

ISSN 0073-8417

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN

SEKTION

BIOLOGIE

SERIE 14 · NUMMER 10 · 1981

FILM C 1387

**Entwicklung des Zystennematoden
Heterodera schachtii**



INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM · GÖTTINGEN

Angaben zum Film:

Tonfilm (Komm., deutsch od. engl.), 16 mm, farbig, 138 m, 13 min (24 B/s). Hergestellt 1978/79, veröffentlicht 1980.

Der Film ist für die Verwendung im Hochschulunterricht bestimmt.

Veröffentlichung aus dem Institut für Nematologie der Biologischen Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft, Münster, Dr. J. MÜLLER; dem Institut für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz der Universität Hannover, Prof. Dr. U. WYSS, und dem Institut für den Wissenschaftlichen Film, Göttingen, Dr. T. HARD; Kamera: C. LUDWIG, E. POLOCZEK, H. WITTMANN; Schnitt: E. POLOCZEK.

Zitierform:

MÜLLER, J., U. WYSS und INST. WISS. FILM: Entwicklung des Zystennematoden *Heterodera schachtii*. Film C 1387 des IWF, Göttingen 1980. Publikation von J. MÜLLER und U. WYSS, Publ. Wiss. Film., Sekt. Biol., Ser. 14, Nr. 10/C 1387 (1981), 20 S.

Anschrift der Verfasser der Publikation:

Dr. J. MÜLLER, Institut für Nematologie der Biologischen Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft, D-4400 Münster.

Prof. Dr. U. WYSS, Institut für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz der Universität Hannover, Herrenhäuser Str. 2, D-3000 Hannover.

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN

Sektion BIOLOGIE

Sektion ETHNOLOGIE

Sektion MEDIZIN

Sektion GESCHICHTE · PUBLIZISTIK

Sektion PSYCHOLOGIE · PÄDAGOGIK

Sektion TECHNISCHE WISSENSCHAFTEN

NATURWISSENSCHAFTEN

Herausgeber: H.-K. GALLE · Schriftleitung: E. BETZ, I. SIMON

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN sind die schriftliche Ergänzung zu den Filmen des Instituts für den Wissenschaftlichen Film und der Encyclopaedia Cinematographica. Sie enthalten jeweils eine Einführung in das im Film behandelte Thema und die Begleitumstände des Films sowie eine genaue Beschreibung des Filminhalts. Film und Publikation zusammen stellen die wissenschaftliche Veröffentlichung dar.

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN werden in deutscher, englischer oder französischer Sprache herausgegeben. Sie erscheinen als Einzelhefte, die in den fachlichen Sektionen zu Serien zusammengefaßt und im Abonnement bezogen werden können. Jede Serie besteht aus mehreren Lieferungen.

Bestellungen und Anfragen an: Institut für den Wissenschaftlichen Film
Nonnenstieg 72 · D-3400 Göttingen
Tel. (0551) 21034

FILME FÜR FORSCHUNG UND HOCHSCHULUNTERRICHT

JOACHIM MÜLLER, Münster, URS WYSS, Hannover, und INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM, Göttingen:

Film C 1387

Entwicklung des Zystennematoden *Heterodera schachtii*

Verfasser der Publikation: JOACHIM MÜLLER und URS WYSS

Mit 3 Abbildungen

Inhalt des Films:

Entwicklung des Zystennematoden *Heterodera schachtii*. Der Film zeigt den Entwicklungszyklus des zystenbildenden Nematoden *Heterodera schachtii* und die mit dem Parasitismus verbundene Reaktion des pflanzlichen Gewebes. Zunächst wird ein Schadbild an Zuckerrüben im Feld gezeigt und anschließend die Entwicklung des Parasiten an Sämlingswurzeln von Raps (*Brassica napus*) in steriler Agarkultur.

Die Aufnahmen konzentrieren sich auf das Eindringen der noch beweglichen Infektionslarve in die Wurzel sowie auf Wachstums- und Häutungsvorgänge bei den folgenden sedentären Stadien. Die Nematoden entziehen ihre Nahrung aus einem hoch spezialisierten Zellverband, dessen Struktur und Funktion dargestellt und erklärt werden. Auffällig beim Wachstum sind bisher noch unerkannt gebliebene, rhythmische Schwellungen und Schrumpfungen des Körpers, die nur in den Abschnitten der Entwicklung auftreten, in denen die Tiere Nahrung aufnehmen können. Der mit dem 4. Larvenstadium einsetzende geschlechtliche Dimorphismus wird bis zur Differenzierung zum adulten Weibchen bzw. Männchen verfolgt. Nach Begattung und Eiproduktion beginnt mit dem Schlüpfen von Larven eine neue Generation.

Summary of the Film:

Life cycle of the cyst nematode *Heterodera schachtii*. The film shows the life cycle of the sugar beet nematode *Heterodera schachtii* and the response of the root tissue to parasitism. Field damage is shown at first and then the development of the parasite on seedling roots of rape (*Brassica rapa*) in aseptic agar culture.

Penetration of the infective larvae into the roots as well as growth and moulting processes of the following sedentary developmental stages are the main subjects shown in the life cycle. The nematodes withdraw their food from a highly specialized cell complex whose structure and function are shown and explained. Rhythmical swellings and collapses of the nematode body throughout growth and until death of the nematode are one of the most striking features. These changes only come to a rest during moulting. Sexual dimorphism which starts at the beginning of the fourth developmental stage is shown until females and males are fully developed. After copulation and egg production a new generation begins with the hatching of new infective larvae.

Résumé du Film:

Le cycle de développement du nématode à kystes *Heterodera schachtii*. Le film montre le cycle de développement du nématode à kystes *Heterodera schachtii* et les réactions des tissus végétaux qui résultent de son parasitisme. D'abord des symptômes de l'attaque sont présentées sur la bettarave sucrière dans le champ. Une observation détaillée s'effectue en boîtes de Pétri avec des plantules de colza (*Brassica napus*) sur un milieu nutritif gélosé.

La pénétration des larves dans le tissu cortical, leur croissance et les mues dans les stades sédentaires qui suivent sont montrés en détail. Les nématodes tirent la nourriture d'un complexe de cellules très spécialisées dont la structure et fonction sont démontrées et expliquées. Pendant la croissance on s'aperçoit des gonflements et des contractions rythmiques du corps du nématode. Ce phénomène ne se produit que dans les phases de développement pendant que les animaux peuvent ingérer de la nourriture. Le film montre le dimorphisme sexuel qui se manifeste à partir du quatrième stade larvaire et qui continue jusqu'au mâle et femelle adulte. La fécondation, la formation des œufs et l'éclosion des larves font le début d'une autre génération.

Systematische Stellung

Rübenematoden, *Heterodera schachtii*, wurden zuerst von Schacht im Jahre 1859 als kleine, weiße Pünktchen an Wurzeln kranker Rübenpflanzen beobachtet. Erst 1871 erfolgte durch Schmidt eine taxonomische Beschreibung. Schmidt wählte wegen der unterschiedlichen Entwicklung von Männchen und Weibchen den Gattungsnamen *Heterodera* und nannte die Art nach ihrem Entdecker *Heterodera schachtii*. Sie gehört zur Familie der Heteroderidae innerhalb der Ordnung Tylenchida. Neben dieser systematischen Gliederung wird für pflanzenparasitäre Nematoden häufig eine anschaulichere Klassifizierung benutzt, in der *H. schachtii* als endoparasitärer sedentärer Wurzelnematode bezeichnet wird. Weiterhin gehört er zu den zystenbildenden Formen, bei denen die Eier in der schützenden Hülle des abgestorbenen Weibchens überdauern.

