

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Leipzig.)

BEITRÄGE ZUR SYMBIOSE DER APHIDEN UND PSYLLIDEN ¹.

Von
JOACHIM PROFFT.

Mit 36 Textabbildungen (37 Einzelbildern).

(Eingegangen am 30. Juni 1936.)

Inhaltsübersicht.

	Seite
I. Zur Symbiose der Adelgiden (Chermiden) und der Phylloxeriden . . .	289
A. Einleitung	289
B. Material und Technik	290
C. Die Symbiose der Adelgiden.	291
I. Bau und Entwicklung des Mycetoms.	291
1. Mycetom und Symbionten	291
a) Monosymbiotische Gattungen S. 292. — b) Disymbion-	
tische Gattungen	293
2. Die Infektion	296
3. Die Embryonalentwicklung des Mycetoms	298
a) Monosymbiotische Gattungen S. 298. — b) Disymbion-	
tische Gattungen	300
II. Symbiose und Generationswechsel	302
III. Symbiose und Systematik.	304
1. Niedere systematische Einheiten.	304
2. Höhere systematische Einheiten.	305
D. Die „Symbiose“ der Phylloxeriden.	306
E. Zusammenfassung	307
II. Zur Symbiose der Psylliden	308
A. Einleitung	308
B. Die äußere Gestalt des Mycetoms	310
C. Der innere Bau des Mycetoms	311
D. Die Symbionten	314
E. Die Infektion	318
F. Die Entwicklung des Mycetoms im Ei von <i>Psylla alni</i>	320
G. Schlußbetrachtungen	323
H. Zusammenfassung	324

I. Zur Symbiose der Adelgiden (Chermiden) und der Phylloxeriden.

A. Einleitung.

Bei den Untersuchungen über die Symbiose der Aphiden sind bisher nur in geringem Maße Phylloxeriden und Adelgiden berücksichtigt worden. Die Ansichten über das Vorhandensein symbiotischer Einrichtungen bei *Phylloxera* sind recht geteilt. Die meisten Autoren stellen es in Abrede; doch fehlt es nicht an Stimmen, die dafür eintreten. Bei den Adelgiden *Cnaphalodes strobilobius* KALT. und *Chermes abietis* L.

¹ Dissertation der mathematisch-naturwissenschaftlichen Abteilung der Philosophischen Fakultät der Universität Leipzig.

hat ŠULC (1910) Symbionten gefunden. Lebend- und Ausstrichuntersuchungen an diesen beiden Gattungen liegen ferner von BUCHNER (1930) vor. So manche Frage blieb aber noch zu lösen, unter anderem auch die, ob sich die verschiedene Lebensweise der einzelnen Generationen und der anholocyclischen Arten auch in ihren symbiontischen Einrichtungen ausprägt.

Herr Prof. BUCHNER regte daher an, die beiden Familien einer genaueren Durchsicht zu unterziehen. Es ist mir Bedürfnis, ihm für seine Förderungen und sein stetes Interesse auch hier noch einmal zu danken. Für freundliche Unterstützungen bei der Materialbeschaffung und Untersuchung bin ich Herrn Oberregierungsrat Dr. BOERNER, Frl. Dr. GROSSMANN, Herrn Privat-Doz. Dr. RIES und Herrn Prof. Dr. WETZEL verpflichtet.

B. Material und Technik.

Der größte Teil des untersuchten Materials ist in der Umgebung Freiburgs (Breisgau) und Köslins (Pommern) von BISCHOFF gesammelt worden. Herr Prof. BUCHNER stellte es für diese Arbeit zur Verfügung. Es wurde durch Tiere aus der Leipziger und Tharandter Umgebung und dem Darß ergänzt. Die Rebläuse stammen aus der Filiale der Biologischen Reichsanstalt in Naumburg.

Folgende Arten gelangten zur Untersuchung:

Adelgidae.

- | | |
|---|------------------------------------|
| 1. <i>Pineus pini</i> MACQU. Vi. | } holocyclisch und anholocyclisch. |
| 2. <i>Pineus orientalis</i> DREYFUS | |
| 3. <i>Pineus strobus</i> HARTIG Vi. | anholocyclisch. |
| 4. <i>Pineus pineoides</i> CHOLODK. | anholocyclisch. |
| 5. <i>Dreyfusia nordmanniana</i> ECKST. | holocyclisch. |
| 6. <i>Dreyfusia piceae</i> RATZ. | anholocyclisch. |
| 7. <i>Adelges (Cnaphalodes) laricis</i> VALL. | holocyclisch. |
| 8. <i>Sacchiphantes (Chermes) viridis</i> RATZ. Vi. | holocyclisch. |
| 9. <i>Sacchiphantes (Chermes) abietis</i> L. | anholocyclisch. |

Phylloxeridae.

10. *Dactylosphaera vitifolii* SHIMER. Reblaus Vi.
11. *Acanthochermes quercus* KOLL.
12. *Phylloxera coccinea* v. HEYD.

Mit Ausnahme der Sexuales, die nur bei *Dactylosphaera* und *Pineus pini-orientalis* herangezogen werden konnten, waren fast alle Generationen vorhanden. Bei den mit Vi. gekennzeichneten Formen wurden Lebendbeobachtungen angestellt.

Die Tiere wurden in den Gemischen von PETRUNKEWITSCH und CARNOY in toto fixiert. Einbettung erfolgte über Chloroform in Paraffin; Schnittdicke war 5μ . Gefärbt wurde mit HEIDENHAINs Eisen-Hämatoxylin und einem Gemisch von Pikrinsäure und Lichtgrün oder mit MAYERs Hämalaun und einer Lösung von Orange G und Eosin.

C. Die Symbiose der Adelgiden.

I. Bau und Entwicklung des Mycetoms.

1. *Mycetom und Symbionten.*

In einer noch nicht geschlechtsreifen Koniferenlaus liegt das Mycetom im Abdomen längs des Darmes in Form zweier großzelliger Gewebestränge; unterhalb des Darmes ist eine Verbindung zwischen den beiden

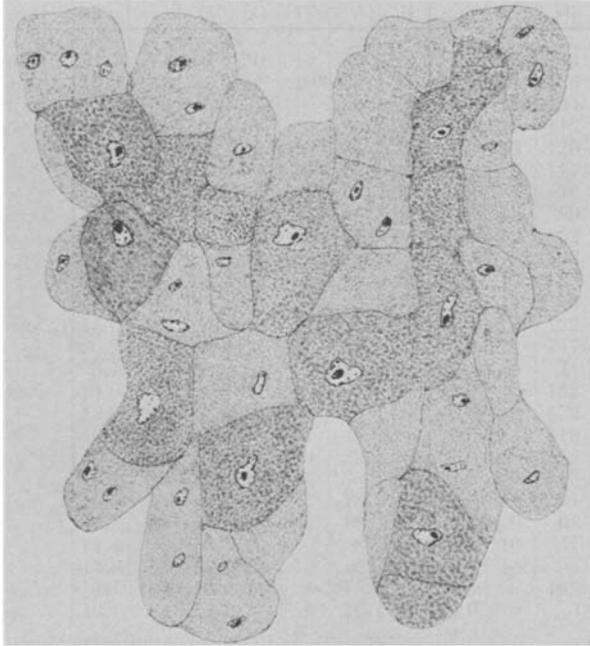


Abb. 1. *Pineus pini*, Virginogenia. Frontalschnitt eines Mycetoms. Vergr. 316 fach.

Organhälften vorhanden (Abb. 1). Am Außenrande erzeugen die in dem Wirtstier vom Rücken zum Bauch ziehenden Muskeln Einschnürungen. Zwischen den Zellen sowie längs des Randes sitzen Hüllzellkerne von geringer Größe. Mit zunehmendem Alter wird der Verband der Mycetomzellen immer lockerer. Zunächst lösen sich die Zellen in kleinere Gruppen auf und verteilen sich auf einen größeren Raum. Dies wird einerseits durch die zunehmende Entwicklung der Ovariolen, andererseits durch die Auflösung einzelner Zellen bei der ersten Infektionsperiode verursacht. Wenn das Tier dem Tode entgegengeht und mit der Eiproduktion aufhört, finden wir immer noch einige Mycetocyten, die im Körper verstreut liegen.

Hinsichtlich der Symbiontenzahl lassen sich nun die Adelgiden in zwei Gruppen teilen, nämlich in monosymbiontische — *Adelges* und

Sacchiphantes — und disymbiontische — *Dreyfusia* und *Pineus*. Die disymbiontischen Einrichtungen der restlichen vier artenarmen Gattungen — ihre Heimat ist Nordamerika und Asien — sind bisher unbekannt geblieben.

a) *Monosymbiontische Gattungen.*

Die in der Einleitung erwähnten Untersuchungen von ŠULC und BUCHNER erfaßten nur die monosymbiontischen Gattungen. ŠULC betrachtet die Symbionten als Schizosaccharomyceten. BUCHNER hält sie für Bakterien, eine Anschauung, der wir uns auch nicht verschließen können, und die wir auf die symbiontischen Organismen der ganzen Familie ausgedehnt wissen möchten.

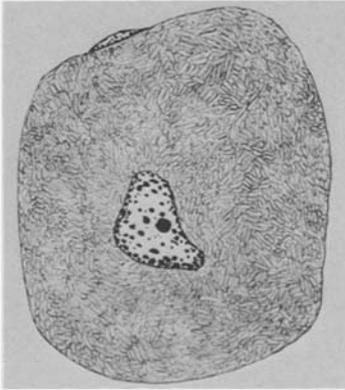


Abb. 2. *Sacchiphantes viridis*, Fundatrix. Mycetomzelle. Vergr. 855fach.

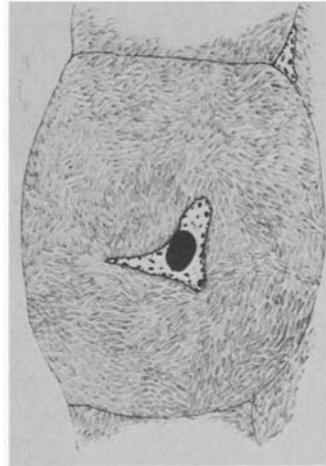


Abb. 3. *Adelges laricis*, Fundatrix. Mycetomzelle. Vergr. 855fach.

Die Symbionten beider hierher gehöriger Gattungen sind farb- sowie strukturlos und liegen in Zellen mit einem sehr großen, unregelmäßig gestalteten Kern. *Sacchiphantes* (Abb. 2) besitzt stumpf endende Schläuche, die sich durch Querteilung vermehren. Die Teilungsprodukte hängen noch längere Zeit aneinander, so daß man im Leben oft Ketten von vier Stück sieht. BUCHNER beschreibt ferner noch ein merkwürdiges Umklappen der Teilungsprodukte, das durch das Vorhandensein hautartiger Verbindungen zwischen den beiden Tochterindividuen zustande kommen mag. Im Ausstrich oder Schnittpräparat, in dem die feinen Quermembranen durch die Färbung verloren gehen, will es bisweilen scheinen, als lägen Riesenformen vor; im Leben sieht man aber deutlich die zarten Membranen. Die Länge der Schläuche ist variabel. In manchen Altersstadien, offenbar nach rhythmisch erfolgter Teilung, sind die Symbionten so kurz, daß man von Ellipsoiden sprechen möchte. Die Schläuche von *Adelges* laufen spitzer aus als die von *Sacchiphantes* (Abb. 3).

Charakteristisch für die Lage der Mycetombewohner ist, daß sie streckenweise gleichgerichtet sind.

b) Disymbiotische Gattungen.

Wir unterscheiden im Mycetom zweierlei fast gleich große Zellsorten, einkernige und mehrkernige. Ohne jede Ordnung sind sie aneinander-

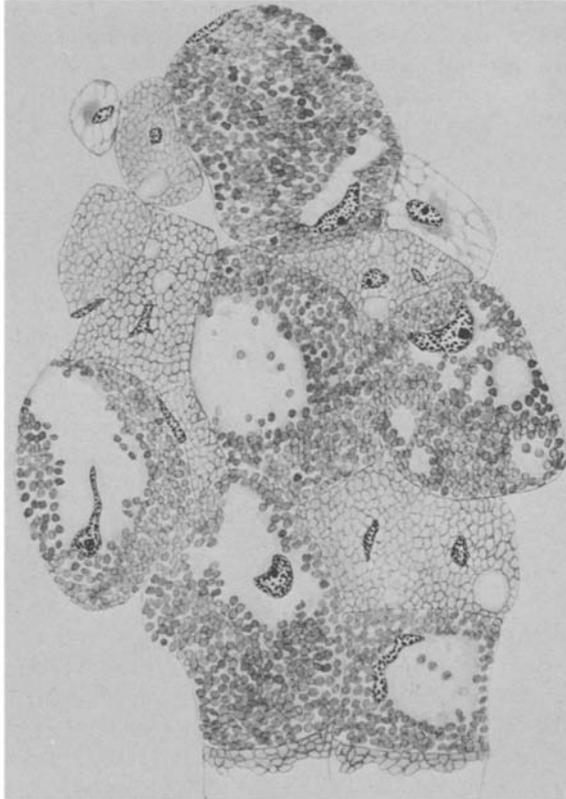


Abb. 4. *Dreyfusia nordmanniana*, Aestivalis (Okt.). Ausschnitt aus dem Mycetom. Vergr. 760 fach.

gereiht (Abb. 1). Die einkernigen Zellen beherbergen rundliche Symbionten (hinfort a-Symbionten und ihre Zellen a-Zellen genannt), deren Größe verhältnismäßig konstant ist (Abb. 4 und 5). Die mehrkernigen Zellen tragen in ihrer Gestalt und Größe sehr wechselnde Symbionten (b-Zellen und b-Symbionten). Letztere sind in der Regel größer und erscheinen im Schnitt meist oval; in schlecht fixierten und sehr alten Mycetomen sind sie geschrumpft und von mehr länglicher Form. Die Kernzahl der b-Zellen scheint bisweilen in den einzelnen Kolonien etwas

zu variieren. Unter dem *Pineus*-Material besaßen die Tiere aus Freiburg 10—20 Kerne, während in der Regel 3—4 Kerne in der Zelle vorgefunden wurden. Bei *Dreyfusia* liegt die Normalzahl meist etwas höher. Das Mengenverhältnis von a- zu b-Symbionten und damit auch der entsprechenden Zellen ist, grob geschätzt, 1 : 1.

Die beiden Gattungen *Pineus* und *Dreyfusia* sind hinsichtlich ihrer Symbionten gut unterscheidbar, obwohl sich ihre a-Symbionten vollkommen gleichen. Die b-Symbionten dagegen sind bei *Dreyfusia* (Abb. 4) fest aneinandergepreßt. Bei *Pineus* (Abb. 5) liegen die b-Symbionten locker — wie die a-Symbionten — im Mycetom. Riesenformen sind sehr selten und nur in b-Zellen anzutreffen. So fanden wir bei *Dreyfusia nordmanniana* lediglich einmal eine Zelle, die von solchen ganz erfüllt war. Von *Pineus strobus* ist mir auch ein Fall bekannt.

