

Elfter Band

Heft 3

ARBEITEN AUS DER
BIOLOGISCHEN REICHSANSTALT FÜR
LAND- UND FORSTWIRTSCHAFT



INHALT:

Dr. W. Baunacke:

Untersuchungen zur Biologie
und Bekämpfung des Rübennematoden
Heterodera schachtii Schmidt

Mit 5 Tafeln und 2 Tabellen im Text

Jedes Heft ist einzeln käuflich

Verlagsbuchhandlung
Paul Parey

Berlin
1922

Verlagsbuchhandlung
Julius Springer

Alle Rechte, auch das der Übersetzung, vorbehalten.

(Aus dem Laboratorium für allgemeinen Pflanzenschutz.
Vorstand: Regierungsrat Dr. M. Schwartz.)

Untersuchungen zur Biologie und Bekämpfung des Rüben- nematoden *Heterodera schachtii* Schmidt.

Von

Dr. W. Baunacke.

Plan.

I. Die wirtschaftliche Bedeutung der Rübenmüdigkeit.....	185
II. Die Verbreitung der Rübenmüdigkeit in Deutschland.....	187
III. Die Untersuchung rübenmüder Böden	188
1. Direkte Bodenuntersuchung vor Erwerb oder Anbau	189
2. Indirekte Feststellung der Verseuchung	191
3. Bodenuntersuchung zur Kontrolle von Bekämpfungsmaßnahmen	196
4. Bodenuntersuchung zum Zwecke der Begutachtung rübenmüder Böden	198
IV. Die bisherigen Mittel und Verfahren zur Bekämpfung der Rübenmüdigkeit	199
V. Die Reaktionen der freien Larve, ausgelöst durch thermische und chemische Reize.....	222
VI. Die thermische und chemische Reizbarkeit der Embryonen und Larven innerhalb der Zyste.....	241
VII. Das System der Arterhaltung und Verbreitung des Wurmes	252
VIII. Neue Wege zur Bekämpfung des Wurmes	280
IX. Zusammenfassung	286
X. Schluß	288

I. Die wirtschaftliche Bedeutung der Rübenmüdigkeit.

Němec hat nicht so unrecht, wenn er in der Einleitung zu seiner Arbeit: »Über die Nematodenkrankheit der Zuckerrübe«¹⁾ sagt, man müsse sich eigentlich erst rechtfertigen, wenn man zu einer Frage, die seit 60 Jahren eine so häufige und vielseitige Erörterung und eingehende Bearbeitung erfahren hat, wie die Rübenmüdigkeitsfrage, noch Neues vorbringen zu können glaubt. Es ist aber in allen beteiligten Kreisen bekannt, daß diese Frage trotz aller im Laufe jener Jahre darauf verwandten beträchtlichen pekuniären Mittel, trotz aller Mühe und Zeit, die hervorragende Sachverständige ihr gewidmet haben, noch immer ihrer praktischen Lösung harret.

Die Erfolge der mannigfachen bisher angegebenen Methoden zur Bekämpfung der Rübenmüdigkeit des Ackers, welche durch den Fadenwurm *Heterodera schachtii* Schmidt verursacht wird, haben die landwirtschaftliche Praxis nicht zur Übernahme solcher Maßnahmen in den Wirtschaftsbetrieb zu bewegen vermocht. Die hier und dort erzielten Erfolge haben sich als so rasch vergänglich erwiesen, daß es dem Landwirt nicht verdacht

¹⁾ 1911. Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten S. 1.

werden kann, wenn er die Mühe und die hohen Kosten der Durchführung solcher Maßnahmen nicht auf sich nimmt und statt dessen die verseuchten Rübenäcker lieber überdüngt, um damit den Nematodenschaden zu paralysieren. Gelangt er dadurch doch zu einer immerhin befriedigenden und bei den heutigen Rübenpreisen auch lohnenden Ernte.

Diese gegenwärtig fast allgemein geübte Überschußdüngung ist aber leider keine Bekämpfungsmethode, sondern nur ein Notbehelf. Ja, weniger als das, ist sie geradezu eine Methode zur künstlichen Massenzüchtung des Parasiten, wie sie wirkungsvoller nicht erdacht werden konnte. Die ausgedehnten Flächen der alten deutschen Rübenbauzentren, wo man sich dieses Notbehelfs in weitgehendstem Maße bedient, werden infolgedessen im Laufe der Zeit vom Wurme immer mehr durchseucht. Wie Molz¹⁾ in jüngster Zeit festgestellt hat, ist der Parasit gerade in stark gedüngten Feldern in großer Menge anzutreffen und findet eine starke Ausbreitung vorwiegend in jenen Bezirken Deutschlands, die sich durch einen ausnehmend hohen Stickstoffdüngerverbrauch auszeichnen. »In letzter Hinsicht«, sagt dieser Autor S. 772, »tritt besonders die Provinz Sachsen heraus, die vor dem Kriege etwa ein Viertel des gesamten Stickstoffdüngers Deutschlands in Anspruch nahm. Die Provinz Sachsen ist bekanntlich nun aber auch das Land, das die meisten infolge Nematodenbefalls rübenmüden Böden besitzt.«

Der gefürchtete Schmarotzer zeigt bekanntermaßen ein Anpassungsvermögen, das ihn nur wenige unserer landwirtschaftlichen Kulturpflanzen völlig verschonen läßt. Über Ackerunkräuter der verschiedensten Art nimmt er seinen Weg zu Kulturpflanzen, denen er sonst ferngeblieben, und gewöhnt sich schließlich auch an diese. Das gerade für Heteroderenherde so überaus charakteristische Unkraut der Rübenfelder, *Solanum nigrum*, L., der schwarze Nachtschatten, wird stellenweise stark von ihm befallen, und so erscheint es nur natürlich, daß der Parasit sich hier und da auch an die jenem so nahe verwandte Kartoffel *Solanum tuberosum* gewöhnt und sie dann regelmäßig als Wirtspflanze benutzt.

Schon 1881 berichtet Kühn²⁾ die Auffindung heteroderenbefallener Kartoffelpflanzen. Neuere Beobachtungen Zimmermanns³⁾ in mehreren Kreisen Mecklenburgs zeigen, daß sich der Parasit⁴⁾ auch dieser Pflanze in einem Maße anzupassen vermag, daß er deren Anbau nicht nur schädigt, sondern stellenweise völlig unterbindet und sich rasch weiter ausbreitet. Daß der Wurm von Rüben auch auf die verschiedensten Halmfrüchte übergeht, ist ebenso bekannt, wie die Tatsache, daß die von ihm gebildeten Dauerzysten die junge Schmarotzerbrut über lange Jahre hinweg entwicklungsfähig zu erhalten vermögen. Berücksichtigt man ferner, daß gerade diese Dauerzysten oder Brutkapseln mit verseuchten Saatkartoffeln bzw. mit Abfällen solcher im Dünger leicht verschleppt werden und der Gewöhnung des Parasiten an unsere wichtigsten Nährpflanzen gerade

¹⁾ 1920. Landw. Jahrb., 54. Bd., Heft 5.

²⁾ 1881. Bericht a. d. Physiol. Lab. u. d. Versuchsanstalt d. landw. Inst. d. Univ. Halle, 3. Heft.

³⁾ 1920. Zeitschr. f. Pflanzenkrankheiten, XXX. Bd., Heft 4—5.

⁴⁾ Nach den von Zimmermann gegebenen Abbildungen und Beschreibungen kann es sich nur um einen Heteroderenstamm der Spezies *schachtii* handeln, zumal auch Hiltner schon 1909 erwähnt, »daß auch die Rüben nematode auf die Wurzeln der Kartoffeln übergeht« (Pflanzenschutz, Stuttgart, 1909, S. 206). Dagegen dürfte das von Hollrung untersuchte Vorkommen nach dem neueren Berichte dieses Autors auf eine andere Spezies der Gattung hinweisen (Sächs. Landw. Presse, Nr. 49, 42. Jg., 1921).

in den fruchtbarsten Teilen des Reiches nichts im Wege steht, so erübrigt sich jeder Hinweis auf die außerordentlich ernste Gefahr, die in jener künstlichen Fortzucht des Schädling beim Fehlen wirksamer und wirtschaftlich durchführbarer Bekämpfungsmethoden für unsere Volkswirtschaft liegt.

Jede Massenzüchtung führt leicht zur Ausbildung spezifisch angepaßter Stämme des Schmarotzers da, wo eine ihm zusagende Wirtspflanze zu oft oder gar in dauernder unmittelbarer Folge angebaut wird, wie das Jahrzehnte hindurch beim Rübenbau geschah und im Kleinbetrieb mit Rüben und Kartoffeln stellenweise auch heute noch üblich ist. Gerade solche in ihrer Ernährung auf bestimmte Wirtspflanzen eingestellte Stämme des Wurmes zeichnen sich unter sonst günstigen Verhältnissen durch stärkere Vermehrung und raschere Ausbreitung vor den mehr polyphagen Stämmen der Art aus. So ergab die künstliche und unter Fernhaltung aller die mechanische Verbreitung der Tiere fördernden Einflüsse im November 1919 bewirkte Übertragung einer in Bromberg auf Zuckerrüben hochgezüchteten Heteroderenrasse auf eine zuvor vollständig heteroderenfrei befundene Parzelle des Dahlemer Versuchsfeldes schon nach Ablauf eines Jahres trotz ungünstiger Entwicklungsbedingungen eine vollständige Verseuchung der etwa 60 qm großen Fläche. Es fanden sich am Ende des ersten Jahres nach der Infektion an einer ganz wahllos dem Boden etwa 1 m von der Impfstelle entfernt entnommenen Rübe etwa 200 Dauerzysten des Wurmes, diejenigen ungerechnet, die, an den feineren Wurzeln sitzend, im Boden verblieben waren (im Gegensatz zu anderen Rüben, deren Zystenbesatz ein Mehrfaches dieser Zahl betrug, war jene Rübe als nur mäßig stark befallen zu bezeichnen). Mit Strubell¹⁾ den Brutinhalt einer Zyste zu 300 Individuen berechnet, bedeutet das einen Verseuchungsgrad von 60 000 Larven auf eine mäßig infizierte Pflanze. Was das heißen will, wird aber weiterhin durch die Tatsache illustriert, daß der genannte Autor die Vermehrungsfähigkeit einer einzigen Heteroderenlarve im Verlaufe nur eines Sommers unter Voraussetzung günstigster Bedingungen auf 22 781 Milliarden Nachkommen bezifferte.

II. Die Verbreitung der Rübenmüdigkeit in Deutschland.

Die Gefahr der Verseuchung bisher gesunder Anbauflächen durch Verschleppung von den Hauptseuchengebieten her ließ es angebracht erscheinen, Erhebungen über die derzeitige Verbreitung der Rübenmüdigkeit in Deutschland anzustellen. Die Ackerbauabteilung der Deutschen Landwirtschaftsgesellschaft ließ hierzu in der entgegenkommendsten Weise ihre Hilfe und veranstaltete eine Umfrage, deren Ergebnis mit den Angaben einiger Hauptstellen für Pflanzenschutz und dem in der Biologischen Reichsanstalt gesammelten Tatsachenmaterial die Grundlagen für die hier gegebene kartographische Darstellung der Verbreitungsbezirke der Rübenmüdigkeit in Deutschland bilden. In der Literatur finden sich sehr verstreut nur allgemeinere Hinweise auf die Anbaubezirke, wenige genauere Ortsangaben wurden mitberücksichtigt.

Innerhalb der alten Reichsgrenzen kennen wir drei große Bezirke mit ausgesprochener Rübenkultur (vgl. Tafel I). Der bedeutendste von ihnen umfaßt einen großen Teil

¹⁾ 1888. Bibliotheca zoologica, Heft 2.

der Provinz Sachsen, Anhalts und Braunschweigs und geht an seinem Nordwestende in den hannöverschen über, der sich im Leinetal etwa bis Göttingen südwärts zieht, während er südöstlich einen Ausläufer über die nördlichen Teile des Freistaates Sachsen bis in die Gegend um Riesa entsendet. Nächst diesem der größte Rübenbaubezirk ist der schlesische, der sich hauptsächlich links der Oder ungefähr zwischen den Städten Glogau, Breslau, Brieg, Neisse und Schweidnitz ausdehnt und westlich nahe an Görlitz heranreicht. Der drittgrößte Bezirk, der westpreußische, umfaßt das Gelände der Weichselmündung zwischen Danzig, Elbing und Marienwerder; auch er sendet einen langen breiten Ausläufer über pommersches Gebiet westsüdwestlich bis in die Gegend von Neustettin. Als geschlossene Anbaudistrikte geringeren Umfanges kommen in Frage drei Bezirke in der ehemaligen Provinz Posen, und zwar nördlich von Bromberg im Brahetal, im Kreise Hohensalza und im Südostzipfel der Provinz. Letzterer zieht sich von der Warthe gleichlaufend mit der alten Reichsgrenze südlich bis nach Ostrowo hin. In ähnlicher Ausdehnung dient das Gelände des Oderbruches um Küstrin herum der Rübenkultur, während sich östlich und nordöstlich an die großen mecklenburgischen Seen ein weiterer und noch etwas größerer Rübenbaubezirk anschließt. Im Vergleich mit dem Rübenbau dieser Gegenden ist der in der Rheinprovinz, Hessen-Darmstadt und Rheinhessen, Württemberg und Schleswig-Holstein betriebene Rübenbau nur von geringerer Bedeutung.

Der Größe der Rübenbaubezirke entsprechen ungefähr auch die Zahlen der aus den einzelnen Bezirken vorliegenden Meldungen über das Auftreten der Rübenmüdigkeit. Während aus dem sächsisch-anhaltischen nicht weniger als 35 Fundorte gemeldet wurden, die sämtlich innerhalb des von den Städten Magdeburg, Köthen, Halle und Halberstadt begrenzten Raumes liegen, sind aus dem nächstbedeutenden schlesischen Anbauggebiet nur fünf Heteroderenvorkommen bekanntgeworden. Über das Auftreten des Schmarotzers in den Anbaugebieten von Westpreußen, Posen, Hessen-Darmstadt, Rheinhessen und von Braunschweig finden sich in der Literatur nur allgemeine Hinweise. Aus dem Oderbruch wurden zwei, aus der Gegend südlich Berlins ein, aus Mecklenburg zwei, aus Schleswig-Holstein zwei, aus Hannover drei, aus der Rheinprovinz zwei und aus Württemberg ein Vorkommen des Schädling berichtet. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß der Wurm in Wirklichkeit viel verbreiteter vorkommt, als das unsere Erhebungen erkennen lassen, und man darf ganz unbedenklich damit rechnen, daß dort, wo er überhaupt auftritt, ausgedehnte Flächen von ihm verseucht sind. Dafür spricht schon sein biologisches Verhalten.

III. Die Untersuchung rübenmüder Böden.

Untersuchungen, die an der Abteilung für Pflanzenkrankheiten des Kaiser-Wilhelm-Instituts für Landwirtschaft in Bromberg im Jahre 1914 begonnen und durch die Kriegsjahre und die Übergabe jener Anstalt an den polnischen Staat zweimal unterbrochen, im Laboratorium für allgemeinen Pflanzenschutz der Biologischen Reichsanstalt fortgesetzt worden sind, haben zu Resultaten geführt, deren praktische Verwertung zunächst eine einfache und verhältnismäßig rasche Bodenuntersuchung ermöglicht. Es wurde eine Methode ausgearbeitet, mit deren Hilfe

auch der Landwirt seinen Boden auf das Vorkommen des Rübennematoden selbst zu prüfen vermag. Sie besteht in der Feststellung des Gehaltes des Bodens an Dauerzysten in seinen verschiedenen Tiefen. Die oberste, etwa 30 cm mächtige Kulturschicht bietet dem Wurme während der längsten Zeit im Jahre geeignete Entwicklungsbedingungen. Er kommt daher vor allem hier zur Vermehrung und bildet in dieser Schicht die größte Zahl von braunen Dauerzysten. Nach der Tiefe hin vermindert sich deren Zahl allmählich, doch finden sich auf stark verseuchten Äckern die Zysten vereinzelt bis in 80 cm Tiefe hinab¹⁾. Wie hier noch gezeigt werden wird, sind die in der Tiefe lagernden Zysten die eigentlichen Träger der Dauerverseuchung, während diejenigen der Kulturschicht der raschen Massenvermehrung und Verbreitung des Parasiten dienen. Im Gegensatz zu jenen sind letztere Bekämpfungsmaßnahmen leichter zugänglich, und es erscheint daher gerechtfertigt, einen Boden als um so schwerer verseucht zu betrachten, je tiefer die Verbreitung der Dauerzysten in ihm hinabreicht.

1. Direkte Bodenuntersuchung vor Erwerb oder Anbau.

a. Durch den Landwirt.

Bodenuntersuchungen dieser Art kann der Landwirt zu jeder Jahreszeit in folgender Weise ausführen: Zunächst wird von der Kulturschicht an möglichst vielen Stellen des Ackers (besonders auch an solchen, die sich durch Mißwuchs von der Umgebung abhoben) aus etwa Spatenstichtiefe je eine Handvoll Erde in einen Eimer geworfen und gründlich durcheinander gemischt. Von dieser Durchschnittsmischung wird ein Teil im Zimmer auf Papier zum Übertrocknen ausgebreitet und bleibt so bis zum nächsten Tage liegen. Dann gibt man eine Handvoll der in dieser Weise vorbehandelten Erde in eine weiße Schüssel oder einen tiefen Teller und übergießt sie so hoch mit Wasser, daß dieses auf dem flachen Schüssel- oder Tellerrand hinaufreicht. Gut durchgerührt, bleibt die aufgeweichte Bodenprobe dann ruhig stehen, bis sich das Wasser einigermaßen geklärt hat. An der Wassergrenze am Tellerrande und auf der Wasseroberfläche erkennt man dann, sofern der Boden verseucht ist, sehr bald schon mit bloßem Auge, besser mit einem Vergrößerungsglase, die noch nicht mohnkorngroßen, mehr oder minder zitronenförmigen, braunen, mattglänzenden Zysten des Schmarotzers, welche winzigen aufgeblasenen Schweinsblasen ähnlich, auf dem Wasser schwimmen, später aber zu Boden sinken, soweit sie nicht am Tellerrande haften bleiben. Um festzustellen, ob die Zysten noch Brut enthalten oder bereits leer sind, bringt man eine Anzahl mit einem Tropfen reinen Wassers auf eine saubere Glasplatte und zerdrückt sie mit einer ebensolchen Platte. Gegen das Licht gehalten, erkennt man nun mit einer schwachen Lupe, nach einiger Übung aber auch mit unbewaffnetem Auge, ob aus den Zysten Massen ovaler undurchsichtiger Eier, wurmförmige Larven oder etwa nur leere durchsichtige Eihüllen hervorgetreten sind.

Zur Entnahme der Bodenproben für Feststellung des Vorkommens der Zysten in den verschiedenen Bodentiefen werden an mehreren Stellen des Ackers Gruben von 1 m Tiefe ausgeworfen und aus ihren glatt gestochenen Wänden in den Tiefen von 40,

¹⁾ Auch Thorne u. Giddings (Farmers Bulletin 1248 U. S. Dept. of Agric. 1922) fanden in einer Bodentiefe von 2,5 Fuß (= etwa 76 cm) den Wurm noch in Vermehrung.

60 und 80 cm Erdbrocken so ausgebrochen und miteinander gemischt, daß jede Mischung nur Erde derselben Bodentiefe, aber von möglichst verschiedenen Stellen des Ackers enthält. Jede Mischung wird dann in der oben beschriebenen Weise in Tellern unter Aufgießen von Wasser untersucht.

b. Im Laboratorium.

Will sich der Landwirt der Mühe der Bodenuntersuchung nicht selbst unterziehen, so sendet er die in der geschilderten Weise entnommenen Erdproben aus den vier Tiefenstufen, sorgsam bezeichnet und voneinander getrennt verpackt, an ein Pflanzenschutzlaboratorium zur Prüfung ein. Erscheint eine quantitative Bestimmung des Verseuchungsgrades wünschenswert, wird von jeder Tiefenmischung je ein gerüttelt volles Litermaß Erde eingeschickt.

Eine Bemessung der für die quantitative Untersuchung erforderlichen Bodenmenge nach Gewicht erscheint wegen des wechselnden Feuchtigkeitsgehaltes und spezifischen Gewichtes der verschiedenen Bodenarten und -schichten nicht angängig. Auch ein Feststampfen der Erde beim Abmessen des Bodenquantums muß wegen der verschiedenen großen Bodenelastizität vermieden werden.

Die zur quantitativen Untersuchung bestimmten Normalproben von je 1 Liter Volumeninhalt werden im Laboratorium, der Tiefe nach getrennt, in tiefen Gefäßen mit beliebiger Wassermenge aufgegossen und öfter gut durchgerührt, bis der Boden gut eingeweicht und schlammig erscheint. Das schmutzige, die etwa vorhandenen Zysten enthaltende Schlämmwasser wird dann nach und nach durch einen Satz von drei Sieben gegossen, deren oberes Wurzel- und Humusteile sowie alle gröberen Verunreinigungen auffängt. Im zweiten, feineren Siebe bleiben die größeren und alle diejenigen Zysten neben gleich großen Bodenteilchen zurück, die sich quer zu den Siebmaschen legten. Das dritte feinste Sieb endlich hält neben jenen, welche das zweite Sieb in der Richtung ihrer Längsachse passierten, auch die kleinsten Zysten zurück und läßt nur das Schmutzwasser ablaufen. Ist das erste Aufgußwasser auf diese Weise durch den Siebsatz gegossen, wird dieser zweckmäßig so lange mit reinem Wasser durchspült, bis die Siebrückstände das Wasser vollständig klar ablaufen lassen, mit anderen Worten, selbst vollkommen rein sind. Die abgegossenen Schlämmproben werden nun so oft erneut mit frischem Wasser aufgegossen, bis von der zu untersuchenden Erdprobe nur noch von allen leichteren Bodenteilen freier Sand im Gefäß übrigblieb. Dieser wird fortgeworfen, alles Schlämmwasser aber allmählich durch den Siebsatz filtriert. Der so in diesem sich ansammelnde Rückstand wird in der erwähnten Weise sauber gewaschen und in Glasschalen ausgespült. Von da aus auf Zählshalen verteilt, treten alle etwa vorhandenen größeren oder kleineren Zysten des Schmarotzers zwischen den nun sauberen Humusteilen klar hervor und können bequem gezählt werden. Bei der nur wenig Zeit beanspruchenden Durchführung dieser sehr zuverlässigen Bestimmung des Verseuchungsgrades rübenmüder Böden ist noch darauf zu achten, daß man das Wasser über der eingeschlammten Bodenprobe nach jedesmaligem Umrühren ein wenig zur Ruhe kommen läßt, bevor man es durch das Filter abgießt. Sonst werden die Filter leicht durch aufgerührten Sand verstopft. Da sich

weiterhin gerade die Zysten gern an Gefäßrändern anhängen, ist das Schlämmgefäß beim Abgießen des öfteren zu drehen.

Diese Methode eignet sich auch vorzüglich zur raschen Isolierung großer Zystenmengen, beispielsweise aus der Abfallerde für Versuchs- und Demonstrationszwecke¹⁾.

Da die vorstehend erläuterten Methoden sich ohne kostspieligere Hilfsmittel zu jeder Jahreszeit und an jedem Orte rasch und leicht durchführen lassen, erscheinen sie bei sinngemäßer Anwendung geeignet, ein einwandfreies Bild vom Zustande einer nematodenverdächtigen oder schon verseuchten Anbaufläche zu vermitteln. Besonders die Anwendung des erwähnten Siebsatzes oder jenes Bodenprüfers ermöglicht auch eine sichere quantitative Untersuchung, auf Grund deren allein eine unanfechtbare Entscheidung in strittigen Fällen herbeigeführt werden kann. Da sie auch dem Landwirte selbst eine Beurteilung des Zustandes seiner Anbauflächen schon vor deren Bestellung gestattet, vermag sie ihn vor bedenklichen Mißgriffen bei der Auswahl der Fruchtfolge zu bewahren.

2. Indirekte Feststellung der Verseuchung.

a. Durch den Landwirt.

Im Gegensatz zur unmittelbaren Feststellung des Parasiten im Boden war die bisher übliche Untersuchung des Ackers auf Verseuchung durch *Heterodera schachtii* meist eine indirekte insofern, als erst beim Sichtbarwerden von Schädigungen der bereits angebauten Pflanzen nach dem Schadenstifter gesucht wurde. Auch der sachkundige Landwirt beschränkt sich heute noch auf eine öftere Besichtigung der wiederangebauten Rüben und beobachtet, ob das ihm als vom Rübenälchen herrührend bekannte Krankheitsbild an den Pflanzen wiederkehrt. Nur zur genaueren Nachprüfung seines meist richtigen Verdachtes zieht er später einige der kümmernden, tagsüber erschlaffenden und über Nacht sich wieder aufrichtenden Pflanzen aus dem Boden und prüft deren Bewurzelung auf Besatz mit den charakteristischen, dick angeschwollenen milchweißen Weibchen des Schmarotzers. Je nachdem er nun viele oder wenige so vom Parasiten befallene Pflanzen findet und ob sich dieselben als stark, schwach oder überhaupt nicht mit *Heteroderen*weibchen besetzt erweisen, zieht er seine Schlüsse darüber, ob die Verseuchung des Bodens zurückgegangen ist oder nicht.

Mag auch das so gewonnene Bild häufig ein zutreffendes sein, sicher ist das Resultat einer solchen Untersuchung nie, denn es hat sich gezeigt, daß auch im stärkstverseuchten Boden der Befall der jeweils angebauten Pflanzen durch den Parasiten von so vielen äußeren Faktoren abhängig ist, daß aus einem Nichtbefall angebaute Pflanzen keineswegs auch auf die Nichtverseuchung des bebauten Bodens geschlossen werden darf. So kann es geschehen, daß sich durch ungünstige atmosphärische Bedingungen der Erstbefall stark verzögert, so daß es erst später im Jahre zu einem äußerlich wahrnehmbaren Krankheitsbilde kommt; auch ist der Landwirt selbst wohl nur in den seltensten Fällen in der

¹⁾ Ein zu diesem Zwecke konstruierter, auch vom Landwirt leicht zu handhabender Bodenprüfer, der eine Untersuchung des Bodens auch auf andere kleine Organismen und auf Verunreinigung durch Unkrautsamen ermöglicht, kann von der Firma Dr. Herm. Rohrbeck Nachf., Berlin N 4, Pflugstr. 5, bezogen werden.

Lage, eine bereits erfolgte Einwanderung junger Larven in die Wurzel nachzuweisen, noch ehe ein Befall durch diese an der Wurzel äußerlich erkennbar ist. Schließlich kommt es aber auch vor, daß an sich sehr nematodenfreundliche Pflanzen auf völlig verseuchten Flächen von dem dort andere Pflanzen gewöhnten Parasiten in nur sehr geringem Maße oder überhaupt nicht angenommen werden. Die Beurteilung des Verseuchungsgrades nach dem Gesundheitszustande der angebauten Pflanzen oder nach dem Befall ist also unzuverlässig, ganz abgesehen davon, daß die aus einer so gehandhabten Untersuchung gewonnene Erkenntnis in jedem Falle zu spät kommt, um einen Ernteausfall zu verhüten, und durch den dann verfrühten Wiederaufbau von Wirtspflanzen nur eine erneute Massenzüchtung des Wurmes erreicht wird.

Die indirekte Feststellung der Verseuchung des Bodens nach eingetretenem Befall hat also praktischen Wert nur als orientierende, nicht aber als vorbeugende Maßnahme. Sie ist auch nur ausführbar, solange das verdächtige Feld nematodenfreundliche Pflanzen trägt. Jedoch bietet sich dem Landwirt auch in der Zwischenzeit der Fruchtfolge, d. h. während des Anbaues von Nichtwirtspflanzen, eine Möglichkeit, festzustellen, ob der fragliche Acker noch befallsfähige Rübenälchen enthält oder nicht. Gewiß lassen sich in solchen Fällen die weißen Heteroderenweibchen gelegentlich auch an den Wurzeln mancher Ackerunkräuter nachweisen, sofern dieselben vom bodenständigen Heteroderenstamm angenommen wurden. Rascher und mit größerer Erfolgsicherheit gelingt das aber durch Auslegen einer Anzahl von Probeködern.

Wie hier noch eingehender gezeigt werden soll, üben Keimlinge der jeweils beliebtesten Wirtspflanze eine besonders starke Anziehung auf die Larven eines an sie gewöhnten Heteroderenstammes aus, der zufolge diese über weite Strecken hin mit großer Ziel-sicherheit den Keimlingen zustreben. Man kann nun zum Zwecke der Feststellung agiler Larven im Boden Köder verwenden, deren Zusammensetzung nachher eine genauere mikroskopische Untersuchung des erzielten Fanges zuläßt.

Die Herstellung solcher Köder (vgl. Abb. 1 Taf. II) erfordert an Material etwas Altleinen, Bindedraht, nicht zu feinen Sand, den jeweils in Frage kommenden Samen und einige Ruten oder Stäbe. Der Sand wird unter stetem Umrühren so lange in strömendem Wasser gewaschen, bis dasselbe vollkommen klar bleibt. Er kann nun in feuchtem Zustande verwendet oder auf Vorrat getrocknet werden. Auf einem etwa 15×15 cm großen Leinenstück werden ungefähr 100 g solchen Sandes etwas ausgebreitet und hierauf etwa 10 g Samen, beispielsweise Rübensamen, aufgeschüttet. Dann setzt man einen der Stäbe mit dem stärkeren Ende mitten in den Samenhaufen, nimmt alle freien Enden des Leinenlappens auf und bindet sie mit geglühtem Draht am Stockende so fest, daß der entstehende Beutel nicht abrutschen kann, andererseits aber auch nicht zu straff gefüllt ist. Er würde sonst durch die Quellung der Samen gesprengt werden. Solche Köder werden, sobald der Boden die zur Keimung nötige Wärme zeigt, in nicht zu kaltem Wasser eingequellt und an verschiedenen Stellen des Ackers in Spatenstichtiefe ausgelegt. Die frei herausragenden Stäbe bezeichnen die Lage der Köder. Bei warmem Wetter zeigt ein dem Boden an nicht zu trockener Stelle entnommener Probeköder sehr bald den Beginn der Keimung. Die Leinwand wird von einzelnen Keimwurzeln durchbrochen. Sind diese erst zahlreicher sichtbar, so ist es Zeit, die ausgelegten Köder vorsichtig, ohne

sie zu verletzen, mit dem Spaten auszuheben. Sie sind gründlich von aller äußerlich anhaftenden Erde zu säubern und werden dann über einem bereitgehaltenen sauberen Gefäße aufgeschnitten und entleert. Nur wenn jede Verunreinigung mit Erde vermieden wurde, ist nachher eine saubere Untersuchung möglich. Diese ist für den Landwirt selbst nicht durchführbar, jedoch kann er sich ein Bild von der allgemeinen Wirksamkeit einer solchen Köderung verschaffen, wenn er den Inhalt eines oder einiger derselben in ein Schüsselchen ausschüttet, wiederholt mit wenig reinem Wasser aufrührt und dieses jedesmal, noch bevor es sich ganz beruhigt hat, durch ein bereitgehaltenes Teesieb in ein glattes hohes Glas vom Ködersande abgießt. Letzterer bleibt im Schüsselchen zurück, und etwa im Wasser schwimmende Rübenkeime fängt das Sieb auf. Nur die im Köder gefangenen Nematoden aller Art gehen mit dem Abgußwasser durch das Sieb und setzen sich nach einiger Zeit im Glase zu Boden. Steht das Wasser dann ganz klar über dem Bodensatz, gießt man es, diesen zurückhaltend, vorsichtig ab. Der Bodensatz besteht dann fast nur aus lebhaft beweglichen Fadenwürmern der verschiedensten Art, was man leicht erkennt, wenn man ihn in einen Glasteller bringt und auf dunklem Untergrunde mit der Handlupe betrachtet.

Die Feststellung, ob die dem Boden entnommenen Köder neben der Unmenge anderer Nematoden auch Heteroderenlarven enthalten, ist nur mikroskopisch möglich. Und zwar können die Köder nicht nur in frischem Zustande, sondern, von den Stöcken entfernt, auch in zehnfach mit Wasser verdünntem Formaldehyd konserviert, der mikroskopischen Untersuchung zugeführt werden.

Wie wir noch sehen werden, ist das Verhalten der agilen Heteroderenlarve in hohem Maße abhängig nicht nur von äußeren Bedingungen (Temperatur und Feuchtigkeit), sondern vor allem auch vom jeweiligen physiologischen Zustande der Wirtspflanze. Es ist bekannt, daß bereits in Wirtspflanzenwurzeln eingewanderte, aber noch bewegungsfähige Larven dieselben wieder verlassen, wenn die Pflanze ihre Lebensfunktion einstellt oder auch nur ändert. Dasselbe würde bei jenen Ködern eintreten, wenn sie im Boden oder nach ihrer Entnahme zu lange liegenbleiben, denn damit wäre notwendigerweise das Absterben der Keimlinge verbunden. Das muß bei der Handhabung dieser Untersuchungsart berücksichtigt werden.

Die hohe Bodenwärme von $9,4^{\circ}\text{C}$, deren beispielsweise Rübensamen zur Keimung bedarf, und die Notwendigkeit einer frühen Einsaat anzubauender Rüben dürften eine rechtzeitige Untersuchung des Bodens auf agile Larven durch solche Probeköder im Frühjahr oft kaum zulassen. Will daher der Landwirt sich vor der beabsichtigten Einsaat vergewissern, ob er einen Befall der Rüben oder einer anderen sonst nematodenfreundlichen Pflanze durch den Schmarotzer gewärtigen muß, so kann er auch schon im Winter Probeköderungen durchführen. Eine große Schüssel oder ein Eimer voll der Kulturschicht des zu prüfenden Ackers an verschiedenen Stellen entnommener Erde wird im Zimmer nahe dem warmen Ofen aufgestellt und, nacheinander mit Probeködem, die den Samen der zu prüfenden Pflanze enthalten müssen, belegt, so lange des öfteren etwas angefeuchtet, bis diese genügend gekeimt erscheinen. Sofern die Erde überhaupt verseucht war, gelangen dann auch Heteroderenlarven in Menge zur Entwicklung und gegebenenfalls zur Einwanderung in die Köder und die von ihnen geborgenen Keimlinge.

b. Im Laboratorium.

Im Pflanzenschutzlaboratorium beschränkte sich bisher die Untersuchung der Äcker auf Heteroderengehalt zumeist wohl auch nur auf die indirekte Feststellung des Parasiten an befallenen Pflanzen. Je nachdem, ob man solche oder Erdproben eingesandt erhielt, untersuchte man die Wurzeln sogleich mit Hilfe von Jod-Jodkaliumfärbung auf eingewanderte Larven oder man machte in die zu prüfende Erde eine Probeeinsaat, um dann erst nach Wochen zur Feststellung der Larven in den Wurzeln der Keimlinge zu schreiten. Solche Probeeinsaat sind aber nicht nur umständlich und zeitraubend, sondern für die Beurteilung, ob ein Boden rübenmüde ist oder nicht, namentlich dann nicht zuverlässig, wenn die verwendete Fangsaat vom Schmarotzer verschmätzt wird. Auch die häufig geübte zahlenmäßige Bestimmung der Menge der in die Wurzeln eingewanderten Larven eignet sich zur Feststellung des Verseuchungsgrades des Bodens nicht.

Zur raschen sicheren Feststellung, ob Pflanzenwurzeln, denen äußerlich noch keine Heteroderenweibchen anhaften, überhaupt mit eingewanderten Larven besetzt sind, hat sich das folgende Verfahren bewährt.

Man befreit mit Hilfe eines dichten, weichen Pinsels die gut gespülten Seitenwurzeln von den noch anhaftenden kleinen Bodenteilen, schneidet sie bündelweise auf einem Objektträger in deckglaslange Stücke und reiht diese in einfacher Schicht gleichlaufend dicht nebeneinander, bis sie einen der Deckglasfläche entsprechenden Raum füllen. Nun preßt man faserfreies, gutsaugendes Filtrierpapier in mehrfacher Lage darauf und quetscht, einen Glasstab unter leichtem Druck darüberrollend oder mit dem Rollenquetscher, die Wurzeln breit und alle Feuchtigkeit nach einer Seite hin ab. Die Nässe zieht ins Papier, und die Wurzeln haften als flacher Kuchen fest am Objektträger. Sie werden dann mit einigen Tropfen starker Jod-Jodkaliumlösung befeuchtet, die man nach einigen Minuten wieder in derselben Weise abpreßt. Dann wird mit Alkohol 100, der ebenfalls zwei- bis dreimal erneuert und abgepreßt wird, auf dem Objektträger differenziert und entwässert, bis die Wurzeln stark durchscheinend und nur noch schwach bräunlich aussehen. Nach Zusatz eines Tropfens Nelkenöl oder Kreosot kann dann die Untersuchung mit oder ohne Deckglas, aber auch der Einschluß in Kanadabalsam erfolgen. Alle etwa in der Wurzel befindlichen Larven treten in solchen Quetschpräparaten stark hervor und lassen insbesondere auch die für die Bestimmung wichtigen Charakteristica der Stachel- und Körperform trotz Quetschung und Jodfärbung recht gut erkennen, denn die Dicke der Wurzeln verhütet bei einiger Vorsicht das völlige Zerquetschen der Larven. Da diese Präparation sehr wenig Zeit erfordert, eignet sie sich gut für Massenuntersuchungen. Für histologische und feinere morphologische Zwecke ist sie ungeeignet und auch nicht bestimmt.

Bei der Wurzeluntersuchung auf eingewanderte Larven hin ist darauf zu achten, daß nur Wurzeln untersucht werden, die bei Entnahme der Pflanzen aus dem Boden noch am Leben waren. Abgestorbene Wurzeln enthalten oft so viele saprophytische Nematoden, daß sich der ungeübte Beobachter dadurch leicht täuschen läßt. Indessen sind die Heteroderenlarven gerade in Quetschpräparaten an der hier deutlicher als sonst erkennbaren Form des Stachels auch von anderen stacheltragenden Formen leicht zu unterscheiden.

Wie schon erwähnt, bietet die zur indirekten Untersuchung heteroderenverdächtiger Böden in den Laboratorien wohl noch vielfach gebräuchliche Probeeinsaat irgendeiner Fangpflanze (meist Senf oder Rübsen) in die eingesandten Erdproben keine unbedingte Sicherheit für eine zuverlässige Beurteilung. Ganz abgesehen davon, daß die Brut der in der häufig unsachgemäß verpackten Bodenprobe enthaltenen Brutkapseln des Wurmes auf dem Transport zugrunde gegangen sein kann, gibt es auch Heteroderenstämme, die an eine bestimmte Wirtspflanze oder Fruchtfolge derart gewöhnt sind, daß sie andere ihnen gebotene Pflanzen, auch wenn sie sonst als Fangpflanzen geeignet erscheinen, überhaupt nicht oder erst nach längerer Zeit annehmen. Auf diese Untersuchungsart wird man daher besser verzichten, denn eine Nichtinfektion solcher Probe-saaten beweist nicht immer, daß die besäte Erde auch wirklich frei vom Parasiten war. So kam es auch während der weiterhin noch zu erläuternden Untersuchungen vor, daß Töpfe mit zystenhaltiger Erde erst bei der zweiten oder gar dritten Einsaat einige wenige mit Larven besetzte Pflanzen zeigten, ebenso, wie in sterilisierter und mit lebenden Larven reichlich infizierter Erde Saaten einer den Tieren fremden Wirtspflanze wochenlang völlig unberührt blieben. Das führt wohl leicht zu Fehlschlüssen.

Die Untersuchung etwa eingesandter oder vom Laboratorium selbst ausgelegter Probeköder, wie sie oben beschrieben worden sind, erfolgt durch Ausschwemmung der im Sande befindlichen Nematoden, ganz gleichgültig, ob es sich um frisches oder um Formolmaterial handelt. Der Köderinhalt wird in flache Schalen gebracht und mit Wasser so oft ausgeschwenkt, bis nur noch klares Wasser vom Sande abläuft. Alles benutzte Wasser wird durch ein feines Sieb gegossen, welches Keimlinge und Samen zurückhält. Das so gewonnene Abgußwasser wird in ein Becherglas gebracht, wo sich nach längerem Schweben alle Nematoden auf dem Grunde absetzen. Gießt man das völlig geklärte Wasser ab, bleibt der Bodensatz als ein von verschiedensten Nematoden gebildeter Brei zurück und kann in Wasser mikroskopisch untersucht werden. Lassen sich darin keine Heteroderen feststellen, so hat man zur Sicherheit noch die Keimlingswurzeln in der oben dargelegten Weise an Quetschpräparaten auf etwaigen Befall zu prüfen. Sind frische Köder zu untersuchen und will man die gefangenen Nematoden lebend gewinnen, so spült man den Ködersand entweder in der gleichen Weise wie oben schon beschrieben mit reinem Wasser aus, oder man geht so vor, daß man das feinste Sieb des erwähnten Bodenprüfers fest mit Leinwand überbindet und bei Zimmerwärme das nematodenhaltige Abgußwasser einfach durchtropfen läßt. Die lebenden Würmer durchbohren die Leinwand und tropfen, dem Wasser folgend, mit in die untergestellte Schale ab, die toten bleiben neben Verunreinigungen aller Art im Leinenfilter zurück.

Wie schon erwähnt, üben Keimlinge der jeweils bevorzugten Wirtspflanze eine besonders stark anziehende Wirkung auf die freien Larven des Schmarotzers im Boden aus. Die Gründe dafür werden wir noch kennenlernen. Ein beispielsweise an Rüben gewohnter Heteroderenstamm läßt auch auf rübenbestandener Fläche seine Larven in großer Zahl in mit Rübensamen gefüllte Köder einwandern. Die Probeköderung gestattet also auch eine Feststellung befallsfähiger Larven während des Anbaues.

Aber auch eine durch solche Köderung leicht zu bewerkstelligende Prüfung einer zum Anbau bestimmten Pflanzenart auf ihre Anfälligkeit gegenüber dem bodenständigen

Parasitenstamme vor dem Anbau erscheint wertvoll mit Rücksicht auf die groben Fehler, die in Unkenntnis der von Haus aus polyphagen Neigung des bisher an nicht weniger als 60 verschiedenen Pflanzenspezies nachgewiesenen Wurmes (vgl. Marcinowsky¹), noch überall hinsichtlich der Fruchtfolge gemacht werden. Würde doch die Kenntnis der besonderen parasitischen Neigungen solcher Stämme dem Landwirte auch die Möglichkeit an die Hand geben, ihn durch Rand- oder Zwischensaat der bevorzugten Wirtspflanze von der angebauten Ertragsfrucht abzulenken.

3. Bodenuntersuchung zur Kontrolle von Bekämpfungsmaßnahmen.

Die hier beschriebenen Untersuchungsmethoden gestatten nun natürlich auch eine genauere Kontrolle der Wirksamkeit etwa ausgeführter Bekämpfungsmaßnahmen. Je nachdem, ob sich solche gegen die freibeweglichen Larven oder auch gegen die im Boden liegenden Dauerzysten des Wurmes richten, hat sich eine solche Prüfung des Bodens zu erstrecken auf das Vorhandensein agiler Larven, Zysten mit noch lebensfähigem Inhalt oder auch beides.

a. Auf Larven.

Die Kontrolle des Bestandes freibeweglicher Larven nach beendeter Bekämpfung erfolgt bei etwa probeweise vorgenommenem Anbau der vorher meistgeschädigten Wirtspflanze vom Landwirt selbst aus zunächst wohl immer durch Beobachtung der etwaigen Wiederkehr des ihm bekannten Krankheitsbildes und des späteren Besatzes der Wurzeln mit weißen Weibchen. Sie führt früher zum Ziele durch mikroskopische Untersuchung der jungen Wurzeln auf erneuten Larvenbefall in einem sachkundigen Laboratorium. Die Art ihrer Durchführung wurde oben erläutert. Zur Kontrolle des Erfolges der beendeten Behandlung eignen sich aber auch jene Probeköderungen.

b. Auf Zysten.

Der Erfolg von Mitteln und Maßnahmen, die sich auch gegen die Brutkapseln des Wurmes richten, läßt sich in den meisten Fällen schnell und sicher durch Untersuchung des Bodens auf Dauerzysten etwa noch lebenden Inhalts prüfen. Das kann sehr leicht vom Landwirt selbst, rascher und sicherer vom Laboratorium besorgt werden.

Der Landwirt sucht mit Hilfe der hier schon geschilderten einfachen Aufgußmethode, besser vermittels des Bodenprüfers, in größerer Menge Dauerzysten des Schädlings aus der Kulturschicht zu gewinnen. Von diesen nimmt er einige Dutzend mit einem Federkiele auf und stellt sie in einem mit reinem Wasser gefüllten, gut durchsichtigen Gläschchen oder -teller (Salznapf) in der Nähe des Ofens, jedoch nicht zu warm auf. Dort bleibt das Gefäß, zur Verhütung der Eindunstung bedeckt, einige Tage stehen. Eine hiernach vorgenommene Durchsicht des Inhaltes der auf dunklen Untergrund gestellten oder horizontal gegen das Licht gehaltenen Schale mit der Lupe oder dem Lesegläse zeigt dann entweder in größerer Zahl, gekrümmt oder gestreckt, beweglich oder starr am Boden liegend, neben den Zysten ausgeschlüpfte Larven, oder aber diese fehlen. Ist im ersteren Falle schon die unzulängliche oder verfehlte Wirkung der angewandten Bekämpfungs-

¹) 1909. Arbeiten d. K. Biol. Anstalt f. Land- u. Forstwirtschaft, 7. Bd., Heft 1.

maßnahmen durch Überleben des Zysteninhaltes erwiesen, so bringt man im zweiten Falle die Zysten erneut in die Wärme. Sind dann auch 14 Tage später noch keine Larven in der Schale zu entdecken, so ist die Annahme berechtigt, daß die benutzten Mittel in der Kulturschicht ihre Wirkung getan haben. Nur in diesem Falle empfiehlt es sich, noch Zysten aus den oben bezeichneten Tiefen in Wasserkultur zur gleichen Prüfung anzusetzen. Liefern auch diese nach 14 Tagen keine Larven, so kann mit einiger Sicherheit angenommen werden, daß das Ziel der Bekämpfung erreicht wurde.

Ganz so kann die Nachprüfung der Wirkung von Bekämpfungsversuchen auch im Laboratorium vorgenommen werden. Rascher schon gelangt man hier meist zum Ziel, wenn man aus jeder Tiefe jedesmal eine größere Menge von Zysten in wenig Wasser auf einem Objektträger mit einem dicken Deckglase derart zerdrückt, daß der Inhalt hervordringt. Dessen mikroskopische Betrachtung ergibt dann neben wohlentwickelten Larven zahlreiche jüngere, die durch den Deckglasdruck aus der Eihülle herausgepreßt, eine ihrer vormaligen Lage entsprechende drei- bis vierfache Knickung zeigen, außerdem aber Eier in verschiedensten Entwicklungsstadien. Da die so zu beobachtenden Larven sich zunächst stets durch ein außerordentlich hohes Maß von Trägheit auszeichnen, bedeutet ihre Unbeweglichkeit keineswegs auch ein Anzeichen des erfolgten Todes. Das gilt auch von der leicht zur Täuschung führenden Streckung derselben. Die Beobachtung hat sich daher, sofern sich nicht einzelne Tiere sogleich als agil erweisen, auf einen längeren Zeitraum auszudehnen. Bleiben Lebensäußerungen aus, kann man die Tiere durch Zusatz wenig warmen Wassers oder durch schwaches Erwärmen des Objektträgers über der Flamme oft rasch zur Agilität erwecken. Wenn dieses Mittel versagt, wird der Zysteninhalt mit mäßig warmem Wasser in ein Uhrsälchen gespült und bei etwa 25 bis 30° C aufgestellt. Zeigt sich auch nach einem oder mehreren Tagen noch kein Leben an den behandelten Tieren, unterzieht man eine Anzahl derselben bei nicht zu schwacher Vergrößerung einzeln einer genaueren mikroskopischen Betrachtung. Erscheint jetzt das an der lebenden Larve fast völlig *hyaline orale* Körperdrittel granuliert, so ist dies ein sicheres Kriterium des erfolgten Absterbens. Im andern Falle ist immer noch mit einem Aufleben der Larve zu rechnen, das aber mitunter recht lange auf sich warten läßt. Wo mit Rücksicht auf die physiologische Wirkungsweise eines angewandten Bekämpfungsmittels Zweifel darüber auftauchen können, ob auch die noch nicht bis zum Embryo entwickelten Eier (die sich gewöhnlich aber als besonders empfindlich erweisen) abgetötet wurden oder nicht, so hilft man sich auf folgende Weise: man treibt die Zysten in der eingesandten, etwas angefeuchteten Bodenprobe bei etwa 25 bis 30° C 3 bis 4 Wochen lang in der feuchten Kammer bei täglichem längerem Lüften und siebt sie dann aus. Sie werden nun entweder erneut auf lebensfähige Embryonen untersucht, die sich häufig schon innerhalb der Eihülle recht lebhaft zeigen, oder in Wasserkultur auf etwaige Abgabe lebender Larven hin weiterbeobachtet.

Diese Art der Kontrolle von Bekämpfungsversuchen erfordert zumeist weniger Zeit und verbürgt eine erheblich größere Sicherheit als das Probeeinsaaten tun, die, wie schon erwähnt, nicht immer sichere Schlüsse zulassen. Sie empfiehlt sich daher auch als Kontrolle von Laboratoriumsversuchen ebenso wie bei der Prüfung von Bekämpfungsmitteln.

4. Bodenuntersuchung zum Zwecke der Begutachtung rübenmüder Böden.

Mancherlei Mittel und Wege stehen somit zur Verfügung, wenn es gilt, Böden auf Rübenmüdigkeit zu untersuchen, Grad und Tiefgang der Verseuchung, ihr Fortschreiten oder Zurückgehen festzustellen oder aber die Fruchtfolge der jeweiligen Eigenart des Parasiten anzupassen. Ich zweifle nicht daran, daß mancher dieser Wege in diesem oder jenem Laboratorium schon mit Erfolg beschritten worden ist. Was aber noch fehlt, ist ein einheitliches Verfahren, das stets und allenthalben in der gleichen Form gehandhabt, eine einheitliche und zuverlässige Begutachtung und Bewertung rübenmüder Böden unter Berücksichtigung ihres Verseuchungsgrades zuläßt.

So wie der Landwirt den Boden nach seinem die Höhe der Ernteerträge und des aufzuwendenden Betriebskapitals bedingenden physikalischen Eigenschaften klassifiziert und bewertet, muß es künftig auch möglich sein, bei der Bodenbonitierung den Grad der Rübenmüdigkeit dem Umfange der durch sie bedingten Beeinträchtigung des im Boden vorhandenen Grundkapitals entsprechend in Rechnung zu stellen. Denn es ist ein erheblicher Unterschied, ob der Landwirt nur bei bedeutendem Mehraufwand von Natur- und Handelsdünger ein Viertel bis ein Fünftel seines Grund und Bodens mit Rüben bestellen kann, ja, vielleicht gar diesen wertvollen Anbau aufgeben muß, oder ob er auf der Hälfte seines Areals bei normalen Dünggaben normale Ernten erzielt. Das aufzuwendende Betriebskapital wird also durch die Rübenmüdigkeit erhöht, der Bodenwert aber vermindert trotz der durch Überschußdüngung erzielten Normalernten.

Genügend sichere Anhaltspunkte zur Bewertung rübenmüder Böden liefert allein deren Untersuchung auf Dauerzystengehalt. Da diese Zysten die eigentlichen Träger der Massen- und Dauerverseuchung sind, auch zu keiner Jahreszeit im Boden fehlen, noch hinsichtlich ihrer Zahl einem stärker ins Gewicht fallenden raschen Wechsel unterworfen sind, da sie ferner auch durch die Ackergeräte tief und gleichmäßig mit dem Boden vermischt werden, vermag ihre jeweils bestimmte Normalmenge ein treues Bild vom Grade der Verseuchung zu geben.

Zur Vereinfachung und zur Vereinheitlichung der Begutachtung als rübenmüde erkannter Böden erscheint mir daher der folgende Weg als gangbar und zuverlässig.

Die Untersuchung hat sich zu erstrecken auf den Grad der Verseuchung der Kulturschicht und auf die Tiefe des Eindringens der Zysten in den gewachsenen, von der Bearbeitung nicht berührten Boden. Sie zerfällt also in zwei Teile, nämlich:

1. die zahlenmäßige Feststellung des Zystengehaltes eines Liters der Kulturschicht in 10 bis 20 cm Tiefe entnommener Mischerde, die sich zusammensetzt aus je einer Handprobe von 100 qm bearbeiteter Bodenfläche. Die Handproben sind gut zu mischen. Auf bebauten Äckern ist Wurzel- und Abfallerde von der Probeentnahme auszuschließen.
2. die Feststellung des Tiefenvorkommens der Zysten in Mischproben aus 40, 60 und 80 cm Tiefe. Die Mischproben setzen sich zusammen aus Handproben, die aus je einer auf 1000 qm ausgeworfenen Grube dadurch gewonnen werden, daß man den vier Grubenwänden in jeder der obenbezeichneten Bodentiefen Erdbrocken entnimmt und, ihrer Tiefenherkunft entsprechend, vereinigt.

