

# Adatok a levéltetvek biológiájához

(20 ábrával)

**Bölcsészeti doktori értekezés**

Irta :

**Haracsi Lajos**

---

## Beiträge zur Biologie der Blattläuse

(Mit 20 Abbildungen)

Von

**Lajos Haracsi**

Sopron, 1937.



OEE Könyvtár  
Áll.Ell. 2021

Méltóság

Bíró Zoltán  
minisiteri tanácsos úrnak

1938. II. 20. nagy tisztelettel:  
Haracsi

# Adatok a levéltetvek biológiájához

(20 ábrával)

Bölcsészeti doktori értekezés

Írta:

**Haracsi Lajos**

Országos Erdészeti Egyesület Wagner Károly Erdészeti Szakkönyvtár	
Leltári szám:	1552/2021
Csoport szám:	I.
Raktári jelzet:	S. III. VI.

## Beiträge zur Biologie der Blattläuse

(Mit 20 Abbildungen)

Von

**Lajos Haracsi**

Sopron, 1937.

## Tartalomáttekintés.

	Oldal
I. Bevezetés . . . . .	3
II. A levéltetvek viszonya a növényekhez . . . . .	5
III. Fejlődéstani vizsgálatok . . . . .	9
1. Vizsgálati anyag és módszer . . . . .	9
2. A nyálmirigyre és a mycetomára vonatkozó fejlődéstani adatok	10
a) A pete kezdeti fejlődése . . . . .	10
b) Az embryo további alakulása . . . . .	14
c) A nem táplálkozó sexuális magzat szervezete . . . . .	23
3. Az idegrendszer fejlődése . . . . .	26
IV. A symbiosis jelentősége . . . . .	30
V. A nemzedékváltakozás sejttani alapjai . . . . .	41
VI. Összefoglalás . . . . .	45
A felhasznált irodalom . . . . .	47
Németnyelvű kivonat . . . . .	49

1851  
/ 1866 /

# Adatok a levéltetvek biológiájához.

Készült a m. kir. József Nádor műegyetem erdővédelemtani tanszékén (Vezető: *Kelle Arthur* egyet. ny. r. tanár) és a m. kir. erdészeti kutató intézetben (Vezető: *Roth Gyula* egyet. ny. r. tanár) Sopronban. — Befejezve 1937. év augusztus havában.

## I. Bevezetés.

Az erdő- és mezőgazdaságban fontos szerepet játszanak a káros rovarok. Az ellenük való okszerű védekezésnek legelső feltétele a károsító biológiájának minél alaposabb megismerése. Különösen szükséges a táplálkozás-, szaporodásbiológia és az oekológia beható tanulmányozása, mert ezek ismerete nélkül a védekezés csak költséges és sikertelen tapogatódzás marad.

A növénytetvek csoportjából haszonnövényeinknek igen sok ellensége kerül ki, melyek gazdaságunknak gyakran érzékeny károkat okoznak. Csak példaképpen említem meg a Phylloxerát, a vértetűt, a fenyők gyökerein is élő Prociphilus fajokat és a fenyőgubacstetveket. Károságuk, valamint szaporodás- és táplálkozásbiológiájuk rendkívül érdekes és tanulságos volta készítetett arra, hogy velük foglalkozzam és adataimmal úgy az elméleti rovartan, mint a gyakorlati növényvédelem szolgálatára legyek. Vizsgálataim elsősorban a levéltetvek táplálkozásbiológiájára és egyéni fejlődésére vonatkoznak.

Mielőtt tanulmányom tulajdonképpeni tárgyába kezdenék, szükségesnek tartom néhány szóval a levéltetvek rendszertani helyzetét, ismertető bélyegeit és szaporodási viszonyait előrebocsátani.

A levéltetvek a Rhynchota (Hemiptera): szípókás rovarok rendjébe tartoznak, amely csoportra elsősorban a szípókának nevezett szűrő-szívó szájszerv, mely tapogatók nélküli ízelt csőből (labium) s a benne levő két pár (mandibula és maxilla) szűrősertéából áll, és a nem teljes (bábnélküli),

fokozatos átalakulás (epimorphosis) jellemző. A rendet legcélszerűbben három alrendre oszthatjuk, melyek közül a növénytetvek (Aphidina v. Sternorhyncha) csoportját a másik kettővel (poloskák, kabócák) szemben a következő bélyegek jellemzik: Fejük hypognath, vagyis a szipóka a fej hátsó részéből a torokból indul; szárnyuk erezete gyér, haránterek nélküli; csápjuk fonalas, nagyjában homonom ízelt; a csipők egymástól távol állanak; lábfejük csak egy-két ízű; fejlődésük egyszerű vagy módosult epimorphosis (neometabola), az első esetben azonban szaporodásuk komplikált heterogonia (nemzedékváltakozás). Ez az alrend négy öregcsaládot (superfamilia) foglal magában, melyek közül a levéltetvek (Aphidoidea) öregcsaládja a többiekől (levélbolhák, molytetvek, pajzstetvek) elsősorban a tipikus epimorphosis (paurometabola) szerinti fejlődésben és a nemzedékváltakozásos szaporodásban különbözik.

Az állatvilágban a levéltetveken kívül igen kevés csoport van, amely oly kifejezetten és annyi eltérő nemzedékben mutatná egy szaporodási körön belül a nemzedékek tipikus váltakozását, mint ezek. Heterogoniájukat bonyolulttá teszi még az a körülmény is, hogy ugyanegy nemzedékben lehetnek szárnyas és szárny nélküli alakok, valamint az, hogy gyakran gazdasere is bekapcsolódik a ciklus menetébe. Néha egy vegetációs idő alatt, melyben a Chermesidae család kivételével rendszeren egy teljes fejlődési kör is lezárul, 10–25 nemzedék is megjelenhet, melyek közt azonban csak 3–7 különböző generáció szokott lenni. Ha egy esettől (Acanthohermes) eltekintünk, akkor a legegyszerűbb (és valószínűen a többinél ősbibb) trimorph szaporodási kört a következő séma mutatja: Megtermékenyített pete → őszanya (fundatrix) → szűznemzedék (virgo) → ivaros nemzedék (sexualis). A fejlődési kör kibővítését a virgo nemzedék végzi, melyből rendszeren több is keletkezik, és ezenkívül több morphológiailag is különböző generációra eshet szét (fundatrigenia, virginogenia, hiemalis, sexupara, stb.). A fundatrix és a sexualis alak mindig csak egy nemzedékkel van képviselve. A ciklus lezáródása nem mindig szigorú, mert gyakran a virgo nemzedék hosszú időn keresztül önállóan (tisztán szűznemzés útján) is szaporodhatik (pl. vértetű). Az eltérő generációk életmódja is más lehet, és alaktani különbözőségük nagyrészt a külső tényezők befolyására vezethető vissza. Megtermékenyített petéből csak a fundatrix alak keletkezik, a többiek szűznemzéssel szaporodnak, s a sexualis nemzedék kivételével valamennyien nőstények. Az egyes generációk (a sexualist nem tekintve) két családnál elevenszülők (Aphididae, Pemphigidae v. Eriosomatidae), két családnál (Chermesidae, Phylloxeridae) pedig az összes alakok peterakók. A sexualis nemzedék lehet szipókás és táplálkozó (Aphididae, Chermesidae), vagy szipóka nélküli és csökevényes, zárt belű, tehát nem táplálkozó (Pemphigidae, Phylloxeridae). A szűznemzés mindig diploid parthenogenesis-sel történik.

## II. A levéltetvek viszonya a növényekhez.\*

A levéltetvek kizáróan növényi nedvekkel táplálkoznak, és pedig csak élő növények tápanyagait szívják, vagyis növényi paraziták. Az állat szipókáját a növénybe szúrja, nyálmirigyéből a szipóka egyik csövén át nyálat enged a növénybe, melynek hatása után a növényi nedvet egy másik csatornán keresztül felszívja. Vannak köztük polyphag, oligophag és szigorúan monophag fajok, s egy faj egy nemzedéke rendszeren csak meghatározott növényi szervén él. A gazdát cserélő fajoknál gyakori az az eset, hogy a tavaszi nemzedékek (fundatrix, fundatrigenia) a növények földfeletti zöld részein, a nyári és őszi alakok (virginogenia, sexupara) pedig más növények gyökerein élnek. Főleg a mono-, de a polyphag fajoknál is már régebben ismert tapasztalati tény, hogy gazdanövényeik nem minden egyedén, vagy nem minden alfaján és fajtáján (varietas oecologica) tudnak megfelelőképpen élni és szaporodni, sőt a gubacsképzők gubacsot sem tudnak létrehozni, ami arra mutat, hogy a növénynek hajlamosnak, vagy legenyégtült állapotúnak kell lennie, hogy a parazita számára alkalmas legyen. Vannak ellenálló növényi fajváltozatok, melyek többnyire az illető területen őshonosak, vagy eredeti termőhelyüknek megfelelő viszonyok közt tenyésznek. E körülményről magamnak is több esetben sikerült meggyőződnöm. *Ez a tény kell, hogy adja a levéltetvek elleni védekezés alapgon-  
doiatát.*

A levéltetvek közt igen sok gubacsképző faj van. A gubacs rendszeren annyira jellemző, hogy róla a fajt meg lehet állapítani. E képződmény többnyire a fundatrix szívása révén jön létre (1. — p. 552.),\*\* a következő nemzedék, vagy nemzedékek pedig gyakran e gubacsban élnek. Közelfekvő volt tehát az a gondolat, mellyel vizsgálataimat megkezdettem, hogy talán a fundatrix nyálmirigyének váladéka és ezzel kapcsolatban a szerkezete is valami különleges, a többiekétől eltérő lehet. Azonban az irodalom gondos átnézése közben kiderült, hogy több eset is ismeretes, mikor a virgő nemzedék szívása után is keletkezik torzképződmény (vértetű, Phylloxera, stb.). Az bizonyos, hogy a levéltetvek nyálában a fajra jellemző specifikus anyagok vannak (1. — p. 561.), azonban a gubacs morphogenetikai meghatározásában *szertem* az illető növényi fajnak és szervnek, valamint ezek fiziológiai állapotának van döntő befolyása.

Ami az állat hatását a gubacsképzésre illeti, arra egy példának a Pemphigus bursarius L.-t és a Pemph. spirothecae Pass.-t hozom fel. E két egymáshoz igen közelálló faj mindegyike a jegegyenyár levélnyelén hoz

\* E fejezet összeállításánál főképpen Börner (1.) és Weber (18.) összefoglaló munkáit használtam. — A zárójelben ezután is szereplő 1.—22. megnevezetlen szám az irodalmi jegyzékben felsorolt munkákra hivatkozik.

\*\* p. = pagina, oldal.

létre torzképződményt. Az első gubacsa a levélnyel megvastagodásából keletkezett, szájjal ellátott bogyószerű alakulat, míg az utóbbié a kiszélesedett levélnyel spirális összecsavarodása útján jön létre. Vagyis két egészen eltérő szerkezetről van szó, habár ezek teljesen egyenlőformájú szipóka szúrása után keletkeztek.

Arra viszont, hogy a gubacs kialakítására a növényi szervnek milyen nagy befolyása van, sok példát lehetne felsorolni. Igen jól bizonyítja ezt — *az én véleményem szerint* — pl. a *Phylloxera vastatrix* Planch. (*Dactylosphaera vitifolii* Shim.) esete. (1. — p. 705.). A szőlő gyökerén élő virginogenia nemzedék szívása révén kétféle torzképződmény keletkezik. A vékony fiatal gyökereken (hajszálgökér) félholdhoz hasonló gumócskák, az ú. n. nodositas-ok, míg a vastagabb, többéves, fásodott gyökereken lapos csésze- vagy sebhelyszerű dudorok az ú. n. tuberositas-ok jelentkeznek. A megtermékenyített és áttelelt petéből kikelt fundatrix (és többnyire az első fundatrigenia) nemzedék szívása folytán pedig a leveleken hólyag vagy táskaszerű levélgubacsok jönnek létre, melyekben a következő nemzedék él. Vannak ellenben bizonyos (főleg amerikai) szőlőfajták, melyek levelén a *Phylloxera* szúrása nyomán gubacs nem keletkezik, s olyanokról is tudunk, melyeknek gyökerén sem képződik daganat. Ugyanezt tapasztaljuk a vértetűnél is (1. — p. 666—667.). Természetesen az ilyen ellenálló fajtákat nem is szívesen támadják meg és szívják a tetvek.

A hirhedt fekete levéltetű: *Doralis* (*Aphis*) *fabae* Scop.-ról, amely mezőgazdasági károsító, ismeretes (1. — p. 598.), hogy a fundatrix és a fundatrigenia nemzedéke az *Evonymus* leveleit erősen összepöndöríti, míg a *Viburnum*-ét, amely szintén tápnövénye, nem, vagy csak igen kevésbé. A tetű virginogenia nemzedéke viszont sokféle mezőgazdasági kultúrnövényen él, igen polyphag természetű. E generáció szívásának következménye az egyes növényfajokon nem egyforma. A Beta (répa) levelei pl. erősen fodrosak, hólyagosak lesznek, a *Vicia faba* (lóbab) levelei csak gyengén kunkorodók, míg a *Rumex* (sóska) féléken változás nem észlelhető. A *Sorauer*-féle kézikönyvben (1. —) több levéltetű fajnál van megemlítve, hogy a *fejlődő, fiatal* növényi részeken történő szívásnál következik be alakváltozás (gubacs). Van két északamerikai, közel rokon levéltetű, a *Hamamelistes spinosus* Shim. és a *Hormaphis hamamelidis* Fitch. (1. — p. 637—640.), melyeknek egyik (téli) gazdája egy cserje, a *Hamamelis*, a másik (nyári) növénye pedig a *Betula* (nyírfa). Az első a *Hamamelis*-en rügygubacsot, a *Betulán* levélhólyagosodást, táskásodást, a második a *Hamamelis*-en levélgubacsot, a *Betulán* pedig semmiféle deformációt nem idéz elő. Az előbbi szaporodási köre két év alatt, a másiké egy év alatt záródik, ez utóbbi tehát — *szerintem* — a *Betula* levelet már készen kapja, míg az első éppen kibontakozásban, fejlődésben találja.

Az itt felsorolt néhány példából — *az én véleményem szerint* — há-



rom fontos elvet lehet kiolvasni a levéltetű és a gazdanövény közötti viszonyra, illetve a gubacsképzésre vonatkozóan:

1. A gubacsképzésre a növénynek, illetve a növényi szervnek és ezek fiziológiai állapotának döntő befolyása van.

2. A gubacs kialakításában az állat fájának is van szerepe.

3. Gubacsképzésre nemcsak a megtermékenyített petéből fejlődő fundatrix nemzetség képes, hanem a többi alak is.

A növényi torzképződmény tehát — *szerintem* — két erő eredőjeként jön létre, melyeknek egyikét a növény, másikat az állat szolgáltatja. Mivel a gubacs a növényi és állati fajra majdnem mindig jellemző alakú, ezért nyilvánvalóan valamely kémiai folyamat révén, nem pedig mechanikai ingerlés következtében alakul ki végleges formájává. Minden növény mechanikai és egyéb hatás vagy zavarás nélkül hozza létre az ő jellemző szerveit és szöveteit. E működésében — amint az újabb kutatások alapján állíthatjuk — bizonyos anyagok: hormonok és organizátorok játszanak nagy szerepet, épúgy mint az állati fejlődésben. A mechanikai sebzés, illetve az ezáltal képződött bomlási termékek (hormonok) révén keletkezik ugyan regeneráció, callusképződés, azonban a tetű és a növény fajára jellemző gubacsalak organizációját ezzel megmagyarázni nem tudjuk. Ha az állat által adott nyál chemizmusának nem volna szerepe, akkor — *szerintem* — ugyanazon növényi szervén ugyanolyan fejlődési állapot mellett két egyforma és rokon állatnak a szúrása folytán legalább megközelítően hasonló alakú torzképződménynek kellene keletkeznie. Azonban ez legtöbbször nem így van.

A fenti példákból az is kitűnik, hogy nemcsak a fundatrix nemzedéknek van meg a gubacsképző hatása, hanem *megfelelő feltételek esetén* más generáció is hozhat létre torzképződményt. Hogy a fundatrix alak majdnem mindig gubacsképző, a többiek pedig aránylag ritkán (1. — p. 552.), annak — *az én felfogásom szerint* — nem az az oka, hogy az ősonya a többitől eltérő módon származik, hanem az, hogy az ő szívása mindig tavasszal és éppen fejlődésben levő, még ki nem alakult, fiatal növényi részen történik. Ennek leszármazottai viszont többnyire már kész növényi szervet kapnak. Azonban arra is van néhány példa, hogy ugyanazon növényi részen nemcsak a fundatrix, hanem a következő fundatrigenia és virginogenia nemzedék is hozhat létre torzképződményt; pl. *Eriosoma Patchae* Börn. a szilfa levelén (1. — p. 660.), és az előbb említett fajok némelyike. Úgy látszik, ez attól függ, hogy a virgo nemzedék milyen fejlődési állapotban találja a levelet. A fenyőgubacstetveknél (*Chermesidae*) ellenben, hol a teljes szaporodási kör két évig tart, a vörösfenyőn élő virginogenia nemzedék szívása folytán tavasszal sem jön létre semmiféle deformáció. Ez az eset, hogy t. i. fejlődésben levő szerveken sem keletkezik gubacs, több *Aphididánál* is előfordul.

A gubacs kialakulás, fejlődés lefolyásáról, mechanizmusáról igen keveset tudunk. Abban már többnyire megegyeznek, hogy a gubacs egy chemomorphosa, vagyis bizonyos anyagok chemiai hatása révén jön létre (18. — p. 490. és 12. — p. 73.). Hogy azonban milyen anyagok játszanak itt közre, arról semmit sem tudunk. A levéltetű nyálában, melyet az ejtett sebbe bocsát, már sokféle anyag van, amint ezt egy másik fejezetben látni fogjuk. Ezekhez a vegyületekhez járulnak azután a növénynek a meglevő és az állat befolyása után keletkező anyagai. Itt tehát igen bonyolódott folyamatról van szó, melyet azonban *véleményem szerint* két részre lehet felbontani. Az egyik a gubacs növekedése, a másik ennek organizálása. Vizsgáljuk először az elsőt.

Már magának a sebzésnek a következtében is növekedéserősödés szokott bekövetkezni, mert az illető növényi szerv sebzési környezetén az eredeti correlatio megszakad, és ezt feltétlenül nagyobbítja az állat által injiciált nyál hatása is. A sebhormonok kezdenek tehát elsősorban működni, s így gyorsított növekedés, illetve sejtosztódás következik be. Valószínűnek tartom azt is, hogy az állat váladékában is van valamely sejtosztódást gyorsító anyag, hormon, pl. az ú. n. biotin, melyet élesztő-extraktumban nagyobb mennyiségben találtak. Hogy a levéltetvek nyálában ily hormon jelenléte nem lehetetlen, arról majd a symbiontakérdés tárgyalásánál meggyőződhetünk.

Mi okozhatja azonban a gubacs jellemző szervezettségét, organizációját? Ha a fent említett példákra gondolunk, akkor az én felfogásom szerint a kérdésre így felelhetünk: Az állat is, meg a növény is, illetve egyik vagy másik anyaga. Pl. a két Pemphigusnál, melyek a jegeenyár levélnyelén hoznak létre torzképződményt, biztosan a két állat speciális nyálanyaga idézi elő az annyira eltérő két gubacsalakot. Ha pedig a Phylloxera esetére hivatkozunk, mikor a gyökéren keletkező gubacs a gyökérkora és vastagsága (sőt a szőlő fajtája) szerint eltérő, akkor — *szerintem* — egész jogosan a *növényre* háríthatjuk a torzképződmény jellemző organizációját. A fiatal ú. n. hájszálgyökerek szöveti szerkezete (elsődleges szövetek) egészen más, mint egy idősebb, vastagabb gyökéré (másodlagos szövetek), ezeknek a szöveteknek a differenciálódását tehát már más anyagoknak kell végezniök. Az állat hatása természetesen itt is módosítja az eredeti szerveződést, mert hiszen *jellemző* torzképződmény jön létre. Hogy azonban a gubacs organizációjánál a növényi szerv és az állati nyál hormonja mint két független hatóerő működik-e, vagy pedig ezek (pl. ester-szerű) egyesüléséből származó új vegyületről van-e szó, ez még igen távoli kérdés.

Mindezeknek az adatoknak az alapján megerősítést nyer az az általam már előbb kimondott elv, hogy a gubacs keletkezésénél és organizációjánál *a növénynek döntő befolyása* van. Ezt támogatja *Zweigelt*-nek a gubacsról

vallott az a nézete is (18. — p. 496—499.), hogy az nem egy célszerűségi képződmény, mint régebben hitték, mely kizáróan a parazita céljait, védelmét, stb. szolgálja, hanem a növénynek az ellenség elleni harcában létrehozott védekező szerve, mely elsősorban izolálni és helyhez kötni igyekszik az állatot, s amely képződményhez a rovar — a fajfejlődés alatt — kénytelen volt valamiképpen alkalmazkodni.

### III. Fejlődéstani vizsgálatok.

Ezirányú vizsgálataim a levéltetvek táplálkozásbiológiájával a legszorosabban összefüggő nyálmirigy szerkezetére és főleg ennek embryonális fejlődésére, azután a levéltetvekkel symbiosisban élő mikroorganizmusoknak az egyéni fejlődés alatti szerepére, s végül a központi idegrendszer fejlődésére és kialakulására vonatkoznak.

#### 1. Vizsgálati anyag és módszer.

A feldolgozott anyag Sopron környékéről való. Az állatokat mindig természetes előfordulási helyeiken, gazdanövényeikkel együtt gyűjtöttem. A meghatározást *C. Börner* munkái alapján magam végeztem. A fajok neveit és rendszerüket *Börner*nek idézett dolgozatából (1. —) vettem. Vizsgálataimnál a következő fajok szerepeltek (a faji nevek utáni zárójelben a gazdanövények vannak jelezve):

Család: *Aphididae*.

Alcsalád: *Lachninae*.

*Lachnus* (*Pterochlorus*) *roboris* L. (*Quercus*).

Család: *Eriosomatidae*. (*Pemphigidae*.)

Alcsalád: *Eriosomatinae*.

*Pemphigus bursarius* L. (*Populus*).

*Pemphigus spirothecae* Pass. (*Populus*).

*Prociphilus bumeliae* Schrk. (*Fraxinus*).

*Tetraneura* (*Byrsocrypta*) *gallarum* Gm. (*Ulmus*).

Az egyes fajoknak különböző generációit vizsgáltam. Mivel e fajok egyes nemzedékei — a sexualis kivételével — elevenszülők, ezért az állatokban mindig megtalálható embriók és ezek fejlődésének megfigyelése nagy nehézséget nem okozott.

A legtöbbször friss állatokat — a viasznak chloroformmal történt rövid leoldása után — kétféle rögzítővel kezeltem: a *Helly*-féle és az *Orth*-féle keverékkel. A recepteket és a kezelési eljárást *Abderhalden*: *Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden* (Abt. VIII., Teil 1. — 1924.) c. munkából vettem. Egy-két esetben felhasználtam alkoholban konzervált és

fixált anyagot is. Az előbbi rögzítők után vízkimosás következett 24 óráig. Azután alkohol és xylol sorozaton keresztül víztelenítést alkalmaztam, majd xylol + paraffin-ban való fürdetés következett. Az 50—60 fokos paraffinba való beágyazás 1—2 óra időtartamig paraffinkályhában történt.

A beágyazott állatokat részben kézi, részben szánkamikrotommal metszettem fel. A metszeteket formolos zselatinoldattal ragasztottam tárgy-lemezre és a paraffint xylollal oldottam le. Ezután következett a metszetek festése. Ez főképpen *Ehrlich*-féle savanyú vashaematoxylinnel és eosinnal történt. Próbálkoztam másfajta festékekkel is, de az első jobbnak bizonyult. Festés és lemosás után a metszeteket víztelenítettem és kanadabalzsamban állandósítottam.

A rajzokat *Abbe*-féle rajzolókészülékkel magam rajzoltam, a mikrofotofelvételek pedig a műegyetem bánya- és erdőmérnöki kara növénytani intézetében Sopronban készültek. Valamennyien eredeti metszeteket ábrázolnak.

## 2. A nyálmirigyre és a mycetomára\* vonatkozó fejlődéstani adatok.

### a) A pete kezdeti fejlődése.

A vizsgált fajok valamennyien elevenszülők, melyeknek csak a sexualis nemzedéke rak petét. A megfigyeléseket a vivipara nemzedékek embryoin végeztem, melyek az anya testében fejlődnek ki. Ezek korai fejlődésére vonatkozóan már sokan végeztek beható vizsgálatokat, melyeknek eredményeit szükségesnek látom röviden előrebocsátani, már csak azért is, mert saját adataim tulajdonképpen szorosan ezekhez kapcsolódnak. A nyálmirigy kialakulását s a mycetoma fejlődésközbeni szerepét együtt tárgyalom, mert mint később látni fogjuk, közöttük bizonyos kapcsolat található.

