©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Beitr. Ent., Berlin 37 (1987) 1, S. 169—188

Institut für tropische Landwirtschaft
der Karl-Marx-Universität
Bereich Pflanzenschutz und Vorratsschutz
Leipzig (DDR)

GERD FRÖHLICH & SIEGFRIED RICHTER

Acyrthosiphon pisum (HARRIS) an *Vicia faba* L. als Modellkombination zur Prüfung der Wirkung exogen applizierter Xenobiotika auf Aphiden: Ernährung, Entwicklung und Zucht

Zur Prüfung der Wirkung exogen applizierter Xenobiotika auf Insekten und deren Deutung bedarf es für den Labortest bestimmter Modellkombinationen, die eine Übertragung der Ergebnisse auf andere Arten zulassen und deren einzelne Komponenten hinsichtlich wichtiger Lebensprozesse und ihre Beeinflussung durch die Umwelt weitgehend bekannt sind. Hinzu kommt eine möglichst leichte Materialbeschaffung. Unter diesem Aspekt stellen die Aphididae (Röhrenläuse) generell geeignete Objekte dar, da diese Insektenfamilie einerseits nahezu ausschließlich Pflanzensaft saugende Schädlingsarten umfaßt, andererseits die einzelnen Arten trotz morphologischer und auch biologischer Unterschiede viele Gemeinsamkeiten besitzen, die eine gewisse Verallgemeinerung erzielter Ergebnisse zulassen. Zu diesen gemeinsamen Eigenschaften zählen u. a. die Struktur der Mundwerkzeuge, die Anatomie des Verdauungstrakts, die ernährungsphysiologischen Prozesse, die Symbiose mit prokaryotischen Mikroorganismen, die Embryogenese und postembryonale Entwicklung besonders der parthenogenetisch viviparen Formen, die die Masse der Schädlinge stellen. Zu nennen sind in diesem Zusammenhang auch Massenwechsel und Massenvermehrung in Abhängigkeit von den Umweltbedingungen. Unterschiede zeigen sich in der Generationenfolge während einer Vegetationsperiode, die von den jeweiligen Umweltbedingungen, insbesondere Temperatur und Photoperiode, beeinflußt wird, im Umfang des Wirtspflanzenkreises, der strengste Monophagie (beispielsweise *Brachycolus mühlei* CB. an *Phleum pratense*), Oligophagie bis hin zu Polyphagie einschließt. Da als wirtschaftlich wichtige Pflanzenschädlinge vornehmlich die parthenogenetisch viviparen Formen bei Massenauftreten eine Rolle spielen, sind besonders die Apterae für die Prüfung der Wirkung von Xenobiotika geeignet. Ihre permanente Zucht unter Laborbedingungen vor allem durch Regulierung von Temperatur und Photoperiode ist relativ einfach, so daß die Forderung nach ständiger Materialbereitstellung im erforderlichen Umfang leicht erfüllbar ist. Wenngleich unsere Erfahrungen hauptsächlich auf der Nutzung der Kombination *Acyrthosiphon pisum* an *Vicia faba* beruhen, sind wir in den nachfolgenden Darstellungen dennoch bemüht, die mit anderen Arten erzielten Ergebnisse und gesammelten Erfahrungen als Vergleich einzubeziehen, um die genannten Gemeinsamkeiten hervorzuheben.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.37.1.169-188

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

1. Mundwerkzeuge und Nahrungsaufnahme der Aphididae

Zum Verständnis der späteren Ausführungen sollen kurz die Morphologie der Mundwerkzeuge, das Eindringen des Stiletts in das Pflanzengewebe sowie die Nahrungsaufnahme der Aphididae zusammengefaßt dargestellt werden. Die Mundwerkzeuge, als Saugrüssel geformt, setzen sich aus dem Stechborstenbündel und dem zum Futteral umfunktionierten Labium zusammen. Das Stechborstenbündel, in seiner Gesamtheit als Stilett bezeichnet, besteht aus den am Endabschnitt mit Sägezähnchen oder Widerhaken besetzten Mandibularborsten, die das Eindringen in das Pflanzengewebe ermöglichen und außen den Maxillarborsten anliegen. Letztere bilden als eine Einheit den hinteren Speichelkanal und den vorderen Nahrungskanal (Saugrohr). Das Stilett besitzt einen inneren Durchmesser von 1 bis 2 μm und eine Länge bis zu 3 mm. Es ist zur Richtungsänderung befähigt, da jede Borste von eigenen Muskeln (Pro- und Retraktoren) bewegt werden kann. Das Saugrohr erreicht nach Kloft (1960), er bezeichnet es als „Nahrungskapillare", einen Durchmesser von 0,5 bis 1 μm (der Siebröhrenradius beträgt bei Schnittlauch 3,25 μm).

Zum Einstich in das Pflanzengewebe wird zunächst eine Mandibularborste vorgeschoben, die sich mit ihren Widerhaken im Gewebe verankert. Es folgt die zweite Mandibularborste, und schließlich werden die beiden maxillaren Borsten gemeinsam nachgedrückt (Dixon 1976).

Als charakteristische „Saugstellung" wird angesehen, wenn der Saugrüssel der Blattlaus senkrecht dem Pflanzengewebe aufsitzt und die Fühler schräg nach hinten über den Körper getragen werden. In dieser Stellung können die Tiere mehrere Stunden verweilen (Marek 1961a, Martini 1958). Beim Einführen des Stiletts in das Pflanzengewebe unterscheidet man in der Literatur zwischen „Probesaugen" (Müller 1951) und „Probestichen" sowie längerer Dauer der Saftentnahme. Hennig (1962a und b) konnte bei *Aphis fabae* Scop. beobachten, wie die Blattläuse nach Ansetzen an die Versuchspflanze wiederholt das Labium senkrecht auf das Pflanzengewebe aufsetzten und einstachen. Dabei standen die Fühler mehr oder weniger steil nach oben. In dieser Stellung verharrten die Tiere 5 bis 60 s, wobei sie eine Einstichtiefe von durchschnittlich 53 bis 208 μm erreichten. Bei diesem „Probieren" wird nichts Stoffliches, d. h. keine Nahrung aus der Pflanze aufgenommen, es findet also kein „Probesaugen" statt. Da sich an der Labiumspitze zwar Tastsensillen, aber keine Rezeptoren für chemische Reize befinden, dürfte es sich um ein mechanisches Abtasten der Pflanzenoberfläche, um eine Prüfung der Festigkeit und Struktur peripherer Schichten der Pflanze handeln, um für den Einstich zum Saugen eine geeignete Stelle zu finden. Bereits bei diesen Probestichen wird pektinasehaltiger Speichel ausgeschieden, der vermutlich dem Stilett das Vordringen im Pflanzengewebe erleichtern soll. Diese Speichelausschüttung beschränkt sich jedoch auf das Einstechen und das Zurückziehen des Stiletts und wird während der Saugtätigkeit unabhängig von der Saugdauer eingestellt (Kloft 1960). Mittels radioaktiver Markierung konnte diese Speichelscheide, die das Stilett einhüllt und beim Herausziehen des Saugrüssels im Gewebe verbleibt, nachgewiesen werden (Marek 1961a, Hennig 1962a und b). Die Ausbreitung des Speichels der Aphiden im Pflanzengewebe erfolgt bevorzugt entlang der Blattadern, bei stärkerem Blattlausbesatz verteilt er sich gleichmäßig über die gesamte Blattfläche (Kloft 1960).

Nachdem die Tiere zum wiederholten Male „probiert" haben, wobei die Häufigkeit individuell sehr unterschiedlich sein kann, versenken sie ihr Stilett tiefer in das Gewebe, legen die Fühler langsam über den Körper und nehmen die typische Saugstellung ein. Nach Hennig (1962a) benötigen Virgines von *A. fabae* mindestens 10 min, durchschnittlich 45—60 min, bis sie das Phloem erreicht haben. Nault und Gyrisco

DOI: 10.21248/contrib.entomol.37.1.169-188

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

(1966) ermittelten für *A. pisum* etwa 5 min vom Einstechen und Vordringen des Stiletts bis zum Phloem von *Vicia faba*-Pflanzen, bei denen die Siebröhren 79 μm von der Blattoberfläche entfernt lagen. Dabei dauerte das Durchdringen der Epidermis (5 μm Dicke) 10 s und des Parenchyms (18 μm Dicke) 60 s. Für die Virgines von *Megoura viciae* BUCKT. wies EHRHARDT (1963) mittels Tracertechnik eine Mindestzeit von 7 min nach, bis das Phloem erreicht war, für Larven 12 min. Diese Unterschiede werden durch die Größe der Blattlausart, das Entwicklungsstadium, den Saugort, die Struktur der Wirtspflanze und andere Umweltbedingungen bestimmt.

Nach Erreichen des Phloems erfolgt die Füllung des Nahrungsrohrs der Aphiden durch reine Kapillarkraft, wobei vermutlich zunächst eine Geschmacksüberprüfung des aufgenommenen Nahrungssaftes durch das epipharyngeale Geschmacksorgan (Fig. 1), in der Mundhöhle gelegen, vorgenommen wird (KLOFT 1960). Erst zu diesem Zeitpunkt kann man von einem „Probesaugen" sprechen, da nunmehr die Entscheidung über Annahme oder Ablehnung der gebotenen Nahrung und damit der Wirtspflanze erfolgt (MAREK 1961a, EHRHARDT 1963). Mit einer größeren Anzahl Versuchstieren prüfte EHRHARDT (1963) die erforderlichen Zeiten für Probe- und Fehlstiche (bei denen das Phloem nicht getroffen wird) bis zur erfolgreichen Nahrungsaufnahme in ihrer Gesamtheit mit dem Ergebnis, daß nach 1 h etwa die Hälfte, nach 5 h schließlich alle Versuchstiere das Ziel erreicht hatten. Die Zeit zwischen Saugbeginn, d. h. von Beginn der Nahrungsaufnahme bis zur Abgabe des ersten Honigtaus betrug ca. 2,5 bis 3 h. Diese Präzisierung der Begriffe Probestiche, Probesaugen und Saugen sowie ihre Dauer erschienen uns insofern sehr wichtig, als diese Verhaltensweisen der Aphiden häufig als Bewertungskriterien im Rahmen der Prüfung exogen applizierter Xenobiotika herangezogen werden.