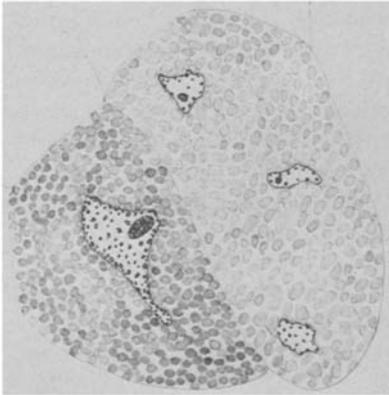


Abb. 5. *Pineus pini*, Virginogenia.
a- und b-Symbionten in ihren Zellen.
Vergr. 760 fach.

Die beiden Symbionten verhalten sich nicht nur hinsichtlich ihrer Lokalisation verschieden, sondern es gelang auch, im besonders hohen Maße zur Zeit der Infektion, bei Anwendung von Hämalaun und Eosin eine färbereiche Trennung herbeizuführen. Die a-Symbionten färben sich dabei mehr orange, die anderen lila.

Bei letzteren macht sich also eine gesteigerte Affinität zum basischen Farbstoff bemerkbar. Stets ist so eine einwandfreie Trennung möglich, so daß auch bei isolierten Organismen nie ein Zweifel über die Zugehörigkeit besteht. Übergangsformen wurden nicht festgestellt.

Nach Durchsicht eines größeren Schnittmaterials von *Pineus* kamen wir zur Überzeugung, daß sich nach der ersten Eiinfektion der Zustand der b-Symbionten ändert. Sie schrumpfen viel eher bei der Fixierung zusammen und erscheinen jetzt kleiner. Besonders deutlich wird dies zur Zeit der letzten Infektionen und mag wohl damit zusammenhängen, daß jetzt die Teilungsfähigkeit aufgehört hat. Genaue Beobachtungen ließen sich nicht durchführen, da die Symbiontengröße von Individuum zu Individuum und erst recht von Kolonie zu Kolonie ungewein schwankend ist. Es ist daher schwierig, zwischen spezifischer und durch Fortpflanzungserscheinungen veränderter Symbiontengröße zu unterscheiden.

Abweichende Verhältnisse bietet *Pineus pineoides*. Wir vermissen gänzlich die a-Symbionten. Das Mycetom, in seiner Ausdehnung vielleicht etwas geringer als sonst, weist nur mehrkernige Zellen von der

üblichen b-Form auf. Dagegen ist das Fettgewebe mit vielen Zellen durchsetzt, die in besonderen Vakuolen Nester von stäbchenförmigen Bakterien tragen (Abb. 6). Letztere scheinen zu verschiedenen Zeiten frei zu werden und sind dann vor allem nahe dem Mycetom in der Lymphe anzutreffen. Man findet diese Fettzellen auch häufig im Kopf, ja sogar im Rüssel. Etwas Ähnliches berichten RONDELLI und KLEVENHUSEN von freien Stäbchen bei *Schizoneura lanigera*. Unmittelbar neben freien Symbiontenhaufen sieht man Oenocyten liegen, wie es auch KLEVENHUSEN z. B. von *Macrosiphum tanacetiolium* u. a. beschreibt.

Im lebenden Mycetomgewebe finden sich außerdem verschiedene kleine Einschlüsse. Bei *Pineus pini* und *P. strobus* sind besonders dunkelgrüne Bläschen häufig, die zu Paaren und kleinen Häufchen, als wären sie in Teilung begriffen, zusammenliegen. Sie sind auch in der Hypodermis anzutreffen. Bei Lebendbeobachtungen im durchfallenden Licht machen sie die

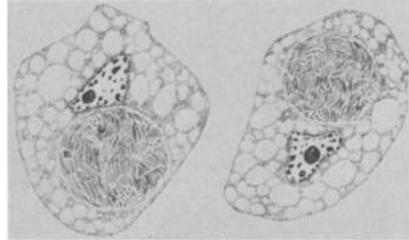


Abb. 6. *Pineus pineoides*. Symbiontentragende Fettzellen. Vergr. 855 fach.

Mycetomzellen im unverletzten Tier deutlich. Jedoch scheinen sie manchmal mehr zurückzutreten, so sprechen manche Autoren von der grünen, andere von der rotbraunen Farbe der *Pineus*.

Den Zipfeln des Mycetoms sitzen in regelmäßiger Anordnung Oenocyten auf. Zur Zeit der Infektion sind sie besonders häufig anzutreffen. Allerdings finden wir sie dann auch wieder im ganzen Körper, was wohl damit zusammenhängt, daß ihre bisherige Unterlage, das Mycetom, sich in einzelne Zellen aufgelöst hat. Altern die Oenocyten, so wird ihr Plasma immer mehr von Bläschen und mit HEIDENHAIN darstellbaren Granulationen durchsetzt. Wie dies im einzelnen vor sich geht, ist für jede Gattung ein wenig verschieden. Bei *Dreyfusia* bleibt bis fast zuletzt ein größerer, nicht vakuolisierter Plasmarest in der Nähe des Kernes liegen (Abb. 4); dafür sind die Bläschen groß und die Plasmabrücken dünn. Bei *Pineus* wird das ganze Plasma gleichmäßig durchsetzt. (Auch die Reblaus zeigt eine artspezifische Entwicklungsweise ihrer Oenocyten.)

Phagocytose von Symbionten haben wir nie beobachten können. Damit stimmen Ansichten überein (RIES 1933), die besagen, daß bei der Regulierung der symbiontischen Vermehrungsrate Wirtsymphocyten in den meisten Fällen keine Rolle spielen. Eine Ausnahme dürfte am ehesten bei den akzessorischen Symbionten von *Pineus pineoides* bestehen. Sollte sich für sie wirklich eine Phagocytose nachweisen lassen, so wäre dies noch am ehesten verständlich. Die Vermehrung der Stäbchen ist sicher noch nicht so ausgeglichen wie die der regulären Symbionten, die eigens für sie freigehaltene Wohnstätten einnehmen.

2. Die Infektion.

Die Infektion wird von den vorangehend beschriebenen Symbionten durchgeführt. Besondere Infektionsformen gibt es also nicht. Interessant ist, daß die regulären Symbionten jeweils kurz vor der Infektion ihre Wohnstätten verlassen. Die vermutlich erst später aufgenommenen Stäbchen treiben dagegen viel länger frei im Wirtskörper. Infektionshügel, wie sie von BUCHNER (1927) am Zikaden-Mycetom beobachtet wurden, fehlen. Wenn die Symbionten ihre Zellen verlassen, bemerken

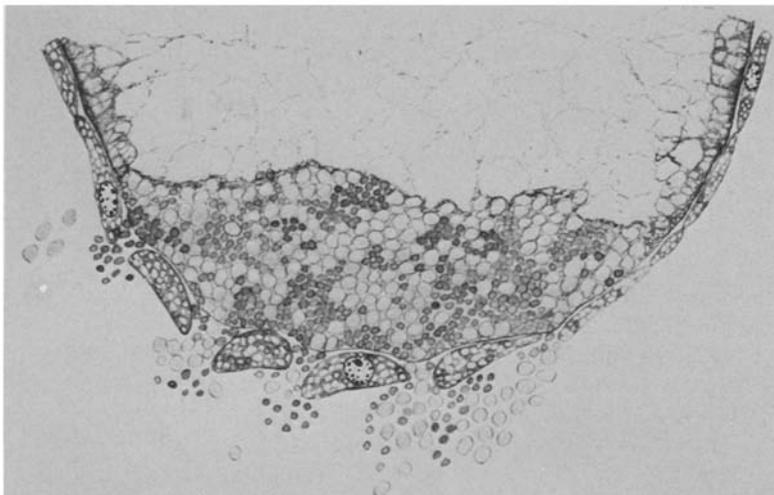


Abb. 7. *Pinus pini*, Virginogenia. Infektion des Eies mit den beiden Symbiontenarten. Vergr. 855 fach.

wir, wie neben diesen ein acetophiles Gerinnsel liegt. Zuweilen finden wir es auch neben einem im Körper treibenden Symbiontenhaufen oder häufig in der Nähe der Infektionsstellen außerhalb des Eies. Es handelt sich ganz offenbar um Reste der aufgelösten Mycetomzellen, die nicht mit ins Ei übernommen werden. In dem Gerinnsel liegen Körnchen, Bläschen und offenbar degenerierende Symbionten eingeschlossen, die einen weiteren Hinweis auf seine Herkunft darstellen.

Wenn an der Oberfläche des Eies sich allmählich das Keimhautblastem sondert, ist der Zeitpunkt zur Symbionteninvasion gekommen. Die Symbionten treten zwischen den Follikelzellen hindurch. Nie wurden infizierte Follikelzellen gefunden. Der Vorgang verläuft bei mono- und disymbiontischen Formen völlig gleich, nach dem Muster von *Drepanosiphum* (BUCHNER 1930). Kurz vor dem hinteren Eipol macht das Follikelepithel in einer ringförmigen Zone besondere Veränderungen durch. Es schwillt an, und gleichzeitig dehnt sich besonders die an das Ei angrenzende Seite (Abb. 7). Die einzelnen Follikelzellen werden gelockert

und bekommen im Schnitt eine halbmondförmige Gestalt. (Schon mehrmals in der früheren Literatur abgebildet, z. B. ТОТН 1927.) Gleichzeitig schiebt sich das Eiplasma mit amöboiden Fortsätzen ein wenig in die nun entstandenen Räume zwischen den Follikelzellen ein und nimmt die Symbionten, die sich inzwischen an der Eiröhre gesammelt haben, auf.

Die Infektion verläuft anfangs rasch. Dies prägt sich dadurch aus, daß man nur selten ein Individuum erhält, in dem die Infektion in vollem Gange ist. Sind die Hauptmassen in das Ei eingedrungen, so scheint das Einwandern langsam zu versiegen. Am häufigsten sind die Stadien zu finden, in denen wenige Symbionten den Eintritt in das Ei versäumt haben und nun außerhalb des Follikel epithels liegen.

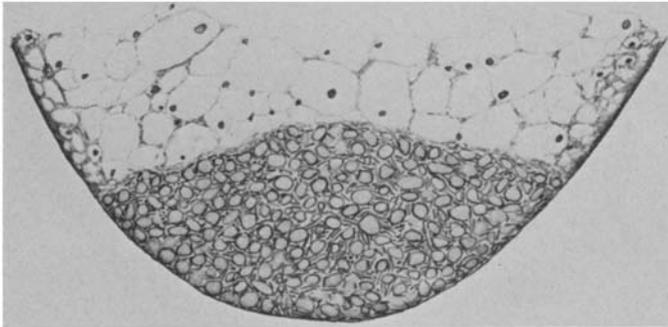


Abb. 8. *Pineus pineoides*. Hinterer Eipol nach der Infektion. Vergr. 855 fach.

Bei Invasion von zweierlei Symbionten infizieren beide zugleich in etwa gleichen Mengen. Die schon geschilderte verschiedene Farbtonung leistet bei der Unterscheidung der zwei Formen treffliche Dienste, so daß wir auf die viel unsicheren Gestaltsmerkmale keinen Wert mehr zu legen brauchen. Auch bei *Pineus pineoides* infizieren Stäbchen und runde Symbionten gleichzeitig (Abb. 8).

Bald beginnt nun für die Symbionten ein Stadium reicher Vermehrungstätigkeit. Sie liegen bunt durcheinander in einem rundlichen Pfropfen, der von einem zarten Plasmahäutchen umgeben ist. Alle Organismen einer Symbiontensorte vermehren sich, wie die deutlich sichtbaren Teilungsmembranen erkennen lassen, zum gleichen Zeitpunkt. Bei den b-Symbionten stellen wir vor allem Zweiteilung fest, daneben kommt auch Vierteilung vor. Gelegentlich wurde bei *Pineus strobus* Zerfall in 3—5 Sektoren beobachtet. Bei *Sacchiphantes* und *Adelges* handelt es sich um Querteilung. Zwischen den b-Symbionten des Mycetoms und den in Teilung begriffenen in der Ovocyte ist während dieser Zeit ein Größenunterschied vorhanden, indem die ersteren deutlich kleiner sind als die letzteren. Die a-Symbionten lassen einen solchen nicht erkennen. Sie sind nicht nur innerhalb verschiedener Kolonien,

ja sogar Arten, sondern auch während ihres Fortpflanzungszyklus konstant in der Größe.

3. Die Embryonalentwicklung des Mycetoms.

Wenn die Furchungskerne an die Oberfläche des Eies gewandert sind, sind auch Kerne in die Symbiontenansammlung eingesunken. Am Rande des Symbiontenhaufens liegen Kerne, die in das dortige Plasma, das offenbar zum Mycetolemm determiniert ist, eingedrungen sind. Auch

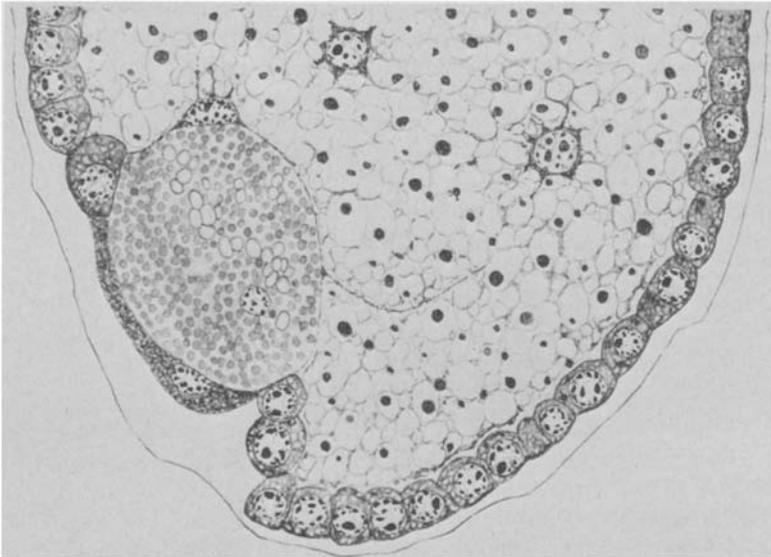


Abb. 9. *Dreyfusia piceae*. Symbiontenballen im Ei vor der Invagination. Vergr. 760 fach.

hier bilden sich Zellen, die allerdings ganz unregelmäßig gestaltet sind, und deren Plasma sich von den Blastodermzellen durch sein granuliertes Aussehen lebhaft unterscheidet (Abb. 9). An der Außenseite sind diese sehr plasmareich, an der Innenseite jedoch sieht man nur ganz zarte Plasmasäume. Da sich nach Beginn der Invagination mono- und disymbiontische Tiere verschieden verhalten, so sollen sie nun getrennt behandelt werden.

a) Monosymbiontische Gattungen.