A mycetoma a levéltetvek elkülönült szerve, melyben apró mikroorganizmusok, a symbionták élnek. Ezek az Aphidáknál mindenkor megtalálhatók, és alkalmas módon a petére, illetve az embryora átvivődnek, mintegy átörököltetnek, tehát az állattal szoros symbiosisban élnek. Pontos rendeltetésüket azonban ezideig nem tudják. Hogy a mycetomában apró egysejtűek laknak, azt *Šulc* és *Pierantoni* (1910) ismerték fel először (2. — p. 10.).\*\* A kifejlett állat mycetomája általában a potroh háti oldalán, a bélcsatorna felett húzódó két tömlő, melyek hátul egymáshoz csatlakoznak. A többi szervvel nem függ össze, és a bélcsatornától is teljesen izolálva van. Még leginkább az ovariummal van kapcsolata, mert az embryok fej-

\* A németes mycetom helyett a mycetoma-t használom, mert a görög *μυκη* (gomba) és *τομη* (szelvény, részlet) összetételéből ez a szó latinosan [ad analogiam: myotoma]: mycetoma.

\*\* Az 1.—22. megnevezetlen szám (2.) az irodalmi jegyzékben levő munkára hivatkozik, p. 10. = 10. oldal.

lődése idejében szorosan idesimul, hogy az inficiálást elvégezhesse. A mycetomát, mely nagy sejtekből, a mycetocytákból áll, az ivarérés után a fejlődő peték szétszaggatják, tartalmát a symbiontákat pedig fokozatosan felhasználják.

A vivipara nemzedék petéjének és embriójának fejlődésével *Hirschler* (8. —), *Metschnikow* (15. — p. 693. és 22. — p. 602.), *Will* (21. —), *Witlaczil* (22. —), stb. foglalkoztak. A petének a symbiontákkal való inficiálását pedig *Buchner* (2. —) és iskolája [*Klevenhusen*, *Sell* (2. — p. 450—492.), *Tóth* (15. —), stb.] dolgozta ki részletesen.

Kísérjük figyelemmel egy pete osztódását a petefészekben elsősorban *Hirschler* (8. — p. 578., 586., 626.) követve, ki főképpen egy *Rhopalosiphum* fajt vizsgált. A vivipara nemzedék petéje már az anya embryonalis állapotában elkülönül a petecső (ovariolum) distalis végében fekvő ősvivar (oogonialis) sejtektől, melyeknek plasmátömegével még egy darabig egy tápláló plasmazsinór segítségével összefügg. A fiatal petesejt, illetve oocyta azonban nem kezd növekedni, hanem sejtmagja rövidesen osztódik két részre, amely osztódás az érési osztódásnak felel meg, és a diploid parthenogenesisnek megfelelően nem reductiosan, hanem aequatiosan történik. Ezáltal a petesejt érett petévé (ovium) válik. Az egyik sejtmag a pete szélére kerül, iránytestté lesz, a másik pedig gyors egymásutánban több részre osztódik, ezek a barázdálódási osztódások.

Az osztódások közben a pete lassan nagyobbodik, a plasma (morphoplasma) a magvakkal együtt inkább a periferiákra vonul, belül pedig vacuolák, üregek keletkeznek kevés szikberakódással együtt. A magvak ekkor főképpen a kerületi plasmagyűrűben végzik osztódásaikat. Miután ilyen módon több sejtmag jött létre, ezek nagyobb részben egy sorban, a kerületi sávban rendeződnek el, s csak néhány mag kerül a barázdálódó pete, illetve embryo középső részébe, melyek — a szikben gazdag rovarpete mintájára — a szikmagvakkal felelnek meg. Ez utóbbiak a rovarok nagy részénél az embryo alakításában nem vesznek részt, hanem csak a szik feldolgozására szolgálnak (8. — p. 705—727.). Ilyenformán tehát a barázdálódó pete sejtjei két csoportra különülnek el: egy embriovalakító és egy tápláló részre. A vivipara levéltetvek esetében azonban — mint látni fogjuk — e sejteknek még egyéb szerepük is lesz. A külső sejtek szaporodása, tömörülése és a sejtfalak megjelenése folytán a petéből a felületen egy főképpen egysejtsorú képződménnyel ellátott ú. n. csirahólyag (blastula) alakul ki, maga a külső sejtréteg pedig az őscsiralemez a blastoderma (*bd*). Ilyen blastulát mutat az 1. ábra.

A blastula fejlődésének további lefolyása *Hirschler* (l. c.\*) és a saját vizsgálataim szerint úgy történik, hogy a blastoderma egyik oldalon, egy kis sávon kissé megvastagszik, ugyanezen időben a többi része pedig kezd

\* l. c. = loco citato, idézett helyen.

elvékonyodni. Röviddel ezután a kissé megvastagodott rész, az ú. n. csirasáv megkezdi betüremkedését, besüllyedését a csirahólyag belseje felé. Ez a folyamat azonban nemcsak egyszerű mechanikus helyzetváltozás, hanem eközben a betüremkedő rész sejtjei erősen szaporodnak, osztódnak is, egyszóval befelé növekednek, míg a csirahólyag falának többi része fokozatosan visszafejlődik (2. ábra). E betüremkedésnek (invaginatio) legfőbb célja az embryoburkok létrehozása a fejlődő magzat körül; ezeket a rovarokon is amnion és serosa névvel jelöljük. Az embryoburkoknak ilymódon való képzése a rovaroknál nem általános.

A két magzataburok a levéltetvek invaginációs embryofejlődése alatt úgy alakul ki, hogy a csirasávnak a csirahólyag belsejébe való fokozatos betüremkedése és növekedése alkalmával a két benőtt sejtlemmez közül az egyik lassan és fokozatosan elvékonyodik, a másik pedig tovább fejlődik, gyarapodik. Ez utóbbi, melyből a tulajdonképpeni embryo fejlődik, a szorosabb értelemben vett csirasáv, vagy embryokezdemény (*pl*), a másik elvékonyodó lemez pedig a belső burok, az amnion (*am*). A fejlődés további folyamán az amnion és a betüremkedés helyén elválasztott külső burki részek e helyen egymással összenőnek, mely pont a jövő magzat feji végét jelzi. Ilyenformán az amnionon kívül fekvő zárt burok is keletkezik, mely a serosát (*ser*) képviseli (2. és 3. ábra).

E folyamatok közben azonban a fejlődő csirasáv nem marad egysejtrétegű lemez, hanem fokozatosan többsejtvastagságúvá alakul azáltal, hogy az amnionnal ellenkező oldalán sejtburjánzás, sejtszaporodás keletkezik, melyet mint egy új csiralemezt foghatunk fel. Ez állapoton tehát a magzat két csiralevélből, -rétegből áll, melyek közül az amnion melletti, a régebbi, a külső csiralemez (ectoderma, *ec*), az ezen fekvő új pedig a belső csiralevél, vagy egységes ento-mesoderma (*en*), mely a rovaroknál ilyen alakban általános képződmény. Az ectoderma képviseli az embryo hasi, az ellenkező rész pedig a háti oldalát (2. és 3. ábra).

A betüremkedő csirasáv elülső részén, mely a magzat farki végének felel meg, az invaginációs folyamat alatt néhány sejtéből álló, a többtől némileg elütő sejtcsoport kialakulását lehet megfigyelni. Ezek az ú. n. ősvarsejtek, mert ezekből fejlődnek az ivarmirigyek, a gonadok (*gon*) (2. és 3. ábra).

A most vázolt fejlődési mozzanatok közben azonban még egy igen nevezetes jelenség játszódik le a fejlődő petén, illetve embryon, t. i. ennek a symbiontákkal való fertőzése. A pete fejlődésénél láttuk azt, hogy az egyes leánymagvak a felület felé helyezkednek el a morphoplasmában, míg a közepén a növekedés folytán üregek keletkeznek, azonban egy-két mag itt is található. Hirschler szerint (8. — p. 626.) a symbionta-invasio már ilyenkor — a kialakuló blastula állapotban — megtörténik. A peteérés idejében ugyanis az egyes petecsövek közé beékelődött mycetomasejtek szo-

rosan odatapadnak a petecső vékony (peritonealis) falához, és egy ponton ezt, valamint a pete külső plasmarétegét feloldva, tartalmuk: a symbionták beözönlenek a pete belső szikmagvas terébe, és azt teljesen kitöltik (1. ábra, *myc*). A fejlődő blastula belsejébe való bejutás annál könnyebben megtörténhetik, mert esetünkben a petét sem folliculusepithel, sem az ezáltal termelni szokott külső, erős peteburok (chorion) nem veszi körül, mivel ezekre a vivipariára való tekintettel szükség nincs. A symbionták benyomulása után a feloldott rész ismét összeforr.

*Buchner* és munkatársai (2. — p. 470—477. és 15. — p. 730.) szerint a symbiontáknak az invasiója a fejlődő embryoba csak később történik meg, és pedig akkor, amikor a blastula invaginációja már megkezdődik, illetve folyamatban van. Bár elismerik, hogy az infekció módja és ideje az állat faja szerint variálhat, de mindig csak a blastula stádium után következik be. Véleményem szerint a lényeg az, hogy a symbiontákkal való fertőzés akkor történik meg, amikor számukra a fejlődő csira belsejében elegendő hely áll rendelkezésre, vagyis mikor az embryo már bizonyos nagyságot elért. Az én megfigyeléseim szerint — legalább a *Prociphilus bumeliae* fundatrigenia nemzedékének esetében — többnyire már a kész blastula állapotban befejeződött a symbionták beözönlése (1. ábra).

A symbionták a blastula belsejében a szikmagvakat (*n*) körülveszik, és ezekkel tömött, egységes, egyes sejtekre nem tagolt képződményt, egy syncytiumot alkotnak, melyben a szikmagvak, illetve sejtek szabadon mozognak. Ez a képződmény szolgáltatja a jövő állat mycetomáját, ezért mycetomakezdeménynek (*myc*) nevezhetjük. Régebben (1910. előtt), mikor a symbiontákat még nem ismerték fel, ezt a szövet sziktartónak gondolták (*Huxley* 1858, *Metschnikow* 1866, *Witlaczil* 1881.), és pseudovitelus néven említették (2. — p. 450.).

Az embryo fejlődése folyamán a mycetomakezdeményben levő sziksejtek (*n*) igen sokáig nem osztódnak, hanem eredeti csekély számukban maradnak meg. E körülményt, melyet már mások (*Sell*) is észleltek (2. — p. 474.), a saját vizsgálataim is megerősítik. Feltűnő, hogy e sejtek az embryoalakító sejteknél lényegesen nagyobbak. A *Prociphilus bumeliae*-nél, hol a mycetomakezdeményben sokáig csak 1—3 sziksejt van (1., 2. és 3. ábra), már a kifejlődött blastula állapotban igen nagyok e sejtek, illetve magvak (1. ábra), amely tünemény okát pontosan nem figyelhettem meg, azonban *szerintem* ennek három magyarázata lehet: 1. Eredetileg több szikmag van, melyek egymással már korán összeolvadnak. Ilyenféle esetet figyelt meg *Schrader* (1923) egy pajzstetűnél (*Pseudococcus*) (2. — p. 448.). 2. A szikmagvak korán a középre kerülnek, és ezután többé nem osztódnak, hanem csak növekednek, ezért az embryoképző sejteket nagyságban felülműlják, mert ez utóbbiak állandó gyors osztódásban vannak. 3. A nagy magvak már eredetileg ilyen alakban kerülnek ide és pedig az anya-

állat mycetomájából a symbiontákkal együtt. Ilyen infekciót *Buchner* (1918) észlelt egy *Aleurodes* fajon (2. — p. 494.).

A mycetomakezdeményben levő symbionták apró — az én eseteimben — gömbölyű hólyagocskák, melyek magfestőszerekkel (haematoxylinnel kékesre) élénken festődnek. A mycetoma tartalma — az egy-két sziksejt kivételével — ezért élesen elüt a többi aprósejtes résztől, melyeknek sejtjei tömött plasmaszervezetük következtében vöröses-barna színeződést vesznek föl. Bennük a mag erősebben és más árnyalatban festődik, különösen a nucleolus, mely élénk vörösszínű (1., 2. és 3. ábra).

A petecsövekben fekvő embriók annál fejlettebb állapotban vannak, minél közelebb esnek a cső basalis részéhez, mely a rövid oviductus-ba (petevezeték) megy át. Ábrámban a petecsövek falát az egyszerűség kedvéért nem rajzoltam be, csak a csirához tartozó részeket. A fejlettebb embrióknál még a vékony magzatburkokat is elhagytam. Ezek egyébként későbbi állapotban már szétszakadoznak, összezsugorodnak és végre felszívódnak.

#### b) Az embryo további alakulása.

Az embryo további kifejlődését elsősorban *a saját vizsgálataim alapján* ismertetem. Természetesen nem térhetek ki az összes szervek, illetve szervkezdemények kialakulására, mert ez igen hosszadalmas lenne, és mert nem is vizsgáltam mindent részletesen, hanem csak egyes szervek fejlődését szándékozom előadni. Így tárgyalni fogom elsősorban a bélcsatorna és a nyálmirigy keletkezését, valamint a mycetoma további alakulását. A központi idegrendszer kifejlődését pedig külön fejezetben fogom ismertetni. A levéltetvek teljes kifejlődését főképpen *Witlaczil* (22. — 1884.) írta le, aki azonban nem metszetekkel, hanem egész (totalis) praeparatumokkal dolgozott, s így egyes megállapításai kiegészítésre szorulnak.

Amint az előző részben láttuk, és amint ez a rovarok (izeltlábúak) esetében általános, a fejlődő magzatnak először a hasi része kezd kifejlődni. Innen fokozatosan halad a fejlődés a belső és oldalsó, azután pedig a háti részek felé. A hossz tengely irányában pedig az elülső rész növekedik erősebben (3., 4. ábra).

Az embryofejlődés első szakasza után, amely a barázdálódásból, blastulaképzésből, a serosa és amnion, valamint az ecto- és entomesoderma kialakításából áll, megkezdődik az egyes szervkezdemények kifejlődése. Legkorábban a hasoldali szervek jönnek létre, így a szelvények és végtagok dudorai, az idegrendszer és a bélcsatorna. Vizsgáljuk először a bélcsatorna keletkezését.

A két, szorosan egymásra fekvő csiralevéllal rendelkező embryón először az elülső részen és valamivel későbbben a hátsó végen egy-egy tölcser



vagy csőszerű betüremkedés indul meg az ectoderma (*ec*) külső (amnion melletti) felületéből a magzat belseje, a mycetomakezdemény (*myc*) felé. Az elülső betüremkedés (*st*) gyorsabban halad előre, és eleinte a háti oldalnak irányul, majd egy ívben irányt változtatva, a mycetoma és az entomesoderma (*en*) között hosszirányban hátrafelé törekszik. A hátsó betüremkedés (*pr*) mindjárt az entomesoderma és a mycetoma között vonul hosszirányban előre a feji vég irányába. Ez utóbbi egy darabig maga előtt tolja az ősvarsejtek (*gon*) kis csoportját. Az elülső betüremkedés képviseli az előbél kezdeményét (stomodaeum), a hátsó pedig az utóbélét (proctodaeum). Ezt mutatja a 3. ábra.

A fejlődés további folyamán mindkét betüremkedés fokozatosan nyomul előre a mycetomakezdemény alatt egymás irányába. Mivel e két invaginatio akkor indul meg, mikor az ectoderma fölött már megjelent a belső csiralemez is, ezért természetesen mind a stomodaeum-, mind a proctodaeumkezdemény maga előtt viszi az entomesoderma egy-egy kis sejtcsoportját is (3. és 4. ábra). A növekedés folytán a két betüremkedés fokozatosan nyúlik és elvékonyodik, csőszerű képződménnyé lesz két végén egy-egy entoderma sejtcsoporttal. Az ősvarsejtek eközben lassankint a proctodaeum fölé tolnak el. Ezt az állapotot mutatja vázlatosan a 4. ábra.

A két csőrész találkozásakor a két kis entodermalis sejtcsoport — középen üreget létesítve — egymással összenő. E képződményből alakul ki ezután az aránylag rövid entodermalis eredetű középbél vagy gyomor (mesodaeum, *md*), mely a levéltetveknél vastagabb falu, tágas hordószerű szerv. Az elő- és utóbél kezdeménye eközben még hosszabbra nyúlik, részben tovább elvékonyodik. Az utóbbi később hurkokba is szedődik. A stomodaeumból alakul ki az izmosabb garat és hosszú vékony csőalakban a nyelőcső (*oes*) a végén egy kis cardialis billentyűszerkezettel. A proctodaeumból pedig a szintén kisebb keresztmetszetű vékonybél (*in*) és a tágabb végbél (rectum) fejlődik (5., 6., 8., 13., 15., 19. ábra). *Malpighi*-edények a levéltetvek bélcsövén nem keletkeznek. Az egyes szakaszok alaki és szöveti szerkezete csak később éri el végleges formáját.

A bélcsatorna fejlődésének egyes fázisai az állatok faja szerint némileg változók, vagy korábban, vagy későbbben jelentkeznek.

A bélcsatorna első fejlődési állapotait főképpen azért tárgyaltam, hogy lássuk ennek viszonyát a sziksejtekhez, illetve a mycetomához. Amint fokozatos kialakulásából látható, a bélcsatorna semmiféle szorosabb viszonyba nem lép a sziksejtekkel, vagyis a mycetoma sejtjeivel. Metszeteimen az embriók egyetlen stádiumában sem lehet megfigyelni ilyen vonatkozást. Belseje mindig csőszerű, szűk, még a kezdeti állapotban levő középbél is, üregében semmiféle tartalmat, vagy sziksejtekhez hasonló sejteket felfedezni nem tudtam. De a bélcsatorna külső felülete sem lép

szorosabb érintkezésbe a mycetomával, vagy ennek sejtjeivel (5., 8. és 13. ábra).

A bélcsatorna fejlődése közben természetesen az embryo többi része is fokozatosan előbbrehalad. A hasi oldalon a sejtek burjánzása következtében megjelennek a végtagok dudorai (*ex*), nyúlványai és az idegrendszer (*gg*) első nyomai is (4., 5. ábra). Párhuzamosan az ectoderma (*ec*) fölött fekvő mesoderma (*en*) sejtek is szaporodnak. — Így alakul a magzat teste tovább, s a fejlődés a hasi részről — mindkét oldalon — tovább vonul a laterális részek felé.

Vizsgáljuk most, mi történik eközben a mycetomakezdeménnyel. Amint láttuk, ez a képződmény — apró, hólyagalakú mikroorganizmusokkal teljesen kitöltött — egységes, pár sejtmagvú, syncytiumot (*myc*) alkot. Ez az állapot sokáig eredeti alakjában marad meg. A bélcsatorna fejlődése elején és középső stádiumában is még ugyanazt a szerkezetű képződményt találjuk (3., 4. ábra). Amikor azonban a bélcsatorna már egységes csövet alkot, akkor a mycetomakezdeményen változást észlelünk.

Ez a változás abban áll, hogy az eddig csak néhány magvú mycetomakezdeményben újabb sejtmagvak jelennek meg. A syncytium perifériális részein, hol ez a középső csiralemezzel, a mesodermával érintkezik, a hasoldali és oldalsó tájakon figyelhetők meg először ezek az új, a régiekénél kisebb sejtmagvak. Többnyire ugyanekkor megtalálhatók a mycetomában még az eredeti nagy sejtmagvak is. Az új sejtmagvak száma azután fokozatosan gyarapodik a symbiontás szervben (*myc*), míg végre ennek minden részét arányosan ellepik (5. ábra).

Azt, hogy ezek az új sejtmagvak miképpen jönnek létre, teljes határozottsággal megállapítanom nem sikerült. Keletkezésüknek azonban csak két módja lehetséges: 1. A mycetoma régi nagy sejtmagjainak osztódása útján képződnek. 2. Bevándorolnak a környező mesoderma határos sejtjeiből (esetleg plasmával együtt) a mycetomába. Szerintem ez az utóbbi eshetőség a valószínűbb. Először azért, mivel az eredeti mycetomasejtek eddig sem osztódtak; a symbionták nagy tömege és sűrűsége, úgy látszik, ezt nem engedi meg. Ez a viszony minden fejlődési állapotban fennáll, miért volna akkor most egy esetben lehetséges az osztódás, mely a mycetomában azután sem észlelhető. Másodsor az új magvak első ízben mindig a perifériákon jelennek meg. És harmadszor az új magvak jóval kisebbek a többnyire még ilyenkor is megtalálható régiekénél.

A mesodermának a mycetomával határos némely része, ilyen fejlődési állapotban már a többi sejt-nél valamivel nagyobb és ritkább plasmájú sejtekből áll, melyeknek az egymáshoz való összeköttetése is laza. Vagyis a mesoderma e részletei a kötőszöveti zsírtest (*corpus adiposum*) tulajdonságait veszik fel, egyszóval kötőszövétté kezdenek átalakulni. Ilyen laza összefüggésből a sejteknek a kilépése nagy akadályba nem ütközhet.

Megjegyzem, hogy ezt az esetet nemcsak én figyeltem meg. Már *Heymons* (1899) észrevette egy kabócaféle fejlődésénél, hogy a 'pseudovitellusba' a zsírtestkezdemény egyes sejtjei bevándorolnak (2. — p. 565.). Ekkor ugyanis a symbionta kérdést még nem ismerték, s a mycetomát másodlagos szíknak tartották.

Kevéssel az éppen most tárgyalt folyamat után egy másik nevezetes jelenség is lejátszódik a mycetomakezdeményben. Ez a — szerintem nagy-horderejű — változás a következő: Amikor a symbiontás szervben az új sejtmagvak már megjelentek, ennek elülső része, mely a feji vég felé esik, módosuláson megy át. A mycetoma régi nagy sejtmagvai több más maggal együtt ide húzódnak, itt tömörülnek, e rész plasmája is tömöttebbé válik, és festődése is más lesz, amennyiben itt a mycetoma eredetileg kék színe (az *Ehrlich*-féle haematoxylinnel festett készítményeken) fokozatosan kékes-pirosasba, majd barnás-pirosba megy át. A további változás pedig abban áll, hogy ez az átalakult részlet a mycetoma másik, nagyobb darabjától fokozatosan elkülönül. Elválasztó befűződés, barázda jelenik meg a két rész között, mely mind mélyebbé válik, s így az eredetileg egységes mycetomából két új szerv alapja, kezdeménye bontakozik ki. A hátsó, nagyobb, változást nem szenvedő darabból (*myc*) alakul a tulajdonképpeni mycetoma, míg az elülső, átalakult részből (*gl*) fejlődik ki a nyálmirigy (5. ábra).

Ez a megállapításom — valószínűen — igen merész kijelentésnek látszik. Az első pillanatban, amikor metszeteim vizsgálata közben ez a gondolat merült fel bennem, nekem is az volt. Azonban a metszeteknek a leggondosabb és többször ismételt átnézése után is, — főképpen a *Prociophilus bumeliae* esetében — kénytelen voltam e szokatlan ténybe belenyugodni. Ugyanis a nyálmirigynek ilyen fejlődési módja a rendelkezésemre álló irodalomban teljesen ismeretlen, és ilyesmi, vagy csak ehhez némileg hasonló dolog sincs megemlítve sehol. A fejlődéstani irodalomban a rovarok nyálmirigyét mindig mint a külső ectodermának, vagy az előbél ectodermájának a betüremkedési termékét tekintik, mint a többi többsejtű mirigyeket is általában. A középbél mirigyeit pedig ugyancsak a bélfal entodermális kitüremlésének tartják (3. — p. 294. és 19. — p. 364., 550.).

A szipókás rovarok (*Rhynchota*) nyálmirigyének szerkezetével sokan foglalkoztak, a fejlődésével azonban már kevesen. Az e rendbe sorolt levéltetűfélék (*Aphidoidea*) öregcsaládjához tartozó fajok nyálmirigyét részletesebben *Cholodkowsky* (1905. — 3. — p. 289.), *Weber* (1928—1930. — 18. — p. 221.) és *Tóth* (1935. — 17. —) vizsgálták. A régebbi kutatók csak hézagosan emlékeztek meg e szervről. Az *Aphidák* nyálmirigyének korai fejlődésére vonatkozóan *Witlaczil* (1884. — 22. —) és *Will* (1888. — 21. — p. 276.) adnak egy-két megfigyelt mozzanatot. Mindkettőjük szerint

a nyálmirigy első kezdeménye az embryo segmentálódásának megkezdésekor jön létre az ectodermából való betüremkedés útján.

