

Zeitschrift: Bulletin de la Société Fribourgeoise des Sciences Naturelles = Bulletin der Naturforschenden Gesellschaft Freiburg

Band: 71 (1982)

Heft: 1-2

Artikel: Einige Beobachtungen zu den symbiontischen Verhältnissen bei *Capitophorus similis* v.d.G., 1915 : Homoptera : Aphididae

Autor: Loher, Hans

DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-308610>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. [Siehe Rechtliche Hinweise.](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. [Voir Informations légales.](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. [See Legal notice.](#)

Download PDF: 19.10.2024

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

Einige Beobachtungen zu den symbiontischen Verhältnissen bei *Capitophorus similis* v.d.G., 1915 (Homoptera: Aphididae)

von HANS LOHER,
Zoologisches Institut der Universität Freiburg,
Entomologische Abteilung

1. Problemstellung

In seiner Endosymbiosestudie an der Schildlaus *Stictococcus sjoestedti* beobachtete BUCHNER (1954), daß nur Eizellen bzw. Embryonen, die Symbionten enthielten, sich zu Weibchen entwickelten; somit entschied also die Infektion oder Nichtinfektion der Eizelle über das Geschlecht. Interessanterweise treten auch bei *Pemphigus*-Arten (Blattläusen) symbiontenfreie Männchen auf. Ein Zusammenhang zwischen Symbiontenbefall und Geschlechtsbestimmung besteht aber nicht, nachdem LAMPEL (1958) auf Grund eingehender Untersuchungen zeigen konnte, daß sie unabhängig von der Infektion mit symbiontischen Mikroorganismen erfolgt und diplogenetisch ist.

Die vorliegende Arbeit befaßt sich mit Fragen der Entwicklung symbiontischer Einrichtungen bei Herbsttieren und Wintereiern der Blattlaus *Capitophorus similis*, wobei Vergleiche mit *Pemphigus* und anderen symbiontisch bereits erforschten Blattlaus-Arten angestellt werden.

2. Material und Methode

Untersuchungsobjekt war die zu den Röhrenläusen (Fam. Aphididae) gehörende Ölweiden-Huflattich-Blattlaus *Capitophorus similis* v.d.G., 1915. Die Untersuchungen fanden an Gynoparae, den Morphen der bisexuellen Generation, d.h. den Sexuales, und Wintereiern verschiedener Entwicklungsstufen statt, die teils vom natürlichen Fundort, teils aus Zuchten unter Kurztagsbedingungen stammten.

Zur histologischen Untersuchung wurden die geköpften Tiere in Petrunkevitch bei 60° C fixiert, nachdem die Wachsschicht zuvor durch kurzes Eintauchen in 80%igen Alkohol entfernt worden war. Die Wintereier wurden ohne Vorbehandlung in Petrunkevitch fixiert. Die Einbettung erfolgte in der üblichen Weise über Alkohol-Methylbenzoat-Benzolparaffin (1:1) in Paraffin. Die Schnittdicke betrug 4 bis 6 µm. Es gelangte die

Doppelfärbung mit saurem Hämalaun nach Mayer und Eosin zur Anwendung. Als Einbettungsmittel wurde Eukitt verwendet.

3. Ergebnisse

3.1. Das symbiontische Geschehen in der bisexuellen Generation

Um den Zeitpunkt der Symbionteninfektion in der Sexualis-Generation abzugrenzen, erweist es sich als notwendig, sich zunächst nochmals über ihre embryonale Entwicklung zu orientieren. Bekanntlich sind die einzelnen Generationen bei *C. similis* weitgehend ineinandergeschachtelt (LOHER & LAMPEL, 1983). Die frühe Embryonalentwicklung der ältesten Tiere der Sexualis-Generation findet bereits in ihren Großmüttern, d.h. in Exsulis-Virgines oder eventuell in Virgino-Androparae, statt, d.h., wenn ihre Mütter selbst noch Embryonen sind.

Nach meinen Beobachtungen erfolgt aber zumindest bei den zu Sexualis-♀♀ werdenden Embryonen von *C. similis* die Symbionteninfektion noch nicht in den Großmüttern, sondern frühestens in den jungen Gynopara-Erstlarven, also stets erst nach der Geburt ihrer Mütter.

Das Eindringen der Symbionten in den zum oviparen Weibchen werdenden Embryo beginnt in der Blastula und dauert bis in das späte Gastrulastadium fort, nachdem also die Keimstreifinvagination schon längst abgeschlossen ist. Abb. 1 zeigt diese Verhältnisse deutlich: Zur Infektion werden die normalen kugeligen Symbionten verwendet. Die Infektion erfolgt durch eine am hinteren Pol des

