

Beitr. Ent.	Berlin	ISSN 0005-805X
43(1993)1	S.141-147	19.04.1993

Das Körperwachstum bei Blattläusen (Homoptera, Aphididae) als Ausdruck des Nährstoffangebots in der Wirtspflanze: III. Untersuchungen an Blattscheiben von *Vicia faba* L.

Mit 6 Textfiguren

PAUL SCHOLZE¹

Bundesanstalt für Züchtungsforschung an Kulturpflanzen Quedlinburg

Zusammenfassung

An Blattscheiben der Ackerbohne (*Vicia faba* L.) werden ernährungsphysiologische Einflüsse des Wirts auf die postembryonale Entwicklung der Schwarzen Bohnenlaus, *Aphis fabae* SCOP., demonstriert. Als Parameter diente das Körpergewicht (mg x) sechs Tage alter ungeflügelter Exsules. Der Körpermassezuwachs der Blattläuse ist abhängig von der Menge gelöster Stickstoff- und Kohlenhydratverbindungen im Nahrungssubstrat. Hoher Gehalt an präformiertem Eiweiß und Stärke in den Blattscheiben führt zu Anreicherung ernährungsphysiologisch bedeutsamer Verbindungen (Aminosäuren, Amide, Saccharose usw.) und infolgedessen zur Beschleunigung des Körpergewichtszuwachses der Blattläuse. Manipulation des Eiweiß- und Stärkegehalts im Nahrungssubstrat durch Veränderungen der Temperatur- und Lichteinwirkungen während der Alterungsphase des Wirts verursacht unterschiedliche, sehr diffizile Reaktionen beim Körpergewichtszuwachs der Blattläuse. Die möglichen physiologischen Faktoren werden erörtert. An einem Beispiel wird gezeigt, daß das Durchschnittsgewicht der Aphiden als Indikator für den jeweiligen Status des Eiweiß- und Stärkegehalts in den Blättern der Wirtspflanze im Verlauf ihrer Individualentwicklung geeignet zu sein scheint.

Abstract

On leafdiscs from broadbean (*Vicia faba* L.) nutritive effects of the host plant on the postnatal development of the black bean aphid, *Aphis fabae* SCOP., is demonstrated. Weight gain (mg x) of six days old apterous exules was used as a criterion for growth. Progress in aphids' body weight depends on amounts of free nitrogen and carbohydrate metabolites in the nutritive substrate. High contents of preformed protein and starch in leafdiscs led to an increase of essential low molecular compounds (amino acids, amides, sucrose etc.) and as a consequence an acceleration in body growth of aphids occurred. Manipulation of protein and starch contents by changing temperature and light effects on the host during its larval period caused different and heavy responses of body weight progress of aphids. The possible controlling physiological factors in the host are discussed. An experiment demonstrates, that the average weight of aphids seems to be a suitable indicator for the actual protein and starch status in the leaves of the host plant in the course of its ontogenetic development.

Einleitung

Vom Zeitpunkt der Abtrennung eines Stielblättchens vom Sproß, mit dem eine sprunghafte Vermehrung gelöster Stickstoff- und Kohlenhydratverbindungen einhergeht (SCHOLZE, 1992), stehen einem alternden Blatt für die Erhaltung energetischer Prozesse nur noch seine eigenen Reservesubstanzen (Protein, Stärke, Mineralstoffe u.a.) zur Verfügung. Diese werden umso schneller abgebaut,

¹Anschrift des Verfassers: Dr. PAUL SCHOLZE, Bundesanstalt für Züchtungsforschung an Kulturpflanzen, Neuer Weg 22/23, D-O 4300 Quedlinburg