Kissé részletesebben *Witlaczil* (l. c.) írja le a mirigy kifejlődését. Szerinte az ectoderma a második maxillaris és az első torszelvény határán mindegyik oldalon egy betüremkedést, a nyálmirigykezdeményeket hozza létre, melyek az idegköteg oldalaihoz nőnek, és itt két rövid ágra, karélyra oszlanak (p. 581.). Míg azonban a többi szervek állandóan fejlődnek, a nyálmirigykezdemény sokáig változást nem szenved, hanem a kezdeti állapotban fekszik a garatalatti duc és a hasduclánc határán (p. 584., 586.). Csak az embryonális fejlődés vége felé indul megint növekedésnek, amikor a két rövid ág sejtjei gyorsan gyarapodnak, egymással összenőnek, és ezeknek a bázisán levő sejtek később köpenyszerűen körülveszik a többi, tulajdonképpeni secretiós sejteket. A kivezető menetek pedig aránylag igen elvékonyodnak (p. 594.). A páratlan, rövid végcső csak később, másodlagosan jön létre az előbbiekből (p. 664.). *Metschnikow* (*Witlaczil* p. 602.) szerint azonban a nyálmirigyek, mint páros sejttestek a thorax két oldalán már korán keletkeznek. A mirigykezdemény végző kialakulását és szöveti differenciálódását bővebben *Tóth* (l. c.) ismerteti.

A nyálmirigy első fejlődéséről ennyit tudtam meg a rendelkezésemre álló irodalomból. Azonban a saját vizsgálataim után ezt sem tehetem teljesen magamévá. Ugyanis a fenti megfigyelések csak a nyálmirigy *vezetékére* vonatkozhatnak. Még leginkább *Metschnikow* adata közelíti meg a valóságot.

Visszatérek most a nyálmirigy és a mycetoma további alakulásának a saját vizsgálataim alapján való tárgyalásához. Kimondottam azt a fontos elvet, hogy *a nyálmirigy a mycetomakezdeményből fejlődik*. Ismételten hangsúlyozom, hogy a nyálmirigy ilyenképeni keletkezését — a *Prociophilus bumeliae* embryoin — *nagyszámú metszetben, többszöri és gondos átvizsgálás alapján* állapítottam meg. Mivel e megállapításom helyességére különös súlyt fektetek, szükségesnek tartom ezt több bizonyítékkal alátámasztani. Ezért erre vonatkozóan néhány ábrát mutatok be. Már az 5. és 13. ábrából jól kivehető, hogy a nyálmirigykezdemény (*gl*) és a mycetoma (*myc*) szorosan egymásra fekszenek, és részben még össze is függnek. A válaszfal itt e két szerv között még teljesen nem alakult ki.

Ezeknél azonban sokkal meggyőzőbb bizonyítékokat láthatunk a 6. és 7. ábrában. Ezek mikrofotófelvételek, ezért inkább perdöntők, mint a rajzok. A 6. ábrán egy embryo sagittalis hosszmetsete látszik. A jól kivehető három tori duc (világos foltok) fölött a bélcsatorna egy hosszdarabja tűnik fel, míg előlött a még jól összefüggő, sötétebb nyálmirigy- és (mögötte) a mycetomakezdemény fekszik. A 7. ábra egy másik magzat egészen szabálytalan, ferde hosszkeresztmetsetét mutatja, ezért a metsetnek *symmetria* tengelye nincs. Az embryo hosszanti középvonalában

jól látható a középtájon kissé duzzadt bélcsatornarész hosszmetSZete. Mellette balra fönt az egyikoldali nyálmirigykezdemény, lejjebb az idegrendszer egy részlete, jobbra fönt a másik nyálmirigyfél, ezalatt pedig a mycetoma egy darabja tűnik fel. Mindkét ábrán határozottan kivehető, hogy a nyálmirigykezdemény és a mycetoma jól összefüggnek, egymásba átmennek, közöttük teljes elválasztó barázda vagy határvonal nincs.

De mindezekon felül még anatómiai és más jellegek is alátámasztják megfigyelésem helyességét. A *bizonyító érveket* röviden a következő pontokban foglalom össze: 1. A korai embryonális állapotban a nyálmirigy- és mycetomakezdemény egymásba átmennek, köztük válaszfal nincs. 2. Az elkülönülés után a fejlettebb embryóban is még sokáig egymáson fekszenek, holott a kifejlődött állatban a nyálmirigy (*gl*) az elötörban, a mycetoma (*myc*) pedig a potrohban található (8., 9., 13. és 15. ábra). 3. E két szervkezdemény sejtjei és sejtmagvai egymáshoz hasonlóak és nagyok, jóval nagyobbak, mint az embryo többi szöveteinek sejtmagjai, melyektől a fejlődés közben sokáig élesen elütnek (5., 7., 8., 9. és 13. ábra). 4. A két képződmény festődése eleinte jól megegyezik, csak később és fokozatosan változik meg.

Általános fejlődéstani vonatkozásban feltehető az a kérdés, hogyan lehetséges az, hogy az állat egy szerve sziksejtekből, illetve ilyen értékű sejtekből jön létre, és nem a tulajdonképeni embryóképző csiralevelek (ecto-, ento- és mesoderma) sejtjeiből. Ennek az aggálynak azonban nagyobb elméleti jelentősége nincs, mert a rovaroknál ilyen eset már általánosan ismeretes. Éppen maguknál a levéltetveknél két másik szervről is tudunk, melyek nem a csiralevelekből keletkeznek. Az egyik ilyen szerv az ősvarsejtekből származó ivarmirigy (gonad), eltekintve az ő peritoneális burkától (19. — p. 474.), a másik pedig a mycetoma (15. — p. 729.). Más rovaroknál viszont a sziksejtek ritkábban résztvehetnek a középbél falának létrehozásában (8. — p. 698.). Esetünkben tehát csak arról van szó, hogy eggyel több ilyen kivételtől szereztünk tudomást.

Vizsgáljuk ezekután a nyálmirigy és a mycetoma további fejlődését. Miután a kötőszöveti sejtek a mycetomába már bevándoroltak és benne arányosan elosztak, a magvak rövidesen megnagyobbodnak, növekednek, úgyhogy az embryo többi sejtjeitől, melyek állandóan gyors osztódásban vannak, nagyságban eltérnek. A mycetoma magvai ugyanis — úgy látszik a symbionták akadályozó volta miatt — bent osztódásokat nem végeznek. Ugyanez történik természetesen a mycetoma elülső részében is, melyből a nyálmirigy keletkezik. E folyamat után játszódik le közvetlenül a két szervkezdemény elkülönülése.

A nyálmirigykezdeménynek a mycetomától való elválása után rövidesen megkezdődik az eddig többmagvú, egységes plasmatömegű syncytiumként megjelenő, mindkét szervben a plasma szétdarabolódása, vagyis az

egyedek önállósulása. A hosszirányban ovális nyálmirigyen ezt az állapotot a 8. és 9. ábra mutatja. A nyálmirigykezdeményben (*gl*) a sejtmagvak elhelyezkedésénél megfigyelhető, hogy az eredeti nagy magvak többnyire ennek középső tájékán, vagy a mellső részén foglalnak helyet (6., 7., 8. és 13. ábra). A sejtek elkülönülése után, vagy eközben, nem-sokára bekövetkezik a nyálmirigynek a közepén, hosszirányban való szétválása két félre, a jobb- és baloldali nyálmirigylebenyre. Ilyen állapotot mutat keresztmetszetben a 10. ábra.

Ugyanebben az időben — tehát a nyálmirigysejtek kialakulásakor — a mycetoma eddig egységes tömegében is ugyanilyen folyamat megy végbe. Az egyes sejtmagvak nagyobb, mikroorganizmusokkal telt plasmaréteggel veszik magukat körül, mely plasmacsoportok egymástól elkülönülnek, elválnak. Ezáltal az átalakulás által a mycetoma (*myc*) egyes sejtekre oszlik fel. Ilyen stádiumokat tüntet fel a 8., 9. és 11. ábra. Valamivel ezután a mycetoma teste, mely eddig egy páratlan, hosszú zsák volt, elül két — jobb- és baloldali — félre válik szét (12. ábra). A későbbi fejlődés folyamán pedig fokozatosan eltávolodik a nyálmirigytől, lassan hátrább húzódik, és végül csak a potrohban kelyezkedik el (12., 15. ábra). A nyálmirigy (*gl*) viszont előrefelé tolódik. Ezzel a mycetoma fejlődése tulajdonképpen véget is ért. Az így kialakult mycetomán változás csak akkor következik be, amikor a petecsövekben fejlődő embriók ennek tőrfogatát erősen növelik, s ezek a mycetoma réseibe ékelt csövek ezáltal szétnyomják, szétszagatják a mycetomatestet, és ez így egyes sejtekre, sejtcsoportokra esik szét, melyeknek feladata a fejlődő magzatok inficiálása.

Mindeddig csak a nyálmirigykezdeménynek magának a fejlődését tárgyaltam, és nem szóltam ennek vezetékeről. Eddigi kialakulásáig ugyanis a nyálmirigy — miután elvált a mycetomától — a többi szervektől függetlenül álló, zárt szervkezdemény, melynek semmiféle összekötetése a magzat más szöveteivel nincs. Mikor azonban a mirigykezdemény sejtszele kialakulni, akkor az embryo garatalatti dúccsoportja (*gs*) alatt fekvő, ectodermális szöveti részből, a jövőben hypopharynx-nak (*hyp*) megfelelő kúpos sejthalmazból, illetve ennek tájékáról eredő, élénk növekedésben levő (mag- és plasmaszervezet), keskeny zsinorszerű képződmény (*dgl*) jelenik meg. Ez növekedése közben közvetlenül a garatalatti dúccsoport alatt húzódik, azután pedig ennek utolsó dúca (*g*. tritognathale) és az első tori dúc (*gt*) közé látszik benyomulni (13. ábra). Sajnos, ennek további fejlődését metszeteimen nem tudtam megtalálni. Mindenesetre azonban csak ez lehet a *Will* és *Witlaczil* (*l. c.*) által megfigyelt ectodermális betüremkedés. A szervek közötti helyzetét és haladási irányát tekintve, a legnagyobb valószínűséggel ebből fejlődik ki a nyálmirigy vezetéke (*dgl*). Az ábrán már csak egy rövid útdarab választja el e tömlőcskét a nyál-

mirigytől (*gl*). Tovább növekedve összeolvadhat a miriggyel, és valószínűen ebből alakul az apró mellékmirigy is. Az elülső részén pedig a nyálpumpa képződik ki rajta. A Rhynchota-k nyálmirigyvezetéke a hypopharynxon keresztül nyílik a szájúregbe, a fej hasi oldalán vonul hátrafelé, majd a fej és a tor határán keresztezi a nyelöcsövet, és a mirigyhez kapcsolódik. E jellegek teljesen ráillenek a fenti tömlőszerű képződményre is.

Azt, hogy a nyálmirigy, illetve vezetéke az embryonális fejlődés alatt a mycetomához kapcsolódik, ebbe mintegy belenő, jól láthatjuk *Wittlaczil* (*l. c.*) 39., 41., 43., 45. és 55. ábráin is. *Wittlaczil* a pontos kapcsolódást nem láthatta, mivel az embryókat nem metszetben vizsgálta. Ezért ábráiban a nyálmirigyet is mindig csak sematikusan rajzolta. Leírásából talán annyi még elfogadható, hogy a mirigy legfelső sejtjei (fedősejtek, *fe*), melyek szerinte köpenyszerűen veszik körül a tulajdonképeni kiválasztó sejteket (*l. c. p.* 594.), szintén a betüremkedő ectodermális részből származnak, mivel némileg ezek is eltérnek a mirigy alsó sejtjeitől (*ct*) (14. ábra). A mirigy kivezető útjainak sejtjei (*v*) azonban nagyon erősen elütnek a többi mirigysejtetől, amennyiben a járatok sejtjei és ezek magvai az előbbiekhöz viszonyítva mindig igen aprók, más szerkezetűek, belső felületükön chitinizáltak, stb. Ez a különbség jól kitűnik a 14. ábrából, valamint *Tóth* (17.) közleményében levő képekből is.

Vizsgálataim alapján tehát megállapítható, hogy a nyálmirigy és vezetéke nem egyforma szöveti eredetű. A mirigy maga a mycetomakezdeményből, a vezetéke pedig az ectodermából keletkezik. Az irodalom a mirigyekre vonatkozóan ilyen esetet nem jegyez fel, ezeket egyféle származásúaknak tekinti. Azonban a rovarok néhány más szervénél ilyen összetett keletkezési mód ismeretes. Így tudjuk, hogy a bélcsatorna az ecto- és entodermából, az ivarszervek pedig az ecto- és mesodermából fejlődnek (kivéve magukat az ivarsejteket). Ez utóbbiak külső vezetéke az ectodermából jön létre, és ez a cső csak később egyesül a mesodermális részszel (19. — p. 550.). Ugyanez a helyzet a mi esetünkben is a nyálmirigy és vezetékére vonatkozóan. Vagyis itt sem teljesen egyedülálló és újszerű jelenséggel állunk szemben.

Az embryo nyálmirigykezdeményének sejtjei szerkezetben eleinte nagyjában megegyeznek. Különbség csak a sejtmagvak nagyságában van (7., 8., 9., 10. és 13. ábra). A középső vagy elülső részen van egy-két nagy sejtmag. A sejtek plasmája (haematoxylinnel festett készítményeimben) erősen tömött, kékes-vörös árnyalatú. A plasma tulajdonképen apró szemcsék tömegéből látszik állni. *E szemcsék* minden bizonnyal a mycetomából ittmaradt symbionták. Ugyan alakilag és festődésben kissé eltérnek a mycetoma lakóitól, ez azonban még nem bizonyítja az ellenkezőt. A nyálmirigyben levő apró képződmények talán valamivel kisebbek, nem egészen hólyagszerűek, hanem valamivel tömöttebb szerkezetűek, színük piros-

sabb, egészben véve azonban a mycetoma symbiontáihoz hasonló. Úgy látszik, hogy itt a mirigy különválása kapcsán a symbionták némi megváltozásáról van szó, ami mások vizsgálatai szerint is lehetséges (2. — p. 452.—455.).

Amikor a mirigysejtekben a szöveti differenciálódás kezd kialakulni, akkor a mirigy hátsó sejtjeinek (fősejtek, *fő*) plasmája még tömöttebbé válik (erősebben festődik), a középső nagymagvú sejtéké (centrális sejték, *ct*) körülbelül változatlan marad, míg az elülsőké (fedősejtek, *fe*) fokozatosan ritkábbá, világosabbá válik. Festődésben is van némi különbség köztük. Egy kifejlett állat ilyen nyálmirigyét mutatja a 14. ábra. Itt az elülső sejtekben (*fe*) már nem lehet jól kivenni az apró szemcsészettséget, lehetséges, hogy e fedősejtekben nem is a symbionták, hanem csak a sejtek váladéka van jelen.

Arravonatkozóan, hogy a Rhynchoták nyálmirigyében mikroorganizmusok jelenléte nem lehetetlen, az irodalomban két nyomot találtam. Az egyik szerint (18. — *Weber: Biolog. Hem. p. 507.*) *Glasgow* említi a symbiosis szerepe kapcsán, hogy olyan phytophag poloskák nyálmirigyében, melyeknek bélsymbiontaik nincsenek, parazitikus (így!) mikroorganizmusok nagy tömegben lépnek fel. A másik adat a *Sorauer*-féle Handbuchban, a Rynchota rend rövid jellemzésénél (mely bizonyosan *Reh*-től származik) olvasható (1. — p. 421.). Eszerint: „Az élőlényeken szívók a bebocsátott nyál (illetve az ebben tartalmazott baktériumok?) által a sebben egy gyuladásos ingert idéznek elő, mely eleinte a nedv odaáramlását erősíti, azután pedig gyakran mérgezéshez vagy gubacsképződéshez vezet.” — Mindössze ennyi az, ami — minden irodalmi utalás és részletesebb magyarázat nélkül — e kérdéstről a nevezett két munkában meg van említve. De hogy e mikroorganizmusok miképpen kerülnek a nyálmirigybe, arról nincs szó. Lehetséges, hogy az utóbbi szerző a szipókás rovarok által terjesztett vírusbetegségekre is gondol. A lényeges mindenesetre az, hogy a fentiek szerint már mások is megfigyeltek apró egysejtűeket a nyálmirigyben.

A tárgyalt fejlődési állapotig a levéltetű embryok eljutottak a fejlődés második nagy szakaszának végéhez, mellyel az egyes szervek nagyjában való kialakulása befejeződött. A magzati fejlődés ezutáni és utolsó periódusa a szöveti differenciálódás kora. Ez a folyamat minden szervet érint, azonban ez időszakot főképen a kötőszövetfeleségek (zsírtest, inak, izmok, burkok, stb.) erős növekedése, az érzékszervek és a chitinváz kifejlődése jellemzi.

E periódus alatt a nyálmirigyen is történik némi változás. Én e folyamatot az előbbieken csak érintettem. Erről ugyanis már *Tóth* (1935) beszámolt egyik dolgozatában (17. —). Csak néhány dologról akarok még pótlólag megemlékezni.

A mirigy középső egy-két nagy és nagymagvú, centralis sejtje (*ct*) való-



színűen megfelel az eredeti néhány nagy mycetoma-magnak ( $n$ ), mivel ezek a többi sejttől nagyságban lényegesen eltérnek. A szöveti differenciálódás ideje alatt a kisebb sejtek, illetve magvak erősebben növekednek, ezért a kifejlett mirigyben e különbség jórészt eltűnik. A középsejtek némileg elütő szerkezete azonban a kifejlett állatban is sokszor megfigyelhető (14. ábra). A mirigysejtek száma a végleges stádiumban nem igen tér el az embrióétól. Ebből az következtethető, hogy a mirigyben sejtmag osztódások nem történnek. Ezt bizonyos mértékig alátámasztja az a tény is, hogy az embryonális nyálmirigynek és a kifejlett állat mirigyének aránya az őket hordozó test tömegéhez milyen eltérő. A magzatban a mirigy sokkal nagyobb helyet foglal el, mint a kész állatban (8., 9., 13. és 15. ábra).

A fundatrix és virgo nemzedék nyálmirigyszervezetének összehasonlító vizsgálatára tüzetes megfigyeléseket nem végeztem. Ugyanis egy-két esetben nagyjában megállapíthattam, hogy köztük lényeges eltérés nem mutatkozik. Ezenkívül utalva a gubacsképzés tárgyalásánál mondottakra, köztük nagyobb különbség nem is várható. Az esetleges kisebb módosulást a táplálkozási viszonyok megváltozása okozza.

A nyálmirigy váladékának, a nyálnak táplálkozásbeli szerepéről és jelentőségéről egy másik fejezetben fogok szólni.

### c) A nem táplálkozó sexualis magzatszerkezete.

Már régebb idő óta ismeretes, hogy az Eriosomatidae (Pemphigidae) családba tartozó gubacstetvek valamennyi fajának sexualis nemzedéke csökevényes, mindkét nem (ivar) szárnyatlan, szipóka nélküli, tehát nem táplálkozó. A nőtény egyetlen hatalmas petét rak le, melyből áttelelés után kel ki a fundatrix (1. — p. 640.). A csökevényesség azonban nemcsak külső morfológiai bélyegekből nyilvánul meg, hanem a belső szervek kifejlődésében is.

Így tudjuk, hogy a nőtény — az egyetlen petének megfelelően — csak egyetlen, páratlan csövű ovariummal rendelkezik (18. — p. 301.). Tóth (1933., 1935.) ezenkívül megfigyelte, hogy egyik nemnek sincsen nyálmirigye (17. — p. 504.), sem pedig kifejlett mycetomája (15. — p. 726.). Csak a nőtényben található pár mycetocyta, melyek a pete fertőzését végzik. Azt azonban nem tudta megállapítani (15. — p. 728.), hogy a nyálmirigy és a hím mycetocytáinak hiánya eredeti állapot-e, vagyis már a fiatal embrió is nélküli ezeket, vagy csak utólag, másodlagosan tűnnek el. Egyébként már *Balbani* (1874) is észrevette egy *Phylloxera* fajnál, melyeknek a sexualis nemzedéke szintén nem táplálkozik, hogy e generációnak nincs nyálmirigye (22. — p. 620.)

Mivel e kérdés a nyálmirigy fejlődésével szoros kapcsolatban van, errevonatkozóan én is közlöm néhány megfigyelésemet.

A *Pemphigus* és *Prociphilus* fajok fiatal *sexupara* nemzedékének ovariumában fejlődő *sexualis* embryok blastula, és az ezután lefolyó korai fejlődési állapotokban a magzat testében sem mycetomakezdeményt, sem mycetocytaikat megfigyelni nem tudtam. A csira szövetei eme stádiumokban tömören záródó sejtekből állanak, melyek között nagyobb sejtek vagy terak nincsenek. A hím embryóban még az embryonális fejlődés vége felé sem lehet a mycetocytaikat vagy a nyálmirigyet megtalálni. A hímeket ugyanis a korán kialakulásnak induló hímsejteknek — a petétől nagymértékben eltérő — fejlődési menete révén könnyű felismerni. Teljes hosszában kialakult, de nem normalisan fejlett bélcsatorna azonban mind a két nemből megjelenik. Éppen így rendelkeznek a magzatok a nem egészen szabályos mértékű központi idegrendszerrel is.

A nőstény embryoknál azonban, dacára, hogy a két ivar többnyire egy anyában fekszik, némi változás tapasztalható. Ez az eltérés azonban csak arra vonatkozik, hogy a nőstény magzatban bizonyos fejlődési állapotban pár mycetocyta jelenik meg. Nyálmirigy vagy ennek kezdeménye itt sem alakul ki semmiféle stádiumban sem.

Megfigyelésem szerint a mycetocytaik csak akkor nyomulnak be a nőstény embryóba, amikor az ovariumkezdeményben levő csirasejtek (oogonialis sejtek) közül a jövő petesejt már kivált, vagy kiválása várható. Ebben az állapotban az embryo minden szervkezdeménye már kialakult, sőt bizonyos szöveti differenciálódás is van rajta. Ilyenkor a magzat testének belsejében az aránylag kis helyet elfoglaló központi idegrendszeren (*cer* és *gt*) és a vékony bélcsövön (*in*) kívül csak a csirasejtek (ősivarsejtek, *gon*) egy csoportja (ennek párja legfeljebb csak csökevényesen) fekszik, a többi nagy teret pedig a zsírszövet (*ca*) átalakult mesodermális sejtek töltik ki (16. ábra). Ez utóbbi nyilvánvalóan tartaléktápanyagokat tartalmaz, melyek a pete táplálására szolgálnak. Ugyanis e szövet a pete fejlődésének előrehaladásával fokozatosan eltűnik, s helyét a nagy pete foglalja el.

Ilyenkor — a csirasejtek erősebb fejlődése után — történik meg a *sexualis* nőstény embryonak a symbiontákkal való fertőzése. Ez a folyamat úgy megy végbe, hogy a magzat hátsó végén, a végbél alatt a vékony ectodermán (*ep*) egy betüremkedés, behajlás látszik a szorosán idefekvő nagy mycetocyta vagy mycetocytaik (*myc*) nyomására. Ez korán beszakad, és a mycetocyta tartalma az embryo laza zsírszövetébe kerül, s ezután tovább hatol a csirasejtek felé (*p* és *tc*). Nagyjában ugyanezen időben a beszakadt rész helyén erős sejtszaporodás indul meg az ectodermán, mely sejtek egy újabb vastagfalú betüremkedést (*inv*) alakítanak ki. E betüremkedő csőből fejlődik ki később az ivarszerv külső, ectodermális eredetű, kivezető része a vagina és ennek függelékei. Ilyen állapotot mutat a 17. ábra. A behatolás után a symbionták tömege néhány kisebb mycetocyta különül el.

Az a jelenség, hogy a symbionták a *sexualis* magzatot ily késő fejlő-

dési állapotban fertőzik, abból a körülményből is következik, hogy a kisebb embryokban a csirasejtek csoportja mellett mycetocytákat nem lehet találni, és hogy ezek első fellépésük alkalmával nincsenek az ivarszervek kezdemény mellett, hanem tőle távolabb hátrafelé. Már pedig a virgo nemzedék embryoiban e két szervek kezdemény minden fejlődési állapotban szorosan egymás mellett jelentkeznek, egymásra fekszik (3., 4., 11. és 12. ábra). Továbbá megerősíti e megfigyelést az is, hogy a még fejletlenebb sexualis embryok körül, a petecsövek mellett, az anyaállat (sexupara) összes mycetocytái zárt tömegben, még az egységes mycetoma alakjában találhatóak, míg ugyanilyen stádium idejében a virgo nemzedékben már csak alig jelentkezik néhány szétszórt mycetocytá.

A sexualis magzatban megjelenő mycetocyták az ovariumban kialakuló pete felé törekednek, és ezt elérve, szorosan odatapadnak a petefészek, illetve petecső bazális falához. Ez az állapot látható a 18. ábrán, hol a pete már erősen megnagyobbodott, és az ectodermalis betüremkedés is jól fejlett. A symbionták a petét még későbbi stádiumban fertőzik, amikor a pete már viselőjének majdnem egész testét kitölti. Ennek lefolyását *Buchner* és mások tanulmányozták (2. — p. 457—465.).