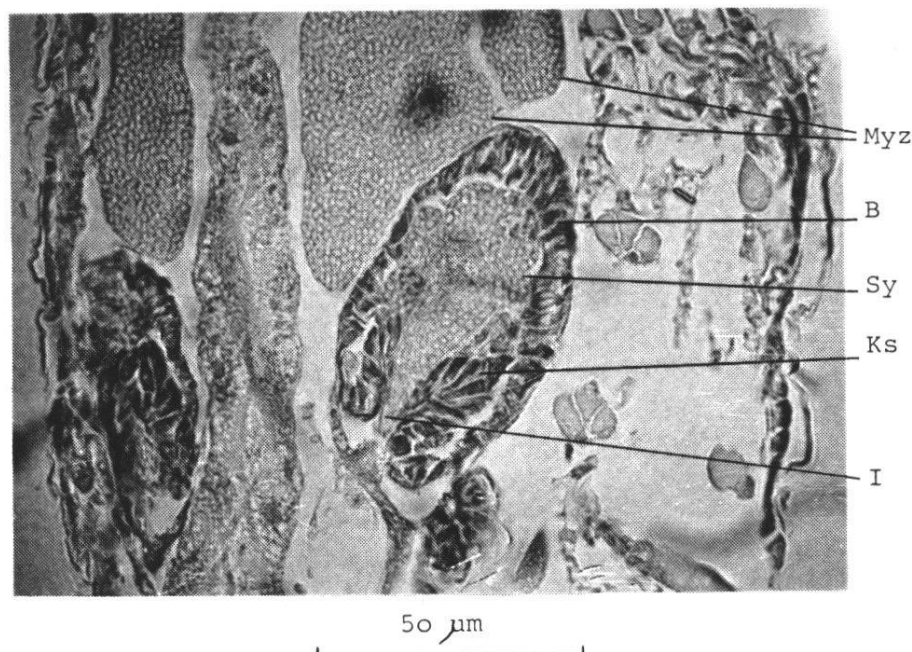


Abb. 1: Infektion eines Sexualis-Weibchen-Embryos mit Symbionten in einer Gynopara-Erstlarve von *Capitophorus similis*. B = Blastoderm; I = Infektionspforte; Ks = Keimstreif; Sy = Symbionten; Myz = Myzetozyten der Gynopara.

Blastoderms gebildete Pforte. Nach abgeschlossener Infektion wird die Infektionsöffnung wieder zugeschmolzen. Die Invasion geht relativ langsam vor sich, so daß solche Stadien gar nicht selten beobachtet werden können, anders als bei *Pemphigus*, wo die Infektion sehr rasch erfolgt. Die Sexualis-♀♀ von *Capitophorus* können daher zum Typ mit mittlerer Infektionsdauer gerechnet werden.

Da – im Gegensatz zu *Pemphigus* – auch nach der Geburt der Gynoparae noch weitere Tochterembryonen gebildet werden, können auch in Gynopara-Viertlarven noch Symbionteneinwanderungen in Sexualis-♀♀-Embryonen beobachtet werden, wie aus Abb. 2 ersichtlich ist. Bei *Pemphigus* finden solche nur in Sexupara-Erstlarven statt (LAMPEL, 1958, 1959). (Nur in drei Fällen fand LAMPEL [1968–1969] bei *Pemphigus spirothecae* PASS. eine Infektion der Sexualis-♀♀ Embryonen bereits in der Großmutter.)

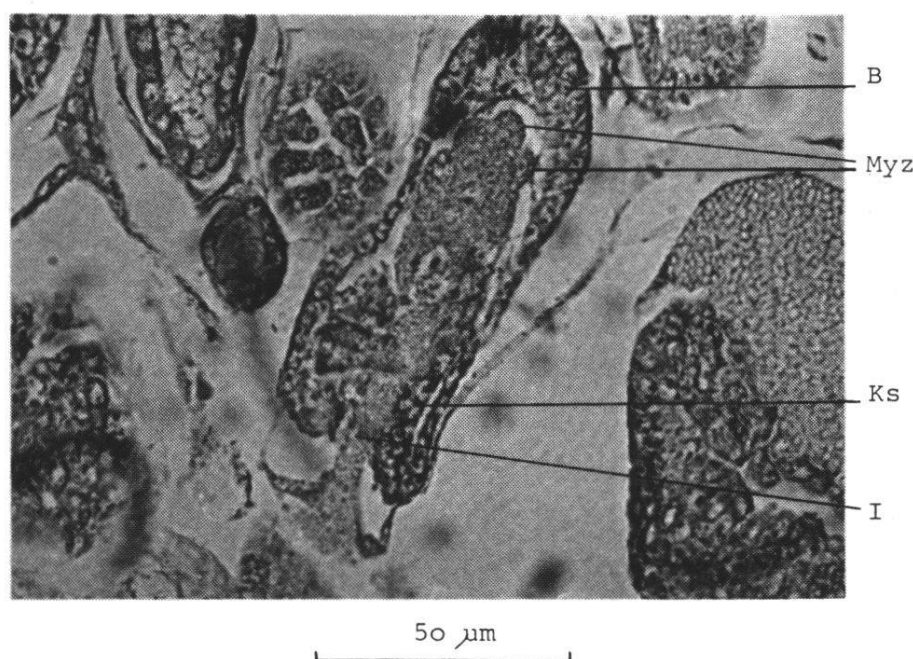


Abb. 2: Infektion eines Sexualis-Weibchen-Embryos mit Symbionten in einer Gynopara-Viertlarve von *Capitophorus similis*. B = Blastoderm; I = Infektionspforte; Ks = Keimstreif; Myz = Myzetozytenabgrenzung im Sexualis-♀-Embryo.