Durch ein minder zahlreiches und nur oberflächliches Vorkommen der Zysten wird eine Sanierung des Ackers erleichtert, im entgegengesetzten Falle wird sie erschwert. In Massen- und Tiefenverbreitung der Zysten ergeben sich also Anhaltspunkte für die Bewertung rübenmüder Flächen, denn diese Faktoren sind mitbestimmend für das Erntergebnis. Entsprechend dem zahlenmäßigen Vorkommen der Zysten in der Kulturschicht ist darum der untersuchte Boden als stark oder schwach verseucht zu bezeichnen. In jedem Falle aber ist ein Vordringen der Verseuchung in größere Tiefe als weiterhin wertmindernd zu berücksichtigen. Normen hinsichtlich der Zystenanzahl und Verseuchungstiefe, die eine einheitliche Grundlage für die Bewertung heteroderenbehafteter Böden bilden könnten, fehlen uns noch. Es dürfte indessen nicht schwer sein, durch Untersuchung zahlreicher Böden solche Normen zu schaffen und damit der in der Praxis hinsichtlich der Bewertung rübenmüder Anbauflächen herrschenden Unsicherheit entgültig abzuwehren.

IV. Die bisherigen Mittel und Verfahren zur Bekämpfung der Rübenmüdigkeit.

Es ist natürlich und kennzeichnet die große praktische Bedeutung der Rüben-nematodenfrage, daß in den 60 seit der Auffindung des Erregers der Rübenmüdigkeit verflossenen Jahren von allen Seiten mit größtem Eifer und unter Aufbietung beträchtlicher Mittel an der Schaffung brauchbarer Maßnahmen zur Beseitigung der Kalamität gearbeitet worden ist und noch heute gearbeitet wird. Trotz aller aufgewandten Mühe, Zeit und Geldmittel besitzen wir ein Bekämpfungsverfahren gegen *Heterodera schachtii*, das den Bedingungen der Praxis auch nur einigermaßen entspräche, noch nicht.

Das liegt zu einem großen Teile daran, daß Forscher aller Disziplinen zwar eifrigst nach Bekämpfungsmitteln suchten, die zoologisch-biologische Seite des Problems aber nur wenig fachkundige Bearbeiter fand. Es wären sonst in der Biologie des Schädling wohl früher schon geeignete Angriffspunkte für Erfolg versprechende Bekämpfungsmaßnahmen gefunden worden. Man hat sich mit allem anderen so eingehend, wie nur möglich befaßt, aber nur in ungenügendem Maße mit dem Parasiten selbst. Daß man bis in die neuere Zeit hinein im allgemeinen Bodenproben und Versuchsergebnisse durch eine zeitraubende und dabei keineswegs zuverlässige Feststellung der Befallsstärke von Probesaaten prüfte, anstatt in kürzester Zeit durch Isolierung des Schmarotzers vom Boden und die unmittelbare Beobachtung seiner Reaktionen eine exaktere Kontrolle auszuüben, zeigt deutlich, daß das eigentliche Wesen der Seuche noch nicht genügend erkannt wurde, um das Übel an seiner Wurzel zu fassen.

So erscheint es auch nicht verwunderlich, daß sich die große Mehrzahl der bisher bekanntgewordenen Bekämpfungsvorschläge in erster Linie auf die Verhütung des Befalls, d. h. die Fernhaltung der agilen Larven von der angebauten Pflanze, oder auf die Vernichtung der Larven beziehen, anstatt, dem biologischen Verhalten des Schmarotzers Rechnung tragend, eine Ausrottung des Übels von Grund auf anzustreben. Auf die seither übliche unzureichende Kontrolle des Erfolges solcher Methoden am ausbleibenden oder verminderten Befall nach Erfolg der Durchführung probeweise angebaute Wirtspflanzen sind die Enttäuschungen zurückzuführen, welche voreilig gehegten Hoffnungen durch die nachherige baldige Wiederkehr der Kalamität bisher in jedem Falle folgten.

Schier endlos ist die Reihe der Mittel und Maßnahmen, welche als brauchbare Waffen im Kampfe gegen den Schmarotzer bis in die jüngste Zeit empfohlen worden sind. Es würde zu weit führen, ihrer aller hier Erwähnung zu tun, zumal die Zahl derjenigen unter ihnen, deren Verfehltheit schon eine einfache Überlegung erkennen läßt, nicht gering ist. Es genügt, sich auf eine Betrachtung und Wertung derjenigen zu beschränken, denen eine Erfolgsmöglichkeit von vornherein nicht abgesprochen werden kann, auch wenn sie den an solche Bekämpfungsmaßnahmen zu stellenden Bedingungen nur teilweise gerecht werden.

Während die Mehrzahl der Forscher dem Parasiten mit chemischen Mitteln der verschiedensten Art entgegenzutreten sucht, haben andere Maßnahmen rein mechanischer Art zum Zwecke seiner Vernichtung im Boden in Vorschlag gebracht. Wieder andere kombinieren Mittel und Maßnahmen beiderlei Art oder suchen auf biologischem Wege seiner Herr zu werden. Es ist ferner zu unterscheiden zwischen der direkten und indirekten Bekämpfung des Schädlings. Die indirekten Maßnahmen aber, die unter ungestörter Belassung des Parasiten im Boden nur auf die Wiedergewinnung normaler Ernten trotz Wurmbefall hinzielen, zählen nicht im eigentlichen Sinne des Wortes zu den Bekämpfungsmitteln, tragen im Gegenteil nur zur Vermehrung und weiteren Ausbreitung der Verseuchung bei. Das gilt insbesondere von der Mehrzahl der empfohlenen Düngemittel, soweit sie nicht zugleich als Nematocidie in Frage kommen.

Die bisher zur versuchsweisen Anwendung gelangten Mittel chemischer Natur lassen sich unterscheiden in solche, mit deren Anwendung eine unmittelbare Vernichtung des Schmarotzers im Boden angestrebt wird, und andere, die durch Veränderung der chemischen Reaktion des Bodens die Lebens- und Entwicklungsbedingungen des Wurmes in einem ihm ungünstigen Sinne abändern und so den Parasiten dauernd zum Vorteile der Pflanze niederhalten sollen, um ihn bei fortgesetzter Anwendung schließlich ganz zu unterdrücken. Eine scharfe Scheidung nach diesem Prinzip ist indessen nicht immer durchführbar.

An erster Stelle der Nematocidie steht der Schwefelkohlenstoff, dessen Verwendung zur Heteroderenbekämpfung namentlich Hollrung befürwortet hat. Dieser Autor will ihn zur Desinfektion von Heteroderenherden im Acker in der Weise angewendet wissen¹⁾, daß mit Hilfe des Bohrstocks hergestellte, 20 cm tiefe Löcher in 50 cm Verband mit je 80 ccm (= 100 g) Schwefelkohlenstoff beschickt, zugetreten und mit Wasser überbraust werden. Daß Schwefelkohlenstoff im Experiment ein sicher wirkendes Tötungsmittel auch für die Dauerzysten des Wurmes ist, ergaben Versuche, bei denen Dauerzysten, von mir unter Luftabschluß in der Gasatmosphäre über der verdampfenden Flüssigkeit 4 Tage frei aufgehängt, sich bezüglich ihres Inhaltes als sicher abgetötet erwiesen und auch bei tagelang fortgesetzter Haltung und Beobachtung unter normalen Verhältnissen nicht wieder auflebten. Dasselbe ging aus Bodendesinfektionsversuchen hervor, die Wilfarth, Roemer und Wimmer²⁾ gleichfalls unter Luftabschluß ausgeführt haben. Aber auch bei freiem Luftzutritt erwies sich bei meinen Versuchen das Mittel als wirksam

¹⁾ Vgl. Flugbl. d. Biolog. Reichsanstalt f. Land- u. Forstw., 1905.

²⁾ Zeitschr. d. Ver. d. D. Zuckerindustrie, 1906, S. 1 ff.

gegen den Zysteninhalt, wenn die zystenhaltige Erde in einem am Boden mit Leinwand bespannten Zylinder in etwa 5 cm hoher Schicht, oben der Luft frei zugänglich, tagelang auf einem bis zur halben Höhe mit Schwefelkohlenstoff gefüllten Gefäße von gleicher Weite gestanden hatte.

Nun liegen natürlich die Bedingungen im Experiment günstiger als im Freien, wo Wind und Sonne eine anhaltende Wirkung der leichtflüchtigen Schwefelkohlenstoffgase hindern. Müller und Molz¹⁾ glauben darum, daß »von diesem Mittel selbst bei Anwendung unverhältnismäßig großer Mengen eine sichere, vor allem mehrere Jahre anhaltende Wirkung nicht erwartet werden darf.« Durch ihre diesbezüglichen Versuche kommen sie zu dem Schlusse, daß ein oberflächliches Einbringen (3 cm tief) des Mittels bessere Resultate ergibt, als die von Hollrung empfohlene tiefere Unterbringung. Aber selbst eine sichere und dauernde Wirkung dieses Chemikals bei seiner Anwendung im landwirtschaftlichen Betrieb vorausgesetzt, verbietet sich seine Benutzung und Empfehlung zur Nematodenbekämpfung heute allein schon aus wirtschaftlichen Gründen. Nach der Anwendungsvorschrift Hollrungs käme nämlich auf 1 qm Bodenfläche ein Quantum von 400 g. Das würde bei heutigem²⁾ 100-kg-Preise des Mittels, ohne Berücksichtigung der mit seiner Anwendung verbundenen Kosten für Transport und Arbeitskräfte, allein schon an Materialunkosten eine Summe von weit über 13 000 Mark pro Morgen bedeuten. Hollrung sah die Unmöglichkeit einer Verwendung im großen wohl selbst ein und empfahl das Mittel darum nur zur Sanierung von Nematodenherden. Nun sind aber Herde von mehreren Morgen Größe im Rübenbau nichts Seltenes und werden, falls es sich wirklich um einen Neubefall handelt, vom Landwirte gewöhnlich erst dann erkannt und berücksichtigt, wenn ihre ungemein rasch erfolgende Ausdehnung wirtschaftlichen Schaden befürchten läßt. Aber selbst in solchen Fällen wird es keinem Praktiker in den Sinn kommen, Tausende für die Beschaffung eines Mittels auszugeben, dessen Wirkung auf die tief im Boden lagernden Zysten noch nicht einmal erwiesen, ja sogar höchst unwahrscheinlich ist. Zur Entseuchung nematodenhaltiger Erde für Versuchszwecke, zur Nematodenbekämpfung in Frühbeeten, Treibhäusern oder sonst wertvollen Kulturen mag Schwefelkohlenstoff ein brauchbares Mittel sein. Für die Bekämpfung des Rübennematoden kommt seine Anwendung außer etwa zur Entseuchung der sogenannten Abschipperde, die aber auch mit billigeren Mitteln zu erreichen ist, nicht in Frage. Seine Bezeichnung als Sanierungsmittel rübenmüder Böden sollte daher aus der Literatur verschwinden, denn sie bestärkt nur das Mißtrauen, das der Landwirt zu seinem Schaden auch anderen und vielleicht brauchbaren Mitteln gegenüber an den Tag legt.

Nach dem Berichte von Stift³⁾ hat sich auch die Anwendung einer zur Nematodenbekämpfung empfohlenen Masse nicht bewährt, die im Boden Schwefelwasserstoff entwickelt. Das gleiche gilt auch von einem l. c. erwähnten patentierten Verfahren Markwalds, nach dem durch tiefere Einführung von Kalziumsulfid-lauge in mit dem Bohrstock vorgestochene Löcher im Boden schwefelige Säure als nematodentötendes Mittel zur Entwicklung gelangt und schließlich schwefelsaurer Kalk als ein den Pflanzenwuchs

¹⁾ In Zeitschr. d. Ver. d. D. Zuckerindustrie, 1914, Heft 707.

²⁾ März 1921.

³⁾ Die Krankheiten und tierischen Feinde der Zuckerrübe, Wien 1900.

förderndes Endprodukt zurückbleibt. Auch das zur Bekämpfung von Bodenschädlingen empfohlene »Ergethan«, bei welchem Chloraethan zur Erreichung einer verzögerten Verflüchtigung durch mechanische Bindung an eine Gallertmasse in Emulsionsform gebracht worden ist, erwies sich bei den hier damit angestellten Laboratoriumsversuchen in seiner Wirkung gegen den Rübenematoden keineswegs als sicherer wie Schwefelkohlenstoff. Wohl führte ein viertägiges Verweilen von Dauerzysten des Wurmes in der über der konzentrierten Stammemulsion lagernden Gasatmosphäre unter Luftabschluß zum Absterben der Brut, hatte die Tränkung von 5 Litern Nematodenerde mit einem Liter einer nur 3prozentigen Lösung trotz freien Luftzutritts nach Verlauf von 8 Tagen den Tod aller frei darin lebenden Heteroderenlarven und sonstigen Nematoden bewirkt. Allein die Brut aus der so behandelten Erde isolierter Zysten erwies sich bei der mikroskopischen Untersuchung nicht nur als lebend, sondern war auch befallsfähig geblieben, wie am 2. 12. vorgenommene Probeeinsaat, die schon am 14. 12. stark infiziert waren, bewiesen. Ebenso überlebte die in den Zysten eingeschlossene Larvenbrut ein 12tägiges Untertauchen in einer 3 prozentigen Lösung des Mittels. Ob also Feldversuche mit diesem Präparat zu einem günstigeren Resultate führen werden, erscheint hiernach ebenso zweifelhaft wie die Hoffnung, daß mit seiner Anwendung die dem Schwefelkohlenstoffverfahren anhaftenden Mängel beseitigt werden.

Einen negativen Erfolg brachten auch Topfversuche mit Azetyldurchgasung des Bodens durch Eingraben einzelner Karbidstücke und Mischung solcher mit Nematodenerde im Verhältnis 1:4 unter gleichzeitiger Feuchthaltung. Abgesehen davon, daß eine tödliche Wirkung auf den im Ruhezustande mit einem erstaunlich geringen Atmungsbedürfnis ausgestatteten Parasiten von vornherein ausgeschlossen war, fand auch keine Vergrämung statt, wie sie dieses Gas etwa bei anderen Bodentieren bewirkt. Die Erfahrungen Hollrings, welche Stift l. c. anführt, fanden damit ihre Bestätigung.

Heftig umstritten ist der besonders in Frankreich viel und namentlich von Willot¹⁾ empfohlene Gebrauch des Ammoniaks zur Vernichtung der Nematoden im Boden. In der mit Rücksicht auf die benötigten Mengen wohlfeilsten Form von Gaswasser zur Anwendung gebracht, hatte seine Benutzung nach Dureau²⁾ einen kräftigeren Stand der Rüben zur Folge. François und Rousset³⁾ äußern sich über seine Wirkung dahin, daß seine intensive Anwendung ausgezeichnete Resultate hinsichtlich der Nematodenbekämpfung ergeben hat, und Bourcart⁴⁾ berichtet, daß die mit Rübenematoden behafteten Felder, die vorher im Mittel 4000 kg Rüben pro Hektar lieferten, nach der Ammoniakbehandlung Ernten bis zu 37 000 kg ergaben. Auch Vivien⁵⁾ äußert sich über Versuche, die im Auftrage der belgischen Regierung mit Gaswasser in der Gegend von Tirlemont angestellt wurden, dahin, daß das ammoniakalische Gaswasser den Pflanzen erneute Lebenskraft verliehen zu haben schien. Es besitze aber den Nachteil, daß es eine Bestellung der Rüben erst im Monat Juni, also viel zu spät, zuließe und daß es noch des Beweises ermangele, ob

1) Journal des Fabricants de sucre 1890, 31. Jg., Nr. 51 und Compt. rend. 1890, 3. Bd.

2) Ebenda 1894, 35. Jg., Nr. 35.

3) Destruction des Parasites, Paris 1913, S. 106.

4) Les Maladies des Plantes, Paris 1910, S. 581.

5) Jahresber, Neuerungen u. Leistungen auf d. Gebiete des Pflanzenschutzes, 1. Bd., 1899.

auch alle Nematoden durch das Verfahren getötet worden sind. Er hält daher neue Versuche zur Aufklärung dieses Hauptzweckes für notwendig. Diesen Ansichten französischer Autoren stehen gegenteilige Erfahrungen deutscher und österreichischer Forscher gegenüber. Stift, der sich besonders scharf gegen die Verwendung des Gaswassers zur Nematodenbekämpfung wandte, hat die Erfahrung gemacht, daß »die Nematoden nur zum Teil vernichtet wurden (in vielen Fällen war überhaupt keine Wirkung zu konstatieren), dafür aber die Entwicklung der Pflanzen in enormer Weise eine Schädigung erlitt«. Er warnt daher eindringlichst vor einer Anwendung des Gaswassers. Wie er, teilt auch Hollrung mit, daß die Verwendung von Gaswasser nicht imstande gewesen ist, die Nematoden zu unterdrücken (nach Stift¹). Ähnliche Versuche zahlreicher anderer Forscher bestätigten in der Folgezeit nur die Erfahrungen Stifts, daß die Verwendung rohen Gaswassers für die Pflanzen gefährlich sei, ohne eine sichere Wirkung gegen den Schädling zu gewährleisten.

Auf die in dem von Willot in seiner nematodentötenden Wirkung erkannten Gaswasser enthaltenen Ammoniakverbindungen ist gleichzeitig auch die in der weiteren Folge seines Gebrauchs sich geltend machende Düngewirkung zurückzuführen.

Gerade aus diesem letzteren Grunde ist das Gaswasser nun während der Kriegsjahre vielfach von Landwirten zu Düngezwecken benutzt worden. Die Ansichten über den Nutzen seiner Verwendung sind geteilte, und hängt seine vorteilhafte oder schädliche Wirkung hauptsächlich von der Art seiner Benutzung, ganz besonders aber auch davon ab, ob es frei von pflanzenschädigenden Nebenprodukten ist. Die Düngerfibel der Deutschen Landwirtschafts-Gesellschaft läßt seine Anwendung zu Berieselungszwecken für Wiesen, Weiden, Hackfrüchte und Obstbäume an regnerischen Tagen im Herbst bzw. Winter — sonst verdünnt — gelten, sofern es frei von größeren Mengen schädlicher Rhodan-, Schwefel-, Phenol- und Cyanverbindungen ist, empfiehlt aber orientierende Keimversuche vor der Verwendung, um danach die eventuelle Verdünnung mit Wasser zu bemessen. Als von diesem gewöhnlichen Gaswaschwasser wohl zu unterscheiden, wird l. c. das besonders von kleineren Gasanstalten angebotene und 10 bis 20 kg Stickstoff im Kubikmeter enthaltende konzentrierte rohe Ammoniakwasser hervorgehoben und empfohlen, dieses zur Düngung etwa eine Woche vor der Saat gut einzueggen, damit eventuell schädliche Beimengungen oxydiert werden und sich nicht zuviel Ammoniakstickstoff verflüchtigt.

Erscheint demnach eine landwirtschaftliche Verwendung ammoniakalischer Wässer zu Düngezwecken an sich als durchaus möglich und auch nutzbringend, so müssen die damit erzielten Mißerfolge notwendig auf unrichtigen Gebrauch oder eine schädliche Zusammensetzung der benutzten Flüssigkeit zurückgeführt werden. Nach Bourcart (l. c. S. 136 und 137) fördert nun Ammoniakgehalt der Luft das Pflanzenwachstum stark. Diese enthält davon aber gewöhnlich nicht mehr als 0,056 mg pro Kubikmeter. In einer Atmosphäre mit 0,005 Prozent Ammoniakgehalt vermochten Leguminosensamen jedoch nicht zu keimen und schon eine wässrige 0,0083prozentige Lösung des Gases übte einen hemmenden Einfluß auf das Wachstum junger Maispflanzen aus. Ähnliche Erfahrungen machte ich

1) Öst.-Ung. Zeitschr. f. Zuckerindustrie u. Landwirtschaft, 41. Jg., 3. H., 1912.

selbst an Topfkulturen, vor deren Einsaat der Boden mit verschiedenen starken Ammoniaklösungen ($\frac{1}{8}$ Prozent, $\frac{1}{4}$ Prozent, $1\frac{1}{4}$ Prozent) behandelt worden war. Teils zeigte sich eine starke Verzögerung der Keimung, teils ging der eingesäte Rübsen lückenhaft oder überhaupt nicht auf, und nur, wenn die Ammoniakbehandlung längere Zeit vor der Einsaat erfolgte oder die Erde tagelang vorher an der Luft ausgebreitet worden war, liefen die Samen normal auf und lieferten nachher üppiger als sonst wachsende Pflanzen. Will man also die schädlichen Nebenwirkungen des im Gaswasser gelösten Ammoniaks und seiner Beimengungen vermeiden, muß man es im Herbst bald nach der Ernte oder aber schon im Winter, jedenfalls aber schon geraume Zeit vor der Saat, in den Acker bringen, keinesfalls aber etwa gar als Kopfdüngung geben. Eine andere Frage ist es, ob Ammoniakwasser auch ein wirksames Mittel zur Bekämpfung der Rübenmüdigkeit ist.

Auf der Suche nach einem unbedingt sicher wirkenden, dabei billigen und überall leicht erhältlichen Mittel zur raschen Abtötung des Parasiten, das auch den freibeweglichen Larven kein Entrinnen gestattet, haben mich umfangreiche Versuche zur Überzeugung geführt, daß nur Ammoniak diesen Bedingungen gerecht wird. Schon eine $\frac{1}{4}$ prozentige wässrige Ammoniaklösung tötet alle aus Bodenproben isolierten Nematoden der verschiedensten Art fast augenblicklich. Eine Lösung von $\frac{1}{8}$ Prozent Gehalt läßt sie nach 10 Minuten erstarren, und nach 25 Minuten ist alles tot. Auch ein nachheriges sofortiges Waschen der Tiere mit Wasser, unter achtmaliger Erneuerung desselben und Stehenlassen bis zum nächsten Tage, läßt sie nicht wiederaufleben. Die zur Untersuchung benutzten, nach vielen Tausenden zählenden Nematodenmassen, welche Ködern der oben beschriebenen Art entnommen waren, setzten sich u. a. zusammen aus Rhabditisarten, Tylenchen, bestachelten und unbestachelten, also saprophytischen Formen, zahlreichen Larven von *Heterodera schachtii* und *radicicola*, dazwischen auch schachtii-Männchen und aus Enchytraeiden.

Stark larvenhaltige Wurzeln lassen, in $\frac{1}{4}$ prozentige Ammoniaklösung gebracht, alle noch bewegungsfähigen Larven sehr rasch auswandern und absterben, schützen auch die darin verbleibenden fortgeschrittenen Entwicklungsstadien nicht gegen die tödliche Wirkung des geringen Ammoniakgehalts. Nicht eine einzige von mehreren Hundert einjährigen Dauerzysten, die 22 Stunden in der $\frac{1}{4}$ prozentigen Lösung gelegen hatten und nach darauffolgendem sorgfältigem Waschen 24 Stunden in reinem Wasser geblieben waren, enthielt bei der nachherigen mikroskopischen Untersuchung noch lebende Brut. Und diese zeigte auch isoliert nach 24stündigem Verweilen im Wasser bei 29°C keine Spur von Leben. Alle Larven wiesen auch hier als sicheres Kennzeichen des erfolgten Todes jene oben erwähnte Granulierung des vorderen Körperdrittels auf. Aber nicht nur 4 Tage unter Luftabschluß in der Gasatmosphäre über 25prozentiger Ammoniaklösung belassene freie Zysten, sondern auch solche inmitten von Abfallerde 2 Tage lang über nur $\frac{1}{4}$ prozentiger Ammoniaklösung, jedoch oben der Luft frei zugänglich gehaltene ließen selbst nach tagelangem Verweilen unter optimalen Umständen keine Spur von Leben mehr erkennen. Schon die Tränkung mehrerer 10cm-Blumentöpfe voll Abfallerde mit je 100ccm $\frac{1}{4}$ prozentiger Ammoniaklösung unter freiem Luftzutritt genügte, um alle Zysten und Larven abzutöten. Der in die so behandelten Töpfe eingesäte üppig wachsende Rübsen zeigte sich heterodenfrei, während der in den Kontrolltöpfen stark befallen wurde. Ausgesiebte

Zysten aber erwiesen sich hinsichtlich ihres Inhaltes infolge der Ammoniakwirkung als abgetötet. Ganz ebenso wirkte die Behandlung gleichgroßer Quanten Abfallerde mit 200 ccm $\frac{1}{4}$ prozentiger und 100 bzw. 200 ccm $1\frac{1}{4}$ prozentiger Lösung. Dabei war es gleichgültig, ob die Töpfe mit Rübsen oder Rüben bestellt waren. Hiernach scheint mir die vorzügliche Wirkung des Ammoniaks als eines unbedingt sicher wirkenden Tötungsmittels und die Ungefährlichkeit einer richtigen Anwendung desselben, ja sogar deren Nützlichkeit für die später anzubauenden Pflanzen, erwiesen. In Anbetracht seiner durch die weit zulässige Verdünnung und spätere Düngewirkung noch erhöhten Wohlfeilheit, besonders aber mit Rücksicht darauf, daß wir ein ebenso sicheres Nematodengift mit den nämlichen Vorzügen überhaupt nicht besitzen, kann auf seine Verwendung in der Praxis im Interesse der Nematodenbekämpfung nicht verzichtet werden. Wenn dieselbe nach bestimmten, hier noch näher festzulegenden Richtlinien erfolgt, kann seine Benutzung zur Boden-sanierung dem Landwirt nur dringend angeraten werden.

Ammoniaksalze, welche schon öfter empfohlen und in neuerer Zeit von Müller und Molz¹⁾ durch Topf- und Feldversuche mit Chlorammon und schwefelsaurem Ammoniak erneut auf ihre nematodentötende Wirkung hin geprüft wurden, haben sich bisher nicht als brauchbare Bekämpfungsmittel erwiesen. Versuche, die ich selbst mit Ammoniumchlorid und Ammonsulfatsalpeter in 5prozentigen Lösungen ausführte, hatten zur Folge, daß Heteroderenlarven und andere Nematoden darin erst nach 10 Minuten abgetötet wurden, solche anderer Spezies aber noch sehr lange am Leben blieben. Selbst in so starker Lösung angewandt, würden diese Salze also, zumal, wenn sie, trocken auf den Acker gebracht, nur allmählich sich lösen, den Nematoden leicht ein Entrinnen gestatten. Sie sind als Tötungsmittel daher kaum verwendbar.

Ähnlich wie Ammoniaklösung wirkt auch Formaldehyd. Eine 2prozentige wässrige Lösung davon tötet nach kurzer Zeit die Mehrzahl der aus Ködern gewonnenen Bodennematoden, darunter auch die Heteroderenlarven, sicher ab. Andere widerstandsfähigere Formen gehen darin erst nach längerer Zeit zugrunde. Müller und Molz (l. c.), welche auch diesen Stoff auf seine nematodentötende Wirkung in Topfversuchen geprüft haben, kommen zu dem Ergebnis, daß schon mit einer 2prozentigen Verdünnung des im Handel befindlichen 40prozentigen Formaldehyds, d. h. also einer 0,8prozentigen Lösung des Mittels, ein befriedigender Erfolg insoweit erzielt werden kann, als nach der Desinfektion ausgeführte Probesaaten eine starke Verminderung des Befalls erwiesen. Gleichzeitig konnten diese Autoren eine wesentliche Förderung des Pflanzenwachstums feststellen, so daß es den Anschein erweckt, als ob die mit dem Mittel behandelten Töpfe eine sehr starke Volldüngung erhalten hätten.

Die Wirkung des Formaldehyds ist also der des Ammoniaks in der Tat sehr ähnlich. Während von diesem aber bei den von mir angestellten Versuchen schon eine $\frac{1}{8}$ prozentige Lösung freie Nematoden und deren Larven sehr bald, eine solche von $\frac{1}{4}$ Prozent aber auch Zysten bei eintägiger Einwirkung sicher abtötete, scheint die Anwendung einer 0,8prozentigen Formaldehydlösung noch keinen durchschlagenden Erfolg zu verbürgen. Beide Mittel verbilligen ihre Benutzung durch gleichzeitige düngende Wirkung, jedoch

¹⁾ L. c.

spricht nicht nur die stärkere Verdünnungsmöglichkeit, sondern auch der Preis stark zugunsten des Ammoniaks. Nach heutigem¹⁾ Großabnahmepreis würden sich nämlich 100 kg der befriedigend wirksamen 0,8 prozentigen Formaldehydlösung annähernd zwanzigmal so teuer im Preise stellen wie ein gleiches Quantum der auch gegen die Zysten sicher, also radikal wirkenden $\frac{1}{4}$ prozentigen reinen und somit von schädlichen Nebenbestandteilen freien Ammoniaklösung, beim Ballonbezug 25 prozentigen (0,910) Salmiakgeistes unmittelbar von der Gasanstalt.

Wie sich bei Feldversuchen, die ich in Längenweddingen bei Magdeburg anlegte, beobachten ließ, behelligt auch das beim Tiefpflügen im Herbst vorgenommenen Ausgießen der frischen Pflugfurche mit weit stärkeren Ammoniaklösungen die Zugtiere (Pferde und Ochsen) in keiner Weise, wenn es bei kühlem Wetter und seitlich gerichtetem Luftzug ausgeführt wird. Einer der schon oben angedeuteten Mängel der Verwendung solcher flüssigen Nematodengifte in der Praxis ist jedoch der beiden Mitteln gegenüber anderen zur Nematodenbekämpfung zwar empfohlenen, aber nicht annähernd im gleichen Maße wirksamen Streumitteln anhaftende Nachteil, daß ihr Gebrauch viel Gespannkraft für die Wasseranfuhr erfordert, wie das Müller und Molz (l. c.) auch hinsichtlich des Formaldehyds bemerken. Wo nicht in unmittelbarer Nähe erreichbares Wasser diese Anfuhrkosten herabmindert, da wird der zugunsten ihrer Verwendung sprechende Vorteil ihrer Wohlfeilheit daher zum Teil wiederaufgehoben.

Man hat weiterhin vielfach Ätzkalk zur Nematodenvertilgung im Acker empfohlen. Zuerst von Kühn²⁾ in seiner nematodentötenden Wirkung erkannt und zur Desinfektion der Abfallerde und des Rübenabputzes bei deren Kompostierung empfohlen, sind damit vielfach auch Versuche zur Entseuchung rübenmüder Felder unternommen worden. Nach Kühn soll sich derselbe bei genügend langer, anhaltender Einwirkung, im Verhältnis 1:4 zugesetzt, als sicher wirkend zur Entseuchung des sogenannten Fabrikkompostes bewähren. Seine Anwendung in der von Hollrung vorgeschlagenen Menge zur Düngung rübenmüder Äcker hat aber nicht zum beabsichtigten Erfolge geführt. Ja, die Versuche von Müller und Molz zeigen sogar, daß selbst in Topfversuchen mit der als besonders stark zystenhaltig bekannten Abfallerde trotz eines Ätzkalkzusatzes im Verhältnis 1:4 sich nach der Überwinterung von neuem eingewanderte Larven, allerdings in verringerter Zahl, in den eingesäten Pflanzen fanden. Der hohe Ätzkalkzusatz auf so begrenztem Raume war also nicht imstande, den Inhalt aller in der Erde vorhandenen Zysten sicher abzutöten, weshalb es den genannten Autoren notwendig erscheint, die so desinfizierte Erde von nematodenfreien Zonen fernzuhalten (l. c. S. 993).

Besser als zur Bodenentseuchung hat sich ein Zusatz gebrannten Kalkes zur Desinfektion der Schlammteiche der Zuckerfabriken, deren Schlamm von den Landwirten gern als Dünger benutzt wird, bewährt; denn nach Hollrung³⁾ genügt schon eine Ätzalkalität des Teichwassers von 0,03 Prozent, um sämtliche Nematoden in den Teichen abzutöten. Diese Wirkung einer solchen Lösung wurde von Schwartz⁴⁾ in bezug auf die

¹⁾ März 1921.

²⁾ Zeitschr. d. Ver. f. d. Rübenzuckerindustrie d. D. Reichs, 1880, Neue Folge, 17. Jahrg.

³⁾ Die D. Zuckerindustrie, 1903.

⁴⁾ Arb. a. d. Kais. Biol. Anstalt f. Land- u. Forstw., 8. Bd., 1913. •

Sommerformen des Schmarotzers durch Laboratoriumsversuche bestätigt. Erscheint hiernach die Verwendung des Ätzkalkes als Desinfiziens wenigstens zur Entseuchung des Fabrikschlammes als erfolgssicher und billig im Gebrauch, so dürfte seine Benutzung als nematodentötendes Streumittel trotz seiner leichten Handhabung und düngenden Wirkung kaum zu empfehlen sein. Ein durchgreifender Erfolg ist damit jedenfalls nicht zu erreichen.

Man hat ferner Ätzkalk zum Zwecke der Isolierung rübenmüder Flächen von gesunden Schlägen empfohlen, und zwar sollte nach Kühn¹⁾ ein öfteres Ausstreuen 90 cm tiefer Grenzgräben genügen, um dem Übergreifen der Verseuchung ein Ziel zu setzen. Wir werden sehen, daß die Verbreitungsmöglichkeiten des Parasiten so mannigfache sind, daß auch die umständlichsten mechanischen oder chemischen Isolierungsmaßnahmen sich demgegenüber als unzureichend erweisen.

Versuche, bei denen zur Vernichtung der Schmarotzer der Acker mit Kochsalz behandelt wurde, haben nur nachteilige Folgen gehabt, ohne irgendwelche einer Beachtung werthe Verminderung des Schädlings herbeizuführen. Wohl auf Grund der Erfahrungen Strubels²⁾, der eine tödliche Wirkung 3prozentiger Kochsalzlösung auf die Eier des Parasiten konstatierte, ist die Anregung Störmers³⁾ zu solchen Versuchen zurückzuführen. Bei erneuter Prüfung dieses Mittels kamen Müller und Molz l. c. jedoch nur wieder zu dem schon von Stift berichteten Resultat, daß das Kochsalz zur Vertilgung der Rübenmematoden nicht geeignet sei, und daß schon Lösungen von acht und weniger Prozent Gehalt Störungen im Wachstum der Pflanzen hervorrufen.

Ebensowenig wie die hier im einzelnen ausführlicher behandelten Mittel zur chemischen Bekämpfung des Parasiten, deren Anwendung von vornherein ein Erfolg nicht abzusprechen war, haben sich andere Chemikalien der verschiedensten Art bewährt, gleichgültig, ob sie zur unmittelbaren Abtötung des Schmarotzers im Boden oder zur dauernden Niederhaltung des Schädlings dienen sollten.

Ihre Benutzung zur dauernden Fernhaltung des Wurmes von der angebauten Pflanze scheitert an dessen selbst unter widrigsten Bedingungen langjährigen Ausdauer, die in der Unerreichbarkeit seiner tiefgelagerten Dauerzysten begründet ist. Es erscheint unmöglich, ein solches Mittel ausfindig zu machen, das imstande wäre, den oft sehrbindigen, schwer durchlässigen Untergrund rübenmüder Böden auch bis in die Tiefen von 80 cm vollkommen zu durchdringen; das gilt ebensowohl von Salzlösungen als auch von Gasen. Denn auch die Brut der hier, wenngleich in verringerter Zahl, so doch zu rascher Erneuerung der Verseuchung noch zahlreich genug vorhandenen und auch wohlbefähigten, überall verstreuten Dauerzysten müßte tödlich getroffen werden. Die meisten solcher Stoffe werden vielmehr so rasch vom Boden absorbiert, daß wirtschaftlich unmögliche Quantitäten nötig wären, um damit das erstrebte Ziel zu erreichen. Ferner aber spricht, ganz zu schweigen von unmittelbaren Schädigungen der anzubauenden Pflanze, eine andere wichtige Tatsache von vornherein gegen eine so vollkommen wirkende Boden-desinfektion. Mit der vollständigen Ausrottung des Parasiten auf derartigem Wege

¹⁾ Flugb. Nr. 11, 2. Aufl., 1905, d. Biol. Reichsanstalt f. Land- u. Forstw.

²⁾ Bibliotheca zoologica, 2. H., Kassel 1888.

³⁾ Illustr. Landw. Zeitung, 1909, p. 466.

bis in die Tiefe des Bodens hin ist notwendigerweise auch die wahrscheinlich vollständige Abtötung der zur Erhaltung der Bodengare so unentbehrlichen Bodenflora verbunden. Ein auf diese Weise bis in die Tiefe vollständig ertöteter Acker würde auch nach erfolgter Abstumpfung des eingebrachten Mittels noch lange Zeit brauchen, um seine einstige Ertragsfähigkeit wiederzugewinnen. Gerade dieser Umstand sollte bei der Prüfung chemischer Bodendesinfektionsmittel mehr als bisher berücksichtigt werden, denn er verteuert selbst eine an und für sich billige Methode derart, daß damit ihre Anwendung für den Landwirt von vornherein unmöglich wird.

Ganz ähnlich steht es mit Bekämpfungsmaßnahmen anderer Art, die dem Landwirte zur Anwendung im großen empfohlen worden sind. Sie sind entweder unwirksam oder genügen hinsichtlich ihres Erfolges nicht, sind zumeist auch undurchführbar. Auch sie haben nicht unwesentlich mit dazu beigetragen, die Indifferenz der Landwirte dem Parasiten gegenüber zu erhöhen.

Hierher gehört das zuerst von Kühn¹⁾ zum Beweise dafür, daß die Rübenmüdigkeit tatsächlich nur auf den im Boden vorhandenen Wurm zurückzuführen ist, versuchsweise durchgeführte Bodenbrennen. Durch Abbrennen aufgeschichteter Braunkohlenpreßsteine wurde der Boden auf 70° C mit dem Erfolge erhitzt, daß der Acker zur vollen Ertragsfähigkeit zurückkehrte. Nach den Feststellungen Hollrungs tötet eine Temperatur von 52° C die Nematoden im Boden nicht ab; beim Bodenbrennen aber dürfte die Temperatur von 70° C kaum in eine nennenswerte Bodentiefe hinabreichen. Wenn also noch in neuerer Zeit nach Scharf²⁾ auch Fuchs³⁾ auf jenen Versuch Kühns, den dieser Autor selbst auch nur als solchen betrachtet wissen wollte, zurückgreift und, weil die chemischen Mittel bisher keinen Erfolg brachten, als einzig übrigbleibende Methode die Erhitzung des Erdreiches auf 63° C bezeichnet, so ist das nur daraus zu erklären, daß man einen besseren Rat nicht zu geben wußte. Aber auch eine Erhitzung der oberen Bodenschicht auf 63° C mit einem möglichst geringen Aufwand von Arbeit und Wärme, wie sie Fuchs mit Hilfe irgendwelcher Maschinen durchgeführt sehen möchte, wird alle tieferliegenden Zysten unbehelligt lassen.

Wie dieses Bodenbrennen, so läßt auch das durch Vanha⁴⁾ propagierte Austrocknungsverfahren gerade jene Zysten ganz unberücksichtigt. Durch fortgesetzte Bearbeitung und Lockerung des Bodens während der sommerlichen Dürrezeit zielt es auf die Abtötung der Nematoden hin, deren Larven allerdings sehr rasch der Austrocknung erliegen, während jedoch die braunen Zysten weit widerstandsfähiger sind. Ist diese Methode einerseits so stark vom Wetter abhängig, daß ein einziger starker Gewitterregen das Resultat wochenlanger Arbeit zunichte machen kann, so wirkt sie andererseits auch viel zu oberflächlich, um eine Sanierung des Bodens herbeiführen zu können. Ihre Durchführung ist auch zu kostspielig, als daß sich ein damit erzielter Teilerfolg noch lohnen könnte.

Vanha hat ferner gefunden, daß die Heteroderenlarven in kürzester Zeit (zwei bis vier Tagen, öfters gar schon nach 18 Stunden) in Wasser zugrunde gehen und gründet auf

¹⁾ Zeitschr. d. Ver. f. d. Rübenzuckerindustrie d. D. Reichs, 1880, N. F., 17. Jg.

²⁾ Wiener Landw. Zeitung, 1904, 54. Jg., S. 65.

³⁾ Zeitschr. f. d. Landw. Versuchswesen in Österreich, 1911, 14. Jg.

⁴⁾ Wiener Landw. Zeitung, 1904, 54. Jg., S. 647.

diese merkwürdige Entdeckung sein Submersionsverfahren, mit dem er die Nematoden in geeigneten Lagen durch mehrtägige Wasserüberstauung ertränken will. Dieser Autor ist hier wohl einem kleinen Irrtum zum Opfer gefallen, indem er erstarrte Larven für tot gehalten hat. Die Vañhasche Arbeit auf dem hier vorliegenden Gebiete hat schon durch Marcinowsky¹⁾ die ihr gebührende Kritik gefunden; es beleuchtet aber die Arbeitsweise dieses Forschers besonders, daß er zu jenem Vorschlage kommt, nachdem bereits Strubel 1888 Heteroderenlarven über 5 Wochen lang in Wasser gehalten hatte, ohne daß sich ihre Zahl wesentlich vermindert hätte (l. c. S. 42). Versuche, bei denen ich selbst, allerdings zu anderen Zwecken, Nematodenerde im Hochsommer über 2 Monate lang im Zimmer in Gläsern unter Wasser hielt, das sogar in Fäulnis übergegangen und nur durch öfteres Zugießen auf der alten Höhe gehalten worden war, zeigten nachher in die so behandelte Erde eingesäte Rübenpflanzen sehr stark mit Larven besetzt, die sich ganz normal weiterentwickelten. Auch bei meinen Versuchen hielten frischgeschlüpfte Heteroderenlarven ohne Nahrung über 6 Wochen lang unter Wasser aus, ebenso wie auch braune Dauerzysten zu Versuchszwecken beliebig lange unter Wasser gehalten wurden, ohne daß ihr Inhalt darunter litt.

Schon die alte Erfahrung, welche zuerst von Strohm²⁾ in ihrer Bedeutung erkannt wurde, daß nämlich die alljährlich für länger als nur mehrere Tage überschwemmten Flußniederungen zugleich Hauptseuchengebiete sind, hätte Vañha eines Besseren belehren können. Auch Stift³⁾, der das Submersionsverfahren Vañhas durch fast viermonatige Überflutung eines verseuchten Ackers praktisch prüfte, fand an den nachher eingesäten Rübenpflanzen wieder wohlentwickelte Heterodenweibchen.

Wenn gegenüber jenem in seinen biologischen Zusammenhängen von Strohm richtig gedeuteten Nematodenvorkommen in den Flußtälern und dem praktischen Mißerfolge Stifts auch Müller und Molz noch einmal auf das Verfahren Vañhas zurückkamen und schließlich nach 9 Monate langem Unterwasserhalten nematodenerdegefüllter Blumentöpfe bei Zimmertemperatur in den Probeinsaaten keine Nematoden mehr fanden, so beruht dieser scheinbare Erfolg des Verfahrens wohl einfach darauf, daß in dieser langen Zeit alle Larven geschlüpft und, agil, verhungert waren, was eine Zystenuntersuchung wohl gezeigt haben würde. Dieser Erfolg war jedoch nur unter den im Experiment gegebenen Bedingungen möglich, im Freien aber nicht. Nach Durchführung größer angelegter ähnlicher Versuche kommen indessen auch diese Autoren zu dem Ergebnis, »daß selbst nach einjähriger Unterwassersetzung die Zahl der Nematoden noch keineswegs reduziert war«. Hierbei wurden die Töpfe unter ausgekochtem und mit Öl übergossenem, also sauerstoffarmem Wasser gehalten. Bedingungen, die sich wohl als entwicklungshemmend und daher die Embryonen in den Zysten zurückhaltend bemerkbar machen mußten. »Nach diesen Erfahrungen erscheint es nicht ratsam, das Submersionsverfahren zur Nematodenbekämpfung heranzuziehen«; so schließen die genannten Autoren ihre Betrachtungen über das Vañhasche Verfahren, das auch, wenn es Erfolg verspräche, doch nur in sehr seltenen Fällen zur Anwendung gelangen könnte. Auch die

¹⁾ Arb. aus d. Kais. Biolog. Anstalt f. Land- u. Forstw., 7. Bd., 1. H., 1909.

²⁾ Öst.-Ung. Zeitschr. f. Zuckerindustrie u. Landwirtschaft, 1893, 22. Jg., S. 827.

³⁾ Wiener Landw. Zeitung, 1903.

Submersionsmethode muß daher ebenso als erledigt betrachtet werden, wie das Van-ha'sche Austrocknungsverfahren.

Karpinsky¹⁾ will mit einem Verfahren, das mit vollem Recht in der Praxis unbeachtet geblieben ist, und nach dem er die Nematoden durch tiefes Umpflügen nach dem Eintreten des Frostes erstarren, also wohl erfrieren läßt, so glänzende Erfolge gehabt haben, daß dadurch die Nematoden fast vollständig geschwunden wären. Indessen braucht nur auf das tiefe Vordringen der Zysten im Boden und die Frostwiderstandsfähigkeit des Parasiten, auf die wir später noch eingehender zurückkommen wollen, hingewiesen zu werden, um die Behauptungen Karpinskys als vollkommen haltlos zu kennzeichnen.

Weitere mechanische Maßnahmen, die man zur Bekämpfung des Schädlings vorgeschlagen hat, beziehen sich zumeist auf Zeit und Art der Bodenbearbeitung und der Bestellung. Suchte man früher den Schädling in völliger Unkenntnis seiner Lebensweise durch Tiefpflügen im Boden zu ersticken, eine Maßnahme, deren gewohnheitsmäßige Handhabung gerade beim Rübenbau ohnehin schon in ganz besonderem Maße zur gründlichen Verseuchung des Bodens beitrug, so erkannte man später, daß gerade ein möglichst flaches Pflügen den Nematodenschaden merkbar herabzumindern vermag. Nebenher wurden noch Anweisungen bezüglich der Pflanzzeit, der Saatgutmenge, des Verziehens und Walzens der angebauten Rüben gegeben, mit denen man das gleiche Ziel, nämlich die Einschränkung des Befalls, verfolgte. Auch der elektrische Strom wurde versuchsweise zur Bekämpfung des Schädlings herangezogen. Nach Wolf²⁾ allerdings völlig erfolglos. Hierher gehören auch alle die Vorsichtsmaßnahmen, welche dem Landwirte für die Einrentung verseuchter Rüben zur Verhütung der Verschleppung des Schädlings anempfohlen worden sind.

Ist auch die große Mehrzahl aller dieser Maßnahmen praktisch sehr wohl durchführbar und geeignet zur Aufnahme in den ländlichen Wirtschaftsbetrieb, so wirken sie alle doch nur zu oberflächlich, als daß auch von ihrer dauernden Anwendung eine völlige Reinigung des Ackers vom Wurme je zu erwarten wäre.

Ganz ebenso steht es um die Wirkung solcher zur Heteroderenbekämpfung angegebenen Methoden, deren Erfolg in einer Kombination mechanischer und chemischer Maßnahmen gesucht wurde, d. h. bei denen durch Gaben von Ätzkalk oder nematodenfeindlichen Düngesalzen eine auf Unterdrückung des Schädlings abzielende Bodenbehandlung in ihrer Wirkung unterstützt werden soll. So viele Kombinationen dieser Art auch erdacht worden sind, Dauererfolge sind auch ihnen nicht beschieden gewesen.

Am ehesten noch ließen naturgemäß solche Maßnahmen Erfolge erwarten, die, den Lebensgewohnheiten des Schädlings nach Möglichkeit angepaßt, geeignete Angriffspunkte in seiner Biologie der Bekämpfung dienstbar zu machen suchten.

Nachdem man erkannt hatte, daß der Schmarotzer gewisse Pflanzen als Wirtspflanzen bevorzugte, andere hingegen mied, und überall da seine stärkste Vermehrung erfuhr, wo ein und dieselbe Wirtspflanze in zu häufiger Fruchtfolge angebaut wurde, und daß andererseits auch Ackerunkräuter nicht von ihm verschmäht blieben, versuchte man

¹⁾ Zentralbl. f. d. Zuckerindustrie, 1902, 10. Jg., S. 842.

²⁾ Die Deutsche Zuckerindustrie, 1910, 35. Jg., S. 321.

durch seltenere Wiederkehr der inklinierenden Pflanze in der Fruchtfolge, durch jahrelangen ausschließlichen Anbau von Nichtwirtspflanzen und endlich sogar durch unkrautfreie Schwarzbrache den Parasiten auszuhungern. Der einzige Erfolg, der hierbei erreicht worden ist, besteht darin, daß man jetzt weiß, daß man die Rübe und andere meistbefallene Pflanzen nur alle vier bis fünf Jahre auf rübenmüde Flächen bringen darf, wenn man bei reichlichster Überschußdüngung eine lohnende Ernte erzielen will. Befreit wurden die Äcker aber auch hierdurch von den Rübennematoden keineswegs.

Die zahlreichen Variationen hier aufzuführen, welche die angeblich geeignetste Fruchtfolge im Laufe der Jahre erfuhr, lohnt sich nicht. Nur mag nicht unerwähnt bleiben, daß man durch öfteres Einschieben nicht oder nicht allenthalben inklinierender Pflanzen, wie z. B. Zichorie (die aber G. Plümcke nach einer mir mündlich gemachten Mitteilung gleichfalls mit Heteroderenweibchen besetzt fand), Zwiebel, Gurke, Hülsenfrüchte, Klee, besonders aber mehrjähriger Luzerne und Mohrrüben, in der Praxis den Schaden häufig auf ein erträgliches Maß zurückzuführen vermag. Nach Schander¹⁾ haben sich in Posen Mohrrüben und mehrjähriger Luzernebau als besonders schadenvermindernde Vorfrüchte für den Rübenanbau erwiesen. Wir werden im weiteren Verlaufe unserer Ausführungen noch ausführlicher darlegen, daß sich eine allgemeingültige Regel für die Fruchtfolge nicht allein wegen der jeweils andersgearteten Bodenbeschaffenheit, sondern auch mit Rücksicht auf das sehr stark wechselnde Verhalten des Parasiten überhaupt, nicht geben läßt. Daß sich aber der Schmarotzer weder durch eine so abgeänderte Fruchtfolge, noch durch Einstellung des Anbaues bevorzugter Wirtspflanzen, noch durch Schwarzbrache aushungern läßt, zeigen schon die folgenden Tatsachen. So ist in einem Sitzungsbericht des Zweigvereins Egeln des Vereins für die Rübenzuckerindustrie des Deutschen Reichs²⁾ die Rede davon, daß selbst in Fällen, wo der Rübenbau auf verseuchten Böden bis zu 17 Jahren ausgesetzt worden war, dennoch keine Rüben wieder gediehen. Liebscher³⁾ hält bei alljährlich wiederholtem, unkrautfreiem Anbau von Gerste (wo dieselbe nicht befallen wird) wenigstens sechs bis acht Jahre zur Beseitigung der Rübenmüdigkeit für notwendig, und in völlig vegetationslosem Boden konnte Hellriegel⁴⁾ feststellen, daß sich der Parasit bis in das sechste Jahr nicht mehr hinüberzueretten vermocht hatte. Fuchs⁵⁾, der sich eingehender mit der Lebensdauer der in den Zysten eingeschlossenen Brut befaßt hat, stellte demgegenüber fest, daß in einem vollkommen pflanzenrein gehaltenen Boden noch nach fünf Jahren eine beträchtliche Zahl eierenthaltender Zysten vorhanden waren, die auch nachher noch Larven abgaben. Dieser Autor hält darum mindestens eine Zeit von acht Jahren zur völligen Aushungerung des Parasiten in brachliegendem Boden für notwendig. Wir werden noch erfahren, daß solche Maßnahmen zur Aushungerung des Parasiten in der Tat nur sehr langsam zum Ziele führen müssen, weil gerade die braunen Dauerzysten unter ungünstigen äußeren Bedingungen, zu denen in erster Linie auch ein Mangel an Nährpflanzen gehört, die junge Brut

¹⁾ Blätter für Zuckerrübenbau, 1907, 14. Jg., S. 118.

²⁾ Zeitschr. d. Ver. f. d. Rübenzuckerindustrie d. D. Reichs, 1880, N. F., 17. Jg., S. 369.

³⁾ Ebenda, 1879, N. F., 16. Jg., S. 92.

⁴⁾ Ebenda, 1895, N. F., 32. Jg.

⁵⁾ Zeitschr. f. d. Landw. Versuchswesen in Österreich, 1911, 14. Jg., S. 923.

viel länger als sonst bei sich behalten und zum Zwecke der Arterhaltung für bessere Zeiten aufsparen.

Eine biologische Bekämpfungsmethode, bei der man, von der Erfahrung ausgehend, daß die Heteroderenweibchen von verschiedenen Pilzspezies (z. B. *Tarichium auxiliare*, *Isaria destructor*, *Entomophthora calliphora* und *radicans*) infiziert werden, welche die Brut zugrunde richten, hat sich nicht zur praktischen Anwendung bringen lassen. Die nach den bisherigen Erfahrungen damit verbundenen Unkosten würden zu hoch sein, und die Aussicht auf Erfolg wäre zu stark von äußeren Umständen abhängig, als daß ein solches Vorgehen für die Praxis vorerst in Betracht kommen könnte.