Ha a most elmondottakat összevetjük az előző fejezetben megismert fejlődési processusokkal, akkor egyszerű magyarázatot kapunk arra vonatkozóan, hogy az Eriosomatidae család sexualis nemzedékében nyálmirigy miért nem alakul ki még az embryo kezdeti fejlődése alkalmával sem. Bizonyára azért, mivel ilyenkor — a szervek kialakulása idejében — a magzatban mycetoma még nincs (a hímcsirában sohasem is lesz), mert hisz látuk, hogy a nyálmirigy a mycetomakezdeményből fejlődik. Ha a nyálmirigy még nem jelenését azzal akarnánk magyarázni, hogy a sexualis nemzedék sohasem táplálkozik, akkor a bélcsatornának sem kellene kiképződnie. Már pedig ennek megjelenése *feltétlenül* megállapítható (*Witlaczil* is megtalálta, 22. — p. 611—614.) Viszont ebből az is következik, hogy ha a nyálmirigy az előbél ectodermájából fejlődne, akkor — legalább a fejlődés kezdetén, akár csökevényesen — a mirigykezdemény nyomait is meg kellene találni. Ez azonban a sexualis nemzedék egyik ivarának embryoiban sem sikerült.

Az a feltevés, hogy e generáció azért csökevényes, mert vitamintermelő symbionták nincsenek (16. — p. 150.), nem lehet helytálló. A degenerálódás ugyanis már az anyában levő embryóban megtörtént, ahol pedig a mycetoma lakói rendelkezésre állanak. Ez inkább annak a következménye, hogy a sexualis önállóan sohasem táplálkozik, s így symbiontakra sincs szüksége. — A sexualis nőstény embryoba a mycetocyták késői bevándorlásának csak egyetlen feladata van: a pete inficiálása.

Láthatjuk tehát, hogy a nyálmirigy és a mycetoma kifejlődése, vagy

meg nem jelenése a legszorosabb okozati összefüggésben és konzekvenciában van egymással.

### 3. Az idegrendszer fejlődése.

E fejezetben röviden a levéltetvek központi idegrendszerének fejlődésével foglalkozom, mivel erre vonatkozóan az irodalomban csak hézagos adatokat találtam. A levéltetvek idegrendszerét kevesen [*Mark* (18. — p. 93.), *Weber* (18. — p. 91—93. és 19. — p. 256—259.), *Wittlaczil* (22. —)] és csak érintőlegesen vizsgálták, a többi Rhynchota-éval ellenben részletesebben foglalkoztak, így elsősorban *Brandt* (4. — p. 128—129.), ki főleg poloskákat tanulmányozott. Az Aphidák idegrendszerének fejlődését nagy vonásokban *Wittlaczil* (22. — p. 570—605.) ismertette, akinek vizsgálatait szándékozom itt kibővíteni.

A levéltetvek és a rovarok idegrendszere általában két főrészből áll: 1. A központi rendszer dúcpár sorából (hasdúclánc) és ennek idegeiből; 2. az elsőtől részben független és valószínűen más eredetű, autonóm vagy sympathikus idegrendszerből. Az előbbi főképpen az akaratlagos működéseket végzi az érzékszervek és izmok útján, az utóbbi pedig az akaratától független folyamatokat irányítja a belső, vegetatív szervekben. — A központi idegrendszer részei: az agy (cerebrum), mely a fejben a garat fölött fekszik, a bélcső alatt még a fejben a garatalatti dúc (g. suboesophagale), a törzsben pedig a szoros értelemben vett hasdúclánc foglal helyet; ezekből indulnak ki az egyes szervek idegei. Én a levéltetveknél csak a központi idegrendszert magát és ennek fejlődését vizsgáltam.

Az idegrendszer első nyomait az embryo testében akkor látjuk megjelenni, amikor az elő- és az utóbelet alakító ectodermalis betüremkedés a magzat elülső és hátsó felén már kissé előrehaladott (4. ábra, *cer* és *gg*). E két betüremkedés megindulásakor még az idegrendszer kialakulása nem kezdődött meg (3. ábra). Valamivel fejlettebb állapotban, amikor a bélcső még korántsem teljes, de az egységes belső csiralemez, az entomesoderma már teljesen kialakult, az ectodermában a hossz tengely irányában, a középvonalban egy sávon újra sejtburjánzás kezdődik, mely azonnal egy jobb és baloldali részre különül el. E két hosszirányú dudor a neuralis kötegpár, közöttük egy külső bemetszéssel a neuralis barázdával. E kötegpárban élénk sejtszaporodás és sejtelrendeződés kezdődik, melynek eredményeképpen az eleinte egyforma átmérőjű, zsinórszerű kötegpáron gombalakú dudorok, és ezek között elvékonyodó, összekötő részek, illetve sekély befűződések jönnek létre. A páros bütyökszerű képződmények nem mások, mint az idegdúcpárok (ganglionok) kezdeményei (5., 8., 9., 10., 11. ábra, *gg*, *gt*, *ga*, *gs*). A dúcokat hosszirányban összekötő keskenyebb rész a két connectivum, a jobb és baloldali ganglion közötti elkeskenyedés, illetve

kapcsolat pedig a harántirányú commissura. — Így az embryo hasoldalán egy kötélhágcsóhoz hasonló alakulat: a hasdúclánc jön létre, melynek csomópontjaiban fekszenek az idegdúcok.

E folyamat közben azonban nemcsak külső morphologiai változás történik, hanem evvel kapcsolatban belső szöveti elkülönülés is bekövetkezik. Nevezetesen a kötegpárban eredetileg egyöntetűen szétoszló sejtek, az ú. n. neuroblastok, melyekből a ganglionok idegsejtjei fejlődnek, a gombalakú csomókba: a ganglionkezdeményekbe vonulnak, és pedig ennek is a külső, perifériális zónájában helyezkednek el, míg a ganglion középső része sejtmag, illetve sejtnélküli marad. Eközben azonban a neuroblastok már megkezdték fontos átalakulási működésüket, mely abban áll, hogy növekedő plasmájukból idegsejtnyúlványokat (neurit, dendrit) képeznek ki. E nyúlványok tömege tölti ki az egyes ganglionok belsejét, és ezek vonulatai kötik össze a connectivumok és commissurák alakjában a ganglionokat (5., 8., 9., 10., 11. ábra). A nyúlványok egy része pedig kötegek alakjában kilép a jobb és baloldali dúcokból, és lassanként mind hosszabbra fejlődve, az egyes szerveket összeköti a központi idegrendszerrel. E kötegek később mesodermális burokkal fedve adják az egyes idegeket. A kifejlődött idegsejt a nyúlványaival együtt képviseli az idegszövet alaki és élettani egységét, a neuront. — Így a központi idegrendszer minden része és a szervek között szerves kapcsolat jön létre.

Az idegsejtek vékony plasmanyúlványainak tömege plasmafestékekkel festődik, de így sem erősen. Ezért a metszeteken mint világos foltok és vonulatok jól elütnek a többi sejt szövetektől, és könnyen felismerhetők. Egy ilyen köteg keresztmetszetben mint igen apró pontocskákból álló képződmény jelentkezik, ezért a ganglionok középső részét bél- vagy pontállománynak: neuropilema-nak nevezik, elkülönítve ezt a külső, sejtmagvas résztől, a kéregállománytól.

A most tárgyalt folyamat az embryo hasoldalán teljes hosszúságban megtörténik, valamint az előbél fölött a későbbi agy helyén is, mert hisz itt is egy hasoldali ectodermális részről van szó, mely darabot csak a betüremkedett stomodaeum választotta el a többitől, s ezáltal ez a bélcsatorna fölé került. Az egyes ganglionpárok kialakulása között némi tempo- és nagyságbeli különbség jelentkezik, ami abban áll, hogy a feji részen levők előbb kezdenek kialakulni, mint a potrohvégiek, és ez utóbbiaknál erősebben fejlettek (5., 8., 13. és 19. ábra).

A levéltetvek központi idegrendszerének ez első kialakulása alkalmával az egyes ganglionpárok tagjai egymáshoz már eleve egészen közel fekszenek, valamint az egyes párok is szorosan illeszkednek egymáshoz, úgy hogy a commissurák és connectivumok igen rövidek és vaskosak, tulajdonképpen csak kis befűződés alakjában jelentkeznek (8., 10., 13. és 19. ábra). Ez nagyjából annak a következménye, hogy a ganglionok nagyterjedelműek,

s helyszüke hiányában kénytelenek tömörülni. Az ábrákból jól kivehető, hogy az idegrendszer kezdeménye a magzat egész testéhez viszonyítva milyen nagy helyet foglal el, ami arra mutat, hogy az érzéki élet szükséglete ez állatoknál nagyfokú (5., 8., 10., 12., 13. és 19. ábra).

Az így keletkezett dúcpárkezdemények száma az egyes rovaroknál nem nagyon eltérő. A különbségek csak később jelentkeznek. A levéltetveknél a kora embryonális állapotban az agy (*cer*) helyén, a garat fölött 3, a bélcsatorna alatt pedig elől, a következőktől elkülönülve 3 (*gs*), ezek fekvésétől kissé megtört vonalban újra 3 valamivel nagyobb (*gt*), és ezekután 7—8 dúcpár (*ga*) fekszik, mely utóbbiak hátrafelé fokozatosan mind kisebbednek és eltűnően vannak (5., 8., 13. és 19. ábra). A dúcpárok szigorúan az embryo szelvényezettségének megfelelően keletkeznek, minden szelvényben egy-egy pár, egy-két farki abdominális (potroh) segmentumtól eltekintve. A garatfeletti három ganglionpárból fejlődik ki az agy (*cer*), a bélcsatornaalatti első háromból pedig a garatalatti dúc (*gs*); a következő három fejlettebb képviseli a tori dúcokat (*gt*), míg a többi, fokozatosan eltűnő ganglion az abdominális dúcoknak (*ga*) felel meg.

A fejlődés további folyamán a hasdúclánc fokozatosan leválik, elkülönül az ectodermától, s mint egy szelvényesen tagolt, vastag, egymáshoz fekvő, kettős köteg szabadon fekszik a testüregben. Közben a mesoderma szaporodó sejtjei körülveszik e köteget, és alája nyomulnak, úgyhogy közte és az ectoderma (*ep*) között egy kötőszövet (zsírtest, *ca*) létesül (8., 9., 10., 12., 13. és 19. ábra).

Az ezutáni fejlődés menete már egyszerű. Ez abból áll, hogy a dúcpárok egymáshoz még jobban tömörülnek, előrefelé húzódnak, az első kilenc pár ganglion kissé nagyobbodik, tökéletesedik, míg az abdominális dúcok (*ga*) lassan kezdenek visszafejlődni (8., 13. és 19. ábra). Ez a folyamat természetesen csak fokozatosan a magzat egész növekedésével karöltve történik.

Az embryo fejlődésének első felében minden dúcpárt fel lehet ismerni mint különálló képződményt. Így a leendő agy (*cer*) három dúca jól látható a 13. ábrán. A garatalatti dúc (*gs*) három ganglionja ilyen fejlődési állapotban szintén teljesen önálló (8., 9., 13. és 19. ábra). Ugyanez vonatkozik a tor (*gt*) és potroh (*ga*) dúcaira is. De már korai stádiumban megállapítható, hogy a garatfeletti dúcok egyesülnek aggyá, az első három garatalatti ganglion pedig a többtől elkülönülve garatalatti dúccá tömörül. E két dúccsomó között vonul a garat, illetve nyelőcső, melyet a rövid connectivumok és commissurák garatideggyűrű alakjában vesznek körül.

A magzat növekedésével a központi idegrendszeren némi kis átalakulás történik. Ugyanis az első kilenc dúcpár nem teljesen egyenlő mértékben fejlődik. Mindegyik hármas dúccsoportban az első dúcpár alakul erősebben, míg a harmadik az előtte levő kettő mögött visszamarad (8., 9.

és 13. ábra). Az ezekután fekvő abdominális dúcok ugyanígy viselkednek. A kifejlett magzatban pedig a potroh összes dúcai visszafejlődnek, és mint egy hosszúkás ganglion (*ga*) szorosan csatlakoznak a tori dúccsoporthoz (8. és 12. ábra).

Eközben a garatfeletti dúccsoport vagy agy (*cer*) első dúcpárja (*pc*) a többinél erősebben növekedik, a másik kettőt mintegy visszazorítja, ezeket részben elfödi, s rajta kisebb dudorok, karélyok képződnek, így elől a homlokdudor, kétoldalt pedig a látókarélyok (lobi optici, *lo*). A középső dúcpár (*dc*) mégcsak normálisan kialakul, de a harmadik csak kicsi, fejletlen marad, megfelelően annak a végtagnélküli kis szelvénynek (intercalaris szelv.), amelyben eredetileg fekszik. Az agy első dúcpárja szorosan egymáshoz símul, a tagok összeolvadnak, míg a második pár ezalatt hátrább, oldalt és a két fél egymástól elkülönítve, távolabb fekszik, a harmadik kis pár pedig a középben, egymás mellett, az előbbieket alatt elöretolódva helyezkedik el, mintegy beékelődve az első két dúcpár lobusai alá és közé (20. ábra).

Az utolsó alakulások a kifejlett állatban érik el végleges formájukat, amely nemcsak nagyságváltozásban és szöveti differenciálódásban nyilvánul meg, hanem még abban is, hogy közben az idegrendszer három tori- (*gt*) és az ezekhez kapcsolódott egy potrohídúc (*ga*) csoportja még jobban tömörül és előrehúzódik, úgyhogy végül is nagyobb részben az előtorban helyezkedik el, s csak a hátsó fele nyúlik át a középtorba (15. és 20. ábra). A fejlődés közben pedig az egész központi idegrendszert a mesodermális kötőszövetből keletkezett rostos, hártvás burok veszi körül (neurilemma).

A levéltetvek így kialakult központi idegrendszere három dúccsomóból áll, melyek közül a két hátsó szorosan egymáshoz símul. E három rész: 1. A garatfeletti agy (*cer*); 2. a garatalatti dúc (*gs*) (ezek a fejben fekszenek) és 3. az egységes törzsi dúcköteg. Mindhárom dúccsoport több ganglionpárból áll (20. ábra). Az agy (cerebrum) részei: 1. A terjedelmes protocerebrum (előagy, *pc*), mely a látószerveket idegzi be, és székhelye az idegrendszer összes associációs, emlékképraktározó és harmóniát létesítő centrumainak, valamint a látási középpontnak. 2. A deutrocerebrum (*dc*), mely a csápot idegzi be, és ennek érző s mozgató központja. 3. A kicsi tritocerebrum, melyben fontos centrum nincs, ez idegzi be a felső ajkat, és ide kapcsolódik a sympathikus rendszer elülső része. A garatalatti dúc (*gs*) három ganglionja a szájszerveket (mandibula, maxilla, labium) és ezek környékét látja el idegekkel; ennek dúcai részben összeolvadnak. A nagyobb részt az előtorban fekvő törzsi dúccsoport négy ganglionpárból áll, melyek közül az első három (*gt*) a torsi szelvényeket és ezek végtagjait, a negyedik kisebb (*ga*) pedig a potrohot idegzi be.

Az idegrendszer a fejlődés folyamán a többi szervekhez és a testhez viszonyítva kisebb lesz, vagyis a kifejlett állatban relatíve jóval kevesebb

helyet foglal el, mint az embrióban (8., 12., 19. és 15., 20. ábra). Megfigyeléseim eredményei *Witlaczil* (22. — l. c.) rövid leírását nagyjában fedik.

A levéltetvek központi idegrendszere nagy vonásokban megegyezik a többi Rhynchota-éval (4., 18. és 19. — p. c.). Az egész rendre jellemző az idegrendszer nagymértékű koncentrálódása és az, hogy az abdominális dúcokat csak egy ganglionpár képviseli, mely többnyire a tori dúcokkal egyesült. A tori dúcok részben külön állanak, vagy csak a második és a harmadik forrt össze. Az első pedig néha a garatalatti dúchoz kapcsolódik. Egyébként a garatalatti dúc jól elkülönül a tori ganglionoktól. E kettő csak a levéltetveknél simul szorosán egymáshoz, a pajzstetveknél pedig a (egy ganglionból álló) garatalatti dúc teljesen összeolvad a toriakkal egy egységes csomóvá, mely ez esetben tehát öt pár ganglionból tevődik össze (4. — p. 129. és 18. — p. 92.). Vagyis a Coccidák központi idegrendszere csak két egységes dúccsomóból áll: az agyból és a bélcsatorna alatt fekvő törzsi kötegből.

Az idegrendszer finomabb szövettani szerkezetével nem foglalkoztam.

#### IV. A symbiosis jelentősége.

A symbiontáknak a gazdaállat életében betöltött szerepével igen sokan foglalkoztak, és erre vonatkozóan különféle magyarázatokat adtak, melyek azonban az elkülönült mycetomával rendelkező, növényiszívó állatok esetében csak pusztá feltevések. *Weber* legújabb munkájában (1933) mondja (19. — p. 616.): „Hogy a növényiszívók symbiontái milyen szerepet játszanak, vajjon ők gazdájuk vitaminanyagcseréjével foglalkoznak, vagy ezek anyagcseréjére más módon hatnak, erről mostanáig csak sejtéseink lehetnek.”

*Buchner* (2. — p. 818.—822.) szerint az olyan növényevő rovarok (*Cerambycidae*, *Anobiidae*, *Curculionidae*, *Lamellicornia* lárvák, egyes légyálcák, stb.) esetében, melyeknek bélkitüremléseiben (krypta, coecum), vagy a bélhám egyes sejtjeiben élnek symbionták, ezek legnagyobb valószínűséggel a táplálék (faanyag) megemésztésében, feltárázásában működnek közre főképpen cellulost oldó enzim (cellulase) segítségével. *Buchner* azonban arra is gondol (p. 821.), hogy esetleg nitrogényűjtő baktériumokról van szó, mivel a faanyagban kevés a nitrogén. *Ripper* újabban (1930) saját vizsgálatai alapján (13. — p. 330.—332.) az előbbi esetet kétségbevonja, mert ő egy *Cerambycida* lárvánál, melyben bélsymbiontákat nem észleltek, állati cellulusét talált. *Koch* (1933—1934) pedig egy *Anobiida* álcával történt kísérletei következményeképpen a bélsymbiontákat vitamintermelőknek tartja (16. — p. 149.).



Annyit mindenesetre megállapíthatunk, hogy a magasabbrendű növényevő állatok (emlősök, rovarok) táplálkozásában a növényi rostok megemésztése, illetve a növényi szövet tökéletes kihasználása bizonyos nehézséget okoz. A növényevő emlősökről tudjuk pl., hogy igen sok tápanyagot vesznek magukhoz, és belükben (kérődzők, ló, nyúl) cellulasetermelő baktériumok (és véglények, főleg Ciliaták?) is vannak. Mai ismereteink alapján a növényevő rágó rovaroknál a táplálkozást tekintve — szerintem — négy esetet különböztethetünk meg: 1. Az állatok főleg zöld növényi részekkel élnek, ezt az anyagot erősen összerágják és belőle nagy mennyiséget fogyasztanak el (sáskafélék, lepkehernyók, levéldarázsalcák, levélbogarak stb). 2. Korhadó növényi anyagokon vagy gombás (álgesztes) farészekben élnek (sok bogárlárva, lepkehernyó: Cossidae, Sesiidae, Tineidae, stb., sok légyálca, stb.). 3. A rovarok maguk tenyésztenek gombákat, melyekből táplálkoznak (egyes termeszek és hangyák, némely bogárlárva, pl. Lymexilonidae, egyes Ipidae). 4. Az állatok többnyire nem zöld növényi részekkel táplálkoznak, testükben symbiontákat hordoznak, melyeket utódaikra is átszármaztatnak (Blattidák, egyes hangyák és termeszek, több bogár- és légy-család).

E négy kategóriába valamennyi növényrágó rovarféle besorozható. Az első három csoportban nem találtak symbiontákat, de ezekre itt nincs is szükség, mert vagy a plasmadus növényi szövet összerágása folytán, vagy a gombák közvetítésével jutnak hozzá a könnyebben emészthető tápanyagokhoz. A negyedik rovarféle e célt valószínűleg a symbionták révén éri el. Az első két csoport képviseli a primitívebb és ősbibb típust, a két utóbbi pedig magasabbrendűséget, újabbkori szerzeményt árul el. Látjuk tehát, hogy a rovarok mily különféleképpen alkalmazkodnak a növényi tápanyag felhasználásához, és ennek célja — úgy gondolom — csak az élelem jobb értékesítése lehet. Azoknak a rovaroknak az esetében, melyek a bélcsatornájukban mikroorganizmusokat tartanak, mindenesetre a legközelebb fekvő és legmeggyőzőbb az a magyarázat, hogy az egysejtűek a táplálék feltárására szolgáló enzimeket termelnek, mivel ezekre még a bélcsatornában van szükség.

Belső secretiós működést vagy nitrogényűjtést a test más, alkalmassabb, zavartalanabb, jobban szellőzött részében (mint pl. a mycetoma) sokkal eredményesebben végezhetnének. Glasgow-nak az az elgondolása (18. — p. 507.), hogy a bélsymbionták a testet tartják tisztán az idegen organizmusoktól, szerintem szintén nem elég megokolt, mivel az állatoknak erre a célra általában elterjedtebb, ősbibb módszerük van, és pedig az amoeboid sejtekkel való fagocitálás (phagocytosis).

A növényiszívó és a bélcsatornától elkülönített szervben (mycetoma, zsírtest) lakó symbiontákkal rendelkező rovaroknál (Cicadina, Aphidina) a symbiosisra nézve szintén többféle vélemény keletkezett (2. — p. 822.

és 18. — p. 507.). Egyesek (*Weber, Tóth*) belső secretiós szervre gondolnak és a symbiontákat hormon- vagy vitamintermelőknek tartják (l. c. és 16. — p. 150.), mások (*Peklo*) nitrogénygyűjtési működést tulajdonítanak nekik, vannak (*Schwartz*), akik az anyagcsere végtermékeinek felhasználásában látják szerepüket, ismét mások (*Pierantoni*) a cukroknak alkohollá és viasszá való feldolgozásában juttatnak nekik részvételt. Abban az összes kutatók megegyeznek, hogy az egysejtűek valamiképpen hasznára vannak a gazdának, és hogy az anyagcserefolyamatokban működnek közre. Az állatnak szüksége van rájuk, mert testében állandóan megtalálhatók, utódjaira átörökíti őket, ő maga pedig nem pusztul el tőlük, sőt szaporodásukat korlátozni tudja.

A fenti feltevés legtöbbször egyesek cáfolni igyekeznek. Így *Buchner* (2. — p. 822.—823.) nem látja szükségességét annak, hogy a symbiontákban nitrogénygyűjtő baktériumokat (*Azotobacter*) lássunk, mivel a felvett tápanyagban sok fehérje is van, a szénhidrátok fölöslegét pedig az állat leadja. Arravonatkozóan pedig, hogy az egysejtűek az állati fehérjék végtermékeit értékesítik, azt mondja, hogy ez csak egy mellékes kísérőjelenség lehet; a cukroknak alkohollá való átalakítására pedig semmi bizonyítékot nem lát. Szerinte az a jelenség, hogy a symbionták tartózkodási helye és a bélcsatorna között szorosabb kapcsolat nincs, arra mutat, hogy a növényi nedv közvetlen befolyásolása itt nem állhat fenn.

Én ezeket az ellenvetéseket teljesen a magamévá teszem néhány pótló megjegyzés kíséretében. Szerintem a symbionták nitrogénygyűjtése azért sem valószínű, mert az állat a növényi plasmából és assimilátákból annyi mennyiséget vehet fel, amennyire csak szüksége van, mert ezek minden korlátozás nélkül bőven rendelkezésére állanak. A vitamintermelő működés feltételezése sem megtámadhatatlan, mert ezek a növényiszívók mindig sok élő táplálékot vesznek magukhoz, melyekben bizonyosan megvannak az állat számára szükséges vitaminok is. Az egyes vitaminok előfordulásának ismerete e véleményemet csak megerősíti. A cukroknak alkohollá és viasszá való átalakításában szintén lehet kételkedni, mert a növényiszívók nagy részénél viaszképzés nincs, ellenben ürülékükben nagymennyiségű cukrot (mézharmat) adnak le (18. — p. 242.—244.), tehát ezt alkoholgyártásra sem használják fel, de ennek nagyobb mértékben való képződése az állati testben egyébként is nehezen gondolható el.

