Beitr. Ent. - Berlin 42(1992)2. - S. 323-329

Das Körperwachstum bei Blattläusen (Homoptera, Aphididae) als Ausdruck des Nährstoffangebots in der Wirtspflanze II. Untersuchungen an Stielen abgeschnittener Blätter von *Tropaeolum majus* L.

Mit 6 Textfiguren

PAUL SCHOLZE[1]

Bundesanstalt für Züchtungsforschung an Kulturpflanzen Quedlinburg

Zusammenfassung

An Stielen abgeschnittener Blätter von *Tropaeolum majus* L. werden ernährungsphysiologische Einflüsse des Wirts auf die postembryonale Entwicklung von *Aphis fabae* ssp. *mordvilkoi* BÖRNER & JANISCH demonstriert. Als Parameter der Wuchsleistung diente das Körpergewicht (mg $\bar{x}$) sechs Tage alter ungeflügelter Exsules. Der Körpermassezuwachs der Blattläuse ist abhängig von der Menge stickstoff- und kohlenhydrathaltiger Nährstoffe, die während des Alterns der Blätter gebildet und dann in den Stiel transloziert werden. Er ist umso höher, je größer die alternden Blätter sind. Die Behandlung der Blätter mit dem Proteinstabilisator Kinetin (6-Furfurylaminopurin) verzögert den Körpermassezuwachs der Blattläuse. Mechanische Durchtrennung der Siebgefäße am Stiel führt zur Bildung von Nährstoffstaus, die den Körpermassezuwachs beschleunigen. Es wird gezeigt, daß sich die Differenzierung des Nährstoffangebots in den Stielen in quantitativ identischem Maß über das Durchschnittsgewicht der Blattläuse ausdrücken läßt.

Abstract

On stems of excised leaves of *Tropaeolum majus* L. nutritive effects of the host plant on the postnatal development of the black bean aphid, *Aphis fabae* ssp. *mordvilkoi* BÖRNER & JANISCH, is demonstrated. Weight gain (mg $\bar{x}$) of six days old apterous exules was used as a criterion for growth. Progress in aphids' body weight depends on amounts of nitrogen and carbohydrate containing nutrients, which are formed during ageing process of leaves and then translocated in the stem. Greater senescing leaves cause higher average weights then smaler ones. Application of kinetin (6-Furfurylaminopurine) on leaves to prevent protein breakdown retards the progress in body weight. After mechanical cutting phloem elements through a dumming up of nutrients arises and growth of aphids accelerates. The differentiation of nutrient supply in the stems is shown to be expressible in a quantitatively identical manner with the mean weight of the aphids.

Einleitung

In abgeschnittenen (isolierten) Pflanzenteilen sind Vermehrung und Körperzuwachs von Blattläusen im Vergleich zu intakten Systemen deutlich begünstigt (KENNEDY & BOOTH 1951; MALTAIS 1959; MOSBACHER 1964b; H.J. MÜLLER 1966; 1968). Die Ursachen sind auf der ernährungsphysiologi-

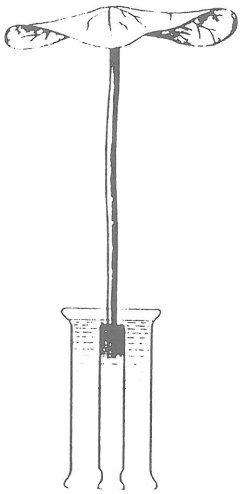
[1]Anschrift des Verfassers: Dr. Paul Scholze, Bundesanstalt für Züchtungsforschung an Kulturpflanzen, Neuer Weg 22/23, O-4300 **Quedlinburg**