je mehr gelöste Verbindungen dem Blatt durch Translokation in den Stiel verloren gehen. Daraus ergibt sich, daß frisch geschnittene Blätter infolge der noch größeren Eiweiß- und Stärkeanteile für Blattläuse ein besseres Nahrungssubstrat darstellen, als gealterte, vergilbte. Das konnte H.J. MÜLLER (1966) mit Blattscheiben, die er aus Blättern unterschiedlichen Alters gestanzt hatte, nachweisen. Diese sind hinsichtlich ihres N- und C-Umsatzes ungestielten vollständigen Blättern gleichzusetzen, nur laufen in ihnen die dissimilatorischen Prozesse beschleunigt ab. Infolgedessen ist zwar das Nahrungssubstrat für die Aphiden schneller erschöpft, doch lassen sich ernährungsphysiologische Auswirkungen an Veränderungen des Körpergewichtszuwachses deutlicher erkennen, als an vollständigen Blättern (MICHEL & CHOTEAU 1964; SCHOLZE 1971). Aus diesem Grunde wurden Untersuchungen mit Blattscheiben durchgeführt. Das Ziel der Experimente bestand darin, Zusammenhänge zwischen Eiweiß- und Stärkegehalt des Blattes und seiner nutritiven Qualität für die Blattläuse zu zeigen.

Material und Methoden

In allen Experimenten kamen Ackerbohnenpflanzen (*Vicia faba* L., Sorte 'Schlanstedter') zur Verwendung. Ihre Anzucht erfolgte nach einem von SCHOLZE & HENNIG (1967) entwickelten Hydroponikverfahren. Die Stielblättchen, bestehend aus einem 12 cm langen Stengelteil und der Fieder des 2. Primärblattes, wurden aus 14 Tage alten, etwa 20 bis 25 cm großen Pflanzen geschnitten und, wenn nötig, in Stielgläschen (s. H.J. MÜLLER & HENNIG 1965; SCHOLZE, 1992) mit Wasser eingefrischt. Zur Überhaltung ungesteilter Blätter diente ein in Abb. 1 dargestelltes Klammersystem in Insektengläschen.

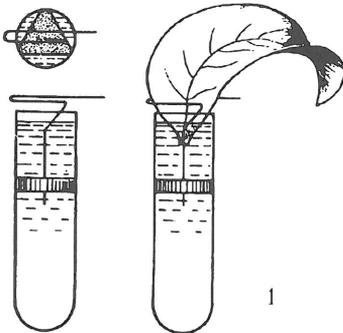


Fig. 1: Versuchsanordnung zur Alterung isolierter ungesteilter Blätter der Ackerbohne

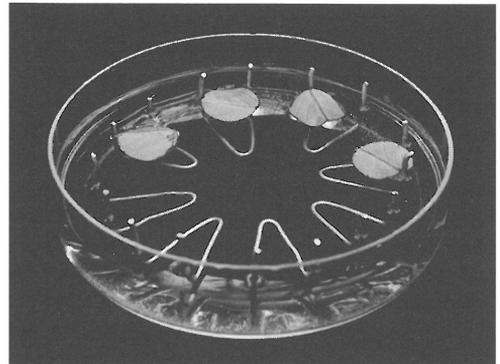


Fig. 2: Versuchsanordnung zur Aufzucht von Blattläusen an ausgestanzten Blattscheiben

Blattscheiben lassen sich mit einem Korkbohrer aus den Blättern stanzen. Ihre Fläche umfaßte in den Versuchen 3,14 cm². Sie können in geeigneten Gefäßen mit viel Lichtzutritt (z.B. Petrischalen) auf Wasser etwa eine Woche erhalten werden. Für ihre Fixierung auf Distanz und Position sind aufgeboogene Aluminiumdraht-Klampen geeignet (Abb. 2). Ein Wasserwechsel ist mindestens zweimal nötig, um Auswirkungen von Mikrobenkontaminationen so gering wie möglich zu halten. In Vorversuchen war ermittelt worden, daß sich je Quadratzentimeter Blattscheibensubstrat etwa zwei bis drei Larven entwickeln können.

Als Versuchstiere dienten aptere Exsules der Schwarzen Bohnenlaus, *Aphis fabae* SCOP. s. str. (F.P. MÜLLER 1988), die sich an *Vicia faba* sehr gut entwickelten. Sie entstammten einer parthenogenetisch gehaltenen Dauerzucht und wurden nach dem von H.J. MÜLLER & HENNIG (1965) ausführlich beschriebenen Simultanverfahren vermehrt.

