																				
16,5	16,1—17,0																				
15,5	15,1—16,0																				
14,5	14,1—15,0																				
13,5	13,1—14,0																				
	Abflug-Klassen	1—5	6—10	11—15	16—20	21—25	26—30	31—35	36—40	41—45	46—50	51—55	56—60	61—65	66—70	71—75	76—80	81—85	86—90		
	Klassenmittel y	2,5	7,5	12,5	17,5	22,5	27,5	32,5	37,5	42,5	47,5	52,5	57,5	62,5	67,5	72,5	77,5	82,5			

gesetzten Zahlen entsprechen den Abflügen auf der Rastatter, während die nicht eingeklammerten Zahlen die Abflüge auf der Schlanstedter ausdrücken, jeweils in 10-Minuten-Intervallen. Aus der Tabelle wird dabei sofort klar, daß eine lineare Korrelation nicht in Frage

Tabelle 2. Korrelationsverhältnisse zwischen den mikroklimatischen Temperatur- bzw. den mikroklimatischen Luftfeuchtigkeitsverhältnissen und den Abflügen von *Doralis fabae* von zwei sortenunterschiedlichen *Vicia faba*-Pflanzen am 25. 7. 49.

Korrelationsverhältnis zwischen:

Abflug v. Schlanstedter — Temperatur . . . . .	$K_{AS,t} = 0,60$
Temperatur — Abflug v. Schlanstedter . . . . .	$K_{t,AS} = 0,26$
Abflug v. Rastatter — Temperatur . . . . .	$K_{AR,t} = 0,63$
Temperatur — Abflug v. Rastatter . . . . .	$K_{t,AR} = 0,39$
Abflug v. Schlanstedter — rel. Luftfeuchtigkeit . . . . .	$K_{AS,RF} = 0,50$
Rel. Luftfeuchtigkeit — Abflug v. Schlanstedter . . . . .	$K_{RF,AS} = 0,39$
Abflug v. Rastatter — rel. Luftfeuchtigkeit . . . . .	$K_{AR,RF} = 0,49$
Rel. Luftfeuchtigkeit — Abflug v. Rastatter . . . . .	$K_{RF,AR} = 0,37$

Die gleichen Überlegungen ergeben bei der relativen Luftfeuchtigkeit in der Korrelationstabelle (Tab. 3) einen optimalen Bereich des Abfluges zwischen 40 und 80% relativer Luftfeuchtigkeit und einem Zentrum bei 60%. Die Korrelationsverhältnisse sind in Tabelle 2 angegeben.

In dem Klimagramm (Abb. 2) kommt dieser Optimalbereich für Temperatur und Luftfeuchtigkeit wieder zum Vorschein. Auch der Beginn des Abfluges überhaupt liegt wieder um 17°C, während die obere Grenze wahrscheinlich bei 34—35°C zu suchen ist. Der Schwellenwert von 17°C wurde auch von KRAEMER beim Schwärmen des großen Tannenborkenkäfers gefunden, nur stellte KRAEMER Untersuchungen mit Quecksilberthermometern an, die infolge ihres Strahlungsfehlers beim Beschatten und Besonnen unterschiedliche Werte liefern und den Strahlungsumsatz an der Oberfläche der Rinde nicht genau erfassen können. Wir konnten mit unseren strahlungsunabhängigen Instrumenten so auch einen einheitlichen Wert bei Besonnung und Beschattung finden. Die obere Grenze der relativen Luftfeuchtigkeit, bei der überhaupt Abflüge erfolgen, wird etwa 90% betragen, während die untere Grenze bei 20% zu suchen ist.

Wie kommt es nun aber, daß diese Bereiche nicht eindeutig begrenzt sind? Ein entscheidender Faktor dürfte in der natürlichen Temperaturunruhe, und damit verbunden, in der Schwankung der relativen Luftfeuchtigkeit zu suchen sein. Jede in der Korrelationsrechnung benutzte Temperaturgröße stellt einen Mittelwert dar, um den eine mehr oder weniger große Schwankung oft in kleinsten Zeiteinheiten erfolgen kann. Mit Hilfe des Multiflexgalvanometers waren wir in der Lage, diese Bandbreite wenigstens der Temperatur annähernd zu erfassen. Reichen die schwankenden Temperaturen in den oben angegebenen Optimalbereich, so tritt eine Beschleunigung

der Abflugtätigkeit ein. Übersteigen die Schwankungsausschläge aber den Optimalbereich, obwohl die mittlere Temperatur (bei unserem Versuch die Vergleichstemperatur, die gleich der durchschnittlichen Schwankungstemperatur sein soll), im Optimalbereich liegt, so tritt keine Beschleunigung, bzw. eine Verminderung der Abflugtätigkeit ein, weil die

10,40 DSZ beginnt sich eine Turbulenzbewegung mit Windstößen bis Windstärke 3 Beaufort bemerkbar zu machen, die offenbar durch die starke Überhitzung der bodennahen Luftschicht hervorgerufen wurde. Damit verbunden sinkt die Temperatur ab und schlagartig setzt das Abfliegen der Blattläuse aus. Erst als die Windbewegung nachläßt und um 11,40 DSZ das

Zentrum des Optimalbereichs von 26°C erreicht ist, beginnt wieder ein lebhafter Abflug. Ab 12,30 DSZ macht sich eine starke Temperaturunruhe bemerkbar, die durch ihre Ausschläge aus dem Optimalbereich hinaus den Abflug stark einschränken. Außerdem beginnt die Luftfeuchtigkeit bis 40% abzusinken, so daß durch die starke Austrocknung der Luft die Flugstimmung geringer wird und so die Abflüge der Blattläuse erheblich nachlassen. Erst um

Tabelle 3. Korrelationstabelle der Abflüge von *Doralis fabae* und der Mittel der relativen Luftfeuchtigkeit in 10 Minuten-Intervallen am 25. 7. 49.

Klassen mittel R. F.	Klassen der relativen Luftfeucht.								
95 85	91—100 81—90	2 (1)	1 (1)						
75 65	71—80 61—70	6 (2) 1 (2)	3 (3) (2)	3 (2)	2 3 (1)			1 (1)	
55	51—60	10 (3)	3 (2)					1	(1)
45	41—50	16 (9)	6 (2)	(3)	4 (1)	1			
35 25	31—40 21—30	5 (6) 2 (3)	2 (2)						
Abflug-Klassen		1—10	11—20	21—30	31—40	41—50	51—60	61—70	71—80
Klassenmittel yy		5	15	25	35	45	55	65	75
									85

Temperatur nicht immer zeitlich den optimalen Bedingungen entspricht, wie schon PRADHAM bei der Untersuchung der Entwicklung von *Earias fabae* feststellte. Es ist nur schwierig, diese Bandbreite mit in der Korrelationsrechnung zu berücksichtigen. Weiter ist für die Bestimmung einer empirischen Funktion das Material noch zu klein, so daß mit den Untersuchungen in weiteren Jahren auch hier eine Klärung zu erhoffen ist.

15,00 DSZ sind nochmals stärkere Abflüge zu beobachten. Trotz ansteigender Temperatur steigt an der Blattoberfläche um diese Zeit die relative Feuchtigkeit wieder über 40%. Die hohe Temperatur im Mittel an der gemessenen Blattoberfläche über 33°C (Abb. 1b, f) hat die junge Pflanze zu höchster Transpiration veranlaßt, da die zur Beobachtung benutzten Pflanzen im Gewächshaus angezogen waren und so physiologisch nicht an diese extremen Verhältnisse gewöhnt waren. Wir mußten die Pflanzen mehrmals nachgießen, da sie sonst unter diesen Verhältnissen eingegangen wären. So sind auch wahrscheinlich mit der hohen Transpiration, die in diesem Stadium stoßweise, wie schon SEYBOLD festgestellt hat, vor sich geht, die erheblichen Temperaturschwankungen zu erklären, die an der Blattoberfläche die Temperaturschwankungen bis unter 30°C und somit in den optimalen Temperaturbereich führen, und die die Blattläuse zu erneutem Abfliegen bewegen. Mit einem Absinken der relativen Luftfeuchtigkeit unter 40% nimmt auch der Abflug stark ab und erst um 17,40 DSZ, als die relative Luftfeuchtigkeit wieder über 40% steigt, beginnt auch wieder ein erhöhter Abflug. Um 20,00 DSZ (Abb. 1c, g) sinkt die Temperatur unter 30°C, die relative Feuchtigkeit ist über 50% gestiegen, und schlagartig nimmt die Abflugaktivität zu und erreicht ihren Höhepunkt, als um 20,30 DSZ 26°C und 60% relative Luftfeuchtigkeit

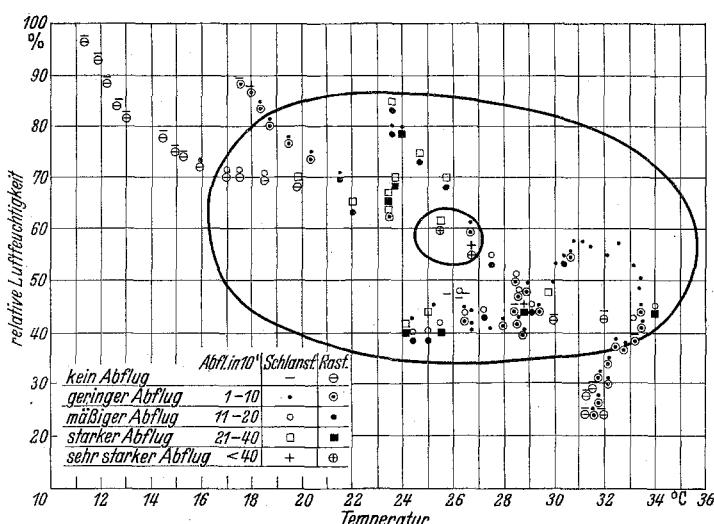


Abb. 2. Klimogramm zur Abhängigkeit des Abfluges von *Doralis fabae* von einer *Vicia faba*-Pflanze am 25. Juli 1949 von der Temperatur und der relativen Luftfeuchtigkeit dicht über der Startfläche.

