

EC **ENCYCLOPAEDIA
CINEMATOGRAPHICA**

FILM E 2375

Xiphinema index (Nematoda)
Saugen an Wurzeln von Sämlingen (Feige)

INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM • GÖTTINGEN

ISSN 0073-8417

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN

SEKTION
BIOLOGIE

SERIE 10 · NUMMER 61 · 1977
FILM E 2375



INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM · GÖTTINGEN

Angaben zum Film:

Stummfilm, 16 mm, schwarzweiß, 107 m, 10 min (24B/s). Hergestellt 1975, veröffentlicht 1977.

Das Filmdokument ist für die Verwendung in Forschung und Hochschulunterricht bestimmt.

Veröffentlichung aus dem Institut für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz der Technischen Universität Hannover, Dr. U. WYSS, und dem Institut für den Wissenschaftlichen Film, Göttingen, Dr. H.-K. GALLE; Kamera und Schnitt: C. LUDWIG.

Zitierform:

WYSS, U., und INST. WISS. FILM: Xiphinema index (Nematoda) – Saugen an Wurzeln von Sämlingen (Feige). Film E 2375 des IWF, Göttingen 1977. Publikation von U. WYSS, Publ. Wiss. Film., Sekt. Biol., Ser. 10, Nr. 61/E 2375 (1977), 20 S.

Anschrift des Verfassers der Publikation:

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

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN

Sektion BIOLOGIE

Sektion TECHNISCHE WISSENSCHAFTEN

Sektion MEDIZIN

NATURWISSENSCHAFTEN

Sektion ETHNOLOGIE

Sektion GESCHICHTE · PUBLIZISTIK

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

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN sind die schriftlichen Ergänzungen 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 von etwa 500 Seiten zusammengefaßt und im Abonnement bezogen werden können. Jede Serie besteht aus 4 Lieferungen mit einer entsprechenden Zahl von Einzelheften; jährlich erscheinen 1–4 Lieferungen in jeder Sektion.

Bestellungen und Anfragen an: Institut für den Wissenschaftlichen Film
Nonnenstieg 72 · D-3400 Göttingen
Tel. (05 51) 2 10 34

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

Film E 2375

Xiphinema index (Nematoda) – Saugen an Wurzeln von Sämlingen (Feige)

Verfasser der Publikation: URS WYSS

Mit 3 Abbildungen

Inhalt des Films:

Xiphinema index (Nematoda) – Saugen an Wurzeln von Sämlingen (Feige). Der Film zeigt bei zum Teil starker Vergrößerung charakteristische Vorgänge, die sich im Saugapparat von *Xiphinema index* vor und während der Nahrungsaufnahme an Wurzeln von Feigensämlingen abspielen.

Zuerst werden das Abtasten und Durchstechen der Zellwand sowie das Vordringen des Mundstachels in tiefere Zellschichten gezeigt. Anschließend richtet sich der Schwerpunkt des Films auf Bewegungen im Basalbulbus des Ösophagus – speziell im System der dorsalen Speicheldrüse – nach dem Anstich, während der Nahrungsaufnahme und zum Zeitpunkt der jeweils kurzen Unterbrechungen des Pumpvorganges. Eine Speichelabgabe in die angestochene Zelle im Innern der Wurzel ist auch unter optimalen optischen Bedingungen nicht erkennbar. Vorgänge im dorsalen Drüsensystem deuten jedoch darauf hin, daß sie vermutlich bei der Bulbusstreckung nach dem letzten Anstichstoß des Mundstachels und bei den kurzen Pumpunterbrechungen erfolgt. Der Schluß des Films hält fest, wie *X. index* die Saugstelle verläßt und wie die Wurzelspitze auf die Saugtätigkeit reagiert.

Summary of the Film:

Xiphinema index (Nematoda)–Feeding on Roots of Seedlings (Fig). The film shows, partially at high magnification, characteristic events in the feeding apparatus of *Xiphinema index* before and during feeding on roots of fig seedlings.

The first scenes of the film deal with probing, perforation of the cell wall and penetration by the odontostyle into deeper cell layers. Emphasis is then placed on movements within the basal oesophageal bulb—especially within the dorsal gland system—after stylet penetration, during ingestion and the short ingestion pauses. Release of saliva into the perforated cell inside the root does not become visible even under optimal optical conditions. However, events in the dorsal gland system indicate that this may happen during the phase of bulbus elongation after stylet thrusting has ceased and also during the short ingestion pauses. The film finally shows how *X. index* abandons the feeding site and how the tip of the root responds to feeding.

Résumé du Film:

Xiphinema index (Nematoda) – Succion aux dépens de racines de jeunes plants(figuiers). Le film montre, parfois fortement grossis, les phénomènes caractéristiques se produisant dans l'appareil de succion du *Xiphinema index* avant et pendant l'absorption de nourriture au dépens des racines de jeunes plants de figuiers.

On voit tout d'abord comment la paroi cellulaire est palpée, puis percée, ainsi que la façon dont le stylet s'introduit jusque dans les couches cellulaires plus profondes. Le film se concentre ensuite sur les mouvements observés à l'intérieur du bulbe basal de l'oesophage – tout spécialement dans le système de la glande salivaire dorsale – après la percée, au cours de l'absorption de nourriture et au moment des interruptions toujours brèves du processus de pompage. Même dans les meilleures conditions optiques, il n'est pas possible de déceler s'il y a projection de salive dans la cellule percée à l'intérieur de la racine. Les phénomènes observés dans le système glandulaire dorsal dénotent, cependant, qu'une projection de salive a vraisemblablement lieu lorsque le bulbe se détend après le dernier coup de perçage par le stylet, et au cours des brèves interruptions de pompage. La fin du film montre *X. index* quittant le lieu de succion, et la manière dont la pointe de la racine réagit à la succion.

Allgemeine Vorbemerkungen

Die pflanzenparasitäre Nematodenart *Xiphinema index*, früher ein kaum beachteter Ektoparasit an Reben, führte ab 1958 auf dem Gebiet der Phytopathologie zu beachtenswerten Forschungsaktivitäten, als es HEWITT et al. [4] erstmals gelang, die Übertragbarkeit bodenbürtiger Viroser durch Nematoden, und zwar durch diese Art, zu beweisen. 1962 standen mit *Xiphinema*, *Longidorus* und *Trichodorus* bereits drei Nematodengattungen als Überträger phytopathogener Viren fest, und noch heute bleibt es im Grunde bei dieser Zusammensetzung, sieht man davon ab, daß Arten der Gattungen *Longidorus* und *Trichodorus* in die 1963 bzw. 1973 neu errichteten Gattungen *Paralongidorus* und *Paratrichodorus* überführt wurden. Nach intensiven Untersuchungen sind bisher mit Sicherheit nur Arten dieser Gattungen als Virusüberträger erkannt, wobei für *Paralongidorus* der endgültige Beweis noch immer nicht erbracht ist. *Xiphinema*- und *Longidorus*-Arten übertragen ausschließlich polyedrische Viren mit einem Partikeldurchmesser von 27–30nm, *Trichodorus*- und *Paratrichodorus*-Arten dagegen nur stäbchenförmige Viren, deren Genom sich aus 180–210nm langen infektiösen und kürzeren, nicht infektiösen Partikeln zusammensetzt. Die zu Beginn der sechziger Jahre vermutete Spezifität der Virus-Vektor-Beziehung ist inzwischen erwiesen. *X. index* ist z.B. nur zur Übertragung des Fanleaf-Virus befähigt, das am Komplex der Reisigkrankheit der Rebe beteiligt ist.

Xiphinema-Arten sind überwiegend Schädlinge in subtropischen und tropischen Klimabereichen (SOUTHEY [11]), einige Arten sind aber auch im gemäßigten Klima verbreitet. *X. index*, mit einem weltweiten Vorkommen in Weinbaugebieten – besonders im Mittelmeerraum (WEISCHER [13]) – war u.a. auch in den Weinbaugebieten von Pfalz und Rheinhessen zu finden, zwar in geringer Individuenzahl, doch immer in Beständen reisigkranker Reben (RÜDEL [10]). Kenntnisse zur Öko-

logie der Art wurden von WEISCHER [14] zusammengefaßt. *X. index* vermehrt sich parthenogenetisch, Männchen sind sehr selten.

