Die Bedeutung der Kohlendioxyd-Ausscheidung der Wurzeln für die Orientierung der Larven von Otiorrhynchus sulcatus F. und anderer bodenbewohnender phytophager Insektenarten

Autor(en): **Klingler, Jakob**

Objekttyp: **Article**

Zeitschrift: **Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Entomologique Suisse = Journal of the Swiss Entomological Society**

Band (Jahr): **31 (1958)**

Heft 3-4

PDF erstellt am: **23.05.2024**

Persistenter Link: https://doi.org/10.5169/seals-401342

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.
Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.
Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Ein Dienst der *ETH-Bibliothek*
ETH Zürich, Rämistrasse 101, 8092 Zürich, Schweiz, www.library.ethz.ch

http://www.e-periodica.ch

MITTEILUNGEN DER SCHWEIZERISCHEN ENTOMOLOGISCHEN GESELLSCHAFT
BULLETIN DE LA SOCIÉTÉ ENTOMOLOGIQUE SUISSE
Band XXXI Heft 3 u. 4 31. Dezember 1958

Aus dem Entomologischen Institut der
Eidgenössischen Technischen Hochschule in Zürich

und dem Entomologischen Laboratorium der
Eidgenössischen Versuchsanstalt in Wädenswil

Die Bedeutung der Kohlendioxyd-Ausscheidung der Wurzeln für die Orientierung der Larven von Otiorrhynchus sulcatus F. und anderer bodenbewohnender phytophager Insektenarten[1]

von

JAKOB KLINGLER

INHALTSVERZEICHNIS

I. EINLEITUNG 206

II. ALLGEMEINES UND LITERATUR 207

III. VERSUCHE ÜBER DIE ANZIEHUNG DER LARVEN VON *O. sulcatus* ZU DEN WURZELN 209
1. Methodik 209
2. Nachweis der Anziehung 210

IV. UNTERSUCHUNGEN ÜBER DIE NATUR DES ANZIEHENDEN STOFFES 214
1. Allgemeines 214
2. Tastversuche 215
3. Übertragung des Attraktiv-Stoffes durch die Luft 217
4. Anziehung durch Wurzeln verschiedener Wirtspflanzen und von Nichtwirtspflanzen 218
5. Die Wirkung der Erhitzung der Wurzeln auf die Anziehung der Larven 220

V. DIE WURZELAUSSCHEIDUNG CO_2 ALS ATTRAKTIVSTOFF 224
1. Einleitung von CO_2 zwischen die Glasplatten 225
a) Methode und apparative Einrichtung 225
b) Die Anziehung der Larven bei Einleitung von CO_2 zwischen die Glasplatten 226
2. Zeitlicher Ablauf der Orientierung (Distanz- und Geschwindigkeitsdiagramm) bei Verwendung von Wurzeln bezw. CO_2 aus der Bombe 228
3. Die CO_2-Produktion der in den Versuchen verwendeten Rebwurzeln 231

[1] Diese Publikation wurde durch einen Beitrag aus dem Laur-Fonds unterstützt.

4. Gegenseitige Anziehung der Larven als Folge der positiv chemotaktischen Reaktion auf CO_2-Gradienten 234
a) Feststellung der gegenseitigen Anziehung 234
b) Die CO_2-Ausscheidung der Larven 236

VI. Der CO_2-Gradient während der Larvenorientierung im Glasplattenversuch 237
1. Messinstrumente und Methode 237
2. Messung des CO_2-Gradienten im Orientierungsversuch bei Einleitung von CO_2 aus der Bombe 241
3. Messung des CO_2-Gradienten im Orientierungsversuch mit Rebwurzeln 243
4. Notwendige minimale CO_2-Differenzen (Schwellenwerte) zur Auslösung einer gerichteten Wanderung 245
5. Die obere Grenze der Anziehung eines CO_2-Gradienten (Beginnende Abstossung) 248
6. Die Reaktion der Larven auf rasch steigende CO_2-Gehalte 252

VII. Verhalten der Larven während der Orientierung und Orientierungsmechanismus 254
1. Das Verhalten der Larve während der Orientierung 254
2. Orientierungsmechanismus 256

VIII. Die Bedeutung der Larvenorientierung von *O. sulcatus* für die Beziehungen zur Wirtspflanze 258

IX. Schlussbetrachtungen 261
1. Allgemeines Verhalten gegenüber CO_2 261
2. Wirksamkeit der CO_2-Orientierung und Verhalten auf ungeeigneten Wurzeln bezw. bei fehlender Nahrung (künstlicher CO_2-Quelle) . . 262

X. Zusammenfassung — Résumé — Summary 265

XI. Literaturverzeichnis 268

I. EINLEITUNG

Die Untersuchungen über die Orientierung der Larven von *O. sulcatus* sind ursprünglich nicht als unabhängiges Thema aufgegriffen worden. Sie wurden vielmehr im Rahmen der Arbeiten über die Biologie dieses schädlichen Rüsselkäfers in Angriff genommen. *O. sulcatus*, der Gefurchte Dickmaulrüssler, tritt seit einigen Jahren in den Rebbergen der Bündner Herrschaft verheerend auf. Auch Rebberge in der übrigen Ostschweiz wurden heimgesucht, wenn auch nicht im gleichen Ausmass. Der grosse Umfang der Schäden veranlasste die zuständigen Instanzen, das ganze Problem eingehend bearbeiten zu lassen, welche Aufgabe mir zufiel. Die Resultate dieser Untersuchungen werden separat von der vorliegenden Arbeit veröffentlicht werden. Einige kleinere Berichte über Biologie und Bekämpfung sind jedoch bereits publiziert.

Den Anstoss für die Untersuchungen über die Orientierung der Larven von *O. sulcatus* lieferte die Beobachtung, dass unveredelte Reben einen bedeutend grösseren Befall an Larven aufwiesen als veredelte. Diese Befallsdifferenz stand mit einer weiteren Beobachtung in enger Beziehung, nämlich der Verschiedenartigkeit im Wurzelaufbau dieser Reben. Diese Verschiedenartigkeit konnte eine Erklärung für die Befallsunterschiede liefern. Sie veranlasste uns zur Fragestellung, auf welche

Weise die Larven zu den Wurzeln gelangen. Schon in der Annahme einer rein zufälligen Wanderung, wie wir sie anfänglich voraussetzten, bestand eine Erklärungsmöglichkeit für Befallsunterschiede. Die spätere Feststellung der Anziehung der Larven durch die Wurzeln lieferte dann zur Abklärung dieses Problems einen wichtigen Beitrag (siehe unter VIII).

Die ersten Ergebnisse über die Anziehung der Larven durch die Wurzeln veranlassten uns, diesem Teil der Dickmaulrüssler-Untersuchungen mehr Beachtung zu schenken und ihn neben den übrigen Arbeiten intensiv weiter zu betreiben. Herr Prof. P. BOVEY erklärte sich bereit, diese Untersuchungen als Dissertationsthema anzunehmen.

Ende 1957 haben wir in einer vorläufigen Mitteilung einige Resultate publiziert. Sie besagen im wesentlichen, dass die Wurzeln von Wirtspflanzen von den Larven von *O. sulcatus*, *Agriotes* und *Melolontha* auf Distanz wahrgenommen und in gerichteter Wanderung aufgesucht werden. Ferner wird dort bereits darauf verwiesen, dass das von den Wurzeln produzierte CO_2 für diese Anziehung verantwortlich gemacht werden müsse. In der vorliegenden Arbeit werden wir nun näher auf diese Untersuchungen eintreten.

Herr Prof. Dr. P. BOVEY hat die Ausführung dieser Arbeit stets wohlwollend unterstützt und ihr immer grosses Interesse entgegengebracht. Ich möchte ihm hiefür meinen herzlichen Dank aussprechen.

Meine Untersuchungen wurden an der Eidg. Versuchsanstalt Wädenswil ausgeführt. Herrn Direktor Prof. Dr. F. KOBEL danke ich für alle Unterstützung, die ich von Seiten der Versuchsanstalt genossen habe.

Meinem Chef, Herrn Dr. F. SCHNEIDER, Leiter des Entomologischen Laboratoriums, schulde ich besonderen Dank für seine wohlwollende Förderung dieser Untersuchungen. Dank seiner grossen Erfahrung auf dem Gebiete der Orientierung der Insekten war er ganz besonders in der Lage, nützliche Ratschläge zu erteilen. Manche Schwierigkeit wurde nur dank seiner aufmunternden Worte überwunden.

Es sind ihrer viele, die mir in der einen oder anderen Weise ihre Mithilfe angedeihen liessen und denen ich Dank schulde. Sie alle mit Namen zu nennen würde zu weit führen. Nicht vergessen möchte ich aber meine beiden Kollegen Dr. W. VOGEL und Dr. TH. WILDBOLZ, die mir immer wieder mit nützlichen Gedanken und Ideen zur Seite standen.

Last not least sei erwähnt, dass die finanziellen Mittel für diese Untersuchungen teilweise aus dem Schweizerischen Weinbaufonds stammen. Die ursprüngliche Initiative zur Untersuchung des Dickmaulrüsslerproblems im allgemeinen ging von Herrn Adjunkt E. PEYER, Wädenswil, und Herrn J. NAEF, Landquart, aus.

Die Fotos wurden zum grösseren Teil selbst, zum kleineren Teil vom Fotografen der Versuchsanstalt, Herrn R. ISLER, aufgenommen.

II. ALLGEMEINES UND LITERATUR

Untersuchungen über die Orientierung bodenbewohnender Insekten, d. h. über die Art und Weise, wie diese ihre Nahrung auffinden, sind nicht sehr häufig.

Während bei oberirdischen Insekten die Orientierung und die Anziehung gegenüber Nahrungsquellen und anderen Substanzen in vielen Fällen gründlich untersucht wurden, ist den bodenbewohnenden Arten oder Stadien in dieser Beziehung weniger Aufmerksamkeit geschenkt worden. Nur bei den nicht mehr zu den Arthropoden gehörenden Nematoden liegt etwas ausführlicheres Untersuchungsmaterial vor.

Methodische Schwierigkeiten, die sich Beobachtungen von Lebewesen im Boden entgegenstellen, dürften mitverantwortlich sein für die geringe Zahl solcher Arbeiten.

Einige Untersuchungen liegen über den Engerling *(Melolontha vulgaris* F.*)* vor. SCHWERDTFEGER (1939) untersuchte in einem Beobachtungsrahmen aus Glasplatten die Wanderung und Fortbewegungsart, ohne aber auf die Frage der Orientierung bezw. Anziehung durch die Wirtspflanzen einzutreten. Eine ausführliche Arbeit über das Verhalten des Maikäferengerlings wurde von ENE (1942) geschrieben. Seine Versuche wurden zum Teil mittels Sandkästen, zum Teil mittels sogenannter Pflanzen- oder Engerlingskreise ausgeführt. In bezug auf die Frage der Orientierung bezw. Anlockung durch die Wirtspflanze kam er zum Schluss, dass der Engerling im wesentlichen zufällig auf seine Nahrung stösst. ENE schliesst zwar eine Orientierung auf kurze Distanz nicht ganz aus, besteht aber darauf, dass eine Lockwirkung zumindest auf weitere Distanz nicht besteht.

Über das Verhalten der Drahtwürmer *(Agriotes)* gegenüber chemischen Reizen und Wirtspflanzen sind Untersuchungen von THORPE et al. (1947) ausgeführt worden. Darnach zeigen Drahtwürmer gegenüber luftübertragenen Geruchstoffen (airborn odours) von Versuchspflanzen keine Reaktion, wohl aber zu gelösten Substanzen. THORPE arbeitete unter anderem mit einer Wahlkammer (choice chamber) und mit Glasplattenapparaten. Er kommt zum Ergebnis, dass die Drahtwürmer mit Hilfe ihres Höhlensystems zufälligerweise in die Nähe der Wurzeln gelangen und dass erst die in unmittelbarer Umgebung derselben gelösten Substanzen eine klinokinetische Orientierung der Larve bewirken. Immerhin hat THORPE im Wahlkammerversuch eine Anreicherung von Drahtwürmern auf der Seite der Wirtspflanzen festgestellt.

Weitere Untersuchungen über das Verhalten der Drahtwürmer liegen von SUBKLEW (1934) über Reizphysiologie, von LEES (1943) über Orientierung in Feuchtigkeitsgradienten und von FALCONER (1945a und 1945b) über Reaktionen gegenüber Temperatur und Licht vor. Diese Untersuchungen beziehen sich aber nicht direkt auf das Verhalten gegenüber den Wirtspflanzen bezw. deren Wurzeln, dem unser spezielles Interesse gilt.

Das reizphysiologische Verhalten der Larve des Rüsselkäfers *Sitona lineata* wurde von ANDERSEN (1931) untersucht. Er kommt unter anderem zum Ergebnis, dass diese Larven die Wurzelknöllchen

der Wirtspflanzen auf eine Distanz von 2–3 mm (!) zu wittern vermögen. Höchstwahrscheinlich handle es sich dabei um eine Geruchswahrnehmung.

Auf Grund des Studiums der wenig umfangreichen Literatur war eine Anziehung auf Distanz bezw. eine gerichtete Wanderung von im Boden lebenden Insektenlarven zu den Wurzeln der Wirtspflanzen nicht anzunehmen oder sehr fraglich. Bei den allerdings nicht zu den Arthropoden gehörenden Nematoden wurde Anziehung durch die Wurzeln von Wirtspflanzen nachgewiesen. (LINFORD 1939, GADD und LOOS 1941). Über die Art der Attraktivstoffe herrscht jedoch Unklarheit.

Unsere eigenen Untersuchungen haben eine Anlockung einiger wichtiger Larvenarten durch die Wurzeln von Wirtspflanzen ergeben und auch gezeigt, dass die Larve fähig ist, diese mittels gerichteter Fortbewegung zu erreichen. Die Rolle, welche dabei das von den Wurzeln produzierte CO_2 spielt, bringt einen neuen Gesichtspunkt in das Problem der Orientierung bodenbewohnender Organismen. DETHIER (1947) bringt einige Beispiele fliegender Insekten, welche vermutlich durch CO_2 angezogen werden. Es ist klar, dass der Orientierung nach einem CO_2-Gradienten im Boden eine ganz andere Bedeutung zukommt als in der freien Atmosphäre.

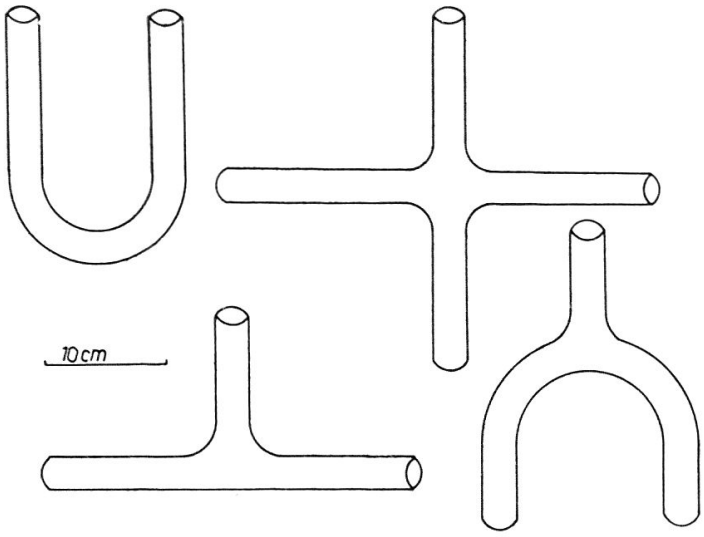
Wir treten im folgenden nicht näher auf die allgemeine Biologie unseres Versuchstieres ein. Die wichtigsten Arbeiten hierüber können bei FEYTAUD (1918), THIEM (1922, 1932), SMITH (1932) und HERING (1958) nachgelesen werden.

III. VERSUCHE ÜBER DIE ANZIEHUNG DER LARVEN VON *O. SULCATUS* ZU DEN WURZELN

1. Methodik

Für die Abklärung der Larvenorientierung bezw. der Anziehung durch die Wurzeln von Wirtspflanzen bei *O. sulcatus* arbeiteten wir anfänglich mit Glasröhren und später mit Glasplatten. Die Versuche, welche wir mit diesen verschiedenen Hilfsmitteln durchgeführt haben, bezeichnen wir der Klarheit halber als Glasröhren- oder Glasplattenversuche. Diese letzteren erwiesen sich im Laufe unserer Untersuchungen bald einmal als die geeignetere Methode für unsere Zwecke.

Über die verschiedenen verwendeten Glasröhrenformen gibt die Abb. 1 Auskunft, welche auch über die Dimensionen orientiert. Die verwendeten Glasplatten erübrigen eine lange Beschreibung. Es handelt sich um rechteckige oder quadratische Platten verschiedener Grösse.



Von jeder Grösse sind natürlich zwei Platten (= ein Plattenpaar) notwendig.

Details der einzelnen Methoden werden bei den jeweiligen Versuchen näher erläutert.

Abb. 1. — Die Formen der Glasröhren, die am Anfang der Untersuchungen für den Nachweis der Anziehung benutzt wurden.

2. Nachweis der Anziehung

Die Wurzeln für unsere Versuche stammten in den weitaus meisten Fällen von Reben, und wo nichts besonderes vermerkt ist, trifft dies immer zu. Es handelt sich dabei um von der Pflanze abgeschnittene feine Wurzeln.

Für die Glasröhrenversuche benutzten wir ausschliesslich Larven des ersten Stadiums. Jeder Versuch wurde wieder mit frischem Larvenmaterial begonnen. Bei späteren Versuchen zwischen Glasplatten wurden dann vorwiegend ältere Stadien verwendet.

Die verwendeten Röhrenformen sind bereits erwähnt worden (Abb. 1). In diese Röhren wurde nun gesiebte Gartenerde eingefüllt, sodass alle Arme damit gefüllt waren. Am Ende eines Armes wurden jeweils bereits vor dem Füllen mit Erde abgeschnittene, feine Wurzeln plaziert. Diese nahmen einen Raum von ca. 3 cm Länge ein. Ganz aussen wurde dann zum Abschluss nochmals etwas Erde eingefüllt. Alle Röhrenarme wurden daraufhin am Ende mit Gaze verschlossen, ausgenommen jener, bei welchem die Larven ausgesetzt wurden. Abb. 2 illustriert das eben gesagte. Alle diese Versuche wurden unter Lichtausschluss durchgeführt.

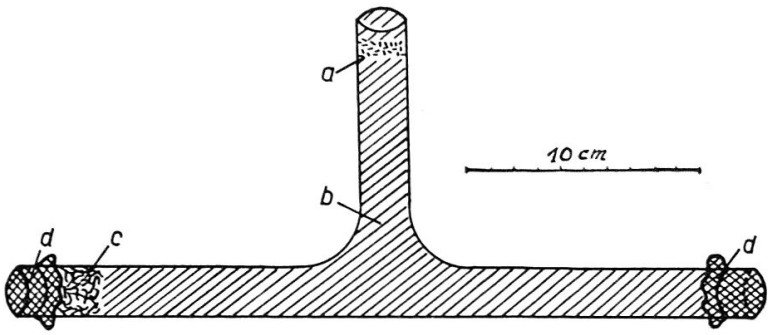


Abb. 2. — Beispiel eines Versuches mit einer Glasröhre. *a)* Plazierung der Larven bei Versuchsbeginn; *b)* Erde; *c)* Wurzeln; *d)* Gaze.

Die Kontrolle der Versuche erwies sich zuerst als schwierig, da bei gewöhnlicher Durchsuchung der Erde von Auge nur noch ein kleiner Prozentsatz der ausgesetzten, sehr kleinen Erststadium-Larven wieder gefunden wurde. Wir konnten durch folgendes Verfahren die Zahl der wiedergefundenen Larven auf durchschnittlich gegen 90 % verbessern : Die Erde aus jedem Arm einer Glasröhre wurde separat in geringen Dosen vermittels leichten Klopfens in je eine grosse Petrischale geschüttet. Diese Petrischalen enthielten Wasser. Bei langsamem und sorgfältigem Vorgehen schwammen die meisten Larven obenauf, während die Erdpartikel sanken. Erstere konnten so fortlaufend gezählt und entfernt werden. Wenige versanken allerdings, tauchten aber zum Teil nach ½–1 Stunde wieder auf. Durch Umrühren des Sedimentes konnten weitere Larven zurückgewonnen werden.