Der Tagesgang des Abfluges am 25. Juli, wie er in 10-Minuten-Intervallen in Abb. 3 dargestellt ist, beginnt mit dem Erreichen des 17° = Schwellenwertes und erreicht höhere Abflugwerte, sobald die Temperatur in den optimalen Bereich ab etwa 23°C kommt. Schon ab 8,10 DSZ macht sich aber die deutlich meßbare Temperaturunruhe bemerkbar, deren Ausschläge von der Mitteltemperatur bei 20°C bis in den Optimalbereich vorstoßen. Von 8,30 bis 10,40 DSZ fallen die höheren Abflüge mit der im optimalen Bereich verlaufenden Temperatur zusammen. Um

gleichzeitig vorhanden sind, also die Zentren beider Optimalbereiche der Temperatur und der relativen Luftfeuchtigkeit zu einem Zeitpunkt erreicht werden. Als um 21,30 DSZ keine direkten Sonnenstrahlen die Pflanzen mehr treffen, sinken die Temperaturen schnell bis an den unteren Schwellenwert von 17°C und die relative Luftfeuchtigkeit steigt bis an den oberen Schwellenwert von 90% (Abb. 1d, h), und die Flugtätigkeit der Blattläuse hört vollständig auf.

Die übrigen stichprobenartigen Auszählungen und Messungen an anderen Tagen untermauern die an dem

oben beschriebenen Tagesgang in der Schwärmpphase gefundenen Ergebnisse.

Während bei der statistischen Bearbeitung der Anflugzahlen der gesamten Flugperiode der Blattläuse (im Teil I) nur Mittel- oder Summenwerte als meteorologische Vergleichsgrößen herangezogen werden konnten, handelt es sich bei den oben beschriebenen Abflügen praktisch um eine Untersuchung der meteorologischen Bedingungen bei jedem einzelnen Abflug der Blattläuse. Im ersten Teil wurde die Differenz der täglichen Gesamt-An- und Abflüge erfaßt (Bilanz), im vorliegenden dagegen der Abflug selbst berücksichtigt. Auch zwischen den meteorologischen Ergebnissen durch die Tagesmittel oder Summenwerte auf der einen Seite und den exakten mikroklimatischen Meßwerten auf der anderen Seite ist schwer auf-

25. Juli machen diese Feststellung völlig verständlich. Zur Zeit der hochsommerlichen Schwärmpflüge liegt die Temperatur an der Blattoberfläche an solchen Strahlungstagen eben nur in den Vormittags- und Abendstunden innerhalb des für Schwärmpflüge optimalen Bereichs von 23–30°C (Maximum bei 26°C), während über Mittag und Nachmittag die Grenze nach oben, frühmorgens und spätabends nach unten überschritten wird. Ebenso ist die optimale relative Luftfeuchtigkeit (40–80%, Maximum bei 60%) nur morgens und abends vorhanden, während sie tagsüber oft unterschritten wird. Zu groÙe Hitze (über 30°) und zu trockene Luft (unter 40% r. Lf.) hemmen den *Doralis*-Flug also ebenso wie zu niedrige Temperatur (unter 15° Lufttemperatur) und hohe relative Luftfeuchtigkeit.

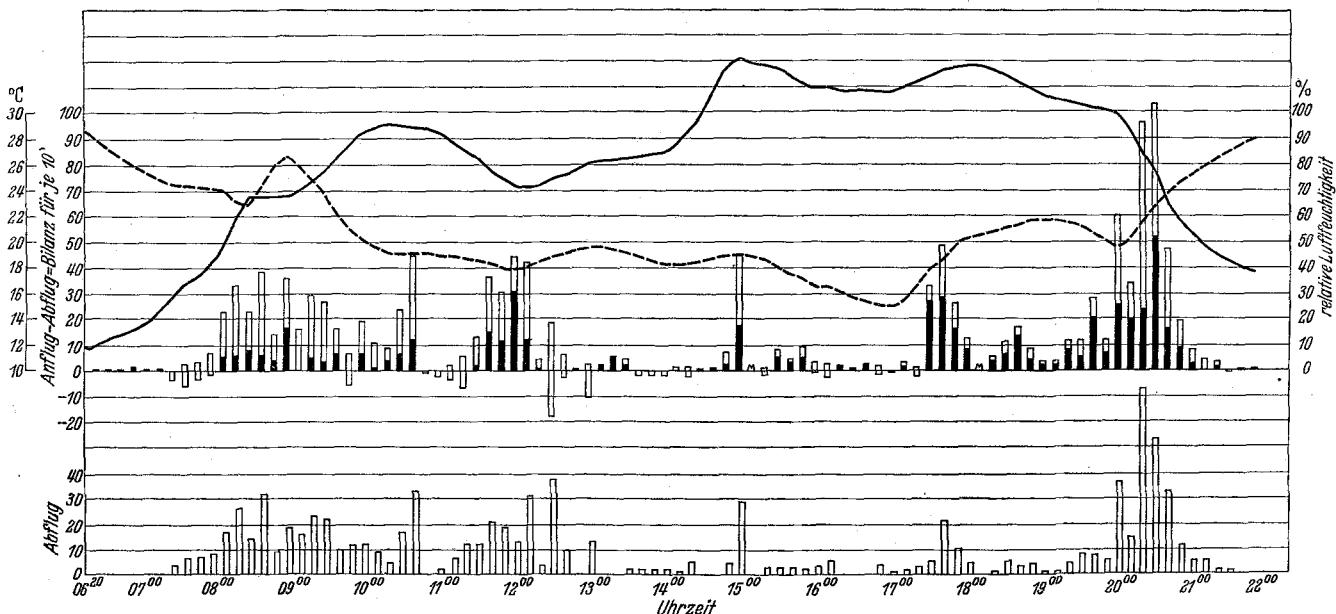


Abb. 3. Anzahl der Anflüge (obere Säulen), der Abflüge (untere Säulen) und der Bilanz beider (schwarze Säulen) auf zwei *Vicia faba*-Pflanzen innerhalb von 10-Minuten-Intervallen am 25. Juli 1949 im Vergleich mit dem Verlauf von Temperatur (solid line) und relativer Luftfeuchtigkeit (dashed line) an der Blattoberfläche (= Startfläche). Einzelheiten im Text.

den ersten Blick ein Zusammenhang zu finden. Zu dem beschriebenen Tagesgang am 25. Juli 1949 gehören die Tagesmittelwerte der Temperatur = 20,6°C und der relativen Luftfeuchtigkeit = 59% in der englischen Hütte. Suchen wir diese Werte in der Abb. 14, S. 17 im Teil I, so liegen diese Werte im Klimagramm dicht neben den höchsten Anflugzahlen, so daß die differenzierten mikroklimatischen Werte mit den im Teil I gefundenen Ergebnissen übereinstimmen. Bei einer Wiederholung der Untersuchungen wird es sicher möglich sein, diese Zusammenhänge noch näher zu beleuchten.

#### b) Allgemeine Ergebnisse und Beobachtungen.

In der Zeit vom 13. Juli bis 8. August wurden an Tagen mit reinem Strahlungswetter Schwärmpflüge nur frühmorgens, etwa 1 Stunde nach Sonnenaufgang für die Dauer von 1–2 Stunden, und abends von 1–2 Stunden vor Sonnenuntergang bis in die Dämmerung hinein regelmäßig festgestellt, während in den heißen Mittags- und Nachmittagsstunden von etwa 10 bis 18 Uhr keine Flüge beobachtet wurden. Die Ergebnisse der beschriebenen Messungen vom

Schwärmpflug wird um so ausgeprägter sein, je näher die Werte bei den erwähnten Maxima liegen, und er wird extreme Werte erreichen, wenn beide zeitlich zusammenfallen. So erklärt sich auch die häufige Beobachtung von Blattausschwärmen vor Gewittern einfach aus der Lage dieser Optimalbereiche. Die dabei oft plötzlich einsetzenden Böen verfrachten die in der Stille vor dem Sturm ausgeschwärmt Läusemassen dann häufig passiv in größere Höhe und auf weitere Entfernung. Auf solchen für die Blattläuse katastrophalen und anormalen Ereignissen beruhen zweifellos die meisten Angaben und Vorstellungen über die Reichweite von Blattlausflügen. Aus der Abhängigkeit von diesen Optimalbereichen sind auch alle Beobachtungen von Schwärmpflügen zu anderen Tageszeiten, an bedeckten Tagen oder nach Gewittern usw. verständlich, wo sich eben die morgendliche Flugzeit nach den Mittagsstunden hin verlagern oder ausdehnen, bzw. der Abendflug auch schon am Nachmittag einsetzen kann.

Ganz besonders auffallend war bei allen Beobachtungen die begrenzende Wirkung höherer Windgeschwindigkeiten. Da uns zunächst kein Anemometer von genügender Empfindlichkeit zur Verfügung stand,

mußten wir uns mit einem aus Draht zurecht gebogenen Galgen behelfen, wie er ähnlich von KNOLL (1926) verwendet wurde, an dem ein dünner Wollfaden hängt, dessen Richtung und Neigung ein relatives Maß für die gerade herrschende schwache Luftbewegung darstellt (Abb. 4). Die Ausschläge konnten nachträglich mit einem Anemometer der Fa. ROSEMÜLLER, Dresden, geeicht werden und sind der Abb. 4 zu entnehmen. Regelmäßiger, anhaltender Schwärmsflug wurde nur bis zu Windgeschwindigkeit von 0,6 m/sec (+ 2 km/h) festgestellt. Darüber hinaus ließ er sofort stark nach, so daß die Grenze etwa bei 3 km/h liegen dürfte; denn bei Geschwindigkeiten von 1 m/sec

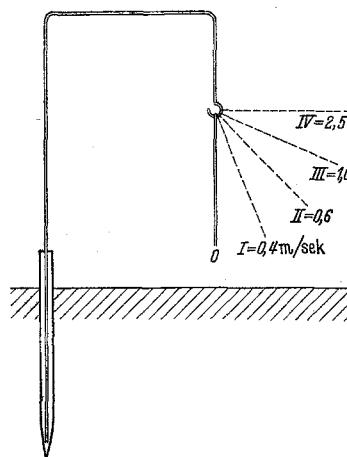


Abb. 4. Behelfsmäßige Einrichtung zur Feststellung der Richtung und Stärke sehr schwacher Luftströmungen. Der Ausschlag des Wollfächchens entspricht etwa den an gegebenen Windgeschwindigkeiten.

gkeiten von 1 m/sec (= 4 km/h) fanden Abflüge höchstens noch vereinzelt in windstilleren Augenblicken statt, wie sie im Freien bei so schwachen Luftströmungen häufig auftreten. Bei Windgeschwindigkeiten von 2,5 m/sec waren auch keine Startversuche mehr zu beobachten und stets alle Blattläuse auf den Blattunterseiten und an anderen geschützten Stellen verschwunden. In Werten der BEAUFORT-Skala ausgedrückt kann man also sagen, daß der aktive

Schwärmsflug und wohl der Flug von *Doralis fabae* ganz allgemein höchstens noch bei Windstärke 1 stattfindet, während bei höheren Windstärken die Läuse nicht mehr starten und bereits im Fluge befindliche nur passiv mitgeführt werden können.

