

Beitrag zu einer Entwicklungsphysiologie des Reblausgenerationswechsels

von

U. CLEVER

Inhaltsübersicht

A	Einleitung	8
B	Eine Methode zur kontrollierbaren Larvenaufzucht	9
C	Ergebnisse zur Nymphosedetermination	
	I Nymphoseauslösung durch Mehrfachinfektion	11
	II Zur Frage der Prädetermination	13
	III Der Zeitpunkt der Nymphosedetermination	15
D	Diskussion	
	I Faktoren zur Nymphoseauslösung	17
	II Schlußbemerkungen	19
	Zusammenfassung	21
	Literatur	22

A. Einleitung

Der Generationswechsel der Reblaus ist für den in der Rebenforschung arbeitenden Zoologen in zweifacher Hinsicht interessant: einmal lädt die Fülle ungelöster Probleme dazu ein, sich mit ihnen unter theoretischen, vor allem auch entwicklungsphysiologischen Gesichtspunkten zu beschäftigen; zum anderen reizt es, einmal zu versuchen, durch die direkte Anwendung der Ergebnisse dieser theoretischen Arbeit auf die Praxis der Züchtung und Schädlingsbekämpfung zu einer Minderung der dem Weinbau jährlich durch die Reblaus zugefügten Schäden beizutragen.

Das Interesse, das jeder Generationswechsel für die entwicklungsphysiologische und genphysiologische Untersuchung beanspruchen kann, rührt daher, daß hier aus einem genetisch ganz gleichen Ausgangsmaterial weitgehend verschiedene Phäne entstehen können. Die Aufeinanderfolge dieser Phäne kann gesetzmäßig festgelegt sein, so daß auf die Generation A immer die Generation B folgt — bei der Reblaus anscheinend die Folge Geflügelte → Geschlechtstier → Blattlaus. Es kann aber auch so sein, daß auf die Generation A unterschiedliche Generationen folgen können, z.B. wiederum die Generation A und eine Generation B oder auch zwei neue Generationen B und C etc., wobei die Bedingungen, unter denen die verschiedenen Generationen entstehen, dann im einzelnen zu untersuchen sind. Diese Situation findet sich an den Wurzeln der Reben, wo die rein parthogenetischen Nachkommen der Wurzelläuse entweder wiederum zu Wurzelläusen werden können oder aber zu Geflügelten, die den sexuellen, oberirdischen Zyklus einleiten, oder schließlich zu Winterläusen (Hiemales). Ein solcher Gabelpunkt in einem Generationswechsel bietet für die Analyse besonders günstige Bedingungen.

So zahlreich jedoch die Arbeiten, vor allem die älteren sind, die sich mit der Aufklärung des Reblausgenerationswechsels und mit der Morphologie der verschiedenen Generationen beschäftigen, so sind doch Arbeiten unter eigentlich entwicklungsphysiologischem Aspekt nur sehr wenig gemacht worden und diese meist unter unzulänglichen Voraussetzungen. Allen Versuchen, die Entwicklungsphysiologie des Reblausgenerationswechsels aufzuklären, müssen daher zunächst elementare Untersuchungen vorausgehen, wie etwa solche über Möglichkeiten der experimentellen Auslösung der verschiedenen Generationen, die Feststellung der jeweiligen Determinationszeiten etc.

In der vorliegenden Arbeit sollen zunächst einige Angaben über Zuchtmethoden, die für experimentelle Fragestellungen geeignet sind, gemacht, danach Versuche zur Bestimmung des Zeitpunktes der Nymphosedetermination beschrieben werden. Die Untersuchungen waren als Grundlage für weitere, umfassendere Studien gedacht, der Fortgang des Verfassers aus der Rebenforschung gibt aber den Anlaß, sie in der jetzigen Form zu veröffentlichen.

B. Eine Methode zur kontrollierbaren Larvenaufzucht

Die früheren Untersuchungen wurden — entsprechend ihren vornehmlich auf die Praxis bezogenen Fragestellungen — fast sämtlich an Massenkulturen durchgeführt. Dazu wurden Topfbreien infiziert und ihr Reblausbefall dann laufend auf Stärke der Nymphenbildung etc. beobachtet. Durch Variation der Zuchtbedingungen wie Rebsorte, Boden, Feuchtigkeit u. a. wurde dann versucht, Einblicke in die Entwicklungsbedingungen der Läuse zu gewinnen. Untersuchungen mit entsprechender Methode sind auch hier verwertet.

Die Reben wurden dazu in Töpfen von 10 cm oberem Durchmesser in den Gewächshäusern des Versuchsgutes Langenscheiderhof bei etwa 26—28°C und hoher relativer Luftfeuchtigkeit aus Stupfern gezogen und bei einer Höhe von etwa 10—20 cm durch Einlegen vergallter Blätter zwischen Erde und Topf infiziert.

Viele Aussagen anderer Autoren stützen sich auf Freilandbeobachtungen.

Beide Methoden liefern zweifellos wichtige Resultate und sind für viele Fragestellungen — vor allem mehr angewandter Art — ausreichend oder auch gar nicht zu entbehren. Andererseits weisen sie für die entwicklungsphysiologische Untersuchung schwerwiegende Mängel auf, vor allem den, daß man nur statistisch arbeiten und nicht das Verhalten des Einzeltieres in seinen verschiedenen Entwicklungsstadien prüfen kann. Hierfür galt es, eine Methode zu entwickeln.

Nun hatte GRASSI (1912) bereits Wurzelläuse sich auf Rebwurzeln, die in Petrischalen gelegt waren, entwickeln lassen. Diese Methode wurde in abgeänderter Form wieder aufgegriffen.

Petrischalen von 8,5 cm Durchmesser wurden mit einer knapp 0,5 cm dicken Scheibe Preßwatte ausgelegt. Dann wurde die Watte gleichmäßig mit 13 ml Leitungswasser angefeuchtet. Dieses Wasser genügte für die ganze Kulturzeit, so daß später nichts mehr zugegeben zu werden brauchte und in allen Kulturen eine gleichmäßige Feuchtigkeit gewährleistet war. Um Schädigungen der Läuse durch herabtropfendes Kondenswasser zu verhindern sowie auch um zu vermeiden, daß sich die Wurzelspitzen der Sämlinge mit den Gallen in das Kondenswasser hängten, wurde am Deckel der Schalen eine gleichgroße Scheibe Fließpapier befestigt.

Zuerst waren die Schalen anstatt mit Watte mit Fließpapier ausgelegt worden. Das bewährte sich jedoch nicht, da die Kulturen entweder schnell austrockneten oder, bei vermehrter Wasserzugabe, die Jungläuse leicht in den Wasserfilm auf dem Papier gerieten und ertranken. — Versuche, anstelle des Wassers Nährlösungen zu verwenden, wurden ebenfalls wieder aufgegeben, da die Sämlinge hier kein besseres Wachstum und keine längere Lebensdauer zeigten als bei Verwendung von Leitungswasser.