Wirtschaftliche Bedeutung

H. schachtii trat seit Beginn der industriellen Nutzung der Zuckerrübe als Schaderreger in Erscheinung. Intensiver Rübenanbau in Fabriknähe ermöglichte zwar niedrige Transportkosten, bedeutete aber auch eine enggestellte Fruchtfolge und somit eine häufige Wiederkehr von Wirtspflanzen des Parasiten. Gleichzeitig wuchs die Gefahr der Verschleppung des Nematoden beim Transport der Rüben und der Fabrikabfälle. Beachtliche Ertragsausfälle waren deshalb bereits Mitte des vorigen Jahrhunderts zu verzeichnen. Diese Situation hat sich bis heute nicht geändert. Eine Umfrage im Rahmen des Internationalen Instituts für Zuckerrübenforschung (I.I.R.B.) im Jahre 1978 ergab, daß in den Ländern Italien, Polen, Tschechoslowakei, Holland, Deutschland, Jugoslawien, England und Schweden 10–25% der für den Rübenanbau geeigneten Ackerflächen so stark mit *H. schachtii* verseucht sind, daß erhebliche Ertragsverluste auftreten. Während normalerweise mit einem durchschnittlichen Ertrag von 450 dt Rüben je ha gerechnet wird, können bei schwerem Befall nur noch ca. 200 dt/ha geerntet werden.

Das Ausmaß der Verseuchung hängt im wesentlichen davon ab, wie oft Wirtspflanzen des Rübennematoden angebaut werden. Der Landwirt muß beachten, daß nicht nur Chenopodiaceen – mit der Zuckerrübe als wichtigster Art – zu einer Vermehrung führen, sondern auch Kruziferen wie Raps, Senf und Kohlarten. Eine weitgestellte Fruchtfolge ist auch heute noch die wichtigste Maßnahme, eine Übervermehrung von *H. schachtii* zu verhindern. Dies bedeutet aber für den Landwirt, zeitweise auf eine Kultur mit hohem Reinertrag zu verzichten. Für die Zuckerfabriken ist damit eine ungenügende Auslastung verbunden und oft genug der Zwang, einen Teil der Kapazitäten aufzugeben. Wegen dieser Schwierigkeiten wird schon lange versucht, den Nematoden aktiv zu bekämpfen. Chemische Mittel, die die Population reduzieren oder sie vorübergehend inaktivieren sollen, sind nicht nur teuer, sondern auch ökotoxikologisch bedenklich. Es hat sich außerdem gezeigt, daß der Schädling durch chemische Maßnahmen höchstens kurzfristig zurückgedrängt, niemals aber völlig ausgerottet werden kann.

Entwicklungszyklus

Die wesentlichen Entwicklungsstadien von *H. schachtii* sind in Abb. 1 dargestellt. In seiner Dauerform, der mit Eiern bzw. Larven gefüllten Zyste (Abb. 1/1), kann der Nematode im Boden auch ohne Wirtspflanze jahrelang überleben. „Reife“ Zysten sind mit Eiern gefüllt, die sich nicht mehr im embryonalen Zustand befinden, sondern Larven enthalten, die sich bereits einmal gehäutet haben. Diese Larven verharren so lange in einem Ruhezustand, bis sie durch äußere Einflüsse zum Schlüpfen aktiviert werden. Dazu führen im Boden besonders Wurzelausscheidungen von Wirtspflanzen; im Labor kann das Schlüpfen auch durch einige anorganische Verbindungen in bestimmten Konzentrationsbereichen angeregt werden. Voraussetzung für die Aktivierung der Larven sind weiterhin geeignete Temperatur und Feuchtigkeit. Unter Feldbedingungen ruht die Entwicklung im Winter, und erst etwa ab April setzt das aktive Leben wieder ein. Ein Teil der Larven schlüpft dann auch „spontan“, d. h. ohne Anwesenheit von Wirtspflanzen.

Beim Schlüpfvorgang perforieren die Larven mit ihrem Mundstachel die Eihülle. Nach dem Schlüpfen verlassen sie die Zyste durch die Vulvaöffnung und gelangen in den Boden, wo sie sich in einem Wasserfilm fortbewegen können (Abb. 1/2). Wahrscheinlich legen sie nur Entfernungen von wenigen Zentimetern aktiv zurück (KERSTAN [16]). Sie können Dichtegradienten der Wurzelausscheidungen wahrnehmen und sich dadurch gezielt zur Wirtspflanze hin bewegen (DONCASTER and SEYMOUR [2]). An Wurzeln in steriler Agarkultur läßt sich beobachten, daß bestimmte Wurzelbereiche für die Larven besonders attraktiv sind. Die meisten Tiere halten sich gewöhnlich in der Streckungszone auf, während die Wurzelhaarzone offenbar nur wenige Larven anlockt. Beim Anstechen der Rhizodermiszellen können zwei Phasen beobachtet werden, wie sie auch bei anderen pflanzenparasitären Nematoden vorkommen (DONCASTER and SEYMOUR [2], WYSS [32]): Die Zellwand wird zunächst mit den Lippen abgetastet und erst dann mit kräftigen Stachelstößen durchbohrt. *H. schachtii* nimmt anschließend wahrscheinlich noch keine Nahrung auf, sondern

dringt in die Zelle ein und beginnt sofort, die nächste Zellwand zu perforieren. Die Larve kann innerhalb weniger Minuten vollständig ins Wurzelgewebe eindringen. Dieser Vorgang kann sich aber auch über mehrere Stunden erstrecken. Parasitierte

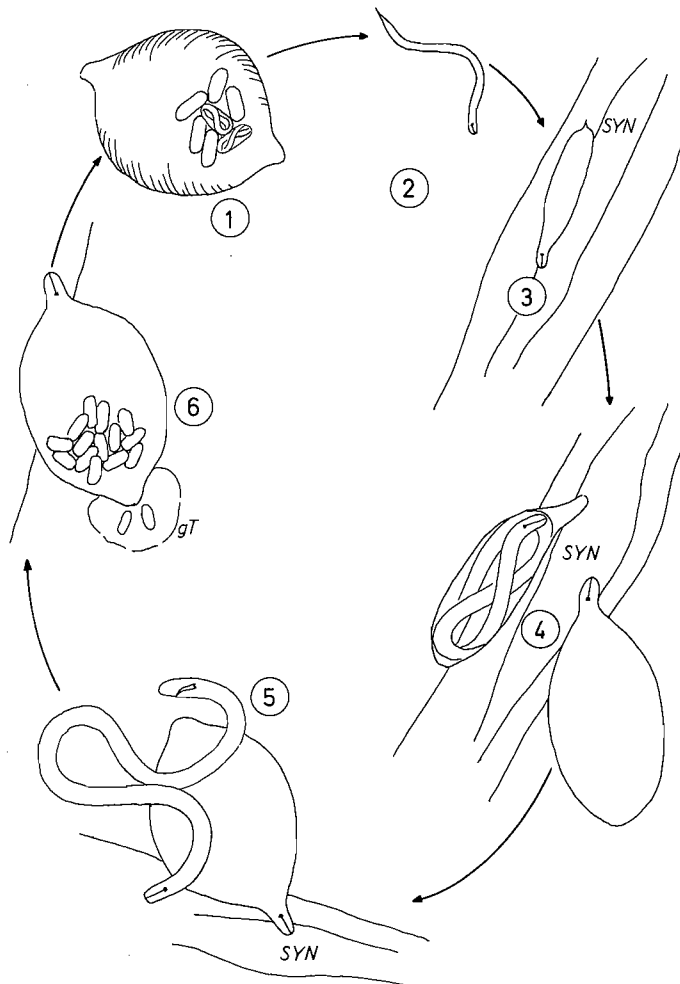


Abb. 1. Entwicklungszyklus von *Heterodera schachtii*

(1) Zyste mit Eiern, die im Boden überdauern; (2) bewegliches 2. Larvenstadium; (3) sedentäres 2. oder 3. Larvenstadium; (4) Männchen und Weibchen vor der Geschlechtsreife; (5) Männchen und Weibchen vor der Kopulation; (6) Weibchen mit Eiern. gT: gelatinöser Tropfen; Syn: Syncytium

Wurzelbereiche scheinen für andere Larven besonders attraktiv zu sein, denn häufig sammeln sich mehrere Tiere an einer Stelle an. Besonders in solchen Fällen kommt es vor, daß die Larven nur mit dem Kopf ins Gewebe eindringen, wie dies auch STRU-

STRUBELL ([28]) beobachtet hat. Im Normalfall dringen die Larven aber vollständig in die Wurzelrinde ein.

