

Aus dem Forschungs-Institut für Rebenzüchtung Geilweilerhof

## Die Bedeutung von Umweltfaktoren im Entwicklungszyklus der Reblaus

(*Dactylosphaera vitifoliae* Shimer)

von

G. RILLING

In der Generationenfolge der Reblaus werden gewöhnlich zwei ungeflügelte, parthenogenetisch sich fortpflanzende Morphen unterschieden: die Gallicolen, welche an den Rebenblättern Beutelgallen erzeugen, und die radicolen Rebläuse, durch deren Saugtätigkeit an den Wurzeln keulenförmige Anschwellungen entstehen. Im Freiland erscheinen die ersten Blattgallen im späten Frühjahr. Mit dem Fortschreiten der Jahreszeit wandert eine zunehmende Anzahl von Jungläusen nach den Wurzeln ab, bis bei Beginn des herbstlichen Laubfalls nur noch wenig Gallenläuse zu finden sind (s. STELLWAAG 1928, BÖRNER † und HEINZE 1957, MAILLET 1957).

Verschiedene Mitteilungen über die starke Variabilität der Rückentuberkel, das auffälligste Kennzeichen der Radicolen, lassen indessen Zweifel daran

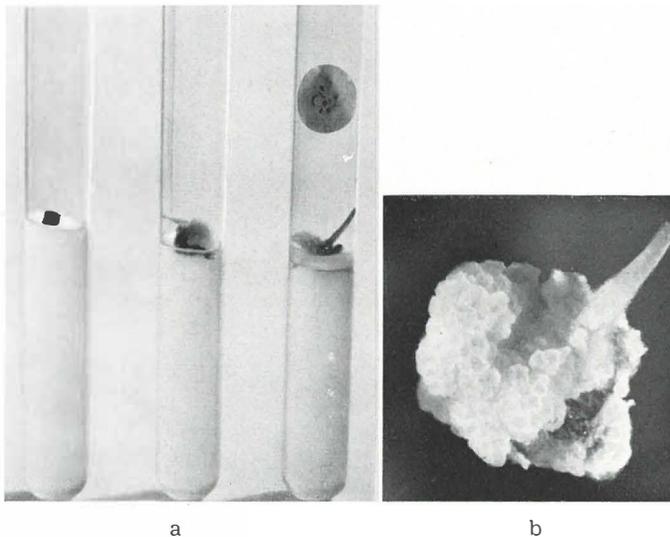


Abb. 1: a) Verschiedene Stadien von Gewebekulturen für die Aufzucht von Rebläusen. — Linkes Reagensglas: unentwickelter Sproßabschnitt. Mitte: voll ausgebildete Kultur. Rechts: Rundfilterchen mit Reblauseiern eingeführt, Kallus mit Paraffin umrandet, um die Rebläuse vom Nährboden fernzuhalten. b) Ausgewachsener Kallus mit Wurzel, stärker vergrößert

aufkommen, ob Wurzel- und Gallenläuse tatsächlich als zwei getrennte Formen zu werten sind (CORNU 1878, SCHNEIDER-ORELLI und LEUZINGER 1924, FJODOROW 1959). Unter diesen Umständen eignen sich die Marginaltuberkel selbstverständlich auch nicht als Kriterien zur Unterscheidung von Reblausrassen (vgl. dagegen BÖRNER 1922). Mit den vorliegenden Untersuchungen sollte nun experimentell geklärt werden, ob zwischen Radicolen und Gallicolen tatsächlich ein echter Unterschied besteht. Gleichzeitig sollte den Bedingungen, unter denen der eine oder andere Typus auftritt, nachgegangen werden.