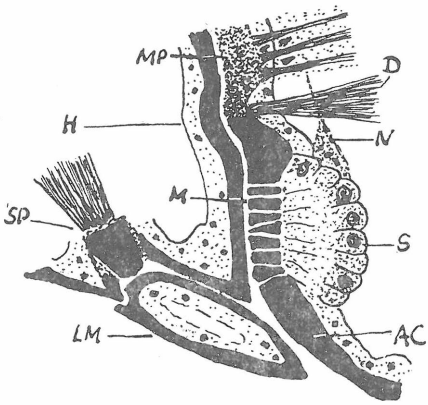

Fig. 1. Längsschnitt durch die Mundhöhle mit Geschmacksorgan von *Megoura viciae* BUCKT. (nach EHRHARDT 1963).

AC = Anteclypeus, D = Dilatatoren der Mundpumpe, H = Hypopharynx, LM = Lamina mandibularis, M = Mundhöhle, N = Innervierung des Geschmacksorgans, MP = Mundpumpe (Cibarialpumpe), S = Geschmacksorgan, SP = Speichelpumpe mit Muskulatur

Auf der Grundlage unterschiedlicher Nahrungsquellen für Insekten mit stechend-saugenden Mundwerkzeugen lassen sich bei Pflanzensaftsaugern Phloem- und Parenchymsauger oder besser System- und Lokalbibitoren unterscheiden. KLOFT und KUNKEL (1969) charakterisieren vier Ernährungstypen pflanzensaftsaugender Arthropoden, wobei die Aphidina zu 96,1%, die Aphididae generell dem Typ III zuzuordnen sind: Arten, die ihre Nahrung ausschließlich aus spezialisierten Zellen und Röhren bei vorübergehender Seßhaftigkeit beziehen (Systembibitoren). Der auffallende Unterschied zum Ernährungsformtyp II, den Besaugern der Zellvakuole (Lokalbibitoren), besteht darin, daß der Turgor der Siebröhren um ein Vielfaches höher liegt als derjenige der Parenchymzellen (20 bis 40 at = 19,6 bis 39,2 bar) und im Gegensatz zum Zellsaft in den Nahrungskanal der Tiere gepreßt wird. Die Cibarialpumpe regelt die

DOI: 10.21248/contrib.entomol.37.1.169-188

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

mengenmäßige Saftaufnahme. Aus diesem Grunde ist die Verwendung des Begriffs Systembibitor der früheren Bezeichnung Pflanzensaftsauger vorzuziehen. Der Weg des Stiletts im Pflanzengewebe bis zum Ort der Nahrungsaufnahme, dem Phloem, verläuft vorwiegend interzellular, gelegentlich auch intrazellular (Pollard 1973). Der Anstich der Epidermis erfolgt immer zwischen zwei Zellen. Im weiteren Verlauf scheinen die Stechborsten der Mittellamelle zu folgen (Ehrhardt 1963).

2. Anatomie des Verdauungstrakts und ernährungsphysiologische Vorgänge

Bei den Aphidina lassen sich Arten mit und ohne „Filterkammer" im Bereich des Darmsystems unterscheiden (Bramstedt 1948). Für die Aphididae ist das Fehlen der Filterkammer, der Malpighischen Gefäße, aber auch des Ingluvies, des Proventriculus sowie der Valvula pylorica beim Übergang vom Mittel- in den Enddarm charakteristisch. Am Beispiel von *A. pisum* soll der Darmtrakt der Aphididae dargestellt werden (Fig. 2).

Beginnend mit dem Nahrungskanal in den maxillaren Stechborsten gelangt der Phloemsaft über das mit einer Saugdruckpumpe (Mundpumpe, Cibarialpumpe) versehene Cibarium, den sehr kurzen Pharynx und den Oesophagus in den magenartig erweiterten 1. Mitteldarmabschnitt (Ventriculus). Die von der Innenwand des Anteclypeus ausgehende Cibarialpumpe arbeitet nicht wie eine Kolbenpumpe, sondern

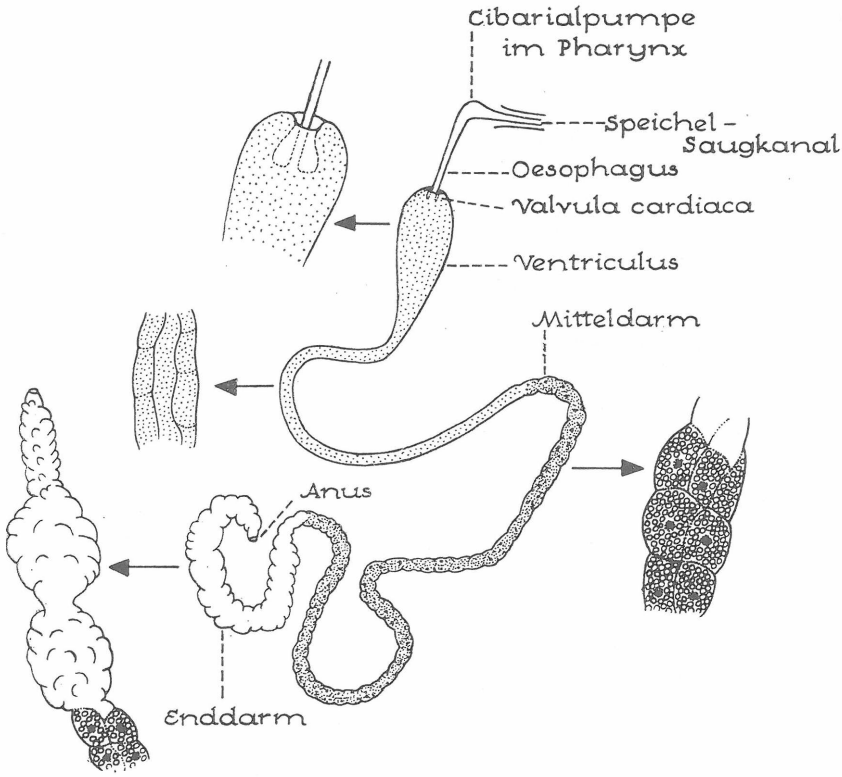

Fig. 2. Darmtrakt von *A. pisum* (Zeichnung: Fröhlich)

DOI: 10.21248/contrib.entomol.37.1.169-188

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

durch ein offenbar permanentes Heben und Senken des Cibariumdaches (WEBER 1928). Der Boden dieser Pumpe wird vom Hypopharynx gebildet. Ein anfänglich relativ breiter Raum verengt sich mit dem Übergang in den Pharynx. Der sich anschließende Oesophagus ist ein gleichmäßig dünner Schlauch mit schwachen Ringmuskelfasern, der sich vom Tentorium bis zur Mesofurca erstreckt und in der Hauptsache ein passives Leitungsrohr darstellt (bei apteren Virgines ca. 1,5 mm lang). Seine dünne Wandung besteht aus einer Lage flacher Zellen mit rundlichem Kern und feinkörnigem Plasma. Beiderseits des Oesophagus liegen die aus zwei Lappen bestehenden paarigen Speicheldrüsen. Ihre Ausfuhrgänge vereinigen sich ventral vom Bauchmark und münden nach Verbindung mit der Speichelpumpe (Diaphragmakolbenpumpe, WEBER 1928) auf der Spitze des Hypopharynx im Speichelkanal der maxillaren Stechborsten.

Den Übergang vom Oesophagus zum Ventriculus bildet die in den vorderen Teil des Magens eingeschobene Valvula cardiaca, eine Art Rücklaufventil. Ihre Wände bestehen aus einer inneren epithelialen Zellschicht und einer äußeren Drüsenepithelschicht. Der Ventriculus stellt einen eiförmigen Sack dar, der meistens prall mit Flüssigkeit gefüllt ist. Er erstreckt sich bei einer apteren Virgo über den gesamten thorakalen Raum. Die Länge beträgt 0,6 bis 0,7 mm, die Breite etwa 0,2 mm. Die Magenwand setzt sich aus einer Schicht Drüsenzellen zusammen, die einer sehr dünnen Tunica propria aufliegen. Auf der Außenseite dieser Tunica befinden sich in relativ regelmäßigen Abständen feine, flache Ringmuskelfasern. Da Längsmuskelfasern fehlen, erfolgt die Dehnung des Ventriculus passiv durch die eingepreßte Nahrung. Eine Peristaltik ist nicht vorhanden. Der dem Magen folgende schmale Teil des Mitteldarms, der Dünndarm, erreicht bei einer Virgo eine Länge von 3,9 bis 5,0 mm. Nach einem etwa 0,9 mm langen helleren Abschnitt folgt ein dunklerer mit großlumigem Epithel, dessen Zellen größere Granula beherbergen. In seiner Gesamtheit bildet der Dünndarm große, eng aneinander liegende Schleifen eines sehr englumigen Schlauches mit dicken Wänden. Seine großlumigen Zellen lassen ihn buckelig, wie mit Kugeln gefüllt, erscheinen. Die Dünndarmwand setzt sich aus stumpf kegelförmigen, in einer Schicht nebeneinander liegenden Zellen zusammen, an ihrer Basis mit einer Tunica propria. Außerhalb dieser Tunica umgeben den Dünndarm sehr spärliche Muskelfasern mit zirkulärem Verlauf. Sie erstrecken sich gewöhnlich entlang der Zellgrenzen und geben durch ihre Kontraktion dem Darm das unebene Aussehen. Mit ihrem Apex ragen die Dünndarmzellen weit in das Darmlumen hinein, so daß letzteres auf sehr enge Spalten beschränkt wird.

Der Enddarm schließt sich als dünnhäutiger, sehr erweiterungsfähiger, sackartiger Schlauch an, der aus einer Schicht platter, nur undeutlich gegeneinander begrenzter Zellen besteht, die an der Außenseite eine Tunica propria tragen. Gefüllt erscheint er blasig, weichhäutig (er läßt sich bei der Präparation stark strecken, bis zu 2 mm), besitzt in normaler Lage eine Länge von 0,6 bis 0,7 mm und mündet mit der Analöffnung. Die Gesamtlänge des Verdauungstrakts einer apteren Virgo beträgt somit vom Oesophagus bis zum Anus 5,3 bis 7,2 mm, das entspricht etwa dem 1,4- bis 1,7-fachen der Körperlänge.