Die Anzucht der Versuchspflanzen und -tiere sowie die Durchführung einiger Experimente erfolgte

unter gleichen Bedingungen wie bereits von SCHOLZE (l.c.) beschrieben. Außerdem standen Klimakammern (Bruwa-Thermostaten) zur Verfügung, die, falls nicht anders angegeben, auf 20 °C, 70 bis 85 % rel. Luftfeuchtigkeit und 16 h Licht (Lumineszenzröhren, 1 klx) eingestellt waren. Als Parameter für die Wuchsleistung diente der Mittelwert der erreichten Körpermasse (mg \bar{x}) frisch gehäuteter Adulter oder sechs Tage alter kurz vor der Häutung stehender L₄-Larven. Die Stichprobenumfänge je Serie beliefen sich auf mindestens 50 Tiere. Die Standardabweichungen wurden in einigen Abbildungen aus Gründen der besseren Übersichtlichkeit weggelassen. Meßwerterfassung und statistische Auswertung erfolgten wie bei SCHOLZE (1992) beschrieben.

Ergebnisse und Diskussion

Der erste Versuch soll demonstrieren, wie sich der Körpermassenzuwachs von Blattläusen ausnimmt, wenn die Scheiben in zweitägigen Abständen aus einer Gruppe isolierter, mit oder ohne Stiel alternder Blätter gestanzt werden.

Im Gegensatz zu *Tropaeolum majus* L. (SCHOLZE, 1992) erreichen Isolate von *Vicia faba* ein beachtliches Alter. Erste Vergilbungen treten zwischen dem 12. und 15. Tag auf, ein totaler Chlorophyllschwund ist aber erst nach frühestens vier Wochen zu beobachten. Etwa 10 bis 20 % der eingefrischten Stielblättchen bewurzeln sich regelmäßig.

In Abb. 3 sind die von den Läusen erreichten Durchschnittsgewichte aufgeführt. Die Kontrollen erfolgten über einen Zeitintervall von 20 Tagen. Als Bezugsgrößen dienten die Werte von frisch isolierten Substraten. Der Kurvenverlauf verdeutlicht, daß mit Ausnahme der drei ersten Ausstanztermine (0, 2., 4. Tag) die Gewichtszuwachsraten bei den gestielten und ungestielten Serien während der gesamten Versuchsperiode unterschiedlich ausfallen. Bei der ersteren zeigt sich zunächst stärkere Abnahme, später aber eine deutliche (15%) Erhöhung der Wachstumsintensität der Larven. Bei der Parallelserie nehmen sie dagegen lediglich um etwa 10% ab und bleiben dann im großen und ganzen unverändert.

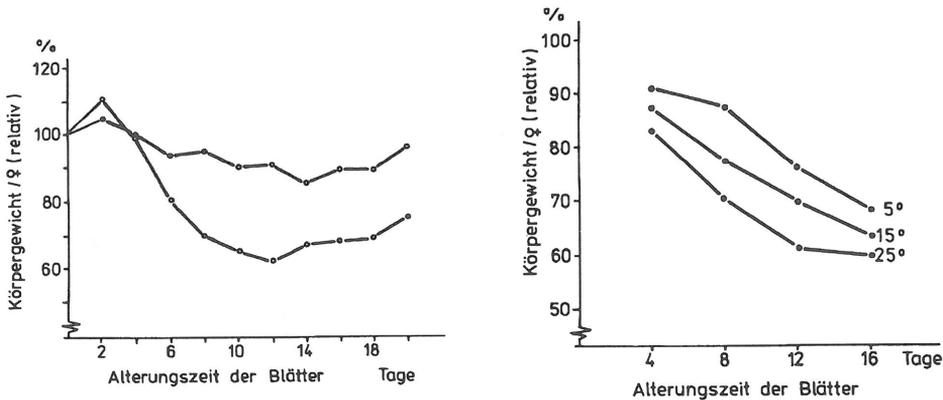


Fig. 3: Dynamik der Durchschnittsgewichte apterer Exsules auf Blattscheiben, die in zweitägigen Abständen aus alternden gestielten und ungestielten Primärblattfiedern von Ackerbohnen gestanzt wurden. Bezugsbasis: \bar{x} von frischen Blattscheiben.-
Fig. 4: Durchschnittsgewichte apterer Exsules auf Blattscheiben von unterschiedlich lange unter differenzierten Temperaturbedingungen gealterten Primärblattfiedern. Bezugsbasis: \bar{x} von frischen Blattscheiben.

