

22. B. Frank: Ueber das Wurzelälchen und die durch dasselbe verursachten Beschädigungen der Pflanzen.

Eingegangen am 20. März 1884.

Ausser der Rüben-Nematode (*Heterodera Schachtii* Schmidt), welche äusserlich an Pflanzenwurzeln lebt und keine Gallen verursacht, giebt es noch eine zweite an Wurzeln parasitirende Nematode, welche innerhalb des Wurzelkörpers vorkommt und hier die Erzeugerin eigenthümlicher Gallen ist, das Wurzelälchen, *Anguillula* oder, wie es nach dem nun bekannten Entwicklungsgange des Thieres richtiger heissen muss, *Heterodera radiculicola* (Greeff). Ueber älichenbewohnte Wurzelgallen haben wir zuerst 1864 durch Greeff¹⁾ Mittheilung erhalten, welcher dieselben an Gräsern und anderen Pflanzen erwähnt und 1872 in einer von Magnus aufgefundenen Galle an den Wurzeln von *Dodartia orientalis*, ferner in solchen von *Poa annua*, *Triticum repens* und verschiedenen *Sedum*-Arten *Anguillulen* nachwies. Dann hat Warming²⁾ an den Wurzeln von *Elymus arenarius* dergleichen Gallen gefunden. an sehr vielen anderen Pflanzen sind Wurzelälchengallen von Licopoli³⁾ gesehen worden, nämlich an verschiedenen Crassulaceen und nach einer zweiten Mittheilung⁴⁾ an *Vitis labrusca*, *Plantago lanceolata*, *Cichorium intybus*, *Leontodon Taraxacum*, *Daucus carota*, *Angelica silvestris* und *Archangelica*, *Euphorbia cyparissias* und *Erythrina crus galli*. Ein allgemeineres Interesse lenkte 1878 ein Wurzelälchen auf sich, welches nach Jobert⁵⁾ in den Kaffeebaumculturen Brasiliens durch die Gallenbildung, die es an den Wurzeln des Kaffeebaumes hervorbringt, zu einem rapiden Absterben der Bäume Veranlassung giebt. Cornu⁶⁾ erwähnt zuerst das Vorkommen von Wurzelgallen auch auf einer Papilionacee, nämlich *Onobrychis sativa*, deren Erzeuger er als

1) Verhandlungen des naturhist. Ver. d. preuss. Rheinlande 1864. — Berichte der Marburger Gesellsch. z. Beförd. d. Naturwiss. 1872. p. 169.

2) Botanisk Tidsskrift. 3. Reihe. II. 1877. Referat in Just bot. Jahresber. f. 1877. p. 516.

3) Sopra alcuni tubercoli radicellari continente Anguillule. Referat in Just bot. Jahresber. f. 1876. p. 1235.

4) Le galle nella flora di alcune province napoletana. Napoli 1877.

5) Compt. rend. 9. December 1878.

6) Etude sur le *Phylloxera vastatrix* in Recueil des savants étrangers. 1878. p. 164.

Anguillula Marioni bezeichnet, und giebt ferner ganz ähnliche Gallen an *Cissus aconitifolius* und *Clematis Vitalba* an. Weiter verdanken wir Cornu¹⁾ die Mittheilung, dass auch auf gewissen in unseren Treibhäusern cultivirten Rubiaceen, nämlich verschiedenen Arten von *Ivora* und auf *Hamiltonia spectabilis* Wurzelgallen mit *Anguillulen* von ihm gefunden worden sind. Ich habe²⁾ dann das Vorkommen von Wurzelälchengallen auf mehreren unserer einheimischen Kulturpflanzen, nämlich auf *Soja hispida*, *Medicago sativa*, *Lactuca sativa* und auf den Wurzeln der Birnbäume angezeigt. Zugleich habe ich daselbst in kurzen Zügen die vorläufigen Resultate meiner Untersuchungen über die Entwicklung der Gallen und der Gallenerzeuger geschildert. Die von mir dort bestimmt gegebene Deutung, welche auch schon durch die in der zweiten Mittheilung Licopoli's enthaltenen Beobachtungen zu vermuthen war, ging dahin, dass die Weibchen erst innerhalb der Gallen zu grossen cystenartigen Blasen aufschwellen, welche meist ganz von dem Zellgewebe der Galle umgeben sind und sich hier mit Eiern anfüllen, dass die dann erstarkende und erhärtende aus Chitin bestehende Haut des inzwischen absterbenden Weibchens die Cyste darstellt, in welcher man die Eier und später auch die daraus ausgekommenen Jungen in den Gallen eingeschlossen findet und dass endlich die jungen Aelchen aus der Cyste und aus der Galle auswandern.³⁾ Endlich hat Carl Müller in der unten erwähnten Abhandlung eine genaue zoologische Darstellung von Bau und Entwicklung des Wurzelälchens gegeben

1) Compt. rend. 1879. p. 668.

2) Sitzungsber. des botan. Vereins d. Provinz Brandenburg 30. Sept. 1881.