Es beginnt nun die sedentäre Phase im Entwicklungszyklus. Ca. 24 Stunden nach dem Eindringen in die Wurzel induziert die Larve ein Syncytium (ENDO [5]). Dieses äußerst stoffwechselaktive Zellsystem dient ihr als Nährsubstrat, auf das sie wegen des nun einsetzenden Bewegungsstillstandes ständig angewiesen ist (DROPKIN [3]). Mit der Nahrungsaufnahme aus dem Nährzellensystem setzt ein rasches Wachstum ein, das die bis dahin wurmförmige Larve flaschenförmig anschwellen läßt (Abb. 1/3). In dieser Phase häutet sich das Tier zum zweiten Mal. Das nun dritte Larvenstadium nimmt weiterhin so stark an Volumen zu, daß es die Zellen des Rindengewebes zur Seite drückt und mit seinem Hinterende teilweise aus der Wurzel herausragt. Die Primordien der inneren Geschlechtsorgane, die im beweglichen zweiten Larvenstadium bereits angelegt sind, wachsen jetzt rasch und werden besser sichtbar (RASKI [23], GÜNTHER [11]). Dann erfolgt die Häutung zum 4. Larvenstadium, in dem nun der Geschlechtsdimorphismus deutlich erkennbar wird. Die weibliche Larve nimmt weiterhin ständig Nahrung auf, schwillt noch stärker an und häutet sich schließlich zum Weibchen. Die männliche Larve zieht dagegen während der Häutung zum 4. Larvenstadium den Kopf von der Saugstelle zurück. Die Haut des 3. Larvenstadiums bleibt aber fest in der Wurzel verankert und umschließt das darin befindliche 4. Stadium völlig. Diese Larve streckt sich nun sehr rasch und wird wieder wurmförmig. Nach der folgenden Häutung ist das Männchen voll ausdifferenziert. Es bleibt aber noch, drei- bis viermal gewunden, in der alten Haut seines 3. Larvenstadiums eingeschlossen. (Abb. 1/4). Die Entwicklung bis zum jungen Männchen oder Weibchen dauert im Labor bei optimalen Bedingungen (ca. 25°C) 11–14 Tage; im Freiland läuft sie bei ungünstigen Witterungsverhältnissen wesentlich langsamer ab.

Das Männchen durchstößt mit Hilfe seines Mundstachels die alte Larvenhaut und gelangt in den freien Erdräum, in dem es sich fortbewegt. DONCASTER et al. ([1]) haben für den Kartoffelzystennematoden *Globodera rostochiensis* gezeigt, daß sich die Männchen, durch Sexuallockstoffe der Weibchen angeregt, gerichtet zu den Weibchen hinbewegen. Dies trifft mit großer Wahrscheinlichkeit auch für *H. schachtii* zu. Oft umlagern mehrere Männchen ein Weibchen und versuchen, es zu begatten. Abb. 1/5 verdeutlicht den Geschlechtsdimorphismus in diesem Entwicklungsstadium.

Die Männchen sterben bald nach der Begattung, für die Weibchen aber beginnt jetzt die Phase der Eiproduktion. In einem gut entwickelten Weibchen sind am Ende dieser Phase bis 500 Eier zu finden, die zum größten Teil nicht abgelegt werden, sondern im Körperinneren bleiben. Nur wenige Eier treten in eine gelatinöse Masse am Hinterende des Tieres aus, die die Vulva umhüllt (Abb. 1/6). Das Weibchen ist in diesem Stadium zitronenförmig angeschwollen und ist weiß, solange es noch lebt. An befallenen Rübenwurzeln sind im Sommer solche Weibchen mit bloßem Auge als kleine, weiße Pünktchen gerade noch zu erkennen. Für die Eiproduktion ist Energie erforderlich. Weibliche Tiere sind deshalb zeitlebens auf Nahrungszufuhr

angewiesen, wogegen männliche nur bis zum Abschluß des 3. Larvenstadiums Nahrung aufnehmen.

Die Entwicklung der neuen Generation beginnt bereits im Ei. Dort wachsen junge Larven heran, deren Kopf aber nur wenig differenziert ist und noch keinen Mundstachel trägt. Larven dieses 1. Stadiums häuten sich noch im Ei zum 2. Stadium. Unter optimalen Bedingungen können solche Larven schon nach 28 Tagen schlüpfen und in junge Wurzeln eindringen (MÜLLER [20]). Dies trifft besonders für die Larven zu, die sich in Eiern außerhalb des Muttertieres in der gelatinösen Masse entwickelt haben. Sie schlüpfen im allgemeinen noch in derselben Vegetationsperiode und bauen eine neue Generation auf (STRUBELL [28]). Unter den Klimabedingungen Norddeutschlands kann mit jährlich drei Generationen gerechnet werden (MÜLLER [21]). Es ist jedoch typisch für *H. schachtii*, daß nicht alle Larven gleichzeitig schlüpfen. Ein Teil verharrt inaktiv im Ei und kann in dieser Form jahrelang ungünstige Bedingungen überstehen.

Das Muttertier stirbt dagegen nach Abschluß der Eiproduktion ab. Seine Haut erhärtet sich, verfärbt sich dabei braun und umgibt die Eier als schützende Hülle, die jetzt Zyste genannt wird (Abb. 1/1).

Reaktion der Pflanze

Während die Larve in das Wurzelgewebe eindringt, sind Zellreaktionen noch nicht zu erkennen. Erst 1–2 Tage später treten im Parasitierungsbereich leichte Verbräunungen auf. In vielen Fällen wird die Meristemaktivität zumindest vorübergehend eingestellt, wobei sich die Streckungszone verkürzt. Wurzelhaare entstehen so unmitttelbar in Wurzelspitzennähe. Manchmal erholt sich das Meristem, und die Wurzelspitze beginnt erneut zu wachsen. In einem kurzen Abschnitt fehlen dann die Wurzelhaare, so daß die Parasitierung auch dann erkennbar ist, wenn der Nematode noch im Rindengewebe verborgen liegt (MÜLLER [20]).

Histologische Veränderungen im Wurzelinneren lassen sich an lebenden Wurzeln nicht beobachten. An Dünnschnitten von fixiertem Gewebe konnte aber gezeigt werden, daß die Parasitierung einer Wurzel durch *Heterodera*-Arten tiefgreifende Veränderungen im Zellaufbau zur Folge hat. Lichtmikroskopisch ist bereits ein langgestreckter Zellverband erkennbar, der sich vom gesunden Gewebe deutlich abhebt. Zellwandfragmente innerhalb dieses Verbandes zeigen an, daß er aus mehreren Einzelzellen durch teilweise Wandauflösung hervorgegangen ist. (GIPSON et al. [10]). Durch Fusion der einzelnen Protoplasten entsteht ein vielkerniger Zellkomplex, ein Riesenzellensystem, das Syncytium genannt wird (Abb. 2). Das Syncytium hat ein dichtes, granuläres Cytoplasma, welches viele, aber nur sehr kleine Vakuolen enthält. Die Stärke der Zellwand ist unregelmäßig; besonders im Bereich des Xylems erscheint sie dicker (ENDO [6]).