Der Speichel der Aphiden ist nach BRAMSTEDT (1948), EHRHARDT (1962) u. a. im Gegensatz zu dem von ihnen aufgenommenen Phloemsaft (pH 7,9 bis 8,4) sauer (pH 4,9 bis 5,4). Fast der gleiche pH-Wert (4,6 bis 5,0) wurde auch für den Ventriculus ermittelt. In dem von den großen Speicheldrüsen reichlich sezernierten Speichel fanden DUSPIVA (1953 und 1954), aber auch EHRHARDT (1962) im Gegensatz zu den Angaben von BRAMSTEDT (1948) nur Trehalose und Maltose spaltende Carbohydrasen, jedoch weder Phosphatasen oder Phosphorylasen noch Proteinasen. Da der Siebröhrensaft vornehmlich leicht spalt- bzw. resorbierbare Stoffe (Saccharose, Aminosäuren und Amide) enthält, wirkt sich dieser Enzymmangel im Speichel nicht negativ aus. Die

DOI: 10.21248/contrib.entomol.37.1.169-188

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Amylaseaktivität setzt sich im Ventriculus und den anderen Darmabschnitten fort und nimmt gegen Ende des Darmtrakts zu (sie soll aber nach Srivastava und Auclair, 1975, auf die Tätigkeit von Mikroorganismen zurückzuführen sein). Außerdem wurden im Ventriculus die natürlichen Aktivatoren Glutathion und Vitamin C (Ascorbinsäure) sowie Lactoflavin (Vitamin B) nachgewiesen. Im folgenden Mitteldarmabschnitt (Dünndarm) findet keine Fermentproduktion statt. Der pH-Wert liegt im alkalischen Bereich zwischen 7,8 und 8,3. Im wesentlichen dürfte dieser Abschnitt Resorptionsfunktionen erfüllen. Er enthält reichlich blockiertes Vitamin C, aber wenig Glutathion. Es werden Peptone, aber keine Caseine gespalten. Somit läßt sich das Darmsystem in drei funktionelle Hauptabschnitte untergliedern: den Ventriculus mit sekretorisch-sezernierender, den folgenden Mitteldarmabschnitt mit resorptiver und den Enddarm mit exkretorischer Funktion.

Nach Ehrhardt (1962) läßt sich die Fermentausstattung der Speicheldrüsen und des Verdauungstrakts dahingehend charakterisieren, daß von Fermenten, die hochmolekulare Substanzen hydrolisieren können, Proteinasen und Esterasen völlig fehlen. Eine Amylasenwirkung ist nur begrenzt vorhanden. Somit können Proteine und Fette überhaupt nicht gespalten, Stärke nur begrenzt abgebaut werden. Vergleicht man die Enzymausstattung der Aphiden mit der von weniger spezialisierten Pflanzensaugern, so ist zu erkennen, daß mit zunehmender Spezialisierung der Ernährungsweise sich gleichlaufend eine Einschränkung des Fermentspektrums vollzieht.

Mit dem Speichel werden nach Kloft (1960) von *Myzus ascolonicus* Donc., der Zwiebellaus, folgende freie Aminosäuren ausgeschieden: Glutaminsäure, Glykokoll, Alanin und Asparaginsäure. Sie rufen Störungen in den physiologischen Prozessen der Wirtspflanze, vor allem der Transpiration, aber auch der Wasseraufnahme durch Respirationssteigerung und Assimilationshemmung hervor. Hinzu kommt eine Permeabilitätssteigerung der Zellen, die den in das Gewebe eingestoßenen Saugrüssel tangieren. Durch diesen Einstich wird zunächst die Photosyntheseleistung des betroffenen Blattgewebes gehemmt. Diese Hemmung läßt jedoch wieder nach und tritt erst dann erneut in Erscheinung, wenn die Tiere die Nahrungsaufnahme unterbrechen und ihr Stilett zurückziehen. Somit steht diese Photosynthesehemmung offensichtlich mit der Speichelausschüttung im Zusammenhang, die nach den Beobachtungen von Kloft (1960) nicht kontinuierlich erfolgt, sondern sich auf die Phasen des Einstechens und des Zurückziehens des Saugrüssels beschränkt, wobei der Eindruck entsteht, daß der Speichel als Gleit- und Abdichtungsmittel dient. 5 bis 6 min nach dem Einstechen endet die Speichelinjektion, und die Saftaufnahme beginnt. Dabei nimmt *Myzus persicae* 0,07 mg/h, *M. ascalonicus* 0,09 mg/h je erwachsene Blattlaus auf, was bei Zugrundelegung einer 15%igen Saccharoselösung und einer Temperatur von 20 °C einer Menge von 0,085 ml entspricht (mittlere Strömungsgeschwindigkeit von 26,4 mm/s^{-1} und Druckabfall von etwa 14 bar) — (Kloft 1960). Da die Phloemsaft saugenden Blattläuse im Durchschnitt alle zwei Stunden die Saugstelle wechseln, vollzieht sich in diesem zeitlichen Rhythmus auch die Speichelausschüttung.

Bei Untersuchung von 25 Phloemsaft saugenden Aphiden-Arten konnte Ehrhardt (1965) in den Mitteldarmzellen Einschlußkörper aus Magnesium- und Calciumcarbonaten und -phosphaten nachweisen. Eingehendere Prüfungen wurden an *A. fabae* mit dem Ergebnis vorgenommen, daß das einschichtige Epithel des Mitteldarms morphologisch und funktionell wie bereits beschrieben in zwei Abschnitte zu unterteilen ist: den sekretorischen im Ventriculus und den resorptiven im nachfolgenden Teil, dem Dünndarm. Im Dünndarmepithel treten mit Beginn der Saugtätigkeit der Larven zunächst nur vereinzelt sphärische Granula auf, die im Verlaufe der larvalen Entwicklung an Zahl und Größe rasch zunehmen (2 bis 5 μm) und schließlich auch im vorderen Dünndarmabschnitt in Erscheinung treten. Die dichteste Lagerung wurde bei den

DOI: 10.21248/contrib.entomol.37.1.169-188

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Virgines festgestellt, bei denen sie auch in den Epithelzellen des Ventriculus nachgewiesen werden konnten. Im hinteren Bereich des Dünndarms enthalten diese Granula ausschließlich Magnesium in Form von Carbonat oder/und Phosphat, im vorderen Teil ist auch Calcium beteiligt. Im Epithel des Ventriculus wurde nur Calcium als Carbonat und Phosphat nachgewiesen. Ähnliche Granulate mit etwa der gleichen Größe und der genannten Verteilung beobachteten wir im Mitteldarm von *A. pisum* (s. Fig. 2).

Durch Zucht von *A. fabae* an künstlicher Diät stellte EHRHARDT (1965) fest, daß bei Mangel an Mg, K und Phosphat eine Entwicklung der Larven über das 2. Stadium hinaus nicht möglich war. Die Wirkung von Mg und K konnte durch Ca oder Na nicht ersetzt werden, wogegen ein Mangel an Ca oder/und Na die Entwicklung nicht beeinflußte. Nach seiner Auffassung übernimmt der Mitteldarm zu einem gewissen Grade die Funktion der Malpighischen Gefäße, indem er Exkrete aufnimmt und evtl. umformt. Darüberhinaus ist Mg vermutlich wichtig für die Aktivitäten der Endosymbionten.

Weitere Untersuchungen von EHRHARDT (1968c) über die Wirkung verschiedener Spurenelemente auf Wachstum und Reproduktion von *Aulacorthum circumflexum* (BUCKT.) zeigten, daß Mangel an Fe, Zn, Mn und Ca die Reproduktion in der 1. Generation sehr stark reduzierte, während die Tiere der 2. Generation vollständig steril blieben. Ein Zusatz von Fe und Zn zur normalen künstlichen Diät erhöhte stark die Gewichtszunahme in der 1. Generation und ließ auch die Reproduktionsrate beträchtlich ansteigen. Fehlten beide Elemente, trat spätestens in der 3. Generation Sterilität ein. Mn-Mangel verringerte erst in der 2. Generation Wachstum und Fekundität und rief in der 4. Generation Sterilität hervor. Zwischen Zn und Mn konnte eine synergistische Wirkung beobachtet werden. Das Fehlen von Ca bedingte ein zunehmend geringeres Wachstum von der 1. bis zur 3. Generation, stark reduzierte Fekundität in der 2. Generation und das Absetzen nicht lebensfähiger Larven in der 3. Generation. Ca zeigte eine antagonistische Wirkung gegenüber Zn und Mn. Ohne Cu in der Nahrung ist zwar eine Reproduktion bis zur 5. Generation möglich, das Wachstum der Tiere nahm jedoch von der 2. bis zur 5. Generation kontinuierlich ab. Auch hierbei spielt die Beeinflussung der Endosymbionten eine Rolle.

An der gleichen Aphiden-Art prüfte EHRHARDT (1968d) den Vitaminbedarf der Tiere. Bei Ascorbinmangel zeigte sich bereits in der 1. Generation eine Mortalitätsrate von 60 bis 70%, eine Gewichtsreduktion um $^2/_3$ und völliges Ausbleiben der Reproduktion. Gleiches konnte bei Mangel an Nicotinsäure festgestellt werden, diesmal mit einer Mortalität von 95%, die vermutlich auf Häutungshemmung beruhte. Hinsichtlich Thiamin- und Folsäuremangel ergab sich eine wesentlich geringere Mortalität in der 1. Generation (5%), die Virgines waren kleiner und die Reproduktion erreichte 77 bzw. 54% im Vergleich zur Kontrolle. In der 2. Generation stagnierte die Entwicklung, das Adultstadium wurde nicht erreicht. Pantothensäure-, Pyridoxin- und Biotinmangel wirkten sich erst in der 3. bzw. 4. Generation aus, während Riboflavin und Cholin keinen Effekt zeigten.