Nach bisherigen Angaben beschränkt sich der Wirtspflanzenkreis von *X. index* auf wenige Pflanzenarten. Als Hauptwirt gilt die Rebe, ihr Vorkommen oder Fehlen ist entscheidend für die Verbreitung der Art. Bei einer hohen Populationsdichte von mehreren hundert Tieren pro Liter Erde zeigen befallene Pflanzen starke Wachstumsdepressionen und ein deformiertes Wurzelsystem mit gekrümmten und gallenartig verdickten Wurzelspitzen. Schnitte durch deformierte Wurzelspitzen der Rebe zeigen folgende histologische Veränderungen: Unter der nekrotisierten und kollabierten Rhizodermis sowie unter äußeren Rindenzellen befinden sich jeweils Gruppen stark vergrößerter, plasmareicher und vielkerniger Zellen mit hypertrophierten Kernen und Nukleoli (WEISCHER und WYSS [15]). Über die Induktion und Funktion dieser modifizierten Zellen in der Wirt-Parasit-Beziehung sind zur Zeit noch keine endgültigen Aussagen möglich. Doch es scheint, daß ihnen als Voraussetzung zur Wirtseignung eine wichtige Bedeutung zukommt.

FISHER und RASKI [3] haben 1967 erstmals das Saugverhalten von *X. index* an Sämlingswurzeln von Reben direkt in Agarkultur beobachtet und beschreiben u. a. Unterschiede in der Parasitierungszone für Larven und adulte Tiere sowie das Anschwellen der Wurzelspitze als Reaktion auf die Saugtätigkeit. Es folgten weitere Untersuchungen von COHN [1], COTTEN [2] – hier allerdings an Sämlingswurzeln krautiger Pflanzen – und WEISCHER und WYSS [15], die einige Kenntnisse über das Anstechen von Wurzelzellen, Pumpmechanismen im Saugapparat und über die Verweildauer der Nematoden an der Saugstelle lieferten. Eine ausführliche Beobachtung der Vorgänge im Saugapparat unter optimalen optischen Bedingungen unterblieb jedoch aus technischen Gründen. Es war Ziel dieses Forschungsfilmes, einen möglichst tiefen Einblick in den Mechanismus der Nahrungsaufnahme bei *X. index* zu gewinnen, um damit auf zahlreiche noch ungeklärte Fragen zur Funktion des Saugapparates eine Antwort zu finden. Die Untersuchungen wurden an Sämlingswurzeln der Feige vorgenommen, die erwiesenermaßen eine ausgezeichnete Wirtspflanze von *X. index* ist.

Bau des Saugapparates

In Abbildung 1 ist der Saugapparat der Gattung *Xiphinema* (adultes Tier) von der Mundöffnung (Mö) bis zum Darmbeginn (Da) schematisch dargestellt. Die Zeichnung richtet sich zur Hauptsache nach Darstellungen von HOOPER [5] sowie ROBERTSON und TAYLOR [7] und ist weder maßstabgetreu noch genau in allen Einzelheiten. Sie soll lediglich die wichtigsten anatomischen Gegebenheiten veranschaulichen. Für eine Vertiefung in die Ultrastruktur des Saugapparates sei auf die elektronenoptischen Arbeiten von WRIGHT [16], ROGGEN et al. [9] und ROBERTSON und TAYLOR [7] hingewiesen¹.

¹ Die Gattung *Xiphinema* gehört wie die anderen Gattungen virusübertragender Nematoden zur Ordnung Dorylaimida, die sich von der Ordnung Tylenchida (mit allen übrigen pflanzenparasitären Nematoden) vor allem in Bau und Funktion des Basalbulbus des Ösophagus unterscheidet.

Xiphinema-Arten sind mit einem sehr langen, nadelartigen Mundstachel (Ms) ausgestattet, der bei *X. index*-Weibchen eine durchschnittliche Länge von 130 μm erreicht. Der Mundstachel, in der Fachliteratur Odontostyl genannt, besitzt ein durchgehendes Lumen (Msl) von durchschnittlich 450 nm Durchmesser und ist

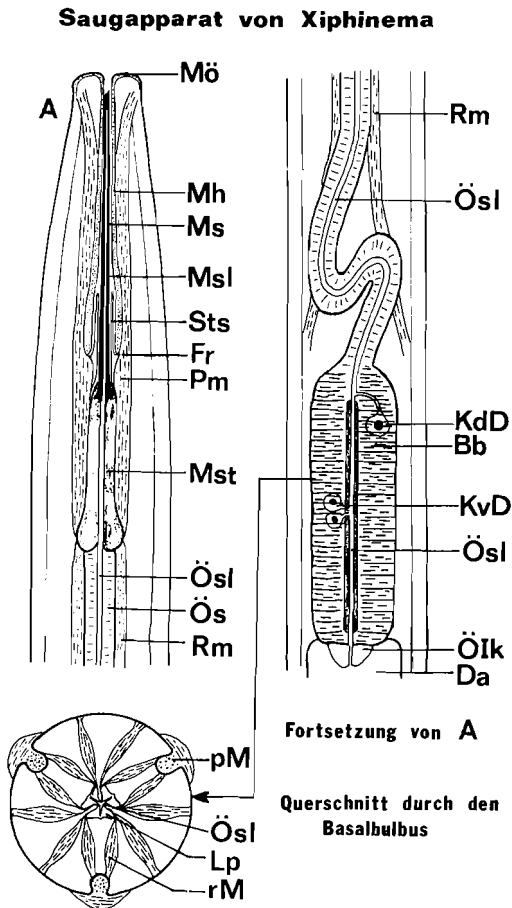


Abb. 1. Bau des vorderen Saugapparates der Gattung *Xiphinema* (Zeichenerklärung im Text)

seiner ganzen Länge nach mit einem feinen Längsschlitz versehen. Der Stachel ist nahezu bis zur Basis von der Mundhöhle (Mh) umgeben, die von der Mundöffnung (Mö) bis zum tief liegenden Führungsring (Fr) reicht. Vom Führungsring aus erstreckt sich die Stachelscheide (Sts) über kurze Distanz nach vorne, kehrt dann zurück und fusioniert schließlich mit dem vorderen Teil des Mundstachelträgers (Mst). Dieser Träger, vom Griechischen her in der Fachsprache als Odontophor benannt, ist morphologisch ein Teil des vorderen Ösophagus, doch er ist sehr

kräftig cuticularisiert und dient als Stütz- und Ausstoßorgan des Mundstachels. An der flügelartig erweiterten Basis des Stachelträgers inserieren vier Paar Protraktormuskeln (Pm), die nach vorne in Richtung Mundöffnung führen und an der Lippenregion befestigt sind. Ebenfalls von der Odontophorbasis aus führen Retraktormuskeln (Rm) nach hinten und inserieren an der Körperwand in Nähe des Basalbulbus (Bb). Der flexible vordere Teil des Ösophagus (Ös) ist schlauchförmig und mit kurzen Radialmuskeln versehen. Er ist bei zurückgezogenem Mundstachel gewunden. Das Ösophaguslumen (Ösl) ist in diesem Teil noch rund und weist einen Durchmesser von ca. 750 nm auf. Erst im muskulösen Basalbulbus (Bb) des Ösophagus wird das Lumen dreistrahlig. Der Basalbulbus ist das eigentliche Pumporgan für die Nahrungsaufnahme. Er setzt sich aus radial und peripher verlaufenden Muskeln zusammen. Die radialen Muskeln (rM) inserieren an der Wand des Bulbus und innen am dreistrahligen Ösophaguslumen (Ösl), das der Länge nach zu drei Paar dreieckiger Lumenplättchen cuticularisiert ist. Bei Kontraktion der Muskeln wird das kräftig cuticularisierte Lumen im Querschnitt zu einem Dreieck erweitert. Die peripheren Muskeln (pM) sind in drei Sätzen in gleichmäßigem Abstand entlang der Peripherie des gesamten Basalbulbus angeordnet. Im Basalbulbus befinden sich drei Ösophagusdrüsen, die die Funktion von Speicheldrüsen haben. Die dorsale Ösophagusdrüse mündet noch vor den cuticularisierten Plättchen in das Ösophaguslumen; die beiden ventro-sublateral gelegenen Drüsen in der Mitte des Bulbus münden dagegen in das dreistrahlige Lumen. Die Kerne der ventro-sublateralen Drüsen (KvD) sind kleiner als der Kern der dorsalen Drüse (KdD). Aufgenommene Nahrung wird durch die Ösophagus-Intestinalklappe (ÖIk) in den Darm (Da) gepreßt. Die ‚Klappe‘, oft Cardia genannt, verhindert den Rückfluß der Nahrung aus dem Darm in das Ösophaguslumen.

