

Phyton (Austria)	Vol. 16	Fasc. 1—4	57—64	16. 12. 1974
------------------	---------	-----------	-------	--------------

## Plastidenstrukturen einer *Smicronyx*-Galle auf *Cuscuta campestris*

Von

Manfred GAILHOFER & Irmtraud THALER \*)

Institut für Anatomie und Physiologie der Pflanzen der Universität Graz

Mit 8 Abbildungen

Bei einer Institutsexkursion nach Jugoslawien fanden wir in einem Acker bei Starigrad massenhaft *Cuscuta campestris* YUNCKER\*\*) auf *Medicago* schmarotzend. Die gelblichen Sprosse waren von unzähligen hellgrünen, teils glatten, teils runzeligen Gallen besetzt. Die Mißbildungen sind ungefähr 3—4 mm breit und etwa 8 mm lang; sie kommen an verschiedenen Stellen des Sprosses und häufig in unmittelbarer Nähe des Blütenstandes vor (Abb. 1). Manchesmal sind an einer Sproßachse mehrere Gallen miteinander vereinigt. Die kleinen enthalten eine, die größeren mehrere Wohnkammern. Als Erreger der Galle kommt ein Rüsselkäfer der Gattung *Smicronyx* (BUHR 1964) in Betracht. Die Umwandlung eines Sprosses zu einer Galle wird bei allen *Cuscuta*-Arten durch die Ablage eines Eies durch das Muttertier (*Smicronyx*) und durch die daraus entstehende Larve induziert. Die Biologie einer *Smicronyx*-Galle wurde von FRILLI 1966 beschrieben. BÉGUINOT 1903 studierte erstmals die Anatomie solcher Gallen an *C. europaea* und *C. epithymum*. Morphologisch, physiologisch und elektronenmikroskopisch untersuchten LAUDI & ALBERTINI 1965, LAUDI 1968 eine *Smicronyx*-Galle auf *C. australis*. Sie beobachteten, daß die Gallen einen höheren Chlorophyllgehalt besitzen als der nicht vom Parasiten befallene Sproß. Es ist schon lange bekannt, daß *Cuscuta* zur Photosynthese befähigt ist (TEMME 1883, weitere Literatur bei WALZEL 1952, LAUDI & ALBERTINI 1965). Im vegetativen Zustand ist die Pflanze meist ein chlorophyllarmer Holoparasit, in der Blüte und Fruchtzeit ein grüner Hemiparasit. Unter gewissen Bedingungen ist sie auch im vegetativen Stadium fähig, Chlorophyll auszubilden (WALZEL 1952). Die Plastiden von *Cuscuta*

\*) Dr. Manfred GAILHOFER u. Prof. Dr. Irmtraud THALER, A-8010 Graz, Schubertstr. 51.

\*\*) Frau Prof. N. FEINBRUN (Jerusalem) danken wir für die Revision von *Cuscuta campestris*.

*australis* untersuchte LAUDI 1964, er beschreibt in Rindenzellen Chloroamyloplasten mit rudimentären Grana und vielen Stärkekörnern. Schwach differenzierte Plastiden mit osmiophilen Globuli und Stärke beobachtete DÖRR 1969 in den Hyphen von *C. odorata*. LAUDI 1968 befaßt sich hauptsächlich mit der Feinstruktur der Plastiden in der Galle. Den höchsten Chlorophyllgehalt und die am besten ausgebildeten Chloroplasten beobachtet er im Gewebe um die Larvenkammer. Von dieser nach außen sind die Plastiden weniger differenziert, und damit ist der Chlorophyllgehalt geringer (LAUDI 1968).

Wir untersuchten, zunächst noch ohne Kenntnis der Arbeit von LAUDI 1968, die Galle auf *Cuscuta campestris* und kamen teils zu ergänzenden, teils zu abweichenden Ergebnissen, worüber nachstehend berichtet wird.

### Material und Methode

Es wurden Querschnitte des unvergallten Sprosses und der Galle von *Cuscuta campestris* 1½ Stunden mit 5% Glutaraldehyd fixiert (SABATINI & al. 1963), im Phosphatpuffer (pH 7,2) 3 Stunden ausgewaschen, 2 Stunden mit 1%igem Osmiumtetroxid nachfixiert (PALADE 1952), 2 Stunden mit Leitungswasser ausgewaschen, anschließend mit Alkohol entwässert und über Propylenoxid in Epon eingebettet (LUFT 1961). Die Schnitte wurden mit Bleicitrat kontrastiert (REYNOLDS 1963) und im Siemens Elmiskop I A untersucht.

