

- das Abstammungsproblem der Kulturpflaume. *Planta* 25, 22–58 (1936). — 65a. SINGLETON, W. R.: Cytogenetic behavior of fertile tetraploid hybrids of *Nicotiana rustica* and *Nicotiana paniculata*. *Genetics* 17, 510–544 (1932). — 66. SKALINSKA, M.: Cytological mechanism of segregation in the progeny of an allotetraploid *Aquilegia*. *Proc. 6th Int. Congr. Genet.* 2, 185–187 (1932). — 67. SKIEBE, K.: Artbastardierung und Polyploidie in der Gattung *Cheiranthus* L. *Züchter* 26, 353 bis 363 (1956). — 68. SKIEBE, K.: Die Bedeutung von unreduzierten Gameten für die Polyploidiezüchtung bei der Fliederprimel (*Primula malacoides* Franchet). *Züchter* 28, 353–359 (1958). — 69. STELZNER, G.: Wege zur züchterischen Nutzung des *Solanum chacoense* Bitt. in Hinblick auf die Züchtung käferresistenter Kartoffelsorten. *Züchter* 15, 33–38 (1943). — 70. STOREY, W. B.: Diploid and polyploid gamete formation in orchids. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 68, 491–502 (1956). — 71. STRAUB, J.: Polyploidieauslösung durch Temperaturwirkungen. *Z. Bot.* 34, 385–481 (1939). — 72. TERNOVSKY, M. F.: Erscheinungen der Polyploidie bei Artenbastarden von *Nicotiana*. *Z. Pflanzenz.* 20, 268–289 (1935). — 73. THOMPSON, R. C.: An amphidiploid *Lactuca*, produced by nonreduction in F_1 -hybrids. *J. Hered.* 33, 253–264 (1942). — 74. TISCHLER, G.: Das Problem der Basis-Chromosomenzahlen bei den Angiospermen-Gattungen und -Familien. *Cytologia* 19, 1–10 (1954). — 75. U, N.: Genome-analysis in *Brassica* with special reference to the experimental formation of *B. napus* and peculiar mode of fertilization. *Jap. J. Bot.* 7, 389–452 (1935). — 76. U, N., U. MIDUSIMA and K. SAITO: On diploid and triploid *Brassica-Raphanus* hybrids. *Cytologia* 8, 319–326 (1937). — 77. VEIHMAYER, F. J.: Soil moisture. *Handb. Pflanzenphysiol.* 3, 64–123 (1956). — 78. WANGENHEIM, K. H. v.: Zur Ursache der Kreuzungsschwierigkeiten zwischen *Solanum tuberosum* L. und *S. acaule* Bitt. bzw. *S. stoloniferum* Schlecht. et Bouché. *Z. Pflanzenz.* 34, 7–48 (1954). — 79. WHITAKER, TH. W.: The occurrence of a spontaneous triploid celery. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 39, 346–348 (1943). — 80. WHITTINGTON, W. J., and J. HILL: Growth studies on natural hybrids between *Lolium perenne* and *Festuca pratensis*. *J. exp. Bot.* 12, 330–340 (1961); Ref. in: *Plant Breed. Abstr.* 31, 4807 (1961).

Aus dem Institut für Pflanzenzüchtung Quedlinburg
der Deutschen Akademie der Landwirtschaftswissenschaften zu Berlin, Entomologische Abteilung

Das Beziehungsgefüge zwischen Blattläusen und (landwirtschaftlichen) Kulturpflanzen als Beispiel eines Zyklus autökologischer Phasen* **

Von H. J. MÜLLER

Quedlinburger Beiträge zur Züchtungsforschung Nr. 66

Mit 1 Abbildung

Einleitung

Die Aufklärung der Ursachen unterschiedlicher Anfälligkeit oder Resistenz von Pflanzen gegenüber Schädlingen ist eine spezifische Aufgabe der angewandten Autökologie. Handelt es sich doch darum, das Beziehungsgefüge zwischen verschiedenen Organismen von wirtschaftlicher Bedeutung soweit zu erkennen, daß es womöglich zugunsten menschlicher Nutzung verschoben werden kann.

Die Autökologie ist eine integrierende, eine Dachwissenschaft, welche die Arbeit der biologischen Grunddisziplinen sowie der Geowissenschaften voraussetzt, um selbst wirksam werden zu können. Ihr Hauptanliegen, die Stellung der Einzelart im Gesamtzusammenhang der Natur zu verstehen, kann daher nur durch analytische und synthetische Arbeit bewältigt werden. Da die ökologischen Faktoren auf physiologischer Ebene wirken (DE WILDE 1962), muß sie sich bei der Analyse im wesentlichen der Methoden der Grunddisziplinen bedienen. Erst bei der Synthese hat sie eigene Verfahren zu entwickeln. Es gilt dann, die Wirkungen der einzelnen Elemente und Faktoren sowie die Bedeutung ihres Zusammenspiels im Hinblick auf die Existenz der untersuchten systematischen Kategorie (der Art, Unterart, Rasse,

Population) kritisch zu bewerten. Erst ein solche quantifizierendes Abwägen aber gestattet, auch die Entwicklung und die elastischen (Fließ-) Gleichgewichte interspezifischer Beziehungen zu erfassen und richtig zu beurteilen. Statistik und Korrelationsrechnung sind daher für die Autökologie die Methoden der Wahl.

Die quantifizierende Beurteilung der natürlichen Zusammenhänge und der wirksamen Faktoren ist besonders für die angewandte Ökologie von entscheidender Bedeutung. Es sollen ja die Eingriffsmöglichkeiten, d. h. die schwachen Stellen in den Wechselbeziehungen gefunden werden. Das gilt auch für die angewandte Entomologie, die daher ebenfalls durch die Notwendigkeit charakterisiert wird, zuerst sowohl Systematik und Bionomie, Ernährungs- und Entwicklungsphysiologie, Sinnesphysiologie und Verhalten sowie die genetischen Verhältnisse der betreffenden Arten zu beherrschen als auch die Umweltfaktoren ihres Lebensraumes genau zu kennen, bevor sie zu praktisch brauchbaren Aussagen kommen kann.

Der Vielzahl und Verschiedenartigkeit der Organismenarten auf der einen, der möglichen Umweltfaktorenkombinationen auf der anderen Seite entspricht allerdings eine nahezu unendliche Mannigfaltigkeit ökologischer Beziehungsgefüge zwischen ihnen. Von vornherein ist daher kein durchgehendes Prinzip, kein Grundschema und mithin kein allgemeingültiges Schema etwa für die Bekämpfung von Schädlingen und speziell für die Resistenzzüchtung zu erwarten. In der Tat lassen nach Breite und Tiefe vermehrte Untersuchungen auch hier stets erneut

* Herrn Professor Dr. Dr. h. c. GUSTAV BECKER zur Vollendung des 60. Lebensjahres in herzlicher Dankbarkeit gewidmet.

** Ausarbeitung eines Vortrages, der im Herbst 1963 anlässlich eines Symposiums des Instituts für Forstwissenschaften Eberswalde der Deutschen Akademie der Landwirtschaftswissenschaften zu Berlin und im Sommer 1964 auf einem Kolloquium des Zoologischen Instituts der Ernst-Moritz-Arndt-Universität Greifswald gehalten wurde.

deutlich werden, daß „die Erkenntnis von heute der Spezialfall von morgen“ ist. Besonders in der angewandten Ökologie besteht dennoch immer wieder die Aufgabe, aus der Breite der Variabilität den Normalfall herauszuschälen, der unter den vorgegebenen Umständen in der Regel eintritt.

In diesem Sinne sollen die folgenden Ausführungen als Versuch einer autökologischen Betrachtung über die Wechselbeziehungen zwischen Pflanzen und phytophagen Insekten verstanden werden.

Die Beziehungen zwischen Blattläusen und landwirtschaftlichen Kulturpflanzen wurden als Beispiel dafür nicht nur gewählt, weil sie dem Verfasser durch eine anderthalb Jahrzehnte lange Arbeit vertraut sind. Sie bieten infolge der teilweise sessil parasitischen, zeitweise agil migratorischen Lebensweise der wirtswechselnden Aphiden ein wesentlich vielseitigeres Bild als etwa das bequemer zu untersuchende und daher oft behandelte von den Vorratschädlingen in einem Getreidesack. Zugleich läßt sich hier der Wandel der Anschauungen von naiv naturkundlichen Annahmen zu ökologisch gesicherten Erkenntnissen besonders eindrucksvoll belegen.

Der unmittelbare Wirt-Parasit-Konnex zwischen mindestens zeitweise frei beweglichen phytophagen Insekten und den kurzlebigen, oft nur ein- oder anderthalbjährigen landwirtschaftlich genutzten Pflanzen kann notwendigerweise nicht ununterbrochen bestehen. Ihre wechselseitigen Beziehungen durchlaufen vielmehr einen Zyklus verschiedener Phasen der Bindung und Lösung, in denen neben der mehr oder weniger lange anhaltenden Ausbeutungsphase (Exploitation) zwei Richtungen zu unterscheiden sind: eine konduktive, welche die Partner durch Attraktion und Konjunktion in Verbindung bringt, und eine separative, welche sie durch Separation und Dispersion wieder auseinanderführt (s. Abb. 1). Die Antriebe zur Vereinigung liegen in der Hauptsache auf der Seite des nahrungssuchenden Insekts, während die Ursachen der Entflechtung des Gefüges mehr auf seiten der Pflanze zu suchen sind, die fortan kein geeignetes Substrat mehr für ihre Ausbeuter darstellt. Theoretisch bestehen in beiden Fällen Möglichkeiten, das Beziehungssystem zu stören. Die Hemmung der Konduktion durch Erschwerung oder Verhinderung der Wirtsfindung, Wirtserkennung bzw. Wirtswahl, also — resistenzphysiologisch gesprochen — des Präferenz-Nonpräferenz-Mechanismus, kann das Zusammentreffen der Partner verhindern. Eine Förderung der separativen Mechanismen, vor allem also der antibiotischen Eigenschaften der Pflanze, vermag die Verbindung vorzeitig, resistenzphysiologisch rechtzeitig zu lösen. Ein Spezialfall, der aber offenbar eine lange phylogenetische Anpassung voraussetzt, ist die Toleranz, d. h. das schadhafte Ertragen des Insektenbesatzes durch die Kulturpflanze oder seine Unschädlichmachung durch Einengung auf praktisch bedeutungslose minimale Bezirke, wie das bei der Gallbildung zu beobachten ist.

