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

Beitr. Ent., Berlin 38 (1988) 1, S. 199—227

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

G. Fröhlich

Acyrthosiphon pisum (Harris) an *Vicia faba* L. als Modellkombination zur Prüfung der Wirkung exogen applizierter Xenobiotika auf Aphiden

Endosymbiose der Aphididae

Von besonderer Bedeutung für Systembibitoren unter den Pflanzensaftsaugern ist ihre Symbiose mit Mikroorganismen. Zunächst bezeichnete man diese sich im Cytoplasma des Wirtsinsekts vermehrenden Partikel als „Blochmannsche Körper", auch Plasmide, Pseudovitelli etc. (Lanham 1968). Eingeschlossen in Mycetocyten oder Syncytien, zu Mycetomen zusammengefügt, werden sie im Körper ihrer Wirte von einer Generation zur anderen übertragen. Buchner (1925, 1954, 1955, 1957, 1963) und seine Schüler erkannten ihr symbiontisches Verhältnis zur Wirtsart, das vermutlich aus einem ursprünglich parasitären hervorgegangen ist, und ordneten diese Symbionten den Mikroorganismen zu. Wahrscheinlich erfolgte im Verlaufe der Phylogenese durch Ausbildung physiologischer Regelmechanismen eine zunehmende Aktivitätsbegrenzung dieser Mikroorganismen im Wirtskörper, die schließlich zur Symbiose, in ihrer höchsten Form zur intrazellulären Endosymbiose führte. Dabei erreichte die gegenseitige Anpassung teilweise eine solche Vollkommenheit, daß die Annahme gerechtfertigt erscheint, diese Beziehung als besonders nützlich für die Wirtstiere anzusehen (Buchner 1953), denn sie ermöglichte ihnen eine zunehmende Nahrungsspezialisierung, wie sie sich u. a. bei den Phloemsaftsaugern ausgeprägt hat.

Obwohl bisher nur einige Aphidenarten detailliert auf eine Endosymbiose untersucht wurden, scheinen doch bei allen Arten, insbesondere innerhalb der Aphididae, die symbiontischen Mikroorganismen zumindest im Hinblick auf die Hauptsymbionten der gleichen systematischen Einheit anzugehören, in gleichen spezialisierten Zellen eingelagert zu sein und dem gleichen Übertragungsmodus der Symbionten auf die Nachkommen der Wirtstiere zu folgen (Buchner 1953). Zu den eingehender studierten Aphidenarten gehören unter den Aphididae (Röhrenläuse) *Aphis fabae* Scop., *A. pomi* Deg., *A. craccivora* Koch, *A. rumicis* L., *A. sambuci* L., *Brachycaudus cardui* (L.), *Brevicoryne brassicae* L., *Myzus persicae* Sulz., *M. malisuctus* Mats., *Cryptomyces ribis* L., *Acyrthosiphon pisum* (Harris), *Aulacorthum circumflexum* (Buckt.), *Myzella galeopsidis* (Kalt.), *Lipaphis erysimi* Kalt., *Macrosiphum rosae* L., *M. tanacetum* L., *M. tanacetaria* Kalt., *M. carnosus* Buckt., *M. jaceae* L., *Megoura viciae* Buckt., *M. aconiti* v. d. G. und *Phorodon humuli* (Schrk.), den Lachnidae (Baum- oder Rindenläuse) *Lachnus roboris* L., *Stomaphis quercus* L., *S. graffii* Chol., *S. longirostris* Fabr., *S. bobretzkyi* Mordv., *Cinara pinihabitans* Mordv., von den Chaitophoridae (Borstenläuse) *Periphyllus villosus* Htg., *P. testutinatus* Thorn., von den Callaphididae (Zier-

DOI: 10.21248/contrib.entomol.38.1.199-227

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

läuse) *Callaphis juglandis* GOEZE, *Phyllaphis fagi* (L.), *Eucallypterus tiliae* L. und *E. coryli* GOEZE, von den Eriosomatidae (Blasenläuse) *Eriosoma lanigerum* HAUSM., *Schizoneura ulmi* L., *Pemphigus bursarius* L., *P. filaginis* B. D. F., *P. spirothecae* PASS., *Colopha compressa* KOCH, *Byrsocrypta gallarum* GMEL.

1. Die Symbionten der Aphididae und ihre Wohnstätten im Wirtstier

Auf Grund ihrer pleomorphen Gestalt und ihrer ausschließlichen Vermehrung in der Wirtszelle vermuteten LAMB und HINDE (1967) in den endosymbiontisch im Körper der Aphididae lebenden Mikroorganismen Vertreter der Rickettsiales. Da letztere typische Bakterienzellwände aufzuweisen haben und auf künstlichem, zellfreiem Nährmedium gezüchtet werden können, was für die Endosymbionten nicht zutrifft (auch wenn sich nach FINK (1952) die Symbionten von *Pseudococcus citri* RISSO anders zu verhalten scheinen), spricht HINDE (1971a) hinsichtlich ihrer Zuordnung später von der gramnegativen L-Form der Eubacteriales, deren gestörte Zellwandsynthese anormale pleomorphe Zellformen bedingt. Schließlich heben McLEAN und HOUK (1973) die Ähnlichkeit mit dem Mycoplasmatales besonders im Hinblick auf die dreischich-

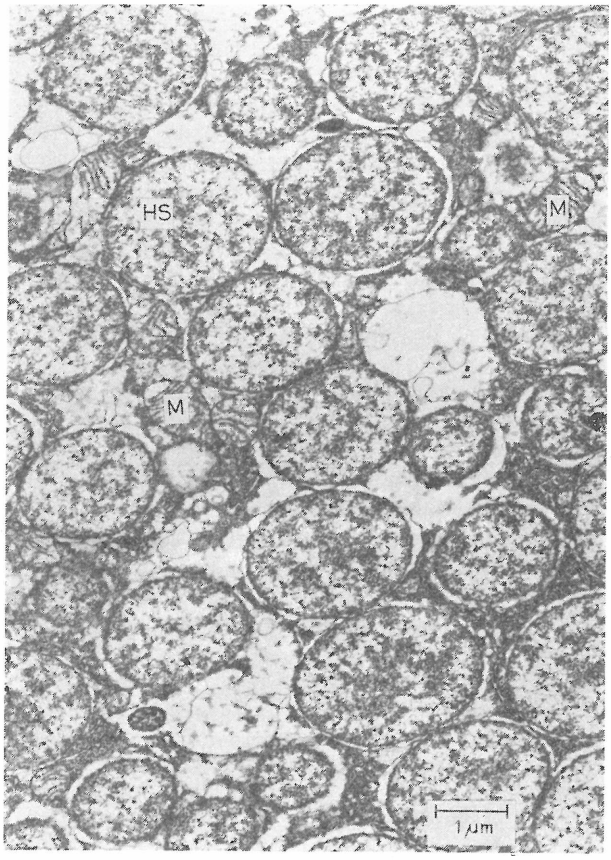

Fig. 1. Ausschnitt aus einer Mycetocyte des L_4-Stadiums von *A. pisum* mit leicht elliptischen Hauptsymbionten (HS), (M = Mitochondrium)

DOI: 10.21248/contrib.entomol.38.1.199-227

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

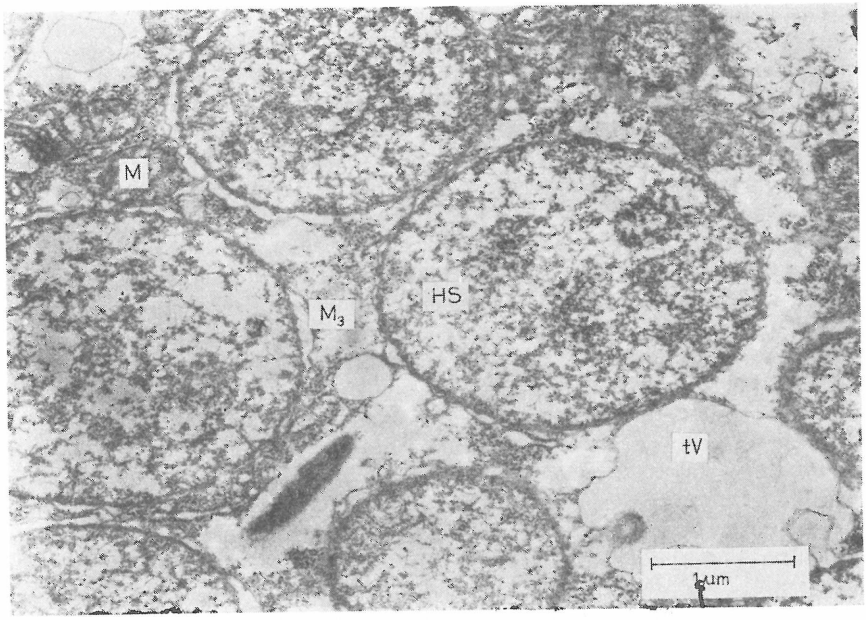

Fig. 2. Stärker vergrößerter Ausschnitt einer Mycetocyte des L_4-Stadiums von *A. pisum* mit Hauptsymbionten (HS), (M = Mitochondrium, tV = transparente Vakuole, M_3 = Hüllmembran)

tige Membran hervor, die die stark pleomorphen Mikroorganismen umgibt. Doch auch sie lassen sich im Gegensatz zu den Endosymbionten der Aphididae auf künstlichem, zellfreiem Nährboden vermehren. Spezielle Untersuchungen der Fette und Fettsäuren durch HOUK (1974) deuten darauf hin, daß möglicherweise die Mycoplasmatales als entwicklungsgeschichtlicher Ursprung der Hauptsymbionten von *A. pisum* und anderen Aphididae anzusehen sind, doch können auch die Eubacteriales nicht ausgeschlossen werden. Bei allen diesen Überlegungen muß beachtet werden, daß diese Endosymbionten, stellen sie auch Nachkommen ehemaliger Bakterien dar, durch langdauernde Isolierung in der ökologischen Nische „Wirtszelle" tiefgreifende Veränderungen erfahren haben. MÜLLER (1972) spricht von symbiontischen „Einschlüssen", deren wahre Natur noch nicht eindeutig bewiesen ist, oder die zumindest mit „normalen" Bakterien nicht gleichgesetzt werden können. Andere Bezeichnungen sind endosymbiontische Bakterioide oder bakterienähnliche Endosymbionten.

Die Tatsache, daß im Körper einiger Wirtsinsektenarten unterschiedliche Mikroorganismenarten nachgewiesen wurden, gab Veranlassung, sie in Haupt- und Nebensymbionten (auch Primär- und Sekundärsymbionten) zu untergliedern (bei den Zikaden ist diese Untergliederung noch weitreichender). Während die Termini „Primär" und „Sekundär" wohl den Anpassungsgrad und die stammesgeschichtliche Prägung der Symbionten zum Ausdruck bringen soll, beziehen sich die Termini „Haupt-" und „Neben-" auf die Bedeutung der Symbionten für den Metabolismus ihres Wirtes. Nebensymbionten wurden von KLEVENHUSEN (1927) und TÓTH (1933) bei einigen der bereits genannten Arten beobachtet (bei Lachniden und Eriosomatiden sogar zwei verschiedene), bei *M. rosae* von HINDE (1971b) und *A. pisum* von MCLEAN und HOUK (1973) eingehender beschrieben.

Die Hauptsymbionten (Primärsymbionten) der Aphididae sind kugelige bis elliptische, gramnegative bakterienähnliche Organismen, nach SCHWEMMLER (1973)

DOI: 10.21248/contrib.entomol.38.1.199-227

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

„Protoplastoiden", die RNS, DNS-Fäden und fein verteilte Ribosomen aufzuweisen haben. Sie sind unbegeißelt, besitzen zwei periphere Membranen umgeben von einer dritten, die vom Wirtsorganismus gebildet wird (HOUK und GRIFFITHS 1980). Diese allgemeine Beschreibung trifft auf alle bisher eingehender elektronenmikroskopisch untersuchten Hauptsymbionten von *M. persicae*, *B. brassicae* und *M. rosae* (HINDE 1971b), *A. fabae* (AMIRESSAMI und PETZOLD 1976a) sowie *A. pisum* (McLEAN und HOUK 1973, GRIFFITHS und BECK 1973 und eigene Untersuchungen) ebenso wie die nachfolgenden Darstellungen zu (Fig. 1 u. 2)[1]. Die innere Membran ist eine einfache zytoplasmatische (M_1), die gelegentlich Einlagerungen aufzuweisen hat. Die zweite (M_2) wird mit der bakteriellen Zellwand verglichen und stellt eine lipopolysaccharide-lipoproteine Membran dar. In ihr können Bläschen eingelagert sein. Im Gegensatz zur Zellwand der gramnegativen Bakterien ist sie einfacher gestaltet, was nach HINDE (1971b) offensichtlich die Anpassung an die intrazelluläre Lebensweise beweist, wodurch ein wirksamer Schutz gegenüber Umwelteinflüssen geboten wird. Die dritte Membran ist eine vermutlich aus dem endoplasmatischen Reticulum hervorgegangene, vom Wirtsorganismus gebildete Hüllmembran (M_3), die ein integrierter Bestandteil des symbiontischen Systems zu sein scheint. Während Zellmembran und Plasmamembran (M_1 und M_2) im allgemeinen dicht beieinander liegen, wenngleich auch die Zellmembran gelegentlich eine stärkere Faltung aufzuweisen hat, gibt es zwischen Zell- und Hüllmembran oft größere Abstände (Fig. 3). Das Cytoplasma der Symbionten enthält zahlreiche Ribosomen, die sich im zentralen Bereich konzentrieren, und schließt DNS-Fibrillen, jedoch keine sog. mesosomalen Strukturen, ein. Wie elektronenmikroskopische Untersuchungen ergaben, ist die dritte Membran während des Infektionsvorganges nicht nachzuweisen (HOUK und GRIFFITHS 1980).