3) Ich bedauere, hier erwähnen zu müssen, dass nach Licopoli's zweiter und meiner oben citirten Publication ein Anderer den Versuch gemacht hat sich die Priorität dieser Beobachtungen anzueignen. In einer Inauguraldissertation „Neue Helminthocidien und deren Erzeuger“ von Carl Müller, unterzeichnet „im December 1882“, also circa 1¼ Jahr nach meiner Veröffentlichung, wird die Thatsache, dass die eierfüllten Cysten in den Wurzelzellen die angeschwollenen Aelchenweibchen selbst sind, als eine eigene neue Entdeckung gefeiert. Nun wäre dies allein recht wohl entschuldbar, denn es ist ja möglich, dass meine Mittheilung dem Verfasser entgangen sein kann, zumal da er sich, wie aus seiner Abhandlung hervorgeht, mehr auf zoologischem denn botanischem Gebiete bewegt. Inzwischen lernt nun aber der Verfasser meine Mittheilungen kennen. Darauf erscheint im ersten Heft des Jahrganges 1884 der landwirthschaftlichen Jahrbücher von demselben Verfasser ein Aufsatz, betitelt: „Mittheilungen über die unseren Culturpflanzen schädlichen, das Geschlecht Heterodera bildenden Würmer.“ Dieser Aufsatz ist wörtlich derselbe, wie jener, der den anderen Titel trägt, nur ist ihm vorgedruckt eine zwei Seiten umfassende Vorbemerkung und ein Literaturverzeichniss, in welches auch meine Publikation aufgenommen worden ist. Trotzdem heisst es auch in dieser Vorbemerkung wieder, dass bis jetzt (d. h. also bis zu Herrn Carl Müller's Auftreten) die Natur des Wurzelälchens eine offene Frage gewesen sei und dass man „bisher die entwickelte *Anguillula radicolica* noch nicht einmal kennen gelernt“ habe. Diese Wahrheitsentstellung wird dadurch verschleiert, dass in jener hinzugefügten Vorbemerkung kein Wort über meine dahinzielenden Beobachtungen erwähnt wird und

und als weiteres Vorkommen noch *Musa rosacea* und *M. Dacca*, sowie *Malgedium macrophyllum* genannt.

Während der letzten 3 Jahre habe ich Untersuchungen angestellt, die hauptsächlich darauf gerichtet waren, Genaueres zu erfahren über die Lebensweise dieser Parasiten, über den Einfluss, den sie auf die Pflanze haben, und über die Frage der specifischen Identität oder Verschiedenheit der an so verschiedenartigen Pflanzen in so verschiedenen Ländern und mit so ungleichem Einfluss auf die Nährpflanzen auftretenden Wurzelälchen. Die Resultate sollen hier vorläufig referirt werden, eine ausführlichere Darstellung mit Illustrationen wird in den Landwirthschaftlichen Jahrbüchern erscheinen.

1. Einwanderung des Parasiten und Bildung der Gallen.

Meine Freilandculturen, in denen ich die Wurzelälchen im Grossen an Klee, Salat etc. züchtete, gaben mir hinreichendes Material, um oben bezeichnete Fragen zu studiren. Hat man z. B. sehr reich mit Wurzelgallen besetzte Kleewurzeln besonders in den Frühjahrsmonaten, so gelingt es leicht Stellen zu finden, in welche soeben erst der Parasit eingedrungen ist. Die Einwanderung erfolgt vorwiegend an den jüngsten Wurzelenden und jüngsten Wurzelzweigen. Etwa einen oder wenige Millimeter rückwärts von der Wurzelspitze giebt sich die Stelle äusserlich zunächst als eine sehr schwache Verdickung in der Form zu erkennen, dass der Wurzelkörper daselbst ein wenig spindelförmig verdickt erscheint, oder es gelingt auch an dieser Stelle eben eingedrungene Würmchen zu finden in einem Zustande, wo die Wurzel noch unverändert cylindrisch aussieht, zum Beweise, dass die Einwanderung des Aelchens das Primäre, die Ursache des gallenbildenden Reizes ist. Letzterer macht sich aber unmittelbar darauf geltend in einer vermehrten Zellbildung, welche das Anschwellen der Wurzel zur Folge hat. An der Einwanderungsstelle sind ent-

dass auch die ganze Dissertation wieder genau in ihrem alten Wortlaute, der Herrn Carl Müller mit dem Ruhme des Entdeckers verklärt, abgedruckt worden ist; meiner Beobachtung wird nur an verborgener Stelle, tief im Texte in einem kleinen, jetzt eingeschobenen Passus gedacht, aber so, als bestehe das ganze Verdienst derselben eigentlich nur in der Angabe von ein paar neuen Pflanzen, auf denen die Aelchengallen von mir gefunden worden sind; nur so kurz als möglich steht das nackte Bekenntniss da: „Frank deutet die Eicysten vollkommen richtig.“ Beinahe komisch ist dadurch der Widerspruch geworden, in welchen zu dieser Einschaltung der ganze vorangehende unveränderte Theil der Abhandlung tritt, wo der Verfasser nicht einmal die Worte geändert hat: „Die Deutung dieser Cysten ist bis jetzt noch nicht mit genügender Schärfe in der Literatur gegeben worden Die richtige Deutung sollte mir jedoch schneller gelingen, als ich gehofft hatte.“ Man sieht, dass Einer mit diesem Mittel jede schon von Anderen gesehene Thatsache zu seiner Entdeckung umstempeln kann, und da hierbei ich der Betroffene bin, so hielt ich es auch für nöthig, diese Taktik öffentlich zu kennzeichnen.