Nach Untersuchungen von RASKI et al. [6] wirkt die cuticularisierte Auskleidung des Ösophaguslumens vom Beginn des Stachelträgers bis zur Ösophagus-Intestinalklappe als Haftstelle für das spezifisch übertragene Fanleaf-Virus. TAYLOR und ROBERTSON [12] vermuten, daß die Partikel übertragbarer Viren im Nematoden selektiv und spezifisch an Haftstellen des Saugapparates (bei *Xiphinema* und *Trichodorus* das gesamte Ösophaguslumen) adsorbiert werden, während nicht übertragbare Viren dieser Adsorption entgehen. Zur Übertragung in Pflanzenzellen werden die Partikel wahrscheinlich zunächst durch Speichel von den Retentionsstellen gelöst und anschließend zusammen mit dem Speichel in die angestochene Zelle injiziert. Eine Speichelabgabe wurde bisher bei *Xiphinema* noch nicht beobachtet. Im vorliegenden Film wurde gerade wegen der Bedeutung dieser Saugphase bei der Virusübertragung besonderer Wert auf die Vorgänge im Speicheldrüsensystem des Basalbulbus gelegt. Es gelang, bei normaler Aufnahmefrequenz interessante Phänomene im dorsal gelegenen Drüsensystem festzuhalten. Eine endgültige Klärung zur Funktion der gefilmten Vorgänge wird aber erst nach einer ausführlichen elektronenoptischen Untersuchung des Drüsensystems möglich werden.

Funktion des Saugapparates und Saugverhalten von *Xiphinema index*

a) Funktion des Saugapparates

Die hier geschilderten Beobachtungen stammen aus eigenen Untersuchungen über das Saugverhalten von *X. index* an Wurzeln von *Ficus carica*-Sämlingen und beziehen sich größtenteils auf Analysen des Filmmaterials (s. WYSS [17]). Beim Abtasten der Zellen an der Wurzeloberfläche setzt *X. index* die Lippen oft mit erheblichem Druck auf die Zellwand und reibt sie bis zum Auffinden einer geeigneten Stelle über kurze Distanz hin und her. Der Mundstachel wird dabei in der Mundhöhle häufig vor- und zurückgezogen, gelangt aber nie über die Mundöffnung heraus. Erst beim ersten Anstichversuch trifft die Stachelspitze die Zellwand. Die Frequenz der Stachelstöße beim Durchstechen der Zellwand ist mit 1–2 Stößen pro Sekunde relativ langsam. Eine charakteristische Eigenart der Stachelbewegungen beim Durchstechen der Zellwand ist die Rotation der flügelartig verdickten Basis des Stachelträgers, die nach ROGGEN [8] durch den feinen Längsschlitz des Mundstachels hervorgerufen wird. Die Drehung des Stachelträgers um die Längsachse beträgt in beiden Richtungen bis zu 50°, und es ist anzunehmen, daß diese Drehung den rein mechanischen Prozeß der Zellwandperforation unterstützt. Die Wand der Zellen auf der Wurzeloberfläche ist in wenigen Sekunden (7–21 s, n = 50) durchstoßen. Unmittelbar nach dem Durchstich dringt die Stachelspitze ohne Rotation des Stachelträgers in schnellen Stößen von 5–6 pro Sekunde durch den Inhalt der angestochenen Zelle. Erst beim Auftreffen auf der darunter liegenden Zellwand setzen beim Anstich erneut Stacheldrehungen ein. Bis zu Beginn der Nahrungsaufnahme wird der Mundstachel in der Regel 3–4 Zellen tief in das Wurzelgewebe vorgeschoben.

Nach dem letzten Stachelstoß sind im Basalbulbus des Ösophagus Vorgänge erkennbar, die auf eine Injektion von Speichel in die angestochene Zelle deuten, obwohl Speichelfluß durch das Lumen des schlauchförmigen vorderen Teils des Ösophagus in Richtung angestochener Zelle auch unter optimalen optischen Bedingungen nicht sichtbar wird. Die Filmaufnahmen zeigen, daß sich das dorsale Drüsensystem mit großer Wahrscheinlichkeit nicht allein aus einem Drüsenkern und aus einem kurzen, in das Ösophaguslumen einmündenden, Gang zusammensetzt. Der Bau scheint wesentlich komplexer zu sein. Bei starker Vergrößerung und bei Einsatz der Interferenzmikroskopie werden im Basalbulbus in bestimmten Saugphasen erweiterte Gänge erkennbar (Abb. 2a, c, e), die am Vorderende des Bulbus, in Nähe des Drüsenkerns, miteinander verbunden sind. Nach ersten elektro-optischen Untersuchungen (W. M. ROBERTSON¹, pers. Mitteilung) durchziehen u. a. zwei Gänge als Bestandteil der dorsalen Speicheldrüse den Bulbus in subdorsaler Lage fast seiner gesamten Länge nach. Die Gänge führen, nach den Filmaufnahmen zu schließen, vermutlich in den kurzen Drüsengang, der vom Drüsenkern ausgeht und in den Nahrungskanal (Ösophaguslumen) einmündet. Der kurze Drüsengang (Abb. 2g) scheint von Muskeln umgeben zu sein, die die beobachtete schlagartig schnelle Erweiterung und Verengung des Ganges in bestimmten Saugphasen (s. später) regulieren könnten.

¹ Scottish Horticultural Research Institute, Invergowrie, Dundee, Scotland.

Nach dem Anstich einer Wurzelzelle laufen im Basalbulbus in der Regel folgende Vorgänge in chronologischer Folge ab: Unmittelbar bis wenige Sekunden nach dem letzten Stachelstoß wird der Basalbulbus plötzlich gestreckt. Die Bulbusgänge – bereits zur Zeit des Anstichs schwach erkennbar – sind nun stark erweitert (Abb. 2a). Sie verbleiben 1–4 Sekunden in diesem Zustand, dann verengen sie sich von hinten nach vorne und werden unsichtbar (Abb. 2b). Gleichzeitig wird Flüssigkeit durch den kurzen Drüsengang in das Ösophaguslumen befördert (Abb. 2i). Der Bulbus bleibt danach noch einige Sekunden gestreckt, dann verkürzt er sich allmählich, und unmittelbar darauf setzen die ersten Muskelkontraktionen zur Nahrungsaufnahme ein. Die beschriebene Phase der Bulbusstreckung mit anschließender Verkürzung dauert nach dem Anstich durchschnittlich 18 Sekunden ($n=30$). Es ist anzunehmen, daß die in das Ösophaguslumen abgesonderte Flüssigkeit in die angestochene Zelle gelangt, der Beweis dazu steht aber noch aus. Da *X. index*, abgesehen von wenigen Ausnahmen, den Mundstachel zunächst 3–4 Zellen in das Wurzelgewebe vorschleibt und erst dann mit der Nahrungsaufnahme beginnt, wird nicht erkennbar, ob Flüssigkeit aus dem Stachelumen in die angestochene Zelle fließt. Zur Zeit der Flüssigkeitsabsonderung ist das Ösophaguslumen wenige μm hinter der Einmündung des kurzen Drüsenganges geschlossen (s. auch später).

Der Pumpvorgang zur Nahrungsaufnahme setzt sofort nach der Verkürzung des Basalbulbus ein. Charakteristisch für diesen Vorgang sind die schnellen Kontraktionen der radialen Bulbusmuskeln, deren Frequenz mit Schwankungen zwischen 1,3 bis 5,6 pro Sekunde sehr variabel und zu Beginn der Nahrungsaufnahme meist am schnellsten ist. Bei Kontraktion der radialen Muskeln wird das dreistrahlige Ösophaguslumen erweitert, und der Basalbulbus streckt sich geringfügig (Abb. 3c, d). Aufgesaugte Nahrung wird bei Erschlaffung der Muskeln und gleichzeitiger Verkürzung des Basalbulbus in Richtung Darm befördert und durch die Cardia in den Darm gepreßt (Abb. 3e). Die von vorne nach hinten verlaufende Verengung des Ösophaguslumens ist 3–4 mal so schnell wie die Erweiterung.