### Ergebnisse

Die Larvenkammer liegt im Rindengewebe des Sprosses (Abb. 1a); die anschließend nach innen gerichteten Zellschichten teilen sich lebhaft und dienen der Larve als Nahrung. Die Zellen in Richtung der Epidermis des Sprosses sind radialgestreckt und enthalten viel Stärke.

Die Zellen des Nährgewebes sind durch gelappte Kerne mit großen Nukleolen und durch dichtes Cytoplasma ausgezeichnet. Die große Zahl von Mitochondrien und Dictyosomen spricht für die hohe Stoffwechselaktivität der Zellen. Nur in der Zellschicht, die direkt an die Larvenkammer grenzt, lösen sich die Mitochondrien und Plastiden auf. Im interzisternalen Raum des aufgetriebenen ER und in den Vakuolen sind Membranreste vorhanden (Abb. 3).

Die Plastiden sind in der ersten Zellschicht klein, haben nur wenige Thylakoide ausgebildet und enthalten schon große Stärkekörner; in den fünf folgenden sind die Chloroplasten oft amöboid, die Plastidenmembran ist an manchen Stellen blasig aufgetrieben. Im verhältnismäßig dichten Stroma liegen mehrere Vesikel, die durch Einstülpungen der inneren Plastidenmembran entstehen und wenige kleine Plastoglobuli mit höchstens 130 nm Durchmesser als Speicher von Plastidenlipiden (LICHTENTHALER & SPREY 1966). Das Lamellarsystem besteht aus Stroma- und höchstens 4 Grana-

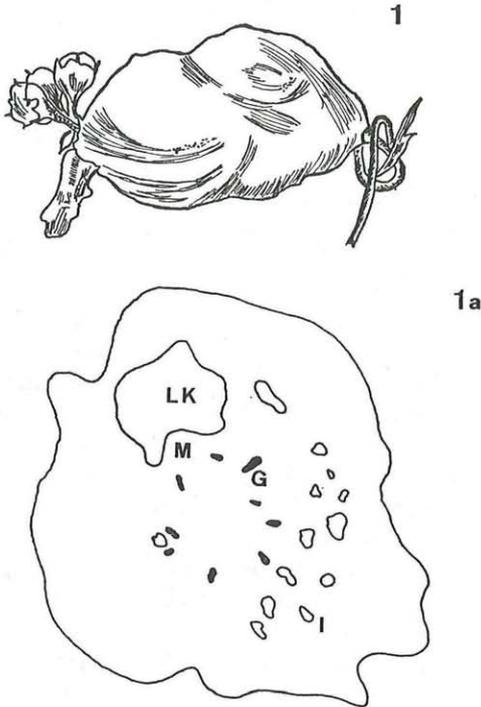


Abb. 1. *Smicronyx*-Galle auf *Cuscuta campestris*. Der Sproß unter dem Blütenstand ist zur Galle umgebildet.

Abb. 1a. Schematischer Querschnitt durch die Galle. Zwischen Larvenkammer (LK) und den Gefäßbündeln (G) liegt ein kleinzelliges, teilungsfähiges Gewebe (M), außerhalb der Gefäßbündel Interzellularen (I).