Die Einrollung bringt für die Mycetomanlage der monosymbiontischen Gattungen wenig Veränderung mit sich. Ihre Kugelform erfährt an der dem Keimstreif zugelegenen Seite eine Abplattung. Aus den unregelmäßigen, mit granuliertem Plasma versehenen Zellen bildet sich allmählich eine ebennmäßige Lage von Hüllzellen, die mit dünnen Lamellen untereinander in Verbindung stehen (Abb. 10). Im Mycetom mehrt sich amitotisch nach und nach der Kernbestand.

Nach der Rückrollung liegt immer noch ein Syncytium vor. Die Hüllzellen sind ziemlich unscheinbar geworden. Ihre von wenig Plasma umsäumten Kerne sind jetzt in größeren Abständen um das Mycetom verteilt. Dies wird damit zusammenhängen, daß ihre Vermehrung mit der des Symbiontenhaufens nicht Schritt gehalten hat. Wenn Darmschlinge und Bauchmark das Mycetom hindern, sich ventralwärts auszudehnen, und dorsal neben dem Enddarm die paarigen Geschlechtsorgane angelegt sind, so sehen wir stets auf jeder Seite des Syncytiums einen riesigen, ganz unregelmäßig gestalteten Kern in der inneren unteren Ecke (im Querschnittbild) liegen (Abb. 11). Während die anderen Kerne

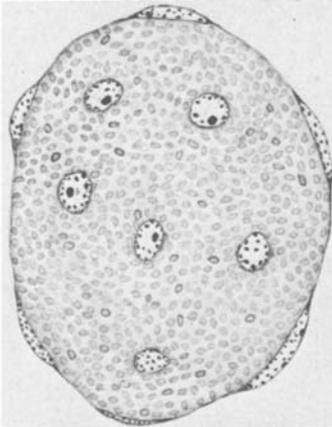


Abb. 10. *Sacchiphantes viridis*. Mycetomanlage kurz vor der Rückrollung. Vergr. 855 fach.

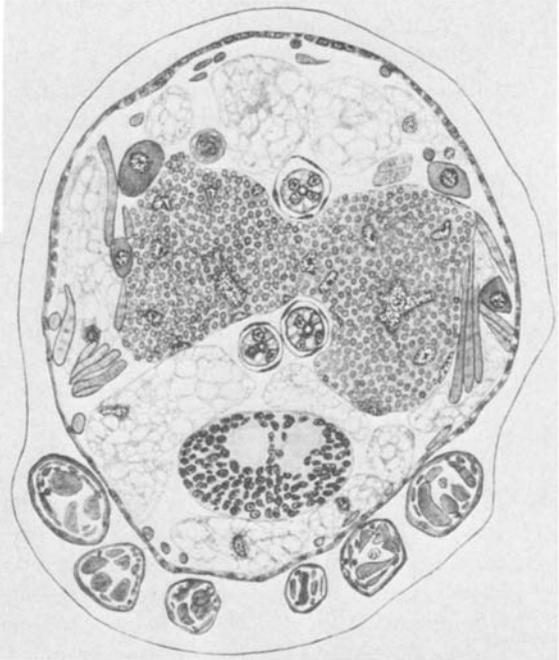


Abb. 11. *Sacchiphantes viridis*. Querschnitt durch das Ei nach der Rückrollung. Die Extremitäten sind bereits angelegt. Vergr. 760 fach.

des Mycetoms einen Nukleolus und mehrere basophile, kleinere Körper enthalten, besitzt dieser Riesenkern nur kleine Granulationen. In seiner Entwicklung dürfte er noch auf einem jüngeren Stadium stehen als seine Nachbarkerne. Bevor die Abgrenzung der Zellen vor sich geht, scheint er noch schnell in mehrere Kerne zu zerfallen. In einem Falle beobachtete ich allerdings, wie in einer Zelle ein überdurchschnittlich großer Kern lag. Es handelte sich offenbar um diesen Riesenkern, der nicht Gelegenheit gefunden hatte, sich vorher zu teilen. Ähnlich ungleiche Kerne stellte KOCH an *Oryzaephilus* fest. Bei den disymbiontischen Formen war nichts Entsprechendes zu beobachten. Man sieht jedoch manchmal im Syncytium mehrere Kerne dicht aneinanderliegen, so daß man den Eindruck erhält, sie hätten sich gleichzeitig amitotisch geteilt.

Bald wandern die Hüllzellen in die Organanlage ein, um deren Kerne sich die Symbionten gesammelt haben, und schon werden Membranen deutlich, die zur Bildung von Mycetocyten führen. Mit dem allmählichen Wachstum dieser neu entstandenen Zellen dehnen sich die seitlichen Teile des Mycetoms acral- und analwärts so aus, daß wir von zwei Längssträngen reden können, die wieder die üblichen durch die Muskeln verursachten Lappungen auf den Außenseiten zeigen. Zunächst sind nur zwei Einschnitte vorhanden, d. h. das Mycetom erstreckt sich ungefähr über drei Segmente.

Der Zeitpunkt für die endgültige Trennung der beiden Mycetomhälften kann verschieden liegen. Ist die Teilung im Embryo unterblieben, so kann sie in der postembryonalen Entwicklung durch den dorsal gelegenen Enddarmabschnitt zustande kommen, der durch das Wachstum seiner Zellen und Zunahme seines Lumens den Zellhaufen zerschneidet, noch bevor das erste Ei das Nährfach verlassen hat; oder die Teilung wird erst von den heranwachsenden Ovariolen in gleicher Weise vollzogen.

Währenddessen geht die Vermehrung der Symbionten rhythmisch vor sich. So finden wir in einem Tier nur kugelige bis ellipsoide Symbionten (Abb. 10 und 11). Bei Geschwistern von etwas anderem Alter sind sie länger und hängen paarig zusammen.

b) *Disymbiontische Gattungen.*

Bei den disymbiontischen Gattungen verläuft die Formentwicklung in gleicher Weise. Die Sonderung der beiden Symbionten tritt während der Invagination ein und bringt neuartige Verhältnisse mit sich. Bei *Dreyfusia* ballen sich die b-Symbionten zu Haufen oder Streifen überall in dem jungen Organ, sei es am Rande oder mit Vorliebe in der Mitte, zusammen (Abb. 9). Bei *Pineus*¹ sammeln sie sich mehr an der Peripherie (Abb. 12). Die Entmischung ist natürlich noch keine vollkommene. Was später für beide Gattungen so charakteristisch wird, ist aber schon jetzt angedeutet: *Dreyfusia* zeigt fest aneinandergeschmiegte, *Pinus* dagegen aufgelockerte b-Symbionten.

Die Ausbildung der Hüllzellen verläuft im Anfang wie bei den monosymbiontischen Gattungen. Aber noch vor Beendigung der Invagination wandern einige in die Mycetomanlage ein, während andere noch regellos außerhalb liegen. Auch die Kerne haben sich inzwischen rege vermehrt. Jetzt ist der Zeitpunkt der Sonderung für die in diesem Stadium immer größeren b-Symbionten gekommen. Schlagartig haben sie sich um einen Teil der Kerne gelegt, und bald sehen wir auch eine feine Membran — sie wird möglicherweise von den untereinander in Verbindung stehenden Hüllzellen gebildet (Abb. 13) —, die die eben entstandenen Zellen umgibt.

¹ Die Embryonalentwicklung von *Pineus pineoides* konnte nicht untersucht werden.

Ein Teil der Kerne bleibt zusammen mit den a-Symbionten von diesen Vorgängen unberührt.

Gleich nach der Symbiontensonderung nehmen wir einen deutlichen Unterschied der Kerne wahr. Während die Kerne der gerade entstandenen b-Zellen neben kleinen basophilen Körpern auch einen Nukleolus aufweisen, fehlt dieser gänzlich bei den Kernen des übrigen Syncytiums. Die b-Kerne sind auch größer und rundlicher. Dieser Unterschied ist schon vor der Sonderung (Abb. 12) andeutungsweise vorhanden gewesen. Einige Kerne sind wahrscheinlich in ihrer Ent-

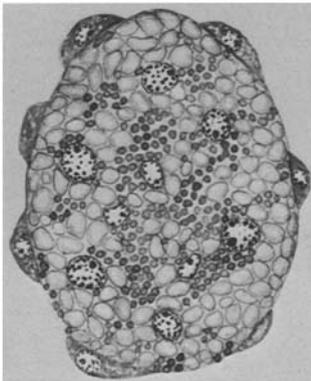


Abb. 12. *Pineus pini*. Mycetomanlage während der Invagination (I). Vergr. 855fach.

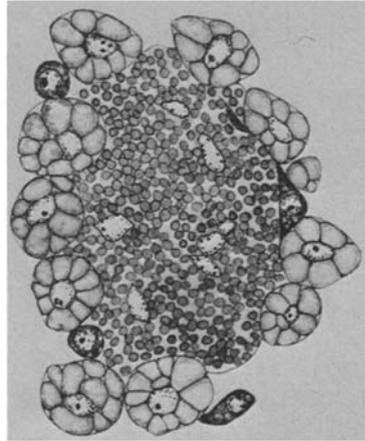


Abb. 13. *Pineus pini*. Mycetomanlage während der Invagination (II). Die Symbionten haben sich gesondert. Vergr. 855fach.

wicklung vorausgeilt, und nur diese haben auf immer noch rätselhafte Weise die b-Symbionten um sich gesammelt. Man könnte annehmen, daß die verschiedene Kernentwicklung unter dem Einfluß der verschiedenen Symbionten zustande gekommen ist. Das ist jedoch keineswegs sicher. Liegen doch, besonders bei *Pineus*, die Symbionten nicht derart zusammen, daß jede Symbiontensorte alleinigen Einfluß auf einen Kern ausüben könnte.

Bei *Pineus* sind die b-Zellen längs des Organrandes regelmäßig angeordnet. Wenn der Platz nicht ausgereicht hat, die b-Symbionten in einer Randzellschicht unterzubringen, so beobachtet man auch ausnahmsweise Zellen in der Mitte der Anlage. Oft ist der Ring (im Schnitt) nicht geschlossen, der Rand weist dann zellfreie Stellen auf, und das Syncytium grenzt an die Peripherie des jungen Mycetoms. Man sieht daraus, daß der b-Symbiontenbestand sehr schwankend ist. Bei *Dreyfusia* liegen die b-Zellen, wie auch anfangs die b-Symbionten, völlig im Mycetom verstreut (Abb. 14). Ein weiterer zytologischer Unterschied

liegt darin, daß bei *Pineus* meist eine Lage Symbionten den Kern vollständig umgibt, während bei *Dreyfusia* der Kern oft der Membran anliegt. Es befinden sich dann etwa 20 Symbionten in einer Zelle.

Wenn vor der Rückrollung die Extremitätenanlagen immer deutlicher werden, so scharen sich auch die a-Symbionten dicht und fest geschichtet um die übriggebliebenen Kerne (Abb. 15), so daß nach der Fixierung größere Spalträume zwischen den Zellen auftreten und so die neue Platzaufteilung charakterisieren. Die Kerne sind jetzt selbst ungefähr

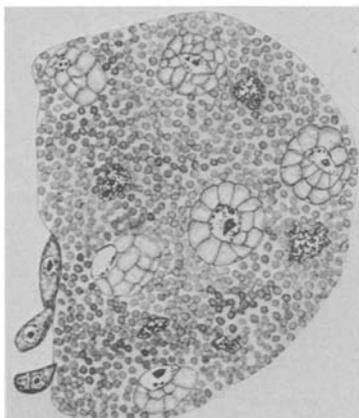


Abb. 14. *Dreyfusia piceae*. Mycetomanlage während der Invagination. Die Symbionten haben sich gesondert. Vergr. 855 fach.

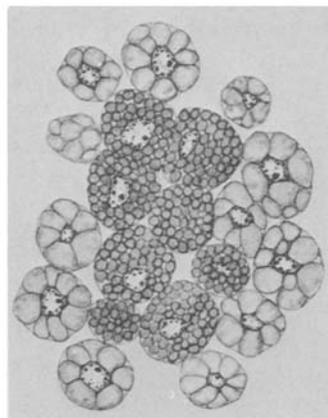


Abb. 15. *Pineus pini*. Mycetomanlage während der Invagination (III). Beide Symbionten haben sich in Zellen abgegrenzt. Vergr. 855 fach.

so strukturiert, wie es auch die b-Kerne zur Zeit der Zellabgrenzung waren. Die Hüllzellen machen nun noch eine Vermehrungsperiode durch.

Nach der Umrollung folgen die bei den monosymbiontischen Gattungen geschilderten Gestaltsveränderungen des Mycetoms. Der ebenmäßig ausgebildete Mantel von b-Zellen zerreißt dabei zuerst auf der Ventralseite. In beiden Zellsorten setzt eine Symbiontenvermehrung ein. Die a-Zellen behalten ihre rundliche Form, ihre Kerne nehmen zum Teil schon jetzt eine bizarre Form an. Die b-Zellen treiben dagegen Ausläufer zwischen die a-Zellen vor und schieben sich schließlich plattenartig dazwischen. Die regelmäßige Lagerung geht ganz verloren. Nach dem Schlüpfen der Eier teilen sich die Kerne der b-Zellen bis pro Zelle 3—5 vorliegen.

II. Symbiose und Generationswechsel.

Es ist nun von Interesse, festzustellen, ob sich die durch die äußere Morphologie und Biologie scharf geschiedenen Generationen durch die Form der Symbionten und ihrer Wohnstätten unterscheiden lassen.