### Versuchstechnik

Beim experimentellen Arbeiten mit Parasiten sind wegen der starken Bindungen an den Wirt oft keine eindeutigen Aussagen möglich. Auf der Suche nach einer Zuchtmethode, bei welcher die Reblaus so weit als irgend möglich aus ihrer natürlichen Umgebung herausgelöst ist, wurde in der Haltung von Rebläusen an Gewebekulturen von Reben ein geeignetes Verfahren gefunden (RILLING und RADLER 1960; Abb. 1-3). Die Reblaus ist zwar noch auf ein lebendes Substrat angewiesen, sie kann aber nunmehr im Reagensglas unter definierten Außenbedingungen aufgezogen werden; unkontrollierbare Schwankungen des Mikroklimas, die bei Topfpflanzen zwangsläufig auftreten, werden bei der neuen Methode vermieden. Die für die Aufzucht der Gewebekulturen erforderliche Sterilität läßt sich mit verhältnismäßig einfachen Mitteln erreichen. Inzwischen ist auch die Desinfektion der Reblauseier, die in die Kulturen eingeführt werden, gelungen (Sterilisieren mit 7%iger Chlorkalklösung, Nachwaschen mit sterilem Wasser in einer besonderen Vorrichtung), so daß die Reblauskulturen bis zur Erschöpfung des Nährmediums gezüchtet werden können.

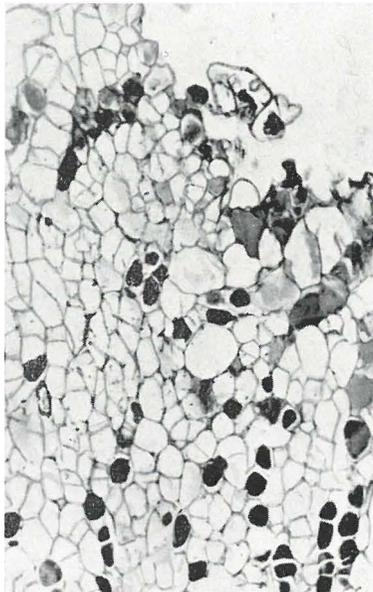


Abb. 2: Schnitt durch Gewebekultur mit daran saugender Reblauslarve

### Morphologische Befunde

Typische Wurzelläuse sind an den Tuberkeln ihres dorsalen Integuments, die in drei Paar Längsreihen angeordnet sind, leicht zu erkennen (spinale, pleurale und marginale Rückentuberkel; s. Abb. 4). Jeder Höcker ist mehr oder



Abb. 3: Ausschnitt aus einer Reblauskultur. Zelliger Aufbau des Sproßanschnittes deutlich zu erkennen. Die Rebläuse saugen nur am neu angelegten kallösen Gewebe

minder intensiv pigmentiert und trägt auf seiner Spitze ein Haar. Diese Haare sind — in derselben Gruppierung — auch bei den Gallenläusen vorhanden; jedoch stehen sie hier auf keiner Erhöhung, so daß die Rückenhaut der Gallicolen glatt erscheint (Abb. 6). Strukturunterschiede bestehen auch bei den Eiern: Typische Gallicoleneier haben eine glatte, fettig glänzende Schale, die Oberfläche der Radicoleneier ist granuliert und wirkt dadurch matt. Minutiösere Merkmale wie Proportion der Antennen, Beborstung der Tarsen, Stechborstenlänge sind nur messend zu erfassen und konnten wegen des Umfangs des anfallenden Materials nicht berücksichtigt werden.

Allein durch Veränderung der Aufzuchtbedingungen (s. u.) konnten aus Gallenlauseiern nicht nur typische Gallicole sondern auch Radicicole und sämtliche Übergänge zwischen den beiden Typen (Abb. 5) gezogen werden, wodurch die Beobachtungen der eingangs genannten Autoren bestätigt werden. Die Unterschiede zwischen Wurzel- und Gallenläusen können demnach nicht erblicher Natur sein. Typische Radicicole und Gallicole sind vielmehr nichts anderes als extreme Ausprägungen derselben Grundform und durch eine lückenlose Reihe von Zwischenstufen mit mehr oder weniger reduziertem Tu-