DOI: 10.21248/contrib.entomol.42.2.323-329

schen Ebene der Wirt/Parasit-Interaktion zu suchen. Nach Abtrennung eines Pflanzenteils werden die in ihm präformierten hochmolekularen Stickstoff (N-)- und Kohlenhydrat (C-) Verbindungen, es handelt sich im wesentlichen um Eiweiß und Stärke, enzymatisch in ihre Grundbausteine Aminosäuren bzw. Zucker abgebaut (hydrolysiert). Es entstehen die Fraktionen der 'gelösten' N- bzw. C-Verbindungen, über die die Blattläuse ihren Bedarf an Hauptnährstoffen decken (IBBOTSON & KENNEDY 1950; MITTLER 1953; AUCLAIR et al. 1957; MALTAIS 1959; u. a.).
Der sogenannte 'Isolierungseffect' geht somit auf eine deutliche Verbesserung der nutritiven Verhältnisse im Wirt zurück. Es handelt sich dabei um grundlegende Prozesse, die sich unter gleichen Voraussetzungen in jedem Wirt vollziehen.
Werden potentiell trophische oder auch andere Substanzen über Blätter oder Stiele in die Leitgewebe geschleust, ist zu erwarten, daß sie den Aphiden in verhältnismäßig unverfälschter Form zur Verfügung stehen. Die isolierten Pflanzenteile können dann als einfache Modellsysteme zur Klärung eines breiten Spektrums ernährungsphysiologischer Beziehungen zwischen Parasit und Wirt aufgefaßt werden. Für die Sicherheit der Interpretation der Befunde erweist es sich aber als erforderlich, die durch den Isolierungseffekt eingeleiteten primären von den durch exogen applizierte physiologisch aktive Substanzen bedingten sekundären Stoffumsatzvorgängen zu trennen. Das kann erfahrungsgemäß nicht bis zur molekularen Ebene erfolgen. Sind jedoch die grundsätzlichen, primären Nährstoffverschiebungen quantifizierbar, lassen sich in bestimmten Grenzen wertvolle Detailergebnisse erbringen und Wirkprinzipien ableiten (SCHOLZE 1971; 1972).
Im folgenden ist beabsichtigt, anhand einiger Experimente zu verdeutlichen, wie sich Unterschiede in der Körpermasseentwicklung bei apteren Exsules auf die Dynamik primärer Hydrolyseprodukte beziehen lassen. Dabei werden die Impulse für die Nährstoffverschiebungen lediglich durch einfache technische Manipulationen am Wirt oder durch Veränderungen der Umweltbedingungen gesetzt. Auf parallele biochemische Untersuchungen wurde verzichtet.

Material und Methoden

Als Wirt erwies sich die Kapuzinerkresse, *Tropaeolum majus* L., sehr gut geeignet. Sie ist schnellwüchsig und bildet verhältnismäßig lange Stiele aus. Diese wurden mit Lamina vom Sproß getrennt und in sogenannten Stielgläschen mit Wasser eingefrischt. (Fig.1).



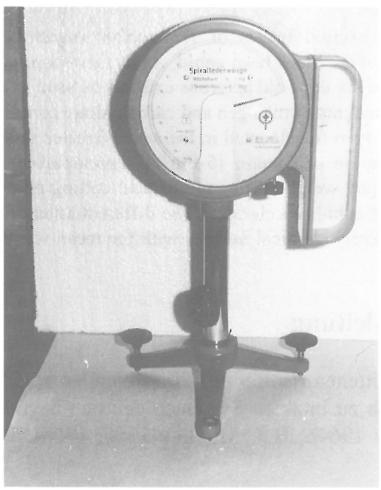


Fig. 1: Abgeschnittenes, in ein Stielgläschen mit Wasser eingefrischtes gestieltes Laubblatt von *Tropaeolum majus* L. - Fig. 2: Torsionswaage