In den morgendlichen und abendlichen Schwärmezeiten waren durchschnittliche Anflugzahlen von 1—12 Läusen pro Minute je Pflanze nicht selten, in einzelnen Minuten konnten sie auf 20 und bis über 30 ansteigen. Die Abflüge erreichten im Durchschnitt nur um die Hälfte oder ein Drittel geringere Werte.

Über die Dauer der verschiedenen Anflugwellen und ihre Intensität gibt am besten Abb. 3 ein anschauliches Bild, indem die durchschnittlichen An- und Abflüge nach Häufigkeit pro Minute für Perioden von je 10 Minuten zusammengefaßt dargestellt sind, da die genaue, minutenweise Darstellung aus räumlichen Gründen hier nicht wiedergegeben werden kann. Aus dieser Abbildung geht zugleich hervor, in welchem Verhältnis der Abflug zum Zuflug steht. Mit Ausnahme der ersten 20—30 Minuten zu Beginn der Flugtätigkeit am frühen Morgen, wo die Abflüge natürlich zunächst überwiegen, übertrifft der Zuflug die Anzahl der Abflüge pro Zeiteinheit fast immer, so daß sich, auf längere Zeiträume gesehen, stets eine positive Bilanz (schwarze Säulen) ergibt, mit anderen Worten der Besatz also allmählich zunimmt, indem, wenigstens auf derart frischen, kaum geschädigten Pflanzen, ein Teil der zugeflogenen Läuse für längere Zeit sitzen bleibt. Von den 83 Perioden, in denen am 25. Juli überhaupt geflogen wurde, ergaben 57 eine positive, 26 eine negative Bilanz, (s. Abb. 3).

In den 49 positiven Perioden, wo weder der Zu- noch der Abflug null betrug, war der Abflug im Durchschnitt knapp halb so intensiv (48,1%) wie der Zuflug, womit nichts über das Verhalten der Abgeflogenen ausgesagt ist, die nicht alle mit den zu gleicher Zeit Abgeflogenen identisch zu sein brauchen. Es fällt aber auf, daß am Abend die negativen Bilanzen fast fehlen und auch der Prozentsatz der Abgeflogenen, bezogen auf den Anflug, geringer ist (60% am Vormittag gegenüber 46% am Abend).

Am besten dürfte das Verhältnis der Zu- und Abflüge wohl in der Tagesbilanz mit 2315 Zu- und 1573 Abflügen zum Ausdruck kommen. 742 Angeflogene (32%) sind also vor Einbruch der Abendkühle nicht mehr abgeflogen und übernachteten auf den Kontrollpflanzen. Tatsächlich wurden am Morgen des 26. vor Erreichen der Abflugschwelle insgesamt 904 Geflügelte von den Pflanzen gesammelt. Die Differenz wird ausgeglichen durch die auf 250 geschätzte Zahl von Geflügelten, die bereits am 24. abends um 20,00 DSZ auf den beiden Pflanzen saßen, jedoch nicht genauer gezählt werden konnten, weil nach Abschluß der Schwärmsflüge die Dämmerung schon zu weit fortgeschritten war und am 25. morgens die Verhältnisse ungestört bleiben sollten.

Aus der Tatsache, daß die Anflüge in der Zeit-einheit meist die Abflüge an Zahl übertreffen, geht schon hervor, daß ein Teil der Angeflogenen mindestens eine gewisse Zeit auf den Pflanzen verweilt. Anders wäre es auch nicht erklärlich, daß die täglich kontrollierten Pflanzen jeden Morgen erneut einen Besatz aufwiesen, wie er aus den Zahlen der Anflug-beobachtungen (s. Abb. 7 u. 8 in Teil I) auch für die Zeit der Schwärmsflüge (Ende Juli) abzulesen ist. Auch haben wir schon gesehen, daß in der abendlichen Schwärmpphase der Zuflug stärker überwiegt und viele Läuse auf den Pflanzen zur Ruhe kommen, während am Morgen der Abflug zunächst früher einsetzt als der Zuflug. Nach einem Abend mit starkem Schwärmsflug (13. Juli) wurden derart übernachtende *Doralis fabae* in mehr oder weniger großer Anzahl auf vielen anderen Gartengewächsen der Umgebung ruhend beobachtet, die sonst als Nährpflanzen keine Rolle spielen: so auf Kohl, Gurken, Verbenen.

Um die Verweildauer der Läuse am Tage genauer zu erfassen, wurden oft einzelne genauer verfolgt und dabei immer wieder festgestellt, daß nur sehr wenige der Angeflogenen für die Dauer auf der Pflanze zur Ruhe kommen. Bei einer Beobachtungsreihe am 8. August wurden zwischen 08,10 u. 10,30 DSZ insgesamt 21 anfliegende Läuse genau verfolgt. Von diesen flogen

2 nach einer halben Minute.

### 3 „einer Minute

5 „ zwei Minuten,

I „ drei „ ,

I , , vier , ,

2 „ fünf „ „

I „ sechs „ ,  
- sieben „ ,

I „ sieben „ „ ,  
3 zehn

2 „ zemli „ ,  
1 „ elf

I „ fünfzehn „ ,

I „ sechzig „

Die Hälfte verweilte also nicht länger als 3 Minuten, die seßhafteste blieb auch nur eine Stunde. Zwar

dürfen diese verhältnismäßig geringen Zahlen noch nicht verallgemeinert werden, doch spiegeln sie ungefähr die Unruhe wieder, die unter den „Fliegen“ herrscht.

Wahrscheinlich nehmen die Läuse in diesen kurzen Flugpausen keine Nahrung auf. Nur ganz selten konnten wir eine neuangekommene tagsüber länger saugend beobachten. Noch weit weniger kommt es zum Absetzen von Junglarven. Die über Nacht oder bei schlechtem Wetter meist dicht gedrängt zu hunderten am Gipfel der Pflanze sitzenden Geflügelten entziehen dagegen den Pflanzen erhebliche Mengen Saft. Die kleinen Versuchspflanzen, die meist nicht mehr als 4 oder 5 Blattpaare entfaltet hatten, waren dieser Beanspruchung meist nur wenige Tage gewachsen, obwohl die Läuse jeden Morgen erneut abgelesen wurden. Andernfalls waren sie schon nach wenigen Tagen so geschädigt, durch Kräuselung der Blätter und Wuchsstauung so deformiert, daß sie kaum noch anziehend auf die Läuse wirkten.

In dieser Zeit wurden noch viel weniger Junglarven abgesetzt als bisher schon. Auf einer mit Läusen besetzten Pflanze saßen die wenigen Junglarven absetzenden Geflügelten fast stets auf den Blattunterseiten und waren daran auch schon zu erkennen, wenn sie noch keine Junglarven geboren hatten, während die Schwärmsfliegen den Gipfel und die jüngsten Blätter bevorzugten. Sobald morgens die Abflugtemperatur überschritten war, löste sich eine nach der anderen aus diesem Haufen und flog davon, so daß nach einer Weile ( $\frac{1}{2}$ —1 Std.) dann nur diejenigen zurückblieben, die schon Junge bei sich hatten oder in Kürze abzusetzen begannen. So sind zu dieser Zeit auf den Pflanzen zwei Typen von Geflügelten zu unterscheiden: zahlreiche, unruhige, nur kurzfristig anwesende, ständig wechselnde „Schwärmsfliegen“ neben wenigen seßhafteren Jungfern, die Junge gebären. Möglicherweise gehören beide nur verschiedenen Entwicklungsphasen an, die von allen durchlaufen werden (s. MOERICKE 1941). Auffällig war, besonders nach Schlechtwettertagen, der hohe Prozentsatz von Toten, der unter den Tieren der ruhenden Schwärmtaube aber auch unter denen, die Junglarven produziert hatten, festzustellen war. Auch die Junglarven zeigten sehr herabgesetzte Vitalität und gingen zu einem hohen Prozentsatz zugrunde.

Bei der Häufung von Ab- und Anflügen in so kurzen Zeiträumen und auf diese relativ jungen und daher leicht zu übersehenden Versuchspflanzen war es auch möglich, Einzelheiten über den Verlauf insbesondere des Anfluges zu beobachten, wenn man dazu — am besten ausgestreckt am Boden liegend — die Augen in Höhe der Pflanze brachte. Es wurde bereits erwähnt, daß die Flüge nur bei sehr geringer Luftbewegung stattfinden. Dabei war nun bald festzustellen, daß sie stets gegen den Wind, gegen die herrschende Luftströmung erfolgen. Stets steuern die anfliegenden Läuse die Pflanze aus der der herrschenden Windrichtung entgegengesetzten Richtung an. An heiteren Strahlungswettertagen, an denen die Richtung der bodennahen Luftströmung oft stark pendelt, war eindrucksvoll zu beobachten, wie die zarte Wolke der unablässig ab- und zufliegenden Läuse einer Rauchfahne vergleichbar mit der sich ändernden Windrichtung hinter der Beobachtungspflanze herumwanderte. Auch ohne den Ausschlag

des Wollfadens an unserem Windgalgen zu verfolgen, war es so jeder Zeit möglich, die Richtung der herrschenden Luftströmung an der lebendigen Windfahne der schwärmenden Läuse abzulesen. Diese Windfahne besteht freilich nicht immer aus den gleichen Tieren; denn die abfliegenden geraten meist in den Bereich benachbarter Pflanzen. Auch lockert sich in zunehmender Entfernung diese Schwärmlwolke mehr und mehr und die einzelnen Tiere verlieren sich dann oft in benachbarte Schwärme.