Die innere Morphologie der sonst so vielgestaltigen Tiere ist auffallend gleich. Am meisten variiert die Zahl der Eiröhren. CHOLODKOVSKY (1900) hat schon auf dieses Unterscheidungsmerkmal hingewiesen. Die Durchschnittszahlen liegen für die einzelnen Generationen und Gattungen fest; individuelle Schwankungen sind natürlich möglich. Dabei ist es so, daß die Herbstgenerationen eine stark reduzierte Zahl von Ovariolen besitzen. Das Minimum wird bei der Sexuales-Generation erreicht, wo nur ein Ei ausgebildet wird. Auch am Mycetom finden wir saisonbedingte Unterschiede. Während im allgemeinen das symbiontische Organ von gleichmäßig verteilten Symbionten erfüllt ist, beobachtet man bei Herbsttieren im Schnittbild stets in der Mitte der Zelle eine freie Zone,

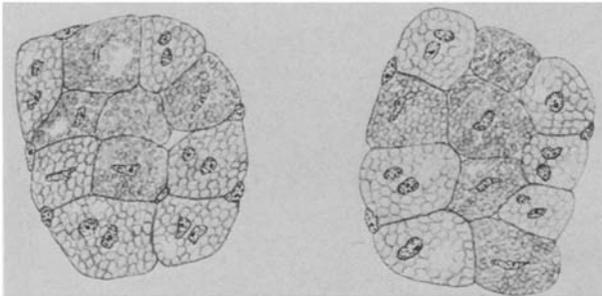


Abb. 16. *Pineus pini*, Männchen. Frontalschnitt durch das Mycetom. Vergr. 855fach.

die sich fast immer einer Einbuchtung des Kernes anschmiegt (Abb. 4). In anderen Fällen sind über die ganze Zelle kleinere symbiontenfreie Räume verteilt. Ja schon in der Mycetomanlage des Embryos lassen sich solche erkennen. Im übrigen finden wir keinerlei Unterschiede bei den einzelnen Generationen bezüglich der symbiontischen Einrichtungen. So wurden z. B. Sistentes und Progredientes bei *Dreyfusia nordmannianae* betrachtet. Das Mycetom der gleichaltrigen Sistens ist nur entsprechend der geringeren Größe des Tieres kleiner. Mit dem gleichen Ergebnis wurden Geflügelte und Ungeflügelte der Kiefer von *Pineus pini* und *P. strobus* untersucht. Vergleichen wir Generationen, die auf verschiedenen Pflanzen leben, z. B. *Sacchiphantes viridis* auf Lärche und auf Fichte, so finden wir abermals keine Unterschiede. Dies gilt auch für alle anderen Arten. Ähnlich verhält es sich, wenn Adelgiden nicht ihre eigentlichen Wirtspflanzen, sondern Verwandte dieser besiedeln, z. B. *Sacchiphantes viridis* die Sitkafichte.

Das Mycetom der Sexuales ist, von der geringen Größe abgesehen, normal gestaltet (Abb. 16). Bei den Weibchen wird der ganze Symbiontenvorrat ins Ei übernommen. Ähnliches stellt TOTH an *Pemphigus* fest. Die Adelgiden-Männchen nehmen, wie auch aus Schnitten ersichtlich ist, Nahrung auf und besitzen daher im Gegensatz zu den *Pemphigus*-Männchen ihr Mycetom.

III. Symbiose und Systematik.

Eine weitere Frage bestand darin, inwieweit die von der neueren Systematik aufgestellten Unterfamilien, Gattungen und Arten mit den Ergebnissen der Symbiosestudien harmonisieren.

1. *Niedere systematische Einheiten.*

In jeder Gattung gibt es neben den holocyclischen, normalen Arten auch eine Reihe Formen, die, wie man annimmt, sekundär anholocyclisch geworden sind (MORDVILKO 1934). Eine der beiden Wirtspflanzen ist wegen der geographischen Expansion der Läuse (besonders durch Einschleppung in andere Erdteile) für den Wirtswechsel ausgeschieden. Auch kann es vorkommen, daß Wirtspflanzen z. B. durch Temperaturverschiebung verschwinden. In der Regel ist dabei ein Ausfall der „primären“ Pflanze (wie man sie nicht unbestritten nennt), also der Fichte, entstanden. Die *Adelgide* ist dann gezwungen, nur die sekundäre Pflanze zur Nahrung und Fortpflanzung zu benutzen.

In wenigen Fällen kennen wir auch „Arten“, die anholocyclisch auf der primären Wirtspflanze leben (*Sacchiphantes abietis* und *Adelges tardus*). Sie besitzen aber stets noch Schwesterarten, die holocyclisch sind. Ein heftiger Streit, in dem vor allem BOERNER, CHOLODKOVSKY und NÜSSLIN verwickelt waren, erbrachte den Beweis, daß die vorliegende Anholocyclie erblich ist, und daß zwischen den „Species sorores“ höchstens Farbdifferenzen bestehen. Die sekundäre Wirtspflanze ist in beiden Gattungen die Lärche. Es ist schon oft hervorgehoben worden, daß man bei den Adelgiden sicher Beispiele für gerade stattfindende Entstehung neuerer Arten vor sich hat. Trotzdem sind es vorläufig noch ökologische und geographische Formen, die vor unserem Auge stehen. Wir sollten uns auch bei dieser Tiergruppe nicht mit der „bequemen und anfänglich ausreichenden Einteilung in Arten und Varietäten begnügen“ (RENSCH 1934). Unter diesem Gesichtspunkt wollen wir die untersuchten Arten mustern.

Vergleichen wir die symbiontischen Verhältnisse bei *Sacchiphantes viridis* und *S. abietis*, so stellen wir vollständige Übereinstimmung fest. Man nimmt nun an (BUCHNER 1930), daß die Symbiose eine erst sehr spät erworbene Einrichtung ist. Dies bestärkt die Ansicht, daß die Entstehung der neuen Schwesterart erst in neuester Zeit nach dem Auftreten symbiontischer Organismen vor sich gegangen ist. Ein Verlust der noch nicht allzu erbfest gewordenen Anholocyclie, wie ihn unter gewissen Bedingungen MORDVILKO (1935) annimmt, ist daher denkbar. Bei einer gelegentlichen systematischen Revision würden wir vorschlagen, der *Sacchiphantes viridis oec. viridis* RATZ. eine *S. v. oec. abietis* L. gegenüberzustellen.

Bei *Dreyfusia* waren die Formen der Symbionten und der Bau des Mycetoms innerhalb der beiden untersuchten Arten ebenfalls vollkommen

gleich. Morphologisch sowie biologisch ist *Dreyfusia piceae* von *D. normanniana* so verschieden, daß wir es hier mit guten Arten zu tun haben werden. Interessant wäre es, die von SCHNEIDER-ORELLI, SCHEFFER, WIESMANN (1929) beschriebene Form, von BOERNER (1932) *Dreyfusia Schneideri* benannt, zu untersuchen. Diese gleicht morphologisch der *D. normanniana*, lebt aber nicht an Trieben, sondern an der Stammrinde. Sie vermag nur Sistentes zu erzeugen. Sollten zwischen beiden die Symbionten völlig gleich sein, so würde es sich hier ebenfalls um eine junge ökologische Rasse handeln.

Von *Pineus* konnte am meisten Material untersucht werden. Die als Arten aufgefaßten Formen *Pineus pini* und *P. orientalis* lassen sich nicht in ihren Symbionten unterscheiden. BOERNER glaubt selbst, daß vielleicht beide mit *Pineus laevis* MASK. einem Formenkreis angehören. Nur umfangreiche Züchtungsversuche können also hier, wo weder die äußere Morphologie noch die innere sich heranziehen lassen, zur Klärung der Artfrage dienen. Eine Schwierigkeit wird mit darin bestehen, daß sich geographische Rasse schwer von ökologischer trennen lassen wird. Auch die an der Weymouthskiefer lebende *Pineus strobus* besaß dieselben Symbionten wie die beiden schon genannten Formen. Während bei einer gewöhnlichen *Pineus* die Nahrung aus jungem Gewebe entnommen wird, lebt sie auch auf alter Stammrinde. Nahrung aus verschiedenen Geweben bedingt also keine Symbiontenverschiedenheit.

Abweichende Verhältnisse bot *Pineus pineoides*. Sie gleicht fast der *P. strobus*, hat aber eine völlig andere Lebensweise. Die Virginogenien leben nämlich an älterer Fichtenrinde, während sonst auf Fichten nur die Fundatrigenien ihr Dasein führen. Sollte sie sich aus einer der obengenannten Arten entwickelt haben, so hätten veränderte physiologische Vorgänge Verlust der a-Symbionten herbeigeführt; an ihrer Stelle ist ein neuer stäbchenförmiger Symbiont getreten. Ursprünglich nannte man sie *Pineus strobi* var. *pineoides*. Später faßte sie BOERNER wenigstens als besondere Art auf. Wir können *Pineus pineoides* nicht in einem Atemzug wegen ihrer vielleicht erst in neuester Zeit erlittenen biologischen und morphologischen Veränderungen mit den drei oben behandelten Arten nennen. Entweder stellt sich heraus, daß letztere vielleicht mit anderen zu einem Formenkreis gehören, dann sind wir berechtigt, *Pineus pineoides* weiter als Art zu führen. Oder aber die obengenannten Formen erweisen sich trotz gleicher symbiontischer Verhältnisse mehreren Arten zugehörig (z. B. *Pineus strobus* bleibt als Art neben der *pini-orientalis*-Gruppe bestehen), dann müßte man *Pineus pineoides* als neue Gattung aufstellen.

2. Höhere systematische Einheiten.

Betrachten wir das von BOERNER aufgestellte Adelgiden-System und insbesondere darin die Verteilung der monosymbiontischen Gattungen:

Adelgidae.

Subfamilie *Pineinae* disymbiontisch.

Subfamilie *Adelginae*.

Tribus Dreyfusini disymbiontisch.

Tribus Adelgini monosymbiontisch.

Die monosymbiontischen Arten beschränken sich auf die *Tribus Adelgini*, es entsteht also kein Widerspruch mit dem BOERNERSchen System. Der Einwand, daß die gleiche Lebensweise von *Sacchiphantes* und *Adelges* (Wirtswechsel zwischen Lärche und Fichte) auch gleiche symbiontische Einrichtungen zur Folge hätte, steht mit den Ergebnissen der Symbioselehre im Widerspruch. An *Gilletteella Cooleyi* (Nordamerika, *Tribus Adelgini*) wird sich endgültig erweisen, inwieweit das bisherige System mit der Symbiose übereinstimmt. Diese Art lebt an *Picea* und Douglastanne.

D. Die „Symbiose“ der Phylloxeriden.

Trotz eingehender Bemühungen konnten wir bei den drei untersuchten Vertretern dieser Familie keine Spur einer symbiontischen Einrichtung finden. Ebenso fehlte die polare Masse in den Eiern gänzlich. Bei der Reblaus war es auch vollkommen gleichgültig, ob wir kurz- oder lang-rüsselige Formen, Wurzel-, Blatt- oder Geschlechtsgenerationen benutzten. Ausstriche und Lebendbeobachtungen führten zum gleichen Ergebnis.

Verschiedene Autoren, WITLACZIL (1882), DREYFUS (1894), HENNEGUY (1904), PORTIER (1918), treten auch für den Mangel der Symbiose bei den Phylloxeriden ein. Nur KRASSILSTSCHIK (1892) fallen sehr große, gelblich gefärbte Zellen, die zu kleineren Gruppen verstreut im Fettgewebe liegen, auf. PEKLO (1916) berichtet von Zucht der symbiontischen Organismen (?). (Diese tschechische Arbeit war mir nicht zugänglich.) GRASSI (1912) bildet den „Pseudovitellus“, also das Mycetom, als großen lockeren Zellhaufen ab. Er denkt dabei an einen Übergang von Oenocyten in Pseudovitellus-Zellen. Bei den beobachteten Zellen handelt es sich aber um Oenocyten. Man kann deutlich sehen, daß sich ebenso, wie es bei Oenocyten anderer Familien geschieht, eine zunehmende Menge von Vakuolen und mit HEIDENHAIN färbbaren Granulationen bei fortgeschrittenem Alter im Zelleib ansammeln. Vergleichen wir die Organisation der Phylloxeriden mit der der übrigen Aphiden, so fällt ihre große Zahl besonders auf.

Es bleibt noch übrig, auf die von BUCHNER (1930) abgebildeten Symbionten einzugehen. Es gibt zwei Möglichkeiten, sie zu erklären. 1. Es waren pathogene Bakterien. Ich selbst konnte ein Tier beobachten, welches in großer Zahl Stäbchen beherbergte. Diese lagen zum Teil in kleinen Gallertklümpchen zu einem Haufen zusammengeballt, zum Teil überschwemmten sie das ganze Tier in freier Form, so z. B. das Keimhautblastem der Eier, die Fettzellen, die Darmzellen usw. 2. Es handelt

sich um eine junge Symbiose, die vielleicht bis jetzt nur in einigen Kolonien vorkommt.

In der älteren Systematik sind Adelgiden und Phylloxeriden von den restlichen Aphiden gesondert und unter dem Namen *Chermesinae* PASS. oder *Phylloxerinae* DR. zusammengefaßt worden. Ausschließliche Oviparität, ausgeprägter Generationswechsel, durch Dimensionsverringering bedingte Reduktionen sind beiden gemeinsam. Nach den Ergebnissen der vorliegenden Arbeit ist es richtiger, sich der Systematik BOERNERS (in SORAUER-REH) anzuschließen. Dort wird nämlich die Überfamilie *Aphidoidea* in die Familien *Aphididae*, *Eriosomatidae*, *Adelgidae* (*Chermesidae*) und *Phylloxeridae* zerlegt.

Zu den vielen Verschiedenheiten zwischen Adelgiden und Phylloxeriden, die wir bei BOERNER (1908, 1932) und MORDVILKO (1934) finden (Generationswechsel, Überwinterung, Flügelhaltung, Reduktion nach zwei getrennten Richtungen), kommt hinzu, daß die Adelgidensymbiose nur ein Spezialfall der Aphidensymbiose ist. Die Form des Mycetoms, die Art und Übertragungsweise der Symbionten bei den Adelgiden passen sich in den von den übrigen Aphiden gestellten Rahmen ein. Modifikationen werden lediglich durch die ausschließliche Oviparität diktiert. Die Phylloxeriden aber entbehren der symbiontischen Einrichtungen, man kann auf eine isolierte Stellung im System schließen.

E. Zusammenfassung.

Das Mycetom der Adelgiden liegt in Form zweier Zellstränge längs des Darmes. Zur Zeit der Infektion wird der Zellverband immer lockerer.

Adelges und *Sacchiphantes* sind monosymbiontisch. Die Form der in einkernigen Zellen liegenden Schläuche ist für jede Gattung charakteristisch.

Pineus und *Dreyfusia* sind disymbiontisch. In einkernigen Zellen liegen runde Mikroorganismen von sehr konstanter Größe. Die anderen Symbionten sind wechselnd groß und besiedeln mehrkernige Zellen. Bei *Pineus* sind sie locker, bei *Dreyfusia* fest aneinandergelagert. Das Mycetom von *Pineus pineoides* läßt die einkernigen Zellen vermissen; dafür treten akzessorische Stäbchen in den Fettzellen auf.

Typische Symbionten dringen während der Infektion zwischen den Follikelzellen hindurch. Bei disymbiontischen Gattungen infizieren beide deutlich unterscheidbaren Symbiontensorten vereint.

In der Mycetomanlage der monosymbiontischen Gattungen tritt die Zellabgrenzung erst nach der Umrollung ein. Bei den disymbiontischen Gattungen sondern sich zuerst diejenigen Symbionten während der Invagination ab, deren Zellen später mehrkernig werden. Der Zeitpunkt für die Trennung der Mycetomhälften kann verschieden liegen.