DOI: 10.21248/contrib.entomol.42.2.323-329

Als Versuchstier diente die Schwarze Bohnenlaus, *Aphis fabae* ssp. *mordvilkoi* BÖRNER & JANISCH. Sie gehört einem Komplex bionomischer Rassen von *Aphis fabae* SCOP. an, die jetzt den Rang von Unterarten innehaben und nur nach ihrem Wirtsannahmeverhalten differenzierbar sind. Genauere Angaben hierüber finden sich in einer Arbeit von F.P. MÜLLER (1988).
Die Blattläuse mußten ständig an *Tropaeolum* gehalten werden, da sie nicht zur Annahme von *Vicia faba* L. zu veranlassen waren. Ihre Vermehrung erfolgte nach dem von H.J. MÜLLER & HENNIG (1965) ausführlich beschriebenen Simultanverfahren. Je nach Erfordernis wurden auf frisch geschnittene Stielblättchen vier bis fünf möglichst gleichaltrige Mutterläuse gesetzt, wo sie Gelegenheit hatten, in 24 h 20 bis 30 Junglarven abzusetzen. Danach wurden die Adulten entfernt und die Anzahl der neugeborenen Tiere auf 15 bis 17 Stück je Isolat reduziert. Diese sind in sieben bis acht Tagen erwachsen und können für die Experimente verwendet werden.
Für die Anzucht der Läuse sowie die Versuche standen gut belüftete Gewächshauskabinen zur Verfügung. Die Temperaturen schwankten zwischen 15 und 20 °C und die relativen Luftfeuchtigkeiten zwischen 60 und 75 %. Die Photoperiode betrug in der Regel 18 h. Die dafür notwendige Zusatzbelichtung ließ sich über Lumineszenzröhren (1 klx) absichern und umfaßte den Zeitraum von 3 Uhr früh bis 21 Uhr abends.
Als Parameter für die Wuchsleistung diente die Körpermasse (mg $\bar{x}$) frisch gehäuteter Adulter oder kurz vor der Häutung stehender L_4-Larven apterer Exsules. Die Kolonien (Wiederholungen) einer Serie, jeweils einem zusammengefaßten Stichprobenumfang (n) entsprechend, wurden mit einem Pinsel in ein verschließbares Gefäß gestreift, mit Äther betäubt und danach einzeltierweise auf einer Torsionswaage (Genauigkeit 0,01 mg) (Fig. 2) ausgewogen. Da Normalverteilung des Merkmals gegeben war, ließ sich die statistische Prüfung nach Differenz zwischen den Mittelwerten mit dem t-Test durchführen, wobei für die Signifikanz eine Irrtumswahrscheinlichkeit von $\alpha = 1\%$ als ausreichend erachtet wurde.

Ergebnisse und Diskussion

Werden Blattläuse auf Stiele von *Tropaeolum* gesetzt, so kommen sie nach einigen Probestichen ins Substrat schließlich am oberen Stielende zur Ruhe und setzen sich fest. Bei Angebot von unterschiedlich reifen Isolaten werden in der Regel die jüngeren mit den kleineren Blättern bevorzugt. Höhere Körpergewichte erreichen die Blattläuse jedoch stets auf den älteren, mit größeren Blättern ausgestatteten Stielen.
Wirtsannahme und Körperwachstum scheinen demnach auf unterschiedlichen, voneinander unabhängigen Reizen zu beruhen, die vom Substrat ausgehen. Daß das nicht ausschließlich der Fall ist, soll später gezeigt werden. Indessen ist anzunehmen, daß von der Lamina eines isolierten Stielblättchens ein ernährungsphysiologischer Impuls ausgehen dürfte. Es liegt die Frage nach einem möglichen Einfluß der Größe der Lamina nahe. Um das zu prüfen, wurden 40 Stielblättchen gleichen Alters isoliert (Stiellänge 12 cm) und bei jeweils 10 von ihnen die Laminaflächen auf Größen von 3,14, 12,50, 28,26 bzw. 50,24 cm^2 standardisiert und in Stielgläschen mit Wasser, wie in Fig. 1 dargestellt, eingefrischt. Die Mutterläuse wurden auf einem mit verdünnter Vaseline begrenzten zwei Zentimeter langen Abschnitt am mittleren Stielteil angesetzt. Von den Nachkommen verblieben jeweils 15 Tiere an jedem Stielabschnitt. Nach sechstägiger Entwicklung standen als Stichprobenumfänge je Serie n = 44, n = 104, n = 134 bzw. n = 132 frisch gehäutete Adulte bzw. L_4-Larven zur Verfügung. Die Differenz zur Ausgangsgröße der jeweiligen Kolonien ist auf die Anzahl Geflügelter zurückzuführen, die nicht in die Gewichtsermittlungen einbezogen wurden. Die Ergebnisse des Versuchs sind in Fig. 3 dargestellt. Es zeigt sich, daß die Blattläuse umso höhere Körpergewichte erreichen, je größer die Lamina der Stielblättchen ist.
Somit liegt offensichtlich eine quantitative Beziehung zwischen beiden Merkmalen vor. Da die Körpermassezunahme als eine Funktion des Nährstoffangebots aufzufassen ist, muß von den Blättern der Isolate der wesentliche stoffliche Einfluß ausgehen. MICHAEL (1935) hat in einer vorzüglichen Untersuchung die sich in Stielblättchen von *Tropaeolum* vollziehenden N-Umsatz-Prozesse analysiert.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.42.2.323-329

Demnach verbleiben die bei der Hydrolyse der Proteine frei werdenden Aminosäuren, Amide usw. nicht in der Lamina, sondern werden schnell in den Stiel transloziert und sammeln sich dort an.