Gleich zu Beginn der Nahrungsaufnahme erweitern sich die Bulbusgänge und nehmen mit fortlaufender Dauer der Saugtätigkeit an Umfang zu. Die beiden langgestreckten Gänge (Abb. 2c, e) und ein Teil des kurzen Drüsenganges zwischen Drüsenkern und Ösophaguslumen (Abb. 2e) bleiben während des gesamten Pumpvorganges kontinuierlich erweitert. Die Dauer der ununterbrochenen Pumpstätigkeit ist unterschiedlich und schwankt zwischen wenigen Sekunden und mehreren Minuten, doch einheitlich und typisch für die Nahrungsaufnahme sind die kurzen Pausen, die den Pumpvorgang immer wieder unterbrechen. In diesen Pausen von durchschnittlich 3,4s Dauer ($n=300$) streckt sich zunächst das Vorderende des Basalbulbus geringfügig, und der vom dorsalen Drüsenkern ausgehende, in das Ösophaguslumen einmündende Gang wird oft schlagartig erweitert (Abb. 2g). Gleichzeitig verengen sich die Bulbusgänge von hinten nach vorne (Abb. 2d) und sind gegen Ende der Pumppause nicht mehr erkennbar (Abb. 2f). Aus der 12. Szene des Films geht deutlich hervor, wie bei Verengung der Bulbusgänge Flüssigkeit mit großer Geschwindigkeit nach vorne fließt. Dies ist auch bei extrem kurzen Pausen von weniger als 1 Sekunde Dauer der Fall. Die Flüssigkeit gelangt vermut-

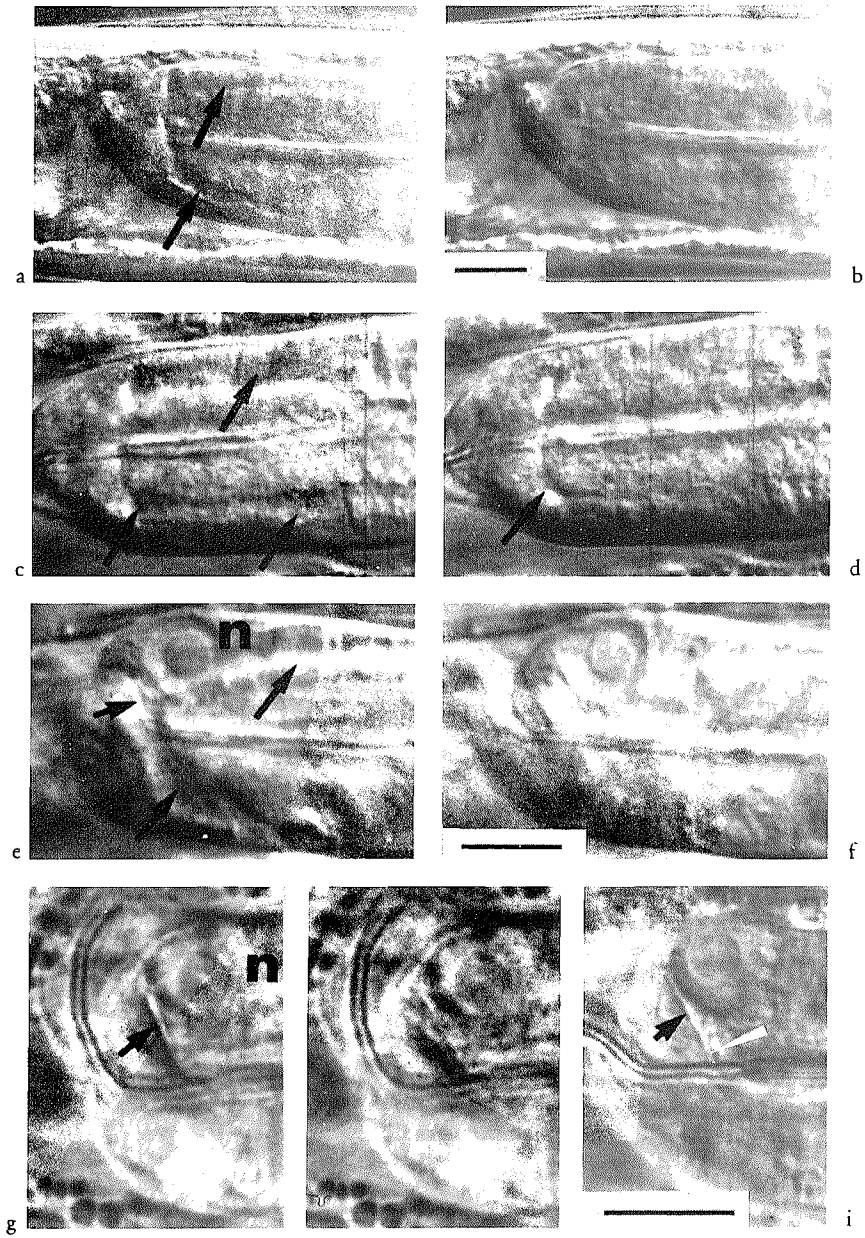


Abb. 2. *X. index* beim Saugen an Wurzeln von Feigensämlingen

a-i: Vorderende des Basalbulbus. a: Bulbus gestreckt; Bulbusgänge (Pfeile) erweitert, wenige Sekunden nach dem letzten Stachelstoß. b: 4 Sekunden später, Bulbusgänge verengt, nicht mehr erkennbar. c: Nahrungsaufnahme; die beiden subdorsalen Bulbusgänge sind erweitert. d: Pump-pause; die Gänge verengen sich. e: Nahrungsaufnahme; Bulbusgänge und kurzer Drüsgang (kleiner Pfeil) erweitert. f: Pump-pause; Bulbusgänge verengt.

lich in den kurzen Drüsengang und von dort in das Ösophaguslumen (14.–16. Sequenz). Das dreistrahlige Lumen bleibt, solange die Pumppause anhält, ca. $2,5\mu\text{m}$ hinter der Einmündung des kurzen Drüsenganges – an der Ansatzstelle der cuticularisierten Lumenplättchen – geschlossen (vgl. Abb. 3b mit 3a). Es ist somit denkbar, daß Drüsensekrete auch zur Zeit der Pumppause in die angestochene Zelle injiziert werden.

Charakteristisch für die Pumpausen ist weiterhin die starke Verkürzung des Basalbulbus, die meist erst nach Verengung und Entleerung der beiden langgestreckten Bulbusgänge eintritt. Der Basalbulbus verkürzt sich um ca. 4% seiner zu Beginn der Pause gemessenen Länge und nimmt an Umfang zu (Abb. 3f, g). Unmittelbar nach der Verkürzung wird der Bulbus wieder gestreckt, und der Pumpmechanismus zur Nahrungsaufnahme setzt erneut ein. An der Bulbusstreckung und -kürzung zu Beginn und am Ende eines Saugintervalles sind zweifellos die peripheren Muskeln beteiligt.

Trotz optimaler optischer Bedingungen gelang es nicht, Vorgänge in den beiden ventro-sublateral gelegenen Drüsen in der Mitte des Ösophagus zu erfassen. Es ist aber anzunehmen, daß ihre Sekrete zusammen mit der aufgenommenen Nahrung in den Darm transportiert werden.