Abb. 4

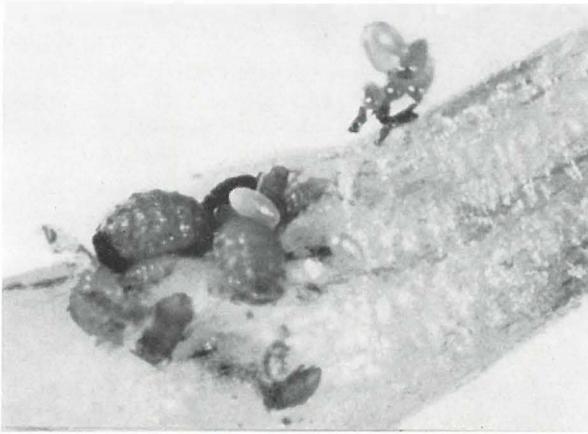
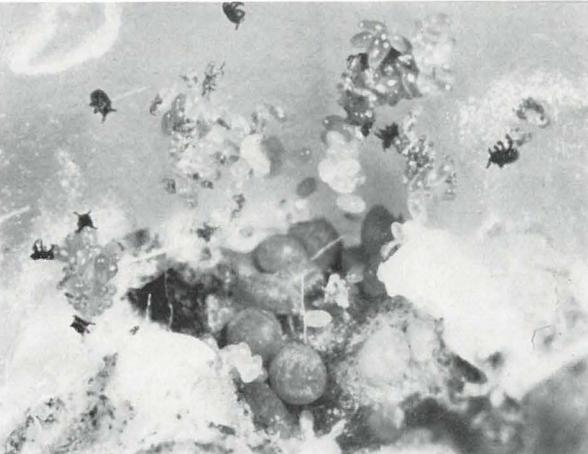


Abb. 5



Abb. 6



- Abb. 4: Wurzelläuse an kallusbürtiger Wurzel. Deutliche Rückentuberkel.  
Das größere Tier hat glatte Gallicoleneier gelegt
- Abb. 5: Intermediäre Rebläuse mit Gallenläuseiern. Die Altlaus in der Bildmitte  
besitzt nur am ersten Thoraxsegment vier Rückentuberkel
- Abb. 6: Glatte Gallenläuse mit Gallicoleneiern

berkelbestand verbunden. Die entsprechenden Übergänge sind auch bei den Eiern zu verzeichnen. Für die exakte Auswertung der Versuche wurden Rebläuse und Eier in eine der folgenden Kategorien eingeordnet:

*Radicolose Altläuse ( $R_5$ ):* Wenigstens die Tuberkel der Kopf- und Thoraxregion vollzählig vorhanden. Höhe und Pigmentierungsgrad der Höcker können schwanken.

*Intermediäre Altläuse ( $J_5$ ):* Cephal-thorakaler Tuberkelsatz mehr oder weniger lückenhaft; mindestens ein Tuberkel erhalten.

*Gallicole Altläuse ( $G_5$ ):* Keine Tuberkel vorhanden. Dorsales Integument erscheint annähernd glatt.

*Radicoleneier ( $R_0$ ):* Eischale wirkt durch Granulationen matt.

*Intermediäreier ( $J_0$ ):* Eischale mehr oder weniger stumpf glänzend, da entweder die gesamte Granulation aufgelockert ist oder neben dichter Granulation spiegelglatte Flächen vorkommen.

*Gallicoleneier ( $G_0$ ):* Eischale glänzt fettig. Die im übrigen glatte oder äußerst fein gekörnte Oberfläche ist grob gefeldert.