Auch ich konnte bei den von mir in großer Zahl untersuchten dem Freiland entnommenen Dauerzysten des Wurmes gelegentlich eine starke Infektion der Brut durch Pilze und Bakterien verschiedener Spezies beobachten, durch welche Eier, die dann häufig schwarz und undurchsichtig erscheinen, vernichtet, die Embryonen teils abgetötet, teils nur am Ausschlüpfen gehindert werden dadurch, daß die Eihüllen vollständig von Pilzmyzel umspinnen, der Vulvakanal aber verstopft wird. Indessen findet man solche Pilzinfektionen bei frisch den verschiedensten Böden entnommenen Zysten doch verhältnismäßig selten. Dagegen traten sie in mannigfacher Art auf bei Zysten, die ich zu Versuchszwecken unter experimentellen Bedingungen hielt. Sie machten sich bei meinen Laboratoriumsversuchen oft recht störend bemerkbar. Es scheint aber solcher pflanzlicher für die Heteroderenbrut pathogener Organismen eine größere Zahl zu geben, als deren bisher bekannt geworden sind. Und da es immerhin nicht ganz von der Hand zu weisen ist, daß ein hier und da beobachteter Rückgang der Verseuchung auf eine von bestimmten Witterungsverhältnissen begünstigte Ausbreitung solcher Krankheitserreger im Boden zurückzuführen ist, erscheint es wünschenswert, daß dieser Frage mehr Aufmerksamkeit geschenkt wird, als das bisher geschah. Eine Impfung verseuchter Äcker mit einem bewährten Krankheitserreger dieser Art wäre wohl die nachhaltigste und natürlichste Bekämpfungsmethode, vorausgesetzt, daß sie wirtschaftlich durchführbar gestaltet werden kann.

Auf die Beobachtung hin, daß selbst in stark verseuchten Böden einzelne Rübenpflanzen völlig frei vom Parasiten bleiben oder, von ihm befallen, den Schaden überwinden und in Form, Größe sowie Zuckergehalt bei der Ernte nichts zu wünschen übriglassen, sich also dem Schädling gegenüber als immun oder widerstandsfähig erweisen, ist ferner vorgeschlagen worden, von solchen Pflanzen ausgehend, durch sorgfältige Selektion eine nematodenfeste Rübenvarietät heranzuzüchten, die entweder vom Wurme unbehelligt bleibt oder doch seinen Befall ohne Schaden übersteht.

Dieser zuerst von Wilfarth¹⁾ auf Grund der Beobachtung, daß sich die verschiedenen Rübenpflanzen dem Schädling gegenüber sehr verschieden widerstandsfähig zeigen²⁾, gemachte Vorschlag zur Nematodenbekämpfung hat in neuerer Zeit Müller und Molz (l. c.) veranlaßt, auch diesen Weg zur Bekämpfung des Schädling zu beschreiten. Auch diese Autoren haben gefunden, daß es Rüben gibt, die vermöge gewisser Eigenschaften

¹⁾ Zeitschr. d. Ver. d. D. Zuckerindustrie, 1900.

²⁾ Zeitschr. f. Pflanzenkrankheiten, 1903.

von den Nematoden gemieden oder doch nur schwach befallen werden. Das ist eine Tatsache, die sich leicht auf jedem verseuchten Rübenfelde und bei jeder Probeinsaatsbeobachtung läßt. Selbst wenn Versuchstöpfe noch so viele befallsfähige Larven enthalten, finden sich doch nachher unter den darin kultivierten Rübenpflanzen fast immer in wechselnder Zahl auch solche, die auch bei eingehendster Untersuchung keinen Befall erkennen lassen. Die Unhaltbarkeit des von K. Marcinowski l. c. S. 153 vertretenen Standpunktes, »daß es wohl kaum Rübenpflanzen geben dürfte, die unter für die Heteroderen günstigen Bedingungen nicht von diesen befallen werden könnten«, erscheint nach jenen Beobachtungen erwiesen. Ob solche scheinbar nematodensicheren Rüben aber dann, wenn sie dem Schädling allein zur Verfügung stehen, nicht doch schließlich, und geschehe es auch widerstrebend und erst nach Jahren, von ihm ebenso angenommen werden würden, wie das mit anderen wenig bevorzugten Wirtspflanzen in der Praxis tatsächlich geschieht, das ist eine Frage, an der ein mühsam errungener Erfolg solcher Zuchtwahl sehr wohl scheitern kann und wahrscheinlich auch scheitern wird.

Die dem Parasiten von Haus aus eigene Polyphagie, wie auch seine Fähigkeit zur einseitigen Anpassung an eine zu häufig in der Fruchtfolge wiederkehrende Pflanze, selbst dann, wenn sie sonst nicht gern von ihm genommen wird (Kartoffel), und das dadurch bedingte, sich besonders hinsichtlich des Befalls so sehr verschieden äußernde Verhalten der jeweiligen Heteroderenstämme spricht nicht für einen Dauererfolg des Anbaues einer bis zur Befallssicherheit durchgezüchteten Rübenvarietät.

Andere weiterhin noch zu betrachtende Erscheinungen deuten ferner darauf hin, daß der Befall oder Nichtbefall in erster Linie abhängt von Bedingungen, die im Stoffwechsel der Pflanze liegen. Diese sind aber nicht nur zeitlichen, sondern auch individuellen Abweichungen unterworfen, welche auf den mit einem erstaunlich feinen Empfindungsvermögen ausgestatteten Parasiten im positiven oder negativen Sinne einwirken müssen.

Als der aussichtsreichere Weg erscheint es darum, eine Rübenvarietät zu züchten, deren Anbau ungeachtet völliger Bodenverseuchung und stärksten Heteroderenbefalls unter allen Umständen lohnende Ernteerträge verbürgt. Auch dieses Prinzip haben Müller und Molz ihren Züchtungsversuchen zugrunde gelegt, die aber meines Wissens bisher noch nicht zum Abschlusse gelangt sind.

Zugegeben aber, die Züchtung einer solchen Rübensorte gelänge, so muß die Praxis Antwort auf die Frage geben, ob sich diese Sorte ihre Nematodenwiderstandsfähigkeit auf jedem beliebigen Rübenboden auch für die Dauer erhält oder nicht etwa sehr bald wieder zurückschlägt zur alten Schwäche der Stammform.

Indessen würde auch der Anbau solcher Rübensorten doch nur ein Fortbetreiben, ja eine Intensivierung der künstlichen Massenzucht des Schädling bedeuten, keineswegs aber zu dessen Bekämpfung dienen. Ohne Zweifel würde das Gelingen jenes Planes einen beträchtlichen Aufschwung des dem Landwirte wertvollen Rübenbaues mit sich bringen. Gerade davon wäre aber auch eine solche Massenausbreitung und Vermehrung des an der Rübe fortgezüchteten Parasiten zu erwarten, daß der Gewinn an Rüben durch den Schaden an anderen Feldfrüchten sehr bald aufgehoben werden könnte.

Jener theoretisch zwar einleuchtende Vorschlag Wilfarths hat darum für den Landwirt wohl kaum einen praktischen Wert.

Durch eine eingehende Spezialuntersuchung ist nun in neuester Zeit Molz¹⁾ zu der Überzeugung gelangt, daß auch bei *Heterodera schachtii* ebenso, wie das von anderen Forschern bereits für andere Tierspezies nachgewiesen worden ist, äußere Einflüsse das Geschlechtsverhältnis bestimmen. Durch bestimmt gerichtete künstliche Änderung der Ernährungsbedingungen ist es schon verschiedentlich gelungen, das Geschlechtsverhältnis einer Art willkürlich zu beeinflussen. Für unseren Parasiten fand nun Molz, daß reichliche Stickstoffdüngung und der daraus resultierende üppige Stand der Wirtspflanze das Geschlechtsverhältnis zugunsten der Weibchen, ein schlechter Ernährungszustand der Pflanze hingegen dieses Verhältnis zugunsten der männlichen Tiere in sehr erheblichem Maße zu ändern vermag und daß auch die Art der Wirtspflanze nicht ohne Wirkung auf das zahlenmäßige Verhältnis der Geschlechter ist. Aus seinen Versuchen geht mit Deutlichkeit hervor, daß gerade die Rübe eine der Produktion weiblicher Tiere besonders günstige Wirtspflanze ist und daß der mit ihrem Anbau verbundene starke Stickstoffdüngerverbrauch diese noch steigert.

Wenn nun aber Molz die Massenvermehrung des Schädlings in den Hauptseuchengebieten auf eine durch zu starke Stickstoffdüngung und forciert betriebenen Rübenbau bedingte Vermehrung des weiblichen Geschlechts zuungunsten der Männchen zurückzuführen sucht, so bedarf zunächst die Frage der Klärung, ob der Parasit monogam oder polygam ist. Nur im letzteren Falle könnte jene Annahme zutreffen, denn andernfalls würde der etwa vorhandene Weibchenüberschuß unbefruchtet bleiben, käme also für die Vermehrung der Art überhaupt nicht in Betracht. Es liegen nun aber m. W. keinerlei Beobachtungen vor, die eine Annahme der Polygamie für *Heterodera schachtii* gerechtfertigt erscheinen ließen. Ganz im Gegenteil weisen die Befunde Strubells (l. c.), die ich bestätigen kann, darauf hin, daß das Heteroderenmännchen nach vollzogenem Geschlechtsakte sehr rasch abstirbt, wie diejenigen vieler anderer monogamer niederer Tiere auch. Auch ich fand die Kadaver der abgestorbenen Männchen im sogenannten Gallertpfropf der weiblichen Tiere, und das so baldige Absterben nach vollzogenem Koitus scheint mir auf Monogamie hinzuweisen und gegen jene Annahme Molz' zu sprechen.

Am Schlusse seiner Arbeit faßt Molz die Ergebnisse seiner Untersuchungen zusammen mit den Worten: »Die Nematodenfrage hängt also mit der Düngung und der Pflanzenart aufs innigste zusammen. Die Rübenmüdigkeit infolge Nematodenbefalls ist eine mittelbare Folge langjährig gesteigerter Stickstoffdüngung und rascher Aufeinanderfolge der Zuckerrüben im Fruchtwechsel. Starke Düngung mit stickstoffhaltigen und humosen Stoffen, auch mit Rübenblättern, fördert in gleicher Weise wie die Zuckerrüben selbst die Entstehung des weiblichen Geschlechts des Rübennematoden, was gleichbedeutend ist mit stärkerer Vermehrung und Ausbreitung dieses Schädlings. Molz sieht gangbare Wege zur Bekämpfung des Wurmes hauptsächlich in der Verhütung oder Verminderung des Frühbefalls der Hauptwurzel der Rüben' (S. 789), die, wenn sie gelingt, in der Tat nur schadenmindernd wirken kann. Er zieht ferner aus seinen oben

¹⁾ Landw. Jahrbücher, 54. Bd., H. 5, 1920.

erläuterten Ergebnissen (S. 788) den Schluß, daß die Beeinflussung der Wirtspflanzen besonders durch die Düngung für die Geschlechtsbildung des Rübenematoden von sehr großer Bedeutung ist'. Es liegt nun sehr nahe, daran zu denken, durch entsprechende Änderung der Anbauweise, insbesondere der Düngung, das Geschlechtsverhältnis des Schädlings dauernd zuungunsten des weiblichen Geschlechts derart zu beeinflussen, daß daraus schließlich ein allmählicher Rückgang der Verseuchung resultiert.

In einer vor kurzem erschienenen, außerordentlich lehrreichen zusammenfassenden Abhandlung über das Sexualitätsproblem bezeichnet G. Hertwig¹⁾ die Fähigkeit der lebenden Substanz, in weiblicher und männlicher Richtung zu reagieren, als eine biologische Grundeigenschaft, die für den Dauerbestand des Lebens ebenso unerläßlich ist wie etwa die Fähigkeit des Wachstums und der Vermehrung. »Um nämlich dauernd fortbestehen zu können«, sagt dieser Autor S. 83, »muß eine jede Artzelle gegen extreme einseitige Bedingungen anpassungsfähig sein, sich aber andererseits auch gegen rasch wechselnde Extreme lebensfähig erweisen. Für die erste Forderung ist eine möglichst einseitige Anpassung, für die zweite dagegen die Erhaltung einer Mittelform notwendig. Um diesen beiden einander widerstrebenden Forderungen gerecht zu werden, existiert jede Artzelle in zwei Modifikationen, die dadurch voneinander verschieden sind, daß sie gegen gleichsinnig wirkende Extreme infolge innerer idioplasmatischer Ursachen verschieden reagieren. Sind diese beiden Modifikationen auf diese Weise geschlechtlich verschieden geworden, so erfolgt der Ausgleich ihrer geschlechtlichen Differenz bei genügender Spannung durch die Befruchtung, und es werden wieder Mittelformen geschaffen, so daß bei einem plötzlichen Wechsel der äußeren Bedingungen eine erneute Anpassung möglich ist, während eine allzu einseitig angepaßte Art hierzu nicht mehr imstande wäre.« »So wird«, um mit einem Ausspruche H. Spencers zu schließen, »durch rhythmische Erzeugung und Wiederaufhebung gegensätzlicher Abweichungen die Fortdauer des Lebens der Spezies verbürgt.«

Es wäre nun kaum einzusehen, weshalb unser so überaus zäher und leicht anpassungsfähiger Parasit, dessen Artzellen sich doch ebensowohl extremen einseitigen Bedingungen als auch rasch wechselnden Extremen gegenüber als lebensfähig erweisen müssen, nicht auch imstande sein sollte, seine Art einem plötzlichen Wechsel der äußeren Bedingungen gegenüber zu erhalten. Es ist also nicht anzunehmen, daß ein künstlicher Eingriff in seine Ernährungsbedingungen auf alle Individuen seiner Art im gleichen Sinne zur Wirkung kommt. Der gerade durch seine stark ausgesprochene Anpassungsfähigkeit zum Massenschädling gewordene Parasit wird darum einem plötzlichen Wechsel seiner Lebensbedingungen nicht minder gewachsen sein wie viele andere Formen auch. Und so wird es auch einer zunächst vielleicht nur geringen Zahl einen solchen Wechsel überdauernder Individuen besonders im Hinblick auf die rasche Folge der Generationen nicht schwer fallen, schon nach kurzer Zeit eine erneute Massenvermehrung herbeizuführen.

Wir haben oben gesehen, wie rasch eine an sich geringfügige Infektion sich schon im Laufe einer Vegetationsperiode auch unter veränderten Außenbedingungen über

¹⁾ Biol. Zentralblatt, 41. Bd., 1921, Nr. 2.

eine größere Fläche auszubreiten vermag. So lassen auch die an sich sehr interessanten Tatsachen, welche Molz zutage gefördert hat, eine Austilgung des Schädling im Acker wohl kaum erwarten, zumal eine systematische Unterernährung der anzubauenden Kulturpflanzen, wie sie eine darauf etwa gegründete Bekämpfungsmethode doch auf Jahre hinaus erfordern würde, für den auf lohnende Ernten angewiesenen landwirtschaftlichen Betrieb nicht wohl in Frage kommen kann.

Das einzige, sich gleichfalls auf das biologische Verhalten des Wurmes stützende Bekämpfungsverfahren, welches hier und da versuchsweise auch in der Praxis zur Anwendung gekommen und lange Zeit hindurch als wirksamste Maßnahme zu seiner Vernichtung anerkannt und empfohlen worden ist, ist das von Kühn erdachte Fangpflanzenverfahren.

In seinem Grundprinzip einfach, sucht es den Parasiten zu einer Zeit zu treffen, wo er, lokomotionsunfähig, widrigen Außenbedingungen am leichtesten zum Opfer fällt, indem er nach Einwanderung in ihm dargebotene, stark inklinierende Wirtspflanzen gleichzeitig mit diesen vernichtet wird, noch ehe er zur Fortpflanzung schreiten konnte. Daß ein Verfahren, welches wie kein anderes je die Bedürfnisse und Gewohnheiten des Schmarotzers der Bekämpfung dienstbar machte und den Feind an seiner schwächsten Stelle zu treffen suchte, auch dem Laien einleuchtete und allseitige Beachtung fand, ist nur zu natürlich. Dennoch hat auch sein Schöpfer zu einseitig auf eine praktische Auswertung eines als richtig erkannten Ideenganges hingearbeitet, ohne sich eingehend genug mit dem Parasiten selbst zu befassen. Die Einzelheiten des Verfahrens können hier als bekannt vorausgesetzt werden, die Literatur darüber ist so umfangreich, daß sie im einzelnen hier nicht berücksichtigt werden kann.

Unzweifelhaft führt das Fangpflanzenverfahren zur Verminderung des Parasiten dann, wenn es entsprechend den Weisungen seines Schöpfers zur Durchführung gelangt. Die Bedingungen hierfür sind aber kaum irgendwo sonst gegeben als auf den Versuchsfeldern pflanzenpathologischer Institute. Dort allein sind die Sachverständigen verfügbar, welche die dauernde mikroskopische Kontrolle der Fangpflanzen durchzuführen in der Lage sind, ohne die das Verfahren nun einmal unwirksam bleiben oder aber zur Massenvermehrung des Parasiten führen muß. Dort nur lohnen die mit seiner Durchführung verbundenen außerordentlich hohen Unkosten seinen rasch vorübergehenden Erfolg, nicht aber im praktischen Wirtschaftsbetrieb, in dem es einen dauernden Platz auch nicht gefunden hat. Auf dem Versuchsfelde hat auch Kühn¹⁾ selbst seine besten Erfolge damit, d. h. normale Ernteerträge, erzielt. Sie dürften indessen so teuer erkaufte worden sein, daß von einem lohnenden Anbau nicht mehr gut die Rede sein kann.

Um das Verfahren dennoch für die Praxis, die es schon bald nach den ersten Mißerfolgen abgelehnt hat, aufnahmefähiger zu gestalten, haben es Müller und Molz zu vereinfachen gesucht, indem sie die teure Gespannarbeit beim Vernichten der Fangpflanzen durch deren Bespritzung mit Eisenvitriol ersetzen. Zwecks Ausschaltung der mikroskopischen Kontrolle der Fangpflanzensaat sollen die eingesäten Pflanzen bei warmer Witterung nach drei, bei kaltem Wetter aber erst nach vier Wochen, vom Auf-

¹⁾ Zeitschr. d. Vereins für Rübenzuckerindustrie des Deutschen Reichs, 1884, N. F., 21. Jg.

gehen ab gerechnet, durch Bespritzung mit einer 30prozentigen Vitriollösung vernichtet werden. Die noch durch weitere Nachprüfung sicherzustellenden Resultate der noch nicht endgültig abgeschlossenen Versuche mit diesem von Müller modifizierten Fangpflanzenverfahren ließen beide Autoren jedoch bereits erkennen, daß die Wirkung des modifizierten Fangpflanzenverfahrens (Eisenvitriol) auf den Nematodenbefall als auch auf die Ernte ungefähr dieselbe ist wie die des alten Kühnschen Verfahrens²⁾ (S. 1029).

Die Vermehrung des Schadens bei unrichtiger Handhabung der Fangpflanzenmethode, eine Gefahr, welche Kühn jene mikroskopische Kontrolle als unumgänglich erscheinen ließ und die der Einführung des Verfahrens in die Praxis wohl am meisten im Wege stand, weiterhin auch die durch Verminderung des Erntewertes noch erhöhten Unkosten für Arbeits- und Gespannkkräfte bei der Durchführung sind aber nicht die einzigen der einer solchen Bekämpfungsweise anhaftenden Mängel. Wie später hier ihrer Ursache nach näher zu erläuternde Beobachtungen erkennen lassen, ist nämlich die Aufnahmefähigkeit auch der bestgeeigneten Wirtspflanze für den Parasiten stets nur eine begrenzte. Man kann Rübensämlinge einzeln in Töpfen mit noch so stark von befallsbereiten Larven durchsetzter Erde kultivieren, ohne daß die den Larvenmassen einzeln und allein gegenüberstehende Pflanze überbefallen wird. Untersucht, zeigen so gezogene Pflanzen einen Befall, der nicht über das gewohnte Maß hinausgeht. Reißt man sie aus, um eine neue Pflanze einzusäen, so wird auch diese wieder etwa im selben Maße wie der erste Keimling befallen. Dasselbe ist der Fall, wenn man in den gleichen Töpfen Pflänzchen in größerer Zahl anbaut. Vorausgesetzt, daß die Erde genügend stark mit agilen Larven durchsetzt war, zeigt die Mehrzahl der Pflänzchen doch nur einen normalen und zunächst niemals einen so starken Befall, daß sie unbedingt daran zugrunde gehen müßten. Genau ebenso ist es bei den im Freien angebauten Fangsaaten: nur ein Bruchteil der frei im Boden lebenden Larven wird mit den Fangpflanzen vernichtet, die große Mehrzahl der Larven aber bleibt unbehelligt im Boden zurück, um diesem erst mit den nachfolgenden Fangsaaten entzogen zu werden. Es erscheint darum nicht ausgeschlossen, daß auch weniger Fangsaaten, als deren Kühn für eine Vegetationsperiode vorschreibt, im rechten Zeitpunkt zur Anwendung gebracht, zum gleichen Erfolge, ja bei mehrjähriger Wiederholung sogar zu einem viel besseren Resultate führen würden.

Das Kühnsche Verfahren läßt aber keineswegs, wie Fuchs (l. c.) und nach ihm auch Müller und Molz annehmen zu müssen glauben, die braunen Dauerzysten des Wurmes unbehelligt im Boden. Die Masse der den Acker durchsetzenden Schmarotzer ist nur zu gewaltig, als daß sie sich so bald und leicht mit Hilfe von Fangpflanzen vollständig aus demselben entfernen ließe. Das ganz allein ist auch der Grund dafür, daß der Erfolg der Kühnschen Methode sich dort, wo sie zur Anwendung gelangte, immer sehr bald als ein vorübergehender erwies.

Ist also der Kühnsche Gedankengang an sich richtig, so hat dieser Forscher ebenso wie die große Mehrzahl anderer Autoren in Ermangelung einer genaueren Kenntnis des biologischen Verhaltens des Wurmes die Schwierigkeiten unterschätzt, welche der vollständigen Austilgung dieses Schädlings im Acker entgegenstehen.

²⁾ Zeitschr. d. Vereins der Deutschen Zuckerindustrie, Jg. 1914, Heft 707.

Nichtsdestoweniger aber wird auch das Fangpflanzenverfahren, so wie es Kühn ausgeführt wissen wollte, für die Praxis stets mit viel zu großen Unbequemlichkeiten und zu hohen Unkosten verknüpft sein, als daß sich der rechnende Landwirt zu seiner Anwendung bereit finden ließe. Nicht nur, daß ein solches Verfahren den Bedingungen, deren annähernde Erfüllung allein einer Bekämpfungsmethode den Weg in die Praxis freimachen kann, in nur ungenügendem Maße entspricht, birgt es vor allem auch eine Gefahr in sich. Jede bei nassem Wetter vorgenommene oder dadurch verzögerte Vernichtung einer Fangpflanzensaat wird im ersteren Falle einen beträchtlichen Teil der gefangenen Larven wieder auswandern lassen, im zweiten Fall aber zur Massenzüchtung des Parasiten führen, welche dem Boden auch neue Dauerzysten des Schmarotzers zuführen kann.

In der Tat wanderten die noch bewegungsfähigen Larven aus Wurzelstücken, die ich in feuchten Sand bettete, ebenso aus, wie sie das bekanntlich auch tun, wenn man befallene Pflanzen in Nährsalzlösungen oder einfache Wasserkultur bringt oder auch nur Wurzelstücke in Wasser einlegt. Es ließen sich sehr wohl auch nematodenfreie Topfkulturen dadurch infizieren, daß ich mit Larven besetzte Rübenwurzeln, denen äußerlich noch keine Weibchen anhafteten, in der Topferde vergrub. Solange ein dem Fangpflanzenverfahren unterworfenen Acker nicht bald nachher mit inklinierenden Pflanzen bestellt wird, mag jener Möglichkeit wohl kaum eine schlimmere Bedeutung zukommen als die einer großenteils verfehlten Fangsaat. Wo aber die Saaten ungünstigen Wetters wegen länger als vorgeschrieben im Boden bleiben, da tritt mit Sicherheit der erhebliche Nachteil einer Massenzüchtung ein, denn nach Wilfarth sowohl wie nach den Beobachtungen der Marcinowski, die ich bestätigen muß, sind einmal befruchtete und von der Pflanze losgelöste Weibchen sehr wohl imstande, ihre Brut normal fortzuentwickeln und aus schlüpfen zu lassen.

In ihrer schon oft zitierten Arbeit sind Müller und Molz auch diesen Fragen nachgegangen, um zu prüfen, wie sich die in die Wurzeln eingewanderten Schmarotzer der Abtötung der oberirdischen Pflanzenteile gegenüber verhalten und ob etwa auch noch ein neuer Befall der im Boden verbleibenden Wurzelstöcke stattfindet. Bezüglich der Frage, ob in den Wurzeln der oberirdisch abgetöteten Pflanzen eine Weiterentwicklung der Tiere bis zur Erzeugung von Eiern möglich erscheint, haben sie die Wahrnehmung gemacht, »daß sich sowohl die Männchen als auch die Weibchen des Rübennematoden in den ihrer oberirdischen Organe beraubten Pflanzen eine Zeitlang weiterentwickeln« (S. 758). Nach Beobachtungen der beiden Autoren erreichen die Männchen selbst bei frühzeitiger oberirdischer Vernichtung der Pflanzen (11 Tage nach dem Auflaufen) doch ihre Vollentwicklung und werden frei, also auch geschlechtsreif, während sich weibliche Tiere erst 19 Tage nach dem Auflaufen der Pflanzen entwickeln. Auch sie erlangen teilweise die Geschlechtsreife, wenn das Abtöten der Pflanzen sich verzögerte. Sofern also die Fangsaatvernichtung durch Eisenvitriolspritzung erst einsetzt, nachdem die Pflanzen (Rübsen) bereits so weit erstarkt sind, daß ihre festeren Stengel dadurch nicht abgetötet werden, ist anzunehmen, daß an solchen Pflanzen die bereits in Schwellung befindlichen Weibchen geschlechtsreif werden und schließlich auch Eier erzeugen (S. 760). Daß aber auch von den einmal in die Wurzeln eingewanderten Nematoden unter für sie ungünstigen

Verhältnissen doch immerhin eine recht merkbare Anzahl wieder auswandert, geben beide Autoren (S. 763) zu, bemerken jedoch, daß diese Zahl teilweise wieder ausgeglichen wird durch die nach der Abtötung der oberirdischen Pflanzenteile noch weiter in die Wurzeln einwandernden Nematoden. Daß das letztere tatsächlich geschieht, geht aus ihren Versuchen hervor und ist zweifellos möglich. M. E. muß aber angenommen werden, daß auch solche nachträglich einwandernden Nematodenlarven den Wurzelstrunk ebenso wie ihre Artgenossen wieder verlassen, sobald sie dort auf Bedingungen treffen, die ihrer Entwicklung nachteilig sind. Nur saprophytische Nematoden könnten in solchen Pflanzen normale Entwicklungsbedingungen finden.

Die oben hervorgehobenen Mängel des Fangpflanzenverfahrens dürften somit doch nicht anders zu beheben sein als durch rechtzeitige einwandfreie Feststellung des zur Vernichtung der Fangsaat geeignetsten Zeitpunktes, die aber eben doch nur dem Fachkundigen möglich ist. Da sich hierbei eine Verzögerung um nur wenige Tage, mit der im Wirtschaftsbetriebe im Hinblick auf andere wichtige Arbeiten oder ungeeignete Witterung doch stets gerechnet werden muß, empfindlich rächen kann, wird der Landwirt besser tun, auf eine Durchführung des Kühnschen Verfahrens im größeren Umfange von vornherein zu verzichten. Die damit verbundenen Arbeiten sind zu umständliche, als daß sich ausgedehntere Flächen — und um solche handelt es sich doch in der großen Mehrzahl der Fälle — nach diesem Verfahren rasch genug behandeln ließen, um der Gefahr einer Züchtung des Wurmes zu begegnen. Eine nur teilweise Behandlung verseuchter Flächen erscheint aber in Anbetracht der vielseitigen Verbreitungsmöglichkeiten des Schmarotzers von vornherein indiskutabel. Daran ändert auch eine Abtötung der Fangpflanzen durch Eisenvitriol nichts, ja sie kann jene Gefahr nur dadurch noch erhöhen, daß der Landwirt tagelang den Erfolg oder Nichterfolg einer solchen Spritzung abwartet, ehe er sich zu ihrer Wiederholung oder zur durchgreifenden mechanischen Vernichtung der Pflanzen durch Hackarbeit entschließt.

Das Fangpflanzenverfahren Kühns stellt eben hinsichtlich einer peinlich genauen Durchführung — denn nur dann kann es, oft genug wiederholt, wirksam werden — viel zu hohe Anforderungen an den Landwirt, als daß mit der Möglichkeit seiner regelmäßigen Anwendung zur Heteroderenbekämpfung in der Praxis überhaupt je gerechnet werden könnte. Die Wirkung des Verfahrens ist außerdem aber zu unvollkommen, als daß der damit zu erreichende Erfolg die erhebliche Mühe und die hohen Kosten seiner Anwendung lohnen kann.

Noch viele andere Vorschläge zur Bekämpfung der Rübenmüdigkeit des Ackers sind im Laufe der langen Jahre ihrer Erforschung von den verschiedensten Seiten gemacht worden. Es erübrigt sich, auch auf diese einzugehen, denn sie sind in der Tat einer Beachtung kaum wert, haben solche auch kaum je gefunden. Unsere Betrachtung hat aber ferner gezeigt, daß auch allen ernster zu nehmenden Ratschlägen der praktische Erfolg versagt blieb, weil die empfohlenen Maßnahmen sich teils als unwirksam, teils als ungenügend erwiesen, auch den Bedürfnissen der Praxis nicht im erforderlichen Maße Rechnung trugen.

Welcher Art sind aber die Bedürfnisse, denen solche Maßnahmen gerecht werden müssen, um in der Praxis Eingang zu finden?

Eine Bekämpfungsmethode gegen landwirtschaftliche Kulturschädlinge, gleichviel welcher Art, hat die folgenden Bedingungen zu erfüllen:

1. Sie muß in den Wirtschaftsbetrieb passen, d. h. ohne erhebliche Beeinträchtigung der Jahresnutzung und sonstiger wichtiger Arbeiten sich in den normalen Bewirtschaftungsplan einfügen, mit den im allgemeinen zur Verfügung stehenden Mitteln und Kräften ausführen und nach Bedarf auch leicht wiederholen lassen.
2. Sie muß ihrem Prinzip nach einfach und verständlich in der Durchführung sein, keine zu hoch gespannten Anforderungen an die Intelligenz der benutzten Arbeitskräfte stellen und vor allem nicht die Gefahr einer Vermehrung des Schadens bei unrichtiger Handhabung in sich bergen.
3. Ihre Anwendung muß mit möglichst geringen Unkosten verbunden sein, d. h. die aufgewandten Mittel müssen in angemessenem Verhältnis zu dem anzustrebenden Erfolge stehen.
4. Sie muß durchgreifend und nachhaltig wirken, ohne die Bodengare zu ertönen und das Pflanzenwachstum zu beeinträchtigen.
5. Sie muß leicht und rasch kontrollierbar sein.

Diese Bedingungen hat noch keine der bisher angegebenen Methoden zur Bekämpfung der Rübenmüdigkeit so weit zu erfüllen vermocht, daß sich der Landwirt zu ihrer Übernahme in den Wirtschaftsbetrieb hätte entschließen können.

Wie sich die Praxis zu den bisher gemachten Bekämpfungsvorschlägen stellt, und wie sehr den von Nematodenschäden betroffenen Landwirten auch heute noch trotz der Erfolge der Überschußdüngung an ihrer Beseitigung liegt, das ging deutlich aus den Äußerungen praktischer Kenner der Verhältnisse hervor, wie sie die obenerwähnte Umfrage ergab. So schreibt ein Landwirt u. a.: »Man hat aber in der Provinz Sachsen und Anhalt den Rübenbau im allgemeinen nicht eingeschränkt¹⁾ und bringt heute alle vier bis fünf Jahre Rüben auf den Schlag, man hat nur erkannt, daß zur Begegnung der Nematodengefahr der Rübenboden sehr stark mit Kali zu behandeln ist, daß reichlich Stallmist zu geben ist, um eine Überernährung des Bodens an Pflanzennährstoffen hervorzubringen, und weiter hat man bei uns gefunden, daß eigentlich diese Überanreicherung am besten dadurch geschieht, daß man eine halbe Stallmistdüngung auf Klee oder Luzerne oder Erbsen bringt, als beste Vorfrucht der Rüben. Denn das sieht man immer, wo der Boden ausgehungert ist, da schadet die Nematode sehr, wo der Boden stark angereichert ist, da bedeutet sie keine große Gefahr mehr für den Rübenbau, immer gute Kaligaben vorausgesetzt.

Nun ist es natürlich eine kostspielige Sache, den Boden in überernährtem Zustande zu erhalten, und hat ja auch den Nachteil, daß die der Rübe folgenden Halmfrüchte allzu leicht zu Lager kommen und daß die Körnerausbildung dadurch, daß das Getreide leicht befällt, sehr leidet.

Deshalb ist die jetzige Bekämpfung der Nematoden durch Überernährung des Bodens an sich keine glückliche, aber man hat bis jetzt nichts anderes, und um den wertvollen

¹⁾ Soll wohl heißen: Nicht aufgegeben, denn ein Anbau mit 4—5jährigen Zwischenpausen bedeutet gegenüber der früher üblichen viel häufigeren Folge doch eine starke Einschränkung.

Rübenbau zu erhalten, setzt man dem Boden eben die Nährstoffe in weit über die nötigen Mengen gehendem Maße zu. Deshalb kann m. E. nicht genug daran gearbeitet werden, um einen Weg zu finden, wie man die Nematode vernichtet.

Die Vernichtung der Nematoden durch Fangpflanzen hat in der Praxis zu keinem Ziele geführt«.

Wenn sich nun anderseits ein Teil der Landwirte der Nematodenfrage gegenüber noch heute indifferent zeigt oder gar derselben »ihre einstige Bedeutung« abzuspochen sucht, so liegt das ausschließlich wohl daran, daß man sich in den Hauptseuchengebieten gerade durch den Scheinerfolg der Überschußdüngung fast allgemein gewöhnt hat, diese selbst sowie den damit auszugleichenden Nematodenschaden als etwas normaler Weise zum Rübenbau Gehörendes hinzunehmen. Der Schaden wird durch die Handhabung dieser Methode jedoch nur in eine andere Form gekleidet, indem man zur Erzielung normaler Ernten die Gestehekosten beträchtlich erhöht.

Die bisherigen Versuche zur Lösung der Rübennematodenfrage haben derselben also nichts von ihrer Bedeutung genommen, und es gilt noch heute, was Stift¹⁾ am Schlusse seiner Arbeit »Zur Geschichte der Rübennematoden« sagt: »Die rationelle und gründliche Bekämpfung, die allen Verhältnissen gerecht wird oder zumindest denselben mehr oder weniger angepaßt werden kann, fehlt noch und dürfte auch so bald nicht gefunden werden.«

Dagegen irrt Stift ebenso wie viele andere, wenn er an der gleichen Stelle die Meinung äußert: »Die Biologie des Schädling hat die Wissenschaft gründlich erforscht, so daß kaum noch neue Daten herbeigeht werden können. Darüber sind die Akten so ziemlich geschlossen.« Unsere nachfolgend erläuterten Untersuchungen werden zeigen, daß die Biologie der schwieriger zu bekämpfenden Massenschädlinge gar nicht eingehend genug studiert werden kann, um geeignete Angriffspunkte für durchgreifende Bekämpfungsmaßnahmen ausfindig zu machen. Die Nematodenfrage wäre vielleicht ängst gelöst, wenn sie mehr von der zoologisch-biologischen als von der praktischen Seite her angefaßt worden wäre. Und wenn wir auch heute, wie Stift ganz richtig bemerkt, »in der Nematodenfrage eigentlich noch mitten drinnen stecken«, so dürfte vornehmlich jene Tatsache der Grund dafür sein.

Das Erkennen dieses Mangels mag auch Schander in erster Linie dazu veranlaßt haben, die Nematodenfrage einer erneuten und eingehenderen zoologischen Bearbeitung unterziehen zu lassen. Herrschten doch über das Verhalten des Parasiten gegenüber seiner Wirtspflanze noch bis in die jüngste Zeit hinein so unklare und einander widersprechende Ansichten, daß es unmöglich erschien, allgemein gültige Richtlinien für die Bekämpfung des Schädling danach festzulegen. Das Verhältnis zwischen Parasit und Pflanze bis in seine Einzelheiten aufzuklären, um so geeigneter Angriffspunkte für wirtschaftlich durchführbare Bekämpfungsmaßnahmen zu ermitteln, war daher die Hauptaufgabe der hier vorliegenden Untersuchungen.

¹⁾ Öst.-Ung. Zeitschrift f. Zuckerindustrie u. Landw., 41. Jg., 3. Heft, 1912.

V. Die Reaktionen der freien Larve, ausgelöst durch thermische und chemische Reize.

Die Sicherheit, mit der die reife, im Boden wandernde Heterodenlarve die zum Wirt geeignete Pflanze zu finden, ja, die ihr am meisten zusagende aus der Reihe inklinierender Pflanzen auszuwählen weiß, hat bisher noch kaum die ihr zukommende Beachtung gefunden. In Anbetracht der für einen Parasiten nicht eben großen, ja relativ geringen Zahl der vom reifen Weibchen hervorgebrachten Nachkommenschaft erschien es sicher, daß die den Eiern entschlüpfte junge Larvenbrut unter normalen Bedingungen einer wesentlichen Reduktion durch äußere Gefahren nicht unterliegen konnte. Da eine Überproduktion an Nachkommen, wie wir sie bei Parasiten mit komplizierterem Entwicklungsgang zu finden gewöhnt sind, bei *Heterodera schachtii* somit nicht vorlag, mußten die Gefahren, welche die im Boden wandernden Larven bedrohen, nur gering, diesen selbst der Weg zur Entwicklung also gut gesichert sein. Nichtdestoweniger schien die geringe Lokomotionsgeschwindigkeit der Tiere, denen der umgebende Boden doch starke Hemmnisse entgegenstellen muß, einer raschen Auffindung der Wirtspflanze hindernd im Wege zu stehen, und es war zu erwarten, daß dieser Mangel entweder durch große Ausdauer der Tiere oder aber durch eine besonders ausgeprägte Zielsicherheit bei der Suche nach geeigneten Nährpflanzen ausgeglichen wird.

Wir werden im Laufe dieser und der noch folgenden Darlegungen erkennen, daß den Larven des Schmarotzers nicht nur eine verhältnismäßig große Ausdauer, sondern auch ein erstaunlich weit reichendes chemisches Wahrnehmungsvermögen zukommt. Ein schon im Embryonalstadium hervortretendes feines Empfindungsvermögen läßt sie den günstigsten Zeitpunkt zum Antritt ihres Lebensweges sogar schon vor dem Ausschlüpfen aus dem Ei erkennen.

Die Frage, ob *Heterodera schachtii* sich auch, wie Strubell beobachtet haben will, frei im Boden, also ohne Wirtspflanze, zum geschlechtsreifen Tier zu entwickeln vermag, mag zunächst unberührt bleiben. Ich will nur bemerken, daß ich nichts, was mit Sicherheit auf solche nichtparasitäre Entwicklung hinwiese, beobachten konnte. Da die Entwicklung in der Wirtspflanze oder doch wenigstens in Verbindung mit ihr als die normale angesehen werden muß, genügt, um die Ausdauer der eben geschlüpften Larven im Boden außerhalb der Pflanze einigermaßen richtig einzuschätzen, die Feststellung, wie lange dieselben ohne Nahrung aushalten.

Wie schon oben erwähnt, hielt Strubell Larven, ohne wesentlichen Abgang zu beobachten, 5 Wochen hindurch unter solchen Bedingungen. Ich selbst stellte unter mehreren hundert frisch geschlüpften Larven, die ich in Wasser bei 21° C hielt, noch nach 6 Wochen einzelne lebende fest und bin überzeugt, daß sie, in einem kühleren Raume gehalten, weit länger ohne Nahrung auszudauern vermögen. Die Heteroderenlarven beantworten nämlich ihnen nicht zusagende Lebensbedingungen verschiedener Art, darunter auch Temperaturerniedrigungen, durch Starrezustände, die natürlich auch den Stoffwechsel und damit den Verbrauch der im Körper aufgespeicherten Reservestoffe auf ein Minimum herabmindern. Man wird also nicht fehlgehen in der Annahme, daß sie, gemäß den mit der Jahreszeit wechselnden täglichen Schwankungen der Bodentempera-

tur abwechselnd agil und starr, unter normalen Umständen weit länger außerhalb der Wirtspflanze, d. h. ohne Nahrung aufzunehmen, aushalten können. Das würde bedeuten, daß die Tiere auch zur Überwindung nur kurzer Wegstrecken im Boden um so längere Zeit gebrauchen, je öfter sie, durch Temperaturfall in Starre versetzt, auf ihrem Wege Halt machen müssen.

Fuchs, der sich eingehender mit der Agilität der frei beweglichen Larven im Boden befaßt hat, fand dieselben agil im Frühjahr schon bei $+ 6,5^{\circ} \text{C}$, während er im Herbst solche bei $+ 5,5^{\circ} \text{C}$ noch beobachten konnte (S. 939). Er zieht aus seinen Beobachtungen den Schluß, daß die Wanderung der jungen Larven sistiert zu werden schein, sobald die Bodentemperatur auf 6°C und darunter sinke, und sagt weiterhin (S. 940): »Nun steht es zwar fest, ich habe mich selbst auch davon überzeugt, daß die Nematodenlarven ganz gut bei 6°C weiterleben, doch ist ihre Beweglichkeit sehr vermindert, ja die ganze Lebensenergie scheint auf ein Minimum herabgedrückt zu sein. Allem Anschein nach handelt es sich hier um eine Art Kältestarre, in die die Nematoden bei niedrigen Temperaturen verfallen, und je höher die Temperatur steigt, um so mehr tritt die Lebensenergie der kleinen Würmchen hervor, ihre Bewegungen werden schneller und kräftiger und im Zusammenhang damit die Wege, die sie zurücklegen, größer.« Und S. 944 kommt dann Fuchs zu dem für uns sehr wichtigen Resultat, daß der von einer Larve im Boden zurückgelegte Weg abhängig ist von der Temperatur der Umgebung und die Wegstrecke umso größer wird, je höher die Temperatur steigt. »Es scheint die durchschnittliche Temperatur unseres Hochsommers zugleich das Optimum für die Lebenstätigkeit der Larven vorzustellen und mit fallenden Temperaturen werden auch die Lebensäußerungen der Larven matter, ihre Kriechbewegung dementsprechend schwächer, die zurückgelegten Wege kleiner«, sagt dieser Autor an der gleichen Stelle und berichtet damit Tatsachen, an deren Wichtigkeit für eine Bekämpfung des Schädling er indessen ebenso achtlos vorübergegangen ist wie andere nach ihm.

Ich kann diese Befunde von Fuchs nur in vollem Umfange bestätigen, denn ich bin auf anderem Wege zu den gleichen Resultaten gelangt. Schon die Beobachtung, daß im Winter in Wasser gehaltene Heteroderenlarven, wenn sie in einer Glasschale frostfrei im Freien standen, starr waren, in Zimmertemperatur von 21°C gebracht aber sehr bald zur Agilität erwachten, umgekehrt jedoch sehr rasch wieder erstarrten, sobald sie ins Freie zurückgebracht wurden, ließ eine stark ausgesprochene Empfindlichkeit der Tiere gegen Temperaturänderungen erkennen. Der von Fuchs als Kältestarre betrachtete Zustand der Tiere ist jedoch nicht, wie man nach seinen Beobachtungen annehmen müßte, so wie bei anderen niederen Tieren ausschließlich an ein Temperaturminimum gebunden, sondern eine Reaktion, mit der jeder erheblichere, plötzlich an sie herantretende Temperatursturz ganz allgemein von ihnen beantwortet wird. Beließ ich beispielsweise Larven, die, in obenerwähnter Weise aus dem Freien ins geheizte Zimmer gebracht, im agilen Zustande waren, auch nachts über im Zimmer, so fand ich die Tiere frühmorgens in ihrer großen Mehrzahl regelmäßig dann erstarrt, wenn über Nacht im Freien eintretende Kälte die Zimmertemperatur stärker als sonst herabgedrückt hatte. Oft genügte schon ein längeres Lüften des Zimmers, um die Mehrzahl der bis dahin beweglichen Larven träge und unbeweglich werden zu lassen. Andererseits erwachten die so im Zimmer erstarrten

Larven sehr bald zu sonst nie beobachteter Lebhaftigkeit, wenn ich sie über dem Heizkörper in eine Temperatur von 34° C brachte; längere Zeit dort gelassen, fielen sie erregt in Starre, sobald das sie beherbergende Glas bei normaler Zimmertemperatur von 21° C auf den Laboratoriumstisch gestellt wurde.

Zeigen diese Beobachtungen schon deutlich, wie empfindlich die Larven gegen einen Temperaturwechsel sind, so ging das besonders deutlich aus ihrem Verhalten bei Versuchen hervor, die ich im Zimmer zu dem Zwecke anstellte, das für sie tödlich wirkende Temperaturminimum und -maximum festzustellen. Die Anordnung bei Versuchen mit niederen Temperaturen war die, daß mehrere hundert Larven, in einem mit Watte und Glasmantel isolierten Becherglase in Wasser von Zimmerwärme gehalten, bis dicht an den Rand des Becherglases in einen mit Eis gefüllten Glaskübel eingebettet wurden. Ein Thermometer zeigte das allmähliche Sinken der Temperatur des die Larven enthaltenden Wassers im Becherglase an. Dieselbe fiel im Laufe von 4 Stunden um 22 Celsiusgrade, also unnatürlich rasch.

Während sich hier die Larven bei 13° C noch beweglich zeigten, nahm ihre Trägheit mit jeder Temperaturerniedrigung zu, bis sich bei 8° C vereinzelte Tiere zu strecken begannen, um bei 7° C zu erstarren. Schon bei 5° C war etwa die Hälfte der Tiere starr, doch zeigten auch bei 4° C einige Individuen noch schwache Bewegungen. Erst bei 3° C war alles bewegungslos und teils säbelförmig gebogen, teils gerade gestreckt, bei 1° C zeigte sich nur noch ganz vereinzelt die Säbelform. Bei 0° C endlich waren alle Tiere gestreckt.

Während dieses Versuches war nun die Empfindlichkeit der Larven gegen jede noch so geringfügige Temperaturerhöhung oft recht störend. Ihr jeweiliger Zustand wurde nämlich in der Weise festgestellt, daß mit einer Pipette dem Becherglase einige Tiere entnommen und auf einem bereit gehaltenen Objektträger sehr rasch unter das gebrauchsfertig eingestellte Mikroskop zur Beobachtung gebracht wurden. Das konnte indessen kaum rasch genug vor sich gehen, denn die Tiere kehrten oft schon innerhalb der Pipette aus der Starre zur Agilität zurück, sofern nicht Pipetten und Objektträger im gleichen Maße vorgekühlt waren wie das die Larven umgebende Wasser. Doch auch wenn dies geschehen war, mußte die Beobachtung außerordentlich beschleunigt werden, sollten nicht die Larven alsbald aus ihrem Starrezustande erwachen.

Schon ein geringfügiges Steigen der die erstarrten Tiere umgebenden Temperatur genügte also, um dieselben im Laufe weniger Minuten wieder agil werden zu lassen. Doch ist die Zeit, deren sie zur Wiedergewinnung ihrer Beweglichkeit bedürfen, wie wir noch sehen werden, nicht nur abhängig von dem jeweils erreichten Minimum, sondern vor allem auch von der Einwirkungsdauer solcher niederer Temperaturen und der individuell verschieden starken Widerstandsfähigkeit. Mit anderen Worten: Die Larven erwachen um so langsamer aus der Starre, je tiefer herab und je länger sie abgekühlt worden sind. Je weiter sich also ihr Organismus physiologisch auf den Starrezustand eingestellt hat, um so längerer Zeit bedarf er zur Rückkehr in den agilen Zustand.

Weitere Versuche mit künstlicher Temperaturerhöhung von 22 auf 43° C während eines annähernd gleichen Zeitraumes wurden in der Weise durchgeführt, daß ein zur Hälfte mit Wasser gefülltes Becherglas, in dem sich die Larven befanden, von zwei eben-

solchen Gläsern entsprechender Weite umhüllt und in ein Wasserbad eingesenkt, durch einen Mikrobrenner allmählich erhitzt wurde. Ein Thermometer zeigte auch hierbei die Temperatur im Versuchsglase an. Während hier die Tiere bei 39° C noch, wenn auch sehr träge, beweglich waren, und, unter das Mikroskop gebracht, sehr bald wieder zur normalen Agilität zurückkehrten, bedurften sie teilweise doch einer mehrtägigen Erholungszeit, wenn sie bei Temperaturen über 40° C in Latenz verfallen waren. Und zwar läßt auch hier das Erwachen zur Agilität um so länger auf sich warten, je höher die Temperatur war, auf welche die Larven zuvor erwärmt worden sind und je länger unzutraglich hohe Temperaturen auf sie einwirkten. Von den gleichen Faktoren hängt auch die Zahl derjenigen Individuen ab, welche solche Wärmegrade überstehen, denn die höheren Temperaturen werden, wie auch weiterhin noch gezeigt werden soll, von den freien Larven weit weniger gut ertragen als niedere. Das um Tage verzögerte Wiedererwachen der Tiere aus der Wärmestarre bedeutet daher nichts anderes als eine schließliche Wiedererholung von einem abnormalen Zustande, wie er in der Natur nur unter besonderen Umständen vorkommen dürfte.

Bei diesen und ähnlichen Versuchen mit rascherer künstlicher Erwärmung in Wasser gehaltener Larven auf bestimmte Temperaturgrade wie auch durch zahlreiche gelegentliche Beobachtungen in Zuchtschalen ergab sich weiter die Feststellung, daß die Agilität der Larven bei Temperaturen von 20° C aufwärts sich stark erhöht, bei 28° C ein Maximum erreicht, von da ab aber in lebhaft schlagende und zuckende Bewegungen übergeht, die nur auf übermäßige Reizung zurückgeführt werden können. Erst von 35° C ab vermindert sich diese Lebhaftigkeit allmählich wieder, um bei Temperaturen von 39° C aufwärts endlich in Erstarrung überzugehen.

Die Beweglichkeit der Tiere findet unter dem Einfluß der Temperatur also nach unten und oben ihre Grenze in Latenzzuständen, die zunächst als Kälte- bzw. Wärmestarre erscheinen. Diese Starrezustände haben zu mancherlei Irrtümern früherer Forscher geführt, welche erstarrte und völlig gestreckte Tiere für tot gehalten haben, wie wir das schon bei Vanha sahen. Der Umstand, daß die Tiere mitunter erst nach Ablauf von fünf bis sechs und noch mehr Tagen aus der Starre erwachen, macht jenen Irrtum indessen verständlich. Die Beweglichkeit, d. h. die Lokomotionsgeschwindigkeit und damit ein wichtiger Teil des ganzen biologischen Verhaltens der frei lebenden, der mütterlichen Geburtsöffnung entschlüpften Larve erweisen sich somit tatsächlich, wie Fuchs ganz richtig vermutet, als in starkem Maße abhängig von der am Aufenthaltsorte herrschenden Temperatur.

Eine so rasche Abkühlung bzw. Erwärmung, wie sie hier den Tieren im Experiment widerfuhr, muß indessen unnatürlich erscheinen, und die Resultate dieser Versuche vermögen daher ein getreues Bild des Verhaltens der Tiere unter natürlichen Umständen nicht zu bieten. Es war daher zu prüfen, wie sich das Verhalten der Tiere gestaltete, wenn sie längere Zeit der Einwirkung konstanter Temperaturen ausgesetzt waren. Die Resultate jener Versuche wurden daher einer Kontrolle unterzogen unter Bedingungen, welche den natürlichen Verhältnissen besser entsprachen.

In einer Reihe von 17 Thermostaten wurden je mehrere hundert frisch geschlüpfte Larven zunächst einen Tag, dann drei Tage lang bei verschiedensten Temperaturen zwischen 37° C und 0,7° C in bedeckten Petrischalen in Wasser gehalten. Die betreffenden Temperaturmittel der täglich kontrollierten und nur wenig schwankenden Temperaturen der einzelnen Wärmeschränke betragen in der Zeit vom

31. Januar bis 1. Februar: + 36,6°, + 30,8°, + 29,1°, + 27,3°, + 26,2°, + 25°,
+ 24°, + 26,7°, + 23,1°, + 19°, + 15,7°, + 13°,
+ 9°, + 6,9°, + 4,1°, + 2,7°, + 0,7° C.

1. Februar bis 4. Februar: + 37,6°, + 32,1°, + 30,7°, + 28,7°, + 27,3°,
+ 26,4°, + 25,3°, + 24,1°, + 20,9°, + 17,6°, + 14,7°
+ 12,2°, + 8,6°, + 6,3°, + 3,9°, + 2,9°, + 1° C.

Die Versuchstiere wurden zunächst am 1. Februar und dann weiter am 2. Februar und 4. Februar kontrolliert und der jeweilige Überschuß an agilen oder aber erstarrten Tieren in jeder einzelnen Schale festgestellt.

Das Ergebnis dieser Kontrolle wich, wie zu erwarten war, von dem der zuvor erläuterten Versuche etwas ab. Es bestätigte wohl die dort gewonnene Erkenntnis, daß die Tiere aus dem Zustande der Latenz um so langsamer erwachen, je länger sie zuvor in ihm verharrten, zeigte zugleich aber auch, daß dieser Zustand auch schon durch mäßigere Abkühlung bzw. Erwärmung unter und über das zuträgliche Maß hinaus dann hervorgerufen wird, wenn solche Temperaturen auf längere Zeit zur Wirkung kommen.