Elektronenmikroskopische Aufnahmen erbrachten den Nachweis, daß es sich bei den Zellwandverdickungen um nach innen wachsende Verästelungen der Sekundärzellwand handelt, die Protuberanzen genannt werden (Abb. 3). Sie führen zu einer erheblichen Vergrößerung der Zellwandoberfläche und des Plasmalemmas (HUANG

and MAGGENTI [14]) und sind besonders dicht mit Mitochondrien und Plastiden umgeben (JONES and NORTHCOTE [15]). Histochemische Untersuchungen ergaben im Bereich des Syncytiums eine gesteigerte Aktivität der meisten Enzyme (ENDO and VEECH [8]) sowie eine verstärkte Synthese von DNS und RNS (ENDO [7]).

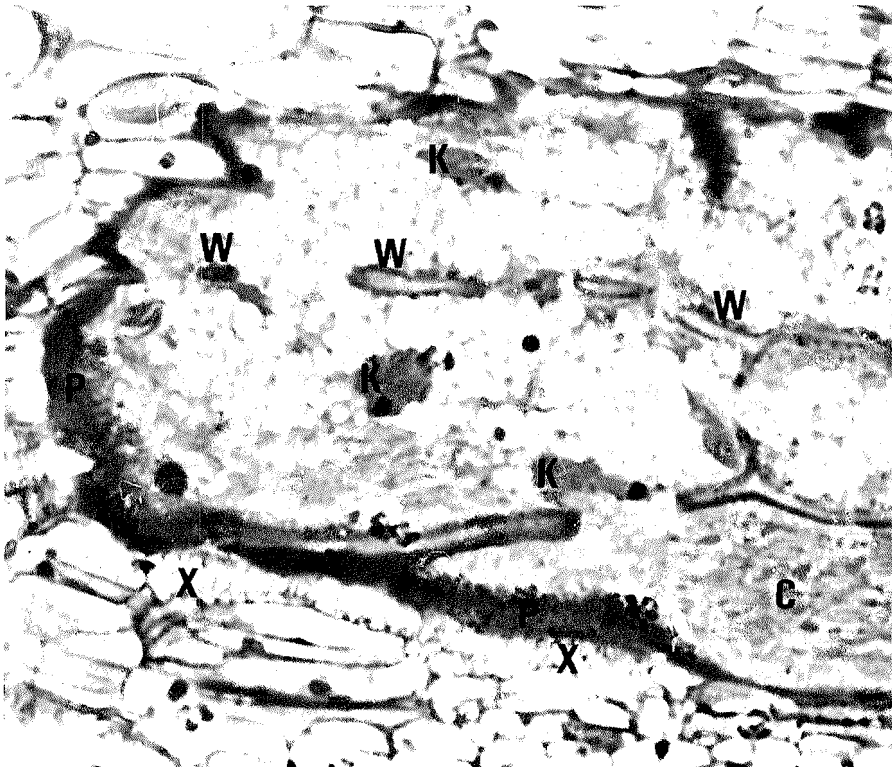


Abb. 2. Semi-Dünnschnitt durch einen Teil des Syncytiums. Beachte Zellwandprotuberanzen (P) neben dem Xylem (X); Zellwandfragmente (W); gelappte oder gestreckte Zellkerne (K); dichtes Cytoplasma (C) sowie zahlreiche Vakuolen. Vergrößerung 500 ×

Zellen mit Wandprotuberanzen treten bei Pflanzen auch in einigen anderen Fällen auf. Sie werden allgemein als „Transfer-Zellen“ bezeichnet. Die Protuberanzen deuten auf einen erhöhten, selektiven Kurzstreckentransport von Nährstoffen hin (GUNNING and PATE [12]). JONES and NORTHCOTE ([15]) nehmen an, daß Syncytien vielkernige Transfer-Zellen sind, die vom Nematoden induziert werden. Der Nematode stellt einen „metabolic sink“ dar; durch den ständigen Nährstoffanspruch wird die Funktion der Transfer-Zelle aufrechterhalten.

Nur in einer Wirtspflanze kann der Rüben-nematode ein Syncytium induzieren und funktionsfähig erhalten. Untersuchungen an resistenten Pflanzen aus der Familie der Kruziferen zeigten, daß die Larven hier ebenso wie bei Wirtspflanzen ins Gewebe eindringen. Auch die Zellreaktion ist in dieser Phase ähnlich, es treten also nur leicht-

te Nekrosen auf. Unterschiede zeigen sich erst später, wenn sich an resistenten Pflanzen zwar einige Männchen, aber keine Weibchen entwickeln (MÜLLER [20]). Dieser Unterschied im Geschlechterverhältnis dürfte darauf zurückzuführen sein, daß das Syncytium im resistenten Gewebe entweder frühzeitig zusammenbricht



Abb. 3. Ultra-Dünnschnitt durch einen Teil des Syncytiums. Beachte ausgeprägte Protuberanzenbildung (P) an Zellwänden, die an das Xylem (X) angrenzen. Das Cytoplasma (C) ist außerordentlich dicht und enthält hier einen gestreckten Zellkern (K) und z. T. parallel angeordnetes endoplasmatisches Reticulum (ER). Vergrößerung 5000 \times

oder aber nur ungenügende Dimensionen erreicht. Ein Weibchen kann unter solchen Bedingungen nicht heranreifen, da es etwa sechzigmal mehr modifiziertes Zellgewebe für seine Entwicklung braucht als ein Männchen (KERSTAN [16]).

Die bisher beschriebenen Veränderungen im mikroskopischen Bereich wirken sich deutlich auf das Erscheinungsbild der gesamten befallenen Pflanze aus. Im allgemeinen entwickeln sich in der Nähe eines Syncytiums eine oder mehrere Seitenwurzeln. Dadurch entsteht bei der Zuckerrübe ein sog. „Wurzelbart“. Die Rübe wird besonders dann stark geschädigt, wenn die Larven in die Keimwurzeln eindringen. Der Rübenkörper verzweigt sich, es entstehen minderwertige Pflanzen, die als „beinig“ bezeichnet werden. Bei nur unzureichend funktionsfähigem Wurzelsystem ist die Nährstoffversorgung des Sprosses mangelhaft, so daß die Pflanzen klein und kümmerlich bleiben. Auch die Wasserversorgung wird deutlich gestört, denn bei trockenem Wetter hängen die Blätter befallener Pflanzen schlaff herab.

Bekämpfung

Im allgemeinen wird bei Bekämpfungsmaßnahmen angestrebt, die Populationsdichte des Rübennekematen zu verringern; ihn auszurotten, hat sich als unmöglich erwiesen. Der Landwirt muß mit dem Schädling leben und versuchen, ihn unter Kontrolle zu halten. Für einen wirtschaftlichen Einsatz von Abwehrmaßnahmen ist deshalb eine gute Kenntnis der Biologie des Nematoden äußerst wichtig.