Eine weitere Eigenheit der untersuchten Art ist die Tochterkernbildung aus dem primären Myzetozytenkern und das Abschnüren der Myzetozyten noch während der Symbionten-Immigration. Abb. 3 ist ein besonders eindrückliches Beispiel hierfür. Es handelt sich dabei um die Infektion eines Weibchen-Embryos in einer Gynopara-Zweitlarve von *C. similis*, bei dem man die Abschnürung der Myzetozyten besonders deutlich sieht. Meine Befunde finden eine Parallele in den Beobachtungen SELLS an *Aphis sambuci* L. (SELL in BUCHNER, 1953), wo sich ebenfalls noch während der Symbionten-Einwanderung um die Kerne des Synzytiums Zellgrenzen auszubilden beginnen und die ganze Symbiontenmasse allmählich in die definitiven Myzetozyten aufgeteilt wird.

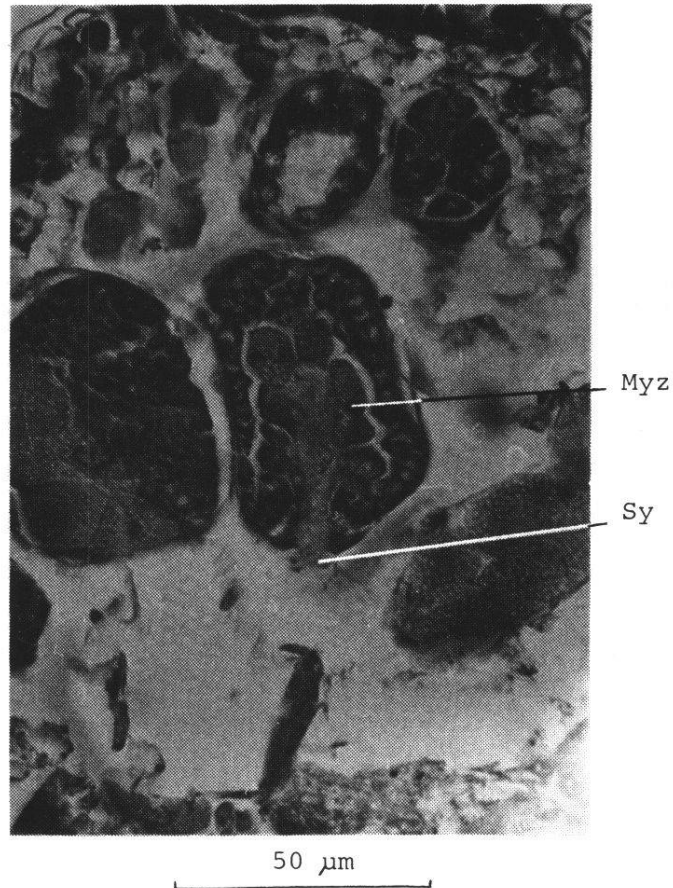


Abb. 3: Abschnürung der Myxozysten noch während der Symbionten-Invasion in einem Sexualis-Weibchen-Embryo in einer Gynopara-Zweitlarve von *Capitophorus similis*. Myz = Myxozyste mit Kern; Sy = Symbionten in der Infektionspforte.

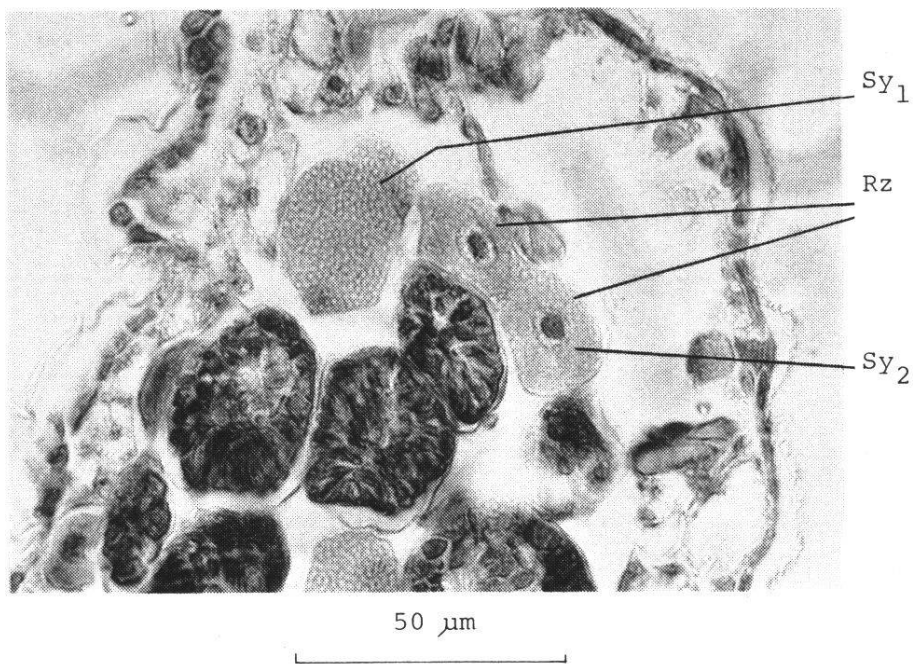


Abb. 4: Abdominale Riesenzellen einer Gynopara-Erstlarve von *Capitophorus similis*. Rz = Riesenzellen mit Riesenkernen und degenerierenden Symbionten (SY₂); SY₁ = Normale Symbionten in einer normalen Myxozyste.