Aus diesen Ergebnissen leitet sich ab, daß Ascorbinsäure, Nicotinsäure, Folsäure und Thiamin zu den essentiellen Vitaminen der Aphiden gehören und mit dem Phloemsaft aufgenommen werden müssen, in dem sie auch in ausreichender Menge vorhanden sind. Alle diejenigen Vitamine, die nicht mit der Nahrung aufgenommen werden können, werden sehr wahrscheinlich von den Endosymbionten synthetisiert und dem Stoffwechsel des Wirtes zugeführt. EHRHARDT (1968d) hebt in diesem Zusammenhang die relative Einheitlichkeit der Aphiden insbesondere in ernährungsphysiologischer Hinsicht hervor, so daß auch die Syntheseleistung der Symbionten der einzelnen Wirtsspecies sehr ähnlich sein dürfte.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.37.1.169-188

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Schließlich prüfte Ehrhardt (1969) die Rolle der Aminosäuren, insbesondere Methionin und Cystein sowie Sulfatzugaben auf die Entwicklung und Reproduktion von *A. circumflexum*. Im Ergebnis zeigte sich, daß bei Methioninmangel Wachstum und Reproduktion in der 1. Generation bereits stark reduziert waren und die Entwicklung in der 2. Generation endete. Nahezu gleiches traf auf Cysteinmangel zu. Während Cystin allein ohne Einfluß blieb, konnte es mit Methionin zusammen das Cystein ersetzen, umgekehrt jedoch mit Cystein das Methionin nicht. Methionin- und Cysteinmangel war durch Sulfatzusatz zu kompensieren, wenngleich eine leichte Hemmung in Wachstum und Reproduktion verzeichnet werden mußte. Anorganische Schwefelverbindungen wurden sehr schnell in organische Form umgewandelt. Das günstigste Wachstum und die höchste Fertilität erreichten die Versuchstiere bei künstlichen Diäten mit Cystein + Methionin + Sulfatzusatz ohne Riboflavin.

Retnakaran und Beck (1968) nennen folgende Aminosäuren als essentiell für Wachstum und Vermehrung von *A. pisum*: Leucin, Phenylalanin, Tryptophan, Valin, Threonin, Methionin, Histidin, Isoleucin, Arginin, Lysin und Cystin. Sie heben jedoch hervor, daß *A. pisum* kein Methionin oder Cystein benötigt, wenn die Nahrung Sulfat enthält. Analog berichten Markkula und Laurema (1967) über eine bessere Entwicklung von *A. pisum* an schwefelhaltiger Diät im Vergleich zu sulfatfreier Nahrung mit Methionin und Cystein. Demgegenüber konnte nach Dadd und Krieger (1968) bei *Myzus persicae* Sulz. Sulfat das Cystein, nicht aber das Methionin ersetzen. Insgesamt deuten diese Ergebnisse darauf hin, daß Aphiden-Symbionten in der Lage sind, aus anorganischen Sulfaten essentielle schwefelhaltige Aminosäuren zu synthetisieren. Als wichtig für die Proteinsynthese und damit das Wachstum der Larven werden Methionin, Histidin und Leucin angesehen (Leckstein und Liewellyn 1974, Srivastava und Auclair 1975).

Zusammenfassend läßt sich hervorheben: Neben K, Mg und Phosphat sind in der Nahrung der Aphiden die Spurenelemente Fe, Zn, Mn, Cu und Ca lebensnotwendig. Bei Mangel wird die Entwicklung spätestens in der 2. Generation abgebrochen. Zu den essentiellen Vitaminen zählen Thiamin, Ascorbin-, Nicotin- und Folsäure. Als nicht erforderlich in der Nahrung erwiesen sich Cholin, Pantothensäure und Riboflavin. Anorganischer Schwefel, als Sulfat zugeführt, wird in organische Form umgewandelt. Es entstehen unter Mitwirkung von Endosymbionten Aminosäuren, wie Methionin und Cystein (Ehrhardt 1968a). Normalerweise sind diese erforderlichen Nährstoffe im Phloemsaft der Wirtspflanzen enthalten (vgl. Zimmermann 1954). Von den Kohlenhydraten ist es ausschließlich Saccharose (10000 bis 30000 mg/100 ml), an Stickstoff insgesamt 30 bis 300 mg/100 ml, wobei Aminosäuren vorherrschen, auch Vitamine sind vorhanden (Ascorbinsäure 10000 bis 60500 µg/100 ml, Nicotinsäure 320 bis 1200 µg/100 ml), sowie neben Na und K die genannten Spurenelemente Ca, Mg, Fe, Cu, Mn und Zn, wogegen Lipide völlig fehlen.

Sobald eine Siebröhre angestochen ist, kann eine Blattlaus mehrere Stunden ununterbrochen den Phloemsaft aufnehmen. Diese Tätigkeit wird lediglich während der Häutungen unterbrochen. Die Intensität der Nahrungsaufnahme ist eine Funktion des quantitativen und qualitativen Wertes des Siebröhrensaftes. Dabei fließt dieser Nahrungssaft ständig durch den Darmkanal der Blattlaus, vor allem aus Saccharose und freien Aminosäuren bestehend. Mit Hilfe der Cibarialpumpe dürfte es den Tieren möglich sein, den Nahrungsfluß zu bremsen, ohne die Stilettspitzen aus der Siebröhre zurückzuziehen (Ehrhardt 1963).

Im Ventriculus mit rhythmischer Sekretionsweise verlaufen über das Magenepithel in bestimmten Zeitabständen von vorn nach hinten „Sekretionswellen", so daß stets ein bestimmter Teil des Epithels sekretorisch tätig ist, der andere dagegen ruht (Weber 1928, Ehrhardt 1963). Dies wird als eine Anpassung an die spezialisierte Er-

DOI: 10.21248/contrib.entomol.37.1.169-188

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

nährungsweise dieser Phloemsaftsauger gedeutet. Im Magen wird die Saccharose durch eine α-Glucosidase in Glucose und Fructose umgewandelt. Durch Transglucosidierung werden höhere Zucker gebildet.

Im Dünndarm, dem anschließenden Mitteldarmabschnitt, erfolgt die Resorption von Monosacchariden, Aminosäuren und Wasser. Untersuchungen von EHRHARDT (1963) haben gezeigt, daß die Resorption relativ schnell vonstatten geht und die resorbierten Stoffe, insbesondere Glucose und Trehalose mit der zirkulierenden Haemolymphe im Organismus verteilt werden. Mittels Tracertechnik wurde als Beginn der Resorption 30 min nach erfolgter Nahrungsaufnahme erfaßt. Nach 8 h war eine Sättigung erreicht. Frühestens 4 h nach einsetzender Resorption konnte der Tracer im sezernierten Speichel nachgewiesen werden. Daraus ergab sich, daß der Weg vom Nahrungskanal der Stechborsten über das Darmepithel in die Haemolymphe sehr schnell zurückgelegt wurde, während für den Einbau in die Speicheldrüsen und zum Wiederausscheiden rund 3 h vergingen. Im Minimum 2,5 h nach dem Anstich der markierten Pflanzen konnte Radioaktivität in den von den Aphiden abgegebenen Honigtautröpfchen ermittelt werden, woraus sich die Geschwindigkeit der Darmpassage ergibt.

Da dem Enddarm der Blattläuse Rectalpapillen fehlen, dürfte ihm im Wasserhaushalt kaum Bedeutung zukommen (EHRHARDT 1963). Auf Grund seines Baues muß ihm in erster Linie die Funktion des Sammelns und Speicherns von umgewandeltem, jedoch nicht verbrauchtem Phloemsaft bis zu seiner Abgabe in Form von Honigtau zugemessen werden. Diese Abgabe des flüssigen Exkrements erfolgt nicht kontinuierlich wie die Aufnahme der Nahrung sondern in bestimmten Zeitabständen, in Exkretionsperioden bei Virgines von etwa 7—10 h, denen Pausen von 3—5 h und mehr folgen, in denen kein Honigtau ausgeschieden wird. Während der Tagesrhythmus keinen Einfluß auf diese Perioden zu haben scheint, erhöht sich die Exkretionsrate mit steigender Temperatur. Eine Erhöhung von 22 °C auf 28 °C ergab bei Virgines von *M. viciae* nahezu eine Verdoppelung der Menge/h (EHRHARDT 1963). 4—8 h vor und 3—6 h nach der Häutung erfolgt keine Exkretion, d. h., es entsteht eine Pause von durchschnittlich 12 h, während der auch keine Nahrung aufgenommen wird. Das im abgegebenen Honigtau enthaltene Wasser verdampft relativ schnell und hinterläßt einen kleinen, kaum sichtbaren Fleck einer kristallinen Substanz. Sie besitzt eine Trockenmasse von 4,9 bis 6,1%, das spezifische Gewicht liegt zwischen 1,0 und 1,02 (für *A. pisum* werden auch 1,3 angegeben, EHRHARDT 1962). Der pH-Wert von frisch abgegebenem Honigtau schwankt zwischen 6,1 und 7,9. Im Honigtau wurde ein Gesamtgehalt an Kohlenhydraten von 5,2% (4,2 bis 5,4%) nachgewiesen. Daran beteiligt waren Fructose zu 22%, Glucose zu 9%, Trehalose zu 35%, Saccharose zu > 1%, Fructomaltose zu 25% und höherer Zucker zu 8% (EHRHARDT 1962). Die Höhe des Kohlenhydratgehaltes im Honigtau reflektiert die geringe Ausnutzung (nur zu etwa 10%) des im Phloemsaft (im Durchschnitt 5,8%) enthaltenen. Als Gesamtgehalt an Stickstoff wurden durchschnittlich 0,11% ermittelt, mit einem Anteil an Aminosäure- und Amidstickstoff von 95%. Vergleicht man diesen N-Gehalt im Honigtau mit dem im Siebröhrensaft (0,24%), so wurden über 50% des Stickstoffes in Form von Aminosäuren resorbiert (EHRHARDT 1962). Die verbreitete Auffassung eines N-Mangels für Blattläuse im Phloemsaft dürfte damit widerlegt sein. EHRHARDT (1968a) spricht in diesem Zusammenhang von einem „Durchflußverfahren", wobei die Tiere pro Stunde eine Flüssigkeitsmenge aufnehmen, die bis zu 130% ihres Körpergewichtes betragen kann. Wahrscheinlich können die Aphiden nur auf diese Weise die erforderlichen Mengen bestimmter „Mangelfaktoren" anreichern.