Wir wissen, daß jedes Jahr ein Teil der in den Zysten ruhenden Larven spontan schlüpft, also auch ohne Anbau von Wirtspflanzen (STELTER [25]). Eine Fruchtfolge, in der Rüben oder Kruziferen höchstens alle vier bis fünf Jahre angebaut werden, verhindert eine Vermehrung von *H. schachtii* auf ein Niveau, das über der wirtschaftlichen Schadschwelle liegt (KÖNNECKE [17]). Dies ist bis heute die beste Maßnahme, den Schädling unter Kontrolle zu halten. Es ist äußerst schwierig, die Schadschwelle zahlenmäßig festzulegen, da ihre Höhe von zahlreichen Umweltbedingungen abhängt. STEUDEL et al. ([27]) geben einen Wert von ± 500 Eiern und Larven je 100 ml Boden an. – Schon im vorigen Jahrhundert (KÜHN [18]) wurde versucht, die Population durch Fangpflanzen zu reduzieren. Dies sind gute Wirtspflanzen, die die Larven zum Schlüpfen anregen und ihnen eine normale Entwicklung ermöglichen. Die Kultur wird vernichtet, bevor der Entwicklungszyklus des Nematoden abgeschlossen ist. Da dieser Termin sehr von den Umweltbedingungen abhängt, ist das Verfahren riskant und außerdem recht kostspielig. Der gleiche Effekt könnte unter wirtschaftlich besseren Bedingungen mit resistenten Sorten erzielt werden. Resistente Pflanzen stimulieren wie Wirtspflanzen das Schlüpfen der Larven, verhindern aber die Entwicklung zum reifen Weibchen. Die Verseuchung des Bodens kann so schneller reduziert werden als beim Anbau von Neutralpflanzen, welche den Schlüpfreiz nicht ausüben. Die Einkreuzung der in Wildrüben vorhandenen Resistenz in Kultursorten der Zuckerrübe zeigt zwar erste Erfolge (HEIJBROEK [13]), marktfähige Sorten sind jedoch noch nicht vorhanden. Wahrscheinlich wird es schneller gelingen, resistente Sorten bei den im Zwischenfruchtanbau gebräuchlichen Kruziferen zu züchten.

Ein Teil der für den Zuckerrübenanbau brauchbaren Ackerfläche ist bereits so stark mit *H. schachtii* verseucht, daß die Populationsdichte erst nach langjährigem Anbau von Neutralpflanzen unter die Schadschwelle sinken würde. Diese Wartezeit kann durch den Einsatz von Nematiziden entfallen. Breit wirksame phytotoxische Biozide töten in der oberen Bodenschicht über 90% der Nematoden und auch fast alle anderen Organismen ab. Eine andere Gruppe pflanzenverträglicher Mittel inaktiviert dagegen nur einen Teil der Bodenfauna und schützt die Rüben im besonders gefährdeten Jugendstadium vor Nematodenbefall. Es hat sich aber gezeigt, daß beide Bekämpfungsmaßnahmen zu keinem dauerhaften Rückgang der Verseuchung führen. *H. schachtii* unterliegt nämlich nicht wie der Hafernematode, *H. avenae*, einer Diapause, wenn die erste Generation abgeschlossen ist. Deshalb können beim Rübennekematen in derselben Vegetationsperiode noch weitere Generationen entstehen, die die Populationsdichte wieder auf das Niveau vor dem Nematizideinsatz erhöhen. Da die Rüben in dieser Phase kaum noch geschädigt werden, läßt sich mit Nematizi-

den meistens ein deutlicher Ertragszuwachs erzielen, den Schädling wird man aber nicht los (THIELEMANN und STEUDEL [29]).

Mit Hilfe geeigneter Kulturmaßnahmen kann auf leicht verseuchten Flächen oft noch ein annehmbarer Ertrag erreicht werden. Das aktive Leben der Larven von *H. schachtii* beginnt erst ab etwa 10° Bodentemperatur, während die Rübe schon bei etwas geringerer Temperatur wächst. Frühe Saat erlaubt deshalb den besonders gefährdeten Keimlingen zunächst ein ungestörtes Wachstum, wodurch der größte Schaden verhindert werden kann (STEUDEL und THIELEMANN [26]). Unterstützend wirkt in dieser Phase auch eine optimale Düngung.

Weiterhin ist bekannt, daß Wechselwirkungen zwischen *H. schachtii* und bestimmten Bodenpilzen, wie z. B. *Pythium*- und *Fusarium*-Arten, zu einem synergistisch erhöhten Ertragsausfall führen können (MÜLLER [22]). Pflanzen, die diese Pilze fördern, sollten deshalb nicht als Vorfrucht angebaut werden.

Zur Entstehung des Films

H. schachtii wurde aus einem natürlich verseuchten Zuckerrübenfeld bei Elsdorf (Rheinland) isoliert und im Gewächshaus an Winterraps „Diamant“ vermehrt. Hier entwickeln sich auf kleinem Raum massenhaft neue Zysten, aus denen im Labor in einer 3 mol Pikrinsäure- und Zinkchlorid-Lösung zahlreich Larven schlüpfen (SOUTHEY [24]). Diese Larven können in 0,02%igem Quecksilberchlorid mit Hilfe einer speziellen Einrichtung äußerlich keimfrei gemacht werden (MÜLLER [19]). Für die Filmaufnahmen wurden die Larven zunächst in steriler Agarkultur vermehrt. Dabei diente wiederum Winterraps „Diamant“ als Wirtspflanze. Der Samen wurde nach Desinfektion in 0,2%igem Quecksilberchlorid auf Wasseragar vorgekeimt. Danach wurden die Keimlinge auf Nährboden in Kunststoff-Petrischalen (9 cm Ø) übertragen. Als Medium eignete sich der von DROPKIN und BOONE ([4]) beschriebene Nähragar, der ein gutes Wurzelwachstum ermöglicht, ohne daß dazu die Photosyntheseleistung des Sprosses erforderlich ist. Dies war für die Filmaufnahmen sehr günstig, da der Sproß einfach abgeschnitten werden konnte und so das Blickfeld nicht störte. Die Petrischalen enthielten etwa 20 ml Nährboden. Rapswurzeln dringen schnell in den Agar ein und wachsen am Schalengrund weiter. Auch die Larven, die in einem Tropfen mit 50–200 Tieren inokuliert werden, wandern durch den Agar und infizieren die Wurzeln am Boden der Schale. Hier kann der gesamte Entwicklungszyklus gut beobachtet werden, wobei Objektive bis zu 40facher Vergrößerung benutzt werden können. Die Petrischalen werden mit Parafilm gut abgedichtet. Sie sind so für eine Beobachtung über mehrere Wochen geeignet, was besonders für Aufnahmen mit Zeitraffung günstig ist. – Grundsätzlich ist die Sterilkultur auch mit Zuckerrübensämlingen möglich. Rapssaatgut ist aber leichter zu desinfizieren; Rapswurzeln sind außerdem feiner und heller, so daß Vorgänge in den äußeren Zellschichten noch erkennbar sind. Weiterhin brechen die wachsenden Larven schon frühzeitig aus dem Rindengewebe heraus, wodurch die Häutungsvorgänge und auch die Pumpfähigkeit am Kopfende sichtbar werden.

Die Struktur des Syncytiums ließ sich nicht am lebenden Objekt, sondern nur an Dünnschnitten von fixiertem und in Methacrylat eingebettetem Material darstellen. In diesem Fall wurde parasitiertes Gewebe von Zuckerrübenwurzeln verwendet, da hier die Strukturen deutlicher erkennbar sind als in Rapswurzeln. Die Technik der Fixierung, Einbettung und Färbung entsprach der von FEDER und O'BRIEN ([9]) mit Änderung nach WYSS ([31]).

Erläuterungen zum Film

Wortlaut des gesprochenen Kommentars¹

Zeitraffung 1:1 bis 1:26160; (Aufnahmefrequenz 24 B/s bis 3,3 B/h)

1. In Zuckerrübenfeldern können stellenweise kümmernde Pflanzen auftreten, die bei Trockenheit schnell welken. Die Schädigung wird durch den bodenbewohnenden Zystennematoden *Heterodera schachtii* hervorgerufen.

Bei bedecktem Wetter und ausreichender Wasserversorgung tritt manchmal keine Welke ein, wie in dieser Schadstelle. Bei sehr starkem Befall bleiben die Pflanzen klein, verdunsten nur wenig und bleiben deshalb turgeszent.

2. Das Wurzelwerk befallener Rüben ist struppig. An den Seitenwurzeln sitzen die ca. 0,5 mm großen weißen Weibchen des Nematoden.

Dieses Entwicklungsstadium ist im Feld in der Zeit von Juni bis August meistens mit bloßem Auge zu erkennen. Der Praktiker spricht bei den weißen Weibchen häufig schon von Zysten, was nicht ganz korrekt ist.