Auffällig sind im weiteren die Riesenzellen am Hinterende des Abdomens der Gynopara-Larven mit großen unversehrten Kernen (Abb. 4). Diese Riesenzellen sind schon bei der Erstlarve vorhanden und mit Symbionten besiedelt, wobei letztere aber bereits deutlich erkennbare Degenerationserscheinungen zeigen: Die Zellgrenzen der Symbionten sind verschmiert und unscharf im Vergleich mit den normalen runden Einmiestern in der benachbarten Myzetozyte. An einzelnen Stellen erkennt man deutlich stärker gefärbte Körperchen, die als Produkte der Symbiontendegeneration zu deuten sind.

Die Untersuchung der Männchen zeigt, daß sie ebenfalls Symbionten besitzen (Abb. 5). Es handelt sich bei *C. similis* um eine wirtswechselnde Art, in der die ♂♂ vollausgebildete Morphen mit einer stark entwickelten Flugmuskulatur sind und im Herbst vom Neben- auf den Hauptwirt zurückfliegen, um dort die Sexualis-♀♀ zu begatten.

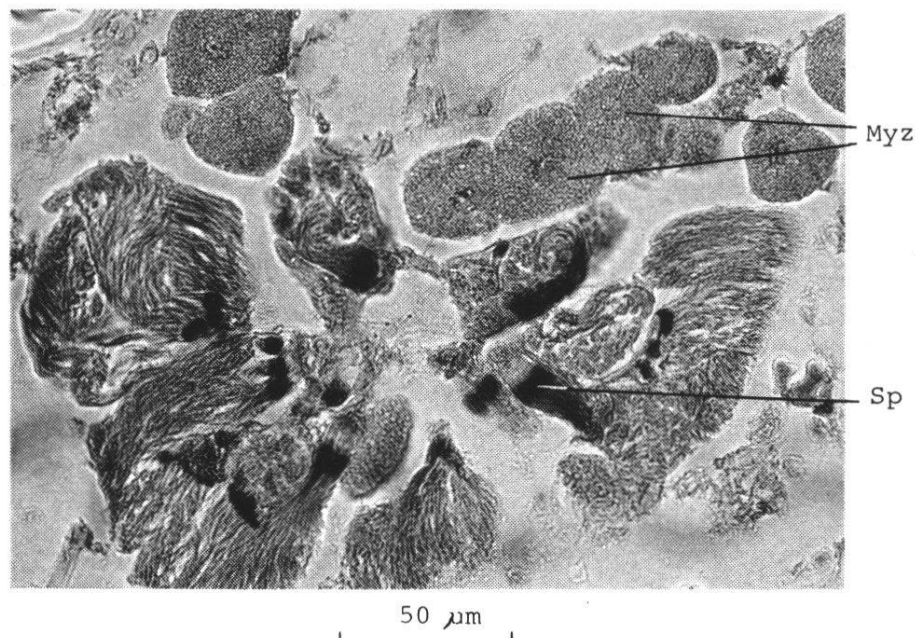


Abb. 5: Adultes Männchen von *Capitophorus similis* mit Myzetozyten und Hodenfollikeln. Das Myzotom besteht aus strangförmig angeordneten Myzetozyten. Die Spermien liegen regelmäßig gebündelt in ihrer Zyste. Myz = Myzetozyten; Sp = Spermien.

3.2. Das symbiontische Geschehen im Winterei

Die Weibchen der Sexualis-Generation bilden mehrere Wintereier aus. Das Winterei ist für das symbiontische Geschehen besonders wichtig, da es das Symbionten-Ausgangsmaterial für die Fundatrix und für alle aus ihr hervorgehenden Tochtergenerationen enthält. Die Infektion vollzieht sich nach meinen Beobachtungen vor der Furchung. In einem als Vorinfektionsstadium bezeichneten Entwicklungsabschnitt beginnt das kompakte Eiinnere zu vakuolisieren.

Abb. 6 zeigt die Wabenstruktur einer stark vakuolisierten Eizelle, die bereits einen Symbiontenballen am hinteren Eipol enthält. Das danebenliegende Ei ist noch nicht infiziert. Bei dieser Zelle ist der Nährstrom sehr schön erkennbar (telotrophe Eiröhre). Gleichzeitig mit der Auflockerung des mit Nährmaterial