Milyen elfogadható magyarázatot adhatunk azonban a symbionták működésére? Az előbb említett elvet ugyanis feltétlenül el kell fogadnunk, hogy az állat anyagcseréjében van szerepük, és hogy rájuk a gazdának szüksége van, vagy jelenlétük legalább is kedvező hatású. Az én véleményem szerint az egysejtűek szerepe itt is az, hogy viselőjük számára a táplálék feltárása (emésztésére) szolgáló enzimeket termelnek. És ekkor nem arra a symbionta seregére kell gondolnunk, amely a bélcsatornával

semmi kapcsolatban nem levő mycetomában tanyázik, hanem ezeknek egy másik csoportjára. Ha visszaemlékezünk a levéltetvek embryonális fejlődésének tárgyalásánál leszögezett elvekre, akkor azonnal világosabban látunk. Ott megállapítottam azt a tényt, hogy *a nyálmirigy a mycetomakezdeményből fejlődik*. Ezt az állításomat fejlődéstani megfigyelésekkel igazoltam. Most elérkeztünk ahhoz a ponthoz, hogy felvessük a kérdést, mi célja vagy értelme van ennek a szokatlan keletkezési folyamatnak. Amint említettem, ilyen nyálmirigyfejlődési módot a rendelkezésemre álló irodalomban nem találtam, s így valószínű, hogy ilyenről a rovaroknál ezideig nem is tudnak. Úgy látszik tehát, hogy ez esetben nem egy általános, hanem különleges, esetleg újszerzeményű fejlődési aktusról van szó.

A felvetett kérdésre szerintem egyetlen elfogadható feleletet adhatunk, amely így hangzik: *A nyálmirigyfejlődés ama különleges keletkezési módjának, hogy a mycetomakezdeményből alakul ki, csak egyetlen célja lehet, és ez az, hogy a mycetomában lakó symbionták egy részét a nyálmirigybe átvigye*. Ez újabbszerzeményű fejlődési folyamatnak más értelmét nem tudom elgondolni, és nem tartom valószínűnek. Ezt megerősíti a mirigysejtekben általam megfigyelt — a symbiontákhoz igen hasonló — képződmények jelenléte is, valamint az a körülmény, hogy egysejtűeket a mirigyben már mások is láttak. Igaz, hogy *Glasgow* (18. — p. 507.) ezeket parazitikus mikroorganizmusoknak mondja, azonban ezt abból következteti, hogy olyan poloskákban találhatók, melyeknek szerinte fagocitáló, a testet tisztántartó bélsymbiontái nincsenek. Pedig az egysejtűek ezeknél is valószínűleg éppen azért vannak a nyálmirigyben, mert erjesztő bélsymbiontákkal nem rendelkeznek. A nyálmirigynek ez a fejlődési módja tehát nemcsak egy különleges ontogenetikai vagy szövettani érdekesség, hanem valószínűen egy táplálkozásbiológiai szükségesség, mert a symbiontákra, illetve termékeikre a nyálmirigyben bizonyos feladat vár.

Arravonatkozóan, hogy a nyálmirigyben lakó symbionták milyen anyagokat (enzymeket) produkálhatnak, szükséges tudnunk egyetmást a mirigy termékének: a nyálnak a tulajdonságairól. A levéltetvek nyálát többen vizsgálták, így főképen *Zweigelt*, *Davidson* és *K. M. Smith* (18. — p. 223.—228.). A nyálról általában megállapították, hogy ennek hatása egyszerre plasmolytikus, hydrolytikus és toxikus (mérgező) is lehet. E működéseket természetesen többféle anyag idézheti elő. Az első hatásnak az a célja, hogy a növényi sejtek turgorját csökkentse, ezáltal a szipóka továbbhatolását megkönnyítse, és ugyanekkor egy osmotikus szívóerőt fejtsen ki, mely a növényi nedvet a szívócsatorna felé hajtja. A toxikus működés, mely különféle mértékben lehet jelen, megölheti a növényi sejtet, vagy legalább megváltoztathatja a sejttel és a plasmaréteg semipermeabilitását. A hydrolytikus hatás pedig abban áll, hogy a növényi sejt nehezen oldódó vegyületei egyszerűbb és vízben oldódó anyagokra esnek szét (vízfelvétel mel-

lett). E folyamat a szívó rovarok táplálkozásában nagyjelentőségű, mert egy extraintestinális emésztést tesz lehetővé, amire azért van szükség, hogy a szilárd vagy kocsonyaszerű növényi anyagokat is folyadék alakjában szív-hassa fel az állat.

E működést a nyál enzimejei végzik. A fenti kutatók mindig találtak a nyálban keményítőhasító fermentumot (amylase), és protease-k (fehérje-hasítók) jelenléte is következtethető. Nagyjelentőségű azonban az a tény, hogy *Smith* (l. c. — p. 226.) egy pajzstetűnél (*Pseudococcus*) azt állapította meg, hogy ennek nyála a cellulosét oldani képes. Vagyis itt cellulosehasító enzymről (cellulase) van szó. Azonban igen valószínű, hogy ez az egy faj nem lehet kivétel, s így sok más növénytetűnél is kell szerepelnie a cellulosénak. A vizsgálatok szerint (18. — p. c.) a levéltetveknél a szipóka nyállal töltött szűrési csatornája többnyire a sejtek között intercellulárisan halad, és sok esetben faalakúan, vagy még komplikáltabban elágazó, úgyhogy azt a benyomást kelti az emberben, hogy a nyálnak itt nagy oldó munkát kell végeznie. A levéltetvek gyenge szűrősertéjéről nem is lehet feltételezni, hogy minden elébe kerülő akadályt mechanikus úton győz le, hiszen sokszor vastag cellulose, vagy elfásodott sejtfaalakokat kell áttörnie, és több atmoszféra nyomást leküzdenie. A szűrés ugyanis intracelluláris is lehet, ilyenkor a nyál a sejtekben is található.

A nyál összetétele azonban nem minden fajnál egyforma. Ezt bizonyítja az a körülmény is, hogy ugyanaz a növény az egyes fajok szívására másképpen reagál (pl. gubacsok). Hogy a nyálban mily különleges és tartós anyagok is lehetnek, erre jó példát szolgáltat a *Kelle* (9.) által a tölgygolyva okozójaként felismert *Lachnus roboris* L. esete, amikor ahhoz, hogy a hypertrophikus növekedés a fa egész életén át fennmaradjon, elegendő, ha e gallytetvek egy kis csoportja aránylag rövid ideig szív a 2—3 éves hajtáson.

Mivel a keményítőt és a fehérjéket bontó enzimek az állatvilágban általában elterjedtek, ezért azt kell feltételeznünk, hogy a nyálmirigy symbiontái elsősorban nehezen oldható szénhidrátokat (polysaccharidák) átváltoztató erjesztőket termelnek. Ilyen számbajöhető és nagy ellenálló-képességgel rendelkező szénhidrátok, melyek a növényi szövetekben igen elterjedtek, főképen a cellulose és a hemicellulosek. Ezekhez szorosan kapcsolódik a lignin, amely már nem tiszta polysaccharida, hanem a cellulosénak valószínűen esterszerű származéka ecetsavval és aromás savakkal. A lignifikált sejtfa esetében tehát előbb még e kapcsolatból kell a cellulosét kiszabadítani, mely egy esterase segítségével történhet. Csak ezután következhet a cellulase és a hemicellulase hatása.

Ilyenféle enzimek termelésére — mai tudásunk szerint — nem sok élőlényfajta képes. A lignint csak a gombák tudják bontani, még a baktériumokról sem állapították ezt meg teljes bizonyossággal. A cellulose át-

változtatását viszont csak mikroorganizmusoknak és gombáknak tulajdonítják. Magasabbrendű állatokban a cellulase képződése még nem teljesen bebizonyított, habár csigából és cincérlárvából származó celluláséról van adat az irodalomban. Ripper (13.) pl. cellulosebontást talált a bélsymbiontákkal rendelkező Xestobium farágóbogár, valamint a Leptura és Rhagium cincérlárváknál éppúgy, mint az ilyeneket nem viselő Cerambyx álcánál. Ez utóbbi és a csiga esetében azonban szerintem fennállhat két lehetőség: A symbionták nem a bélben, hanem a nyálmirigyben laknak, vagy igen apró lényekről van szó, melyek mai eszközeinkkel nem láthatók.

Az én véleményem szerint tehát a nyálmirigy symbiontáinak feladata és rendeltetése az, hogy gazdájuk számára olyan enzimeket termeljenek, melyek a növényi szövetben nagyobb mennyiségben előforduló, főképen a burkolat és tartaléktáplálék szerepét játszó, nehezen oldható anyagokat egyszerűbb, könnyen oldódó vegyületekre változtassanak, hogy az állat minél könnyebben és minél nagyobb mennyiségben juthasson hozzá a folyékony tápanyagokhoz. Az természetes, hogy ezenkívül még egyéb fermentumok (proteasék, egyéb carbohydrasék és esterasék) termelése is lehetséges, sőt nagyon valószínű.

A levéltetvek nyálának enzimjei igen sok szénhidrátkötést bontanak fel. Ezt mi sem bizonyítja jobban, mint az a tény, hogy sok levéltetű ürüléke majdnem tiszta cukorféleségből és kevés dextrinből áll (18. — p. 243.). E nagymennyiségű cukor legnagyobb része szerintem csak a keményítő és a cellulose hydrolytikus hasításából állhat elő. Ha pedig meggondoljuk, hogy a szipókások elsősorban a háncsrészt keresik fel szúrásukkal (18. — p. 226.), amelyet többnyire csak számos sejtfalon keresztül érhetnek el, akkor az ürülékben levő cukor egy részét valószínűleg a celluloséból származónak vehetjük.

A mérlegelésnél nem szabad megfeledkezni a növényevő emlősök analogiájáról és arról a körülményről, hogy az élő növényi részekkel való táplálkozás a rovaroknál újabbkori, másodlagos szerzemény, a növényiszívás pedig még ennél is jóval fejlettebb állapot. De még ha feltételezzük is azt, hogy a symbionták cellulását nem tudnak termelni, akkor is csak az a megoldás lehetséges, hogy ezek másfajta enzimeket hoznak létre.

Arravonatkozóan, hogy a levéltetvek symbiontái valóban tudnak bizonyos enzimeket termelni, felhozom azokat az adatokat, melyeket az alábbiak a mycetoma és zsirtest lakóinak mesterséges tenyésztésével nyertek. Ilyen kulturkísérleteket többen végeztek, de nem mindig sikerült e mikroorganizmusokat táptalajokon nevelni. A levéltetvek symbiontáit, melyeket bugonyán tenyésztettek, az enzimtermelés szempontjából nem vizsgálták (2. — p. 454.). A pajzstetvekre azonban van egy-két tapasztalat. Így a Lecanium-félék mikroorganizmusának kultúrájában Brues és Glaser (2. — p. 414.) többféle enzimet találtak, melyeknek feladatát a növényi

tápanyagok széthasításában látják. *Schwartz* (2. — p. 414.) ugyancsak a Lecaniumból származó tenyészetben nyolc különféle fermentumot (amylase, saccharase, emulsin, trypsin, lipase, lecithinase, stb.) állapított meg. E sokfajta működésből következtette ő, hogy az egysejtűek az állati anyagcsere végtermékeit lebonthatják, tehát ezeket értékesítik. A Tachardia (laktetű) mikroorganizmusai kultúrában jól erjesztik a maltosét, fructosét, xylosét stb., sőt nitrogéntartalmú tápanyagon (pl. asparagin) is jól tenyésznek (*Sreenivasaya* és *Mahdihassan*, — 2. — p. 427.).

Mindezek alapján jogosan következtethető, hogy a levéltetvek symbiontái enzimeket termelnek. Természetesen nagyon valószínű, hogy az enzymbéleségek az egyes állatfajok szerint változók, ami a gubacsképzéssel is jól összevág.

A kultúrákban cellulusét nem észleltek. Azonban erre valószínűen nem is gondoltak és kutattak, tekintettel arra, hogy a mycetoma a bélcsatornától független. De egyébként sem várható *nagyobbmennyiségű* cellulase, mert *Ripper* (1930) a bélsymbiontáknál csak kismértékű bomlást talált (13. —).

\*

Az elmondottakkal kapcsolatban még egy fontos jelenségről kell megemlékezni. Régóta ismeretes már, hogy a szipókás rovarok, de elsősorban a levéltetvek bizonyos növényi betegségeknek az átvivői és terjesztői (*Allard*, 1914. — 10. — p. 333.). Ezek az ú. n. vírusbetegségek.\* Régebben enzymbetegségnek nevezték, mert 60—80 C fokig megtartja fertőzőképességét, azután pedig nem. Hogy e kóros állapotnak tulajdonképpen mi az okozója, azt biztosan nem tudják, de jellemző tüneteiből azt következtetik, hogy igen apró, mai eszközeinkkel nem látható élőlényekről vagy ezek váladékáról van szó (10. — p. 338). E betegség kórképe többnyire az ú. n. mozaikfoltosság, tarkalevelűség és levélfodrosodás. Ilyenféle képződményeket maguk a levéltetvek bebocsátott nyáluk által is előidézhetnek.

Az eddig tárgyaltak alapján — véleményem szerint — most már közzelfekvő az a gondolat, hogy vajjon nem a tetvek nyálmirigysejtjeiben lakó symbionták vagy ezek váladéka okozza-e a vírusbetegségeket. E kérdésre megnyugtató feleletet csak akkor adhatunk, ha előbb röviden áttekintjük e betegség jellemző folyamatait. Errevonatkozóan a következő főbb elveket állapították meg (10. — p. 363—373.): 1. A természetben a növényi vírusbetegségeket majdnem kizáróan a szipókás rovarok terjesztik. Mesterségesen csak oltás (transplantatio) útján vihetők át. — 2. A fajlagos vírus átvivésére többnyire csak meghatározott rovarfaj vagy kevés rokonfaj képes. — 3. A betegséget előidéző testet eddig mesterséges kultúrában nem sikerült tenyészteni. — 4. A vírus a növényben tovább terjedhet szapro-

\* Idevonatkozóan elsősorban *Köhler*: Viruskrankheiten c. dolgozatát (10.) használtam.

dás, illetve vezetés, vagy diffúzió útján. — 5. A vírusos szövetből táplálkozott állat nem tudja a betegséget azonnal terjeszteni, hanem csak bizonyos idő (incubatio) eltelte után. — Az ilyen rovar többnyire élete végéig fertőzőképes marad. — 6. A betegségterjesztő állat utódai általában nem inficiálnak.

E folyamatok részben jól összeegyeztethetők, részben pedig — legalább látszólag — ellenkeznek avval a feltevéssemel, hogy a nyálmirigy tartalma maga idézi elő a vírusbetegséget. Így a specifikus betegségnek meghatározott fajjal való terjesztése jól vág elgondolással. Azt, hogy a vírus mesterséges tenyésztése nem sikerül, szerintem azzal is mentegethetjük, hogy talán nem maguk a mikroorganizmusok vannak bent a növényi szövetben és okozzák a kórképet, hanem csak ezek váladéka, mint pl. az élesztőpraeparatum esetében. Vagyis a symbionták — legalább élve és nagyobb mennyiségben — nem kerülnek ki a nyálmirigyből. A vírusnak a növényi szövetben való elszaporodását vagy elszállítását nem lehet pontosan különválasztani. Lehet, hogy csak szállítás és áramlás útján történik a terjedés. De elképzelhetjük azt is, hogy abnormis úton néhány élő symbionta, vagy ezek élő plasmatöredéke is belekerül néha a szívott szövetbe, mely egy rövid ideig ott váladékot (enzym, toxin) termelhet.

Kissé nehezebb azonban az áthidalása a két utolsó pontnak. Az 5. pont alatti megfigyelést, vagyis hogy a betegséget a rovar nem mechanikusan viszi át, úgy magyarázzák (10. — p. 368.), hogy a szipókás állat köztes gazdája a betegséget okozó mikroorganizmusnak, mely a bélcsatornába jutva, ott és a többi szövetben előbb szaporodik, majd a kötőszöveteken át — a testnedv útján — a nyálmirigybe kerül, innen pedig újra a növénybe. Eszerint ugyanolyan tüneményről lenne szó, mint a malária esetében a szunyog és az ember között (18. — p. 500.). Ez is egy elméleti lehetőség.

Azonban a két utolsó szabály — *az én felfogásom szerint* — megmagyarázható csak a nyálmirigy állandó symbiontáinak igénybevételével is a következőképen: Tudjuk, hogy az élőlények másképen viselkednek megváltozott viszonyok között. A gombák és baktériumok pl. a táptalajuk szerint más-más enzimeket termelnek. A nyálmirigy symbiontája — legalább részben — bizonyosan más anyagokat választ ki az állati szervben, mint a növényi szövetben. Ha most elképzeljük, hogy valami rendellenes módon (talán a pusztulásban levő állatból) néha élő egysejtűek is kerülnek a növénybe, ezek itt más antigéneket fognak termelni, mint rendesen. A növény ezek ellen védekezve, immunanyagokat (ellenanyag) hoz létre. E folyamat közben azonban már a vírusra jellemző kórképek is kialakultak a növényen. Ha most ebből a beteg szövetből szív nedvet a szipókás rovar, akkor a táplálékkal együtt szervezetébe kerül az immunanyag is. Ez ellenanyag részben a nyálmirigybe is eljutva, rendellenes befolyással lesz az ott levő symbiontákra, melyek reakcióképpen rendes működésüktől eltérően

most még azt az antigént is kezdi termelni, melyet egyébként csak a növényi szövetben hoznának létre. Ez új anyag az egészséges szövetbe csepegtetve, azt a kórképet alakítja ki, melyet mint vírusbetegséget ismerünk.

Természetes, hogy míg e folyamat egyszer lejátsszódik, annak is bizonyos időre (incubatio!) van szüksége. Vagyis itt egy akció és reakció kölcsönhatásáról van szó. Ezt a gondolatmenetet alátámasztják *Zweigelt* megfigyelései is, melyek szerint minden növényiszívó rovar nyálában specifikus kémiai vegyületek vannak, melyeknek tulajdonságai a növény és az állat közti harc (a szívás) folyamán képződnek ki (*Weber*: Biol. Hemipt. p. 499.). — Ezenkívül számításba kell venni azt is, hogy nagyon sok levéltetű idéz elő a vírusbetegségnek nevezett kórképpel megegyező, a fajára jellemző deformációt vagy levélfoltosodást mindenféle külső infekció közbelépése nélkül is. Gondoljunk csak azokra a példákra és fejtegetésekre, melyeket a gubacsképződés tárgyalásánál említettem.

Azt a jelenséget, hogy az utódok nem öröklik a fertőzőképességet, avval magyarázhatjuk, hogy a mycetomában levő symbionták nem kapják olyan közvetlenül a növényi ellenanyagokat, mint a nyálmirigyben levők.

A vírusbetegségekkel kapcsolatban néhány pontos vizsgálatnál megfigyelték (*Carter*) azt is, hogy a betegség a terjesztőjének elterjedési határait nem lépi át, valamint azt is, hogyha az átvivő rovarok hiányzanak, a vírusbetegség nem terjed (10. — p. 372.).

Mint érdekes analógiát felemlítem, hogy egy bakterium, mely a *Dacus oleae* Ros. (Trypetidae, Diptera) lárvája bélkitüremkedéseiben él, az olajfa ágán pathologicus burjánzást idéz elő, ha a belet ebbe beleoltják (tuberculosis). A lárva maga pedig többnyire az olajfa termésében él. Ilyenfélét tapasztaltak egy *Phorbia* légynél is (2. — p. 312.).

Mindezekből látható tehát, hogy a vírusbetegségek és a növényiszívók között a legszorosabb összefüggés van. Ismerve a nyálmirigy szerepét és fejlődését, talán nem fogok nagyot tévedni, ha ezek alapján az előzően feltehető kérdésre azt felelem, hogy *e betegségek tulajdonképpen okozója a rovar nyálmirigyében lakó mikroorganizmus, illetve ennek terméke*. Vagyis az állat nemcsak egyszerű terjesztője e kórnak, hanem előidézője is. Azt hiszem, hogy e gondolatom a növényi vírusbetegségek további kutatásához bizonyára szolgáltató némi támpontot.

E fejtegetések után jogosan következtethetjük azt is, hogy a gubacsképzésnél is a nyálmirigy egysejtűi, illetve ezeknek anyagai játszókat a főszerepet. A nyálmirigynek a növénybe való oltása sokszor elő is idézi a torzképződményt (18. — p. 490.).

\*

Teljesség kedvéért még a symbionták némely tulajdonságáról és rendszertani helyzetéről emlékezem meg. Ezeket egyesek (*Peklo, Paillot*) bak-



teriumoknak, mások (*Lindner, Pierantoni, Šulc*) pedig (egysejtű) gombáknak tartják (2. — p. 406., 455.). Talán legtöbbször a *Saccharomyces*-félékre (erjesztő gombák) gondolnak. A kultúrkísérletekben a tápanyag minősége szerint változtatják alakjukat (2. — p. 408., 454.). Megnövekednek és sokszor tömlő- vagy fonalakú képződménnyé alakulnak át, gyakran sarjadzásszerűen szaporodnak. *Schwartz* (14. — p. 471.) kimutatta, hogy magában az állatban is változtathatják némileg alakjukat ennek fejlődési állapota és táplálkozási viszonyai szerint. Szerinte a rovar egyensúlyban tartja symbiontáit, és rájuk valamely szabályozó eljárással főképpen kétféle módon hat: 1. Megakadályozza túlságos elszaporodásukat; 2. kislakban (sarjconidium) tartja őket, nem engedi, hogy tömlővé vagy myceliummá fejlődjenek ki. Az elsőnél a phagocytáknak is szerepet tulajdonít.

A fenti tulajdonságok inkább a gombaszervezet mellett tanuskodnak. Ámbár szerintem elsősorban nem a *Saccharomycetákra* kell gondolni, hanem egy ezekhez igen közelálló másik gombacsoportra. Ez pedig az *Eumycetes* (valódi gombák) *Exoascales* rendje. Annakdacára, hogy a symbiontakérdés irodalmában erre a lehetőségre utalást nem találtam, én mégis ezt tartom a legvalószínűbbnek. Ezek az alacsonyrendű, vagy redukálódott szervezetű tömlős gombák megegyeznek a *Saccharomycetákkal* abban, hogy szintén nincsen terjedelmes myceliumuk, és ennek legnagyobb része az ascusok (tömlők) képzésére használdik fel, az ascosporák pedig még bent az ascusban sarjadzással sok apró, ú. n. ascoconidiumot hozhatnak létre. Vízben vagy cukros táptalajokon ugyancsak sarjadzással szaporodnak tovább. Ezért olyan felfogás is van, mely a *Saccharomycetákat* is az *Exoascus*-félék különvált sarjadzó sporáinak tartja.\* A két legfőbb érvem, melyeknek alapján a növénytetvek symbiontáit az *Exoascus* (*Taphrina*) félék apró sarjconidiumainak vélem, a következő: 1. E gombák általánosan elterjedve mindig élő növényi részeken élnek, tehát a növény szívó rovarok állandóan érintkezésben vannak velük, ezért a törzsfajlás folyamán legkönnyebben ezek sarjadzó sporáit szerezhették meg symbiontául. A gombairodalom meg is említi, hogy a levéltetvek az *Exoascus*-félék sporáinak terjesztői, és cukros váladékuk révén e gombák szaporítói. 2. Az *Exoascus*-félék a növényeken élőködve, ezeken ugyanolyan jelenségeket hoznak létre, mint általában a növénytetvek szívásuk következtében. Vannak levélfodrosodást és -hólyagosodást, levélfoltosodást, termésdeformálódást (gubacs), valamint bábapröt (ágtorzonborz) előidéző *Taphrina* fajok. Sokszor, így pl. az őszibarack levélfodrosodását az *Exoascus* (deformans), vagy levéltetvek (*Brachycaudus*, *Appelia*, *Phorodon persicae*) is okozhatják, s a kétféle deformáció egymástól nem igen különbözik. — Mindenesetre e tipikus parazita gombák az élő növényi szövetek kihasználásához jól értenek, s így náluknál alkalmasabb symbionta társakat a növény szívók aligha találhattak

\* *Tuzson*: Rendszeres növénytan. I. 1911. — p. 180.

volna. A gombák sarjsporái az állatokban élve, természetesen megváltozott tulajdonságokat is vehettek fel.

A levéltetvek symbiontái többnyire apró gömböcske alakúak, de kissé nagyobb hólyagocskákká is megnőhetnek. E két alakot két külön fajnak, vagy csak átmeneti formának tekintik (2. — p. 450—455.). Osztódással vagy sarjadzással szaporodnak. *Buchner* és munkatársai (*Klevenhusen, Tóth*) megfigyelték, hogy bizonyos levéltetű fajokban nemcsak egy, hanem két vagy háromféle alakú symbionta is lehet (2. — p. 478. és 16. — p. 145.). Az én fajaim közt csak a *Lachnus*-nál lehetett megállapítani két-, esetleg háromféle egysejtűt.

Az idősebb levéltetvekben a mycetocyták szomszédságában mindig meg lehet figyelni ugyanilyen nagy sejteket, nagyságra és alakra a symbiontákkal megegyező tartalommal, ezek szemcséi azonban igen erősen, fémesen barna színezetűek. Ezeket mások (*Uichanco, Tóth*) is észlelték, s vagy phagocytáknak (15. — p. 724.), vagy átalakult mycetocytákknak (2. — p. 452.) vélik őket. A fiatal állatban hiányoznak.