weder die primordialen Gefässe des Xylems schon vorhanden oder ihre Bildung hat noch nicht begonnen. Die eingewanderten Thiere stecken hier einzeln oder zu zwei, drei oder mehr fast immer im Plerom, der Längsachse der Wurzel meist ziemlich parallel. Es beginnt dann in der Strecke, wo die Aelchen sich befinden, eine Zellvermehrung zunächst des Pleroms, wodurch dieses im Längsschnitt ungefähr ebenso elliptisch erscheint, wie die ganze Wurzel an dieser Stelle, und wodurch die Primordialgefässe, wenn sie schon vorhanden waren, nach aussen gebogen oder unregelmässig abgelenkt werden. Sehr bald aber bemerkt man ebendasselbst auch eine gesteigerte Zellbildung im Periblem, indem die Zellen in radialer Richtung sich vermehren, so dass nun auch die Rinde an der Verdickung des Wurzelkörpers sich theilnimmt. Wenn zur Zeit der Einwanderung die Primordialgefässe noch nicht entstanden waren, bilden sie sich doch auch zur gewöhnlichen Zeit, aber entsprechend der Dimensionsänderung des Pleroms ebenfalls in verbogener Richtung. Auch die weitere Bildung von Xylemelementen wird in der Wurzelgalle nicht verhindert; es entstehen getüpfelte Elemente verschiedener Weite, aber meist in Form kurzer Zellen, die auf dem Querschnitte der Galle gewöhnlich in verschiedenen Richtungen durchschnitten erscheinen, weil die Xylembündel oft mannigfach verbogen sind. In manchen Fällen, nämlich wenn nur an einer einzigen Stelle im Fibrovasalstrang oder ausserhalb desselben in der Rinde eine *Heterodera*-Cyste sitzt, kann man auch in der Galle Endodermis sowie Phloem- und Xylemgruppen im Fibrovasalstrang unterscheiden, besonders an den vom Parasiten entfernten Partien des Querschnittes. Sehr häufig aber wird die normale anatomische Differenzirung der Gewebe gestört. Schon der Umstand, dass die eingewanderten Weibchen nach einiger Zeit blasenförmig anschwellen, bewirkt eine Verschiebung des umliegenden Gewebes und die Bildung einer grossen Höhlung, welche nicht selten die Hälfte des Durchmessers des ganzen Fibrovasalstranges beträgt. Das Gewebe rings um diese Höhlungen bleibt ganz oder grösstentheils parenchymatisch und besteht aus dünnwandigen, theilungsfähig bleibenden Zellen; nur manchmal je nach Lage des Aelchens, grenzen stellenweise auch Xylemelemente an die Cyste, ja es kommt vor, dass das Innere eines Holzgefässes, welches dann bedeutend erweitert wird, den Raum der Cyste bildet. Durch die Vermehrung und das Wachsthum der Zellen des parenchymatischen Gewebes wird es dem letzteren möglich, der Ausdehnung des anschwellenden Weibchens zu folgen und Spielraum zu geben, wodurch auch die Galle ihr Volumen vergrössert. Daher geht eben häufig die Differenzirung der Endodermis, sowie von Rinde und Phloem verloren, und die Galle besteht oft nur aus einem eine oder mehrere grosse Cysten umschliessenden theilungsfähigen Parenchym, in welchem der Mitte genähert Xylemgruppen liegen, welche die normale Anordnung mehr oder weniger noch

erkennen lassen. Wie das Gewebe in Folge seines Wachstums immer dicht der Wurmcyste sich anschliesst, so werden dadurch auch die ohnedies engen Eingangskanäle der als dünne schlanke Würmchen einwandernden Parasiten geschlossen; doch deuten manchmal gelbliche homogene Massen zwischen den Zellen, offenbar von den Thieren herührend, deren Eingangspuren an.

Man kann zwei jedoch keineswegs scharf geschiedene Formen dieser Gallen unterscheiden. Die eine ist die weitaus gewöhnliche, für die Dicotylen vielleicht allgemein charakteristische. Bei ihr ist die Ausdehnung in der Längsrichtung der Wurzel eine geringe, die Form daher mehr die eines ziemlich scharf begrenzten Knöllchens oder Knötchens zu welchem die Wurzel an einem Punkte angeschwollen ist. Diese Gallen erreichen im Allgemeinen nur geringen Umfang; Hanfkorn- bis Erbsengrösse ist das gewöhnlichste Maximum. Wenn aber in eine solche Galle neue Einwanderung von aussen stattfindet oder die in ihr ausgekommenen Jungen gleich in der Galle weiter sich verbreiten und hier zu einer neuen Generation von Cysten sich entwickeln, fährt auch die Galle fort, sich weiter zu vergrössern: wir sehen an anderen, mehr nach der Peripherie zu gelegenen Punkten um die hier sich bildenden Cysten neue Orte meristematischer Gewebebildung auftreten, wodurch die Galle entsprechend an Grösse zunimmt. In den so entstehenden neuen Parenchymmassen differenziren sich nun auch wieder Gruppen von Xylem, den vorhandenen gleich, so dass mit dem weiteren Zuwachs auch eine regellose Durchsetzung der Galle mit Holzbündeln erfolgt. Solche Gallen, in denen mehrere Generationen nach einander sich entwickeln, zeigen auf Durchschnitten ausser den lebenden Weibchen und eierfüllten Cysten auch die schon verlassenen Höhlungen früherer Thiere. Sie können längere Zeit in dieser Weise sich vergrössern und ansehnliche Dimensionen erreichen; z. B. sah ich Wurzelgallen an *Coleus Verschaffeltii*, die ich der gütigen Zusendung Schenk's verdanke, von beinahe Wallnussgrösse. Auf der Fähigkeit dieser Gallen, neues Meristem zu bilden, beruht auch die Neigung derselben, neue Seitenwurzeln hervorzubringen; denn nicht nur, dass sehr häufig wenigstens eine Seitenwurzel daraus entspringt, findet man deren nicht selten 3, 4, 5 und mehr an einer und derselben Galle sitzen. Sie entstehen wie gewöhnlich als eine endogen sich bildende Meristemmasse und durchbrechen das über derselben liegende Gewebe; ihr Fibrovasalstrang tritt mit einer der Xylemgruppen der Galle in Zusammenhang. Eine zweite Gallenform scheint mehr den Monokotylen, nämlich *Dracaena* und, wie aus Carl Müller's Abbildung zu entnehmen ist, *Musa*, eigen zu sein. Bei der unten zu erwähnenden Krankheit der *Dracaenen*, welche durch Wurzelälchen veranlasst wird, sind die Wurzeln auf beträchtliche Längen hin gleichmässiger angeschwollen; sie erscheinen lang-spindelförmig, um das Zwei- bis Dreifache dicker als die gesunden