MOTHES (1926) hat umfangreiche Untersuchungen zum N-Metabolismus in isolierten Stielblättchen von *Vicia faba* durchgeführt. Am System verbleibende Stiele bilden Attraktionszentren für die im Blatt entstehenden löslichen N- und C-Verbindungen und beschleunigen dadurch den Protein- und

Stärkeabbau. In ungestielt alternden Blättern sind daher die Reserven an Eiweiß und Stärke größer. Das kommt durch die stets signifikant höheren Körpergewichtszuwachsraten bei Larven, die sich auf Blattscheiben aus ungestielten Blättern entwickeln, zum Ausdruck. Für die Beschleunigung der Gewichtszuwachsraten auf gestielten Blättern ab 12. Tag der Seneszenz ist wahrscheinlich eine Aufbesserung des Nahrungssubstrats durch beginnende Neubewurzelung einiger Stielblättchen verantwortlich zu machen. Nach MOTHES (1960) und HUMPHRIES & THORNE (1964) verhindert Wurzelbildung den kontinuierlichen Verfall der photosynthetischen Eigenschaften eines isolierten Blattes, weil eine Resynthese von Proteinen stattfindet. Aus den Befunden läßt sich ableiten, daß der Körpermassezuwachs gleichermaßen variieren müßte, wenn die Intensität der Protein- und Stärkehydrolyse im alternden Blatt durch Umweltmanipulationen verändert wird.

In einem Experiment wurden Serien isolierter Stielblättchen in der Klimakammer bei 5°, bei 15° und 25°C (Photoperiode 16 h) gealtert und aus ihren Blättern viermal in jeweils viertägigen Abständen Scheiben gestanzt. In Abb. 4 sind die Relativwerte im Vergleich zu jeweils frischen Blattscheiben dargestellt. Es ist offensichtlich, daß sich der nutritive Wert der Blattscheiben verringert, wenn die Vorbehandlungstemperaturen höher sind. Bei höheren Temperaturen werden nicht nur Protein- und Stärkeabbau im Blatt forciert (MOTHES 1926), sondern auch Translokationen gelöster N- (und C-) Verbindungen in den Stiel gefördert (WHITTLE 1964; THROWER 1965). Reduzierung von Reservestoffen und ausbleibende Akkumulation von niedermolekularen Verbindungen (s. SCHOLZE, 1992) führen auch hier zu ernährungsphysiologischen Konsequenzen für die Aphiden.

In einem weiteren Versuch wurde die Belichtung des alternden Substrats manipuliert. Zwei Serien Stielblättchen wurden im Gewächshaus insgesamt neun Tage normalen Lichtbedingungen (H) bzw. totaler Dunkelheit (D) ausgesetzt. Am sechsten Tag wurden jedoch Systeme jeder Serie einem Expositionswechsel unterzogen; H-Blätter wurden ins Dunkle (H/D), D-Blätter ins Licht (D/H) gestellt. Sofort nach der Isolierung waren aus acht Blättern Scheiben gestanzt und mit Larven besetzt worden, deren nach sechstägiger Aufzucht ermitteltes Durchschnittsgewicht als Bezugsbasis (= 100) diente. Bei den behandelten Serien wurden die Scheiben am 3., 6. und 9. Tag ausgestanzt und mit Läusen besetzt. Auf den Blättern der D- und D/D-Serien waren am sechsten und neunten Tag nach der Isolierung Lyseflecken zu beobachten. Die Ergebnisse sind Abb. 5 zu entnehmen. Wie bei dem

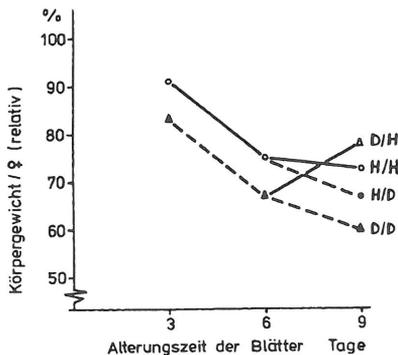


Fig. 5: Durchschnittsgewichte apterer Exsules, die auf Blattscheiben von unterschiedlich aufeinanderfolgenden Licht- und Dunkelphasen gealterten Primärblättern aufgezogen wurden. Bezugsbasis: \bar{x} von frischen Blattscheiben.