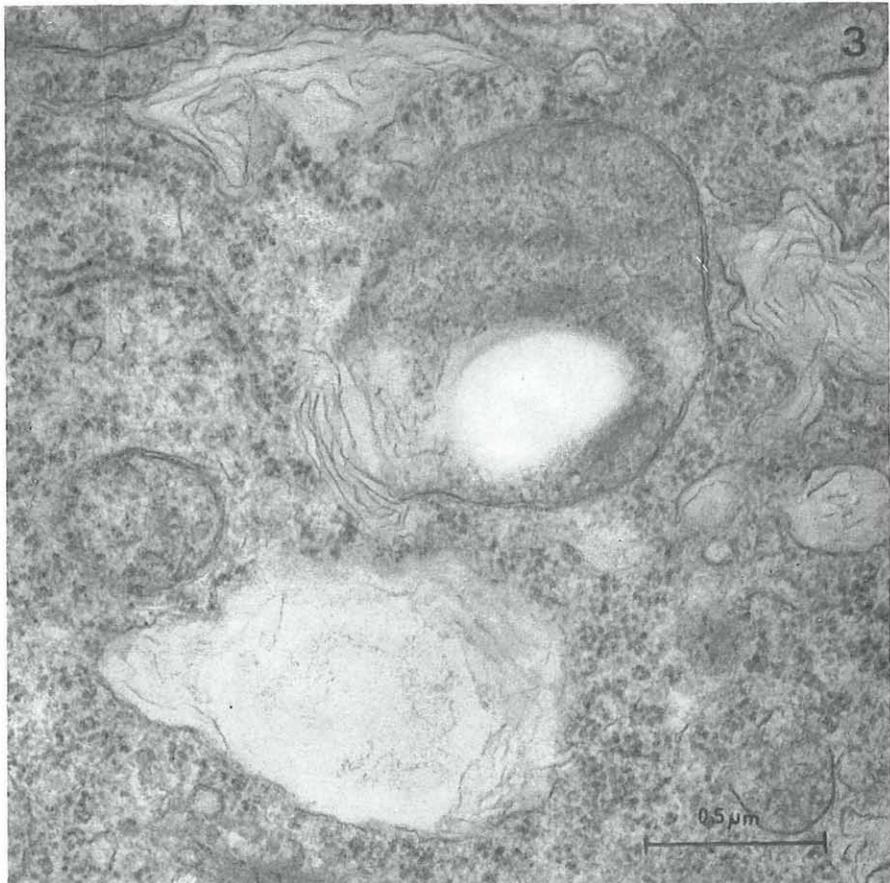
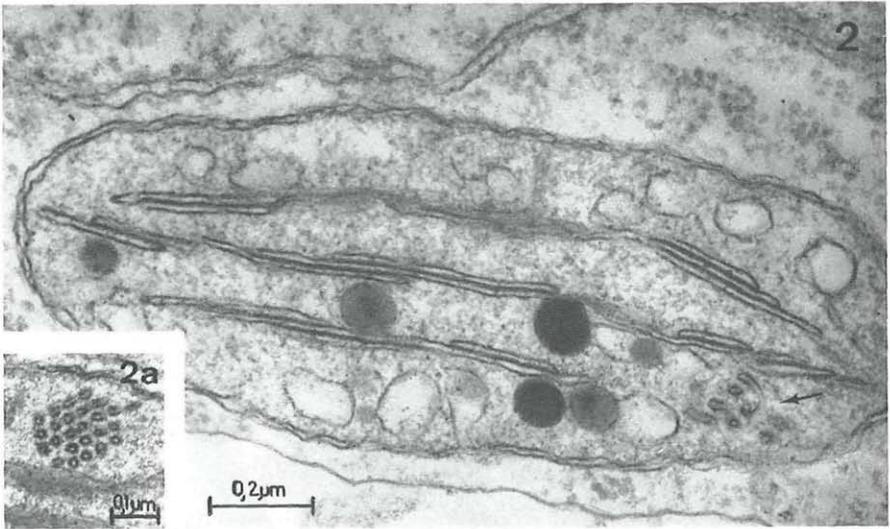
thylakoiden (Abb. 2). Jeder Chloroplast zeigt ein charakteristisches Strukturelement, gewellte Röhren, die quer, längs oder schräg getroffen wurden und manchmal bis zu 24 hexagonal gepackt in einer Plastide vorkommen können (Abb. 2a). Die einzelnen Röhren bestehen aus einer osmiophilen Membran, die ein kontrastarmes Zentrum von 130 Å einschließt. Ihre Länge beträgt etwa 410 nm. Sie stehen sowohl mit der inneren Plastidenmembran als auch mit den Thylakoiden in Verbindung. Es handelt sich wohl um einfache Prolamellarkörper.

In den tieferen Zellschichten, die den Markzellen entsprechen, treten große Chloroamyloplasten auf. Sie enthalten relativ gut ausgebildete Thylakoide, die so angeordnet sind, daß sie in demselben Schnitt bald von der Fläche, bald längs getroffen werden (Abb. 4). Zwischen den Thylakoidstapeln liegen im Stroma Reservestärke und Plastoglobuli (bis 180 nm