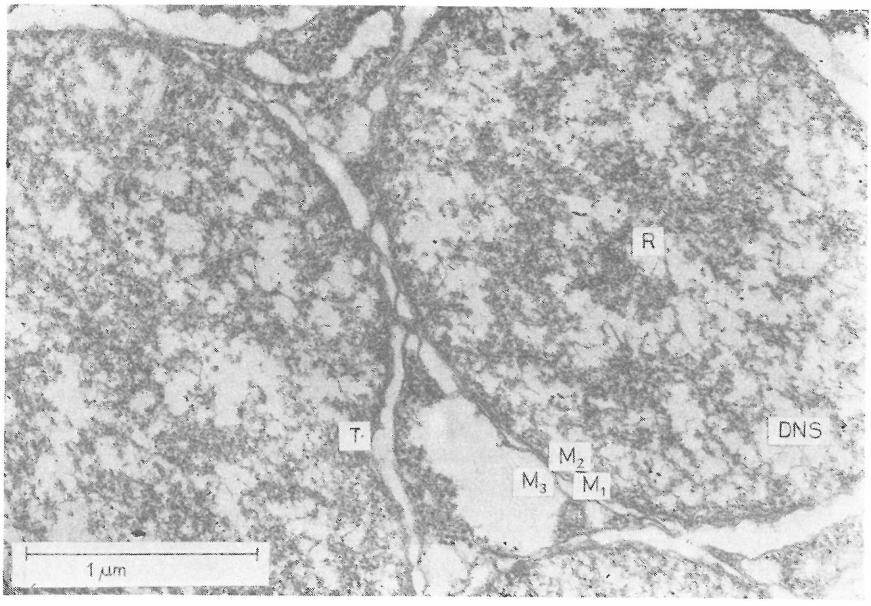

Fig. 3. Ausschnitt einer Mycetocyte des L_4-Stadiums von *A. pisum* zur Darstellung der Membranausbildung (M_1, M_2, M_3) bei den Hauptsymbionten (DNS = DNS-Gerüst, R = Ribosomen, T = beginnende Einschnürung in Vorbereitung der Teilung)

[1]) Die elektronenmikroskopischen Aufnahmen, Abb. 1–6, wurden dankenswerter Weise von Frau Dr. WEGELIN im Elektronenmikroskopischen Zentrum der Karl-Marx-Universität, Leiter Prof. Dr. sc. Dr. h. c. G. STERBA, angefertigt.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.38.1.199-227

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

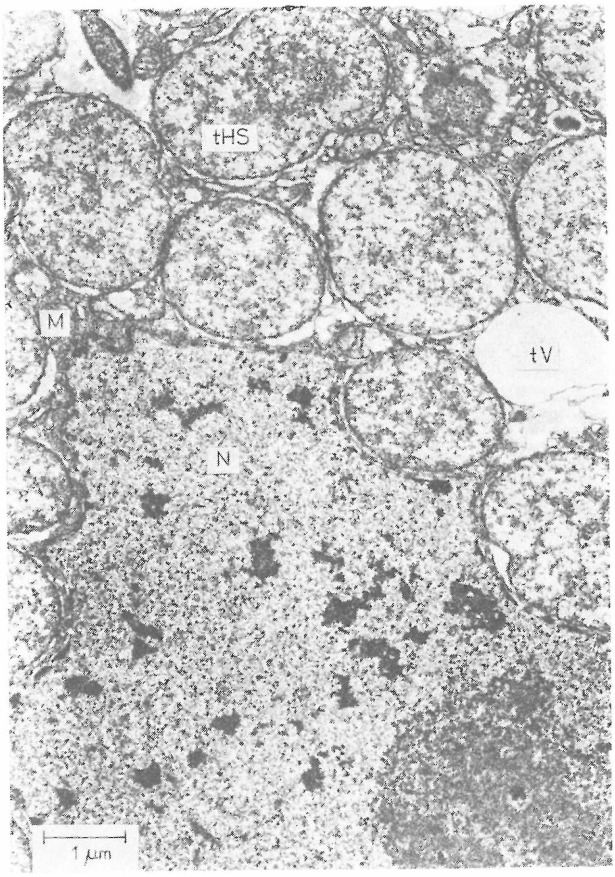

Fig. 4: Ausschnitt einer Mycetocyte des L_4-Stadiums von *A. pisum* mit sich zur Teilung streckenden Hauptsymbionten (tHS) und angeschnittenem Kern (N), (tV = transparente Vakuole, M = Mitochondrium)

Als Durchmesser der Hauptsymbionten werden für die von *M. persicae* 2,0—3,5 µm (HINDE 1971b), von *M. rosae* 2—4 µm (VAGO und LAPORTE 1965), von *B. brassicae* 1,3—1,7 µm (HINDE 1971b) bzw. 2 µm (LAMB und HINDE 1967), von *A. fabae* 2—3,5 µm (AMIRESSAMI und PETZOLD 1976a) und von *A. pisum* 1,5—2 µm (GRIFFITHS und BECK 1973), 2—5 µm (MCLEAN und HOUK 1973) bzw. 1—3 µm (eigene Messungen) angegeben. Die Vermehrung der Symbionten basiert auf einer einfachen Zweiteilung. Sobald sie die entsprechende Reife erreicht haben, kommt es zu einer leichten Längsstreckung mit nachfolgender hantelförmiger Durchschnürung (AMIRESSAMI und PETZOLD 1976a) — (Fig. 4).

Die Nebensymbionten (Sekundärsymbionten) können bei den Aphididae schlauch- oder stäbchenförmig sein. KLEVENHUSEN (1927) gibt folgende Beschreibungen: Bei *M. jaceae* sind sie gedrungene Schläuche von 8 µm Länge und 2 µm Breite. Vor der Teilung wachsen sie vorerst zur doppelten Länge und schnüren sich dann in der Mitte ab. Auch bei *M. tanacetum* und *M. tanacetaria* sind sie schlauchförmig, etwa 20 µm lang (maximal bis 30 µm) und 1,5 µm breit. Bei der oviparen Morphe bilden sie spezielle Infektionsformen als gerade Stäbchen von 6—8 µm Länge und 1,5 µm Breite.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.38.1.199-227

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

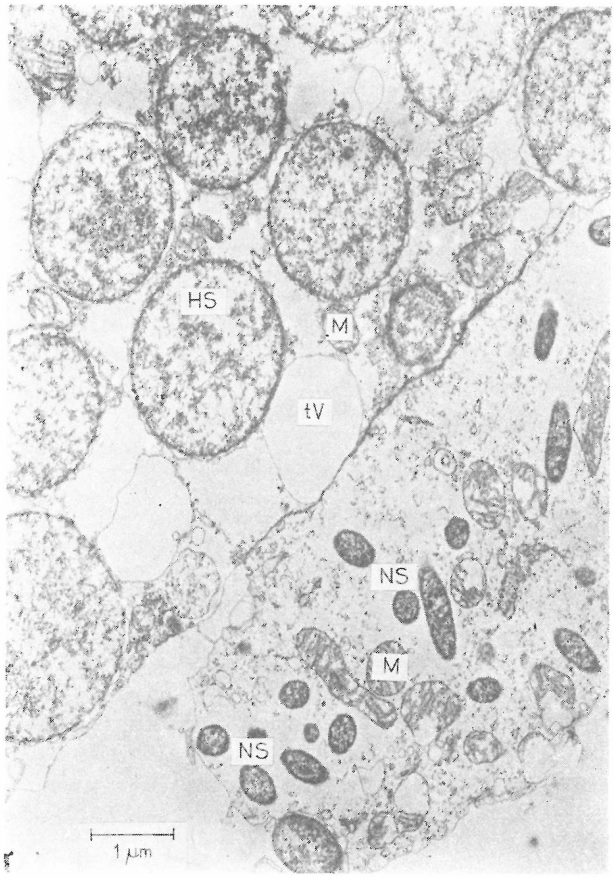

Fig. 5. Grenzbereich zwischen der Mycetocyte der Hauptsymbionten (HS) von *A. pisum* und dem aufgelagerten Syncytium mit Nebensymbionten (NS) — teilweise quer angeschnitten — (M = Mitochondrium, tV = transparente Vakuole)

Nach HINDE (1971b) sind die Nebensymbionten von *M. rosae* kurze, von einer Plasmamembran begrenzte und einer zweiten Membran umgebene Stäbchen, in einer Membranhülle eingeschlossen. D. h., auch bei den Nebensymbionten liegen die bereits beschriebenen drei Membranen vor. Inwieweit es sich bei den sie umgebenden transparenten Vakuolen um Artefakte handelt, gilt es zu überprüfen. Das Cytoplasma soll in seiner Zusammensetzung dem der Hauptsymbionten ähnlich sein. Die Vermehrung erfolgt durch Zweiteilung. HINDE (1971b) vertritt die Auffassung, daß es sich bei diesen Nebensymbionten um eine andere Organismenart handelt als bei den Hauptsymbionten (und nicht um Infektionsformen o. ä.).

Bei *A. pisum* beobachteten MCLEAN und HOUK (1973) neben den Hauptsymbionten „bacilliforme Organismen", die sich zwar außerhalb der Mycetocyten befanden, aber dennoch in enger Beziehung zu den Hauptsymbionten zu stehen schienen, wenngleich sie nicht so eng mit den Mycetocyten assoziiert waren wie die Nebensymbionten von *M. rosae*. GRIFFITHS und BECK (1973) sprechen diese stäbchenförmigen Organismen als Nebensymbionten an. Sie sind nach ihren Messungen 0,8 bis 1,5 µm — maximal bis 12 µm lang, nach MCLEAN und HOUK (1973) 1,5 × 0,5 µm, nach eigenen Mes-

DOI: 10.21248/contrib.entomol.38.1.199-227

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

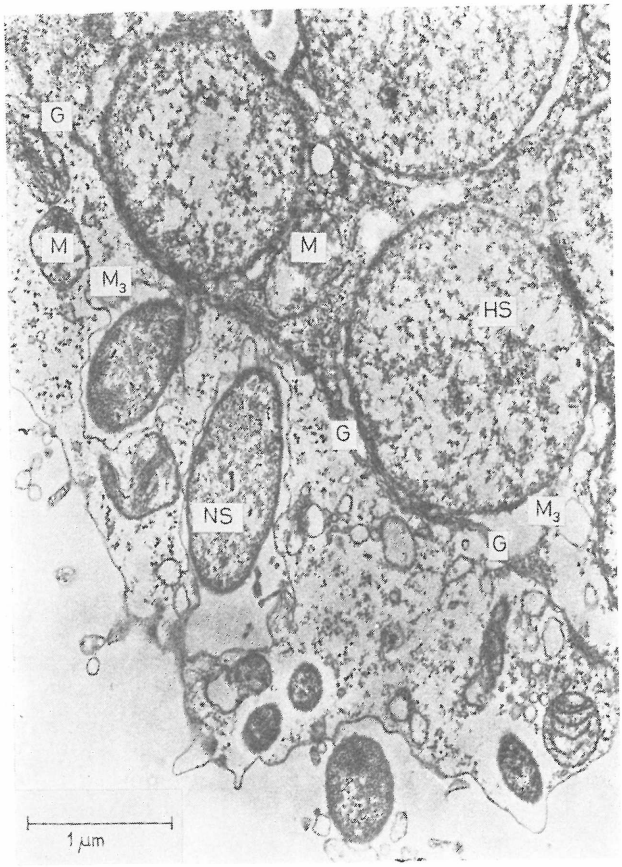

Fig. 6. Grenzbereich zwischen der Mycetocyte der Hauptsymbionten (HS) von *A. pisum* und dem aufgelagerten Syncytium mit den Nebensymbionten (NS) mit deutlich abgesetzter M_3 bei den Nebensymbionten (M = Mitochondrium, G = Grenzmembran)

sungen 1,5—2,5 × 0,2—0,3 µm, d. h. wesentlich kleiner als die Hauptsymbionten (Fig. 5), ebenfalls von drei Membranen umgeben, wobei sie von der Hüllmembran (M_3) offensichtlich sehr lose umschlossen werden (vgl. Fig. 6).