Wurzeln. Ich finde die Aelchen hier vorzugsweise in der Wurzelrinde rings um den ziemlich unveränderten Fibrovasalstrang; jene verdickt sich daher, aber nur mässig, und diese Anschwellung verbreitet sich in der Wurzel weiter, indem die Aelchen vorzüglich in der Richtung der Wurzel in der Rinde weiter dringen und zu neuen Cysten werden. Neigung zur Seitenwurzelbildung ist hier, nach gewöhnlicher Monocotylenart, auch an den angeschwollenen Wurzeln nicht zu bemerken. In keinem Falle büsst eine Wurzel durch die Gallenbildung an und für sich die Fähigkeit ein, mit ihrem Vegetationspunkt normal weiter zu wachsen und weiter zu leben. Erst beim Verlassenwerden der Gallen durch die Thiere ergeben sich Störungen, die den Tod der Galle und der Wurzel nach sich zu ziehen pflegen, worüber unten Näheres mitzuthellen ist.

2. Lebensweise des Parasiten.

Aus dem Vorherigen geht hervor, dass die Generationen des Wurzelälchens sich wiederholen können ohne die Nährpflanze zu verlassen, indem die aus den Cysten auswandernden Jungen sogleich in der Wurzel selbst nach anderen Punkten wandern und dort unter weiter fortschreitender Gallenbildung zur nächsten eibildenden Generation werden. Es beschränkt sich dies aber auf diejenigen Pflanzen, wo die Gallen zu solcher Weiterbildung befähigt sind, und jedenfalls auf die perennirenden Pflanzen. Aber auch hier tritt früher oder später der Fall ein, dass die Galle abstirbt und eine Auswanderung der Aelchen nothwendig eintreten muss. Das zeitige Absterben der Gallen ist sogar der gewöhnliche Fall, der namentlich bei unseren Freilandpflanzen zutrifft, wo wir fast immer nur kleine, Hanfkorngrösse selten überschreitende Gallen finden, die immer nach einiger Zeit wieder absterben und von den Parasiten verlassen werden. Entscheidend für das Verhalten der letzteren ist hier zunächst die Dauer der Nährpflanze. Bei den einjährigen Pflanzen ist nothwendig der Aufenthalt in der Wurzel auf eine einzige Vegetationsperiode beschränkt. Bei solchen Pflanzen z. B. *Lactuca sativa*, *Trifolium incarnatum*) finden sich Gallen bis gegen den Schluss der Vegetation in verschiedenen Entwicklungsstadien der Thiere, daher rührend, dass während des Sommers immer neue Einwanderer die Wurzeln befallen. Aber vor Winter sterben die Gallen mit der Pflanze ab, und wenn sie nicht schon vorher ausgewandert sind, werden durch die Verwesung der Wurzeln die Jungen oder auch die noch nicht ausgekommenen Eier in Freiheit gesetzt, die dadurch ihre Entwicklungsfähigkeit nicht einbüßen, da ich aus Eiern, die aus noch lebenden Gallen präparirt waren, auf Objectträgerculturen in blossem Wasser lebende Würmchen züchten konnte. Anders gestaltet sich die Lebensweise des Parasiten an perennirenden Pflanzen (*Trifolium pratense*, *Medicago sativa*, *Carum carvi*, *Cichorium intybus*,