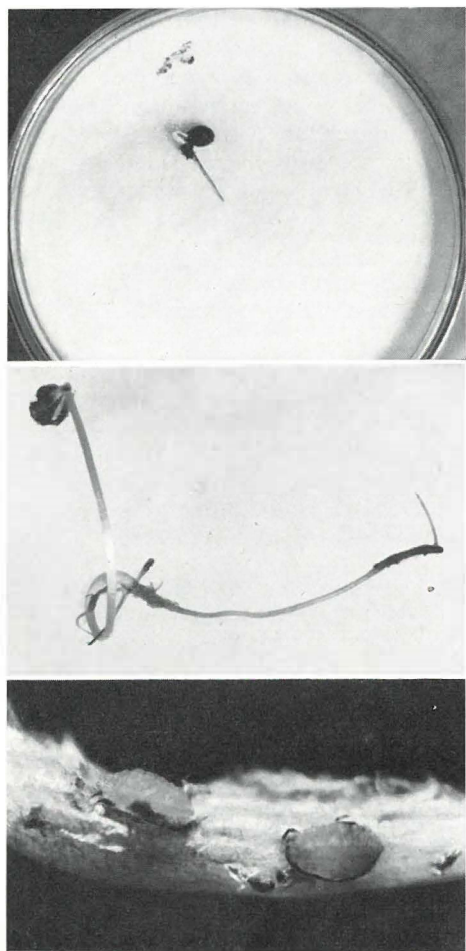


Abb. 1 Reblauskulturen an Sämlingen in Petrischalen.

a Zur Infektion bereite Kulturschale mit Sämling; b Älterer Sämling mit Larven an der Haupt- und den Nebenwurzeln; c daran kleine Galle mit zwei Nymphen und einigen Exuvien stärker vergrößert.

In die so hergerichteten Schalen wurden nun etwa 1—2 cm große, im Gewächshaus in Holzmehl angekeimte Sämlinge gelegt. Ein Teil der Sämlinge faulte recht schnell, die meisten erreichten jedoch unter starkem Wachstum eine Lebensdauer von 2—3 Wochen und mehr, was für den vorliegenden Zweck völlig ausreichte. Die Keimblätter waren, entsprechend dem fehlenden Licht, nur schwach grün gefärbt. Die Abb. 1 a zeigt eine derart für einen Versuch hergerichtete Schale.

Zur Infektion wurden 1—20 Wurzellauseier, die für die meisten Versuche den Massenkulturen an Topfreben aus den Gewächshäusern des Langenscheiderhofes entnommen waren, an die Keimwurzeln nahe der Wurzelspitze gebracht. Die Kulturen wurden dann, als Standardbedingung, in einen dunklen Thermostaten ($23 \pm 1^\circ$) gestellt. Unter diesen Bedingungen gelang es, aus den Eiern wieder adulte, eierlegende Wurzelläuse oder auch Nymphen bzw. Geflügelte zu ziehen. Die Entwicklungsdauer der Larven vom Schlüpfen aus dem Ei bis zur adulten Wurzellause betrug etwa 14 Tage. Die Entwicklung zur Geflügelten dauerte etwas länger, vor allem durch die erheblich längere Dauer des 4. Stadiums (der Nymphe). Allerdings ging nur immer ein Teil der Kulturen an, größer oder kleiner, je nachdem mehr oder weniger Eier an die Keimlinge gelegt worden waren. Hierzu kam es vor allem,

weil ein Teil der Jungläuse stets abwanderte. Die Anzahl der saugenden Larven war also immer kleiner als die der zur Infektion verwandten Eier.

Die Beobachtungsmöglichkeit der Larven ist in diesen Kulturen sehr gut. Das Stadium, in dem sich eine Larve befindet, ist leicht und sicher an den nebenliegenden Exuvien festzustellen.

Das Saatgut wurde von nicht näher bestimmten Hybriden mit Amerikanererbgut genommen, da diese normalerweise am ehesten Nymphen aufweisen. Für Sortenprüfungen sind Sämlinge selbstverständlich wenig geeignet, da wegen der starken Heterozygotie der Reben über ihren Genotyp nichts gesagt werden kann. Hierfür waren Versuche mit Einaugenstüpfen geplant, bei denen die Läuse in entsprechender Weise an den jungen Wurzeln gezogen werden sollten. Diese Versuche wurden jedoch noch nicht in größerem Maße durchgeführt.

Die Abb. 1 b zeigt einen älteren Sämling, die Abb. 1 c daran eine Galle mit zwei Nymphen und einigen Exuvien stärker vergrößert.

C. Ergebnisse zur Nymphosedetermination

I. Nymphoseauslösung durch Mehrfachinfektion

Nachdem die im vorigen Abschnitt beschriebene Methode gefunden war, Larven in kontrollierbaren Einzelzuchten zu ziehen, galt es, ein Mittel zu finden, die Entwicklung in diesen Kulturen nach Wunsch in die Richtung Wurzellaus oder geflügelte Laus lenken zu können. In den ersten Zuchten waren die Keimlinge mit etwa 10—20 Eiern infiziert worden, und hierbei waren sowohl Nymphen als auch adulte Wurzelläuse aufgetreten. Nun sind verschiedene die Nymphose begünstigende Umweltbedingungen in der Literatur beschrieben worden, etwa Einflüsse des Bodens, der Feuchtigkeit, der Temperatur u. a. Der Anwendung einer dieser Mittel bei der benutzten Methode sind aber enge Grenzen gezogen, da die Keimlinge leicht so stark geschädigt werden, daß sie absterben, bevor sich über den Werdegang der Larve etwas aussagen läßt. Durch Auswahl geeigneter (Amerikaner-) Rebsorten läßt sich zwar in Topfkulturen die Nymphose begünstigen, sie ist aber dadurch nicht im Einzelfall auszulösen. Außerdem scheint auch die Übertragung älterer Larven, die sich bereits festgesetzt haben, auf einen neuen Keimling — um die Auslösbarkeit in verschiedenen Larvenstadien zu prüfen — nicht möglich.

Nun wird in der Literatur immer wieder angegeben, daß die Läuse an stark befallenen Rebstöcken zur Nymphose schreiten. GRASSI gibt sogar an, daß in Einzelzuchten keine Nymphen entstünden; darauf wird später zurückzukommen sein. Jedenfalls zeigten auch die eigenen Anfangsversuche, daß an stark besetzten Keimlingen eher Nymphen entstehen als an schwach besetzten. So wurde zunächst zur Mehrfachinfektion als Auslösefaktor gegriffen. Sie bietet zwar ebenfalls viele Nachteile, eignet sich aber für bestimmte Fragestellungen durchaus.