### Experimentelle Untersuchungen

Da sich das Zahlenverhältnis von Gallenläusen und Wurzelläusen im Lauf der Vegetationsperiode stetig verschiebt, lag die Vermutung nahe, daß Radicolose und Gallicole Saisonformen sein könnten, deren Auftreten entweder direkt oder auf dem Umweg über die Wirtspflanze durch klimatische Faktoren bestimmt würde. Es wurde deshalb geprüft, ob Licht und Temperatur den morphologischen Charakter der Reblaus beeinflussen können. Die mit Gallenläuseiern beschickten Gewebekulturen wurden zu diesem Zweck in Temperaturbereichen zwischen  $23^\circ$  und  $29^\circ$  C sowohl im Dauerdunkel wie bei Dauerbeleuchtung mit 16 W-Tageslicht-Leuchtstoffröhren gehalten. Als besonders günstig erwies sich der Chlorophyllmangel der Gewebekulturen, weil die Versuchsergebnisse bei der Prüfung des Lichteinflusses nicht durch Assimilationswirkungen überlagert wurden. Die Luftfeuchtigkeit lag in allen Kulturen nahe beim Taupunkt. In den graphischen Darstellungen (Abb. 7 und 8) ist jeweils der prozentuale Anteil der hierbei entstandenen Altläuse bzw. der von ihnen abgelegten Eier verzeichnet. Für jeden Temperaturbereich wurden einige hundert adulte Tiere und etliche tausend Eier ausgezählt.

Verhältnismäßig unkomplizierte Ergebnisse lieferten die ständig beleuchteten Kulturen. Hier überwiegen bei allen Temperaturen weitaus die gallicolen Altläuse, während der Prozentsatz der radicolosen und intermediären Rebläuse überall niedrig bleibt. Ganz entsprechend verteilen sich die in den Kulturen abgelegten Eier. Eine eindeutige Temperaturabhängigkeit ist bei Dauerbeleuchtung, wenigstens für den untersuchten Temperaturbereich, nicht nachzuweisen.

Bei den Dunkelkulturen fällt auf, daß in allen Temperaturen bis 28° C die Radicolen vorherrschen. Die Gallicolen sind stets in der Minderheit; die Intermediären stellen einen etwas höheren Anteil. Im Gegensatz zu den beleuchteten Zuchten wird die Zusammensetzung der im Dauerdunkel herangezogenen Reblauskulturen sehr stark durch die Zuchttemperatur bestimmt, und zwar verschieben sich die Zahlenwerte bei Altläusen und Eiern in unterschiedlicher Weise. Der bei 23° C und auch noch bei 25° C sehr hohe Prozentsatz der radicolen Adulten sinkt mit steigender Temperatur stetig ab. Im selben Maße erhöht sich die Ausbeute an Intermediären und Gallicolen. Die prozentualen Anteile der bei 23° und 25° C gelegten Eier zeigen weitgehende Übereinstimmung mit den für die Altläuse erhaltenen Werten. Zwischen 25° und 27° C wechselt die Zusammensetzung jedoch sprunghaft: Die noch bei 25° C vorwiegend produzierten Radicoleneier sind bereits bei 27° C weitgehend durch Gallicoleneier abgelöst worden. Die Ausbeute an Intermediäreiern erreicht bei 26° C ihr Maximum.

In allen diesen Versuchen ist es belanglos, wo die Reblaus saugt. An Wurzeln können sich unter zusagenden Temperatur- und Beleuchtungsbedingungen durchaus auch Gallicole entwickeln, und Wurzelläuse brauchen nicht an Wur-