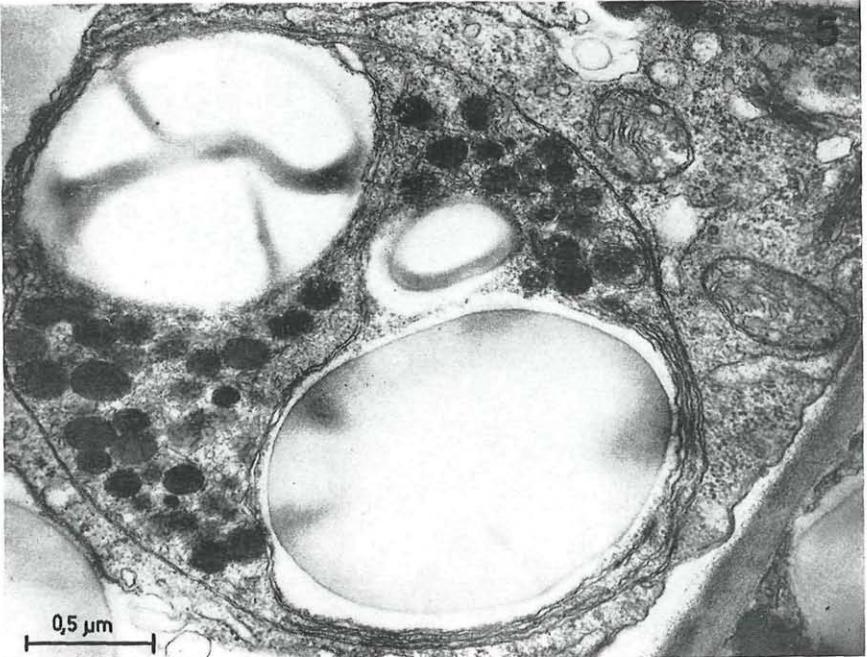
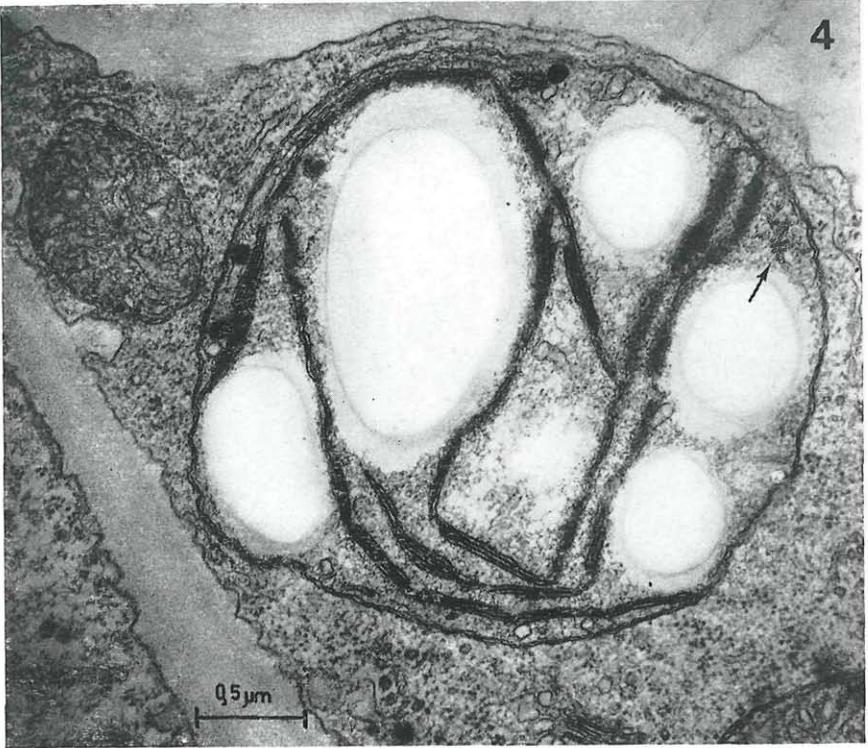
♂). Die Chloroamyloplasten des unvergallten Sprosses besitzen ein degeneriertes Thylakoidsystem und enthalten bedeutend mehr und im Durchmesser bis zu 440 nm große Plastoglobuli (Abb. 5). Von etwa gleicher Größe treten Membranknäuel zwischen den Plastoglobuli liegend, in den Chloroamyloplasten der Galle und des unvergallten Sprosses auf. Es sind dies anscheinend Reste des degenerierten Thylakoidsystems. Außerdem findet man in allen Chloroamyloplasten kontrastreiche globuläre Makromoleküle mit einem Durchmesser von  $\sim 55 \text{ \AA}$ , die verstreut (Abb. 7), locker aggregiert oder kristallin (Abb. 6 u. 8) vorliegen. In einer Plastide können alle drei Ausbildungsformen auch gleichzeitig nebeneinander auftreten. Es handelt sich um Phytoferritin, eine Speicherform des Eisens. Die Größe der Kristalle variiert von  $0,3\text{--}0,6 \text{ \mu m}$ . Schnitte durch den Kristall zeigen folgende für Phytoferritin bereits bekannte Strukturen (AMELUNXEN, THALER & HARSORFF 1970): 1. Reihen aus Molekülen, die dicht hintereinander liegen und mit solchen deutlich distanzierter Moleküle abwechseln. 2. Parallele Reihen von Molekülen, die voneinander distanziert sind. 3. Reihen von Molekülen, die dicht aufeinanderfolgen. 4. Moleküle, die schräg oder in Zickzack angeordnet sind. 5. Moleküle, die ungeordnet sind und Fehlstellen im Kristall darstellen. Aus den Bildern ergibt sich ein Abstand der Gitterebenen  $\sim 95 \text{ \AA}$ ,  $\sim 110 \text{ \AA}$  und  $\sim 210 \text{ \AA}$ . Bei hoher Vergrößerung sind Untereinheiten des Phytoferritinmoleküls, meist 4 oder 5, zu sehen. Sie haben eine Größe von  $\sim 15 \text{ \AA}$  (Abb. 8a). Die Kristalle kommen nicht nur im vergallten Gewebe vor, sondern auch im Mark des nichtvergallten Sprosses.