Wie eine solche Schwärmlwolke überhaupt zustande kommt, wird sofort klar, wenn man sich bemüht, einzelne der anfliegenden Tiere längere Zeit zu verfolgen. Selten nämlich sieht man sie zielstrebig auf die Pflanze zufliegen. Vielmehr kurven sie, anfangs, d. h. in der Entfernung, noch in weiten Bögen und Schleifen heran, deren Amplitude sich um so mehr verengt, je weiter sie sich ihrem Ziele nähern. So kommt es, daß der Gesamtflugraum vieler derart anfliegender Läuse etwa einem Trichter ähnelt, dessen Spitze bei der Pflanze liegt und dessen Achse, mit dem Winde fliegend, flach ansteigt. Selbstverständlich sind diese Pendelflüge im einzelnen keine Idealkurven und die Anflugbahnen der einzelnen Läuse entsprechen nur im Durchschnitt diesem Bild.

Aus diesem Verhalten beim Ansteuern der Wirtspflanze geht schon mit großer Wahrscheinlichkeit hervor, daß sich die Läuse dabei offenbar nicht optisch, sondern mit Hilfe ihrer Geruchssinnorgane und eines von der Wirtspflanze ausgehenden Duftstoffes orientieren, der ihnen von der Luftströmung entgegengetragen wird. Der Windfahne schwärmender Läuse entspricht also zweifellos eine Duftfahne hinter jeder Pflanze, deren nach außen abnehmendes Konzentrationsgefälle ihnen eine chemophobotaktische Orientierung erlaubt. Auf Versuche, die diese Beobachtung vollauf bestätigen, kann hier nicht näher eingegangen werden, da sie noch nicht völlig abgeschlossen sind. Doch unterstützen viele Einzelbeobachtungen die vorgetragene Deutung, so etwa, wenn gelegentlich immer wieder vereinzelte anfliegende Läuse beobachtet wurden, die ihr Ziel verfehlten, weil sie beim Hin- und Herpendeln seitlich zu weit aus dem Dufttrichter der Pflanze herausgeraten waren. Niemals wurden Anflüge mit dem Winde nachgewiesen. Schießt eine Laus gegen den Wind über das Ziel hinaus, so findet sie in der Folge nicht mehr zu dieser Pflanze zurück, es sei denn, sie gerät zurückkurvend wieder in den Duftstrom hinter die Pflanze.

Die Blattläuse vermögen offenbar ihren Flug überhaupt nicht sehr genau zu steuern. Besonders beim Landen auf der Pflanze, vornehmlich auf den Blattoberseiten, gewinnt man den Eindruck, daß sie die Geschwindigkeit nur wenig regulieren können. Über dem Ziel angekommen, lassen sie sich förmlich herabstürzen oder prallen mit unverminderter Geschwindigkeit auf. Offenbar wirkt hierbei dann ein optischer Reiz mit. So kommen dann häufig Fehllandungen am Boden neben der Pflanze zustande. Derart Fehlgelandete pflegen alsbald unter lebhaftem Fühlerspiel zu Fuße der Pflanze zuzustreben. Einzelne starten auch erneut. Auch der Anmarsch zu Fuße erfolgt, wie alle Beobachtungen zeigten, stets gegen die Luftströmung. So wurden mehrfach Anmärsche aus 10, 20 und bis zu 25 cm Entfernung beobachtet, wenn die Landestelle günstig, d. h. unter dem Winde lag.

Da die Tiere auch am Boden sich stets in Richtung gegen die Luftströmung vorwärtsbewegen, verfehlten natürlich regelmäßig alle die ihr Ziel, deren Landungsplatz in bezug auf die Duftfahne der Pflanze zu weit seitlich heraus oder gar vor der Pflanze gelegen war. Nur in der allernächsten Umgebung scheint auch eine gewisse optische Orientierung stattzufinden, doch ist das noch näher zu prüfen, da in Bodennähe bei nicht sehr starker Luftbewegung der Duft nach allen Seiten wirken mag.

Direkte Landungen erfolgen fast ausschließlich auf den Oberseiten der Blätter, seltener am Trieb. Die zu Fuße Ankommenden streben am Stengel meist lebhaft nach oben. Die meisten fliegen, wie bereits geschildert, bald wieder ab und nur diejenigen, die länger verweilen wollen, verschwinden auf den Blattunterseiten oder an anderen schattigen Stellen. Die Abflüge erfolgen fast ausnahmslos von der Oberseite der Blätter ganz in der gleichen Weise wie im Frühjahr auf den *Evonymus*-Büschen. Nur die langwierigen Startvorbereitungen fallen bei höheren Temperaturen weg oder sind zeitlich so stark zusammen gedrängt, daß z. B. das Flügellüften oft nur andeutungsweise zu sehen ist. Nur am frühen Morgen, wenn die Temperaturen die Abflugschwelle nach oben noch wenig überschritten haben, verzögert sich der Start durch die oben geschilderten Vorbereitungen; ebenso natürlich bei kühllem Wetter oder bei einsetzendem Wind. Dann suchen alle, die zuletzt noch Eingetroffenen ebenso wie die Startlustigen auf den Blattunterseiten und am Trieb Schutz und kommen erst wieder nach oben, wenn Wetterbesserung Abflüge gestattet.

Es wurde bereits angedeutet, daß sich der Zuflug, wenigstens bei den Versuchspflanzen, die alle höchstens 25 cm hoch waren, in einer Höhe von 10—30—50 cm abspielt. Auch dort, wo keine Pflanzen stehen, sieht man die Masse der Fliegenden in einer Schicht zwischen 10 und 50 cm über dem Boden fliegen. Zu extremen Schwärmezeiten fliegt aber auch ein großer Teil in 1—2 m Höhe und wir sahen dann auch noch in Höhen, die wir auf 10 m schätzten, Blattläuse fliegen. Vermutlich verlagert sich an solchen Tagen der Optimalbereich von Temperatur und Luftfeuchtigkeit von der überhitzten Bodenoberfläche etwas nach oben, so daß der Flug dann nicht mehr so dicht über dem Boden sondern in mehr oder weniger hoch darüber liegenden Schichten stattfindet.

Um diese Verhältnisse etwas exakter zu fassen, wurden ab 2. August eingetopfte Bohnen auf kleinen Tischen in 40, 80 und 160 cm Höhe aufgestellt und täglich mehrmals kontrolliert. Bis zum 11. August abends wurden dabei insgesamt an der Kontrollpflanze am Boden 119, an der Pflanze in 40 cm Höhe 99, in 80 cm Höhe 86 und in 160 cm Höhe 20 Angeflugene abgelesen. Der Anflug — hier natürlich nur als Bilanz gefaßt — nimmt also mit zunehmender Höhe über dem Boden anfangs langsam, dann aber rascher ab und beträgt in 160 cm Höhe nur noch  $\frac{1}{6}$  des am Boden festgestellten Wertes. Zwar kann auch diese Serie nur als erste Stichprobe gewertet werden, die vor allem auch zu anderen Jahreszeiten zu wiederholen ist, doch zeigt sie jedenfalls, daß in über 1 m Höhe der *Doralis fabae*-Flug im August bedeutend geringer ist als in Bodennähe.

Es ist nun zu prüfen, welche Ursachen diesen hier als Schwärmen bezeichneten Massenflügen zugrunde liegen und welche Bedeutung sie für den Massenwechsel haben.

Eine erste Voraussetzung bildet die Entstehung so gewaltiger Mengen geflügelter Jungfern, die zweifellos durch den Nahrungsmangel bedingt ist, der sich im Hochsommer vor allem dann verschärft herausbildet, wenn durch anhaltende Trockenheit die Menge der Nährpflanzen zu reifen bzw. zu welken beginnt, so daß sich in den bis dahin zunehmend herangewachsenen Sommerkolonien überwiegend Geflügelte entwickeln. Der Anflugdruck auf die einzelne nicht oder nur schwach befallene Pflanze wird dann weiterhin dadurch stark erhöht, daß diese Unmengen Geflügelter nun vergeblich nach neuen Wirten suchen, die in der Feldmark meist nur noch in verschwindend geringem Umfange zu finden sind.

Wie erklärt sich aber nun die Unrast, die die Angeflugenen selbst nach dem Auffinden einer neuen Wirtspflanze immer wieder zum Abfliegen treibt. Zwar bleiben, wie wir schon oben sahen, auch im Frühjahr die Fliegen nicht für die Dauer auf der ersten Wirtspflanze, aber sie verweilen doch wenigstens meist so lange, bis sie einige Junglarven abgesetzt haben. Die Anzahl der jetzt abgesetzten Junglarven entspricht jedoch bei weitem nicht der Zahl der angeflugenen Läuse, und es konnte ja auch direkt beobachtet werden, daß die Mehrzahl der Läuse schon innerhalb weniger Minuten wieder abflog. Nun ist vielleicht ein großer Teil der Schwärmläuse gar nicht fähig, Junge abzusetzen, entweder infolge Alterssterilität oder weil die Ernährung auf den Sommerwirten schon so kümmerlich war, daß sie von vornherein dazu nicht befähigt sind, oder weil sie mit der Dauer des Schwärms immer schwächer werden. Die zahlreichen Toten unter den übernachtenden Schwärmläusen weisen ja darauf hin. Wahrscheinlich erfahren alle diese Ursachen durch die hohen Temperaturen im Verlauf der ersten Hochsommerperiode eine besondere Beschleunigung. Darüber hinaus liegt es nahe, diesen hohen Temperaturen selbst eine erhebliche Wirkung mindestens als Auslöser der Schwärmlust zuzuschreiben, wenn man bedenkt, daß das Verhalten von Insekten ganz allgemein bei steigender Temperatur schließlich zu einer sich steigernden Agilität führt. In der Tat zeigen ja unsere Meßreihen vom 25. Juli, daß jenseits der normalen Flugtemperaturschwelle im Bereich von 23—30° C die Flugstimmung von *Doralis fabae* erheblich gesteigert ist und daß das Gleiche von der relativen Luftfeuchtigkeit zwischen 40 und 90% gilt.