Systematisch wurden nun Keimlinge mit wenigen (2) oder vielen (10—20) Eiern infiziert.

Die Infektion mit 2 Eiern anstatt mit nur einem geschah, um die Chance, eine Laus zur Entwicklung zu bringen, zu vergrößern. Setzten sich einmal beide Jungläuse an, wurde eine von ihnen wieder entfernt. Würde man, um die Erfolgchance weiter zu erhöhen, mit noch mehr Eiern infizieren und die Überzähligen dann abtöten, so könnte bereits durch die hohe Eianzahl der Keimling so stark geschädigt werden, daß dadurch ein Einfluß auf die Nymphose ausgeübt werden möchte (s. u.). — An den mit mehr Eiern infizierten Keimlingen kamen durchschnittlich 4—8 Larven zur Entwicklung. — Die Versuche wurden in der Zeit von Februar bis Juni 1958 durchgeführt.

Tabelle 1

Nymphosebegünstigung durch Mehrfachbefall

Kulturen mit	Anzahl Larven am Sämling		
	1	2	> 2
Nur Nymphen	—	2	11
Nur Läusen	26	3	5
Nymphen und Läusen	—	3	15

Tabelle 1 gibt das Ergebnis dieser Versuche wieder. Der Einfluß des Massenbefalls ist sehr deutlich. Ein ähnlicher Einfluß des Massenbefalls ist manchmal als „Gruppeneffekt“ bezeichnet worden (z. B. BONNEMAISON 1951). Dieser Terminus läßt leicht an eine Direktwirkung der Läuse aufeinander

denken. In mehreren unserer Versuche entwickelten sich jedoch auch einzeln sitzende Larven an Keimlingen mit insgesamt zahlreichen Larven zu Nymphen. Manchmal saß dann die Einzellarve an einer Nebenwurzel, die übrigen Larven weit entfernt in einer oder mehreren Gallen an der Hauptwurzel. Offenbar handelt es sich also hier sicher nicht um eine Direktwirkung der an einer Wurzel nebeneinander sitzenden Larven aufeinander, sondern die Wirkung des Massenbefalls muß in diesen Fällen über die Wirtspflanze gegangen sein.

Schon die mit 3—4 Larven besetzten Keimlinge waren in ihrem Wachstum wesentlich gestört. Man wird damit rechnen können, daß die Nymphoseauslösung hier auf einer Schädigung der Wirtspflanze beruht, wobei natürlich zunächst offen bleiben muß, worin die Wirkung dieser Schädigung besteht. Die Sämlinge der Spalte 2, an denen sich zwei Larven entwickelten, waren sämtlich mit einer größeren Anzahl Eiern infiziert, von denen sich jedoch nur diese entwickelten. Gegenüber der Spalte 1 (1 Larve) ist die Anzahl Nymphen auffällig höher, gegenüber der Spalte 3 (viele Larven) die der Läuse. Die Zahlen sind zwar klein und nicht gesichert, sie mögen aber doch Hinweise geben. Der Unterschied zu Spalte 3 läßt sich leicht mit der geringeren Schädigung durch zwei als durch mehr Läuse deuten; entsprechend ließe sich der gegenüber der Spalte 1 durch eine etwas stärkere Schädigung erklären. Es kommt aber hinzu, daß hier zunächst mehr Eier am Sämling waren, der Sämling schon hierdurch geschädigt war, sichtbar etwa an einer Bräunung durch oberflächliches Faulen der Eiberührungsstellen. Auch ANDERS (1957) berichtet von einer Beeinflussung der Pflanze bereits durch die Eier. Sollte diese Schädigung an der Nymphoseauslösung beteiligt sein, so würde das darauf hinweisen, daß auch der Massenbefall nicht durch bloße Verringerung der Gesamtmenge an Nahrung durch die zahlreichen saugenden Larven wirkt, sondern daß durch die Schädigung eine Stoffwechseländerung erfolgt, die in spezifischer Weise die Entwicklungsrichtung zu beeinflussen vermag.

II. Zur Frage der Prädetermination

Der Versuch, durch experimentelle Abänderungen der Larvenaufzucht Aufschluß über die Determination zur Nymphose zu bekommen, hat nur Sinn, wenn die Eier — und zwar sämtliche Eier — nicht schon vor der Ablage in der Mutterlaus zur Entwicklung in der einen oder in der anderen Richtung determiniert worden sind. Nun gibt STELLWAAG-KITTLER (1953, 1954) an, „daß eine Wurzellaus zunächst eine bestimmte, von Sorten und Außenbedingungen abhängige Anzahl von Eiern legt, aus denen wieder Wurzelläuse entstehen. Alle danach abgelegten Eier werden zu Nymphen“ (1953). Dabei soll im Laufe des Sommers die Anzahl der „Wurzellauseier“ pro Mutterlaus zugunsten der „Nympheneier“ abnehmen. STELLWAAG-KITTLER folgert dieses aus seiner statistischen Analyse des Verhältnisses Nymphenprozentsatz zu Läusen an infizierten Topfreben. Offenbar rechnet er also mit einer Prädetermination der Eier in der Mutterlaus. Seine Beobachtungen ließen sich zwar auch anders deuten, sichere Aufschlüsse über diese Frage lassen sich jedoch erst aus kontrollierbaren Zuchten gewinnen. Daß es eine Prädetermination der Flügelentwicklung bei Aphiden gibt, konnte SHULL (1928) mit seinen Experimenten an *Macrosiphum solanifolii* zeigen. Die Entwicklung der jungen Larven zu Geflügelten oder Ungeflügelten ist hier abhängig von den Belichtungsverhältnissen, denen die Elterngeneration ausgesetzt war.

Schon aus den oben mitgeteilten Befunden (Tab. 1) geht hervor, daß jedenfalls ein Teil der Eier durch Außenfaktoren — hier Mehrfachbefall — nach der Ablage noch zur Entwicklung in einer der beiden Richtungen bestimmbar ist. Denkbar wäre aber immerhin noch, daß die Prädetermination in der Mutter die Eier je nach Alter in unterschiedlichem Ausmaße beträfe, etwa so, daß die ersten Eier fest determiniert wären, Wurzelläuse zu werden, während die Determination der später abgelegten noch labil wäre und sich je nach den Umweltfaktoren in Richtung Nymphose abwandeln ließe. Eine Entscheidung läßt sich fällen, wenn man das Schicksal der nacheinander abgelegten Eier einzeln verfolgt.