Separationsphase

Unter natürlichen Verhältnissen beginnt die Separation von Pflanzen und phytophagen Insekten stets mit einer Verknappung oder Verschlechterung der Ernährungsbedingungen auf der bisherigen Wirts-

pflanze, im Falle der Aphiden mit einem Absinken der Aminosäurekonzentration in den Phloemen infolge natürlicher physiologischer Reife des Laubes (s. u. S. 19) sowie durch Erkrankungen, Nährstoff- oder Wassermangel (KENNEDY u. BOOTH, 1959) oder andere Störungen des Baustoffwechsels, aber auch infolge Übervölkerung der Pflanze durch die Aphiden. Nur solange die elementaren Eiweißbausteine im Überfluß vorhanden sind, so daß sie sogar mit dem Honigtau relativ reichlich ausgeschieden werden (MITTLER 1958), kann die Neotenie, d. h. die Produktion von ungeflügelten, weil schon als Larve fortpflanzungsfähig werdenden Individuen und damit eine rasche und intensive Ausnutzung der Nahrungsquelle aufrechterhalten werden. Anderenfalls entstehen — wahrscheinlich neurohormonal gesteuert — in zunehmendem Maße geflügelte Volltiere, die zum Verlassen der sich erschöpfenden Nahrungsquelle prädestiniert sind. Nach neueren Untersuchungen (LEES 1963, B. JOHNSON 1965) fördert jedoch auch der wiederholte Kontakt mit Nachbartieren, wie er in übervölkerten Kolonien unvermeidlich ist, die Induktion von Geflügelten. Man kann das als eine selektiv entstandene, „vorausschauende“ Sicherung auffassen, da Übervölkerung immer zu Nahrungsverknappung führen muß.

Der Mangel an essentiellen Nährstoffen, der bereits die Geflügeltenbildung auslöste, erniedrigt dann bei den Geflügelten selbst nach der letzten Häutung auch die Schwelle für motorische Aktivität, indem er zugleich die Schwelle für Nahrungsaufnahme heraufsetzt. Junge Geflügelte weisen infolgedessen bald nach der Aushärtung einen lebhaften Bewegungstrieb auf, der durch eine stark positive Reaktion auf kurzwelliges Licht nach oben ausgerichtet wird. Alle gesunden Geflügelten verlassen sobald als möglich fliegend die alte Wirtspflanze, auf der sie entstanden und herangewachsen sind, und streben dem blauen Himmelslicht entgegen.

Allerdings müssen für den Abflug bei *Aphis fabae* geeignete mikrometeorologische Bedingungen herrschen: Helligkeit, 17 °C auf der Startfläche, Luftbewegungen nicht über 2° Beaufort und kein Niederschlag. Anderenfalls verzögert sich der Abflug, so z. B. durch die Dunkelheit der Nacht, so daß sich bei störungsfreiem Strahlungswetter Abflugmaxima in den frühen Vormittagsstunden ergeben, die bei konstanter Beleuchtung nicht auftreten (MÜLLER 1955). An böigen Tagen warten startbereite Bohnenläuse auf der Unterseite der Blätter auf windstille Augenblicke (MÜLLER u. UNGER 1951).

Dispersionsphase

Mit dem aktiven Abflug von der alten Wirtspflanze ist die separative Phase in der Beziehung Blattlaus-Pflanze abgeschlossen, der Kontakt zwischen Wirt und Parasit völlig gelöst und die richtungslose Dispersion eingeleitet. Die soeben abgeflogene Blattlaus ist in dieser Phase ihrer Entwicklung sinnesphysiologisch nicht in der Lage, Pflanzen, selbst bestgeeignete Wirtspflanzen als solche überhaupt zu erkennen und etwa auf ihnen zu landen. Sie umfliegt sie in ihrem zielstrebigem Flug zum kurzwelligen Licht gegebenenfalls wie jedes andere Hindernis, das langwelliges Licht reflektiert, bzw. sie startet sofort wieder, wenn sie zwangsweise auf sie gesetzt wird.

Entgegen der früher verbreiteten Annahme, wonach die Blattläuse wegen ihrer geringen Größe ausschließlich ein Spiel der Winde seien und passiv, von ihren Entstehungsplätzen losgerissen, mehr oder weniger weit verfrachtet und auf anderen abgesetzt würden, beruht die Migration primär auf einem aktiven, rein phototaktisch gerichteten Flug. Dies schließt nicht aus, daß die unter fluggünstigen Bedingungen — am Waldrande, in Bodennähe usw. — gestarteten Blattläuse von horizontalen und vertikalen Luftströmungen erfaßt und von ihnen mehr oder weniger lange und somit mehr oder weniger weit mitgeführt werden, sobald sie auf ihrem Flug zum kurzwelligen Licht zwangsläufig in größere Höhen geraten. Doch schlagen sie dabei weiter mit den Flügeln.

Bekanntlich treffen alljährlich solche — etwas ungenau zum Luftplankton gerechnete — Aphidenschwärme in Gegenden oder auf Inseln ein, die hunderte von Kilometern von den möglichen Startplätzen entfernt liegen (Island, Spitzbergen usw.) und selbst oft gar keine Möglichkeit zur Entwicklung der Primärwirte dieser Blattläuse bieten. Im Sog solcher Luftströme können freilich die fliegenden Aphiden als Partikel betrachtet werden, deren Verteilung der vertikalen Stabilität der Atmosphäre entspricht, die so bis in > 1200 m Höhe gelangen können (C. G. JOHNSON 1957).

Diesen häufig also durch passive Verfrachtung unterstützten aktiven Migrationsflug hat MOERICKE (1955) als Distanzflug bezeichnet. Seine Dauer beträgt wenigstens potentiell einige Stunden und hängt in erster Linie von der Größe des zu Beginn des Fluges verfügbaren Fettdepots ab. In Laborversuchen COCKBAINS (1961a + b) schlugen gefesselte, von einem Luftstrom angeblasene Bohnenläuse durchschnittlich 6, im Extrem 12 Stunden mit den Flügeln und verbrauchten dabei zunächst ($\frac{3}{4}$ Std.) ihre Glykogen-, alsdann ihre Fettreserven. Auch in KENNEDYs abgedunkelter Flugkammer flogen sie zum Teil mehrere Stunden lang gegen einen von oben, vom kurzwelligen Licht herkommenden schwachen Luftstrom an, der gerade ihren nach oben gerichteten Vortrieb kompensierte. Erst dann begannen sie, das kurzwellige Oberlicht zu meiden und auf Wirtspflanzen oder gelben, grünen oder orangefarbenen Flächen mit Landungen zu reagieren (KENNEDY u. BOOTH 1963a + b).

Dieser Umschlag im phototaktischen Verhalten vom kurzwelligen zum langwelligen Licht (bzw. die Schwellenerniedrigung der Reaktion auf langwellige Strahlung) beruht letzten Endes zweifellos auf der Erschöpfung der Energiereserven im Fettkörper und bildet den Übergang von der Migration zur Befallsstimmung, d. h. von der separativen zur konduktiven Richtung in den Pflanze-Parasit-Beziehungen.

Das hier bei den Aphiden gefundene Umschlagen der Reaktion zum Licht nach einem ausgedehnten Dispersionsflug, das einen Wechsel im Verhalten zu den Wirtspflanzen von der Ablehnung vor und zur Annahme nach dem Distanzflug bedingt, ist wahrscheinlich bei Phytophagen ein weiter verbreitetes Prinzip. Borkenkäfer (*Trypodendron lineatum*) reagieren nach dem Verlassen der Winterlager im Licht zunächst auch in Gegenwart von adäquaten Wirtsreizen (Terpen-Duft) mit zielstrebigem Abflug. Erst nach längerem Flug, in dessen Verlauf sie Luft schlucken, werden sie vom Duft reifen Holzes auch im Sonnenschein zu Landungen auf den

Stämmen veranlaßt. Entfernt man experimentell die Luftblase aus dem Darm, so fliegen sie erneut ab, während nichtgeflogene Käfer nach künstlicher Injektion von Luft die Stämme im Licht ohne vorherigen Flug annehmen (GRAHAM 1959, 1961).

In beiden Fällen muß also die Dispersionsphase erst weitgehend abgelaufen sein, bevor die Phase der Attraktion, und sei es zunächst nur mit ganz unspezifischen Reaktionen, wieder einsetzen und auf die Wirtspflanze reagiert werden kann.

Sitona cylindricollis vermag überhaupt nur im Fluge auf den Cumarin-Duft seiner Wirtspflanzen zu reagieren. So wird verständlich, warum Olfaktometerversuche oft zu widersprechenden Ergebnissen führen. In bestimmten Verhaltensphasen können taktile Reize stören oder die Duft- und Farbreize nicht mehr oder noch keine Reaktionen auslösen.

Attraktionsphase

Die fliegenden Aphiden scheuen nun vor dem UV-reichen, kurzwelligen Himmelslicht zurück und werden dadurch automatisch in die Nähe des Erdbodens und der Vegetation geführt, die vorwiegend langwelliges Licht reflektieren und damit den Flugtrieb annähernd horizontal ausrichten (KENNEDY, BOOTH u. KERSHAW 1961). Da die Blattläuse nun auch zu Landungen auf Pflanzen geneigt sind, bezeichnet man diesen Teil der Migration als Befallsflug. Er ist wiederum rein aktiv, d. h. er kann nur unter fluggünstigen Bedingungen stattfinden, die denen beim Startflug gleichen, indem sie die aktive Bestimmung der Flugrichtung gestatten. Optimal sind Temperaturen zwischen 18 und 25 °C, doch liegen die Grenzen jeweils mindestens 5 ° niedriger bzw. höher. Niederschläge und Trockenheit, Windstärken von mehr als 2 ° Beaufort und Dunkelheit verhindern den Flug, d. h. die Läuse lassen sich unter diesen Bedingungen wahllos auf Pflanzen und beliebigen anderen Substraten, auch auf dem Erdboden, nicht aber auf Gewässern und anderen UV-reflektierenden Flächen, nieder und warten unter Umständen günstigere Flugbedingungen ab (MÜLLER u. UNGER 1952). Dies hat zwei Erscheinungen zur Folge. Der Befallsflug findet vorwiegend in Bodennähe statt — schon in 1 m Höhe ist seine Dichte auf $\frac{1}{6}$ bis $\frac{1}{10}$ gesunken —, weil dort die fluggünstigen Bedingungen eher verwirklicht sind als weiter oben (Bremsung der Windgeschwindigkeit, Reflexion der Wärmestrahlung, höhere relative Luftfeuchtigkeit). Er weist ferner an ruhigen Strahlungstagen einen zweigipfeligen Verlauf mit jeweils einem Maximum in den frühen Vormittagsstunden sowie am Spätnachmittag und Abend auf, da sich nur dann im Gang von Temperatur und Luftfeuchtigkeit jeweils optimale Verhältnisse ergeben; über Mittag ist es dagegen meist zu heiß, zu trocken und oft auch zu windig. Der Flug in unmittelbarer Bodennähe hat zur Folge, daß am Rande dichter Pflanzenbestände häufiger Landungen als in ihrem dunklen Inneren stattfinden. Daraus erklärt sich der auf Ackerbohnen, Kartoffel- und Rübenfeldern häufig zu beobachtende verstärkte Randbefall mit Blattläusen. Er entwickelt sich nicht, wenn die Pflanzen während intensiver Befallsflüge noch keinen geschlossenen Bestand bildeten, so daß der Strom des Befallsfluges sich ungehindert zwischen sie ergießen und so auch die Pflanzen in der Mitte erreichen konnte.