Die meisten agilen Larven zeigten stets die Schalen, welche Temperaturen um 25° C herum ausgesetzt gewesen waren. Von 29° C aufwärts nahm deren Zahl rasch ab, und schon bei 37,6° C zeigte sich keine agile Larve mehr in der betreffenden Schale. Abwärts von den optimalen Temperaturen erfuhr die Agilität der Tiere gleichfalls eine rasche Verminderung, und von 16° C bis zu 6,3° C herab fanden sich immer mehr vereinzelt nur noch sehr träge bewegliche Individuen. Bei 6,3° C und darunter aber waren stets sämtliche Tiere im Zustande der Latenz. Ein rasches Erwachen derselben aus ihrer Erstarrung, wie wir das oben als die Kontrolle erschwerendes Moment erwähnten, machte sich hier in keiner Weise bemerkbar. Im Gegenteil bedurften bei diesen Versuchen die Tiere stets längerer Zeit, um aus der Latenz zum agilen Zustande zurückzukehren. Sie wachten, in die gewohnte Zimmertemperatur von 21° C zurückgebracht, ihrer großen Mehrzahl nach innerhalb 24 Stunden wieder auf. Eine Ausnahme machten hierbei nur die 5 Tage hindurch einer mittleren Temperatur von 37,1° C ausgesetzt gewesen Larven, von denen nur vereinzelt ihre Agilität wiedererlangten. Weiterhin bei Zimmertemperatur gehalten, zeigten sich die den niederen Temperaturen von 13° C abwärts ausgesetzt gewesen Tiere viel frischer und lebhafter als solche, welche in höheren Temperaturen gehalten worden waren. Letztere erschienen auffallend viel matter und hilfloser. Gerade dieses Verhalten der Tiere zeigt, daß nur der unter Einwirkung niedriger Temperaturen eintretende Starrezustand ein ihnen geläufiger sein kann. Er wird deshalb von den Tieren gut überstanden, während mit dem Eintritt in die Wärmestarre eine starke Schwächung der Tiere verbunden zu sein scheint.

Wir sahen bei rascher Erwärmung die Beweglichkeit der Tiere von 20° C aufwärts sich stark erhöhen, bei 28° C ein Maximum erreichen, dann aber in schlagende und zuckende

Reaktionen übergehen. Letztere können also nur als Abwehrbewegungen, d. h. Fluchtreflexe, gedeutet werden, um so mehr, als der hier beschriebene Versuch deutlich zeigt, daß die Tiere unter längerer Einwirkung unzutraglich hoher Temperaturen leiden. In der Natur dürfte demnach jene Fluchtreaktion die Larven rasch in kühlere Bodenschichten bringen, wenn sie durch Insolation ihnen unzutraglichen Temperaturen ausgesetzt werden. Im Dauerversuch hingegen werden die Tiere in der Absicht, ihnen unerträglichen Wärmegraden durch die Flucht zu entgehen, durch Steigerung ihrer Beweglichkeit auf das Höchstmaß nicht nur ihre Kraft vergeuden, sondern auch die im Körper aufgespeicherten Reservestoffe einem beschleunigten Verbrauch zuführen, die ihnen sonst ein langes Aushalten ohne Nahrungsaufnahme gestatten. Ihre schließlich eintretende Latenz dürfte also mehr einem Zustande der Ermattung und schließlich des heranahenden Todes als einem natürlichen Starrezustand gleichzuachten sein. Und so ist auch das Agilitätsmaximum der rasch erwärmten Larven, welches wir bei 28° C beobachteten, keineswegs gleichbedeutend mit dem Optimum für deren normale Lebensenergie. Dieses liegt vielmehr bei etwa 25° C und den benachbarten Temperaturen.

Während rasch erwärmte Larven erst bei 35° C ihre Beweglichkeit merklich verminderten, bei 39° C ganz einstellten, aber noch nach kurzer Erwärmung auf 40° C und mehr nach einigen Tagen schließlich doch wiedererlangten, bewirkte Dauererwärmung hingegen schon von 29,1° C aufwärts eine rasche Abnahme der Zahl agiler Tiere und ließ solche bereits bei 37,6° C ganz vermissen. Ähnliche Abweichungen waren bezüglich der niederen Wärmegrade insofern festzustellen, als deren Dauereinwirkung schon von 16° C abwärts nur vereinzelte Tiere in normaler Agilität verharren und bei 6,3° C schließlich auch diese erstarren, die rasche Abkühlung aber die Erstarrung erst bei 8° C vereinzelt beginnen und erst bei 3° C zur allgemeinen werden ließ. Diese Unterschiede zeigen, daß der Zustand der Latenz bei den frei lebenden Larven auch durch weniger extreme Temperaturen veranlaßt wird, als das zunächst nach unseren Versuchen mit rascher Abkühlung und Erwärmung der Fall zu sein schien, wenn nur diese Temperaturen längere Zeit hindurch auf die Tiere einwirken.

Zusammenfassend läßt sich somit das natürliche Verhalten der frei beweglichen Heteroderenlarve gegenüber dem Wechsel der auf sie einwirkenden Temperatur kurz dahin charakterisieren: Das Temperaturoptimum für die normale Lebens-tätigkeit der freien Larve liegt um 25° C herum. Höhere Temperaturen lassen die Agilität zunächst in lebhaftere Fluchtreaktionen, dann in Zuckungen übergehen, die endlich einem einer Wärmestarre ähnelnden Erschöpfungszustande weichen. Diesen überstehen nur vereinzelte Tiere lebend, wenn die Temperatur längere Zeit hindurch 37° C überschritt. Je länger unzutraglich hohe Temperaturen anhalten, um so mehr Larven erliegen ihnen. Niedere Temperaturgrade lassen die Agilität rasch abnehmen und bei 6,3° C ganz vermissen, wenn diese Temperaturen längere Zeit auf die Tiere einwirkten.

Alle diese Beobachtungen zeigen schon, auf welche Weise die in den obersten Schichten des Ackers einem ständigen und häufigen, durch die von Witterung, Jahres- und Tageszeit abhängige Ein- und Ausstrahlung bedingten unregelmäßigen Wechsel der Bodentemperatur preisgegebenen Heteroderenlarven diesen Verhältnissen begegnen. Jeden stärkeren Temperatursturz werden sie durch Trägheit und schließlichen Stillstand der Lokomotion beantworten, schon eine geringfügige Erhöhung einer nicht allzu lange anhaltenden und allzu weit herabgesunkenen Temperatur aber durch sehr rasche Rückkehr zur Agilität. Der Latenzzustand wird anderseits um so ausgesprochener in Erscheinung treten, wenn einem Temperatursturz anhaltend kühle Witterung folgt. Ein nachheriges Wiedererwachen der Tiere zur Beweglichkeit wird dann längerer Zeit bedürfen. Der Zustand der Wärmestarre dürfte indessen im Freileben der Tiere schon deshalb seltener vorkommen, weil in unserem Klima Temperaturen von der ihn bedingenden Höhe im Boden selbst nicht anzutreffen sind, es sei denn dort, wo Fäulnisherde ausnahmsweise hohe Wärmegrade produzieren. Wohl aber mögen die Larven häufig genug, beim Schälens und Pflügen nach eingebrachter Ernte oder durch sonst einen fremden Eingriff an die Oberfläche geraten und einer starken Bestrahlung ausgesetzt, zu hoch gesteigerter Agilität gelangen, welche sie dann als Fluchtreflex um so rascher in ihr gewohntes Medium zurückführt und todbringender Austrocknung entrinnen läßt.

Es müssen also Zeiten, zu denen sich die ständig starken Schwankungen unterworfenen Bodentemperatur auch in den obersten Bodenschichten längere Zeit auf geeigneter Höhe hält, eine anhaltendere Agilität der Larven ebenso bedingen wie diejenigen tieferen Schichten, welche, vom Wechsel der täglichen Ein- und Ausstrahlung nicht so unmittelbar berührt, eine der Agilität förderliche Temperatur in nur wenig gestörter Konstanz aufweisen. Die Zeit, in der die auf Nahrungssuche befindliche Larve ihr Ziel, die Wirtspflanzenwurzel, erreicht, hängt natürlich ab von ihrer jeweiligen Lokomotionsgeschwindigkeit und deren Dauer. Und so wird die Beweglichkeit der Tiere zu Zeiten, die ihrer Einwanderung in die Wirtspflanze am günstigsten sind, in den tieferen Schichten mit konstanteren, aber häufig hinter dem Temperaturmaximum der oberflächlicheren Lagen zurückbleibenden Temperaturen zwar eine nur selten unterbrochene, aber auch eine trägere sein. In den unmittelbar bestrahlten obersten Bodenschichten aber wird die zwar kürzere Zeit anhaltende Agilität sich um so wirkungsvoller gestalten, je höher hier die Bodenwärme vorübergehend steigt.

Nun sind bekanntlich je nach Klima und Witterungsverhältnissen die Monate Juni, Juli, August und September diejenigen im Jahre, in denen die Bodentemperatur in allen Schichten des Ackers ihre maximale Höhe zu erreichen pflegt und die Wärme des Bodens nicht nur an der Oberfläche, sondern auch in 15 cm Tiefe noch tagsüber zeitweise die Lufttemperatur an Höhe übertrifft. So stellte Mü t t r i c h (zit. nach Mitscherlich¹⁾) für die zweite Julihälfte des Jahres 1889 (vgl. Tabelle auf S. 229) auf einer Freilandstation fest, daß um die zweite Mittagsstunde das Temperaturmaximum der Luft 22,6° C, das der Bodenoberfläche 26,4° C im Mittel betrug, während die Temperatur in 15 cm Bodentiefe 4 Uhr nachmittags ihr mittleres Maximum mit 22,9° C erreichte. Da aber, wie

¹⁾ Bodenkunde für Land- und Forstwirte, 2. Aufl., Berlin 1913 (Parey).

schon erwähnt, Temperaturen über 20°C die Agilität der Larven in hohem Maße steigern, werden dieselben unter Verhältnissen wie die, welche Müttrich beobachtete, ganz besonders lebhaft und befähigt sein, größtmögliche Wegstrecken im Boden in kürzerer Zeit als sonst zurückzulegen.

Temperaturmittel in der Zeit vom 15.—30. Juli 1889, beobachtet auf
einer Freilandstation
(nach Müttrich, Eberswalde).

Zeit	Luft	Oberfläche	15 cm	30 cm	60 cm
12 ^h nachts	13,8	16,7	19,4	17,9	15,9
2 ^h »	12,9	15,6	18,4	17,6	15,9
4 ^h »	12,5	15,1	17,8	17,3	15,9
6 ^h »	14,7	15,9	17,4	17,0	15,9
8 ^h »	18,0	17,5	17,5	16,8	15,9
10 ^h »	21,1	22,7	18,7	16,6	15,9
12 ^h mittags	22,0	25,0	20,5	16,6	15,8
2 ^h »	22,6	26,4	22,1	17,0	15,8
4 ^h »	22,4	25,9	22,9	17,4	15,8
6 ^h »	21,2	22,3	22,6	17,7	15,8
8 ^h »	17,6	19,8	21,7	18,0	15,8
10 ^h »	14,8	17,8	20,5	18,1	15,9

Eine so durch optimale Temperaturen, wenn auch nur vorübergehend gesteigerte, dann aber bald wieder von Trägheit oder gar Erstarrung abgelöste Agilität der Larven muß aber notgedrungen, je öfter sich dieser Wechsel wiederholt, sehr rasch auch zum Verbrauch der im larvalen Körper aufgespeicherten Reservestoffe führen. Wenn wir also nicht mit Strubell (l. c.) annehmen wollen, daß die Tiere, auch ohne eine Wirtspflanze aufzusuchen, sich frei im Boden zum Geschlechtstier heranzubilden vermögen, oder, wie das im Experiment durch Berliner und Busch¹⁾ festgestellt, von mir selbst auch im Freien beobachtet, aber als nicht normale Entwicklungsweise erkannt wurde, sich an faulenden Wurzelresten fortentwickeln, so müssen sie durch Verhältnisse wie die oben geschilderten nur zu um so rascherem Aufsuchen einer Nährpflanze genötigt werden.

In der Tat geht mit der durch höhere Wärmegrade gesteigerten Agilität, neben der Intensivierung der Lebensfunktionen überhaupt, auch eine Erhöhung der Perzeptionsfähigkeit der Tiere für äußere Reize Hand in Hand.

Die Reize, welche geeignet sind, der wandernden Larve im Boden den Weg zur Nährpflanze zu weisen und diese aus der allgemeinen Vegetationsfläche mit Sicherheit herauszufinden ihr ermöglichen, können nur chemischer Natur sein.

Durch Versuche gelang es nun in der Tat, nachzuweisen, daß die frei im Boden lebenden Heteroderenlarven (und nicht nur diese, sondern auch andere parasitäre und

¹⁾ Biol. Zentralblatt; 34. Bd., Nr. 6, 1914.

saprophytische Nematoden überhaupt) in ganz auffällig starkem Maße chemotaktisch reizbar sind, und daß sie mit großer Zielstrebigkeit weite Wege in verhältnismäßig kurzer Zeit zurücklegen, um zur Nährpflanze zu gelangen, ja, daß sie die ihnen am meisten zusagenden von den weniger bevorzugten schon von weitem wohl unterscheiden, also auch mit Sicherheit aus der Vegetationsdecke herausfinden, wie das ja ihre ganze Lebensweise a priori auch verlangt.

Im Laufe von Versuchen, die zur Feststellung der von den Larven im Boden auf der Suche nach Wirtspflanzen zurückgelegten größten Wegstrecke durchgeführt wurden, machte ich die Erfahrung, daß die Tiere zur Zeit der Fortpflanzung im Verhältnis zu ihrer Größe und ihrer durch allerlei äußere Hindernisse im Acker stark beeinträchtigten, ohnehin nur geringen Lokomotionsgeschwindigkeit weite Wanderungen unternehmen, um an eine geeignete Wirtspflanze zu gelangen.

Über die Weglängen, welche unter Umständen von den Larven im Boden zurückgelegt werden können, liegen bereits Untersuchungen von Kühn, Fuchs und in neuerer Zeit von Müller und Molz vor. Während Kühn¹⁾ schon 1883 berichtet, daß auf einem Versuchstreifen die Larven einer einzigen Generation bis zu 18 m weit gewandert waren, kam Fuchs (l. c.) bei seinen diesbezüglichen Untersuchungen zu dem Resultat, daß sie, günstige Wärme- und Feuchtigkeitsverhältnisse vorausgesetzt, in nur 2 Wochen eine Wegstrecke von mehr als 3 m zurücklegen und so in einem Jahre bei 5 bis 6 Generationen um 15 bis 24 m weit selbsttätig gegen die Richtung des strömenden Wassers und nur durch eigene Kraft vordringen können. Demgegenüber konnten Müller und Molz bei ihren Versuchen unter den günstigsten Verhältnissen innerhalb nahezu dreier Monate nur eine Wanderung von 56 cm beobachten (l. c. 1914, S. 1045).

Da mir zu der Zeit, wo ich meine Versuche ansetzte, die betreffenden Untersuchungen der hier genannten Autoren noch unbekannt waren, wählte ich eine andere Versuchsanordnung als die von ihnen benutzte. Mancherlei Beobachtungen über die Sicherheit, mit der die frei beweglichen Larven eine abseits von ihnen wachsende Wirtspflanze auf ihrem Wege im Boden wittern und schließlich auch finden, ließ mich bei meinen Versuchen dieser Art von der Voraussetzung ausgehen, daß sich die Larven auf ihrem unterirdischen Wege nur von chemotaktischen Empfindungen leiten lassen könnten. Als chemische Reize konnten dabei aber nur wasserlösliche Abscheidungsprodukte der Wirtspflanzenwurzeln in Frage kommen, deren mit zunehmender Entfernung von der Wurzel sich verringernde Lösungskonzentration einen dauernden richtenden Reiz auf die nach Nahrung suchende Larve auszuüben vermochte. Nur so konnten die Larven imstande sein, eine entfernt wachsende Nährpflanze auf weite Entfernung hin zu wittern und nicht nur die Richtung zu erkennen, die zu ihr führen muß, sondern dieselbe auch folgerichtig bis zur Erreichung des Zieles einzuhalten. Wenn das auf geringere Entfernung hin geschah, so erschien es nicht weiter erstaunlich, eine Auffindung der in größerem Abstände vom nahrungsuchenden Tier stehenden Nährpflanze aber mußte ein ganz außerordentlich fein ausgeprägtes chemisches Empfinden erfordern. Die erwähnten Versuche zeigten mit großer Deutlichkeit, daß die Tiere in der Tat auf große Entfernungen

¹⁾ Ztschr. d. Vereins f. d. Rübenzuckerindustrie des Deutschen Reichs, 1883, N. F., 20. Jahrg.

hin selbst durch dichteste Bodenmassen hindurch das Vorhandensein von Wirtspflanzen wahrnehmen und die Richtung erkennen und verfolgen, bis das auf diese Weise schon von weitem gerochene oder geschmeckte Ziel erreicht ist.

Ein 3,20 m langer, etwa 20×20 cm im Querschnitt haltender Pflanzkasten wurde am 16. Mai 1919 mit Erde gefüllt, die im Dampfsterilisator bei hoher Temperatur sterilisiert und durch nachherige Probeinsaaten als frei von lebenden Heteroderen erwiesen worden war. Der Kasten wurde auf einer Lattenbank vollkommen wagrecht 1 m hoch über dem Erdboden aufgestellt. Nach Einfüllung der sterilisierten Erde wurde deren Oberfläche der Kastenlänge nach geviertelt und an der Grenze des ersten und zweiten Viertels ein gleichfalls sterilisierter leerer Blumentopf bis zum Rande hin eingesenkt, so daß hier (vgl. Abbildung 2a Taf. II bei C) eine Grube entstand, die dem Umfange des Blumentopfes entsprach. Am äußersten Ende B des Kastens wurde nun eine etwa 20×20 cm große Fläche des sterilisierten Bodens mit Rüben besät, die am 24. Mai aufkamen. Am 27. Mai wurden die Würzelchen einer größeren Zahl dieser Pflänzchen der Sicherheit wegen nochmals mikroskopisch untersucht und heteroderenfrei gefunden. Den gleichen negativen Erfolg hatte eine zweite Untersuchung am 30. Mai und auch eine dritte Probe am 4. Juni, dem Tage der Impfung. Diese wurde in der Art vorgenommen, daß die nach Herausheben des leeren Blumentopfes bei C zurückbleibende glattwandige Grube bis zur halben Höhe unter Beobachtung peinlichster Sauberkeit mit Heteroderenerde beschickt und hierauf mit sterilisierter Erde ausgefüllt wurde. So lag der Infektionsherd etwa 10 cm tief unter der Oberfläche geschützt gegen Verwehung und Verspritzung durch Schlagregen. Da die Erde in der Zeit vor der Infektion täglich gut gegossen worden war, wurde nachher eine zu starke Wasserverdunstung nach Bedarf durch gleichmäßiges Übersprühen verhütet und damit weiterhin auch einer Verschwemmung von Larven mit Gießwasser vorgebeugt. Vom 6. Juni ab wurden nun bei B täglich, mit Ausnahme des zweiten Pfingsttages, einige Pflanzen entnommen und auf Heteroderenlarven untersucht. Das geschah bis zum 13. Juni erfolglos, und erst an diesem Tage erwiesen sich die Rübenwurzeln mit Larven besetzt, und die an den darauffolgenden Tagen vorgenommenen Wurzeluntersuchungen zeigten immer stärkeren Befall der Pflanzen, deren Vorrat am 17. Juni erschöpft war.

Damit war zunächst bewiesen, daß die Larven in einer Zeit von 8 bis 9 Tagen bei allerdings warmer Witterung im feuchten Boden eine 2,40 m lange Wegstrecke zurückzulegen vermögen. Die Frage aber, ob sie in der Tat der Richtung nach der Wirtspflanze hin chemotaktisch gefolgt waren, fand ihre Antwort zunächst in einer zahlenmäßigen Bestimmung und vergleichweisen Betrachtung des Gesamtnematodengehaltes der Erde bei A und B. Nur dieser konnte für eine solche Kontrolle in Frage kommen, weil die bei C eingebrachte Impferde die Heteroderen nicht in Reinkultur (solche standen mir erst später zur Verfügung), sondern mit anderen Nematoden gemischt, enthielt, da sie frisch vom verseuchten Acker genommen worden war. Es war aber von vornherein wahrscheinlich, daß sich andere Nematodenarten den eingesäten Pflanzen gegenüber zum Teil indifferent, zum Teil aber ebenso wie *Heterodera schachtii* verhielten, und deshalb mußte mit einer allseitigen Ausbreitung des indifferent gebliebenen Teiles derselben auch nach dem Kastenende A hin von vornherein gerechnet

werden. Sowohl von A wie von B wurden am Tage der letzten Pflanzenentnahme je 5 Erdproben von je 10 g Gewicht entnommen, sorgfältig ausgewaschen und, durch Jodkaliumzusatz sedimentiert und gefärbt, durch sorgfältige Zählung auf ihren Nematodengehalt hin geprüft. Es ergab sich dabei für die Erde von A ein Durchschnittsgehalt von 3,2, für diejenige von B aber ein solcher von 5,8, so daß also die in gleicher Weise vorbehandelte Erde am Ende B des Kastens ein Mehr von 2,6 Nematoden im Durchschnitt auf je 10 g aufwies. Daß sich sowohl in den Proben von A als auch in denen von B zwischen den Nematoden verschiedenster Art auch Heteroderen befanden, versteht sich von selbst und ist leicht dadurch zu erklären, daß auch die noch unverwesten Kadaver der bei der Sterilisation abgetöteten Tiere mitgezählt werden mußten. In der Tat konnte es sich bei A, was die Heteroderen betrifft, nur um alte Kadaver handeln, denn es wurden sowohl bei A als auch bei B auch Weibchen bzw. Dauerzysten mitgezählt, die, lokomotionsunfähig, nicht aktiv dorthin gewandert sein konnten. Das ging auch deutlich daraus hervor, daß am 13. Juni bei A entnommene und mit Rüben besäte Erde, die am 20. Juni aufgelaufenen Pflanzen völlig heteroderenfrei ließ, wie die vom 23. bis 24. Juni vorgenommene Wurzeluntersuchung deutlich zeigte. Es erhellt daraus klar, daß die bei B mehr gefundenen Nematoden zugewanderte lebende Tiere sein müssen, und daß die dort eingesäten Rüben dieselben tatsächlich von der Impfstelle C aus bis nach B hin, also auf 2,4 m Entfernung, ganz einseitig angelockt hatten.

Da während der Dauer dieses Versuches ein zweitägiger feiner Sprühregen niedergegangen war, dem nachher warmes, vorwiegend trockenes Wetter folgte, hielt ich es für geboten, denselben in einer Form zu wiederholen, welche eine die passive Verbreitung der Larven im Boden fördernde Einwirkung der Witterung von vornherein ausschloß, ja, möglichst ungünstige Verhältnisse für deren Vorwärtskommen in der Erde bot. Gleichzeitig sollte der Einfluß der Bodendichte und die Wirkung der von der Wirtspflanzenwurzel ausgehenden chemischen Reize auch in vertikaler Richtung einer Prüfung unterzogen werden. Zu diesem Zwecke wurde die folgende Versuchsanordnung getroffen.

Ein dem oben beschriebenen an Größe gleicher Kasten wurde bis nahe an seinen oberen Rand im Freien in den Boden eingesenkt und mit stark verseuchter Heteroderen-erde bis zum Rande gefüllt. Nachdem sich diese Erde im Verlaufe einiger Tage genügend gesetzt hatte und erneut bis zum Rande des Kastens nachgefüllt worden war, wurden 5 je 1 m lange, im Rohr 15, in der Muffe aber 30 cm weite Kanalisationsröhren aus glasiertem Ton so nebeneinander auf dem mit verseuchter Erde gefüllten Kasten aufgesetzt und durch ein Lattengerüst in vertikaler Stellung gehalten, daß die trichterförmigen Muffen frei nach oben ragten. Die unteren, gleichfalls offenen Enden der Rohre kommunizierten also unmittelbar mit der Heteroderen-erde im Kasten, wo sie durch eingefügte Längsleisten an weiterem Einsinken gehindert wurden.

Die Rohre wurden nun am 12. Juni 1919 in verschiedener Weise mit Sand, fettem Lehm und Rübenerde, die sämtlich zuvor sorgfältig sterilisiert worden waren, gefüllt. Und zwar erhielten als Füllung (vgl. Abb. 2b Taf. II):

Rohr 1: sterilisierte Rübenerde bis obenhin.

Rohr 2: 50 cm sterilisierter Sand, dann sterilisierte Rübenerde bis obenan.

Rohr 3: 20 cm sterilisierter Lehm, dann sterilisierte Rübenerde bis obenan.

Rohr 4: 40 cm sterilisierter Lehm, dann Rübenerde.

Rohr 5: 60 cm sterilisierter Lehm, dann Rübenerde.

Der Versuch blieb ebenso, wie der oben beschriebene Kastenversuch, ungedüngt, um unkontrollierbare Nebeneinwirkungen auszuschalten. Die in die Rohre in kleinen Quanten nach und nach eingefüllten sterilisierten Bodenarten wurden Schicht für Schicht so fest eingestampft wie nur irgend möglich, um ein späteres Absinken zu verhüten. Am 13. Juni wurden nun in die Muffen je ein Topf in sterilisierter Erde kultivierter und mehrfach sorgfältig, jedoch stets erfolglos auf Larvenbefall geprüfter Rübepflänzchen eingesetzt und in der Folgezeit des öfteren auf Befall untersucht. Das geschah zunächst täglich und erfolglos, bis sich nach längerem Aussetzen der Kontrolle am 27. Juni die Rüben in allen Töpfen ziemlich stark von Larven besetzt erwiesen.

Die Höhe von 1 m und selbst die Dichte des fest eingestampften fetten Lehms hatte die Tiere also in keiner Weise gehindert, ihrem Ziel, der Nährpflanzenwurzel, auch in vertikaler Richtung folgerichtig nachzugehen. Sie legten hierbei also wohl in weniger als 14 Tagen unter denkbar schwierigen Verhältnissen eine Strecke von 1 m zurück. Der Versuch zeigt gleichzeitig, daß die Ausscheidungen der Rübенwurzeln ihren richtenden Reiz auch in die Tiefe des Bodens hinab, also wohl, wie zu erwarten, allseitig aussenden und auch die den tiefer gelagerten Zysten des Schmarotzers entschlüpften Larven nach oben zu locken vermögen.

Im weiteren Verfolg dieser Ergebnisse suchte ich diese chemotaktischen Reizwirkungen der Wirtspflanze in geeignetster Form der Bekämpfung des Schmarotzers dienstbar zu machen. Zunächst erschien es daher wichtig, zu erkennen, welcher Art die in diesem Sinne wirkenden Stoffe sind, die von der Wurzel ausgehend, sich im Bodenwasser lösen und mit zunehmender Entfernung von dem Punkte ihrer stärksten Konzentration, d. h. von der Wurzel als ihrer Ursprungsstelle aus, sich immer mehr verdünnend, der Heteroderenlarve den Weg zur Nährpflanze hin weisen.

Es wurden dieser Absicht zunächst die Resultate jener Versuche in einer Form zugrunde gelegt, die neben einer größtmöglichen Reizkonzentration eine Lokalisation derselben auf ein Medium gestattete, das eine exakte Kontrolle des Erfolges oder Nichterfolges zuließ. Dies geschah durch einen Vorversuch zunächst in der Weise, daß die etwa 10 cm weite untere Öffnung eines großen Blechtrichters fest mit angefeuchteter Leinwand bespannt wurde. Dieser Trichter wurde mit Heteroderenerde gefüllt und in einen Napf gestellt, der mit viel Rübensamen untermischten, zuvor sauber ausgewaschenen, nicht zu feinen Flußsand enthielt. Dieser wurde feucht und das Ganze warm gehalten, so daß die Samen rasch keimten und die im Trichter befindlichen Nematoden zu hoher Agilität gereizt wurden. Schon nach wenigen Tagen zeigte, so oft auch der Versuch wiederholt wurde, eine Auswaschung des Sandes große Massen von Nematoden aller Art, darunter Heteroderenlarven in beträchtlicher Zahl. Die keimenden Samen machten also auch hier ihre Wirkung, und zwar nach obenhin geltend, was in Anbetracht der Bodenkapillarität natürlich von vornherein zu erwarten war.

Die gleichzeitig zu beobachtende Anreicherung saprophytischer Formen im Sandnapfe gab indessen dem Verdachte Raum, es könnten die Heteroderen vielleicht ebenso wie jene Formen durch die in Fäulnis übergehenden Hüllen der Rübensamenknäuel angelockt werden. Ein Versuch mit bis zur Keimunfähigkeit erhitztem Samen zeigte nachher im Untersatze fast ausschließlich saprophytische Formen und auch diese in auffällig verringerter Zahl. Die für *Heterodera* Richtung gebenden Reize erschienen somit an den lebenden, d. h. keimenden Samen gebunden.

Bei dieser Versuchsanordnung konnte jedoch weiterhin auch die von der Oberfläche der im Trichter befindlichen Nematodenerde nach dem Untersatz hin sich verstärkende Feuchtigkeit als Richtung gebender Reiz wirksam gewesen sein. Daher wurden diese Versuche im Freiland in geeigneterer Form fortgesetzt durch Herstellung jener Köder, die ich schon in einem früheren Abschnitt dieser Arbeit beschrieb. Wie dort erwähnt, wurde gutgewaschener Flußsand mit viel Rübensamen am unteren Ende eines Blumenstabes in Leinwand eingebunden und so ein Köder geschaffen, der sich in der Folge als gutes Mittel nicht nur zum Nematodenfang, sondern auch zur Untersuchung des Ackers auf Verseuchung mit Nematoden der verschiedensten Art erwies, sofern er nur, deren jeweiligen Lebensbedürfnissen entsprechend, zusammengesetzt wurde. Solche Köder in Spatenstichtiefe im Acker ausgelegt und vorsichtig ausgehoben, sobald die Würzelchen der gekeimten Samen die Leinwand nach allen Seiten durchstoßen haben, strotzten oft geradezu von Nematoden, darunter natürlich auch Heteroderenlarven, ganz gleichgültig ob man die Köder auf mit Rüben bestandenem oder brachliegendem verseuchten Acker auslegte. So wurden in solchen Ködern bei der nachherigen Auswaschung oft viele Tausende, ja in einem einzigen der früher beschriebenen Normalköder von etwa Hühnereigröße einmal weit über 38 000 Nematoden gezählt.

Daß es sich bei einem so gestalteten Nematodenfang nicht um eine einfache Durchdringung des Ködersandes durch die überall im Boden wandernden Nematoden handelt, das geht schon aus einem zahlenmäßigen Vergleich des Nematodengehaltes des zuletzt erwähnten Köders mit demjenigen eines gleich großen Quantums normal verseuchten natürlichen Bodens der Parzelle hervor, in die der Köder ausgelegt worden war. Wie nämlich eine vergleichsweise Berechnung ergab, entsprach die in jenem Köder von 100 g Inhalt im August gefangene Nematodenmenge dem Normalgehalt von 97,4 kg des natürlichen Bodens der stark verseuchten Parzelle zur gleichen Jahreszeit. Mit anderen Worten: der Köder hatte einen Bodenblock von $\frac{1}{5}$ qm Fläche auf 50 cm Tiefe von freilebenden Nematoden der verschiedensten Art gereinigt. Da nun aber nicht alle Nematoden gerade durch keimende Rübensamen angelockt werden, so dürfte sich der Erfolg in Wirklichkeit noch wesentlich günstiger darstellen, weil einmal nur solche Arten angelockt werden können, welche auf die Anwesenheit von keimenden Rüben überhaupt reagieren, anderseits aber, wie sowohl unser Kasten- als auch der Röhrenversuch gezeigt hat, die Reizwirkung dieser Pflanzen nach allen Seiten hin im Boden sehr viel weiterreicht. Legt man aber zur Kontrolle dafür, ob in der Tat der keimende Samen die gefangenen Nematoden chemotaktisch anzog, Köder aus, die nur mit einem gleichem Quantum Sand unter Fortlassung von Samen gefüllt sind, so finden sich nach Ablauf des gleichen Zeitraumes nur ganz vereinzelt Nematoden darin, welche den Köder zufällig durchwandert haben mögen.

Es schien nach alledem sicher erwiesen, daß die Anlockung der Tiere in die Köder nur durch die Keimung der Rübensamen bewirkt worden sein kann. So oft solche Köderungen auch unter der Keimung günstigen Verhältnissen wiederholt wurden, führten sie zu einem oftmals überraschend erfolgreichen Massenfang, der in der hier bereits beschriebenen Weise leicht und sicher einer Kontrolle zugänglich gemacht werden konnte. War indessen das Wetter bei sonst genügender Wärme zu trocken oder hielt sich die Bodentemperatur unter dem für die Rübensamenkeimung erforderlichen Minimum von 9° C, so daß infolgedessen die Samen in den ausgelegten Ködern nicht keimten, so blieb auch die Köderung erfolglos, und es fanden sich nachher im Ködersande entweder keine oder nur saprophytische Nematoden in erheblich geringerer Zahl, als das sonst zu beobachten war. Wir sahen oben aber schon, daß der Erfolg dieser Köderung außer vom Wetter auch noch von der Zeit abhängig ist, während deren die Köder im Boden verbleiben.

Berliner und Busch kommen auf Grund sorgfältiger experimenteller Beobachtungen (l. c. S. 353) zu der Überzeugung, »daß der Rüben nematode im vollen Gegensatz zu den bisherigen Anschauungen nur durch Verletzungen der Wurzelepidermis, wie sie an im Erdboden wachsenden Pflanzen durch Bodenteilchen, Bakterienangriffe, Tierfraß und durchbrechende Seitenwurzeln sicher zahlreich verursacht werden, eindringt«. Da nun meine Erfahrungen und Beobachtungen für die Richtigkeit dieser Annahme sprechen, so lag damit zugleich die Vermutung nahe, es könne die beobachtete Reizwirkung vielleicht an das durch solche Verletzungen freigelegte Zytoplasma bzw. wasserlösliche Zellsäfte der zerstörten Wurzelzellen gebunden sein. Es wurde daher auch in dieser Richtung experimentiert. Indessen ergaben sowohl mit frisch ausgepreßtem Rübensaft getränkte, als auch mit feingehackter Rübe oder zerquetschten Rübenwurzeln gefüllte Köder bei der späteren Kontrolle wohl zahlreich saprophytische Nematoden, aber keine Heteroderenlarven als Fangresultat. Auch zeigte es sich bei Versuchen, die weiterhin noch ausführlichere Erörterung finden sollen, daß die Reizwirkung sich in unverminderter Stärke auch unter Umständen geltend macht, bei denen eine Wurzelverletzung als ausgeschlossen gelten kann, nämlich bei Wasserkultur frisch gekeimter Samen und noch vor dem Durchbruch der Seitenwurzeln.

Da nun von vornherein anzunehmen ist, daß Verletzungen der Art, wie sie Berliner und Busch für das Eindringen der frei beweglichen Heteroderenlarve in die Wirtspflanze postulieren, an älteren Pflanzen, bei denen Seitenwurzelbildung, Bakterientätigkeit und Tierfraß in fortgeschrittenem Stadium wirksam sind, weit häufiger als bei auskeimenden Samen vorkommen, so wäre als Folge davon eine stärkere Reizwirkung älterer Rübenpflanzen zu erwarten. Ganz das Gegenteil ist aber der Fall. Nicht nur, daß die experimentelle vergleichsweise Prüfung der larvenanziehenden Wirkung älterer und eben auskeimender Pflanzen mit Sicherheit eine stärkere Beeinflussung der Larven durch letztere ergab, konnten die Larven auch im Freiland inmitten völlig verseuchter Rübenbestände durch Normalköder in gewohnter Menge angelockt werden.

Das zeigt deutlich, daß die Reizwirkung des Keimlings derjenigen älterer Pflanzen überlegen sein muß.

Gerade diese Tatsache rechtfertigt die Annahme, die im weiteren Verlauf dieser Arbeit durch Beweismaterial belegt werden wird, daß nämlich nur die von der Wurzel abgesonderten Ausscheidungsprodukte es sein können, deren mit zunehmender Entfernung von der Wurzel abnehmende Lösungskonzentration den Larven den Weg zur gesuchten Nährpflanze weist. Das gerade beim Keimling so intensive Wurzelwachstum muß auch eine erheblich verstärkte Umsetzung von Nährstoffen und damit auch eine verstärkte Wurzelsekretion notwendig zur Folge haben, was die stärkere Köderkraft des Keimlings vollauf erklärt.

Merkwürdig erschien aber die bei solchen Köderversuchen beobachtete Tatsache, daß es hinsichtlich des Erfolges keinen bemerkenswerten Unterschied bedingt, ob man Köder im verseuchten Boden dort auslegt, wo derselbe die gewohnte Wirtspflanze trägt, oder aber da, wo er mit nicht inklinierenden Pflanzen bestellt ist.

Es hätte erwartet werden müssen, daß ein solcher Unterschied in der Bestellung auch den Erfolg der Köderung deutlich beeinflussen würde. Es scheint aber, daß sich die in den oberen Bodenschichten dem Ei entschlüpften Larven, eine Witterung vorausgesetzt, welche die Keimung des Samens in gleichem Maße begünstigt wie die Agilität der Schmarotzer, nicht lange außerhalb der Wirtspflanzen aufhalten, sofern ihnen solche in unmittelbarer Nähe und genügender Zahl zur Verfügung stehen. Es könnte sonst wohl auch kaum zur ununterbrochenen Folge von 5 bis 6 Generationen des Schmarotzers im Laufe einer Vegetationsperiode kommen, zumal es sicher ist, daß die Frühjahrs- und Herbstgenerationen längere Zeit zur Entwicklung gebrauchen als die Generationen des Hochsommers. Das zeigt unter anderem schon eine vergleichsweise Züchtung des Wurmes unter sonst ganz gleichen Umständen im Freien und im Treibhaus, denn hier folgen die Generationen rascher aufeinander als unter natürlichen Umständen.

Es ist andererseits aber bekannt und der Grund für das Scheitern zahlreich vorgeschlagener Bekämpfungsmaßnahmen, daß die nach Ablauf der Vegetationszeit als Brutbehälter im Boden zurückbleibenden Dauerzysten des Schädling sich weder durch Schwarzbrache noch durch den jahrelangen Anbau nicht inklinierender Pflanzen so bald aushungern oder erschöpfen lassen, wie das wünschenswert erschiene. Die Voraussetzung, daß die Zahl frei umherwandernder Larven in dem mit der gewohnten Wirtspflanze bestellten verseuchten Acker größer ist als während der Zeit, wo dieser nicht inklinierende Gewächse trägt, zumal auch den an der Wirtspflanze sich entwickelnden Weibchen doch ständig neue Larven entschlüpfen, ist, wie wir noch sehen werden, wohl berechtigt. Wenn sich trotzdem die Resultate der Köderung auf so verschieden bestellten verseuchten Ackerstücken kaum unterscheiden, so ist das nicht anders zu erklären, als damit, daß sich die Wirkung jener Wurzelsekrete auch auf die noch nicht dem Ei entschlüpften, d. h. in der Eihülle zwar fertig ausgebildeten, aber in Ermangelung von Wirtspflanzen in Latenz verharrenden Larven erstreckt und diese zum Schlüpfen veranlaßt. Wir werden weiterhin sehen, daß die Einwirkung der Wirtspflanze auf den Parasiten und die Wirkung dessen parasitärer Lebensweise auf die Pflanzen die Grundlage bilden für ein Wechselverhältnis zwischen beiden, das als gegenseitige Steuerung bezeichnet werden muß.

Schon oben wurde kurz auf diese Steuerung hingewiesen, die Hand in Hand geht mit dem durch den Befall beeinträchtigten Stoffwechsel der Wirtspflanze.

Es ist nur auf diese Steuerung zurückzuführen, wenn die in den Köderbeuteln ausgekeimten Rübensamen in ihren Würzelchen bei der Untersuchung nie wesentlich mehr eingewanderte Larven aufweisen, als das sonst bei normalem Heranwachsen der Pflänzchen zu beobachten ist. Schon oben wurde gezeigt, daß ein Überbefall der einzelnen Pflanze keineswegs stattfindet, auch wenn sie allein noch so zahlreichen angriffsbereiten Larven gegenübersteht. Und damit stimmt es gut überein, daß sich die Mehrzahl der durch die Köderung angelockten Larven nicht in den Rübenkeimen selbst, sondern in dem diese umhüllenden Ködersande, vor allem aber auch in den dem Köder benachbarten Bodenteilen ansammelt. Da die Keimlinge in Spatenstichtiefe jedoch nicht zum natürlichen Auflaufen kommen, sich im Gegenteil in der Ausbildung der Keimwurzel erschöpfen, um schließlich abzusterben, so wandern auch die angelockten Heteroderenlarven dann sehr bald wieder von den Ködern und aus deren Umgebung ab, weil ihre Reizwirkung mit dem erfolgten Absterben aufhört.

Für eine Bekämpfung der Heteroderen im Boden können Köder dieser Art daher nicht in Betracht kommen. Ihre Anwendung würde zuviel Aufmerksamkeit von seiten des Landwirtes erfordern, ganz abgesehen davon, daß auch ihre Herstellung in hierfür ausreichender Menge zu kostspielig und umständlich für ihn wäre. Wohl aber sind sie ein geeignetes Mittel zur bequemen Bestimmung des rechten Zeitpunktes für die Inangriffnahme der mit Bekämpfungsmaßregeln verbundenen Arbeiten sowie zur Kontrolle des Erfolges von Nematodenbekämpfungsmethoden jeder Art überhaupt.

Daß sich in der Tat die Hauptmasse der angelockten Nematoden in der Nachbarschaft solcher Köder, d. h. im umgebenden Boden ansammelt, ging aus Versuchen hervor, bei denen die obenbeschriebenen Normalköder mit einem 5 cm dicken Mantel reinen Sandes umgeben wurden, der durch eine zweite Leinwandhülle nach außen, also gegen das umgebende Erdreich hin, abgeschlossen wurde. Bei der nachherigen Untersuchung solcher im Boden zur Keimung gelangter doppelwandiger Köder fanden sich auch in der Mantelschicht massenhaft Nematoden aller Art, darunter auch in Menge Heteroderenlarven. Als nematoden- bzw. heteroderenarm erwies sich aber auch diese Mantelschicht gewöhnlich dann, wenn die Samen im Köder infolge ungünstigen Wetters entweder nicht zur Keimung gelangt oder aber, ausgekeimt, schon seit längerem erschöpft und wieder zugrunde gegangen waren.

Die Feinheit des chemischen Unterscheidungsvermögens der Heteroderenlarven, sei dieses nun an Organe des Geschmacks- oder des Geruchsinnens gebunden, wird nun weiterhin in hervorragender Weise durch die Tatsache beleuchtet, daß sie auf ihrer Wanderung im Boden nicht nur die Anwesenheit entfernt wachsender, für ihre Entwicklung geeigneter Wirtspflanzen wittern, sondern dieselben auch ihrer Art nach sehr wohl zu unterscheiden vermögen. Es ist eine schon oft berichtete Tatsache, daß Pflanzen, die von einem Orte als typische Wirté des Schmarotzers bekannt sind, in einer anderen Gegend auf verseuchtem Boden angebaut, frei von Befall bleiben, sowie, daß sich der Parasit bei dauerndem Fehlen der gewohnten Wirtspflanze nach einiger Zeit an neue, ihm in

häufigerer Wiederkehr dargebotene Pflanzen auch anderer Art so anzupassen vermag, daß er schließlich auch auf dieser neuen Wirtspflanze zur Massenvermehrung gelangt.

Man hat auf Grund dieser Tatsachen von Rüben-, Hafer- und Erbsenvarietäten oder -rassen des Schmarotzers gesprochen und dieselben morphologisch voneinander zu trennen gesucht. Ich kann mich zu dieser Auffassung nicht bekennen.

Das verschiedene Verhalten des Schmarotzers gegenüber der gleichen Pflanze an verschiedenen Lokalitäten ist nichts anderes als das Endresultat einer durch Generationen hindurch fortgesetzten einseitigen Ernährung des Wurmes infolge zu einförmiger Fruchtfolge. Das ursprünglich auf die Wurzelsekrete aller geeigneten Nährpflanzen gleichmäßig eingestellte chemische Empfinden des Schädling wird durch dessen fortgesetzte Beschränkung auf ein und dieselbe Wirtspflanze für diese spezialisiert. Für andere, in gleichem Maße geeignete, aber lange Zeit hindurch fehlende Nährpflanzen wird es dagegen abgestumpft.

Solche Spezialisierung sowohl wie die Abstumpfung treten um so ausgeprägter hervor, je länger der bodenständige Heteroderenstamm einseitigen Ernährungsbedingungen unterworfen gewesen ist. Daß aber mit der Spezialisierung der Reizperzeption auch eine Intensivierung der durch den spezifischen Reiz der gewohnten Wirtspflanze ausgelösten Reaktionen der Larve Hand in Hand geht, kann nicht verwunderlich erscheinen. Je feiner das sensible Empfinden des Wurmes auf die von der altgewohnten Nährpflanze ausgehenden Reize eingestellt ist, um so rascher und sicherer wird darum auch deren Befall erfolgen, und um so stärker muß auch die Vermehrung des Schmarotzers auf dieser Pflanze sein. Größe und äußere Körperform variieren auch bei dauernd an der gleichen Wirtspflanze gezogenen Heteroderen stark. Sie unterliegen, wie wir später noch sehen werden, nach Gunst oder Ungunst der äußeren Bedingungen einem Schwanken in oft recht weiten Grenzen, und es ist darum nur ein Kennzeichen der großen Anpassungsfähigkeit des Parasiten, wenn Form und Körpergröße eine den äußeren Bedingungen entsprechende Veränderlichkeit zeigen. Die Grenzen derselben sind m. E. aber nicht scharf genug zu ziehen, als daß sich die Unterscheidung besonderer Rassen oder Varietäten rechtfertigen ließe. Es erscheint mir daher auch richtiger, einfach von Stämmen des Schmarotzers zu sprechen, die sich vermöge der stark hervortretenden Anpassungsfähigkeit des auch unter schwierigsten äußeren Bedingungen sich behauptenden Wurmes nur hinsichtlich des Grades unterscheiden, bis zu dem die Anpassung an die besonderen örtlichen Verhältnisse gediehen ist. Die Gewöhnung auch eines noch so einseitig spezialisierten Heteroderenstammes an ungewohnte Nährpflanzen dürfte, mit der allerdings notwendigen Ausdauer verfolgt, sicher zu erreichen sein, denn sonst wäre die Entziehung der gewohnten Wirtspflanze das einfachste und bequemste Mittel zur Vernichtung des Schädling. Wir haben aber im Gegenteil gesehen, daß sich der Parasit auch am Orte seines natürlichen Vorkommens an Wirtspflanzen gewöhnt und seine Massenvermehrung erreicht, auf denen er sonst nur vereinzelt vorzukommen pflegt, wie beispielsweise auf Kartoffel. Der Übergang in dieser Weise einseitig spezialisierten Stämme an neue Nährpflanzen wird sehr erleichtert durch die große Zahl von Pflanzen, auf denen der Wurm geeignete Lebens-

bedingungen findet. Es hält bekanntlich viel schwerer, Kulturpflanzen ausfindig zu machen, die unter allen Umständen heteroderensicher sind, als solche, die sich nur als bedingt sicher erweisen. Das ist von praktischer Bedeutung nicht nur für die Wahl der Fruchtfolge auf verseuchten Feldern, sondern auch für die Bestimmung der zum Anködern der Schädlinge zu benutzenden Pflanzen.

Kühn¹⁾ hat für den Rübenematoden als geeignetste Fangpflanze den Sommerrüben bezeichnet, während Fuchs (l. c.) weißen Senf als Versuchspflanze benutzte. Ich habe aber in zwei Fällen in landwirtschaftlichen Betrieben der Provinzen Sachsen und Brandenburg die Erfahrung gemacht, daß diese Pflanzen vom Befall frei blieben, obgleich sich der Boden bei der Untersuchung als sehr stark mit Dauerzysten lebenden Inhalts durchsetzt erwies. Nicht nur die Fruchtfolge, sondern auch eine Probeeinsaat von Rüben in die betreffenden Böden und deren alsbaldiger Befall ließen klar erkennen, daß es sich nur um Heteroderenstämme handeln konnte, die ganz einseitig an Zuckerrüben angepaßt waren, also um ausgesprochene Rübenematoden. Sie nahmen also auch jene geeignetsten Fangpflanzen selbst dann nicht an, wenn ihnen anderes nicht zur Verfügung stand. Auch diese Tatsache zeigt, wie unzuverlässig die Prüfung von Versuchsergebnissen durch Probeeinsaat solcher auch geeigneter Fangpflanzen oder gar eine quantitative Beurteilung des Befalls ihrer Kulturen gelegentlich sein kann, wenn es sich um Heteroderenstämme handelt, die ganz einseitig an eine andere Nährpflanze gewöhnt sind.

Wie scharf aber die Larven solcher Stämme schon von weitem die gewohnte Nährpflanze von anderen ungewohnten unterscheiden, und mit welcher Sicherheit sie sich derselben zuwenden und andere Pflanzen verschmähen, das zeigte recht deutlich ein Freilandversuch auf dem Dahlemer Versuchsfelde.

Dort wurde im November 1919 eine nach Norden hin schwach abfallende, 11 m lange und 7 m breite, zuvor völlig heteroderenfrei befundene Versuchsparzelle in 1,80 m Abstand von der nördlichen, durch Buschwerk, Komposthaufen und benachbarte Gebäude gegen Wind geschützten Schmalseite mit verseuchtem Boden geimpft, der stark von Dauerzysten eines seit Jahren auf Zuckerrüben gezüchteten Heteroderenstammes durchsetzt war. Die Impfung geschah in der Weise, daß an der bezeichneten Stelle quer über die ganze Breite der Fläche in 50 cm Reihenabstand 3 Gräben von 30 cm Tiefe ausgehoben und deren Sohle unter Vermeidung jeder Verstreuerung etwa eine Hand hoch mit Nematoden-erde bedeckt wurde. Die zuvor ausgeworfene gesunde Erde wurde dann zur Füllung der Gräben in diese zurückgebracht und die 3 Impfgräben an beiden Enden durch eingeschlagene Pfähle bezeichnet. So blieb die Parzelle den Winter über unberührt liegen. An der südlichen Schmalseite war zur Einschränkung der Abwanderung ein etwa 50 cm tiefer Graben ausgehoben worden. Der 1,80 m lange, von den Impfgräben aus nach Norden hin abfallende Teil (vgl. Abb. 3 Taf. III.) der Fläche wurde im genannten Frühjahr mit Sommerrüben besät einschließlich der beiden nördlichen Impfgräben 2 und 3, während die größere 7,50 m lange Fläche südlich der 3 Gräben mit Futter- und Zuckerrüben so bepflanzt wurde, daß auch der erste Impfgraben Rüben trug.

¹⁾ Zeitschr. d. Ver. f. d. Rübenzuckerindustrie d. Deutschen Reichs, 20. Jahrg., N. F., 1883.

Schon am 15. Juli zeigten sich nun die Rüben unmittelbar auf dem Impfgraben 1 und in größerer Nähe desselben mäßig stark mit Heteroderenweibchen besetzt, während je 25 von den Impfgräben 2 und 3 und deren näherer Nachbarschaft genommene Rübenpflanzen nicht nur noch vollkommen frei von anhaftenden Weibchen waren, sondern auch von eingewanderten Heteroderenlarven überhaupt. Am 28. September hatten die Schmarotzer bereits die Rüben bis zum Grenzgraben hin erreicht und teilweise dicht besetzt; gleichzeitig untersuchte, verschiedenen Stellen der Rübenfläche entnommene Rübenpflanzen waren wiederum vollständig frei vom Befall. Am 1. Oktober wurde daher eine nochmalige genaue Untersuchung vorgenommen mit dem Resultat, daß die Rüben bis zum Grenzgraben hin gut mit weißen Weibchen und braunen Zysten besetzt waren und in den Wurzeln alle Entwicklungsstadien des Schmarotzers in großer Zahl enthielten. Die in 1 m Abstand von der Impfstelle entnommenen Sommerrübenpflanzen aber erwiesen sich bei der mikroskopischen Untersuchung wiederum als vollständig heteroderenfrei. Bei der Untersuchung der unmittelbar an die Impfstelle angrenzenden Rübenreihe zeigte sich jetzt unter 25 Pflanzen nur eine einzige ganz schwach befallen und äußerlich mit 3 weißen Weibchen behaftet, während auf ebensoviel unmittelbar dem zweiten Impfgraben entnommene Rübenpflanzen nur zwei noch sehr viel schwächer befallene Pflanzen kamen, deren eine äußerlich nur ein Weibchen, die andere deren zwei erkennen ließ.

Da weder Windverwehung noch abfließendes Schnee- oder Regenwasser dem Transport des tief im Boden untergebrachten Schmarotzers über die Rübenfläche hin Vorschub geleistet haben konnten, ja, Einflüsse dieser Art nur im entgegengesetzten Sinne zur Wirkung hätte kommen müssen, so kann der Grund für die einseitige fast ausschließliche Zuwanderung der Larven nach der Rübenseite hin nur der sein, daß sie, den Zysten entschlüpft, mit ganz geringen Ausnahmen unmittelbar auf und neben dem Infektionsherde, in ihrer Hauptmasse den direkten Weg zur altgewohnten Wirtspflanze einschlugen, die ihnen weniger zusagenden Rübenpflanzen aber verschmähten.

Daß tatsächlich die Wanderung in zielstrebigster Weise nach der Rübenseite hin erfolgt war, bewiesen auch Einsaaten von Rüben in Erde, die am 1. Oktober der ersten Rübenseile neben den Infektionsgräben und 1 m entfernt von diesen der Rübenfläche entnommen worden waren. Die am 19. Oktober vorgenommene Wurzeluntersuchung ergab für die ersteren einen so schwachen Larvenbefall, daß auf etwa 10 Pflänzchen eine Larve kam, während die in weiterer Entfernung vom Infektionsherd entnommene Erde keinen Befall der Wurzeln hervorgerufen hatte. Beide Erdproben erwiesen sich bei der nachher durchgeführten Schlemmung als frei von Dauerzysten.