Mit den Glasröhren führten wir eine Anzahl Versuche durch, die nun wiedergegeben werden sollen. Für einen ersten Versuch benutzten wir eine ⊥-Röhre. Der kurze, senkrecht stehende Arm wurde in vertikale Stellung gebracht, sodass der längere, durchgehende Arm in horizontale Lage zu liegen kam. (Abb. 2). Zwanzig Larven wurden nun oben in die vertikale Röhre ausgesetzt. Das eine Ende des horizontal liegenden Röhrenarmes enthielt die Wurzeln, während das andere Ende wie der ganze Rest mit Erde gefüllt war. Sobald die Larven die Abzweigung erreichten, mussten sie sich für eine Richtung entscheiden. Der Versuch wurde nach 64 Stunden kontrolliert. Das Resultat geht aus der folgenden Zusammenstellung hervor :

Röhrenarm	Anzahl Larven
Mit Wurzeln	15
Ohne Wurzeln	2
« Start » *	1
Nicht gefunden	2

* Als « Start » bezeichnen wir denjenigen Arm der Röhre, in welchem die Larven ausgesetzt wurden.

Um von der Abzweigung zu den Wurzeln zu gelangen, mussten die Larven eine Strecke von über 10 cm zurücklegen. Das wiedergegebene Resultat spricht für Anziehung, beweist diese aber noch nicht (siehe unten).

Ein analoges Ergebnis wurde mit dem Röhrenkreuz (+-Röhre) erhalten. Dieses wurde in eine horizontale Lage gebracht. Ein Arm wurde am Ende mit Wurzeln versehen, am Ende eines anderen Armes wurden 36 Larven ausgesetzt (= « Start »). Die Kontrolle des Versuches erfolgte nach 90 Stunden. Die 36 Larven hatten sich wie folgt auf die 4 Röhrenarme verteilt :

Röhrenarm	Anzahl Larven tatsächlich	Berechnete Anzahl Larven bei zufälliger Wanderung
1 Arm mit Wurzeln	30	9
2 Arme ohne Wurzeln . . .	je 0	je 9
« Start »	3	9
Nicht gefunden	3	

Da das Röhrenkreuz horizontal lag, hätten alle 4 Arme bei zufälliger Wanderung die gleiche Chance gehabt, aufgesucht zu werden. Auch hier mussten die Larven von der Kreuzung aus über 10 cm zurücklegen, um zu den Wurzeln zu gelangen. Das Ergebnis dieses Versuches spricht ebenfalls für Anziehung, ein eindeutiger Beweis fehlt aber auch hier, und zwar aus Gründen, die wir nun besprechen wollen.

Es wäre nämlich denkbar, dass sich die Larven auch bei zufälliger Wanderung mit der Zeit im Arm mit Wurzeln ansammeln würden, aus dem einfachen Grund, weil dort Nahrung vorhanden ist. Deshalb mussten Versuche gemacht werden, bei welchen in kürzeren Zeitintervallen die verschiedenen Arme auf Larven kontrolliert wurden. Träfe die Annahme zufälliger Wanderung zu, so müssten sich wenigstens zu Beginn des Versuches in allen Röhrenarmen eine der Wahrscheinlichkeit entsprechende Zahl Larven vorfinden.

Diese Versuche wurden mit ⊥-Röhren durchgeführt. Die Larven wurden am oberen Ende des geraden Röhrenstückes zugesetzt (« Start »). Die Ergebnisse sind nachfolgend zusammengestellt :

Versuch Nr.	Anzahl zugesetzte Larven	Kontrolle nach	Wiedergefundene Larven			Vermisste Larven
			« Start »	Arm mit Wurzeln	Arm ohne Wurzeln	
1	30	15 Std.	20	7	0	3
2	30	26 »	16	11	1	2
3	30	46 »	4	23	2	1

Aus diesen Zahlen geht eindeutig hervor, dass sich die Larven vom « Start » direkt in den Arm mit den Wurzeln begeben. Der Arm ohne Wurzeln wies zu keiner Zeit nennenswerte Larvenzahlen auf. Wir durften aus diesen Versuchen schliessen, dass die Larven durch die Wurzeln angezogen werden und diese auf direkten Wege aufzufinden vermögen.

In den Glasplattenversuchen, auf die wir später eingehender zu sprechen kommen, konnte die Anziehung und gerichtete Wanderung direkt sichtbar gemacht werden. Die Abb. 3 und 4 geben solche Spuren wieder.

Ein weiterer, mit U-Röhre durchgeführter Versuch soll hier seines interessanten Ergebnisses wegen erwähnt werden. Diese U-Röhre wurde in eine vertikale Lage gebracht, d. h. die beiden Öffnungen schauten nach oben und der Bogen nach unten. Wie üblich wurde die Röhre mit Erde gefüllt und am Ende eines Armes die Wurzeln untergebracht. Am andern Ende wurden 20 Larven ausgesetzt. Um zu den Wurzeln zu gelangen, musste also zuerst ein Abstieg und dann ein Wiederaufstieg erfolgen. Nach 41 Stunden hatte keine Larve die Wurzeln erreicht. Bei der Kontrolle eines zweiten Versuches nach 98 Stunden konnten jedoch von 20 Larven deren 14 bei den Wurzeln gefunden werden. Um dorthin zu gelangen, war ein Aufstieg von 10 cm notwendig. Bei Zwischenkontrollen konnte festgestellt werden, dass sich die Larven ganz auf der Unterseite des Bogens ansammelten, und sich dort offenbar sogar eine zeitlang aufhielten. Nach den Erfahrungen musste aber zu diesem Zeitpunkt ein von den Wurzeln ausgehender anziehender Gradient bereits vorhanden sein. Es wäre also zu vermuten, dass in

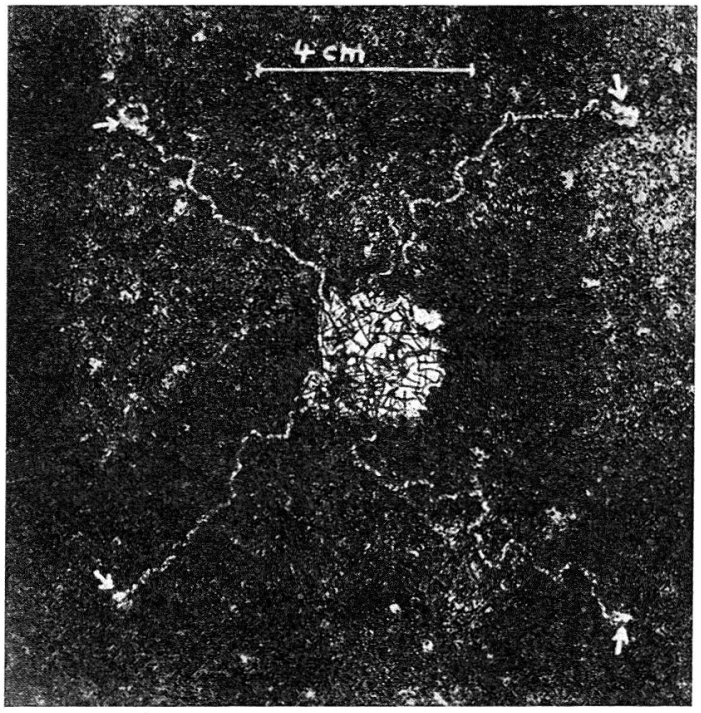


Abb. 3. — Anziehung von frisch geschlüpften Larven zu Wurzeln von Reben. ↗ : Standort der Larven bei Versuchsbeginn (= Ausgangsposition).

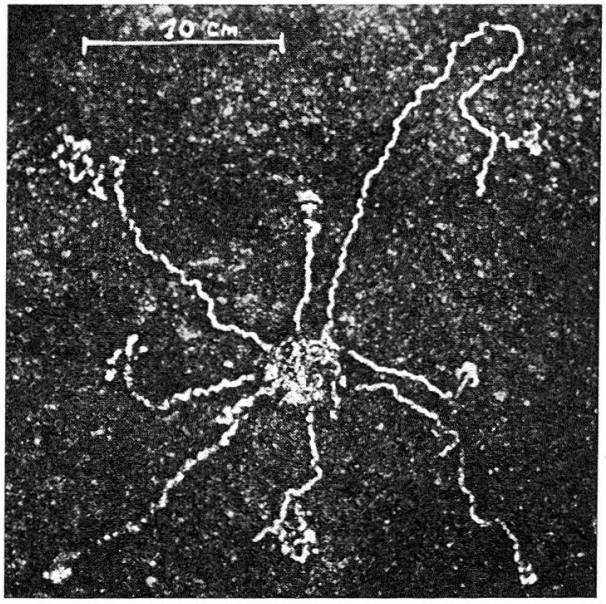


Abb. 4. — Anziehung älterer Larven zu Wurzeln von Reben (nach KLINGLER 1957).

jenem Moment noch eine positiv geotaktische Reaktion vorherrschte. Es muss vielleicht nochmals gesagt werden, dass alle Larven sich im ersten Stadium befanden und zum Teil erst kurz vorher geschlüpft waren.

Dieser Versuch zeigt übrigens auch die Fähigkeit der Larven, wirksam nach oben zu wandern. Die relativ grosse Zahl Larven, welche die Wurzeln erreichte, spricht auch hier für Anziehung.

IV. UNTERSUCHUNGEN ÜBER DIE NATUR DES ANZIEHENDEN STOFFES

1. Allgemeines

Mit der Tatsache der Anziehung der Larven durch die Wurzeln stellte sich die Frage, welche Stoffe hierfür verantwortlich seien. Die Untersuchungen hierüber wurden anfangs in vollkommener Unkenntnis der möglichen Attraktivsubstanzen durchgeführt. Die laufende Beurteilung der Versuchsergebnisse, bei denen mir nicht zuletzt die Ratschläge meines Chefs, Herrn Dr. F. SCHNEIDER, zuteil wurden, führte jedoch mit der Zeit zur Auffassung, dass CO_2 im Spiele stehen könnte. Einige spätere Versuche dieser Serie trugen dieser Vermutung Rechnung.

Im Gegensatz zu den früheren Versuchen verwendeten wir hier nicht mehr Glasröhren, sondern ausschliesslich Glasplatten. Der Vorteil dieser Methode besteht darin, dass das Verhalten der Larven direkt beobachtet und die Spuren verfolgt werden konnten. Dem einzelnen Versuch kommt damit grössere Beweiskraft zu. Der Spurenverlauf konnte zudem fotographisch festgehalten werden, was unter anderem auch für die Analysierung des Orientierungsmechanismus nicht belanglos ist.

Glasplatten zur Beobachtung bodenbewohnender Insekten wurden bereits von KIENITZ (1892) für Engerlinge *(Melolontha)* benutzt. Andere bedienten sich später derselben Versuchsanordnung. Das Vorgehen für die Durchführung eines Versuches gestaltete sich wie folgt:

Als Medium zwischen den Glasplatten benutzten wir sterilisierte Gartenerde. Es handelte sich um Boden mit einem relativ hohen Humusgehalt und einer Bodenfeuchtigkeit, wie sie etwa für Pflanzerde üblich ist. Diese Erde wurde durch ein Sieb mit einer Maschenweite von rund 1,4 mm passiert, sofern wir mittlere bis grosse Larven als Versuchstiere benutzten. Bei kleineren Larven wurden nach Bedarf geringere Maschenweiten verwendet. Diese Erde wurde nun sehr fein verteilt auf eine Glasplatte gebracht, sodass die Schicht eine Dicke in der Grössenordnung von etwa 1–2 mm aufwies, wobei die Larvengrösse berücksichtigt werden musste. An einer bestimmten Stelle wurden hierauf die Wurzeln ausgelegt und in einer gewissen Entfernung davon die Larven. An diesen Stellen wurde vorher die Erde entfernt. Abschliessend legten wir die obere Glasplatte (Deckplatte) auf, was gleichzeitig den « Versuchsbeginn » bedeutete. In einigen Fällen war es notwendig, das Gewicht der Deckplatte zu neutralisieren, indem in den Ecken zwischen den Platten etwas

Modellierton angebracht wurde. Der Abstand konnte so auch sehr gut reguliert werden.

Die Platten wurden in den meisten Fällen horizontal gelegt und der Versuch unter Lichtabschluss ausgeführt. In unseren Versuchen konnten wir jedoch beobachten, dass diffuses Tageslicht keinen Einfluss auf den Ablauf der Orientierung ausübt. Anfänglich arbeiteten wir auch bei der Glasplatten-Methode mit Erststadium-Larven (Abb. 3). Später zeigte es sich, dass ältere, d. h. grössere Larven für diese Versuche ebenso gut oder besser geeignet waren (Abb. 4).

Ein nicht unwichtiger Punkt, der berücksichtigt werden musste, waren die Feuchtigkeitsverhältnisse. Zwischen den Wurzeln und der umgebenden Erde durften keine Feuchtigkeitsgradienten entstehen, vor allem durften die Wurzeln keine höhere Feuchtigkeit aufweisen als die verwendete Erde. Wir haben früher gezeigt (KLINGLER, 1957), dass die Larven von *O. sulcatus* gerichtet von einem niederen zu einem höheren Feuchtigkeitsgehalt (gegen 100 % r. F.) wandern können. Um zu verhindern, dass Wurzeln wegen eines höheren Wassergehaltes angesteuert wurden, achteten wir darauf, dass entweder die ganze Luft zwischen den Platten 100 % relative Feuchtigkeit aufwies (durch leichte Anfeuchtung der Glasplatten), oder die Wurzeln vor deren Verwendung oberflächlich leicht getrocknet wurden.

2. Tastversuche

Um über die Art des anziehenden Stoffes allmählich ein Bild zu gewinnen, führten wir einige Versuche mit spezieller Anordnung durch.

Beim ersten solchen Versuch legten wir zwischen die Wurzeln und die Larven eine Barriere aus Modellierton. Die Lage der Wurzeln und der ursprüngliche Standort der Larven bei Versuchsbeginn (in der Folge « Ausgangsposition » genannt), geht aus Abb. 5 hervor. Die genannte Barriere wies in der Mitte eine Öffnung auf. Der Versuch sollte zeigen, wie die Larven auf diese Versuchsanordnung reagieren, d. h. ob sie die Wurzeln trotzdem ansteuerten und ob dies auf direktem Wege

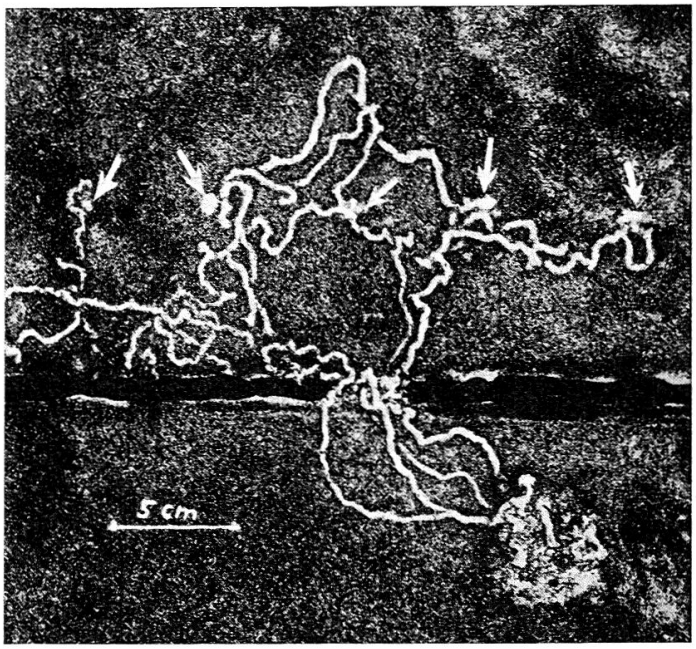


Abb. 5. — Versuch mit spezieller Versuchsanordnung. ↗ : Ausgangspositionen der Larven. Weitere Erklärungen im Text.

oder via Öffnung versucht würde. Das Resultat geht ebenfalls aus der Abb. 5 hervor. Die Öffnung in der Mitte der Barriere wirkte als «sekundäres» Anziehungszentrum. Es ist nicht so, dass diese Öffnung lediglich gewählt wurde, weil sie den leichtesten Durchgang ermöglichte, vielmehr wurde sie bereits aus einiger Distanz gerichtet angesteuert. Einige Spuren zeigen dies deutlich. Von den 5 Larven wanderten nach einigen am Anfang verständlichen Orientierungsschwierigkeiten deren 4 auf die Öffnung zu. Nur eine bohrte sich in den Ton ein. Die Larven erreichten die Wurzeln in weniger als 4 Stunden, zum Teil in beträchtlich kürzerer Zeit.

In Anbetracht der Versuchsanordnung, der zurückgelegten Distanzen (über 10 cm) und der relativ kurzen Versuchsdauer fällt es schwer, diese Anziehung auf im Bodenwasser gelöste Substanzen zurückzuführen. Dies noch umso mehr, als die Öffnung in der Ton-Barriere anfänglich frei war von Erde und die Diffusion einer Lösung an jener Stelle deshalb stark erschwert oder unmöglich gewesen wäre.

Andererseits wäre bei einem leicht flüchtigen, leicht diffundierenden und demnach eher kleinmolekularen Gas der wiedergegebene Versuchsablauf gut denkbar. Dafür sprach auch die in früheren Glasplattenversuchen gemachte Beobachtung, dass die Larven sehr bald nach Versuchsbeginn, im allgemeinen innerhalb etwa ½ Stunde, gerichtet zu wandern begannen. Die dementsprechend notwendige rasche Diffusion eines Lockstoffes über eine Distanz bis 10 cm und mehr wäre bei einem gasförmigen Stoff verständlich.

In einem zweiten Versuch isolierten wir die Wurzeln mittels Modellierton ringförmig (Abb. 6). Diese standen also mit der umgebenden Erde nicht in Kontakt. Die Larven Nr. 2, 3 und 4 steuerten nach kurzer Zeit die Wurzeln trotzdem an, während Nr. 1 infolge Häutung nicht reagierte. Nr. 2 und 3 bohrten sich durch den Tonring hindurch, während dies Nr. 4 nicht gelang, weshalb sie zuerst nach rechts und dann nach links dem Ring entlang wanderte. Schliesslich entfernte sie sich nach aussen und verursachte ein Spurengewirr, das den klaren Verlauf der Spur der Larve 3 störte.

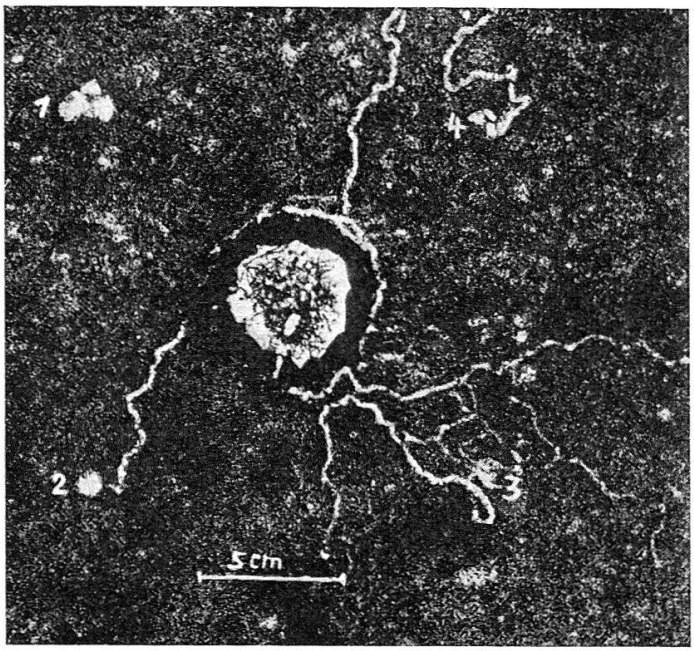


Abb. 6. — Erklärungen im Text. Die Nr. 1–4 verweisen auf die Larven und geben deren Ausgangspositionen wieder.

Der in diesem Versuch verwendete Modellierton enthielt im Gegensatz zu dem oben erwähnten, grobe Beimengungen. Eine absolut dichte Isolierung

der Wurzeln wurde damit nicht erreicht. Immerhin sollten diese mit der umgebenden Erde gar nicht und mit dem Modellierton selbst höchstens schwach in Kontakt kommen, was auch der Fall war (Abb. 6). Da kein Oberflächenwasser auf den Wurzeln und auch sonst kein freies Wasser im Tonring vorhanden war, sprach auch dieser Versuch eher für einen gasförmigen Lockstoff. Die kurze Dauer vom Versuchsbeginn bis zum Beginn der gerichteten Wanderung (ca. ½ Stunde) stützte diese Vermutung. Das äusserst gute Diffusionsvermögen des anziehenden Stoffes geht auch aus diesem Versuch hervor.