Beim Verlassen der Saugstelle wird der Mundstachel meist in einem Zug in die Mundhöhle zurückgezogen, danach trennen sich die Lippen ruckartig von der Kontaktstelle mit der Wurzeloberfläche. Vereinzelt wird der Mundstachel auch mit einer Rückwärtsbewegung des Kopfes aus der Wurzel herausgezogen und erst dann in die Mundhöhle zurückgeführt. Auf das vollständige Zurückziehen des Mundstachels folgen noch mehrere Kontraktionen der radialen Muskeln im Basalbulbus (9–21, durchschnittlich 13; $n = 50$), die Flüssigkeit in den Darm befördern.

b) Saugverhalten von Xiphinema index und Reaktion der Wurzel auf den Saugvorgang

In Agarkultur saugt *X. index* nach eigenen Untersuchungen fast ausschließlich an den Wurzelspitzen von Wirtspflanzen. Ausnahmen sind jedoch aus der Literatur bekannt (COHN [1]). An Sämlingswurzeln von Feigen richtet sich der Primärangriff in der Regel auf Zellen der Streckungszone. Das Wachstum der Wurzelspitze wird darauf stark verlangsamt und kommt nach weniger als 24 Stunden oft ganz zum Stillstand. Wenige Stunden nach dem ersten Anstich beginnt die Wurzelspitze zu schwellen, und die Differenzierungszone, erkennbar an den Wurzelhaaren, gelangt nahe zur meristematischen Zone. Die Schwellung dauert auch nach dem Abwandern der Nematoden noch kurze Zeit an. Sie kann, solange die Nematoden ihre Saugtätigkeit lange genug fortsetzen, beträchtliche Dimensionen erreichen und die Wurzelspitze in ein wucherndes Gallengewebe verwandeln. Die Meristemaktivität innerhalb der Galle wird offensichtlich nicht irreversibel blockiert, denn sehr häufig wachsen aus dem Wucherungsgewebe Seitenwurzeln

g-i: Pumppause. g: Kurzer Drüsengang zwischen Kern (n) der dorsalen Drüse und Ösophaguslumen erweitert. h: Gang verengt, 0,1s später. i: Gang (schwarzer Pfeil) wird vor Einmündungsstelle in das Ösophaguslumen durch durchfließende Flüssigkeit erweitert (weißer Pfeil). Maßstab = $10\mu\text{m}$

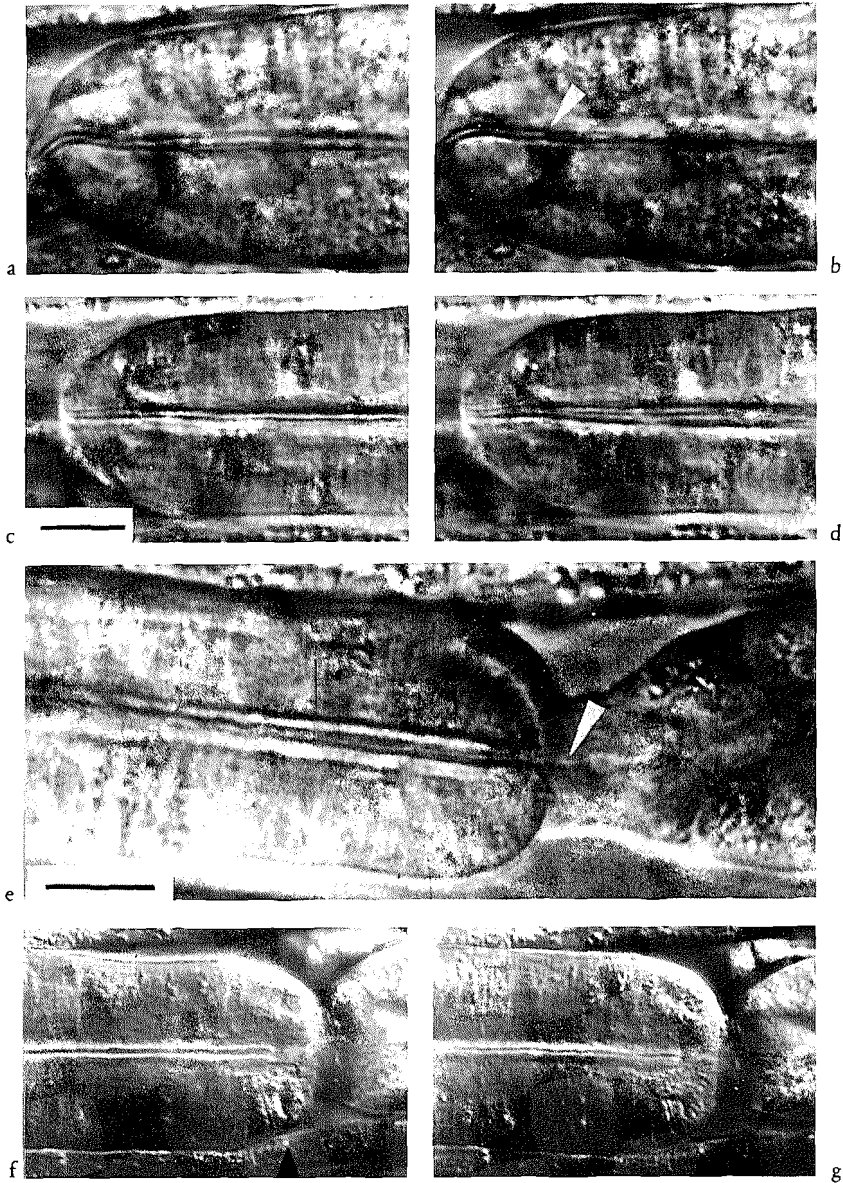


Abb. 3. *X. index* beim Saugen an Wurzeln von Feigensämlingen

a–d: Vorderende des Basalbulbus. a: Nahrungsaufnahme. b: Pumppause; das dreistrahlige Ösophaguslumen bleibt hinter dem kontinuierlich erweiterten runden Lumen (Pfeil) verengt.

c–d: Nahrungsaufnahme; Erweiterung des dreistrahligen Ösophaguslumens bei Kontraktion der radialen Muskeln, d = 0,16 s nach c.

e–g: Hinterende des Basalbulbus. e: Nahrungsaufnahme; Ösophagus-Intestinalklappe wird bei Verengung des Ösophaguslumens (von vorne nach hinten) durch durchfließende Nahrung erweitert (Pfeil). f: Nahrungsaufnahme. g: Pumppause; Bulbus verkürzt (vergleiche Position mit markiertem Körnchen in g und f), Zunahme des Bulbusumfanges. Maßstab = 10 µm

heraus, die jedoch auch ohne Nematodenangriff ihr Wachstum bald einstellen. Angeschwollene Wurzelspitzen von Hauptwurzeln wachsen in den meisten Fällen normal weiter, wenn die Nematoden bis zu zwei Tagen nach der Inokulation die Wurzelspitze wieder verlassen.

Beobachtungsergebnisse über das Saugverhalten einzelner Weibchen lassen sich wie folgt zusammenfassen: Allgemein setzt die Nahrungsaufnahme erst ein, nachdem der Mundstachel 3–4 Zellen tief in das Wurzelgewebe vorgeschoben wurde. Aus der zuerst besaugten Zelle wird nur für kurze Zeit (90–650 Sekunden, $n = 15$) Nahrung aufgenommen. Der Mundstachel wird dann sukzessive in tiefer liegende Zellen gestochen, wobei in der Regel die Dauer der Nahrungsaufnahme von Zelle zu Zelle zunimmt. 8–65 Minuten ($n = 15$) nach dem ersten Anstich wird der Mundstachel aus der Wurzel herausgezogen und eine neue Saugstelle, meist in unmittelbarer Nähe zur ersten, aufgesucht. Die Verweildauer an einer Saugstelle ändert sich wesentlich erst später an bereits stark angeschwollenen Wurzelspitzen. Dort bleibt der Mundstachel oft 1–3 Stunden in ein- und derselben Stelle vorgeschoben. Kontinuierliches Pumpen von mehreren Minuten Dauer und langandauernde Pumpspausen sind unter diesen Bedingungen recht häufig.

Wie Verhaltensstudien mit einzelnen Weibchen ergaben, besteht eine Korrelation zwischen der Intensität der Nahrungsaufnahme an gallenförmigen Wurzelspitzen und der Eiproduktion (Wyss [18]). Es wurde deutlich, daß sich die Weibchen oft tagelang an derselben vergallten Wurzelspitze aufhalten und dann mehrere Eier produzieren, bis maximal drei pro Tag. Nach Unterbrechungen – mit Saugaktivitäten an anderen Wurzelspitzen – kehren die Weibchen oft zur ‚bevorzugten‘ Wurzelspitze zurück und halten sich unter Fortsetzung der Eiproduktion erneut längere Zeit dort auf. Es ist anzunehmen, daß die Eiproduktion von der Induktion und Aufrechterhaltung modifizierter vielkerniger Zellen abhängt, aus denen, nach histologischen Untersuchungen zu schließen, offensichtlich Nahrung aufgenommen wird. *X. index* saugt auch an Sämlingswurzeln von Nichtwirten (z.B. Tomate, Monatserdbeere, Luzerne), doch nur sporadisch und selten gezielt an der Wurzelspitze. Saugtätigkeit an den Wurzeln von Nichtwirten führt nicht zu Eiproduktion, und Zellen im Bereich der Saugstelle zeigen ausschließlich überempfindliche nekrotische Reaktionen (Wyss [19]).