Die naheliegende Annahme, daß der Befallsflug die Aphiden nun, von Farbe, Duft und Form der

Pflanzen geleitet, zielstrebig zu ihren neuen Wirten hinführe, erhält zunächst Unterstützung durch die Beobachtung, daß sich schon wenige Stunden nach Einsetzen des Befallsfluges große Unterschiede im Initialbefall zwischen Wirten und Nichtwirten einstellen. Auf anfälligen Schlanstedter Ackerbohnen finden sich nach wenigen Stunden 3- bis 5mal mehr Initialkolonien von *Aphis fabae* als auf den resistenten Rastattern (MÜLLER 1951). Quantitative Untersuchungen zeigen jedoch, daß die befallsfliegenden Aphiden unterschiedslos auf Resistenten wie Anfälligen sowie auch auf Wirten und Nichtwirten statistisch in gleicher Häufigkeit landen (MÜLLER 1953, 1962c).

Die Phase der Attraktion, d. h. der ersten Hinführung der Phytophagen zu ihren Nahrungs- oder Fortpflanzungsstätten (-objekten) ist auch bei den meisten anderen Insekten zunächst durch mehr oder weniger ungerichtetes Umherschwärmen (Suchläufe, Suchflüge), also ein typisches Appetenzverhalten gekennzeichnet. Erst wenn sie dabei in den Bereich von Landeauslösern geraten, steuern sie die Pflanzen mehr oder weniger zielstrebig (telotaktisch) oder von phobischen Reaktionen (tropotaktisch) geleitet an. Diese von den Pflanzen ausgehenden Reize sind oft physikalischer Natur und meist wirtsunspezifisch. Maikäfer steuern die Silhouetten des Waldbestandes, einzelner Bäume oder herausragender Baumkronen an. Auch Bohnenläuse, die bei etwas zu starker Luftbewegung ihr Ziel verfehlen und am Boden landen, wandern zielstrebig von allen Seiten auf die Ackerbohnenpflanze zu (MÜLLER, unveröff.). Auch in den relativ seltenen Fällen, wo eine spezifischere, meist chemische Anlockwirkung durch Geruchsstoffe (Geraniol bei *Popilla japonica*, Cantharidin bei Anthiciden, Senfölglycoside bei Brassiceen-Fressern usw.) ähnlich den Sexuallockstoffen der Schmetterlinge nachgewiesen ist, erfolgt die Attraktion nicht auf so große Entfernungen, wie man früher annahm. Vielmehr geraten die hin- und herkreuzenden, nach der geeigneten Reizsituation suchenden Insekten zufällig in den (bisweilen von Luftströmen erweiterten und verformten) Wirkungsbereich dieser Stoffe, die erst dann entsprechende Landereaktionen auslösen und so gewissermaßen als Fallen wirken, indem sie weitere Suchbewegungen ausschalten.

Seit MOERICKES experimentellen Ermittlungen (1950, 1952) ist bekannt, daß Blattläuse verschiedene Farbbereiche unterscheiden können. In Befallsstimmung werden sie am stärksten von Gelb zur Landung angeregt, so daß man sie dann in wassergefüllten gelben Schalen leicht fangen und auf diese Weise die Befallsflugdichte für bestimmte Orte und Zeitabschnitte quantitativ bestimmen kann. Dasselbe gilt für viele andere Pflanzenschädlinge, z. B. Rapsglanzkäfer, *Ceuthorrhynchus*-Arten, Psylliden, Wanzen usw., so daß Gelbschalen heute im Pflanzenschutzwarndienst weit verbreitet eingesetzt werden. Auf Pflanzen landen die meisten Aphiden um so häufiger, je höher der Gelbwert ihres Grüns ist. Für Rot sind sie dagegen wie viele andere Insekten blind. Völlig rot-braune Sommersalatsorten erhalten daher einen wesentlich geringeren Befallszuflug als grüne und gelbe, gleichgültig ob sie in erdfarbener brauner (Brache) oder in grüner Umgebung (Rasen, Weizen) stehen.

Braune Salate leiden deshalb auch weniger als grüne unter dem Salatmosaikvirus, das von Blattläusen, insbesondere *Myzus persicae*, übertragen wird (MÜLLER 1964).

Mit den weitgehend zufallsbedingten Landungen der Aphiden auf allen möglichen gelben oder grünen Substraten, d. h. also praktisch auf beliebigen Pflanzenarten bzw. -sorten ist zunächst nur der erste Schritt in konduktiver Richtung getan. Die Attraktionsphase stellt nur einen vorläufigen, ganz unspezifischen Kontakt zwischen den Partnern her, der aber weder der Wahrnehmung der Pflanze als Nahrungsquelle noch gar der eigentlichen Wirtswahl entspricht, sondern nur die notwendige Voraussetzung für sie schafft.

Konjunktionsphase

Dennoch könnte man vermuten, daß hier — wie oft bei mikrobiellen Wirt-Parasit-Beziehungen — die Wirtsfindung nach dem Prinzip der Streusandbüchse arbeitet, indem bei einem ungeheuren Aufwand an Individuen einfach alle die Parasiten preisgegeben werden, die nicht zufällig auf einer Wirtspflanze gelandet sind; oder aber nach einem Schüttelsiebverfahren, wobei die Aphiden so lange landen und wieder abfliegen, bis sie auf ein passendes Substrat geraten, d. h. die Attraktion also doch direkt zur Konjunktion von Wirt und Parasit führt. Dem widersprechen jedoch direkte Beobachtungen der gelandeten Läuse auf Wirten und Nichtwirten, z. B. von *Aphis fabae* und *Myzus persicae* auf den *Aphis fabae*-Wirten Futterrübe, Ackerbohne, Mohn und auf den *Myzus persicae*-Wirten Kartoffel und Weißem Senf sowie von *Aphis fabae*-anfälligen (Schlanstedter) und -resistenten (Rastatter) Ackerbohnen. Bei statistisch völlig gleicher Zuflugsdichte fliegen nämlich fast alle Gelandeten nach einem kurzen Aufenthalt von nur wenigen Sekunden bis zu einigen Minuten Dauer auch von den Wirtspflanzen bzw. hochanfälligen Sorten wieder ab. Lediglich die Aufenthaltsdauer sowie die Anzahl der dabei ausgeführten Probestiche ist auf den Pflanzen um so größer, je besser sie als Wirt geeignet sind. Nur dadurch, daß sich auf den Wirtspflanzen ein minimaler Bruchteil von wenigen Prozent der Besucher nach längerem Probieren und Umherwandern allmählich doch länger festsetzt, während das auf den Resistenten selten und auf Nichtwirten nie geschieht, kommt es schließlich schon nach wenigen Stunden zu den beobachteten Initialbefallsunterschieden. Die Masse der Gelandeten verläßt also auch die zufällig getroffene Wirtspflanze wieder, kann sie daher als solche nicht erkannt haben (MÜLLER 1962c).

Für die Erkennung und Annahme der Wirtspflanze sind offensichtlich die sogenannten Probestiche und das endgültige Anzapfen der Phloeme von wesentlicher Bedeutung. Verhaltensanalysen, histologische Nachprüfung der Einstichstellen sowie Markierung der Pflanze mit radioaktiven Isotopen haben gezeigt (HENNIG 1963), daß — entgegen naheliegenden Annahmen — bei dem kurzfristigen (10–60 sec) Aufsetzen des Labiums auf der Pflanzenoberfläche, beim sog. Probieren, die Stechborsten entweder gar nicht oder nur sehr oberflächlich, höchstens interzellulär zwischen die Epidermis eingestochen werden und daß dabei niemals irgendwelche pflanzliche Substanz aufgenommen, also auch nichts gekostet werden kann.

Offensichtlich erfordert das Einsenken des Stechborstenbündels ziemliche Anstrengung. Durchschnittlich wird erst nach 10–60 min das Phloem erreicht. Dabei besteht zwischen den ersten oberflächlichen „Probestichen“ und dem tieferen Einsenken kein prinzipieller Unterschied. In jedem Fall verlaufen die Stiche bis zum Erreichen des Phloems interzellulär. Jedoch muß die Einstichreaktion überhaupt erst gebahnt, quasi gelernt werden, „reifen“ im Sinne der Verhaltenslehre. Je mehr die gelandete Blattlaus noch vom Flugtrieb beherrscht wird, um so mehr ist sie geneigt, nach wenigen, quasi spielerischen und daher erfolglosen Einstichversuchen wieder abzufliegen, zumal auf den Landeflächen die Temperatur stets höher ist als in der durchflogenen Luft, so daß der Flugtrieb erneut angeregt wird. Je ermüdet und erschöpfter sie ist, um so länger verweilt sie und um so energischer und nachhaltiger versucht sie, die Stechborsten einzubohren, wobei sie die Antiklinen als Ansatzstellen bevorzugt.