Es wurden in der oben beschriebenen Weise Wurzelläuse auf Keimlingen gezogen und dann die von ihnen abgelegten, der Reihenfolge ihrer Ablage nach bekannten Eier auf neue Keimlinge übertragen. Da sich die Mehrfachinfektion als ein Mittel erwiesen hatte, Nymphose auszulösen, wurden die zuerst abgelegten Eier in Gruppen zu 5—10 übertragen. Die später abgelegten dagegen, die nach der Meinung STELLWAAG-KITTLER'S dann, wenn bereits die vorher abgelegten zu Nymphen werden, jedenfalls zu Nymphen werden müßten, wurden großenteils in Einzelzuchten auf die Fähigkeit zur Wurzellausbildung geprüft. Daß in der Tab. 2, Seite 14 nicht das Schicksal sämtlicher Eier verzeichnet ist, liegt daran, daß immer nur ein mehr oder weniger geringer Teil der Kulturen anging.

Das Ergebnis ist in der Tab. 2, Seite 14 dargestellt. Hierin sind sämtliche Eigelege aufgeführt, bei denen die Kultur der zuerst abgelegten Eier gelang. In allen dieser Versuche sind aus einem Teil der Gruppe zuerst abgelegter Eier Nymphen geworden. In einigen Fällen sind Gemische von Nymphen und Wurzelläusen entstanden, in anderen nur Nymphen. Allerdings sind einige Larven immer abgestorben. Man wird jedoch kaum zu dem *ad hoc* ersonnenen Einwand greifen wollen, gerade dies seien die von STELLWAAG-KITTLER geforderten Wurzellaus-Determinierten. Außerdem gibt er als niedrigste Anzahl Wurzelläuse (für MG 101/14) 8 an, bei allen anderen Sorten

sollen es wesentlich mehr sein, z.B. 20 bei FS 4-201-39, 95 beim Traminer. Hiernach hätten in unseren Kulturen noch gar keine Nymphen entstehen dürfen. Die Versuche zeigen also, daß sich auch aus den zuerst abgelegten Eiern Nymphen entwickeln können.

Tabelle 2

Entwicklungsfähigkeiten der nacheinander abgelegten Eier

Versuchs- Nummer	Ablage- Nummern	Anzahl der zur Infektion verwendeten Eier	Anzahl Larven am Sämling	Nymphen	Wurzel- läuse	
6	1 — 13 am 7. Tag gelegt	13	2	2	—	
		2	1	—	1	
9	1 — 7 45 — 54 55 — 73 75 — 83	7	4	4	—	
		9	1	—	1	
		19	7	7	—	—
		7	3	2	1	
19	1 — 6 18 — 25 40 — 48	6	2	2	—	
		6	3	2	1	
		4	1	—	1	
76	1 — 7 8 — 11	7	5	1	4	
		4	4	2	2	
102	1 — 7 8 — 14 35 — 40 40 — 41	7	3	1	2	
		7	4	3	1	
		2	1	—	1	
		2	1	—	1	
108	1 — 7 15 — 22 23 — 29 35 — 40 40 — 46 52 — 58 60 — 68 69 — 81 69 — 81 69 — 81 82 — 90	7	5	4	1	
		7	3	—	3	
		6	4	3	1	
		2	2	—	2	
		7	3	2	1	
		7	3	—	3	
		2	1	—	1	
		2	1	—	1	
		2	1	—	1	
		2	1	—	1	
		2	1	—	1	
		2	1	—	1	

Auch die zweite Aussage STELLWAAG-KITTLER'S, daß die späteren Eier Nymphen werden müßten, wenn einmal die Nymphendetermination der Eier begonnen hat, trifft nicht zu. Besonders eindrucksvoll zeigt das der Versuch 108 (Tabelle 2): die Eier der Ablegezahl 60 ff haben sämtlich, entsprechend ihrer Aufzucht in Einzelzuchten Wurzelläuse ergeben. Andererseits ergeben die jüngeren Eier bei Mehrfachbefall wieder Nymphen, auch wenn zuvor (zwischen durch!) in Einzelzuchten Wurzellausbildung erfolgt ist (Versuch 9, Spalte 2).

Zusammenfassend läßt sich also sagen, daß die Determination zur Nymphose bei der Reblaus erst nach der Ablage der Eier erfolgt, und zwar in Abhängigkeit von den Umweltbedingungen, denen die Eier bzw. jungen Larven ausgesetzt sind. Es ist daher berechtigt, in entwicklungsphysiologischen Versuchen mit Eiern zu arbeiten, die hinsichtlich ihres Ablagealters nicht bestimmt sind. Die zuletzt beschriebenen Versuche wurden vor einem großen Teil der für Tab. 1, Seite 12 verwandten Zuchten durchgeführt, die Eier zu jenen Zuchten wurden entsprechend ohne nähere Bestimmung aus Massen-Zuchten an Topfreben gewonnen.

STELLWAAG-KITTLER (1955) möchte „die Anzahl der (vor den Nymphen gebildeten) Wurzelläuse... als Maß für die Stärke der Nymphen“ (Nymphose?, Verfasser) benutzen. Da nach unseren Ergebnissen jedoch sämtliche Eier noch Wurzelläuse oder Nymphen werden können, entfällt hierfür die Voraussetzung.

III. Der Zeitpunkt der Nymphosedetermination

Will man nun weiter den Zeitpunkt der Nymphosedetermination bestimmen, so muß man dazu so vorgehen, daß man die Larven aus Bedingungen, die Wurzellausentwicklung bewirken, also Einzelaufzucht, in verschiedenen Altersstadien in Nymphose auslösende Bedingungen umsetzt. Mehrfachinfektion, zunächst unser einziges Mittel zur Nymphoseauslösung, ist nicht geeignet, da, wie gesagt, ein Umsetzen der Larven nach dem Festsetzen nicht möglich war. Nun liegen verschiedene Erfahrungen dafür vor, daß in Massen-Zuchten an Topfreben die Dauer der täglichen Belichtung von Einfluß auf den Nymphenprozentsatz ist. Diese Erfahrungen konnten bestätigt werden (s. u.). Da die bisher beschriebenen Aufzuchtversuche im Thermostaten in Dauerdunkel durchgeführt worden waren, wurden nun zunächst, der Einfachheit halber, Petrischalen mit Einzelzuchten dem normalen Tag-Nacht-Wechsel der Beleuchtung ausgesetzt. Überraschenderweise traten bereits in den ersten Vorversuchen in Einzelzuchten Nymphen auf, was in den Thermostatenkulturen nie der Fall gewesen war (s. Tab. 1, Seite 12). Daher wurden die weiteren Versuche zur Bestimmung des Determinationszeitpunktes nun mit dieser einfachen Methode durchgeführt.