Mycetom und Symbionten sind innerhalb aller Generationen gleichgestaltet. Bei Sexuales-Weibchen wird die gesamte Symbiontenmenge zur Infektion verbraucht.

Anholocyclische Arten gleichen in den symbiontischen Einrichtungen den entsprechenden holocyclischen vollkommen.

Den Phylloxeriden fehlt eine Symbiose.

II. Zur Symbiose der Psylliden.

A. Einleitung.

Die Symbiose der Psylliden ist schon in einer Reihe von Arbeiten behandelt worden. Sehen wir von den frühen Untersuchungen MECZNIKOWS (1866) und WITLACZILS (1885) ab, so sind wir, nachdem von ŠULC (1910) und PIERANTONI (1910) die wahre Natur des Mycetoms erkannt worden ist, durch die Arbeiten BUCHNERS (1912) und BREESTS (1914) über den Bau des symbiontischen Organs informiert. RLES benutzte 1932 Psyllidenmycetome für Transplantationsversuche.

Das am lebenden Tier schon von außen durch seine Pigmentierung sichtbare Mycetom liegt ventral im Abdomen. In der Jugend und im geschlechtsreifen Alter sind stets zwei Symbiontensorten vorhanden; eine erfüllt ein zentral gelegenes Syncytium, und eine weitere lagert innerhalb einkerniger Zellen in der Randzone des Organs. Infektionen der Eier wurden zuerst von BREEST beobachtet. Er sah, wie beide Symbiontensorten, durch Größe und Färbbarkeit unterschieden, das Ei infizierten. BUCHNER bildet 1930 ein frisch infiziertes Ei einer *Psylla* von der Erle ab, in dem beide Symbionten nebeneinander liegen. Auch er ist von einer Doppelinfection fest überzeugt.

SALFI (1926) und TARSIA IN CURIA (1934) kommen zu entgegengesetzten Resultaten. Sie gründen diese nur auf Untersuchungen an *Trioza alacris* FLOR., einer auf Lorbeer lebenden Psyllide, und gelangen zu dem gemeinsamen Schluß, daß nur ein Symbiont jeweils infiziert. Nach TARSIA infizieren nur die Mycetocytensymbionten, während die anderen das Syncytium noch gelegentlich verlassen, aber dann offenbar degenerieren. Während der Invagination wird die Anlage in einzelne Mycetocyten aufgeteilt; nach der Blastokinese öffnen sich diese nach dem Zentrum und entlassen ihren Inhalt zum Teil in einen neugebildeten Fusionsraum, während der Rest in den Mycetocyten verbleibt. Das Syncytium ist auf diese Weise neu entstanden. Nach SALFI verläuft die Entwicklung genau umgekehrt. Das Syncytium spaltet während der postembryonalen Entwicklung die Symbionten für die Mycetocyten ab. Beide Autoren tragen damit Ideen Rechnung, die Di- und Trisymbiontie nicht gelten lassen wollen (PAILLOT 1930). Eine Symbiontenart besitze zwar oft mehrere Modifikationen, aber deren Zusammengehörigkeit lasse sich immer durch eine Menge Übergangsformen beweisen.

Eine Nachprüfung der Ergebnisse SALFIS und TARSIAS ist bis jetzt noch nicht erfolgt. BUCHNER hat jedoch in seinem grundlegenden Werk (1930) zu SALFIS Arbeit bereits Stellung genommen. Beide Auffassungen

könnten nebeneinander Platz finden. Disymbiontische Formen verdanken vielleicht ihren Symbiontenreichtum einer erblich gewordenen Abspaltung. „Möglicherweise verwirklichen die Psylliden verschiedene Etappen einer solchen Vermehrung.“

Während er also die Richtigkeit beider Angaben zunächst für möglich hält, versucht TARSIA ihre Ergebnisse auf die sonst untersuchten Objekte auszudehnen und sie in diesem Punkte als korrekturbedürftig hinzustellen. In der vorliegenden Arbeit soll auf Anregung von Herrn Prof. BUCHNER diesen Fragen der Psyllidensymbiose mit Hilfe eines umfangreicheren Materials nachgegangen werden.

Folgende Arten wurden von mir untersucht. (Einige Tiere verdanke ich den Herren Prof. BUCHNER, HAUPT-Halle und DIETZE-Leipzig.)

Aphalarinae F. Löw. (Systematische Reihenfolge nach HAUPT).

Strophingia ericae CURT. Dübener Heide bei Leipzig (Zadlitz-Bruch).

Aphalara nebulosa ZETT. Mittleres Erzgebirge.

Phyllopsis fraxini L. Aulandschaft und Anlagen von Leipzig.

Psyllinae F. Löw.

Psylla alni L. Dübener Heide, Aulandschaft und Anlagen von Leipzig. Felgental (nördlicher Bodensee).

Psylla viburni Löw. Porto d'Ischia (Neapel).

Psylla buxi L. Anlagen bei Leipzig.

Psylla insignis FRST. Rödelpateau bei Freiburg (Unstrut).

Psylla abdominalis M. D. Muldenaue bei Wurzen.

Psylla mali SCHEMDEBG. Leipzig und Bellinchen a. d. Oder.

Psylla peregrina FRST. Leipzig und Bellinchen a. d. Oder.

Psylla pirisuga FRST. Leipzig und Bellinchen a. d. Oder.

Psylla rhamnicola SCOTT. Keilberg an *Sorbus aucuparia* (!).

Arytaena gemistae LATR. Leipzig.

Trioizinae F. Löw.

Trioza salicivora REUT. Muldenaue bei Wurzen.

Trioza urticae L. Leipzig.

Trioza spec. Kernberge, Jena.

Trioza alacris FRST. Porto d'Ischia (Neapel).

Trichohermes walkeri FRST. Bellinchen a. d. Oder.

Die Zufälligkeit mancher Funde bedingte, daß nicht bei jeder Art dem ganzen symbiontischen Zyklus nachgegangen werden konnte.

Dieses Material konnte durch einige amerikanische Imagines erweitert werden. Sie stammten von FRITZ PLAUMANN, Nova Teutonia, Brasilien, Santa Catharina aus der Zeit Juli — Oktober 1935. Herr HAUPT bestimmte sie freundlicherweise als eine *Trioza* und drei verschiedene *Psylla*-Arten.

Psylla alni verwandten wir zum Studium der Embryonalentwicklung. Im April findet man in der Nähe der aufgesprungenen Knospen die frisch geschlüpften jungen Tiere, die sich durch ihre starken, weißen Wachausscheidungen leicht verraten. Von Mitte Mai ab erscheinen die Imagines. Sie bevorzugen vor allem die schattigen Plätze ihrer Wirtspflanze. Noch sind Ovarien und Hoden ganz gering ausgebildet, und ein riesiger

Fettkörper erfüllt den Leib. Die Männchen werden zuerst reif (s. auch BUCHNER 1912). Seziert man ein Weibchen nach der Begattung, so findet man eine große Spermamenge, aber immer noch keine ablagebereiten Eier. Mitte Juli beobachtet man die eierlegenden Weibchen auf den bereits angelegten Knospen der Erle. Der sonst mehr horizontal getragene Legeapparat wird fast senkrecht zur Oberfläche der Knospe gelegt. Nach einigen tastenden Bewegungen wird die Scheide aufgesetzt, und der Stachel gleitet in das Pflanzengewebe. Gelegentlich wird eine Knospe mehrmals angestochen. Nach dem anatomischen Befund des Ovars zu urteilen, scheinen die Weibchen mehrere Serien zu legen. In der Knospe geht der Stich durch mehrere Blattanlagen hindurch. Zwischen zwei Anlagen findet man die prallen, langgestreckten Eier längsgeschichtet vor. Sie liegen in stark beschickten Knospen zuweilen im Stichkanal. Die durchschnittliche Zahl schwankt zwischen 15 und 20; starke Abweichungen sind möglich. Mit fortgeschrittener Jahreszeit wuchert der Stichkanal zu, jedoch ist das Wundgewebe dunkel und läßt den Stich an jeder Knospe erkennen.

B. Die äußere Gestalt des Mycetoms.

In einem gerade geschlüpften Tier liegt die große Mycetomkugel im Abdomen ventral zum Darm. Mit zunehmendem Alter beginnen sich jedoch Fortsätze an beiden Seiten zu zeigen, die die Tendenz haben, den Umfang des Organs acral- und dorsalwärts zu vergrößern. Bei BUCHNER (1930) finden wir eine Abbildung einer Psyllidenlarve, in die das Mycetom plastisch eingezeichnet ist. Die angedeutete Entwicklung macht sich gerade bemerkbar. Nach und nach wird nun das ganze Wachstum auf diese neuen Partien konzentriert.

Die eben beschriebenen Vorgänge können sich in zweierlei Weise vollziehen. Der häufigste Typ wird durch *Psylla alni* verkörpert. Die Fortsätze sind ziemlich spät entstanden und deshalb vor der letzten Häutung im Vergleich zur ursprünglichen kugeligen Anlage gering ausgebildet. In Abb. 17 sind zur besseren Orientierung die in gleichmäßigen Abständen verlaufenden Muskeln eingezeichnet. Außer diesen kommen Muskeln in doppelter Zahl zwischen Mycetom und Körperwand vor.

Den zweiten, selteneren Typ vertritt *Psylla pirusuga*. Die Ausbildung der Fortsätze hat zeitiger begonnen, so daß sich das Wachstum des Organs besonders auf sie konzentrieren konnte. In Abb. 18 sieht man die riesigen Fortsätze, die allein dem Mycetom die charakteristische Gestalt verleihen. Der ursprüngliche Teil wirkt nur noch als schmales Verbindungsstück. In dieser Beziehung verhalten sich Männchen und Weibchen völlig gleich.

Die Oenocyten sitzen nicht, wie bei den Aphiden, dem Organ auf, sondern liegen in geringer Zahl im Fettgewebe verstreut.

Wenn in der Imago der reifende Hoden bzw. das heranwachsende Ovar immer größeren Platz beansprucht, so wird das Organ in der Wachstums-

richtung der Fortsätze verdrängt, so daß es an den vorderen dorsalen Rand des Abdomens gerät. Nur eine geringe Schicht von Fettzellen ist noch

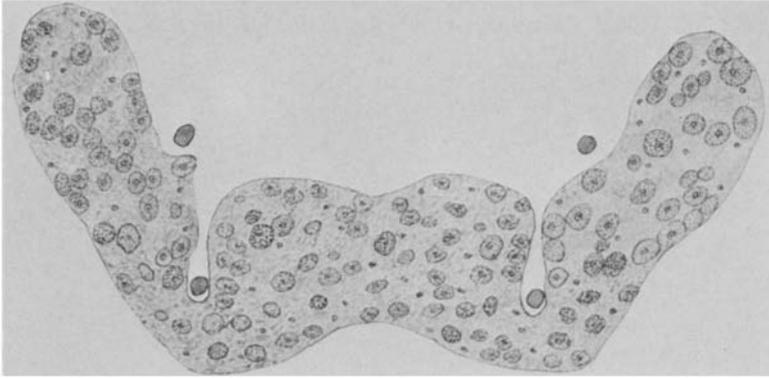


Abb. 17. *Psylla alni*. Mycetom aus 2 parallelen Frontalschnitten kombiniert. Vergr. 80 fach.

zwischen Mycetomrand und Hypodermis eingeschoben. Bei dieser passiven Vorwärtsbewegung wird das Organ in zwei Teile gespalten. Der Zerfall geht weiter, wenn größere Mengen an Symbionten das Mycetom zur Infektion verlassen, bis man schließlich einzelne Teile zwischen den Ovariolen vorfindet.

C. Der innere Bau des Mycetoms.

Das Mycetom besteht aus einem Syncytium, in das die Mycetocyten in verschiedener Weise und wechselnder Zahl eingelagert sind. Bei einer sehr großen Anzahl von Arten, so z. B. bei *Psylla mali* (Abb. 19), werden die symbiontenbewohnten zentralen Teile des

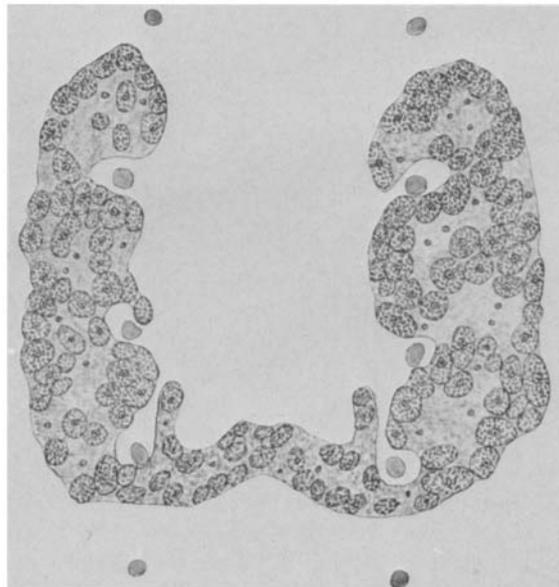


Abb. 18. *Psylla pirisuga*. Mycetom aus 2 parallelen Frontalschnitten kombiniert. Vergr. 96 fach.

Syncytiums von einem doppelten bis dreifachen Kranz von Mycetocyten umgeben. Zwischen den Mycetocyten finden sich Kerne und Plasma des

Syncytiums, aber keine Symbionten. Ebenso liegen die Verhältnisse bei *Trioza alacris*. Bei *Trichohermes walkeri* sind die Mycetocyten perlschnurartig längs des Randes aufgereiht. Den Symbionten des Syncytiums steht hier ein viel größerer Raum zur Verfügung. Die Mycetocyten von *Phyllopsis*

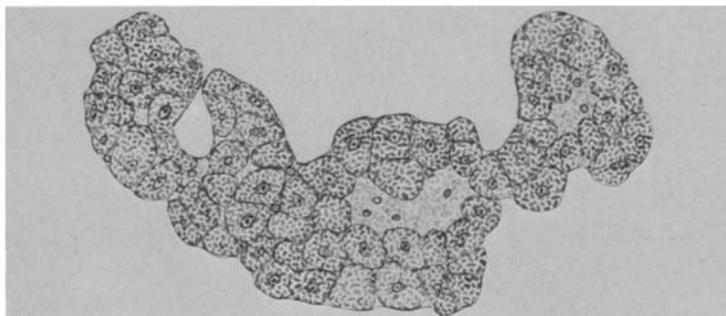


Abb. 19. *Psylla mali*. Mycetom im Frontalschnitt. Vergr. 165 fach.

fraxini (Abb. 20) sind ebenso gelagert. An vielen Stellen dringen sie ferner in das Organinnere ein und teilen es in verschiedene Bezirke auf. Während der starken passiven Verschiebungen beim Heranwachsen der Eier geraten die symbiontenbewohnten Teile des Syncytiums an

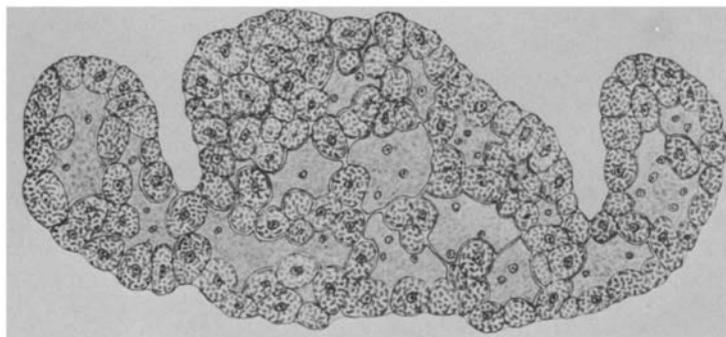


Abb. 20. *Phyllopsis fraxini*. Mycetom im Frontalschnitt. Vergr. 165 fach.

manchen Stellen an die Organoberfläche, so daß auf diese Weise die Abwanderung der syncytialen Organismen erleichtert wird.