Zusammenfassend sei nochmals hervorgehoben, daß EHRHARDT (1962) folgende Aminosäuren sowohl im Phloemsaft drei Wochen alter *Vicia faba*-Pflanzen als auch in der Haemolymphe und im Honigtau von *M. viciae* nachweisen konnte: Asparagin-

DOI: 10.21248/contrib.entomol.37.1.169-188

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

und Glutaminsäure, Asparagin, Glutamin, Serin, α-Alanin, Valin, Threonin, Methionin, Leucin/Isoleucin, Prolin, Phenylamin, Lysin, Arginin, Glycin, Tyrosin, ß-Alanin und γ-Aminobuttersäure (in Spuren). Demgegenüber waren Cystin, Cysteinsäure, Histidin, Tryptophan und Oxyprolin nicht im Siebröhrensaft sondern nur in der Haemolymphe und im Honigtau vorhanden. Sie müssen im Insekt entstanden sein. Da jedoch bekannt ist, daß besonders die essentiellen Aminosäuren Tryptophan und Histidin von Insekten nich synthetisiert werden, erscheint die Beteiligung von Symbionten an ihrer Synthese nicht ausgeschlossen.

Die Gesamtmenge der während der Larvenentwicklung von *A. pisum* aufgenommenen Standard-Diät schwankt nach den Untersuchungen von Safe (1980) zwischen 8,54 und 10,11 μl. Daraus ergibt sich, daß eine Blattlaus für 1 mg Gewichtszunahme durchschnittlich 6,82 μl Standard-Diät benötigt. Je stärker die Diät verdünnt wurde, um so mehr nahmen die Tiere an Lösung auf. Das bedeutet, daß lediglich die Menge der angebotenen Aminosäuren, nicht aber der übrigen Nahrungsbestandteile für die aufzunehmende Nahrungsmenge ausschlaggebend ist. *A. pisum* kann durch die Nahrungsaufnahme 91% des Stickstoffbedarfs decken, muß aber gleichzeitig einen Überschuß von 213% aller übrigen Nahrungsbestandteile hinnehmen (vgl. auch Lindemann 1948).

Die Kohlenhydrate dienen den Aphiden als Energiespender für eiweißaufbauende Prozesse, als Baustoffe und Phagostimulanz. Untersuchungen von Banks und Macaulay (1964) haben ergeben, daß die Larven von *A. fabae* in 7 Tagen 3,5 bis 4,5 mg Phloemsaft aufnehmen (pro Stunde etwa 10 bis 40 μg). Die Menge ist abhängig vom Alter des Tieres, der Größe der Art, der Dauer der Saftaufnahme und der vorangegangenen Hungerperiode, dem Entwicklungsstadium und der Morphe, dem N-Anteil im Phloemsaft, d. h. von der Wirtspflanzenart, von der Temperatur u. a. Die Größe der abgegebenen Honigtautröpfchen schwankt zwischen 0,02 μl (L_1-Stadium) und 0,23 μl (Adulte).

Diese hier dargestellten, in Versuchen mit künstlichen Diäten gewonnenen Ergebnisse, finden ihre praktische Bestätigung u. a. in der Abhängigkeit der Fekundität der Weibchen und der Zahl der täglich abgesetzten Larven von der Nahrungsqualität unterschiedlicher Wirtspflanzenarten (Tab. 1).

Obwohl für *A. pisum* ein breiter Wirtspflanzenkreis bekannt ist, wird eine Präferenz gegenüber *Vicia faba* und *Vicia sativa* unter diesem Nährstoffaspekt deutlich. Unterschiede zeigten sich auch in der Körperlänge, die bei an *Vicia faba* gehaltenen Tieren im Adultenstadium im Durchschnitt 4,63 mm betrug, an *Capsella bursa pastoris*

Tabelle 1
Fekundität der Weibchen und Zahl der täglich abgesetzten Larven von *A. pisum* in Abhängigkeit von der Wirtspflanzenart (Fröhlich 1962/63)

Wirtspflanzenart	Anzahl der Nachkommen pro Weibchen	Durchschnittliche Anzahl der täglich abgesetzten Larven pro Weibchen
Vicia faba L.	58	6,0
Vicia sativa L.	50	6,5
Trifolium pratense L.	49	4,8
Medicago sativa L.	47	4,6
Capsella bursa pastoris Med.	26	3,8
Pisum sativum L.	23	3,0

DOI: 10.21248/contrib.entomol.37.1.169-188

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

3,75 mm (FRÖHLICH 1962). Damit bestätigt sich, daß die Entwicklungsgeschwindigkeit und das Vermehrungspotential von Siebröhrensaftsaugern in hohem Maße von der Zusammensetzung des Siebröhrensaftes, speziell dessen Gehalt an löslichen Stickstoffverbindungen abhängt (KLOFT 1960).

3. Zur Entwicklung von *A. pisum*

Bei *A. pisum* handelt es sich um einen Komplex von nicht wenigen Unterarten und Biotypen (bionomischen Rassen), die sich morphologisch nicht unterscheiden lassen, jedoch einen unterschiedlichen Wirtspflanzenkreis, besonders bezogen auf verschiedene Sorten einer Wirtspflanzenart, besitzen (MÜLLER 1961 und 1962, MARKKULA und ROUKKA 1970a und b, 1971).

Unter natürlichen Bedingungen lebt diese Art monözisch, holozyklisch mit folgenden Morphen: Fundatrices — Virgines (Apterae und Alatae) — Sexuparae — Sexuales (Männchen und Weibchen) — Winterei. Die Fundatrixlarven schlüpfen unter mitteleuropäischen Bedingungen im Freiland Ende März/Anfang April aus den Wintereiern. Ihre Entwicklungsdauer beträgt etwa 24 Tage, so daß Anfang Mai mit den ersten parthenogenetisch erzeugten Larven der viviparen Virgines zu rechnen ist. Mit fortschreitender Jahreszeit verkürzt sich die Entwicklungsdauer der einzelnen Generationen je nach den Temperaturverhältnissen bis auf 9 oder 10 Tage. LAMB und POINTING (1972, 1975) befaßten sich eingehender mit dem Einfluß der Temperatur auf die reproduktive Sequenz. Dabei zeigte sich bei höheren Temperaturen zwar eine verkürzte Reproduktionsphase, aber gleichzeitig eine erhöhte Geburtenrate, so daß letztlich keine wesentlichen Unterschiede in der Zahl der Nachkommen auftraten.

Die apteren viviparen Virgines der Sommergeneration setzen im Durchschnitt 50 Larven ab (täglich etwa 6 bis 7), doch soll die Anzahl in Ausnahmefällen das Dreifache erreichen. Die Lebensdauer einer Virgo beträgt maximal 35 Tage. Die Ausbildung von Alatae ist von der Populationsdichte pro Kolonie (intraspezifische Konkurrenz) und von der Nahrungsqualität, insbesondere vom N-Gehalt der Nahrung — N-Mangel — (LINDEMANN 1948) bzw. dem Aminosäureniveau des Nahrungssubstrates (SAFE 1980) abhängig. Während beispielsweise Virgines an *Vicia faba*-Sämlingen keine Alatae hervorbrachten, entwickelten sich nach einem Umsetzen der Virgines für 24 Stunden auf reife Blätter alle Larven zu Alatae.

Im September ist mit den Sexuparae zu rechnen, deren Larven sich in Verbindung mit Änderungen von Temperatur und Photoperiode bis Oktober/November zu Sexuales entwickeln. Um diese Zeit legen die Weibchen die schwarzen Eier vornehmlich an Luzerne, Klee und andere mehrjährige Leguminosen (FRÖHLICH 1962). Wenngleich nach LAMB und POINTING (1972, 1975) die Photoperiode keinen Einfluß auf die Geburtenrate bei Aphiden ausübt, so initiiert sie in Verbindung mit der Temperatur die Ausbildung von Männchen. Aus den während der ersten vier Tage der reproduktiven Phase der Weibchen abgesetzten Larven entwickeln sich ausschließlich weibliche Tiere. Danach gibt es eine Unterbrechung, und erst am 9. Tag beginnen die Weibchen erneut mit der Geburt von Larven bis zum 24. Tag der Reproduktionsphase. Diese nunmehr abgesetzten Tiere wachsen ausschließlich zu Männchen heran. Beide Autoren vermuten, daß sich die männlichen Embryonen ebenso wie die männlichen Larven langsamer entwickeln als die weiblichen.

Die Verwendung von *A. pisum* als Laborversuchstier für die eingangs genannte Fragestellung läßt sich jedoch nicht mit einer Freilandpopulation realisieren, sondern erfordert folgende Voraussetzungen:

DOI: 10.21248/contrib.entomol.37.1.169-188

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

— Ausschaltung des Biotypengemisches,
— Aufhebung der Polymorphie, insbesondere der Ausbildung von Sexuales,
— Erzeugung genetisch relativ einheitlichen Tiermaterials.

Diese Bedingungen lassen sich durch eine permanente parthenogenetische Fortpflanzung und Vermehrung der Tiere an einer der präferenten Wirtspflanzenarten unter Ausschaltung einer variierenden Photoperiode und zu stark schwankender Temperaturbedingungen (Ausbildung von Sexuales) sowie unter Verhinderung zu dichten Koloniebesatzes (Auftreten von Alatae) schaffen. Als Zuchtbedingungen eignen sich: eine Temperatur von 23 ± 1 °C, eine relative Luftfeuchtigkeit von 60 ± 10%, eine Lichtintensität von etwa 2000 Lux und eine Photoperiode von 16 h hell und 8 h dunkel. Als Futterpflanze diente in unseren Versuchen *Vicia faba* Sorte Fribo. Die unter diesen Bedingungen gehaltenen Tiere waren durch folgende morphologische Daten charakterisiert (Tab. 2).