Entspricht dieses Resultat ganz den am obenerwähnten Kastenversuch gemachten Erfahrungen, so beweist der Feldversuch besonders deutlich, daß die Schmarotzer auch unter natürlichen Verhältnissen die zur Verfügung stehenden Nährpflanzen nicht nur wittern, sondern auf größere Entfernungen hin auch sehr exakt unterscheiden und demgemäß auch imstande sind, aus der allgemeinen Pflanzendecke des Bodens die ihnen am besten zusagende Nährpflanze sicher herauszufinden.

Es unterliegt somit schon hiernach wohl kaum einem Zweifel mehr, daß sich die Larven auf ihrem unterirdischen Wege zur Wirtspflanze hin

ausschließlich von chemischen Empfindungen leiten lassen und daß die Reize, welche diese chemotaktisch gerichtete Wanderung der Tiere im Boden auslösen, nur an die Wurzelabscheidungen gebunden sein können, die für verschiedene Pflanzen eben verschiedene sind.

VI. Die thermische und chemische Reizbarkeit der Embryonen und Larven innerhalb der Zyste.

Zur Prüfung des Verhaltens der noch in den Dauerzysten verharrenden Larven gegenüber der Außentemperatur wurden gleichfalls in bedeckten Petrischalen zu gleicher Zeit je 50 einsömmerige Zysten in die oben erwähnte Thermostatenreihe mit eingestellt. Die Temperaturen der einzelnen Wärmeschränke waren die gleichen, wie oben schon angegeben. Die Menge der jeweils geschlüpften Larven wurde in der Weise festgestellt, daß bei der jedesmaligen Kontrolle der in den Zuchtschalen etwa frei gewordenen Larven diese sämtlich abgesaugt und der Wasserverlust ausgeglichen wurde. Die Zysten blieben zunächst vom 31. Januar bis zum 8. Februar in den betreffenden Schränken und wurden während dieser Zeit dreimal, d. h. am 2. Februar, 5. Februar und 8. Februar, kontrolliert.

Es ergab sich hierbei, daß die optimale Temperatur auch für das Schlüpfen der hierzu reifen Larven um 25° C herum liegt. Von 29° C aufwärts verminderte sich die Zahl der täglich schlüpfenden Tiere, und bei 36° C und darüber wurden solche nicht mehr beobachtet. Das Schlüpfen verminderte sich auch von den Optimaltemperaturen abwärts und blieb schon bei 10 und weniger Wärmegraden aus.

Da aber ganz allgemein die Zahl der täglich die Cysten verlassenden Heteroderenlarven um so stärker zurückging, je länger die Zysten in den Thermostaten verblieben, und auch eine Parallelreihe mit Zysten besetzter Schalen dasselbe Bild bot, wurde am 8. Februar eine Umstellung aller derjenigen Schalen vorgenommen, in denen bis dahin keine oder nur vereinzelt Larven geschlüpft waren. Von den besonders warm gehaltenen Schalen wurden diejenigen in optimale Temperaturgrade überführt, welche bis dahin keine oder nur ganz vereinzelt freie Larven geliefert hatten, während solche, in denen sich Larven in mäßiger Zahl bereits gezeigt hatten, forthin um 10 bzw. 15 Celsiusgrade kühler gehalten wurden. Umgekehrt wurden die bis dahin kühl gehaltenen Schalen, in denen nur ganz vereinzelt oder keine Larven geschlüpft waren, nunmehr optimalen oder aber mäßig erhöhten Temperaturen ausgesetzt. Die vom 31. Januar bis zum 8. Februar unter günstigen Temperaturen gehaltenen Zysten aber wurden zur weiteren Beobachtung in den bisherigen Schränken belassen. Sie zeigten auch ferner deutlich eine fortschreitende Verminderung der täglich zu beobachtenden Larvenmenge.

Die Kontrolle der so in höhere bzw. niedrigere Temperatur verbrachten Zysten ergab am 14. Februar, also 6 Tage nach vollzogener Temperaturveränderung, einen zwar zu erwartenden, aber doch recht bemerkenswerten Wechsel im bisherigen Verhalten der von diesen Zysten beherbergten Larven. Und zwar zeigten die vorher zu warm gehaltenen und dann der Optimaltemperatur ausgesetzten Cysten ein alsbald eintretendes Massenschlüpfen der bis zum Umstellungstage bei mehr als 36° C latenten und bis 29° C herab nur träge und zögernd schlüpfenden Larven, während das Schlüpfen überall da sogleich

merklich abflaute, wo eine zuvor das Optimum zwar überschreitende ihm aber nahe kommende Temperatur eine Erniedrigung um 10 bzw. 15° C unter das Optimum herab erfahren hatte.

Eine kaum merkliche Zunahme der Zahl schlüpfender Larven ließen dagegen jene Zysten erkennen, welche bis zum 8. Februar wegen zu niedriger Temperatur keine oder nur vereinzelte Larven freigegeben hatten, sofern sie in 6 bzw. 8° C höhere Temperaturen überführt worden waren. Unter optimalen oder höheren Temperaturen kam es aber auch bei ihnen alsbald zum ausgesprochenen Massenschlüpfen.

Da nun im Innern der Dauerzysten des Wurmes sehr häufig in größerer Zahl freie Larven zu beobachten sind, welche, der Eihülle entronnen, je nach der herrschenden Temperatur latent oder agil im Schutz der Zyste verharren, weil die Enge des Vulvakansals immer nur einzelnen Tieren Durchlaß gewährt, erschien es nicht ausgeschlossen, daß nur solche Larven bei den oben erläuterten Versuchen die mütterliche Zyste unter geeigneter Temperatur rasch verließen. Obwohl deshalb die Zahl der jeweils bestimmten Wärme-graden ausgesetzten Zysten schon entsprechend hoch bemessen worden war, konnte die Anwesenheit solcher als von freien Larven bewohnt äußerlich nicht erkennbarer Zysten in den einzelnen Schalen doch leicht zu Fehlschlüssen führen. Es wurden daher gleichzeitig mit jenen Zysten auch embryonenhaltige und solche Eier den betreffenden Temperaturen ausgesetzt, die im Innern schon wohlentwickelte Larven beherbergten.

Ohne Rücksicht auf den jeweiligen Reifegrad wurden einsömmerigen Zysten in größerer Menge Eipakete entnommen und sorgfältig von freien und bei der Präparation frei gewordenen Larven befreit, in bedeckten wassergefüllten Uhrschildchen in die Thermostaten eingestellt. Die Eier verblieben vom 4. bis 12. Februar in den gleichen Temperaturen und wurden am 8. und 12. Februar auf das etwa erfolgte Ausschlüpfen von Larven kontrolliert. Dabei wurden alle frei gewordenen Larven entfernt.

Bei weitem die meisten geschlüpfen Larven zeigten sich hierbei jedesmal in denjenigen Schalen, welche in Temperaturen um 25° C herum gestanden hatten, also bei solchen Wärme-graden, welche die Agilität auch der freien Larve begünstigten. Das Sprengen der Eihüllen seitens der Larven erfuhr auch hier mit Erhöhung und Erniedrigung der Temperatur eine rasche Einschränkung, so daß bei 35,5 und mehr Celsius-graden sich nur noch ganz vereinzelte oder gar keine frei gewordenen Larven zeigten, während unter 18° C das Schlüpfen gänzlich unterblieb.

Am 12. Februar wurden nun alle Schalen mit Eiern, aus denen wegen zu niedriger Temperatur Larven bis dahin nicht ausgekommen waren, bis zum 14. Februar einer Temperatur von 25,5° C ausgesetzt mit dem Ergebnis, daß am Kontrolltage, d. h. am 14. Februar, sich überall starker Besatz mit geschlüpfen und lebhaft beweglichen Larven zeigte. Alle übrigen Schalen wurden zur weiteren Beobachtung an ihren bisherigen Plätzen belassen. In ihnen war fast allgemein ganz so, wie bereits bei den Zysten beobachtet, eine rasche zahlenmäßige Abnahme der täglich frei werdenden Tiere festzustellen.

So ergaben diese Versuche, daß auch die noch von der mütterlichen Zyste geborgenen Heteroderenlarven, ganz gleichgültig, ob sie die Eihülle schon verlassen haben oder nicht, in hohem Grade empfindlich sind für thermische Reize. Auch sie beantworten ihnen unzuträgliche Tempe-

raturen durch Latenz und reagieren auf günstige Wärmegrade mit gesteigerter Agilität, welche sie die Eihülle sprengen und die Wanderung beginnen läßt.

Eine vergleichsweise Betrachtung der thermischen Reizbarkeit, wie sie hier zunächst bei der freien Larve, dann bei der Larve innerhalb der Zyste und schließlich auch der innerhalb der Eihülle beobachtet wurde, und der die Agilität begrenzenden Temperaturgrade ergibt nun das folgende Bild. Die der jungen Heteroderenbrut in jedem der genannten Entwicklungsstadien zuträglichste Temperatur ist die um 25°C . Der bei etwa 27°C Dauertemperatur eintretenden Wärmestarre bzw. Ermattung der freien Larve entspricht das Aufhören des Schlüpfens der Larven aus den Zysten bei Temperaturen von 36°C an aufwärts und das, abgesehen von nur ganz vereinzelt Tieren, völlig ausbleibende Verlassen der Eihülle bei Temperaturen von $35,5^{\circ}\text{C}$ und darüber. Während aber freie Larven erst bei einer Temperaturerniedrigung auf $6,3^{\circ}\text{C}$ und darunter in Kältestarre verfallen, hört das Ausschlüpfen der Larven aus der Zyste schon bei einer Temperatur von 10°C auf und stellen die noch vom Ei beherbergten Larven das Sprengen der Eihülle schon bei Wärmegraden unter 18°C ein. Freie Larven ließen anderseits aber bei Temperaturen von 16°C und darunter nur ganz vereinzelt noch eine immer träger werdende Agilität erkennen.

Aus diesen Tatsachen geht hervor, daß das durch Temperaturen von weniger als 16°C bei den Larven noch wachgehaltene Maß von Lebensenergie nicht zum Sprengen der Eihülle hinreicht, ja, daß diese Fähigkeit schon bei Temperaturen unter 18°C erlischt. Da indessen den Zysten noch bei Wärmegraden bis nahe an 10°C herab vereinzelt Larven entschlüpfen, kann es sich hier nur um solche handeln, die bereits früher das Ei verlassen hatten und, im Vollbesitze ihrer Kraft, frei im Zysteninnern die Gelegenheit zum Verlassen ihres Gewahrsams abwarteten. Doch werden auch einzelne Individuen sich unzuträglichen Temperaturen gegenüber weniger empfindlich erweisen als die große Masse ihrer Artgenossen. Auf Larvenindividuen dieser oder jener Art mögen die wenigen Fälle zurückzuführen sein, in denen das Ergebnis einzelner Versuche geringfügige Besonderheiten zeigte, die bei einer allgemeinen Beurteilung des Gesamtergebnisses nicht ins Gewicht fallen.

Die Beantwortung des Eintrittes günstiger nach vorangegangener ungünstiger Temperatur und des umgekehrten Falles durch Massenschlüpfen bzw. dessen alsbaldige Einstellung, die bei den Temperaturversuchen mit Zysten sowohl wie mit isolierten Eipaketen zu beobachten war, zeigt jedenfalls mit Sicherheit, daß weder Zystenwand noch Eihülle das fein ausgeprägte thermische Empfinden wesentlich beeinträchtigen, welches auch die noch nicht geschlüpfte Heteroderenlarve erkennen läßt. Diese ausgesprochene thermische Reizbarkeit kann indessen hiernach zunächst nur für die postembryonalen Entwicklungsstadien der Heteroderenlarven als erwiesen gelten. Eine etwaige Beeinflussung auch der Embryonalentwicklung durch die jeweils herrschende Temperatur im positiven oder negativen Sinne ist aus den bisher erläuterten Ergebnissen nicht zu erkennen. Der Versuch einer Fortzucht in Furchung eingetretener Eier verlief resultatlos, doch lassen unsere weiteren Untersuchungen

keinen Zweifel darüber, daß die Entwicklung der innerhalb der Dauerzysten anzutreffenden Eier eines gewissen Maßes von Wärme bedarf. Ein Mehr an Wärme scheint eine wesentliche Beschleunigung der Entwicklung dieser Eier herbeizuführen. Das Ausschlüpfen sowohl der herangereiften Larven aus der Zyste wie auch das der Embryonen aus dem Ei werden in positiver Richtung aber ganz erheblich beeinflußt durch die Anwesenheit von Nährpflanzen, insbesondere der gewohnten Wirtspflanze.

Wenn Fuchs, der zunächst eine Einwirkung der Wirtspflanze auf das Schlüpfen und die Entwicklung der Larven annehmen zu sollen glaubte, nach seinen hierauf bezüglichen Versuchen zu einem negativen Erfolge gelangte und S. 938 die Meinung äußert, daß »die Anwesenheit von Pflanzen kein maßgebender Faktor für das Auskriechen der Larven zu sein scheine«, so liegt das daran, daß er einmal ausgepreßten Pflanzensaft, der auch bei unseren Køderversuchen ohne Wirkung blieb, in der Natur normalerweise auch wohl kaum vorkommt, als Reizmittel verwandte und andererseits seine Versuche auch wohl nicht lange genug fortsetzte. Versuche, die das natürliche Verhalten eines Organismus dartun sollen, können eben nur dann erfolgreich sein, wenn ihre Anordnung den natürlichen Verhältnissen Rechnung trägt, soweit das die Notwendigkeit der Kontrolle nur irgend zuläßt.

Wir hatten bereits oben gesehen, daß keimende Wirtspflanzensamen die wandernde Heteroderenlarve zu chemotaktischen Reaktionen veranlassen, d. h. eine anlockende Reizquelle für die Schmarotzer bilden. Wir hatten auch schon angedeutet, daß diese chemische Reizwirkung nur von der Wirtspflanzenwurzel ausgehen und an wasserlösliche Wurzelexkrete gebunden sein könne. Diese Vermutung fand ihre Bestätigung durch Versuche, die ich in der Absicht durchführte, in der Zyste sowohl als auch im Ei eingeschlossene Larven auf ihre chemische Reizbarkeit hin zu prüfen, gleichzeitig aber festzustellen, ob nicht auch vom Schmarotzer die günstige Gelegenheit zur Entwicklung bei Anwesenheit von Wirtspflanzen und geeigneter Temperatur durch Beschleunigung der Larvenabgabe und vielleicht auch der Eientwicklung irgendwie ausgenützt werden würde. Ich konnte mir anders den biologischen Zweck der Zystenbildung nicht gut erklären, zumal ja der Parasit die Anwesenheit von Wirtspflanzen während der ganzen Vegetationszeit zu einer ungeheuren Massenentwicklung auch durch die beschleunigte Folge seiner zahlreichen Sommergenerationen auszunutzen sich bestrebt.

Ich brachte daher zunächst 100 einsömmerige, also frisch gebildete Zysten in eine Petrischale mit reinem Wasser, in das eine Anzahl auf reinem Sand herangezogener Rübenkeimlinge so eingelegt wurden, daß die Wurzeln im Wasser lagen, die Pflänzchen sonst aber daraus hervorragten. Dann wurde die Schale bedeckt bei einer Temperatur von etwa 25° C, die wir als entwicklungsfördernd bereits erkannt haben, aufgestellt. Die Pflänzchen wurden von Zeit zu Zeit durch neue ersetzt. Eine ebenso hergerichtete Kontrollschale mit der gleichen Zystenanzahl blieb ohne Pflanzeneinlage. Beide Schalen wurden dann von Zeit zu Zeit einer Prüfung auf etwa geschlüpfte Larven unterzogen und solche gegebenenfalls entfernt. Diese Versuchsanordnung ergab nun, sooft sie auch wiederholt wurde, das folgende Bild. In den ersten Tagen zeigten sich in beiden Schalen zahlreich geschlüpfte Larven, deren Menge bald in der mit Pflanzen besetzten, bald in der Kontrollschale überwog. In der Folgezeit flaute hingegen in der Kontroll-

schale das Schlüpfen rasch ab und kam schließlich bis auf ganz vereinzelt zu beobachtende Tiere zum völligen Stillstand, während sich der Vorgang des Massenschlüpfens in der beköderten Schale immer wiederholte und wochenlang fortsetzte.

Der in solchen Kulturen nur zu leicht eintretenden Wasserverderbnis wurde durch häufigen Wasserwechsel entgegengetreten, der in beiden Schalen gleichzeitig immer gelegentlich der Larvenentfernung bzw. Pflanzenerneuerung vorgenommen wurde. Nur teilweise verhindern ließ sich aber eine an zahlreichen Zysten auch dieser beiden Schalen schließlich eintretende Verpilzung, die während der oft mehrere Wochen ja Monate überschreitenden Dauer solcher Versuche vielfach so weit gedieh, daß ein weiteres Schlüpfen unterblieb und deshalb früher zur Untersuchung des Inhaltes der Zysten geschritten werden mußte, als ursprünglich beabsichtigt war.

Während das durch solche Versuche täglich in Massen gewonnene frische Larvenmaterial zu den mannigfachsten Untersuchungen, wie beispielsweise zu den oben erläuterten Temperaturversuchen, Verwendung fand, wurden die Zysten selbst nach dem schließlich eingetretenen Stillstand der Larvenabgabe auch in den jeweils beköderten Schalen einzeln auf dem Objektträger gequetscht und einer mikroskopischen Betrachtung ihres Inhaltes unterworfen. Nun konnte zwar an den meist undurchsichtigen Zysten, bevor sie zu solchen Versuchen Verwendung fanden, nicht festgestellt werden, wie weit ihre Entleerung etwa schon vor dem Versuch vorgeschritten war, allein die prozentuale Auszählung der völlig, nahezu, und der etwa zur Hälfte geleerten oder aber noch völlig mit Brut gefüllten Zysten auf Grund der mikroskopischen Untersuchung ergab doch deutlich genug eine recht bemerkenswerte Förderung der Zystenentleerung bei Anwesenheit der Wirtspflanze. Deren Einwirkung trat stets sehr auffällig hervor, sooft solche Versuche auch wiederholt wurden. So ergab sich beispielsweise bei der Kontrolle des in oben erläuterten Art durchgeführten und aus der ganzen Versuchsreihe beliebig herausgegriffenen Versuches das folgende Resultat:

Der mit je 100 jungen Zysten am 15. Januar angesetzte Versuch wurde bis zum 16. März fortgeführt und, wie bereits angegeben, behandelt. In der mit Rübenkeimlingen unter häufiger Erneuerung derselben beköderten Schale hatten sich am 17. Januar Larven in größerer Zahl entwickelt, desgleichen in der unbeköderten Kontrollschale ohne bemerkenswerten Unterschied hinsichtlich der Menge. Am 18. Januar übertraf eine Unmenge geschlüpfter Larven in der beköderten Schale die Zahl derjenigen im Kontrollversuch um ein Vielfaches, da hier kaum eine Vermehrung der Larven eingetreten war. Dieser Kontrast erschien am 19. Januar noch weiter verstärkt, alle vorhandenen Larven wurden bei der Erneuerung des Wassers entfernt. Dennoch waren am 20. Januar in der mit Rüben belegten Schale wieder Larven in großer Zahl vorhanden, in der Kontrollschale nur ein paar vereinzelt Tiere. Während nun weiterhin in der beköderten Schale trotz jedesmaliger Larvenentnahme bei der Kontrolle sich das Schlüpfen in wechselndem Maße fortsetzte und noch bis zum 16. März des öfteren Larven in größerer Zahl, wenn auch nicht in der anfangs zu beobachtenden Menge, schlüpften, verringerte sich die Zahl der frei werdenden Larven in der Kontrollschale gleich nach dem auch dort zunächst beobachteten stärkeren Schlüpfen und dann für die ganze Dauer des Versuches in sehr auf-

fallendem Maße, so daß hier bis zum 21. Februar kein stärkeres Schlüpfen mehr, sondern immer nur mehr oder minder vereinzelt noch freie Larven zu beobachten waren. Das änderte sich auch hier sofort, als vom 21. Februar ab auch diese Schale mit Rübenpflänzchen beködert wurde, um festzustellen, ob der Inhalt der Zysten überhaupt noch lebensfähig sei. Es zeigten sich nunmehr auch hier bei der am 25. Februar, 2. März und 16. März stattfindenden Kontrolle jedesmal neue Larven geschlüpft, und zwar in Mengen von mehr als 1000, etwa 300 bis 400 und dann wieder etwa 1000 Stück. Die nachherige Quetschung der Zysten zeigte in der von vornherein mit Rüben beköderten Schale 32,08% völlig geleerte, 17,00% fast leere, 35,85% etwa zur Hälfte geleerte und 15,09% noch mit Brut gefüllte Zysten, während sich für die erst in den letzten Versuchswochen beköderte Kontrollschale die Zahlen 18,84% für völlig geleerte Zysten, 5,79% für fast leere, 36,23% für halb geleerte und 39,13% für noch mit Brut gefüllte ergaben. Da sich auch hier herausstellte, daß die in der obenerwähnten Weise verpilzten Zysten ihre Brut größtenteils zwar noch unversehrt enthielten, diese aber durch das nicht nur den Vulvakanal fest verstopfende, sondern auch die Eier selbst völlig umspinnende Pilzmyzel am Schlüpfen gehindert worden war, wurde auch die Zahl der in dieser Weise verpilzten Zysten prozentual festgestellt. Sie betrug für die zuerst und dauernd beköderte Schale 60,4%, für die Kontrollschale aber 44,9%. Obwohl also die Kontrollschale gegenüber der mit Rübenpflanzen beköderten Schale nicht unwesentlich bessere Bedingungen für das Schlüpfen geboten hatte und zudem am Schlusse des Versuches in gleicher Weise wie diese noch etwa 3 Wochen lang mit Rüben beködert worden war, lassen die festgestellten Zahlen doch klar die Wirkung des dauernden Einflusses der Wirtspflanze erkennen.

Die stärker verpilzte Zystenkultur der dauernd beköderten Schale zeigte nahezu die Hälfte, die Kontrollschale dagegen nur etwa ein Viertel der Versuchszysten geleert oder doch fast geleert, während das Verhältnis der nur zur Hälfte geleerten in beiden Schalen gleich war und an prallgefüllten Zysten sich in der Kontrollschale noch über zweiundeinhalbmals soviel vorfanden als in der dauernd beköderten.

Der bestgelungene meiner zahlreichen Versuche dieser Art führte bereits nach einmonatiger Dauer zu einem noch viel bemerkenswerterem Ergebnis. Auf 100 bezogen, fanden sich hier bei der Untersuchung in der mit Rüben beködert gewesenen Schale 72,85% leere und fast leere, 15,71% zur Hälfte geleerte und 11,43% noch mit Brut gefüllte Zysten, in der unbeköderten Kontrollschale jedoch zeigten sich die Zysten nur zu 3,94% ganz oder nahezu entleert, zu 26,77% aber waren sie noch zur Hälfte und zu 69,29% noch völlig mit Brut besetzt. Zwar machte sich hier die nie ganz ausbleibende Verpilzung in der Kontrollschale stärker als in der mit Rüben besetzten Schale entwicklungshemmend geltend, indem hier nur 32,86% dort aber 59,05% aller Zysten sich als verpilzt erwiesen. Allein gerade hier zeigte die getrennte Untersuchung und Auszählung der verpilzten und pilzfrei gebliebenen Zysten die entwicklungsfördernde Wirkung des Einflusses der Wirtspflanze in recht bemerkenswerter Weise, wenn man die verpilzten Zysten ganz außer Betracht läßt. Von den insgesamt 47 unverpilzten Zysten der mit Rüben beköderten Schale erwiesen sich nämlich nicht weniger als 44 als ganz oder nahezu entleert und nur 1 als noch zur Hälfte bzw. 2 als noch ganz von Eiern gefüllt, während sich für die 52 ebensolchen Zysten der Kontrollschale dieses Verhältnis wie 1:13:18, also

geradezu umgekehrt gestaltete. Da ferner die Zahl der trotz starken Pilzbefalls völlig entleert befundenen Zysten bei diesem Versuch in beiden Schalen die gleiche war, so dürfte hier auch eine etwaige Beeinträchtigung des Versuchsergebnisses durch bereits vorher völlig geleerte Zysten kaum in Rücksicht zu ziehen sein, zumal bei allen diesen Versuchen nur frisch gebildete Herbstzysten verwendet wurden.

Als geleert oder nahezu geleert wurden bei diesen Versuchen solche Zysten bezeichnet, deren Eier leer oder zu höchstens 10% noch mit Embryonen besetzt waren. Bei einem Gehalt von 20 bis 70% ungeleerten Eiern wurden die Zysten als nur halb geleert und mit einem solchen von über 80% als noch mit Brut gefüllt betrachtet und zur Vergleichung herangezogen.

Bei der Mehrzahl der auch sonst in dieser Richtung vorgenommenen Versuche wurde auf Grund der Erfahrung, daß schon optimale Temperaturen allein ein jedoch sehr bald abflauendes Massenschlüpfen hervorzurufen vermögen, vielfach mit der Köderung erst dann begonnen, wenn in der eigentlichen Versuchsschale sowohl wie in der Kontrollschale das erste stärkere Schlüpfen vorüber war und sich nach öfter vorgenommener Kontrolle immer nur noch wenige freie Larven in beiden Schalen fanden. Hier zeigte sich der durch die nachherige Beigabe von Köderpflanzen so unvermittelt hervorgerufene Wechsel hinsichtlich der täglich zu beobachtenden Zahl geschlüpfter Larven dann immer am auffälligsten. Die entwicklungsfördernde Einwirkung der Wirtspflanzennähe trat aber besonders stark hervor auch bei solchen Zysten, die bereits in Thermostaten zahlreich Larven abgegeben hatten und, in Zimmertemperatur gebracht, nicht eher wieder Larven in größerer Zahl entließen, als bis Rübenkeimlinge zugesetzt worden waren. Dann begann das Massenschlüpfen alsbald von neuem in zuvor nicht beobachtetem Umfange und setzte sich mit kleinen Pausen fort, bis sich bei Beendigung des Versuchs immer ein großer Teil der Zysten als geleert erwies.

Bei diesen Versuchen gelangen also, ganz wie bei den oben erläuterten Temperaturversuchen, zunächst alle diejenigen Larven zum raschen Schlüpfen, die schon schlüpfbereit in der Eihülle oder im Zysteninnern verharrten. Später folgen dann vereinzelte Nachzügler, deren Entwicklung noch nicht soweit oder doch nahezu beendet war. Diese schon reifen und nahezu reifen Larven sind es, welche das anfängliche Massenschlüpfen hervorrufen, das schon durch Eintritt geeigneter Temperatur ausgelöst wird. Das alsbaldige und für die Folgezeit andauernde Abflauen der Zystenentleerung zeigt aber, daß die Gunst der Temperatur allein in der Tat kaum eine irgendwie auffällige Beschleunigung der Zystenentleerung hervorzurufen vermag, denn sonst müßte sich, dem Reifegrad der einzelnen Zysten gemäß, das Massenschlüpfen auch weiterhin bis zur schließlichen Entleerung derselben auch in den nicht beköderten Schalen wiederholen. Es bleibt aber aus, und nur hin und wieder verlassen während der wochen- ja monatelangen Beobachtungszeit einzelne Larven die Zysten. Eine Wiederholung stärkeren Schlüpfens erscheint wohl möglich dann, wenn in den noch minderreifen Eiern weitere Embryonen die Schlüpfreife erlangt haben. Dazu mag es aber auch bei günstigen Temperaturen einer längeren Zeit bedürfen. Das Verharren der Embryonen bzw. Larven im Ei und innerhalb der Zysten erfährt aber eine wesentliche Abkürzung unter der Einwirkung der Wirtspflanze. Wenn aber nach beendetem erstem Massenschlüpfen dasselbe des öfteren von

kurzen Pausen unterbrochen wird, so ist dies nur durch vorübergehende Erschöpfung des Vorrates schlüpfbereiter Larven in den Zysten und durch beschleunigtes Heranreifen der noch nicht so weit entwickelten Embryonen zur Schlüpfreife unter der Gunst der äußeren Umstände zu erklären. Je mehr Zysten des gleichen Entwicklungsstadiums dann in den Zwischenpausen ihren Brutinhalt heranreifen ließen, um so stärker wird sich auch das neu einsetzende Massenschlüpfen jedesmal gestalten müssen.

In welchem Maße Wirtspflanze und Temperaturoptimum das Reifen der noch nicht schlüpfbereiten Embryonen fördern, das zeigte sich ganz besonders auffällig stets dann, wenn wochen- ja monatelang in einfacher Wasserkultur bei optimaler Temperatur gehaltene Zysten nach wochenlangem Herabsinken der täglich schlüpfenden Larvenmenge, auf ein Minimum plötzlich der Einwirkung der Wirtspflanze ausgesetzt wurden. Es erfolgte dann in den folgenden Tagen mit Sicherheit stets ein so gewaltiges Massenschlüpfen, daß der starke Einfluß der Wirtspflanze auf die Nachentwicklung und das Neuheranreifen jüngerer Brut zu schlüpfbereiten Larven ganz unverkennbar war. So ließ der schließliche Zusatz von Rübenpflänzchen zu solchen schon 44, 48 ja 51 Tage hindurch in Wasserkultur gehaltenen Zysten im Zeitraume von nur 3 Tagen Larvenmengen schlüpfen, welche die während der ganzen vorhergegangenen Versuchsdauer beobachtete Gesamtmenge stets um ein Vielfaches übertrafen.

Die Durchführung solcher Versuche bis zur völligen Erschöpfung des Brutinhaltes aller Zysten scheiterte leider an der bei der langen Versuchsdauer nicht zu verhütenden Verpilzung. Doch konnte als sicher festgestellt werden, daß auch einsömmerige, also neugebildete nicht verpilzte Zysten unter dem Einflusse der Wirtspflanze sich schon in einem Zeitraume von 4 bis 6 Wochen ihrer Brut völlig zu entledigen vermögen. Im Freien, wo jene störenden Begleiterscheinungen der Versuchsanordnung fortfallen, wird bei günstiger Temperatur und sonst günstigen Umständen der Einfluß der Wirtspflanze sich sicher als noch stärker erweisen.

Die Anwesenheit der Wirtspflanze veranlaßt also nicht nur dem Ei entschlüpfte Larven zum Antritt der Wanderung, sondern übt auch auf die im Ei eingeschlossenen Embryonen im letzten Stadium der Embryonalentwicklung einen starken Einfluß aus, der diese zum beschleunigten Verlassen der Eihülle bewegt. Der Furchungsprozeß und die Entwicklung des Eies bis zum Embryo vollziehen sich dagegen zwangsläufig unter dem Einfluß geeigneter Temperatur. Eine Beschleunigung dieser Vorgänge durch die Anwesenheit der Wirtspflanze war nicht festzustellen, sie sind bezüglich ihres Fortschreitens, wie wir noch sehen werden, vielmehr abhängig vom Alter der betreffenden Zyste und der jeweiligen Temperatur der Umgebung.

Es lag nun nahe, die chemische Reizempfindlichkeit der ungeschlüpfen Larven bzw. Embryonen auch anderen Kulturpflanzen gegenüber zu prüfen. Die dem Schmarotzer eigene Polyphagie, die zwar bei manchen Stämmen desselben einer hochgradigen Spezialisierung auf eine oder doch nur wenige Wirtspflanzen nahezu gewichen ist, ließ es immerhin möglich erscheinen, daß seine Larven auf die Anwesenheit auch anderer Pflanzen in ähnlicher Weise durch beschleunigtes Schlüpfen reagieren. War doch auch mit der Möglichkeit einer weitgehenden Übereinstimmung der chemischen Zusammen-

setzung der Grundsubstanz der Wurzelabscheidungen bei den Pflanzen überhaupt zu rechnen, die vielleicht ganz allgemein einen entwicklungsfördernden Einfluß auf die Brut ausübte. Konnte doch das feinere chemische Empfinden, das, wie wir sahen, freie Larven die bevorzugte Wirtspflanze von der weniger beliebten auch im Boden scharf unterscheiden ließ, sich auf dieses Entwicklungsstadium beschränken, ohne daß die jüngere Brut von feineren Unterschieden in der Zusammensetzung jener Abscheidungen bei den verschiedenen Pflanzenarten irgendwie berührt wurde. Es wurden daher je 50 junge Zysten genau so, wie vorher mit Rübenpflänzchen, mit Keimlingen von Erbsen, Bohnen, Hafer, Mohn, Rosenkohl, Grünkohl, Rübsen, Mairüben, Roten Rüben, Schwarzwurzel, Kopfsalat, Mohrrüben, Kerbel, Knoblauch und Bohnenkraut angesetzt, so daß also Wirtspflanzen und Nichtwirtspflanzen beliebig in der Versuchsreihe vertreten waren. In den mit Erbsen, Bohnen, Hafer, Mohn, Schwarzwurzel, Kopfsalat, Kerbel, Mohrrüben, Knoblauch und Bohnenkraut beköderten Schalen trat während einer 2 bis 4 wöchigen Beobachtungsdauer ein auffälliges Massenschlüpfen nicht ein. Die Zahl der schlüpfenden Larven unterschied sich hier im allgemeinen von der in pflanzenfreien Wasserkulturen beobachteten nicht, wenn auch in den mit Hafer, Mohn, Kopfsalat, Bohnen und Mohrrüben beköderten Schalen hin und wieder etwas mehr Larven geschlüpft waren als in den mit Erbsen, Schwarzwurzel, Knoblauch, Kerbel oder Bohnenkraut besetzten Kulturen. Diese Pflanzen ließen also dem Brutinhalte der Zysten gegenüber, die, wie alle hierbei benutzten Versuchstiere überhaupt einem ausgesprochenen Rübenstamme des Schmarotzers angehörten, keinerlei besondere Reizwirkungen erkennen. Anders Rübsen, Mairüben, Rosenkohl, Grünkohl und Rote Rüben. Hier machte sich sogleich die angestammte Neigung des Schmarotzers für *Brassicaceen* und *Chenopodiaceen* in bemerkenswertem Maße geltend. Während in der mit Roten Rübenpflänzchen beköderten Schale schon am nächsten Tage ein Massenschlüpfen einsetzte, das sich von dem bei Zuckerrübenköderung zu beobachtenden in nichts unterschied, riefen Grünkohl und Mairüben ein sich zögernd zum Massenschlüpfen gestaltendes Auskriechen von Larven hervor, während das sich ebenso allmählich verstärkende Schlüpfen bei Rosenkohl- und Rübsenköderung die gleiche Stärke nicht ganz erreichte. Der Unterschied in der Reizwirkung bevorzugter Wirtspflanzen und solcher, die den Tieren ungewohnt oder für ihre Fortentwicklung ungeeignet sind, zeigte sich auch bei diesen Versuchen stets dann, wenn die unwirksam gebliebenen Köderpflanzen schließlich durch hochwirksame ersetzt wurden. Neben Zuckerrüben erwiesen sich hierfür Rote Rüben und Kohl, aber auch Rübsen und Mairüben als wirksam zur künstlichen Hervorbringung des alsbaldigen Massenschlüpfens.

Nach allen diesen Versuchen erscheint mir ein stark hervortretender Einfluß der Wirtspflanze auf die Entwicklung des Brutinhaltes der Zysten als sicher erwiesen. Und zwar übt die jeweils bevorzugteste Wirtspflanze auch den stärksten Einfluß aus, bewirkt also die weitaus ergiebigste Aktivierung der Brut und damit auch die schnellste Entleerung der Zysten, sofern ihre Einwirkung genügend lange ungeschwächt anhält. Die Fortdauer der chemischen Reizwirkung war aber bei unseren Versuchen durch die häufige Erneuerung der Köderpflänzchen bis zu dem im Experiment möglichen Grade gewährleistet.

Es blieb nun weiterhin noch die Frage zu lösen, ob jener entwicklungsfördernde Einfluß auch wirklich an die Abscheidungen der Wurzel allein gebunden sei oder etwa die Anwesenheit der ganzen Pflanze voraussetze. Mit anderen Worten, es war zu versuchen, die Reizquelle und damit die spezifische Art des oder der Reize festzustellen, die in so hohem Maße das Schlüpfen und die Entwicklung der jungen Brut beeinflussen.

Das Ansetzen von Wasserkulturen älterer Rübenpflanzen in größeren Gläsern und deren längeres Stehenlassen zum Zwecke der Anreicherung des Wassers mit den Wurzelabscheidungen in einer für Versuche geeigneten Menge und Konzentration führte nicht zum erhofften Ziel. Das Wasser solcher Kulturen zeigte sich darin kultivierten Zysten gegenüber nicht viel wirksamer als reines Wasser der gleichen Temperatur. Das rasche Hervorsprossen fadendünner Saugwurzeln an solchen längere Zeit in Wasserkultur gehaltenen Pflanzen läßt auf eine tief einschneidende Änderung der Nährstoffwanderung und des Nährstoffumsatzes unter solchen Bedingungen schließen, die auch die Wurzelsekretion beeinflussen oder hemmen mag. Die zu Anfang der Kultur noch normal vorsichgehende Wurzelabscheidung dürfte aber im Verhältnis zu der benutzten Wassermenge viel zu geringfügig gewesen sein, um noch eine wirksame Konzentration liefern zu können. Auf ein abnormes physiologisches Verhalten solcher Pflanzen weist schon das bekannte Auswandern von Wurzelnematoden aller Art und auch von Heteroderenlarven aus den Wurzeln befallener und unter solche Bedingungen gebrachter Pflanzen hin.

Das Wurzelexkret mußte in einer möglichst starken und reinen wässerigen Lösung gewonnen werden, und hierfür erwies sich schließlich der folgende Weg als geeignet. Am Boden durchlöcherte gut gesäuberte irdene Saatschalen wurden mit ganz rein gewaschenem Flußsande gefüllt und so dicht mit Rübensamen besät, daß derselbe nachher rasenartig aufblief. Die Schalen erhielten tiefe Untersätze und wurden nach erfolgtem Auflaufen der Rübenkeimlinge von oben her zunächst so oft kräftig gegossen, bis sich das Ablaufwasser einigermaßen klar in den Untersätzen sammelte. Nun wurden die Schalen wechselweise in der Art zur Gewinnung der Wurzelabscheidungen in möglichst starker Lösung benutzt, daß sie ein paar Tage nacheinander zunächst nur mäßig angegossen wurden, so daß kein Wasser in den Untersatz ablief, bei eintretendem Exkretbedarf wurde dagegen der dicht durchwuzelte Sand durch eine kräftigere Wassergabe von oben her ausgelaugt und das Sammeln des Ablaufwassers im Untersatze abgewartet. Dieses wurde alsdann filtriert und so zu Versuchszwecken benutzt. Da auch dieses Wurzelwasser leicht verdarb, wurde durch genügend viele Nachsaaten Sorge getragen, daß solches Wasser zum täglichen Wasserwechsel in den Versuchsschalen stets frisch verfügbar war.

Dieses Wasser nun mußte die eventuell wasserlöslichen Reizstoffe enthalten, wenn solche überhaupt von den Wurzeln der Wirtspflanze ausgingen. Es mußte demnach in der gleichen Weise, wie die Anwesenheit der Pflanze selbst, auf die Entwicklung der Heteroderenbrut einwirken.

Mit solchem fast täglich gewechselten unverdünnten Ablaufwasser wurden Zystenkulturen ganz ebenso wie vorher mit Rübenpflänzchen oder reinem Wasser angesetzt, unter ändern auch eine am 15. Januar als Parallelversuch zu den oben näher beschriebenen beiden Versuchen mit und ohne Rübenpflanzenbeköderung. Es wurden hierbei also gleichfalls 100 einsömmerige Zysten längere Zeit im Ablaufwasser gehalten bei sehr

häufiger Erneuerung desselben und gleichzeitiger Entfernung der jeweils geschlüpften Larven. Bei der ersten Kontrolle am 17. Januar unterschied sich die Menge der geschlüpften Larven hier zunächst noch nicht erheblich von derjenigen in den beiden Vergleichsschalen. Schon am nächsten Kontrolltage aber setzte ein bis zum 28. Januar sich täglich erneuerndes Massenschlüpfen ein, das bis zu diesem Tage hier noch sehr viel mehr Larven frei werden ließ als bei der Rübenpflanzenköderung beobachtet wurden. Die auch hier schließlich nicht ausbleibende Verpilzung vieler Zysten mag, wie sonst, dem weiteren Schlüpfen hinderlich gewesen sein. Ganz wie in der mit Rüben beköderten Schale ging auch hier das Schlüpfen vorübergehend zurück, blieb eine Woche lang sogar ganz aus, um sich erst in der zweiten Hälfte der Versuchszeit allmählich wieder zu beleben, ohne indessen zu neuem Massenschlüpfen zu führen.

Verglichen mit dem unbeköderten Kontrollversuch zeigte dieser mit Ablaufwasser als Reizmittel angesetzte Versuch eine Förderung der Brutentwicklung, wie sie auch durch die Köderung mit Rübenpflanzen im Parallelversuch nicht erreicht wurde. Bei der nach Abbruch des Versuches am 16. März vorgenommenen mikroskopischen Untersuchung erwiesen sich hier nämlich 39,34% der Zysten als ganz leer, 13,11% als fast leer, 26,23% als noch zur Hälfte und 21,31% als ganz mit Brut gefüllt. Im Vergleich zu den beiden Parallelversuchen zeigten sich hier also mehr als die Hälfte aller Zysten geleert oder doch fast geleert, mehr als ein Viertel zur Hälfte leer und nur wenig mehr als ein Fünftel noch mit Brut gefüllt. In der mit Ablaufwasser beschickten Schale war also die Zystenentleerung nicht nur am weitesten vorgeschritten, sondern auch am schnellsten vor sich gegangen. Hier war das intensive Massenschlüpfen schon am 28. Januar beendet, während dieser Vorgang in der mit Pflanzen belegten Kultur bis zum 9. Februar anhielt und sich vom 25. Februar bis 16. März in allerdings verminderter Stärke wiederholte, ohne doch zum gleichen Erfolge zu führen.

Diese augenscheinlich intensivere Förderung des Heranreifens der Brut durch das als Reizmittel verwendete Ablaufwasser mag ihre Erklärung finden in dessen fast täglicher Erneuerung, vor allem aber wohl in der durch Aufnahme der Wurzelabscheidungen so zahlreicher Rübenpflanzen bedingten stärkeren Konzentration.

Weitere Versuche mit Rübenablaufwasser bestätigten nur die bei diesem Versuch gewonnene Erfahrung, daß dieses auf die Aktivierung der Heteroderenbrut in gleichem Maße fördernd einwirkt, wie die Anwesenheit der Wirtspflanze selbst. Damit aber ist erwiesen, daß nur in jenem Wasser enthaltene wasserlösliche Abscheidungen der Wurzel bzw. Produkte deren ernährungsphysiologischer Funktion als Träger des Reizes in Frage kommen, der nicht nur die von uns beobachteten chemotaktischen Reaktionen der den Boden durchwandernden Larve auslöst, sondern vor allem auch die Reifung und Aktivierung der noch von der Zyste bzw. dem Ei beherbergten Brut in bemerkenswerter Weise fördert.

Die Lebenstätigkeit der Brut von *Heterodera schachtii* wird also in der Tat in hohem Maße beeinflusst durch chemische Reize, die, gebunden an wasserlösliche Produkte der Wurzelfunktion, von der Wirtspflanze ausgehen. Nur die von der Wurzel als Reizquelle aus nach allen Seiten

hin abnehmende Konzentration dieser Lösung kann aber das richtunggebende Moment bilden, welches den Parasiten zur Nährpflanze hinführt. Dessen chemisches Empfinden erweist sich dabei als so fein ausgeprägt, daß, wie wir sahen, nicht nur aus relativ weiter Entfernung schon die Wirtspflanze als solche erkannt, sondern die besonders bevorzugte Nährpflanze von anderen weniger bevorzugten auch sehr genau unterschieden und mithin auch aus der allgemeinen Vegetationsdecke des Bodens mit Sicherheit herausgefunden wird. Daß diese zielstrebige Wanderung der freien Larve zurückzuführen ist nur auf rein chemotaktische und nicht, wie man wohl auch vermuten könnte, auf rein mechanische rheotropische Reaktionen, hervorgerufen durch die stark ansaugende Wirkung der Pflanzenwurzeln, geht aus diesen Versuchen klar hervor. Ganz abgesehen davon, daß richtende Reize der zuletzt genannten Art allen Pflanzen eigen sind, mithin eine Artunterscheidung kaum zulassen würden, müßte in diesem Falle der Parasit auf seinem Wege durch die Bodenkapillaren auch abgelenkt werden durch die Saugwirkung, welche die allgemeine Wasserverdunstung der Oberfläche dort ständig hervorruft. Ebensowenig können aber auch geotaktische Reaktionen dieses Verhalten der wandernden Larve bedingen, da diese ja auch in horizontaler Richtung das Ziel ihrer Wanderung zu finden weiß. Jenes feine chemische Empfinden kommt, wie wir sahen, aber nicht nur der freien Larve zu, sondern ist in bemerkenswertem Maße auch der noch in der Zyste und sogar im Ei eingeschlossenen Brut eigen, ja, unsere Versuche zeigten, daß auch das Heranreifen des Embryos unter der Einwirkung jenes Reizes und sonst günstigen Bedingungen eine Beschleunigung erfährt.

VII. Das System der Arterhaltung und Verbreitung des Wurmes.

Wenn wir uns nunmehr dazu wenden, das natürliche Verhalten des Wurmes im Boden einer näheren Betrachtung zu unterziehen, so setzen wir die bisher bekannt gewordenen Einzelheiten seiner Lebensweise als dem Leser geläufig voraus.

Alle jene von uns bisher beobachteten Lebensäußerungen des Parasiten, d. h. der Eintritt des Latenzzustandes und der Agilität bei der freien Larve und beim Embryo, die zielstrebige Wanderung zur Wirtspflanze, das Verlassen des Eies und der Zyste, erfolgen, wie wir sahen, zwangsläufig und als Reaktionen auf thermische und solche chemische Reize, denen die Tiere auch unter natürlichen Umständen ausgesetzt sind. Diese Reaktionen ließen sich im Versuche künstlich hervorrufen durch Gewährung günstiger und möglichst natürlicher Existenzbedingungen. Sie blieben aber aus, wenn dem Schmarotzer die ihm zusagenden Bedingungen vorenthalten wurden.

Wir gehen wohl nicht fehl, wenn wir diese Reaktionen betrachten als unter dem Einflusse stets oder doch häufig wiederkehrender gleicher äußerer Bedingungen und dem Zwange zur Arterhaltung erworbene und durch Vererbung immer mehr spezialisierte Anpassungserscheinungen. Sie sichern dem Wurm die Erhaltung und Verbreitung seiner Art, wie wir gleich sehen werden, in ganz vortrefflicher Weise. Je länger der Parasit auf bestimmte Daseinsbedingungen angewiesen war und je mehr Generationen unter deren Einwirkung zur Entwicklung gelangten, um so exakter mußten jene Reaktionen gerade durch die unter jenen Bedingungen wirksamen Einflüsse zur Auslösung gelangen. Je mehr sich also beispielsweise ein Stamm des Schmarotzers an eine bestimmte Wirtspflanze

gewöhnt hat, um so rascher und sicherer werden seine Larven dem richtunggebenden Reize der Wurzel gerade dieser Pflanze folgen. Die Wanderung der Larven und damit ihre Entwicklung werden somit beschleunigt, die Entwicklungsdauer der einzelnen Generationen aber wird hierdurch und durch weitere ernährungsphysiologische Anpassung an die Wirtspflanze so abgekürzt, daß die raschere Folge der Generationen schließlich auch zur stärkeren Vermehrung führen muß. Gerade durch solche einseitige Anpassung an eine bestimmte sich immer wieder darbietende Nährpflanze erlangen gewisse Stämme des Schmarotzers jene Vermehrungsfähigkeit, die sie zum ausgesprochenen Massenschädling gerade dieser Pflanze werden läßt.

Man hat, wie wir sahen, versucht, den Parasiten durch Vorenthaltung der jeweils von ihm bevorzugten Nährpflanze auszuhungern, ein Vorgehen, das sich manchem Parasiten gegenüber als wirksam erwiesen haben mag, bei *Heterodera schachtii* aber aus verschiedenen hier noch zu erörternden Gründen versagen muß.

Einer dieser Gründe findet seine Erklärung schon in unseren bisherigen Versuchen. Wir sahen, daß bei der überwiegenden Mehrzahl der Larven des Wurmes alle von uns beobachteten Reaktionen im allgemeinen mit großer Exaktheit erfolgen. Wir wiesen aber bereits auf vereinzelte Ausnahmen in dieser Beziehung hin. Nicht nur, daß manche Tiere sich gegenüber extremen Temperaturen widerstandsfähiger als die überwiegende Mehrzahl ihrer Artgenossen zeigten, sahen wir auch, daß sich vereinzelt freie Larven auch anderen als der gerade gewohnten Nährpflanze des Stammes zuwandten, d. h. auch auf deren Wurzelabscheidungen reagierten. Dieses abweichende Verhalten ist wohl als Merkmal individueller erblicher Variation anzusehen und wir dürfen annehmen, daß gerade solche Individuen auch einem sehr einseitig spezialisierten Heteroderenstamme die Anpassungsfähigkeit an geänderte Lebensbedingungen erhalten. Nimmt man also derartigen Stämmen die gewohnte Nährpflanze, dann werden gerade die chemotaktisch weniger einseitig spezialisierten Larvenindividuen durch Annahme anderer Pflanzen (z. B. auch von Unkräutern) auch weiterhin die Erhaltung der Art sichern. Die ungünstigen Temperaturen gegenüber widerstandsfähigeren Larven aber werden das auch noch unter Bedingungen tun, die der großen Masse der allzu einseitig auf günstige Temperaturen eingestellten Artgenossen unzutraglich sind. Das erklärt neben dem vereinzelt Vorkommen agiler Larven unter sonst ungünstigen Temperaturen zugleich den hier und da beobachteten Übergang des Parasiten von der bevorzugten Nährpflanze auf eine andere, wenn jene ihm vorenthalten blieb. Aber auch der Befall mehrerer Wirtspflanzen durch den gleichen Heteroderenstamm, wenn ihm diese in regelmäßig wechselnder Fruchtfolge dargeboten werden, ist hierin begründet. Es bedarf, wie wir noch sehen werden, nicht allzuvieler Generationen, um den Wurm das überhaupt mögliche Maß spezieller Anpassung erreichen zu lassen. Seine Generationen folgen bekanntlich sehr rasch aufeinander und sind zahlreich genug, um einen Stamm des Schmarotzers auch bei Entziehung der jeweils gewohnten Entwicklungsbedingungen durch jene vereinzelt weniger spezialisierten Varianten sehr rasch zu neuer Massenvermehrung gelangen zu lassen.

Wie gestaltet sich nun die Wirkung der von uns im Experiment beobachteten, auf den Wurm in allen seinen Entwicklungsstadien einwirkenden thermischen und chemischen Reize unter natürlichen Verhältnissen?

Heterodera schachtii bevölkert, wie schon erwähnt, die oberen Bodenschichten bis zu einer Tiefe von gelegentlich 80 cm. Zur Darstellung der Temperaturschwankungen innerhalb dieser Schicht unter der Einwirkung der Jahreszeiten möge die am Schluß beigefügte Tabelle dienen, welche die in regelmäßigem dreitägigen Zyklus auf dem Versuchsfelde der Staatlichen Landwirtschaftlichen Versuchsanstalt in Dresden im Jahre 1919 gemessenen Bodentemperaturen angibt. Der Boden war ein mittelschwerer Gartenboden mit sandig lehmigem Untergrund und normalem Wassergehalt. Die Tabelle zeigt zunächst die bekannte Tatsache, daß die oberen Bodenschichten erheblicheren Temperaturschwankungen unterliegen als die tiefer gelegenen, weil die Temperatur dort rascher den Schwankungen der Lufttemperatur folgt als in der Tiefe. So differierte das in jenem Jahre überhaupt festzustellende Maximum vom Minimum der Bodenwärme in der obersten Schicht bis 5 cm Tiefe um insgesamt 24° C, in der mittleren Schicht bis 25 cm Tiefe um 22° C, in der tiefsten bis 1 m hinabreichenden Schicht aber nur um 19° C. Die einzelnen festgestellten Minima betragen: -5° C in 2 cm, -2° C in 5 cm, -2° C in 15 cm, 0° C in 25 cm, 0° C in 50 cm und +2° C in 100 cm Tiefe; die entsprechenden Maxima aber +19° C, +19° C, +20° C, +20° C, +20° C und +19° C. Das Maximum von Bodenwärme überhaupt, nämlich 20° C, wurde also erreicht nur in 15 bis 50 cm Tiefe. Die durch Insolation erwärmte Bodenoberfläche ergab für die einzelnen Monate des Jahres aber die folgenden Maxima und Minima:

Januar	Maximum	+ 15° C	Minimum	- 9,5° C
Februar	«	+ 18° C	«	- 9° C
März	«	+ 25° C	«	- 6° C
April	«	+ 26° C	«	- 7,5° C
Mai	«	+ 41° C	«	- 3° C
Juni	«	+ 52° C	«	+ 4° C
Juli	«	+ 39° C	«	+ 5° C
August	«	+ 45° C	«	+ 5° C
September	«	+ 44,4° C	«	+ 1° C
Oktober	«	+ 31,5° C	«	- 3,5° C
November	«	+ 12° C	«	- 5° C
Dezember	«	+ 12,5° C	«	- 9° C

Die hier durch Bestrahlung hervorgerufene Höchsttemperatur der Bodenoberfläche betrug also + 52° C.