Dieser hier erst von einem gewissen Alter an herbeigeführte Zustand findet sich bei *Psylla pirisuga* und einigen anderen Formen schon in der Jugend (Abb. 18). An vielen Stellen ist die Mycetocytenkette durchbrochen, und die Symbionten des Syncytiums liegen an der Oberfläche des Organs. Am extremsten verhält sich *Psylla alni* (Abb. 17), deren Mycetocyten regellos im Syncytium verteilt sind. Die Organoberfläche ist infolgedessen größtenteils von Mycetocyten frei.

Der Größenunterschied zwischen Syncytium- und Mycetocytenkernen ist augenfällig. Die Angaben TARSIAS, die im Gegensatz zu früheren Autoren vor allem Amitosen beobachtet hatte, ließen sich bestätigen. Die Hülle des Syncytiums und der Mycetocyten besitzt ihre eigenen kleineren Kerne.

Das gelbe Pigment, welches das Mycetom schon bei äußerlicher Betrachtung sichtbar macht, ist im Plasma des ganzen Organs lokalisiert. Im Syncytium, in dem die Symbionten meist locker gelagert sind, ist es infolgedessen in größerer Menge vertreten. Es muß als sehr schlecht fettlöslich bezeichnet werden. Es gelingt durch Fixierung mit Alkohol und Carnoy und längerer Lagerung in Alkohol, den Farbstoff auszuziehen, bei Anwendung von PETRUNKEWITSCH und BOUIN in Verbindung mit kurzer Alkoholkonservierung bleibt die gelbe Farbe erhalten und ist bei Hämalaunfärbung sichtbar.

Schon seit längerer Zeit ist ja bekannt, daß die Wohnstätten symbiontischer Organismen im Leben häufig von lebhaft gefärbten Pigmenten erfüllt sind. Meist sind die Farbträger äußerst empfindlich und gehen bei der Fixierung und der folgenden Paraffineinbettung zugrunde. Bei anderen Homopteren (z. B. *Aleurodes*, *Aphrophora*, *Philaenus*) bleiben sie ebenfalls unbeschädigt von Hitze und Lösungsmittel im Schnittbild erhalten. Zur groben Orientierung über das Wesen dieses Farbstoffes wurde die Wirkung einiger Reagenzien nach der HUEKSCHEN Tabelle geprüft. Herauspräparierte und zerdrückte Mycetomteile aus dem Ei von *Psylla alni* boten das Untersuchungsmaterial.

Essigsäure	Pigmentkugeln nehmen bräunliche Farbe an und bleiben in ihrer Form erhalten. Nach 15 Min. ist noch nichts von einem Lösungsvorgang zu merken.
Salzsäure konz.	Pigment wird bräunlich und nach etwa 30 Min. grieslich, es dürfte nur in geringem Maße gelöst werden.
Schwefelsäure konz.	Pigment färbt sich braunrot, anschließend eine schwefelgelbe Lösung.
Salpetersäure konz.	Pigment löst sich augenblicklich schwefelgelb.
Kalilauge	desgl.
Wasserstoffperoxyd 30%ig	Das Bleichungsmittel bewirkt Braunfärbung.
Eisenreagenzien	Der Nachweis mit Turnbolls Blau fällt negativ aus.
Nilblau-Sulfat	Die Vitalfärbung setzt erst ein, nachdem schon viele andere Strukturen Farbe angenommen haben, doch wird schließlich über Grünfärbung der Effekt erzielt.
Sudan III	Nach 30 Min. besitzt das Pigment noch seine gelbe Farbe; also negativ.
Osmiumsäure	Nach 2 Stunden ist die gelbe Farbe noch gut erhalten. Sekundäre Osmierung verläuft ebenfalls negativ. Die Mycetocyten waren des besseren Eindringens wegen vorher zerrissen worden.
Silbernitrat	Braunfärbung tritt ein, nach 30 Min. keine Schwarzfärbung.
Äther und Chloroform	Der Farbstoff ist nach 15 Min. noch nicht gelöst.

Ein Melanin liegt sicher nicht vor. RIES (1932) hatte ja bei der Implantation von Mycetomen regelmäßig Melanisierung feststellen können, sie ergriff in Form einer Bräunung Symbionten und implantiertes Gewebe des Wirtes. Ebenso wird dies bei Bakterien- und Pilzbefall, bei Verwendung und Zusammentreten von verschiedenen Hämolympfen festgestellt. Das Psylliden-Pigment ist also chemisch und damit wohl auch funktionell anders beschaffen. Es dürfte sich auch nicht um ein Abnutzungspigment handeln. In die große Gruppe der Lipochrome will sich der Farbstoff



Abb. 21. *Trioza* spec. Ausschnitt aus dem Mycetom. Vergr. 855fach.

schließlich auch nicht recht einordnen lassen. Wir erinnern nur an das Ausbleiben der GMELIN-Reaktion und an die allzu geringe Fettlöslichkeit. Wir haben also ein Pigment sui generis vor uns. Es bleibt zu prüfen, inwieweit die anderen in symbiontischen Organen vorkommenden Farbstoffe ihm gleich oder wenigstens ähnlich sind.

Zwei Arten aus meiner Ausbeute sind wegen abweichend gestalteter Mycetome erwähnenswert, eine unbestimmte *Trioza* (Einzeltier) und *Strophingia ericae*. Bei beiden Formen ist das symbiontische Organ von Mycetocyten erfüllt, die in normaler Weise Symbionten beherbergen. In den schmalen Räumen zwischen den Mycetocyten lagern die in eine größere Pigmentmenge eingebetteten Kerne

des Syncytiums (deutlich von Hüllkernen unterschieden). *Die syncytialen Organismen aber fehlen gänzlich*, so daß im Organ nur eine Symbiontensorte vorhanden ist (Abb. 21). Bei *Trioza* spec. gelang es, im Fettgewebe eine weitere Symbiontenform zu finden (S. 316).

D. Die Symbionten.

Betrachtet man eine lebende Mycetocyte, so erscheinen die Symbionten als dicht gedrängte Kugeln und ovale Körper (Abb. 22). Durch Zerzupfen der Zelle lassen sie sich aus ihrer verknäulten Lage befreien. Es sind langgezogene zarte Schläuche, die unregelmäßig verdickte Stellen zeigen, oder aus kugeligen oder ellipsoiden Auftreibungen bestehen, die durch fadendünne Verbindungsstücke getrennt sind. Ihr farbloses Plasma ist ohne Einschlüsse. Bei einem Druck auf eine Auftreibung vergrößert sich die folgende auf Kosten der gedrückten, ja es können sogar im fadenförmigen Verbindungsstück neue Anschwellungen auftreten. Der ganze Organismus ist also in seiner Gestalt sehr labil. Bei

Durchsicht der Schnittpräparate ergab sich, daß bei allen untersuchten Arten die Mycetocyten gleichgestaltet sind. Ihre Symbionten färben sich vor allem mit der Plasmafärbung. Die Fortpflanzungsvorgänge hat TARSIA bereits geschildert. Die langgezogenen Organismen zerfallen bei Männchen und Weibchen vor der Infektion in mehrere Teilstücke von gleicher Färbbarkeit.

Die syncytialen Symbionten werden im Schnitt vor allem durch den basischen Farbstoff gefärbt. Bei Hämalaun-Anwendung wird ein blau-violetter Farbton erzielt, dessen Stärke von der Plasmadichte abhängig ist. Ferner ist meist am Rande eine feine granuläre Struktur sichtbar. Die Gestalt der Organismen kann von Art zu Art verschieden sein.

Bei *Psylla salicivora* (Abb. 23) wird das Syncytium locker von Stäbchen erfüllt. Länge und Breite dieser Formen sind starken Wandlungen

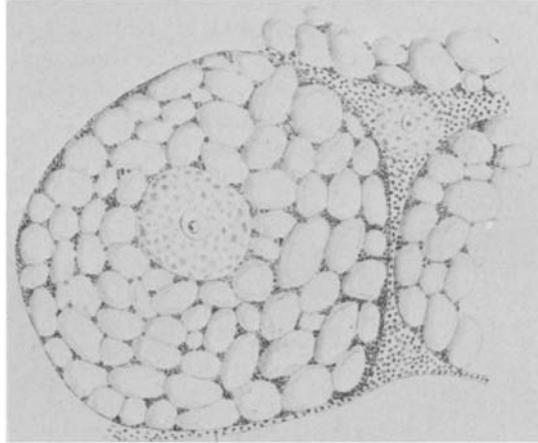


Abb. 22. *Psylla buxi*. Mycetocyten im Leben am ventralen Rand des Mycetoms. Vergr. 855fach.

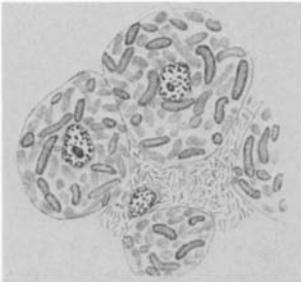


Abb. 23. *Trioza salicivora* ♂ ad. Ausschnitt aus dem Mycetom. Vergr. 855.

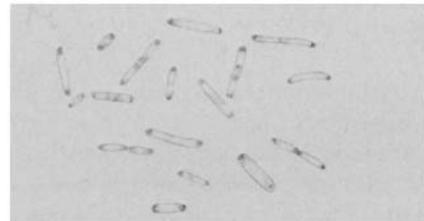


Abb. 24. *Trioza salicivora* ♂ ad. Syncytiale Symbionten nach dem GIEMSA-Ausstrich. Vergr. 1266fach.

unterworfen. Viele Individuen hängen paarweise zusammen; eine Teilung ist offenbar vorausgegangen. An dem Endpunkt jedes Stäbchens liegt im Leben ein stark lichtbrechender Körper, der im GIEMSA-Ausstrich als dunkelblau gefärbter Punkt auffällt (Abb. 24). Er darf wohl nicht mit den von TARSIA festgestellten Einschlüssen verglichen werden, denn es gelang nie (wie ausdrücklich betont wird), letztere mit GIEMSA zu färben. Bei einer brasilianischen *Psylla spec.* sind an Stelle der Stäbchen

fadenförmige Symbionten getreten (Abb. 25). *Aphalara nebulosa* und *Psylla alni* besitzen dünne Schläuche (Abb. 26). Bei *Psylla alni* (Abb. 27) sind außer solchen noch rundliche Wuchsformen vorhanden. Ihr Auftreten ist sehr schwankend, oft fehlen sie ganz. Zuweilen findet man alle möglichen Übergänge. *Psylla pirisuga* und *Phylloopsis fraxini* enthalten zierlichere, im Schnitt zumeist rund erscheinende Schläuche. Bei *Phylloopsis* ist die dichte Lagerung auffällig.

In den meisten Fällen (Abb. 28) gleichen sich jedoch die beiden Symbiontensorten in Größe und Gestalt so sehr, daß im Leben, sofern

man nicht die Herkunft kennt, eine Unterscheidung unmöglich ist. Im Schnitt ist jedoch die verschiedene Färbung und Struktur deutlich. Zur Infektionszeit hebt sich der

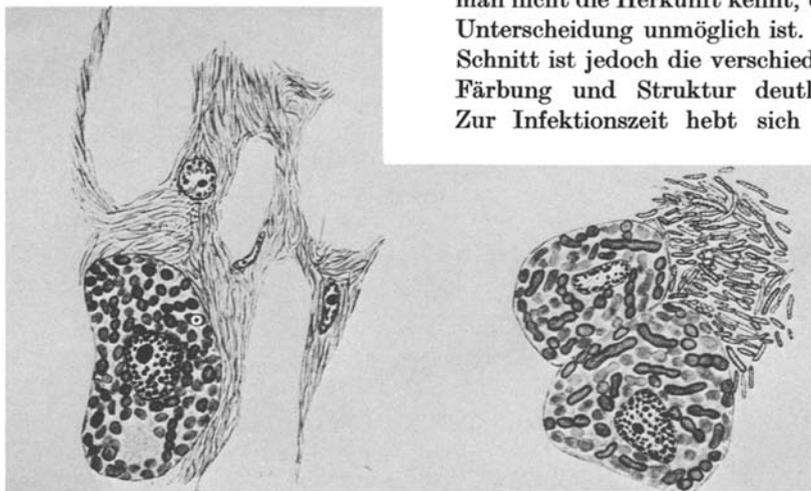


Abb. 25. *Psylla* aus Brasilien ♂ ad. Ausschnitt aus dem Mycetom. Vergr. 855 fach.

Abb. 26. *Aphalara nebulosa* ♀ ad. Ausschnitt aus dem Mycetom. Vergr. 855 fach.

Färbungsunterschied am schärfsten heraus; es wird damit die Aufgabe erleichtert, beide Symbiontensorten auch außerhalb des Mycetoms zu trennen. TARSIA fixierte mit LEWEEEN und färbte mit HEIDENHAIN und Lichtgrün. Dabei lassen sich ebenfalls nach der üblichen Differenzierung deutliche Unterschiede zwischen den einzelnen Symbiontensorten erzielen; sie sind allerdings (dies ging auch aus der Arbeit der Autorin hervor) in jeder Altersklasse andere. Als Erkennungsmerkmal dienten hellere und dunklere Gesamtfärbungen und Vorhandensein von dunklen Einschlüssen verschiedener Gestalt. Es ist also nötig, um eine Unterscheidung mit Sicherheit durchführen zu können, die betreffenden Erscheinungsformen der zu untersuchenden Altersklassen genau zu kennen. Ob eine solche bei Anwendung von HEIDENHAIN jederzeit durchführbar ist, bleibt fraglich.