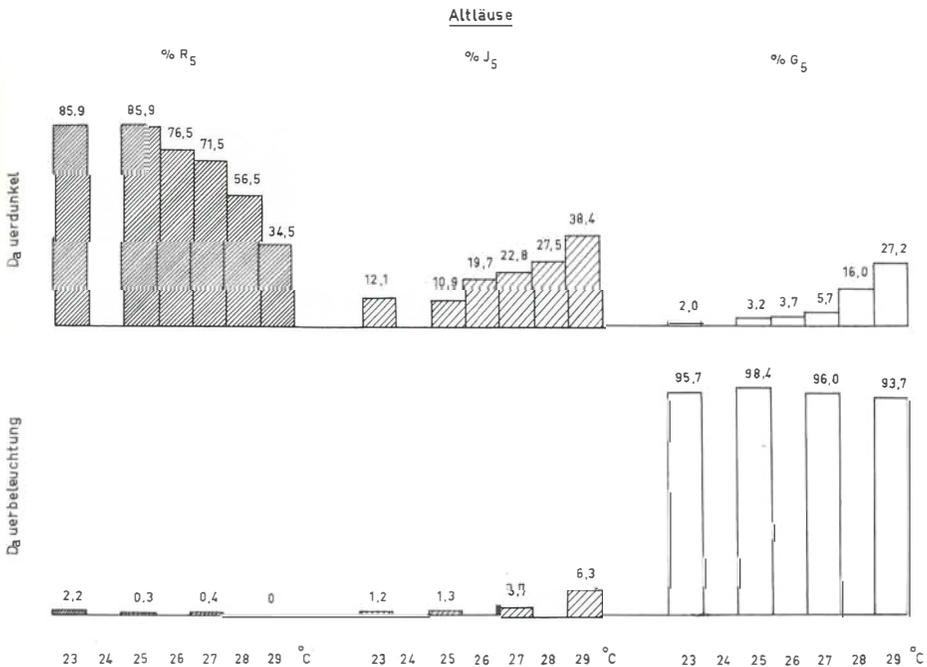


Abb. 7: Der prozentuale Anteil der in verschiedenen Temperaturbereichen entstandenen radicolen, intermediären und gallicolen Altläuse, in der oberen Bildhälfte im Dauerdunkel, unten bei Dauerbeleuchtung aufgezogen. — Radicole eng, Intermediäre weit schraffiert, Gallicole weiß

zeln heranzuwachsen. Die entscheidenden Faktoren für die Ausprägung der Radicolen- und Gallicolenmerkmale sind Licht und Temperatur.

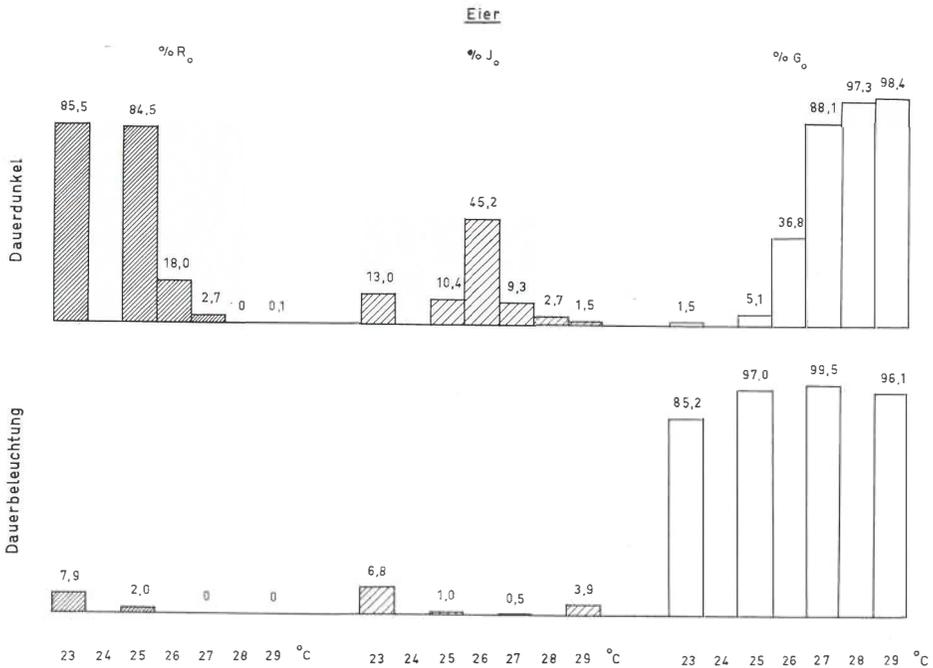


Abb. 8: Die prozentuale Zusammensetzung der von den Tieren der Abb. 7 abgelegten Eier. Darstellung wie in Abb. 7

