

Die Histologie der Nodositäten verschiedener Rebensorten bei Reblausbefall

von

E. L. HOFMANN

Nach eingehenderen Untersuchungen über den Einfluß von Umweltfaktoren auf die Nodositätenbildung verschiedener Vitis-Arten und -Sorten¹⁾ erschien es angebracht, vergleichende histologische Untersuchungen an Nodositäten verschiedener Sorten durchzuführen.

Methodik

Für die histologischen Untersuchungen wurden die Nodositäten in Carnoy (Alkohol-Chloroform-Eisessig 6 : 3 : 1) fixiert (2 Stunden); danach mit 70% igem Alkohol ausgewaschen, entwässert und als Intermedium Methylbenzoat verwendet. Nach dreimaligem Wechsel des Methylbenzoats kamen die Objekte für 30 Min. in Benzol, anschließend in paraffingesättigtes Benzol, und nach hinreichender Durchtränkung in dreimal gewechseltem Paraffin von 52 bzw. 56°C erfolgte die endgültige Einbettung. Die Schnittdicke der Mikrotomschnittserien betrug 8-13 μ . Die Schnitte wurden zum größten Teil mit Safranin oder Hämatoxylin nach HEIDENHAIN gefärbt. Für Stärkeuntersuchungen fand Gentianaviolett nach Beizung in Tannin und Brechweinstein Verwendung [Brechweinsteinbeizung nach RAWITZ, zit. in O. TUNMANN u. L. ROSENTHALER (21)].

Ein Teil der Nodositäten wurde nach der Fixierung zwischen Holundermarkhälften gelegt und mit diesen zusammen geschnitten. Die Schnittdicke betrug hier 20-30 μ . Nach der Streckung in Wasser wurden die Schnitte in BERLESE-Mischung (100 g dest. Wasser, 100 g Chloralhydrat, 40 g Glycerin, 60 g Gummiarabicum) ohne vorherige Färbung eingeschlossen.

Die Makro- und Mikrophotographien wurden am Panphot (LEITZ) aufgenommen.

Allgemeines

Auf Quer- und Längsschnitten von Nodositäten erkennt man, daß die Reblaus ihre Saugborsten durch eine oder zwischen zwei Exodermiszellen in das parenchymatische Gewebe einsticht, wobei die betroffenen Zellen absterben. Die Reblaus saugt sowohl inter- als auch intrazellulär und sondert beim Einstechen ein Speichelsekret ab. Um die Stechborsten bildet sich ein harziger Niederschlag, der sich auch außerhalb des Gewebes an den Saugborsten

¹⁾ E. L. HOFMANN, Vitis 1, 66 — 81 (1957)

entlang fortsetzt, die sogenannte Rüsselscheide (vgl. Abbildung 1). Diese Beobachtungen stimmen überein mit den Befunden von L. PETRI (16), F. ZWEIFELT (19), H. BECKER u. H. BRÜCKBAUER (3) und W. NIKLOWITZ (14).

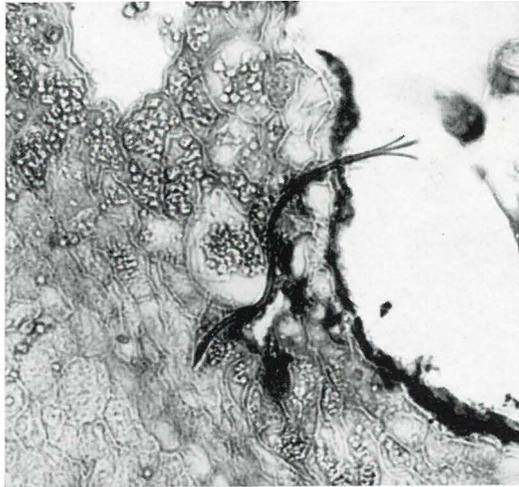


Abb. 1 Reblausrüssel in der Wurzelrinde der Rebe. Seitlich des Reblausrüssels einige zusammengedrückte Zellen, die dunkel gefärbt sind. Sie wurden von der Reblaus angestochen und besaugt. Die stark lichtbrechenden Körnchen in den Zellen sind Stärkekörner. (160 X)

Häufig findet man mehrere Stichkanäle auf dem gleichen Nodositätenquerschnitt. Dies deutet darauf hin, daß die Reblaus nicht nur einmal einsticht, sondern sich erst nach mehrmaligem Einstechen festsetzt. Selten werden Gefäßbündel angestochen, dagegen stets die Zellen des Rindenparenchyms besaugt, wobei die Saugborsten bis zu $\frac{2}{3}$ der Rindenschicht durchdringen.

In den direkt besaugten Zellen läßt sich eine intensive Braunfärbung des Zytoplasmas feststellen, das eine gleichmäßige Beschaffenheit zeigt. Diese Färbung rührt von Gerbstoffniederschlägen und Oxydationen in den verletzten Zellteilen her. Die Anwesenheit von Gerbsäure konnte auf Handschnitten an frischem Material mit FeCl_3 nachgewiesen werden. Die betreffenden Zellen färben sich nach der Behandlung graublau. In den Zellen, die sich in der engeren Umgebung des Stichkanals befinden, ist das Plasma ebenfalls braun gefärbt, zeigt aber körnige Struktur.

Wenige Tage nach Beginn der Nodositätenbildung beobachtet man, daß die Zellen an der Einstichstelle in ihrem Wachstum zurückbleiben und die Anzahl ihrer Stärkekörner abnimmt. Dagegen haben sich in ihnen die Zellkerne vergrößert.

Die Kernvergrößerungen wurden schon von L. PETRI (16) festgestellt, und von F. ZWEIFELT (20) ausführlich bei anderen Aphidengallen beschrieben. Wie aus den Untersuchungen von F. ANDERS (1) hervorgeht, werden diese Kernhypertrophien durch endomitotische oder endomitoseähnliche Polyploidisierungsvorgänge bedingt.

Seitlich der Einstichstelle ist das Größenwachstum der Zellen nicht gehemmt. Es läßt sich zunächst eine Vergrößerung der Zellen in allen Richtungen beobachten, die sich aber besonders in einer Streckung äußert und nach dem Rande des Querschnittes zu in eine Vermehrung übergeht. Infolgedessen wölbt sich das Gewebe zu beiden Seiten der Einstichstelle vor. Auch gegenüber derselben ist eine Vergrößerung und Teilung der Zellen zu bemerken.

Die Zellen des Wurzelgewebes werden somit durch den Einstich der Reblaus zunächst zu einer Hypertrophie mit nachfolgender Hyperplasie angeregt. Daß es sich nicht nur um Zellvergrößerungen handelt, durch die eine Verdickung der betreffenden Wurzelabschnitte bewirkt wird, zeigen die auf histologischen Schnitten erkennbaren Zellgruppen im Rindenparenchym, die auf eine vorausgegangene Zellteilung hinweisen (Abbildung 2).