In der üblichen Weise wurden Rebkeimlinge mit 2 möglichst alten, kurz vor dem Schlüpfen der Larven stehenden Eiern infiziert. Die Schalen wurden teils (als Kontrolle) wie bisher in den Thermostaten gestellt, teils in ein zum Fenster hin offenes Regal, dessen Abstand vom Fenster etwa 1,50 m betrug. In täglichen Kontrollen wurde darauf geachtet, daß nur jeweils eine Larve zur Entwicklung kam. Um zu einigermaßen ausreichenden Zahlen zu kommen, mußte allerdings eine sehr große Anzahl Kulturen angesetzt werden, da der Prozentsatz angegangener Zuchten sehr viel niedriger war als im Thermostaten. Und zwar entwickelten sich einmal die Sämlinge schlechter, zum anderen wanderten die Jungläuse häufiger ab.

Die Tab. 3, S. 16 zeigt, daß in den dem Licht ausgesetzten Kulturen in einem hohen Prozentsatz Nymphen entstanden, während in den gleichzeitigen Thermostat-kulturen, die in der Tab. 1, S. 12 nicht

berücksichtigt sind, nur ein einziges Mal eine Nymphe entstand. In diesem Fall hatten zudem noch relativ lange zwei Larven am Sämling gegessen.

Tabelle 3

Nymphoseauslösung durch Licht
bei verschiedenem Alter der Larven.
Einzelzuchten in Petrischalen.

Dem Licht ausgesetzt	Nymphen	Läuse	n
Als Ei unmittelbar vor dem Schlüpfen der Larve	16	20	36
Nach der 1. Häutung	1	13	14
Kontrolle im dunklen Thermostaten	1	37	38

In weiteren Versuchen wurden nun die Einzelkulturen zunächst im Thermostaten gelassen und erst nach der ersten Häutung der Larven — diese waren also im zweiten Stadium — dem Tageslicht ausgesetzt. Die Anzahl Kulturen ist in diesem Fall allerdings sehr klein (Tab. 3). Es scheint jedoch so, als ob im zweiten Larvenstadium die Nymphose — jedenfalls in der angegebenen Weise — nicht mehr ausgelöst werden könnte oder

höchstens noch — so könnte man den einen positiven Fall deuten — ganz am Anfang.

Die Larven des ersten und zweiten Stadiums, die zu Geflügelten heranwachsen, unterscheiden sich morphologisch nach STELLWAAG (1928) nicht von denen, die zu Wurzelläusen werden. Im dritten Stadium zeigen sich jedoch bereits mehrere Unterschiede, die demnach im zweiten Stadium angelegt sein müssen. Die Determination muß also auch hiernach spätestens ganz zu Beginn des zweiten Stadiums, wahrscheinlich jedoch früher erfolgen. Daß die Lichtwirkung die Eier betrifft, ist von vornherein nicht sehr wahrscheinlich, zumal da das Licht hier wie in den unten (Seite 17) zu besprechenden Versuchen über die Pflanze wirken dürfte. Außerdem wurden die Eier in den beschriebenen Versuchen dem Licht erst ganz kurz vor dem Schlüpfen ausgesetzt. Mit sehr großer Wahrscheinlichkeit läßt sich jetzt sagen, daß die Nymphosedetermination in Larven des ersten Stadiums stattfindet. Ob die Determination endgültig ist oder ob, damit aus einer Larve tatsächlich Nymphen werden, ein längeres Einwirken bestimmter „Nymphosebedingungen“ nötig ist, wurde noch nicht geprüft. Die Angaben von MAILLET und älteren Autoren über Zwischenformen zwischen Nymphen und Läusen deuten aber auf die letztere Möglichkeit hin.

Der Befund GRASSIS (1912, s. o.), daß in Einzelhaft nur Wurzelläusen entstehen, entspricht unseren oben (Tabelle 1, Seite 12) mitgeteilten Befunden. Die zuletzt beschriebenen Ergebnisse zeigen aber, daß Mehrfachinfektion keine Vorbedingung für das Auftreten von Nymphen ist, sondern nur einer der Faktoren, durch die die Nymphose bei der einzelnen Larve ausgelöst werden kann. Solche Faktoren unbekannter Art können natürlich auch einmal auf eine Einzelzucht unter Standardbedingungen einwirken. Tritt auch hier einmal eine Nymphe auf, so ist das für unser Problem ohne Belang.

D. Diskussion

I. Faktoren zur Nymphoseauslösung

Von großer Bedeutung für die Praxis ist die Frage nach dem oder den die Nymphose auslösenden Faktoren. Sie stand daher auch im Mittelpunkt der meisten Untersuchungen, die sich mit der Reblausnymphose befaßten (Literatur s. STELLWAAG 1928, MAILLET 1957; für andere Aphiden WIGGLESWORTH 1955). Es sollen im folgenden auch die vorstehend geschilderten und einige weitere Befunde unter diesem Gesichtspunkt betrachtet werden.

Bei den zahlreichen für eine Nymphoseauslösung genannten Faktoren ergibt sich immer die Frage, ob sie überhaupt selbst direkt auf die Laus wirken, oder aber nur auf die Pflanze und erst über sie, also indirekt die Nymphose auslösen. Nur im ersten Fall könnte man aber streng genommen von einem nymphoseauslösenden Faktor reden.

Der Einfluß des Lichts in den oben beschriebenen Versuchen könnte zwar auf einer Direktwirkung beruhen. Es ist ja bekannt, daß auch in der tierischen Entwicklung die Dauer von Licht- und Dunkelperioden eine wichtige Rolle spielen kann, und zwar gerade in ähnlichen Fällen wie hier bei der Auslösung bestimmter Generationsphasen. Es spricht jedoch gegen eine Direktwirkung des Lichtes, daß sich ein entsprechender Einfluß auch bei infizierten Topfreben zeigt, die verschiedenen Beleuchtungsverhältnissen ausgesetzt sind; die Läuse selbst sind an ihnen dem Licht gar nicht ausgesetzt. Angaben über solchen Lichteinfluß wurden jetzt in den Gewächshäusern des Langenscheiderhofes nachgeprüft. Und zwar wurde, in der Hoffnung durch möglichst extreme Bedingungen einen möglichst deutlichen Effekt zu bekommen, ein Teil der infizierten Topfreben in Dauerlicht gestellt, eine gleichgroße Kontrollgruppe im Normaltag gelassen.