A zoologus szempontjából nem olyan fontos, hogy a symbionta baktérium, gomba vagy ezek között álló élőlény-e. Mindkettőről tudjuk, hogy működésük igen sokoldalú, kiadós, és elsősorban redukáló, azaz a szerves vegyületeket felbontó hatású. Bevezetői és befejezői is lehetnek az állatok (consumens-ek) táplálkozási folyamatainak. A baktériumok között pl. sok cellulose bontó van, a gombák legtöbbször pedig ezenkívül még faanyaggal is tud táplálkozni. A Saccharomyceták között pl. vannak olyanok, melyek polysaccharidákat is erjesztenek, és belőlük a többféle enzim mellett néhány vitamint, sőt hormont (biotin) is állítottak elő. Vagyis nyugodtan feltehetjük, hogy ez egysejtűek, melyek a levéltetvek nyálmirigyében és mycetomájában laknak, a tárgyalt életjelenségeket anyagaik segítségével végre tudják hajtani.

\*

Miután megkísérletem a nyálmirigy symbiontáinak szerepét vázolni, vizsgáljuk meg, hogy a mycetomában maradt, jóval nagyobb számú mikroorganizmusnak milyen feladata lehet az állat életében. Erről a symbionta csoportról keletkezett az a már tárgyalt többféle vélemény, melyet én az előadottak után már irányadónak nem vehetek.

Az ivarszervek szomszédságában levő, ezekhez tapadó mycetoma lakóinak a legfőbb rendeltetése minden kétségen kívül a symbiontáknak a jövő nemzedékre való átvivése, vagyis az embryok fertőzése. Erre mutat az a körülmény is, hogy az ivarérett állat mycetomája szétszakadozott, egyes mycetocytákából áll, melyek az embryok szaporodásával párhuzamosan fokozatosan felhasználódnak. Hogy e feladaton kívül még egyéb szerepük van-e gazdájuk életfolyamatában, erre ezidőszerint igen nehéz lenne elfogadható feleletet adni. Az a tény, hogy a levéltetvek Aphididae

családjának [valamint a kabócák és pajzstetvek (2. — p. 440., 513.)] táplálkozó hímjei is rendelkeznek mycetomával (pl. a *Lachnus rob.* hímjénél megfigyeltem), mintha ilyesmi mellett tanuskodnék. E működés azonban csak egy mellékes és másodlagosan kialakult aktus lehet. Ugyanis a nyálmirigy symbiontáinak terméke az állatnak közvetlenül is rendelkezésére áll, mert hiszen ez a bélcsatornába is belekerül. Mindamellett nincs kizárva az ellenkező sem. De az is lehetséges, hogy a hímeknél csak egy visszamaradt, főlöslleges sejtcsoportról van szó. — Ezeknél ugyanis a mycetoma aránylag kicsi.

Ilyenféle jelenség, vagyis hogy az eredetileg egy helyen lakó symbionták az állat fejlődése folyamán később két csoportra különülnek el, más rovarrendben is előfordul. Így pl. az Anobiidae, Cerambycidae, stb. bogárcsaládokban, hol a symbionták az álca bélhámsejtjeiben élnek, az átalakulás alkalmával az egysejtűek nagyobb része az imago ivarvezetékébe nyíló, ú. n. intersegmentalis szervébe kerül, hogy innen végezhesse a pete inficiálását (2. — p. 341., 354.).

Az bizonyos, hogy a mycetoma lakói gazdájuk tápnedveiből való táplálkozás közben enzimeket kiválaszthatnak. Hogy ezek az anyagok azután elkerülnek-e az állat szöveteibe, és ott milyen hatásuk van, erről csak találgatásokat mondhatunk. Lehetséges, hogy ez anyagokat a fentemlített barnaszemcsés sejtek veszik fel, mert ezek pl. a *Lachnus roboris*-nál megfigyelésem szerint a mycetoma külső felületét, burkát alkotják.

\*

Áttekintve az ebben a fejezetben részletezett főbb elveket, összefoglalásképpen megállapíthatjuk, hogy *a levéltetvek mycetomájának és nyálmirigyének symbiontái egymással, valamint az állat szaporodási és táplálkozás-physiologiai folyamataival, ezenkívül ez utóbbi következményeképpen jelentkező növényi torzképződeményekkel és vírusbetegségekkel a legszorosabb összefüggésben* — ha szabad így mondani —, teljes *harmóniában vannak.*

## V. A nemzedékváltakozás sejttani alapjai.

Általánosan ismert, hogy a levéltetveknél a különböző nemzedékek váltakoznak egymással. Azonban a szaporodás a tavasz és nyár egész tartama alatt csak szűznemzéssel, vagyis kizárón nőtények útján történik. Az ivaros nemzedék pedig csak az ősz felé lép fel, s ennek megtermékenyített petéje telet át. Az esetek nagyobb részében az alaktanilag eltérő nemzedékeket a klimatikus és táplálkozási viszonyok megváltozásával hozzák kapcsolatba, némelykor azonban a generációk váltakozása obligatorius (18. — p. 395—430.). A nemzedékváltakozásnál szerintem két kérdésnek mindenestre nagy fontossága van, mert ezeket nem lehet egyszerűen az alak-

változás mérlegelése kapcsán elintézni. E két kérdés: 1. Miképpen jönnek létre a megtermékenyítetlen nőstények petéiből egyszer csak hímek; 2. hogyan keletkeznek a megtermékenyített téli petékből mindig csak nőstények (fundatrix).

E két problémával már többen foglalkoztak (*Baehr, Morgan, Stevens, Frolowa* — 5. — p. 955. és p. 1096.), erre vonatkozóan megfigyeléseket tettek, és ezek alapján magyarázatokat is adtak. Én — alkalmas anyag hiányában — ezirányú vizsgálatokat nem végeztem, s így csak elméletileg szólok e tárgyhoz.

*Depdolla*-nak (5. —) az egyes kutatók leírásai alapján kidolgozott összefoglaló munkájából (l. c.) ezekre vonatkozóan a következőket lehet megállapítani:

A levéltetvek összes egyivarú és kétivarú nőstényeinél a sejtmag chromosomáinak (diploid) száma  $2n + 2x$ , az amphigon (sexualis) nemzedék hímjeinél pedig  $2n + x$ , hol  $x$  a heterochromosomát (gonosoma, ivarchromosoma) jelenti. E viszonyok tehát megegyeznek az állatvilág nagyobb részében található állapottal. Vagyis a két ivar elsősorban a gonosomák számában különbözik egymástól sejttani vonatkozásban. Mivel mai tudásunk szerint a tulajdonságok átvivői főképpen a sejtmagból osztódáskor kialakuló chromosomák, ezért a nemi eltérést is a ivarchromosomák különbségében látják. Ez alapon már előre feltételezték, hogy a sexupara (ivaros nemzedéket létrehozó) hímekké fejlődő petéiből az egyik  $x$  gonosomának ki kell löködnie. És tényleg ilyenféle tüneményt tapasztalt először *Stevens* (1909), melyet azután *Morgan* (1915) megfigyelései erősítettek meg (5. — p. 1096.).

*Morgan* két *Phylloxera* faj sexuparájának ovariumában levő peték érési osztódása alkalmával úgy látta, hogy míg a leendő sexualis nőstény-pete (oocyta) egyetlen érési osztódása egészen normálisan, aequatiosan történik, addig a hímekké fejlődő peték magjának érési osztódásában változás mutatkozik. Ez pedig abban áll, hogy a sejtmagból kialakult chromosomák közül az egyik gonosoma:  $x$  (az ő eseteiben  $x = 2$ ) nem osztódik, hanem sokáig az osztódási síkban marad, azután pedig szerinte a pete szélére, az iránytestbe vándorol, vagyis a petéből kiküszöbölődik. A többi chromosoma (autosoma) azonban rendes módon, aequatiosan megosztódik. Tehát az ilyen petékben egy gonosomával (itt  $x = 2$ ) kevesebb chromosoma ( $2n + x$ ) marad, mint a nőstény petékben ( $2n + 2x$ ). A két közölt ábrán (*Schröder: Handbuch d. Entomol. B. I. 1928; 1096. old.*) a chromosomák közül mindig kettő, vagyis egy pár látható külön, hátramaradottan az osztódási síkban, míg a többiek már megosztódva egymástól távol, két csoportban állanak. A két gonosoma elvonulása az iránytest felé e két ábrából nem vehető ki. *Morgan* szerint tehát e petékből, melyek kisebbek is a nősténypetéknél, hímeknek kell fejlődniök.

A fent megnevezett kutatók megfigyelései szerint azután az így keletkezett ivaros nemzedék hímjeinek heréiben a hímsejtek (spermium), illetve a spermiocták érési osztódásánál egy másik különleges folyamat játszódik le (5. — p. 955.). A spermiocták első érési osztódása reductiósan történik, azaz a keletkező új sejtekben (spermida) csak félannyi (haploid) chromosoma  $\frac{2n + x}{2}$  kerül, mint eredetileg volt. Ez itt is úgy történik, hogy az *első* érési osztódáskor az egyes chromosomák maguk nem osztódnak, hanem párokat alkotnak, conjugálnak, melyek azután egyszerűen szétválnak, s egyik tag az egyik, másik pedig a másik spermidába kerül. A második érési osztódás már aequatiós, vagyis az összes chromosomák megfelelőznek.

A reductiós osztódás alkalmával azonban itt egy chromosoma a többitől eltérően viselkedik. Ez a párnélküli, vagyis  $x$  chromosoma ugyanis hosszasan megnyúlik, a közepén befűződik, s ilyen állapotban sokáig a két alakuló sejt között helyezkedik el, átnyúlva egyikből a másikba. Egyszerűen ez a gonosoma osztódási jelenséget tüntet fel. A kutatók szerint azonban végül mégis csak az egyik, a nagyobbik sejtbe húzódik. De néha egy kis darabja a kisebbik sejtben marad. Ez a kisebbik sejt azután szerintük tovább nem fejlődik, hanem degenerálódik, belőle hímsejt nem keletkezik. A nagyobbik sejtől, melynek chromosoma mennyisége a fentiek szerint mindig  $n + x$ , alakul ki ezután a sexualis hím spermiuma. Vagyis csak egyféle hímsejt fejlődik,  $n$  chromosoma számmal rendelkező spermium nem jön létre.

Mivel csak egyfajta hímsejtek állnak rendelkezésre, ezért a nőstény petéjének megtermékenyítésekor csak egyféle chromosoma garnitúrával ( $2n + 2x$ ) ellátott érett peték keletkeznek (homozygota). Ugyanis a peték a reductiós osztódás után is valamennyien szintén csak egyazon ( $n + x$ ) chromosoma számmal rendelkeznek (homogameta). A megtermékenyített és áttelelt petékből tehát kizáróan nőstények kelnek ki, melyek a következő vegetációs évben megjelenő generációk ősanját (fundatrix) képviselik.

E folyamatoknál néhány olyan cytologiai kérdés merül föl, ami megmagyarázatlan marad. Nevezetesen a hímpele érési osztódásánál, amely aequatiósan történik, miért nem osztódik a közepén maradt gonosoma is, hiszen megosztódás után közvetlenül sem lenne keresztülvihető a kiküszöbölése. Mi célja van ennek, mikor az autosomák és a másik ivarchromosoma normálisan osztódnak. — A másik kérdés az (5. — p. 958.), hogy a spermiocták reductiós osztódása alkalmával, amikor az autosomák nem osztódnak, miért mutat megosztási jelenséget az egyetlen  $x$  chromosoma, és ennek dacára miért vonul végre mégis csak egészen az egyik sejtbe. Ez is csak ok nélkül történnék? És utoljára (5. — p. 958.), miért pusztul el mindig a kisebbik ( $n$  chromosomás) spermida, miért nem fejlődik ki hímsejtté? Az ivarchromosoma hiánya maga a spermidában sehol egyebütt nem

vezet a sejt degenerálódására, mert a Protenortípusú ( $\delta = 2n + x$ ) rovaroknál ennek éppen az a feladata, hogy a megtermékenyítés alkalmával hímpetéket hozzon létre.

E megoldatlan kérdések mindenesetre gondolkodóba ejtik az embert, s ez ösztökölt engem arra, hogy e jelenségeknek más magyarázatot adjak.

*Az én felfogásom szerint* a hímpete érési osztódásakor *nemcsak az egyik ( $x$ ) gonosoma marad osztatlan, hanem mindkettő ( $2x$ )*. Vagyis ez az osztódás csak az autosomákra nézve aequatiós, az ivarchromosomákra pedig reductiós. A megosztatlanul maradt két ( $2x$ ) gonosoma közül az egyik az iránytestbe, a másik pedig a petébe kerül. Eszerint is egy  $x$  chromosomával kevesebb lesz az új sejtben ( $2n + x$ ), mint volt a régiiben ( $2n + 2x$ ), vagyis fejlődhetnek belőle hím.

E folyamattal a hímsejtek képződése a legszorosabb összefüggésben van. A hímsejtek reductiós osztódásánál ugyanis a conjugáló autosomák nem osztódnak, ellenben az egy ( $x$ ) ivarchromosoma — *szerintem* — osztódik, mert itt *pótolja* a hímpetében *elmaradt osztódását*. Így mindegyik spermidába kerül egy ( $x$ ) gonosoma, vagyis csak egyféle ( $n + x$ ) hímsejtek keletkezhetnek, ami eszerint még jobban maga után vonja, hogy a megtermékenyített petéből csak nőtények fejlődhetnek.

Ezt a nagyon valószínű folyamatot több okkal támogatom: 1. Szabályként állapították meg (5. — p. 840.), hogy a leendő ivarsejtek reductiós osztódásánál az ivarchromosomák *valamennyien* ( $2x$ ) a többiektől eltérő módon viselkednek. Ez rendszerint abban nyilvánul meg, hogy vagy előbb, vagy később vonulnak az új sejtekbe, mint a többiek, és hogy tovább maradnak kompakt állapotban, mint amazok, esetleg hosszabb ideig conjugálnak. *Morgan* mindkét ábrájában két chromosoma van a középen osztatlanul és késlekedésben, ezeknek tehát nem  $x$  (mint feltették), hanem  $2x$  értékűeknek kell lenniök. — Egyébként kissé különböznek is az autosomáktól. — 2. A gonosomák eltérő viselkedése úgy is kifejeződhet, hogy a két érési osztódás alatt nem ugyanabban a mytosisban redukálódnak, mint az autosomák, vagyis egy osztódásbeli különbség lehet köztük (*Wenrich, Janssens, Montgomery* — 5. — p. 839. és 926.). Ezt főleg poloskáknál észlelték, de egy esetben egy légynél (*Tephritis*) is (*Keunike*, 1924. — l. c. — p. 975.). Ezeknél ugyan csak egy osztódásbeli különbség van, de azért ez igazolja, hogy ily eltolódás nem lehetetlen. — 3. Feltevésünkkel könnyen magyarázható az előbb megoldatlannak minősített három kérdés is. Nem *kell* pl. egyik spermidának sem degenerálnia, hogy csak  $n + x$ -es hímsejtek maradjanak. Ha mégis ez a pusztulás bekövetkezik, annak nem a gonosoma hiánya az oka, hanem valami más (pl. hogy tápláló sejté lesz). — 4. Hogy a kutatók (egy megfigyelés kivételével) mindnyájan a spermida gonosomájának végül is a meg nem osztódására következtetnek (l. c., p. 955), ennek okát abban látom, hogy befolyásolhatta őket az a tény is, hogy több metsze-

ten az egyik sejtből valóban hiányozhatik az ivarchromosoma, mivel ez a következő metszetben maradt. — 5. Jól illik ide az a természeti törvény is, hogy két ivarzás között csak egy reductio lehet, ami természetesen az egyes chromosomákra is vonatkozik. — 6. Ez elméletnél a zavaró körülmények mind eltűnnek, itt csak az ivarchromosomák egyszeri osztódáselmaradása a különleges, ami a másik magyarázat szerint és ténylegesen is fennáll. — 7. Én e két osztódási rendellenességben egy szaporodásbiológiai szerves összefüggést látok. Ezek nem függetlenek egymástól, mint eddig hitték, hanem az egyik a másiknak szoros következménye. Az a folyamat tehát, hogy egyszer hímek keletkeznek, maga után vonja, hogy a következő nemzedékben, habár a pete meg is termékenyítődik, csak tiszta nőstények (fundatrix) jöhetnek létre.

Amint e fejtegetésekből megállapítható, a levéltetvek nemzedékváltakozásának abban a részében, mikor szűznemzéssel hímek és a megtermékenyített petékből mindig csak nőstények származnak, egy másik egységes körfolyamatot és élettani harmóniát láthatunk.

Hogy a hímek keletkezésénél mi váltja ki az ivarchromosomák osztatlanul maradását, az egy másik probléma. Mivel a hímek kisebbek, közreműködhetik itt a mag-plasma reláció is. Ebben valószínűen a klimatikus és táplálkozási viszonyok játszókat a főszerepet, mert több esetben megfigyelték (1. — p. 678., 698. és 18. — p. 397., 410., 427.), hogy optimalis vegetációs viszonyok (üvegház, trópusi vidék) mellett hímek évekig nem jönnek létre.

Dolgozatom nyomása közben jutottam hozzá *H. Schwartz* és *W. Schwartz* egy-egy újabb idevonatkozó munkájához.\* *H. Schwartz* megfigyelései szerint a leendő hímek érési, de aequatiós osztódása alkalmával az ivarchromosomák ( $2x$ ) ténylegesen nem osztódnak. Vagyis egyik feltevésemet ő már én előttem igazolta is, melyről azonban csak most utólag (dolgozatom befejezése után) szereztem tudomást. A spermiocták érési (reductiós) osztódását azonban ő is úgy írja le, mint az előző kutatók, vagyis felfogással ellenkezően. Ennekellenére is meg vagyok győződve elméletem helyességéről, sőt — miután ennek első fele *H. Schwartz* munkája alapján mint valóság áll előttünk — több joggal és nagyobb valószínűséggel remélem, hogy a második része is elfogja nyerni a tényleges bizonyítást.

## VI. Összefoglalás.

Vizsgálataim eredményeképpen a következő fontosabb elveket lehet megállapítani:

1. A gubacsképzés lefolyását elsősorban a növény, s ennek physiológiai és fejlődésbeli állapota dönti el; ebben az állatnak csak másodsorban van

\* *H. Schwartz*: Der Chromosomenzyklus von *Tetraneura ulmi* de Geer. — Zeitschrift f. Zellforsch. u. mikr. Anat., 15. B., 4. H., 1932.

*W. Schwartz*: Untersuchungen über die Symbiose von Tieren mit Pilzen und Bakterien. IV. — Arch. f. Mikrobiol., 6. B., 4. H., 1935.

szerepe. A fundatrixnak tehát e tekintetben csak helyzetbeli előnye van, de gubacsképzésre a többi nemzedék is képes.

2. A levéltetvek embryonális fejlődése alatt a nyálmirigy- és mycetomakezdemény egymással a legszorosabb összefüggésben vannak. A nyálmirigy ugyanis a mycetomakezdeményből fejlődik. Mindkét szerv sziksejtértékű syncytiumból keletkezik, és nem a magzat embryoképző három sziklevelének morphogenetikus sejtjeiből.

3. A nyálmirigy és vezetőke nem egyforma származású. Maga a mirigy ugyanis a mycetomából, a vezetőke pedig az előbél elejének ectodermális betüremkedéséből keletkezik.

4. A bélcsatorna fejlődés közben sincs semmiféle vonatkozásban a sziksejtekkel, illetve a mycetomával. Mindíg egymástól elszigetelten tűnnek fel.

5. Az Eriosomatidae család nem táplálkozó, sexuális nemzedékében sem nyálmirigy, sem normális mycetoma még az embryóban sem alakul ki. Ennek az a magyarázata, hogy a mycetocyták csak késői fejlődési állapotban és csak a nőténymagzatot fertőzik, mivel rendeltetésük csak a fejlődő pete inficiálásában áll.

6. A levéltetvek központi idegrendszere szabályosan, a szelvényezettéknél megfelelően kezd fejlődni. Később azonban fokozatosan koncentráldódik, úgyhogy a kifejlett állatban csak három dúccsomó található: az agy, a garatalatti dúc és a tori dúcköteg, mely utóbbi az elő- és félig a közép-torban fekszik, s négy ganglionpárból áll.

7. A levéltetvek symbiontáinak működésére vonatkozó eddigi elméletek egyike sem megtámadhatatlan. A symbiosis jelentőségének kulcsát — szerintem — az a fejlődéstani megállapítás szolgáltatja, hogy a nyálmirigy a mycetomakezdeményből fejlődik, melynek célja csak az lehet, hogy a symbionták egy része a nyálmirigybe kerüljön.

8. A nyálmirigyben lakó mikroorganizmusok működése csak abban állhat, hogy gazdájuk számára a nehezen oldható növényi anyagok bontására szolgáló enzymeket termeljenek, hogy ezáltal a növényi szövetek tápanyagtartalmát az állat minél tökéletesebben kihasználhassa.

9. A növényi vírusbetegségek jellemző tüneteiből és a symbionták itt feltárt szerepéből jogosan következtethető, hogy a levéltetvek — nyálmirigyük mikroorganizmusainak váladéka révén — nemcsak egyszerű terjesztői, hanem előidézői is a vírusbetegségeknek. E betegség kórképéhez hasonló jelenségeket ugyanis a növénytetvek — fertőzött szövetből való szívás nélkül is — csupán a nyáluk segítségével is hozhatnak létre.

10. Ez alapon belátható, hogy a szipókás rovarok szívása nyomán gyakrabban jelentkező növényi gubacsképződmények kialakításában is a symbionták működnek közre.

11. Arravonatkozóan, hogy a mycetoma lakói a fejlődő embryók fer-



tözésén kívül gazdájukra más módon befolyással vannak-e, jelenleg semmi biztosat nem mondhatunk.

12. A symbiosiskérdésre vonatkozóan összefoglalásképpen megállapíthatjuk, hogy a levéltetvek mycetomájának és nyálmirigyének symbiontái egymással, valamint az állat szaporodási és táplálkozás-physiologiai folyamataival, ezenkívül az utóbbi következményeképpen jelentkező növényi torzképződményekkel és vírusbetegségekkel a legszorosabb összefüggésben, harmóniában vannak.

13. A levéltetvek nemzedékváltkozásának abban a részében, mikor szűznemzéssel hímek, és a megtermékenyített petékből mindig csak nőtények fejlődnek, egy másik egységes körfolyamatot és biológiai harmóniát láthatunk.

14. E jelenség magyarázata szerintem ugyanis az, hogy a leendő hím-peték érési, de aequatíós osztódása alkalmával az ivarchromosomák osztódása elmarad, s ezért e petékből hímek fejlődnek. Az elmaradt osztódást a gonosoma a hímsejtek reduktíós osztódásakor — az előbbi következményeképpen — pótolja, s emiatt csak egyféle hímsejtek képződnek.

\*

Dolgozatom befejezése alkalmával hálás köszönetet mondok *Kelle Arthur* egyetemi nyilv. r. tanár úrnak azért az érdeklődésért és támogatásért, melyben engem munkám egész menete alatt részesíteni szíves volt.

#### A felhasznált irodalom. — Literatur.

1. Börner, C. u. Schilder, A. F.: Aphidoidea. — In Sorauer: Handbuch der Pflanzenkrankheiten; V. Band, II. Teil, 4. Aufl., 1932.
2. Buchner, P.: Tier und Pflanze in Symbiose, 2. Aufl. Berlin, 1930.
3. Deegener, P.: Der Darmtraktus und seine Anhänge. — In Schröder: Handbuch der Entomologie; I. Band, 1928.
4. Deegener, P.: Nervensystem. — Ugyanott mint 3.
5. Depdolla, Ph.: Die Keimzellenbildung und die Befruchtung bei den Insekten. — In Schröder: Handbuch der Entomologie; I. Bd., 1928.
6. Escherich, K.: Die Forstinsekten Mitteleuropas; I. Bd., Berlin, 1914.
7. Friederichs, K.: Die Grundfragen und Gesetzmäßigkeiten der land- und forstwirtschaftlichen Zoologie, I. u. II. Bd.; Berlin, 1930.
8. Hirschler, J.: Embryogenese der Insekten. — In Schröder: Handbuch der Entomologie; I. Bd., 1928.
9. Kelle, A.: A tölggyolyva okozója. — Erdészeti Lapok; 1937, I. füzet.
10. Köhler, E.: Viruskrankheiten. — In Sorauer: Handbuch d. Pflanzenkrankheiten; I. Bd., II. Teil, 6. Aufl. 1934.
11. Küster, E.: Die Gallen der Pflanzen. — Leipzig, 1911.
12. Küster, E.: Probleme der Pflanzengallen. — Bericht d. Oberhess. Gesellschaft f. Natur- u. Heilkunde zu Gießen; 16. Bd., 1934.
13. Ripper, W.: Zur Frage des Celluloseabbaus bei der Holzverdauung xylophager Insektenlarven. — Zeitschrift f. vergleich. Physiologie; 13. Bd., 2. Heft, 1930.