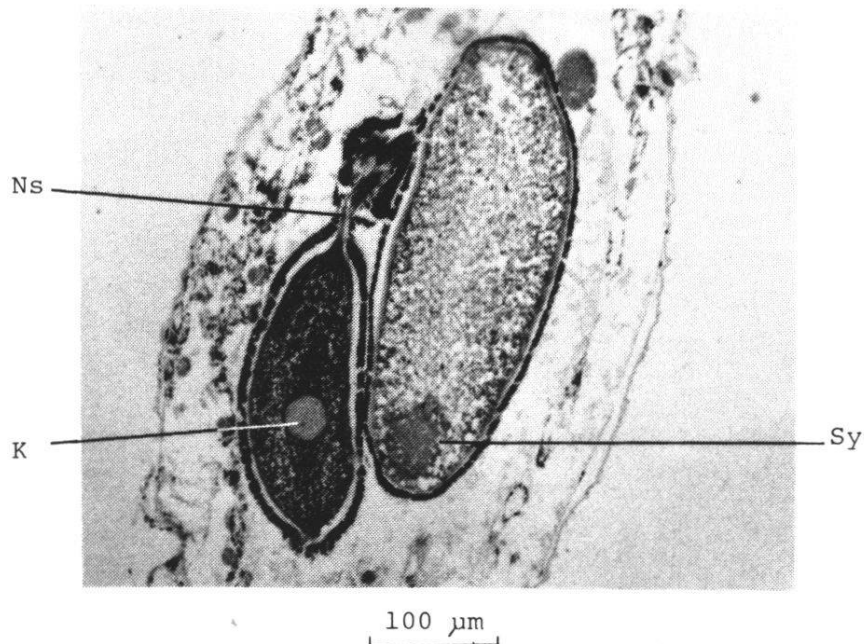


Abb. 6: Wintereier unterschiedlicher Infektionsreifestadien eines Sexualis-Weibchens von *Capitophorus similis*. Ei rechts mit charakteristischer Wabenstruktur des Deutoplasmas; Sy = Symbiontenballen, scharf abgegrenzt; Ei links mit kompaktem Deutoplasma, noch nicht infiziert; K = Zellkern; Ns = Nährstrom.

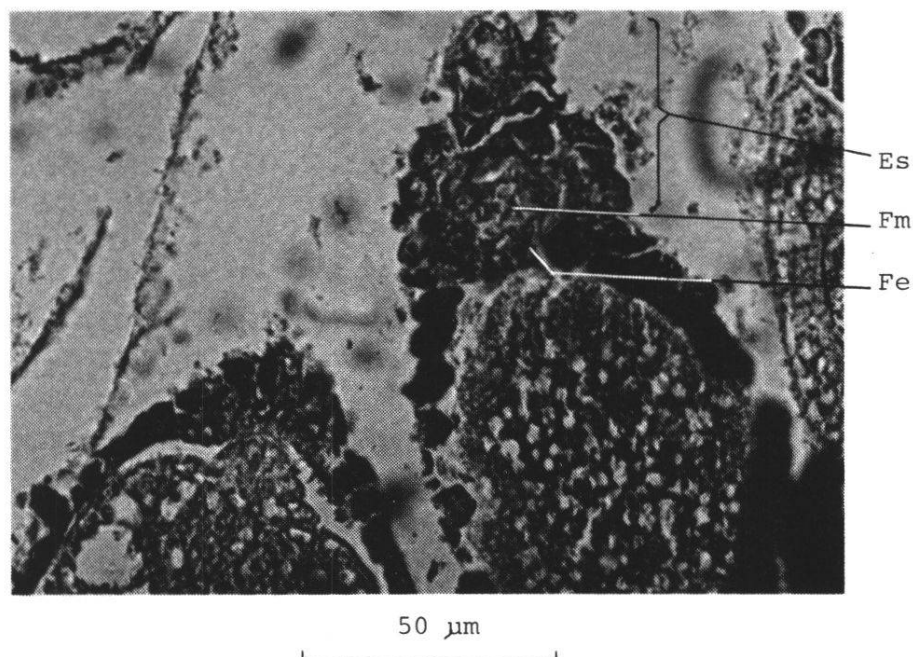


Abb. 7: Winterei-Infektion in einem Sexualis-Weibchen von *Capitophorus similis*: Bildung eines Filialmycetoms im Eiröhrenstiel. Es = Eiröhrenstiel; Fe = Follikelepithel; Fm = Filialmycetom.

angereicherten Eiplasmas schwellen Zellkerne und Zellen des Follikelepithels am hinteren Eipol auf. Dabei hebt sich letzteres an der zukünftigen Eintrittsstelle der Symbionten vom Chorion des Eies ab.

Die Invasion kann man schematisch in zwei Phasen gliedern, die aber fließend ineinander übergehen, wie die Abbildungsfolge 7–9 vereinfachend zeigt: 1. Die Symbionten nisten sich in einer Abschnürung des Eiröhrenstieles ein und bilden dort ein Filialmyzotom. Dieser «Warteraum» wird durch das Follikelepithel vom Ei abgegrenzt (Abb. 7). Die eingeschlossenen Symbionten verharren in einer Ruhephase, bis das Ei das infektionsreife Stadium erreicht hat. 2. Die Symbionten dringen an einer vorgegebenen Stelle durch das Follikelepithel in