Tabelle 2
Körperlänge und Biomasse unter Laborbedingungen gehaltener *A. pisum*

Entwicklungsstadium	Körperlänge in mm	Biomasse in mg
3 d alte Larve	2,3—2,5	0,5—0,9
1 d alte Virgo ≙ Gesamtalter 7 d	3,8—4,5	3,3—4,0
8 d alte Virgo ≙ Gesamtalter 14 d	4,5—4,9	4,5—4,9

Korrelation Länge : Masse = 0,80
Anzahl : Masse = 0,78

Für die einzelnen Körperabschnitte einer Virgo wurden folgende Durchschnittswerte ermittelt:

Körperlänge: 4,63 mm (max. 5,33 mm, min. 4,27 mm)
Caudalänge: 0,62 mm (max. 0,71 mm, min. 0,53 mm)
Fühlerlänge: 5,16 mm (max. 5,83 mm, min. 4,66 mm)
Siphonenlänge: 1,13 mm (max. 1,31 mm, min. 1,01 mm)

In den vorangegangenen Darstellungen wurden wiederholt die Ergebnisse von Untersuchungen mit Aphidenzuchten an künstlicher Membran und die Ernährung der Tiere mittels künstlicher Diät berücksichtigt. Ohne Zweifel haben Versuche unter derartigen Bedingungen wesentlich zur Aufklärung ernährungsphysiologischer Fragen beigetragen. Dennoch ist nicht zu übersehen, daß es sich dabei um ein erhebliches Entfernen von den natürlichen Bedingungen handelt, was u. a. sowohl im Wachstum der Tiere als auch der Fekundität der Weibchen seinen Ausdruck fand. Aus diesem Grunde sind wir der Auffassung, soweit es die Fragestellung erlaubt, die Untersuchungen mit Zuchten an der intakten Pflanze oder an Pflanzenteilen vorzunehmen, um die Wechselbeziehungen zwischen Schädling und Wirtspflanze mit zu erfassen, was für die Bewertung von exogen applizierten Xenobiotika erforderlich erscheint.

3.1. Embryogenese

Bei den parthenogenetisch viviparen (larviparen) Virgines von *A. pisum* beginnt, wie auch bei den übrigen Aphididae, die Embryogenese bereits vor der postembryonalen Entwicklung in den zum meroistischen Typ gehörenden Ovariolen. Somit liegt mit Anfang der larvalen Entwicklung Ovariolenträchtigkeit vor.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.37.1.169-188

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

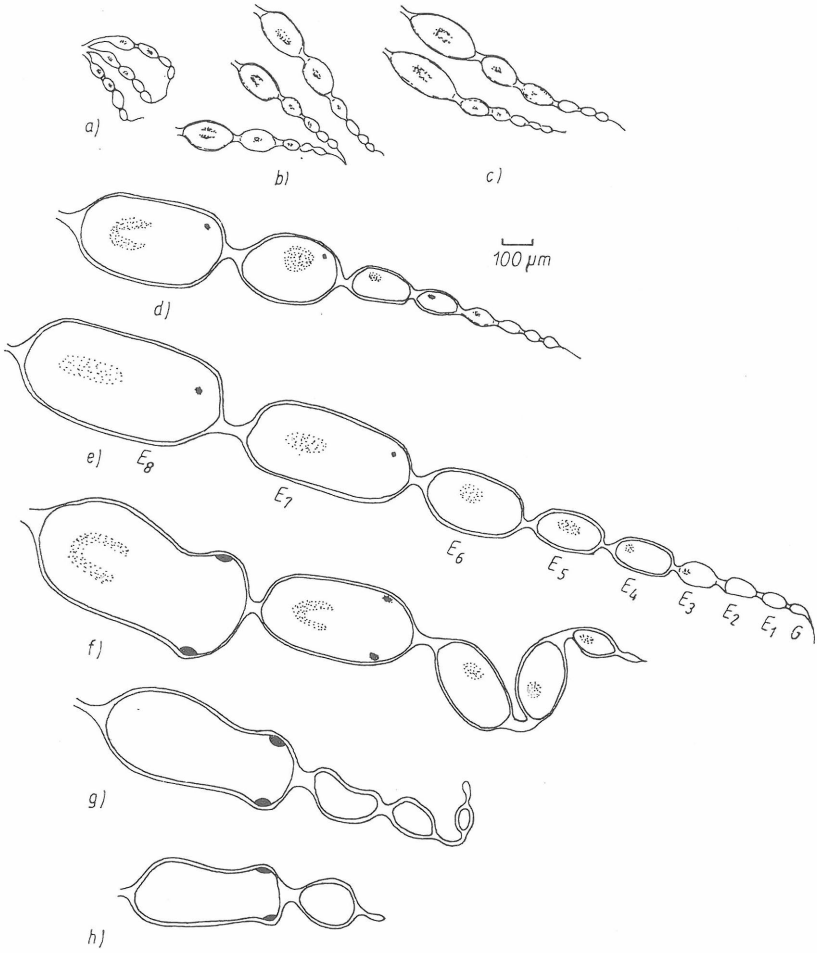

Fig. 3. Ovariolen mit sich entwickelnden Embryonen
a) vom L_1-Stadium, b) vom L_2-Stadium, c) vom L_3-Stadium, d) vom L_4-Stadium, e) einer reifenden Virgo vor Absetzen des ersten L_1-Stadiums, f) einer 6 Tage alten Virgo, die bereits 59 Larven abgesetzt hat, g u. h) einer 12 d alten Virgo, die 92 Larven abgesetzt hat (Zeichnung: FRÖHLICH)

Die Virgines besitzen wie ihre Larven paarige Ovarien mit je 6 Ovariolen, von denen jede am distalen Ende ein Keimlager, ein Germarium mit Terminalfilament, trägt, in dem die Oocyten heranreifen. Mit dem Übertritt der Oocyte aus dem Germarium in das Vitellarium beginnt die Embryogenese ohne vorangegangene Befruchtung und endet mit dem Absetzen des L_1-Stadiums. Eine Dotter- und Chorionbildung unterbleibt. Für die Ernährung der Embryonen ist nach Erschöpfung der Nährstränge das einschichtige Follikelepithel verantwortlich, das als Übermittler der Nährstoffe aus der mütterlichen Haemolymphe fungiert.

Der Übertritt der ersten Oocyte aus dem Germarium in das Vitellarium vollzieht sich jedoch nicht erst während des ersten Larvenstadiums, sondern bereits im ausdifferenzierten Embryo, der sich noch im Körper der Virgo befindet, so daß letztere nicht nur Träger der F_1-, sondern auch der beginnenden F_2-Generation ist, oder anders

DOI: 10.21248/contrib.entomol.37.1.169-188

Tabelle 3
Durchschnittliche Größe des Germariums sowie der Eier/Embryonen (in μm) im Vitellarium

Stadium	Germarium	Oozyte	Blastula	invaginierter Keimstreif		Definitiventwicklung		ausdifferenzierte Embryonen		
		(E_1)	(E_2)	(E_3)	(E_4)	(E_5)	(E_6)	(E_7)	(E_8)	
ausdiff.	28 × 54									
Embryo (E_6)	27 × 68									
ausdiff.	41 × 71	36 × 48								
Embryo (E_7)	34 × 55	31 × 40								
ausdiff.	34 × 44	34 × 42								
Embryo (E_8)	35 × 46	21 × 28	(41 × 81)							
L_1	26 × 34	26 × 26	28 × 43	48 × 77						
	32 × 43	29 × 50	34 × 85	51 × 102						
L_2	30 × 43	30 × 47	34 × 73	69 × 111	102 × 175					
	26 × 34	17 × 43	26 × 60	43 × 85	85 × 145	119 × 247				
L_3	26 × 43	23 × 57	29 × 80	51 × 99	77 × 132	120 × 204				
	33 × 51	30 × 49	39 × 87	62 × 121	113 × 223	153 × 279				
L_4	30 × 55	34 × 85	43 × 102	75 × 123	136 × 187	242 × 378	340 × 587			
	34 × 48	34 × 59	34 × 83	49 × 108	89 × 159	128 × 225	241 × 340	371 × 550		
	34 × 68	34 × 60	34 × 94	43 × 102	68 × 136	111 × 196	170 × 281	204 × 417	340 × 595	
Virgo vor Absetzen der L_1	39 × 43	34 × 34		49 × 126	111 × 213	132 × 238	221 × 378	298 × 553	425 × 935	
	26 × 40	26 × 54	31 × 71	54 × 116	82 × 159	111 × 200	166 × 315	213 × 391	280 × 681	
	28 × 66	38 × 91	60 × 136	85 × 164	119 × 226	147 × 276	207 × 374	234 × 604	329 × 796	
Virgo 6 d alt	26 × 51	(17 × 68)	(34 × 119)	60 × 153	94 × 196	162 × 264	179 × 408	212 × 544	425 × 893	während dieser 6 d wurden 59—64 L_1 abgesetzt
	17 × 68				111 × 196	162 × 281	179 × 349	272 × 561	400 × 765	
	28 × 70					101 × 239	172 × 331	218 × 421	300 × 699	
Virgo 14 d alt	26 × 26				111 × 170		179 × 374		349 × 731	während der 14 d bereits 104 L_1 abgesetzt
	17 × 26	(34 × 84)		60 × 153		145 × 213	247 × 340		366 × 723	
							204 × 315		384 × 808	
									357 × 740	
								213 × 476		

DOI: 10.21248/contrib.entomol.37.1.169-188

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

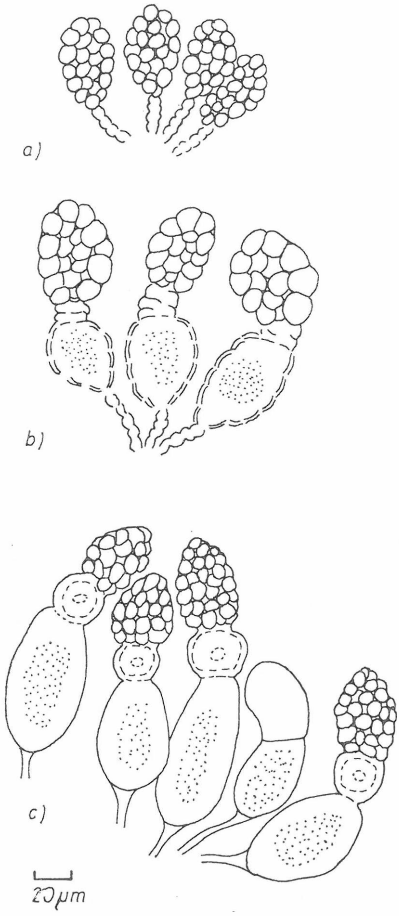

Fig. 4. Ovarienanlage im Körper von Embryonen

a) E_6-Stadium mit Germarium, b) E_7-Stadium mit Germarium und Oocytendifferenzierung, c) E_8-Stadium mit Germarium, Oocyten und beginnender Blastulabildung (Zeichnung: FRÖHLICH)

ausgedrückt, sich 3 Generationen — wenn auch unterschiedlicher Entwicklungsphasen — in einem Körper vereinen. EHRHARDT (1968c) spricht von 3 „ineinandergeschachtelten" Generationen in einem Individuum.