3. Die braunen, abgestorbenen Weibchen werden Zysten genannt und enthalten meist mehrere hundert Eier.

4. Aus den Eiern schlüpfen stets Larven des 2. Entwicklungsstadiums. Sie gelangen durch Zystenöffnungen in den Erdraum.

Objektfeldbreite 1260 µm; Aufn.-Freq. 8 B/s

5. Die ausgeschlüpften Larven sammeln sich meist in der Wurzelhaarzone wachsender Wurzeln. Die Aufnahmen wurden an Sämlingswurzeln von Raps vorgenommen, die bei ca. 25°C in sterilem Nähragar wuchsen.

Die Aufnahme gibt die natürliche Geschwindigkeit der Bewegung wieder; die Tiere sind sehr träge.

Objektfeldbreite 1650 µm; Aufn.-Freq. 24 B/s

6. Zunächst bearbeiten die etwa 0,5 mm großen Infektionslarven die Wände der Rhizodermiszellen mit Stachelstößen. Diese und die folgenden Einstellungen sind durch leichte Zeitraffung beschleunigt dargestellt.

Inzwischen ist die Larve mit dem Kopf in die Zelle eingedrungen. Sie versucht, die Wand zur nächsten Zelle zu durchstoßen. Sobald dies gelungen ist, bricht der Turgordruck der Zelle zusammen. Die Larve dringt durch die geschaffene Öffnung in die Zelle vor.

Objektfeldbreite 280 µm; Aufn.-Freq. 4 und 12 B/s

¹ Die eingerückten Abschnitte in Kleindruck geben zusätzliche Informationen.

7. Beim Vordringen innerhalb einer Zelle führt die Larve mit dem Kopf Orientierungsbewegungen aus. Erreicht sie mit den Lippen, die mit Sinnesorganen versehen sind, die Wand zur benachbarten Zelle, so tastet sie sie zunächst ab. Kurz darauf beginnt sie die Wand mit dem Stachel anzustechen.

Objektfeldbreite 250 μm ; Aufn.-Freq. 24 B/s

8. Die Pfeile markieren Vorder- und Hinterende einer Larve, die sich endgültig in der Wurzel festgesetzt hat. Während die Larve heranwächst, entwickelt sich in der Nähe der Infektionsstelle eine Seitenwurzel. Der Vorgang ist stark gerafft dargestellt: alle 6 Minuten erfolgte eine Aufnahme.

Wenn die Larve nach ca. 5 Tagen aus der anschwellenden Wurzel ausbricht, hat sie sich schon einmal gehäutet, sie befindet sich somit im dritten Entwicklungsstadium. Das Vorderende bleibt in der Wurzel verankert und sorgt für die Nahrungszufuhr, die rhythmisch erfolgt. Gleichzeitig wächst die Larve weiter heran.

Objektfeldbreite 1030 μm ; Aufn.-Freq. 10 B/h

9. Das Hinterende einer Larve, etwa 14 Tage nach dem Eindringen. Sie häutet sich jetzt zum 4. Entwicklungsstadium. Die neu gebildete Cuticula ist zu erkennen. Nach der Häutung setzt die Nahrungsaufnahme und damit das Wachstum wieder ein. Während jeder Schwellung nimmt die Larve ununterbrochen Nahrung aus der Wurzel auf, kurz vor jeder Schrumpfung stellt sie die Nahrungsaufnahme ein. Durch die Volumenzunahme während des Wachstums wird die alte Larvenhülle gesprengt.

Die Nahrungsaufnahme endet bereits 15 bis 20 min vor der Schrumpfung. Erkennbar ist dies bei günstig gelegenen Tieren daran, daß die Pumpfähigkeit des Mittelbulbus ruht. Sofort nach der Schrumpfung wird wieder fortlaufend Nahrung aufgenommen.

Objektfeldbreite 380 μm ; Aufn.-Freq. 7,5 B/h

10. Eine andere Larve im 4. Entwicklungsstadium, die nun kurz vor der Häutung zum Weibchen steht. Sie stellt die Nahrungsaufnahme ein. Die Häutung vollzieht sich. Vom Eindringen in die Wurzel bis zur Häutung zum jungen Weibchen sind etwa 16 Tage vergangen. Anschließend wächst das junge Weibchen weiter; die alte Cuticula platzt auf. Ein gallertartiger Tropfen am Hinterende umhüllt die Geschlechtsöffnung und vergrößert sich mit zunehmendem Alter des Weibchens. Das Weibchen nimmt weiterhin Nahrung auf, es wächst hier jedoch nicht mehr wesentlich.

Objektfeldbreite 380 μm ; Aufn.-Freq. 7,5 B/h

11. Bei diesem Weibchen ist ein Einblick in das Innere möglich. In den Ovarien sind einige Eier zu erkennen. Die Bewegungen erscheinen durch die Zeitraffung so lebhaft.

Im Normalfall sind die inneren Organe des Weibchens nicht erkennbar. Seine Haut bildet zusammen mit den Larvenhäuten der vorangegangenen Entwicklungsstadien eine derbe, undurchsichtige Hülle, deren äußere Teile zu einer subkristallinen Schicht umgeformt werden.

Objektfeldbreite 380 μm ; 30 B/h

12. Das Vorderende eines Weibchens. Während der Nahrungsaufnahme pulsiert der Mittelbulbus – das Pumporgan des Nematoden – fortwährend. Die Pumpfähigkeit wird hier mit normaler Geschwindigkeit gezeigt.

Häufig sitzt das Vorderende der Tiere tiefer im Wurzelgewebe, so daß der Mittelbulbus nicht sichtbar ist.

Objektfeldbreite 230 µm; Aufn.-Freq. 24 B/s

13. Die Nahrung wird ausschließlich aus einem Riesenzellensystem aufgenommen, das im Zentrum der verdickten Wurzel erkennbar ist. In unmittelbarer Nähe des Riesenzellensystems treten gehäuft Seitenwurzeln auf.

Die Riesenzellen (bei *Heterodera*-Arten werden sie Syncytien genannt) können von mehreren Nematoden besaugt werden. Sie erstrecken sich manchmal über mehrere Millimeter in der Längenausdehnung und führen zu einem leichten Anschwellen des Wurzelquerschnittes. Die grünliche Färbung tritt nur unter dem Einfluß von Licht auf. Die Bildung von Chlorophyll deutet auf tiefgreifende physiologische Änderungen im Syncytium hin.

Objektfeldbreite 1735 µm; Aufn.-Freq. 24 B/s

14. Ein angefärbter Dünnschnitt durch das Riesenzellensystem zeigt seine innere Struktur. Es besteht aus Zellen, zwischen denen die Zellwände bis auf Reste aufgelöst sind. Seine Zellwände erscheinen dort stark verdickt, wo sie an Wasserleitungsbahnen des Wirtes angrenzen. Die Verdickungen sind Protuberanzen der Sekundärzellwand. Sie sind Orte gesteigerten Kurzstreckentransportes. Die hohe Stoffwechselaktivität der Riesenzellen äußert sich unter anderem in dichtem Cytoplasma.

Das Syncytium ist stets vielkernig. Da aber der Schnitt nur ca. 4 µm dick ist, werden Zellkerne nicht immer erfaßt. Die Ausdehnung der Riesenzellen in lateraler Richtung bewirkt starke Verformungen und Verschiebungen bei den Gefäßen des Xylems und des Phloems. Die Wurzelrinde ist bis auf einen schmalen Randstreifen reduziert.