Auch bei Masseninokulation mit mehreren Weibchen und älteren Larvenstadien üben die vergallten Wurzelspitzen eine langandauernde, attraktive Wirkung aus. In einzelnen Fällen hielten sich kurzfristig bis zu 15 Nematoden dicht gedrängt und sich gegenseitig störend an den Wurzelspitzen auf. Bei einem Massenangriff mit täglich variierender Individuendichte zwischen 2–10 Nematoden entstehen Risse und Löcher in den stark deformierten Gallen. Trotzdem bleibt die attraktive Wirkung und der Stimulus zur Eiproduktion erhalten. Die Meristemaktivität erlischt auch nicht in stark geschädigten Gallen, denn häufig brechen aus dem zerklüfteten Wuchergewebe Seitenwurzeln hervor, die aber, da sie sofort angegriffen werden, nie richtig weiterwachsen. Sämtliche Larvenstadien zeigen ein ähnliches Saugverhalten wie die Weibchen. Für die Weiterentwicklung der Larven im ersten und zweiten Stadium ist offensichtlich wichtig, daß sie Zugang zu bereits gebildeten Gallen haben.

Das Saugverhalten von *X. index* an schnell wachsenden Wurzeln junger Rebenpflanzen (WEISCHER und WYSS [15]) ist im Prinzip ähnlich wie an Feigen-Sämlingswurzeln. Die Nematoden sammeln sich bei Masseninokulation dicht gedrängt an der Streckungszone an und meiden zunächst die meristematische Zone. Erst beim allmählichen Nachlassen der Wachstumsgeschwindigkeit verlagern die Nematoden ihren Angriff auch auf diese Zone. Oft genügt bei den feinen Hauptwurzeln von Feigensämlingen bereits die Saugtätigkeit eines einzelnen Weibchens, um das Wachstum der Wurzel vorübergehend, manchmal sogar irreversibel zum Stillstand zu bringen. Derselbe Effekt wird bei den kräftigen und schnell wachsenden Rebenwurzeln jedoch erst bei einem Massenparasitismus von mindestens 30 Nematoden erreicht.

Zur Entstehung des Films

Die Beobachtungskammern für Filmaufnahmen unter Ölimmersion wurden wie folgt hergestellt (s. auch WYSS [20]): Unter keimfreien Bedingungen wurde zunächst ein rundes, ca. 0,1 mm dickes Deckglas von 80 mm \varnothing in eine Plastikschale (90 mm \varnothing) gelegt und mit einer 1–2 mm dünnen 0,6 % igen Agarschicht übergossen. Anschließend wurden einige feine, sterile Sandkörner über den noch flüssigen Agar verteilt. Auf den erstarrten Agar wurden dann drei 1–2 Wochen alte Feigensämlinge aus steriler Kultur (s. WYSS [17]) übertragen und mit einigen Tropfen Hoagland-Nährlösung gedüngt. Danach wurden die Schalen bis zur Inokulation mit *X. index* unter Licht gestellt.

Die Nematoden wurden aus der Erde von Feigenkulturen (Gewächshaus-Topfpflanzen) isoliert und nach dem Ausschlammverfahren in Massen auf 0,6 % igen Aqua dest. Agar überführt. Von dort wurden 1–2 Tage später jeweils ca. 20 aktive Weibchen und auch einige ältere Larvenstadien in Beobachtungskammern mit gut wachsenden Sämlingswurzeln übertragen. Die Schalen wurden nach der Inokulation bei 25 °C und bei einer Lichtintensität von 700 Lux (16h pro Tag) gehalten. Sobald in einer Schale mehrere Nematoden an den Wurzeln saugten, wurde das Deckglas mit einer gekrümmten Nadel sorgfältig herausgehoben und mit einem Deckglas von gleicher Dicke und Größe überdeckt. Das Deckglas wurde dabei sachte auf die Sämlinge aufgedrückt, bis es rundum Kontakt mit der Agaroberfläche hatte. Die meisten Nematoden wurden bei diesem Vorgang in ihrer Saugtätigkeit gestört, doch nur vorübergehend. 2–3 Stunden später konnten die Kammern für Filmaufnahmen verwendet werden. Für fast alle Aufnahmen wurde die Interferenzkontrast-Einrichtung nach SMITH eingesetzt. Bei Aufbewahrung in feuchten Kammern saugten die Nematoden zwischen den Deckgläsern noch tagelang an den Sämlingswurzeln. Ihr Saugverhalten konnte somit in größeren Zeitspannen mehrmals gefilmt werden¹.

¹ Die Ergebnisse der Filmaufnahmen wurden zuerst in Nematologica Vol. 23 (1977) veröffentlicht (s. Literatur [17]).

Filmbeschreibung

24 B/s

1. Die erste Aufnahme zeigt als Übersicht drei *X. index*-Weibchen in der Nähe einer kurzen Seitenwurzel. Die von den Nematoden parasitierte Seitenwurzel ist knospenförmig angeschwollen und hat ihr Wachstum eingestellt. Die Körperlänge eines Weibchens beträgt im Durchschnitt 3 mm.

Bildfeldbreite 2,65 mm

Anstechen

24 B/s

2. An einer verdickten Wurzelspitze saugen zwei *X. index*-Weibchen mit kontinuierlich vorgeschobenem Mundstachel. Ein drittes Weibchen sucht zu Beginn dieser Einstellung eine passende Saugstelle, findet sie auch nach wenigen Sekunden und beginnt mit der Perforation der Zellwand. Die für den Anstich charakteristischen Drehungen der flügelartig verdickten Basis des Mundstachelträgers sind deutlich erkennbar. Die Zellwand wird mit wenigen Stachelstößen durchstoßen. Nach der Zellwandperforation dringt die Stachelspitze in schnelleren Stößen ohne Rotation des Stachelträgers durch den Inhalt der Zelle, bis sie auf der darunterliegenden Zellwand auftrifft, die hier – so scheint es – mit nur zwei Stachelstößen durchstoßen wird. Anschließend nimmt die Frequenz der Stachelstöße wieder zu.

Bildfeldbreite 270 μm

3. Diese Großaufnahme zeigt einige Drehungen der verdickten Basis des Mundstachelträgers beim Durchstechen der Zellwand.

Bildfeldbreite 70 μm

4. Eine seit mehreren Tagen parasitierte Wurzelspitze mit nekrotischen Zellen wird angestochen. Der Mundstachel wird in diesem Fall ohne Rotation des Stachelträgers und fortlaufend mit schnellen Stößen durch die nekrotischen Zellen in die Wurzel geschoben.

Bildfeldbreite 170 μm

5. Beim Abtasten der Zellwandoberfläche werden die Lippen über kurze Distanz auf der Zellwand hin- und herbewegt. Gleichzeitig wird der Mundstachel vor- und zurückgezogen ohne daß die Stachelspitze jemals die Zellwand berührt. Erst beim Auffinden einer geeigneten Stelle wird die Stachelspitze auf die Zellwand aufgesetzt, und nach einer letzten Lippenbewegung erfolgt der erste Anstichstoß. Mit jedem Stachelstoß heben sich die Lippen leicht von der Kontaktfläche mit der Zelle ab. Die Zellwand ist nach 14 Stachelstößen durchstoßen, und gleich anschließend dringt die Stachelspitze mit drei schnellen Stößen durch die angestochene Zelle bis zur darunter liegenden Zellwand. Diese wird mit 9 Stößen perforiert.

Bildfeldbreite 70 μm

6. Der Mundstachel trifft hier bei Anstichstößen im Innern der Wurzel auf beträchtlichen Widerstand. Die Lippen des Nematoden haben sich dadurch um meh-

rere μm von der Kontaktstelle mit der angestochenen Zellwand getrennt. In dieser Einstellung sind die beiden Amphiden, zwei seitliche Einstülpungen der Kutikula hinter der Lippenregion, sehr deutlich zu erkennen. Bei den Amphiden handelt es sich mit großer Wahrscheinlichkeit um ‚Organe‘, die der Chemorezeption dienen.

Bildfeldbreite 110 μm

7. Der Fokus richtet sich im Innern der Wurzel auf die Stachelspitze, die schnell durch eine angestochene Zelle geschoben wird.