Es muß also ein weiterer Umschlag im Verhalten eintreten, der die Schwelle für die lokomotorische Aktivität erhöht und stattdessen diejenige für vegetative Antriebe, besonders der Nahrungsaufnahme, senkt, damit eine Ansiedlung erfolgen kann. Dieser Wechsel wird einestails im Tier durch den vorangegangenen Flug, d. h. die zunehmende Erschöpfung der Reserven vorbereitet, andererseits aber von der Pflanze gehemmt oder gefördert, je nachdem ihre spezifischen mechanischen und chemischen Eigenschaften die Beruhigung der migratorischen Antriebe fördern und das Einsenken der Stechborsten sowie das Auffinden der Phloeme erleichtern (Wirtspflanzen), erschweren (Resistente) oder verhindern (Nichtwirte). In dem Maße, wie motorische Aktivität verbraucht wird, reift das Wirtswahl- und Ansiedlungsverhalten der Aphiden. Aber anstatt selbst aktiv zu wählen, scheinen sie eher von den Wirtspflanzen ausgesiebt und gewissermaßen festgehalten zu werden, die mit ihren Eigenschaften das Ansiedlungsverhalten begünstigen, während das bei Nichtwirten zumindest nicht der Fall ist. Wie bei vielen beißenden Insekten kommt also die Wirtswahl hier offenbar nicht durch spezifische Lockstoffe (Attraktants) der Wirtspflanzen, nicht durch einen positiven Wahlakt der Aphiden zustande, sondern durch die Verhinderung ihrer Ansiedlung auf Nichtwirten, deren Eigenschaften entweder aktiv abweisend wirken (Repellents) oder aber die Erkennung und Annahme der Pflanze nicht ermöglichen bzw. nicht begünstigen. Die Wirtspflanzen bleiben dann gewissermaßen als die einzigen übrig, auf denen die Ansiedlung gelingt, weil ihre Eigenschaften sie nicht verhindern (negative Selektion). Fast wirken sie dann wie Fallen. In ähnlicher Weise werden Maiszünslerlarven dadurch zum Fraß an älteren zuckerhaltigen Blättern geführt, daß dort der Resistenzfaktor (6-methoxybenzoxazolin) in der geringsten Konzentration vorliegt (BECK 1957, 1960).

Es liegt nahe, die vielfältigen Beziehungen zwischen Pflanzen und phytophagen Insekten mit der Unzahl der sekundären Pflanzenstoffe phylogenetisch in Verbindung zu bringen. Wie die Farben und Formen der Blumen auf der einen und die speziellen Gestaltungen und sinnesphysiologischen Fähigkeiten der Insekten zur Ausbeutung der Pollen- und Nektarquellen auf der anderen Seite als Anpassungsergebnisse zahlreicher polyphyletisch ent-

standener, wechselweiser Selektionsprozesse angesehen werden müssen, so lassen sich die sekundären Pflanzenstoffe als mutativ entstandene und unter dem Vernichtungsdruck der pflanzenfressenden Insekten positiv selektierte Eigenschaften der Pflanzen verstehen. Sie wirkten vermutlich alle zunächst als Repellents, indem sie etwa als Bitterstoffe die ursprünglich polyphagen Insekten vom Fraß abhielten und damit ihre Träger vor Schaden schützten. Sekundär konnten sich manche Insekten mutativ gerade auf solche Stoffe umstellen und sie als Indikatoren für günstige Futterpflanzen benutzen, so daß sie dann gerade umgekehrt, nämlich als Lockstoffe (Attraktants) wirken.

Über die Phagostimulantia, Strukturen oder Stoffe, welche das Ansiedlungsverhalten der Aphiden begünstigen und damit eine Pflanze für sie zur Wirtspflanze machen, wissen wir bisher sehr wenig. Da einerseits die bisher bekannten Geschmacksorgane im Pharynx liegen, die Stechborsten aber bis zum Erreichen der Phloeme interzellulär ins Pflanzengewebe eindringen, können Geschmacksreize erst nach vielen Minuten wirksam werden. Wenn dann wirklich etwas aufgesogen wird, ist der Ansiedlungsprozeß, die Konjunktion, praktisch schon \pm vollzogen. Nach EHRHARDT (1963) werden Nichtwirte endgültig erst nach Erreichen des Phloems abgelehnt. Wie die phytophagen Wanzen scheiden die Blattläuse aber neben dem rasch erhärtenden, den Stichkanal auskleidenden und versteifenden Speichel zugleich auch geringe Mengen eines wäßrigen Sekrets aus (MILES 1958, 1959a + b, 1960). Mit diesem können vielleicht schon vorher aus Ektodesmen und Plasmodiesmen gewisse stoffliche Reize wahrgenommen und aufgesogen werden. Nach neueren Versuchen von WENSLER (1962) nehmen Kohlläuse (*Brevicoryne brassicae*) Blätter ihres Nichtwirtes *Vicia faba* an, wenn sie mit wässriger Sinigrinlösung imbibiert sind, und zwar auch dann, wenn diese mit einer Celloidinmembran überzogen wurden, so daß die Wirkung über die Stechborsten gehen muß.

Möglicherweise spielt aber auch die Oberflächenstruktur der Pflanzen, die anatomische Textur sowie der osmotische Wert der Gewebe eine wichtige Rolle. Schon an einer jungen Ackerbohnenpflanze mit nur ca. 6 Blattpaaren siedeln sich an den unteren Internodien freiwillig keine Bohnenläuse an; experimentell dazu gezwungen, gehen sie meist alsbald vor Hunger zugrunde (HENNIG 1962). Die obersten jungen Stengelteile werden dagegen bevorzugt besiedelt. Wahrscheinlich erschwert unten die verstärkte Kutikula mechanisch das Eindringen der Stechborsten. Zudem ist durch die Vergrößerung der Zellen in älteren Geweben die Länge der Antiklinen pro Flächeneinheit und damit die Chance einer günstigen Ansatzstelle für das Stechborstenbündel stark reduziert. So beruht die Bevorzugung junger saftiger Pflanzenteile vor älteren bei der Besiedlung mit Blattläusen vom *Aphis fabae*-Typ wahrscheinlich auf einem ähnlich passiven Wahlprinzip wie die Annahme der Wirtspflanzen überhaupt: nur an solchen Geweben gelingt das Einstechen relativ leicht.

Das hier dargestellte, vor wenigen Jahren noch durchaus unbekannte Wirtswahlprinzip der Aphiden mit seiner nur sehr langsam fortschreitenden Umstimmung der lokomotorischen in die sessil parasitische Verhaltensweise und dem dadurch bedingten, mehr oder weniger häufigen Pflanzenwechsel hat zur Folge, daß nach der groben Dispersion über größere Entfernungen durch den Distanzflug nun während des Befallsfluges eine kleinräumige Feindispersion erreicht wird, so daß auch sehr verstreut wach-

sende einzelne Wirtspflanzen relativ sicher erreicht und schließlich auch besiedelt werden; ein Phänomen, das die Aphidologen immer wieder in Verwunderung gesetzt hatte. Nicht geringer ist seine Bedeutung für die Verbreitung vieler nichtpersistenter Pflanzenviren, für welche die Aphiden durch den häufigen kurzfristigen Pflanzenwechsel mit den häufigen oberflächlichen „Probestichen“ geradezu ideale Vektoren darstellen. So ist die Virusverseuchung eines Rübenfeldes oder die Verbreitung von Abbauviren in Kartoffelbeständen entgegen früheren Vorstellungen weniger durch den effektiven Befall mit mehr oder weniger zahlreichen stationären Blattlauskolonien, als vielmehr durch die Häufigkeit kurzfristiger Aphidenbesuche während der Befallsflugphase abhängig. Da diese außer von der Dichte der Aphidenpopulation wesentlich von der klimatisch und meteorologisch bedingten Anzahl und Dauer fluggünstiger Witterungsbedingungen bestimmt wird, läßt sich gut verstehen, daß Gesundheitslagen durch rauhes, feuchtes, windiges Lokalklima (Küstengebiete, Gebirge, Hochflächen), Abbau-lagen durch trockenwarmes (Binnenland, Tallagen) ausgezeichnet sind. Mit Hilfe der Gelbschalen kann nun die Befallsflugintensität, d. h. das Produkt aus Populationsdichte und Agilität der Vektoren, für bestimmte Gebiete und Vegetationsperioden bestimmt und damit der Abbau-grad des Saatgutes erfaßt und vorausgesagt bzw. durch Frührodung oder Totspritzen des Krautes herabgesetzt werden (MÜLLER u. UNGER 1955, NEITZEL 1962).

Exploitationsphase

Mit dem erstmaligen Anzapfen des Phloems und dem Einsetzen der Honigtauproduktion als äußerem Zeichen der Nahrungsaufnahme ist der zweite Abschnitt der konduktiven Phase, die Konjunktion, d. h. die Wirtswahl der Aphiden i. e. S., die Bindung der beiden Partner abgeschlossen. Ob sie sich auf die Dauer auf der gewählten Pflanze optimal ernähren, wachsen und vermehren können, d. h. ob die Exploitationsphase einsetzen und anhalten kann, hängt in erster Linie von der Gesamtdisposition der Pflanze, insbesondere der erforderlichen Konzentration der essentiellen Nährstoffe ab und gehört somit bereits wieder in die separative Richtung des Beziehungsgefüges. Manche Forscher möchten hingegen gerade die primären Pflanzenstoffe (Kohlenhydrate, Fette, Eiweiße) als die entscheidenden Wirtswahlfaktoren ansehen. Sie unterscheiden aber m. E. nicht scharf genug zwischen der Konjunktion, d. h. der Wahl bzw. mehr oder weniger passiven Annahme einer Nahrungsquelle als der letzten Phase der konduktiven Richtung, und der Exploitation, d. h. der dauernden Ausnutzung derselben als erstem Abschnitt der separativen Phase. Diese beiden, in den meisten Fällen auch zeitlich deutlich getrennten Phasen dürfen nicht dadurch vermengt werden, daß für beide nur die Maßstäbe für letztere, nämlich Entwicklungsgeschwindigkeit, Überlebensrate, Wachstum und Reproduktionsrate benutzt werden. Die Konjunktion kann nur durch die relative Anzahl der zur Ansiedlung kommenden Phytophagen, nicht durch das Ausmaß ihres späteren Stoffwechsels oder ihrer Produktionsrate gemessen werden, die allein Parameter der Exploitation darstellen. Für die Annahme der Wirtspflanzen von *Sitona cylindricollis* ist Cumarin ein entscheidender Faktor. Dem widerspricht jedoch nicht, daß Cumarin später im exploitativen Abschnitt des Beziehungsgefüges die Nahrungsaufnahmemenge nicht steigert, diese vielmehr vom Nährstoffgehalt des Substrates selbst abhängt.

Besonders deutlich ist die Trennung der Wirtswahlphase (Konjunktion) von der Ausbeutungs-

phase (Exploitation) bei einer auf Kapuzinerkresse lebenden nahen Verwandten der Schwarzen Bohnenlaus zu erkennen, deren systematischer Status noch nicht ganz sicher ist. Sie besiedelt freiwillig und im Experiment gern auch *Vicia faba*, wo sie auch Junglarven abzusetzen beginnt, verhungert aber samt diesen nach wenigen Tagen, weil sie offenbar keine oder zu wenig Nahrung aufzunehmen vermag (TAYLOR 1959). Hier verhindern also die Eigenschaften der Ackerbohne ihre Annahme als Wirtspflanze durch die *Tropaeolum*-Läuse zwar nicht, d. h. die Kopplung (Konjunktion) kommt zu völlig normalem Abschluß, aber die dauernde Ausbeutung der Pflanze, die Ernährung der Laus ist unmöglich, d. h. gleich zu Beginn der Ausbeutungsphase nehmen die antibiotischen Faktoren völlig überhand. Schon so früh kann sich also die separative Richtung des Beziehungsgefüges wieder durchsetzen.