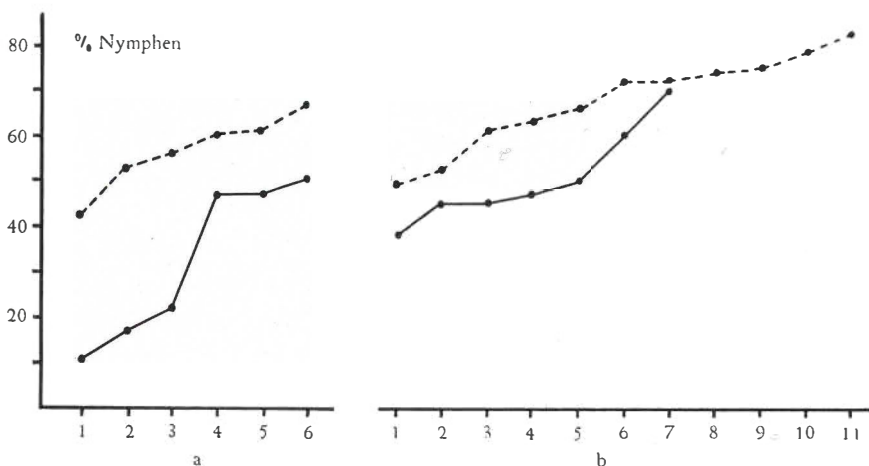


Abb. 2 Nymphenprozent an Topfreben, die bei Normaltag (ausgezogen) und bei Dauerlicht (gerissen) gehalten waren.
a Oberlin 595; b MG 143 a. Abszisse: Einzelpflanzen, geordnet nach der Höhe der Nymphenprozentensätze.

Die zusätzliche Beleuchtung geschah mit Neon-Röhren der Firma Osram. Die Pflanzen wurden im Laufe des Sommers 4mal auf ihren Befall untersucht. Bei den ersten Prüfungen wurden dazu von jeder Pflanze nur 1 oder 2 Wurzeln mit Gallen entnommen, um den Befall nicht zu sehr zu verringern, und diese auf Nymphen und Läuse ausgezählt. Die hierbei gewonnenen Zahlen sind entsprechend klein. Bei der letzten Prüfung (Ende August 1958) wurden sämtliche befallenen Wurzeln abgenommen. Nur die Zahlen dieser Prüfung sind in der Tab. 4 und der Abb. 2 verwertet. In der Spalte „Läuse“ sind adulte Wurzelläuse und Larven des 4. Stadiums aufgeführt. Der Befall war in den beiden Gruppen etwa gleich stark.

Die Ergebnisse sind in der Tabelle 4 und der Abbildung 2, Seite 17 dargestellt. In der Tabelle 4 sind die Nymphen- bzw. Läuseanzahlen aller Pflanzen einer Sorte addiert, in der Abb. 2, Seite 17 sind sie zur Sicherung der Ergebnisse bei den Sorten Oberlin 595 und MG 143a für jede Pflanze gesondert angegeben. Die Pflanzen sind darin geordnet nach der Höhe ihrer Nymphenanteile. Obwohl sich die Nymphenprozentsätze der Dauerlichtkulturen und der Kontrollen stark überschneiden, liegen die Dauerlichtkurven doch eindeutig höher. Entsprechende Kurven ergeben sich auch für alle anderen Sorten der Tabelle 4. Der aus der Tabelle 4 zu entnehmende höhere gesamte Nymphenanteil bei jeder Sorte in den Dauerlichtkulturen geht also auf ein entsprechendes Verhalten der Einzelpflanzen zurück. Grundsätzlich dasselbe ergaben auch die drei ersten, nicht aufgeführten Prüfungen, wenn auch die Prozentzahlen selbst andere sind, da sie bekanntlich (vgl. STELLWAAG-KITTLER 1954, MAILLET 1957) jahreszeitlichen Schwankungen unterliegen.

Tabelle 4

Einfluß von Dauerlicht auf die Nymphase — Massenzuchten an Topfreben

Sorte	Normaltag				Dauerlicht			
	Wurzel-läuse ‰	Nymphen ‰	100‰= n	Anzahl Kul- turen	Wurzel-läuse ‰	Nymphen ‰	100‰= n	Anzahl Kul- turen
FS. 4-201-39	52,1	47,9	280	10	46,1	53,9	232	6
<i>V. solonis</i>	40,9	59,1	93	3	38,7	61,3	282	9
Ob. 595	59,6	40,4	99	6	44,2	55,8	147	6
MG 143 a	46,2	53,8	225	7	32,5	67,5	443	11
MG 101-14	32,4	67,6	145	5	24,7	75,3	186	9
<i>V. labrusca</i>	43,2	56,8	280	8	11,4	88,6	175	3
Rip. G 1 Engers	40,9	59,1	208	6	22,7	77,3	374	7
Rußtraube	76,9	23,1	13	1	24,0	76,0	292	7
Seibel 880	40,8	59,2	71	4	40,2	59,8	97	3
Kober 5 BB	37,0	63,0	305	8	28,4	71,6	313	9
Insgesamt	43,0	57,0	1 757	58	30,4	69,6	2 541	70

Der Einfluß der Rebsorte auf die Nymphenprozentsätze ist ebenfalls aus der Tabelle ersichtlich. Bei den Sorten FS 4-175-30 und FS 4-206-36 war bei der letzten Prüfung der Anteil Nymphen in den Kontrollen höher als in den Dauerlichtkulturen. Leider waren durch ein Versehen diese Sorten bei

den ersten Prüfungen nicht berücksichtigt worden, so daß sich nichts Sicheres darüber sagen läßt, ob sie tatsächlich ein derart abweichendes Verhalten zeigen.

Jedenfalls erscheint es gesichert, daß bei bestimmten Rebsorten eine Verlängerung der Belichtung die Nymphose begünstigt. Da die Rebläuse hierbei dem Licht nicht ausgesetzt sind, muß dessen Wirkung über die Pflanze gehen. SHULL (1928, 1929) fand, daß bei *Macrosiphum solanifolii* das Entstehen geflügelter oder ungeflügelter Formen ebenfalls von der Beleuchtung beeinflussbar ist. In seinen Versuchen entstanden jedoch sowohl bei Dauerdunkel als auch bei Dauerlicht vorwiegend Flügellose, während die Entstehung Geflügelter durch Wechsel von Hell- und Dunkelphasen begünstigt wurde. Anscheinend wirkte das Licht direkt auf die Läuse, und zwar, ebenfalls anders als hier, auf die Elterntiere, nicht auf die jungen Larven. In den hier geschilderten Versuchen mag die Lichtwirkung allerdings in den Massenzuchten an Topfreben und den Petrischalenzuchten eine ganz andere sein. Für die Untersuchungen des Kap. C3 wäre das jedoch ohne Bedeutung.