Die Wohnstätten der Hauptsymbionten im Körper der Aphididae sind Mycetocyten (im vorliegenden Falle besser Bacteriocyten — Köhler und Schwartz (1962) — diese Bezeichnung hat sich jedoch nicht durchgesetzt), hochspezialisierte polygonale bis rundliche Zellen mit eukoryotischen Organellen wie einen großen, oft zentral gelegenen polygonalen Nucleus, einen relativ großen Nucleolus, Mitochondrien, Ribosomen, Golgiapparat, Glykogengranula, hinzu kommen transparente Vakuolen, granulare Körper und syncytiale Hüllen (Houk und Griffiths 1980). Die Mycetocyten von *B. brassicae* sind nach Lamb und Hinde (1967) von einer normalen Zellmembran umgeben. Im Cytoplasma befindet sich eine auffällig große Anzahl Mitochondrien. Der Kern ist gelappt und mit einem großen Nucleolus versehen. Die Zellmembran enthält membrangebundene Bläschen, die am Stofftransport zwischen Haemolymphe und Mycetocyte beteiligt sein könnten. Ähnlich sind die Mycetocyten von *M. persicae* gestaltet. Auch sie besitzen einen großen, leicht gelappten Kern mit gut sichtbarem Nucleolus. An den Mycetocyten von *A. pisum* beobachteten McLean und Houk (1973)

DOI: 10.21248/contrib.entomol.38.1.199-227

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

Fig. 7. Teil des Mycetoms (M) mit Mycetocyten (Mc) eines L_1-Stadiums von *A. pisum* (E = Embryo, F = Fettgewebe, D = Darm — Sagittalschnitt)

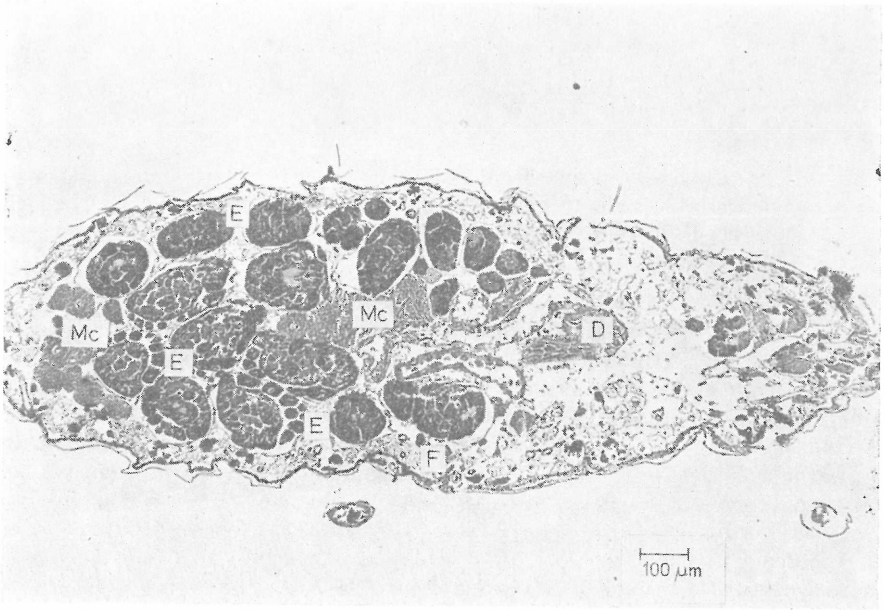

Fig. 8. L_4-Stadium von *A. pisum* mit fortgeschrittener Embryonalentwicklung und dadurch gesprengtem Mycetom. Mycetocytengruppen (Mc) im analen und ventralen Bereich (E = Embryonen, D = Darmtrakt, F = Fettgewebe — Sagittalschnitt)

DOI: 10.21248/contrib.entomol.38.1.199-227

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

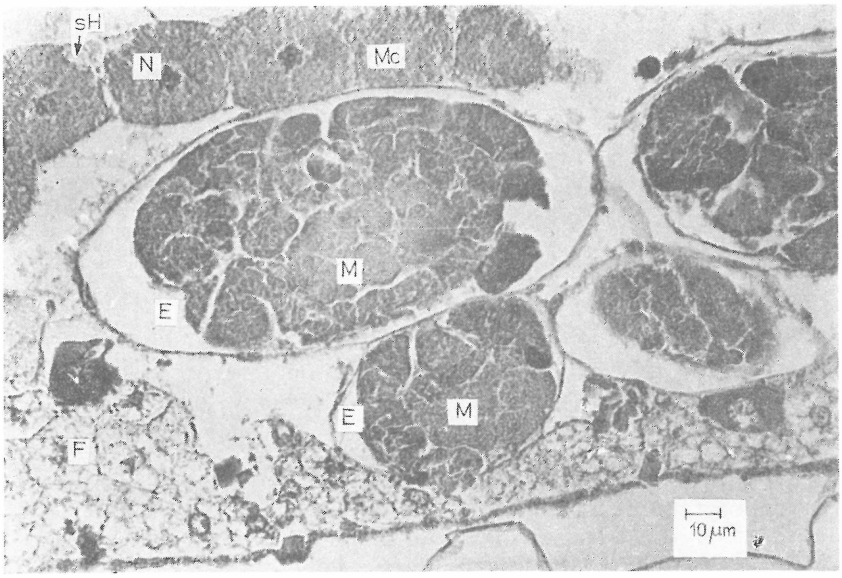

Fig. 9. Teil des Mycetoms eines L_3-Stadiums von *A. pisum* mit Mycetocyten (Mc), aufgelagerten syncytialen Hüllzellen (sH) und Embryonen (E) mit Mycetom (M) — (N = Nucleus, F = Fettgewebe)

eine polare Einstülpung. Die Mycetocyten dieser Aphiden-Art sind nach GRIFFITHS und BECK (1973) von einer typischen Zellmembran umgeben. Auch hier weisen geappter Kern und großer Nucleolus auf eine hohe metabolische Aktivität hin (Fig. 4). Die Mycetocyten sind dicht mit Hauptsymbionten besiedelt und bilden in ihrer Gesamtheit das Mycetom, das bei *A. fabae*, *A. pisum* und anderen Aphidenarten in Form von zwei Zellsträngen, dorsal beiderseits des Darmes im Fettkörper eingelagert und mit diesem eine physiologische Einheit bildend, vom ersten bis zum letzten Abdominalsegment reicht. Im Bereich der letzten Segmente sind beide Stränge miteinander vereint (Fig. 7).

Bei den Embryonen sowie den L_1- und L_2-Stadien fällt ein relativ großer Anteil an reichlich vorhandenen Mycetocyten am Gesamtvolumen des Abdomens auf (Fig. 9). Das Mycetom erscheint in diesen Entwicklungsstadien geschlossen. Die Mycetocyten der Larvenstadien sind vornehmlich den Ovariolen besonders im Bereich der noch undifferenzierten Eier von einer Größe von etwa 30 × 45 µm an- oder aufgelagert. Mit zunehmendem Alter der Larven verlieren sie ihren Zusammenhang und liegen häufig isoliert in der Leibeshöhle (Fig. 8). Bei den Virgines nimmt ihre Zahl mit zunehmendem Alter der Tiere erheblich ab.

Die Größe der Mycetocyten wird für *A. fabae* mit ca. 70 µm angegeben (EHRHARDT 1966a), wir konnten bei *A. pisum*-Embryonen im Durchschnitt 18 × 30 µm, bei L_4-Stadien 50 × 55 bis 57 × 63 µm ermitteln. In Tab. 1 ist der Versuch dargestellt, die Anzahl der Mycetocyten pro Individuum zu erfassen. Dabei muß auf die große Streubreite verwiesen werden.

Im Gegensatz zu den Mycetocyten der Hauptsymbionten bilden nach KLEVENHUSEN (1927) die Wohnstätten der Nebensymbionten syncytiale Zellverbände oder Einzelzellen, die entweder in enger Verbindung mit den Mycetocyten stehen oder frei in der Leibeshöhle des Wirtes zu beobachten sind. Bei *M. jaceae* befinden sich die Nebensymbionten ursprünglich in einem einheitlichen Syncytium dorsal vom Myce-

DOI: 10.21248/contrib.entomol.38.1.199-227

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

Tabelle 1
Anzahl der Mycetocyten im Körper verschiedener Entwicklungsstadien

Entwicklungs-stadium	*A. pisum*	*M. persicae* (nach AMIRESSAMI u. PETZOLD 1976)
	Anzahl der Mycetocyten	
Embryo (Länge 350–400 μm)	93 (78–112)	45,5
L_1	30,7 (19– 58)	50
L_2	50,6 (29– 67)	
L_3	62,1 (41– 89)	52,3
L_4	55,8 (35– 91)	
junge Virgo		50,0
ältere Virgo	6,1 (0– 15)	49,4

tom der Hauptsymbionten eingeschlossen und dem Darm aufgelagert. Später teilt es sich und schmiegt sich in die Gabelung des Mycetoms ein. Auch bei *M. tanacetum* und *M. tanacetaria* sind die Nebensymbionten in ein oder zwei Syncytien dem Mycetom angelagert (KLEVENHUSEN 1927).

M. rosae besitzt abgeflachte, gestreckte Zellen mit Nebensymbionten, die als dünner Überzug (Hüllzellen) den Mycetocyten aufliegen. Diese nach HINDE (1971b) aus Epithelzellen hervorgegangene Schicht enthält außer den Nebensymbionten Mitochondrien, Glakogenlager und Kernmaterial. Ähnlich liegen die Verhältnisse bei *A. pisum*. Hier bilden derartige „Hüllzellen" einen diskontinuierlichen Überzug der Mycetocyten. Die Abwesenheit von Zellgrenzen innerhalb dieses Überzugs und die Anwesenheit mehrerer Kerne läßt vermuten, daß sie syncytialen Charakter besitzen (GRIFFITHS und BECK 1973) — (Fig. 5, 6 u. 10). Außerdem erscheinen das granuläre endoplasma-

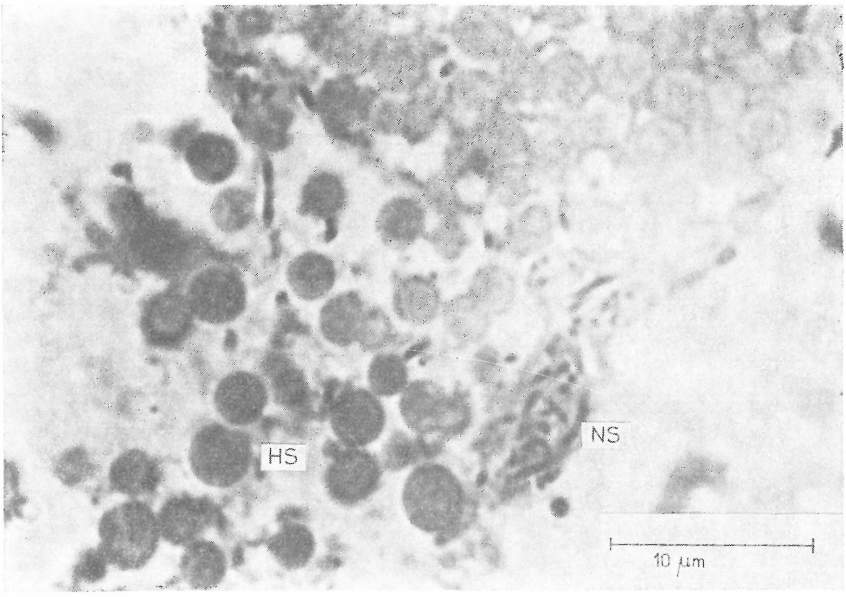

Fig. 10. Geplatzte Mycetocyte von *A. pisum* mit Hauptsymbionten (HS) und länglichen Nebensymbionten (NS) in der aufgelagerten syncytialen Hüllzelle

DOI: 10.21248/contrib.entomol.38.1.199-227

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

tische Reticulum deutlicher ausgeprägt und die Ribosomen stärker im peripheren Bereich angesiedelt.

2. Die Übertragung der Symbionten

Da bereits im Körper der Embryonen mit Symbionten angereicherte Mycetocyten nachgewiesen werden konnten, muß die Infektion, d. h. die Übertragung der Symbionten vom Muttertier auf die Nachkommen schon während eines sehr frühen Stadiums im Verlaufe der Embryonalentwicklung erfolgen. Bei der Beschreibung des Mycetoms wurde erwähnt, daß sich die Mycetocyten besonders dicht in den Bereichen der Ovariolen der Muttertiere anlagern, in denen sich die Oocyten entwickeln. Eine recht ausführliche Darstellung der frühembryonalen Entwicklung der viviparen Aphiden gibt Tóth (1933). Lamb (1959) weist darauf hin, daß sich das Ei, nachdem es vom Germarium entlassen wurde, am hinteren Pol mit den Zellen des Follikelepithels verbindet. Kurz danach erscheinen die ersten Symbionten im Inneren des Eies nahe dem Fusionsort. Nach elektronenmikroskopischen Aufnahmen von Hinde (1971a) sind die kubischen Zellen des Follikelepithels zum Zeitpunkt der Oocytenbildung noch relativ breit. Mit der Ausformung der Blastula, d. h. im Endstadium der superfiziellen Furchung, flacht es jedoch stark ab. Am hinteren Pol bildet sich ein Porus, der den Symbionten den Übergang direkt von der Mycetocyte des Muttertieres in den sich entwickelnden Embryo gestattet, wo sich zunächst ein syncytialer Mycetomansatz ausbilden soll, der im weiteren Verlauf der Embryogenese eine Anzahl einkerniger Mycetocyten abgliedert (Tóth 1933, Hinde 1971a, Houk und Griffiths 1980). Somit macht sich ein enger Kontakt zwischen Mycetocyten, Follikelepithel und Vitellarium erforderlich, um mit Abschluß der Blastulabildung den Symbionten die direkte Infektion des Embryos zu ermöglichen. Damit scheint die Auffassung, daß die Symbionten über die Haemolymphe zum Blastoporus gelangen, widerlegt. Die Infektion der Nebensymbionten soll sich fast gleichzeitig mit den Hauptsymbionten oder kurz danach über den gleichen Porus vollziehen. Es bildet sich zunächst eine Symbiontenmasse (Symbiontenball, SB), die sich im Verlaufe der weiteren Entwicklung des Embryos zunehmend differenziert (Fig. 11).