Welche Bedeutung diese Schwärmlust im Rahmen des Gesamtlebenslaufs hat, ist schwer zu beurteilen. Vielleicht ist sie letzten Endes ein Mittel, das wenigstens einzelne Individuen zu den Spätsommerwirten in kühtere und schattigere Biotope führt. Denn nur an diesen Orten, die infolge ihrer topographischen Lage auch im Hochsommer meist außerhalb des Bereichs der optimalen Schwärmtemperaturen liegen, werden die Geflügelten zur Ruhe kommen können. In der freien Feldmark sind Koloniegründungen selbst an noch vorhandenen Wirten zum baldigen Aussterben verurteilt und werden durch die gesteigerte Fluglust bei den hier herrschenden Temperaturverhältnissen verhindert. So werden die Läuse durch den bei

erhöhter Temperatur und optimaler Luftfeuchtigkeit ausgelösten Schwärmtrieb automatisch an die Stellen des Geländes geführt, wo jene nicht herrschen und eine Koloniegründung zur Weitererhaltung der Population während der frühherbstlichen Trockenheit allein auf die Dauer aussichtsreich ist. — Vielleicht können geeignete Versuche mit Kontrollpflanzen in schattigen und kühlen Lagen in Zukunft Beweise für diese Vorstellung liefern, wozu außerdem die Auffindung der natürlichen Spätsommer- und Herbstwirte dringend erforderlich erscheint.

Es ist nicht unwahrscheinlich, daß das Schwärmen auch an den besonders heißen Frühjahrs- und Frühsommertagen (Mai und Juni) die Höhe der Anflüge auf den Kontrollpflanzen beeinflußte, wenn Temperatur und Luftfeuchtigkeit in die dafür optimalen Bereiche kamen (siehe Teil I). Doch wird wegen der dann noch geringen Zahl der vorhandenen Geflügelten die Steigerung nicht wesentlich ins Gewicht fallen. Das geht schon daraus hervor, daß in der Zeit von der 2. Julidekade bis zum 10. August, in der mehr oder weniger häufig Schwärmlüge beobachtet werden konnten, nur zwischen dem 24. und 28. Juli, in der 2. Hochsommerperiode (Hundstage), extrem übernormale Anflugzahlen in Erscheinung traten (s. Teil I), die wahrscheinlich durch die Massenabwanderung von Geflügelten aus den normalen Feldbeständen des Beobachtungsgebietes ausgelöst oder verstärkt waren.

### Massenwechsel und Fluggewohnheiten der Blattläuse.

Unsere bisher vorliegenden Untersuchungen (s. auch Teil I) hatten zunächst nur das Ziel, die allgemeinen Grundlagen für die Untersuchung des vermuteten Wirtswahlvermögens der geflügelten *Doralis fabae*-Blattläuse zu schaffen. Vor allem galt es, die im Freien Entwicklung und Ausbreitung beherrschenden Vorgänge und Faktoren, von denen man bisher nur eine sehr allgemeine und grobe Vorstellung hatte, in möglichst allen Einzelheiten zu erfassen. Infolge der Witterungsbedingtheit eines überwiegenden Teilsderselben können viele unserer Beobachtungen erst durch mehrjährige Wiederholung allgemein gültigeren Wert gewinnen: so beispielsweise der Entwicklungsverlauf der Kolonien auf Winter- und Sommerwirten in Abhängigkeit von Initialbesatz und Witterung, die Bedeutung der Nebenwirte wie *Philadelphus coronarius* für den Massenwechsel im Frühjahr, die Rolle der Sekundärinfektion von Winterwirten, die Abhängigkeit der Besatzstärke von Entfernung und Lage der *Vicia faba*-Bestände von den Winterwirten, Verlauf und Zusammenbruch der Massenpopulationen im Hochsommer, sowie Einsatz, Tempo und Intensität der sexuellen Entwicklung auf den Winterwirten, vor allem im Hinblick auf eine Prognose von Massenvermehrungen.

Ein anderer Teil der gewonnenen Ergebnisse ist jedoch für die Biologie wirtswechselnder Aphiden, insbesondere ihren Massenwechsel und die dabei entscheidend wichtigen Fluggewohnheiten, von allgemeinerem Interesse und im Hinblick auf bereits vorliegende Angaben in der Literatur abzuwägen.

Eine wesentliche Voraussetzung für die Massenwanderung beim Wirtswchsel stellt die Produktion der Geflügelten dar. So weisen THOMAS und VEVAI darauf hin, daß in manchen Jahren infolge Mangel

an Geflügelten keine Massenflüge auftreten. Die Erzeugung von Geflügelten wird, wie aus den Angaben fast aller Autoren übereinstimmend hervorgeht, letzten Endes durch Unterbrechung der zur Existenz von Ungeflügelten notwendigen optimalen Ernährungsverhältnisse ausgelöst. Diese werden erstlich durch diejenigen Faktoren bestimmt, die Wuchsigkeit und Saftreichtum der Wirtspflanze beeinflussen (LINDEMANN), wie Wasserversorgung, Nährstoffgehalt des Bodens, Alter (SHANDS u. SIMPSON) und Gesundheitszustand, daneben aber auch durch die Größe der Initialpopulation und damit die Dichte des Besatzes (SHANDS u. SIMPSON), vor allem also die Übervölkerung (SCHAEFER, ACKERMAN). Alle bisher genannten Faktoren sind abhängig von Temperatur (SHULL, ACKERMAN, THOMAS u. VEVAI) und Licht (SHULL), die aber auch die Entwicklung der Läuse selbst beeinflussen. So wirken heißes und trockenes (DAVIES 1935) Wetter und abnehmende relative Luftfeuchtigkeit (THOMAS u. VEVAI) sowohl über die Verschlechterung des Gesundheitszustandes der Wirtspflanze wie auf die Entwicklung der Läuse selbst in Richtung der Erzeugung von Geflügelten.

Unsere Ergebnisse, besonders das Überwiegen der Geflügelten bereits in der ersten fundatrigenen Generation bei übermäßigem Ei- und Fundatrizenbesatz und ihr erst sehr verspätetes Auftreten auf den eifreien, nur mit vereinzelten Fundatrizen sekundär besetzten *Philadelphus*-Büschen, sowie auch alle Beobachtungen an den Sommerwirtspopulationen, insbesondere an reifenden wie auch schlecht wüchsigen jungen Pflanzen, bestätigen diese Feststellung (s. Teil I).

Der Flug der wirtswechselnden Blattläuse ist zwar sowohl als Massenerscheinung im Freien, besonders von DAVIES, THOMAS u. VEVAI, PROFFT, BÖRNER, meist an Hand von Leimfangflächenzahlen, als auch unter Zelten (DAVIDSON 1914) und in Laborversuchen (BROADBENT), schon mehrfach untersucht worden, doch wurde es bisher kaum unternommen, Start und Landung der einzelnen Läuse und womöglich ihren Flug unter Freilandbedingungen zu studieren. Das ist um so verwunderlicher, als gerade beim Flug die Verhältnisse im Labor besonders schwer auf die im Freien herrschenden übertragen werden können, und bei der Schwierigkeit, die fliegende Blattlaus zu verfolgen, Start- und Landbeobachtungen allein die Möglichkeit bieten, für den Flug entscheidende Faktoren ohne Störung der natürlichen Verhältnisse kennen zu lernen.

Vergleichbare Untersuchungen führte nur MOERICKE an *Myzodes persicae* durch, dessen Arbeit uns leider erst nach Abschluß der vorliegenden Studien zugänglich wurde. In vielen Einzelheiten, so hinsichtlich des Verhaltens vor dem Start und beim Abflug, haben wir bei *Doralis fabae* seine an *Myzodes* gewonnenen Feststellungen bestätigen können. Allerdings hat er den Einfluß der Witterungsfaktoren nicht genauer untersucht und kommt nur auf Grund allgemeiner Beobachtungen zu dem Schluß, daß die Witterung mit Ausnahme des Windes auf die Flugstimmung keinen Einfluß habe. Vielleicht wäre es klarer, eine Flugbereitschaft, die zweifellos vom Entwicklungszustand abhängig ist und bei der jungen „Fliege“ von einem gewissen Zeitpunkt nach der Häutung an einsetzt, zu unterscheiden von der Flugstimmung, die, wie unsere Befunde an *Doralis fabae*

zeigen, sehr entschieden von Witterungs faktoren, insbesondere Temperatur, Luftfeuchtigkeit und Windstärke beeinflußt wird.

Uns sind sonst nur die Untersuchungsreihen aus Geisenheim bekannt, die auf Anregung STELLWAAGS von WEGER mit mikroklimatischen Spezialinstrumenten durchgeführt worden sind, und von STELLWAAG mit dem Massenwechsel von *Polychrosis botrana* in Beziehung gesetzt werden konnten. Viele Untersuchungen anderer Insekten im Freiland können aber keine allgemeine Gültigkeit beanspruchen, da die benutzten Instrumente, z. B. bei der Temperaturmessung, nur Versuchskörpertemperaturen darstellen und so unmöglich auf andere Versuchsbedingungen übertragen werden können, wie schon MAEDE in seinen grundlegenden Untersuchungen feststellte. So war es möglich, wie schon oben beschrieben, daß KRAEMER sogar durch den Strahlungsfehler für den Abflug des großen Tannen-Borkenkäfers beim Beschatten und Besonnen einen verschiedenen Schwellenwert erhielt.