### Diskussion

Die Versuche erstreckten sich über einen verhältnismäßig kurzen Zeitraum; die einzelnen Thermostaten wurden dabei jeweils gleichzeitig mit derselben Anzahl Kulturen belegt. Dadurch sollte eine eventuell vorhandene endogene Jahresrhythmik ausgeschaltet werden. Daß im Massenwechsel der ungeflügelten Reblaus eine solche Periodik wirksam ist, wird im Hinblick auf die willkürlich zu beeinflussenden Zuchtergebnisse sehr unwahrscheinlich. Da ferner von einheitlichem Eimaterial ausgegangen wurde, können die untersuchten Reblausmerkmale auch nicht genetisch fixiert sein. Nun gibt allerdings GRASSI (1912) an, daß aus den anfangs von einer Gallenlaus gelegten Eiern sogenannte Neogallicole-Gallicole entstünden, die sich also zu Gallenläusen entwickeln würden, während aus den jüngeren Eiern desselben Geleges nach den Wurzeln abwandernde Neogallicole-Radicicole auskriechen sollen. In

den aufeinanderfolgenden Gallenlausgenerationen würde sich dann das Verhältnis von Neogallicolen-Gallicolen : Neogallicolen-Radicicolen stetig zugunsten der letzteren verschieben. In den vorliegenden Untersuchungen wurde in der Regel jeweils der Inhalt einer Galle, d. h. verschieden alte Eier derselben Mutter, auf eine Gewebekultur übertragen. Die klare Abhängigkeit der Versuchsergebnisse von den Zuchtbedingungen beweist, daß die von GRASSI geforderte Prädetermination der zukünftigen Entwicklung nicht von entscheidender Bedeutung sein kann. Zum nämlichen Resultat ist CLEVER (1959) für das Wurzellausei gekommen. Das Gallicolenei enthält die Potenzen zur Bildung von gallicolen, radiccicolen und intermediären Ungeflügelten sowie von geflügelten Rebläusen. Nymphen und Fliegen entstanden allerdings nur in einigen wenigen Kulturen (in Abb. 7 nicht aufgeführt). Diese vereinzelt dastehenden Beobachtungen lassen sich mit den Befunden CLEVERS, der u. a. durch Beleuchtung den Nymphenprozentsatz steigern konnte, nicht ohne weiteres vergleichen, weil diesen Versuchen andere Voraussetzungen zugrundeliegen (Sämlinge, die mit Wurzellauseiern belegt wurden).

Nachdem es gelungen ist, aus Gallicoleneiern einzig und allein durch Abwandlung abiotischer Faktoren bei sonst gleichen Versuchsbedingungen sowohl Gallicole wie auch Radiccicole und intermediäre Ungeflügelte zu erzeugen, ist die Folgerung berechtigt, daß Gallen- und Wurzelläuse Modifikationen ein und derselben Grundform sind, deren wesentliche Merkmale unter dem Einfluß von Licht und Temperatur realisiert werden. (Ob diese Faktoren direkt oder auf dem Umweg über den Wirt wirksam werden, läßt sich mit Sicherheit letzten Endes erst dann entscheiden, wenn die Reblaus auf einem künstlichen Medium gezüchtet werden kann. Immerhin darf eine Wirkung der Assimilation und des Gewebewachstums ausgeschlossen werden, da die Gewebekulturen kein Chlorophyll führen und sich unabhängig von der Beleuchtung entwickeln.) Der Reblauszyklus kann somit durch klimatische Faktoren gesteuert und an den jahreszeitlichen Wechsel der Umweltbedingungen angepaßt werden. Daß Licht und Wärme nicht nur die Entwicklungsgeschwindigkeit beeinflussen, sondern auch in die morphologische Differenzierung eingreifen, ist von vielen anderen Aphiden, Zikaden, Schmetterlingen oder Hymenopteren her bekannt (zusammenfassende Darstellungen bei LEES 1955, PRECHT, CHRISTOPHERSEN und HENSEL 1955, WIGGLESWORTH 1955, BÜNNING 1958, WITHROW 1959, MÜLLER 1960).