Bei *Trioza spec.*, deren Syncytium keine Symbionten beherbergt, weisen die Fettgewebszellen in der Nähe des Mycetoms sehr ebenmäßig

geformte Schläuche auf (Abb. 29). Sie werden durch Zerfall ihrer Wohnzellen in Freiheit gesetzt und flottieren dann im Körper herum. Bei Hämalaun-Eosin-Färbung bekommen sie interessanterweise die gleiche Tönung wie die syncytialen Symbionten anderer Psylliden. Daß eine geregelte Symbiose vorliegt, ist anzunehmen. Organismen im



Abb. 27. *Psylla alni* ♂ ad. Ausschnitt aus dem Mycetom. Vergr. 855 fach.

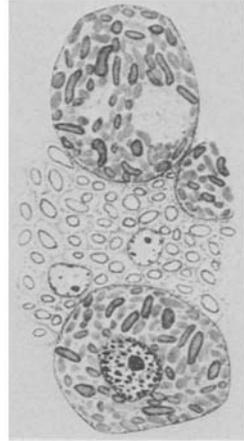


Abb. 28. *Psylla abdominalis* ♀ ad. Ausschnitt aus dem Mycetom. Vergr. 855 fach.

Fettgewebe treten nach unseren Beobachtungen nur ganz gelegentlich auch bei *Psylla alni* auf. Es sind dieselben dünnen Schläuche, die wir auch im Syncytium finden, und wir sind der Ansicht, daß von diesem aus erst sekundär eine Besiedelung der Fettzellen in manchen Fällen stattgefunden hat.

Psylliden mit drei verschiedenen Symbionten fanden sich unter den von uns untersuchten nicht. ŠULC (1910) glaubte zwar, aus zerzupften Tieren von *Aphalara calthae* auf solche schließen zu dürfen, und BUCHNER berichtet von gelegentlichem Auftreten einer dritten Form in Fettzellen und Körperflüssigkeit einer Weidenpsyllide; aber die erste Angabe bedarf der Nachprüfung auf Schnitten, und bei der zweiten handelt es sich offenbar nicht um eine konstante Einrichtung.

Strophingia ericae ist die einzige Art, bei der nur eine Symbiontenform nachgewiesen werden konnte. Wenn wir auch nicht zu einer Bestätigung

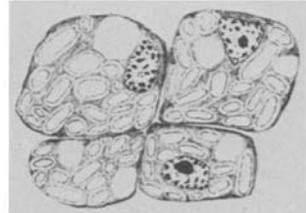


Abb. 29. *Trioza* spec. ♀ ad. Fettgewebszellen mit Symbionten erfüllt. Vergr. 855 fach.

der Vorstellungen TARSIAS kommen, so ist also doch in anderer Weise mit dem gelegentlichen Vorkommen nur eines Symbionten zu rechnen.

E. Die Infektion.

Die Untersuchung der Mycetome ist für die Frage, ob zwei Symbiontensorten nebeneinander vorkommen, nicht ausschlaggebend, obwohl die starken Unterschiede zwischen den beiden Typen dafür sprechen. Es könnte sich ja um verschiedene Wuchsformen eines Symbionten handeln [BUCHNER (1925): X-Organ der Zikaden]. Das Studium der Eiinfektion ist daher besonders wichtig für die Entscheidung.

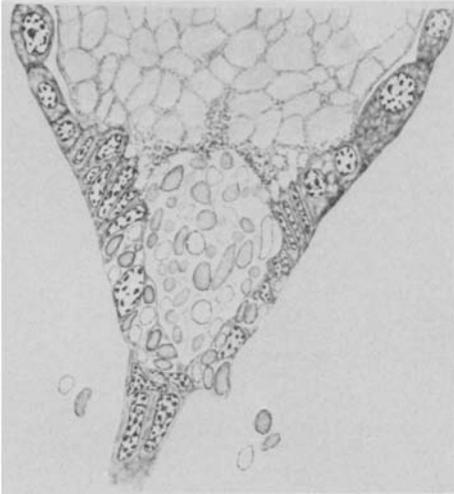


Abb. 30. *Trioza* aus Brasilien. Die beiden Symbiontensorten während der Infektion des Eies. Vergr. 855fach.

Spezifische Infektionsformen gibt es bei den Psylliden nicht. Fortpflanzungsvorgänge haben für die dicken, schlauchförmigen Organismen zur Folge, daß nur rundliche Formen infizieren. Die Symbionten werden nicht an besonderen Stellen des Mycetoms entlassen. Es ist bereits darauf hingewiesen worden, daß das zentrale Syncytium, sofern es allseitig von Mycetocyten umschlossen ist, durch passive Verschiebungen an die Oberfläche des Organs gelangt, so daß seinen Symbionten bei der Abwanderung kein Hindernis entgegensteht.

Beide Symbionten sind auf dem Weg zwischen Mycetom und Ei anzutreffen und durch ihre verschiedene Färbbarkeit, Struktur und zuweilen auch Größe stets einwandfrei zu unterscheiden. Das gelbe Pigment ist bei manchen Individuen zur Zeit der ersten Infektion im Mycetom nicht mehr auffindbar, dafür sieht man regellos gelagerte Pigmentanhäufungen in den Lymphräumen, so daß es nahe liegt, an ein Ausfließen der Farbträger zu denken. Diese Erscheinung beobachtet man bisweilen auch beim Männchen. In anderen Fällen sieht man nur einen Teil der gelben Masse außerhalb des Mycetoms, oder dieses ist bis in das hohe Alter mit Pigment erfüllt.

Die zur Infektion bereite Ovocyte bildet am hinteren Pol einen zapfenartig verzögerten Teil. Die ihm anliegenden Follikelzellen schwellen gleichzeitig an und nehmen mit ihren amöboiden Fortsätzen die Symbionten auf. Beide Symbionten kommen dabei häufig in eine Zelle nebeneinander zu liegen (Abb. 30 und 31). Von hier gelangen die

Die zur Infektion bereite Ovocyte bildet am hinteren Pol einen zapfenartig verzögerten Teil. Die ihm anliegenden Follikelzellen schwellen gleichzeitig an und nehmen mit ihren amöboiden Fortsätzen die Symbionten auf. Beide Symbionten kommen dabei häufig in eine Zelle nebeneinander zu liegen (Abb. 30 und 31). Von hier gelangen die

Organismen in einen Raum hinter den Follikelzellen, der durch das Zurückweichen des Zapfens entstanden ist. Schließlich greift das Plasma um den Symbiontenballen herum und zieht ihn in das Ei hinein. An der Stelle der ehemaligen Vorwölbung entsteht der Eistiel. Die Infektionsmasse ist meist kugelig (Abb. 32), bei *Psylla alni* und der von BUCHNER (1930) abgebildeten Psyllide von der Erle im Längsschnitt oval. Auch jetzt sind beide Symbionten deutlich zu unterscheiden. Bei *Trioza spec.* infizieren an Stelle der syncytialen Symbionten die Organismen aus dem Fettgewebe. Es ist wohl damit sichergestellt, daß auch in diesem Falle eine geregelte Symbiose vorliegt.

Das gelbe Pigment ist während der Eireifungsperiode im Keimlager und in den jüngsten Oocyten anzutreffen. Mit stärkerem Wachstum der Eizelle bleibt die Pigmentmenge die gleiche, so daß nur noch die plasmareiche Randzone besetzt ist. Vor der Infektion ergibt sich das gesamte Pigment in die vom Plasma gebildete, zapfenartige Vorwölbung. Während nach vollzogener Infektion das Plasma seine ursprüngliche Lage wieder einnimmt, konzentriert sich nun das Pigment um die polare Symbiontenmasse.

Die Doppelinfection ist also über jeden Zweifel erhaben. Selbst bei *Trioza alacris*, dem Objekte TARSIAS, waren die beiden Symbiontensorten während der Infektion nebeneinander zu verfolgen. Im infizierten Ei sind einwandfrei neben den (nach der angegebenen Methode) rot gefärbten Symbionten aus den Mycetocyten die blau-violett getönten syncytialen Organismen zu erkennen. Letztere sind zwar von gleicher Größe, doch durch ihr fein vakuolisiertes Plasma und ihre unregelmäßige Außenkontur hinreichend charakterisiert. Dieselben Verhältnisse

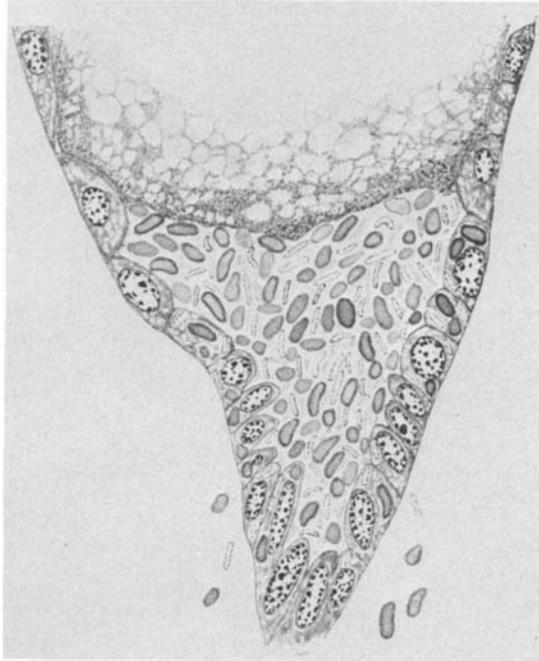


Abb. 31. *Psylla* aus Brasilien. Die beiden Symbiontensorten während der Infektion des Eies. Vergr. 855 fach.



Abb. 32. *Aphalara nebulosa*. Ovarialei nach vollzogener Infektion. Vergr. 855 fach.

lagen in gerade abgelegten Eiern vor (Abb. 33) und bestätigen trefflich diesen Befund. Lediglich bei *Strophingia ericae* ist natürlich nur eine Symbiontensorte im infizierten Ei anzutreffen.

In einer folgenden Tabelle (S. 321) sind noch einmal alle möglichen Fälle bezüglich des inneren Baus des Mycetoms und der Form der syncytialen Symbionten zusammengestellt. In der letzten Spalte sind die Arten angegeben, an denen die Symbiontenübertragung verfolgt werden konnte. In den Fällen, wo dies nicht möglich war, sind nur Jungtiere oder Männchen vor.

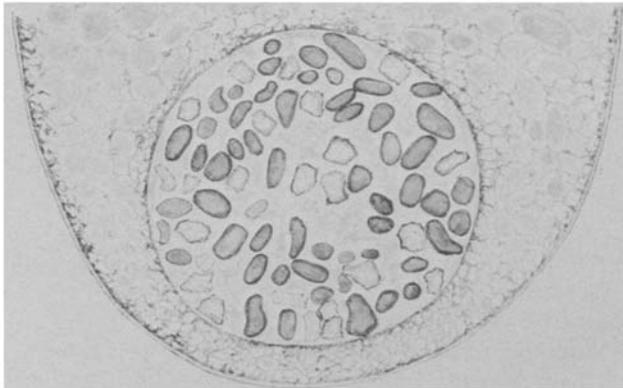


Abb. 33. *Trioza alacris*. Ei kurz nach der Ablage. Symbiontenballen mit den beiden verschiedenen Symbiontensorten. Vergr. 760 fach.

F. Die Entwicklung des Mycetoms im Ei von *Psylla alni*.

Während der Blastodermentwicklung (Abb. 34) sind auffallend unregelmäßige Kerne in den Symbiontenballen, in dem beide Symbiontensorten nebeneinanderliegen, eingewandert. Andere sitzen auf dem zarten Häutchen, das die Mycetomanlage umschließt. Bei Eiern, die schon etwas weiter entwickelt sind, findet man die ehemaligen syncytialen

Art	Futterpflanze	Lage des Syncytiums im Mycetom	Form der syncytialen Symbionten	Infektion beobachtet ?
<i>Aphalarinae</i> F. Löw.				
<i>Strophingia ericae</i> CURT.	<i>Calluna vulg.</i>	S. ohne Symbionten	fehlen	einfache Infektion
<i>Aphalara nebulosa</i> ZETT.	<i>Epilobium angustifolium</i>	zentral	dünne Schläuche	Doppelinfektion
<i>Phyllopsis frazini</i> L.	<i>Fraginus excelsior</i>	zentral, aber von Mycetocyten aufgeteilt	klein, ründlich, dicht gelagert	Doppelinfektion (von BREEST und PROFFT beobachtet)
<i>Psyllinae</i> F. Löw.				
<i>Psylla alni</i> L.	<i>Alnus glutinosa</i>	Mycetocyten im S. verstreut	sehr dünne Schläuche	Doppelinfektion
„ <i>viburni</i> Löw.	<i>Viburnum</i>	S. tritt oft a. d. Oberfläche	schlauchförmig-kugelig	„
„ <i>buxi</i> L.	<i>Buxus sempervirens</i>	zentral	„	—
„ <i>insignis</i> FRST.	<i>Salix caprea</i>	„	„	Doppelinfektion
„ <i>abdominalis</i> M. D.	<i>Salix spec.</i>	„	„	„
„ <i>mali</i> SCHMIDTBG.	<i>Pirus malus</i>	„	„	„
„ <i>peregrina</i> FRST.	<i>Crataegus</i>	„	„	„
„ <i>pirisuga</i> FRST.	<i>Pirus communis</i>	S. tritt oft a. d. Oberfläche	schlauchförmig-kugelig und ziemlich klein	—
„ <i>rhamnicola</i> SCOTT.	<i>Sorbus aucuparia</i>	„	schlauchförmig-kugelig	Doppelinfektion
„ aus Brasilien	?	„	„	„
„ „ „	?	„	sehr dünne Schläuche	„
„ „ „	?	Mycetocyten im S. ziemlich verstreut	fädig	—
<i>Arytaena genistae</i> LATR.	<i>Sarothamnus scoparius</i>	S. tritt oft a. d. Oberfläche	schlauchförmig-kugelig	—
<i>Triozinae</i> F. Löw.				
<i>Triozia salicivora</i> REUT.	<i>Salix spec.</i>	zentral	Stäbchen	Doppelinfektion
„ <i>urticae</i> L.	<i>Urtica</i>	ziemlich zentral	schlauchförmig-kugelig	„
„ <i>alacris</i> FRST.	<i>Laurus nobilis</i>	zentral	„	„
„ spec.	?	S. ohne Symbionten	Symbionten im Fettgewebe	„
„ aus Brasilien	?	S. tritt oft an die Oberfläche	schlauchförmig-kugelig	„
<i>Trichochermes walkeri</i> FRST.	<i>Rhamnus cathartica</i>	S. mit einer regelmäßigen Schicht von Mycetocyten umgeben	„	„

Symbionten — sie sind jetzt rundlicher als im mütterlichen Mycetom — vor allem in den peripheren Teilen des jungen Organs.