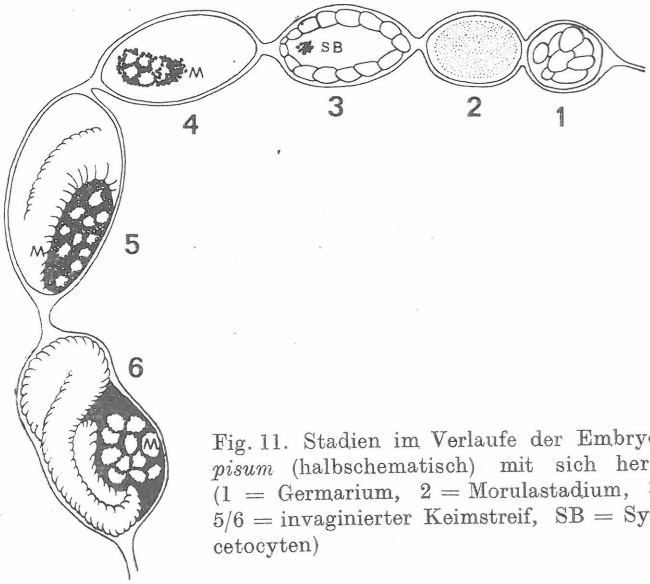

Fig. 11. Stadien im Verlaufe der Embryonalentwicklung von *A. pisum* (halbschematisch) mit sich herausbildendem Mycetom (1 = Germarium, 2 = Morulastadium, 3/4 = Blastulastadium, 5/6 = invaginierter Keimstreif, SB = Symbiontenball, M = Mycetocyten)

DOI: 10.21248/contrib.entomol.38.1.199-227

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

Die Infektion der Eier im Blastulastadium erstreckt sich über die gesamte Periode der Eiproduktion, d. h., sie beginnt bereits im letzten Embryonalstadium (FRÖHLICH und RICHTER 1986), setzt sich während der gesamten Larvenentwicklung fort und endet mit der Reife der Virgines, mit dem Absetzen der ersten Larven. Da sich gleichlaufend mit dem Alter der Virgines die Zahl der Mycetocyten und damit der Symbionten zunehmend vermindert, dürfte den Symbionten besondere Bedeutung für die Embryonal- und Larvalentwicklung zukommen.

Bei den Eiern der oviparen Weibchen von *A. pisum* sollen nach HOUK und GRIFFITHS (1980) die Symbionten in einem sehr frühen Stadium nach Einwanderung in die Follikelzellen mit dem vom Follikel abgegebenen Eiplasma am hinteren Pol aufgenommen werden, wo sie als Symbiontenball im überwinternden Ei bis zur einsetzenden Embryogenese dormant verbleiben.

3. Die Bedeutung der Symbionten für den Stoffwechsel ihrer Wirte

Da der von den Aphiden aufgenommene Phloemsaft stickstoffarm ist, wurde anfangs angenommen, die Endosymbionten der Aphididae seien in der Lage, atmosphärischen Sauerstoff zu binden (TÓTH und BATORY 1943). Dies wurde jedoch durch spätere Untersuchungen widerlegt. Blattläuse besitzen keine Malpighischen Gefäße und scheiden als Endstufe des N-Stoffwechsels statt Harnsäure Ammoniak aus. Um eine Anreicherung schädigender Stoffwechselprodukte zu vermeiden, vermutet LAMB (1959), daß die Symbionten als Detoxifikanten für Harnstoff und Harnsäure wirken, indem sie bevorzugt Ammoniak in ihren Stoffwechsel einbeziehen.

Durch elektronenmikroskopische Radiographie konnten HOUK et al. (1976) nachweisen, daß die Endosymbionten von *A. pisum* Cholesterol und andere Lipide in vitro entweder von Acetat- oder Mevalonat-Vorläufern synthetisieren. GRIFFITHS und BECK (1977b) erbrachten den Cholesterol-Nachweis in Mycetocyten der gleichen Aphidenart, besonders im Membranbereich, in Golgi-Elementen, mitochondrialen Cristae, multivesikularen Körpern, vor allem in großen Vakuolen und im endoplasmatischen Reticulum, jedoch nicht in den Mitochondrien der syncytialen Zellen, in denen sich die Nebensymbionten befinden. Sie vermuten, daß Cholesterol oder dessen Vorstufen durch die Endosymbionten gebildet, in dem Bereich zwischen Zellmembran (M_2) und Hüllmembran (M_3) angereichert und von dort zu den Verbraucherzentren transportiert werden. In weiteren Autoradiographien unter in vivo-Bedingungen (GRIFFITHS und BECK 1977a) zeigte sich deutlich, daß sowohl Haupt- als auch Nebensymbionten von *A. pisum* eine Sterolsynthese insbesondere im Membranbereich vollziehen. Das synthetisierte Cholesterol wird von den Mycetocyten und den angelagerten syncytialen Zellen fortlaufend an das umliegende Gewebe abgegeben und von dort zu den Verbraucherzentren transportiert. Als Lager- oder Sammelplatz für Cholesterol und andere Lipide scheinen die elektronendurchlässigen Vakuolen zu fungieren. Auch EHRHARDT (1968b) befaßte sich mit der Sterolsynthese bei Aphiden unter Mithilfe von Symbionten, die beim Aufbau von Lipoiden und der Bereitstellung von Fermenten beteiligt sind. Schaltet man die Aktivitäten der Endosymbionten aus, wird u. a. durch das Fehlen von Pantothensäure die Bildung einer neuen Kutikula gehemmt. Es kommt zu Häutungsschwierigkeiten bzw. zum Absetzen verkrüppelter Larven (Fig. 12) oder zum Schrumpfen und Austrocknen aposymbiontischer Tiere nach der Häutung.

Die Untersuchungen von EHRHARDT (1968 c u. d, 1969) an *A. circumflexum* über Mangelerscheinungen bei fehlendem Methionin und Cystein und deren Beeinflussung durch Sulfatzuführung sowie die Bedeutung von Vitaminen und die Wirkung verschiedener Spurenelemente auf Wachstum und Reproduktion dieser Blattlausart

DOI: 10.21248/contrib.entomol.38.1.199-227

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

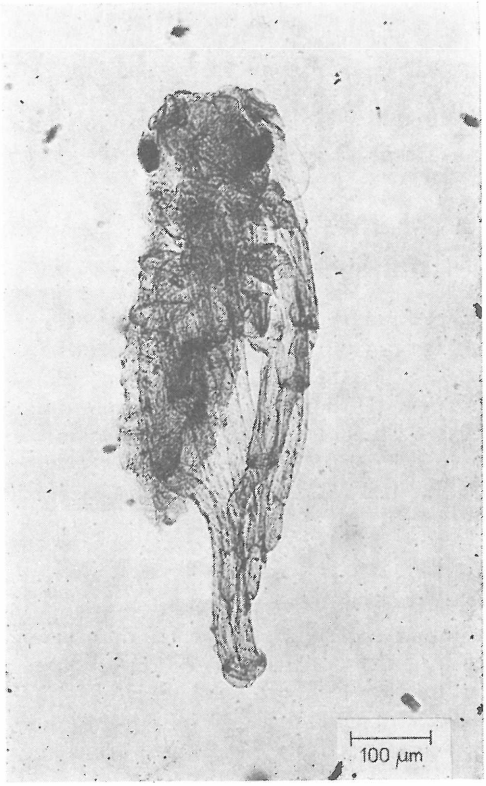

Fig. 12. Nach OTC-Behandlung abgesetztes verkrüppeltes L_1-Stadium von *A. pisum*

zeigten, daß diese Substanzen nicht direkt sondern indirekt über die Endosymbionten auf die Aphiden wirken. Den Beweis dafür erbrachten die Degenerationserscheinungen der Symbionten in den Mycetocyten, die sich bei Mangel an Spurenelementen (Fe, Zn, Mn, Mg, Cu) nicht nur bei Larven und Virgines sondern auch bei den sich entwickelnden Embryonen bemerkbar machten. Allerdings war die Degeneration der Symbionten bei den am weitesten differenzierten Embryonen gegenüber den mittleren zeitlich verzögert, während sie bei den mittleren und jüngeren Embryonen schneller voranschritt. Da es sich um essentielle Spurenelemente handelt, erklären sich daraus sowohl die reduzierte Reproduktion als auch die Mortalitätserscheinungen in der 2. Generation. Charakteristisch für die Virgines mit Mangelernährung war ein stark entwickelter Fettkörper, der sonst von den Embryonen zurückgedrängt ist. Die Schädigungen der Endosymbionten waren irreversibel.

Hinsichtlich Sulfatzugaben zu Mangeldiäten an Aminosäuren zeigte sich (EHRHARDT 1969), daß im Gegensatz zu normalen Tieren aposymbiontische Aphiden nur 5% des Gesamtschwefels in organische Form umwandelten. Daraus konnte der Schluß gezogen werden, daß die Symbionten für diese Leistungen im Schwefelstoffwechsel verantwortlich sind und den Schwefel in Methionin, Cystein, Taurin und Glutathion einbauen, d. h., daß die Aphiden mit Hilfe ihrer Symbionten aus anorganischen Sulfaten bestimmte Aminosäuren synthetisieren.

Zusammenfassend läßt sich hervorheben, daß die Symbionten offensichtlich sowohl an Abbauprozessen durch Nutzung des anfallenden Ammoniaks beteiligt sind als auch an Syntheseprozessen, wie der Sterolsynthese, dem Aufbau von Aminosäuren unter Nutzung anorganischer Sulfate sowie der Bildung essentieller Vitamine. Nur durch

DOI: 10.21248/contrib.entomol.38.1.199-227

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

ihre Hilfe wurde den Aphiden die Nahrungsspezialisierung auf Siebröhrensaft ermöglicht, was gleichzeitig beweist, daß diese Symbiose als obligat zu betrachten ist. Von Bedeutung scheint die Aminosäureproduktion, darunter Tryptophan und Histidin (EHRHARDT 1969), für die Entwicklung der sehr zahlreichen Embryonen in den Ovariolen zu sein, auf die auch ISHIKAWA (1982a) besonders verweist. Schließlich liegt die Vermutung nahe, daß die Symbionten eine Herausbildung von Insektizidresistenz fördern (AMIRESSAMI und PETZOLD 1976b).

4. Die Regelmechanismen der Wirtsinsekt-Symbionten-Beziehung

Vermutlich verwandelte sich im Verlaufe der phylogenetischen Entwicklung ein parasitisches Verhältnis zwischen Mikroorganismen und Wirtsinsekt allmählich in ein symbiontisches, nachdem das Wirtsinsekt entsprechende Kontrollmechanismen ausbildete, die es ermöglichten, die in seinem Körper lebenden Mikroorganismen zu beherrschen. Dazu gehört ohne Zweifel der Einschluß der Mikroorganismen in spezialisierte Zellen des Wirtes, in Mycetocyten. Im Ergebnis wurden den Mikroorganismen Wohnstätte, Schutz (ökologische Nische) und Nahrung gewährt, während das Wirtstier aus dieser Symbiose physiologischen, für seinen Stoffwechsel erforderlichen Nutzen zieht.

Aus den elektronenmikroskopischen Untersuchungen an drei verschiedenen Blattlausarten leitet HINDE (1971a) zwei Kontrollmechanismen ab, von denen die Wirkung des einen sich auf die Symbionten in den Mycetocyten, die des anderen auf deren Aufenthalt außerhalb der Wohnstätte insbesondere im Haemocoel erstreckt.

Auf den ersten Regelmechanismus bezieht sich die Beobachtung von „Residualkörpern" in gesunden Mycetocyten aller Entwicklungsstadien einschließlich der Embryonen. Sie ließen auf eine Degeneration eines Teils der Endosymbionten schließen, die nach HINDE (1971a) vermutlich durch Lysosome bewirkt wird, die sich an die von der Mycetocyte gebildeten Hüllmembran (M_3) anhängen und Enzyme in den schmalen Hohlraum zwischen Symbiontenzelle und endoplasmatischem Reticulum ausscheiden. Der sich anschließende Zerfall des Symbionten läßt einen lysosomalen Residualkörper zurück. GRIFFITHS und BECK (1973) beobachteten derartige Erscheinungen sowohl bei Haupt- als auch bei Nebensymbionten von *A. pisum*, heben aber hervor, daß sich derartige Residualkörper im Gegensatz zu den Nebensymbionten bei den Hauptsymbionten nur sehr vereinzelt nachweisen ließen. Es scheint sich bei diesen „Residualkörpern" wohl eher um die Beseitigung anormaler Individuen im Interesse der Erhaltung einer guten Kondition der Kolonie zu handeln (bei nicht derartig spezialisierten Bakterien beträgt die Anzahl nicht lebensfähiger Individuen einer Kolonie etwa 1%), als um einen spezifischen Kontrollmechanismus zur Aufrechterhaltung der Symbiose.