### Zusammenfassung

1. Im Gallicolenei ist die spätere Entwicklung zu radiccicolen, intermediären oder gallicolen Ungeflügelten oder zu Reblausfliegen noch nicht festgelegt.
2. Wurzel- und Gallenläuse sind durch eine gleitende Reihe von intermediären Ungeflügelten miteinander verbunden. In entsprechender Weise gehen auch Radiccicolen- und Gallicoleneier ineinander über.
3. Für die Ausformung der Radiccicolen-, Intermediär- oder Gallicolenmerk-

male sind die abiotischen Faktoren Licht und Temperatur von entscheidender Bedeutung.

4. Unter dem Einfluß von Dauerlicht entstehen ohne erkennbare Abhängigkeit von der Temperatur vor allem gallicole Rebläuse und Gallicoleneier.
5. Im Dauerdunkel überwiegen im allgemeinen die Radicolen, jedoch wird ihr Anteil mit steigender Temperatur durch Intermediäre und Gallicole zurückgedrängt. Bei niedrigeren Temperaturen werden in den verdunkelten Kulturen vor allem Radicoleneier abgelegt, bei höheren Temperaturen werden nach sprunghaftem Wechsel, der mit einem Maximum von Intermediäreiern verbunden ist, fast ausschließlich Gallicoleneier erzeugt.

Herrn Prof. Dr. B. HUSFELD bin ich für die großzügige Förderung dieser Arbeit zu besonderem Dank verpflichtet.

### Literaturverzeichnis

- BÖRNER, C.: Gibt es eine oder zwei Reblausrassen amerikanischer Herkunft? Weinbau und Kellerwirtschaft **1**, H. 24 (1922).
- BÖRNER, C. † und K. HEINZE: Aphidina — Aphidoidea, in Handb. Pflanzenkrankh. **V**, 2. Teil, 1 — 402, Berlin und Hamburg (1957).
- BÜNNING, E.: Die physiologische Uhr. Springer Verl. Berlin (1958).
- CLEVER, U.: Beitrag zu einer Entwicklungsphysiologie des Reblausgenerationswechsels. *Vitis* **2**, 8 — 22 (1959).
- CORNU, M.: Études sur le Phylloxera vastatrix. Paris (1878).
- FJODOROW, S. M.: Die biologischen Grundlagen der Reblausbekämpfung. Sowjetwissenschaft — Naturwiss. Beitr. Jg. 1959, 964 — 978 (1959).
- GRASSI, B.: Contributo alla conoscenza delle fillosserine ed in particolare della fillossera della vite. Rom (1912).
- LEES, A. D.: The physiology of diapause in Arthropods. Cambridge (1955).
- MAILLET, P.: Contribution à l'étude de la biologie du Phylloxéra de la vigne. Ann. Sc. Nat., Zool. **11**, 283 — 410 (1957).
- MÜLLER, H. J.: Die Bedeutung der Photoperiode im Lebensablauf der Insekten. Z. angew. Ent. **47**, 7 — 24 (1960).
- PRECHT, H., J. CHRISTOPHERSEN und H. HENSEL: Temperatur und Leben. Springer Verl. Berlin (1955).
- RILLING, G. und F. RADLER: Die kontrollierbare Aufzucht der Reblaus auf Gewebekulturen von Reben. Naturwiss. **47**, 547 — 548 (1960).
- SCHNEIDER-ORELLI, O. und H. LEUZINGER: Vergleichende Untersuchungen zur Reblausfrage. Beibl. z. Viertelj.-schr. Naturf. Ges. Zürich **69**, 1 — 50 (1924).

STELLWAAG, F.: Die Weinbauinsekten der Kulturländer. Parey Verl. Berlin (1928).

WIGGLESWORTH, V. B.: Physiologie der Insekten. Basel u. Stuttgart (1955).

WITHROW, R. B.: Photoperiodism and related phenomena in plants and animals.  
Washington (1959).

*eingegangen am 5. 10. 1961*