Dipsacus fullonum, *Berberis vulgaris*). Kurz vor Beginn des Winters aus dem freien Lande ausgehoben, zeigen diese an ihren lebenden Wurzeln eine Menge Aelchengallen in allen Entwicklungsstadien. Darin befinden sich Würmchen, vorwiegend in Form angeschwollener, aber noch nicht trächtiger Weibchen; Cysten mit Eiern sind selten, solche mit Jungen noch viel seltener. In diesem Zustande überrascht sie der Winter. Mit Beginn des März hat sich das Bild schon verändert; es waren milde Winter, in denen die Beobachtungen stattfanden, und dies beweist, dass auch während der kalten Jahreszeit gelinde Witterung den Entwicklungsgang fortschreiten lässt. Man findet jetzt angeschwollene Weibchen, welche bereits Eier enthalten, oder sogar schon Junge, in grösserer Anzahl als vor Winter. Der Frühling beschleunigt nun die Entwicklung rasch: am 1. Mai zeigten sich die meisten vorjährigen Gallen im Absterben begriffen; viele schon von der Würmchenbrut verlassen, andere noch mit den jetzt in ziemlicher Menge vorhandenen jungen Aelchen oder reifen Eiern erfüllt; zugleich aber hatten sich an den neuen Würzelchen schon eine Menge junger Gallen gebildet, in denen eben eingewanderte Aelchen zu finden waren, offenbar die neue Generation, die jetzt bereits wieder ihre Brutplätze zu beziehen im Begriffe war.

Die Frage, welches Schicksal die aus den Gallen befreiten Aelchen im Boden haben, wurde auf folgende Weise beantwortet. Eine Menge der Thiere gelangt, wie aus dem Vorigen sich ergibt, unzweifelhaft schnell aus den verlassenen Gallen wieder in junge Würzelchen, wenigstens bei mehrjährigen Pflanzen. Vielen, besonders denen aus einjährigen Pflanzen wird das nicht so leicht glücken. Es muss schon a priori angenommen werden, dass die Wurzelälchen eine gewisse Zeit im Boden ohne Parasitismus zu leben vermögen; ja es könnte sogar die Frage aufgeworfen werden, ob sie in anderer Form im Boden als saprophage *Anguillulen* leben. Humus bewohnende Aelchen giebt es: man braucht nur von gutem Boden eine Probe in Wasser vertheilt unter dem Mikroskop zu durchsuchen, so findet man nicht selten solche Thiere. Boden von meinen Freilandculturen, in denen ich Wurzelgallen züchtete, in dieser Weise durchsucht, zeigt zahlreiche lebende und bewegliche *Anguillulen*. Unter diesen lassen sich durch Grössen- und Gestaltsverhältnisse hinlänglich charakterisirt unsere Wurzelälchen leicht herausfinden und von den Erdälchen unterscheiden. Um die etwaigen Beziehungen beider zu einander zu ermitteln, wurden zwei Objectträgerculturen hergerichtet, indem Durchschnitte durch Wurzelgallen, welche *Heterodera*-Eier enthielten, in einen Wassertropfen gebracht wurden. Sehr häufig übertragen sich mit den Schnitten auch einzelne saprophage Erdälchen, welche den Wurzeln äusserlich anhaften. Diese wurde hier aus der einen Cultur sorgfältig ausgelesen, so dass diese nur *Heterodera*-Eier enthielt; in der andern Cultur wurden Erd-

älchen absichtlich belassen. In beiden Culturen entwickelten sich schon nach wenig Tagen in den Eiern die Embryonen und bald krochen die jungen Wurzelälchen aus, in Menge in der Flüssigkeit, in der nun die Gallendurchschnitte langsam verfaulten, sich verbreitend. In der reinen *Heterodera*-Cultur konnte ich die Wurzelälchen 2 Monate lang in dem Wasser, welches also nur Fäulnisproducte der Schnitte durch die Gallen enthielt, lebend beobachten; bis dahin starben sie allmählich ab; aber sie waren die ursprünglichen wurmförmigen Aelchen geblieben, die sich fortwährend in trägen Schlängelungen durch die Flüssigkeit bewegten, auch ihre morphologischen Eigenschaften nicht verändert zeigten; keine blasenförmig angeschwollenen Thiere waren entstanden, aber auch keine Eier waren abgelegt worden, wie es die Aelchen der Gattung *Anguillula* thun. An der anderen Cultur waren die *Heterodera*-Individuen nach 6 Wochen abgestorben, ebenfalls ohne eine Verwandlung gezeigt zu haben; dagegen waren die saprophagen Aelchen jetzt nicht nur noch am Leben, sondern in üppiger Entwicklung; ihre Anzahl war bedeutend vermehrt, es waren von ihnen Eier, etwa halb so gross als die *Heterodera*-Eier sind, in die Flüssigkeit abgelegt worden und darin Embryonen in verschiedener Entwicklung. Die saprophagen Aelchen gehören hiernach zur Gattung *Anguillula*. Ferner habe ich in einer mit ausgeglühtem reinen weissen Quarzsand erfüllten Krystallisirschale auf die Oberfläche des mit destillirtem Wasser angefeuchteten Sandes durchschnittene Aelchengallen ausgelegt, und das Ganze vor Austrocknen geschützt, stehen lassen. Schon nach 5 Tagen fanden sich im Sand aus den Gallen ausgewanderte lebende Wurzelälchen; auch saprophage *Anguillulen* wurden gefunden. Nach 2 Wochen liess sich eine weitere Wanderung der Wurzelälchen im Boden constatiren; aber in der Folge wurden sie immer seltener gefunden und nach 2 Monaten glückte es auch bei Durchsuchung vieler Proben des Sandes nicht mehr sie zu finden; erst als der Boden des Glasgefässes unter der 2 cm dicken Sandschicht untersucht wurde, fanden sich hier die Wurzelälchen in Menge gesammelt, viele noch in ihren trägen Bewegungen, viele aber auch starr, anscheinend todt. Dagegen waren die saprophagen *Anguillulen* in allen Schichten des Sandes von der Oberfläche bis zum Boden gleich häufig und lebend anzutreffen. Dies deutet darauf hin, dass die im Boden sich verbreitenden Wurzelälchen positiv geotaktisch¹⁾ sind. Besondere Versuche auf genau horizontal gestellten Objectträgern auf einem zitterfreien Tische meines Instituts bei einseitiger Beleuchtung ergaben, dass die Thiere nicht phototaktisch sind. Die positive Geotaxie erscheint als eine vortheilhafte Anpassung an die Lebensbedürfnisse dieser Thiere, welche nach dem Verlassen ihrer Gallen an der inzwischen nach unten weiter gewachsenen Wurzel am sichersten eine