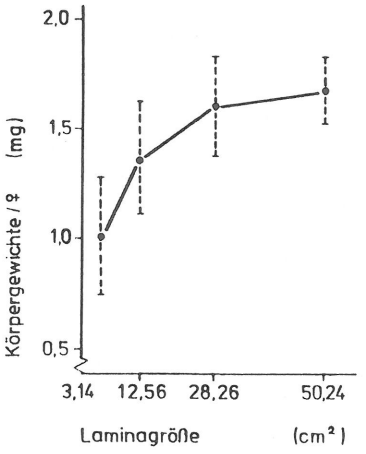


Fig. 3: Durchschnittliche Körpermassen und Standardabweichungen apterer Exsules nach Aufzucht an Stielen mit unterschiedlicher Laminagröße

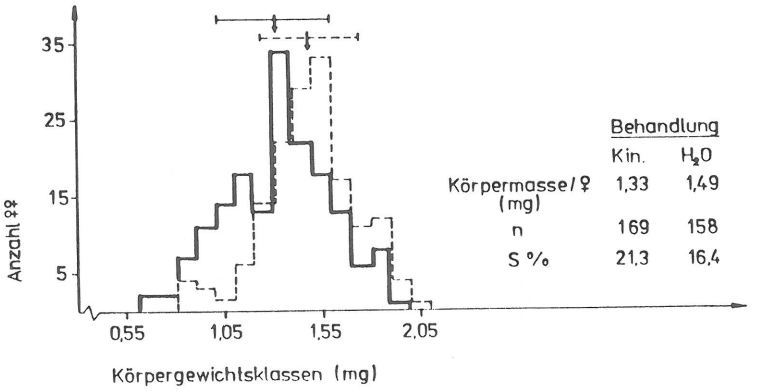
Eindrucksvoll ließ sich nachweisen, daß durch die Verschiebung der N-Anteile in Blättern und Stielen die Gesamt-N-Bilanz im Isolat prinzipiell unverändert bleibt. Da das Chlorophyll eng an die Proteine gekoppelt ist, erfolgt parallel zur Proteinhydrolyse der Chlorophyllabbau, der in zunehmender Vergilbung des Blattes seinen Ausdruck findet. Neben den N-haltigen Verbindungen werden aber auch niedermolekulare Zucker (Hexosen, Disaccharide) als Folge der Stärkehydrolyse in die Stiele verlagert (AHRNS 1924).

Im angeführten Versuch wurde einfach die Laminafläche mechanisch verändert, doch läßt sich analoge Wirkung auch biochemisch erzielen, wenn die Blätter der Isolate mit dem Pflanzenhormon Kinetin (6-Furfurylaminopyrin), einem Proteinstabilisator, behandelt werden. Für das Experiment wurden ausgewachsene Blätter mit 20 cm langem Stiel geschnitten, auf 50,24 cm^2 standardisiert und in zwei Serien geteilt. Die Junglarven wurden am untersten Stielende angesetzt. Die Blätter der einen Serie wurden täglich einmal mit wässriger Kinetin-Lösung (30 ppm) und die der anderen Serie mit Wasser ohne Kinetin (Kontrolle) besprüht. Der Fig. 4 ist zu entnehmen, daß die Läuse an der mit dem Hormon behandelten Serie ein geringeres Körpergewicht erreicht haben als bei der Kontrolle. Die Durchschnittsgewichte beider Serien sind trotz erheblicher Streuung (s%) der Einzelwerte signifikant verschieden. Das Kinetin bewirkte eine partielle Blockierung der Proteinhydrolyse, und der Abfluß von N-Verbindungen verminderte sich (MOTHES 1966).