Nicht immer muß sich das so kraß äußern. Oligophage Aphiden, insbesondere z. B. *Myzus persicae*, von der niemand ihre eigentlich spezifischen Wirtspflanzen anzugeben vermag, kann selbst nach Absetzen mehrerer Junglarven die Wirtspflanze noch einige Male wechseln; offensichtlich weil die Ernährungsbedingungen auf keiner von ihnen so optimal sind, daß sie dauernd auf ihr festgehalten würde. Früher oder später verhindert aber die Autolyse der Flugmuskulatur bei den meisten Aphiden einen weiteren Wechsel der Wirtspflanzen und manifestiert die Exploitationsphase unabänderlich (B. JOHNSON 1957, 1959).

Wie stark der physiologische Zustand der Wirtspflanzen für die dauernde Besiedlung mit Aphiden verantwortlich ist, läßt der obligatorische Wirtswechsel vieler Blattläuse im Laufe des Jahres erkennen. Hier wechseln Anfälligkeit und Resistenz ein und derselben Pflanzenart in Abhängigkeit von ihrem physiologischen Zustand, d. h. in erster Linie vom Wassergehalt (KENNEDY, LAMB u. BOOTH 1958, KENNEDY u. BOOTH 1959), vom osmotischen Wert ihrer Gewebe (WEISMANN 1960), vom Verhältnis von Zuckern zu Aminosäuren in ihren Phloemen usw. zweimal im Jahre und bilden die eigentliche Ursache der Migration von Primär- (Winter-) Wirten zu Sekundär- (Sommer-) Wirten im Frühsommer und in umgekehrter Richtung im Herbst. Solange die Winterwirte im Frühjahr wüchsig sind und austreiben, d. h. in den Phloemen viele Aminosäuren zu den Vegetationspunkten transportieren, bilden sie optimale Substrate für die rasche Entwicklung neotenischer Blattlausgenerationen, die naturgemäß viele Proteinbausteine erfordern. Sobald Ende Mai/Anfang Juni der Trieb aufhört und in den ausgereiften, assimilierenden Blättern die osmotischen Werte steigen, die Aminosäurekonzentration dagegen nachläßt, wird die Bildung von Migrationsformen ausgelöst. Die Primärwirte vermögen keine Läuse mehr zu binden. An ihre Stelle treten dann die krautigen Sekundärwirte, die nun wüchsig sind und gegebenenfalls mehrmals gewechselt werden können. Nach ihrer Abreife leben viele Aphiden verstreut an kleinen Unkräutern und Wildpflanzen feuchter Biotope, bis im Herbst vor dem Laubfall die Primärwirte wieder attraktiv werden, weil dann aus ihren alternden Blättern die Eiweißbausteine in den Phloemen abtransportiert

werden und sie deshalb vorübergehend wieder gute Aphidensubstrate darstellen (KENNEDY u. BOOTH 1951, 1954).

Nichtwirtswechselnde Arten, wie z. B. die Ahornläuse, bilden dagegen im Sommer bezeichnenderweise kümmernde Latenzformen (BÜCKLE 1963a + b), manche Aleyrodiden kleinere Sommerformen aus, um die N-arme Zeit zu überwinden (MÜLLER 1962a + b).

So sind in der Exploitationsphase ausreichende Konzentrationen der primären Pflanzenstoffe vor allem für die Festigkeit und Dauer der Bindung zwischen Insekt und Pflanze maßgebend, nachdem die sekundären Pflanzenstoffe oft schon in geringen Konzentrationen die endgültige Verbindung (Konjunktion) hergestellt haben. Während sie gewissermaßen die Partner zunächst einmal koppeln, entscheiden die essentiellen Nährstoffe als eigentlich trophische Faktoren über die Festigkeit und den Erfolg der Bindung.

Separationsphase und antibiotische Resistenz

Reichen die Konzentrationen der essentiellen Nährstoffe für eine volle Entwicklung und Reproduktion der Aphiden nicht mehr aus, so entstehen bei diesen Mangelercheinungen, die als antibiotische Effekte bezeichnet und häufig als aktive Abwehrmaßnahme der Pflanze gedeutet werden. Sie leiten im Normalfall aber nur die separative Phase des Beziehungszyklus ein, von deren Betrachtung ausgegangen wurde, auf die nun jedoch besonders im Hinblick auf die Antibiosiserscheinungen noch einmal näher einzugehen ist.

Alle bisher bei Aphiden als Antibiosiswirkungen festgestellten Resistenzerscheinungen haben sich bei eingehenderer Untersuchung auf die gleichen Ursachen zurückführen lassen, die auch der saisonalen Resistenz ihrer Primärwirte zugrunde liegen, nämlich auf unterschwellige Konzentrationen der essentiellen Nährstoffe, speziell der Aminosäuren. Niemals sind Antibiotica i. e. S., Gift- oder Hemmstoffe, also sekundäre Pflanzensubstanzen als Ursachen der Antibiosisresistenz nachgewiesen, stattdessen bewirkt stets Aminosäuremangel Hemmung der Wüchsigkeit, der Entwicklung und der Reproduktionsrate.

So starben in Versuchsserien auf den resistenten Rastatter Ackerbohnen 56%, auf den anfälligen Schlanstedtern nur 14% der jungen Weibchen der Schwarzen Bohnenlaus zwischen der letzten Häutung und der Reife der ersten Töchter ab. Von der Geburt bis zur Reife ihrer erstgeborenen Tochter erzeugten junge ungeflügelte virginopare *Aphis fabae* auf Schlanstedter $39,0 \pm 7,8$, auf Rastatter nur $27,8 \pm 10,4$ Töchter (MÜLLER 1958). Die Töchter erreichten auf Schlanstedter eine durchschnittliche Größe von $1,9 \pm 0,1$ mm, auf Rastatter von nur $1,6 \pm 0,1$ mm bzw. ein Gewicht von $1,1 \pm 0,2$ mg auf Schlanstedter und $0,74 \pm 0,2$ mg auf Rastatter (MÜLLER, unveröffentl.). — Auch Erbsenläuse (*Acyrtosiphon pisum*) waren auf der resistenten Erbsensorte Onward 25% leichter als auf der anfälligen Perfection. Sie produzierten auf ihr 0,74 ml Honigtau/Std., auf Onward nur 0,29 ml, d. h. 40% weniger (AUCLAIR 1959).

Bei wechselweisen Pfropfungen von Rastatter und Schlanstedter Ackerbohnen zeigte sich, daß allein das

Reis, nicht die Unterlage für die Unterschiede verantwortlich ist (MÜLLER u. HENNIG 1960).

Alle diese antibiotischen Wirkungen auf Wachstum und Reproduktionsrate verschwinden fast völlig, wenn man die Ackerbohnenläuse nicht auf intakten, bewurzelten Pflanzen, sondern auf abgeschnittenen, in Wasser eingefrischten Blättern aufzieht; dann sind Größe, Gewicht und Anzahl der produzierten Larven auf Rastatter und Schlanstedter Ackerbohnen fast gleich (MÜLLER 1958). Da nach papierchromatographischen Analysen die Anzahl und Art der Aminosäuren in den Phloemsäften beider Sorten gleich ist (HENNIG, unveröffentlicht), liegt es nahe anzunehmen, daß in intakten Rastatter Pflanzen lediglich ihre Konzentration zu gering ist. Auf jungen und alternen und auf ihnen physiologisch gleichenden abgeschnittenen Blättern befinden sich aber infolge des Auf- bzw. Abbaus der Eiweiße in den Blattgeweben auch bei Rastatter vermutlich so hohe Aminosäurekonzentrationen in den Phloemen, daß dann die Aphiden an ihnen ebenso rasch und stark wachsen wie auf Schlanstedter.

Die Bedeutung der Disposition und Wüchsigkeit für die resistenzphysiologische Situation der Pflanze wurde besonders deutlich, als die antibiotischen Effekte auf zwar gleichaltrigen, aber einestils frohwüchsigen (aus großen Samenkörnern) und andererseits schlechtwüchsigen (aus kleinen Samenkörnern herangezogenen) Jungpflanzen von Rastatter und Schlanstedter Ackerbohnen als Substrat für die Bohnenläuse geprüft wurden. Zwischen gutwüchsigen Resistenten und schlechtwüchsigen Anfälligen bestehen dann nämlich keine Unterschiede mehr in der antibiotischen Wirkung auf die Bohnenläuse (MÜLLER 1961). Zugleich aber ergab sich eine überraschende Beziehung zwischen Substratgröße und Parasitenwachstum, indem sich das Verhältnis zwischen erreichter Imaginalgröße der Blattläuse und der pro Larve zur Verfügung stehenden Blattfläche als konstant erwies oder, anders ausgedrückt, indem die Imaginalgröße der Substratfläche für die Larve proportional war.

Das bestätigte sich bei der Aufzucht von *Aphis fabae*-Larven auf ausgestanzten Blattscheiben (von *Vicia faba*-Primärblättern) verschiedener Größe, die invers auf Wasser schwammen. Mit sinkendem Scheibendurchmesser von 22, 16, 10,5 mm fiel die Größe der entstehenden jungen Virginoparen von 2,4 auf 2,1 und 1,7 mm Länge. Entsprechend verringerte sich die Imaginalgröße, wenn auf gleichgroßen Blattscheiben (22 mm Ø) 2, 6 oder 20 Junglarven zugleich aufwuchsen (MÜLLER, unveröffentlicht). Auch bei diesen Befunden läßt sich der quantitative Charakter der antibiotischen Blattlausresistenz als Mangel essentieller Nährstoffe erkennen. Versucht man Bohnenläuse zwangsweise auf resistenten Ackerbohnenpflanzen aufzuziehen, so vermindert sich ihre Größe, Fruchtbarkeit und Vitalität in ganz ähnlicher Weise wie bei der zwangsweisen Weiterhaltung fundatrigener *Aphis fabae*-Kolonien auf ihrem Winterwirt *Evonymus europaea* während der Sommermonate bis zum schließlichen Aussterben der Kolonie. Dagegen ist auf abgetrennten Blättern die Zucht in beiden Fällen gut über hunderte von Generationen möglich.