1) Vergl. den Aufsatz von Frank-Schwarz im vorigen Hefte dieser Berichte.

für ihre weitere Entwicklung, d. h. für die Gallenbildung, geeignete Wurzelpartie finden. So erklärt sich auch, warum man bei tiefwurzeligen Pflanzen die Aelchengallen auch noch in grösserer Tiefe findet (z. B. bei *Onobrychis sativa* noch bei 33 cm unter der Bodenoberfläche). Die vorstehenden Versuche zeigen, dass das Wurzelälchen nicht ein parasitischer Zustand der Bodenälchen, sondern ein Wesen sui generis ist, welches allerdings nach der Auswanderung aus der Galle eine Zeit lang im Boden zu leben vermag, wie die echten Bodenälchen, vielleicht, dass es sich dabei saprophag ernährt, vielleicht und wahrscheinlicher aber, dass es in dieser Zeit gar keine Nahrung zu sich nimmt, und welches jedenfalls zur sexuellen Fortpflanzung erst dann gelangt, wenn es als gallenerzeugender Parasit in der Pflanzenwurzel lebt, andernfalls nach einer gewissen Zeit zu Grunde geht.

3. Uebergang des Parasiten auf verschiedene Nährpflanzenspecies.

Ich habe schon in meiner vorläufigen Notiz in den Sitzungsberichten des botanischen Vereins der Provinz Brandenburg betont, dass die specifische Identität der auf so verschiedenen Nährpflanzen gefundenen Wurzelälchen, namentlich auch derjenigen des Kaffeebaumes in Brasilien, die so wesentlich andere Folgen für die Nährpflanze haben sollen, als es bis dahin bei unseren einheimischen Pflanzen der Fall zu sein schien, keineswegs als erwiesen zu betrachten sei, besonders wenn wir uns an die Beschränkung der meisten anderen cecidienbildenden Thiere auf eine oder wenige nahe verwandte Pflanzenspecies erinnern. Ganz ungerechtfertigt war es, wenn Carl Müller¹⁾ sagte, das Vorkommen der *Heterodera radicolica* müsste für Europa und Brasilien für erwiesen gelten. Es ist selbstverständlich, dass diese Frage nur durch Infektionsversuche entschieden werden kann.

Zur Beantwortung dieser Frage habe ich auf zwei Wegen Erfahrungen gesammelt. Erstens durch Culturen im Grossen. Als mein Versuchsgarten auf einem bis dahin lange Jahre unbenutzten, nur mit Gräsern und vielen krüppelhaften, strauchförmigen *Pyrus communis* bewachsenen Stück Land eingerichtet wurde, zeigten die Wurzeln dieser Birnbäume beim Ausroden zahlreiche Wurzelgallen mit *Heterodera radicolica*. Auf diesen Boden kam nach tiefer Umrahlung kein fremder Boden nur frischer Kuhdung, so dass eine Einwanderung anderer Wurzelälchen kaum anzunehmen war. An vielen der nun hier angebauten Pflanzenarten, die sich vorher nicht auf dem Boden befunden hatten, nämlich auf *Trifolium pratense*, *T. incarnatum*, *Medicago sativa*, *Onobrychis sativa*, *Ornithopus sativus*, *Carum carvi*, *Daucus carota*, *Cucumis sativus*, *Dipsacus fullonum*, *Cichorium intybus*, *Lactuca sativa*, *Balsamina hortensis*, *Beta vulgaris*, *Berberis vulgaris* erschienen jetzt dieselben Wurzelgallen

1) l. c. p. 15.