3. Übertragung des Attraktiv-Stoffes durch die Luft

Die oben besprochenen Versuche ermangeln des eindeutigen Beweises, dass der Attraktivstoff durch die Bodenluft und nicht durch im Bodenwasser gelöste Substanzen übertragen wird. Die folgenden Versuche sollen diesen Beweis erbringen.

Einen Glasplattenversuch ordneten wir so an, dass die feinen Rebwurzeln von einem ca. 3,5 cm breiten Luftzwischenraum umgeben waren (Abb. 7). Erst anschliessend an diese Zone begann die Erdschicht. Vier Larven wurden nun in einer Distanz von 10 cm von den Wurzeln ausgesetzt. Das Ergebnis des Versuches ist eindeutig. Der Luftzwischenraum konnte eine Anziehung nicht verhindern, wenn auch eine gewisse Verzögerung eintrat. Vor allem zeigten die Larven eine Abneigung, den Luftzwischenraum zu durchqueren. Dies äusserte sich entweder in einem Rückmarsch nach Ankunft an der Peripherie desselben, oder aber in einem Wandern entlang der Peripherie. Alle Spuren zeigten nach einer anfänglich ungerichteten

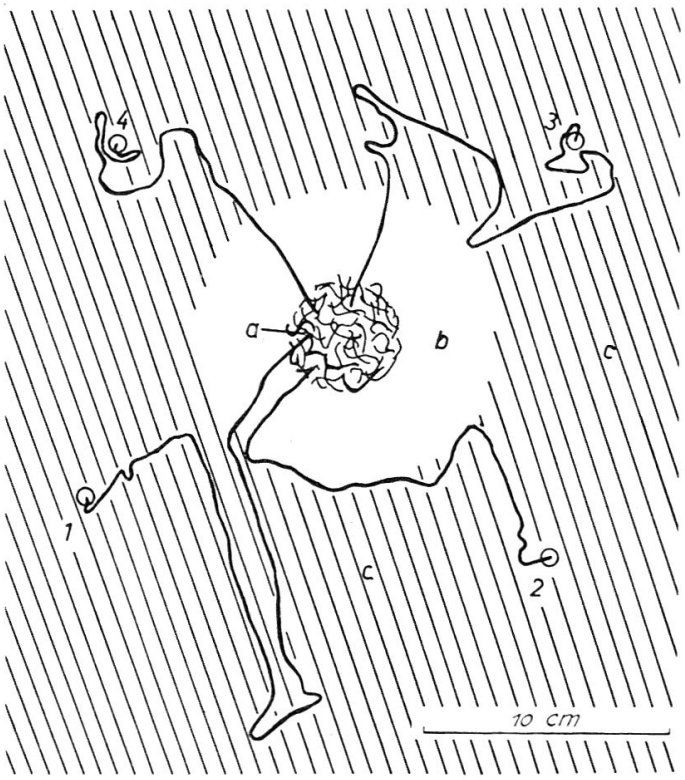


Abb. 7. — Nachweis der Übertragung des anziehenden Stoffes durch die Bodenluft. *a)* Wurzeln; *b)* Luftzwischenraum; *c)* Erde. Die Nr. 1–4 verweisen auf die Larven und zeigen zugleich deren Ausgangspositionen an.

Wanderung einen gerichteten Verlauf gegen die Wurzeln. Beim Auftreffen auf den Luftzwischenraum traten dann aber zum Teil Komplikationen auf. Diese äusserten sich so, dass die Larven sich wieder zurückzogen (Nr. 3 und ev. Nr. 1), oder dass sie der Peripherie des Luftzwischenraumes entlang wanderten (Nr. 2). Nur Nr. 4 durchquerte denselben ohne langes Zögern. Schliesslich durchquerten jedoch alle Versuchstiere denselben und erreichten die Wurzeln. Die Wanderung im Luftzwischenraum selbst war wiederum gerichtet. Nach rund 40 Min. war Larve Nr. 4 bereits dort angelangt, nach rund 1 Stunde Larve Nr. 2. Nach ca. 2 Stunden hatten auch die übrigen Larven ihr Ziel erreicht.

In einem leicht abgeänderten, aber im Prinzip analogen Versuch, bei dem der Luftzwischenraum 4,5 cm betrug, durchquerten diesen von 4 Larven deren 3 gerichtet auf die Wurzeln zu. Da die Larven, wie erwähnt, eine Abneigung zeigten, durch bodenfreie Lufträume zwischen der Glasplatte zu wandern, ist schon die Durchquerung eines solchen ein starkes Indiz für Anziehung.

Unter Berücksichtigung dieser und der im vorigen Kapitel besprochenen Versuche konnten wir eine an das Bodenwasser gebundene Übertragung des Attraktivstoffes ausschliessen. Wir mussten also mit einem durch die Luft übertragbaren Gas (Geruchstoff) rechnen.

Die Möglichkeit, dass eine Anziehung durch im Wasser gelöste, von den Wurzeln abgegebene Substanzen ebenfalls besteht, ist aber nicht ausgeschlossen. LINFORD (1939) nimmt eine solche für Nematoden und THORPE et al. (1947) für Drahtwürmer an. Wir haben aber die Vermutung, dass diese nur in unmittelbarer Nähe der Wurzeln zur Geltung kommt.

4. Anziehung durch Wurzeln verschiedener Wirtspflanzen und von Nichtwirtspflanzen

O. sulcatus ist sehr polyphag. SMITH (1932) gibt eine Liste von 87 Wirtspflanzen und vermutet, dass viele weitere Pflanzen als Wirte geeignet sind. Er beobachtete auch leichten Larvenfrass auf Pflanzen, auf welchen die Larven ihren Entwicklungszyklus nicht zu Ende führen konnten.

Ausgesprochene Polyphagie ist auch eine Eigenschaft gewisser anderer wurzelfressender Larven, wie bekanntlich Drahtwürmer *(Agriotes)* und Engerlinge *(Melolontha)*.

Mit der Polyphagie von *O. sulcatus* stellte sich die Frage, ob die Anziehung der Larven auf die Wurzeln der Rebe beschränkt sei. Für diese Annahme sprachen allerdings keine bestimmten Gründe. Die erstmalige Feststellung der Anziehung durch Rebwurzeln beruhte nur darauf, dass wir uns besonders mit dieser Pflanze beschäftigen mussten.

Wir konnten natürlich nicht alle Wurzeln der bekannten Wirtspflanzen auf ihre anziehenden Eigenschaften prüfen und trafen deshalb eine Auswahl, die sich auf sieben verschiedene Arten beschränkte: Pelargonium, Cyclamen, Azalea, Primel, Erdbeere, Erica und Hortensie.

Alle Wurzeln dieser Wirtspflanzen zeigten im Glasplattenversuch eine anziehende Wirkung auf die Larven von *O. sulcatus*. Diese Resultate bestätigten sich in wiederholten Versuchen. Aus diesen Ergebnissen konnten wir schliessen, dass eine Anziehung mit grösster Wahrscheinlichkeit auch bei allen übrigen Wirtspflanzen bestand, und es konnte sogar vermutet werden, dass auch Pflanzen, die nicht auf der Wirtsliste figurierten, anziehend wirken. Alle diese Beobachtungen führten zur Auffassung, dass die Annäherung an die Wurzeln auf einen nichtspezifischen Stoff zurückgeführt werden müsse, eventuell auf ein durch alle Wurzeln abgegebenes Stoffwechselprodukt.

Aus den Ergebnissen dieses und der beiden vorhergehenden Abschnitte heraus leitete sich die Vermutung ab, dass das von allen Wurzeln abgegebene CO_2 im Spiele stehe.

Die oben erwähnte Vermutung einer Anziehung durch Nichtwirtspflanzen bestätigte sich bei später durchgeführten Versuchen tatsächlich. Bei den mit feinen Wurzeln von Eiche (*Quercus* sp.) und Nussbaum *(Juglans regia)* durchgeführten Experimenten steuerten die Larven die Wurzeln zielstrebig an. Beide Arten sind nicht als Wirte von *O. sulcatus* registriert. Immerhin wurden sie leicht angefressen, was beweist, dass es bei diesen polyphagen Larven nicht einfach ist, eine absolute Nichtwirtspflanze zu finden. Die Reaktion der Larven auf diese Situation war nicht einheitlich. Die einen begaben sich immer wieder von den Wurzeln weg, kehrten aber jeweils wieder zurück. Diese Exkursionen konnten mit jedem Mal etwas weiter weg und sogar zum Verlassen der Glasplatten führten. Es sind dies Erscheinungen, die bei Verwendung der Wurzeln von Wirtspflanzen üblicherweise nicht vorkommen. Andere Larven reagierten in der Weise, dass sie nach Ankunft bei den Wurzeln eine Art Wiege erstellten und dort ausharrten ohne weitere Wanderung.

Eine Anziehung durch Wurzeln von Nichtwirtspflanzen stellten GADD und LOOS (1941) auch bei Nematoden fest, was eine interessante Parallele ergibt.

Die folgende Zusammenstellung (Tab. 1) gibt einen Überblick über die in unseren Versuchen verwendeten Arten von Pflanzenwurzeln und die Resultate in bezug auf Anziehung und anschliessende Frasstätigkeit.

TAB. 1

Pflanzenart	Wirtspflanze nach SMITH (1932)	Anziehung zu den Wurzeln	Frasstätigkeit
Rebe	ja	ja	normal
Pelargonium	ja	ja	normal
Cyclamen	ja	ja	normal
Azalea	ja	ja	normal
Primel	ja	ja	sehr gering
Erdbeere	ja	ja	normal
Erica	ja	ja	normal
Hortensie	ja	ja	normal
Nussbaum	nein	ja	sehr gering
Eiche	nein	ja	unterschiedlich aber weniger als normal

Auf diese Beobachtungen werden wir bei der Diskussion der « Fehlleistungen » zurückkommen.

5. Die Wirkung der Erhitzung der Wurzeln auf die Anziehung der Larven

Wir erhitzten feine Rebwurzeln bei 100–105°C während einer Stunde. Nachher prüften wir die Anziehung dieser Wurzeln im Glasplattenversuch. Die Wurzeln befanden sich nach der Erhitzung und während der Versuche nicht unter sterilen Bedingungen.

Die Resultate dieser Versuche lassen sich wie folgt vorwegnehmen : Die Larven können sich bei Verwendung kurz vorher erhitzter Wurzeln nicht orientieren, d. h. sie finden dieselben nicht. Während sie in Vergleichsversuchen mit normalen Wurzeln im allgemeinen spätestens 3–4 Stunden nach Versuchsbeginn, meist aber bedeutend früher die Wurzeln erreicht haben, ist mit kurz vorher erhitzten Wurzeln nach dieser Zeit noch keine Orientierung wahrzunehmen. Verwendet man aber Wurzeln, die bereits einige Zeit vorher erhitzt worden waren, so findet eine Orientierung wieder statt, jedoch ist diese nicht so spontan wie bei normalen Wurzeln.

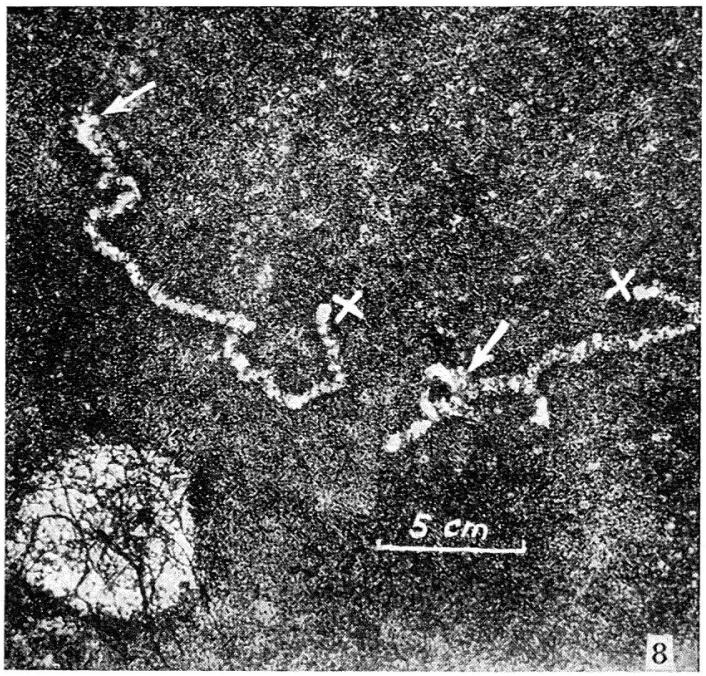
Nach LINFORD (1939) waren gekochte Wurzeln nach der Erhitzung für Nematoden nicht mehr anziehend. Mit beginnender Zersetzung trat jedoch erneut Anziehung auf. GADD und LOOS (1941) kamen zu ähnlichen Resultaten. Dies ist eine weitere interessante Parallele bei zwei Tierarten, die sozusagen nur die Anziehung durch die Wurzeln gemeinsam haben. Auf die von uns durchgeführten Untersuchungen wollen wir im folgenden eintreten. Wir müssen dabei unterscheiden zwischen Versuchen, die mit unmittelbar vorher und solchen, die

mit längerer Zeit vorher erhitzten Wurzeln angelegt wurden. Parallel dazu wurden meist noch solche mit frischen, nicht erhitzten Wurzeln derselben Pflanze durchgeführt.

Die Wurzeln erhitzten wir in Petrischalen im Wärmeschrank bei 100–105°C während einer Stunde. Um ein vollständiges Austrocknen zu verhindern, verwendeten wir gut schliessende Schalen, in die wir noch einige Tropfen Wasser zugaben. Vor Beginn der Experimente wurden sie auf Labortemperatur abgekühlt.

Während des Versuches selbst waren die Wurzeln nicht mehr unter sterilen Bedingungen und damit dem Angriff der Mikroorganismen voll ausgesetzt.

Die Abb. 8 gibt den Spurenverlauf eines Versuches bei Verwendung unmittelbar vorher erhitzter Wurzeln wieder, die Abb. 9 den Parallel-Versuch mit normalen, d. h. nicht erhitzten Wurzeln. Beide Versuche wurden gleichzeitig an-



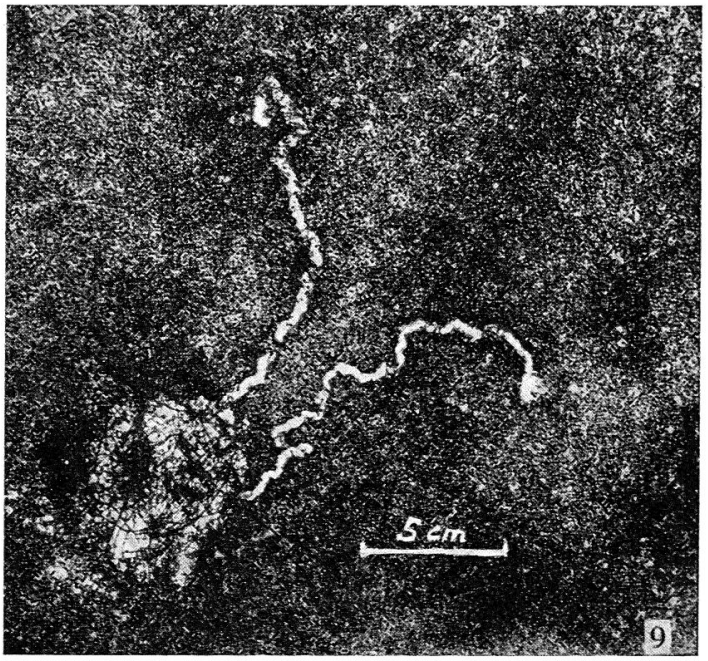


Abb. 8. — Versuch mit Wurzeln, die kurz vorher erhitzt wurden. Fehlende Anziehung. Nach 4 ½ Stunden hat keine Larve die Wurzeln erreicht. ↗ = Ausgangsposition, x = Standort nach 4 ½ Stunden.

Abb. 9. — Parallelversuch zu Abb. 8 mit normalen nicht erhitzten Wurzeln. Deutliche Anziehung. Die eine Larve erreichte die Wurzeln in etwas über 1 Stunde, die zweite in etwas über 2 Stunden.

gesetzt und gleichzeitig nach 4 ½ Stunden fotografiert. Die Ausgangsdistanz der Larven von den Wurzeln betrug in beiden Fällen je 10 cm (bis zur Peripherie der Wurzeln). Im Versuch mit nicht erhitzten Wurzeln erreichte die eine Larve die Wurzeln in 70 Min., die zweite in 130 Min. Die Spuren dieser Larven verraten eine deutliche Zielstrebigkeit, d. h. orientiertes Verhalten. Im Versuch mit den erhitzten Wurzeln hatte nach 4 ½ Stunden keine Larve die Wurzeln erreicht. Die eine befand sich 16,5 cm entfernt, die zweite 7 cm. Obwohl die Spur dieser letzteren etwa 4 cm bei den Wurzeln vorbeiführte, wurde die Larve nicht angezogen, sondern entfernte sich wieder.

Ein weiteres Versuchspaar mit nicht erhitzten und mit kurz zuvor erhitzten Wurzeln ergab analoge Resultate : Im ersten Fall erreichten die beiden ausgesetzten Larven die Wurzeln innerhalb 2 ½ und 3 Stunden nach Versuchsbeginn. Zu diesen führte eine gerichtete Spur. Im Parallelversuch mit erhitzten Wurzeln waren beide Larven 6 ½ Stunden nach Versuchsbeginn noch vollständig desorientiert, die eine befand sich 14 cm und die andere 11,5 cm vom Ziel entfernt, also weiter als der ursprüngliche Abstand von 10 cm, der in beiden Versuchen gewählt worden war.

Das gleiche Bild zeigte sich auch in weiteren Versuchen. Anzeichen stattfindender Orientierung bei erhitzten Wurzeln häuften sich aber, wenn diese vor längerer Zeit erhitzt worden waren. Versuche mit vor ein oder mehreren Tagen erhitzten Wurzeln ergaben wiederum Anziehung. Diese war jedoch nicht mehr so stark wie bei frischen Wurzeln und äusserte sich in einem geringeren Umkreis und in einem im allgemeinen grösseren Zeitbedarf zur Erreichung des Zieles.

Die Larven frassen erhitzte Wurzeln mit weniger Begierde als normale. Mitunter verliessen sie diese sogar, kehrten aber meist wieder zurück.

Die Beobachtung, dass bei erhitzten Wurzeln die Orientierung schon nach einem Tag, ja in einem bestimmten Fall in noch kürzerer Zeit wieder möglich war, veranlasste uns, den Wiederbeginn der CO_2-Produktion solcher Wurzeln zu untersuchen. Dies geschah durch qualitativen CO_2-Nachweis mittels einer $^1/_{10}$ normalen Bariumhydroxyd-Lösung. Parallel dazu wurden Vergleichsversuche an nicht erhitzten Wurzeln sowie Blindversuche ohne Wurzeln ausgeführt.

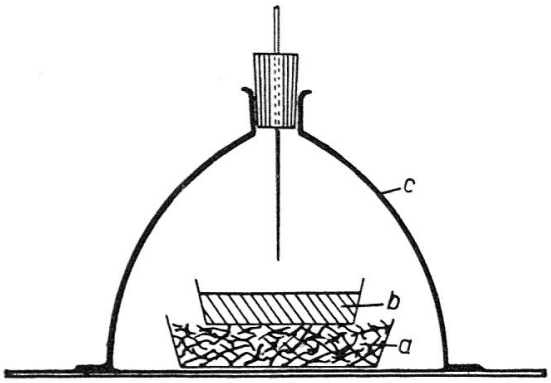


Abb. 10. — Nachweis des Wiederbeginns der CO_2-Bildung erhitzter Wurzeln unter nicht sterilen Bedingungen. *a)* Wurzeln ; *b)* Bariumhydroxyd-Lösung ; *c)* Glasglocke. Nähere Erläuterung im Text.

Wir gingen so vor : Unter eine Glasglocke mit ca. ¾ Liter Inhalt

stellten wir eine Petrischale mit etwa 10 Gramm Wurzeln, im Blindversuch ohne Wurzeln. Darüber wurde eine weitere, etwas kleinere Petrischale gestellt, welche zur Aufnahme der Bariumhydroxyd-Lösung bestimmt war. (Abb. 10.) Vermittels Durchsaugen CO_2-freier Luft, passieren einer Natronkalkröhre, wurde der Luftinhalt der Glasglocke CO_2-frei gemacht. Durch Vorversuche und in den Blindversuchen wurde die hiefür benötigte Zeit ermittelt.