Schon LINDEMANN (1948) und MITTLER (1958) wiesen nach, daß die Blattlausgröße in positiver Korre-

lation zum Stickstoffgehalt der Wirtspflanze steht. AUCLAIR u. CARTIER (1960) haben an Erbsenläusen sehr eindrucksvoll gezeigt, daß ihre Gewichte von der aufgenommenen Aminosäuremenge abhängen. Läuse, die auf einer anfälligen Sorte (Perfection) täglich 10–12 Std. hungern mußten, erreichten die gleichen Gewichte wie andere, welche ununterbrochen auf einer resistenten (Onward) saugen konnten. Auf den anfälligen Erbsensorten ist aber nicht nur das Stickstoff-Kohlehydrat-Verhältnis wesentlich günstiger, sondern auch der Gehalt an Aminosäuren absolut höher.

Gemessen an der Honigtauproduktion ist die Nahrungsaufnahme der Erbsenläuse auf anfälligen Erbsen höher als auf resistenten und dadurch ihr Wachstum zusätzlich beschleunigt. Da die Filterkammer entgegen früheren Ansichten kein Eiweißbaustoff-Sammler ist, gehen 28–44% des Stickstoffs mit dem Honigtau wieder verloren, allerdings wird auf resistenten Erbsen mehr „gespart“. Nach Fasten kann jedoch nur auf anfälligen Sorten die Saugleistung und damit die N-Aufnahme gesteigert werden.

Nebenbei sei bemerkt, daß die zur Messung der antibiotischen Wirkung benutzten Parameter Gewicht, Länge, Tochterzahl usw. natürlich auch von anderen ökologischen Faktoren beeinflußt werden, die nicht immer leicht konstant zu halten sind und deshalb sehr kritisch bewertet werden müssen. Abgesehen von den Einflüssen der Siedlungsdichte (Konkurrenz- und Gruppeneffekt) kann vor allem die Temperatur erhebliche morphogenetische Effekte haben. Zwar erhöht sich mit steigender Aufzuchttemperatur die Entwicklungsgeschwindigkeit, doch sinkt die erreichte Imaginalgröße bei Temperaturen oberhalb einer optimalen Temperatur von 14 ° rasch, unterhalb derselben langsamer ab (MÜLLER, unveröffentlicht).

Wie die Produktivität der Pflanzenparasiten von dem Gehalt ihrer Wirtspflanze an essentiellen Nährstoffen, gegebenenfalls also schon von Sorteneigenschaften abhängt, so lassen sich umgekehrt auch genetisch bedingte Unterschiede in dem physiologischen Vermögen der Phytophagen feststellen, diese Nahrungsquellen auszunutzen. So reagieren nicht alle auf *Vicia faba* lebenden Aphidenarten in der gleichen Weise wie *Aphis fabae* auf die quantitativen Unterschiede, die offenbar im Gehalt an Aminosäuren zwischen Rastatter und Schlanstedter Ackerbohnen bestehen. Die nahe verwandte *Aphis craccivora*, die meist an den Internodien sitzt, gedeiht auf Rastatter Stengeln fast so gut wie auf Schlanstedter Stengeln, auf Rastatter Blättern sogar besser. Auch die Erbsenlaus (*Acyrtosiphon pisum*), die nur auf Blättern, und die Wickenlaus (*Megoura viciae*), die ausschließlich an den Stengeln siedelt, erreichen auf Rastatter höhere Gewichte und im Gefolge davon auch mehr Nachkommen als auf Schlanstedter. — Unter den sehr ähnlichen *Aphis*-Arten der *fabae*-Gruppe, die *Evonymus europaea* als Winterwirt benutzen, ist eine, *A. cognatella*, die nicht wirtswechselt, d. h. selbst im Sommer, wenn auch mit kleinen, nach Zahl und Größe kümmernden Individuen mit dem Nahrungsangebot der rein assimilatorisch funktionierenden Pfaffenhütchenblätter auskommt, andererseits aber auch auf *Vicia faba* sehr schwer, am besten

bezeichnenderweise an abgeschnittenen Blättern zu halten ist (MÜLLER, unveröffentlicht).

Von der Erbsenlaus sind physiologische Rassen und Stämme verschiedener Aggressivität und Vitalität gegenüber unterschiedlich resistenten Erbsensorten bekannt.

So ist während der Exploitationsphase das Beziehungsgefüge Wirtspflanze-Insekt durchaus nicht stabil. Auch unter bestangepaßten Partnern führt es zwangsläufig durch die Ontogenese der Pflanze oder die Massenvermehrung des Parasiten nach einiger Zeit zur Separation, bei weniger angepaßten eher, bei Resistenten im günstigsten Falle (*Tropaeolum*-Laus) sogleich nach dem ersten Kontakt, d. h. nach gelungenem Abschluß der Konjunktion mit der Pflanze.

Übersicht und Konsequenzen für die Pflanzenzüchtung

Wenn zusammenfassend versucht wird, die vielfältigen Reaktionen und Korrelationen zwischen Kulturpflanze und Aphiden in ein übersichtliches Schema zu bringen, so scheint das Bild eines Ringes dipolarer Kettenglieder am anschaulichsten zu sein, wie es in Abbildung 1 dargestellt wird. Die einzelnen Entwicklungs- und Verhaltensschritte der Blattläuse werden jeweils durch das Eingreifen von Außenfaktoren in Gang gesetzt bzw. ermöglicht. Die fünf unterschiedenen Phasen stellen zunächst lediglich einen Versuch dar, die vielgliedrige Kette der Ontogenese der Wirt-Parasit-Beziehung in übersichtliche Abschnitte aufzuteilen. Durch Überschneidung ihrer Grenzlinien ist angedeutet, daß sie ohne scharfe Zäsuren ineinander übergehen und daß auch eine etwas andere Untergliederung möglich wäre. Jedoch ist man bei anderen Objekten (Kartoffelkäfer, Maiszünsler, Seidenspinne) zu entsprechenden Aufteilungen gekommen. Eine gewisse Bestätigung findet sich auch bei der Analyse des Verhaltens apterer Aphiden, die auf ihrer bisherigen Wirtspflanze bleiben.

Während der Gesamtzyklus der fünf Phasen des Wirt-Parasit-Beziehungsgefüges jeweils nur eine geflügelte Aphidengeneration umfaßt, können in der exploitativen Phase bei entsprechender Größe und Vitalität der Wirtspflanze einige neotenische Generationen ablaufen, wobei die vier übrigen Phasen jeweils nur andeutungsweise feststellbar sind. Die apteren Jungfern weisen nach ihrer letzten Häutung ebenfalls eine lokomotorische Phase auf, die sie aber bei günstigen Substratverhältnissen nicht weit von ihren Geburtsstätten entfernt (Separation). Sie bewirkt eine möglichst gleichmäßige Verteilung auf der Wirtspflanze (Dispersion). Günstige Substratstellen, etwa am weiterwachsenden Vegetationspunkt der alten Wirtspflanze, veranlassen sie automatisch (Attraktion) zu erneuter Ansiedlung (Konjunktion), so daß sich eine optimale Ausnutzung der Wirtspflanze (Exploitation) in Raum und Zeit ergibt.

Die Sequenz der einzelnen Phasen ähnelt in vieler Hinsicht der zunächst an Vertebraten beschriebenen Abfolge von Instinkthandlungen der Instinkttherarchie. Stets bedingen einzelne Faktoren oder Reize der einen Phase bestimmte Handlungen oder Entwicklungen, welche die Partner in eine neue Situation (Phase) bringen, so daß erst nunmehr andere Fak-

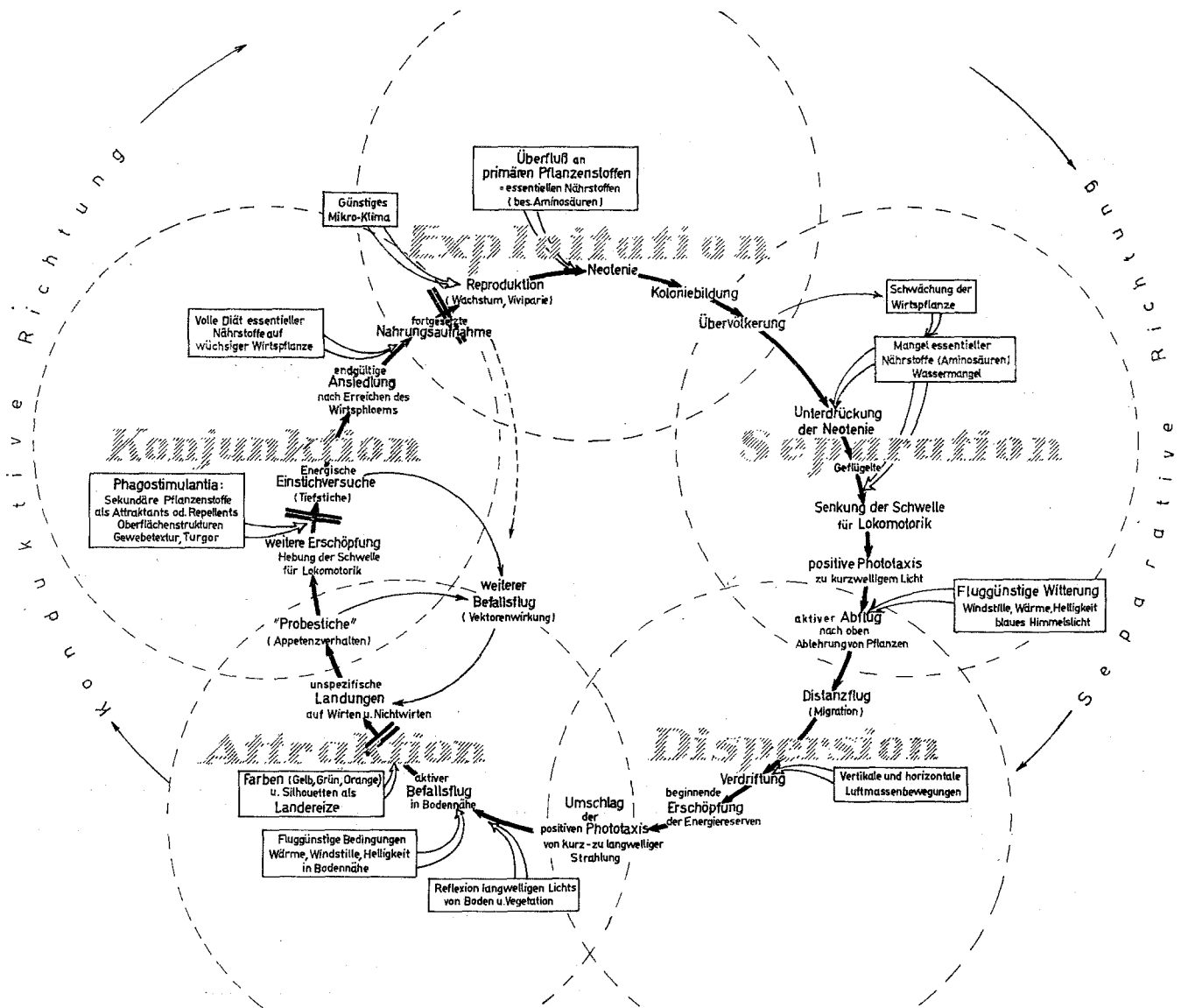


Abb. 1. Schematische Darstellung des Phasenzyklus im Beziehungsgefüge zwischen Blattläusen und Pflanzen (schwarze Pfeile) sowie der Umwelteinflüsse (weiße Pfeile), die ihn in Gang setzen. Erläuterungen im Text. Die Doppelstriche deuten die Stellen an, an denen der Zyklus durch menschliche Eingriffe (Resistenzzüchtung) gestört bzw. völlig unterbrochen und damit eine Resistenz der Pflanzen erzeugt werden könnte.

toren bzw. Reize wirksam werden und die nächste Phase der gegenseitigen Beziehung einleiten können. Doch bilden hier nicht nur neurophysiologisch wirksame Reize und von ihnen ausgelöste Instinkthandlungen, sondern auch Umweltfaktorenkonstellationen und Entwicklungsschritte die ineinandergreifenden Glieder der Reaktionskette.