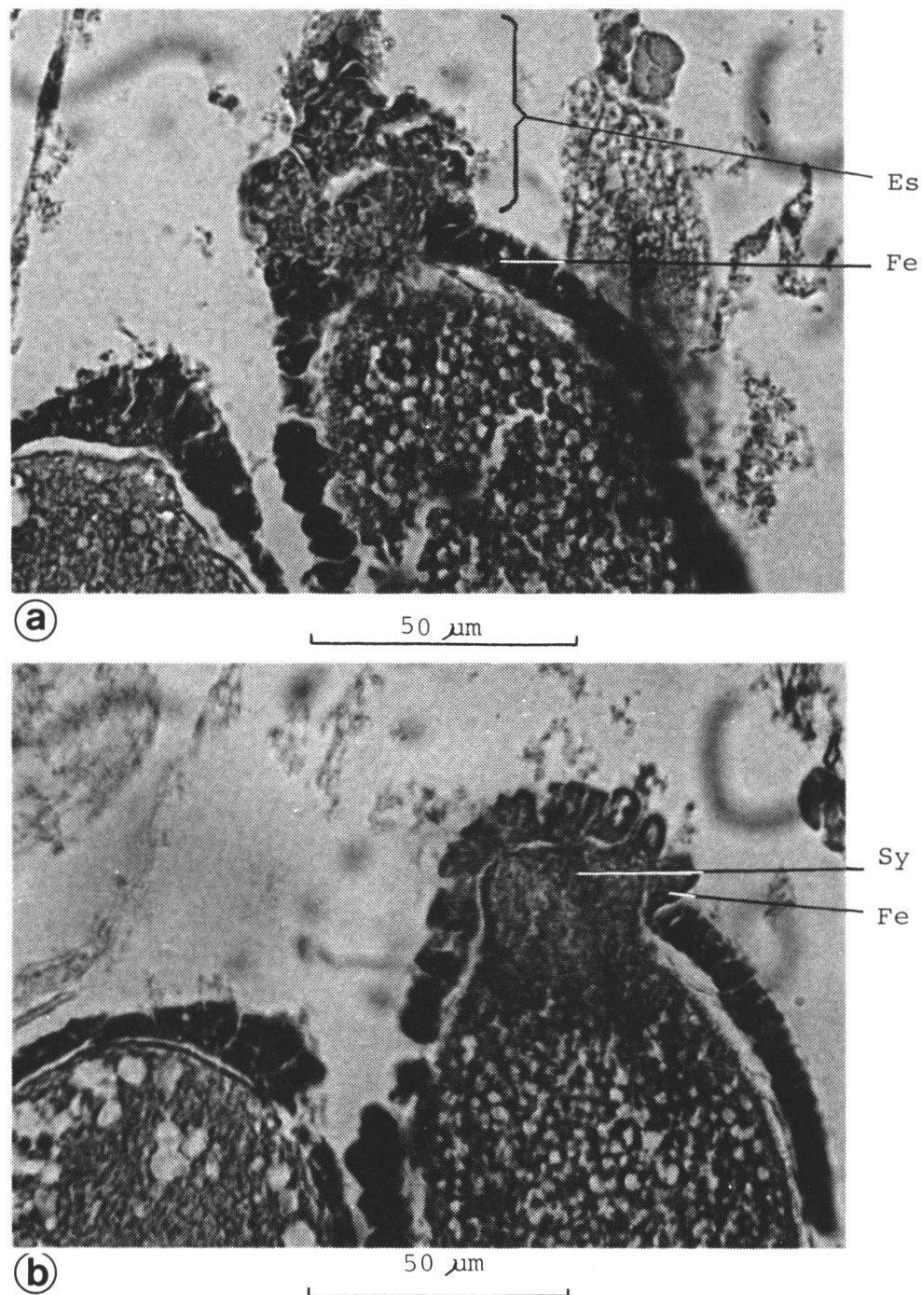


Abb. 8 a-b: Verschmelzen des Filialmyzetoms mit dem hinteren Eipol bei noch stattfindender Symbionten-Infektion. Es = Eiröhrenstiel; Fe = Follikelepithel; Sy = Symbionten.

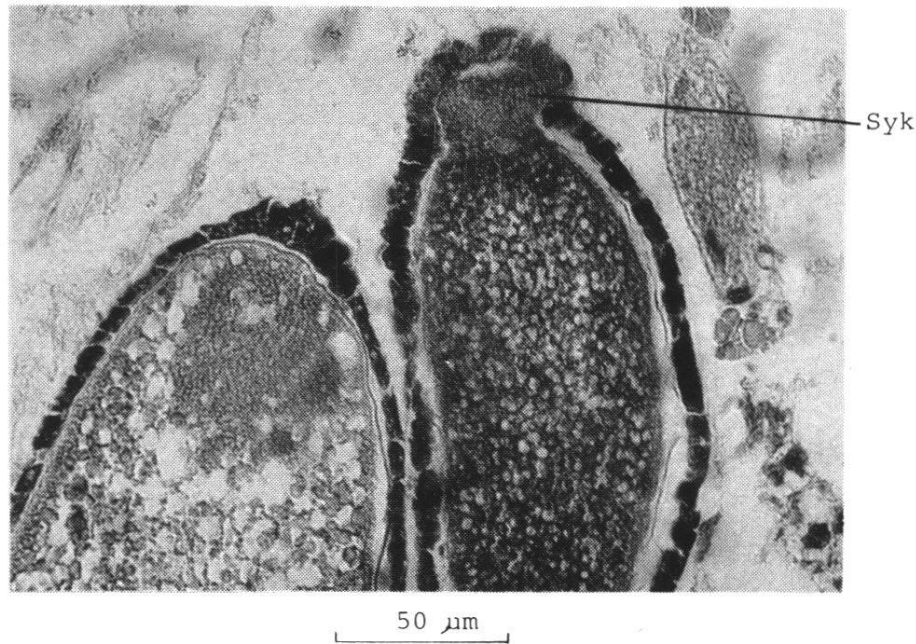


Abb. 9: Winterei von *Capitophorus similis* mit aufsitzender Symbiontenkappe (Syk) am hinteren Pol im Ei rechts; im Ei links sind die Symbionten in das Ei aufgenommen worden und bilden an dessen Hinterende den Symbiontenballen. Das Chorion hat sich wieder vollständig geschlossen.

den Hohlraum zwischen Follikelepithel und Chorion ein (Abb. 8a) und sitzen später dem hinteren Eipol kappenartig auf (Abb. 8b, 9). Dabei können immer noch einzelne Symbionten aus der Leibeshöhle zuwandern.