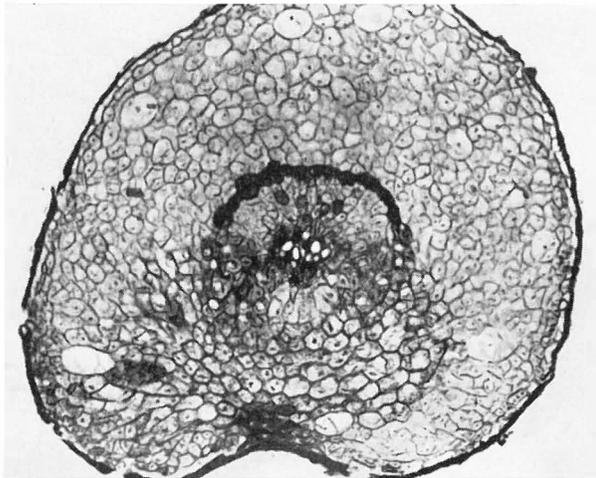


Abb. 2 Querschnitt durch eine Nodosität der Sorte Oberlin 595 in unmittelbarer Nähe der Einstichstelle (60 \times).

In der näheren Umgebung der Einstichstelle, die durch dunkel gefärbte Zellen gekennzeichnet ist (Abbildung 2), bemerkt man neben Zellteilungen auch Zellstreckungen, die sich aber auf einen verhältnismäßig kleinen Raum beschränken.

Die Anschwellung der Wurzel nach Reblausbefall ist also sowohl auf Zellstreckungen als auch auf Zellteilungen zurückzuführen.

Diese Beobachtungen stimmen überein mit den Befunden von Cl. STERLING (18), der die Ontogenese der von der Reblaus hervorgerufenen Blattgallen untersuchte und dabei ebenfalls Zellteilungen feststellte.

Durch das Saugen der Tiere wird jedoch nicht nur die Wurzel verletzt, sondern gleichzeitig entzieht es den Zellen einen Teil ihrer Flüssigkeit. Dadurch wird der Turgordruck verändert und Unterschiede im Substanzgehalt der benachbarten Zellen und Gewebe verursacht. Nach der Verletzung krümmt sich die Wurzel. Diese Krümmung läßt sich einerseits aus der Veränderung des Turgors erklären und andererseits aus der Wachstumsverzögerung in Wundnähe.

Nach G. HABERLANDT (8) gehören zu den Substanzen, die von den geschädigten bzw. abgestorbenen Zellen abgegeben werden vor allem auch solche, die die Zellteilung fördern. Im allgemeinen rufen diese Wundhormone (Nekrohormone) nicht nur eine Teilungsförderung hervor, sondern zugleich wird auch die Zellstreckung, wenn auch in geringerem Maße angeregt. Die abnormen Wachstumsveränderungen in der Rebenwurzel nach Reblausbefall lassen sich jedoch nicht allein durch den Wundreiz erklären, der bei fortgesetztem Saugen entsteht, vermutlich werden von der Reblaus Stoffe ausgeschieden, die die Gallbildung bewirken.

Bei den Untersuchungen an Nodositäten fallen außer den mikroskopisch leicht wahrnehmbaren Veränderungen der Zellgröße auch solche des Zellinhalts auf, und zwar ist es hier außer den Gerbstoffeinlagerungen, die schon auf Seite 126 beschrieben und nachgewiesen wurden, die Anreicherung von Stärke in den veränderten Geweben.

Wird die Rebenwurzel angestochen, so zeigt sich zuerst seitlich der Einstichstelle der Reblaus eine vermehrte Stärkeablagerung (siehe auch Abb. 1, S. 126). Dagegen lassen sich in der Umgebung des Stichkanals nur wenige und kleine Stärkekörner feststellen. Auch der Einstichstelle gegenüber findet man anfangs nur wenig Stärke (Abb. 3).

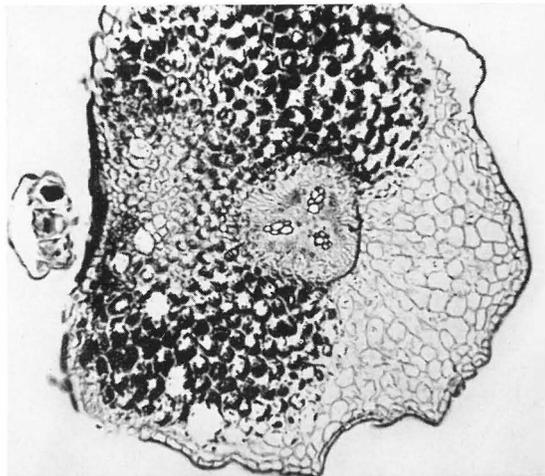


Abb. 3 Querschnitt durch eine junge etwa vier bis fünf Tage alte Nodosität von *Vitis labrusca*, der die Anordnung der Stärke zeigt. Links im Bild Einstichstelle der Reblaus und Kopf der jungen Laus. (Gentianaviolettffärbung, 70 \times)

Mit zunehmender Verdickung der Wurzel (Ausbildung einer Nodosität) läßt sich auch in den übrigen Teilen der Rebenwurzel eine Stärkeablagerung wahrnehmen. Die einzelnen Zellen sind besonders in der weiteren Umgebung des Reizfeldes dicht mit Stärkekörnern angefüllt und bedeutend größer als die Zellen an der Einstichstelle. Häufig haben sie eine dünne Membran. Oft ist die Anzahl der Stärkekörner so groß, daß der Zellkern fast ganz von ihnen bedeckt wird. Nach dem Rande des Gallenquerschnittes zu nimmt die Anzahl der Stärkekörner allmählich ab.

Die Anhäufung von Stärke wurde schon von M. CORNU (5) und L. PETRI (16) beschrieben. Nach E. KÜSTER (9) tritt eine „Stärkeschoppung“ besonders nach Infektion durch Parasiten und nach Verwundung ein. Die Pflanze wird also zu einem vermehrten Stofftransport löslicher Kohlenhydrate in den Bereich der Verletzung angeregt, die dort, soweit sie nicht für den Aufbau neuer Zellen gebraucht werden, als Reservestoffe eingelagert werden.

Auch die ursprünglich normalen Teile des Zentralzylinders erfahren Umbildungen. An jungen Wurzeln wird die Differenzierung der Endodermis unterbrochen, so daß die von der Reblaus angehende Reizwirkung auf den Zentralzylinder übergreift, in dem sich daraufhin Zellstreckungen und Zellteilungen beobachten lassen.