In jeder Ovariole der gerade herangereiften Virgo lassen sich außer dem Germarium 7 bis 8 Eier nachweisen, in denen die Embryonen einen unterschiedlichen Entwicklungsstand erreicht haben (Fig. 3).

An das Germarium schließt sich die Oocyte (E_1) an, gefolgt von dem Blastulastadium (E_2), den Eiern mit invaginiertem Keimstreif (E_3/E_4), Eiern mit Definitiventwicklung (E_5/E_6) und schließlich den ausdifferenzierten Embryonen (E_7/E_8), von denen der letzte Embryo (Fig. 3f) kurz vor dem Übergang zum L_1-Stadium steht (Tab. 3).

Im Körper der Embryonen sind am Ende der Definitiventwicklung bereits die ausgebildeten Germarien, im Verlaufe der Ausdifferenzierung zusätzlich Oocyten (E_7) und das beginnende Blastulastadium (E_8) zu erkennen (Fig. 4).

Aus diesen Feststellungen läßt sich ableiten, daß während der einzelnen Entwicklungsstadien bereits folgende Phasen der Embryogenese anzutreffen sind (Tab. 4).

Dabei ist zu beachten, daß sich die Eier in den einzelnen Ovariolen nicht gleichmäßig, d. h. parallel zueinander entwickeln, sondern mehr oder weniger alternierend

DOI: 10.21248/contrib.entomol.37.1.169-188

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Tabelle 4
Embryogenese im Verlaufe der embryonalen, postembryonalen Entwicklung von *A. pisum*

Entwicklungsstadium	Stadien im Verlaufe der Embryogenese					
Embryo (E_7/E_8)	Oocyten (E_1)	beginnende Blastokinese				
L_1-Stadium	Oocyten	Blastula (E_2/E_3)				
L_2-Stadium	Oocyten	Blastula	invaginierter Keimstreif (E_3/E_4)			
L_3-Stadium	Oocyten	Blastula	invaginierter Keimstreif	Definitiventwicklung (E_5/E_6)		
L_4-Stadium	Oocyten	Blastula	invaginierter Keimstreif	Definitiventwicklung	ausdifferenzierter Embryo (E_6/E_7)	
reifende Virgo	Oocyten	Blastula	invaginierter Keimstreif	Definitiventwicklung	ausdifferenzierter Embryo	
2 Tage alte Virgo	Oocyten	Blastula	invaginierter Keimstreif	Definitiventwicklung	ausdifferenzierter Embryo	Absetzen des L_1-Stadiums
6 Tage alte Virgo	—	—	invaginierter Keimstreif	Definitiventwicklung	ausdifferenzierter Embryo	Absetzen des L_1-Stadiums
14 Tage alte Virgo	—	—	—	Definitiventwicklung	ausdifferenzierter Embryo	Absetzen des L_1-Stadiums

(Tab. 3). Sobald die reife Virgo mit dem Absetzen der Larven begonnen hat, stellt das Germarium die Oocytenbildung ein (Fig. 3 u. 5, Tab. 3), so daß in der Zucht pro Ovariole 8 bis 10 Eier erzeugt werden, was eine maximale Fekundität pro Virgo von 96 bis 120 Larven bedeuten würde (vgl. Angabe über Freilandbeobachtungen). Auszählungen in speziellen Zuchtversuchen ergaben bei einer reproduktiven Phase von 15 bis 16 Tagen durchschnittlich 100 bis 115 Nachkommen pro Virgo.

3.2. Larvalentwicklung und Populationsverlauf

Während der Postembryonalentwicklung durchlaufen die Larven vier Stadien, durch Häutungen charakterisiert. Unter den gegebenen Zuchtbedingungen konnten folgende zeitliche Phasen beobachtet werden:

DOI: 10.21248/contrib.entomol.37.1.169-188

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

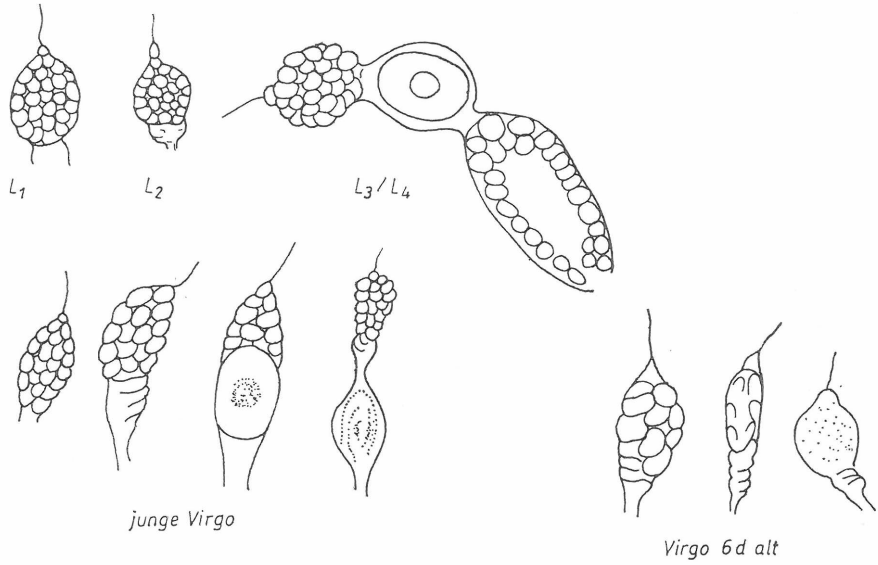

Fig. 5. Germarien des L_1-Stadiums (L_1), L_2-Stadiums, L_3- bzw. L_4-Stadiums mit Oocyte und Blastulaentwicklung (L_3/L_4), einer reifenden Virgo und einer 6 Tage alten Virgo (Zeichnung: FRÖHLICH)

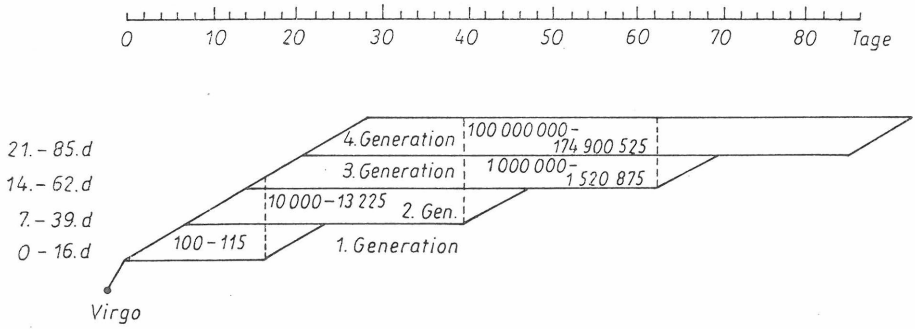

Fig. 6. Maximaler Populationsverlauf für parthenogenetisch vivipare Virgines von *A. pisum* unter Zuchtbedingungen

Dauer des L_1-Stadiums: 32—35 h
Dauer des L_2-Stadiums: 32—35 h
Dauer des L_3-Stadiums: 33—36 h
Dauer des L_4-Stadiums: 32—36 h
Dauer der Reifeperiode der Virgo: 24—26 h.

Somit vergehen vom Absetzen des L_1-Stadiums bis zur reifen Virgo, ausgedrückt im Absetzen des ersten L_1-Stadiums der Folgegeneration 153 bis 167 Stunden, d. h. 6,5 bis 7 Tage. Die Häutung erfolgt innerhalb von 15 bis 20 Minuten. Während der Reifeperiode stellte SAFE (1980) eine Gewichtszunahme der Virgines von durchschnittlich 2,24 mg auf 3,20 mg pro Virgo fest. Die Mehrzahl der Larven wird in den ersten 7 Tagen der reproduktiven Phase abgesetzt (53 bis 75), was einen täglichen Durchschnitt von 10 bis 12 Larven bedeutet. Danach nimmt die Zahl der täglich gebo-

DOI: 10.21248/contrib.entomol.37.1.169-188

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

renen Larven bis zum 15./16. Tag relativ schnell ab. Nach Safe (1980) erzeugt eine Virgo während der ersten 10 Tage der reproduktiven Phase 85 Larven, während der darauffolgenden 10 Tage nur 15,5.

Im Populationsverlauf der Zucht beträgt die Anzahl der Nachkommen einer Virgo in der 1. Generation (F_1) 100 bis 115 Individuen, in der 2. Generation (F_2) theoretisch 10000 bis 13225 Individuen und in der 3. (F_3) 1000000 bis 1520875 innerhalb von 21 bis 85 Tagen, wobei sich mehrere Generationen überschneiden (Fig. 6).

Zusammenfassung

Es wird die für die Laborprüfung von Xenobiotika genutzte Modellkombination *Acyrthosiphon pisum* an *Vicia faba* vorgestellt. Im Vergleich von Mundwerkzeugen und Nahrungsaufnahme, Anatomie des Verdauungstrakts und Ernährungsphysiologie mit anderen Aphidenarten werden Gemeinsamkeiten hervorgehoben und damit auf die mögliche Verallgemeinerung erzielter Ergebnisse verwiesen. Im weiteren werden die Freilandentwicklung und die Zucht unter Laborbedingungen, insbesondere die Embryogenese und die Larvalentwicklung dargestellt.

Summary

The model combination *Acyrthosiphon pisum* on *Vicia faba* is presented which was used for laboratory testing of xenobiotics. In a comparison of mouth parts and feeding habits, anatomy of the digestive tract and food physiology with other species of aphids the common features are emphasized and the possible generalization of the results is discussed. Outdoor development and breeding under laboratory conditions are described, especially embryogenesis and larval development.

Резюме

Описывается использованная для лабораторного испытания ксенобиотиков модельная комбинация *Acyrthosiphon pisum* на *Vicia faba*. С помощью сравнения ротового аппарата и питания, анатомии пищеварительного тракта и физиологии питания с другими видами тлей указывается на общее и тем самы на возможность обобщения полученных результатов. В дальнейшем описываются развитие тлей в полевых условиях и их разведение в лабораторных условиях, особенно эмбриогенез и личиночное развитие.

Literatur

Banks, C. J. u. Macaulay, E. D. M.: The feeding, growth and reproduction of *Aphis fabae* Scop. on *Vicia faba* under experimental conditions. In: Ann. appl. Biol. — **53** (1964). — S. 229—242.