Über die zum Abflug notwendige Temperatur finden sich in der Literatur aus den oben erwähnten Gründen keine vergleichbaren Angaben; für *Doralis fabae* ermittelten wir dafür 17°C auf der Startfläche (— der Wert der Lufttemperatur lag an Strahlungstagen 2—3°C darunter —). Bei der Temperatur von 21°C stellte DAVIES 1936 für *Myzus persicae* gute Flugbedingungen unter Laborverhältnissen fest. BROADBENT gibt für *Myzus persicae* eine optimale Temperatur für die Flugtätigkeit bei 27°C an, während DAVIES 1935 auch noch gute Flugbedingungen zwischen 26—32°C beobachtet hat, und THOMAS u. VEVAI für 76 Aphiden-Arten die optimale Temperatur mit 24°C angeben, also Temperaturwerte, die etwa auch mit unserem Optimalbereich (23—30°C) beim Flug von *Doralis fabae* übereinstimmen. Dabei ist zu berücksichtigen, daß sich unsere Angaben nur auf Abflüge von *Doralis fabae* beziehen, die der genannten Autoren aber das Mittel aus Massenfängen verschiedener Arten darstellen. Es wäre interessant, ob sich unter Laborbedingungen für die Flugaktivität ein ähnlicher Optimalbereich nachweisen ließe.

Wesentlich scheint ferner die Feststellung, daß durch kühlere Witterung, ja schon durch die Kühle der Nächte, eine Stauung der Abflugfähigen an den Entstehungsorten und ein gehäufter Abflug bei Eintritt der Wiedererwärmung und in der Folge andererseits ein Mangel an Flugfähigen bewirkt wird, so daß außerhalb der Schwärmpphase selbst bei günstigen Bedingungen nicht immer Blattlausflug stattfinden muß. Auch fügt sich die experimentelle Feststellung BROADBENTS (1949), daß die jungen Geflügelten in den ersten Stunden bzw. Tagen nach der Häutung (bei *Myzus persicae* und *Brevicoryne brassicae*) flugwilliger sind als ältere, sehr gut unseren Beobachtungen ein. Die Luftfeuchtigkeit kann beim Flug von *Myzus persicae* nach BROADBENT zwischen 50 und 100% schwanken, und nur bei hohen Temperaturen (über 27°C) soll eine hohe Luftfeuchtigkeit hemmend wirken. Nach DAVIES (1936) beginnt der Flug ab 45% relativer Luftfeuchtigkeit. Bei Laboruntersuchungen war bei DAVIES (1935) zwischen 80 und 90% *Myzus persicae* noch flugfreudig.

Es ist charakteristisch, daß besonders fast alle englischen Beobachter die hemmende Wirkung hoher

relativer Luftfeuchtigkeit betonen, da dort ganze Landstriche nur ausnahmsweise geringere, für Massenflüge optimale relative Luftfeuchtigkeit aufweisen (DAVIES 1935), während diese in kontinentaleren Gebieten regelmäßiger auftritt, so daß hier allein von relativ hoher Luftfeuchtigkeit Massenflüge selten verhindert werden.

Die bisher angeführten teilweise sehr unterschiedlichen Ergebnisse beruhen wahrscheinlich vor allem auf den unter Laborbedingungen durchgeföhrten Experimenten und weiterhin auf den schwer vergleichbaren Angaben über die meteorologischen Elemente. Erst völlig exakte physikalische Vergleichsgrößen werden auch einen Vergleich der verschiedenen Untersuchungen erleichtern. Schließlich sind auch bei den verschiedenen Blattlausarten von einander abweichende Resultate zu erwarten.

Unser Grenzwert für die Windgeschwindigkeit (3 km/h), bei der die aktive Flugtätigkeit gerade schon unterbunden ist, deckt sich sehr genau mit dem Wert von THOMAS und VEVAI 1940, die 2 m/h (3,218 km/h) angeben, während die von DAVIES bei *Myzus persicae* im Windkanal ermittelten 3,75 m/h (= 6 km/h) für *Doralis fabae* viel zu hoch erscheinen.

Der noch vielfach verbreiteten Meinung, daß passive Windverfrachtung regelmäßig eine Hauptrolle bei der normalen, saisonalen Ausbreitung der Blattläuse spielt, können wir nicht beipflichten, vielmehr scheint uns die Ansicht DAVIES (1936), daß dem aktiven Flug (voluntary migrations) bei leichten Windströmungen eine weit größere Allgemeinbedeutung zukomme, den wirklichen Verhältnissen zu entsprechen, während hohe Windgeschwindigkeiten Flug und Ausbreitung eher verhindern und den häufigsten begrenzenden Faktor für den Blattlausflug darstellen. Dem entspricht auch unsere für *Doralis fabae* gültige Feststellung, daß die Ausbreitung im Frühjahr offensichtlich von der aktiven Flugleistung abhängt, da mit zunehmender Entfernung und Exposition der Bestände der Sommerwirte der Zuflug verspätet und in verminderter Maße einsetzt. Es wird gut sein, in Zukunft schärfer zwischen Ausbreitungsflügen der Fundatrigenien (im Frühjahr und Frühsommer) und den Schwärmlügen der Virginogenien (im Hochsommer) zu unterscheiden. Nur bei letzteren treten passive Verfrachtungen, z. B. bei gesteigerter Turbulenz vor Gewittern, häufiger auf, besonders weil dann infolge der oben erwähnten Ablösung der Hauptflugschicht die Blattläuse ohnehin in höhere Regionen geraten. Daß günstige Winde an sich flugauslösend wirken, wie WADLEY meint, scheint uns sehr zweifelhaft, da viel eher die sie begleitende Temperatur und relative Luftfeuchtigkeit diese Rolle spielen.

MOERICKE unterscheidet bei *Myzodes persicae* scharf zwischen den ersten „Schwärmlügen“, die von der Mutterpflanze über größere Entfernungen zu neuen Wirten führen, und den „Siedlungsflügen“, die später innerhalb des Bestandes nur über kürzere Strecken erfolgen und der Verteilung der Jungen dienen sollen. Sicher ist, daß auch bei *Doralis fabae* die jungen Geflügelten (virginogene, wie auch fundatrigene und auch die Gynoparen und ♂♂) zunächst in die Höhe und Weite fliegen und einen alles andere übertönen Flugtrieb aufweisen. Wie weit die Geflügelten nach dem Absetzen der ersten Jungen und eventueller weiterer Zwischenstationen fliegen, ist schwer zu

erfassen. Daß auch bei der an sich weniger mobilen *Doralis* mehrfacher Wechsel der Wirtspflanze die Regel ist, wurde im ersten Teil dargelegt, nur ist uns über die dabei zurückgelegten Entfernung nichts bekannt. Daß das Schwärmen, wie es im vorstehenden geschildert wurde (nicht identisch mit den Schwärmsflügen MOERICKE!), eine Intensivierung der Siedlungsflüge darstellt, möchten wir bezweifeln, sondern eher annehmen, daß es eine durch Nahrungsmangel und optimale Witterungsverhältnisse bedingte Reaktion aller Geflügelten ist (s. u.).

Der aktive Flug gegen die herrschende (schwache) Luftströmung, der von uns bei Ab- und Anflügen als Regel beobachtet wurde, ist allerdings von anderen Beobachtern bisher kaum festgestellt worden, wohl weil sie mit Ausnahme von MOERICKE alle mit Fangflächen arbeiteten, die zweifellos die natürlichen Verhältnisse nicht erfassen (worauf auch STEUDEL neuerdings hingewiesen hat), oder weil die im fast windstillen Bestand gestarteten Läuse vielfach außerhalb desselben in lebhaftere Luftströmungen geraten, in denen sie, zwar aktiv fliegend, d. h. lebhaft flügelschlagend passiv mitgeführt werden (s. MOERICKE 1941, S. 47).

Bereits BROADBENT betont, daß die einzelnen Arten im Sommer in verschiedenen Höhen fliegen, daß aber mit zunehmender Höhe der aktive Flug nachläßt, während im Schutz der Bestände auch bei höheren Windstärken aktive Flüge vorkommen, was auch unseren Beobachtungen sehr gut entspricht.

Die oft, unter anderem von GORHAM festgestellte Häufung der hochsommerlichen Massenflüge in den Abendstunden erklärt sich aus der dann relativ häufig eintretenden zeitlichen Überschneidung der Optimalbereiche für Temperatur und relative Luftfeuchtigkeit.

Über die Verweildauer der Geflügelten liegen bisher nur wenige Angaben vor (DAVIES 1932, MOERICKE 1941), die sich vorwiegend auf *Myzodes persicae* beziehen. Die Werte schwanken zwischen wenigen Stunden und mehreren Tagen, weil sie zweifellos unter sehr verschiedenen Umständen ermittelt wurden. Sowohl das Alter der Geflügelten, vielleicht auch der „Gebärzwang“, wie auch die Witterungsfaktoren beeinflussen die Aufenthaltsdauer ohne Zweifel sehr, so daß es notwendig erscheint, bei ihrer Prüfung diese Faktoren zu berücksichtigen. Jedenfalls glauben wir die kurzfristigen Aufenthalte, die wir während des Schwärms von *D. fabae* feststellen konnten, auch für diese Art nicht verallgemeinern zu dürfen, denn sie sind zweifellos von den optimalen meteorologischen Schwärmsbedingungen beeinflußt. Normalerweise verweilen die geflügelten *Doralis fabae* wohl ein bis wenige Tage auf dem zunächst angeflogenen Sommerwirt, wie diese Art im ganzen träger und weniger fluglustig erscheint als z. B. *Myzodes persicae*.