Nach erfolgter totaler Aufnahme in das Ei, die möglicherweise durch Dotterkontraktionen unterstützt wird, wird das Chorion an der ehemaligen Eintrittspforte wieder geschlossen. Der Symbiontenballen ist gegen das Deutoplasma deutlich abgegrenzt am hinteren Eipol zu sehen (Abb. 9, Ei links), wo er bis zur Gastrulation des künftigen Fundatrix-Embryos liegen bleibt.

4. Diskussion

Im Rahmen dieser Arbeit sollte versucht werden, einen Einblick in die symbiontischen Verhältnisse der bisexuellen Generation von *C. similis* zu gewinnen und mit dem Verhalten anderer Arten zu vergleichen. Es konnte gezeigt werden, daß *C. similis* einerseits in den großen Linien den Erscheinungsformen symbiontischen Geschehens anderer Blattlausarten folgt, andererseits aber artspezifische Verhaltensweisen zeigt.

Gemeinsam mit anderen diesbezüglich untersuchten Pflanzenläusen besitzt *C. similis* ein Myzetom, das häufig, vor allem in jüngeren Larven, aus zwei Strängen, die durch das Abdomen ziehen, besteht. Vielfach aber herrscht die sogenannte Paketform (LAMPEL, 1958) vor, bei der sich das Myzetom aus einer Vielzahl angehäufter Myzetozyten aufbaut. In jungen Larven füllt das Myzetom

fast das ganze Abdomen aus. Je nach Entwicklungsstufe wird das ursprünglich kompakte Myzetom durch die Entfaltung der Geschlechtsorgane und die Embryonenbildung dann mehr oder weniger stark zerklüftet und zersplittert.

Das Myzetom beherbergt bei *C. similis* nur eine Art von Symbionten, *C. similis* ist demzufolge monosymbiontisch. In *Uroleucon jaceae* (L.) wurden neben kugeligen auch stäbchenförmige Symbionten beobachtet, *Lachnus roboris* (L.) weist neben den beiden Arten noch eine dritte, kokkenähnliche auf (KLEVENHUSEN in BUCHNER, 1953). Diese Blattlausarten werden di- bzw. trisymbiontisch genannt.

Was die Zahl der das Myzetom bildenden Myzetozyten angeht, liegt sie nach meinen Beobachtungen weit unter derjenigen von *Pemphigus*; bei Sexualis-♀♀ von *C. similis* wurden lediglich 10–13, durchschnittlich 12,6, Myzetozyten festgestellt, bei *P. spirothecae*-Sexualis-♀♀ hingegen durchschnittlich 22,7 (LAMPEL, 1958).

In der Übertragung der Symbionten von der letzten parthenogenetischen zur bisexualen Generation und ihrer weiteren Entwicklung zeigen sich bei *C. similis* charakteristische Unterschiede zum Verhalten der *Pemphigus*-Arten, die TÓTH (1938) und LAMPEL (1958, 1959, 1968–1969) eingehend untersucht haben. Die Infektion der Sexualis-Weibchen beginnt bei *C. similis* in den Gynopara-Erstlarven und kann auch bei Viertlarven noch beobachtet werden, anders als bei *Pemphigus*, wo sie nur in den jungen Sexupara-Erstlarven erfolgt (LAMPEL 1958, 1959); ebenso ist die Infektionsdauer bei der von mir untersuchten Art bis in die späte Gastrula verlängert, wogegen sie in Sommer- und Herbsttiergenerationen von Pemphiginen meist schon vor der Keimstreifbildung abgeschlossen ist. *C. similis* ist dem Typ mit mittlerer Infektionsdauer zuzurechnen. Ein anderes Charakteristikum dieser Aphididae-Species (und anderer Aphididae) im Gegensatz zu *Pemphigus*-Arten scheint es zu sein, daß schon während des Übertrittes der Symbionten in den Embryo die Abschnürung der Myzetozyten vom Rand her erfolgt (Abb. 3), ähnlich wie dies SELL (in BUCHNER, 1953) an *Aphis sambuci* L. feststellte.

An *Pediculus capitis* De G., einer Anopluren-Art, stellte RIES (BUCHNER, 1953) fest, daß die Übertragung der Symbionten auf die Nachkommen auf dem Umweg über die Infektion besonderer Organe, den Ovarialampullen, und später über den Eiröhrenstiel in die Oozyte geschieht, sobald sie das infektionsreife Stadium erreicht hat. Einen Parallellfall zur Kleiderlaus beobachtet man bei *C. similis* in dem Sinn, daß die Symbionten zuerst in den Eiröhrenstiel des Sexualis-Weibchens hinter das Winterei eindringen. Sie verharren dort eine Zeit lang und treten dann an einer vorbestimmten Stelle vollständig in das infektionsreife Winter-Ei ein. Einzelne wichtige Phasen dieses für die Blattläuse vollkommen neuen Übertragungsmodus der Symbionten sind in den Abbildungen 7–9 zusammengefaßt. Man könnte den vorliegenden Typ der Besiedlung als Sekundärinfektion bezeichnen. Es scheint sich bei dieser Art von Winterei-

Infektion um eine der verschiedenen bisher noch nicht entdeckten Varianten zu handeln, von denen BUCHNER (1953) in seiner Übersicht über die Aphiden-Symbiose spricht. Einfacher liegen die Verhältnisse bei Pemphiginen. Dort strömen die Symbionten aus einem Ringmyzetom am hinteren Eipol in mehreren Armen zwischen den gelockerten Follikelzellen in das Winterei ein und bilden einen halbkugeligen Ballen. Ein Rest der Myzetozyten bleibt außerhalb des Wintereis im Fettkörper, der das Ei umgibt, erhalten.