Nach vollzogener Invagination haben sich die beiden Symbionten-sorten völlig getrennt. Der ursprünglich kugelige Raum beherbergt außer einer geringen Pigmentmenge die zu langen Schläuchen ausgewachsenen Organismen der ehemaligen Mycetocyten. Diesem sitzen an verschiedenen Stellen einkernige Zellen auf, die mit den ehemaligen syncytialen Symbionten und einer großen Pigmentmenge erfüllt sind (Abb. 35). Die Zellbildung ist sicherlich von den auf der Umhüllung

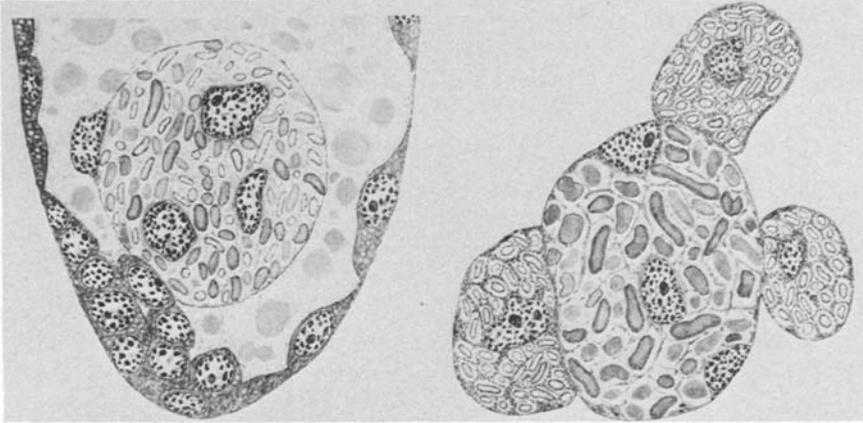


Abb. 34. *Psylla alni*. Mycetomanlage vor der Keimstreifbildung. Vergr. 760 fach.

Abb. 35. *Psylla alni*. Mycetomanlage nach Sonderung der Symbionten. Vergr. 760fach.

sitzenden Kernen ausgegangen. Bis zur Rückrollung nimmt die Zahl dieser Zellen zu, so daß sich der Ring zuweilen schließt und an manchen Stellen aus zwei Zelllagen aufgebaut ist. Hüllzellen sind nicht zu bemerken.

In der nächsten Zeit teilen sich die Kerne, die zwischen den Mycetocyten-Symbionten liegen, äußerst rege, so daß jeweils mehrere Teilungsprodukte fast gleichzeitig entstehen; viele Hüllzellen umschließen indessen die Anlage. Kurz darauf (Abb. 36) bilden sich aus je einem Kern und wenigen Symbionten die Mycetocyten. Sie befinden sich anfangs nur an der Peripherie, schließlich ist jedoch der gesamte entsprechende Symbiontenbestand aufgeteilt. Es bleibt lediglich ein Rest aus offenbar überflüssigem Pigment, degenerierten Symbionten und vereinzelt Kernen. Gleichzeitig lösen sich die zarten Wände der Zellen mit den syncytialen Organismen auf, so daß die Symbionten zwischen die neugebildeten Mycetocyten gelangen. So entsteht ein neues Syncytium, in dem die Mycetocyten regellos lagern. In der folgenden Entwicklung hält die Pigmentbildung mit dem Wachstum des Mycetoms Schritt.

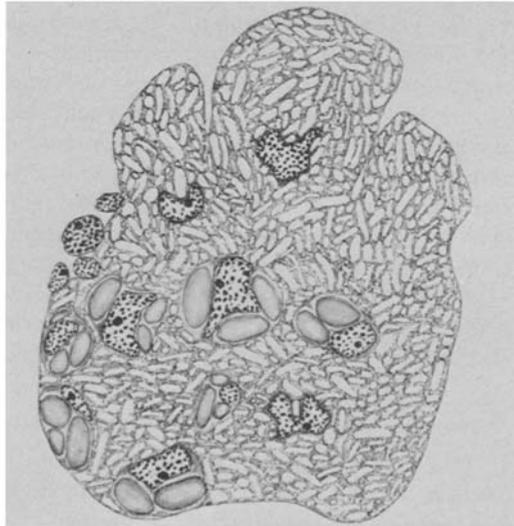
G. Schlußbetrachtungen.

Nachdem nun eine verhältnismäßig große Zahl von Psylliden untersucht ist, liegt es nahe, auch hier die gefundenen Einrichtungen mit dem System in Beziehung setzen zu wollen. Wie man aus der Tabelle S. 321 sieht, ist aber für keine der größeren Gattungen und für keine Unterfamilie eine besondere Form oder Verteilung der syncytialen Symbionten charakteristisch, so daß unsere Bemühungen erfolglos sind. Es könnten allerdings neue bestimmende Einzelheiten beim vergleichenden Studium der Embryonalentwicklung gefunden werden. In ihrer Gesamtheit unterscheiden sich schließlich die symbiontischen Einrichtungen von denen der Aleurodiden so weitgehend, daß eine allzu enge Koppelung dieser beiden Gruppen, wie sie häufig von den Systematikern vorgenommen wird, ungerechtfertigt erscheint.

In der überwältigenden Zahl der Fälle wurden bei unseren Untersuchungen eindeutig zweierlei Symbiontensorten festgestellt. Außer der räumlichen Sonderung wurden zum Teil starke, gestaltliche Unterschiede gefunden. Im fixierten Zustand kamen verschiedene Plasmastruktur und Färbbarkeit hinzu. Ausschlaggebend



a



b

Abb. 36 a u. b. *Psylla alni*. Parallele Sagittalschnitte durch eine Mycetomanlage, in der sich gerade die Mycetocyten gebildet haben. a führt durch das Zentrum, b durch die Peripherie. Vergr. 760 fach.

war vor allem das Verhalten während der Infektion, bei der beide nebeneinander verfolgt werden konnten. Es liegen also zwei parallele Zyklen vor, so daß sich die ältere Auffassung (BUCHNER, BREEST) für diese Arten bestätigt hat. Dabei ist sicher von tieferer Bedeutung, daß der eine Symbiont hochgradige Formenkonstanz zeigt, der andere große Variabilität, die von ursprünglichen zu entarteten Formen führt. Allerdings waren auch hier die den Mycetocyten-Symbionten entsprechenden Zustände die häufigeren. Wir dürfen vermuten, daß der „Rinden-Symbiont“ der ältere, fester verankerte ist, der „Mark-Symbiont“ der später hinzugekommene und daher der weniger angepaßte. In solche Vorstellungen fügt sich der Umstand gut ein, daß letzterer bei *Trioza spec.* im Fettgewebe auftritt. Überraschend war der Befund, daß eine Form, *Strophingia ericae*, diesen zweiten Symbionten ganz vermissen ließ, aber trotzdem eine leere syncytiale Wohnstätte besaß. Wo bisher symbiontenfreie Wohnstätten festgestellt wurden, handelte es sich um die Folge sekundären Verlustes oder um Bereitstellung (TOTH u. a.: Aphidenembryonen). Letzteres kommt hier nicht in Frage. Ersteres anzunehmen liegt besonders angesichts der *Trioza spec.* nahe. Diese Fälle lassen mit der Möglichkeit weiterer Überraschungen innerhalb der Gruppe rechnen.

Wie verhalten sich nun die Angaben TARSIAS zu solchen Erfahrungen? Bei *Trioza alacris* waren zwei Symbiontensorten vorhanden, jedoch nur eine übernahm nach ihrer Meinung die Infektion der Eier. Während der Embryonalentwicklung gingen die syncytialen Organismen aus den in Mycetocyten abgegrenzten Symbionten hervor, so daß in der post-embryonalen Entwicklung der gewohnte Zustand wieder hergestellt war. Der Verdacht, die Autorin habe angesichts der großen Ähnlichkeit der beiden Symbiontensorten die Doppelnatur gelegentlich der Eiinfektion nicht erkannt, hat sich bestätigt. Wir müssen hoffen, daß ihre Angaben über die Embryonalentwicklung, die durch unseren Befund hinfällig geworden sind, bald eine Nachprüfung erfahren. Das uns vorliegende Material reicht leider zu einer solchen nicht aus.

H. Zusammenfassung.

Das Mycetom der Psylliden ist in der Jugend unpaar, zur Zeit der Geschlechtsreife paarig. Gestalt und Lage sind im Laufe der post-embryonalen Entwicklung veränderlich.

Das Mycetom besteht aus einem Syncytium, in dessen Randgebiet einkernige Mycetocyten eingelagert sind; sie können das Syncytium allseitig umschließen oder Lücken aufweisen, zwischen denen dieses an die Oberfläche tritt.

Die Symbionten der Mycetocyten stellen bei 22 untersuchten Arten recht ähnliche Schläuche dar.

Die Symbionten des Syncytiums können von Faden- und Stäbchenformen bis zu gequollenen Schläuchen variieren; innerhalb einer Art sind sie konstant. Aber auch in letzterem Falle lassen sie sich stets durch die Struktur des Protoplasmas und seine Affinität zum basischen Farbstoff von den Mycetocytensymbionten, selbst wenn sie gleich groß sind, unterscheiden. Übergänge von einem Typ in den anderen fehlen durchaus.

Bei einer unbestimmten *Trioza* und *Strophingia ericae* ist das Syncytium zwar ebenso entwickelt, aber symbiontenfrei; bei *Trioza spec.* leben die Syncytium-Symbionten im Fettgewebe; bei *Strophingia* fehlt jedoch dieser zweite Symbiont völlig.

Beide Symbiontensorten infizieren vereint auf dem Weg über die Follikelzellen die Eier.

Das die beiden Mycetomteile charakterisierende gelbe Pigment entstammt dem Eiplasma. Es tritt bereits in jungen Ovocyten auf, sammelt sich später um die polare Symbiontenmasse und wird dann in sie einbezogen. Es handelt sich hierbei nicht um Melanin.

Während der Keimstreifbildung werden die beiden Symbiontensorten geschieden. Merkwürdigerweise kommen die endgültig im zentralen Syncytium liegenden Symbionten zunächst in periphere, einkernige Zellen und die schließlich in solchen untergebrachten in ein zentrales Syncytium. Auf einem weiteren Stadium wird dieses provisorische Syncytium in einkernige Zellen aufgeteilt, gleichzeitig aber lösen sich andererseits die Wände der bereits gebildeten einkernigen Zellen auf; das so entstehende Syncytium nimmt dann den Raum zwischen den neuen Mycetocytin ein.

Beziehungen der verschiedenen Symbiose-Typen zum System lassen sich noch nicht erkennen.

Schriftenverzeichnis.

- Boerner, C.:** Eine monographische Studie über die Chermiden. Arch. Kais. biol. Anst. 6 (1908). — Aphidinen. Sorauer-Rehs Handbuch der Pflanzenkrankheiten, Bd. 5, II. Berlin 1932. — Einleitung zur 14. Ordnung *Rhynchoeta* (Allgemeines und Schlüssel der Obergruppen). Brohmer, Ehrmann, Ulmers, Die Tierwelt Mitteleuropas, 1935. — **Breest, F.:** Zur Kenntnis der Symbiontenübertragung bei viviparen Cocciden und bei Psylliden. Arch. Protistenkunde 34 (1914). — **Buehner, P.:** Studien an intracellularen Symbionten I. Arch. Protistenkunde 26 (1912). — Studien an intracellularen Symbionten V. Die symbiontischen Einrichtungen der Zikaden. Z. Morph. u. Ökol. Tiere 4 (1925). — Tier und Pflanze in Symbiose, 2. Aufl. Berlin 1930. — **Cholodkovsky, N.:** Über den Lebenszyklus der Chermesarten und die damit verbundenen allgemeinen Fragen. Biol. Zbl. 20 (1900). — **Dreyfus, L.:** Zu Krassilstschiks Mitteilungen über die vergleichende Anatomie und Systematik der Phytophthires. Zool. Anz. 7 (1894). — **Grassi, B.:** Contributo alla conoscenza delle Fillosserine etc. Roma 1912. — **Haupt, H.:** *Psyllina*. Brohmer, Ehrmann, Ulmers, Die Tierwelt Mitteleuropas, 1935. — **Henneguy, L. F.:** Les insectes. Paris 1904. —

Hueck, W.: Die pathologische Pigmentierung. Handbuch der allgemeinen Pathologie, herausgeg. von Krehl-Marchand, Bd. 3, II. Abt. — **Klevenhusen, F.:** Beiträge zur Kenntnis der Aphidensymbiose. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **9** (1927). — **Koch, A.:** Die Symbiose von *Oryzaephilus surinamensis*. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **23** (1931). — **Meeznikow, E.:** Embryologische Studien an Insekten. Z. wiss. Zool. **16** (1866). — **Mordvilko, A.:** On the evolution of Aphids. Arch. Naturgesch., N. F. **3** (1934). — **Paillot, A.:** L'infection chez les insectes. Paris 1932. — **Peklo, I.:** Über die Blutlaus (tschech.). Landwirt. Arch. **7** (1916). — **Pierantoni, U.:** Ulteriori osservazioni sulla simbiosi ereditaria degli Omotteri. Zool. Anz. **25** (1910). — **Portier, P.:** Les symbiotes. Paris: Masson & Cie. 1918. — **Rensch, B.:** Kurze Anweisung für zoologisch-systematische Studien. Leipzig 1934. — **Ries, E.:** Experimentelle Symbiosestudien I. Mycetomtransplantationen. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **25** (1932). — Endosymbiose und Parasitismus. Z. Parasitenkunde **6** (1933). — **Rondelli, M.:** La simbiosi ereditaria negli Eriosomatini. Ric. Morf. e Biol. anim. I. Inst. Anat. Fis. comp. Napoli **1926**. — **Salfi, M.:** L'organo simbiotico di *Trioza alacris* Flor. Unione Zool. Italiana. Bologna 1926. — **Schneider-Orelli, O., C. Scheffer u. R. Wiesmann:** Untersuchungen über die Weißtannenlaus, *Dreyfusia nüsslini* C. B., in der Schweiz. Mitt. Schweiz. Z. Anst. forstl. Versuchswes. **15** (1929). — **Šule, K.:** Pseudovitellus und ähnliche Gewebe der Homopteren sind Wohnstätten symbiontischer Saccharomyceten. Sitzgsber. böhm. Ges. Wiss. Prag **1910**. — **Tarsia in Curia, I.:** La simbiosi ereditaria in *Trioza alacris* Flor. Arch. Zool. Ital. **20** (1934). — **Toth, L.:** Über die frühembryonale Entwicklung der viviparen Aphiden. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **27** (1933). — **Witlaczil, E.:** Die Anatomie der Psylliden. Z. wiss. Zool. **42** (1885). — Zur Anatomie der Aphiden. Arb. zool. Inst. Wien **4** (1882).