Der zweite in Betracht gezogene Regelmechanismus beruht auf den gelegentlich im Haemocoel und im Fettkörper, d. h. außerhalb der Mycetocyten beobachteten Symbionten. Daraus resultierte zunächst die Auffassung einer Infektion der Eier über die Haemolymphe (s. o.). HINDE (1971a) sieht in diesen Symbionten eine Art „Irrläufer", die durch phagocytische Haemocyten eliminiert werden. Letztere werden als relativ kleine, spindelförmige Zellen mit ziemlich großem Kern beschrieben, die zahlreiche Vakuolen gefüllt mit Membran- und anderen Fragmenten enthalten. Auf Grund dieser Beobachtungen wird vermutet, daß symbiontische Mikroorganismen außerhalb der Mycetocyten vom normalen Immunsystem, von der normalen bakteriziden Reaktion ihrer Wirte erfaßt und zerstört werden. Damit würden sie jedoch keinem speziellen Kontrollmechanismus unterliegen.

Einen auf Stoffwechselprozesse beruhenden Regelmechanismus stellen ISHIKAWA 1982 a u. b, 1984 a u. b) und ISHIKAWA et al. (1985) vor. Sie untersuchten die DNS-,

DOI: 10.21248/contrib.entomol.38.1.199-227

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

RNS und Proteinsynthese der Symbionten von *A. pisum* und fanden neben DNS und RNS (rRNS und tRNS) Proteine, vermutlich Actin und Myosin, die von der Wirtszelle produziert werden, sowie ein von den Symbionten synthetisiertes Protein, das sie als Symbionin bezeichnen, ein saures Protein mit einer molaren Masse von etwa 63000. Mittels unterschiedlicher Untersuchungsmethoden gelang ihnen der Nachweis der Proteinsynthese der Symbionten in vivo und in vitro. Während isolierte Endosymbionten (in vitro) sog. Symbiontenproteine (ISPs) erzeugten, die vom prokaryotischen Genom der Symbionten geprägt waren, wurde von den Symbionten in der aphiden Wirtszelle (in vivo) ausschließlich ein Protein produziert, das Symbionin, das durch das eukaryotische Genom der Wirtszelle seine Prägung erhält. D. h., daß die Endosymbionten außerordentlich streng vom Wirtsorganismus überwacht werden, indem jegliche Produktion symbionteneigener Proteine unterdrückt und nur die Synthese eines vom Wirt genetisch bestimmten Proteins zugelassen wird. Dieser strenge Regelmechanismus erstreckt sich auf die Embryonal- und Larvalentwicklung bis hin zur Reproduktionsphase der Virgo. Bereits während dieser Phase lockern sich die Beschränkungen. Ishikawa (1984b) konnte nachweisen, daß sich die Synthese von Symbionin durch Symbionten älterer Virgines zunehmend verringert und Proteine produziert wurden, die denen der in isolierten Endosymbionten nachgewiesenen (ISPs) ähnlich und somit vom prokaryotischen Genom der Symbionten geprägt waren. D. h., daß einige Symbiontengene, die in vivo in der Wirtszelle unterdrückt werden, bei älteren Virgines zunehmend in Aktion treten, so daß nunmehr auch symbionteneigene Proteine synthetisiert werden. Weiterführende Untersuchungen von Ishikawa et al. (1985) deuten an, daß Symbionin von den Symbionten vornehmlich während der embryonalen Entwicklung synthetisiert und während der postembryonalen Phase der Aphiden metabolisiert wird.

5. Der Einfluß von Antibiotika, Sulfonamiden und Chemosterilantien auf die Symbionten der Aphididae

Um eine Aussage über die Lebensnotwendigkeit der Endosymbionten für die jeweilige Wirtsinsektenart machen zu können, bemühte man sich, durch verschiedene Behandlungsmethoden aposymbiontische Tiere zu erhalten. Dafür bieten sich folgende Möglichkeiten:

- Fütterung oder Behandlung der Aphiden mit Antibiotika, Sulfonamiden oder Chemosterilantien,
- Thermobehandlung, bei der die Wirtstiere während einer bestimmten Dauer höheren Temperaturen ausgesetzt werden (bei Aphididae kaum zur Anwendung gekommen),
- Injektion von Lysozymen,
- radioaktive Bestrahlung, Zentrifugieren u. a.

Das Ferment Lysozym bewirkt die Auflösung der Zellwände von Bakterien durch Abbau darin enthaltener Acetylaminopolysaccharide. Obwohl die Symbionten der Aphiden nur Membranen besitzen, ergaben die Untersuchungen von Ehrhardt (1966b) nach Injektion einer 0,1%igen Enzymlösung in 0,5%iger NaCl-Lösung (0,1—0,5 µl Enzymlösung pro Virgo injiziert) in den Körper junger Virgines im Durchschnitt eine um 60% verminderte Reproduktionsrate, wobei die abgesetzten L_1-Stadien vom 1. bis 3. Tag nach der Injektion kaum Veränderungen zeigten, die vom 4. bis 8. Tag danach geborenen dagegen zahlenmäßig erheblich reduziert waren. Bis zum 12. Tag nach der Injektion wurden nur noch vereinzelt L_1-Stadien abgesetzt. Danach erlosch die Reproduktionsaktivität völlig. Ein analoges Bild zeigte sich bei den Nachkommen der

DOI: 10.21248/contrib.entomol.38.1.199-227

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

Tabelle 2
Einfluß von Antibiotika, Sulfonamiden und Chemosterilantien auf die Symbionten der

Gruppe	Wirkungstyp	allgemeine Wirkungsweise	Präparat
Aminoglykoside (Aminocyclitole)	bakteriostatisch (gram + und −Bakterien u. Kokken, Aktinomyceten u. Rickettsien)	Beeinflussung der Proteinsynthese	Hygromycin B Hygromycin B Kanamycin Streptomycin Streptomycinsulfat (Agrimycin, Agristrep)
Ansamycine	bakteriostatisch (grampositive Bakterien u. Kokken)	Beeinflussung der Nucleinsäuresynthese	Rifampicin
Brevimycin			Brevicidin
β-Lactamring-Antibiotika (Penicilline u. Cephalosporine)	bakterizid (grampositive Bakterien u. Kokken)	Einwirkung auf Zellwand	Ampicillin (Penicillin) Penicillin (V) (G)
Chloramphenicol	bakteriostatisch (gram + u. − Bakt. gram + Kokken u. Rickettsien	Beeinflussung der Proteinsynthese	Chloramphenicol (CAP) (Chloromycetin)

DOI: 10.21248/contrib.entomol.38.1.199-227

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

Aphididae (Zusammenstellung der Literaturberichte)

behandelte Versuchstiere	angewandte Konzentration ppm	Applikationsart	Versuchsergebnisse	Autoren
Myzus persicae, Aphis pomi, Acyrthosiphon pisum	200	gesprüht	Mortalität u. geminderte Fertilität nur bei *M. persicae*	HARRIES u. MATTSON, 1963
M. persicae	1200	gesprüht	Mort. der Adulten 14%, Reprod. auf 8% gesenkt	HARRIES u. WILES, 1966
M. persicae, A. pomi, A. pisum	200	gesprüht	ohne Effekt	HARRIES u. MATTSON, 1963
M. persicae, A. pomi, A. pisum	1200	gesprüht	ohne Effekt	HARRIES u. MATTSON, 1963
M. persicae	1200	gesprüht	ohne Effekt	HARRIES u. WILES, 1966
Aphis fabae	10, 100	künstliche Diät	ohne Effekt	EHRHARDT u. SCHMUTTERER, 1966
A. fabae, A. craccivora, A. viciae, A. pisum	500	Wurzelapplikation	ohne Effekt	KARL u. MÜLLER, 1969 MÜLLER, KARL u. EISENBRANDT, 1970
M. persicae	250, 500, 1000	künstliche Diät	ohne Effekt	MITTLER, 1971
A. pisum	bis 5000	isolierte Symbionten	Hemmung der Proteinsynthese der Symbionten, jedoch unbedeutender Einfluß auf Reproduktion	ISHIKAWA, 1982a u. b, 1984a u. b
M. persicae	1200	gesprüht	ohne Effekt	HARRIES u. WILES, 1966
M. persicae	75, 150, 300, 600, 1200	gesprüht	Reprod. auf 74–42% (konzentr. abhängig) gesenkt, Mort. Adult. 2d nach Behandlg. gleich 0	HARRIES u. WILES, 1966
M. persicae, A. pomi, A. pisum	1200	gesprüht	ohne Effekt	HARRIES u. MATTSON, 1963
M. persicae	1200	gesprüht	ohne Effekt	HARRIES u. WILES, 1966
M. persicae	250, 500, 1000	künstliche Diät	ohne Effekt	MITTLER, 1971
A. fabae	10, 100	künstliche Diät	bei höherer Konzentr. 100% Mortalität, bei niedriger Reproduktionsstörungen	GRIFFITHS u. BECK, 1974
A. pisum	100, 1000, 10000	künstliche Diät	bei höheren Konzentrationen toxisch und/oder repellent jedoch ohne Zusammenbruch der Symbiontenpopulation. Niedere Konzentr. ohne Einfluß auf Reproduktion u. Wachstum, Effekte an Zellwand der Symbionten	GRIFFITHS u. BECK, 1974
A. fabae	10, 100	künstliche Diät	Steigende Mortalität, Zunehmen der Fertilitätsverluste	EHRHARDT u. SCHMUTTERER, 1966
A. fabae, A. craccivora, A. pisum, Magoura viciae	100	Wurzelapplikation	Deutlicher Einfluß auf Entwicklungsdauer, Fruchtbarkeit und Größe, aber keine Mortalität	KARL u. MÜLLER, 1969 MÜLLER, KARL u. EISENBRANDT, 1970
M. persicae	250, 500, 1000	künstliche Diät	Mortalität der Adulten nach 3 d 20–80% (konzentr. abhängig), Reproduktion sehr stark vermindert	MITTLER, 1971
Phorodon humuli	50	Wurzelapplikation permanent	Mortalität der Adulten nach 22 d 25,4%, Anzahl der Nachkommen nach 30 d 0	MÜLLER u. KARL, 1976
A. pisum	bis zu 5000	künstliche Diät	Hemmung der Proteinsynthese der Symbionten ohne bedeutenden Einfluß auf Nachkommen	ISHIKAWA, 1984a u. b, 1982a u. b

DOI: 10.21248/contrib.entomol.38.1.199-227

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

Tabelle 2 (Fortsetzung)

Gruppe	Wirkungstyp	allgemeine Wirkungsweise	Präparat
Etamycin			Vividogrisein
Glykosid-Antibiotika	fungizid		Venturiciclin A u. B
Griseofulvin	fungistatisch (Dermatophyten)	Beeinflussung der Proteinsynthese	Likuden
Makrolide	bakteriostatisch (gram + u. – Kokken, gram + Bakter., Actinomyceten, Mykoplasmen)	Beeinflussung der Proteinsynthese	Erythromycin (Ilotycin) Oleandromycin
Methenamin			Mandelamin
Novobiocin	bakteriostatisch (gram + Kokken u. Bakt., gram – Bakt.)	Beeinflussung der Nucleinsäuresynthese, direkte Wirkung auf Plasmamembran der Zelle	Novobiocin (Albamycin)
Polyen-Makrolide	fungizid/fungistatisch	Fungi (Dermatophyten)	Amphotericin A Amphotericin B Nystatin
Ristocetin	bakterizid (gram + Kokken und Bakt.)	Einwirkung auf Zellwand	Ristocetin
Tetracycline	bakteriostatisch (gram + u. – Kokken u. Bakterien, Aktinomyceten, Rickettsien	Beeinflussung der Proteinsynthese	Chlortetracyclin (Aureomycin)