vorangegangenen Versuch vermindern sich auch hier mit zunehmender Seneszenz der Blätter die Durchschnittsgewichte der Kolonien. Die Tendenz ist bei Lichtmangel stärker ausgeprägt. Werden im Licht gealterte Stielblättchen ins Dunkle (H/D) gestellt, bleibt der lineare Charakter des Gewichtsrückganges nahezu erhalten. Das betrifft gleichermaßen die durchgehend im Dunklen gehaltene Serie (D/D). Alle Werte liegen im Vergleich zur H/H- bzw. D/D-Serie mit etwa 8,5% signifikant niedriger. Am neunten Tag haben die Blattläuse auf D/D-Scheiben ein im Vergleich zur Kontrolle um mindestens 57% vermindertes Körpergewicht aufzuweisen.

Infolge Expositionswechsels der Stielblättchen vom Dunklen ins Licht (Serie D/H) bessert sich der

nutritive Wert des Substrats aber wesentlich auf.

Aufgrund der Analysen von Mothes (1926) sind wir über den Einfluß des Lichts auf den N- und C-Umsatz in isolierten Stielblättchen von *Vicia faba* informiert. Durch Licht (CO_2 -Assimilation) wird die Verfügbarkeit von Kohlenstoffgerüsten für den Protein- und Stärkeaufbau zu einem begrenzenden Faktor. Bei Lichtexposition stehen den Isolat für die Aufrechterhaltung ihrer Lebensfunktionen nicht nur die bei der Hydrolyse von Eiweiß und Stärke freiwerdenden Energiereserven, sondern auch die infolge der Assimilation neugebildeten Kohlenhydrate zur Verfügung. Im Dunklen fehlen dagegen diese zusätzlichen Betriebsstoffe, und die notwendige Energie muß ausschließlich durch Spaltung hochmolekularer N- und C-Verbindungen, im Extremfall auch durch enzymatische Zerlegung von niedermolekularen, gelösten Verbindungen gewonnen werden, wobei infolge der Reduktion der NH_2 -Gruppen der Aminosäuren Ammoniak (NH_3) frei wird, der wegen seiner Toxizität die Pflanzenzellen zum Absterben bringt. Der Gewichtszuwachs der Blattläuse reagiert sehr diffizil auf diesen physiologischen Status im Wirt. Der sprunghafte Anstieg der Wachstumsintensität bei der D/H-Serie ist besonders bemerkenswert. Das scheint zunächst mit der Tatsache im Widerspruch zu stehen, daß Licht die Proteinhydrolyse hemmt. Man muß jedoch annehmen, daß in den der Dunkelheit ausgesetzten Stielblättchen eine starke Akkumulation von Ammoniak stattgefunden hat, worauf die vom sechsten Tag an beobachteten Lyseflecken hindeuten. Die durch Lichteinwirkung neugebildeten Zucker sind dabei wahrscheinlich zunächst in eine NH_3 -Entgiftungsreaktion eingegangen (MOTHES 1926), bei der Aminosäuren und Amide resynthetisiert werden. Sie sind offensichtlich für die nutritive Aufbesserung des Substrats verantwortlich zu machen.

Die enge Beziehung zwischen Körpergewichtszuwachs beim Parasiten einerseits und präformierten Protein/Stärke-Reserven sowie gelösten Verbindungen im Wirtsgewebe andererseits legt den Gedanken nahe, Aphiden als Indikatoren (Anzeiger) für die Dynamik grundsätzlicher N/C-Stoffwechselumsätze in Blättern, die sich an der intakten Pflanze befinden, zu benutzen.

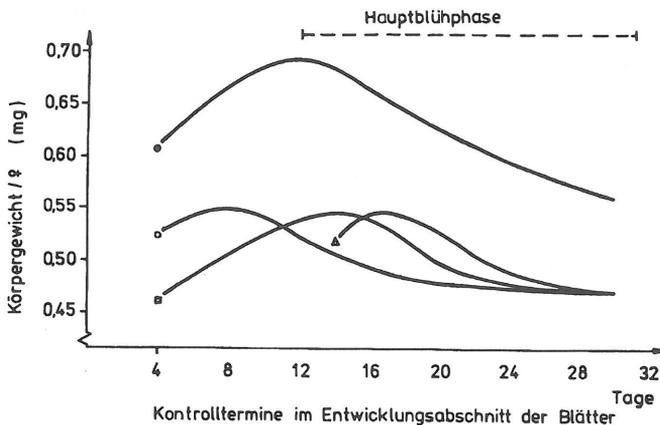


Fig. 6: Dynamik (schematisiert) der von apteren Exsules erreichten Durchschnittsgewichte auf Blattscheiben, die während einer 42-tägigen Entwicklungsphase von getopften Ackerbohnenpflanzen aus einigen Blattfiedern gestanzt wurden. Zeichen: ○ 2., □ 4. und ▲ 6. Insertion von normalen und ● Primärblatt 2. Insertion von dekapierten Pflanzen.