Objektfeldbreite 270 µm; Aufn.-Freq. 24 B/s

15. Die Entwicklung zum Männchen wird ebenfalls durch starke Zeitraffung beschleunigt dargestellt.

Die Larve bricht etwa 4 Tage nach dem Eindringen aus dem Wurzelgewebe aus. Wenige Tage später findet die Häutung zum 3. Entwicklungsstadium statt. Die männliche Larve nimmt nur noch in diesem Entwicklungsstadium Nahrung aus dem Riesenzellensystem auf. Die Bildung der Seitenwurzel ist die Folge der Infektion. Die Nahrungsaufnahme des Nematoden ist auch hier gekennzeichnet durch den rhythmischen Wechsel von Schwellung und Schrumpfung.

Ca. 2 Wochen nach dem Eindringen findet die Häutung zum 4. Entwicklungsstadium statt. In den folgenden 16 Stunden wird die Larve wurmförmig. Die letzte Häutung zum Männchen schließt sich an. Es bleibt noch einige Zeit in den alten Larvenhüllen eingeschlossen.

Objektfeldbreite 790 µm; Aufn.-Freq. 30 B/h

16. Das Männchen versucht meist über viele Stunden die alten Larvenhüllen mit dem Mundstachel zu durchstoßen. Die Bewegungen sind leicht beschleunigt dargestellt. Der Kopf dringt durch die geschaffene Öffnung nach außen.

Objektfeldbreite 706 µm; Aufn.-Freq. 1 B/s

17. Inzwischen ist ein Männchen aus den Larvenhäuten geschlüpft. Das ausgewachsene Männchen ist etwa 1,5 mm groß. Es bewegt sich durch den Agar auf ein Weibchen zu. Das Weibchen scheidet Sexuallockstoffe aus, die das Männchen wahrnimmt.

Objektfeldbreite 1122 μm ; Aufn.-Freq. 24 B/s und 2 B/s

18. Ein Männchen hat das Hinterende eines Weibchens aufgesucht.

Objektfeldbreite 900 μm ; Aufn.-Freq. 24 B/s

19. Reize führen dazu, daß das Männchen die Spicula, ein paariges Kopulationsorgan an seinem Hinterende, vorschiebt und die Geschlechtsöffnung des Weibchens ertastet. Während der Kopulation führt es die Spicula in die Geschlechtsöffnung ein.

Objektfeldbreite 435 μm ; Aufn.-Freq. 24 B/s

20. Ein Weibchen lockt meist viele Männchen an und kann von mehreren begattet werden.

Die abgegebenen Spermien sammeln sich in den Spermatheken des Weibchens, wo auch die Befruchtung der in den Ovarien heranreifenden Eizellen erfolgt. Die anschließende Embryonalentwicklung läuft im Uterus ab.

Objektfeldbreite 1095 μm ; Aufn.-Freq. 4 B/s

21. Die Männchen leben nur wenige Tage. Ihre einzige Funktion ist die Begattung. Nach der Begattung verläßt das Männchen das Weibchen, wie hier stark gerafft gezeigt wird. Das Weibchen dagegen nimmt noch einige Wochen lang Nahrung auf und produziert laufend neue Eier.

Objektfeldbreite 970 μm ; Aufn.-Freq. 30 B/h

22. Wenn die Eiproduktion abgeschlossen ist, stirbt das Weibchen. Seine Körperhülle ist zur derbwandigen braunen Zyste geworden, die die zahlreichen Eier schützend umgibt.

Objektfeldbreite 820 μm ; Aufn.-Freq. 1 B/s

23. In den Eiern der Zyste befinden sich bereits junge Larven.

Objektfeldbreite 1122 μm ; Aufn.-Freq. 1 B/s

24. Diese Eier enthalten Larven des 2. Entwicklungsstadiums. Die Tiere können in einem Ruhezustand jahrelang in den Eiern verharren.

Objektfeldbreite 430 μm ; Aufn.-Freq. 6 B/min

25. Durch Wurzelausscheidungen der Wirtspflanze angeregt, schlüpfen die Larven.

Objektfeldbreite 430 μm ; Aufn.-Freq. 1 B/s

26. Die geschlüpften Larven können erneut Wurzeln infizieren. Damit beginnt der Entwicklungsgang von *Heterodera schachtii* von neuem.

Objektfeldbreite 215 μm ; Aufn.-Freq. 24 B/s

English Version of the Spoken Commentary

1. In a sugar beet crop patches of poorly growing plants may occur. The plants wilt readily in dry weather. The damage is caused by the soil inhabiting, cystforming nematode, *Heterodera schachtii*.
2. Attacked beets have a bearded root system. White females of the nematode can be seen on the lateral roots. They are about 0.5 mm in diameter.
3. The brown, dead females are called cysts. They are usually filled with several hundred eggs.
4. Larvae in the second stage of development hatch from the eggs. They reach the soil space through openings in the cysts.
5. The hatched larvae usually aggregate along the root hair zone of growing roots. For this film, seedlings of rape were used which were grown in sterile nutrient agar at a temperature of 25°C.
6. The infectious, second-stage larva is about 0.5 mm long. It thrusts its mouth stylet vigorously at the cell wall. This and the following exposures are slightly accelerated by time-lapse.
Now the larva has penetrated into the cell with its head. It tries to perforate the next cell wall.
As soon as this happens, the turgor pressure of the cell collapses. The larva is entering through the penetration hole into the cell.
7. Forward progression through the cell is accompanied by side to side movements of the head. The wall of the adjacent cell is explored by movements of the lips, which are provided with sensory organs. Soon afterwards, the nematode starts to pierce the cell wall with its mouth stylet.
8. The arrows mark the anterior and posterior ends of this larva that has settled permanently in the root tissue. A lateral root develops near the infection site. This is shown very much accelerated: only one photograph was taken every 6 minutes. When, after about 5 days, the larva breaks through the root cortex, it has already moulted and is in the third developmental stage. The head remains inside the root. Uptake of food is rhythmical. The larva continues to grow.
9. The posterior end of a larva, about 14 days after penetration. It now moults to the fourth developmental stage. The newly formed cuticle is now visible. After moulting, ingestion of food and growth start again. During the swelling period the larva continuously removes nutrients from the root. Food uptake stops for a short while and then the body suddenly collapses. The larva grows, its volume increases and the cuticle of the preceding developmental stage is burst open.
10. Another fourth-stage larva, now just before the last moult to the female. Uptake of food stops, moulting takes place. The time between root penetration and moulting to a young female is about 16 days. The young female still continues to grow, the cuticle of the preceding stage bursts open. A gelatinous droplet at the hind end covers the vulva and expands as the female becomes older. The female continues to feed, but there is almost no further increase in volume.

11. In this female parts of the interior organs are visible. Several eggs can be recognized in the ovaries. Movements appear so quick due to high time-lapse frequency.
12. The anterior part of a female. During ingestion of nutrients the medium bulb – the pumping organ of the nematode – pulsates continuously. Pumping is shown here at natural speed.
13. Nutrients are ingested exclusively from a giant cell system which is recognizable in the centre of the slightly swollen root. In the vicinity of the giant cell system several short lateral roots have been formed.
14. A stained thin section through the giant cell system shows its internal structure. It consists of cells with partially dissolved walls. Cell walls appear thickened where they abut xylem vessels of the host plant. The thickenings are in fact wall ingrowths of the secondary cell wall. Here the short-distance transport of nutrients is enhanced. The dense cytoplasm is an indication of the high metabolic activity of the giant cells.
15. The development to a male is also shown much accelerated. About 4 days after penetration, the larva breaks through the root tissue. A few days later it moults to the third developmental stage. Only up to the end of this stage does the male larva ingest food from the giant cell system. Lateral roots emerge as a response to the infection. Food uptake by the male larva is also rhythmical as shown by the typical body swellings and collapses. Moulting to the fourth developmental stage is about 2 weeks after penetration. During the following 16 hours the male larva becomes vermiform. The last moult to the male follows. For some time the male remains enclosed in the old larval cuticle.
16. Usually the male tries to perforate the old larval cuticle for many hours. Movements are shown slightly accelerated. The head emerges through the opening.
17. In the mean time a male has liberated itself from the larval cuticles. The full-grown male is about 1.5 mm long. It moves through the agar towards a female. The female obviously emits a sexual attractant which is perceived by the male.
18. A male has reached the hind end of a female.
19. The male puts out the spicules, a paired copulatory organ, and explores the genital orifice of the female. During copulation it inserts the spicules into the orifice.
20. Usually a female attracts many males and mating can happen several times.
21. Males live only for a few days. Their only function is copulation. After mating the male leaves the female, as shown here much accelerated. The female, however, still feeds for some weeks and permanently produces new eggs.
22. At the end of egg-production the female dies. Its cuticle becomes transformed into a compact brown cyst within which the numerous eggs are well protected.
23. The eggs inside the cyst already contain young larvae.
24. Second stage larvae are enclosed in these eggs. They can persist inside the eggs for many years in a dormant state.