mit *Heterodera*, und es war dann immer leicht, durch neue Einsaat der dafür empfänglichen Species neue Wurzelgallen zu ziehen. So weit als sich überhaupt solche Versuche im Grossen beweiskräftig machen lassen, berechtigt dieser Erfolg zu der Annahme, dass die auf den verschiedenartigen Pflanzen erschienenen Aelchen von den ursprünglich in den Birnenwurzeln lebenden abstammten. Noch überzeugender konnte ich den Uebergang von einer Nährspecies auf andere durch Versuche im Kleinen mit einzelnen Pflanzen in Blumentöpfen nachweisen. Nachdem ich mich überzeugt hatte, dass an den in meinem Warmhause cultivirten älteren Kaffeepflanzen Wurzelgallen nicht zu finden waren, liess ich eine grössere Anzahl Kaffeebohnen einzeln in Töpfen aussäen. Als die Pflanzen ein Jahr alt waren wurden sie ausgetopft; ihre Wurzeln zeigten sich gut entwickelt und ohne Gallen. Jetzt, am 10. October, wurden die Kaffeebäumchen wieder in die Töpfe eingepflanzt, und zwar eine Anzahl ohne inficirt zu werden; den anderen wurde etwas von gallentragenden Wurzeln anderer Pflanzen mit in die Erde gegeben, und zwar von *Trifolium pratense* und *Lactuca sativa* aus dem freien Lande und von *Dracaena rosea*, die ich mit *Heterodera*-Wurzelgallen um diese Zeit erhalten hatte. Nach 5 Wochen ergab eine vorläufige Prüfung, dass namentlich von den Kleewurzeln und auch von den *Dracaena*-Wurzeln Infection erfolgt war; es konnten an den Kaffeewurzeln mehrfach angeschwollene Stellen erkannt und in denselben eingewanderte Aelchen von wurmförmiger, noch nicht angeschwollener Gestalt nachgewiesen werden. Am 5. März wurde der Versuch beendet, die Kaffeebäumchen behufs Untersuchung ihrer Wurzeln ausgetopft und von der Erde befreit. Jedes Individuum in den sechs Töpfen, die mit Kleegallen inficirt worden waren, zeigte Wurzelgallen von eben begonnenen Anschwellungen an bis Hanfkorngrosse, manche in ziemlich grosser Anzahl; darin waren die mehr oder weniger angeschwollenen *Heterodera*-Weibchen zu finden. Der Bau der Gallen war derselbe wie an anderen Pflanzen, entsprechend der von Jobert früher gegebenen Beschreibung derjenigen in Brasilien. Die Infection, die ich in zwei Töpfen mit Wurzelgallen von *Lactuca sativa* gemacht hatte, war nicht gelungen, was wohl daraus zu erklären ist, dass im October, wo der Versuch angestellt wurde, aus den Wurzeln dieser einjährigen Pflanzen die Aelchen schon ausgewandert sein mochten. In den 10 Töpfen aber, welche nicht inficirt worden waren und während der ganzen Zeit neben den übrigen gestanden hatten und ihnen gleich behandelt worden waren, liess sich auch nicht eine einzige Wurzelgalle auffinden. Durch diese Versuche dürfte die specifische Identität des Wurzelälchens auf den verschiedensten Pflanzen und in den verschiedensten Ländern hinreichend erwiesen sein.

4. Einfluss auf die Pflanze.

Wenn wir nur das Schicksal der einzelnen *Heterodera*-Galle berücksichtigen, so darf der Einfluss des Parasiten im Allgemeinen als ein und derselbe angesehen werden: nach einiger Zeit stirbt das Gewebe der Galle unter Bräunung, Weich- und Fauligwerden ab; es tritt dies namentlich zu der Zeit ein, wo die Jungen in den Cysten sich entwickeln; die mechanischen Störungen, die das dann erfolgende Auswandern der Thiere aus der Galle bedingt, befördern diesen Process rasch. Bei den einjährigen Pflanzen fällt dies ziemlich mit der Zeit des Absterbens der Wurzel überhaupt zusammen, und man wird daher hier eine wesentliche Störung der ganzen Pflanze kaum erwarten können. Anders bei den perennirenden Gewächsen, denn hier sterben an dem lebend bleibenden Wurzelkörper die Gallen ab, und es entsteht die Frage, was dies für den ersteren für eine Folge hat. Am Klee und anderen perennirenden Freilandpflanzen findet man bei Beginn des Frühlings die aus dem Vorjahre stammenden, jetzt mehr oder minder verlassenen Wurzelgallen zum grössten Theil gebräunt und im Absterben begriffen. Fast immer wird dadurch das auf die Galle folgende untere Stück der Wurzel in Mitleidenschaft gezogen es ist in der Regel ebenfalls todt. Das Gleiche ist gewöhnlich auch mit denjenigen Seitenwurzeln der Fall, welche, wie oben erwähnt, gerade aus den Gallen in besonderer Menge zu entspringen pflegen. An solchen gebräunten Gallen oder Wurzeln sitzen aber bisweilen auch noch lebende Seitenwurzeln, die wohl deshalb noch eine Zeit lang functioniren, weil der Fibrovasalstrang der Mutterwurzel, durch seine Schutzscheide geschützt, dem Absterben der peripherischen Wurzelgewebe einige Zeit widersteht. Es ist hiernach selbstverständlich, dass das Wurzelsystem einer perennirenden Pflanze um so stärker gestört werden muss, je zahlreichere Gallen es trägt. Da ich früher nur Pflanzen gesehen hatte, die in mässigem Grade mit Wurzelgallen behaftet waren, so konnte ich auch in meiner vorläufigen Mittheilung nur berichten, dass ein merkbar schädlicher Einfluss auf die Nährpflanze sich nicht gezeigt habe. Inzwischen habe ich aber in meinen Culturen bemerkt, dass stark mit Wurzelgallen behaftete Pflanzen von Rothklee und Kümmel, besonders im zweiten Jahre, merklich kümmerlicher sich entwickeln, und ich glaube darnach, dass unter den verschiedenen Ursachen derjenigen Erscheinungen, die man als Müdigkeit des Bodens gewissen Pflanzen gegenüber bezeichnet, unter Umständen auch der in Rede stehende Parasit eine Rolle spielen dürfte. Ein Umstand aber, der die meisten unserer Culturpflanzen selbst bei hochgradigem Befallen sein doch vor gänzlichem Eingehen schützt und den schädlichen Einfluss wieder mehr oder minder paralysirt, ist die grosse Regenerationsfähigkeit ihres Wurzelsystems, die in der Leichtigkeit beruht, mit welcher an jedem beliebigen Punkte einer lebenden Wurzel neue Seiten-