Aus einer Gruppe gleichaltriger, am 29. März getopfter Pflanzen wurden nach zwanzigtägiger Anzucht im Gewächshaus in bestimmten Intervallen Scheiben gestanzt, und zwar zunächst aus dem zweiten und vierten, später auch aus dem sechsten Primärblattpaar. Eine andere Serie Ackerbohnenpflanzen war etwa sieben Wochen später (20. Mai) getopft und unter vergleichbaren Bedingungen aufgezogen worden. Vier Tage vor dem ersten Kontrolltermin (18. Juni) wurden jedoch alle Pflanzen dieser Serie unmittelbar über dem zweiten Primärblatt, aus dem später ebenfalls Scheiben gestanzt wurden, abgeschnitten (dekapiert). Jede Kontrollserie beider Versuchsreihen umfaßte vier Pflanzen, so daß je

acht Fiederblätter für die Entnahme von Blattscheiben zur Verfügung standen. Die Aufzucht der Läuse erfolgte in der Klimakammer. Abb. 6 zeigt schematisiert den Verlauf der sich während der Pflanzenentwicklung ständig ändernden Gewichtszuwachsraten. In allen untersuchten Blättern der vollständigen Pflanzen zeigt sich prinzipiell die gleiche Dynamik der Zustandsgröße Protein/Stärke-Gehalt. Dem jeweiligen Entwicklungsstand des Blattes entsprechend ist der höchste Wert der zweiten Insertion am vierten, der der vierten Insertion am zehnten und der der sechsten Insertion am dreizehnten Tag nach der ersten Kontrolle erreicht, wobei die Kulminationspunkte der Merkmalsmanifestierung in den Primärblättern aller drei Insertionen gleich hoch sind. Außerdem ist bemerkenswert, daß die nutritive Qualität der Blattscheiben nach Überschreitung des Reifestadiums der Primärblätter umso schneller abnimmt, je höher diese am Stengel der Pflanze inseriert ist.

Bei den dekapitierten Pflanzen ist die Dynamik der präformierten Nährstoffe an anderen Serien ähnlich, aber die absoluten Durchschnittsgewichte sind durchgehend um etwa 23% statistisch gesichert höher.

Der während des Versuchs durch das Körpergewicht der Aphiden vermittelte ernährungsphysiologische Zustand der Blattscheiben spiegelt im Prinzip den Status des jeweiligen Verhältnisses zwischen den gebundenen und löslichen N- und C-Komponenten in den Blättern der Pflanze wider. Es fällt mit zunehmender Expansion der Blattfläche und während des Alterungsprozesses zugunsten der gelösten, im Reifezustand des Blattes aber zugunsten hochmolekularer Verbindungen aus. Die Umschaltung in den Zustand des überwiegenden Protein/Stärke-Abbaus wird, zumindest in den Blättern unterer Insertionen, durch die generative Phase des Wirts, in der die Blüten und samenbildenden Organe zu Akkumulationszentren ('sinks') für gelöste Verbindungen fungieren, begünstigt (MOTHES 1931; WATSON & PETRIE 1940; WILLIAMS 1955 u.a.). In dekapitierten Pflanzen ist dieses System gestört. Die am Sproß verbleibenden Blätter werden übermäßig mit Nährstoffen versorgt, erreichen einen extrem hohen Total-N-Gehalt, der bis zu 90% in der Eiweißfraktion erscheint und altern viel langsamer als analoge Organe an vollständigen Pflanzen (MOTHES 1931).