DOI: 10.21248/contrib.entomol.38.1.199-227

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

behandelte Versuchstiere	angewandte Konzentrat. ppm	Applikationsart	Versuchsergebnisse	Autoren
Lipaphis erysimi	250	gesprüht	Reduktion der Fertilität um 67%, Gewicht um 31% nach 10 d	LAL, 1972
M. persicae	1200	gesprüht	ohne Effekt	HARRIES u. WILES, 1966
M. persicae	1200	gesprüht	ohne Effekt	HARRIES u. WILES, 1966
M. persicae	1200	gesprüht	ohne Effekt	HARRIES u. WILES, 1966
A. fabae	10	Wurzelapplikation	Fertilität um 87% reduziert	JAYARAJ u. SCHMUTTERER, 1966a
	200 + Tensid	gesprüht	Reduktion der Fertilität um 50%, 2. Gener. Wachstum verzögert, 3. Gener. 100% steril	JAYARAJ u. SCHMUTTERER, 1966a
A. fabae, A. craccivora, M. vicia, A. pisum	500	Wurzelapplikation	ohne Effekt	MÜLLER, KARL u. EISENBRANDT, 1970
Lipaphis erysimi	200	Kontaktgiftwirkung, Tiere gesprüht	Reduktion der Fertilität um 34% nach 12 d	LAL, 1971a
		Wurzelapplikation permanent	Reduktion der Fertilität um 39% nach 12 d	LAL, 1971a
		Tiere u. Pflanzen besprüht	Reduktion der Fertilität um 40% nach 12 d	LAL, 1971a
M. persicae, A. pomi, A. pisum	1200	gesprüht	ohne Effekt	HARRIES u. MATTSON, 1963
M. pisum	250, 500, 1000	künstliche Diät	ohne Effekt	MITTLER, 1971
A. fabae	10, 100	künstliche Diät	zunehmende Mortalität Fertilitätsverlust	EHRHARDT u. SCHMUTTERER, 1966
M. persicae, A. pomi, A. pisum	1200	gesprüht	ohne Effekt	HARRIES u. MATTSON, 1963
M. persicae	250, 500, 1000	künstliche Diät	ohne Effekt	MITTLER, 1971
M. persicae, A. pomi, A. pisum	200	gesprüht	ohne Effekt	HARRIES u. MATTSON, 1963
M. persicae	600, 1200	gesprüht	ohne Effekt	HARRIES u. WILES, 1966
M. persicae	250, 500, 1000	künstliche Diät	ohne Effekt	MITTLER, 1971
M. persicae	2400	gesprüht	ohne Effekt	HARRIES u. WILES, 1966
M. persicae, A. pomi, A. pisum	25, 50, 100, 200	gesprüht	ohne Effekt	HARRIES u. MATTSON, 1963
M. persicae	400	gesprüht	ohne Effekt	HARRIES u. WILES, 1966
M. persicae, A. pomi, A. pisum	200	gesprüht	ohne Effekt	HARRIES u. MATTSON, 1963
A. fabae, A. craccivora, M. viciae, A. pisum	100	Wurzelapplikation	ohne Effekt	KARL u. MÜLLER, 1969; MÜLLER, KARL u. EISENBRANDT, 1970
M. persicae	600	gesprüht	ohne Effekt	HARRIES u. WILES, 1966
A. fabae	10, 100	künstliche Diät	niedrige Konzentr. entwicklungshemmend, höhere toxisch	EHRHARDT u. SCHMUTTERER, 1966
M. persicae	250, 500, 1000	künstliche Diät	ab 50 ppm 100% Mortalität u. 100% Sterilität	MITTLER, 1971
A. pisum	20, 1000	künstliche Diät	bei niedriger Konzentr. Entwicklung aposymbiontischer Nachkommen, die bald absterben; höhere Konzentr. totaler Reproduktionsstop	GRIFFITHS u. BECK, 1974
Brevicoryne brassicae	100, 1000	künstliche Diät	repellent bis toxisch, ultrastrukturelle Veränderungen an Symbionten	HINDE, 1970

DOI: 10.21248/contrib.entomol.38.1.199-227

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

Tabelle 2 (Fortsetzung)

Gruppe	Wirkungstyp	allgemeine Wirkungsweise	Präparat
	(auch gegen Mykoplasmen)		Oxytetracyclin (Terramycin)
			Tetracyclin
			Pyrrolidinomethyl-tetracyclin (PMT) (Reverin)
Vancomycin	bakterizid (gram + Kokken u. Bakterien)	Einwirkung auf Zellwand	Vancomycin
Viomycin	bakterizid (gram + u. – Kokken u. Bakt.)	Beeinflussung der Proteinsynthese	Viomycin
N. N.	antibakteriell		Actinobolin Actinomycin D Fumagillin Noformicin Nybomycin Lactamycin

DOI: 10.21248/contrib.entomol.38.1.199-227

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

behandelte Versuchstiere	angewandte Konzentrat. ppm	Applikationsart	Versuchsergebnisse	Autoren
M. persicae, A. pomi, A. pisum	1200	gesprüht	ohne Effekt	HARRIES u. MATTSON, 1963
A. fabae	10, 100	künstliche Diät	sehr toxisch	EHRHARDT u. SCHMUTTERER, 1966
A. fabae, A. craccivora, M. viciae, A. pisum	100	Wurzelapplikation	deutl. Verlängerung der Entwicklungsdauer, Reduktion der Fertilität, Beeinflussung des Wachstums, hohe Mortalität	KARL u. MÜLLER, 1969; MÜLLER, KARL u. EISENBRANDT, 1970
M. persicae	250, 500, 1000	künstliche Diät	niedrige Konzentr. bewirkt Fekunditätsminderung, höhere auch starke Mortalität nach 3 d	MITTLER, 1971
A. fabae	200	Kontaktgiftwirkung, Tiere gesprüht	Reduktion der Fertilität um 50% nach 12 d	LAL, 1971a
		Wurzelapplikation permanent	Reduktion der Fertilität um 66% nach 12 d	LAL, 1971a
		Tiere u. Pflanzen besprüht	Reduktion der Fertilität um 68% nach 12 d	LAL, 1971a
Lipaphis erysimi	250	gesprüht	Reduktion der Fertilität um 76%, Gewicht um 46% nach 10 d	LAL, 1972
Phorodon humuli	100	Wurzelapplikation permanent	Mortalität der Adulten nach 22 d 69,9%, Anzahl der Nachkommen nach 30 d 0	MÜLLER u. KARL, 1976
A. fabae	10, 100	künstliche Diät	Entwicklungsverzögerung und Mortalität	EHRHARDT u. SCHMUTTERER, 1966
M. persicae	250, 500, 1000	künstliche Diät	in höheren Konzentr. leicht steigende Mortalität u. Reduktion der Reproduktion	MITTLER, 1971
Lipaphis erysimi	250	gesprüht phytotox. Effekte	Reduktion der Fertilität um 65%, Gewicht um 31% nach 10 d	LAL, 1972
Lipaphis erysimi	250	gesprüht phytotox. Effekte	Reduktion der Fertilität um 63%, Gewicht um 29% nach 10 d	LAL, 1972
Phorodon humuli	100	Wurzelapplikation permanent	Mortalität der Adulten nach 22 d 70,7%, Anzahl der Nachkommen nach 30 d 0	MÜLLER u. KARL, 1976
A. fabae, A. craccivora, M. viciae, A. pisum	100	Wurzelapplikation	Deutl. Wirkung auf Entwicklungsdauer, Fekundität und Größe, hohe Mortalität	KARL u. MÜLLER, 1969; MÜLLER, KARL u. EISENBRANDT, 1970
M. persicae	1200	gesprüht	Reduktion in der Reproduktion auf 21%, Mortalität der Adulten bei 16%	HARRIES u. WILES, 1966
M. persicae	250, 500, 1000	künstliche Diät	ohne Effekt	MITTLER, 1971
M. persicae	2400	gesprüht	ohne Effekt	HARRIES u. WILES, 1966
M. persicae	75, 150, 300, 600, 1200	gesprüht	Repro. auf 69–16% (konzentr. abhängig), Mortalität der Adul. 2 d nach Behandlg. 8–10%	HARRIES u. WILES, 1966
A. pisum	bis zu 5000	isolierte Symbionten	keine Wirkung auf RNA-Synthese	ISHIKAWA, 1982a u. b
M. persicae	1200	gesprüht	ohne Effekt	HARRIES u. WILES, 1966
M. persicae, A. pomi, A. pisum	300	gesprüht	ohne Effekt	HARRIES u. MATTSON, 1963
M. persicae, A. pomi, A. pisum	200	gesprüht	ohne Effekt	HARRIES u. MATTSON, 1963
M. persicae	75, 150, 300, 600, 1200	gesprüht	Reproduktionsstörungen	HARRIES u. WILES, 1966

DOI: 10.21248/contrib.entomol.38.1.199-227

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

Tabelle 2 (Fortsetzung)

Gruppe	Wirkungstyp	allgemeine Wirkungsweise	Präparat
			Pleomycin Streptovitacin
	gegen Bienenschmarotzer		Anthelmicin
	antifungal		Antimycin A (auch insektizid u. akarizid)
			Candicidin (Hefen u. Protozoen) Chlorheximid (Actidion, Cycloheximid, Naramycin A)
	fungizid	Chitinsynthesehemmer	Fungichromin Griseoviridin Phytoactin Nikkomycin (akarizid)
	Chemosterilant		Apholate
	Pilzgift		a – Amanitin
	antiviral		Cytovirin
Sulfonamide			Durenat Taleudron
			Flavomycin Grisein

abgesetzten Larven einschließlich einer steigenden Mortalität. Mittels histologischer Untersuchungen konnte die Zerstörung der Symbionten durch das Lysozym nachgewiesen werden.

Relativ umfangreich sind die Untersuchungen über den Einfluß von Antibiotika auf die Entwicklung und Reproduktion von Blattläusen (HARRIES und MATTSON 1963,

DOI: 10.21248/contrib.entomol.38.1.199-227

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

behandelte Versuchstiere	angewandte Konzentrat. ppm	Applikationsart	Versuchsergebnisse	Autoren
M. persicae	2400	gesprüht	ohne Effekt	HARRIES u. WILES, 1966
M. persicae, A. pomi, A. pisum	100	gesprüht	Mortalität u. Reduktion bei *M. persicae* u. *A. pomi*	HARRIES u. MATTSON, 1963
M. persicae	75, 150, 300, 600, 1200	gesprüht	Reproduktion auf 47–8% gesenkt (konzentr. abhängig), Mortalität der Adulten 2 d nach Behandlg. 14–58%	HARRIES u. WILES, 1966
M. persicae, A. pomi, A. pisum	200	gesprüht	Mortalität nach 3 u. 7d nur bei *M. persicae*	HARRIES u. MATTSON, 1963
M. persicae	1200	gesprüht	Reproduktion auf 63% reduziert Mortalität der Adulten 2 d nach Behandlg. 11%	HARRIES u. WILES, 1966
M. persicae	1200	gesprüht	ohne Effekt	HARRIES u. WILES, 1966
M. persicae, A. pomi, A. pisum	50, 100	gesprüht	hohe Mort. nach 3 u. 7 d nur bei *M. persicae* u. *A. pomi*	HARRIES u. MATTSON, 1963
M. persicae	600	gesprüht	Repro. auf 28% gesenkt, Mort. der Adulten 18%	HARRIES u. WILES, 1966
A. fabae, A. craccivora, M. viciae, A. pisum	100	Wurzelapplikation	kein nennenswerter Einfluß	KARL u. MÜLLER, 1969, MÜLLER, KARL u. EISENBRANDT, 1970
A. pisum	bis 5000	künstliche Diät	ohne Effekt auf Symbionten, Reproduktion gestört	ISHIKAWA, 1982 a u. b, 1984 a u. b
M. persicae	1200	gesprüht	leichter Effekt	HARRIES u. WILES, 1966
M. persicae	1200	gesprüht	ohne Effekt	HARRIES u. WILES, 1966
M. persicae	2000	gesprüht	ohne Effekt	HARRIES u. WILES, 1966
M. viciae	10, 100, 1000, 2000	gesprüht	nur bei hohen Konzentr. Wirkungsgrad 79 bzw. 98%	MALISKOVAS, 1979
A. pisum	100	gesprüht	ohne Effekt	MALISKOVAS, 1979
M. persicae	2400	gesprüht	ohne Effekt	HARRIES u. WILES, 1966
A. pisum	bis 5000	isolierte Symbionten	ohne Effekt, Hemmung der Reproduktion	ISHIKAWA, 1982 a u. b, 1984 a u. b
M. persicae	600	gesprüht	Reproduktion auf 26% gesenkt, Mortalität der Adulten 15%	HARRIES u. WILES, 1966
M. persicae, A. pomi, A. pisum	50	gesprüht	hohe Mortalität u. sinkende Reproduktion bei *M. persicae*	HARRIES u. MATTSON, 1963
A. fabae	10	Wurzelapplikation	ohne Effekt	HARRIES u. MATTSON, 1963
A. fabae	10	Wurzelapplikation	Fertilität ca. 37% gesenkt	JAYARAJ u. SCHMUTTERER, 1966 a
A. fabae	200	Kontaktgiftwirkung, Tiere gesprüht	Reduktion der Fertilität um 21% nach 12 d	LAL, 1971 a
		Wurzelapplikation permanent	Reduktion der Fertilität um 31% nach 12 d	LAL, 1971 a
		Tiere u. Pflanzen gesprüht	Reduktion der Fertilität um 39% nach 12 d	LAL, 1971 a
A. fabae, A. craccivora, M. viciae, A. pisum	500	Wurzelapplikation	ohne Effekt	KARL u. MÜLLER, 1969; MÜLLER, KARL u. EISENBRANDT, 1970

HARRIES und WILES 1963, EHRHARDT und SCHMUTTERER 1966, KARL und MÜLLER 1969, MÜLLER et al. 1970, MITTLER 1971, ISHIKAWA 1982 a u. b, GRIFFITHS und BECK 1974, MÜLLER und KARL 1976, HINDE 1970, JAYARAJ und SCHMUTTERER 1966, MALISKOVAS 1979, LAL 1971a, 1972). Geht man von der bakteriellen Natur der Aphiden-Symbionten aus, so müßten spezielle Antimycotika wirkungslos bleiben. Die bakteri-

DOI: 10.21248/contrib.entomol.38.1.199-227

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

zide Eigenschaft allein reicht jedoch im vorliegenden Fall nicht aus, da es sich um Endosymbionten handelt. Entweder müssen die Präparate in der Lage sein, das chitinöse Exoskelett der Aphiden zu penetrieren und über die Haemolymphe in wirksamer Konzentration zu den Symbionten gelangen oder aber den Weg über das Leitungssystem der Pflanze nehmen (entweder über die Wurzel oder nach Penetration der Blattkutikula in das Phloem gelangen), um in ausreichender Menge von den Blattläusen mit dem Phloemsaft aufgenommen zu werden und über den Verdauungstrakt nach Resorption und Transport in der Haemolymphe das Zielorgan zu erreichen. Liegt das Ziel in den Mycetocyten der Embryonen, müssen noch weitere Barrieren überwunden werden.