Die Bodenwärme hängt außer von den klimatischen Einflüssen in starkem Maße bekanntlich aber auch ab von der Zusammensetzung, dem Wassergehalt, der Absorptions- und Leitungsfähigkeit des Bodens. Die in unserer Tabelle der Bodentemperaturen verzeichnete Höchsttemperatur von 20° C kann daher je nach den herrschenden Bedingungen auch sehr wohl überschritten werden. So sahen wir bereits oben, daß Müttrich in Eberswalde für die Zeit vom 15. bis 30. Juli 1889 für eine Bodentiefe von 15 cm bei täglich 4 Uhr nachmittags erfolgter Ablesung 22,91° C als Temperaturmittel berechnete, das also an manchen Tagen zur selben Stunde wohl noch überschritten worden sein muß.

Wie sich die einzelnen Entwicklungsstadien von *Heterodera schachtii* solchen Wärme- und Kältegraden gegenüber verhalten, haben unsere Versuche bereits gezeigt und ist in unserer Temperaturtafel auch graphisch zum Ausdruck gebracht. Unter den der Tafel zugrunde liegenden Verhältnissen hätte also die absolute Winterruhe aller Entwicklungsstadien des Wurmes, mit anderen Worten deren Verharren im Zustande der Latenz, im allgemeinen, d. h. abgesehen von vereinzelt besonders widerstandsfähigen Individuen, mit einer vorübergehenden kurzen Unterbrechung in den Tiefen von 15 bis 50 cm um Mitte März, bis etwa zum 7. April angehalten, um dann erst Anfang November wieder zu beginnen und dann endgültig bis zum Jahreschlusse fortzudauern. Das wäre im ganzen eine Ruheperiode von etwa 5 Monaten. Der verbleibende Rest von 7 Monaten stellt also die Zeit der Aktivität des Schmarotzers dar. Dieser Zeitraum gliedert sich indessen in eine Frühjahrsperiode, welche die Monate April und Mai als Übergangsmonate umfaßt, die Hauptentwicklungszeit während der Monate Juni, Juli, August und September und schließlich eine Herbstperiode, welche mit dem Monat Oktober als Übergangsmonat zusammenfällt. Selbstverständlich ändern sich die Perioden mit der Lage und den Temperaturverhältnissen der jeweiligen Örtlichkeit.

Lassen wir den Einfluß der Vegetationsdecke beiseite, so würde sich nach unseren Versuchen für die aus der Tabelle ersichtlichen Verhältnisse während der Aktivitätszeit des Schmarotzers etwa das folgende Bild für seine Tätigkeit im Boden ergeben.

Sofern überhaupt Larven frei im Boden vorhanden waren, hätten diese Mitte März, d. h. am 14. bis 15., in einer Tiefe von 15 bis 50 cm aus der Starre erwachen können, um alsbald wieder in Latenz zu verfallen und erst am 8. und 9. April erneut zu träger Agilität zu gelangen. Die Aktivierung solcher Larven hätte sich um die Mitte des Monats bis zur Bodenoberfläche hin erstrecken müssen, um alsdann nochmals abzufauen und Anfang Mai auf nur kurze Zeit, d. h. vom 1. bis 3., in allen Schichten abermals dem Latenzzustande zu weichen. Am 5. Mai endlich wären dann alle diese Larven, zunächst in den Tiefen von 15 cm abwärts und am 10. auch bis zur Oberfläche hin, wieder zur Agilität erwacht und dann in allen Schichten für die ganze Folgezeit aktiv geblieben bis zum 7. Oktober. Von da ab wird ihre Agilität von der Oberfläche bis zur Tiefe hin durch eintretende Abkühlung allmählich wieder aufgehoben, bis Ende des Monats alle freien Larvenindividuen im Boden erstarren und damit die Aktivitätsperiode ihren endgültigen Abschluß findet. Ganz ebenso müßten sich, nach unseren Versuchen zu urteilen, alle sonst während der Hauptentwicklungszeit frei werdenden Larven auf ihrer Wanderung unter dem Einflusse der Bodentemperatur verhalten. Dabei würde bei Temperaturen von 16° C und darüber, also während der Monate Juni bis September einschließlich, unter gelegentlicher vorübergehender Beeinträchtigung die Agilität aller freien Larven sich reger gestalten, sonst aber eine im allgemeinen nur träge sein können.

Die frei in den im Boden verstreuten Brutkapseln in Latenz verharrenden Larven, welche, wie wir sahen, den Zysten erst bei 10° C Mindestwärme entschlüpfen, hätten ihre Wanderung bereits am 13. April beginnen können in der Tiefe von 5 cm, um alsbald wieder zu erstarren. Am 10. Mai und in der darauffolgenden Zeit würde sich dann allen freien Larven dieser Art mit gelegentlichen Unterbrechungen die Möglichkeit zum Ver-

lassen der Zysten geboten haben, und diese hätte dann bis zum 9. Oktober angehalten. Von da ab schwindet sie sehr rasch und endgültig nach der Tiefe des Bodens hin.

Die innerhalb der Zysten in den Eiern eingeschlossenen Embryonen endlich bedürfen, wie unsere Versuche gezeigt haben, einer Temperatur von mindestens 18° C, um die zur Sprengung der Eihülle nötige Energie aufbringen zu können. Diese Temperatur wurde unter den dieser Betrachtung zugrunde gelegten Verhältnissen im Boden erstmalig erreicht in 15 cm Tiefe am 11. Juni und kam in den verschiedenen Tiefen mit längeren oder kürzeren Unterbrechungen wiederholt zur Wirkung bis zum 21. September. Die Monate Juni bis September haben wir daher als Hauptentwicklungszeit des Wurmes anzusprechen, weil während dieser Zeit alle seine Entwicklungsstadien die höchste Lebenstätigkeit entfalten, wie das in der Natur denn auch in der Tat zu beobachten ist. Diese Monate bieten als solche mit der größten Bodenwärme aber auch seinen Sommergenerationen die beste Entwicklungsmöglichkeit und zeichnen sich daher auch aus als die Zeit des stärksten Wurmbefalls der Pflanzen.

Das nach den unserer Temperaturübersicht zugrunde liegenden Verhältnissen sich ergebende Bild des mutmaßlichen Verhaltens des Parasiten im Boden kann jedoch zunächst nur in groben Umrissen dessen Lebenstätigkeit im Kreislaufe des Jahres veranschaulichen. Würden wir nämlich auch die Temperaturen der einzelnen Tagesstunden berücksichtigen können, so würden wir finden, daß deren häufiges und starkes Schwanken sich besonders in den Oberflächenschichten des Bodens in einer Weise geltend machen muß, die ihre Wirkung auf die Entwicklung der hier befindlichen Entwicklungsstadien des Schmarotzers nicht verfehlen kann. Deren Lebensäußerungen werden viel häufiger Ruhezuständen weichen, sehr oft aber auch eine stärkere Intensivierung erfahren, als das nach den an verschiedenen Tagen und zu verschiedenen Stunden in stets nur zwei Tiefen vorgenommenen Messungen unserer Temperaturtafel den Anschein haben muß.

Das Bild der Tätigkeit des Wurmes im Acker muß an Mannigfaltigkeit noch weiter gewinnen, wenn wir auch unsere frühere Beobachtung berücksichtigen, die uns zeigte, daß sich die freien Heteroderenlarven bezüglich der Zeit, deren sie zur Wiedergewinnung ihrer Agilität bedürfen, verschieden verhalten, je nachdem, ob sie den ihre Latenz verursachenden Bedingungen längere oder kürzere Zeit unterlagen. Sie werden, umgekehrt, um so häufiger in den Starrezustand zurückverfallen, je unvermittelter und stärker Temperaturenniedrigungen auf sie einwirken. Alle diese Umstände werden die Wanderung zur Wirtspflanze hin gemäß den jeweiligen Schwankungen der Bodentemperatur beschleunigen oder aber hemmen. Dabei werden höhere Temperaturen mit der Lebensenergie zwar auch den Verbrauch der im Körper aufgespeicherten Reservestoffe erhöhen, andererseits aber die Tiere auch rascher der Nährpflanze zuführen durch Intensivierung ihrer Beweglichkeit und Reizempfindlichkeit. Niedere Temperaturen dagegen werden Hand in Hand mit der Hemmung aller Lebensfunktionen bis zum Zustande der Latenz die Wanderzeit der nahrungsuchenden Larve zwar verlängern, ihren Nährstoffverbrauch und -bedarf aber auf ein Minimum herabsetzen. Die freie Larve wird sich also unter natürlichen Bedingungen in der Tat weit länger außerhalb der Nährpflanze am Leben zu erhalten vermögen, als wir das bei völligem Nahrungsentzug im Experiment beobachten konnten. Jenes Wechselspiel der jeweiligen Bodentemperatur und der ihren Schwankun-

gen folgenden Reaktionen läßt ein Verhungern der wandernden Larven geradezu als ausgeschlossen erscheinen, solange der vom Schmarotzer bewohnte Acker überhaupt die Nährpflanze trägt. Und so werden auch in den Frühjahrsmonaten vorzeitig aktivierte Heteroderenlarven die Übergangszeit leicht zu überwinden vermögen bis zu dem Zeitpunkte, wo junge Pflanzenwurzeln ihnen Gelegenheit zur Einwanderung geben. Diese Gelegenheit aber bietet sich ihnen auf dem Rübenacker schon 2 bis 3 Wochen nach der Aussaat der Rübe, also etwa von Mitte Mai an, bis die ersten kälteren Tage im Herbst deren Vegetation zum Abschluß bringen, d. h. bis nahe zur Erntezeit der Rübe im Oktober. Die von uns als Hauptentwicklungszeit des Parasiten erkannte, die Monate Juni bis September umfassende Sommerperiode, fällt also mit der Hauptvegetationszeit der Wirtspflanze zusammen. Während der Monat April nur etwa schon frei im Boden vorhandenen Larven die Aufgabe des Latenzzustandes erlaubte, ließ die rasch ansteigende Bodenwärme im Übergangsmonat Mai den Zysten bereits jene Larven entschlüpfen, die sich ihrer Eihülle schon früher entledigt hatten. Der Erstbefall wird daher infolge der noch sehr trägen Agilität solcher Larven vorerst noch stark verzögert im Mai einsetzen, sich mit Erhöhung der Bodenwärme auf 16° C und der dadurch bedingten verstärkten Agilität der freien Larven mehr und mehr beleben, um bei mehr als 18° C Bodentemperatur mit dem Ausschlüpfen der Larven auch aus den Eiern sein Höchstmaß zu erreichen. In der Tat zeigen sich im freien Felde die ersten kränkelnden Pflanzen gewöhnlich erst nach dem Verziehen, also in der ersten Junihälfte oder noch später, und wir gehen wohl nicht fehl, wenn wir für den Erstbefall der jungen Pflanzen ausschließlich solche Larven verantwortlich machen, die, frei im Zysteninnern oder unter sonst günstigen Umständen überwintert, ihr Ruhequartier bereits im April und Mai verließen und damit ihre Winterruhe aufgaben. Im Herbst beschließt die Zeit der Rübenreife mit der dann eintretenden Temperaturerniedrigung unter 16° C herab zugleich das Schlüpfen solcher Larven und läßt alle etwa noch frei im Boden befindlichen allmählich erstarren. Im gleichen Maße hört auch der Neubefall der Wirtspflanze auf, deren an Rübenmüdigkeit leidende Individuen jedoch vielfach länger als gesunde Pflanzen fortvegetieren und auch jenen Nachzüglern des Schmarotzers längere Zeit hindurch noch Aufnahme gewähren.

Ob nun Larven, die, noch frei im Boden umherwandernd, unter dem Einflusse der herbstlichen Abkühlung in Starre verfielen, um im selben Jahre nicht mehr zur Agilität zurückzukehren, im Zustande der Latenz zu überwintern vermögen, mag hier zunächst dahingestellt bleiben. Die wintersüber in den tieferen Schichten zu beobachtende Bodentemperatur braucht das jedenfalls nicht zu verhindern, sofern die Larven mit Reservestoffen noch genügend versehen sind, um sich zur neuen Vegetationsperiode der Wirtspflanze hinüber retten zu können.

Tatsächlich vertragen die freien Larven von *Heterodera schachtii*, ohne Schaden zu nehmen, niedrigere Temperaturen, als man bisher anzunehmen geneigt war. Man kann solche Larven beispielsweise ruhig einfrieren lassen, ohne daß sie Schaden leiden. Bei oft wiederholten Versuchen, bei denen ich die Tiere im Freien im Eisblock einfrieren ließ und nachher durch allmähliche Erwärmung im Zimmer auftaute, kehrten sie regelmäßig sehr bald zur gewohnten Agilität zurück. Das geschah auch bei solchen, welche 24 Stunden lang bei —8° C im Eisblock eingefroren waren, und sogar ein dreimal wiederholtes Ein-

frieren und Wiederauftauen mit zweimal zweistündigem und einmal vierundzwanzigstündigem Verharren im Eisblock bei -6°C im Zeitraum von 2 Tagen schadete den Tieren nichts. Wenn also Strubell (l. c. S. 42) von Heteroderenlarven behauptet, daß jeder Kältegrad die Tiere tötet, so dürfte er einem ähnlichen Irrtume zum Opfer gefallen sein, wie Vañha (l. c.), der erstarrte Larven für tot hielt, oder aber, er hat für seinen diesbezüglichen Versuch nur Sommerlarven des Wurmes benutzt, die vielleicht weniger widerstandsfähig sein mögen.

Eine Überwinterungsmöglichkeit freier Larven im Boden erscheint mir nach jenen Versuchen gegeben in Bodentiefen, deren Temperatur nur selten und dann auch nur auf ganz kurze Zeit unter den Eispunkt herabsinkt. Das war im Jahre 1919, wie unsere Tabelle erkennen läßt, im allgemeinen aber schon in den 25 cm tief und darunter gelegenen Bodenschichten, d. h. also dort der Fall, wo der Parasit noch sehr gut sein Fortkommen findet und auch weit verbreitet angetroffen wird. Wie unsere Dauertemperaturversuche zeigten, flaut das Schlüpfen der Larven aus den Zysten sehr rasch ab, sobald sich die Temperatur des Mediums vermindert, umgekehrt aber sahen wir, daß außer den freien auch die in den Zysten schlummernden Larven, um zur Agilität zu erwachen, einer um so stärkeren Temperaturerhöhung bedürfen, je länger und tiefer herab sie zuvor abgekühlt waren, und daß eine Erwärmung um nur wenige Celsiusgrade nur eben ein sehr allmähliches vereinzelt Schlüpfen solcher Larven bewirkt. Da nun aber im Herbst die jungen Larven das Sprengen der Eihülle schon einstellen, sobald die Bodenwärme unter 18°C herabsinkt, dem Ei entronnene Larven aber noch bis zu 10°C herab die Zysten zu verlassen vermögen und bis zu etwa 6°C herab (Fuchs, l. c., fand vereinzelt agile Larven im Herbst, d. h. am 3. November, noch bei $+5,5^{\circ}\text{C}$ im Boden) beweglich bleiben, so werden unter natürlichen Umständen, d. h. wenn auch die Wirtspflanze der natürlichen Einwinterung überlassen bleibt, kaum je viele solcher Larven zur freien Überwinterung gelangen. Ihre große Mehrzahl dürfte vielmehr noch Zeit finden, in die Wurzeln der Wirtspflanze einzuwandern. Es beweist daher noch nichts gegen meine Vermutung, wenn bei einer von mir am 11. Januar 1921 vorgenommenen Ausschwemmung von Bodenproben aus 5 bis 80 cm Tiefe einer mit Rüben bestandenen Parzelle, deren Temperatur am Tage der Entnahme allgemein über $+4^{\circ}\text{C}$ lag, freie Larven nicht festgestellt werden konnten und auch Fuchs solche vom 8. November an trotz 6°C Bodenwärme in 20 cm Tiefe nicht mehr im Boden aufzufinden vermochte. Dagegen fand ich an Rübenpflanzen, die ich zum Zwecke weiterer Beobachtung der natürlichen Einwinterung überließ, ziemlich häufig und auch dann, wenn der Rübenkörper selbst mit allen seinen Wurzeln schon länger als 1 Monat im 50 cm tief gefrorenen Boden gestanden hatte und dem Frost erlegen war, noch eingewanderte Larven, die bei Erwärmung auf Zimmertemperatur zur Agilität zurückkehrten.

Daß solche wohl bald nach ihrer Einwanderung der Latenz verfallene Larven, in abgerissenen Wurzelstücken beim Pflügen in größere wärmere Tiefen gebracht, im Ruhezustande zu überwintern vermögen, erscheint mir nach dieser und anderen Beobachtungen nicht ausgeschlossen. Gerade diese Tiere dürften dann im Frühling, erwachend und den zu ihrer Fortentwicklung ungeeigneten Wurzelrest verlassend, als erste den Boden be-

völkern. Wenn Fuchs daher bei 7° C Bodenwärme in 20 cm Tiefe und bei 7,4° C Tagesmittel den Beginn der Larvenwanderung im Boden beobachtete, so kann es sich wohl nur um Larven jener Art oder aber um solche handeln, die in tieferen wärmeren Schichten ihre Zysten bereits verlassen hatten, nachdem dort der Boden die hierfür erforderliche Mindestwärme von 10° C erreicht hatte.

Es lag nun nahe, daran zu denken, daß vielleicht der allmähliche Eintritt der herbstlichen Abkühlung, wie andere Bodentiere, auch die frei lebenden Heteroderenlarven positiv-geotaktisch nach der wärmeren Tiefe wandern, das Ansteigen der Temperatur im Frühjahr sie aber negativ-geotaktisch wieder nach oben gelangen ließ. Wenn auch die Larven jedes Sinken der Temperatur, wie wir sahen, zunächst mit Trägheit und schließlich mit Latenz beantworten, so konnte doch das allmähliche Schwinden günstiger Temperaturen sehr wohl auch noch auf die dann träger werdenden Tiere einen Reiz in jenem Sinne ausüben.

Bei dahin zielenden Versuchen füllte ich Standzylinder bei Zimmerwärme mit reinem feuchten Sand, auf den ich nachher mehrere Tausend frisch geschlüpfte Larven gab, die mit einer dünnen Schicht ebensolchen Sandes bedeckt wurden. Die Zylinder blieben zunächst 24 Stunden lang in Zimmerwärme von 21° C stehen und wurden dann einer Temperatur von nur 5° C ausgesetzt. Die darauffolgende Untersuchung des Sandes wurde schichtweise so vorgenommen, daß jedesmal, von oben nach unten fortschreitend, ein Drittel der Sandfüllung auf Larvengehalt geprüft wurde. Es ergab sich zwar, daß die unterste Schicht in der Tat die bei weitem größte Larvenmenge enthielt, allein der umgekehrte Versuch, bei dem der Zylinderinhalt erst nach längerem erneuten Verweilen in Zimmerwärme untersucht wurde, die doch die am Boden versammelten Larven hätte wieder nach oben treiben müssen, führte zum gleichen Resultat. Von der Auslösung positiv- oder negativ-geotaktischer Reaktionen durch Abkühlung bzw. Erwärmung kann also nicht wohl die Rede sein. Wohl aber zeigten diese Versuche und auch sonstige Beobachtungen, daß die freien Larven, so wie andere bodenbewohnende Würmer auch, an und für sich gewöhnlich positiv-geotaktisch sind, ein Empfinden, das abhängig vom jeweiligen physiologischen Zustande der Tiere durch thermische oder chemische Reize, wie wir sie oben kennen lernten, verstärkt oder aber ausgeschaltet werden kann.

Wir haben nun weiterhin bereits festgestellt, daß die normale Agilität der Larven bei Temperaturen um 25° C herum am lebhaftesten in Erscheinung tritt, von 28° C an sich aber in so heftigen Bewegungen äußert, daß wir diese nicht mehr als normal betrachten konnten, sondern als Fluchtreaktion deuten zu müssen glaubten. Von 35° C ab wichen diese Abwehrbewegungen einer Erschlaffung, die bei raschem Temperaturanstieg bei 39° C, bei Dauererwärmung aber schon bei 37,6° C zu einem starreähnlichen Erschöpfungszustande führte, aus dem aber auch bis auf 40° C erwärmte Tiere nach mehrtägiger Erholungszeit wieder erwachten.

Ich wies schon oben darauf hin, daß solche stark erwärmt gewesenen Larven sich in der Folgezeit als weniger widerstandsfähig und ausdauernd erweisen, als ihre unter normalen Bedingungen gehaltenen Artgenossen. Hohe Wärmegrade scheinen demnach

— und Fuchs (l. C.) fand ein ähnliches Verhalten bei den Dauerzysten — auch wenn genügend Feuchtigkeit die Tiere umgibt, nachteilig auf sie einzuwirken, die Larven leiden also wohl unter ihnen. Solche Temperaturen werden aber für die freien Larven zur unmittelbaren Gefahr, sobald jene Feuchtigkeit fehlt, denn Heteroderenlarven erliegen der Austrocknung bekanntlich schon nach kurzer Zeit.

Für die frei bewegliche Larve sind jene Fluchtreflexe auch in der freien Natur nicht ohne Bedeutung. Etwa durch Kulturmaßnahmen oder sonst einen Zufall im Acker an die Oberfläche des Bodens geraten und plötzlich einer hohen Insolationstemperatur ausgesetzt und von Sonne und Wind mit Austrocknung bedroht, werden jene durch hohe Wärmegrade ausgelösten Fluchtbewegungen die positiv-geotaktisch orientierten Tiere rasch den Schutz des kühleren Bodens und dessen unentbehrliche Feuchtigkeit zurückgewinnen lassen. Andernfalls würden die Tiere im Zustande der Erschlaffung vertrocknen, wenn nicht eine noch rechtzeitig genug eintretende Temperaturverminderung ihnen die Beweglichkeit zurückgibt, noch ehe es dahin kommt.

Aus diesen Betrachtungen ergibt sich somit, daß das stark ausgeprägte thermische Empfinden der freien Heteroderenlarve das Aushalten unter den stetem und häufig auch jähem Wechsel unterworfenen Temperaturverhältnissen im Acker überhaupt erst ermöglicht. In ganz ähnlicher Weise ließen sich aber auch die noch nicht der Zyste entschlüpften, jedoch dem Ei entronnenen Larven und schließlich sogar die noch von der Eihülle festgehaltenen Individuen von thermischen Reizen leiten, und der Zeitpunkt ihres Eintrittes in die postembryonale Entwicklung erschien bedingt durch den Eintritt bestimmter Mindesttemperaturen. Auch sonst unterliegen die noch ungeschlüpften Larven natürlich denselben Bedingungen, wie jene freien. Sie verhalten sich bei niederen Temperaturen latent, zeigen bei günstiger Temperatur eine erhöhte Lebensenergie und erschlaffen unter der Einwirkung unzutraglich hoher Temperaturen. Da ihrem Freiwerden aber in der Festigkeit der Eihülle und der Enge des weiblichen Vulvakansals der Zysten Schwierigkeiten im Wege stehen, deren Überwindung besonderen Energieaufwandes bedarf, die Lebensenergie, wie wir sahen, mit steigender Temperatur aber zunimmt, ist es nur natürlich, daß diese Tiere erst durch höhere Temperaturen instand gesetzt werden, ihre Wanderung anzutreten.

Welche Rolle spielen nun die von der Wirtspflanze ausgehenden chemischen Reize in dem so überaus komplizierten System der Arterhaltung unseres Parasiten, und welcher Art ist dessen Verhältnis zur Wirtspflanze überhaupt?

Wenn Berliner und Busch¹⁾ die Heteroderenlarven nur durch Wurzelverletzungen in die Wirtspflanze gelangen lassen, so kann ich mich dieser ihrer Ansicht nur anschließen. Allein schon die Erweiterung einer mit dem hierzu schwerlich geeigneten Stachel etwa in die Wurzelepidermis vorgestochnen sehr feinen Öffnung mit Hilfe der Kopfkappe würde einen Energieaufwand erfordern, den aufzubringen die Larven auch bei günstigsten Temperaturverhältnissen wohl kaum in der Lage sind. Die den Boden in kräftigem

¹⁾ Biolog. Zentralblatt, Bd. XXXIV, Nr. 6, 1914.

Wachstum durchdringende Wurzel zeigt äußere Verletzungen genug, welche dem Wurm das Durchbohren ihrer Epidermis ersparen.

In die Wurzeln der Wirtspflanze eingewandert, bewirkt der Wurm dort histologische Veränderungen, wie sie von Němec¹⁾ sehr eingehend studiert und beschrieben worden sind und deren pathogene Wirkung auf die Pflanze hier daher nur soweit dargelegt werden soll, als sie für unsere Untersuchungen von Interesse ist.

Als tierischer Organismus ist die eingewanderte Larve bezüglich ihrer Ernährung auf die von der Pflanze gebildeten Eiweißstoffe angewiesen, welche sie saugend und zum Teil vielleicht auch durch die Haut hindurch in sich aufnimmt. Nach Berliner und Busch soll der Wurm das Saugen mit Hilfe des Stachels in der Weise bewirken, daß er ihn in kurzen rhythmischen Stößen in den Plasmakörper der seinen Kopf umschließenden Zelle stößt und wieder einzieht und durch gleichzeitiges wechselweises Zusammenziehen und Erweitern des Ösophagealbulbus flüssige Plasmabestandteile durch den engen Stachelkanal aufnimmt. Dabei vermuten jene Autoren, daß das Sekret der nach Strubell (l. c.) in den Ösophagus mündenden »Stacheldrüse« vielleicht zur Aufbereitung (Verflüssigung?) des pflanzlichen Plasmas diene, das wohl mit dem Zellsafte die einzige Nahrung der heranwachsenden Larve darstelle.

Demgegenüber kommt Němec, dessen Arbeit jenen Autoren augenscheinlich unbekannt blieb, auf Grund seiner histologischen Befunde zu einer anderen Auffassung. Er stellte fest, daß die zwar schon ausgewachsene aber meist noch mit lebendiger Rinde versehene Wurzelteile infizierende Larve, dort, wo ihre Mundöffnung auf die Prokambialzellen des zu dieser Zeit noch nicht völlig differenzierten Gefäßbündels einzuwirken beginnt, die meisten parenchymatischen Zellen veranlaßt, den pathologischen Charakter von Riesenzellen anzunehmen. Hierbei können schon differenzierte Gefäße zerquetscht und zerrissen und die normale Gewebeanordnung stark durch Verschiebungen verändert werden. Diese Riesenzellen zeigen einen drüsigen zytologischen Charakter, und, da Němec in den der Mundöffnung der Larve anliegenden Zellen häufig fadenförmige Mitochondrien fand, wie sie an Stellen intensiver Stoffwechsellätigkeit, wie beispielsweise in Nektarien, vorzukommen pflegen, neigt er zu der Annahme, daß der Wurm, nachdem er »die Gefäßbündelelemente erreicht hat, einen Stoff zu sezernieren beginnt, welcher die Zellen reizt, heranzuwachsen, reiches Zytoplasma zu bilden, teilweise die Zellwände aufzulösen und bestimmte Stoffe zu sezernieren. Diese saugt dann der Wurm als Nahrung ein. Entweder diese andauernde Entfernung der Sekrete oder die dauernde Einwirkung eines vom Wurm sezernierten Stoffes bewirken, daß die Riesenzellen als Nektarien fungieren, solange der Wurm an der Wurzel saugt. Denn stirbt er ab, so verdicken die Riesenzellen noch ihre Wände, werden inhaltsärmer und sterben ab« (S. 10).

Tatsächlich gewahrt man an den seit längerer Zeit von Heteroderen befallenen Seitenwurzeln im Nelkenölpräparat außer spindelförmigen schwarz und undurchsichtig erscheinenden Gewebspartien stets proximal der Anheftungsstelle der Tiere oft sehr stark hervortretende gleichfalls spindelförmige Verdickungen der Wurzel, die nicht verwechselt werden dürfen mit jenen Aufbeulungen der Wurzelepidermis, wie sie herange-

¹⁾ Zeitschrift f. Pflanzenkrankheiten, XXI. Bd., 1921, S. 1—10.

reifte und die Wurzel verlassende Individuen des Schmarotzers hervorrufen. Im Zentralzylinder der Wurzel tritt ein großer, jener Verdickung entsprechend ebenfalls spindelförmiger Raum beim Durchleuchten von Wasserpräparaten mehr oder minder stark hyalin hervor und erscheint mit einer Flüssigkeit gefüllt. Auf leichten Druck hin platzt die Auftreibung, und dem Hohlraum entströmt in dünnem Strahl eine feinkörnige Flüssigkeit in großer Menge (vgl. Abb. 4 Taf. III.).

Dieser vermeintliche Hohlraum birgt die Riesenzellen Nêmees. Die ihm entquellende Flüssigkeit ist nichts anderes als das in diesen Zellschläuchen aufgespeicherte Zytoplasma. Jene schwarzen undurchsichtig bleibenden Zellpartien in der Wurzel sind die nach beendeter Reife des Wurmes absterbenden Komplexe solcher Riesenzellen. Und zwar treten die durch Ausbildung solcher Riesenzellen hervorgerufenen Auftreibungen immer dort besonders hervor, wo der Wurzel äußerlich weibliche Individuen desjenigen Stadiums anhaften, in dem die Eibildung ein besonders starkes Nahrungsbedürfnis bedingen muß. Hier schwellen diese Nahrungsspeicher dann oft so stark an, daß die Wurzelepidermis in weitem Umfange aufreißt (vgl. Abb. 5 Taf. III.). Weniger dagegen treten sie hervor oberhalb des Lagers jüngerer weiblicher Tiere, solange diese noch im Wurzelinnern schmarotzen, aber auch der männlichen Tiere (vgl. Abb. 6 u. 7 Taf. IV.). Nachweisbar sind sie stets und liegen in allen Fällen proximal, also dicht oberhalb des Sitzes des Parasiten, diesem oral angrenzend, niemals aber distalwärts von ihm. Wohl kommt es vor, daß mehrere Individuen sich eines gemeinsamen Nahrungsspeichers bedienen, und dann erweist sich dieser als ganz besonders ausgedehnt (vgl. Abb. 8 Taf. IV.). Sehr stark entwickelt finden sich solche Auftreibungen namentlich auch im Spätherbst an der Wirtspflanze des Wurmes, und nach Nêmec erreichen einzelne solcher Riesenzellen bis 1 mm, die ganzen Zellkomplexe überhaupt aber eine Länge von fast 2 mm (l. c. S. 5).

Da Nêmec auch die unmittelbar an die Mundöffnung des Wurmes angrenzenden Riesenzellen unversehrt fand und nie etwas feststellen konnte, was auf eine Anbohrung hinwiese, die Zellmembranen aber auch keine Poren besitzen, gewinnt seine Annahme sehr an Wahrscheinlichkeit, daß der Wurm sich nicht, wie Berliner und Busch meinen, von der Zellsubstanz selbst, sondern von Stoffen nährt, welche jene Zellschläuche auf einen vom Wurm ausgeübten Reiz hin absondern.

Ganz gleichgültig, ob nun dem Parasiten der reiche Plasmahalt jener Zellkomplexe mittelbar oder unmittelbar als Nahrung dient, so geschieht das in beiden Fällen doch auf Kosten der Pflanze. Sein Nahrungsbedürfnis allein genügt für die ihm benachbarten Riesenzellen als dauernder Anreiz zur gesteigerten Aufnahme und Aufspeicherung von Eiweiß- und anderen Stoffen, d. h. zur Zurückhaltung derjenigen Nährstoffe, die, für den Aufbau und die Erhaltung des distalen Wurzelendes bestimmt und in den Blättern der Pflanze gebildet, vorwiegend nur durch den distal gerichteten Nahrungsstrom in den Siebröhren dorthin gelangen können. Der Nahrungszug durch den Wurm muß auf die Pflanze in gleichem Sinne als Reiz wirken, wie etwa ein mit erhöhtem Wachstum der Wurzel vermehrtes Nahrungsbedürfnis an deren distalem Ende. Der Reiz wird beantwortet durch verstärkte Zufuhr von Baustoffen nach jener Richtung vermittels der distal gerichteten Leitbahnen. Diese aber erfahren dort, wo jene Riesenzellen sich bilden, eine Unterbrechung, denn ihr ganzer Komplex sitzt, wie Nêmec S. 6 sich ausdrückt, »im

Gefäßbündel, wie ein die Leitung der Nährstoffe unterbrechender oder hemmender Pfropf«. So kommt die dem Wurzelende zuströmende Nahrung, aufgefangen durch die Riesenzellen, mehr oder minder ausschließlich dem Parasiten zugute. Der distal gelegene Teil der Wurzel wird seinerseits in seiner Funktion zunächst beeinträchtigt und vermag der Pflanze nicht mehr genügend mineralische Nährstoffe und Wasser zuzuführen. Er wird daher sehr bald von ihr aufgegeben und geht schließlich zugrunde. »Die Pflanze verhält sich« nach Nêmec »so, wie wenn man ihr fortwährend die Seitenwurzeln abschneiden würde«. Sie bildet oberhalb der vom Wurm befallenen Wurzelstellen fortwährend neue Seitenwürzelchen, welkt und vergilbt in ihren oberirdischen Teilen infolge der ungenügenden Versorgung mit Wasser und Mineralstoffen und bleibt im Wachstum erheblich hinter gesunden Pflanzen zurück, kann sich unter Umständen auch ganz erschöpfen.

Am Rübenkörper selbst oder an älteren Wurzeln kommt die pathogene Wirkung des Befalls nicht in gleichschwerem Maße zum Ausdruck wie bei den zufolge ihrer ernährungsphysiologischen Aufgabe für die Pflanze so unentbehrlichen Saugwurzeln. Dort führt das Eindringen des Wurmes infolge der schon weiter fortgeschrittenen Ausbildung der Leitbahnen nicht zu so einschneidenden Störungen wie hier, und damit hängt es zusammen, daß an den älteren Teilen der Wurzel Larven in größerer Zahl auch im Verlaufe ein und desselben Wurzelstückes geeignete Entwicklungsbedingungen finden, ohne daß die Wurzel darüber zugrunde geht. Doch scheinen die eingewanderten Larven hinsichtlich der Ernährung um so mehr im Nachteil zu sein, je mehr Artgenossen in proximaler Richtung vor ihnen der Wurzel bereits Nahrung entziehen. Wenigstens erscheinen dort, wo mehrere Weibchen derselben Wurzel anhaften, die am weitesten distal gelegenen häufig kümmerlicher entwickelt oder doch in ihrer Entwicklung gehemmt. Die Pflanze aber scheint auf den starken Reiz, der von so dichtem Heteroderenbesatz notwendigerweise ausgeübt werden muß, durch überrreichliche Nahrungszufuhr nach solchen Stellen zu antworten, denn häufig entstehen gerade unmittelbar oberhalb derselben zahlreiche neue Saugwürzelchen (vgl. Abb. 9 Taf. IV.). Sie mögen den Heteroderen einen Teil der zuströmenden Nahrung vorwegnehmen, sorgen aber anderseits für Erhaltung der Pflanze und damit auch des Parasiten selbst.

Der weit verbreiteten Ansicht, daß *Heterodera schachtii* ihre meistbevorzugte Wirtspflanze, die Zuckerrübe, durch ihren Nahrungsentzug zugrunde richte, vermag ich mich nicht anzuschließen. Das wäre biologisch widersinnig und nur dann erklärlich, wenn der Wurm mit dem Tode der Wirtspflanze seine Entwicklung abschlösse oder sich normalerweise saprophytisch ernährte. Hierfür hat sich bei meinen Untersuchungen, entgegen der diesbezüglichen Mitteilung Strubells (l. c.), nicht der geringste Anhalt ergeben. Ob dieser Autor hier insofern einer Täuschung zum Opfer gefallen ist, als die von ihm beobachtete Fortentwicklung in abgerissenen Wurzelstücken, wie sie im Boden natürlich in Menge vorhanden sind, nicht aber frei im Boden stattgefunden hat, vermag ich nicht zu entscheiden. Beläßt man nämlich Wurzelstücke mit eben hervorbrechenden Weibchen oder in die Entwicklung eingetretenen, also schon lokomotionsunfähig gewordenen Larven in Wasser, so entwickeln sich diese, wahrscheinlich unter Verbrauch der im eigenen Körper und von der Wurzel in jenen Syncytien aufgespeicherten Nährstoffe, vielfach

fort. Diese Entwicklung führt aber bestenfalls immer nur zu Kümmerformen, kann daher nicht als normale betrachtet werden. In gleicher Weise entwickeln sich auch Individuen der letzten Herbstgeneration des Schmarotzers an natürlich überwinternden und selbst an gefrorenen Rüben, gehemmt durch den ersten, die Lebensfunktionen der Wirtspflanze auf ein Minimum herabdrückenden erheblicheren Temperatursturz, nur zu Kümmerformen, welche auch normale Nachkommenschaft in allerdings verminderter Zahl produzieren (vgl. Abb. 10 Taf. IV.).

Auch Berliner und Busch berichten (l. c. S. 355) von einer in Wurzelstücken sich vollziehenden mehr oder minder weitgehenden Metamorphose eingedrungener Larven bei Agarkultur. Auch sie beobachteten an einer in Agarkultur in Zersetzung übergehenden, mit zwei Larven besetzten Wurzel, daß die untere Larve offenbar aus Nahrungsmangel zugrunde ging, während die dicht oberhalb derselben im Gewebe sitzende sich zu einem vollständig ausgebildeten Männchen, jedoch von abnormaler Kürze, fortzuentwickeln vermochte.

Man darf somit annehmen, daß eine Entwicklung des Schmarotzers auch in toten Pflanzenteilen unter dem Zwange äußerer Umstände wohl insoweit möglich ist, als die in den Syncytien und im Larvenkörper selbst aufgespeicherten Nahrungsvorräte bzw. Reservestoffe zum Abschluß der postembryonalen Entwicklung eben noch dürftig hinreichen. Ist dies aber nicht der Fall, dann erscheint eine solche Fortentwicklung ausgeschlossen. Da es auch im andern Falle nur zur Ausbildung von Kümmerformen kommt, so scheint mir damit erwiesen, daß eine saprophytische Ernährungsweise für *Heterodera schachtii* normalerweise nicht in Frage kommen kann. Sie ist m. W. bisher außer von Strubell auch nicht festgestellt worden.

Mit der Abtötung der Wirtspflanze würde der Wurm also wohl sich selbst vernichten und das wäre biologisch unverständlich. Gegen eine solche Annahme spricht auch die Tatsache, daß gerade vom Wurme befallene Pflanzen in ihrer Entwicklung aufgehalten, im Herbst länger noch in Vegetation bleiben als gesunde, ihre Reife also verzögert wird. Es ist andererseits auch bekannt, daß andere Wirtspflanzen des Wurmes unter seinem Befall nicht absterben. Wenn also vom Wurme befallene Rübenpflanzen zugrunde gehen, so dürfte das nur auf sekundär hinzutretende Infektionen oder äußere Umstände zurückzuführen sein. Gerade die Zuckerrübe ist gegen Witterungseinflüsse empfindlich und ihre saftreiche Wurzel zeigt eine starke Anfälligkeit für pathogene Pilze und Bakterien, deren Eindringen natürlich durch die zahlreichen vom Wurme hinterlassenen Verletzungen an der von ihm befallenen Wurzel mehr erleichtert wird als an gesunden Pflanzen. Bilden doch an der befallenen Rübenwurzel nicht nur die Öffnungen, durch welche der Wurm nach außen trat, sondern auch jene, die er bei seinem Eindringen erweiterte, vor allem aber die aufreißenden und frei nach außen sich öffnenden Nahrungsspeicher willkommene Eingangspforten auch für allerlei sonstige Schmarotzer pflanzlicher und tierischer Art, welche die im Kampfe mit *Heterodera* an sich schon geschwächte Rübe dann leicht zugrunde zu richten vermögen.

Tatsächlich fand ich auf verseuchten Feldern die Rüben auf den charakteristischen durch Absterben der Pflanzen hervorgerufenen Kahlstellen keineswegs immer

stärker mit Nematoden besetzt, als auf den übrigen Teilen der durchgehends verseuchten Fläche. Wohl aber erwiesen sich die Rübenkörper solcher abgestorbenen Pflanzen zu meist als angefault, in anderen Fällen und zu anderer Zeit aber häufig auch als stark verschrumpft und vertrocknet. Solche Kahlstellen mögen daher bei allgemeiner Verseuchung des Ackers auf periphere Ausbreitung von Sekundärinfektionen verschiedener Art, gelegentlich aber auch auf räumlich begrenzte ungünstige Bodenverhältnisse, wie Armut an bestimmten Nährstoffen oder geringere wasserhaltende Kraft zurückzuführen sein. Sie sind nicht zu verwechseln mit einem herdweisen Erstbefall bisher gesunder Anbauflächen, der durch gleichfalls periphere Ausbreitung Mißwuchsstellen in gesunden Beständen hervorruft und am Befall und Nichtbefall der Pflanzen zwar leicht als solcher festzustellen ist, aber nur leider sehr selten rechtzeitig genug vom Landwirte selbst erkannt wird. Wohl aber kommt es auch auf allgemein verseuchten Flächen zur Ausbildung sogenannter »Nematodennester«, d. h. von Stellen mit stärkerem Befall. Solche Nester werden sich vorwiegend dort bilden, wo die zuerst erfolgte Infektion einen stärkeren Zystenbestand im Boden hinterließ oder äußere Verhältnisse die Vermehrung des Schädlings begünstigten, wie das z. B. an stark mit organischem Dünger versehenen Stellen zufolge der sich hier erhöhenden Bodenwärme vorkommen mag. Daß aber die Pflanzen an solchen Stellen infolge des stärkeren Befalls auch Sekundärinfektionen zugänglicher sein müssen, erscheint nur natürlich. Ihr Absterben auf solchen mit Heterodera besonders stark verseuchten Flecken mag den Anlaß zu jener m. E. irrtümlichen Annahme gegeben haben, daß sie dem Wurmbefall unmittelbar erliegen.

Heterodera schachtii hemmt dadurch, daß sie als echter Parasit die lebende Pflanze ihrer Ernährung dienstbar macht, wohl deren Entwicklung, tötet sie aber nicht, sondern sorgt im Gegenteil dafür, daß sie ihr möglichst lange dienstbar bleibt. Der primäre Schaden, den der Wurm seiner Wirtspflanze zufügt, besteht vielmehr ausschließlich in dauerndem Nahrungsentzug, demzufolge das Wachstum der Rübe gehemmt, die Reife verzögert und der Zuckergehalt empfindlich herabgedrückt werden. Er schadet ihr sekundär jedoch erheblich durch Schwächung der Pflanze im Kampfe mit unzuträglichen äußeren Umständen (Trockenheit) und durch Hinterlassung von Wundstellen, welche die ohnehin kränkelnde Pflanze mehr als die gesunde Sekundärinfektionen aller Art preisgeben.

Jener primäre Schaden läßt sich durch Überschußdüngung paralisieren, nicht aber der sekundäre, wie das Vorkommen jener Kahlstellen auch in überdüngten Feldern zeigt.

Die Aufnahme von Wasser und mineralischen Nährstoffen, aber auch die Abscheidung von Sekreten zur Erschließung unlöslicher Bodensubstanzen sind an die jüngeren distalen Teile der Saugwürzelchen gebunden. Gerade diese sahen wir unter dem Wurmbefalle absterben. Die erkrankte Pflanze welkt infolgedessen, vermindert also die Transpiration, sucht anderseits aber durch fortgesetzte Neubildung junger Saugwürzelchen den ihr vom Wurme zugefügten Schaden auszugleichen.

Mit dem Absterben der Saugwurzeln hört nun natürlich auch die anlockende Wirkung ihrer Sekretion auf, nachdem sie vorher zufolge der Hemmung der natürlichen Funktion

dieser Wurzeln schon eine starke Abstumpfung erfahren haben muß. Der von der Wurzel ausgehende Reiz wird erst dann wieder zur Wirkung gelangen können, wenn die Ausbildung neuer Saugwurzeln soweit vorgeschritten ist, daß diese ihrer natürlichen Funktion nachzukommen vermögen. Solange das nicht der Fall ist, wird die Wirtspflanze mangels genügend starker oder jeder Wurzelabscheidung überhaupt keine oder doch nur sehr schwache chemische Reize im Boden aussenden, mithin auch wandernde Larven nicht im gleichen Maße anzulocken vermögen wie die gesunde Pflanze. Erst das Heranwachsen neuer Saugwurzeln kann also diesen Zustand der Pflanze ändern, d. h. ihr neue Larven des Schmarotzers zuführen.

Bis das geschehen ist, wird die Wirtspflanze unter dem Wurmbefall in einem Maße an Nahrungsmangel leiden, daß sie einem fortgesetzten Neubefall unfehlbar zum Opfer fallen müßte. Ein solcher Überbefall tritt aber, worauf wir an früherer Stelle schon hinwiesen, nicht ein, und zwar wohl gerade darum nicht, weil die vom Wurme heimgesuchte Pflanze richtende Reize solange nicht auszusenden vermag, als sie die Krisis bis zur Bildung neuer Saugwurzeln nicht überwunden hat. Gießt man in sterilisiertem Boden einzeln in Töpfen gesund herangewachsene Rübenpflänzchen mit Wasser, welches noch so viele agile Heteroderenlarven enthält, so ergibt sich als Folge hiervon zunächst doch immer nur eine Einwanderung einiger weniger Larven, keineswegs aber ein Überbefall mit nachfolgendem Absterben der Pflanze. Der Besatz der Pflanze mit Larven verstärkt sich ganz allmählich erst mit der weiteren Verzweigung der Wurzel, d. h. mit der Ausbildung neuer Saugwürzelchen. Setzt man aber zu solchen, größeren Mengen befallsbereiter Larven zunächst allein gegenüberstehenden Rübenpflänzchen noch vor dem Auskommen einer neuen Larvengeneration weitere gesund erzogene junge Pflänzchen hinzu, so werden, bis auf vereinzelte Ausnahmen befallsfreiebleibender Individuen, auch diese neuen Pflanzen alsbald in gleichem Maße von Larven befallen wie jene Einzelpflanze. Daß die im Boden also noch vorhandenen freien Larven die schon befallene Einzelpflanze unbeachtet ließen, scheint mir damit ebenso erwiesen wie ihre Befallsbereitschaft, die sie alsbald in die neuzugesetzten Pflanzen einwandern ließ. Es bestätigt diese Beobachtung aber zugleich, daß ein Überbefall, der die Wirtspflanze vernichten müßte, auch dann nicht stattfindet, wenn eine einzige solche Pflanze noch so zahlreichen Larven des Wurmes allein gegenübersteht.

Im Wechselspiel der Kräfte, welche Parasit und Wirtspflanze im Kampfe um ihr Fortbestehen entfalten, liegt zugleich also auch eine Art Steuerung, welche diesen Kampf zum Vorteile des ersteren unentschieden läßt, solange nicht weitere nachteilige Umstände die Pflanze schließlich doch unterliegen lassen und gleichzeitig auch dem Wurme die Daseinsmöglichkeit nehmen.

Diese Befallssteuerung seitens der kranken Pflanze muß weiterhin in hohem Maße die Arterhaltung des Wurmes sichern. Durch das Aufhören der Reizwirkung der unter starkem Befall leidenden Wurzeln während der Krisis wird eine weitere Einwanderung von Larven verhütet, welche die Pflanze und damit den Wurmbesatz ihrer Wurzel ver-

nichten müßte. Es wird auch eine zwecklose Einwanderung neuer Larven in solche Wurzelteile unterbleiben, die dem Absterben verfallen sind, und durch die fortgesetzte Neubildung junger Saugwurzeln, welche der kranken Rübe das so bemerkenswerte struppige Aussehen gibt, werden von neuem Reizquellen und Gelegenheiten zur Einwanderung geschaffen. Der am Ziele seiner Wanderung angelangte Wurm sorgt sozusagen also außer für sein eigenes Fortkommen auch dafür, daß nach ihm heranreifende Artgenossen in der Wahl der eine sichere Entwicklungsmöglichkeit verbürgenden Wurzelteile nicht fehlgehen und auch später noch geeignete Entwicklungsbedingungen finden.

Wie der von den Ausscheidungen der gesunden Wurzel ausgehende chemische Reiz bei unseren Versuchen sich als wirksam erwies auch auf das Ausschlüpfen der Larven aus den Zysten und selbst auf das Sprengen der Eihülle durch die Embryonen, so muß dieser Befallssteuerung auch die weitere Bedeutung einer Regulation der Aktivierung der im Acker ruhenden Brut des Schmarotzers überhaupt zukommen. Jener Reiz wird sich am stärksten geltend machen, solange die junge Rübensaat noch völlig frei von Larven ist, er wird abklingen, sobald die von ihm zunächst getroffenen Larven der in den obersten Bodenschichten lagernden Cysten frei geworden und in die Wurzeln eingewandert sind. Dabei wird die zunehmende Lösungskonzentration der Abscheidungen etwa noch unbefallener alter oder bereits neu gebildeter Saugwurzeln diesen auf der Wanderung als Wegweiser zu noch oder bereits wieder aufnahmefähigen Pflanzen dienen. Der Wurzelreiz der jungen, noch völlig gesunden Pflanze wird somit in der Tat am stärksten sein, schon weil auch deren Wurzelwachstum ein besonders intensives ist. Er wird also auch die meisten Larven aktivieren. In dem Maße, wie die einzelnen Pflanzen nach und nach die durch den Befall hervorgerufene Krisis überwinden, wird sich auch der von der Vegetationsdecke des Rübenackers ausgehende Reiz verstärken oder vermindern und damit auch die Aktivierung der in den Zysten schlummernden Larven beschleunigen oder nicht. Die Beschleunigung wird unter sonst gleichen Bedingungen zuerst aber immer die Brut jener Zysten betreffen, welche dem Reize als erste und am unmittelbarsten ausgesetzt sind. Das sind, wie schon angedeutet wurde, die in der obersten Bodenschicht lagernden, denn hier breitet sich die Keimlingswurzel zuerst aus, erreicht zuerst eine stärkere Verzweigung, welche einer größeren Zahl von Larven Raum gewährt, während die Pfahlwurzel erst im Verlaufe mehrerer Wochen nach dem Auflaufen in die Tiefe des Bodens vorzudringen vermag.

Die Entwicklung und damit die Vermehrung des Wurmes erreicht in der obersten Bodenschicht hierdurch jenen Vorsprung vor der Tiefe, welche die vorwiegende Verbreitung des Schmarotzers in der Ackerkrume vollkommen erklärt. Es wird dort die erste junge Sommergeneration von Larven schon zu neuem Befall bereit sein, noch ehe es in der Tiefe zur Reife einer solchen kommt. Sie wird neue Befallsmöglichkeiten rasch ausnutzen und damit immer von neuem den Wurzelreiz schwächen, der auch die Brut der tiefgelagerten Zysten zu beschleunigtem Schlüpfen veranlassen könnte. Diese werden dem Einflusse des Wurzelreizes erst dann in stärkerem Maße unterliegen, wenn die Wurzel zur Tiefe vorgedrungen ist und sich

auch hier auszubreiten beginnt. Die hier lagernden Zysten werden ihre Brut somit am längsten beherbergen und sind daher als die ausdauerndsten Träger der Verseuchung zu betrachten. Ganz allgemein aber wird der fortgesetzte Neubefall aller neugebildeten Würzelchen auch durch Larven der rasch aufeinanderfolgenden Sommergenerationen die völlige Entleerung der Zysten überhaupt hintanhaltend. Und das mag die Ursache dafür sein, daß sich auch nach Jahren noch ungeschlüpfte Embryonen in den Zysten finden, selbst, wenn das Vorhandensein der Wirtspflanze Gelegenheit zu ihrer Entleerung bot.

Fuchs (l. c.), dem wir eingehendere Untersuchungen über das Alter und den Entleerungsgrad der Dauerzysten verdanken, fand in dreijährigen Zysten im Durchschnitt 40 bis 50 Eier, vierjährige zu 20 % leer, 9 % mit weniger als 30, 40 % mit 30 bis 45 und 6 % mit mehr als 45 Eiern, während sich von fünfjährigen 55 % als leer erwiesen, 35 % aber noch 10 bis 20, der Rest jedoch mehr oder weniger Eier enthielten. Wenn aber die Brut der Zysten um so zäher im Boden aushält, je länger ihr mit der Wirtspflanze geeignete Entwicklungsbedingungen vorenthalten bleiben, so erscheint das nach den Befunden unserer Untersuchungen nur natürlich. Denn das Fortfallen des gewohnten Wurzelreizes muß notwendigerweise die Entleerung der Zysten ganz erheblich verzögern. Hierauf sind die Mißerfolge der bekannten Aushungerungsversuche zurückzuführen, bei denen man durch jahrelange Ausschaltung von Wirtspflanzen aus der Fruchtfolge oder durch unkrautfreie Schwarzbrache dem Parasiten beizukommen hoffte.

In der Einwirkung des Wurmes auf die Wirtspflanze und umgekehrt in deren Einwirkung auf den Wurm ist also ein Wechselverhältnis begründet, welches in so hervorragendem Maße die Arterhaltung des Schmarotzers sichern muß, daß es nicht mehr verwunderlich erscheinen kann, wenn derselbe zufolge dieser wechselseitigen Steuerung so zäh am Boden haftet und trotz aller bisherigen Versuche zu seiner Bekämpfung noch immer weitere Verbreitung findet.