Daraufhin wurde das Durchsaugen eingestellt und durch eine Öffnung des Gummistopfens die $^1/_{10}$ normale $Ba(OH)_2$-Lösung in die obere Petrischale eingeführt. Diese Öffnung wurde dann verschlossen, sodass das Ganze absolut dicht abgeschlossen war.

Durch die Ausfällung von Bariumkarbonat bei Anwesenheit von CO_2 entsteht auf der Oberfläche der $Ba(OH)_2$-Lösung ein weisser Film. Fehlt CO_2, so bleibt die Lösung klar. Die Resultate eines Versuches geben wir nachstehend im einzelnen wieder (Tab. 2). Die Bildung des Bariumkarbonatfilmes konnte natürlich nicht gemessen, sondern lediglich bonitiert werden. Als « sehr feiner » Film wurden die ersten von Auge gerade wahrnehmbaren Bariumkarbonatausfällungen bezeichnet. Die andern Abstufungen gliedern sich zwischen dieser Bezeichnung und einem « starken » Film, was eine geschlossene, undurchsichtige $BaCO_3$-Decke bedeutet.

TAB. 2

Wiederbeginn der CO_2-Bildung erhitzter Wurzeln unter nicht sterilen Bedingungen. Vergleichsversuche mit normalen Wurzeln und ohne Wurzeln

Erhitzung der Wurzeln: 1 Stunde bei 100–105°C.
Beginn des Versuches über CO_2-Bildung: 1 Stunde nach der Erhitzung. Versuch unter Laborbedingungen.

Beobachtungen über Bariumkarbonatfilm auf $Ba(OH)_2$-Lösung, d. h. über CO_2-Bildung.

Zeit nach Versuchsbeginn	Blindversuch	Normale d.h. nicht erhitzte Wurzeln	Zeit nach Erhitzung = Versuchsbeginn plus 1 Stunde	erhitzte Wurzeln
5 Min.	klar	sehr feiner Film	1 ¼ Std.	klar
15 Min.	klar	feiner deutlicher Film	2 Std.	klar
30 Min.	klar	sehr deutlicher Film	5 Std.	klar
4 Std.	klar	deutlicherstarker Film	6 ¾ Std.	klar
15 Std.	klar	starker Film	8 Std.	klar
25 Std.	klar	Versuchsabbruch	9 ½ Std.	sehr feiner Film
47 Std.	klar		22 ¼ Std.	feiner deutlicher Film
63 Std.	klar		30 ¼ Std.	sehr deutlicher Film
			77 ¼ Std.	starker Film

Aus Tab. 2 geht hervor, dass bei nicht erhitzten normalen Wurzeln praktisch sofort nach Versuchsbeginn CO_2 nachgewiesen werden kann. Der Blindversuch ohne Wurzeln, nur mit CO_2-freier Luft zeigte während der ganzen Versuchsdauer keine Filmbildung.

Von Interesse sind die Verhältnisse bei den erhitzten Wurzeln. Die ersten Anzeichen einer CO_2-Ausfällung wurden 8 ½ Stunden nach Versuchsbeginn, das sind 9 ½ Stunden nach der Erhitzung festgestellt. Die CO_2-Bildung kam aber, im Vergleich zu den frischen Wurzeln, nur sehr langsam und schwach in Gang.

In zwei weiteren Versuchen mit der gleichen Versuchsmethode wurde im ersten Fall bereits nach 7 ½ Stunden eine erste CO_2-Ausfällung festgestellt, im anderen Fall sicher nach 6 aber vor 18 Stunden. Der lange Zeitintervall der Kontrolle im letzteren Versuch wurde durch das Dazwischenfallen der Nacht bedingt.

Abschliessend zu diesem Abschnitt können wir feststellen, dass die Beobachtungen über die Larvenorientierung bei Verwendung von erhitzten Wurzeln und die Ergebnisse der Versuche über den Wiederbeginn der CO_2-Produktion solcher Wurzeln im Prinzip übereinstimmen. Der allmähliche Wiederbeginn der Anziehung erhitzter Wurzeln fällt zusammen mit dem Neubeginn der CO_2-Bildung dieser Wurzeln. Dieses Ergebnis sprach zugunsten einer Anziehung durch CO_2. Die Tatsache, dass bereits nach 7 ½ bis 9 ½ Stunden nach der Erhitzung wieder CO_2 gebildet wird, darf aber nicht dazu verleiten, anzunehmen, dass auch die Anziehung sofort nach dieser Zeit wieder spielen müsse. Die CO_2-Bildung erhitzter Wurzeln kommt sehr schwach und langsam in Fluss. Die Bildung eines über mehrere Centimeter anziehenden CO_2-Gradienten könnte daher erst für einen etwas späteren Zeitpunkt angenommen werden.

V. DIE WURZELAUSSCHEIDUNG CO_2 ALS ATTRAKTIVSTOFF

Die Ausscheidung von CO_2 oder Kohlensäure durch die lebenden Pflanzenwurzeln ist eine von den Pflanzenphysiologen unbestrittene Tatsache. Über die Abgabe weiterer Säuren bestanden nicht immer einheitliche Auffassungen. MILLER (1938, Seite 159) schreibt : « The evidence indicates that under normal conditions carbonic acid is the only acid liberated by the living cells of the roots.» FREY-WYSSLING (1949) führt andererseits aus : « Bei der Stoffaufnahme scheiden die Wurzeln Säuren aus, von denen die Kohlensäure die wichtigste ist. Daneben treten aber auch in geringeren Mengen Karbonsäuren auf, z. B. Äpfelsäure.»

Neben diesen Wurzelausscheidungen werden in den Handbüchern über Pflanzenphysiologie weitere genannt, über deren chemische

Natur aber zum Teil noch vollkommene Unklarheit besteht und die offenbar nur in kleinsten Mengen auftreten.

Um die Frage zu studieren, ob CO_2 tatsächlich attraktiv auf die Larven von *O. sulcatus* wirke, was auf Grund aller bisherigen Versuche stark vermutet werden musste, planten wir Experimente unter Ausschluss von Wurzeln. Eine eindeutige Antwort auf unsere Frage konnte nur die Verwendung von reinem CO_2 geben, auf welche wir nun eintreten wollen.

1. Einleitung von CO_2 zwischen die Glasplatten

a) *Methode und apparative Einrichtung*

Nach dem Ausprobieren verschiedener Methoden und der Überwindung einiger Schwierigkeiten begannen wir nach folgendem System zu arbeiten : Aus einer CO_2-Bombe wurde das Gas durch eine feine Glaskapillare direkt zwischen die Glasplatten eingeleitet. Die ausfliessende CO_2-Menge konnte reguliert und das pro Zeiteinheit ausströmende Volumen gemessen werden. Abb. 11 zeigt die hiefür benötigte Einrichtung. Sie besteht im wesentlichen aus folgenden Teilen :

CO_2-Bombe
Ventil für Dosierung kleinster Ausflussmengen
Gummischlauch
lange, feine Glaskapillare mit kleiner Öffnung.

Die verwendete CO_2-Bombe hatte ein Fassungsvermögen von 1,5 kg flüssigem CO_2. Sie war damit sehr handlich. Als der wichtigste Bestandteil der ganzen Apparatur ist das Ventil anzusehen. Wir mussten

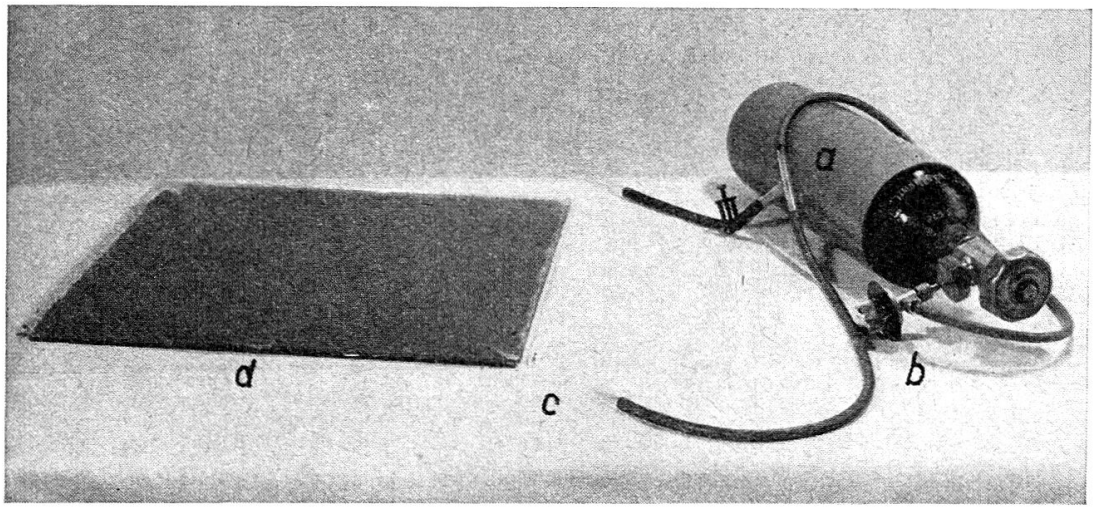


Abb. 11. — Apparative Einrichtung zur Einleitung von CO_2 zwischen die Glasplatten. *a)* CO_2-Bombe ; *b)* Ventil zur Dosierung kleiner Ausflussmengen ; *c)* Glaskapillare ; *d)* Glasplatten.

zum voraus annehmen, dass für die Anziehung der Larven nur kleinste CO_2-Mengen bezw. CO_2-Differenzen in Frage kamen. Das verwendete Ventil erlaubte eine Einstellung des CO_2-Austritts bis auf weniger als 0,5 ml pro Stunde. Es ist hergestellt von der Firma W. Edwards & CO. (LON.) LTD, Sydenham S. E. 26.

Der Gummischlauch diente lediglich als Verbindung des Ventils mit der Glaskapillare. Glaskapillaren wurden durch Ausziehen von Glasröhren mit 2–3 mm innerem Durchmesser über der Gasflamme selbst hergestellt. An der Mündung war der innere Durchmesser der verwendeten Kapillaren noch ca. $^1/_{10}$–$^2/_{10}$ mm gross. Die Länge betrug etwa 10 cm und mehr. Die Kapillaren wurden für die Versuche zwischen die Glasplatten eingeführt, meistens in einer Ecke derselben (Abb. 11). Um ihnen Halt zu geben, wurden sie mit etwas Modellierton fixiert.

Die Messung der Ausflussmenge CO_2 aus der Kapillare geschah vor oder nach einem Versuch auf einfache Weise mit Hilfe einer Pipette von 2 ml Inhalt, welche je ml in 100 Teile unterteilt war. In diese Pipette wurde CO_2 gesättigtes Wasser eingesogen, dann oben geschlossen und unten die Kapillare eingeführt. Dieses Messverfahren gab selbstverständlich keine quantitativ absolut exakten Werte, jedoch für unsere Bedürfnisse genügend genaue. Bei anfänglich nicht vollständig mit CO_2 gesättigtem Wasser lagen die ersten Werte tiefer als die folgenden. Mit der Zeit trat aber Konstanz ein und die Messung konnte in diesem Moment vorgenommen werden.

Die geringe Öffnungsweite der Kapillare gestattete es im übrigen, beim Eintauchen derselben in Wasser die einzelnen Bläschen zu zählen und dadurch einen Hinweis auf die relativen CO_2-Mengen zu erhalten.

b) *Die Anziehung der Larven bei Einleitung von CO_2 zwischen die Glasplatten*

Die Ergebnisse, welche in den Glasplatten-Versuchen mit Einleitung von CO_2 aus der Bombe erzielt wurden, waren überraschend. Nachdem das nicht einfache Problem der Dosierung gelöst war, wurden bald Resultate erhalten, welche mit denjenigen bei Wurzeln vergleichbar waren. Spätere Versuche zeigten, dass bei entsprechender Dosierung des CO_2 die Anziehung der Larven über bedeutend grössere Distanzen erreicht wurde als mit Wurzeln.

Die Abb. 12 und 13 zeigen den Spurenverlauf zweier beliebiger Versuche aus der Serie mit CO_2-Einleitung. Die eingeleitete Menge CO_2 betrug in beiden Fällen 1,4 ml je Stunde. Im Versuch, den die Abb. 12 wiedergibt, war die Ausgangsdistanz der beiden Larven 15 bezw. 16 cm von der Kapillarmündung, bei Abb. 13 je 20 cm. In beiden Abbildungen zeigt je eine Larve besonders deutlich den Beginn der orientierten Wanderung, d. h. jenen Punkt, wo die anfänglich

undefinierte, verwirrte Spur plötzlich einen definierten, klaren Verlauf nimmt. Vom Moment der bestehenden Orientierung an wird die Kapillaröffnung mit einer erstaunlichen Zielsicherheit angesteuert.

Es erübrigt sich, hier auf weitere Versuche einzutreten, da solche in späteren Kapiteln noch eingehend besprochen werden. Von 18 mit CO_2-Einleitung ausgeführten Versuchen mit insgesamt 27 Larven sind 17 Versuche mit 26 Larven positiv ausgefallen. Ein Versuch mit einer Larve wies ein unklares Ergebnis auf.

In diesen Versuchen betrugen die zwischen die Glasplatten eingeleiteten CO_2-Mengen in der Regel zwischen 0,5 und rund 7 ml je Stunde. Die Larven wurden im allgemeinen in Abständen von 15 bis 30 cm von der Kapillarmündung ausgelegt. Bei grösseren Einflussmengen wurden die Ausgangsdistanzen der Larven ebenfalls erhöht. Bei späteren Versuchen zur Ermittlung der abstossenden CO_2-Konzentration

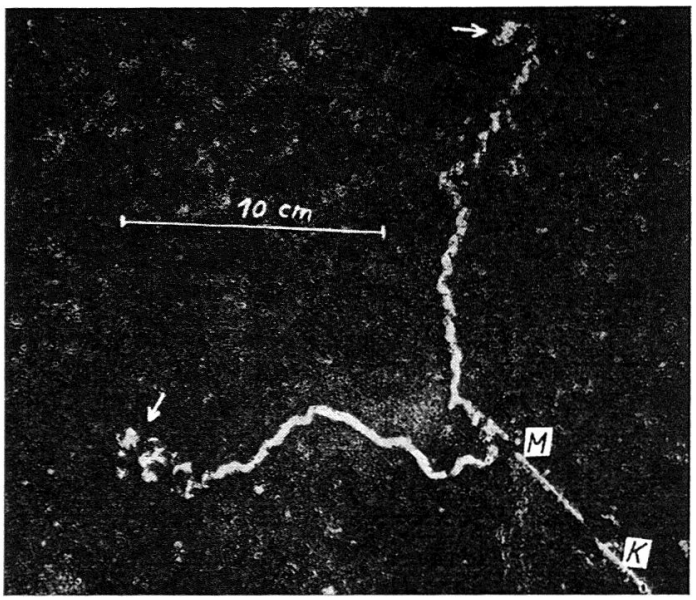


Abb. 12. — Anziehung zweier Larven bei Einleitung von CO_2 aus der Bombe (1,4 ml/h). Der helle Kanal K enthält die CO_2-führende Glaskapillare. M = Mündung der Glaskapillare. ↗ = Ausgangspositionen der Larven.

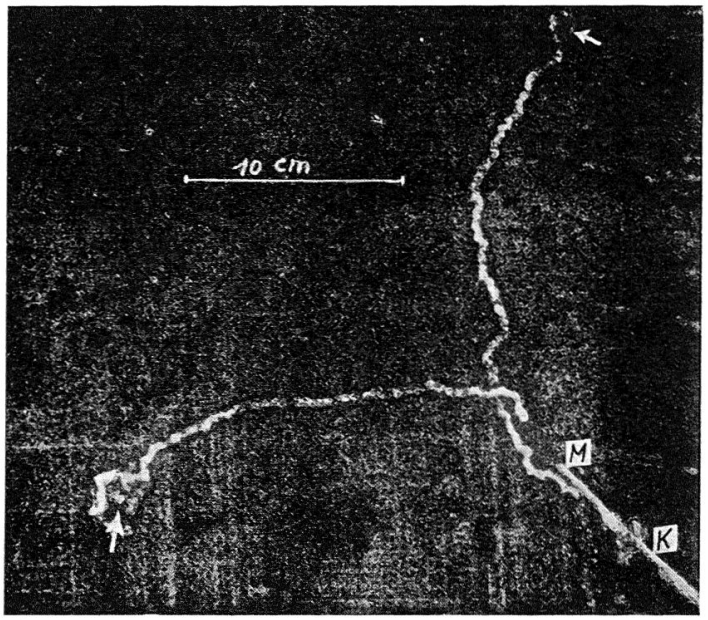


Abb. 13. — Analoger Versuch wie unter Abb. 12 mit etwas erhöhten Ausgangsabständen der Larven (20 cm). K, M und ↗ siehe unter Abb. 12.

wurden die eben angeführten Einflussmengen und Distanzen noch wesentlich vergrössert.

2. Zeitlicher Ablauf der Orientierung (Distanz- und Geschwindigkeitsdiagramm) bei Verwendung von Wurzeln bezw. CO_2 aus der Bombe

Die bisher wiedergegebenen Aufnahmen zeigten anhand des Spurenverlaufes die gerichtete, d. h. orientierte Bewegung der Larven gegen die Reizquelle zu. Wir wollen nun an zwei Beispielen den zeitlichen Ablauf der Larvenwanderung verfolgen, das eine mit Wurzeln, das andere mit eingeleitetem CO_2 als anziehende Medien.

Die Abb. 14 a und 14 b geben den Spurenverlauf der beiden Versuche wieder. Die Geschwindigkeit der Fortbewegung der Larven sowie die zeitliche Annäherung an die Reizquellen in diesen Versuchen sind in Abb. 15 a und 15 b enthalten (Geschwindigkeits- und Distanzdiagramm). Der Standort der Larven wurde alle 5 Min. auf der oberen Glasplatte markiert und daraus sowohl die Abstände als auch die Geschwindigkeiten gemessen bezw. errechnet. Die Geschwindigkeiten selbst beziehen sich deshalb auf die pro 5 Min. zurückgelegte Wegstrecke.

Das Distanzdiagramm der beiden Versuche (Abb. 15 a und b, I) spiegelt die verschiedenen Phasen der Wanderung gut wieder. Das in den ersten Minuten desorientierte Verhalten (= desorientierte Phase) äussert sich im Fehlen eines konstant gleichsinnigen Verlaufs der Distanzkurve. Zu- und Abnahme der Abstände wechseln hier ab. Dies ändert sich mit dem Beginn der orientierten Wanderung. Die Abstände nehmen kontinuierlich und in beiden Beispielen sogar recht ausgeglichen ab (= orientierte Phase).

Der 5-minütige Intervall kann sich in gewissen Fällen bereits als zu lang erweisen und gewisse Einzelheiten unterdrücken. So entfernte sich die Larve im CO_2-Versuch zwischen der 10. und 15. Minute nach Versuchsbeginn nochmals vom Ziel, näherte sich aber bis zur 15. Minute wieder so stark, dass das Resultat sich in einer Annäherung äusserte. Dieses Zurückwandern der Larve zwischen der 10. und 15. Minute ist in der graphischen Darstellung durch gestrichelte Linien auf der Distanzkurve angedeutet. Bei Unterdrückung dieser Einzelheit müsste man anhand des Distanzdiagramms irrtümlich schon 5 Min. nach Versuchsbeginn auf gerichtete Wanderung schliessen.

Die gerichtete Reaktion begann im Versuch mit Wurzeln zwischen der 25. und 30. Minute, im Versuch mit CO_2 zwischen der 10. und 15. Minute. Der raschere Beginn der gerichteten Wanderung im letztgenannten Versuch, welcher sich trotz einer um 2 cm grösseren Ausgangsdistanz der Larve zeigte, ist augenscheinlich auf die grössere

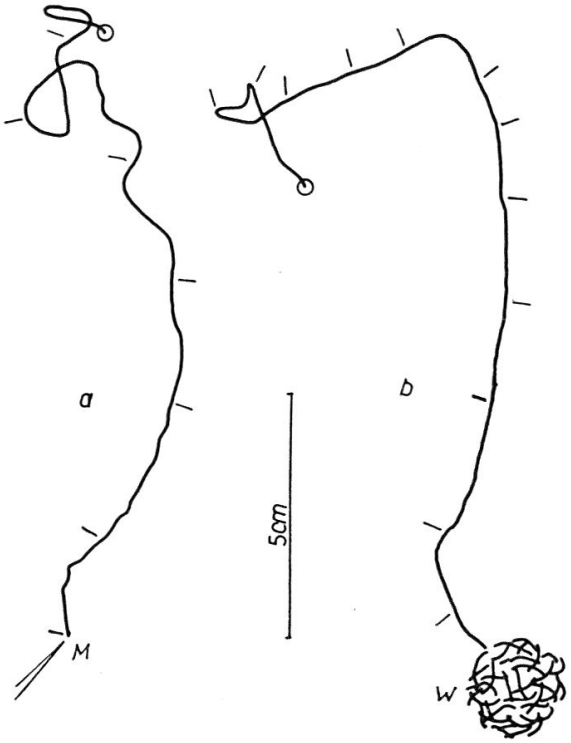


Abb. 14. — Spuren der Versuche, bei denen der zeitliche Ablauf und die Geschwindigkeit erhoben wurden. Die kurzen Querstriche zeigen die Standortveränderung der Larven in 5-minütigen Intervallen. *a)* Spur im Versuch mit reinem CO_2 ; M = Mündung der CO_2-führenden Kapillare. *b)* Spur im Versuch mit Wurzeln ; W = Wurzeln. Die zeitliche Veränderung des Abstandes der Larven in bezug auf die Reizquellen sind in der Abb. 15 a und b dargestellt, ebenso die Geschwindigkeit.