Nachdem gezeigt werden konnte, daß das Wachstum der Aphiden durch die Menge des Nährstoffzuflusses beeinflußt wird, ergab sich die Frage, ob die oberen und unteren Stielteile nutritiv gleichwertig sind, denn durch die Isolierung werden wahrscheinlich auch transportphysiologische Vorgänge in den Phloemen verändert. Bei zwei Serien gleichaltriger Isolate mit 20 cm langen Stielen wurden die Larven am untersten bzw. obersten Stielende angesetzt. Es ergab sich ein größeres Durchschnittsgewicht am unteren Stielteil (Fig.5). Offensichtlich haben sich die aus der Lamina abgeflossenen Hydrolyseprodukte ungleichmäßig im Stiel verteilt und zwar in einer zunächst nicht erwarteten Anordnung, denn, wie einleitend zum ersten Versuch erwähnt, setzen sich Blattläuse bei freier Wahl des Einstichortes ausnahmslos am oberen Stielteil unter dem Konvergenzpunkt der

DOI: 10.21248/contrib.entomol.42.2.323-329

Blattadern an. Es wurde daher ein Stau der Nährstoffe über der Schnittfläche postuliert, der dem passiven Nahrungsaufnahmeverhalten der Blattläuse entgegenkommt und die höheren Körpergewichte induziert. Das findet im nachfolgenden Versuch seine Bestätigung. In zwei Versuchsreihen mit drei



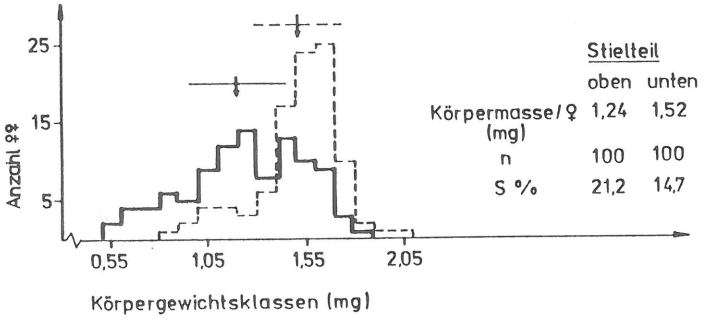


Fig. 4: Klassenzugeordnete Häufigkeitsverteilungen, Mittelwerte und Standardabweichungen der Körpermasse apterer Exsules nach Aufzucht an Stielen, deren Blätter täglich einmal mit einer Kinetin-Lösung (—) bzw. Wasser (---) behandelt wurden

Fig. 5: Klassenzugeordnete Häufigkeitsverteilungen, Mittelwerte und Standardabweichungen der Körpermasse apterer Exsules nach Aufzucht am obersten (—) bzw. untersten (---) Stielteil von *Tropaeolum*-Isolaten

Serien gleichaltriger Isolate wurden die Läuse entweder oben, in der Mitte oder unten am Stiel aufgezogen. Bei der einen Reihe waren jedoch alle Stiele der Serien in der Mitte geringelt, d.h. mit einer Rasierklinge etwa 0,5 mm tief kreisförmig eingeschnitten worden, wodurch die äußeren Siebgefäße durchtrennt und die in ihnen abwärts strömenden Säfte gestaut werden sollten. Die

DOI: 10.21248/contrib.entomol.42.2.323-329

Ergebnisse sind in Fig. 6 dargestellt. Bei der Kontrolle (ungeringelt) nehmen die Körpergewichte vom oberen zum unteren Stielteil zu. Im einzelnen betragen sie oben 1,17 mg (n = 61), in der Mitte 1,34 mg (n = 75) und unten 1,53 mg (n = 71) im Durchschnitt. Bei den geringelten Serien wird durch Stau am mittleren Stielteil das Nährstoffangebot über der Isolierstelle am unteren Teil erheblich