Die Riesenzellen, die LAMPEL (1958) bei *Pemphigus* zum ersten Mal entdeckte, konnten auch bei *C. similis* beobachtet werden, allerdings mit dem Unterschied, daß sie hier noch mit Symbionten besiedelt waren, die Degenerationserscheinungen aufwiesen (Abb. 4).

Untersucht man die Männchen von *C. similis* auf ihre symbiontischen Einrichtungen, so konstatiert man, daß sie wie die Sexualis-Weibchen ein gut entwickeltes Myzetom besitzen, entsprechend den Anforderungen, die an sie gestellt werden. Ein Gleichgewicht zwischen dem jeweiligen Bedarf an Symbionten und ihrem Verhalten zeigt sich eindrucklich bei den Tieren der bisexuellen Generation der Pemphiginen: Als Zwergsexuales mit morphologisch und anatomisch weitgehenden Rudimentierungen beherbergen die Männchen keine Symbionten (mehr). Es finden sich zwar Myzetomanlagen in den männlichen Embryonen, sie degenerieren aber auf einem sehr frühen Entwicklungsstadium (LAMPEL, 1959). Die Sexualis-♀ besitzen natürlich auch bei *Pemphigus* Symbionten, da sie deren Weitergabe an die Fundatrix-Generation durchführen müssen.

5. Zusammenfassung

Die symbiontischen Einrichtungen bei Herbsttieren und Wintereiern von *Capitophorus similis* sind einerseits denjenigen anderer Blattlausarten ähnlich, andererseits zeigen sie aber auch einige Besonderheiten: Die Symbionteninfektion der Sexualis-Weibchen beginnt in der Gynopara-Erstlarve und kommt auch bei Viertlarven noch vor. Die Infektionsdauer ist bis in die späte Gastrula verlängert. Die Winterei-Infektion erfolgt sekundär aus einem Filialmyzetom im Eiröhrenstiel, wobei die Symbiontenmasse als Ganzes in das Ei aufgenommen wird. Beide Sexualis-Morphen enthalten Symbionten.

Summary

The symbiotic organization of autumn animals and of winter-eggs of *Capitophorus similis* are on one side similar to those of other species of aphids, on the other side they show some differences: The symbiotic infection of sexual females begins in the first larva of the gynopara and still appears in the fourth larva. The infection period is extended up to the late gastrula. The infection of winter-eggs results indirectly from a filialmyzetom, whereby the symbionts are incorporated totally into the egg. Both sexual morphs contain symbionts.

Résumé

L'équipement symbiotique des générations d'automne et des œufs d'hiver de *Capitophorus similis* ressemblent à celui d'autres espèces de pucerons, il montre, cependant, quelques particularités: L'infection des femelles sexuées par les symbiotes commence dans la larve primaire de la gynopare et elle se trouve encore chez la larve de quatrième stade. Sa durée est prolongée jusqu'au stade gastrulaire. L'infection des œufs d'hiver est du type secondaire, c'est-à-dire, les symbiotes forment un mycétome filial dans la tige de l'ovariole et sont entièrement absorbés par l'œuf. Toutes les deux morphes sexuées contiennent des symbiotes.

6. Danksagung

Herrn Prof. Dr. G. Lampel danke ich für seine Unterstützung bei dieser Arbeit sowie für die kritische Durchsicht des Manuskriptes.

7. Literatur

- BUCHNER, P.: Endosymbiose der Tiere mit pflanzlichen Mikroorganismen. Birkhäuser: Basel & Stuttgart 1953.
- – : Endosymbiosestudien an Schildläusen, I: *Stictococcus sjoestedti*. Z. Morph. Ökol. Tiere 43: 262–312 (1954).
- LAMPEL, G.: Die symbiontischen Einrichtungen im Rahmen des Generationswechsels monözischer und heterözischer Pemphiginen der Schwarz- und Pyramidenpappel. Z. Morph. Ökol. Tiere 47: 403–435 (1958).
- – : Geschlecht und Symbiose bei den Pemphiginen. Z. Morph. Ökol. Tiere 48: 320–348 (1959).
- – : Untersuchungen zur Morphenfolge von *Pemphigus spirothecae* PASS. 1860 (Homoptera, Aphidoidea). Bull. Soc. Frib. Sc. Nat. 58, 56–72 (1968–1969).
- LOHER, H., & LAMPEL, G.: Experimentelle Untersuchungen zur Morphendetermination bei *Capitophorus similis* VAN DER GOOT 1915 (Homoptera: Aphididae). Entomol. Gen. (1983). Im Druck.
- TÓTH, L.: Entwicklungszyklus und Symbiose von *Pemphigus spirothecae* PASS. (Aphidina). Z. Morph. Ökol. Tiere 33: 412–437 (1938).