wurzeln getrieben werden können und wodurch ein Verlust dieser Organe sich schnell wieder durch Neubildung aus den gesunden Partien älterer Wurzeltheile ersetzt. Diese Fähigkeit ist aber den Pflanzen in sehr ungleichem Grade verliehen, und darauf beruhen hauptsächlich die ungleichen Folgen, welche dieser Parasitismus für verschiedene Pflanzen hat, namentlich die grosse Gefährlichkeit der Wurmkrankheit für die *Dracaenen*. Unter diesen Gewächshauspflanzen hat sich in der letzten Zeit eine Krankheit gezeigt, wobei sie aufhören zu treiben und ihre Blätter von unten an allmählich absterben. Professor Wittmack und ich fanden in solchen hierher eingesendeten Pflanzen die Wurzelälchen in Menge in den spindelförmig angeschwollenen Wurzeln, welche in Folge dessen nach kurzer Zeit vollständig abstarben. Wie die meisten Monokotylen, so haben auch die *Dracaenen* ein Wurzelsystem, welches nur aus einer Anzahl aus dem im Boden befindlichen unteren Stammende entspringender Wurzeln besteht, die sehr geringe Neigung zur Verzweigung haben, daher meist einfach sind, und wenn sie verloren gegangen sind, nur durch eine neue Wurzelbildung vom Stamme aus ersetzt werden können. So zeigte sich denn auch hier, da fast jede Wurzel befallen war, nach kurzer Zeit beinahe das ganze Wurzelsystem verloren; die Pflanzen machten zum Theil Anstrengungen, aus dem an der Oberfläche des Bodens und darüber befindlichen Stammstücke neue Wurzeln zu entwickeln, was sie sonst nicht thun; es war dies aber nicht hinreichend, sie vom Tode zu retten. Wir hätten an diesen beiden Arten von Pflanzen ungefähr die beiden extremen Fälle der Folgen, welche die Wurzelgallenkrankheit haben kann, und wir begreifen, dass es daher auch Erscheinungen geben wird, welche beide Extreme verbinden. Es ist wohl denkbar, dass auch Dicotylen trotz ihrer im Allgemeinen grossen Regenerationsfähigkeit der Wurzeln stärker zu leiden haben, z. B. wenn die Wurzeln der einen Art gegen locale Beschädigungen empfindlicher sein sollten als die einer anderen. So war es mir auffallend, dass die Wurzelgallen, welche ich an meinen Kaffeebäumchen durch Infection hervorgerufen hatte, viel schneller braun wurden als es an anderen Pflanzen der Fall zu sein pflegt; man konnte vielfach Wurzeln finden, an denen gerade nur die Galle gebräunt war, während die ganze übrige Wurzel noch weiss und gesund erschien. Auch an einem Exemplar von *Plectranthus*, dessen Wurzeln mit *Heterodera*-Gallen behaftet waren, bemerkte ich ein von den Gallen ausgehendes rasches Absterben der Wurzeln, welches bald so allgemein wurde, dass die Pflanze zu welken begann. Sicher haben aber auf den ungleichen Ausgang der Wurzelgallenkrankheit auch secundäre Prozesse, mit denen dieselbe sich compliciren kann, Einfluss. Die Fäulniss, welcher die Gallen zu gewisser Zeit anheimfallen, lockt verschiedene saprophyte Organismen herbei, welche dann die Zerstörung beschleunigen und verbreiten können. In den fauligwerdenden Gallen

findet man sehr häufig Mycelium-Fäden, die unzweifelhaft saprophyten Pilzen angehören. Auch thierische Organismen betheiligen sich dann an dem weiteren Zerstörungswerk; insbesondere erscheinen dann bisweilen jene saprophagen *Anguillulen*, welche in allerhand im Boden faulenden vegetabilischen Resten so gern sich einfinden. Selbst Complication mit Parasiten anderer Art dürfte nicht ausgeschlossen sein; so zeigte sich in den Wurzeln meiner cultivirten Kaffeebäumchen stellenweise eine nicht näher zu bestimmende Saprolegniacee, welche besonders im Rindeparenchym, unter Erfüllung der Zellen mit verschlungenen Schläuchen, ohne Gallenbildung eine Tödtung des Gewebes bewirkte und welche sich auch in einigen Wurzelgallen nachweisen liess. Auch Jobert hat ja in seinem Berichte über die Wurzelgallenkrankheit der Kaffeebäume in Brasilien erwähnt, dass verschiedene Pilze in den absterbenden Gallen sich einnisten, und es ist daher wohl denkbar, dass bei dem besonders verderblichen Ausgange, den diese Krankheit dort an einigen Localitäten genommen hat, vielleicht solche secundäre Prozesse eine Rolle mit gespielt haben.

Pflanzenphysiologisches Institut der landwirthschaftl.
Hochschule zu Berlin.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1884

Band/Volume: [2](#)

Autor(en)/Author(s): Frank B.

Artikel/Article: [Ueber das Wurzelälchen und die durch dasselbe verursachten Beschädigungen der Pflanzen. 145-157](#)