#### Erklärung der Abbildungen

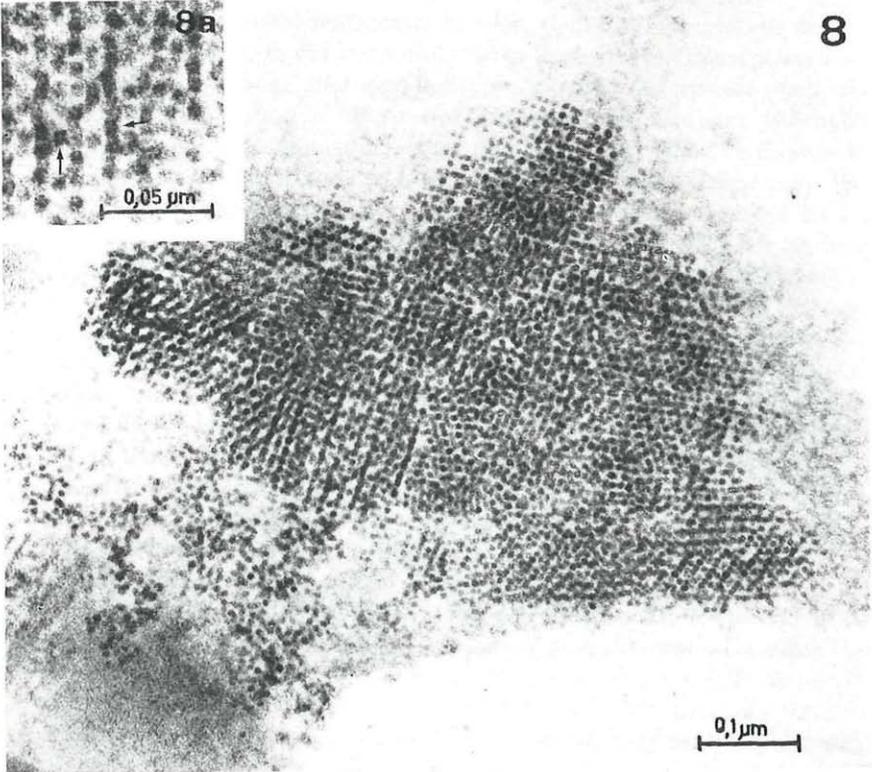
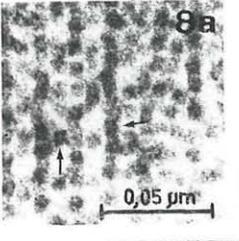
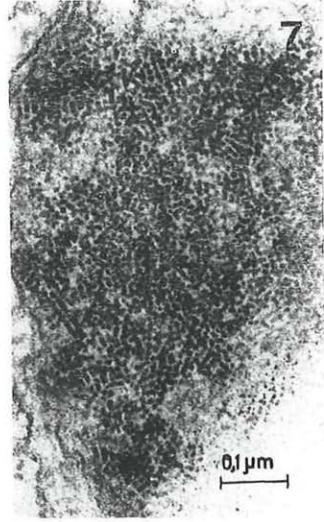
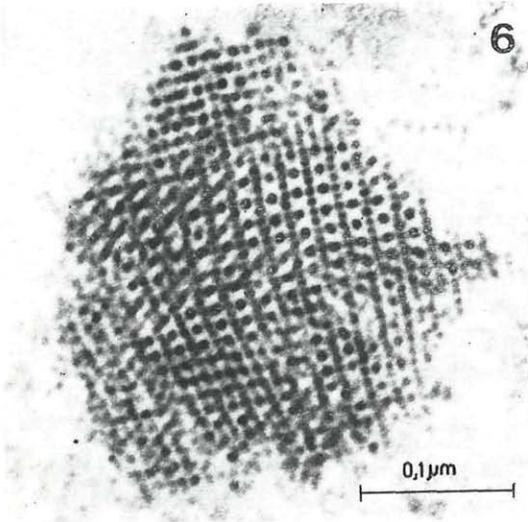
- Abb. 2. Chloroplast mit schräg getroffenen Prolamellarkörper (Pfeil) aus der mittleren Zone des Gallgewebes. Vergr.  $68.000\times$ .
- Abb. 2a. Prolamellarkörper mit hexagonaler Anordnung der Strukturelemente. Vergr.  $51.000\times$ .
- Abb. 3. Nährgewebiszelle mit aufgelöster Proplastide, aufgetriebenem ER und Membranresten im interzisternalen Raum des ER und in den Vakuolen. Vergr.  $46.500\times$ .
- Abb. 4. Chloroamyloplast mit wenigen Plastoglobuli und amorphem Phytoferritin (Pfeil) aus dem äußeren Gallgewebe. Vergr.  $29.400\times$ .
- Abb. 5. Chloroamyloplast mit vielen Plastoglobuli aus einer Markzelle des unvergallten Sprosses. Vergr.  $32.400\times$ .
- Abb. 6. Phytoferritinkristall aus einem Chloroamyloplasten des unvergallten Sprosses. Vergr.  $192.000\times$ .
- Abb. 7. Amorphes Phytoferritin aus einem Chloroamyloplasten des äußeren Gallgewebes. Vergr.  $82.500\times$ .
- Abb. 8. Amorphes und kristallines Phytoferritin aus einem Chloroamyloplasten des unvergallten Sprosses. Vergr.  $122.000\times$ .
- Abb. 8a. Ausschnitt aus einem Phytoferritinkristall. Die Untereinheiten des Makromoleküls sind mit Pfeilen markiert. Vergr.  $282.000\times$ .