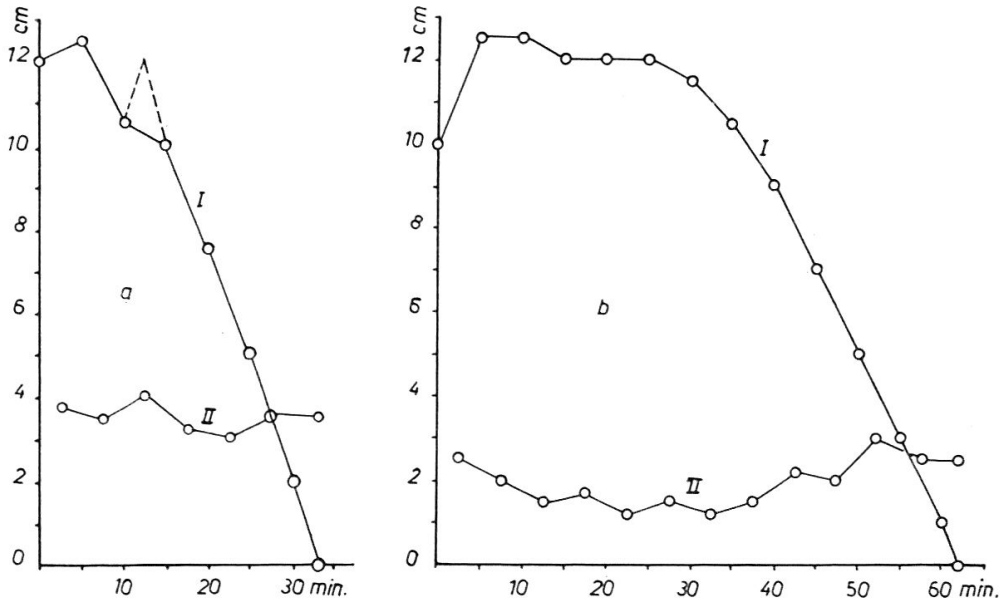


Abb. 15. — Veränderung der Distanzen und Geschwindigkeit der Larven zweier Versuche (Spuren siehe Abb. 14). *a)* Versuch mit reinem CO_2 ; *b)* Versuch mit Wurzeln. I = Zeitliche Veränderung der Distanz in bezug auf Reizquelle (CO_2, Wurzeln) ; II = ∅ Geschwindigkeit pro 5 min. (in cm). Erläuterungen im Text.

CO_2-Menge zurückzuführen, welche hier « produziert » wurde. Es wurden nämlich 2,2 ml CO_2 pro Stunde eingeleitet. Da zur Zeit dieser Versuche im Frühjahr die Reben bereits zu treiben begannen, kann für die CO_2-Produktion der rund 2 Gramm Rebwurzeln mit einem Wert von etwa 0,35–0,5 ml pro Stunde gerechnet werden (siehe hierüber nächster Abschnitt). Die Bildung des notwendigen CO_2-Gradienten konnte damit im ersten Falle rascher erfolgen als im zweiten.

Aus den Kurven über die Geschwindigkeit (Abb. 15 a und b, II) der Wanderung ist ersichtlich, dass auch diese im Versuch mit CO_2-Einleitung grösser ist als im Versuch mit den Wurzeln. Daraus darf man aber nicht schliessen, dass die grössere Geschwindigkeit ebenfalls durch die grössere CO_2-Menge bezw. durch das damit verbundene stärkere CO_{-2}-Gefälle bedingt ist, weil die Geschwindigkeit von einer ganzen Anzahl Faktoren abhängig ist. Bevor wir auf diese zu sprechen kommen, betrachten wir noch den Verlauf der Geschwindigkeitskurve während der Wanderung. Bei beiden besprochenen Versuchen ist diese anfänglich relativ hoch, nimmt dann allmählich ab, um später wieder anzusteigen. Die relativ hohe Geschwindigkeit der Larve sofort nach Versuchsbeginn kommt häufig vor. Es handelt sich hier offensichtlich um eine temporäre Reaktion der Larve auf das unvermittelte Verbringen in ein neues Milieu. Sie wandert dabei in irgend einer Richtung davon. Eine deutliche Beruhigung und Anpassung tritt meist innerhalb weniger Minuten ein. Fehlen in diesem Zeitpunkt irgendwelche chemotaktische Orientierungsreize, so bleibt die Larve oft entweder während längerer Zeit am Ort, oder sie vollführt verschiedene Wendungen (Kapitel VII). Vom Moment an, wo sie auf einen anziehenden Reiz anspricht, werden ihre Bewegungen entschlossener und die eingeschlagene Richtung zähe beibehalten. Meist erhöht sich die Geschwindigkeit in dieser Phase allmählich, was sehr deutlich aus dem Versuch mit den Wurzeln hervorgeht. Etwas weniger klar zeigte sich dies im Versuch mit CO_2-Einleitung. Die Geschwindigkeitszunahme wurde aber auch in solchen Versuchen häufig beobachtet, sie ist keineswegs eine Erscheinung, die sich nur bei Verwendung von Wurzeln zeigt.

Der absolute Wert der Geschwindigkeit der Larvenwanderung zwischen den Glasplatten ist, wie oben betont, von verschiedenen Faktoren abhängig. Ein Vergleich zwischen zwei Versuchen ist daher nicht zum vorneherein zulässig. Die Faktoren sind die folgenden :

Larvenstadium : ältere Larven können rascher wandern als jüngere ;

Larvenkondition : Larven, welche längere Zeit gehungert haben, sodass ihr Darm leer ist, wandern nicht rascher, sondern langsamer zur Reizquelle. Gut ernährte Larven mit sichtbarem Darminhalt sprechen in den Versuchen am besten an ;

Häutung : während der Häutungsphase reagiert die Larve nicht auf anziehende Reize. Sie bleibt bis zu 3 Tagen inaktiv ;

Individuelle Variabilität der Larven ;

Bodeneigenschaften, etc.: Dicke der Erdschicht zwischen den Glasplatten, Kompaktheit, Bodenqualität, Bodenfeuchtigkeit und andere mit dem Boden zusammenhängende Eigenschaften beeinflussen die Fortbewegung der Larven erheblich.

Diese letzteren, mit dem Boden zusammenhängende Faktoren wirken sich auch auf die Länge der Zeitspanne zwischen Versuchsbeginn und Beginn der orientierten Wanderung, d. h. auf die Dauer der desorientierten Phase aus. Diese Zeitspanne ist länger in einer feuchteren und kompakteren Erdschicht zwischen den Glasplatten. Selbstverständlich äussern sich grössere Ausgangsdistanzen der Larven im gleichen Sinne. Es ist naheliegend, diese Erscheinung mit einer verstärkten CO_2-Absorption, einem grösseren Diffusionswiderstand und damit einem längeren Zeitbedarf für die Ausdehnung des Gases in Zusammenhang zu bringen.

Die Frage, ob eine Standardisierung der Versuchsbedingungen erreicht werden könne, um die Resultate direkt vergleichbar zu machen, ist geprüft worden. Die Verwendung eines chemisch und physikalisch definierten Materials als Medium zwischen den Glasplatten hätte einen wichtigen Schritt in dieser Richtung dargestellt. Wir mussten uns aber sagen, dass das geradezu ideale Verhalten der Larven im Medium Gartenerde möglicherweise durch solche Materialien gestört worden wäre. Daneben hätte aber auch eine Standardisierung des Larvenmaterials Schwierigkeiten verursacht.

3. Die CO_2-Produktion der in den Versuchen verwendeten Rebwurzeln

Wie bereits früher betont, arbeiteten wir in den meisten Versuchen mit abgeschnittenen Wurzeln. Wir beschränkten uns dabei auf die äussersten, feinen Wurzelendungen bis zu etwa 1–1 ½ mm Dicke. Das verwendete Wurzelmaterial umfasste also vor allem auch die aktive Saug- und Wachstumszone. Für alle Versuche standen uns jeweils wieder frische Wurzeln zur Verfügung, welche von Topfreben stammten, die in grosser Zahl vorhanden waren.

Die CO_2-Erzeugung dieser abgeschnittenen Wurzeln konnte in einem an der Eidg. Versuchsanstalt Wädenswil bestehenden Apparat gemessen werden.[1] Dieser wurde zur Messung der Atmung lebender Pflanzenteile konstruiert. Die Apparatur arbeitet nach dem Prinzip der CO_2-Absorption durch eine $Ba(OH)_2$-Lösung. Einem Luftstrom von konstanter Geschwindigkeit wird in einem Natronkalkrohr das CO_2 entzogen. Daran angeschlossen ist eine Röhre mit stark verdünnter

[1] Herrn Dr. H. GERBER, Chemiker, Eidg. Versuchsanstalt Wädenswil, bin ich für die Beratung und Mithilfe bei der Benutzung dieser Einrichtungen zu Dank verpflichtet.

Barytlauge, die die Kontrolle der CO_2-Freiheit des Luftstromes ermöglicht und diesen mit einer hohen relativen Luftfeuchtigkeit versieht. Sobald CO_2-Freiheit besteht, wird der Rezipient mit den atmenden Pflanzenteilen (Wurzeln) angeschlossen. Der Luftstrom passiert von hier aus eine Vorlage mit einer bestimmten Menge eingestellter $Ba(OH)_2$-Lauge, welche das gebildete CO_2 absorbiert. Nach einer bestimmten Zeit wird sodann der Überschuss an $Ba(OH)_2$ mit Salzsäure zurücktitriert und die produzierte CO_2-Menge errechnet.

Die Temperatur während der Atmungsmessungen betrug 20°C. und liegt damit im Gebiet der Labortemperaturen, unter welchen unsere Orientierungsversuche stattfanden.

Die Resultate aus zwei Parallel-Versuchen sind in Abb. 16 wiedergegeben. Diese wurden Mitte Dezember 1957 durchgeführt, zu einem Zeitpunkt also, da sich die Reben auch im Gewächshaus in einem Ruhestadium befanden. Während der Wachstumsperiode der Rebe muss aber mit einer grösseren Wurzelaktivität und damit einer grösseren CO_2-Abgabe gerechnet werden.

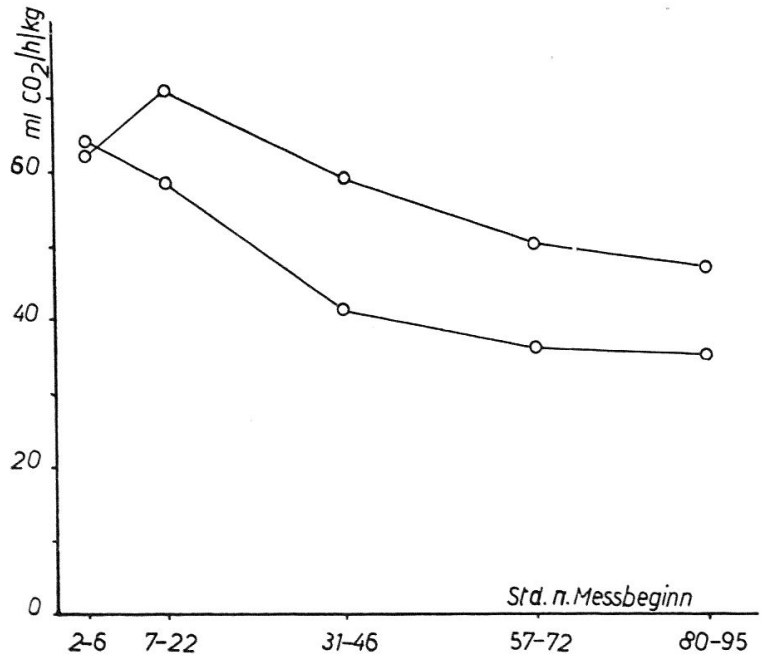


Abb. 16. — CO_2-Produktion abgeschnittener, feiner Rebenwurzeln (während Vegetationsruhe). Zwei Parallel-Versuche.

Aus der Abb. 16 geht hervor, dass die CO_2-Produktion allmählich abnimmt. Der eine Versuch wies anfänglich einen kurzen Anstieg auf. Die Unterschiede in der erzeugten CO_2-Menge zwischen den beiden Versuchen sind ziemlich bedeutend und müssen wohl mit einer unterschiedlichen Wurzelzusammensetzung zusammenhängen.

Wir können aber nicht auf Einzelheiten eintreten, da uns diese Atmungsversuche ja nur soweit interessieren, als sie uns einen Anhaltspunkt über die in den Orientierungsversuchen erzeugte CO_2-Menge liefern sollen.

Beim Versuchsbeginn, auf den wir uns hier beschränken können, weil wir nur mit frisch abgeschnittenen Wurzeln arbeiteten, betrug die gebildete CO_2-Menge zwischen 60 und 70 ml pro Stunde und pro Kilogramm Wurzeln (Vol. bei 0°C. und 760 mm Hg.). Zwischen die Glasplatten legten wir jeweils etwa 2 Gramm Wurzeln, was einer CO_2-Menge von 0,12 bis 0,14 ml pro Stunde entspricht. Diese Werte beziehen sich, wie betont, auf die Ruheperiode der Pflanze.

Anfang Juni 1958 führten wir an Wurzeln im Wachstum befindlicher Reben Messungen durch. Wir nahmen diesmal mit einem vereinfachten Verfahren vorlieb. Die Wurzeln wurden in verschliessbare Glasbehälter gebracht, welche frische Aussenluft enthielten. Nach einer bestimmten Zeit wurde durch eine ins Innere ragende Injektionsnadel eine Luftprobe entnommen (nach vorherigem Schütteln und Wenden). Von dieser wurde nun der CO_2-Gehalt gemessen. Dies geschah auf elektrokonduktometrischer Basis. Wir werden auf diese Methode in einem späteren Kapitel näher eintreten. Das Resultat der Messung lautet auf Vol. % CO_2. Für die ursprüngliche Aussenluft wurde ein Abzug von 0,03 Vol. % vorgenommen. Bei bekanntem Gefässinhalt konnte so die produzierte Menge CO_2 ermittelt werden. Diese Versuche liefen bei einer Temperatur um 22°C., also etwas höheren Werten als bei den oben besprochenen Messungen.

Das Einschliessen der Wurzeln in ein Gefäss entsprach in einem gewissen Grad den Bedingungen zwischen den Glasplatten ganz gut, sind sie doch auch hier eingeschlossen und erhöht sich damit der CO_2-Gehalt ebenfalls etwas.

Die Resultate aus drei Versuchen sind in Tab. 3 aufgeführt.

TAB. 3

CO_2-Produktion abgeschnittener Wurzeln wachsender Reben, kurz nach dem Abschneiden

Wurzelgewicht	Versuchsdauer	ml CO_2/gr/h (760 mmHg, 0°C)
2,4 gr	25 Min.	0,17 ml
2,4 gr	20 Min.	0,24 ml
1,3 gr	30 Min.	0,22 ml

Es traten also auch bei diesen Resultaten Schwankungen auf. Die Werte sind aber durchschnittlich um einiges grösser als in den oben besprochenen zwei Versuchen. Auf zwei Gramm Wurzeln muss

hier mit einer CO_2-Erzeugung gerechnet werden, die zwischen 0,34 und annähernd 0,5 ml pro Stunde liegt. Wir kommen damit in jenes Gebiet, welches den untersten von uns aus der Bombe eingeleiteten CO_2-Mengen entspricht. Dies zeigt uns, dass die bei künstlicher CO_2-Einleitung angewendeten Mengen nicht wesentlich von jenen der natürlichen CO_2-Produktion der verwendeten Wurzeln abweichen. Ist die künstlich eingeleitete Menge CO_2 aber höher, was oft der Fall war, so geht damit eine Anziehung über grössere Distanz parallel. In diesen Beobachtungen könnte ein Indiz dafür liegen, dass die « Fern »-Anziehung der Larve durch die Wurzeln *ausschliesslich* durch CO_2 bewerkstelligt wird.

4. Gegenseitige Anziehung der Larven als Folge der positiv chemotaktischen Reaktion auf CO_2-Gradienten

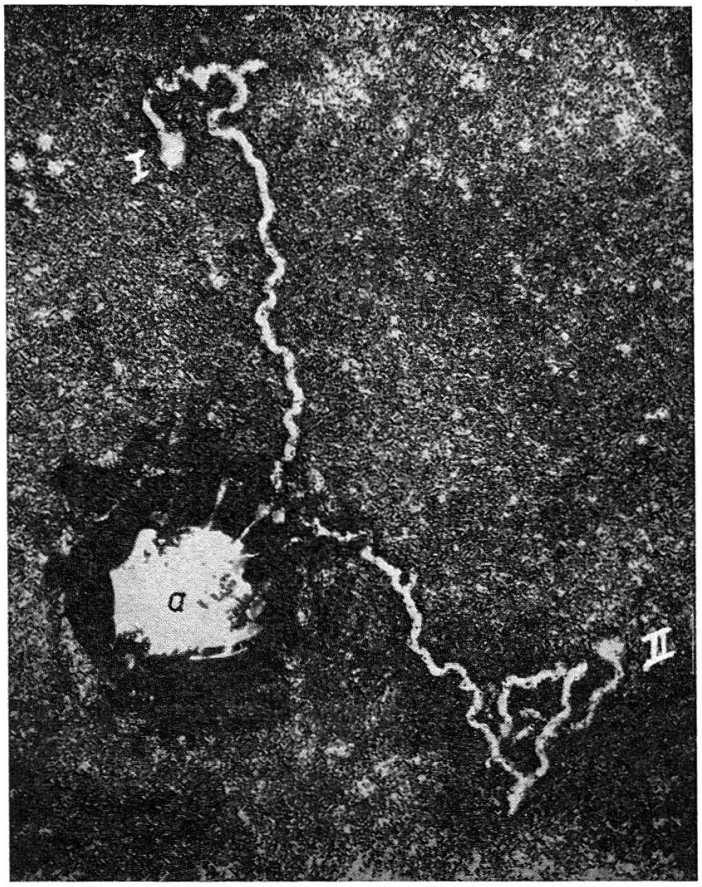


Abb. 17. — Gegenseitige Anziehung der Larven. In einem aus Ton gebildeten « Gefängnis » a befinden sich 6 Larven. Diese können nicht entweichen, wohl aber Gase, die durch die Schlitze im Tonring austreten können. Die Larven sind schwach sichtbar. I und II verweisen auf die Ausgangspositionen der angezogenen zwei Versuchslarven.

a) *Feststellung der gegenseitigen Anziehung*

Die Anziehung der Larven durch eine CO_2-Quelle legt die Frage nahe, wie diese auf die Kohlendioxyd-Produktion der eigenen Artgenossen reagiert. Wir konnten feststellen, dass Larvenansammlungen anziehend wirken. Abb. 17 zeigt einen Glasplattenversuch, bei dem wir sechs Larven in einen Ring aus Modellierton plazierten. In der Richtung gegen die Plattenmitte brachten wir Schlitze an, sodass die Gase, nicht aber die Larven entweichen konnten. Im Abstand von 10 cm von der Peripherie des « Ton-Gefängnisses »

setzten wir zwei Larven aus. Larve I begann rund 20 Min. nach Versuchsbeginn die orientierte Wanderung. Knapp ½ Stunde später befand sie sich bereits bei einem der Schlitze im Tonring und versuchte sich einzubohren. Larve II begann etwa nach halbstündiger zielloser Fortbewegung mit der gerichteten Wanderung und befand sich nach etwas über einer halben Stunde ebenfalls am Tonring, bei demselben Schlitz, den bereits Larve I angesteuert hatte. Es ist interessant, dass beide Larven nicht irgendwo den Tonring ansteuerten, sondern mit grosser Präzision bei einem der angebrachten Schlitze. Der Versuch spricht für die Gasform des anziehenden Stoffes und es ist naheliegend, die CO_2-Abgabe der Larven für diese Anziehung verantwortlich zu machen. Eine Anziehung beispielsweise auf Grund akkustischer Signale scheint aus diesen Gründen ebenfalls unwahrscheinlich, und solche Signale konnten auch keine wahrgenommen werden.