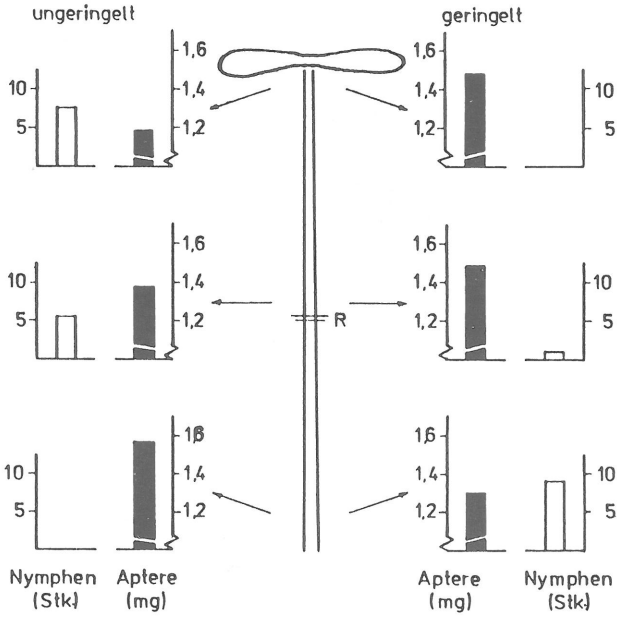


Fig. 6: Durchschnittsgewichte apterer Exsules und Anzahl Nymphen (Tiere mit Flügelanlagen) je Serie nach Aufzucht an unterschiedlichen Sektionen geringelter und ungeringelter Stiele von *Tropaeolum*-Isolaten (R = Ringelungsschnitt; weitere Erläuterungen im Text)

reduziert. Das zeigt sich an der Körpermasse der Blattläuse, die bei n = 69 im Durchschnitt 1,31 mg beträgt und im Vergleich zur Kontrollserie (ungeringelt) um 39% vermindert ist. Dagegen sind die Durchschnittsgewichte unter dem Konvergenzpunkt der Blattadern deutlich erhöht. Die Wiederholungen erbrachten bei n = 64 den Wert von 1,48 mg. Über dem Ringelungsschnitt ergab sich bei n = 66 ein $\bar{x}$ von 1,46 mg. Die Relationen zwischen den Körpermassen haben sich so verschoben, daß die Gewichtszunahmen der beiden Populationen über dem Ringelungsschnitt zusammengenommen nahezu identisch sind mit der verringerten Zuwachsrate der Läuse am untersten Stielteil. Sie betragen in der Mitte 9% und oben 27%. Die verbleibende Differenz von 3% entspricht realiter 0,02 mg Durchschnittsgewicht und ist für die hier vorgenommene Überschlagsbilanz belanglos.

Die Ergebnisse zeigen sehr gut, daß mit der Verschiebung von Akkumulationszentren von Hydrolyseprodukten analoge Veränderungen im Körpergewichtszuwachs der Blattläuse einhergehen und unter bestimmten experimentellen Bedingungen sogar quantitative Beziehungen ableitbar sind. Darüber hinaus wird deutlich, daß Stoffströme für Phloemsauger wie *Aphis fabae* (KUNKEL 1967) ernährungsphysiologisch an Bedeutung gewinnen, wenn sie auch einen horizontalen Druck, wie er durch Stau zweifelsohne verwirklicht wird, aufweisen. Unter diesem Aspekt ist verständlich, warum am oberen Stielende saugende Blattläuse letztlich geringere Gewichtszuwachsraten erreichen. Die

DOI: 10.21248/contrib.entomol.42.2.323-329

Bevorzugung dieses Stielabschnitts als Einstichort wird durch geringeren mechanischen Widerstand des Gewebes, einem Schlüsselreiz nach der Erkennung des Wirtes, veranlaßt. An intakten Pflanzen sind die Aphidenkolonien besonders an jungen, noch wüchsigen Organteilen zu finden. Hier sind sowohl günstige mechanische Voraussetzungen für die Wirtsannahme als auch Nährstoffakkumulationszentren für optimale Entwicklungs- und Reproduktionsraten gegeben (IBBOTSON & KENNEDY 1950; MOSBACHER 1964a, b; SCHOLZE 1971; 1972).
Die Befunde des Experiments lassen auch eine Tendenz der zunehmenden Geflügeltenbildung bei sich verringerndem Nahrungsangebot erkennen. Ähnliches deutete sich bereits beim ersten Versuch an, indem bei Verkleinerung der Laminafläche in den entsprechenden Kolonien mehr Geflügelte auftraten. Da in diesen Experimenten die trophisch bedingte Geflügelteninduktion nicht Gegenstand der Untersuchung war, und die Versuchsdurchführung die Erfordernisse nach Eliminierung anderer induzierender Faktoren, wie z.B. die gegenseitige taktile Reizung (crowding), nicht berücksichtigte, sind weitere Schlußfolgerungen nicht möglich. Es zeigt sich jedoch auch hier, daß die vielfältig gelagerten Einflußgrößen bei der Morphenbildung (DIXON 1985) vom Ansatz her erkennbar sind.