Die natürliche Steuerung des Befalls unterliegt weiterhin aber auch klimatischen Einflüssen. Die nematodenkranke Pflanze muß um so schwerer unter dem Befalle durch den Wurm leiden, je ungünstiger die Witterungsverhältnisse ihre Ernährung und ihr Wachstumsvermögen beeinträchtigen. Sie wird um so rascher zur Ausbildung neuer Saugwurzeln schreiten können, je mehr ihr das Wetter hierbei zu Hilfe kommt. Bei trockener Hitze wird die Krisis ihres Kampfes mit dem Schmarotzer länger anhalten, bei feuchtwarmem Wetter aber wird sie dieselbe rasch zu überwinden vermögen. Letzteres fördert ihre Entwicklung, steigert alle ihre Lebensäußerungen und damit zugleich auch die Wurzelsekretion. Solche Umstände werden also auch die kranke Pflanze sehr bald wieder befähigen, den anlockenden Reiz ihrer Wurzelsekrete auf die schlummernde Heteroderenbrut wirken zu lassen.

Nun ist aber feuchte Wärme nicht nur dem Wachstume der Wirtspflanze günstig, sondern fördert, wie unsere Temperaturversuche zeigten, auch die Lebensenergie aller Entwicklungsstadien des Wurmes in höchstem Maße. Es besteht also auch hinsichtlich der Witterungsverhältnisse eine Korrelation der Bedürfnisse

der Wirtspflanze einerseits und des Wurmes andererseits, denn in der Tat sind dem Gedeihen beider Trockenheit und Kälte in gleicher Weise nachteilig.

Der hierdurch bedingte Einfluß auf jene Befallssteuerung findet einen besonders markanten Ausdruck im Mechanismus der braunen Dauerzysten, die wir daher einer näheren Betrachtung unterziehen wollen.

Die Zysten, auf deren Bedeutung als Dauerträger der Infektion des Bodens wir bereits hinwiesen, sind bekanntlich nichts anderes als die leblosen Körper trächtiger Weibchen, deren Haut eine Verdickung erfuhr. Ihre Gestalt wird gewöhnlich als zitronenförmig bezeichnet, doch trifft dies nur sehr allgemein zu, nämlich nur dann, wenn das aus der Wurzel hervorbrechende und später zur Zyste werdende junge Weibchen im Boden Raum genug zur allseitig freien Entfaltung seiner Körperformen fand. In weitaus den meisten Fällen erfährt die zitronenförmige Grundgestalt dieser Tiere, entsprechend den ihrem allseitigen Wachstum entgegenstehenden Hindernissen, eine oft recht mannigfaltige Mißgestaltung (vgl. Abb. 11 Taf. IV.). Der Kopfzapfen ragt stets mehr oder weniger stark hervor und ist gelegentlich infolge teilweiser Umwindung der Wurzel auch stark verlängert. Der von der Vulva durchbohrte, normalerweise gleichfalls frei hervorragende Analzapfen tritt mitunter aber überhaupt kaum hervor. Solche Zysten ähneln dann sehr den Weibchen der verwandten *Heterodera radicumicola* Greef. Die Größe der Zysten schwankt, wie unsere Abbildungen zeigen, in weiten Grenzen. Sie erscheint abhängig von äußeren Umständen, derart, daß diejenigen von besonders geringer Größe als kümmerformen zu betrachten sind, deren Entstehen auf ungünstige Ernährungs- oder klimatische Bedingungen zurückgeführt werden muß.

Auf Grund der Beobachtung, daß sich im Spätherbste die Mehrzahl aller Weibchen der Sommergenerationen zu braunen Dauerzysten umwandeln, ist man zu der Annahme gelangt, daß die Zystenbildung ein Schutzmittel für die zu überwinternde Brut des Parasiten sei. Erhellte schon aus unseren oben erläuterten Versuchen für freie Larven zur Genüge, daß deren Frostwiderstandsfähigkeit keineswegs eine so geringe ist, wie man bisher anzunehmen geneigt war, so zeigen die folgenden Versuche, daß auch der Brutinhalt der Dauerzysten des Frostschutzes derselben nicht im bisher vermuteten Maße bedarf. Wenn Fuchs aus Versuchen mit Embryonen und Larven, die er, aus den Zysten befreit, in mit Erde gefüllten Töpfen frei überwintern ließ, schließen zu müssen glaubt, daß die Larven und Eier frei in der Erde den Winter zu überdauern nicht in der Lage sind, so zeigt doch seine Beobachtung zeretzter und verwitterter fünfjähriger Zysten, welche dennoch aber von Larven bewohnte Eier beherbergten, daß wenigstens die noch von der Eihülle umschlossenen Embryonen nicht notwendig des unverminderten Winterschutzes der Zyste bedürfen. Versuche, bei denen ich den isolierten Inhalt von Zysten vom 9. bis 12. Februar bei Temperaturen von -6° , -8° , $-2,5^{\circ}$ C täglichem Minimum im Eisblock eingefroren hielt und nach dem Auftauen bis zum 3. März bei Zimmerwärme in Wasserkultur mit Rübenköderung beließ, ergaben als Resultat das Ausschlüpfen großer Mengen von lebenden Larven aus den Eiern. Eine Temperatur von -8° C hatten also die im Ei befindlichen Embryonen auch ohne den Schutz der Zyste ohne bemerkbaren Schaden überstanden. Ja, bei anderen derartigen Versuchen ertrugen solche Embryonen, die vom 15. bis 21. Dezember in Eis eingefroren waren, sogar -9° C,

d. h. sie entschlüpften den Eiern als wohlentwickelte Larven in großer Zahl bereits am 28. Dezember, nachdem sie bis dahin bei Zimmerwärme in Rübenablaufwasser gehalten worden waren.

Aber auch im Freien stellte ich oft in nicht zu Zysten umgebildeten weißen Sommerweibchen, welche man an frei überwinterten erfrorenen und nicht erfrorenen Rübenpflanzen den ganzen Winter hindurch in allen Entwicklungsstadien ziemlich zahlreich findet, noch nach monatelang anhaltendem und bis in 50 cm Bodentiefe vordringendem Frost Eier mit lebenden Embryonen und schon dem Ei entschlüpfte Larven fest, die nach längerem Halten solcher Weibchen in Zimmertemperatur auch den mütterlichen Körper verließen bzw. die Eihülle sprengten. Solche Weibchen mit noch lebender Brut fanden sich auch am 22. Februar noch, und das weist m. E. deutlich genug darauf hin, daß Larven und im Ei eingeschlossene Embryonen innerhalb weißer Sommerweibchen genau ebensogut überwintern können, als in den braunen Dauerzysten, daß *Heterodera* also zur Überwinterung ihrer Art nicht notwendig der Zystenbildung bedarf. Und wenn nach Fuchs die Umbildung der Heteroderenweibchen zu Dauerzysten kein Prozeß *post mortem* sein kann, so müssen auch jene weißen Weibchen wintersüber fortzuleben vermögen, denn sie bilden sich, ins Zimmer gebracht, auch Ende Februar noch zu regelrechten braunen Dauerzysten um. Das vermag ich mir nur so zu erklären, daß ihre Fortentwicklung ebenso wie die der Larven, lediglich durch Latenz unterbrochen wird, wenn die Bodenwärme zu weit unter das Entwicklungsoptimum herabsank, und daß sie in diesem Zustande auch Kältegraden Stand zu halten vermögen, um bei Wiedererwärmung des Bodens ihren Entwicklungsgang je nach Höhe und Dauer derselben sehr allmählich fortzusetzen oder aber durch Umbildung zur Zyste zu beenden.

Fuchs fand, daß sich im Durchschnitt nur etwa 66 % aller Weibchen im Herbste zu Zysten entwickeln, während etwa 34 % zugrunde gehen sollen, ohne instande zu sein, sich in die Dauerform umzuwandeln.

Das mag zutreffen, wenn die Rüben, wie üblich, eingeerntet werden. An frei überwinterten Rüben fand ich unter den schon erwähnten weißen Sommerweibchen aller Entwicklungsstadien aber nur gelegentlich Individuen mit deutlichen Anzeichen des Zerfalls. In ihrer großen Mehrzahl waren sie äußerlich völlig unversehrt. Soweit es sich um jüngere Tiere handelte, waren noch Ende Februar auch die inneren Organe zumeist noch vollständig intakt. Ob solche Weibchen selbst noch am Leben sind oder aber unter der Wirkung des Frostes nur als Kadaver in natürlicher Frische erhalten blieben, war auch nach längerem Verweilen in Zimmerwärme mangels jeder erkennbaren Lebensäußerung dieser unbeweglichen Tiere nicht sicher zu entscheiden. Ihr guter Erhaltungszustand auch nach wochenlangem Verweilen in zimmerwarmem Wasser, ihre häufig auch mit lebhaft sich bewegenden Embryonen besetzten Eier, besonders auch die bei den meisten älteren Individuen dieser Art erfolgende Umbildung zu Dauerzysten, welche bei fortgeschrittener Reife ihres Inhaltes auch Larven abgeben, alles das legt m. E. die Vermutung sehr nahe, daß auch sie Kältegraden zu widerstehen vermögen.

Es war weiterhin auch nicht zu ermitteln, ob zur selben Zeit nur ganz vereinzelt noch in den Wurzeln anzutreffende wohlentwickelte und ebenso wohl erhaltene Männchen noch am Leben waren. Sie kamen mir nur in Nelkenölpräparaten solcher überwinterten Wurzeln zu Gesicht, und ein Versuch, solche Individuen in Wasserkultur aus den Wurzeln frei werden zu lassen, verlief resultatlos.

Selbst wenn aber im Herbst und mehr noch nach dem Frühjahre hin sich zufolge unwirtlicher äußerer Bedingungen die Zahl der vor beendeter Entwicklung absterbenden Weibchen naturgemäß erhöht, so scheint mir das doch noch keineswegs zu beweisen, daß ein so hoher Prozentsatz derselben, wie Fuchs ihn nennt, von der Erfüllung ihres Daseinszweckes einfach ausgeschlossen werden soll unter dem Einflusse äußerer Faktoren, die doch natürliche sind und zudem alljährlich regelmäßig wiederkehren.

Die hier erläuterten Umstände und unsere früher dargelegten Beobachtungen über die Frostwiderstandsfähigkeit freier und eingewanderter Larven sowie von Embryonen in der Eihülle lassen jedenfalls die brutgefüllte braune Dauerzyste nicht unbedingt als einzig mögliche Überwinterungsform des Wurmes erscheinen.

Nun bilden sich, in allerdings geringerer Zahl, weiße Sommerweibchen des Wurmes aber auch schon während der Sommermonate zu braunen Dauerzysten um, und mit fortschreitender Jahreszeit unterliegen die weiblichen Tiere immer zahlreicher diesem Vorgang. Fuchs fand bei zeitlich getrennter Feststellung von weißen Weibchen und Zysten im August 7 %, im September 9 %, im Oktober 33 %, im November aber 66 % aller Weibchen zu Dauerzysten umgebildet. Als maßgebenden Faktor für die Zystenbildung spricht er ungünstige Witterungsverhältnisse, insbesondere das Sinken der Temperatur an. Ohne Zweifel erhöht die herbstliche Abkühlung die Zahl der sich bildenden Zysten. Andererseits fand ich aber während der Sommermonate, außer nach kühlen regenreichen Tagen, auch dann an den Pflanzen frisch gebildete Zysten, wenn diese Ursache nicht in Frage kommen konnte, d. h. nach länger anhaltenden Trockenperioden. Ich neige daher zu der Ansicht, daß nicht die Temperatur an sich den Ausschlag für das Verhalten der Tiere gibt, sondern daß die Zystenbildung bedingt wird durch Vorgänge in der Pflanze selbst. Die Umbildung der Weibchen tritt nämlich ein unter Bedingungen, welche dem Wurme und seiner Wirtspflanze in gleicher Weise nachteilig sein müssen.

Unzuträgliche Witterungsverhältnisse können auf den Stoffwechselchemismus der Pflanze nicht ohne Wirkung bleiben. Sei es, daß sie die Transpiration der Pflanze herabsetzen oder in einem ihr unzuträglichen Maße steigern, müssen sie notwendigerweise den Nährstoffumsatz derselben beeinträchtigen. Diese Einflüsse werden sich bei der wurmkranken Pflanze in weit stärkerem Maße fühlbar machen als bei der gesunden. Sie können nicht ohne Wirkung bleiben auf den mit so feinem chemischen Empfinden ausgestatteten Parasiten, der hinsichtlich seiner Entwicklung vollkommen auf die Ernährung durch die Wirtspflanze eingestellt und angewiesen ist. Ernährungsstörungen solcher Art werden also auch auf die der Wurzel anhaftenden Weibchen im gleichen Sinne als Reiz wirken, wie etwa das Unterpflügen befallener Fangpflanzen oder das Untertauchen wurmkranker Pflanzen alle noch lokomotionsfähigen Entwicklungsstadien des Schmarotzers zum Verlassen der Wurzel veranlaßt, obwohl sie doch, wie wir sahen, auch unter Wasser gut fortzuleben

vermögen. Ich glaube daher, daß als unmittelbarer Anlaß zur Zystenbildung Stoffwechselhemmungen in der Pflanze anzusprechen sind, welche entsprechend weit herangereifte Weibchen durch Umbildung zur Dauerzyste beantworten. Daß dabei nicht alle Individuen dieses Reifegrades gleichzeitig sich umbilden, der Umbildungsprozeß also gemäß der Dauer jener Einflüsse sich an wenigen oder an vielen Weibchen vollzieht, spricht nicht gegen meine Annahme. Auch jene Stoffwechselhemmungen werden sich in den verschiedenen Teilen der Wurzel und nach dem jeweiligen Gehalt der den Wurm ernährenden Syncytien an Vorratsstoffen in ganz verschieden starkem Maße für die einzelnen Individuen des Schmarotzers geltend machen müssen.

Die braunen Dauerzysten von *Heterodera schachtii* dürften somit nicht in dem Maße als Schutzmittel der Brut gegen Winterkälte aufzufassen sein, wie man bisher im allgemeinen anzunehmen geneigt war. Diese Zysten sind vielmehr Brutkapseln, bestimmt zur Erhaltung und Verbreitung der Art. Sie sichern in raffiniertester Wechselwirkung mit der thermischen und chemischen Reizbarkeit ihrer Insassen und bestimmten Lebensäußerungen der Wirtspflanze die Erhaltung der Art über ungünstige Lebensbedingungen. Sie verhüten weiterhin eine nutzlose Verschwendung der die Art erhaltenden Nachkommenschaft, in dem sie deren Verbrauch regeln, und dienen in weitgehendstem Maße auch der Artverbreitung.

Um zu erkennen, ein wie wichtiges Glied gerade die braune Dauerzyste im System der Arterhaltung des Wurmes ist, bedarf es einer genaueren Betrachtung des Mechanismus derselben. Es ist bekannt, daß die Samenkapseln vieler Pflanzen sich bei trockenem Wetter öffnen, um den Samen den Weg freizugeben. Die Samenbehälter anderer Pflanzen (Veronicaceen), die am Wasser wachsen und diesem die Verbreitung ihrer Samen überlassen, tun das, im Gegensatz zu jenen, bei nassem Wetter. Analog den letztgenannten wirkt auch die Heteroderenzyste in ihrer Eigenschaft als Brutbehälter. Bringt man eine solche Zyste in bodenfeuchtem Zustande ohne Wasserbeigabe unter das Mikroskop und hält mit Hilfe des Zeichenapparates ihren genauen Umriß fest, läßt sie dann einige Stunden genau ebenso liegen, um hierauf ihre Umrißlinie von neuem nachzuziehen, so ergibt es sich, daß die Zyste an Umfang nicht unerheblich verloren hat (vgl. Abb. 12 Taf. IV.). Form und Aussehen der Zyste zeigen dabei keinerlei Veränderungen, nur eben ihre Größe hat eine Verminderung erfahren, d. h. die zu starker Imbibition befähigte Zystenwand hat ihren Wassergehalt an die Luft abgegeben. Sie ist also mehr oder minder stark eingetrocknet und hat sich unter Verminderung ihres Volumens zusammengezogen, jedoch ohne ihre Form äußerlich irgendwie zu ändern. Von neuem angefeuchtet, erreicht die Zyste nach einiger Zeit wieder ihre alte Größe.

Dieses zuerst von Willot¹⁾ erkannte und richtig gedeutete Verhalten der Zysten spielt in Verbindung mit der thermischen und chemischen Reizbarkeit der Heteroderenbrut und der von der Wirtspflanzenwurzel ausgehenden Reizwirkung im Leben der jungen Larven eine wichtige Rolle. Diese verlassen die schützende Hülle normalerweise, d. h., wenn die Zystenwand unverletzt blieb, durch den sehr englumigen Vulvakanal. Dieser einzige den reifen Larven verfügbare Ausgang muß sich bei der

¹⁾ Comptes rendus, 1896, 123. Bd., p. 1019.

im feuchten Boden erfolgenden Quellung der Zystenwand öffnen, während die durch Wasserabgabe in trockener Umgebung bedingte Zusammenziehung ihn notwendigerweise verengen oder ganz schließen muß.

Entsprechend dem Feuchtigkeitsgehalt des die Zyste umgebenden Mediums wird den Larven also der Weg nach außen offen stehen oder versperrt sein. Der Austritt der Larven aus der mütterlichen Zyste wird indirekt also gefördert oder verhütet durch Witterungsfaktoren. Das ist jedoch nicht so zu verstehen, als ob der Vulvakanal im Boden ruhender Zysten mit jedem Witterungswechsel sein Lumen ändere. Im Gegenteil wird unter normalen Bedingungen, d. h. in ausreichend feuchtem Boden der Zystenausgang stets weit geöffnet sein und nur beim Eintritt besonderer Verhältnisse (Austrocknung) sich schließen.

Freie Heteroderenlarven wurden nach unseren Versuchen von 16° C abwärts träger und erstarrten bei 6,3° C. Bei 29,1° C begannen sie nach heftigen Fluchtbewegungen zu erschaffen und stellten bei 37° C schließlich ihre Agilität ein. In Wasser kultivierte Zysten entließen von 10° C ab Larven, die Embryonen entschlüpften den Eiern aber erst bei einer Mindestwärme von 18° C. Das Sprengen der Eihülle fand sein Ende bei 35,5° C, die Larvenabgabe durch die Zysten hörte bei Temperaturen über 36° C auf. Alle Entwicklungsstadien des Parasiten erkannten wir als in hohem Maße beeinflußt durch chemische, von der Wirtspflanze ausgehende Reize.

Unbeschadet kühlen oder warmen Wetters gewährt die Zyste im feuchten Boden den Larven jederzeit freien Austritt durch den Vulvakanal, und die Larven und Embryonen werden nacheinander ihren Weg nach außen antreten, soweit nicht zu niedrige Temperatur ihre Lebensenergie zur Latenz herabdrückt und sie damit zwingt, trotz geöffneten Vulvakanal im Schutze der Zyste bzw. auch der Eihülle zu verharren. Je mehr sich die Bodenwärme dem Optimum von 25° C nähert, umso lebhafter wird sich das Schlüpfen gestalten, denn umso gangbarer wird auch der Vulvakanal der in feuchter Wärme besonders dick aufquellenden Zyste sein. Da feuchte Wärme zugleich aber auch die Lebensfähigkeit der Wirtspflanze steigert, wird zur selben Zeit deren Wurzelwachstum und damit auch die Reizwirkung ihrer Wurzel eine besonders intensive sein, zumal sie sich dann ungehindert unmittelbar auf den Brutinhalt selbst geltend machen kann. Wenn aber in heißen Sommertagen der Boden und die in ihm lagernden Zysten mehr und mehr der Austrocknung anheimfallen, dann wird sich der Vulvakanal schließen und den Larven den Antritt ihrer Wanderung verwehren selbst dann, wenn zahlreiche Larven im Zysteninnern agil und schlüpfbereit ihres Austritts harren. Zu solchen Zeiten wird neben gesunden besonders auch die wurmkrankte Pflanze in ihren Lebensfunktionen mehr oder minder stark gehemmt, das Wurzelwachstum eingeschränkt und damit der Reiz der Wurzelsekretion vermindert. Gelangt aber eine Zyste auf die Bodenoberfläche und erleidet dort eine starke Bestrahlung seitens der Sonne und Austrocknung durch den Wind, dann wird der hermetische Verschuß der Vulva die zunächst stark agile, schließlich aber erschlafende Brut sehr bald schon am Ausschlüpfen hindern. Was vorher noch zum Schlüpfen gelangt, wird, stark gereizt zu hoher Agilität, rasch in den Boden flüchten oder aber verderben.

So bewahrt der Verschußmechanismus der hygroskopischen Zyste die Nachkommenschaft des Wurmes vor unzeitigem Schlüpfen unter

Bedingungen, die ihr auf dem Wege zur Wirtspflanze hin gefährlich werden müßten, und schützt sie vor dem Vertrocknen oder sonst verderbenbringenden Einflüssen der Umwelt. Er regelt Hand in Hand mit der thermischen Reizbarkeit der Zysteninsassen und der mit den Witterungsbedingungen und dem ernährungsphysiologischen Zustande der Wirtspflanze wechselnden Reizwirkung der Wurzelsekretion die Entwicklung und das Schlüpfen der Brut und damit den Verbrauch desselben. Dieser wird unter dem Einflusse des wechselnden Zusammenwirkens aller jener Faktoren gefördert, wenn die äußeren Umstände dem Gedeihen der Larven sowohl wie der Wirtspflanze günstig sind, im anderen Falle aber vermindert oder ganz vermieden, ganz allgemein aber jedenfalls verzögert. Die im Sommer sowohl wie im Spätherbste erfolgende Umbildung von Heteroderenweibchen zu solchen Dauerzysten ist also ein Prozeß, bestimmt, der Art über ungünstige Daseinsbedingungen hinweg auf lange Zeit das Fortbestehen zu sichern.

Unter Berücksichtigung dieser Umstände läßt sich das Ineinandergreifen aller im System der Arterhaltung des Schmarotzers wirksamen Faktoren sehr wohl in ein Schema fassen, welches geeignet ist, ein übersichtliches Bild von der Lebenstätigkeit des Wurmes im Rübenacker zu bieten. Ein solches Schema läßt zugleich den bestgeeigneten Zeitpunkt für die Bekämpfung des Schmarotzers erkennen, wenn die Tafel der Bodentemperaturen (vgl. Taf. V.) zum Vergleich herangezogen wird.

Humidität	Temperatur	Pflanze wächst und reizt	Freie Larven	Zyste	Sprengen der Eihülle erfolgt	Verlassen der Zyste erfolgt	Lebenstätigkeit des Wurmes ist also
feucht	6,3°	schwach	latent	offen	—	—	—
"	6,5°	stärker	träge agil	"	—	—	noch schwach
"	10°	stark	"	"	—	vereinzelt	verstärkt
"	16°	"	lebhaft agil	"	—	verstärkt	stark
"	18°	"	höchst agil	"	sehr stark	sehr stark	sehr stark
"	29,1°	"	flüchten oder erschlaffen	"	vermindert	vermindert	stark
"	35,5°	"	"	"	ganz vereinzelt	ganz vereinzelt	vermindert
"	36°	"	"	"	—	—	schwach
"	37°	"	latent	"	—	—	—
trocken	6,3°	kaum	"	geschlossen	—	—	—
"	6,5°	schwach	träge agil	"	—	—	—
"	10°	"	"	"	—	—	—
"	16°	"	lebhaft agil	"	—	—	—
"	18°	"	höchst agil	"	sehr stark	—	—
"	29,1°	"	flüchten oder erschlaffen	"	vermindert	—	—
"	35,5°	"	"	"	ganz vereinzelt	—	—
"	36°	"	"	"	—	—	—
"	37°	"	latent	"	—	—	—

Das vorstehende Schema zeigt, daß die Lebenstätigkeit des Parasiten im Boden unter gleichen Bedingungen das Höchstmaß erreicht, wie die Vegetationskraft der Wirtspflanze, d. h. bei hinreichender Feuchtigkeit des Bodens und bei einer Bodenwärme, die nicht unter 18°C liegt und andererseits $29,1^{\circ}\text{C}$ nicht überschreitet. Wir haben bei unseren Versuchen Temperaturen um 25°C herum als die Entwicklung des Wurmes am stärksten begünstigend erkannt. Temperaturen von mehr als 20°C im Boden kommen jedoch in unseren Breiten nur ausnahmsweise vor, wohl aber erreicht, worauf wir schon hinwiesen, die Bodenoberfläche weit höhere Temperaturen durch Insolation.

Insolationstemperaturen von normaler Höhe brauchen bei genügendem Feuchtigkeitsgehalt der Bodenoberfläche den Zysten und den freibeweglichen Larven nicht notwendig zu schaden. Die ersteren vertragen nach Hollrung¹⁾ noch eine Temperatur von 52°C . Nach Fuchs wird ihr Inhalt erst bei vierundzwanzigstündiger Einwirkung von 55°C sicher abgetötet, während sich bei meinen eigenen Versuchen schon die rasche Erwärmung auf 51°C als tödlich wirkend erwies. Die freien Larven überstanden dagegen, rasch erwärmt, noch eine Temperatur von 47°C , d. h. sie erwachten ihrer Mehrzahl nach am achten Tage nach erfolgter Erwärmung aus der Erschlaffung zu neuer Agilität. Eine Temperatur von 48°C vertragen sie jedoch nicht. So hohe Temperaturen sind indessen auch an der Bodenoberfläche in unserem Klima nicht oft und auch dann immer nur auf kurze Zeit zu beobachten. Die unter so unerträglichen Wärmegraden den Zysten zunächst noch entschlüpfenden Larven werden ebenso, wie schon früher freigewordene Larven in die Tiefe des Bodens flüchten oder aber, erschlaffend, das rasch vorübergehende Anhalten einer solchen Erhitzung überdauern, andernfalls aber verderben.

Was agil in den Zysten eingeschlossen bleibt, das vermag, selbst auf stark ausgetrocknetem Boden bei relativ starker Bestrahlung, geraume Zeit der Austrocknung, andererseits aber auch dem Froste zu widerstehen. Zysten, die ich auf trockenem Fließpapier im Laboratorium der Luft freizugänglich vom 17. bis zum 21. Dezember einer Temperatur von 34°C , die nachts auf 25°C Minimum herabsank, aussetzte, hatten, in Wasser fortkultiviert, am 28. Dezember Larven in großer Zahl schlüpfen lassen. Andere hingegen, die, in gleicher Weise trocken gelagert, vom 15. bis 21. Dezember eine Kälte von -8° bis -9°C zu ertragen hatten, entließen wie jene, bis zum 28. Dezember in Wasser bei Zimmerwärme gehalten, gleichfalls noch eine Anzahl lebender Larven. Unter sonst gleichen Bedingungen auf angefeuchteter Unterlage jenen Kältegraden preisgegebene Zysten zeigten alsbald nach dem Auftauen, daß ihre Brut noch lebte, und die weitere Kultur ergab auch hier schließlich in bemerkenswerter Menge geschlüpfte Larven. Also vermögen wohl auch zufällig auf die, extremen Temperaturen in besonders starkem Maße ausgesetzte Bodenoberfläche geratene Zysten ihre Brut in wirksamster Weise zu schützen. Im Acker selbst aber wird der Wurm die regste Lebenstätigkeit stets dann entfalten, wenn der gut durchfeuchtete Boden durch starke Bestrahlung auf das für unsere Breiten mögliche Höchstmaß erwärmt wurde. Starke Gewitterregen, gefolgt von drückender Sommerhitze in den

¹⁾ Österr.-Ung. Zeitschrift f. Zuckerindustrie und Landw. 1893, XXII. Jg., S. 484.

Monaten Juni bis mit September werden also die günstigsten Vorbedingungen für sein verderbliches Wirken im Boden sein.

Neben dieser ihrer Aufgabe, die Nachkommen des Wurmes zu schützen und zu erhalten, dient die Zyste weiterhin der Artverbreitung.

Während die agile Larve ihrer Art in erster Linie durch aktive Wanderung neue Existenzmöglichkeiten erschließt, vollzieht sich die weit wirksamere Artverbreitung durch die Zyste rein passiv. Die Außenfläche der Zystenwandung zeigt eine kalikoähnliche Oberflächenstruktur. Der Luft ausgesetzt, trocknet die Zyste äußerlich rasch ab. Bringt man sie in solchem Zustande ins Wasser, so schwimmt sie, silberglänzend, also eingehüllt von einem Luftmantel, einer Boje gleich auf der Oberfläche. Äußerlich abgetrocknet, ist ihre Wandung durch Wasser nur schwer benetzbar, weil ihre Oberflächenstruktur in ganz ähnlicher Weise Luft festhält wie gewisse Chitinstrukturen mancher Wasserinsekten. Das Gewicht der Zysten ist zu gering, um die Kohäsion des Wasserspiegels alsbald zu durchbrechen, der dünne Luftmantel genügt also, sie solange schwimmend zu erhalten, bis nach ziemlich langer Zeit eine genügende Benetzung erfolgt ist. Erst dann sinken sie nach unten ab. Mit Luft umhüllt, adhaerieren sie leicht an anderen Gegenständen, wie z. B. am Rande des Wasserspiegels oder an schwimmenden Fremdkörpern.

Alle diese Eigenschaften fördern ihre passive Verbreitung sehr. Regenwasser wird aus der Bodenoberfläche ausgewaschene Zysten also weithin forttragen oder aber auf dem Grunde hin fortspülen und schließlich am Rande von Rinnsalen, Bächen und Flüssen in Bänken zusammenschwemmen und ablagern wie anderes leichte Material auch. Eine Untersuchung der auf verseuchten Äckern nach starken Regengüssen sich findenden Schlammبانke zeigt dies. Hieraus erklärt sich die vielfach beobachtete, weit ausgedehnte Verseuchung der Überschwemmungsgebiete von Flüssen und Strömen. Auch der Wind wird die leichten Zysten mit anderen Bodenteilen über weite Strecken hin verwehen, und Mensch und Tier tragen weiterhin in vielgestaltigster Weise zur Verschleppung derselben bei. Wo aber die so verbreitete Zyste zufällig günstige Bedingungen trifft, da wird durch Aktivierung ihres Brutinhaltes schon im ersten Jahre ein weit stärkerer Seuchenherd sich bilden können, als ihn die einzelne Larve erzeugen kann, deren Vermehrungsmöglichkeit im Laufe einer Vegetationsperiode, wie bereits früher erwähnt, eine immerhin doch beachtliche ist. Infolge des Schutzes, den sie der Brut unzutraglichen Bedingungen gegenüber bietet, erscheint die Zyste im Vergleich zu der viel empfindlicheren wandernden Larve aber auch als das sicherere Mittel zur Arterhaltung und Verbreitung.

Die mannigfache Art, in der *Heterodera schachtii* den verschiedensten Einwirkungen ihrer Umgebung angepaßt erscheint, in der günstige Faktoren von ihr für die Zwecke der Arterhaltung ausgenutzt, ungünstige aber mehr oder minder wirkungslos gemacht werden, läßt es wohl berechtigt erscheinen, gerade bei diesem Parasiten von einem »System der Arterhaltung« zu sprechen. Ist doch gerade in der systematischen Anpassung des Wurmes an die so vielgestaltige Wechselwirkung der Einflüsse seiner Umwelt der Hauptgrund dafür zu erblicken, daß es bisher noch nicht gelang, seinem schädlichen Wirken mit wirtschaftlich durchführbaren Maßnahmen erfolgreich und dauernd Einhalt

zu gebieten. Was andere Parasiten durch Überproduktion an Nachkommen erreichen, nämlich die Sicherung des durch komplizierten Wirtswechsel oder durch Lokomotionsunfähigkeit der Brut erschwerten Fortbestandes ihrer Art, das erreicht *Heterodera schachtii*, trotz ihres für einen echten Parasiten nicht als besonders stark zu bezeichnenden Vermehrungsgrades durch das System ihrer Arterhaltung. Sie hält mit der Brut in ungünstigen Zeiten sparsam haus, um sie unter vorteilhaften Entwicklungsbedingungen dem Ziele ihres Daseins um so sicherer zuzuführen.

Die hier erläuterten Umstände vermögen mancherlei Tatsachen aufzuklären, welche bisher mehr oder minder unverständlich erschienen oder zu irrtümlichen Auffassungen geführt haben.

Das latente Verharren der Mehrzahl der Larven innerhalb der Zysten gerade dann, wenn sie vom Reiz der Wirtspflanzenwurzel unberührt bleiben, macht die Schwierigkeit einer Aushungerung des Schädlings auch durch unkrautfreie Schwarzbrache erklärlich. Fuchs (l. c. S. 936) fand unter solchen Bedingungen die Zysten noch nach 5 Jahren entwicklungsfähig und hält daher zu ihrer Aushungerung eine solche Brache von mindestens 8 Jahren Dauer für nötig. Das gleiche gilt von der hier und da versuchten Aushungerung durch Vermeidung des Rübenbaues und Anbau von Nichtwirtspflanzen. Wenn auch dieses Mittel nicht zum erhofften Erfolge führte, so erklärt sich das außer durch die Zählebigkeit des Zysteninhaltes wohl auch durch die Fähigkeit eines Teiles der Larven, auch andere Pflanzen, wie z. B. auch Unkräuter, zu befallen.

Wenn nach Märker¹⁾ dreimaliger Gerstenanbau in unmittelbarer Folge auf einem rübenmüden Acker zunächst befriedigende Ernten und erst im dritten Jahre eine Mißernte infolge starken Heteroderenbefalls ergab, so zeigt das recht deutlich, in welcher kurzer Frist und wie vollkommen es dem Wurme gelingt, durch Varianten unter seiner Brut andere Pflanzen seiner Arterhaltung dienstbar zu machen. Darum wird auch durch Einhaltung bestimmter Fruchtfolgen niemals eine Beseitigung des Schädlings vom verseuchten Acker zu erzielen sein. Wenn anderseits aber auch an sich geeignete Nährpflanzen nicht von jedem Stamme des Schmarotzers ohne weiteres angenommen, im Gegenteil zunächst sogar verschmäht werden, so erklärte sich das, wie wir schon gezeigt haben, aus der schließlich auf eine hochgradige Spezialisierung hinauslaufenden Anpassungsfähigkeit des Wurmes. Müller und Molz (l. c.) fanden bei einem Versuche, die einwandernden Larven von der Rübe als Hauptfrucht durch Rübsenzwischensaat abzulenken, in der Rübsenparzelle auf 20 Rübenpflänzchen nur 373 Nematoden, in der rübsenfreien Kontrollparzelle aber 1063, dennoch aber war der Ernteertrag an Rüben auf der Kontrollparzelle ein höherer. Sie erklären diesen Ertragsunterschied durch die Schmälerung des Wasservorrates im Boden infolge der zwiefachen Einsaat, doch könnte m. E. dieses Resultat auch wohl darauf zurückzuführen sein, daß der an Rüben gewohnte Heteroderenstamm den Rübsen nicht nur, ähnlich wie bei meinem früher beschriebenen Feldversuche, verschmähte, sondern durch die Vermischung der Wurzelabscheidungen beider Pflanzenarten im Boden sich auch vom Ausschlüpfen aus den Zysten in einem dem Pro-

¹⁾ Magdeburger Zeitung, 1883, S. 437.

zentsatze einseitig spezialisierter Embryonen entsprechenden Umfange zurückhalten ließ. Auch bei meinen Topfversuchen kam es vor, daß Rübsenpflanzen in stark verseuchter Erde beinahe sämtlich frei von Befall blieben, während in einem ebensolchen Topfe, in welchem jedesmal nur ein einziges Rübsenpflänzchen bis zur Untersuchung herangezogen wurde, erst die in dritter Folge herangewachsene Pflanze sich als von Larven befallen erwies.

Daß frühzeitig gesäte Rüben weniger unter dem Wurmbefalle leiden als spät gedrückte, erklärt sich aus dem späten Beginn der Hauptentwicklungsperiode des Schmarotzers, dem die frühgesäte Rübe mehr erstarkt gegenübersteht. Die Tatsache, daß der Wurm um so mehr zum Massenparasiten einer bestimmten Pflanze wird, je öfter diese in der Fruchtfolge wiederkehrt, ist ebenso leicht als Resultat der starken Anpassungsfähigkeit und raschen Folge seiner Generationen zu erkennen, wie die Erfahrung, daß der Wurm gerade an solchen Pflanzen Spezialstämme bildet, welche nicht ohne weiteres sogleich zum Befall anderer Pflanzen in größerem Umfange neigen. Die Verwendung von Rüben als Fangpflanze zur Vernichtung des Rüben nematoden anstatt der von ausgesprochenen Rübenstämmen des Wurmes so stark bevorzugten Rübe ist ein Mangel des Kühnschen Verfahrens, der dessen Wirksamkeit solchen Stämmen gegenüber sicher nicht erhöht hat. Wenn die auf dieses Verfahren gesetzten Hoffnungen sich in der Folge nicht erfüllten, so lag das aber auch wohl daran, daß Kühn den Vorrat und die Zähigkeit der Heteroderenbrut im Acker unterschätzte, die Aufnahmefähigkeit seiner »Fangpflanzen« aber höher einschätzte, als sie nach dem zwischen Wurm und Wirtspflanze bestehenden Wechselverhältnis überhaupt sein kann. Wenn aber behauptet wird, das Kühnsche Verfahren lasse die Zysten des Wurmes unberührt im Boden, so ist das, wie unsere Versuche mit Rübenwurzelköderung zeigten, keineswegs der Fall, denn auch die Zysten werden auf den Wurzelreiz der Fangsaat hin Larven entlassen, sofern nur der Boden warm genug ist.

Die einen Befall ausschließende Immunität mancher Rübenindividuen mag ihren Grund in der Variation der Einzelindividuen der Pflanze haben, die sich natürlich auch auf den Stoffwechsel und dessen Endprodukte (Wurzelsekrete!) erstrecken kann. Wenn aber der Wurm die bevorzugte Wirtspflanze der mindergewohnten vorzieht und beide so sicher unterscheidet, dann wird sein feines chemisches Empfinden ihn auch instand setzen können, auch unter den einzelnen Artindividuen der bevorzugten Nährpflanze eine Auswahl bezüglich ihrer besseren Eignung zu treffen. Nematodenfest aber werden nur Pflanzenindividuen sein können, die durch besonders starke Wüchsigkeit unter Mithilfe einer die Vegetation begünstigenden Witterung den Wurmbefall überwinden.

Daß schließlich nach Hellriegels¹⁾ Angaben schwer durch Heterodera geschädigte Rüben auffallend arm sind an Kali und Phosphorsäure und im Verhältnis zu dem 14 % betragenden Zuckergehalt gesunder Rüben nur 9 % oder gar 6 % Zucker liefern, nach Stoklasa²⁾ aber die Blätter der heteroderenkranken Pflanzen nur halb soviel Kalk wie die gesunder Pflanzen, dafür aber in enormer Menge lösliche Oxalsäure enthalten, zeigt deutlich die tief einschneidenden Änderungen, welche der Wurmbefall im Stoff-

¹⁾ Jahresb. üb. d. Fortschritte a. d. Gesamtgebiete der Agrikulturchemie, 1896, n. F., 18. Bd., S. 317.

²⁾ Zeitschr. f. physiologische Chemie, 1895, XXI. Jg., S. 79.

wechselchemismus der Pflanze bewirkt. Gerade diese Tatsachen lassen auch erkennen, in welchem Maße die Aufnahme mineralischer Substanz aus dem Boden mit dem Befall beeinträchtigt wird dadurch, daß die erkrankten Saugwurzeln ihrer Funktion entzogen werden. Sie machen es auch verständlich, daß der mit so feinem chemischen Empfinden ausgestattete Parasit nicht unbeeinflusst bleiben kann von den mannigfachen Äußerungen einer Förderung oder Hemmung des Stoffwechsels der Pflanze unter Einwirkung äußerer Faktoren, sondern in einer seinen Bedürfnissen entsprechenden Weise auf sie reagiert.

Die alte Erfahrung, daß nasse Sommer den Nematodenschaden verringern, trockene Sommer ihn dagegen erhöhen, kann nur auf die Tatsache zurückzuführen sein, daß nasse Sommer, die gewöhnlich auch kühle sind, die Bodentemperatur herabsetzen und damit die Entwicklung des Wurmes einschränken, die Pflanze selbst aber weniger unter dem Befall leiden lassen, als das in dürren heißen Sommern geschieht. Denn soviel Feuchtigkeit ist auch in noch so trockenen Zeiten im Boden selbst wohl immer vorhanden, daß der Wurm seine Einwanderung in die bis in 120 cm Bodentiefe hinabreichende Rübenwurzel vollziehen kann.

Wenn man aber in den ersten Jahren der Rübennematodenforschung eine tiefe Unterbringung der mit Nematoden erfüllten Unterkrume durch sogenanntes Spatpflügen für zweckmäßig hielt und das zum Teil auch heute noch empfohlen wird, so kann dem gegenüber nicht stark genug betont werden, daß gerade die im Rübenbau übliche Tiefkultur mit zu den Hauptursachen der starken Verseuchung gerade der Rübenäcker gezählt werden muß. Immer von neuem werden hierdurch die ungeheuren Zystenmengen, welche, dicht am Rübenkörper gebildet, in der Krume lagern und gerade die sogenannte Abfallerde so zystenreich und zu einem besonders gefährlichen Verschleppungsmittel machen, in den Untergrund gebracht, um hier den Boden nur um so durchgreifender und anhaltender zu verseuchen. Wenn aber nach Jordan¹⁾ und Scharf²⁾ Flachkultur den Nematodenschaden vermindert, so mag die Ursache hierfür mit in dem Umstand zu suchen sein, daß sich tief kultivierter Boden stärker und weiter hinab erwärmt als flachgepflügter, und andererseits, worauf Müller und Molz (l. c.) hinweisen, durch kapillaren Wasseraufstieg die Bodenfeuchtigkeit und damit die Zahl der auflaufenden Rübenpflänzchen und der einwandernden Larven erheblich vergrößert wird. »Beide Faktoren bewirken beim Verziehen der Rüben eine sehr beträchtliche Verminderung der Nematodenweibchen im Frühjahr, wodurch einer allzu starken Vermehrung der Nematoden in den späteren Entwicklungsperioden vorgebeugt wird« (l. c. S. 1021). Gerade die intensive Bodenpflege, welche die Kultur der Zuckerrübe erfordert, gab dem Rübenboden jene Eigenschaften, welche auch dem Gedeihen von *Heterodera schachtii* so förderlich sind: Lehmig-humöse Zusammensetzung mit guter wasserhaltender Kraft, dunkle Farbe der Oberfläche mit hohem Wärmeabsorptionsvermögen, lockere krümelige Beschaffenheit und Reichtum an organischen Resten (starke Stalldüngung!), welche die Wärmeausstrahlung herabsetzen, und endlich leichte Durchdringbarkeit für die Wurzeln und für den Parasiten.

¹⁾ Zit. nach Stift, Öst.-Ung. Zeitschr. f. Zuckerindustrie u. Ldw., 41. Jg., 3. Heft, 1912.

²⁾ Wiener Landw. Zeitung, 1903, 53. Jg., S. 584.

Wenn ferner endlich das Vanhasche¹⁾ Überflutungsverfahren noch das Austrocknungsverfahren desselben Autors, noch auch das Erstarrungsverfahren Karpinskis²⁾ je zum Ziele führen können, so ergibt sich der Grund hierfür schon aus unseren Feststellungen über die Widerstandskraft der Heteroderezysten gegenüber den verschiedensten äußeren Einflüssen. Die zahlreichen Möglichkeiten der Artverbreitung, die dem Wurm zur Verfügung stehen, lassen weiterhin aber auch die Isolierung verseuchter Flächen durch Ziehen tiefer mit Ätzkalk auszustreuender Gräben als unzureichend erscheinen. Die Tiefe, bis zu der *Heterodera schachtii* im Boden überhaupt vorzudringen vermag, und die gelegentlich vielleicht sogar der Wurzeltiefe der Rübe gleichkommen mag, dazu auch die rasche Vermehrungsfähigkeit des Schädling's mußten schließlich auch jedweder Bekämpfung mit chemischen Mitteln einen Dauererfolg versagen, weil bisher noch kein Mittel dieser Art gefunden worden ist, welches auch bis zu den tiefer gelagerten Dauerzysten vordringt, ohne seine Wirkung als Nematodocid einzubüßen.

VIII. Neue Wege zur Bekämpfung des Wurmes.

Die Betrachtung des Systems der Arterhaltung des Wurmes hat uns neben dessen Widerstandsfähigkeit auch Schwächen erkennen lassen, denen zufolge er im Kampfe mit äußeren Faktoren schließlich unterliegen muß, wenn diese ihm dauernd ungünstig sind. Der Angriffspunkte, an denen der Wurm zu fassen ist, sind nur sehr wenige. Mehr als sonst erscheint es aber gegenüber diesem Parasiten geboten, das Übel an der Wurzel zu fassen, und als solche erkannten wir jene braunen Dauerzysten, welche gerade in der, Kultur- und Bekämpfungsmaßnahmen nur schwer zugänglichen Tiefe des Ackers, unbehelligt, als zähste Träger der Verseuchung, um so länger ausharren, je sorgsamer der Anbau geeigneter Nährpflanzen vermieden wird.

Nicht auf den Fang einiger der Milliarden und Abermilliarden im Boden wandernder Larven kann es ankommen, nicht ist der Parasit durch bloßes Aushungern zu vernichten oder durch chemische Mittel allein, welche das Übel nicht an seiner Wurzel treffen. Da die freie Larve, gegen welche Kühn (l. c.) mit seinem Fangpflanzenverfahren kämpfte, wie wir sahen, auf die Dauer doch nicht ohne Nahrung im Boden fortzuleben vermag, so erübrigt sich deren Fang oder unmittelbare Vernichtung. Das Vorgehen gegen *Heterodera schachtii* hat sich vielmehr lediglich gegen die Dauerzysten als eigentliche Träger der Bodenverseuchung zu richten, und es kann nur darauf ankommen, sie unschädlich zu machen und ihre Neubildung zu verhüten.

Eine Neuinfektion gesunder oder gereinigter Ackerflächen wird aber — und das gilt bekanntlich von jeder Schädling'sbekämpfung überhaupt — selbst, wenn die Düngung der Felder mit Klärteichschlamm und Fabrikkompost unterbleibt und die Verschleppung infizierten Bodens durch Mensch, Tier und Wirtschaftsgeräte sorgsam vermieden wird, nur dann erfolgreich verhütet werden können, wenn die Reinigung verseuchter Bezirke einheitlich und gleichzeitig erfolgt. Ein Parasit, der wie *Heterodera schachtii* durch

¹⁾ »Die Rübennematoden«, Berlin 1896, (Parey) u. Wiener Landw. Zeitg., 1897, 47. Jg., S. 653.

²⁾ Zentralblatt f. die Zuckerindustrie, 1902, 10. Jg., S. 842.

Jahrzehnte lang forcierten Raubbau im Acker in so ungeheuren Massen hochgezüchtet wurde, läßt sich nicht von heute auf morgen wieder beseitigen. Es bedarf dazu einiger Geduld und einer Zähigkeit, die derjenigen des Schmarotzers überlegen sein muß.

Da der Brutinhalt der in der Tiefe ruhenden Dauerzysten gegen alles äußere Ungemach so vortrefflich geschützt ist, erscheinen alle Wege, diesem Schutze entgegenzuwirken, von vornherein ungangbar. Direkte Maßnahmen zur Vernichtung gerade dieser Zysten kommen somit nicht in Frage, und es kann daher nur darauf ankommen, deren Brutinhalt ihrem Schutze zu entziehen. Das wird aber nicht dadurch erreicht, daß man dem Schmarotzer günstige Lebensbedingungen vorenthält, sondern man muß ihm im Gegenteil denkbar günstige Entwicklungsmöglichkeiten bieten. Nur auf diesem Wege kann es gelingen, den Zysteninhalt in die empfindlichere Larvenform überzuführen, deren Agilität mit dem Aufwand an Lebensenergie auf der Suche nach geeigneten Wirtspflanzen einen Verbrauch der im Körper aufgespeicherten Reservestoffe bedingt, dem die Larve schließlich erliegen muß, wenn ihr eine andere Nahrungsquelle nicht die Möglichkeit bietet, ihren Entwicklungsgang zu vollenden.

Es gilt also, den Brutinhalt der Zyste zu aktivieren, um ihm dann die Entwicklungsmöglichkeit abzuschneiden. Das ist nach unseren Untersuchungen möglich, und nur auf die Resultate unserer Laboratoriumsversuche gründet sich zunächst das hier in Vorschlag gebrachte Bekämpfungsverfahren, welches ich kurz als »Aktivierungsverfahren« bezeichnen will, das aber im Feldversuch oder in der Praxis, wie ich gleich vorausschicken will, eine Erprobung bisher noch nicht erfuhr.

Eine Aktivierung und Vernichtung der Brut aller im verseuchten Boden überhaupt vorhandenen Dauerzysten würde wohl nur dann zu erreichen sein, wenn man unter jahrelanger Ausschaltung von Wirtspflanzen als Ertragsfrucht den Embryonen alljährlich günstige Gelegenheit zum Verlassen der Eier und der Zysten gäbe. Die Aktivierung der Larven würde dabei auf rein biologischem Wege durch Einsaat der bevorzugten Wirtspflanze als Reizpflanze (nicht als Fangpflanze) zu einer Zeit erfolgen müssen, zu der auch die sonstigen äußeren Faktoren (Bodentemperatur und -feuchtigkeit) der Entwicklung des Parasiten günstig sind. Der alsbald eintretende starke Befall dieser Reizpflanzensaat durch Larven der massenhaft in unmittelbarer Nähe lagernden Zysten würde die Saat rasch wirkungslos machen, d. h. die anlockende Reizwirkung ihrer Wurzelabscheidungen für die übrigen noch in den Zysten geborgenen Embryonen des Wurmes abstumpfen. Das gerade dürfte der Grund des Mißerfolges beim Fangpflanzenverfahren sein, daß mit jeder Fangsaat nur ein verhältnismäßig geringfügiger Bruchteil der durch die Fangpflanze im Boden aktivierten Larven beseitigt wird. Das längere Stehenlassen der Reizpflanzensaat, die ja durch Neubewurzelung den vorübergehenden fehlenden Wurzelreiz ständig erneuert, kann aber ebensowenig in Frage kommen, wie das Stehenlassen von Fangpflanzen. Es würden sich an den Wurzeln herangereifte Weibchen beim Eintritt ungünstiger Witterung leicht zu Dauerzysten umbilden und gerade das muß vermieden werden. Es wäre vielmehr jede Reizpflanzensaat schon dann zu vernichten, ehe noch die in die Wurzeln eingewanderten weiblichen Larven ihre Entwicklung beendet haben und befähigt sind, sich in Dauerzysten zu verwandeln.

Die jungen Weibchen dürfen also jenen Reifegrad nicht erreichen, der sie eine Stoffwechselhemmung der Pflanze mit Umbildung zur Dauerzyste beantworten lassen könnte. Das wird sich verhindern lassen durch Vernichtung der Reizpflanzen noch vor dem Zeitpunkte, zu welchem die Weibchen zum Zwecke der Befruchtung aus der Wurzel heraustreten, also etwa 8 Tage nach dem Auflaufen der Saat. Ein flaches Unterpflügen der Pflanzen wird hierbei genügen, denn es kommt nicht darauf an, ein etwaiges Wiederauswandern noch lokomotionsfähiger Larven zu verhüten, sondern nur die Wirtspflanze zu vernichten und die Bildung neuer Zysten zu verhindern. Das letztere wird dabei um so sicherer zu erreichen sein, je mehr die Bodenwärme die Agilität und Entwicklung des Schmarotzers begünstigt und dessen Nahrungsverbrauch und -bedürfnis damit in einem Maße steigert, daß er mit der Vernichtung der Wirtspflanze schließlich den Tod finden muß unter Bedingungen, die ein Ausdauern im Latenzzustande ausschließen. Die Bestellung des Bodens mit der Reizpflanze hat also unbedingt in der Periode der Hauptentwicklung des Wurmes zu geschehen, d. h. in den Monaten Juni bis September. Eine wiederholte Einsaat der Reizpflanze innerhalb derselben Vegetationsperiode, wie etwa beim Kühnschen Fangpflanzenverfahren, wäre zwecklos, denn die neue Saat müßte alsbald unter dem Befall der bereits durch die erste Einsaat aktivierten Brut ihre Wirkung verlieren. Auf größeren Flächen wäre eine solche Wiederholung des Verfahrens auch wirtschaftlich undurchführbar, denn die Not unserer Zeit verlangt eine ungeschmälernte Ausnutzung der Ertragsfläche. Wollte man also den Brutinhalt aller im Boden ruhenden Zysten auf diesem Wege aktivieren, so müßte man so lange die Reizpflanzensaat alljährlich wiederholen, bis keine Larven mehr in deren Wurzeln einwandern.

Eine Bekämpfung, wie die von *Heterodera schachtii*, welche bis zur erfolgten Sanierung des Bodens den Anbau von Wirtspflanzen, zum mindesten von allen stärker inklinierenden Pflanzen als Ertragsfrucht notwendigerweise ausschließen muß, wenn sie überhaupt Erfolg bringen soll, darf sich nicht auf allzulange Zeit ausdehnen, wenn die Rentabilität des Anbaues nicht unter ihr leiden soll. Sie darf das um so weniger, wenn ihre rechtzeitige Durchführung eine möglichst frühe Räumung des Ackers von der Hauptfrucht erfordert. Die Ausdehnung der Aktivierung auf alle überhaupt im Boden befindlichen Zysten kann also nicht in Frage kommen. Es genügt, nur jene Zysten diesem Verfahren zu unterwerfen, welche Bekämpfungsmitteln anderer Art unzugänglich bleiben und an deren Widerstandsfähigkeit an sich brauchbare Verfahren bisher gescheitert sind. Das Aktivierungsverfahren ist daher mit einer unmittelbaren Vernichtung zu kombinieren, die zunächst alle erreichbaren Zysten der Ackerkrume unschädlich macht, ehe man zur Anwendung der Aktivierung überhaupt schreitet.