14. *Schwartz, W.*: Untersuchungen über die Symbiose von Tieren mit Pilzen und Bakterien (II). — Archiv f. Mikrobiologie; 3. Bd., 4. Heft; 1932.
  15. *Tóth, L.*: Über die frühembryonale Entwicklung der viviparen Aphiden. — Zeitschrift d. Morph. u. Ökol. d. Tiere; 27. Bd., 4. H., 1933.
  16. *Tóth, L.*: A levéltetvek intracellularis symbiozisa. — Állattani Közlemények; 32. köt., 3—4. füzet, 1935.
  17. *Tóth, L.*: Beiträge zur Kenntnis der Aphidenspeicheldrüse. — Zeitschrift f. Morph. u. Ökol. d. Tiere; 30. Bd., 4. H., 1935.
  18. *Weber, H.*: Biologie der Hemipteren. Berlin, 1930.
  19. *Weber, H.*: Lehrbuch der Entomologie. Jena, 1933.
  20. *Werder, O.*: Beitrag zur Kenntnis der Aphiden-Fauna von Basel und Umgebung. — Verhandlungen d. Naturforsch. Gesellschaft in Basel; 42. Bd.; 1930—31.
  21. *Will, L.*: Entwicklungsgeschichte der viviparen Aphiden. — Zoolog. Jahrb., Anat., 3. Bd.; 1888.
  22. *Wittlaczil, E.*: Entwicklungsgeschichte der Aphiden. — Zeitschrift f. wiss. Zoologie; 40. Bd.; 1884.
-

## Beiträge zur Biologie der Blattläuse.

Von *L. Haracsi*.

Aus dem Institut für Forstschutz des kön. ung. Palatin Josef Polytechnikums (Leiter: Prof. *A. Kelle*) und aus der kön. ung. Forstlichen Forschungsanstalt (Leiter: Prof. *Gy. Roth*) in Sopron.

Verfasser behandelt in seiner Arbeit ernährungsbiologische und entwicklungsgeschichtliche (embryologische) Untersuchungen der Blattläuse (Aphidoidea).

Er beschreibt die Ernährungsverhältnisse der Blattläuse zu den Pflanzen, in erster Linie die Bedingungen und Ursachen der Gallenbildung. Die Feststellung, daß die Gallenbildung in erster Linie von der Pflanze, bzw. deren physiologischen und Entwicklungszustand abhängt, und daß Tiere nur in zweiter Linie eine Rolle spielen, wird mit Beispielen bewiesen. Die aus dem befruchteten Ei im Frühjahr ausschüpfende Fundatrix ist meist infolge der vorteilhaften Lage allein gallenbildend, die anderen Generationen sind aber dazu ebenfalls fähig.

Die entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen wurden mit den auf Seite 9 des ungarischen Textes aufgezählten Blattlausarten ausgeführt. Die Beobachtungen wurden an gefärbten und fixierten Schnitten im viviparen Muttertier wachsender Embryonen vollzogen, und zwar an der Virgo, wie an der Sexualform. Bei der Entwicklung des Embryos wurde in erster Linie die Ausbildung von Speicheldrüse und Mycetom, sowie jene des Nervensystems untersucht.

An dieser Stelle wird nur *die Entwicklung der Speicheldrüse* und des Mycetoms beschrieben, mit Rücksicht auf die Bedeutung und Neuartigkeit der ersteren. Die beschriebene Art der Speicheldrüsenentwicklung war bis jetzt in der Literatur nicht bekannt. Die Speicheldrüse der Insekten wird allgemein als Einstülpung des äußeren Ectoderms, oder jener des Vorderdarm-Ectoderms betrachtet. Im Gegensatze dazu hat Verfasser auf Grund seiner an einer größeren Zahl von Schnitten von Virgoembryonen des *Prociphilus bumeliae* Schrk. ausgeführten Beobachtungen die Entwicklung der Speicheldrüse folgend beobachtet:

Im Blastula- (Fig. 1), Invaginations- (Fig. 2) und auch in entwickelteren Stadien des Embryowachstums (Fig. 3, 4), wird der mittlere, bzw. dorsale große Teil von einem ungegliederten Syncytium, der sogenannten Mycetomanlage (*myc*) gebildet, in welchem mit Ausnahme einiger größerer Zellkerne, die mit den Blattläusen in Symbiose lebenden, kleinen, kugel- und blasenförmigen Mikroorganismen: die Symbionten Platz nehmen. Diese übertragen sich früh (werden gleichsam vererbt) aus dem Mycetom des Muttertieres, das sich dem Genitalapparat anschmiegt, in die sich entwickelnden Eier, bzw. Embryonen. Im Mycetom sind anfangs (Fig. 2, 3) nur wenig (1—3) Zellkerne zu finden. In dies Organ des entwickelteren Embryos wandern dann einzelne Fettzellen (Zellkerne) über, verteilen sich darin gleichmäßig, während dem sie wachsen (Fig. 5, 6). An der bis jetzt einheitlichen Mycetomanlage zeigt sich im Laufe der weiteren Entwicklung auch eine größere Veränderung. Wenn nämlich an der Bauchseite des Keimes die Ausbuchtungen der Gliedmassenanlagen schon ausgebildet sind und der Darmtrakt einen einheitlichen Kanal darstellt, dann wird der vordere, am Kopfende liegende Teil des Mycetoms allmählich dichter, es ziehen sich mehr Zellkerne hin (auch die ursprünglichen großen Zellkerne), die Färbung ändert sich, da die ursprünglich bläulich-violettfarbige Mycetomanlage (gefärbt mit Haematoxylin von *Ehrlich*) ins bläulich-rötliche, dann braun-rötliche übergeht. Kurz nachher sondert sich dieser Teil von der Mycetomanlage durch eine anfangs seichte Einschnürung allmählich ab, die sich später vertiefend, die Trennung vollzieht (Fig. 5, 6, 7, 13). So entfalten sich aus der ursprünglich einheitlichen Mycetomanlage die Grundmassen, Anlagen zwei neuer Organe. Aus dem vorderen, am Kopfende liegenden, *veränderten Teil entwickelt sich die Speicheldrüse (gl)*, aus dem dahinter befindlichen größeren Teil das eigentliche Mycetom (*myc*).

Die Entstehung der Speicheldrüse aus dem Mycetom wird von anatomischen und auch anderen Tatsachen gefestigt. Die beweisenden Argumente sind kurz folgende: 1. Im frühen Embryonalzustand gehen die Speicheldrüsen- und Mycetomanlage ohne Scheidewand ineinander über. 2. Nach der Trennung liegen sie selbst im entwickelteren Keim noch lange übereinander, während im ausgewachsenen Tier die Speicheldrüse im Prothorax, das Mycetom im Abdomen (Fig. 8, 9, 13 und 15) zu finden ist. 3. Die Zellen und Zellkerne beider Organanlagen sind groß und einander ähnlich, bedeutend größer als die übrigen Zellkerne der Embryonalgewebe, von denen sie im Laufe des Wachstums lange scharf abweichen (Fig. 5, 7, 8, 9 und 13). 4. Die Färbung der beiden Gebilde stimmt anfangs überein, verändert sich nur später und stufenweise. 5. Das Plasma der Drüsenzellen besteht — ähnlich wie beim Mycetom — aus einer Masse kleiner Körner. Diese Körner unterscheiden sich einigermaßen in Färbung und Größe von jenen des Mycetoms, sind diesen im allgemeinen jedoch ähnlich und sind mit voller

Gewißheit mit den aus der Mycetomanlage in die Speicheldrüse übergegangenen Symbionten identisch.

Im weiteren Verlaufe der Entwicklung vollzieht sich im einheitlichen, mehrkernigen Syncytium beider Organanlagen die Zerstückelung des Plasmas, wobei die einzelnen Zellkerne sich mit größerem Plasmahalt umgeben, voneinander getrennt werden, d. h. die einzelnen Zellen werden selbständig (Fig. 8, 9, 10, 11 und 12, *gl* und *myc*). Später trennt sich die Speicheldrüse in sagittaler Richtung in zwei Hälften: die rechte und linke Speicheldrüsenlappe (Fig. 10, *gl*). Eine ähnliche Trennung vollzieht sich auch im vorderen, größeren Teil der Mycetomanlage, wobei diese einem unregelmäßigen, U-förmigen Sack ähnlich wird (Fig. 12 und 15, *myc*). Bei der nachfolgenden Embryonalentwicklung entfernen sich Speicheldrüse und Mycetom allmählich, erstere nach vorne, letztere nach hinten, so daß im fertigen Tier die Speicheldrüse in der Vorderbrust, das Mycetom, an die Genitalien anschmiegend, im Abdomen Platz nimmt (Fig. 15). Inzwischen erfolgt in der Speicheldrüse auch eine gewisse histologische Differenzierung (Fig. 14).

Der Ausführgang der Speicheldrüse beginnt seine Entwicklung unabhängig vom Drüsenkörper. Am ausgebildeteren Embryo (Fig. 13) kann man bei dem unter dem Subösophagalganglion (*gs*) befindlichen Gewebeteil, aus der dem zukünftigen Hypopharynx (*hyp*) entsprechenden Zellenanhäufung eine schmale, röhrenartige Einstülpung (*d gl*) wahrnehmen. Diese verläuft unter dem erwähnten Ganglion nach hinten und scheint nach der Speicheldrüse (*gl*) zu wachsen. Dies Gebilde kann nach seiner Lage und Struktur nur die Anlage des Speicheldrüsen-Ausführganges sein, welche weiter wachsend, sich dem Drüsenkörper anschließt. Darauf entwickelt sich die Speichelpumpe, und wahrscheinlich entsteht daraus auch die kleine Nebendrüse.

Es ist daher ersichtlich, daß während der Embryonalentwicklung der Blattläuse die Speicheldrüsen- und Mycetomanlage miteinander in engster Verbindung stehen. *Die Speicheldrüse entwickelt sich nämlich aus der Mycetomanlage.* Weiter geht hervor, daß beide Organe aus dem dotterzellenartigen Syncytium entstehen und nicht aus morphogenetischen Zellen der drei embryobildenden Keimblätter. Der Ausführgang der Speicheldrüse entsteht aus einer ectodermalen Einstülpung des Vorderdarmes, so sind die Drüse und der Ausführgang nicht gleichen histologischen Ursprunges. Es handelt sich um eine ähnliche Erscheinung, wie bei der Bildung des Genitalapparates und des Darmtraktes der Insekten.

*Über die weiteren Untersuchungen* und in der Arbeit besprochenen hauptsächlich Ergebnisse des Verfassers bietet folgende Zusammenfassung eine kurze Übersicht:

Im Laufe der Entwicklung ist der Darmkanal mit den Dotterzellen,

bzw. dem Mycetom in keiner Verbindung. Diese erscheinen immer abge-sondert voneinander (Fig. 3, 4, 5, 8, 11, 13).

Bei den Sexuales ohne Nahrungsaufnahme der Familie Eriosomatidae (= Pemphigidae) entwickelt sich selbst im Embryo weder die Speicheldrüse, noch das normale Mycetom. Dies erklärt sich damit, daß die Mycetocyten (Mycetomzellen) nur die weiblichen Embryonen und diese auch nur im späteren Entwicklungsstadium infizieren, da ihre Aufgabe ist, das im Embryo zur Entwicklung gelangende, einzige große Ei zu infizieren (Fig. 16, 17, 18). Rudimentäre Darmtrakte sind jedoch bei jedem Geschlecht zu finden.

Das Zentralnervensystem der Blattläuse beginnt sich regelmäßig, der Segmentation entsprechend zu entwickeln. In jedem Abschnitt entstehen je ein Paar Ganglien, die im Vorderteil des Embryos größer, nach hinten im Abdomen allmählich kleiner werden (Fig. 5, 19). Das Bauchmark (mit Hirn) ist im Verhältnis zum Körper des jungen Keimes sehr groß (Fig. 8, 13, 19), darum schmiegen sich die Ganglien schon anfänglich aneinander, wird aber später *relativ* immer kleiner (Fig. 9, 12, 15). In Verbindung damit konzentriert und zieht sich das Nervensystem nach vorne, so daß beim entwickelten Tier nur drei Ganglienmassen zu finden sind: Gehirn, Unterschlundganglion (g. suboesophagale), die im Kopfe über und unter dem Schlund und die thorakale Ganglienmasse, die in der Vorder- und zur Hälfte in der Mittelbrust liegen. Die beiden ersteren entwickelten sich und bestehen aus 3—3 Ganglienpaaren, die letztere setzt sich aus vier Ganglienpaaren zusammen, von denen das kleinste und letzte den konzentrierten Abdominalknoten bildet (Fig. 15 und 20).

*Auf Bedeutung und Sinn der Symbiose* beziehen sich folgende Feststellungen:

Keine der Theorien über die Rolle der Blattlaus-Symbionten (Stickstoffbindung, Wachsbildung, Abbau der Stoffwechsel-Endprodukte, Vitaminbildung) ist unangreifbar. Die Bedeutung der Symbiose wird (nach dem Verfasser) durch die entwicklungsgeschichtliche Feststellung erfaßt, daß die Speicheldrüse aus der Mycetomanlage entsteht, deren Aufgabe nur sein kann, einen Teil der Symbionten in die Speicheldrüse gelangen zu lassen. Die Funktion der Speicheldrüsen-Mikroorganismen wird darin bestehen, dem Wirte Enzyme zur Zersetzung schwer löslicher Pflanzenstoffe (Zellulose, Hemizellulose, Stärke, Eiweiß, usw.) zu liefern, dadurch gelangt das Tier leichter zu flüssigen Nährstoffen, kann somit den Nährstoffinhalt der Pflanzengewebe vollkommener verwerten.

Ob die Bewohner des Mycetoms außer der Infizierung in Entwicklung begriffener Embryonen noch auf andere Art den Wirt beeinflussen, kann mit Sicherheit nicht behauptet werden.

Aus den charakteristischen Symptomen pflanzlicher Viruskrankheiten und den in der Arbeit beschriebenen Eigenschaften der Symbionten kann mit Recht gefolgert werden, daß die Blattläuse nicht nur einfache Verbreiter von Viruskrankheiten sind — wie man es bis jetzt glaubte —, sondern auch solche hervorrufen können. Ähnliche Krankheitserscheinungen vermögen die Blattläuse, ohne aus den infizierten Geweben zu saugen, nur mit Hilfe des Speichels zustande bringen.

Gleichfalls kann man einsehen, daß die Symbionten bei der Entstehung häufiger auftretender Gallenbildungen nach der Saugwirkung von Schnabelkerfen, auch eine Rolle spielen.

Verfasser hält die Symbionten für Sproßkonidien der Exoascales, da diese an lebenden Pflanzen auch ähnliche Mißbildungen hervorrufen können.

Über die Symbiose kann zusammenfassend gesagt werden, daß die Symbionten des Mycetoms und der Speicheldrüse bei Blattläusen miteinander, sowie mit den physiologischen Erscheinungen der Fortpflanzung und Ernährung, dann als Folge letzterer mit auftretenden pflanzlichen Mißbildungen und Viruskrankheiten in engem Zusammenhang, bzw. Harmonie sind.

*Über die cytologische Auffassung des Generationswechsels* der Blattläuse stellt Verfasser auf Grund von Literaturangaben und eigenen cytologischen Überlegungen eine neue Erklärung auf:

Jener Abschnitt des Generationswechsels, wenn auf parthenogenetischem Wege Männchen und aus den befruchteten Eiern immer nur Weibchen entstehen, kann als ein zusammenhängender, einheitlicher Kreislauf und eine biologische Harmonie betrachtet werden. Die Erscheinung findet ihre Erklärung darin, daß während der Reifungs- aber Äquationsteilung zukünftiger Männcheneier die (Geschlechtschromosomen-) Gonosomenteilung unterbleibt; darum entwickeln sich aus den Eiern Männchen. Die ausgebliebene Teilung ersetzt das Gonosom bei der Reduktionsteilung der Spermiocten — als Folge der vorigen, — und darum entstehen nur gleichartige männliche Geschlechtszellen.

### Erklärung der Abbildungen.

#### *Benützte Abkürzungen:*

<i>am</i> = amnion, innere Embryonalhülle.	<i>cr</i> = crumena, Sack zum Zurückziehen der Stechborsten.
<i>an</i> = antenna, Fühler.	<i>ct</i> = Drüsenzentralzelle.
<i>bd</i> = blastoderma, Urkeimblatt.	<i>dc</i> = deuterocephalum (= lobus olfactorius), Mittelhirn.
<i>c</i> = caput, Kopf.	
<i>ca</i> = corpus adiposum, Fettkörper.	
<i>cer</i> = cerebrum, Gehirn.	

<i>d gl</i> = ductus glandulae, Ausführungsgang der Speicheldrüse.	<i>inv</i> = invaginatio, einstülpende Zellenanhäufung.
<i>ec</i> = ectoderma, äußeres Keimblatt.	<i>lb</i> = labium, Unterlippe.
<i>en</i> = entomesoderma, inneres Keimblatt.	<i>lo</i> = lobus opticus, Basalteil des Sehhügels.
<i>ep</i> = epidermis, hypodermis, äußere Haut.	<i>lr</i> = labrum, Oberlippe.
<i>ex</i> = extremitates, Gliedmassenanlagen	<i>ma</i> = musculi alae, Flugmuskeln.
<i>fe</i> = Drüsendeckzelle.	<i>md</i> = mesodaeum, Mitteldarm, Magen.
<i>fö</i> = Drüsenhauptzelle.	<i>myc</i> = mycetom oder mycetocyte.
<i>ga</i> = ganglion abd., Hinterleibsganglion.	<i>n</i> = nucleus, Mycetomkern.
<i>gg</i> = Ganglien der Bauchmarkanlage.	<i>oc</i> = oculus, Komplexauge.
<i>gl</i> = glandula sal., Speicheldrüse.	<i>oes</i> = oesophagus, Speiseröhre.
<i>gl</i> <sub>1</sub> = Nebendrüse.	<i>p</i> = oocyta, Eizelle.
<i>gl</i> <sub>2</sub> = Hauptdrüse.	<i>pc</i> = protocerebrum, Vorderhirn.
<i>gon</i> = Gonadzellen, Urgeschlechtszellen.	<i>pl</i> = Keimplatte, Keimstreifen.
<i>gs</i> = ganglion suboes., Unterschlundganglion.	<i>pr</i> = proctodaeum, Hinterdarm.
<i>gt</i> = ganglion thor., Brustganglion.	<i>ser</i> = serosa, äußere Embryonalhülle.
<i>hyp</i> = hypopharynx.	<i>st</i> = stomodaeum, Vorderdarm.
<i>in</i> = intestinum, Darm.	<i>tc</i> = trophocytae, Nährzellen des Eies.
	<i>v</i> = Sammelgang der Drüse.

Auf den Zeichnungen 9—20 sind die Zellen wegen der kleinen Vergrößerung teilweise etwas schematisch dargestellt.

*Fig. 1.* *Prociphilus bumeliae* Schrk, Fundatrigenia (Fg.); Blastula-Stadium. Vergr. 820.

*Fig. 2.* *Prociphilus bumeliae*. Fundatrigenia (Fg.); Keimanlage im Zustand der Invagination. Vergr. 600.

*Fig. 3.* *Prociphilus bum.* (Fg.) Embryo am Beginn der Darmkanalausbildung; sagittaler Längsschnitt. Vergr. 410.

*Fig. 4.* *Prociphilus bum.* Junger Embryo schematisch; sagittaler Längsschnitt.

*Fig. 5.* *Prociphilus bum.* (Fg.) Junger Embryo; sagittaler Längsschnitt. Vergr. 190.

*Fig. 6.* *Prociphilus bum.* (Fg.) Embryo; sagittaler Längsschnitt; Mikrophotogramm. Vergr. 170. — Links der Kopfteil, oben die Rückseite. In der Mitte des Embryos ist ein dünnes, dunkles, röhrenartiges Gebilde als Teil des Darmtraktes sichtbar. Darunter sind die drei Thoraxganglien (mit hellen Flecken) ausnehmbar; über dem Darm gegen den Kopf liegen die dunkelgefärbte Speicheldrüse und mehr rückwärts das Mycetom, die miteinander zusammenhängen.

*Fig. 7.* *Prociphilus bum.* (Fg.) Embryo; unregelmäßiger Längsquerschnitt; Mikrophot. Vergr. 185. — In der längsseitigen Mittellinie des Schnittes ist ein in der Mitte etwas aufgeschwollener Teil des Darmkanals sichtbar. Daneben rechts und links oben liegen die zwei Speicheldrüsenhälften. Unterhalb letzterer ist links ein Teil des Nervensystems, rechts ein Teil des Mycetoms ausnehmbar. Rechts hängen Speicheldrüse und Mycetom zusammen.

*Fig. 8.* *Prociphilus bum.* (Fg.). Entwickelterer Embryo; sagittaler Längsschnitt; Mikrophot. — Vergr. 160. — Links die Bauchseite, oben das Kopfende. Unter der Bauchseite ist der lange Rüssel sichtbar. Der im Körper mehr an der Bauchseite entlang ziehende, dicke Strang (mit hellen Innern) ist das Bauchmark. Rechts vom rückwärtigen Ende dieses liegt ein schlingenartiger, röhrenförmiger Teil des Darmtraktes. Rechts vom Darm ist das große Mycetom, darüber die dunkle Speicheldrüse sichtbar.

*Fig. 9.* *Prociphilus bum.* Embryo; etwas schräger sagittaler Längsschnitt. Vergr. 190.



*Fig. 10.* *Prociphilus bum.* — Entwickelterer Embryo; thorakaler Querschnitt. Vergr. 300.

*Fig. 11.* *Prociphilus bum.* — Embryo; Abdominalquerschnitt. Vergr. 190.

*Fig. 12.* *Prociphilus bum.* — Entwickelterer Embryo; Horizontallängsschnitt. Vergr. 190.

*Fig. 13.* *Prociphilus bum.* — Entwickelterer Embryo; Sagittalschnitt. Vergr. 300.

*Fig. 14.* *Lachnus roboris* L. — Horizontalschnitt durch die Speicheldrüsenhälfte einer entwickelten Virgo. Vergr. 190.

*Fig. 15.* *Pemphigus spirothecae* Pass. — Entwickelte Virgo; Horizontalschnitt; schematische Übersicht. Vergr. 45.

*Fig. 16.* *Pemphigus spir.* — Junger Embryo eines Sexualweibchens; Sagittalschnitt. Vergr. 140. Die am Embryo haftende Mycetocyte infiziert diesen später.

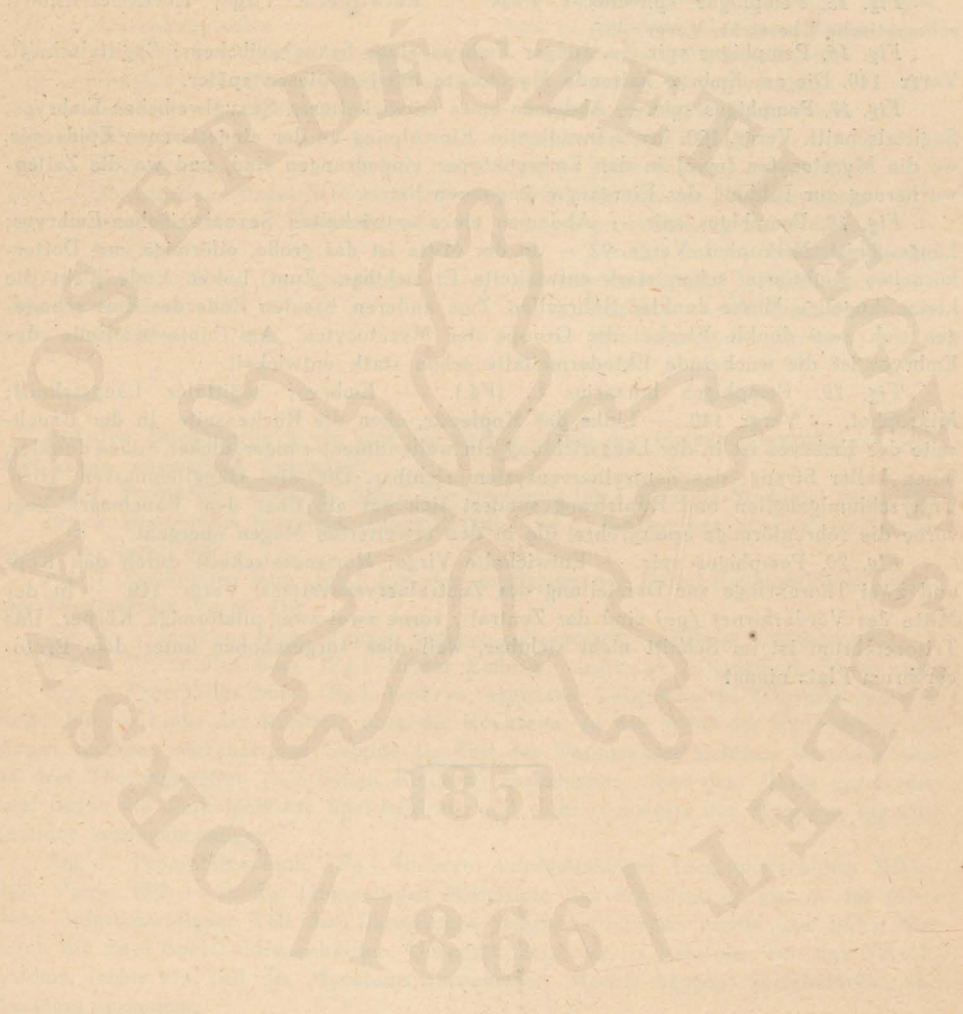
*Fig. 17.* *Pemphigus spir.* — Abdomen eines entwickelteren Sexualweibchen-Embryos; Sagittalschnitt. Vergr. 190. inv = Invaginatio, Einstülpung an der eingerissenen Epidermis, wo die Mycetocyten (myc) in den Embryokörper eingedrungen sind, und wo die Zellwucherung zur Bildung des Eierganges begonnen hat.