Blattläuse, die ja stets an intakten Pflanzen ihre Kolonien bilden, sind ausnahmslos auf die im Wirt zirkulierenden gelösten N- und C-Verbindungen angewiesen. Diese sind in jungen, noch wüchsigen sowie alternden Geweben stärker angereichert, in voll ausgewachsenen, reifen hingegen stark reduziert. Im stammesgeschichtlichen Verlauf der Herausbildung der Parasit/Wirt-Interaktionen haben sich die Blattlausarten in ihrem biologischen Rhythmus auf die saisonbedingten physiologischen Veränderungen in ihren Wirten angepaßt. Um die stets mit einer Nahrungsverknappung einhergehende physiologische Reife der Kontaktorgane des Wirts zu umgehen oder zu überstehen, nehmen sie entweder einen Wirtswechsel vor wie z.B. *Aphis fabae* SCOP. (KENNEDY & BOOTH 1951 u.a.) und *Rhopalosiphum padi* (L.) (DIXON & GLEN 1971) oder vermindern drastisch ihre Reproduktionsrate wie etwa *Drepanosiphum platanoides* (SCHRK.) (DIXON 1965).

Literatur

- DIXON, A.F.G. 1965: The effect of population density and nutritive status of the host on the summer reproductive activity of the sycamore aphid, *Drepanosiphum platanoides* (SCHR.). - J. Anim. Ecol. **34**: 105-112.
- DIXON, A.F.G. 1985: Aphid ecology. - Blackie, Glasgow & London.
- DIXON, A.F.G. & GLEN, D.M. 1971: Morph determination in the bird cherry-oat aphid, *Rhopalosiphum padi* L. - Ann. appl. Biol. **68**: 11-21.
- HUMPHRIES, E.C. & THORNE, G.N. 1964: The effect of root formation on photosynthesis of detached leaves. - Ann. Bot. **28**: 391-400.
- 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.
- MICHEL, E. & CHOTEAU, J. 1964: Influence de la nutrition minérale du tabac sur son parasite *Myzus persicae*: fecundité et de tailles de individus, formation de ailés. - Ann. Direct. Etudes Equipment, Sect. 2: 161-175.
- MOTHES, K. 1926: Ein Beitrag zur Kenntnis des N-Stoffwechsels höherer Pflanzen (Unter Ausschluß des Keimlingsstadiums und unter besonderer Berücksichtigung der Säureamide). - Planta **1**: 472-552.
- MOTHES, K. 1931: Zur Kenntnis des N-Stoffwechsels höherer Pflanzen (Unter besonderer Berücksichtigung des Blattalters und des Wasserhaushalts). - Planta **12**: 687-731.

- MOTHES, K. 1960: Über das Altern der Blätter und die Möglichkeit ihrer Wiederverjüngung. - *Naturwissenschaften* 47: 337-351.
- MÜLLER, F.P. 1988: Revision of Börner's black 'Naumburg' *Aphis* species (Homoptera: Aphidinae: 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. & 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. Jhb. Syst.* 98: 455-510.
- SCHOLZE, P. 1972: Versuch einer in-vivo-Phagostimulation bei Blattläusen durch Veränderung des Stickstoff- und Kohlenhydratgehalts des Nahrungssubstrats. - *Tag.-Ber. Akad. Landwirtsch.-Wiss. DDR Nr.* 121: 63-72.
- SCHOLZE, P. 1992: Das Körperwachstum bei Blattläusen (Homoptera, Aphididae) als Ausdruck des Nährstoffangebots in der Wirtspflanze. II. Untersuchungen an abgeschnittenen Stielen von *Tropaeolum majus* L. - *Beitr. Ent. - Berlin* 42:
- SCHOLZE, P. & HENNIG, E. 1967: Die Anzucht von *Vicia faba*-Pflanzen in Hydroponik. *Nachrichtenbl. Dt. Pflanzenschutzdienst (Berlin)* 21: 75-77.
- THROWER, S.L. 1965: Translocation of labelled assimilated in the soybean. IV. Some effects of low temperature on translocation. - *Austr. J. biol. Sci.* 18: 449-461.
- WATSON, R. & PETRIE, A.H.K. 1940: Physiological ontogeny in the tobacco plant IV. The drift in nitrogen content of the parts in relation to phosphorus supply and topping, with analysis of the determination of ontogenetic changes. - *Austr. J. exper. Biol.* 18: 313-340.
- WHITTLE, C.M. 1964: Translocation and temperature. - *Ann. Bot.* 28: 339-344.