Der eben geschilderte Versuch bezog sich auf die Anziehung einzelner Larven durch eine Ansammlung mehrerer Larven. Ein Verhalten, das Anziehung einer einzelnen Larve durch eine andere, einzelne Larve vermuten liess, haben wir beiläufig in den Versuchen ebenfalls beobachtet, doch nur auf kürzere Distanz (wenige cm).

Die eigene CO_2-Abgabe kann sich für die Larve jedenfalls unter Versuchsbedingungen unter Umständen nachteilig auswirken. Es kommt vor, dass Larven infolge Fehlens eines CO_2-Gradienten sich praktisch an Ort oder in sehr kleinem Umkreis bewegen und damit eine lokale CO_2-Konzentration erzeugen. Wir haben verschiedentlich beobachtet, dass Larven diesen Raum nur mit Mühe verlassen konnten. Es ist denkbar, dass in einem solchen Fall die selbst gebildete CO_2-Konzentration als eine Art Gefängnis für die Larve wirkt. Die Larve kann so am Weiterwandern und damit am Aufspüren eines entfernteren Gradienten verhindert werden. Bei wandernden Larven besteht diese Möglichkeit weniger, da sich das CO_2 dort diffus verteilt.

Die Frage, wo das Kohlendioxyd hauptsächlich aus dem Körper abgegeben wird, ist für *O. sulcatus* nicht gelöst. McGovran (1931) machte an einer Heuschrecke die Feststellung, dass der grösste Teil der CO_2-Abgabe im Abdomen erfolgt. Ähnliche Verhältnisse müssten sich für die Larven von *O. sulcatus* günstig auswirken. Der Kopf als Träger wichtiger Sinnesorgane würde damit nicht unmittelbar dem eigenen CO_2-Abgas ausgesetzt, dieses könnte viellmehr in die hinterlassene Spur austreten.

Die gegenseitige Anziehung, insbesondere die Anziehung einzelner Larven durch Larvenansammlungen, welche als Folge der positiv chemotaktischen Reaktion auf einen CO_2-Gradienten aufzufassen sind, zwingt gewisse Schlussfolgerungen auf. Larvenansammlungen sind praktisch gleichbedeutend mit dem Vorhandensein von Nahrung. Besteht diese aus Wurzeln, so addiert jede neu hinzugekommene Larve ihre eigene CO_2-Ausscheidung zu derjenigen der Wurzeln. Im gesamten wird damit der CO_2-Gradient verstärkt und die

Anziehung verbessert oder mit andern Worten, die Attraktivität der Nahrungsquelle wird erhöht. Dies ist von besonderer Bedeutung, wenn in der Umgebung andere Nahrung fehlt. Die Überlebenschance der Larven wird dadurch verbessert.

Bei unseren Untersuchungen unter natürlichen Verhältnissen im Rebberg haben wir immer wieder an einzelnen Wurzelbüscheln Larvenmassierungen feststellen können.

b) *Die CO_2-Ausscheidung der Larven*

Um das im Stoffwechsel der Larven während eines Anziehungsversuches freiwerdende CO_2 in der Grössenordnung zu kennen, führten wir einige Messungen durch. Die angewendete Methode war ähnlich wie bei den Atmungsversuchen mit Wurzeln im Wachstum befindlicher Reben (Seite 233). In verschliessbare Glasgefässe von 40 bis 100 ccm brachten wir einige Larven, deren Gewicht wir vorher ermittelt hatten. Auf den Boden dieser Glasgefässe plazierten wir etwa 2–3 ccm Modellierton, damit die Larven sich einbohren konnten, wie das die eingeschlossenen Larven im Versuch über gegenseitige Anziehung im Tonring ebenfalls taten (Abb. 17). Das Gefäss wurde daraufhin mit einem Gummizapfen verschlossen, durch welchen eine Injektionsnadel ins Innere ragte. Mit Hilfe dieser Nadel konnte nach einer bestimmten Zeit eine Luftprobe entnommen und auf den CO_2-Gehalt analysiert werden. Analog wie bei den Atmungsversuchen mit Wurzeln wurde der CO_2-Gehalt auch hier elektrokonduktometrisch gemessen, ein Verfahren, welches im Kapitel VI beschrieben wird. Auf Grund des Gefässinhaltes und der Vol. % CO_2 konnte die CO_2-Ausscheidung ermittelt werden. Der CO_2-Gehalt der frischen Ausgangsluft wurde auch hier durch einen Abzug von 0,03 Vol. % in Rechnung gestellt. Die Resultate von drei Messungen sind in Tab. 4 zusammengestellt. Die Temperatur während der Versuche war rund 22°C.

TAB. 4

CO_2-Produktion durch Larven von O. sulcatus

Larvenzahl je Messung	⌀ Gewicht je Larve	Versuchsdauer	CO_2 in ml/gr/h (auf 0°C und 760 mmHg. berechnet)
6	28 mgr	45 Min.	1,4 ml
5	30 mgr	40 Min.	1,7 ml
5	26 mgr	30 Min.	2,2 ml

Die in der Tabelle wiedergegebenen Werte variieren etwas. Der grösste Wert pro Gramm und Stunde wurde im Versuch mit der kürzesten Dauer festgestellt. Dies mag zum Teil eine Erklärung darin

finden, dass zu Beginn des Versuches die Larven am aktivsten sind. Der Grund hiefür muss ebenfalls — wie bei den Orientierungsversuchen — in einer Reaktion der Larven auf die neue Umgebung zu suchen sein. Auch hier tritt allmählich eine Beruhigung ein, sobald sich die Larven etwas versteckt und eingebohrt haben.

Die erhöhte Aktivität am Anfang gibt natürlich Anlass zu einer grösseren CO_2-Abgabe. Auf die Stunde umgerechnet ergibt daher ein kürzer dauernder Versuch mehr CO_2 als ein länger dauernder.

Beim Versuch über gegenseitige Anziehung zeigten die Larven im Tonring anfänglich ebenfalls eine erhöhte Aktivität. Die CO_2-Produktion der sechs im Tonring eingeschlossenen Larven jenes Versuches kann bei einem Totalgewicht von rund 200 mgr mit einem Wert zwischen etwa 0,3 und 0,45 ml je Stunde angenommen werden. Wir gelangen damit zur gleichen Grössenordnung wie bei den in den Glasplattenversuchen verwendeten Wurzeln von rund 2 Gramm Gewicht, oder wie bei den kleinsten aus der Bombe eingeleiteten CO_2-Mengen.

VI. DER CO_2-GRADIENT WÄHREND DER LARVENORIENTIERUNG IM GLASPLATTENVERSUCH

1. Messinstrumente und Methode

Das Problem der Messung des CO_2-Gradienten zwischen den Glasplatten war nicht einfach zu lösen. Der Abstand der beiden Platten während der Versuche betrug jeweils um die 2 mm. Sollte die auf CO_2 zu analysierende Luftprobe nicht einen zu grossen Luftraum zwischen den Glasplatten erfassen, so musste sie möglichst klein sein, nicht grösser als etwa 1–2 ccm. Die Analyse einer so geringen Menge Luft auf CO_2 stellte an die Genauigkeit der Messinstrumente grosse Ansprüche. Die anfänglich versuchte Bestimmung auf volumetrischem Wege vermittels Absorption in einer feinen Pipette zeigte relativ grosse Streuungen, sodass Differenzen unter 1 Vol. % CO_2 nicht mehr unterschieden werden konnten. Absolute CO_2-Gehalte von weniger als 1 Vol. % waren aus demselben Grund nicht mehr messbar.

Genaue Resultate wurden erst durch « konduktometrische Titrierung » erzielt, d. h. durch Messung des elektrischen Widerstandes einer wässrigen Lösung.[1] Als wässrige Lösung kam dabei eine stark verdünnte Bariumhydroxyd-Lösung in Frage, aus welcher nach Absorption von CO_2 Bariumkarbonat ausfällt, was zu einer Verminderung der elektrischen Leitfähigkeit bezw. zu einer Erhöhung des elektrischen Widerstandes führt.

Der uns zur Verfügung stehende Leitfähigkeitsmesser ist ein Fabrikat der Firma Philips und besteht im Prinzip aus den folgenden drei Teilen :

---

[1] Herrn Dr. W. VOGEL verdanke ich wertvolle Anregungen hiefür.

1. Universalmessbrücke (« Philoscop » GM 4140).
2. Geeichte Messzelle (GM 4221).
3. Niederfrequenzoszillator für 1000 Hz, (GM 4260).

Auf die Verwendung der geeichten Messzelle verzichteten wir. An deren Stelle trat eine Injektionsspritze, von welcher der Kolben einerseits und der Boden andererseits als Elektroden fungierten. Der Glaszylinder der Spritze, welcher diese beiden Elektroden umfasste, enthitel die Lösung, welche auf die Leitfähigkeit untersucht werden musste. Abb. 18 zeigt die von uns modifizierte Apparatur mit der Injektionsspritze als Messzelle.

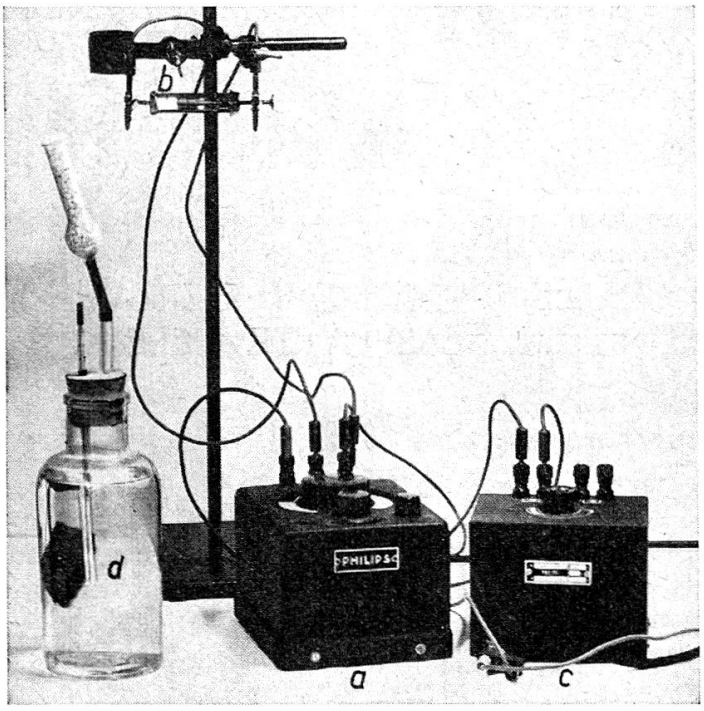


Abb. 18. — Apparatur zur Messung des elektrischen Widerstandes einer $Ba(OH)_2$-Lösung, bezw. des CO_2-Gehaltes. *a)* Messbrücke ; *b)* « Messzelle », d. h. Injektionsspritze ; *c)* Niederfrequenzoszillator ; *d)* Flasche zur Aufbewahrung und Entnahme der Bariumhydroxyd-Lösung (mit Mikropipette zur Entnahme der Lösung und Natronkalkrohr zur CO_2-Bindung der eintretenden Luft).

Die Messbrücke beruht auf dem Prinzip der Wheatstone'schen Brücke. Die Aufgabe des Niederfrequenzoszillators besteht in der Speisung des Brückenteils mit einer Spannungsquelle, welche eine Frequenz von 1000 Hz aufweist und damit Elektrolyse oder Polarisation verhütet. Beide Fälle würden sich in einer Zunahme des Widerstandes äussern.

Für die Messungen benutzten wir zwei verschiedene Bariumhydroxyd-Lösungen, eine stärkere für grössere CO_2-Gehalte und eine schwächere für geringere CO_2-Gehalte. Die obere Grenze für die schwächere Lösung lag bei etwa 0,5 Vol. %, für die stärkere Lösung bei etwa 8 Vol. % CO_2. Die exakte Normalität der $Ba(OH)_2$-Lösung spielt keine Rolle, da deren Wert sich allein im elektrischen Widerstand äussert. Bei der schwächeren Lösung war die Verdünnung in der Grössenordnung von weniger als $^1/_{1000}$ normal.

Die Messung des Widerstandes geschah, wie oben bereits erwähnt, in Injektionsspritzen. Für die schwächere Lösung stand eine solche von 5 ccm Inhalt zur Verfügung (5 ccm auf 4,5 cm Länge). 2 ccm dieser Lösung (ohne Lufteinschluss !) ergaben einen Widerstand um 8300 Ω. Für die stärkere Lösung wurde eine Spritze von 3 ccm Inhalt verwendet (3 ccm

auf 4,7 cm Länge). 1,5 cm dieser Lösung (ohne Lufteinschluss !) ergaben einen Widerstand um 4400 Ω.

Da zur Ermittlung des CO_2-Gehaltes zuerst Eichkurven mit bekannten CO_2-Luftgemischen erstellt werden müssen, hätten natürlich auch Lösungen mit etwas abweichenden Widerständen verwendet werden können. Wichtig ist nur, dass für die eigentlichen Messungen dann Lösungen mit denselben Widerständen benutzt werden wie für die Eichung.

Um ein Luftgemisch auf den CO_2-Gehalt zu untersuchen, musste dieses in die Injektionsspritze eingesogen werden und dort mit der $Ba(OH)_2$-Lösung intensiv in Kontakt kommen. Daraufhin konnte die Zunahme des Widerstandes gemessen und aus der Eichkurve der CO_2-Gehalt abgelesen werden. Im einzelnen arbeiteten wir nach dem folgenden Verfahren :

1. Einsaugen der Bariumhydroxyd-Lösung, und zwar etwas mehr als die gewünschte Menge von 2 ccm bezw. 1,5 ccm in die Spritze.
2. Anschliessend sofortiges Austreiben der miteingesogenen Luft und der überschüssigen Lösung, sodass der Kolben genau 2,0 bezw. 1,5 ccm anzeigt.
3. Messung des « Blindwertes », d. h. Messung des Widerstandes der quantitativ genau eingestellten Lösung. Dies geschieht durch Verbindung von Kolben und Boden der Spritze mit den Klemmen der Messbrücke (Abb. 18).
4. Einsaugen des zur CO_2-Messung bestimmten Luftgemisches. Für die Messung kleiner CO_2-Gehalte (schwächere Lösung) sogen wir 2 ccm Luftgemisch in die 5 ccm-Spritze ein ; für die grösseren CO_2-Gehalte 1 ccm Gemisch in die 3 ccm-Spritze.
5. Anschliessend Schütteln während 60 sec. zur Beschleunigung der CO_2-Absorption durch die Bariumlauge. Dann sofort Austreiben der Luft und Einstellung des Kolbens auf die ursprüngliche Marke (2,0 ccm bezw. 1,5 ccm).
6. Messung des Widerstandes und Bildung der Differenz zum Blindwert.
7. Ablesen des CO_2-Gehaltes auf einer Eichkurve, welche unter gleichen Bedingungen mit bekannten CO_2-Luftgemischen erstellt wurde.

Die für die Eichungen dienenden Luft-CO_2-Gemische enthielten bekannte Volumenanteile CO_2. Deshalb drücken sich auch die Messresultate unbekannter Gemische in Vol. % CO_2 aus.

Da unsere Messungen alle auf Volumen beruhen, der elektrische Widerstand der $Ba(OH)_2$-Lösung aber durch die Anzahl ausgefällter $BaCO_3$-Moleküle, also durch das Gewicht des absorbierten CO_2 beeinflusst wird, können sich Komplikationen ergeben, sofern Messungen und Eichung nicht unter gleichen Temperatur- und Luftdruckverhältnissen erfolgen. Eine weitere Komplikation wird dadurch hervorgerufen, dass der elektrische Widerstand einer Lösung selbst stark temperaturabhängig ist. Es muss deshalb vor allem auf Temperaturgleichheit zwischen der Eichung einerseits und den Messungen andererseits geachtet werden, kleinere Luftdruckschwankungen fallen hingegen kaum ins Gewicht.

Treten veränderte Bedingungen aber auf, so bleibt immer die Möglichkeit, neue Eichkurven zu erstellen. Dies kann entweder unmittelbar

vor oder nach der Ausführung von Messungen geschehen und soll natürlich im gleichen Raum stattfinden. Auf diese Weise sind praktisch konstante Bedingungen garantiert.

Die für die CO_2-Absorption notwendigen $Ba(OH)_2$-Lösungen wurden in Glasflaschen aufbewahrt, welche mit einem Gummistopfen verschlossen waren. Durch diesen hindurch ragte eine Injektionsnadel oder eine Mikropipette ins Innere, vermittels welcher die Lösung in die Spritze eingesogen werden konnte (Abb. 18). Die infolge Entnahme der Lösung eintretende Luft musste eine Natronkalk-Röhre passieren, um sie von CO_2 zu befreien und damit die Lösung möglichst stabil zu halten. Trotzdem muss diese von Zeit zu Zeit erneuert werden, da der Widerstand allmählich zunimmt.

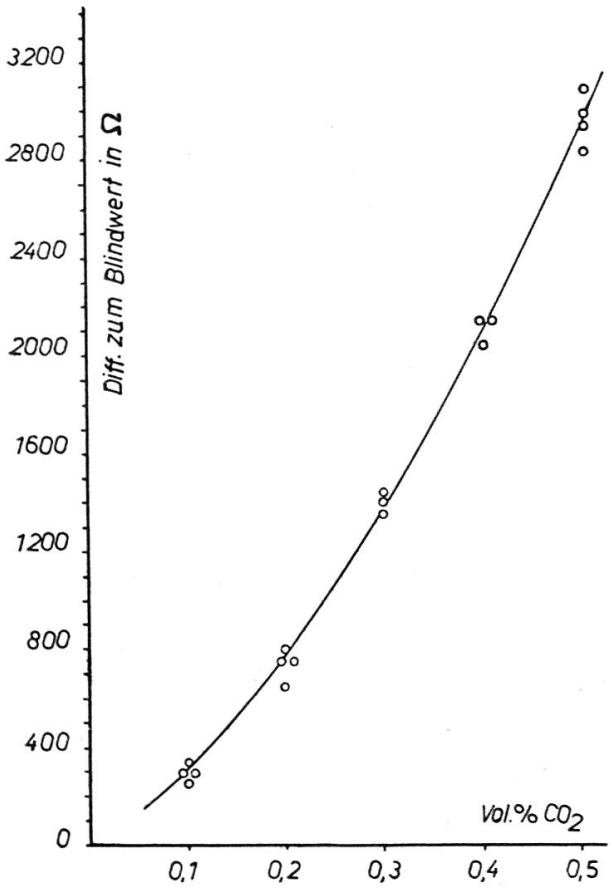


Abb. 19. — Eichkurve, erstellt aus bekannten CO_2-Gehalten (verdünntere $Ba(OH)_2$-Lösung). «Blindwert» rund 8200 Ω. Eichung bei 22° C. und 722 mmHg.

In bezug auf die Lösung muss noch eine Erscheinung erwähnt werden, welcher Rechnung zu tragen ist. Wir haben festgestellt, dass bei der Messung sehr niedriger CO_2-Gehalte ($<$ 0,05 Vol. %) der Widerstand der stark verdünnten $Ba(OH)_2$-Lösung nicht nur nicht zunimmt, sondern sogar abnehmen kann. Dies trat besonders in ganz sorgfältig vorbereiteten Lösungen auf, welche praktisch frei von Bariumkarbonat waren. Da Bariumkarbonat nun aber eine wenn auch geringe Löslichkeit hat, ist es wahrscheinlich, dass bei der Messung sehr geringer CO_2-Gehalte die gebildeten $BaCO_3$-Moleküle alle oder grösstenteils in Lösung gehen und infolge der starken Verdünnung vollständig dissozieren. Damit wird aber die Leitfähigkeit verbessert bezw. der elektrische Widerstand vermindert. Durch Zusetzen von Bariumkarbonat zur Lösung oder Stehenlassen letzterer für kurze Zeit an der Luft wird diese Störung vermieden.