In Tab. 2 sind die bisher aus der Literatur bekannten Prüfungen zur Wirkung von Antibiotika, Sulfonamiden und Chemosterilantien auf die Entwicklung und Vermehrung von Blattläusen zusammengestellt. Die Applikation der Präparate erfolgte entweder durch deren Zugabe zu künstlicher Diät oder durch Besprühen der Tiere oder durch Wurzelapplikation über die Wirtspflanzen. Im ersten Fall ist die Aufnahme der Xenobiotika sehr erleichtert, da sie nach Anstechen der künstlichen Membran durch pie Blattlaus direkt in deren Darmtrakt gelangen. Beim Besprühen der Tiere kann es sich um eine Kontaktwirkung handeln oder, sofern die Wirtspflanze mit besprüht wird und das Präparat über die Epidermis der Blätter zum Phloem gelangt, um eine kombinierte Kontakt-Fraßwirkung oder nur um eine Fraßwirkung. Schließlich erfordert die Wurzelapplikation eine Aufnahme der Xenobiotika durch die Wurzel, einen Transport im Xylem und einen Übertritt in das Phloem in wirksamer Konzentration, damit sie in den Körper der Aphiden gelangen. Diese zurückzulegenden Wegstrecken drücken sich verständlicher Weise in Abhängigkeit von der Konzentration im Wirkungsgrad aus. Das zeigt sich beispielsweise in der Wirkung von Penicillin auf verschiedene Blattlausarten bei höheren Konzentrationen über künstliche Diät (MITTLER 1971, GRIFFITHS und BECK 1974) im Vergleich zum gesprühten Präparat, bei dem die Versuchstiere keine Reaktionen zeigten (HARRIES und MATTSON 1963, HARRIES und WILES 1966) — (Tab. 2). Zu dieser Frage leistete auch LAL (1971a) einen Beitrag, indem er einerseits die Versuchstiere besprühte (Kontaktwirkung), andererseits die Blattläuse an den Pflanzen behandelte (Kontakt-Fraßwirkung oder nur Fraßwirkung) oder ihnen den Wirkstoff über Wurzelapplikation (Fraßwirkung) zuführte. Im Ergebnis zeigte die mögliche Kontakt-Fraßwirkung generell den größten Effekt, die mögliche Kontaktwirkung den geringsten.

Unter Berücksichtigung dieser Aspekte erscheinen zunächst die Ergebnisse der Anwendung von Anthelmicin und Cytovirin von Interesse, von praktischer Bedeutung sind jedoch die Tetracycline sowie zu einem gewissen Grad Chloramphenicol und Chlorheximid. Bei Anthelmicin handelt es sich um ein Antibiotikum, das vornehmlich gegen Bienenschmarotzer eingesetzt wird. HARRIES und WILES (1966) besprühten damit *M. persicae* in Konzentrationen von 75, 150, 300, 600 und 1200 ppm. Sie erreichten eine Mortalität bei Adulten 2 d nach der Behandlung von 14—58% und eine Verminderung der Reproduktion auf 48—8% in Abhängigkeit von der Konzentration. Cytovirin besitzt einen antiviralen Effekt und erbrachte bei einer Konzentration von 600 ppm gesprüht auf *M. persicae* eine Mortalität bei Adulten von 15% und einen Rückgang der abgesetzten Nachkommen auf 26% (HARRIES und WILES 1966).

Bei Chlorheximid (Actidon, Cycloheximid) war der Effekt schwankend (HARRIES und MATTSON 1963, HARRIES und WILES 1966, KARL und MÜLLER 1969, MÜLLER et al. 1970, ISHIKAWA 1984a). Das Antibiotikum beeinflußt vornehmlich die Proteinsynthese von Bakterien. Gleiches trifft zu einem gewissen Grad auch auf Chloramphenicol (CAP) zu, das ebenfalls auf die Proteinsynthese einwirkt und einen bakteriostatischen Effekt auf gramnegative und -positive Bakterien, grampositive Kokken und auf Rickettsien ausübt (EHRHARDT und SCHMUTTERER 1966, KARL und MÜLLER 1969,

DOI: 10.21248/contrib.entomol.38.1.199-227

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

MÜLLER et al. 1970, MÜLLER und KARL 1976, MITTLER 1971, LAL 1972, ISHIKAWA 1982a, 1984a).

Als ausgesprochen effektiv hinsichtlich der Einwirkung auf die Endosymbionten der Aphiden erwiesen sich die verschiedenen Tetracycline (Tetracyclin, Chlortetracyclin, Oxytetracyclin OTC), die ebenfalls die Proteinsynthese beeinflussen und bakteriostatisch auf grampositive und -negative Bakterien und Kokken sowie Actinomyceten und Rickettsien wirken (EHRHARDT und SCHMUTTERER 1966, MITTLER 1971, GRIFFITHS und BECK 1974, HARRIES und MATTSON 1963, KARL und MÜLLER 1969, MÜLLER et al. 1970, HINDE 1970, LAL 1971a u. 1972, MÜLLER und KARL 1976). Mit allen genannten Applikationsmethoden kam es in niedrigen Konzentrationen zur Verlängerung der Entwicklungsdauer, der Beeinflussung des Wachstums, zu konzentrationsabhängig steigender Mortalität, Verminderung der Fertilität bis zur Sterilität und Ausbildung aposymbiontischer Nachkommen, die bald abstarben, nachgewiesen an *A. fabae*, *A. pomi*, *A. craccivora*, *M. persicae*, *A. pisum*, *M. viciae*, *B. brassicae*, *L. erysimi* und *P. humuli*. Histologische Untersuchungen von KARL und MÜLLER (1969) zeigten eine Schädigung der Symbionten spätestens 3 Wochen nach Beginn der Fütterung, gleichzeitig verödeten die Mycetome.

In eigenen Versuchen mit Penicillin, Nystatin und OTC konnten diese Ergebnisse bei *A. pisum* an *Vicia faba* bestätigt werden, d. h., nur OTC erbrachte den erwarteten Effekt (Tab. 3).

Tabelle 3
Gesamtreduktion der Nachkommen pro Weibchen nach OTC-Behandlung (100 ppm gesprüht) verschiedener Larvenstadien von *A. pisum*

exponiertes Stadium	$\sum$ der innerhalb von 7 d abgesetzten Larven pro Virgo ($\bar{x}$)	Reduktion der Fekundität in %	Mortalität der abgesetzten Larven in %	Gesamtreduktion der Nachkommen in %
L_1	14,7	76,4	41,0	86,0
L_2	19,5	68,7	53,0	85,2
L_3	25,9	58,4	25,1	68,9
L_4	51,0	13,8	8,4	25,0
K	62,3	0	0	0

Die Ergebnisse lassen erkennen, daß der Wirkungsgrad des Antibiotikums auch entscheidend vom Entwicklungsstadium der Versuchstiere abhängig ist. Geht man davon aus, daß die Symbionteninfektion im Blastulastadium der Eier erfolgt, so erreicht die Wirkung des OTC bei beginnender Exposition im L_1- und L_2-Stadium nahezu alle sich entwickelnden Embryonen noch vor der Infektion, was sich letztlich in einer Verminderung lebensfähiger Nachkommen um 86 bzw. 85,2% ausdrückt. Erfolgt die Behandlung erst im L_3-Stadium, ist bereits eine Anzahl Embryonen über das gefährdete Infektionsstadium hinaus entwickelt und kann nur noch durch direkte Einwirkung beeinflußt werden. Damit sinkt die Minderung auf rund 69%. Schließlich erhöht sich die Überlebenschance im L_4-Stadium noch weiter, ausgedrückt in einer Reduktion der Nachkommenschaft um nur 25% im Vergleich zur Kontrolle.

Die Sektion der nicht verkrüppelten Larven, die von mit OTC gefütterten Versuchstieren abgesetzt worden waren, zeigte eine Schrumpfung, Verklumpung und grünliche Verfärbung der Mycetocyten. Die im Körper der Virgo verbliebenen Embryonen ergaben im Vergleich zur Kontrolle eine starke Reduktion im Wachstum (etwa 1/4 der normalen Größe), ihr Körper war durchsichtig, mit deutlich dunkelgrün gefärbtem

DOI: 10.21248/contrib.entomol.38.1.199-227

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

Mycetocytenbereich. Die Mycetocyten erschienen geschrumpft, miteinander verklebt und von etwa halber Größe. Ein Kern konnte nicht nachgewiesen werden. Der TTC-Test (Triphenyltetrazoliumchlorid) erbrachte im Gegensatz zur Kontrolle keine Formazanreaktion.

Zusammenfassung

Am Beispiel von *A. pisum* werden die von Aphididae bekannten Haupt- und bei einigen Arten auch Nebensymbionten sowie deren Wohnstätten, die zu Mycetomen zusammengefügten Mycetocyten sowie ihnen angelagerte syncytiale Hüllzellen beschrieben. Die Übertragung dieser Symbionten erfolgt in einem sehr frühen Stadium der Embryogenese während der Ausbildung der Blastula. Da sich die Eiproduktion der viviparen Aphiden von den letzten Embryonalstadien bis zum Absetzen der ersten Larven durch die Virgo erstreckt, besteht auch während dieser Zeit (in der Zucht etwa 7 d) die Infektionsmöglichkeit der Symbionten, die über einen Blastoporus in das Ei gelangen und zunächst als Symbiontenball nachzuweisen sind. Die Bedeutung der Symbionten besteht offensichtlich in der Beteiligung sowohl an Abbau- als auch Syntheseprozessen im Stoffwechsel ihrer Wirtsarten. Während angenommene lysosomale und phagozytäre Regelmechanismen zur Aufrechterhaltung des symbiontischen Verhältnisses von geringerem Effekt sein dürften, scheint der genetischen Kontrolle über die Proteinsynthese weit größere Bedeutung zuzukommen. Von den geprüften Antibiotika, Sulfonamiden und Chemosterilantien zur Erzielung aposymbiontischer Tiere haben sich Tetracycline als besonders wirksam erwiesen.

Summary

At the example of *A. pisum* the chief symbionts known for Aphididae and for some species also the secondary symbionts, their sites, the mycetocytes combined to mycetomes and the syncytial enveloping cells added to them are described. These symbionts are transmitted at a very early stage of embryogenesis during the formation of the blastula. As the egg production of the viviparous aphids extends from the last embryonal stages to the depositing of the first larvae by the virgo, infection by symbionts getting into the egg through a blastopore and first detectable as a ball of symbionts is possible during this period (in breeding about 7 d). The significance of the symbionts apparently lies in their participation in processes of both decomposition and synthesis in the metabolism of their host species. While the assumed lysosomal and phagocytic control mechanisms appear to have little influence on the maintaining of the symbiontic relation, the genetic control of the protein synthesis seems to be more important. Of the antibiotics, sulfonamides and chemosterilants tested for the production of aposymbiontic animals, tetracyclines proved to be most effective.

Резюме

На примере *A. pisum* описаны известные из Aphididae основные симбионты и у некоторых видов также побочные симбионты и обитаемые ими места, объединенные в мицетомах мицетоциты и присоединенные с ними синситиальные обкладочные клетки. Эти симбионты переносятся в очень ранней стадии эмбриогенеза во время образования бластулы. Так как яицекладка живородящих тлей продолжается от последних стадий эмбрионального развития до отрождения первых личинок девственницами, в это время (при разведении примерно 7 дней) также инфекция симбионтов возможна, попадающих через бластоспор в яйцо и обнаруживаемых в начале только в виде шара симбионтов. По всей вероятности, значение симбионтов состоит в их участии как в процессах разложения, так и в процессах синтеза в обмене веществ их хозяев. В то время как предполагаемые лизосомальные и фагоцитарные регулировочные механизмы для обеспечения соотношения симбионтов, повидимому, играют менее важную роль, генетический контроль синтеза протеина, кажется, имеет намного большее значение. Из испытанных антибиотиков, сульфонамидов и хемостерилянтов для получения апосимбионтических особей тетрациклины оказались особенно эффективными.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.38.1.199-227

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

Literatur

AMIRESSAMI, M.; PETZOLD, H.: Symbioseforschung und Insektizidresistenz. Z. angew. Ent. **82** (1976a). — S. 252—259.

— Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungen über das Verhalten der Mycetomsymbionten bei insektizidresistenten und normalsensiblen Pfirsichblattläusen *Myzus persicae* SULZ. Z. angew. Zool. **63** (1976b). — S. 273—289.

BUCHNER, P.: Studien an intrazellularen Symbionten. V. Die symbiontischen Einrichtungen der Zikaden. Z. Morphol. Ökol. Tiere **4** (1925). — S. 88—245.

— Endosymbiose der Tiere mit pflanzlichen Mikroorganismen. BIRKHAUSverlag Stuttgart/Basel 1953.

— Endosymbiosestudien an Schildläusen. I. *Stictococcus sjoestedti*. Z. Morphol. Ökol. Tiere **43** (1954). — S. 262—312.

— Endosymbiosestudien an Schildläusen. II. *Stictococcus diversiseta*. Z. Morphol. Ökol. Tiere **43** (1955). — S. 397—424.

— Endosymbiosestudien an Schildläusen. IV. *Hippeococcus*, eine myrmekophile Pseudococcine. Z. Morphol. Ökol. Tiere **45** (1957). — S. 379—410.

— Endosymbiosestudien an Schildläusen. VII. Weitere Beiträge zur Kenntnis der Stictococcinensymbiose. — Z. Morphol. Ökol. Tiere **52** (1963). — S. 401—458.