Resistenzmechanismen als Störungen des Ablaufs der Phasenkette sind an vielen Stellen möglich oder denkbar. Resistenzphysiologisch haben im Beziehungsgefüge Pflanze-Blattlaus erwartungsgemäß (s. S. 15) zwei größere Bedeutung: die Präferenz/Nonpräferenz-Resistenz als Hemmung in der konduktiven und die Antibiosis-Resistenz als Förderung der separativen Phasen. Da letztere, wie wir sahen, im wesentlichen von der Konzentration der Aminosäuren als essentieller Nährstoffe bedingt ist, also von primären Pflanzenstoffen im Substrat abhängt, stehen ihrer praktischen Anwendung, etwa durch Resistenzzüchtung, erhebliche, ja prinzipielle Schwierigkeiten entgegen. Fast überall ist die Gewinnung der primären Pflanzenstoffe das Hauptziel der land- und forstwirtschaftlichen pflanzlichen Produktion,

Züchtung von Sorten mit herabgesetzten Konzentrationen primärer Pflanzenstoffe zur Förderung der antibiotischen Reaktion gegenüber phytophagen Schädlingen würden diesem Ziel entgegenwirken wie jede andere Änderung der Wüchsigkeit und Disposition der Pflanze auch.

Dagegen erscheint eine Störung im Ablauf der konduktiven Phasen aussichtsreicher, weil sowohl in der Phase der Attraktion wie der Konjunktion der Partner die sekundären Pflanzenstoffe und -strukturen als führende Auslöser der Wirtswahlreaktionen fungieren, die schon allein wegen ihrer meist sehr geringen Konzentration im allgemeinen kein großes wirtschaftliches Interesse haben. Zudem müßte es physiologisch leichter sein, sie auszuschalten oder Konzentrationsänderungen zu erreichen, die unerschwinglich bleiben, als den Gehalt an primären Pflanzenstoffen so massiv zu ändern, daß sich antibiotische Effekte ergeben. Nur dort, wo es auf die Gewinnung der sekundären Pflanzenstoffe ankommt, bei Heil- und Gewürzpflanzen z. B., könnte man die auf Mangel an primären Pflanzenstoffen beruhende Antibiosis auszunutzen suchen.

In jedem Falle ist eine intime Kenntnis des Beziehungsgefüges zwischen Pflanzen und Schädlingen in allen seinen Phasen Voraussetzung für gezielte resistenzzüchterische Maßnahmen wie für die biologische Bekämpfung ganz allgemein. Um dies zu erreichen, ist die kollektive Zusammenarbeit von Botanikern, Zoologen, Sinnes- und Ernährungsphysiologen, Verhaltensforschern und Pathologen, Biochemikern und Genetikern notwendig und erst nach der weiteren ökologischen Integration ihrer Spezialbefunde kann eine wissenschaftlich begründete Resistenzzüchtung erfolversprechend in Angriff genommen werden.

Für die praktische Pflanzenzüchtung ergibt sich aber bereits jetzt, daß es völlig unzureichend und unmöglich ist, Infektionsversuche im üblichen Sinne zu machen, d. h. etwa zu prüfende Pflanzensippen einfach in irgendeinem Stadium ihrer Entwicklung mit irgendeinem Stadium des Schädlings zusammenzusperren. Auch muß eine Resistenzmöglichkeit nicht immer in der Phase liegen, in der der größte bzw. der sichtbare Schaden entsteht. Ja, es erscheint fast aussichtslos, sie in der Exploitationsphase zu suchen, weil praktisch alle Pflanzenschädlinge zur Deckung ihres Energiebedarfs auf die essentiellen Nährstoffe (Kohlehydrate, Fette oder Eiweiße) angewiesen sind, die in allen Pflanzen vorhanden sind und vom Menschen benötigt werden, so daß Mangelvarianten zwar Schädlingsresistenz, zugleich aber auch Ertragseinbußen bedeuten, sofern nicht die als Erntegut dienenden Organe physiologisch davon freibleiben. Selbst wenn aber die Erträge resistenter und anfälliger Sorten etwa gleich groß sind wie im Falle blattlausresistenter Ackerbohnen, weil die Produktion relativ weniger, aber großer Körner von der anfälligen Schlanstedter durch die vieler kleiner von der resistenten Rastatter in etwa ausgeglichen wird (vgl. TAMBS-LYCHE u. KENNEDY 1958), so unterscheiden sie sich doch erheblich durch die Zeit, die sie dazu benötigen. Die geringere Aminosäureproduktion der Rastatter, welche den antibiotischen Effekt in der Exploitationsphase der Schwarzen Bohnenläuse bedingt, bringt es mit sich, daß sie zur Erzielung des gleichen Massenertrages eben einige Wochen länger bis zur Blüte und Reife braucht. Erfolgversprechender dürfte immer sein, dem Schädling das Auffinden oder Erkennen der Wirtspflanze zu erschweren oder unmöglich zu machen. Daß bei den Aphiden schon Farbvarianten dabei von Vorteil sind, hat sich bei Salat, Bohnen und Erbsen erwiesen. Freilich müßte der Verbraucher dann an das abweichende Aussehen erst gewöhnt werden. Ökologisch erscheint es durchaus logisch, daß die durch Selektion bewirkte Anpassung zweier Konkurrenten an ein erträgliches Gleichgewicht nicht einseitig sein kann.

Zusammenfassung

Es wird versucht, das Beziehungsgefüge zwischen Blattläusen und landwirtschaftlichen Kulturpflanzen in einem Zyklus von fünf Phasen (Exploitation, Separation, Dispersion, Attraktion und Konjunktion) darzustellen, um dabei diejenigen Stellen besser aufzeigen zu können, an welchen Resistenzerscheinungen (Präferenz-Nonpräferenz und abiotische Mechanismen) auftreten können. Für die Resistenzzüchtung erscheinen nur jene aussichtsreich, an denen

das Beziehungssystem nicht zugleich auf Kosten der landwirtschaftlich entscheidenden Produkte (der primären Pflanzenstoffe) gestört wird, sondern eher da, wo sekundäre Pflanzenstoffe oder Strukturen für die Zusammenführung und Koppelung der Partner wichtig sind.

Literatur

1. AUCLAIR, J. L.: Feeding and excretion by the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum* (Harr.) (Homoptera: Aphididae), reared on different varieties of peas. Ent. exp. et appl. 2, 279–286 (1959). — 2. AUCLAIR, J. L., et. J. J. CARTIER: Effets comparés de jeunes intermittents et de périodes équivalentes de subsistance sur des variétés résistantes ou sensibles de pois, *Pisum sativum* L., sur la croissance, la reproduction et l'excrétion du puceron du pois, *Acyrtosiphon pisum* (Harr.) (Homoptères: Aphididae). Ent. exp. et appl. 3, 315–326 (1960). — 3. BECK, S. D.: The European corn borer, *Pyrausta nubilalis* (Hübner), and its principal host plant. VI. Host plant resistance to larval establishment. J. Ins. Physiol. 1, 158–177 (1957). — 4. BECK, S. D.: dto. VII. Larval feeding behaviour and host plant resistance. Ann. Ent. Soc. Amer. 53, 206–212 (1960). — 5. BÜCKLE, W.: Morphen-differenzierung der Chaetophoriden des Ahorns in Abhängigkeit von Klimafaktoren und Physiologie der Wirtspflanze. Zool. Jb. Anat. 80, 385–458 (1963a). — 6. BÜCKLE, W.: Entwicklung und Migration der Chaetophoriden des Ahorns in Abhängigkeit von Klimafaktoren und Physiologie der Wirtspflanze. Zool. Jb. Physiol. 70, 177–244 (1963b). — 7. COCKBAIN, A. J.: Fuel utilization and duration of tethered flight in *Aphis fabae* Scop. J. exp. Biol. 38, 163–174 (1961a). — 8. COCKBAIN, A. J.: Viability and fecundity of alate alienicolae of *Aphis fabae* Scop. after flights to exhaustion. J. exp. Biol. 38, 181 bis 187 (1961b). — 9. EHRHARDT, P.: Zum Problem der Nahrungspflanzenwahl der Aphiden. Experientia 19, 204–205 (1963). — 10. GRAHAM, K.: Release by flight exercise of a chemotropic response from photopositive domination in a scolytid beetle. Nature 184, 283–284 (1959). — 11. GRAHAM, K.: Air-swallowing: a mechanism in photic reversal of the beetle *Trypodendron*. Nature 191, 519–520 (1961). — 12. HENNIG, E.: Neuere Untersuchungen über die Bedeutung der sogenannten Probesaugtische bei Aphiden. Z. Pflkrkh. (Pflpath.) Pflschutz 69, 321 bis 330 (1962). — 13. HENNIG, E.: Zum Probieren oder sogenannten Probesaugen der Schwarzen Bohnenlaus (*Aphis fabae* Scop.). Ent. exp. et appl. 6, 326–336 (1963). — 14. JOHNSON, B.: Studies on the degeneration of the flight muscles of alate aphids. I. A comparative study of the occurrence of muscle breakdown in relation to reproduction in several species. J. Ins. Physiol. 1, 248–256 (1957). — 15. JOHNSON, B.: dto. II. Histology and control of muscle breakdown. J. Ins. Physiol. 3, 367–377 (1959). — 16. JOHNSON, B.: Flügelpolymorphismus bei Blattläusen. II. Wechselwirkung zwischen den Aphiden. Ent. exp. et appl. im Druck (1965). — 17. JOHNSON, C. G.: The vertical distribution of aphids in the air and the temperature lapse rate. J. Roy. Meteorol. Soc. 83, 194–201 (1957). — 18. KENNEDY, J. S., and C. O. BOOTH: Host alternation in *Aphis fabae* Scop. I. Feeding preference and fecundity in relation to the age and kind of leaves. Ann. appl. Biol. 38, 651–679 (1951). — 19. KENNEDY, J. S., and C. O. BOOTH: dto. II. Changes in the aphids. Ann. appl. Biol. 41, 88–106 (1954). — 20. KENNEDY, J. S., and C. O. BOOTH: Responses of *Aphis fabae* Scop. to water shortage in host plants in the field. Ent. exp. et appl. 2, 1–11 (1959). — 21. KENNEDY, J. S., and C. O. BOOTH: Free flight of aphids in the laboratory. J. exp. Biol. 40, 67–85 (1963a). — 22. KENNEDY, J. S., and C. O. BOOTH: Co-ordination of successive activities in an aphid. The effect of flight on the settling responses. J. exp. Biol. 40, 351–369 (1963b). — 23. KENNEDY, J. S., C. O. BOOTH and W. I. S. KERSHAW: Host finding by aphids in the field. III. Visual attraction. Ann. appl. Biol. 49, 1–21 (1961). — 24. KENNEDY, J. S., K. P. LAMB and C. O. BOOTH: Responses of *Aphis fabae* Scop. to water shortage in host plants in pots. Ent. exp. et appl. 1, 274–291 (1958). — 25. LEES, A. D.: The role of photoperiod and temperature in the determination of parthenogenetic and sexual forms in the aphid *Megoura viciae* Buckton. III. Further properties of the maternal switching mecha-