Die bei Tageslicht gehaltenen Keimlinge waren gegenüber den im Thermostaten in Dauerdunkel gehaltenen deutlich schlechter entwickelt, mindestens im Anfang. Wir sahen oben, daß man auch die Nymphoseauslösung durch Mehrfachinfektion auf eine Schädigung der Pflanze zurückführen kann. Ähnliches mag auch bei einer Nymphosebegünstigung durch Temperatur, Bodentrockenheit etc. im Spiel sein. Auch STELLWAAG-KITTLER (1954) weist darauf hin, daß es stets die Bedingungen sind, die das Wachstum der Rebe hemmen, welche die Nymphenbildung fördern. Andererseits sind es gerade die kräftiger wüchsigen Sorten, die Amerikanerreben, auf denen bevorzugt Nymphose stattfindet, allerdings wohl im Zusammenhang damit, daß bei ihnen die Reife früher eintritt (STELLWAAG-KITTLER, 1954). Auch die im Dauerlicht gehaltenen Topfreben zeigen gegenüber den im Normaltag gehaltenen verstärktes Wachstum (ALLEWELDT 1957 u. persönliche Mitteilung). Es wurde oben bereits darauf hingewiesen, daß man den als Schädigung der Pflanze durch Mehrfachinfektion bezeichneten Zustand jedenfalls nicht als allgemeinen Nahrungsmangel aufzufassen braucht. Diese Meinung wird durch das später geschilderte Ergebnis gestützt, daß die Nymphosedetermination bereits die Larve des ersten Stadiums trifft. Die Gesamtnahrungsmenge des Sämlings wird auch durch mehrere saugende Jungläuse noch nicht entscheidend verringert sein.

Schädigung der Pflanze, ungünstige Boden- oder sonstige Umweltbedingungen auf der einen, experimentell verstärktes Wachstum, gutwachsende und frühreife Sorten auf der anderen Seite als Nymphose begünstigende Faktoren geben zunächst ein recht verwirrendes Bild. Jedenfalls dürften sie alle indirekt, nämlich über die Rebpflanze wirken und daher nicht der im strengen Sinne auslösende Faktor sein. All diesen Faktoren mag aber doch eine spezifisch wirkende Umstellung im Stoffwechsel der Rebe gemein sein, die dann als einheitliche Ursache gelten könnte. Daß es ein einheitlicher Faktor ist, der auf die Reblauslarve selbst wirkt, möchte man jedenfalls annehmen. Hypothesen über ihn zu bilden, wäre aber völlig verfrüht.

II. Schlußbemerkungen

Wie aus dem vorstehenden ersichtlich hat sich der an der Wurzel ablaufende Teil des Reblauszyklus als sehr plastisch und nur von Außenfaktoren

bestimmt erwiesen. Es ergibt sich nun die Frage, wieweit die anderen Generationen des Zyklus in der Reihenfolge ihres Ablaufs fest bestimmt sind bzw. ob auch hier noch Außenfaktoren an ihrer Auslösung mindestens mitbeteiligt sind. Häufig diskutiert ist die Frage, ob ein Übergang der Wurzelläuse direkt ans Blatt möglich ist oder ob Blattläuse nur aus den befruchteten Wintereiern als Maigallenläuse nach Ablauf des sexuellen Teils des Zyklus entstehen können.

Blattläuse direkt aus Wurzelläusen sind wiederholt beschrieben worden (GRASSI 1912, BÖRNER 1921, STELLWAAG 1928 und MAILLET 1957 b). In eigenen Versuchen wurden einige hundert Topfreben möglichst dicht an der Triebspitze mit Wurzellauseiern infiziert. Diese Pflanzen standen auf gesonderten Tablettis in Gewächshäusern mit Temperaturen von etwa 27-30°C und hoher relativer Luftfeuchtigkeit. Auf demselben Tablett, durch einen etwa 1/2 m breiten Kalkstreifen von ihnen getrennt, standen nicht infizierte Kontrollpflanzen. Nach etwa 1-2 Wochen traten an den infizierten Pflanzen in einigen, allerdings wenigen Fällen — etwa 10 voll ausgebildete Gallen, einige verlassene Gallen und eine größere Anzahl Stichstellen — Gallen auf. An den Kontrollpflanzen traten niemals Gallen auf.

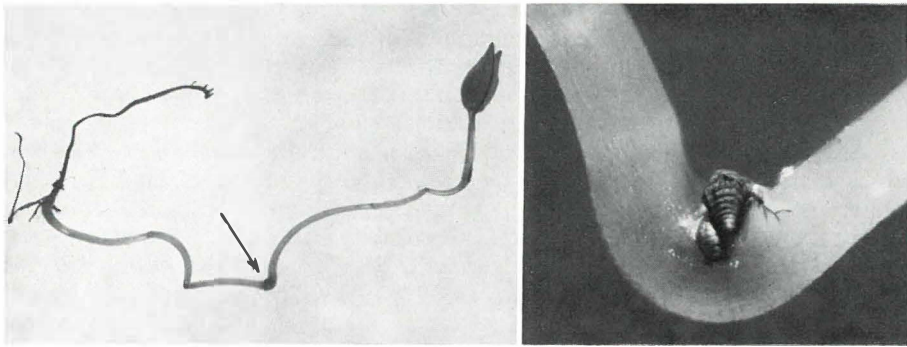


Abb. 3

Kleine, von Wurzellauslarven gebildete Galle am Stengel eines Sämlings.
a Der ganze Sämling, der Pfeil weist auf die Galle; b die Galle mit zwei Larven und Exuvien stärker vergrößert.

Ein anderer Fall, der sehr eindeutig die Fähigkeit der Wurzelläuse zeigt, auch an anderen Pflanzenteilen zu saugen und Gallen zu bilden, trat spontan in einer Petrischale auf. Zwei aus an die Wurzel gelegten Wurzellauseiern geschlüpfte Larven wanderten an den Stengel des Keimlings und setzten sich hier fest. Abbildung 3 zeigt die Larven umgeben von einigen Exuvien in der kleinen von ihnen gebildeten Galle. Durch Anbringen von Eiern an die Spitze der Keimlinge ließ sich dieser Befund später nicht reproduzieren.

Offenbar hat die Wurzellause die Fähigkeit, direkt ans Blatt zu gehen und dort zur Blattlaus zu werden. Das allein ist für die entwicklungsphysiologische Betrachtung wichtig. Wenig wichtig dagegen

ist es hierfür, ob dieser Übergang in der freien Natur vorkommt, welche Häufigkeit er hat und wovon er abhängt. Das ist dann eine ökologische Frage mit Bedeutung vor allem für die Praxis.