Bramstedt, F.: Über die Verdauungsphysiologie der Aphiden. — In: Z. f. Naturforsch. — **3** (1948). — S. 14—24.

Dadd, R. H. u. Krieger, D. L.: — Dietary amino acid requirements of the aphid, *Myzus persicae*. In: J. Insect Physiol. — **14** (1968). — S. 741—764.

Dixon, A. F. G.: Biologie der Blattläuse. — Gustav Fischer Verlag Stuttgart, New York 1976.

Duspiva, F.: Der Kohlenhydratumsatz im Verdauungstrakt der Rhynchoten, ein Beitrag der stofflichen Wechselbeziehungen zwischen saugenden Insekten und ihren Wirtspflanzen. —In: Mitt. d. Biol. Zentralanst. — H. 75 (1953). — S. 82—89.

— Weitere Untersuchungen über stoffwechsel-physiologische Beziehungen zwischen Rhynchoten und ihren Wirtspflanzen. In: Mitt. d. Biol. Bundesanstalt Berlin-Dahlem. — H. 80 (1954). — S. 155—162.

Ehrhardt, P.: Zur Nahrungsaufnahme von *Megoura viciae* Buckt., einer phloemsaugenden Aphide (Hymenoptera, Rhynchota). — In: Experientia **17** (1961). — S. 461.

— Untersuchungen zur Stoffwechselphysiologie von *Megoura viciae* Buckt., einer phloemsaugenden Aphide. — In: Z. vergl. Physiol. — **46** (1962).— S. 169—211.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.37.1.169-188

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

EHRHARDT, P.: Untersuchungen über Bau und Funktion des Verdauungstraktes von *Megoura viciae* BUCKT. (Aphidae, Homoptera), unter besonderer Berücksichtigung der Nahrungsaufnahme und der Honigtauabgabe. In: Z. Morphol. Ökol. Tiere. — **52** (1963). — S. 597—677.

— Speicherung anorganischer Substanzen in den Mitteldarmzellen von *Aphis fabae* SCOP. und ihre Bedeutung für die Ernährung. — In: Z. vergl. Physiol. — **50** (1965). — S. 293 bis 312.

— Entwicklung und Symbionten geflügelter und ungeflügelter Virgines von *Aphis fabae* SCOP. unter dem Einfluß künstlicher Ernährung. — In: Z. Morphol. Ökol. Tiere. — **57** (1966). — S. 295—319.

— Einfluß von Ernährungsfaktoren auf die Entwicklung von säftesaugenden Insekten unter besonderer Berücksichtigung von Symbionten. — In: Z. Parasitenk. — **31** (1968a). —S. 38—66.

— Nachweis einer durch symbiontische Mikroorganismen bewirkten Sterinsynthese in künstlich ernährten Aphiden (Homoptera, Rhynchota, Insecta). — In: Experientia. — **24** (1968b). — S. 82—83.

— Die Wirkung verschiedener Spurenelemente auf Wachstum, Reproduktion und Symbionten von *Neomyzus circumflexus* BUCKT. (Aphidae, Homoptera, Insecta) bei künstlicher Ernährung. — In: Z. vergl. Physiol. — **58** (1968c). — S. 47—75.

— Der Vitaminbedarf einer siebröhrensaugenden Aphide, *Neomyzus circumflexus* BUCKT. (Homoptera, Insecta). — In: Z. vergl. Physiol. — **60** (1968d). — S. 416—426.

— Die Rolle von Methionin, Cystein, Cystin und Sulfat bei der künstlichen Ernährung von *Neomyzus* (*Aulacorthum*) *circumflexus* (Aphididae, Homoptera, Insecta). — In: Biol. Zbl. — **88** (1969). — S. 335—348.

FRÖHLICH, G.: Das Verhalten der Grünen Erbsenblattlaus *Acyrthosiphon pisum* (HARRIS) gegenüber verschiedenen Wirtspflanzen und Temperaturveränderungen. — In: Z. angew. Entom. — **51** (1962). — S. 55—68.

HENNIG, E.: Untersuchungen über die Nahrungswahl und Nahrungsaufnahme von *Aphis fabae* SCOP. — 1962a. — Berlin, Humboldt-Univ., Diss. A.

— Neuere Untersuchungen über die Bedeutung der sog. Probesaugstiche bei Aphiden. — In: Z. Pfl.krankh. u. Pfl.schutz. — **69** (1962b). — S. 321—330.

KLOFT, W.: Wechselwirkungen zwischen pflanzensaftsaugenden Insekten und den von ihnen besogenen Pflanzengeweben. — In: Z. angew. Entom. — **45** (1960). — S. 337—381 u. **46** (1960). — S. 42—70.

KLOFT, W. u. KUNKEL, H.: Die Bedeutung des Ortes der Nahrungsaufnahme pflanzensaugender Insekten für die Anwendbarkeit von Insektiziden mit systemischer Wirkung. — In: Z. Pfl.-krankh. u. Pfl.schutz. — **76** (1969). — S. 1—8.

LAMB, R. J. u. POINTING, P. J.: Sexual morph determination in the aphid, *Acyrthosiphon pisum*. — In: J. Insect Physiol. — **18** (1972). — S. 2029—2042.

— The reproduction sequenz and sex determination in the aphid *Acyrthosiphon pisum*. — In: J. Insect Physiol. — **21** (1975). — S. 1443—1446.

LECKSTEIN, P. M. u. LIEWELLYN, M.: The role of amino acids in the diet intake and selection and the utilization of dipeptides by *Aphis fabae*. — In: J. Insect Physiol. — **20** (1974). — S. 877—885.

LINDEMANN, C.: Beitrag zur Ernährungsphysiologie der Blattläuse. — In: Z. vergl. Physiol. — **31** (1948). — S. 112—133.

MAREK, J.: Über das Einstich- und Saugverhalten der Zwiebellaus *Myzus ascolonicus* DONCASTER. — In: Z. Pfl.krankh. u. Pfl.schutz. — **68** (1961a). — S. 155—165.

— Die Wirkung von Aphidenstichen auf pflanzliche Zellen. — In: Ent. exp. appl. — **4** (1961b). — S. 20—34.

MARKKULA, M. u. LAUREMA, S.: The effect of amino acids, vitamins, and trace elements on the development of *Acyrthosiphon pisum* HARRIS (Hom., Aphididae). — In: Ann. Agric. Fenniae. — **6** (1967). — S. 77—78.

MARKKULA, M. u. ROUKKA, K.: Resistance of plants to the pea aphid *Acyrthosiphon pisum* HARRIS (Hom., Aphididae). I. Fecundity of the biotypes on different host plants. — In: Ann. Agric. Fenniae. — **9** (1970a). — S. 127—132.

— II. Fecundity on different red clover varieties. — In: Ann. Agric. Fenniae. — **9** (1970b). — S. 304—308.

— III. Fecundity on different pea varieties. — In: Ann. Agric. Fenniae. — **10** (1971). — S. 33—37.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.37.1.169-188

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Martini, C.: Beobachtungen über das Saugen bei Blattläusen (Homoptera, Aphididae). — In: Z. Pfl.krankh. u. Pfl.schutz. — **65** (1958). — S. 90—92.

Müller, H. J.: Über die Ursachen der unterschiedlichen Resistenz von *Vicia faba* L. gegenüber der Bohnenblattlaus *Doralis fabae* Scop. III. Das Wirtswahlvermögen der schwarzen Bohnenblattlaus *Doralis fabae* Scop. — In: Züchter. — **21** (1951). — S. 161—179.

Müller, F. P.: Die wissenschaftlichen Namen von wirtschaftlich wichtigen Blattläusen der Landwirtschaft und des Gartenbaues. — In: Nachrbl. f. d. Dtsch. Pflanzenschutzd. — **15** (1961). — S. 46—53.

— Biotypen und Unterarten der „Erbsenlaus" *Acyrthosiphon pisum* (Harris). — In.: Z.Pfl.krankh. u. Pfl.schutz. — **69** (1962). — S. 129—136.

Nault, L. R. u. Gyrisco, G. G.: Relation of the feeding process of the pea aphid to the inoculation of pea enation mosaik virus. — In: Ann. Ent. Soc. Am. — **59** (1966). — S. 1185—1197.

Pollard, D. G.: Plant penetration by feeding aphids (Hemiptera, Aphidoidea). A review. — In: Bull. Ent. Res. — **62** (1973). — S. 631—714.

Retnakaran, A. u. Beck, S. D.: Amino acid requirements and sulfur amino acid metabolism in the pea aphid, *Acyrthosiphon pisum* (Harris). — In: Comp. Biochem. Physiol. — **24** (1968). — S. 611—619.

Safe, A. J.: Ernährungsphysiologische Untersuchungen über Entwicklung und Reproduktion von drei Aphidenarten *Acyrthosiphon pisum*, *Aulacorthum circumflexum* und *Aphis crassivora* an exakt definierten Mangeldiäten unterschiedlicher Zusammensetzung, als Beitrag zu einer ökologisch orientierten Unterdrückung schädlicher Arten. 1980. — Bonn, Friedr. Wilhelms Univ., Diss. A.

Srivastava, P. N. u. Auclair, J. L.: Role of single amino acids in phagostimulation, growth, and survival of *Acyrthosiphon pisum*. — In: J. Insect Physiol. — **21** (1975). — S. 1865—1871.

Weber, H.: Skelett, Muskulatur und Darm der schwarzen Blattlaus *Aphis fabae* Scop. — In: Zoologica. — **28** (1928) 76. — S. 1—120.

Ziegler, H.: Untersuchungen über die Leitung und Sekretion der Assimilate. — In: Planta. — **47** (1956). — S. 447—500.

Zimmermann, M. H.: Über die Sektion saccharosespaltender Transglucosidasen im pflanzlichen Nektar. — In: Experientia. — **10** (1954). — S. 145—166.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.37.1.169-188

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Beiträge zur Entomologie = Contributions to Entomology

Jahr/Year: 1987

Band/Volume: 37

Autor(en)/Author(s): Fröhlich Gerd, Richter S.

Artikel/Article: Acyrthosiphon pisum (Harris) an Vicia faba L. als Modellkombination zur Prüfung der Wirkung exogen applizierter Xenobiotika auf Aphiden: Ernährung, Entwicklung und Zucht. 169-188