Die Zellen der Endodermis sind mit Safranin färbbar, aber auch auf ungefärbten Schnitten unterscheiden sie sich durch die Einlagerung brauner Stoffe (Lignin und fettartige Bestandteile) deutlich von den übrigen Zellen des Rindengewebes. Wie besonders K. KROEMER (11) zeigte, können die Endodermiszellen bis zu drei Entwicklungsstadien durchmachen. Im Primärzustand sind dünne unverkorkte Zellwände und der CASPARI'sche Streifen charakteristisch. Eine Verkorkung der Endodermis tritt im Sekundärzustand ein (Sekundär-endodermis) und im tertiären Zustand werden Verdickungsschichten aus Zellulose aufgelagert. Nach H. v. GUTTENBERG (7) ist allerdings die Abgrenzung von Sekundär- und Tertiärenododermen bei Dikotyledonen nicht so gut zu erkennen wie bei Monokotyledonen, da bei ersteren meist keine erhebliche tertiäre Verdickung erfolgt.

Je nach dem Entwicklungsstadium der Endodermis fällt die anatomische Reaktion auf den Reblausbefall verschieden aus.

Wird die Wurzel in der Nähe des Vegetationskegels angestochen, so sind in der Endodermis (Primärstadium) Veränderungen wahrzunehmen. Die Färbbarkeit der Endodermiszellen nimmt an der der Einstichstelle zugewandten Seite ab, und die Wachstumsveränderungen werden auch auf den Zentralzylinder übertragen, wie aus Abb. 2, Seite 127 zu ersehen ist. Die so geschädigten Wurzeln vermögen noch eine Zeitlang weiter zu wachsen, stellen jedoch dann ihr Längenwachstum ein und gehen zugrunde.

Erfolgt der Einstich der Reblaus dagegen in einer Zone der Wurzel in der man bereits vollständig ausgebildete Gewebe vorfindet, so sind weder in der Endodermis, die durch allseitige Verkorkung ausgezeichnet ist (vgl. Abb. 4, Seite 130), noch im Zentralzylinder Veränderungen zu bemerken. In diesem Falle bleibt der Zentralzylinder erhalten. Die Wurzel wächst infolgedessen

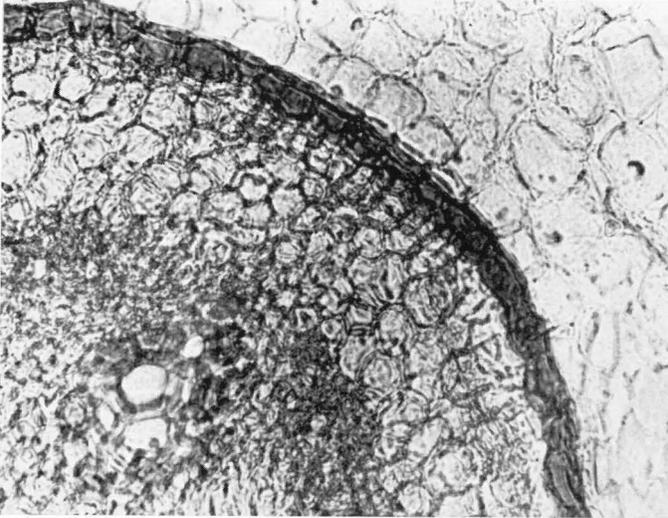


Abb. 4 Ausschnitt auf dem Querschnitt einer Wurzel der Sorte Kober 5 BB. Die Endodermiszellen sind verkorkt. (ungefärbt, 230 \times)

weiter und stößt die durch den Einstich der Reblaus hervorgerufenen Wachstumsveränderungen mit der primären Rinde ab. Dadurch wird die Schädwirkung des Reblausstiches überwunden, die Wurzel wächst weiter (Abbildung 5).

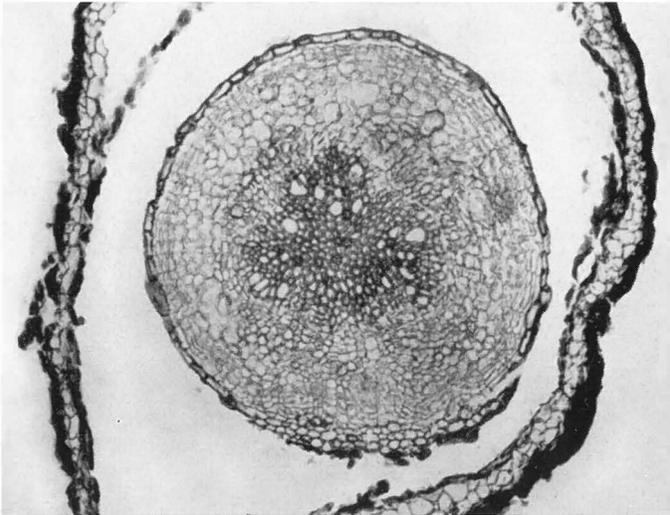


Abb. 5 Querschnitt durch eine „durchgewachsene“ Nodosität der Sorte Oberlin 595. Unter der Endodermis im Periderm ist die Bildung neuen Zellmaterials zu erkennen. Die primäre Rinde umgibt lose den Wurzelkörper. (Safraninfärbung, 120 \times)

Wie aus den Abbildungen 4 und 5 hervorgeht, ist das weitere Wachstum der Wurzeln nach Nodositätenbildung vom jeweiligen Entwicklungsstadium der Endodermis abhängig.

Je weiter die Einstichstelle von der Wurzelspitze entfernt ist, umso geringer sind die Auswirkungen des Reblausstiches in den Wurzelgeweben.

Während beim Einstich der Reblaus in der Nähe der Wurzelspitze das Längenwachstum stark verzögert wird, kann die Wurzel bei weiter sproßwärts eintretendem Reblausbefall unter bestimmten Umständen (Ausbildung der Sekundärendodermis) normal weiter wachsen.

In den tieferen Schichten des Rindenparenchyms treten oft nekrotische Zellgruppen auf, die vermutlich als die ersten Anzeichen des Verfalls anzusehen sind. Diese Zellen zeichnen sich durch braune Wandverdickungen oder Wandbeläge aus, wie sie bereits von L. PETRI (16) beschrieben wurden, und bei denen es sich um Kalloseauflagerungen handelt. In manchen dieser Zellen ist eine Umwandlung des Zytoplasmas in eine zelluloseähnliche Substanz zu bemerken. Diese toten Zellen färben sich mit wässriger Gentianaviolettlösung nach Differenzierung mit verdünnter Salzsäure violett, mit Saffranin lassen sie sich rot färben. Da sie keinen Turgor mehr haben, werden sie zusammengedrückt, wenn sie von noch lebenden Zellen umgeben sind. Die Zellmembran nimmt die beim Absterben der Zellen entstehenden Stoffe in sich auf und bekommt gelbe oder rote Farbtöne. Derartige Membranverfärbungen können auch bei noch lebenden Zellen auftreten. Zellen, die diese aufweisen, sind aber in jedem Fall im Absterben begriffen.