## Besprechung

LAUDI 1968: 6 untersuchte eine *Smicronyx*-Galle auf *Cuscuta australis* und findet, daß: „All cells of the gall show the ultrastructures of adult cells and are very much like, as regards mitochondria, dictyosomes and endoplasmic reticulum“.

Die Wohnkammer der Rüsselkäfergalle auf *C. campestris* ist nur nach außen hin von einem parenchymatischen Gewebe umgeben, das Chloroamyloplasten enthält. An der Innenseite, die den Gefäßbündeln näher liegt, ist sie von einem teilungsfähigen Gewebe begrenzt. Dieses gleicht dem Nährgewebe verschiedener Gallen (DENG 1971, ROHFRIEDT 1971). Die Zellen haben ein ribosomenreiches Cytoplasma, viele Dictyosomen und Mitochondrien, sowie vielgestaltige Plastiden. Auffallend sind die vielen Membranen, die sowohl im interzisternalen Raum des ER als auch in den Vakuolen liegen.

LAUDI 1968 stellte in der Galle auf *C. australis* Unterschiede in Form und Feinstruktur der Plastiden fest. Er beobachtet im Gewebe einen Gradienten in der Ausbildung des Thylakoidsystems. In der äußeren Zone ist es primitiv und wird nach innen immer stärker differenziert. Dies konnte in unserer Galle nicht beobachtet werden, denn im Nährgewebe finden sich nur Proplastiden, in der darauffolgenden Zone liegen Chloroplasten und in der äußersten Zone Chloroamyloplasten. Sowohl Chloro- als auch Chloroamyloplasten enthalten bis zu vier Thylakoide im Granum. Stärkekörner und Plastoglobuli nehmen an Größe und Zahl nach außen zu (LAUDI 1968). Der größte Durchmesser der Plastoglobuli beträgt im Gallgewebe 180 nm und in den Chloroamyloplasten des unvergallten Sprosses 440 nm. Eine altersabhängige Veränderung von Größe und Zahl in Blättern ist bekannt (Lit. bei LICHTENTHALER 1969). In den wenig differenzierten Chloroplasten des Gallengewebes wurden einzelne tubuläre Elemente oder primitive Prolamellarkörper beobachtet, die sich wohl von der inneren Plastidenmembran herleiten. Ähnliche Strukturen beschreibt MENKE 1960 in den Plastiden der Squamulae intravaginales von *Elodea canadensis* und bezeichnet sie als HEITZ-LEYONSche Kristalle. SCHNEPF 1960, 1962 findet sie in den Leukoplasten der Drüsen von *Drosophyllum lusitanicum* und in den Drüsenzellen der Nektarien von *Passiflora*. Er hält es für fraglich, ob es sich um Prolamellarkörper handelt. „Vielmehr deutet das Auftreten solcher Gebilde in Drüsenplastiden ... auf funktionsbedingte Struktureigentümlichkeiten“ (SCHNEPF 1962: 311).