Bildfeldbreite 110 μm

8. Auch in dieser Einstellung ist der Fokus auf die Spitze des Mundstachels im Innern der Wurzel gerichtet. Um die Stachelspitze hat sich Cytoplasma angereichert, das hier während der Nahrungsaufnahme im Rhythmus der Pumpbewegungen im Basalbulbus des Ösophagus pulsiert, d.h. an Volumen ab- und zunimmt.

Bildfeldbreite 170 μm

Bewegungen des Ösophagus

24 B/s und 48 B/s

9. Zunächst wird die Pumpfähigkeit des gesamten Basalbulbus während der Nahrungsaufnahme in einer Übersicht vorgestellt. Der Bulbus streckt sich geringfügig bei jeder Kontraktion der radialen Bulbusmuskeln und verkürzt sich wieder bei jeder Erschlaffung. Die Frequenz der Kontraktionen beträgt hier ca. 3 pro Sekunde. Gut erkennbar sind am Vorderende des Bulbus der dorsale Drüsenkern und die beiden erweiterten Bulbusgänge. Diese bleiben während der gesamten Pumpfähigkeit erweitert und verengen sich erst bei der ca. 5 Sekunden langen Pump-pause. Charakteristisch für die Pump-pause ist die markante Verkürzung des Basalbulbus um ca. 4 % seiner zur Zeit der Pumpfähigkeit gemessenen Länge. Nach der Pause streckt sich der Bulbus wieder, und der Pumpmechanismus setzt erneut ein.

Bildfeldbreite 230 μm

10. *X. index* (Weibchen) ist zu Beginn dieser Einstellung noch mit dem Anstich beschäftigt, der daran zu erkennen ist, daß bei jedem Stachelstoß der schlauchförmige vordere Teil des Ösophagus nach vorne gezogen wird. Nach dem letzten Stachelstoß streckt sich der Basalbulbus plötzlich, und Flüssigkeit fließt durch den kurzen erweiterten Gang, der vom dorsalen Drüsenkern ausgeht und in das Ösophagus-lumen vor den cuticularisierten Lumenplättchen einmündet. Der Drüsengang verengt sich danach, der Bulbus bleibt noch gestreckt.

Bildfeldbreite 70 μm

11. Auch in dieser Einstellung wird zu Beginn das Vorderende des Basalbulbus zur Zeit der letzten Anstichstöße gezeigt. Es handelt sich hier allerdings um eine Larve im letzten Stadium vor der Häutung zum adulten Tier. Kurz nach dem letzten Stachelstoß – die Basis des Ersatzstachels im schlauchförmigen vorderen Teil des Ösophagus bleibt nun an der gleichen Stelle – streckt sich der Basalbulbus, und die beiden bereits zu Beginn des Anstichs sichtbaren Bulbusgänge sind nun stark er-

weitert. Sie verbleiben für wenige Sekunden in diesem Zustand, dann verengen sie sich von hinten nach vorne und sind kurz darauf nicht mehr erkennbar. Der Bulbus bleibt noch 5 Sekunden gestreckt, dann verkürzt er sich, und unmittelbar nach der Verkürzung setzt die Pumpfähigkeit zur Nahrungsaufnahme ein.

Bildfeldbreite 95 μm

12. Die vorangegangene Sequenz – Anstich und Bewegungsvorgänge im vorderen Teil des Basalbulbus vor der Nahrungsaufnahme – wird hier am Beispiel eines Weibchens zunächst noch einmal wiederholt. Der vordere Ösophagusschlauch ist zu Beginn gestreckt, der Mundstachel ist folglich tief in der Wurzel vorgeschoben. Mit dem Vordringen des Mundstachels wird auch der Bulbus mitgezogen. Nach dem Anstich streckt sich der Bulbus – begleitet von zwei Kontraktionen der radialen Bulbusmuskeln –, und die Bulbusgänge sind nun erweitert. Kurz darauf verengen sie sich wieder, und der Bulbus verkürzt sich anschließend relativ langsam. Nach der Verkürzung, die hier 11 Sekunden dauert, setzt wie üblich sofort die Pumpfähigkeit ein. Die Erweiterung des ‚oberen‘ Bulbusganges ist gleich zu Beginn der Pumpfähigkeit schwach erkennbar und ist nach dem Filmschnitt besonders ausgeprägt. In dieser Einstellung ist sehr deutlich zu sehen, wie zu Beginn der Pumppause Flüssigkeit mit großer Geschwindigkeit durch den langgezogenen wellenförmigen Bulbusgang nach vorne fließt. Gleichzeitig verengt sich der Gang von hinten nach vorne. Die Pumppause dauert ca. 1 $\frac{1}{2}$ Sekunden, dann beginnt erneut die Pumpfähigkeit. Nach dem Schnitt richtet sich der Fokus auf den ‚unteren‘ Bulbusgang, durch den bei der nächsten Pumpunterbrechung von weniger als einer Sekunde Dauer gleichfalls Flüssigkeit mit rasanter Geschwindigkeit nach vorne fließt.

Bildfeldbreite 110 μm

13. *X. index* nimmt zu Beginn dieser Einstellung Nahrung auf. Die beiden subdorsal gelegenen Bulbusgänge, die innerhalb der Bildfeldbreite den gesamten Basalbulbus durchziehen, sind während der Pumpfähigkeit deutlich erweitert. Bei der Pumppause verengen sich zuerst die beiden Gänge von hinten nach vorne (ein Durchfluß von Flüssigkeit ist hier nicht zu sehen), und erst dann verkürzt sich der Basalbulbus. Die darauf wieder einsetzende Nahrungsaufnahme wird mit einer kurzen Kontraktion des Basalbulbus eingeleitet, und gleich darauf gehen die Kontraktionen der radialen Muskeln in einen gleichmäßigen Rhythmus über.

Bildfeldbreite 110 μm

14. In dieser und den beiden folgenden Sequenzen werden Vorgänge in Nähe des dorsalen Drüsenkerns während Pumpfähigkeit und Pumpunterbrechung gezeigt. Während der Nahrungsaufnahme bleibt hier der kurze Gang zwischen Drüsenkern und Ösophaguslumen in Höhe des Nucleolus kontinuierlich erweitert. Auch die beiden Bulbusgänge sind gut sichtbar. Bei der Unterbrechung der Pumpfähigkeit streckt sich vorne der Bulbus, der kurze Drüsengang wird stark erweitert, dann verengt er sich zusammen mit den beiden Bulbusgängen. Der Bulbus bleibt danach noch kurze Zeit gestreckt. Nach der Verkürzung wird die Pumpfähigkeit sofort wieder aufgenommen.

Bildfeldbreite 70 μm

15. Der dorsale Drüsenkern und sein kurzer, in das Ösophaguslumen einmündende Gang werden zunächst während der Pumpstätigkeit des Basalbulbus vorgestellt. Bei Unterbrechung des Pumpvorgangs streckt sich der Basalbulbus, und Flüssigkeit fließt durch den Drüsengang in das ständig erweiterte runde Ösophaguslumen. Die Einmündungsstelle liegt ca. $2,5\mu\text{m}$ vor dem Übergang zum dreistrahligen Lumen, das während der Pumppause geschlossen bleibt. Auch bei einsetzender Verkürzung des Basalbulbus gelangt noch Flüssigkeit durch den kurzen Drüsengang in das Ösophaguslumen.

Bildfeldbreite $55\mu\text{m}$

16. In dieser Einstellung ist zur Zeit der Nahrungsaufnahme vom Drüsensystem nur der dorsale Drüsenkern gut sichtbar. Sobald die Pumpstätigkeit unterbrochen wird, erweitert sich der kurze Drüsengang schlagartig für den Bruchteil einer Sekunde, und gleich darauf wird er noch einmal kurz durch Flüssigkeit erweitert, die durch einen erst jetzt erkennbaren Bulbusgang in ihn hineinfließt. Der Drüsengang bleibt darauf geschlossen, und der Bulbus verweilt noch einige Sekunden im gestreckten Zustand. In der zweiten Pumppause wiederholen sich die Vorgänge, der kurze Drüsengang wird hier allerdings nach der ersten Erweiterung durch durchfließende Flüssigkeit noch 4 mal in rascher Folge erweitert. Der Mundstachel ist in dieser Einstellung noch nicht allzu tief in der Wurzel vorgeschoben, denn der schlauchförmige vordere Teil des Ösophagus ist noch gewunden.