Auch über die Art der Orientierung der Blattläuse beim Fluge wird bisher meist nur die Vermutung ausgesprochen (DAVIDSON, WEBER), daß „die Geruchssinnesorgane wahrscheinlich bei der Auffindung der neuen Wirtspflanzen eine erhebliche Rolle spielen“. Die mehrfach, zuletzt von DAVIES festgestellte Tatsache, daß isoliert wachsende Pflanzen auch aus größerer Entfernung ( $\frac{1}{4}$  mile) gefunden werden, ist bei der Häufigkeit der Läuse nicht unbedingt als Beweis dafür anzusehen. Auch Versuche in Schalen (HOFFERBERT

u. ORTH), in denen naturgemäß durch Konvektion die Verhältnisse sehr schnell entstellt werden, sind nicht ohne weiteres auf das Verhalten im Freiland übertragbar. Daß eine optische Orientierung im Fluge stattfinde, wird selbst von MOERICKE in Frage gestellt, der neuerdings die Bedeutung der Farbe für die Einstichreaktion bei *Myzodes persicae* nachweisen konnte. So ergeben unsere Beobachtungen über das Verhalten der *Doralis fabae* beim Anflug im Freien einen ersten Hinweis auf die chemophobotaktische Orientierung, die wie erwähnt durch noch laufende Untersuchungen unterbaut wird.

MOERICKE vermutet dagegen auf Grund seiner Ergebnisse, daß die Wirtswahl (wenigstens bei *Myzodes*) im Wesentlichen durch eine Geschmacksprobe getroffen wird (kurzes „Kosten“ der angeflogenen Läuse auf der Blattoberseite), während der Anflug wahllos auf alle hellen Flächen erfolge. Unsere Anflugbeobachtungen während des Schwärms sprechen zumindesten für *D. fabae* gegen eine solche Überbewertung des Probesaugens, das auch bei *D. fabae* zu beobachten ist. In einem demnächst zu veröffentlichten dritten Teil unserer Untersuchungen, der sich ausführlich mit dem unterschiedlichen Anflug auf Rastatter und Schlanstedter Pferdebohnen und dem Wirtswahlproblem im allgemeinen zu beschäftigen hat, wird darüber hinaus gezeigt werden, daß das Verhältnis der An- und Abflüge (Bilanz) auf beiden Sorten fast gleich ist, während der Anflug selbst auf der Rastatter bedeutend geringer ist, d. h. also die Wahl während des Anfluges (auf Grund eines Duftprinzips) getroffen wird und die Geschmacksprobe höchstens von untergeordneter Bedeutung für die Wirtswahl sein kann. Daß vielfach vereinzelte Geflügelte auf nicht als Brutpflanzen dienenden Pflanzen angetroffen werden, spricht nicht mehr gegen das Geruchswahlvermögen wie gegen eine Geschmackswahl. Es muß stattdessen vielmehr wohl angenommen werden, daß ein Teil der Geflügelten eben bis zu einer gewissen Erschöpfung noch keinen geeigneten Wirt finden wird und dann schließlich vorübergehend auch auf an sich nicht zusagenden zur Ruhe kommt.

Die Bedeutung der hochsommerlichen Schwärmsflüge, die zwar aktive Flüge sind, aber zwangsläufig durch besondere Kombinationen und Lage der Witterungsfaktoren ausgelöst werden, liegt wahrscheinlich weniger in der Ausbreitung als solcher, wie man wohl allgemein annimmt, als in der Erreichung von Biotopen, die ein Weiterbestehen der Populationen in den trockenen Spätsommer- und Herbstmonaten gestatten. Ein ähnlicher Zwang, die vertrocknende Feldmark in dieser Zeit zu verlassen, besteht ja für sehr viele Schädlinge unserer Kulturpflanzen, wie u. a. für den Rapsglanzkäfer von MÜLLER 1941 nachgewiesen wurde.

So konnten durch unsere Untersuchungen einige wesentliche Voraussetzungen für das Wahlvermögen fliegender Blattläuse gegenüber verschiedenen resistenten Sorten von *Vicia faba* aufgeklärt werden. Wir sind der Meinung, daß durch planmäßige Beobachtung und eine vorsichtige, die natürlichen Verhältnisse nicht störende Versuchsanstellung im Freien sehr viele, bisher wenig beachtete oder als selbstverständlich vorausgesetzte, aber keineswegs geprüfte Zusammenhänge in der Blattlausbiologie erkannt und den Tatsachen entsprechende Ergebnisse erhalten werden.

können, die durch zwar exakte aber mehr oder weniger einseitige Laboruntersuchungen nicht zu erarbeiten sind.

### Zusammenfassung der Ergebnisse.

Im Rahmen von Massenwechselstudien an *Doralis fabae* Scop. in Quedlinburg 1949 wurden Verlauf und Ursachen des sommerlichen Schwärms besonders im Hinblick auf den Tagesgang der Witterungsfaktoren einer Analyse unterzogen, wobei sich im Wesentlichen folgendes ergab:

1. Zwischen 13. Juli und 8. August wurden besonders morgens und abends über jungen Pferdebohnenbeständen (*Vicia faba*) große Mengen lebhaft ab und zu fliegender Virginogenen beobachtet, deren Mehrzahl nur wenige Minuten auf den angeflogenen Pflanzen verweilte, ohne länger zu saugen oder Junglarven abzusetzen.

2. Zur Untersuchung der Ursachen des Schwärms und des Tagesgangs der An- und Abflüge wurden mit speziellen mikroklimatischen Meßinstrumenten Temperatur- und Luftfeuchtigkeitsbestimmungen in der Nähe von *Vicia faba*-Pflanzen durchgeführt, die ohne Strahlungsfehler waren.

3. An einem günstigen Strahlungstage wurde außer den schon vorher durchgeführten stichprobenartigen Messungen ein ganzer Tagesgang des mikroklimatischen Temperatur- und Luftfeuchtigkeitsverlaufes parallel zu den An- und Abflügen von *Doralis fabae* untersucht. Dabei ergaben sich eindeutige Optimalbereiche der Abflüge bei der Temperatur zwischen 23 und 30°C und einem Zentrum von 26°C und bei der relativen Luftfeuchtigkeit zwischen 40% und 80% mit einem Zentrum um 60%. Mit Hilfe dieser Optimalbereiche lassen sich die vor allem in den frühen Vormittagsstunden und Abendstunden an hochsommerlichen Strahlungstagen auffallenden, häufigen An- und Abflüge der Blattläuse leicht erklären. Nur wenn im Tagesgang diese optimalen Bedingungen wieder auftreten, z. B. vor einem Gewitter, setzt auch das Schwärmen wieder ein.

4. Die bisher ungeklärten doppelten Ergebnisse gewisser Versuche bei schwankenden Temperatur- und Feuchtigkeitsverhältnissen und bei konstanten Versuchsbedingungen konnte mit Hilfe der PRADHAMSchen Feststellungen erklärt werden. Danach tritt eine Beschleunigung der Abflugtätigkeit dann ein, wenn die schwankenden Temperaturen in den oben angegebenen Optimalbereich treten. Übersteigen die Schwankungsausschläge den Optimalbereich, so tritt eine Verzögerung ein, selbst wenn die mittlere Vergleichsgröße im Optimalbereich liegt.

5. Es konnte gezeigt werden, daß die Ergebnisse der täglichen Gesamt-An- und Abflüge (Bilanz), die in Teil I mit den großklimatischen Elementen in Beziehung gesetzt worden waren, mit den Ergebnissen, die sich bei der Untersuchung der Abflüge von *Doralis fabae* in Verbindung mit den mikroklimatischen Bedingungen ergeben, übereinstimmen.

6. Windgeschwindigkeiten von mehr als 3 km/h (= etwa 1 BEAUFORT) verhindern die Schwärmsflüge.

7. Durchschnittliche Anflugzahlen von ein bis 12 Läusen pro Minute und Pflanze waren nicht selten, konnten aber bis auf 30 ansteigen.

8. Die Anflüge überwogen — auf längere Zeitintervalle bezogen — die Abflüge um etwa 30%, insbesondere übernachteten zahlreiche Geflügelte (meist mehrere Hundert) auf den Pflanzen.

9. Nur wenige verweilen länger und noch weniger setzen Junglarven ab.

10. Die Anzahl der Toten unter den Übernachtenden ist groß und auch die Vitalität der Junglarven stark herabgesetzt.

11. Die Anflüge erfolgen stets gegen die Luftströmung. Unter optimalen Bedingungen bilden die ab- und zufliegenden Läuse auf der windabgewandten Seite der Pflanze eine lockere Schwarmwolke, die sich entsprechend der Windrichtung einstellt.

12. Im einzelnen erfolgt der Anflug in pendelnden Kurven mit abnehmender Amplitude, woraus auf eine

chemophobotaktische Orientierung im Duftstrom hinter der Pflanze geschlossen wird.

13. Nach Fehllandungen am Boden führt auch der Anmarsch nur im Duftstrom der Pflanzen zum Ziel.

14. Auch hier wird, nach unter Umständen sehr eiligen Startvorbereitungen, nur von der Oberseite der Blätter abgeflogen.

15. Der Flug spielt sich meist in geringer Höhe (unter einem Meter) vorwiegend in 10 bis 50 cm Höhe ab und die Intensität beträgt in 160 cm Höhe nur noch ein Sechstel, doch kann sich die Flugzone bei stark erwärmer Bodenoberfläche auch nach oben (bis etwa 10 m) versetzen.

16. Ursache und Bedeutung des Schwärms wird diskutiert und die Vorstellung entwickelt, daß die durch erhöhte Temperatur (Optimalbereich) bei geeigneter Luftfeuchtigkeit gesteigerte Flugstimulation die Läuse aus der trockenen und an saftigen Wirtspflanzen verarmten Feldflur vertreibt und zwangsläufig in kühle, schattige Biotope führt, weil nur hier geringere Temperaturen herrschen, die sie zur Ruhe kommen lassen, wo ja allein Aussicht auf einen gesicherten Fortbestand der Populationen besteht.

In einem abschließenden Kapitel werden die Ergebnisse (einschließlich des ersten Teils) mit den einschlägigen Angaben der vorliegenden Literatur verglichen und in wesentlichen Punkten zwar Übereinstimmung mit den anderen Orts, mit anderer Methodik und an anderen Arten erarbeiteten Daten festgestellt, jedoch der Wert planmäßiger, von empfindlichen Meßinstrumenten unterstützter Freilandbeobachtungen unterstrichen.