Literatur

AHRNS, W. 1924: Weitere Untersuchungen über die Abhängigkeit des gegenseitigen Mengenverhältnisses der Kohlenhydrate im Laubblatt vom Wassergehalt. - Bot. Arch. 5: 234-295.

AUCLAIR, J.L.; MALTAIS, J.B. & CARTIER, J.J. 1957: Factors in resistance of peas to the pea aphid, Acyrthosiphon pisum (Harr.) (Homoptera: Aphididae). II. Amino acids. - Canad. Ent. 89: 457-464.

DIXON, A.F.G. 1985: Aphid ecology. - Blackie, Glasgow & London.

IBBOTSON, A. & KENNEDY, J.S. 1950: The distribution of aphid infestation in relation to leaf age. II. progress of *Aphis fabae* SCOP. infestations on sugar beet in pots. - Ann. appl. Biol. **37**: 680-696.

KENNEDY, J.S. & BOOTH, C.O. 1951: Host alternation in *Aphis fabae* SCOP. I. Feeding preferences and fecundity in relation to the age and kind of leaves. - Ann. appl. Biol. **38**: 25-64.

KUNKEL, H. 1967: Systematische Übersicht über die Verteilung zweier Ernährungsformtypen bei den Stenorrhynchen (Rhynchota, Insecta). - Z. angew. Zool. **54**: 37-74.

MALTAIS, J.B. 1959: Feeding the pea aphid, *Acyrthosiphon pisum* (HARR.), on plant cuttings in organic nutrient solutions. - Canad. Ent. **41**: 336-340.

MICHAEL, G. 1935: Über die Beziehungen zwischen Chlorophyll- und Eiweißabbau im vergilbenden Laubblatt von *Tropaeolum*. - Z. Bot. **29**: 385-425.

MITTLER, T.E. 1953: Amino acids in phloem sap and their excretion by aphids. - Nature **172**: 207.

MOSBACHER, G. CH. 1964a: Über die Bedeutung der freien Aminosäuren in der Pflanze für die Wirtswahl von Blattläusen. - Verh. dtsch. zool. Ges. (München 1963): 301-310.

MOSBACHER, G. CH. 1964b: Über die Nahrungswahl bei *Dactynotus* RAF. (Aphididae) II. Der Einfluß des Entwicklungszustandes auf die Wirtseignung bei anfälligen und resistenten Pflanzen. - Z. angew. Ent. **54**: 444-457.

MOTHES, K. 1966: Zur Problematik der Kinetinwirkung. - Biol. Rdsch. **4**: 211-224.

MÜLLER, F.P. 1988: Revision of BÖRNER's black 'Naumburg' Aphis species (Homoptera: Aphidinea: Aphididae). - Entomol. Gener. (Stuttgart) **13**: 263-268.

MÜLLER, H.J. 1966: Über die Ursachen der unterschiedlichen Resistenz von *Vicia faba* L. gegenüber der Bohnenlaus, *Aphis (Doralis) fabae* SCOP. IX. Der Einfluß ökologischer Faktoren auf das Wachstum von *Aphis fabae* SCOP. - Ent. exp. & appl. **9**: 42-66.

MÜLLER, H.J. 1968: Über die Ursachen der unterschiedlichen Resistenz von *Vicia faba* L. gegenüber der Bohnenblattlaus, *Aphis (Doralis) fabae* SCOP. X. Vermehrung und Wachstum verschiedener Aphidenarten auf Rastatter und Schlanstedter Ackerbohnen. - Ent. exp. & appl. **11**: 455-471.

MÜLLER, H.J. & HENNIG, E. 1965: Eine Methode zur Blattlausmassenzucht für öko-physiologische Untersuchungen. - Arch. Pflanzenschutz **1**: 41-48.

SCHOLZE, P. 1971: Untersuchungen zum Einfluß trophischer Faktoren auf die Entwicklung der Blattläuse, speziell der Schwarzen Bohnenlaus, *Aphis fabae* SCOP. (Homoptera, Aphidina). - Zool. Jhd. Syst. **98**: 455-510.

SCHOLZE, P. 1972: Versuch einer in-vivo-Darstellung der Phagostimulation bei Blattläusen durch Veränderung des Stickstoff- und Kohlenhydratgehalts des Nahrungssubstrats. - Tag.-Ber. Akad. Landwirtsch.-Wiss. DDR Nr. 121: 63-72.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.42.2.323-329