Ob für die Blattlaus eine ähnliche Plastizität gilt in der Bestimmung ihrer Entwicklungsrichtung zur Blattlaus oder Wurzellaus oder eventuell gar auch zur Nymphe, ob und an welchen Stellen hier Umweltbedingungen eingreifen, müßte noch genauer untersucht werden. Für die Blattjungläuse werden bereits Unterschiede angegeben, je nachdem daraus Blatt- oder Wurzelläuse werden sollen (s. z. B. MAILLET 1957 b). Danach müßte man hier mit einer Prädetermination rechnen. Sicheres können aber erst experimentelle Untersuchungen darüber aussagen. Wahrscheinlich werden aber auch hierbei Umweltbedingungen eine große Rolle spielen.

Nachdem der Zeitpunkt ihrer Wirkung bei der Nymphosedetermination bekannt ist, stellt sich für die entwicklungsphysiologische Arbeit nun die Aufgabe, die Wirkungsweise der bestimmenden Umweltfaktoren im Tiere selbst festzustellen. Die Vermutung liegt nahe, daß diese Wirkung über das System der Neurohormone geht, deren Bedeutung für die Insektenmetamorphose bekannt ist. Daß Ernährungsfaktoren einen Einfluß auf die Neurosekretion — dort die Aktivität der Corpora allata — haben können, wie man es bei der Reblaus annehmen müßte, konnte ENGELMANN (1957) bei der Schabe *Leucophaea* zeigen. JOHNSON (1958) fand, daß bei *Aphis craccivora* KOCH die Nymphose durch Parasitismus verhindert wird. Er rechnet damit, daß hier ein Einfluß durch das endocrine System des Parasiten ausgeübt wird. Über die Bedeutung der Neurohormone für die in gewisser Hinsicht verwandte Erscheinung der Diapause siehe LÆS (1955). Leider sind die Rebläuse experimentellen Eingriffen nur sehr schwer zugänglich. Eine Möglichkeit, hier weiter zu kommen, wäre, histologisch die Sekretionsphasen der in Frage kommenden Drüsenzellen zu bestimmen und sie in Beziehung zu setzen zu dem Entwicklungsgeschehen. Sollten solche Untersuchungen, die geplant waren, aber noch nicht abgeschlossen werden konnten, zum Erfolg führen, so wäre damit zweifellos ein wichtiger Schritt in der Aufklärung der Entwicklungsphysiologie eines Generationswechsels erfolgt. Erst wenn die den Generationswechsel der Reblaus bestimmenden Faktoren bekannt sind und ihre entwicklungsphysiologische Wirkung im Tier studiert ist, kann man mit der Aussicht auf dauerhaften Erfolg versuchen, ihn in die uns aus praktischen Gründen vorteilhafteste Richtung zu lenken.

Zusammenfassung

1. Es wird eine Methode zur kontrollierbaren Aufzucht von Wurzellauseiern an Rebsämlingen zu adulten Wurzelläusen oder Nymphen bzw. Geflügelten beschrieben.
2. Im Dunkeln entstehen in diesen Kulturen bei Einzelzucht nur Wurzelläuse, bei Aufzucht mehrerer Larven an einem Sämling Läuse und Nymphen.
3. Die von einer Laus abgelegten Eier sind hinsichtlich ihrer Fähigkeit zur Nymphen- oder Wurzellausbildung sämtlich gleichwertig. Eine Prädetermination besteht nicht.
4. In Einzelzuchten läßt sich die Nymphose dadurch auslösen, daß man sie dem Tageslicht aussetzt.

5. Einsetzen der Einzelzuchten in diese Bedingungen bei verschiedenem Larvenalter ergibt mit hoher Wahrscheinlichkeit, daß die Nymphosedetermination im ersten Larvenstadium stattfindet.
6. Bei Dauerbeleuchtung erhöht sich an vielen Rebsorten auch in Massenzuchten an Topfreben der Nymphenprozentsatz.

Literaturverzeichnis

- ALLEWELDT, G.: Der Einfluß von Photoperiode und Temperatur auf Wachstum und Entwicklung von Holzpflanzen unter besonderer Berücksichtigung der Gattung *Vitis*. *Vitis* **1**, 159—180 (1957).
- ANDERS, F.: Über die gallenerregenden Agenzien der Reblaus (*Viteus [Phylloxera] vitifolii* SHIMER). *Vitis* **1**, 121—124 (1957).
- BÖRNER, C.: Über die Umwandlung von Wurzelrebläusen zu Blattrebläusen. *Mitt. Biol. R. A.* 1921, 163—167.
- BONNEMAISON, L.: Contribution a l'étude des facteurs provoquant l'apparition des formes ailées et sexuées chez les Aphidinae. *Ann. Inst. Nat. Rech. agronom. Sér C* **2**, 1—380 (1951).
- ENGELMANN, F.: Die Steuerung der Ovarfunktion bei der ovoviviparen Schabe *Leucophaea maderae* (Fbr.). *J. ins. Physiol.* **1**, 257 (1957).
- GRASSI, B.: Contributo alla conoscenza delle fillosserine ed in particolare della fillossera della Vite. Roma 1912. Zit. nach Maillet 1957 b und Stellwaag 1928.
- JOHNSON, B.: Influence of parasitization on form determination in Aphids. *Nature* **181**, 205—206 (1958).
- LEES, A. D.: The physiology of diapause in Arthropods. Cambridge 1955.
- MAILLET, P.: Le Phylloxéra de la Vigne. Quelques faits biologiques et les problèmes qu'ils soulèvent. *Rev. Zool. agricole et appl.* **56**, 101—119 (1957 a).
- — Contribution a l'étude de la biologie du Phylloxéra de la Vigne. *Ann. des sc. nat., Zool.*, **11**, 283—410 (1957 b).
- SHULL, A. F.: Duration of light and the wings of the aphid *Macrosiphum solanifolii*. *Wilhelm Roux' Archiv f. Entwicklungsmechanik Org.* **113**, 210—239 (1928).
- — The effect of intensity and duration of light and of duration of darkness, partly modified by temperature, upon wing-production in Aphids. *Wilhelm Roux' Arch. f. Entwicklungsmech. Org.* **115**, 825—851 (1929).
- STELLWAAG, F.: Die Weinbauinsekten der Kulturländer. Berlin, Parey 1928.
- STELLWAAG-KITTLER, F.: Das Zuchtziel „Selbstreinigung der Rebe“ durch zwangsläufige Auslösung des Reblausgenerationswechsels. Bericht an den Land- u. Forstwirtsch. Forschungsrat, Geilweilerhof 1953.
- — Das Auftreten der geflügelten Reblaus. *Der deutsche Weinbau* **9**, 737 (1954).
- WIGGLESWORTH, V. B.: Physiologie der Insekten. Basel und Stuttgart, Birkhäuser 1955.

eingegangen am 18. 10. 1958