Die nach dem beschriebenen Verfahren erzielte Messgenauigkeit ist in Anbetracht der kleinen Luftmengen erstaunlich. Mit der verdünnteren $Ba(OH)_2$-Lösung beträgt diese etwa 0,03 Vol. % CO_2. Bei der stärkeren Lösung zur Messung höherer CO_2-Gehalte ist die absolute Messgenauigkeit geringer, nicht aber die relative. Die Grössenordnung der Streuung der Messwerte mit der verdünnteren Lösung ist im übrigen auch aus der Abb. 19 ersichtlich, welche als Beispiel eine Eichkurve wiedergibt.

2. Messung des CO_2-Gradienten im Orientierungsversuch bei Einleitung von CO_2 aus der Bombe

Diese Messungen wurden wie folgt durchgeführt: Vorbereitung der Injektionsspritze bis und mit Punkt 3 (Seite 239). Dann Entnahme des Luftgemisches (Punkt 4) zwischen den Glasplatten vermittels einer 10 oder 12 cm langen Injektionsnadel, wenn möglich in der Nähe der Larvenspur. Fortfahren nach Punkt 5 bis 7. Zur Ermittlung des Gradienten sind natürlich mehrere Messungen in verschiedenen Abständen notwendig. Der Zeitaufwand für eine Messung beträgt weniger als 5 Minuten.

Im allgemeinen setzten wir mit den Messungen in jenem Moment ein, da die Larve ihre zielgerichtete Wanderung begann. Die Abb. 20 zeigt als Beispiel einen Versuch, bei welchem Luftproben zur CO_2-Messung entnommen wurden. Die Messungen konzentrierten sich auf die eine der beiden Larven. Eine einzige Messung wurde auch bei der anderen Larve gemacht, doch konnten aus Zeitgründen keine weiteren ausgeführt und damit der Gradient für jene Larve nicht bestimmt werden. Immerhin hat es sich gezeigt, dass der Gradient zwischen den Platten sehr gleichmässig nach allen Richtungen verläuft und gleiche Distanzen meist gleiche Werte ergeben. Die Stellen, an welchen die Injektionsnadel zur Luftentnahme eingeführt wurde, sind als seitliche helle Kanäle sichtbar. Nicht zu verwechseln mit diesen ist der Kanal in der rechten untern Ecke, diagonal gegen die Mitte zeigend. Er enthält die Glaskapillare für die CO_2-Einleitung. Bei diesem Versuch wurde der Gradient nur an 4 Stellen gemessen, später gingen wir in der Zahl der Messungen etwas höher.

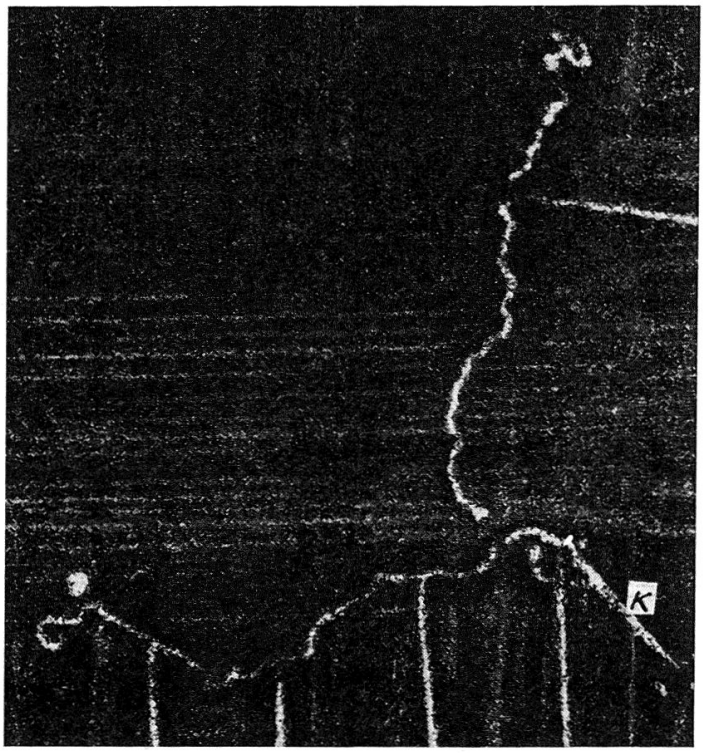


Abb. 20. — Beispiel der Luftentnahme für die CO_2-Bestimmung. Die seitlichen hellen Kanäle zeigen die Stellen, wo die lange Injektionsnadel zur Luftentnahme eingeführt wurde. K = CO_2-führende Kapillare.

Die Messung, welche wir in unmittelbarer Nähe der Kapillar-

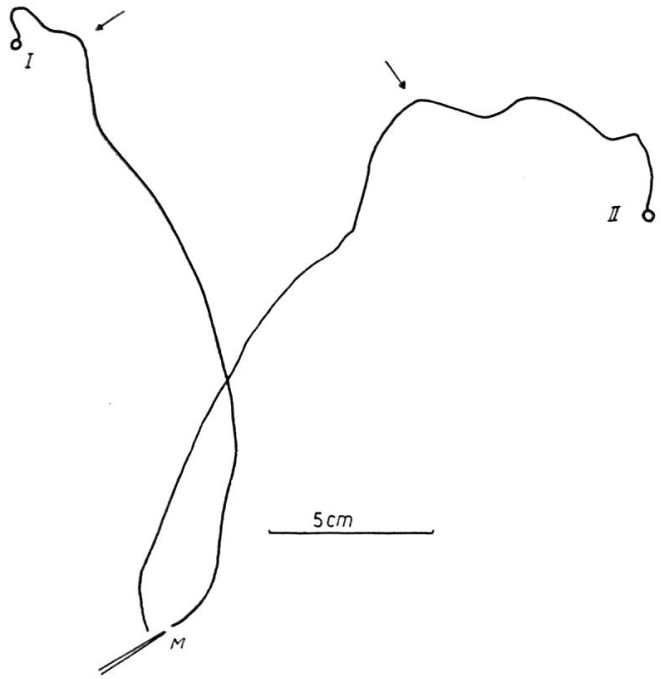


Abb. 21 a. — Spurenverlauf eines Versuches mit reinem CO_2, bei dem der CO_2-Gradient (Abb. 21 b) gemessen wurde. (Einleitung ca. 1 ml CO_2/h.) I und II: Ausgangspositionen der beiden Larven. ↗: Beginn der zielgerichteten Wanderung der Larven. M = Mündung der Kapillare.

mündung durchführten, setzten wir dem Abstand Null gleich. Die Abstände der anderen Messstellen beziehen sich auf die Distanz bis zur Mündung der CO_2-Kapillare. Theoretisch müsste in einem unendlich kleinen Abstand von der Mündung der CO_2-Gehalt jeweils 100 % sein. Da bei der Luftentnahme von 1 ccm aber ein grösserer Umkreis erfasst wird, ergibt sich bei der Messung ein anderer Wert. Dieser würde in Wirklichkeit einem Abstand von schätzungsweise wenigen Millimetern von der Mündung entsprechen.

Der Aufbau des Gradienten zwischen den Glasplatten nach Beginn

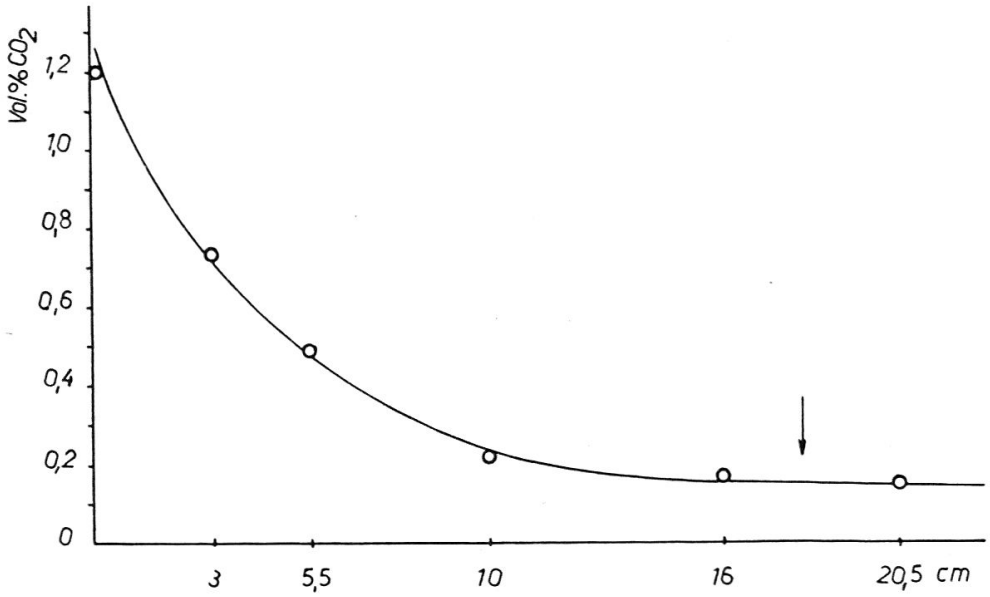


Abb. 21 b. — CO_2-Gradient des unter 21 a abgebildeten Versuches. Messung des Gradienten bei Beginn der zielgerichteten Wanderung. ↗: Standort der Larven in diesem Zeitpunkt (entspricht Pfeil auf Abb. 21 a). Abszisse: Abstand von der CO_2-Quelle.

des Versuches erfolgt allmählich. Der Anstieg dauert solange, bis ein Gleichgewichtszustand vorhanden ist. Im Moment, da die Larve gerichtet zu wandern beginnt, braucht dieser noch nicht erreicht zu sein. Mit anderen Worten, ein Gradient in diesem Zeitpunkt muss also nicht identisch sein mit dem Gradienten im Gleichgewicht. Der CO_2-Gradient bei Beginn der zielgerichteten Wanderung interessiert uns besonders, weil aus diesem Aufschluss darüber erhalten wird, welche minimale Steigung (Schwellenwert) die Larve zu einer solchen Wanderung veranlasst. Während beim Gradienten im Gleichgewicht der endgültige Verlauf von verschiedenen Bedingungen abhängt, war es denkbar, dass die Steigung des Gradienten am Ort und im Zeitpunkt der beginnenden gerichteten Reaktion für alle Versuche ähnlich sei.

Aus den verschiedenen Versuchen, bei denen wir den Gradienten gemessen haben, greifen wir einen als Beispiel heraus. Die Abb. 21 a gibt den Spurenverlauf eines solchen Versuches wieder, während der entsprechende Gradient aus Abb. 21 b hervorgeht. Die Einflussmenge CO_2 betrug ca. 1 ml pro Stunde, die Ausgangsdistanz der beiden Larven 19,5 bezw. 18 cm. Mit der Messung des Gradienten setzten wir im Moment der beginnenden zielgerichteten Wanderung ein. Diese erfolgte bei beiden Larven ca. ½ Stunde nach Versuchsbeginn in einem Abstand von je etwa 18 cm. Daraufhin erfolgte eine konstante Annäherung an die Kapillarmündung, die die Larven nach einer für diesen Versuch nicht genau bekannten Zeit erreichten. Der wiedergegebene Gradient wurde für die Larve II gemessen, kann aber mit guter Annäherung auch für Larve I gelten. Am Standort der Larven bei Beginn der gerichteten Wanderung ist der Verlauf der Kurve sehr flach. Die Steigung in den ersten 10 cm, vom Standort der Larve an gerechnet, beträgt in diesem Versuch etwas über 0,1 Vol. % CO_2. Dieser flache Verlauf der Kurve im Gebiet der beginnenden gerichteten Wanderung kann bei allen Versuchen festgestellt werden. Gegen die Kapillarmündung steigt dann die Kurve jedoch steil an. Diese Steilheit wird noch bedeutend ausgeprägter, wenn grössere CO_2-Mengen eingeleitet werden.

Weitere Einzelheiten und besonders die Frage, welches CO_2-Gefälle am Standort der Larve selbst bei Beginn der gerichteten Wanderung vorhanden war, sind einem späteren Kapitel vorbehalten, wo auch weitere Versuche erwähnt sind.

3. Messung des CO_2-Gradienten im Orientierungsversuch mit Rebwurzeln

Die Messung des CO_2-Gefälles bei Versuchen mit Rebwurzeln erfolgte auf die gleiche Weise wie bei Einleitung von CO_2 aus der Bombe. Es muss hier aber doch auf einige Besonderheiten hingewiesen werden. Bei Einleitung des CO_2 aus der Bombe tritt dieses

aus einer sehr kleinen Kapillarmündung aus, sodass wir es sozusagen mit einer punktförmigen Quelle zu tun haben. Anders bei den Wurzeln. Diese umfassen zwischen den Glasplatten meist eine Kreisfläche von ca. 5 cm Durchmesser. Es handelt sich hier also um eine flächenförmige, genauer raumförmige CO_2-Quelle von grösserem Ausmass. Die Messungen haben gezeigt, dass innerhalb dieses wurzelnumfassenden Raumes der CO_2-Gehalt ± homogen ist. Für die Errichtung des Gradienten entsprechen deshalb alle Messungen innerhalb dieses Raumes dem Abstand Null von der CO_2-Quelle. Messungen ausserhalb der Wurzeln bezogen wir auf den Abstand bis zur Wurzelperipherie.

Um gegenseitige Beeinflussung zu vermeiden, dürfen die Messstellen nicht zu nahe beieinander liegen. Im allgemeinen gingen wir bei der Entnahme einer 2 ccm Luftprobe nicht näher als etwa 5 cm an eine vorhergehende Messstelle heran. Da die Ausgangsdistanz der Larven in den Versuchen mit Wurzeln jeweils bei ca. 10 cm lag, geht daraus hervor, dass auf diese Strecke total nur etwa drei Messungen möglich waren, sofern die Messstellen auf einer Geraden liegen. Die Erstellung einer Kurve ist damit erschwert.

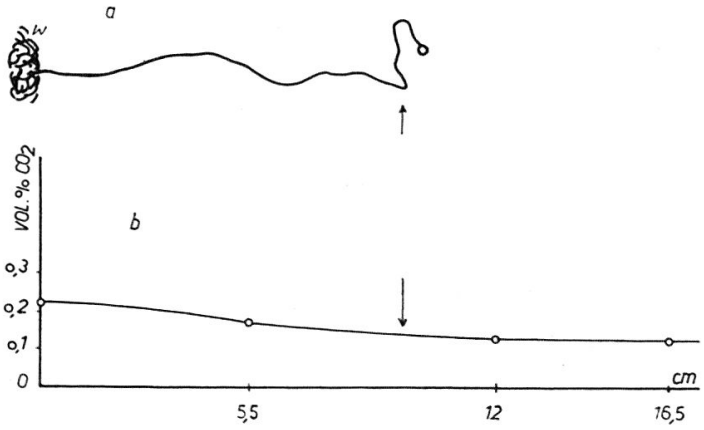


Abb. 22. — *a)* Spur eines Versuches mit Wurzeln, bei dem der CO_2-Gradient gemessen wurde. W = Wurzeln. *b)* Gradient dieses Versuches, gemessen bei Beginn der zielgerichteten Wanderung. ↗: Standort der Larve in diesem Zeitpunkt.

Wir wollen auch hier als Beispiel auf einen Versuch eintreten: Die Larve wurde 10 cm von den Wurzeln entfernt ausgesetzt. Sie begann 20–25 Min. nach Versuchsbeginn mit der gerichteten Wanderung. In diesem Moment wurden die CO_2-Messungen zur Ermittlung des Gradienten begonnen. Der Spurenverlauf wird in Abb. 22 a wiedergegeben. Die Larve erreichte die Wurzeln nach einer Versuchsdauer von 65 min.

Die Wurzeln, welche für den Versuch verwendet wurden, stammten von einer im Wachstum befindlichen Topfrebe. Ihr Gewicht betrug rund 2 Gramm. Es konnte also mit einer CO_2-Produktion von schätzungsweise etwas unter 0,5 ml pro Stunde gerechnet werden. Der CO_2-Gradient bei Beginn der gerichteten Reaktion der Larve ist in Abb. 22 b wiedergegeben. Daraus geht hervor, dass diese ihre gerichtete Wanderung in einem Zeitpunkt begann, da bereits ein

deutlicher CO_2-Gradient vorhanden war. Die Differenz zwischen dem CO_2-Gehalt am Standort der Larve und bei den Wurzeln bei Beginn der gerichteten Wanderung betrug um 0,09 Vol. %. Die Distanz Larve — Wurzeln betrug in diesem Zeitpunkt rund 9,5 cm. Das durchschnittliche CO_2-Gefälle pro cm erhält damit einen Wert von rund 0,01 Vol. %. Im Abstand von 9,5 cm ist dieser Wert pro cm jedoch etwas niedriger, da die Kurve dort flacher verläuft als es dem Durchschnitt entspricht.

Der Verlauf des Gradienten in Versuchen mit Wurzeln unterscheidet sich etwas von demjenigen bei CO_2-Einleitung. Bei Versuchen mit Wurzeln flacht sich nämlich die Kurve gegen die Peripherie der Wurzeln zu wieder leicht ab. Dies geht aus Abb. 22 b hervor, wurde aber auch bei anderen Versuchen festgestellt. Die Kurve erhält dadurch einen leicht sigmoidförmigen Verlauf. Bei CO_2-Einleitung konnte eine Abflachung gegen die Kapillare zu nie beobachtet werden. Die Erklärung für diesen Unterschied könnte in der verschiedenen Ausdehnung der CO_2-Quellen — punktförmig im einen, raumförmig im anderen Fall — liegen. Andere Gründe mögen ebenfalls mitspielen, doch wollen wir uns hier auf die Feststellung der Abflachung beschränken.

Bei allen Versuchen mit Wurzeln haben wir nie eine Anziehung festgestellt, ohne nicht auch einen CO_2-Gradienten nachweisen zu können.

4. Notwendige minimale CO_2-Differenzen (Schwellenwerte) zur Auslösung einer gerichteten Wanderung (= Steigung des CO_2-Gradienten im Gebiet der Larve bei Beginn der gerichteten Wanderung)

In den beiden vorherigen Kapiteln haben wir das Vorgehen bei der Messung besprochen und je ein Beispiel eines Gradienten bei CO_2-Einleitung bezw. Verwendung von Wurzeln angeführt. Wir wollen hier die Resultate aus einer Reihe von Versuchen wiedergeben, ohne nochmals auf weitere Einzelheiten einzugehen.

In Tab. 5 sind die Messwerte aus einer Anzahl Versuche mit Wurzeln enthalten. Diese Messungen zeigen uns die Differenz des CO_2-Gehaltes zwischen dem Standort der Wurzeln und demjenigen der Larve bei Beginn der gerichteten Fortbewegung. Sie stellen damit Schwellenwerte dar, welche eine gerichtete Reaktion auslösen.

TAB. 5

Differenz im CO_2-Gehalt zwischen dem Standort der Wurzeln und der Larven bei Beginn der gerichteten Reaktion

Versuch	Abstand der Larve von den Wurzeln bei Beginn der gerichteten Reaktion	Differenz im CO_2-Gehalt	⌀ CO_2-Differenz pro cm
1	8 cm	0,07 %	~ 0,009 %
2	9 cm	0,06 %	~ 0,007 %
3	10 cm	0,09 %	0,009 %
4	10 cm	0,08 %	0,008 %
5	10,5 cm	0,16 %	~ 0,015 %
6	10 cm	0,07 %	0,007 %
7	9,5 cm	0,16 %	~ 0,017 %
8	9,5 cm	0,09 %	~ 0,010 %

Bei der Beurteilung der wiedergegebenen Werte muss nochmals in Erinnerung gerufen werden, dass die Messgenauigkeit für jede einzelne Messung etwa 0,03 Vol. % beträgt. Jeder Wert ist deshalb mit einem gewissen Fehler behaftet. Trotz diesem Einwand können wir eine recht gute Übereinstimmung innerhalb des wiedergegebenen Zahlenmaterials feststellen. Die Umrechnung auf die CO_2-Differenz pro Centimeter erfolgte, um die Werte besser vergleichbar zu machen. Sie beruht auf linearer Basis. Die tatsächliche CO_2-Differenz im ersten Centimeter der gerichteten Wanderung wird vermutlich, infolge des asymtotischen Verlaufs des Gradienten, noch etwas geringer sein als die in Tab. 5 angeführten Durchschnittswerte pro Centimeter.

Wir können nach diesen Bemerkungen festhalten, dass im Glasplattenversuch mit Wurzeln auf 10 cm Distanz eine CO_2-Differenz im Bereich von rund 0,1 Vol. % CO_2 notwendig ist, um eine gerichtete Wanderung auszulösen.