Die Nekrose oder das Absterben der Zellen bildet das letzte Glied in der Reihe der Degenerationserscheinungen, und kann weitere Veränderungen der Zellen und Zellteile, nämlich postmortale Zeretzungs- und Zerfallserscheinungen einleiten.

In der Umgebung der nekrotischen Zellen findet man häufiger Pilze einer *Alternaria*-Art, deren Konidien sich auch an der Exodermis, besonders in der Nähe der Einstichstelle der Reblaus bilden. Neben dieser saprophytisch lebenden Pilzart beobachtet man bei jungen Nodositäten andere auch außerhalb der nekrotischen Zellen lebende Pilze, deren Konidien nur schwer zu erkennen sind. Auf eine parasitische Tätigkeit dieser letzteren deuten die verdickten Membranen der Zellen hin und die Tatsache, daß sie auch außerhalb des nekrotischen Gewebes vorkommen. Die beiden Pilzarten wurden nicht näher untersucht, da sie nur am Rande interessierten. Außer diesen Sekundärparasiten konnten einige Male Älchen festgestellt werden. Diese Befunde stimmen mit den Beobachtungen von M. CORNU (5), A. MILLARDET (13), L. PETRI (15) und F. ZWEIGELT (19) überein.

Als Ursachen für das Absterben der Nodositäten sind sowohl die Degeneration der Gewebe als auch die Tätigkeit von Mikroorganismen anzusehen. Untersuchungen ergaben, daß die Fäulnis von der Einstichstelle ausgehend auf den Zentralzylinder übergreift und in den Gefäßen fortschreitet. Bei diesen Vorgängen spielen auch Außeneinflüsse eine Rolle, wie folgende Beobachtung zeigt:

Hält man vergallte Pflanzen verhältnismäßig trocken, so verfaulen ihre Wurzeln nicht; setzt man sie dagegen hoher Feuchtigkeit aus, so verfaulen nicht nur die vergallten Wurzelteile sondern die Zersetzung greift auch auf die normalen Wurzeln über und zerstört sie weitgehend. Diese Vorgänge treten besonders an den Wurzeln der *Vitis vinifera*-Sorten in Erscheinung, wenn die Pflanzen unter ungünstigen Bedingungen wachsen, z. B. in sehr feuchten Böden. Unter den gleichen Gegebenheiten bleiben jedoch die Wurzeln der *Vitis riparia*-Varietäten trotz Reblausbefall funktionstüchtig. Wie aus den Untersuchungen von G. GEISLER (unveröffentlicht) hervorgeht, ist die Empfindlichkeit gegen Luft- bzw. Sauerstoffmangel bei *Vitis vinifera* größer als bei *Vitis riparia*, so daß bei ersterer infolge Sauerstoffmangels die Wüchsigkeit erheblich herabgesetzt und damit verbunden auch die Lebensfähigkeit der Nodositäten verringert wird.

Die Degeneration der Gewebe leitet also das Absterben der Nodositäten ein. Infolge der ungünstigen Struktur des Gallengewebes wird die Sauerstoffversorgung erschwert und dadurch der Energiehaushalt gestört. Wenn außerdem durch hohe Bodenfeuchtigkeit das Wachstum beeinträchtigt wird, können Mikroorganismen eindringen und weitere Veränderungen des Gewebes herbeiführen.

Histologische Untersuchungen an Nodositäten verschiedener Rebensorten

Um nun festzustellen, ob zwischen den Nodositäten verschiedener Rebensorten Unterschiede bezüglich der Zellgröße bestehen, wurden Querschnitte der Zellen an der Einstichstelle, seitlich derselben und der Randzellen untersucht.

Als Material dienten Nodositäten der in Tabelle 1, Seite 133 aufgeführten Rebenarten und -sorten. Es kamen nur Querschnitte in Frage, bei denen der Stichkanal möglichst in der Schnittebene lag. Je Querschnitt wurden von jeder Zellgruppe 20 Zellen gemessen, und zwar je die längste Ausdehnung und senkrecht zu dieser mit Hilfe des Okularmikrometers. Nach der Multiplikation der beiden Werte und Errechnung des Mittelwertes erfolgte die Umrechnung in mm^2 .

Das Verhältnis der Länge zur Breite in den verschiedenen Zellen ist unterschiedlich und mußte daher bei den Messungen mit berücksichtigt werden. Da es bei diesen nicht auf die tatsächliche Zellgröße ankam, sondern nur auf die Ermittlung der relativen Größenunterschiede zwischen den verschiedenen Sorten, wurden die langwierigen Ellipsenberechnungen nicht durchgeführt, sondern die Zellen so behandelt als seien die Querschnitte Rechtecke und deren Flächeninhalt aus Längs- und Querdurchmesser berechnet. Die Zellen sind in Wirklichkeit kleiner.

Wie aus Tabelle 1 zu ersehen ist, läßt sich nach dem Einstich der Reblaus bei allen untersuchten Rebensorten und -arten eine Verzögerung des Zellwachstums in der näheren Umgebung der Einstichstelle feststellen. Dagegen vergrößert sich die Fläche der Zellen seitlich davon um das Zehn- bis Zwanzigfache, während sich die Querschnittsfläche der Randzellen gegenüber derselben verdoppelt.

Vergleicht man die verschiedenen Sorten miteinander, so erkennt man, daß die Größe der Zellen an der Einstichstelle bei allen Sorten ungefähr gleich ist. Ebenso unterscheiden sich die Randzellen gegenüber derselben bezüglich

der Zellgröße nur wenig voneinander. Dagegen wachsen die Zellen seitlich der Einstichstelle bei verschiedenen Sorten nicht gleich stark. Das unterschiedliche Wachstum der Zellen hängt wahrscheinlich mit der Wachstumsgeschwindigkeit der verschiedenen Sorten zusammen [vgl. HOFMANN, *Vitis* 1, 66—81 (1957)]. Je wüchsiger eine Sorte ist, umso stärker ist demnach auch das Wachstum ihrer Zellen.

Tabelle 1

Mittelwerte der Zellquerschnitte bei verschiedenen Rebensorten bzw. -arten (n=20 Zellen).