### Literatur.

1. \*ACKERMAN, L.: The physiological basis of wing production in the Grain Aphid. *J. exp. Zool.* **44**, 1 p. 1-61 (1926). — 2. BÖRNER, C.: Die erblichen Grundlagen von Befall und Nichtbefall der Pflanzen durch tierische Parasiten. *Nachrichtenbl. dtsch. Pflanzenschutzdienst N.F. 3*, (1949). — 3. \*BROADBENT, L.: *Aphis migration and the efficiency of the trapping method*. *Ann. appl. Biol.* **35**, 3 p. 379-394 (1948). — 4. \*BROADBENT, L.: Factors affecting the activity of alatae of the aphids *Myzus persicae* SULZ. and *Brevicoryne brassicae* L. *Ann. appl. Biol.* **36**, 1 p. 40-62 (1949). — 5. DAVIDSON, J.: The Host plants and habits of *Aphis rumicis* L. *Ann. appl. Biol.* **1**, (1914). — 6. DAVIDSON, J.: Biological studies of *Aphis rumicis* L. *Ann. appl. Biol.* **8**, 51-65 (1921). — 7. DAVIDSON, J.: Biological studies of *Aphis rumicis* L. *Sci. Proc. R. Dublin Soc.* **16**, 304-322 (1921). — 8. DAVIDSON, J.: Biological studies of *Aphis rumicis* L. *Ann. appl. Biol.* **9**, 135-145 (1922). — 9. DAVIDSON, J.: Biological studies of *Aphis rumicis* L. Factors affecting the infestation of *Vicia faba* with *Aphis rumicis*. *Ann. appl. Biol.* **12**, 472-507 (1925). — 10. DAVIDSON, J.: Biological studies of *Aphis rumicis* L. *Bull. Ent. Res.* **12**, 81-89 (1921). — 11. DAVIES, W. M.: Ecological studies on aphids infesting the potato crop. *Bull. entomol. Res.* **23**, 535-48 (1932). — 12. \*DAVIES, W. M.: Studies on aphids infesting the potato crop. III. Effect of variation in relative humidity on the flight of *Myzus persicae* SULZ. *Ann. appl. Biol.* **22**, 1, 106-115 (1935). — 13. \*DAVIES, W. M. u. T. WHITEHEAD: Studies on aphids infesting the potato crop. IV. Notes on the migration and condition of alate *Myzus persicae* SULZ. *Ann. appl. Biol.* **22**, 3, 549-556 (1935). — 14. \*DAVIES, W. M.: Studies on the aphids infesting the potato crop. V. Laboratory experiments on the effect of wind velocity on the flight of *Myzus persicae* SULZ. *Ann. appl. Biol.* **23**, 2, 401-408 (1936). — 15. \*DAVIES, W. M. u. T. WHITEHEAD: Studies on aphids infesting the potato crop. VI. *Aphis infestation of isolated plants*. *Ann. appl. Biol.* **25**, 1, 122-142 (1938). — 16. \*GORHAM, R. P.: *Aphis flights observed in New Brunswick, Canad. Ent.* **73**, 9, 157-158 (1941). — 17. HEINZE, K.: Die Viruskrankheiten der Rübe und ihre Übertragung durch Insekten. *Nachrichtenbl. dtsch. Pflanzenschutzdienst NF. 3*, 1-7

(1949). — 18. HOFFERBERT, W. u. H. ORTH: Der Einfluß von Düngung auf die Wanderung der Pfirsichblattlaus. *Kartoffelwirtschaft* 1, 79—80 (1948). — 19. KNOLL, F.: Insekten und Blumen. *Abh. Zool. Bot. Ges. Wien* 12, (1926). — 20. KOLLER, S.: Graphische Tafeln. Leipzig 1943. — 21. KRAEMER, G. D.: Der große Tannenborkenkäfer unter Berücksichtigung seiner Verwandten und die Brutdisposition. *Z. angew. Entomol.* 33, 3, 349—430 (1950). — 22. LINDEMANN, C.: Beitrag zur Ernährungsphysiologie der Blattläuse. *Z. vergl. Physiol.* 31, 112—133 (1948). — 23. MÄDE, A.: Ein Beitrag zur Frage: Wahre Lufttemperatur oder Körpertemperatur. *Biokl. Beibl.* 4, 35—36 (1937). — 24. MOERICKE, V.: Zur Lebensweise der Pfirsichlaus (*Myzodes persicae* SULZ.) auf der Kartoffel. *Inaugural-Dissertation*, Bonn 1941. — 25. MOERICKE, V.: Über das Farbensehen der Pfirsichblattlaus (*Myzodes persicae* SULZ.). *Z. f. Tierpsych.* 7, 265—74 (1950). — 26. MÜLLER, H. J.: Beiträge zur Biologie des Rapsglanzkäfers, *Meligethes aeneus* F. *Z. Pflanzenkrankheiten* 51, 385—435 (1941). — 27. \*PRADHAM, S.: Insect populations studies. II. Rate of insect-development under variable temperature of the field. *Proc. nat. Inst. Sci. India* 11, 2, 74—80 (1945). — 28. PROFFT, J.: Über Fluggewohnheiten der Blattläuse in Zusammenhang mit der Verbreitung der Kartoffelirosen. *Arb. physiol. angew. Entomol.* 6, 119—145 (1939). — 29. \*SCHAFFER, C. A.: Physiological conditions which produce wing development in the pea aphid. *J. agric. Res.* 57, 11, 825—841 (1938). — 30. SCHRÖDER, H. u. K. STOLL: Untersuchun-

gen über das Mikroklima in Ackerbohnenbeständen verschiedener Bestandsdichte und seinen Einfluß auf den Sporenaustritt von *Ascochyta pinodella* JONES. *Nachrichtenbl. dtsch. Pflanzenschutzdienst* 3, (1949). — 31. SEYBOLD, H.: Die physikalische Komponente der Transpiration. Berlin 1949. — 32. SHANDS, W. A. u. SIMPSON C. W.: The production of alate forms of *Myzus persicae* on *Brassica campestris* in the greenhouse. *J. agric. Res.* 77, 165—173 (1948). — 33. \*SHULL, A. F.: The effect of intensity and duration of light and of duration of darkness, partly modified by temperature, upon wing-production in aphids. *Arch. Entw. mech. Org.* 65, 825 bis 851 (1929). — 34. STELLWAAG, F.: Kritische Untersuchungen zur Analyse des Massenwechsels der Insekten. *Z. angew. Entomol.* 30, 501 ff. (1944). — 35. STEUDEL, W.: *Nachrichtenblatt für den Deutschen Pflanzenschutzdienst*, Stuttgart, Jahrg. 2, (1950). — 36. \*THOMAS, I. A. a. E. J. VEVAI: *Aphis* migration. An analysis of the results of five seasons' trapping in North Wales. *Ann. appl. Biol.* 27, 393—405 (1940). — 37. \*WADLEY, F. M.: Ecology of *Toxoptera graminum* especially, as to factors affecting importance in the northern U. S. *Ann. ent. Soc. Amer.* 24, (1931). — 38. WEBER, H.: *Aphidina*, in P. SCHULZE: *Biologie der Tiere Deutschlands*. Berlin 1936. — 39. WEGER, N.: Mikroklimatische Studien in Weinbergen. *Biokl. Beibl.* 6, 169—179 (1939). Die mit \* gekennzeichneten Arbeiten konnten wir nur in Referaten, zumeist des Review of Applied Entomology, kennen lernen.

(Aus dem Institut für Kulturpflanzenforschung der Deutschen Akademie der Wissenschaften zu Berlin, in Gatersleben.)

## Vergleichende Betrachtungen über die Entwicklung der Infloreszenz bei *Lycopersicum esculentum* MILL. und bei einer Röntgenmutante.

Von JOHANNES HELM.

Mit 5 Textabbildungen.

### I. Material und Problemstellung.

Nach einer im Frühjahr 1947 von STUBBE durchgeführten Röntgenbestrahlung (6000 r) der Samen von *Lycopersicum esculentum* MILL. var. *commune* BAILEY Sorte Lukullus waren Mutanten aufgetreten, die bei nahezu normalem Wuchs und normaler Färbung nur leicht deformierte Laubblätter aufwiesen, besonders aber dadurch sich auszeichneten, daß ihre Infloreszenzen von auffallender Größe und sehr reich verzweigt waren. Die sterilen, rudimentären „Einzelblüten“ waren zu kleinen Teilinfloreszenzen zusammengetreten, und die Gesamtinfloreszenz ähnelte im Habitus einer im Blühen begriffenen Infloreszenz des Blumenkohles (*Brassica oleracea* L. var. *botrytis* L. subvar. *cauliflora* DC.).

Abb. 1 vermittelt einen Eindruck von einer noch jüngeren Pflanze (aufgenommen 28. 7. 1950). Ältere Objekte zeigen derartig monströse Blütenstände in oft noch größerem Ausmaß und bis zu 5 übereinander neben kleineren Anlagen, die das fortwachsende Symподium bis zum Eintritt des Frostes entwickelt. Die Gegenüberstellung der Infloreszenz einer normalen Tomatenpflanze mit einer Infloreszenz dieser Röntgenmutante läßt den stark veränderten Bau deutlich hervortreten (Abb. 2).

Die Mutante erhielt den Namen „anantha“<sup>1</sup> und das Symbol (an).

1948 trat bei Aussaat von Samen, die an normal gestalteten Pflanzen der 1947er Samenbestrahlung gebildet worden waren, ohne daß eine weitere Röntgenbestrahlung erfolgte, erneut die Mutante anantha auf

<sup>1</sup> ἀνέννεις ohne, τὸ ἀνθός Blüte, Blume.



Abb. 1. Jüngere Pflanze der Mutante anantha der Tomatenart *Conine Red* mit mehreren in verschiedenem Entwicklungszustand befindlichen monströsen Infloreszenzen (phot. Arch. Inst.).