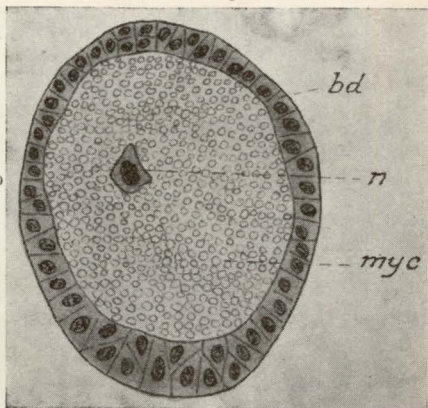
*Fig. 18.* *Pemphigus spir.* — Abdomen eines entwickelten Sexualweibchen-Embryos; Längsschnitt; Mikrophot. Vergr. 92. — In der Mitte ist das große, eiförmige, mit Dotterkörnchen punktierte, schon stark entwickelte Ei sichtbar. Zum linken Ende klebt die kleine, kugelige Masse dunkler Nährzellen. Zum anderen, basalen Ende des Eies schmiegen sich zwei dunkle Flecke: die Gruppe der Mycetocyten. Am hinteren Ende des Embryos ist die wuchernde Ektodermalfalte schon stark entwickelt.

*Fig. 19.* *Pemphigus bursarius* L. (Fg.). — Embryo; sagittaler Längsschnitt; Mikrophot. — Vergr. 140. — Links das Kopfende, oben die Rückenseite. In der Bauchseite des Embryos ist in der Längsrichtung ein wellenlinienförmiger, dicker, außen dunkler, innen heller Strang: das Zentralnervensystem sichtbar. Die drei Ganglienmassen: Hirn, Unterschlundganglion und Rumpfstrang sondert sich gut ab. Über dem Bauchmark liegt vorne die röhrenförmige Speiseröhre, die in den erweiterten Magen übergeht.

*Fig. 20.* *Pemphigus spir.* — Entwickelte Virgo; Horizontalschnitt durch den Kopf und zwei Thoraxringe zur Darstellung des Zentralnervensystems. Vergr. 140. — In der Mitte des Vorderhirnes (*pc*) sind der Zentral-, vorne zwei-zwei pilzförmige Körper. Das Tritocerebrum ist im Schnitt nicht sichtbar, weil dies vorgeschoben unter dem Protocerebrum Platz nimmt.

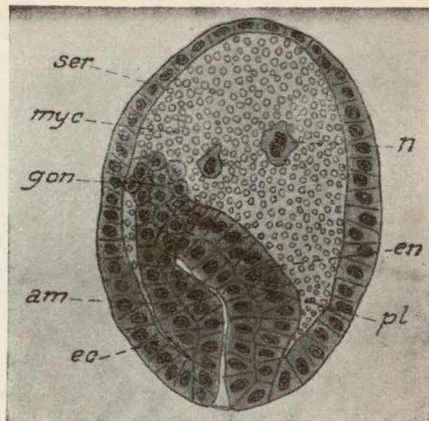
Faint, illegible text from the reverse side of the page, appearing as bleed-through.





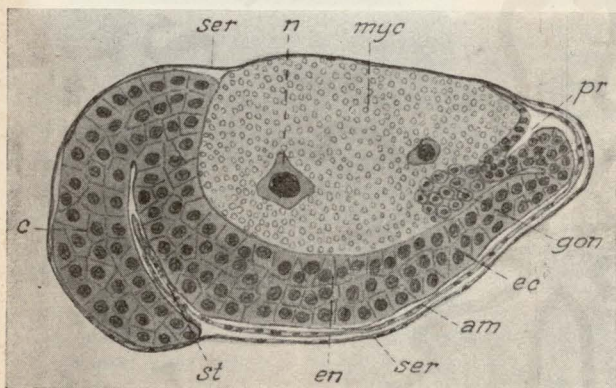
1. ábra.

*Prociphilus bumeliae* Schrk. Fundatrigenia (Fg.); blastula állapot. (820.)\*



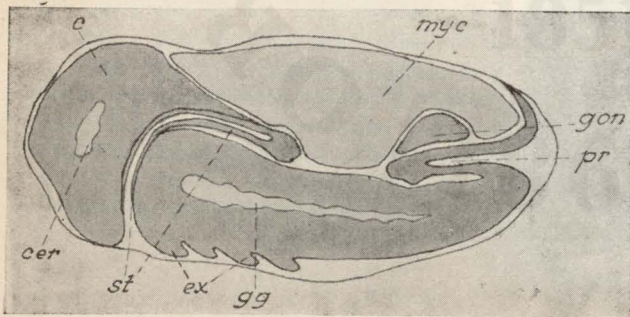
2. ábra.

*Prociphilus bumeliae*. Fundatrigenia (Fg.); kezdeti embryo az invagináció stádiumában. (600.)



3. ábra.

*Prociphilus bum.* (Fg.). Embryo a bélcsatorna kialakulásának kezdetén; sagittális hosszmetset. (410.)



4. ábra.

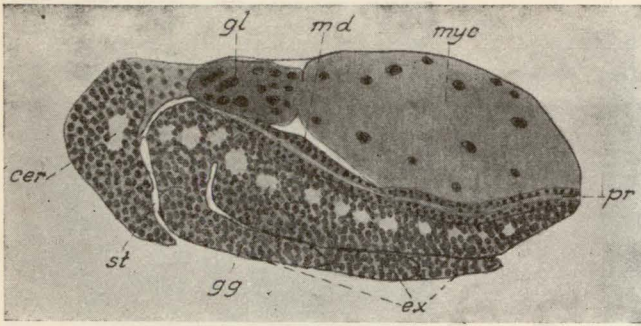
*Prociphilus bum.* — Fiatal embryo sematikusan; sagittális hosszmetset.

#### A jelzések magyarázata:

*am* = amnion, belső embryonális burok;  
*bd* = blastoderma, őscsirailemez; *c* = caput, fej;  
*cer* = cerebrum, agykezdemény; *ec* = ectoderma, külső csirailemez; *en* = entomesoderma, belső csirailemez; *ex* = extremitates, végtagkezdemények; *gg* = a hasdúc-lánckezdemény ganglionjai; *gon* = ősvivar-sejtek; *myc* = mycetomakezemény; *n* = nucleus, sejttag a mycetomában; *pl* = csirasáv; *pr* = proctodaeum, utóbélkezdemény; *ser* = serosa, külső embryonális burok; *st* = stomodaeum, előbélkezdemény.

\* A zárójelben levő szám a nagyítás mértékét jelzi.

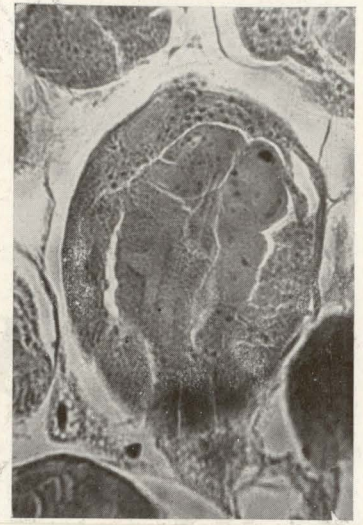
Rajzolta: *Haracsi L.*



5. ábra

*Prociphilus bum.* (Fg.). Fiatal embryo; sagittalis hosszmetset. (190.)

*cer* = cerebrum, agy; *ex* = extr, végtagkezdemények; *gg* = hasdúclánkezdemény; *gl* = glandula salivalis, nyálmirigykezdemény; *md* = mesodaeum, középbél; *myc* = mycetoma; *pr* = proctodaeum, utóbél; *st* = stomodaeum, előbél.



7. ábra.

*Prociphilus bum.* (Fg.). Embryo; szabálytalan, ferde hosszkeresztmetset; mikrofot. (185.) A metszet hosszanti középvonalában a közepén kissé duzzadt bélcsőrészlet látható. Emellett fönt jobbra és balra a két nyálmirigyfél fekszik. Az utóbbiak alatt baloldalt az idegrendszer, jobbra pedig a mycetoma egy-egy darabja tűnik fel. Jobboldalt a nyálmirigy és a mycetoma összefüggnek.



6. ábra.

*Prociphilus bum.* (Fg.). Embryo; sagittalis hosszmetset; mikrofotofelvétel. (170) Baloldalt van a feji rész, felül a háti oldal. A magzat középtáján vékony, sötét, csőszerű képlet: a bélcsatorna egy részlele látható. Ez alatt jól kitűnik a három tori dúc (világos foltokkal), fölötte pedig a fej felé a sötétszínű nyálmirigy és hátrább a mycetoma helyezkedik el, melyek egymással összefüggnek.



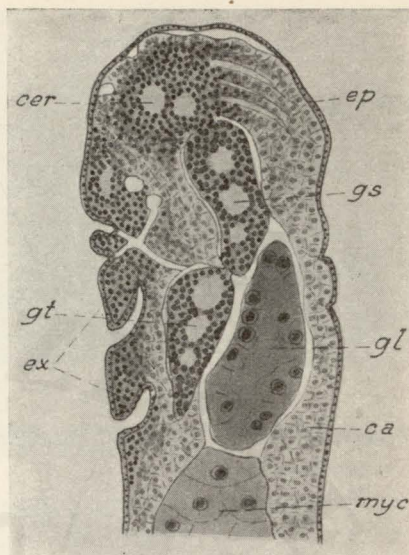
8. ábra.

*Prociphilus bumeliae* (Fundatrigenia). Fejlettebb embryo; sagittalis metszet; mikrofelvétel. (160.) Baloldalt van a hasi oldal, fent a feji vég. A hasi rész alatt a hosszú szipóka látszik. A testben, inkább a hasi oldalon végighúzódó, világos belsejű, vastag köteg az idegrendszer (hasdúcclánc). Ennek hátsó vége mellett jobbról a hurokalakú, csöszzerű bélrészlet fekszik. A bélcsőtől jobbra a nagy mycetoma, efölött pedig a sötét nyálmirigy látható.

*A jelzések magyarázata:*

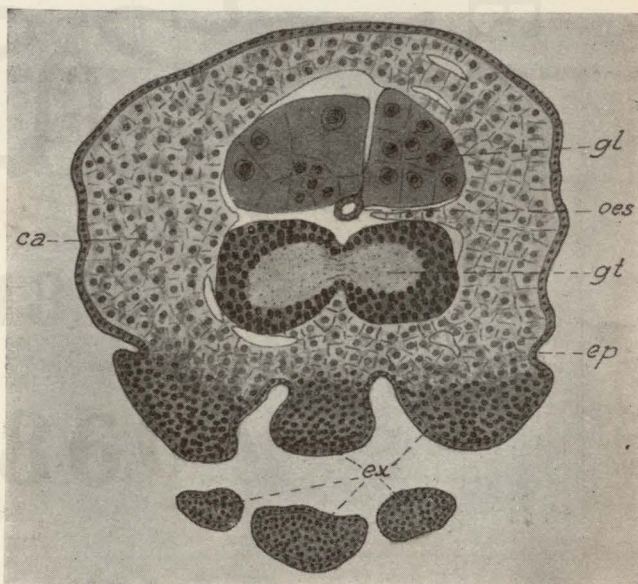
ca = corpus adiposum, zsírtest, kötőszövet; cer = cerebrum, agy; ex = végtagkezdemények; ep = epidermis, hám; gl = glandula, nyálmirigy; gs = ganglion suboesophagale, garatalatti dúc; gt = ganglion thoracale, tori dúc; myc = mycetoma; oes = oesophagus, nyelöcső.

\* A 9—20. rajzokon a sejtek ábrázolása a használt nagyítás kicsinsége miatt részben kissé sematikus történt.



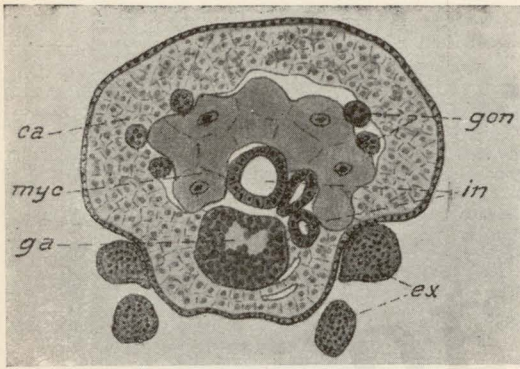
9. ábra.\*

*Prociphilus bum.* — Embryo; kissé ferde sagittalis hosszmetset. (190.)



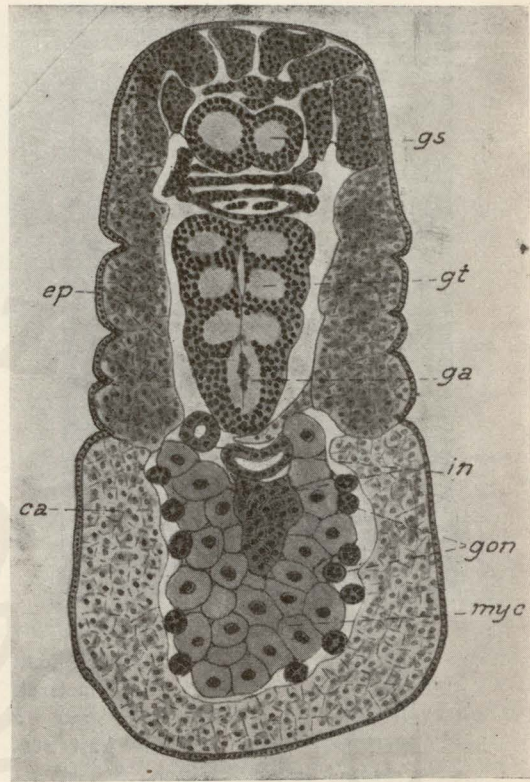
10. ábra.

*Prociphilus bum.* — Fejlettebb embryo; keresztmetset a toron át. (300.)



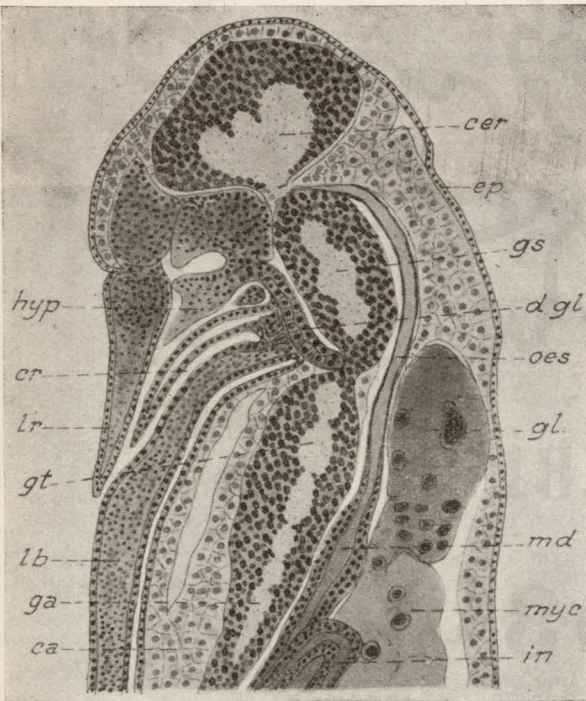
11. ábra.

*Prociphilus bum.* — Embryo; keresztmetszet a potrohon át. (190.)



12. ábra.

*Prociphilus bum.* — Fejlettebb embryo; horizontális hosszmetset. (190.)

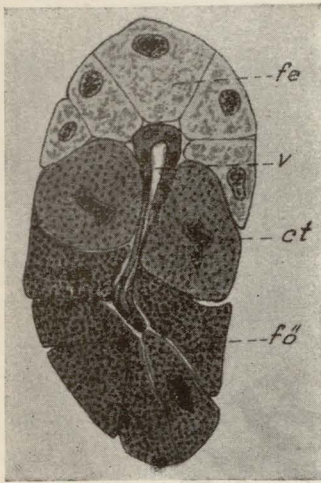


13. ábra.

*Prociphilus bum.* — Fejlettebb embryo; sagittális metszet (300.)

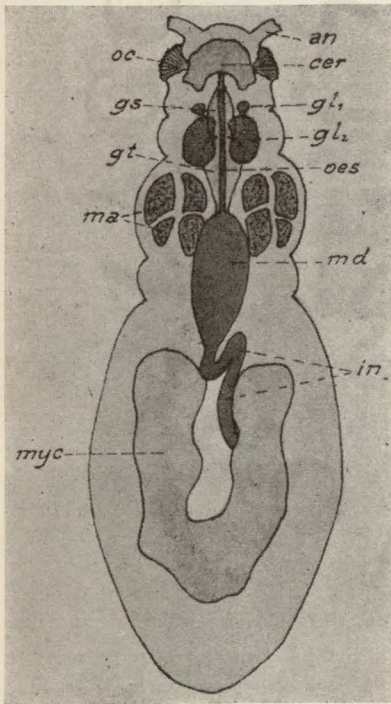
**Jelölések:**

ca = corpus adip., zsírtest; cer = cerebrum, agy; cr = crumena, a szűrőserték behúzására szolgáló zsák; d gl = ductus glandulae, a nyálmirigy vezetőke; ex = extremitates; ep = epidermis; ga = ganglion abdominale, potrohi dúc; gl = glandula, nyálmirigy; gon = gonad- (ivarszerv-) kezdemények; gs = ganglion suboes.; gt = ganglion thor.; hyp = hypopharynx; in = intestinum, (utó-) bél; lb = labium, alsó ajak; lr = labrum, felső ajak; md = mesodaeum; myc = mycetoma; oes = oesophagus.



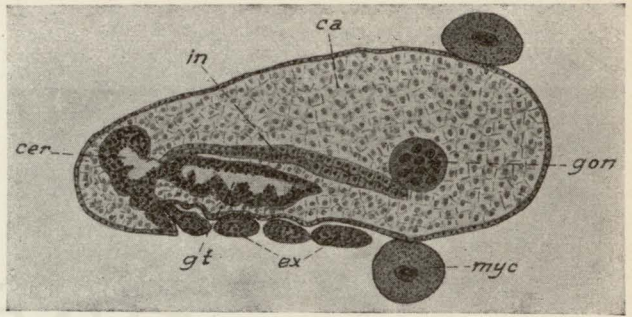
14. ábra.

*Lachnus roboris* L. — Kifejlett virgo egyik nyálmirigyfelének vízszintes metszete. (190.)



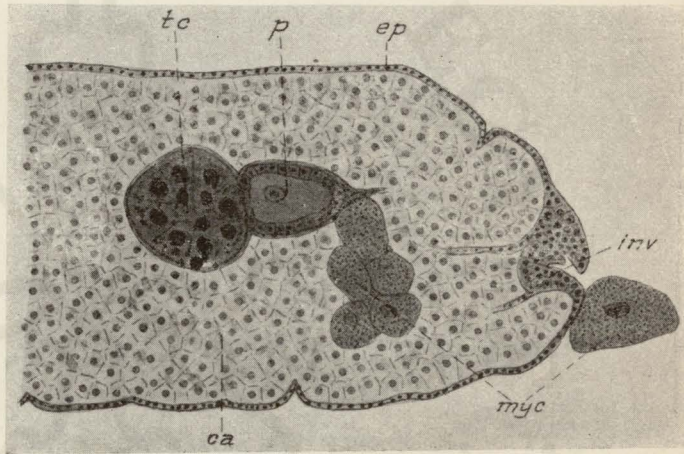
15. ábra.

*Pemphigus spirothecae* Pass. — Kifejlett virgo; vízszintes metszet; átnézeti kép szematikusan. (45.)



16. ábra.

*Pemphigus spir.* — Fiatal sexuális nőstényembryo; sagittális metszet. (140.) Az embryohoz tapadó mycetocya később ennek testét fertőzi.



17. ábra.

*Pemphigus spir.* — Fejlettebb sexualis nőstényembryo potroha; sagittális metszet. (190)

#### A jelzések magyarázata:

an = antenna, csáp; ca = corpus adip;  
 cer = cerebrum; ct = centrális mirigysejt;  
 ep = epidermis; ex = extremitates; te = mirigyfedősejt; fő = mirigyfősejt; gl<sub>1</sub> = mellékmirigy; g<sub>2</sub> = főmirigy; gon = gonadsejtek; gs = ganglion suboes.; gt = ganglion thor; in = intestinum; inv = invaginatio, betüremkedő sejtcsoport; ma = musculi alae, szárnyizmok; md = mesodaeum, gyomor; myc = mycetoma; oc = oculus, szem; oes = oesophagus; p = oocyta, petesejt; tc = trophocytae, a pete tápláló sejtjei; v = a nyálmirigy gyűjtő vezetéke.



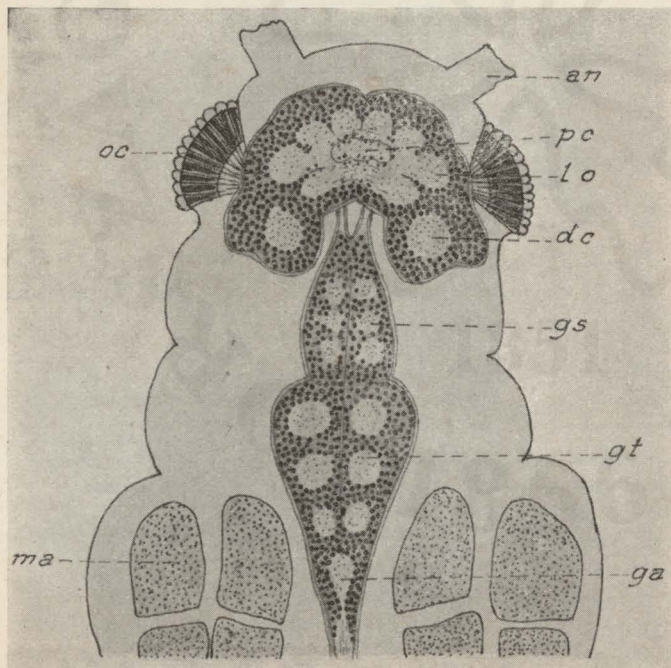
18. ábra.

*Pempigus spir.* — Fejlettebb sexuális nőstényembryo potroha; hosszmetset; mikrofotofelvétel. (92.) A közepén a nagy tojásalakú, szikszemcséktől pettyezett, fejlett pete látható. A baloldali végéhez tapad a sötét tápláló sejtek gömbalakú kis tömege. A másik, basalis végén idesímulva a mycetocyták két sötét foltja tűnik ki. A magzat hátsó végén az ectodermális betüremkedés már erősen fejlett.



19. ábra.

*Pempigus bursarius* L. (Fg.) Embryo; sagittalis hosszmetset; mikrofot. (140.) Baloldalt van a feji vég, fent a háti oldal. A magzat hasi felében a hullámvonalalakú, vastag, kívül sötét, belül világos köteg; a központi idegrendszer látható. A három dúccsoport: agy, garatalatti dúc és a törzsi dúccsor jól elkülönül egymástól. A hasdúc-lánc fölött a vékony nyelöcső a tágabb gyomorral fekszik.



20. ábra.

*Pempigus spir.* — Kifejlett virgo; horizontális metszet a fejen és két torszelvényen át a központi idegrendszer feltűntetésére. (140.) A tritocerebrum a metszeten nem látszik, mert ez elöretolódva a protocerebrum alatt helyezkedik el.

*an* = antenna; *dc* = deutocerebrum, középagy; *gs* = ganglion suboes.; *gt* = ganglion thor.; *ga* = ganglion abd.; *lo* = a látótelep basalis része (lobus opticus); *ma* = musculi alae; *oc* = oculus; *pc* = protocerebrum, előagy, közepén a centralis, elől pedig a két-két gombaalakú testtel.