DADD, R. H.; KRIEGER, D. L.: Dietary amino acid requirements of the aphids *Myzus persicae*. J. Ins. Physiol. **14** (1968). — S. 741—764.

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

— Die Wirkung von Lysozyminjektionen auf Aphiden und deren Symbionten. Z. vergl. Physiol. **53** (1966b). — S. 130—141.

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

— Nachweis einer durch symbiontische Mikroorganismen bewirkten Sterinsynthese in künstlich ernährten Aphiden (Homoptera, Rhynchota, Insecta). 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. Z. vergl. Physiol. **58** (1968c). — S. 47—75.

— Der Vitaminbedarf einer siebröhrensaugenden Aphide, *Neomyzus circumflexus* BUCKT. (Homoptera, Insecta). 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). Biol. Zbl. **88** (1969). — S. 335—348.

EHRHARDT, P.; SCHMUTTERER, H.: Die Wirkung verschiedener Antibiotika auf Entwicklung und Symbionten künstlich ernährter Bohnenblattläuse (*Aphis fabae* SCOP.). Z. Morphol. Ökol. Tiere **56** (1966). S. 1—20.

FINK, R.: Morphologische und physiologische Untersuchungen an den intrazellularen Symbionten von *Pseudococcus citri* RISSO. Z. Morphol. Ökol. **41** (1952). — S. 78—146.

FRÖHLICH, G.; RICHTER, S.: *Acyrthosiphon pisum* (HARRIS) an *Vicia faba* L. als Modellkombination zur Prüfung der Wirkung exogen applizierter Xenobiotika auf Aphiden. Ernährung, Entwicklung und Zucht. Beitr. Ent. **37** (1987). — S. 169—188.

GRIFFITHS, G. W.; BECK, S. D.: Intracellular Symbiotes of the Pea aphid, *Acyrthosiphon pisum*. J. Insect Physiol. **19** (1973). — S. 75—84.

— Effects of Antibiotics on Intracellular Symbiotes in the Pea Aphid, *Acyrthosiphon pisum*. Cell Tiss. Res. **148** (1974). — S. 287—300.

— In vivo Sterol biosynthesis by Pea Aphid symbiotes as determined by Digitonin and electron micrographic autoradiography. Cell Tiss. Res. **176** (1977a). — S. 179—190.

— Effect of dietary Cholesterol on the pattern of Osmium deposition in the Symbiote-containing cells of the Pea Aphid. Cell Tiss. Res. **176** (1977b). — S. 191—203.

HARRIES, F. H.; MATTSON, V. J.: Effects of some Antibiotics on three aphid species. J. econ. Ent. **56** (1963). — S. 412—414.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.38.1.199-227

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

HARRIES, F. H.; WILES, W. G.: Tests of some Antibiotics and others Chemosterilants on the Green Pea Aphid. J. econ. Ent. **59** (1966). — S. 694—696.

HINDE, R.: Structural an physiological studies of the mycetome symbiotes of aphids. Inaugural-Dissertation an der Universität von Sydney. (1970).

— The control of the mycetome Symbiotes of the aphids *Brevicoryne brassicae*, *Myzus persicae* and *Macrosiphum rosae*. J. Insect. Physiol. **17** (1971a). — S. 1791—1800.

— The fine structure of the mycetome symbiotes of the aphids *Brevicoryne brassicae*, *Mycus persicae* and *Macrosiphum rosae*. J. Insect. Physiol. **17** (1971b). — S. 2035—2050.

— Maintenance of aphid cells and the intracellular symbiotes of aphids in vitro. J. Invertebr. Pathol. **17** (1971c). — S. 333—338.

HOUK, E. J.: Lipids of the primary symbiote of the pea aphid, *Acyrthosiphon pisum*. J. Insect Physiol. **20** (1974). — S. 471—478.

HOUK, E. J.; GRIFFITHS, G. W.: Intracellular symbiotes of the Homoptera. Ann. Rev. Entomol. **25** (1980). — S. 161—187.

HOUK, E. J.; GRIFFITHS, G. W.; BECK, S. D.: Lipid metabolism in the symbiotes of the pea aphid, *Acyrthosiphon pisum*. Comp. Biochem. Physiol. **54** B (1976). — S. 427—431.

HOUK, E. J.; MCLEAN, D. L.: Isolation of the primary intracellular Symbiote of the Pea Aphid, *Acyrthosiphon pisum*. J. Invertebr. Pathol. **23** (1974). — S. 237—241.

ISHIKAWA, H.: DNA, RNA and protein synthesis in the isolated symbionts from pea aphid, *Acyrthosiphon pisum*. Insect. Biochem. **12** (1982a). — S. 605—612.

— Host-Symbiont interactions in the protein synthesis in pea aphid, *Acyrthosiphon pisum*. Insect. Biochem. **12** (1982b). — S. 613—622.

— Characterization of the protein species synthesized in vivo and in vitro by an aphid endosymbiont. Insect. Biochem. **14** (1984a). — S. 417—425.

— Age-dependent regulation of protein synthesis in an aphid endosymbiont by the host insect. Insect. Biochem. **14** (1984b). — S. 427—433.

ISHIKAWA, H.; YAMAJI, M. und HASHIMOTA, H.: Symbionin, an aphid endosymbiont Protein. — II. Diminution of symbionin during post-embryonic development of aposymbiotic insects. Insect Biochem. **15** (1985). — S. 165—174.

JAYARAJ, S.; SCHMUTTERER, H.: On the use of certain sulphamilamides against the black bean aphid, *Aphis fabae* SCOP. Z. Pflanzenkrankh. **73** (1966). — S. 660—669.

KARL, E.; MÜLLER, H.-J.: Untersuchungen zum Einfluß von Antibiotika auf Entwicklung, Fertilität und Körpergröße verschiedener Blattlausarten an Ackerbohne. Arch. Pfl.schutz **5** (1969). — S. 251—262.

KLEVENHUSEN, F.: Beiträge zur Kenntnis der Aphidensymbiose. Z. Morphol. Ökol. Tiere **9** (1927). — S. 90—165.

KÖHLER, M.; SCHWARTZ, W.: Untersuchungen über Symbiose von Tieren mit Pilzen und Bakterien. VIII. Reinkultur und Identifizierung der Symbionten von *Pseudomonas citri*, *P. maritimus* und *Orthezia insignis*. Z. allg. Mikrobiol. **2** (1962). — S. 10—31.

KUSUMI, T.; SUWA, Y.; KITA, H.; NASU, S.: Symbiotes of Planthoppers: I. The isolation of intracellular Symbiotes from the Smaller Brown Planthopper, *Laodelphax striatellus* (FALL.) (Hemiptera: Delphacidae). Appl. Ent. Zool. **14** (1979). — S. 459—463.

— Properties of intracellular Symbiotes of the Smaller Brown Planthopper *Laodelphax striatellus* (FALL.) (Hemipt.: Delphacidae). Appl. Ent. Zool. **15** (1980). — S. 129—134.

LAL, O. P.: Wirkung einiger Antibiotika und Sulphonamide auf Fertilität, Lebensdauer, Gewicht und Größe von *Aphis fabae* SCOP. Z. angew. Ent. **68** (1971a). — S. 158—163.

— A new approach to fight aphids with low concentration of insecticides in combination with antibiotic and surfactant. Z. angew. Ent. **68** (1971b). — S. 314—321.

— Effect of certain antibiotics on the development and reproductivity of *Lipaphis erysimi* KALT. on cabbage plant. Z. angew. Ent. **70** (1972). — S. 82—88.

LAMB, K. P.: Composition of the honey dew of the aphid *Brevicoryne brassicae* (L.) feeding on Sweedes (*Brassica neobrassica* D. C.). J. Insect Physiol. **3** (1959). — S. 1—13.

LAMB, K. P.; HINDE, R.: Structure and development of the mycetome in the cabbage aphid, *Brevicoryne brassicae*. J. Invertebr. Pathol. **9** (1967). — S. 3—11.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.38.1.199-227

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

LANHAM, U. N.: The Blochman Bodies: Hereditary Intracellular Symbionts of Insects. Biol. Rev., Cambridge Philosophical Society **43** (1968). — S. 269—286.

MALISKOVAS, D.: Untersuchungen über die Wirkung des Antibiotikums Nikkomycin auf die Wickenblattlaus *Megoura viciae* BUCKT. Inaugural-Dissertation, Gießen (1979).

MARKKULA, M.; LAUREMA, S.: The effect of amino acids, vitamins, and trace elements on the deveelopment of *Acyrthosiphon pisum* HARRIS (Hom. Aphididae). Ann. Agr. Fenn. **6** (1967). — S. 77—78.

MCLEAN, D. L.; HOUK, E. J.: Phase contrast and electron microscopy of the mycetocytes and Symbiotes of the pea aphid, *Acyrthosiphon pisum*. J. Insect. Physiol. **19** (1973). — S. 625—633.

MITTLER, T. E.: Some effects on the aphid *Myzus persicae* of infesting antibiotics incorporated into artificial diets. J. Insect. Physiol. **17** (1971). — S. 1333—1347.

MÜLLER, H. J.; KARL, E.: Untersuchungen zum Einfluß einiger Antibiotika auf die Entwicklung, Fertilität und Körpergröße der Hopfenblattlaus (*Phorodon humuli* (SCHRK.)) an in Nährlösung stehenden Hopfenpflanzen (*Humulus lupulus* L.). Arch. Phytopathol. Pfl.schutz **12** (1976). — S. 275—283.

MÜLLER, H. J.; KARL, E.; EISENBRAND, K.: Die Wirkung von Antibiotika auf Entwicklung, Fertilität und Größe von Blattläusen an Ackerbohne (*Vicia faba* L.). In: LYR, H. u. RAWALD, W.: Wirkungsmechanismen von Fungiziden, Antibiotika und Cytostatika. Akademie-Verlag, Berlin (1970). — S. 323—330.

MÜLLER, J.: Die intrazelluläre Symbiose der Zikaden mit Mikroorganismen. Biol. Rundschau **10** (1972). — S. 46—57.

RETNAKARAN, A.; BECK, S. D.: Amino acid requirements and sulfur amino acid metabolism in pea aphid *Acyrthosiphon pisum* (HARRIS). Comp. Biochem. Physiol. **24** (1968). — S. 611—619.

SCHWEMMLER, W.: Beitrag zur Analyse des Endosymbiosezyklus von *Euscelis plebejus* F. (Hemipt., Homopt., Cicad.) mittels in-vitro-Beobachtung. Biol. Zbl. **92** (1973). — S. 749—772.

TOKUMITSU, T.; MARAMOROSH, K.: Preliminary report: survival of aphid cells in vitro. Exp. Cell. Res. **44** (1966). — S. 652—655.

TÓTH, L.: Über die frühembryonale Entwicklung der viviparen Aphiden. Z. Morphol. Ökol. Tiere **27** (1933). — S. 692—731.

TÓTH, L.; BATORY: Stickstoffassimilation aus der Luft bei den Aphiden und den Homopteren. Z. vergl. Physiol. **30** (1943). — S. 63—67.

Besprechungen

GAULD, I. D.: **An Introduction to the Ichneumonidae of Australia**/With a contribution on Metopiinae by M. G. FITTON. — London: Brit. Mus. (Nat. Hist.), 1984. — 413 S., 580 Fig., 3 Tab.; 31×24,5 cm. — Preis: £ 40.—

Der Autor ist nicht nur erfahrener Spezialist für Teilgruppen der Ichneumonidae, sondern hatte auch die Möglichkeit, das Gebiet selbst kennenzulernen und zu besammeln. Darüber hinaus standen ihm unbearbeitete Aufsammlungen, besonders der letzten beiden Jahrzehnte, zur Verfügung. Fast alle Typen der aus diesem Gebiet bisher beschriebenen Arten konnte er untersuchen. Eine wichtige Grundlage lieferte auch die Publikation des Kataloges der Indoaustralischen Ichneumonidae von TOWNES et al. 1961. Auf dieser Basis entstand der erste Teil einer fundamentalen Bearbeitung der australischen Ichneumonidenfauna.

Einführend setzt sich der Autor nicht nur mit allgemeinen nomenklatorischen und taxonomischen (Subspecies!) Problemen auseinander, sondern geht auch auf Morphologie, Phylogenie und Biologie der Ichneumonidae ein. Er diskutiert die erdgeschichtliche Entwicklung Australiens im Zusammenhang mit diesen Schlupfwespen und vergleicht mit anderen Faunen. Eine Checkliste gibt einen Überblick der bereits beschriebenen Arten und ihrer Synonyme. Z. Zt. ist einschließlich der vorliegenden aber noch unbeschriebenen Exemplare mit mehr als 1200 Arten zu rechnen. Die neu erarbeiteten Bestimmungstabellen gehen bis zu den Gattungen, vereinzelt bis zu Untergattungen. Zahlreiche Gattungen und ihre Typusarten sind neu beschrieben. Die Bestimmung wird

DOI: 10.21248/contrib.entomol.38.1.199-227

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Beiträge zur Entomologie = Contributions to Entomology

Jahr/Year: 1988

Band/Volume: 38

Autor(en)/Author(s): Fröhlich Gerd

Artikel/Article: Acyrthosiphon pisum (Harris) an Vicia faba L. als Modellkombination zur Prüfung der Wirkung exogen applizierter Xenobiotika auf Aphiden. Endosymbiose der Aphididae. 199-227