Bildfeldbreite $70\mu\text{m}$

17. In einer Fahraufnahme von vorne nach hinten wird der gesamte Basalbulbus während der Pumpstätigkeit gezeigt. Gut zu erkennen ist der dreistrahlige Bau des Ösophaguslumens im Bereich der radialen Bulbusmuskeln. Deutlich ist auch, wie bei jeder Verengung des Lumens Nahrung in den Darm befördert wird.

Bildfeldbreite $110\mu\text{m}$

18. *X. index* pumpt hier mit annähernd 5 Muskelkontraktionen pro Sekunde sehr schnell. Ein derart schneller Pumprhythmus ist gelegentlich zu Beginn der Nahrungsaufnahme zu beobachten. Bei Unterbrechung des Pumpvorgangs verkürzt sich das Hinterende des Bulbus sehr deutlich und nimmt an Umfang zu. Nach der Pause wird der Übergang zur erneuten Nahrungsaufnahme mit einer kurzen Bulbuskontraktion eingeleitet.

Bildfeldbreite $95\mu\text{m}$

19. Der Durchfluß von Nahrung in den Darm wurde in dieser und auch der nächsten Einstellung mit 48 B/s aufgenommen. Nach jeder Kontraktion der radialen Muskeln verengt sich das dreistrahlige Ösophaguslumen von vorne nach hinten, gleichzeitig verkürzt sich der Basalbulbus geringfügig, und aufgesaugte Nahrung wird durch die Cardia in den Darm gepreßt.

Bildfeldbreite $85\mu\text{m}$; Aufn.-Freq. 48 B/s

20. Der Basalbulbus ist während einer Pumppause zunächst verkürzt. Er streckt sich wieder zu Beginn der Nahrungsaufnahme. Auch hier ist während der Pumpstätigkeit der Durchfluß von Nahrung durch die Cardia gut zu erkennen.

Bildfeldbreite $85\mu\text{m}$; Aufn.-Freq. 48 B/s

Verlassen der Saugstelle

24 B/s und 30 B/h

21. Der während der Nahrungsaufnahme mehrere Zellen tief vorgeschobene Mundstachel wird beim Verlassen der Saugstelle in einem Zug und ohne Rotation des Stachelträgers aus der Wurzel herausgezogen.

Bildfeldbreite 170 μm

22. Der vordere, schlauchförmige Teil des Ösophagus wird bei tiefem Vordringen des Mundstachels völlig gestreckt. Hier wird dargestellt, wie sich dieser Teil des Ösophagus beim Zurückziehen des Mundstachels aus der Wurzel wieder faltet.

Bildbreite 110 μm

23. Der Mundstachel wird in einem Zug aus der Wurzel herausgezogen. Sobald sich die Stachelspitze hinter der Mundöffnung befindet, trennen sich die Lippen mit einem Ruck von der Kontaktstelle mit der Wurzeloberfläche. Es folgen noch einige Stachelbewegungen innerhalb der Mundhöhle.

Bildfeldbreite 70 μm

24. In dieser Zeitraffung saugt ein *X. index*-Weibchen zunächst an einer zu Beginn der Aufnahme bereits schwach angeschwollenen Wurzelspitze. Die Wurzelspitze hat ihr Wachstum eingestellt und schwillt auch nach dem Abwandern des Nematoden weiter an.

Bildfeldbreite 390 μm ; Aufn.-Freq. 30 B/h

Literatur

- [1] COHN, E.: Observations on the feeding and symptomatology of *Xiphinema* and *Longidorus* on selected host roots. *J. Nematol.* 2 (1970), 167–173.
- [2] COTTON, J.: Feeding behaviour and reproduction of *Xiphinema index* on some herbaceous test plants. *Nematologica* 19 (1973), 516–520.
- [3] FISHER, J. M., and D. J. RASKI: Feeding of *Xiphinema index* and *X. diversicaudatum*. *Proc. Helm. Soc. Wash.* 34 (1967), 68–72.
- [4] HEWITT, W. B., D. J. RASKI, and A. C. GOHEEN: Nematode vectors of soil-borne fanleaf virus of grapevines. *Phytopathology* 48 (1958), 586–595.
- [5] HOOPER, D. J.: Nematodes. In GIBBS, A. J. (Ed): *Viruses and Invertebrates*. North-Holland Publishing Company, Amsterdam-London (1973), 212–228.
- [6] RASKI, D. J., A. R. MAGGENTI, and N. O. JONES: Location of grapevine fanleaf and yellow mosaic virus particles in *Xiphinema index*. *J. Nematol.* 5, (1973), 208–211.
- [7] ROBERTSON, W. M., and C. E. TAYLOR: The structure and musculature of the feeding apparatus in *Longidorus* and *Xiphinema*. In LAMBERTI, F., C. E. TAYLOR, and J. W. SEINHORST (eds): *Nematode vectors of plant viruses*, NATO Advanced Study Institutes Series, Series A: Life Sciences, Vol. 2, Plenum Press London and New York (1975), 179–194.
- [8] ROGGEN, D.: Functional morphology of Dorylaimida. In LAMBERTI, F., C. E. TAYLOR, and J. W. SEINHORST (eds): *Nematode vectors of plant viruses*, NATO Advanced Study Institutes Series, Series A: Life Sciences, Vol. 2, Plenum Press London and New York (1975), 129–137.

- [9] ROGGEN, D., D. J. RASKI, and N. O. JONES: Further electron microscope observations of *Xiphinema index*. *Nematologica* 13, (1967), 1–16.
- [10] RÜDEL, M.: Vorkommen einiger Arten der Gattung *Xiphinema* (Nematoda: Dorylaimidae) in Pfalz und Rheinhessen. *Weinberg und Keller* 18 (1971), 505–520.
- [11] SOUTHEY, J.: Identification of *Xiphinema* species. In *The Longidoridae* (ed. HOOPER, D. J., and J. F. SOUTHEY). Association of Applied Biologists, Nematology Group, United Kingdom. Rothamsted Experimental Station. (1973), 37–58.
- [12] TAYLOR, C. E., and W. M. ROBERTSON: Acquisition, retention and transmission of viruses by nematodes. In LAMBERTI, F., C. E. TAYLOR, and J. W. SEINHORST (eds): *Nematode vectors of plant viruses*, NATO Advanced Study Institutes Series, Series A: Life Sciences, Vol. 2, Plenum Press London and New York (1975), 253–276.
- [13] WEISCHER, B.: *Xiphinema*-Arten europäischer Weinberge. *Weinberg und Keller* 21 (1974), 61–76.
- [14] WEISCHER, B.: Ecology of *Xiphinema* and *Longidorus*. In LAMBERTI, F., C. E. TAYLOR, and J. W. SEINHORST (eds): *Nematode vectors of plant viruses*, NATO Advanced Study Institutes Series, Series A: Life Sciences, Vol. 2, Plenum Press London and New York (1975), 291–307.
- [15] WEISCHER, B., and U. WYSS: Feeding behaviour and pathogenicity of *Xiphinema index* on grapevine roots. *Nematologica* 22 (1976), 319–325.
- [16] WRIGHT, K. A.: The histology of the oesophageal region of *Xiphinema index* Thorne and Allen, 1950 as seen with the electron microscope. *Can. J. Zool.* 43 (1965), 689–700.
- [17] WYSS, U.: Feeding phases of *Xiphinema index* and associated processes in the feeding apparatus. *Nematologica* 23 (1977), (in press).
- [18] WYSS, U.: Feeding mechanisms and feeding behaviour of *Xiphinema index*. *Med. Fac. Landbouww. Rijksuniv. Gent*, 42 (1977), (in press).
- [19] WYSS, U.: Root and cell response to feeding by *Xiphinema index*. *Nematologica* 24 (1978), (in press).

Filmveröffentlichung

- [20] WYSS, U., und INST. WISS. FILM: *Trichodorus similis* (Nematoda) – Reaktion der Protoplasten von Wurzelhaaren (*Nicotiana tabacum*) auf den Saugvorgang. Film E 2045 des IWF, Göttingen 1974. Publikation von U. Wyss, *Publ. Wiss. Film., Sekt. Biol.*, Bd. 7, H. 3 (1974), 313–329.

Abbildungsnachweis

Abb. 1: U. Wyss; Abb. 2 u. 3: Einzelbilder aus dem Film.