In den Chloroamyloplasten der äußeren Zone der Galle und in denen der Markzellen des unvergallten Sprosses liegt im Stroma neben den Plastoglobuli auch Phytoferritin. Das ist ein eisenenthaltendes Protein, das in Plastiden vieler Angiospermen beschrieben worden ist (Lit. bei AMELUNXEN, THALER & HARSORFF 1970, ROBARDS & HUMPHERSON 1967). Es wird als Speicherform des Eisens betrachtet. Am häufigsten kommt es in sich differen-

zierenden Plastiden vor, seltener in ausdifferenzierten Chloroplasten. BERGER & BERGMANN 1967 fanden es auch in den Amyloplasten der Kartoffelknolle. Das Phytoferritin tritt amorph, aggregiert und kristallin auf. ROBARDS & HUMPHERSON 1967 und ROBARDS & ROBINSON 1968 nahmen an, daß die verschiedene Form der Akkumulation einem gewissen Differenzierungszustand der Plastiden entspricht. In *Cuscuta* hingegen kommen in einem Chloroamyloplasten eine, zwei oder alle drei Formen der Akkumulation vor. Dies wurde auch in den Chloroplasten von *Saxifraga aizoon* von PERRIN 1970 beobachtet und diskutiert. Er konnte allerdings ein Verschwinden der kristallinen Struktur beobachten, sobald Lamellen ausgebildet werden. Ein hoher Grad von Kristallisation tritt nur in den Chloroplasten folgender Pflanzen auf: Im Kambium von *Salix fragilis* (ROBARDS & ROBINSON 1968), im Epithem von *Saxifraga aizoon* (PERRIN 1970), in virusinfizierten Zellen von *Beta vulgaris* (ESAU 1968) und in Blattzellen von *Phajus grandifolius* (AMELUNXEN, THALER & HARSORFF 1970). Die Struktur des Einzelmoleküls ist genau bekannt. Das Eisen liegt im Zentrum des Makromoleküls, die  $\sim 15 \text{ \AA}$  großen Untereinheiten sind an den sechs Ecken eines Oktaeders lokalisiert (ROBARDS & ROBINSON 1968, SECKBACH 1972). In Abb. 8a sind vier, oft auch fünf Untereinheiten sichtbar.

Die Struktur des Phytoferritinkristalls wurde an *Phajus grandifolius* von AMELUNXEN, THALER & HARSORFF 1970 untersucht; sie gehört dem rhombischen, monoklinen oder triklinen System an. Die Phytoferritinkristalle von *Cuscuta* sind ganz ähnlich gebaut. Die Rolle des Phytoferritins in den Chloroamyloplasten des unvergallten Sprosses ist unbekannt.

### Zusammenfassung

Eine *Smicronyx*-Galle an *Cuscuta campestris* wurde elektronenmikroskopisch untersucht und mit der an *Cuscuta australis* beschriebenen (LAUDI 1968) verglichen.

Die Zellen der Schicht, die die Larvenkammer nach innen begrenzt, enthalten organellenreiches Cytoplasma. Mitochondrien und Proplastiden lösen sich auf, das ER ist stark aufgetrieben. Der interzisternale Raum des ER und die Vakuolen enthalten Membranreste.

In den Geweben unserer Galle kommen Proplastiden und alle Übergänge von thylakoidarmen Chloroplasten zu Chloroamyloplasten vor. Mit Ausnahme der Proplastiden enthalten alle Plastiden nicht mehr als 4 Thylakoidstapel im Granum.

Die Chloroplasten unterscheiden sich von denen der Galle auf *Cuscuta australis* durch die Ausbildung eines einfachen Prolamellarkörpers, die Chloroamyloplasten durch das regelmäßige Vorkommen von unterschiedlich akkumuliertem Phytoferritin im Stroma. Die Chloroamyloplasten im Mark des unvergallten Sprosses enthalten ebenfalls Phytoferritin. Seine Kristallform entspricht dem bereits bekannten System. Die Plastoglobuli

sind in den Chloroplasten am kleinsten (130 nm) und in geringer Zahl vorhanden. In den Chloroamyloplasten des Marks sind sie am häufigsten und erreichen Durchmesser von 440 nm. Das degenerierte Thylakoidsystem ist oft verknäuelte.