Sorte	Zellen an der Einstich- stelle mm ² ± 3 m	Zellen seitlich der Einstich- stelle mm ² ± 3 m	Randzellen gegenüber der Einstich- stelle mm ² ± 3 m
<i>Vitis vinifera</i> -Sorten			
Rkazitelli	0,022 ± 0,003	0,429 ± 0,041	0,063 ± 0,006
Gutedel	0,014 ± 0,002	0,311 ± 0,059	0,043 ± 0,006
Gamay noir	0,018 ± 0,002	0,267 ± 0,040	0,055 ± 0,005
Portugieser	0,015 ± 0,002	0,247 ± 0,024	0,051 ± 0,009
Traminer	0,019 ± 0,002	0,331 ± 0,054	0,040 ± 0,006
Riesling 90	0,020 ± 0,003	0,371 ± 0,077	0,047 ± 0,009
Trollinger	0,013 ± 0,002	0,214 ± 0,025	0,039 ± 0,005
Sylvaner	0,016 ± 0,001	0,220 ± 0,016	0,059 ± 0,006
Amerikanische <i>Vitis</i> -Species			
Riparia G 1	0,028 ± 0,004	0,432 ± 0,064	0,044 ± 0,008
Riparia G 64	0,021 ± 0,003	0,415 ± 0,062	0,054 ± 0,008
Rupestris H. G. 9	0,025 ± 0,002	0,448 ± 0,091	0,045 ± 0,006
Rupestris St. George	0,019 ± 0,003	0,581 ± 0,068	0,050 ± 0,006
Labrusca	0,025 ± 0,003	0,484 ± 0,072	0,052 ± 0,006
Kreuzungsnachkommen- schaften			
Kober 5 BB	0,022 ± 0,003	0,578 ± 0,111	0,045 ± 0,012
M. G. 101 - 14	0,029 ± 0,004	0,706 ± 0,116	0,051 ± 0,006
Oberlin 595	0,024 ± 0,005	0,587 ± 0,108	0,056 ± 0,008
M. G. 143 A	0,031 ± 0,005	0,805 ± 0,160	0,050 ± 0,005
G. 26	0,025 ± 0,003	0,306 ± 0,051	0,056 ± 0,007
F. S. 4 - 201 - 39	0,022 ± 0,002	0,527 ± 0,031	0,061 ± 0,005
F. S. 4 - 195 - 39	0,019 ± 0,001	0,471 ± 0,032	0,052 ± 0,006

Vergleicht man die Stärkekörner in den Nodositäten verschiedener Rebensorten, so erkennt man, daß sie in ihrer Struktur nicht einheitlich sind. Auf Querschnitten von Wurzelgallen der *Vitis vinifera*-Sorten sehen sie klein und rund aus, während sie bei den amerikanischen *Vitis*-Species und den Kreuzungsnachkommenschaften mosaikartig zusammengesetzt erscheinen (Abbildung 6, Seite 134).

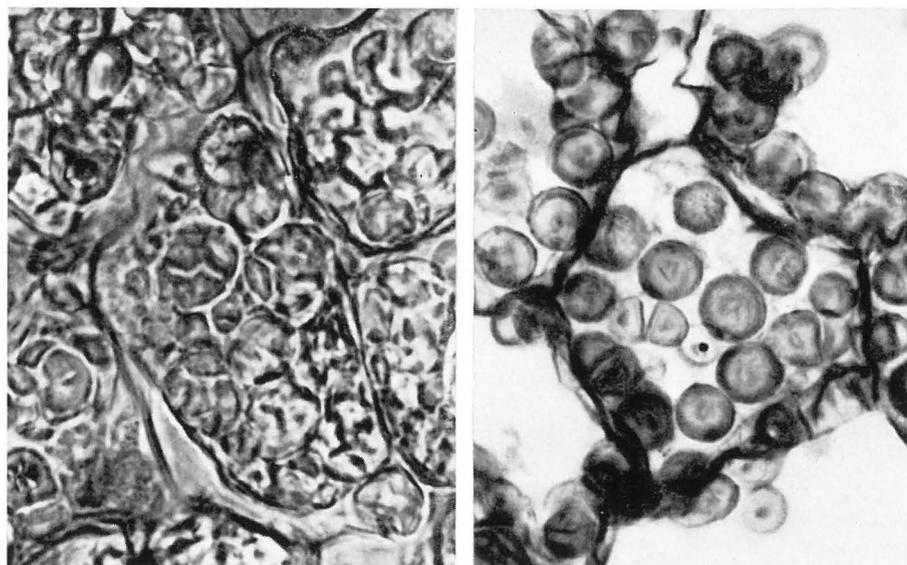


Abb. 6 Links: Stärkekörner in einer Nodosität der *Vitis vinifera*-Sorte Gamay noir.
Rechts: Stärkekörner in einer Nodosität der *Vitis*-Species Riparia G 1.
(Gentianviolett färbung, 900 x)

Tabelle 2
Prozentualer Anteil an Stärke auf Nodositätenquerschnitten
bei verschiedenen Rebensorten.

Sorte	Anzahl der Querschnitte	% Stärke \pm 3 m
<i>Vitis vinifera</i> -Sorten		
Rkazitelli	488	32,9 \pm 2,2
Gutedel	631	32,1 \pm 2,0
Gamay noir	502	22,5 \pm 1,1
Portugieser	594	22,0 \pm 0,4
Traminer	393	19,7 \pm 1,7
Riesling 90	617	22,5 \pm 1,1
Trollinger	284	17,2 \pm 1,3
Sylvaner	446	20,4 \pm 1,2
Amerikanische <i>Vitis</i> -Species		
Riparia G 1	469	53,1 \pm 2,8
Riparia G 64	375	38,1 \pm 2,7
Rupestris H. G. 9	278	46,6 \pm 3,5
Rupestris St. George	357	59,5 \pm 3,2
Labrusca	422	46,2 \pm 2,1
Kreuzungsnachkommenschaften		
Kober 5 BB	615	58,4 \pm 1,4
M. G. 101 — 14	411	54,9 \pm 3,2
Oberlin 595	385	47,1 \pm 2,0
M. G. 143 A	518	69,9 \pm 2,7
G 26	364	48,3 \pm 2,5
F. S. 4 — 201 — 39	530	47,0 \pm 1,5
F. S. 4 — 195 — 39	305	59,5 \pm 1,7

Auch die Menge der in den Nodositäten abgelagerten Stärke ist sortenverschieden (vgl. Tabelle 2, Seite 134). Zur Ermittlung der Stärkemenge wurde der Prozentsatz der Stärke geschätzt, der auf den Querschnitten zu erkennen war. [Eine Auszählung der Stärkekörner war nicht durchführbar, da die Größe derselben (vgl. Abb. 6, Seite 134) ebenso wie die Zellgröße (siehe Tabelle 1, Seite 133) bei den einzelnen Sorten verschieden ist.] Aus der Summe aller geschätzten Werte und der Anzahl der untersuchten Querschnitte konnten dann die mittleren Stärkeprozentage und der dreifache mittlere Fehler berechnet werden.