Wie ein solches kombiniertes Verfahren sich im Wirtschaftsbetriebe am besten durchführen läßt, das festzustellen, wird noch das Ziel praktischer Versuche sein müssen. Wie ich mir seine Ausführung denke, mag aus Folgendem ersehen werden.

Wir haben in einem früheren Abschnitt dieser Arbeit Ammoniak als ein wohlfeiles und noch in sehr starker Verdünnung rasch und sicher wirkendes Tötungsmittel für freie Heteroderenlarven ebenso wie für den Brutinhalt der Dauerzyste, ja selbst für bereits in die Wurzeln eingewanderte Individuen kennen gelernt. Seine rechtzeitige Verwendung

in reinem Zustande zur Bodendesinfektion darf als unbedenklich bezeichnet werden, und ich halte sie sogar für besonders empfehlenswert auch aus wirtschaftlichen Gründen. Die Benutzung dieses ohnehin billigen Chemikals zur Boden-sanierung führt dem Acker gleichzeitig Stickstoff zu, und diese dem Landwirt willkommene Nebenwirkung als Düngemittel vermindert die mit seiner Anwendung verbundenen Unkosten.

Ich weiß mich damit sehr wohl im Gegensatze zu älteren Autoren, welche die zuerst von Willot¹⁾ in Frankreich nicht ohne Erfolg eingeführte Behandlung rübenmüder Böden mit ammoniakalischem Gaswasser ablehnen. Wenn ihre Versuche zu Mißerfolgen führten, so kann einerseits eine unzeitige Anwendung oder unreine Beschaffenheit des von ihnen benutzten Gaswassers der Grund hierfür sein, wahrscheinlicher aber ist es, daß jene Autoren von seiner Wirkung einen vollen Erfolg erwarteten. Diesen vermag es ebenso wenig zubringen, wie jedes andere Chemikal, da seine Tiefenwirkung hierzu nicht ausreicht.

Gerade in jüngster Zeit hat Gaswasser mangels anderen Stickstoffdüngers vielfach in der landwirtschaftlichen Praxis zu Düngezwecken Verwendung gefunden. Wo es im Herbst oder Winter vor der Frühjahrsbestellung auf den Acker gebracht wurde, sind gute Erfolge damit erzielt worden, und man geht wohl kaum fehl in der Annahme, daß gelegentlich berichtete Mißerfolge auf ungeeignete Beschaffenheit oder aber verspätete Anwendung desselben, d. h. zu kurz vor der Aussaat, zurückzuführen sind. Obwohl die Benutzung von Gaswasser manchem Landwirte also bereits geläufig ist, möchte ich seiner Verwendung als Nematodocid nicht das Wort reden, weil seine chemische Zusammensetzung eine recht wechselnde ist. Weiter aber ist auch aus wirtschaftlichen Gründen sein Bezug für die Zwecke der Boden-sanierung oder -düngung nicht zu empfehlen. Die gewöhnlich nur 1 bis 2 % betragende, selten stärkere Konzentration seines Ammoniakgehalts lohnt den teuren Antransport nicht. Man verwendet daher besser reine Ammoniaklösung, die in stärkstmöglicher Konzentration am besten unmittelbar von der Gasfabrik bezogen und erst am Orte der Verwendung mit Wasser verdünnt wird.

Die Bekämpfungsmaßnahmen selbst hätten sich etwa so zu gestalten.

Vorbereitende Maßnahmen. Da die braunen Dauerzysten des Wurmes, wie Fuchs (l. c.) gezeigt hat, um so ärmer an Brut werden, je älteren Jahrganges sie sind, die Brut selbst aber gleichzeitig damit um so weiter in ihrer Entwicklung fortgeschritten und also auch um so leichter aktivierbar ist, werden die Bekämpfungsmaßnahmen am ehesten dort zum Ziele führen, wo man nach mehrjährigem Klee- oder Luzerneanbau oder auch nach einjährigem Anbau einer nicht oder doch sehr wenig inklinierenden Frucht mit ihrer Durchführung beginnen kann. Sie wird mehr Aufwand an Zeit und Geld erfordern, wo man sie unmittelbar nach der Hauptwirtspflanze des Wurmes einschaltet. Es erscheint darum und ganz besonders auch mit Rücksicht auf die für die Dauer der Bekämpfung zu wählende Fruchtfolge unbedingt geboten, sich vorher Gewißheit darüber zu verschaffen, welche Pflanzen vom bodenständigen Stamme des Wurmes bevorzugt und in bedenklichem Umfange befallen oder aber nur vereinzelt bzw. überhaupt nicht von ihm angenommen werden.

¹⁾ Journal des Fabricants de sucre, 1890, 31. Jg., Nr. 51 u. Comptes rendus, 1890, 3. Bd.

Das wird dem betreffenden Landwirt zumeist schon aus eigener Erfahrung bekannt sein. Wenn nicht, kann er sich auch nach den hier früher beschriebenen Methoden Gewißheit darüber verschaffen. Zur Sicherung des Erfolges der Bekämpfungsmaßnahmen erscheint es mir jedoch das Beste, möglichst schon im vorhergehenden Herbste ein nicht zu karg bemessenes Bodenquantum (etwa ein Postkolli Erde, verschiedenen Stellen der Ackerkrume entnommen) an die nächste sachkundige Untersuchungsstelle zum Zwecke einer diesbezüglichen Prüfung des Wurmes einzusenden. Nach dem Resultat dieser Prüfung ist dann die Fruchtfolge für die Dauer der Bekämpfung aufzustellen, wobei nicht-inklinierende Pflanzen unbedingt zu bevorzugen sind. Läßt sich die Aufnahme nematodenunsicherer Pflanzen in die Fruchtfolge nicht vermeiden, dann soll man unter Beschränkung auf ein Mindestmaß doch wenigstens tiefwurzelnnde Pflanzen ausschließen, damit nicht der Zystenbestand auch noch eine Vermehrung in der Tiefe des Bodens erfährt. Die Bekämpfung hat sich dann natürlich um so intensiver zu gestalten. Bei der Fruchtfolgewahl ist ferner darauf zu achten, daß die anzubauenden Ertragsfrüchte das Feld so früh im Jahre räumen, daß sich möglichst oft Gelegenheit zur Ausführung einer Reizpflanzensaat unmittelbar nach erfolgter Aberntung, also etwa im August und September bietet. Nicht ganz nematodensichere Pflanzen wird man dabei möglichst an erster Stelle in die Fruchtfolge einreihen, damit die unter ungünstigen Witterungsverhältnissen sich etwa neubildenden Dauerzysten wenigstens von einer noch folgenden Bodendesinfektion mit erfaßt werden.

Bekämpfung. Sie beginnt mit Desinfektion der Herbstfurche durch Ammoniak zum Zwecke der Abtötung des Hauptbestandes der Zysten in der Ackerkrume. Wo die Wasseranfuhr zur Verdünnung der konzentrierten Ammoniaklösung keine besonderen Schwierigkeiten macht, wird man den Boden mit einer einprozentigen Lösung ausreichend behandeln können; wo die Wasserbeschaffung erschwert ist, wird man sparsamer sprengen, dafür aber die Konzentration der Lösung verstärken. In diesem Falle wird man bis zu einer zweiprozentigen Konzentration schreiten müssen. Die Besprengung des Bodens wird am besten unmittelbar dem Pflügen vorangehen, damit die ammoniakdurchtränkte Schicht sogleich in die Tiefe gelangt. So durchdringt das nachher freiwerdende Ammoniakgas den Boden am besten und verflüchtigt sich nicht an der Luft. Die Desinfektion soll an einem nicht zu warmen trockenen Tage, nicht aber an einem Regentage erfolgen. Im nächstfolgenden Herbste wird sie in der gleichen Weise noch einmal wiederholt.

Nebenher wird nun, so oft das die gewählte Fruchtfolge nur zuläßt, alljährlich je eine möglichst dichte Reizpflanzensaat unmittelbar nach erfolgter Räumung des Feldes von der Ertragsfrucht so eingeschaltet, daß ihr Auflauf und die erste Entwicklung noch in die Hauptbrutperiode des Wurmes fallen, also spätestens Anfang September. Die Einsaat der Reizpflanze ist dann so oft jährlich zu wiederholen, bis eine Untersuchung derselben und des Bodens, den letzteren als nematodenrein erkennen läßt. Diese Kontrolluntersuchung hat durch ein sachkundiges Laboratorium zu erfolgen, dem zu diesem Zwecke abgeschnittene und sauber gewaschene, in zehnfach verdünntem Formaldehyd aufbewahrte Würzelchen der letzten Reizpflanzensaat mit einer Bodenprobe einzusenden sind. Wurzel- und Bodenprobe müssen dabei möglichst vielen verschiedenen Stellen des Ackers entstammen. Als Reizpflanze aber ist stets diejenige

zu wählen, die der Parasit am stärksten bevorzugt, d. h. an der er erfahrungsgemäß den meisten Schaden anrichtet, Das wird in der Regel die inklinierende Pflanze sein, welche in der bisherigen Fruchtfolge am häufigsten wiederkehrte. Das Vernichten der einzelnen Reizpflanzensaat erfolgt etwa 8 Tage nach dem Auflaufen einfach durch Unterpflügen, mit dem in geeigneter Form auch die Ammoniakdesinfektion am vorteilhaftesten gleich verbunden werden kann. Eine mikroskopische Kontrolle des Befalls der Reizpflanzen, wie sie das Kühnsche Fangpflanzenverfahren erfordert, erübrigt sich.

Folgerichtig durchgeführt, muß ein solcherart kombiniertes Vorgehen m. E. schon im Laufe der normalerweise den Rübenanbau bzw. den Anbau der meistgeschädigten Pflanze unterbrechenden Fruchtfolgeperiode zum Ziele führen, die Hauptmasse der Zysten also vernichten, den verbleibenden Rest aber der Entleerung zuführen. In unseren Laboratoriumsversuchen entleerten sich selbst einjährige Zysten unter im Prinzip gleichen Bedingungen, wie sie das Aktivierungsverfahren bietet, schon im Laufe einiger Wochen völlig ihres Inhaltes, nach Fuchs aber enthielten einem 5 Jahre hindurch völlig vegetationsfrei gehaltenen Boden entnommene Zysten prozentual nur noch wenig Brut. Die Aktivierung wird also um so rascher zur Entleerung der in der Tiefe lagernden Zysten führen, je gründlicher die Entseuchung der oberen Bodenschichten erfolgte und je besser unter Berücksichtigung aller die Entwicklung des Schmarotzers begünstigenden Faktoren der Zeitpunkt ihrer Durchführung gewählt wurde. Es ist also auch darauf zu achten, daß der Anbau der Reizpflanze zu einer Zeit erfolgt, in welcher der Boden noch warm genug ist. Das Schlüpfen der Embryonen aus den Eiern erfordert, wie unsere Versuche zeigten, eine Mindestwärme von 18°C , die der Boden in unseren Breiten eben gewöhnlich nur in den Monaten Juni bis September erreicht.

Sofern es sich um Entseuchung nur einzelner Nematodenherde geringeren Umfangs handelt, wird man die Bekämpfung leicht intensiver gestalten können, wenn man die von den in weiterem Umkreise abzusteckenden Herden unterbrochene noch gesunde Fläche mit einer möglichst heteroderensicheren Pflanze (Luzerne oder eventuell auch Klee) bestellt, auf einen Ertrag der verseuchten Flecken aber ganz verzichtet. Hier werden dann die Ammoniakdesinfektion und die Aktivierung so oft als möglich und notwendig, und zwar im selben Jahre nacheinander, wiederholt, wobei die Desinfektion am besten gleichzeitig mit dem Unterpflügen der Reizpflanze erfolgt, damit auch die schon aktivierten Larven und alle in die Wurzeln eingewanderten Schmarotzer durch das Gas alsbald abgetötet werden. In diesem Falle kann die nächstfolgende Reizpflanzensaat schon 4 Wochen nach der vorausgegangenen Desinfektion erfolgen, ohne daß ihr Auflauf unter der die Keimung verzögernden Wirkung des Ammoniaks leidet. Auch die Sanierung solcher Herde ist natürlich erst dann als beendet zu betrachten, wenn die letzte Reizpflanzensaat bei der Prüfung als befallsfrei erkannt wurde.

Ob es für die Bodendesinfektion empfehlenswerter ist, die Entwicklung des Ammoniakgases im Boden selbst durch Einführung von schwefelsaurem Ammoniak und Ätzkalk mit nachfolgender reichlicher Bewässerung zu bewirken, ein Verfahren, das nach

Hollrung¹⁾ zu günstigen Ergebnissen geführt haben soll, oder ob die Verwendung von Ammoniaklösung besser wirkt, müssen praktische Versuche erweisen. Jene Methode dürfte besonders dann recht brauchbar sein, wenn man die Bewässerung der Natur selbst überlassen kann, denn damit würden die Unkosten für die Wasseranfuhr gespart und die Durchführung der Desinfektion nicht unwesentlich erleichtert.

Nach der mit der Kultur von Dauerzysten des Wurmes in Wurzelablaufwasser der Wirtspflanze von uns gemachten Erfahrung, daß nämlich die Aktivierung der Brut bei genügender Wärme in ergiebigstem Maße auch dann erfolgt, wenn die Wurzelabscheidungen der bevorzugten Wirtspflanze allein auf die Zysten wirken, lag es nahe, in eine speziellere Untersuchung auch darüber einzutreten, welches wohl derjenige Bestandteil des Wurzelsekretes ist, der die in Latenz schlummernde Brut des Wurmes so erfolgreich aus den Zysten herauslockt. Gelänge es, diesen reizwirksamen Stoff chemisch zu isolieren und in rationeller Weise künstlich darzustellen, so wäre damit die Grundlage geschaffen für eine sehr viel einfachere Bekämpfung des Wurmes; die nicht in dem Maße wie jenes Verfahren mit Bestellungsarbeiten verbunden und damit auch vom Wetter abhängig wäre. Diese Überlegung gab mir Veranlassung zu einer Reihe von Versuchen, die aber bisher zu einem endgültigen Abschlusse noch nicht gelangt sind und deren Erläuterung daher einer weiteren Veröffentlichung vorbehalten bleiben muß.

Das gleiche gilt von Versuchen, die in ganz ähnlicher Weise, wie unsere oben dargelegten reizphysiologischen Untersuchungen, ausgeführt, Reaktionen auf chemische und thermische Reize u. a. bei *Heterodera radicolica* Greef, *Tylenchus dipsaci* Kühn und *Tylenchus tritici* Bauer deutlich erkennen ließen. Auch diese Parasiten lassen sich auf dem Wege zur Wirtspflanze augenscheinlich durch chemische Reize leiten und sind bezüglich ihrer Entwicklung zum Teil in starkem Maße abhängig von den Schwankungen der Bodentemperatur.

IX. Zusammenfassung.

Das ausgedehnte Vorkommen der »Rübenmüdigkeit« in Deutschland und die Fähigkeit des Urhebers dieser Kalamität (*Heterodera schachtii* Schmidt) zu rascher Anpassung, Vermehrung und Verbreitung gefährden den Anbau auch anderer volkswirtschaftlich wichtiger Feldfrüchte. Praktisch durchführbare Maßnahmen, welche eine Reinigung der verseuchten Flächen von diesem Wurme erwarten lassen, sind bisher nicht bekannt geworden. Die Nematodenfrage ist daher mehr denn je eine Frage von hoher wirtschaftlicher Bedeutung.

Träger der Verseuchung des Bodens sind die braunen Dauerzysten des Wurmes. Der Gehalt an solchen und die Tiefe ihres Vorkommens kennzeichnen den Verseuchungsgrad des Ackers und bilden eine sichere Grundlage für die Begutachtung rübenmüder Böden auf Grund der mit einem besonderen Siebsatze (Bodenprüfer) leicht durchzuführenden quantitativen Untersuchung.

Die der Dauerzyste entschlüpfte Larve des Wurmes strebt zielsicher der Wirtspflanze zu. Ihr Verhalten gestattet die Verwendung einfach herzustellender Köder zur Prüfung des Bodens auf das Vorhandensein solcher Larven und zur Kontrolle des Er-

¹⁾ Zit. nach Sächs. Landw. Presse Nr. 49. 42. Jg., 1921.

folges durchgeführter Bekämpfungsmaßnahmen. Mit ihrer Hilfe läßt sich durch Treiben der Dauerzysten auch die parasitische Zuneigung des bodenständigen Heteroderenstammes zu anzubauenden Kulturpflanzen schon vor der Bestellung erkennen und bei der Fruchtfolgewahl berücksichtigen.

Das Verhalten der wandernden Larven wird bestimmt durch thermische und chemische Reize. Unzutraglich hohe und niedere Bodentemperaturen hemmen deren Lebensenergie und lassen sie schließlich erschlaffen bzw. erstarren, zuträgliche Wärmegrade steigern ihre Agilität auf ein Maximum, das bei Temperaturen um 25° C erreicht wird. Die mit der Entfernung abnehmende Konzentration der wasserlöslichen Stoffwechselprodukte der Wirtspflanzenwurzel wird von den Larven als richtunggebender Reiz empfunden. Die Zielsicherheit ihrer Wanderung aus weiter Entfernung zur Wirtspflanze hin sowie ihre Fähigkeit, die bevorzugte von der ungewohnten oder ganz ungeeigneten Nährpflanze scharf zu unterscheiden, finden ihre Erklärungen in diesem fein ausgeprägten chemischen Empfinden. Dasselbe wird durch fortgesetzte einseitige Ernährung an der gleichen Wirtspflanze auf die Wurzelsekrete gerade dieser Pflanze einseitig spezialisiert. Der Wurm wird dadurch zum Massenschädling derselben und bildet Stämme, die nicht ohne weiteres auch an anderen geeigneten Nährpflanzen zum Massenbefall schreiten.

Auch die im Innern der Dauerzysten in Latenz verharrenden Larven und die noch im Ei eingeschlossenen Embryonen sind für jene thermischen und chemischen Reize in hohem Maße empfänglich. Unter deren Benutzung in einer den natürlichen Verhältnissen entsprechenden Form gelingt es, selbst neu gebildete einsömmerige Zysten schon in wenigen Wochen der völligen Entleerung zuzuführen, welche sich sonst erst im Verlaufe von Jahren zu vollziehen pflegt.

Die Entleerung der Zysten erfolgt auch bei Fernhaltung jeder Wirtspflanze unter der Einwirkung der Wurzelabscheidung allein.

Einer Minderzahl von Nachkommen hochgradig spezialisierter Heteroderenstämme bleibt ein allgemeines Anpassungsvermögen erhalten. Sie ermöglichen das Fortbestehen der Art auch unter geänderten Existenzbedingungen und eine rasche Anpassung auch an neue Nährpflanzen.

Das zähe Aushalten des Wurmes im Boden und das Scheitern der bisherigen Versuche zu seiner Vertilgung finden ihre Erklärung in einem überaus vielseitigen System der Arterhaltung und -verbreitung, durch das der Parasit seiner Entwicklung günstige Umstände auszunutzen, ungünstigen aber Widerstand zu leisten vermag.

In der Einwirkung des Wurmes auf die Wirtspflanze und umgekehrt in deren Einwirkung auf den Wurm ist ein Wechselverhältnis begründet, welches Hand in Hand mit dessen thermischer und chemischer Reizbarkeit und der die Brut erhaltenden, verbreitenden und deren Verbrauch regelnden Funktion der braunen Dauerzysten die Grundlage jenes Arterhaltungssystems bildet. Das Wechselspiel der Kräfte, welche Parasit und Wirtspflanze im Kampfe um ihr Fortbestehen entfalten, bewirkt eine Steuerung, durch welche dieser Kampf zum Vorteile des Wurmes unentschieden bleibt, ein zum Absterben der Wirtspflanze führender Überbefall und eine nutzlose Aktivierung des Brutinhaltes der im Boden ruhenden Zysten aber vermieden werden.

Die Bekämpfung des Wurmes hat sich unmittelbar gegen die Dauerzysten zu richten.

Die in der Ackerkrume ruhende Hauptmasse derselben ist durch Bodendesinfektion zu vernichten. Die Brut der für direkte Bekämpfungsmittel unerreichbar tiefliegenden Minderheit jener Zysten ist durch wiederholte Reizpflanzensaat während der Hauptentwicklungsperiode des Wurmes zu aktivieren, so daß sie nach Umbruch dieser Saaten im unbestellten Acker infolge des Fehlens geeigneter Wirtspflanzen zugrunde geht.

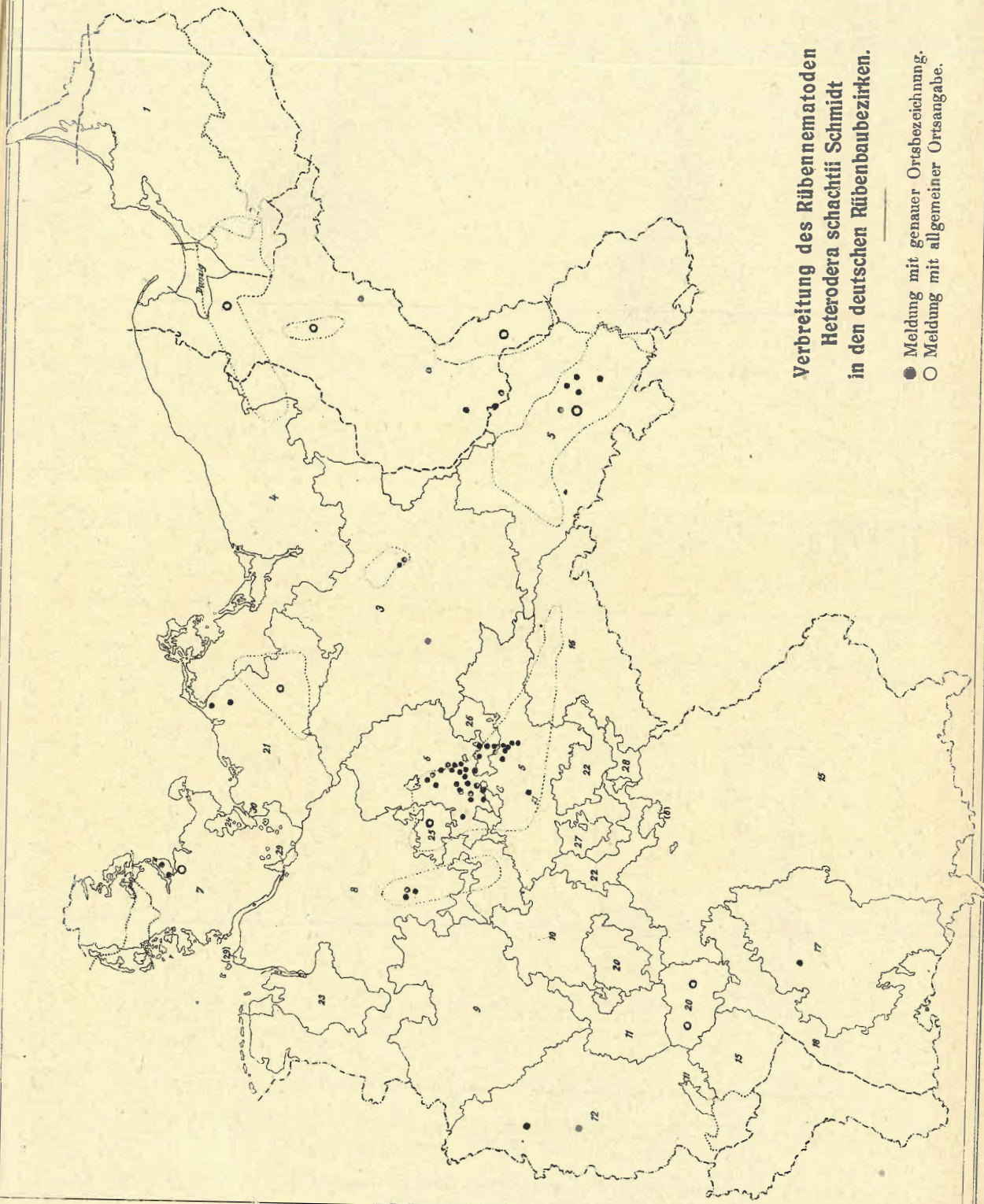
X. Schluß.

Bei der Ausarbeitung der vorstehend erläuterten Untersuchungen wurde nur die wichtigste Literatur über *Heterodera schachtii* Schmidt und deren Bekämpfung angeführt. Bei dem Umfange, den diese Literatur im Laufe der 60 Jahre seit Entdeckung des Erregers der Rübenmüdigkeit durch Kühn angenommen hat, ließ die für unsere Ausführungen gebotene Kürze eine Erwähnung aller das Gebiet behandelnden Veröffentlichungen nicht zu. Wer sich genauer über Einzelheiten dieser Literatur unterrichten will, der sei deshalb auf die eingehenden Referate von Stift verwiesen.

Abweichungen von den in meiner vorläufigen Mitteilung¹⁾ dargelegten Anschauungen finden ihre Erklärung in der Fortführung meiner Versuche, die naturgemäß neue Gesichtspunkte ergab, welche in jener Mitteilung noch nicht berücksichtigt werden konnten.

An der Durchführung der Laboratoriumsversuche beteiligte sich mit regem Interesse die technische Assistentin an der Biologischen Reichsanstalt, Fräulein M. Sundermann, der ich auch hier meinen besonderen Dank für ihre eifrige Mitarbeit aussprechen möchte.

¹⁾ Mitt. a. d. Biolog. Reichsanstalt f. Land- u. Forstwirtschaft, Heft 21, 1921, S. 22.



**Verbreitung des Rübennekrotens
Heterodera schachtii Schmidt
in den deutschen Rübenbaubezirken.**

- Meldung mit genauer Ortsbezeichnung.
- Meldung mit allgemeiner Ortsangabe.

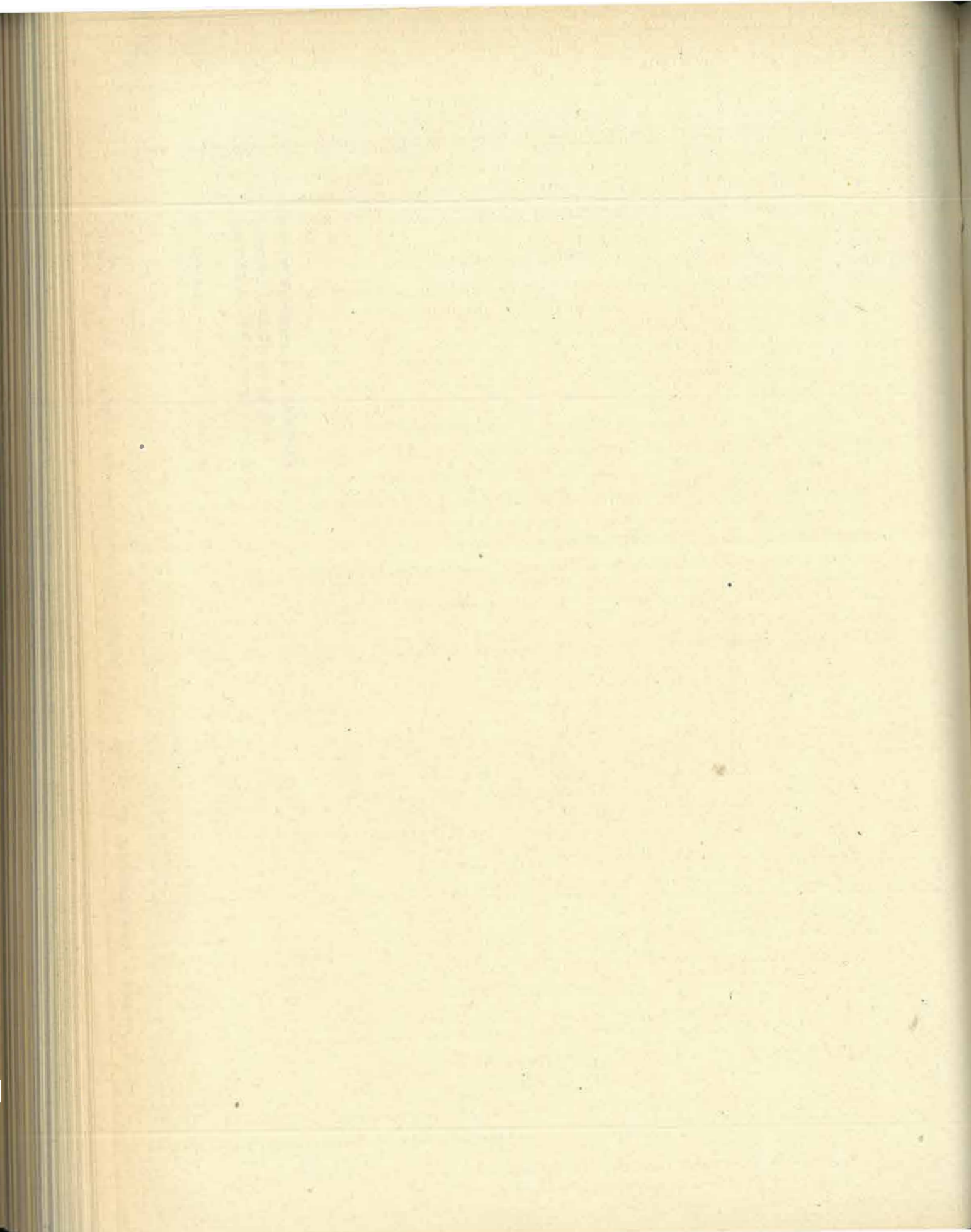


Fig. 1.

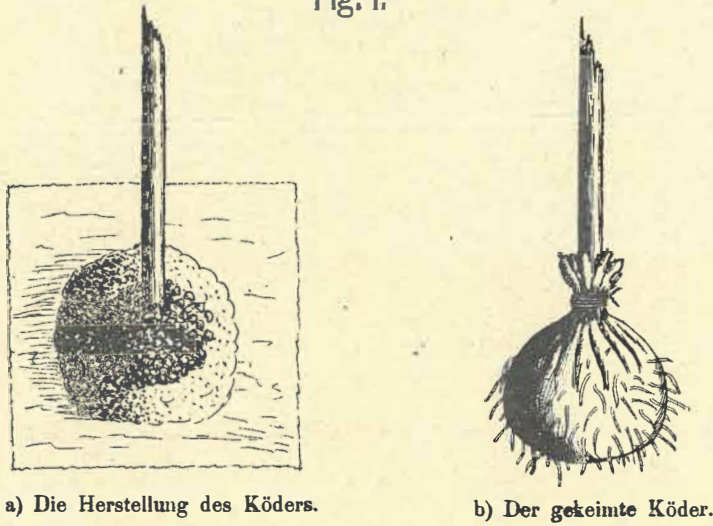
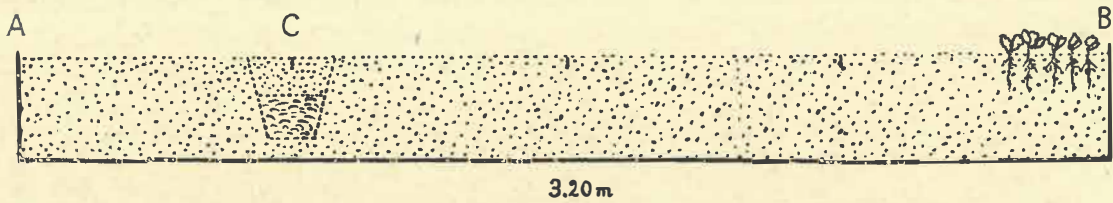
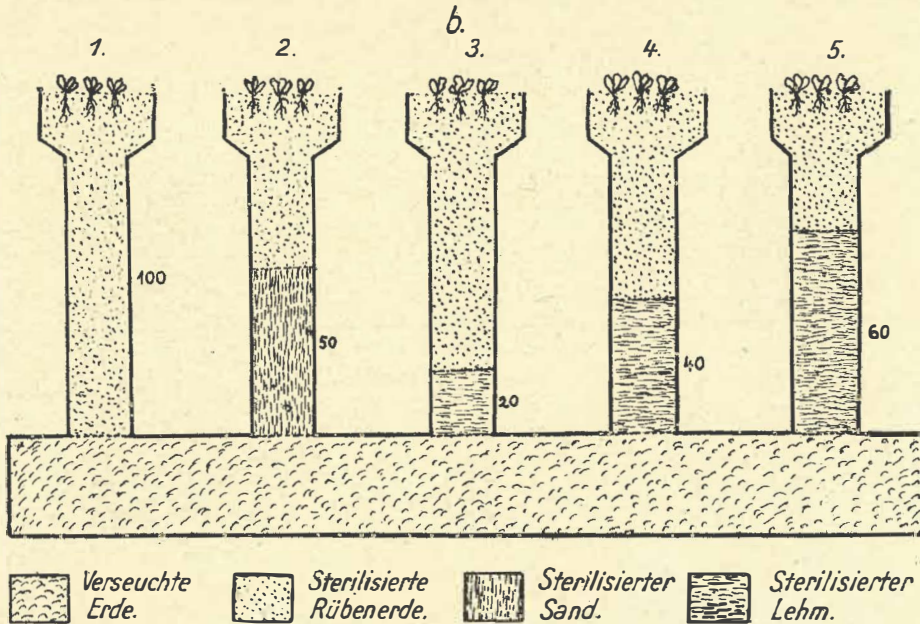


Fig. 2.
a.



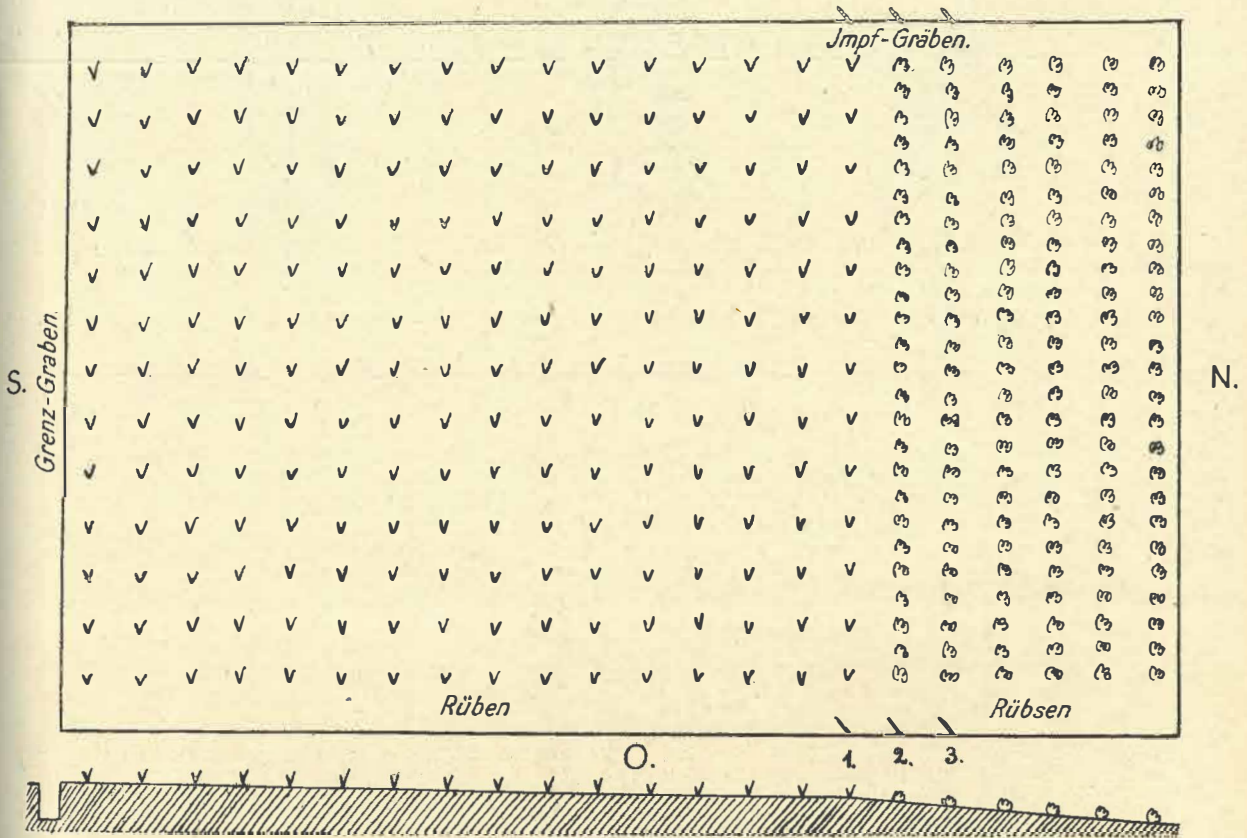
Versuch zur Feststellung des horizontal gerichteten Wanderungs- und Witterungsvermögens der Larven.



Versuch zur Feststellung des vertikal gerichteten Wanderungs- und Witterungsvermögens der Larven.

Fig. 3.

W.



Freilandversuch (Plan und Oberflächenprofil) zur Feststellung des Ausbreitungsvermögens des Wurmes und seines Verhaltens gegenüber verschiedenen Wirtspflanzen.

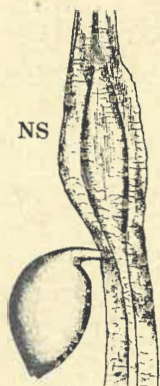


Fig. 4.

Nahrungsspeicher mit spindelförmigen Riesenzellenkomplex in der Durchsicht (Vergr. ca. 20). 6.1.21 aus dem Freiland.



Fig. 5.

Spindelförmiger Nahrungsspeicher, geplatzt, nebst anhaftendem Heteroderenweibchen (Vergr. ca. 20).

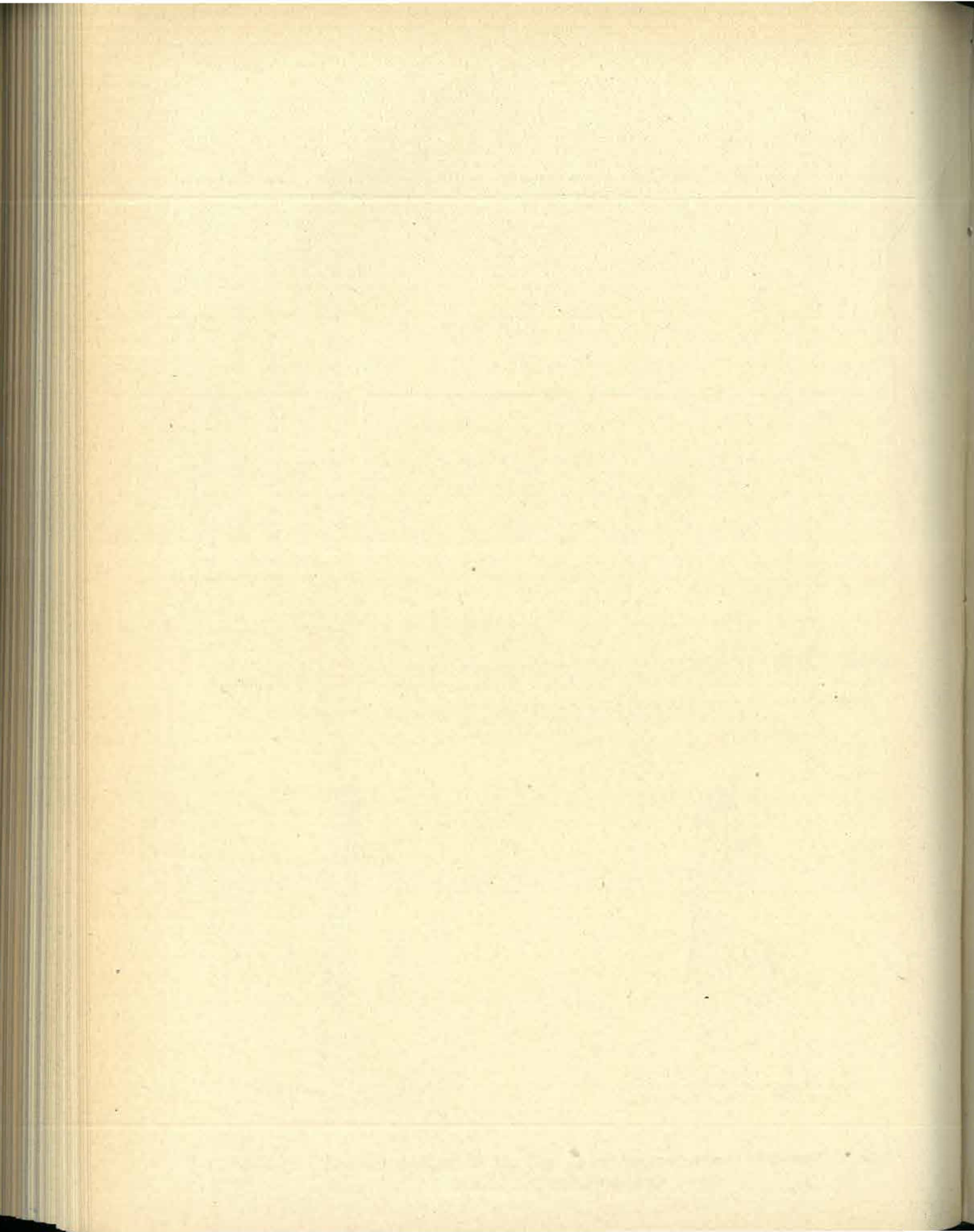




Fig. 6.

Junges Weibchen in der Wurzel mit noch schwach ausgebildetem Nahrungsspeicher in der Durchsicht (Vergr. ca. 35). 30. XII. 21 aus dem Freiland.



Fig. 7.

Nahrungsspeicher oberhalb eines schlüpfreifen Männchens in der Durchsicht (Vergr. ca. 35). 14. XII. 21 aus dem Freiland.

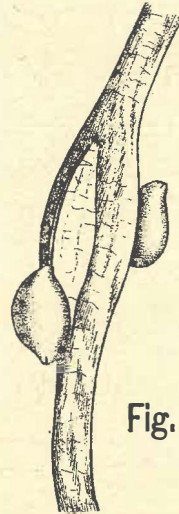


Fig. 8.

Gemeinsam benutzter Nahrungsspeicher zweier Weibchen mit aufgeplatzter Wurzelepidermis (Vergr. ca. 15). 30. XII. 21 aus dem Freiland.

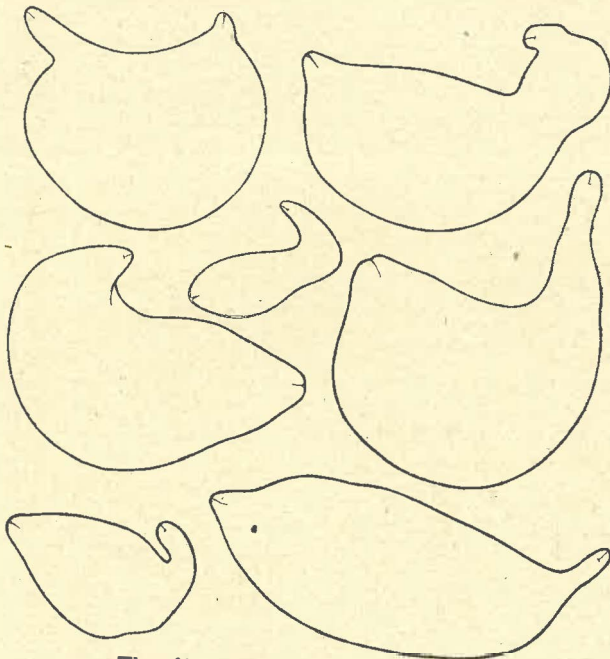


Fig. 11. Mißgestaltete Dauerzysten (Vergr. ca. 19).

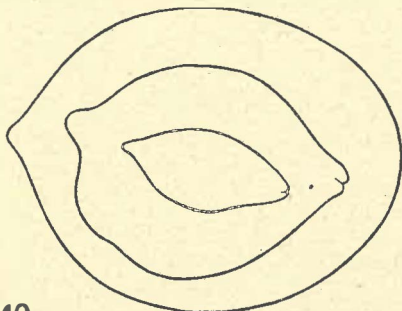


Fig. 10. Riesen- Normal- und Kümmerzyste (Vergr. ca. 19).

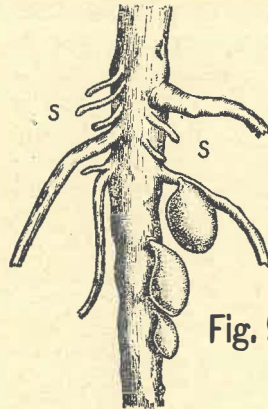


Fig. 9.

Saugwurzelbildung über einer Stelle starken Befalls (Vergr. ca. 20).

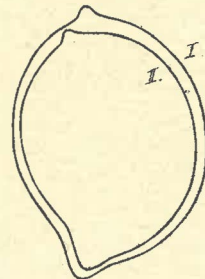


Fig. 12.

Umfang einer Dauerzyste (Vergr. ca. 19).
I. in bodenfeuchtem Zustande.
II. nach mehrstündigem Trockenliegen.

Tafel V.

Bodentiefe	Tag und Stunde der Ablesung	J a n u a r										F e b r u a r										M ä r z									
		1.-3.	4.-6.	7.-9.	10.-12.	13.-15.	16.-18.	19.-21.	22.-24.	25.-27.	28.-30.	1.-3.	4.-6.	7.-9.	10.-12.	13.-15.	16.-18.	19.-21.	22.-24.	25.-27.	28.	1.-3.	4.-6.	7.-9.	10.-12.	13.-15.	16.-18.	19.-21.	22.-24.	25.-27.	28.-30.
2 cm	8 ^h V.	-2	0	+1	0	-1	-2	0	0	-1	-3	-5	-4	-3	-3	-4	-4	-1	0	0	+2	+1	+1	+2	+2	+1	+1	+2	0	0	+1
5 cm	2 ^h N.	+1	+2	+3	+2	+2	-0,5	+1	+1	0	0	-2	-2	-2	-1	0	0	0	+1	+1	+3	+2	+1	+4	+3	+6	+2	+2	+3	+2	+2
15 cm	8 ^h V.	-2	0	+1	0	0	0	+1	+1,5	+0,5	+1	-2	-1	-2	-1	0	0	0	+1	+2		+2	+1	+1	+1	+7	+2	+2	+2	+2	+3
25 cm	2 ^h N.	+2	+3	+3	+3	+3	+3	+3	+2	+2	+1	0	0	0	0	0	0	0	+1	+2		+1	+1	+6	+1	+7	+1	+3,5	+1	+2	+1
50 cm	8 ^h V.	+3	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+3	+2	+1	+1	0	0	0	0	0	+1,5	+3		+1	+1	+6	+6	+7	+6	+5	+1	+3	+1
100 cm	2 ^h N.	+1	+5	+5	+5	+5	+5	+5	+5	+5	+1	+2	+2	+2	+2	+2	+2	+2	+3	+4		+5	+5	+5	+6	+6	+5	+4	+5	+5	+5

Bodentemperature

gemessen auf dem Versuchsfelde der Station

			A p r i l										M a i										J u n i									
22.-24.	25.-27.	28.-30.	1.-3.	4.-6.	7.-9.	10.-12.	13.-15.	16.-18.	19.-21.	22.-24.	25.-27.	28.-30.	1.-3.	4.-6.	7.-9.	10.-12.	13.-15.	16.-18.	19.-21.	22.-24.	25.-27.	28.-30.	1.-3.	4.-6.	7.-9.	10.-12.	13.-15.	16.-18.	19.-21.	22.-24.	25.-27.	
0	0	+1	0	+1	+1	+2	+9	+4	+2	+2	+1	+2	+2	+1	+5	+8	+14	+11	+7	+8	+11	+12	+14	+12	+12	+17	+19	+12	+18	-17	-16	
3	+2	+2	+2	+2	+6	+5	+10	+7	+5	+1	+6	+5	+1	+6	+7	+10	+14.5	+12.5	+9	+9	+10	+13.5	+14	+13	+13.5	+17.5	+19	+14	+18.5	+18	-16	
2	+2	+3	+2	+2	+6	+5	+9	+7	+7	+6	+6	+6	+5	+7	+8	+10	+15	+13.5	+9	+11	+11	+15	+16	+14	+14	+18	+20	+14	+19	+20	-18	
1	+2	+1	+3.5	+1	+7	+6	+9	+8	+7	+6	+6.5	+6	+5.5	+8	+8	+10	+14	+13	+10	+11	+13	+14	+15	+14	+14	+16.5	+19	+15	+18	+20	+18	
1	+3	+1	+1	+5	+7	+7	+8	+8	+8	+7	+7	+7	+6	+8	+8	+10	+13	+13	+11	+11	+12.5	+13	+15	+15	+14	+16	+18	+16	+18	+20	+18	
5	+5	+5	+1	+5	+6	+6	+7	+7	+7	+8	+7	+7	+6	+7	+8	+10	+10	+12	+11	+10	+11	+11	+13	+14	+13	+15	+16	+16	+16	+18	+17	

E r k l

Die Temperaturen sind in dreitägigem Zyklus so abgelesen, daß
 1. Tage die Tiefen 2 und 5 cm, am 2. Tage die von 15 und 25 cm und
 3. Tage stets die Tiefen von 50 und 100 cm gemessen wurden. In
 erfolgte die Ablesung der geringeren Tiefe regelmäßig vormittags 8
 die der größeren Tiefe aber nachmittags 2 Uhr.

n es Jahres 1919

en d wirtschaftlichen Versuchsanstalt Dresden.

	J u l i									A u g u s t									S e p t e m b e r											
	4.-6.	7.-9.	10.-12.	13.-15.	16.-18.	19.-21.	22.-24.	25.-27.	28.-30.	1.-3.	4.-6.	7.-9.	10.-12.	13.-15.	16.-18.	19.-21.	22.-24.	25.-27.	28.-30.	1.-3.	4.-6.	7.-9.	10.-12.	13.-15.	16.-18.	19.-21.	22.-24.	25.-27.	28.-30.	
11	+13,5	+18,5	+15	+16	+12	+13	+16	+15	+15	+15	+15	+16	+17	+17	+15	+17,5	+18	+14	+14	+12	+15	+18	+17	+17	+17	+17	+9	+15,5	+15	+
14,5	+14,5	+18,5	+16,5	+17	+13	+14	+16	+16	+16	+16	+16	+17	+17	+18	+16	+18	+19	+15	+15	+14	+16	+17	+18	+18	+17,5	+18	+11	+16,5	+16	+
15	+15,5	+18,5	+17	+17	+15	+14	+18	+18	+17	+17	+17	+18	+18	+19	+17	+19	+20	+17	+17	+16	+17	+16,5	+18	+19	+18,5	+18	+13	+17	+17	+
15	+15,5	+18,5	+18	+17	+15	+15	+18	+17	+17	+17	+17	+17	+18	+17	+18,5	+20	+17	+17	+17	+16	+16	+16	+17	+18	+18,5	+17	+13	+15	+15	+
15	+16	+18	+18	+17	+15	+15	+19	+18	+17	+18	+18	+17	+17	+18	+18	+19	+20	+18	+18	+17	+16	+15	+16	+18	+19	+18	+15	+15	+17	+
16	+16	+17	+18,5	+16	+15	+15	+19	+18	+18	+18	+18	+17	+16	+17	+18	+17	+19	+19	+18	+18	+16	+15	+16	+17	+18,5	+17	+16	+14	+16	+

n g:

- und darunter: Alle Stadien des Wurmes in latentem Zustande.
- Die freien Larven des Wurmes erwachen zu träger Agilität.
- Freie aber noch in den Zysten ruhende Larven verlassen diese.
- Die Agilität aller freien Larven wird eine rege.
- Die Embryonen in den Zysten sprengen die Eihülle und schlüpfen.

O k t o b e r										N o v e m b e r										D e z e m b e r										Tag und Stunde der Ableitung	Bodentiefe
1.-3.	4.-6.	7.-9.	10.-12.	13.-15.	16.-18.	19.-21.	22.-24.	25.-27.	28.-30.	1.-3.	4.-6.	7.-9.	10.-12.	13.-15.	16.-18.	19.-21.	22.-24.	25.-27.	28.-30.	1.-3.	4.-6.	7.-9.	10.-12.	13.-15.	16.-18.	19.-21.	22.-24.	25.-27.	28.-30.		
+10	+12	+14	+6	+2	+3	+7	+2	+5	+3	0	-1	+2	+2	0	0	-2	0	+3	+1	-2	+2	0	-2	-3	-1	-2	0	+1	-2	8 ^h V.	2 cm
+11	+13	+15	+8	+5	+5	+3	+5	+7	+5	+3	+2	+4	+4	+2	+1	+1	+1	+5	+2	0	+4	+3	+1	0	0	0	+1	+1	0	2 ^h N.	5 cm
+13	+14	+16	+10	+7	+7	+3	+7	+7	+7	+4	+3	+4	+4	+2	+3	+2	+2	+5	+3	+1	+5	+4	+1	+1	0	0	+1	+2	+0,5	8 ^h V.	15 cm
+13	+14	+15	+11	+8	+7	+8,5	+7	+8	+7	+4	+3	+5	+5	+4	+3	+2	+2	+5	+3	+1	+3	+1	+2	+1,5	+1	0	+1	+2	+0,5	2 ^h N.	25 cm
+14	+15	+15	+12	+10	+9	+9	+8	+8	+9	+5	+4	+5	+5	+1	+4	+3	+3	+4	+4	+2	+3	+1	+3	+2	+3	+1	+2	+2	+1	8 ^h V.	50 cm
+15	+15	+15	+14	+12	+11	+10	+10	+10	+9	+8	+8	+6	+6	+5	+5	+5	+5	+4	+4	+4	+3	+4	+4	+2	+3	+2	+2	+2,5	+2	2 ^h N.	100 cm