25. The larvae hatch when they are activated by root exudates of a host plant.
26. These larvae will also infect host plant roots. The life cycle of *Heterodera schachtii* begins again.

Literatur

- [1] DONCASTER, C. C., C. D. GREEN, and A. M. SHEPHERD: Behaviour of *Heterodera* species through the life cycle. Film Brit. Film Inst., London 1968.
- [2] DONCASTER, C. C., and M. K. SEYMOUR: Exploration and selection of penetration site by Tylenchida. *Nematologica* 19 (1973), 137–145.
- [3] DROPKIN, V. H.: Cellular responses of plants to nematode infections. *Ann. Rev. Phytopathol.* 7 (1969), 101–122.
- [4] DROPKIN, V. H., and W. R. BOONE: Analysis of host-parasite relationships of root-knot nematodes by single larvae inoculations of excised tomato roots. *Nematologica* 12 (1966), 225–236.
- [5] ENDO, B. Y.: Penetration and development of *Heterodera glycines* in soybean roots and related anatomical changes. *Phytopathology* 54 (1964), 79–88.
- [6] ENDO, B. Y.: Nematode – induced syncytia (giant cells). Host-parasite relationships of Heteroderidae. In: *Plant Parasitic Nematodes 2* (1971), 91–117, (ed. ZUCKERMAN, B. M., W. F. MAI, and R. A. RHODE) New York and London: Academic Press.
- [7] ENDO, B. Y.: Synthesis of nucleic acids at infection sites of soybean roots parasitized by *Heterodera glycines*. *Phytopathology* 61 (1971), 395–399.
- [8] ENDO, B. Y., and J. A. VEECH: Morphology and histochemistry of soybean roots infected with *Heterodera glycines*. *Phytopathology* 60 (1970), 1493–1498.
- [9] FEDER, N., and T. P. O'BRIEN: Plant microtechnique: Some principles and new methods. *Amer. J. Bot.* 55 (1968), 123–142.
- [10] GIPSON, I., K. S. KIM, and R. D. RIGGS: An ultrastructural study of syncytium development in soybean roots infected with *Heterodera glycines*. *Phytopathology* 61 (1971), 347–353.
- [11] GÜNTHER, B.: Die Entwicklung der männlichen und weiblichen Geschlechtsorgane bei *Heterodera schachtii* Schmidt. *Probleme der Phytonematologie* 1971, 104–121.
- [12] GUNNING, B. E. S., and J. S. PATE: "Transfer cells" – plant cells with wall ingrowths, specialised in relation to short distance transport of solutes – their occurrence, structure and development. *Protoplasma* 68 (1969), 107–133.
- [13] HEIJBROEK, W.: Partial resistance of sugarbeet to beet cyst eelworm (*Heterodera schachtii* Schm.) *Euphytica* 26 (1977), 257–262.
- [14] HUANG, C. S., and A. R. MAGGENTI: Wall modifications in developing giant cells of *Vicia faba* and *Cucumis sativus* induced by root knot nematode, *Meloidogyne javanica*. *Phytopathology* 59 (1969), 931–937.
- [15] JONES, M. G. K., and D. H. NORTHCOTE: Nematode – induced syncytium – a multinucleate transfer cell. *J. Cell. Sci.* 10 (1972), 789–809.
- [16] KERSTAN, U.: Die Beeinflussung des Geschlechtsverhältnisses in der Gattung *Heterodera*. *Nematologica* 15 (1969), 210–228.
- [17] KÖNNECKE, G.: *Fruchtfolgen*. Deutscher Landwirtschaftsverlag Berlin (1967), 335 pp.
- [18] KUHN, J.: Untersuchungen über die Ursache der Rübenmüdigkeit. *Bericht a. d. physiol. Laborar. d. landwirtschaftl. Institut zu Halle. Heft 3* (1881).
- [19] MÜLLER, J.: Ein einfaches Verfahren zur Oberflächensterilisierung von Nematoden. *Nematologica* 16 (1970), 154–155.

- [20] MÜLLER, J.: L'élevage monoxénique d'*Heterodera schachtii* sur crucifères et son application pour la sélection des plantes résistantes. *Rev. Nematol.* 1 (1978), 47–52.
- [21] MÜLLER, J.: Über die jährliche Generationszahl von *Heterodera schachtii* unter Feldbedingungen an Zuckerrüben. *Nachrichtenbl. Deut. Pflanzenschutzd.* 31 (1979), 92–95.
- [22] MÜLLER, J.: Wechselwirkungen zwischen *Heterodera schachtii* und Bodenpilzen an Zuckerrüben. *Phytopathol. Zeitschr.* (1980) im Druck.
- [23] RASKI, D. J.: The life history and morphology of the sugar-beet nematode, *Heterodera schachtii* Schmidt. *Phytopathology* 40 (1950), 135–152.
- [24] SOUTHEY, J. F.: *Laboratory methods for work with plant and soil nematodes.* London (1970), Ministry of Agriculture, Fisheries and Food.
- [25] STELTER, H.: Zur Populationsdynamik von *Heterodera schachtii* Schm. *Arch. Phytopathol. u. Pflanzenschutz, Berlin* 12 (1976), 393–400.
- [26] STEUDEL, W., und R. THIELEMANN: Über die Prognose von Schäden durch den Rüben- nematoden (*Heterodera schachtii* Schmidt) bei Zuckerrüben mittels Untersuchungen des Vorbefalls. *Nachrichtenbl. Deut. Pflanzenschutzd.* 31 (1979), 179–181.
- [27] STEUDEL, W., R. THIELEMANN, und W. HAUFE: Der Einfluß von Aldicarb auf die Vermehrung des Rübenzystenälchens (*Heterodera schachtii* Schmidt) und den Ertrag von Zuckerrüben in der Köln-Aachener Bucht. *Nematologica* 24 (1978), 361–375.
- [28] STRUBELL, A.: Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung des Rüben- nematoden *Heterodera schachtii* Schmidt. *Bibliotheca Zoologica, Cassel* 1888.
- [29] THIELEMANN, R., und W. STEUDEL: Neunjährige Erfahrungen mit Monokultur von Zuckerrüben auf mit *Heterodera schachtii* (Schmidt) verseuchtem Boden. *Nachrichtenbl. Deutsch. Pflanzenschutzd. (Braunschweig)* 25 (1973), 145–149.
- [30] WYSS, U.: Feeding of *Tylenchorhynchus dubius*. *Nematologica* 19 (1973), 125–136.
- [31] WYSS, U.: A routine method for investigations on the histology of feeding sites of plant-parasitic nematodes. *Nematologica* 21(1975), 110–111.
- [32] WYSS, U.: Feeding phases of *Xiphinema index* and associated processes in the feeding apparatus. *Nematologica* 23 (1977), 463–470.

Abbildungsnachweis

Abb. 1–3: J. MÜLLER u. U. WYSS.