Da die untersuchten Wurzelgallen gleich alt waren (ungefähr drei Wochen), ist die unterschiedliche Stärkebildung bei den verschiedenen Rebensorten besonders auffallend. Die größere Stärkemenge in den Nodositäten der Wildarten (z. B. *V. riparia* usw.) und der Kreuzungsnachkommenschaften ist ein Merkmal für die gute Nährstoffversorgung dieser Sorten.

Wie aus den Befunden der Praxis bekannt ist, gehen die Nodositäten der *Vitis vinifera*-Sorten rasch zugrunde, während die Wurzeln der widerstandsfähigen Arten trotz Nodositätenbildung länger leben. Die Widerstandsfähigkeit der Reben gegen Fäulnisprozesse läßt sich offenbar auf die bessere Nährstoffversorgung dieser Sorten zurückführen. Da die Menge, die nach den Wurzeln abgeleiteten Assimilate fast ausschließlich von der Anzahl bzw. assimilierenden Fläche der Blätter, sowie der Masse und dem Nährstoffgehalt des Holzes bestimmt wird [K. KRÖEMER (12)], hängt die Entwicklungsmöglichkeit der Wurzeln vom Umfang und der Leistungsfähigkeit der oberirdischen Teile ab. Im allgemeinen sind die Wildarten (z. B. *V. riparia*) wüchsiger als die Kulturreben und zeichnen sich durch ein üppiges ober- und auch unterirdisches Wachstum aus [F. STELLWAAG-KITTLER (17)]. Wie aus früheren Untersuchungen hervorgeht¹⁾, wachsen die *Vitis*-Species und die Kreuzungsnachkommenschaften in der gleichen Zeit doppelt so schnell wie die *Vitis vinifera*-Sorten. Da erstere auch mehr Stärke in ihren Nodositäten ablagern, besteht ein Zusammenhang zwischen Stärkeablagerung und Wachstumsgeschwindigkeit.

Je wüchsiger demnach eine Pflanze ist, umso besser werden ihre einzelnen Teile mit Nährstoffen versorgt, umso mehr Wurzeln können ihr Längenwachstum trotz Ausbildung von Nodositäten fortsetzen und weisen demzufolge eine größere Lebensdauer auf.

Die histologischen Untersuchungen zur Entwicklung einer Nodosität zeigten, daß solche Wurzeln weiter wachsen und damit länger funktionsfähig bleiben, die eine verkorkte Endodermis aufweisen. Vergleicht man Querschnitte vollständig ausgebildeter etwa drei Wochen alter Nodositäten verschiedener Rebsorten, so findet man Unterschiede in der Auflagerung einer Suberinlamelle auf der Endodermis (Ausbildung der Sekundärendodermis). An 20-30 μ dicken Querschnitten läßt sich auch ohne Färbung gut erkennen, ob bereits eine Suberinlamelle aufgelagert wurde.

Tabelle 3

Ausbildung der Endodermis in den Nodositäten
verschiedener Rebsorten

Sorte	Anzahl der Nodositäten	davon mit ausgebildeter Suberinlamelle	%
Kober 5 BB	59	33	56
Riesling 90	60	17	28
F. S. 4—201—39	42	19	45
<i>V. labrusca</i>	40	11	28

Da das Weiterwachsen der Wurzeln nach Nodositätenbildung vom jeweiligen Entwicklungsstadium der Endodermis abhängig ist, (vgl. Seite 129), mußte die Differenzierung der Sekundärendodermis in verschiedenem Abstand von der Wurzelspitze erfolgen. Um festzustellen in welcher Entfernung von der Wurzelspitze die Anlage der Vasalprimanen, sowie die Differenzierung der Endodermis bei den verschiedenen Sorten eintritt, wurden Längsschnitte von Wurzelspitzen normaler Rebenwurzeln, die in Wasser gewachsen waren, untersucht. Als Material dienten Wurzeln der Sorten Gutedel (*Vitis vinifera*) und Oberlin 595 (Kreuzungsnachkommenschaft). Von jeder Wurzel wurde möglichst am Medianschnitt die Länge der meristematischen Zone gemessen, nach der eine Differenzierung zu beobachten war.

Tabelle 4

Länge der meristematischen Zone an der Wurzel
von zwei Rebsorten

Sorte	Anzahl der Längsschnitte	mittlere Länge der meristematischen Zone	± 3 m
Gutedel	17	971 μ	232
Oberlin 595	20	588 μ	137

Die primären Gewebe sind also bei Oberlin 595 in geringer Entfernung von der Wurzelspitze differenziert. Die sekundäre Gewebebildung kann sich nun anschließen oder, wie es besonders bei Holzpflanzen der Fall ist [H. FITTING (6)], schon vor Fertigstellung der primären Gewebe einsetzen. Die Ausbildung der Sekundäreindodermis kann demnach bereits kurz hinter der meristematischen Zone beginnen.

Wie die Untersuchungen über die Wachstumsgeschwindigkeit der Rebenwurzeln ergaben, [vgl. HOFMANN, *Vitis* 1, 66-81 (1957)], wächst die Sorte Oberlin 595 etwa doppelt so schnell wie die Sorte Gutedel. Da auch die Differenzierung der Endodermis bei ersterer eher eintritt als bei letzterer, muß ein direkter Zusammenhang zwischen der Wachstumsgeschwindigkeit der Wurzeln (d. h. Zuwachs der Länge in der Zeiteinheit) und der Länge der meristematischen Zone bestehen. Und zwar verhält sich die Wachstumsgeschwindigkeit der Wurzel zur Länge der meristematischen Zone umgekehrt proportional

Je wüchsiger also eine Sorte ist, umso kürzer ist ihre meristematische Zone, und umso eher setzt die Ausbildung der Sekundäreindodermis ein. Demzufolge findet man bei den Sorten, die ein stärkeres Längenwachstum zeigen im Vergleich zu den schwächer wachsenden eine größere Anzahl Wurzeln, deren Endodermis bereits verkorkt ist (vgl. Tabelle 3, Seite 136), und damit zusammenhängend einen höheren Anteil an Wurzeln, die trotz der Ausbildung von Nodositäten ihr Längenwachstum fortgesetzt haben, also „durchgewachsen“ sind.

Zusammenfassend ergibt sich, daß rasches Wurzelwachstum, frühzeitige Differenzierung der Sekundäreindodermis und erhöhte Lebensdauer (also Toleranz) der Wurzeln nach Reblausbefall in enger Beziehung stehen.