- nism in apterous aphids. J. Ins. Physiol. 9, 153–164 (1963). — 26. LINDEMANN, C.: Beitrag zur Ernährungsphysiologie der Blattläuse. Z. vgl. Physiol. 31, 112–133 (1948). — 27. MILES, P. W.: Contact chemoreception in some Heteroptera, including chemoreception internal to the stylet food canal. J. Ins. Physiol. 2, 338–347 (1958). — 28. MILES, P. W.: Secretion of two types of saliva by an aphid. Nature 183, 756 (1959a). — 29. MILES, P. W.: The salivary secretions of a plant-sucking bug, *Oncopeltus fasciatus* (Dall.) (Heteroptera: Lygaeidae) — I. The types of secretion and their roles during feeding. J. Ins. Physiol. 3, 243–255 (1959b). — 30. MILES, P. W.: dto. II. Physical and chemical properties. J. Ins. Physiol. 4, 209–219 (1960). — 31. MITTLER, T. E.: Studies on the feeding and nutrition of *Tuberolachnus salignus* (Gmelin) (Homoptera, Aphididae). III. The nitrogen economy. J. exp. Biol. 35, 626–638 (1958). — 32. MOERICKE, V.: Über das Farbensehen der Pfirsichblattlaus (*Myzodes persicae* Sulz.). Z. Tierpsych. 7, 265–274 (1950). — 33. MOERICKE, V.: Farben als Landereize für geflügelte Blattläuse (Aphidoidea). Z. Naturforsch. 7b, 304–309 (1952). — 34. MOERICKE, V.: Über die Lebensgewohnheiten der geflügelten Blattläuse (Aphidina) unter besonderer Berücksichtigung des Verhaltens beim Landen. Z. angew. Ent. 37, 29–91 (1955). — 35. MÜLLER, H. J.: Über die Ursachen der unterschiedlichen Resistenz von *Vicia faba* L. gegenüber der Bohnenblattlaus *Doralis fabae* Scop. III. Über das Wirtswahlvermögen der Schwarzen Bohnenblattlaus *Doralis fabae* Scop. Der Züchter 21, 161–179 (1951). — 36. MÜLLER, H. J.: dto. IV. Das Zustandekommen des unterschiedlichen Initialbefalls. Der Züchter 23, 176 bis 189 (1953). — 37. MÜLLER, H. J.: Über die Vorflugzeit von *Doralis fabae* Scop. und ihre Bedeutung für den Massenwechsel. Z. angew. Ent. 38, 82–96 (1955). — 38. MÜLLER, H. J.: Über die Ursachen der unterschiedlichen Resistenz von *Vicia faba* L. gegenüber der Bohnenblattlaus, *Aphis (Doralis) fabae* Scop. V. Antibiotische Wirkungen auf die Vermehrungskraft. Ent. exp. et appl. 1, 181–190 (1958). — 39. MÜLLER, H. J.: dto. VII. Reproduktionsrate und Körpergröße von *Aphis fabae* auf gleichaltrigen Jungpflanzen unterschiedlicher Wüchsigkeit. Ent. exp. et appl. 4, 148–164 (1961). — 40. MÜLLER, H. J.: Zur Biologie und Morphologie der Saisonformen von *Aleurochiton complanatus* (Baerensprung 1849) (Homoptera Aleyrodidae). Z. Morph. Ökol. Tiere 51, 345–374 (1962a). — 41. MÜLLER, H. J.: Über die Induktion der Diapause und der Ausbildung der Saisonformen bei *Aleurochiton complanatus* (Baerensprung) (Homoptera Aleyrodidae). Z. Morph. Ökol. Tiere 51, 575–610 (1962b). — 42. MÜLLER, H. J.: Über die Ursachen der unterschiedlichen Resistenz von *Vicia faba* L. gegenüber der Bohnenblattlaus, *Aphis (Doralis) fabae* Scop. VIII. Das Verhalten geflügelter Bohnenläuse nach der Landung auf Wirten und Nichtwirten. Ent. exp. et appl. 5, 189–210 (1962c). — 43. MÜLLER, H. J.: Über die Anflugdichte von Aphiden auf farbige Salatpflanzen. Ent. exp. et appl. 7, 85–104 (1964). — 44. MÜLLER, H. J., und E. HENNIG: Über die Ursachen der unterschiedlichen Resistenz von *Vicia faba* L. gegenüber der Bohnenblattlaus, *Aphis (Doralis) fabae* Scop. VI. Die Resistenzerscheinungen an Reiseren reziproker Pfropfungen anfälliger und resistenter Ackerbohnen. Ent. exp. et appl. 3, 157–170 (1960). — 45. MÜLLER, H. J., und K. UNGER: dto. I. Der Verlauf des Massenwechsels von *Doralis fabae* Scop. in Abhängigkeit vom Witterungsverlauf 1949 in Quedlinburg. Der Züchter 21, 1–30 (1951). — 46. MÜLLER, H. J., und K. UNGER: Über den Einfluß von Licht, Wind, Temperatur und Luftfeuchtigkeit auf den Befallsflug der Aphiden *Doralis fabae* Scop. und *Myzodes persicae* Sulz. sowie der Psyllide *Trioza nigricornis* Frst. Der Züchter 22, 206–228 (1952). — 47. MÜLLER, H. J., und K. UNGER: Über die Bedeutung der Zusammenhänge zwischen Witterung und Blattlausflug für die Probleme des Kartoffelabbaus. Forsch. u. Fortschr. 29, 229–238 (1955). — 48. NEITZEL, K.: Beziehungen zwischen dem Auftreten von virusübertragenden Blattläusen und Viruskrankheiten bei Kartoffeln in der Deutschen Demokratischen Republik. Nachrbl. f. d. dtsh. Pflschd. 16, 130–134 (1962). — 49. TAMBS-LYCHE, H., und J. S. KENNEDY: Relation between growth pattern and resistance to *Aphis fabae* Scopoli in three varieties of field bean (*Vicia faba* L.). Ent. exp. et appl. 1, 225–239 (1958). — 50. TAYLOR, L. R.: Abortive feeding behaviour in a black aphid of the *Aphis fabae* group. Ent. exp. et appl. 2, 143–153 (1959). — 51. WEISMANN, L.: Beitrag zum Studium der Reaktion von Blattläusen *Aphis fabae* Scop. auf Veränderungen des osmotischen Druckes der Zellsäfte mit Rücksicht auf ihre Verteilung an *Evonymus europaea*. Zool. Listy 6, 227–234 (1960). — 52. WENSLEUR, R. J. D.: Mode of host selection by an aphid. Nature 195, 830–831 (1962). — 53. WILDE, J. DE: The relation between diapause research and control of the colorado beetle, *Leptinotarsa decemlineata* Say. Proc. Ass. appl. Biologists; Ann. appl. Biol. 50, 606–608 (1962).

Aus dem Institut für Pflanzenzüchtung Quedlinburg der Deutschen Akademie der Landwirtschaftswissenschaften zu Berlin

Die Reifegeschwindigkeit von Gemüse-Erbсен als Selektionsprinzip für die Züchtung qualitativ hochwertiger Konservensorten*

Von ALFRED SCHNEIDER

Quedlinburger Beiträge zur Züchtungsforschung Nr. 67

Mit 4 Abbildungen

Einer der wichtigsten Qualitätsfaktoren bei Gemüse-Erbсен ist trotz der in letzter Zeit eingetretenen Verbesserung und Beschleunigung der Ernte und Verarbeitung nach wie vor das Auftreten von Trübungen und Gelierungen in der Aufgußflüssigkeit der Sterilkonserven.

In früheren Veröffentlichungen (SCHNEIDER 1951a und b, 1955a und b, 1956; UNGER und SCHNEIDER, 1956) sind die physiologischen Ursachen dieser Erscheinung dargestellt worden, und es konnte damals gezeigt werden, daß alle in dieser Hinsicht qualitativ guten Sorten spät reifen. Während sich jedoch in dem von uns ursprünglich untersuchten Sortiment

keine frühe hochwertige Sorte fand, erwiesen sich einige spätreifende Sorten (z. B. die Sorte FL (= Foli)) als ähnlich schlecht wie die frühen Sorten. Wegen der von der Verarbeitungsindustrie angestrebten Ausweitung der Erbsen-Kampagne wurde deshalb untersucht, ob und auf welchem Wege eine gezielte Selektion auf Frühzeitigkeit und Qualität durchgeführt werden kann.

Nachdem sich herausgestellt hatte, daß zwischen der Reifegeschwindigkeit verschiedener Erbsensorten erhebliche Unterschiede bestehen (vgl. SCHNEIDER, 1955 und UNGER und SCHNEIDER, 1956), wurden in den folgenden Jahren die Geschwindigkeiten der Samenausbildung an etwa 30 verschiedenen Sorten und Zuchtstämmen gemessen. Dabei wurden als

* Herrn Prof. Dr. Dr. h. c. GUSTAV BECKER zum 60. Geburtstag gewidmet.