#### Schrifttum

- AMELUNXEN F., THALER I. & HARSORFF M. 1970. Die Struktur der Phytoferritinkristalle von *Phajus grandifolius*. — Z. Pflanzenphysiol. 63: 199—210.
- BÉGUINOT A. 1903. Studio anatomico di due cecidii del genere *Cuscuta*. — Marcellia 2: 47—62.
- BERGER Ch. & BERGMANN L. 1967. Farblicht und Plastidendifferenzierung im Speichergewebe von *Solanum tuberosum* L. — Z. Pflanzenphysiol. 56: 439—445.
- BUHR H. 1964. Bestimmungstabellen der Gallen (Zoo- und Phytocecidien) an Pflanzen Mittel- und Nordeuropas. 1. — Jena.
- DENG E. 1971. Die Ultrastruktur der Blattgalle von *Dasyneura urticae* auf *Urtica dioica*. — Protoplasma 72: 367—379.
- DÖRR I. 1969. Feinstruktur intrazellulär wachsender *Cuscuta*-Hyphen. — Protoplasma 67: 123—137.
- ESAU K. 1968. Viruses in plant hosts. — Madison, Milwaukee, and London.
- FRILLI F. 1966. *Smicronyx Menozzii* Solari Coleottero Curculionide Cecidogeno su *Cuscuta*. — Entomologica 2: 93—120.
- LAUDI G. 1964. Ricerche infrastrutturali sui plastidi delle piante parassite. I. *Cuscuta*. — Caryologia 17: 139—152.
- 1968. Ultrastructural researches on the plastids of parasitic plants. IV. Galls of *Cuscuta australis*. — Giorn. Bot. Ital. 102: 1—19.
- & ALBERTINI A. 1965. Fissazione di CO<sub>2</sub> da parte di Entomocecidii di *Cuscuta australis*. — Giorn. Bot. Ital. 72: 351—354.
- LICHTENTHALER H. K. 1969. Die Plastoglobuli von Spinat, ihre Größe und Zusammensetzung während der Chloroplastendegeneration. — Protoplasma 68: 315—326.
- & SPREY B. 1966. Über die osmiophilen globulären Lipideinschlüsse der Chloroplasten. — Z. Naturforsch. 21b: 690—697.
- LUFT J. H. 1961. Improvements in epoxy resin embedding methods. — J. Biophys. Biochem. Cytol. 9: 409—414.
- MENKE W. 1960. Einige Beobachtungen zur Entwicklungsgeschichte der Plastiden von *Elodea canadensis*. — Z. Naturf. 15b: 800—804.
- PALADE G. E. 1952. A study of fixation for electron microscopy. — J. exp. Med. 95: 285—298.
- PERRIN A. 1970. Diversité des formes d'accumulation de la phytoferritine dans les cellules constituant l'épithème des hydathodes de *Taraxacum officinale* WEBER et *Saxifraga aizoon* JACQ. — Planta 93: 71—81.
- REYNOLDS E. 1963. The use of lead citrate at high pH as an electron-opaque stain in electron microscopy. — J. Cell. Biol. 17: 208—213.

- ROBARDS A. W. & HUMPHERSON P. G. 1967. Phytoferritin in Plastids of the Cambial Zone of Willow. — *Planta* 76: 169—178.
- & ROBINSON C. L. 1968. Further Studies on Phytoferritin. — *Planta* 82: 179—188.
- ROHFRIESEN O. 1971. Infrastructure des cellules du tissu nourricier de la galle de *Geocrypta galii* H. Lw. sur *Galium mollugo* L. — *C. R. Acad. Sci. (Paris)* 272: 76—78.
- SABATINI D. D., BENSCH K. & BARNETT R. J. 1963. Cytochemistry and electron microscopy. — *J. Cell. Biol.* 17: 19—58.
- SCHNEPF E. 1960. Zur Feinstruktur der Drüsen von *Drosophyllum lusitanicum*. — *Planta* 54: 641—674.
- 1962. Plastidenstrukturen bei *Passiflora*. — *Protoplasma* 54: 310—313.
- SECKBACH J. 1972. Further observations and characterization of plant ferritin. — *Cytobiologie* 5: 1—11.
- TEMME F. 1883. Über das Chlorophyll und die Assimilation der *Cuscuta europaea*. — *Ber. dtsh. bot. Ges.* 1: 485—486.
- WALZEL G. 1952. Vitamin C in *Cuscuta*. — *Protoplasma* 41: 260—262.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Phyton, Annales Rei Botanicae, Horn](#)

Jahr/Year: 1974

Band/Volume: [16\\_1\\_4](#)

Autor(en)/Author(s): Gailhofer Manfred Karl, Thaler Irmtraud

Artikel/Article: [Plastidenstrukturen einer Smicronyx-Galle auf \*Cuscuta campestris\*. 57-64](#)