Diskussion

Nach E. KÜSTER (9) ist Gallbildung nur möglich, solange der betreffende Pflanzenteil noch in der Entwicklung begriffen ist. Erfolgt der Einstich der Reblaus in der Nähe der Wurzelspitze, so entwickeln sich die Nodositäten aus primärem meristematischem Gewebe. Es steht einwandfrei fest, daß die Nodositätenbildung durch Zellteilungen in demselben zustande kommt. Daher war es auffallend, daß auch im nicht meristematischen Gewebe Anschwellungen als Reaktion auf den Einstich der Reblaus festgestellt werden konnten (s. Seite 127). Diese Beobachtung schien der Theorie zu widersprechen, daß nur meristematisches Gewebe zur Zellteilung fähig sind. Nach E. BÜNNING (4) veranlaßt jedoch der Wundreiz [Nekrohormone, Wundhormone nach G. HABERLANDT (8)] auch Zellen, die bereits ihre normale Größe erreicht hatten, und bei denen normalerweise keine weiteren Teilungen eingetreten wären, zu erneutem Wachstum und erneuten Teilungen. Wie auch F. ANDERS (1) vermutet, sind diese sekundär entstandenen Meristeme zur echten Zellteilung nicht fähig, so daß hier Amitosen auftreten. In diesem Fall kann somit die Anschwellung der Wurzelabschnitte nach dem Einstich der Reblaus durch eine pathologische Zellvermehrung erklärt werden.

Bisher werden zwei verschiedene Anschauungen über die Ausbildung der Gallen vertreten, einige Autoren nehmen mechanische Ursachen an, andere chemische. Es liegt nahe, die Gallbildung auf chemische Ursachen zurückzuführen. Ob es sich bei den vom Insekt ausgeschiedenen Stoffen um wuchsstoffähnliche Substanzen handelt, um „Kerngifte“ oder um beides, konnte noch nicht ermittelt werden. Nach E. BÜNNING (4) sind die Gallbildungen nur teilweise durch Wuchsstoffe erklärbar, die vom Organismus geliefert werden. Sie dürften durch das Zusammenwirken verschiedener Reize veranlaßt werden, unter denen hormonartige Substanzen eine bedeutende Rolle spielen. Es konnte noch nicht geklärt werden, ob die zellteilungsauslösenden Einflüsse auf die Wirkung des Reblaussspeichels zurückzuführen sind, oder auch auf die durch die Verwundung hervorgerufenen Störungen des Hormongleichgewichts der Pflanze.

Als Ursachen für das Absterben der Nodositäten sind nach den vorliegenden Untersuchungen die Degeneration der Gewebe und auch die Tätigkeit von Mikroorganismen anzusehen. Es handelt sich in erster Linie um einen physiologischen Vorgang, Pilze und Älchen treten sowohl als Parasiten als auch als Saprophyten in Erscheinung. Auch Umwelteinflüsse (z. B. Bodenfeuchtigkeit) können eine Rolle spielen. Somit wurden die Befunde der vor genannten Autoren bestätigt.

Die experimentellen Untersuchungen der vorliegenden Arbeit schließen sich an die große Zahl von Versuchen an Eigenschaften festzustellen, die den Charakter von Resistenzmerkmalen haben.

Resistenzunterschiede konnten in jedem Fall dadurch erklärt werden, daß die durch den Reblausstich hervorgerufenen Nodositäten entweder durch Zersetzungsprozesse zum Absterben gebracht werden, die auch die normalen Wurzeln ergreifen, oder daß die Wurzeln infolge bestimmter Merkmale für die Zersetzung nicht zugänglich waren und daher „durchgewachsen“ sind.

Als eine der Ursachen für das Weiterwachsen der Wurzeln trotz Nodositätenbildung ist das unterschiedliche Streckungswachstum der Zellen seitlich der Einstichstelle bei den verschiedenen Sorten anzusehen. Die Querschnittsfläche dieser Zellen ist bei den meisten Kreuzungsnachkommenschaften und amerikanischen *Vitis*-Species etwa doppelt so groß wie bei den *Vitis vinifera*-Sorten. Dadurch wird der Abstand der Einstichstelle vom Zentralzylinder bei den erstgenannten Sorten größer als bei letzteren, und ebenso sind die Auswirkungen des Reblausstiches auf den Zentralzylinder bei ersteren geringer. Infolgedessen können die Wurzeln dieser Sorten eher aus dem Bereich der Schädigung herauswachsen.

Das unterschiedliche Wachstum der Zellen bei den einzelnen Sorten steht im Zusammenhang mit der unterschiedlichen Wachstumsgeschwindigkeit derselben. Je wüchsiger eine Sorte ist, umso mehr Wurzeln wachsen nach Reblausbefall trotz Ausbildung einer Nodosität weiter, und umso größer ist die Toleranz der betreffenden Sorten.

Die histologischen Untersuchungen ergaben, daß die Differenzierung der Endodermis von der Wachstumsgeschwindigkeit abhängig ist. Mit zunehmender Wachstumsgeschwindigkeit tritt eine frühere Ausbildung der Sekundär-endodermis ein. SCHWENDENER und DE VRIES [zit. in (7) S. 137] wiesen experimentell nach, daß die Endodermis in diesem Zustand wenig Wasser durchläßt.

Es liegt daher nahe zu vermuten, daß das Absterben der Rinde außerhalb der verkorkten Endodermis als Kriterium für die Undurchlässigkeit derselben angesehen werden kann. Wie Abb. 5 (Seite 130) zeigt, übernimmt die Endodermis nach dem Verlorengang der primären Rinde im ganzen ungefähr die Schutzfunktion der Epidermis oberirdischer Organe. Nach H. v. GUTTENBERG (7) ist die Endodermis, die den regulären Abschluß des Zentralzylinders bildet, in ihrer zellphysiologischen Funktion u. a. als wuchsstoffbegrenzende Scheide anzusehen [A. ARNOLD (2)], die verhindert, daß der Wuchsstoff in das Rindenparenchym übertritt. Es besteht demnach die Möglichkeit, daß durch die im Sekundärstadium ausgebildete Suberinlamelle auf der Endodermis eine weitgehende Abdichtung des Zentralzylinders gegen die Stoffe bewirkt wird, die umgekehrt aus dem Rindenparenchym in den Zentralzylinder eindringen könnten.

Daraus erklärt sich dann, daß Wurzeln, die nach der Ausbildung der Sekundäreindodermis von der Reblaus befallen werden, ihr Längenwachstum ungehindert fortsetzen, da eine Einwirkung des Reblaus speichels auf den Zentralzylinder nicht mehr möglich ist. Die frühzeitige Differenzierung der Endodermis kann daher als eine der Ursachen angesehen werden, die die Toleranz bedingen.

Zusammenfassung

- 1.) Die Nodosität entsteht durch gleichzeitige Wachstumsverzögerung (Hypotrophie) und -förderung (Hypertrophie) sowie Zellvermehrung (Hyperplasie) im Rindenparenchym. In den hypotrophierten Zellen an der Einstichstelle sind Zellkernvergrößerungen festzustellen, in den hypertrophierten seitlich davon vermehrte Stärkeablagerungen. Die Zellvermehrung im Rindenparenchym wird auf die Bildung von Sekundäreristemen zurückgeführt.
- 2.) Unter Berücksichtigung der bestehenden Lehrmeinungen über die Mitwirkung von Wuchsstoffen und Giftstoffen wird die Entstehung der Nodositäten diskutiert.
- 3.) Die Ursachen des Absterbens der Nodositäten sind physiologischer Natur. Primär wirkt die Degeneration der Gewebe, sekundär die Tätigkeit von Mikroorganismen, auch Umwelteinflüsse sind von Bedeutung.
- 4.) Die histologischen Untersuchungen an Nodositätenquerschnitten verschiedener Rebsorten zeigen, daß die amerikanischen *Vitis*-Species und die untersuchten Kreuzungsnachkommenschaften mehr Stärke in ihren Nodositäten einlagern als die *Vitis vinifera*-Sorten. Offenbar werden die Wurzeln der erstgenannten Sorten besser mit Stärke versorgt. Infolgedessen zeichnen sie sich auch durch eine längere Lebensdauer aus.
- 5.) Die Zellgröße ist an der Einstichstelle und ebenso am Rande des Gallenquerschnittes bei allen Sorten ungefähr gleich. Seitlich der Einstichstelle sind die Zellen bei den Kreuzungsnachkommenschaften und bei *V. rupestris*, *V. labrusca* doppelt so groß wie bei den *Vitis vinifera*-Sorten. Daraus ergibt sich, daß die Entfernung der Einstichstelle vom Zentralzylinder bei den

erstgenannten Sorten größer ist, und demzufolge die Wirkung des Reblausstiches auf den Zentralzylinder geringer wird.

- 6.) Erfolgt der Einstich der Reblaus in der Nähe der Wurzelspitze, so werden in der Endodermis und im Zentralzylinder Veränderungen hervorgerufen. Nach Ausbildung der Sekundärendodermis lassen sich im Reizfeld keine Veränderungen an der Endodermis beobachten.
- 7.) Zwischen den einzelnen Sorten bestehen Unterschiede in der Ausbildung der Sekundärendodermis. Diese wird bei den *Vitis*-Species und Kreuzungsnachkommenschaften in kürzerem Abstand von der Wurzelspitze differenziert als bei den *Vitis vinifera*-Sorten. Infolgedessen können die Gewebeveränderungen nicht auf den Zentralzylinder übergreifen und die Wurzel wächst weiter.
- 8.) Bei der Ausbildung der Sekundärendodermis spielt die Wachstumsgeschwindigkeit der Wurzeln eine entscheidende Rolle. Je wüchsiger eine Sorte ist, umso eher tritt die Ausbildung der Sekundärendodermis ein, durch die eine Abgrenzung des Zentralzylinders gegen die durch den Reblausstich hervorgerufenen Gewebeveränderungen ermöglicht wird.
- 9.) In Verbindung mit der Wachstumsgeschwindigkeit wird die frühzeitige Differenzierung der Endodermis als eine der Ursachen für das „Durchwachsen“ und die längere Lebensdauer (Toleranz) der Nodositäten angesehen.

Literaturverzeichnis

1. ANDERS, F. Zytologische Untersuchungen an der Reblausblattgalle. *Experientia* Vol. **11**, 322—323 (1955).
2. ARNOLD, A. Über den Funktionsmechanismus der Endodermiszellen der Wurzel. *Protoplasma* **41**, 189—211 (1952).
3. BECKER, H. u. BRÜCKBAUER, H. Untersuchungen zur Histogenese der Reblausblattgallen. *Gartenbauwiss.* **19**, 450—456 (1955).
4. BÜNNING, E. Entwicklungs- und Bewegungsphysiologie der Pflanze. 3. Auflage Springer Verlag Heidelberg, Göttingen und Berlin (1953).
5. CORNU, M. Etudes sur le Phylloxéra vastatrix. *Mém. Prés. Div. Sav. Acad. Nat. France* T. XXVI (1878).
6. FITTING, H. Morphologie, in STRASSBURGER, Lehrbuch der Botanik. 20. Auflage (1939).
7. GUTTENBERG, H. v. Der primäre Bau der Angiospermenwurzel. Die Endodermis. LINSBAUER Handbuch der Pflanzenanatomie. S. 123—138 (1940).
8. HABERLANDT, G. Wundhormone als Erreger von Zellteilungen. *Beiträge zur allgemeinen Botanik* **2**, 1 (1923).
9. KÜSTER, E. Die Gallen der Pflanzen. Leipzig 1911.
10. KÜSTER, E. Pathologische Pflanzenanatomie. Jena 1925.
11. KROEMER, K. Wurzelhaube, Hypodermis und Endodermis der Angiospermenwurzel. *Bibliotheca Botanica* H. 52 (1903).
12. KROEMER, K. Die Rebe, ihr Bau und ihr Leben. Berlin (1923).

13. MILLARDET, A. Théorie nouvelle des altérations que le Phylloxéra détermine sur les racines de la vigne européenne. J. Agric. pratique, p. 186—187 (1878).
14. NIKLOWITZ, W. Histologische Untersuchungen an Reblausgallen. Phytopathologische Zeitschr. **24**, 299—340 (1955).
15. PETRI, L. Studii sol marciame della radici nelle viti fillocericate. Roma 1907.
16. PETRI, L. Über die Wurzelfäule phylloxerierter Weinstöcke. Zeitschr. f. Pflanzenkrankheiten **19**, 18—48 (1909).
17. STELLWAAG-KITTLER, F. Über den Einfluß von Außenfaktoren auf den Reblausbefall. Morphologische Resistenzmerkmale der Rebe. Verh. d. deutsch. Ges. ang. Entomol. (1955).
18. STERLING, Cl. Ontogeny of Phylloxera gall of grape leaf. Amer. J. Bot. **34**, 6—15 (1952).
19. ZWEIFELT, F. Beiträge zur Kenntnis des Saugphänomens der Blattläuse und der Reaktion der Pflanzenzellen. Zbl. Bakt. u. Parasitenkunde, Abt. II, **42**, 265 (1915).
20. ZWEIFELT, F. Blattlausgallen unter besonderer Berücksichtigung der Anatomie und Aetiologie. Zbl. Bakt. u. Parasitenkunde, Abt. II, **47**, 408—535 (1917).
21. TUNMANN, O. u. ROSENTHALER, L. Pflanzenmikrochemie, II. Aufl., Berlin 1931.

eingegangen am: 20. 2. 1957