Wir wollen die bei den Wurzeln erhaltenen Resultate nun noch mit denjenigen vergleichen, die wir in Versuchen mit CO_2-Einleitung erhielten. Da in diesen Versuchen infolge der im allgemeinen grösseren CO_2-Mengen die Larven weiter entfernt plaziert wurden, dürfen wir nur die Steigung des CO_2-Gradienten in den ersten Centimetern berücksichtigen, um sie mit den bei Wurzeln erhaltenen Werten vergleichen zu können. Wir nehmen die ersten 10 cm Richtung Kapillare vom Standort der Larve bei Beginn der gerichteten Wanderung. Diese Länge entspricht in der Grössenordnung den bei den Wurzeln vorhandenen Werten (siehe Tab. 5). Tab. 6 gibt die Resultate dieser Messungen wieder.

TAB. 6

Differenz im CO_2-Gehalt zwischen dem Standort der Larven und einem 10 cm davon Richtung Glaskapillare entfernten Ort, gemessen bei Beginn der gerichteten Reaktion (CO_2-Einleitung aus der Bombe)

Versuch	Differenz im CO_2-Gehalt in den ersten 10 cm	⌀ CO_2-Differenz pro cm
1	0,07 %	0,007 %
2	0,14 %	0,014 %
3	0,12 %	0,012 %
4	0,10 %	0,010 %

Punkto Messgenauigkeit und Umrechnung des CO_2-Gefälles auf 1 cm gilt das gleiche was bereits oben gesagt wurde. Die Übereinstimmung der Werte der Tab. 6 unter sich ist auch hier recht gut. Ebenso muss man feststellen, dass die Grössenordnung der Ergebnisse der beiden Tab. 5 und 6 sehr gut vergleichbar ist. Dies unterstützt wiederum unsere Vermutung, dass die « Fernanziehung » der Larven durch die Wurzeln allein durch den CO_2-Gradienten bewirkt wird.

Abschliessend zu diesem Abschnitt wollen wir noch kurz eine Überlegung zur Leistungsfähigkeit der Larvensinnesorgane anstellen. Wird die gerichtete Wanderung durch eine CO_2-Differenz von 0,1 % auf 10 cm Distanz ausgelöst, so ergibt dies pro Centimeter einen Durchschnitt von 0,01 %. Dieser Wert ist am Standort der Larve selbst, bei Beginn der gerichteten Wanderung, noch etwas niedriger, aus Gründen, die erwähnt worden sind.

Der Fehler, den wir begehen, ist jedoch besonders in jenen Versuchen gering, bei denen die Ausgangsdistanzen relativ gross sind und die Kurve mit zunehmendem Abstand angenähert gradlinig wird. Bei Beginn der gerichteten Wanderung muss also, um mit den obenstehenden Zahlen weiter zu rechnen, eine CO_2-Differenz von 0,01 % auf 1 cm wahrgenommen werden. Da die Larve jedoch bereits durch blosse Bewegungen des Kopfes und Vorderkörpers (siehe Kapitel VII) in der Lage ist, die CO_2-Differenzen dieses Gradienten wahrzunehmen, so muss sie offensichtlich befähigt sein, Unterschiede unter 0,01 % zu realisieren, weil die genannten Bewegungen nicht eine Distanz von 1 cm erreichen. Je nach Körpergrösse der Larven können sie sich über ein Gebiet bis etwa 3 mm erstrecken (ca. 5. bis letztes Stadium).

Da die CO_2-perzipierenden Sinnesorgane sich mit Sicherheit auf dem Kopf der Larve befinden müssen, kann unter Annahme einer Distanz von 3 mm damit gerechnet werden, dass CO_2-Differenzen von 0,003 % wahrgenommen werden können. Dieser Wert muss in Wirklichkeit aus zum Teil erwähnten Gründen noch etwas niedriger

angenommen werden. Er stellt eine an bestimmte Annahmen geknüpfte Approximation dar.

Nachzuholen ist noch, dass auf Grund der angestellten Überlegungen kleinere Larven mit einem geringeren Schwenkungsbereich des Kopfes einen etwas steileren Gradienten benötigen würden, um eine gerichtete Reaktion auszuführen.

5. Die obere Grenze der Anziehung eines CO_2-Gradienten (Beginnende Abstossung)

Die Verhältnisse für die beginnende Anziehung haben wir in den vorigen Kapiteln eingehend behandelt. Wir haben dort gesehen, dass von einem bestimmten minimalen CO_2-Gefälle an eine gerichtete Wanderung ausgelöst wird. Es scheint, dass die absolute Höhe der unter natürlichen Verhältnissen auftretenden CO_2-Konzentrationen dabei keine Rolle spielt, sondern allein die Steigung des Gradienten.

In diesem Kapitel wollen wir nun die obere Grenze der Anziehung eines CO_2-Gradienten untersuchen, d. h. wir wollen ermitteln, von welcher CO_2-Konzentration an die Larven abgestossen werden.

In den zur Abklärung dieser Frage angestellten Versuchen war es notwendig, grössere CO_2-Mengen zwischen die Glasplatten einzuleiten, d. h. Mengen über 5 ml pro Stunde. Auf diese Weise konnten in der Umgebung der Kapillarmündung relativ hohe CO_2-Gehalte erzielt werden. Aus Gründen, die noch zu besprechen sind, mussten auch die Ausgangsdistanzen der Larven vergrössert werden. Wir arbeiteten deshalb hier zuerst mit Glasplatten von 36×37 cm, dann 50×60 cm Ausmass. In der Diagonale konnten so Ausgangsdistanzen für die Larven von 30 bis 50 cm erreicht werden. Da die Larvengrösse bei diesen Versuchen möglicherweise eine gewisse Rolle spielt, sei erwähnt, dass wir hier mit solchen arbeiteten, die sich zwischen dem 5. und 7. (= letzten) Stadium befanden.

Wir werden nun drei Versuche besprechen, die der Ermittlung der abstossenden CO_2-Konzentration dienten.

Im ersten solchen Versuch leiteten wir rund 7 ml CO_2/Std. durch die Glaskapillare zwischen die Glasplatten ein. Eine Larve wurde 30 cm von der Kapillarmündung entfernt plaziert. Sie wanderte zuerst in der zur Mündung entgegengesetzten Richtung, machte dann aber kehrt und begann ca. 20–30 Min. nach Versuchsbeginn mit der gerichteten Wanderung gegen die CO_2-Quelle. Der Abstand betrug in diesem Zeitpunkt rund 30 cm.

3 Stunden nach Versuchsbeginn befand sich die Larve noch 1,5 cm von der Öffnung der CO_2-Kapillare entfernt. Aus zeitlichen Gründen musste der Versuch hier abgebrochen werden. Die Frage, ob die Larve sich noch stärker angenähert hätte, kann deshalb nicht beantwortet werden. Die CO_2-Konzentration im Abstand von 1,5 cm betrug

in diesem Zeitpunkt rund 4,5 Vol. %. Eine Abstossnug war bei diesem CO_2-Gehalt also noch nicht erfolgt.

Beim zweiten Versuch leiteten wir rund 9,5 ml CO_2 pro Stunde zwischen die Glasplatten ein. Die Ausgangsdistanz der Larven betrug ebenfalls 30 cm. Auch diese Larve wanderte zuerst in der zur CO_2-Quelle entgegengesetzten Richtung. Etwa 1 Stunde nach Versuchsbeginn begann sie mit der gerichteten Wanderung, bei einem Abstand von ca. 32 cm von der Kapillarmündung. Etwas weniger als 3 Stunden nach Versuchsbeginn erreichte die Larve einen Punkt, der nur noch 1 cm von der Mündung entfernt war. Von hier aus wanderte sie nicht mehr Richtung Kapillaröffnung weiter, sonder drehte — in der Marschrichtung gesehen — links ab und erreichte bei Versuchsabbruch

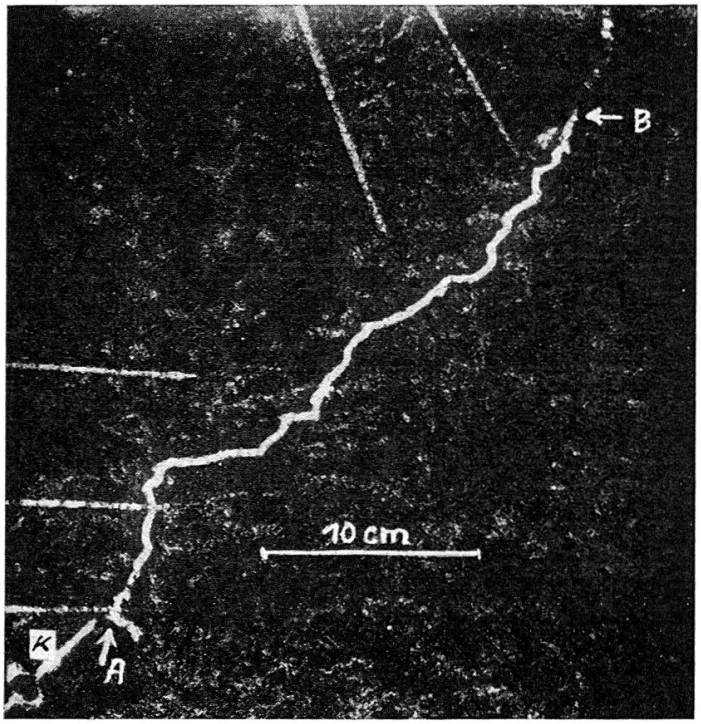


Abb. 23 a. — Spur eines Versuches zur Ermittlung der abstossenden CO_2-Konzentration. Die 5 Messstellen (seitliche helle Kanäle) für die Luftentnahme zur Bestimmung des CO_2-Gradienten sind ebenfalls sichtbar. Die beiden Pfeile (↗) geben den Beginn der zielgerichteten Wanderung (B) bezw. den Beginn der Abstossung (A) an. K = CO_2-führende Kapillare.

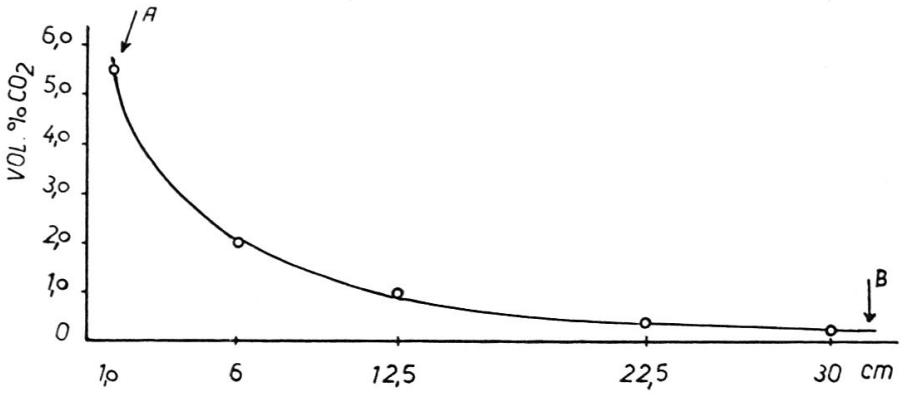


Abb. 23 b. — CO_2-Gradient des unter 23 a genannten Versuches. Messung bei Beginn der Abstossung. Die beiden Pfeile (↗) verweisen, wie in Abb. 23 a, auf den Beginn der zielgerichteten Wanderung (B) bezw. auf den Beginn der Abstossung (A) hin.

3 Stunden nach Versuchsbeginn einen Standort, der bereits wieder 2 cm von der Mündung entfernt war. Der Spurenverlauf dieses Versuches geht aus Abb. 23 a hervor, wobei ebenfalls die Messstellen (seitliche, helle Kanäle) für die Luftentnahme zur CO_2-Bestimmung sichtbar sind. Die Abb. 23 b gibt den zu diesem Versuch gehörenden CO_2-Gradienten wieder, gemessen im Zeitpunkt der nächsten Annäherung der Larve an die Kapillarmündung. Daraus geht hervor, dass die nächste Annäherung (1 cm von Mündung) einem CO_2-Gehalt von rund 5,5 Vol. % entspricht. Da die Larve von diesem Punkt an nicht mehr näher zur Kapillare wanderte, sondern links abdrehte, beginnt die gegebene CO_2-Konzentration von 5,5 Vol. % offenbar für diese Larve abstossend zu wirken. Bei einem Abstand der Larve von nur 1 cm von der Kapillarmündung war nun allerdings der CO_2-Gradient schon so steil, dass eine weitere Annäherung um wenige Millimeter bereits zu einem bedeutend grösseren CO_2-Gehalt geführt hätte. Aber auch eine kleine Ungenauigkeit in der Messung des Abstandes müsste das Resultat aus den gleichen Gründen stark beeinflussen. Der nächste Versuch wurde deshalb so angelegt, dass eine Abstossung bereits in einigen Centimetern Entfernung von der CO_2-Quelle auftreten musste und der Gradient damit noch nicht die Steilheit wie im eben besprochenen Fall aufwies.

Dieser dritte Versuch wurde mit Glasplatten von 50×60 cm Ausmass durchgeführt. Pro Stunde wurden rund 20 ml CO_2 eingeleitet. Die beiden in diesem Versuch verwendeten Larven wurden in Abständen von 53 cm (Larve I) und 41 cm (Larve II) plaziert. Larve I befand sich im letzten (7.) Stadium, während Larve II deutlich kleiner war und etwa das 5. Stadium representierte.

Der Beginn der gerichteten Wanderung setzte scheinbar bei beiden Larven schon innerhalb einer halben bis einer ganzen Stunde ein. Beide Larven vollzogen jedoch eine Kehrtwendung, Larve I ca. 2 ½ Stunden, Larve II 2 Stunden nach Versuchsbeginn. Erst nachher begann die ununterbrochene Ansteuerung der CO_2-Quelle. Der definitive Beginn der gerichteten Wanderung ist nach Berücksichtigung dieser Wendungen für die Larve I auf rund 4 ½ Stunden, für Larve II auf 2 ½ Stunden nach Versuchsbeginn anzusetzen. Die Abstände betrugen in diesem Zeitpunkt 43 cm bezw. 32 cm von der Kapillarmündung. Von diesem Moment an wurde diese letztere von beiden Larven rasch angesteuert. Larve I erreichte innerhalb weniger als 3 Stunden die nächste Annäherung von 5 cm an die Kapillare. Sie drehte dann links ab und wanderte wieder von der Kapillare weg, sodass sie im Moment des Versuchsabbruchs bereits wieder 8,5 cm von deren Mündung entfernt war. Larve I wurde also bei 5 cm Distanz abgestossen und reagierte mit Rückwanderung.

Larve II erreichte ihre nächste Annäherung an die CO_2-Quelle schon rund 2 Stunden nach Beginn der gerichteten Wanderung. Die nächste Annäherung bezw. die beginnende Abstossung entsprach bei

dieser Larve einer Distanz von 10 cm von der Kapillarmündung. Die Abstossung erfolgte bei Larve II also in grösserer Entfernung, bezw. bei einer geringeren CO_2-Konzentration als bei Larve I. Sie reagierte auf die Abstossung nicht mit Wegwandern, sondern bewegte sich während Stunden beinahe an Ort, immer wieder vor- und zurückgehend.

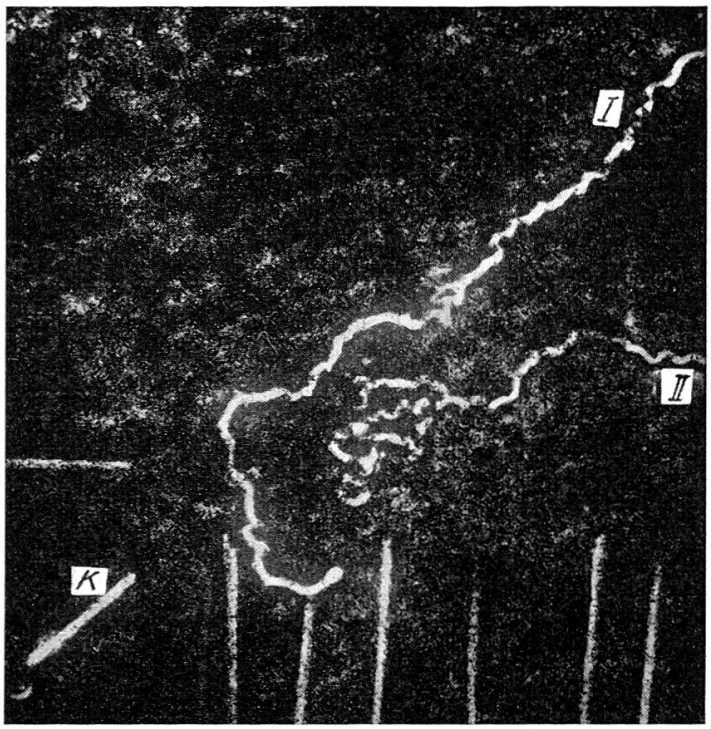


Abb. 24 a. — Weiterer Versuch über Abstossung: Endstück der Spuren zweier Larven (I und II) im Gebiet der abstossenden CO_2-Konzentration. Seitliche Messstellen für die Luftentnahme zur CO_2-Bestimmung als helle Kanäle sichtbar. K = CO_2-führende Kapillare. (Masstab rund 1 : 4)

Abb. 24 a gibt die Spuren der beiden Larven im Endstück der gerichteten Wanderung bezw. im Gebiet der abstossenden CO_2 - Konzentration wieder. Wegen der Grösse der Platten und aus fototechnischen Gründen konnten wir diesen Versuch nicht als ganzes fotografieren. Der Spurenverlauf am Anfang ist deshalb aus der Abbildung nicht ersichtlich.

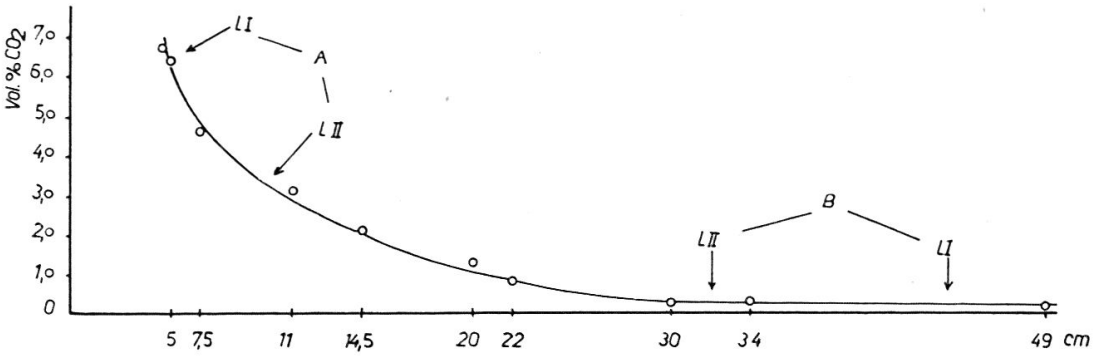


Abb. 24 b. — CO_2-Gradient des unter 24 a genannten Versuches. B: Beginn der zielgerichteten Wanderung der beiden Larven I und II. A: Nächste Annäherung, d. h. beginnende Abstossung der Larven I und II

Den CO_2-Gradienten dieses Versuches geben wir in Abb. 24 b wieder. Der Gradient wurde 4 ½ und 6 ½ Stunden nach Versuchsbeginn gemessen und ergab Werte, die auf der gleichen Kurve lagen, d. h. er nahm nicht mehr zu und befand sich damit im Gleichgewicht. Es geht aus diesem Gradienten hervor, dass die Larve I erst bei rund 6,5 Vol. % CO_2 umkehrte, während die kleinere Larve II bereits bei 3,5 % abgestossen wurde. Ob für diesen Unterschied die Körpergrösse verantwortlich war oder ob andere Faktoren mitspielen, haben wir nicht untersucht.

Die Anziehung in den drei Versuchen wirkte über beträchtliche Distanzen. Sie beginnt im Moment, wo sich ein für die Larve wahrnehmbares CO_2-Gefälle über das ursprünglich vorhandene CO_2-Niveau erhebt und endet bei einer Totalkonzentration, die bis 6,5 Vol. % betragen kann. Bei 3 von 4 Larven lag diese jedenfalls über 4,5 Vol. %, bei einer Larve betrug sie 3,5 Vol. %.

Es ist nicht ausgeschlossen, dass die Höhe der abstossenden CO_2-Konzentration jahreszeitlich schwankt. Die besprochenen Versuche wurden alle im Mai 1958 durchgeführt.

Der Bereich der Anziehung eines CO_2-Gradienten hängt damit von der Höhe des ursprünglichen CO_2-Niveaus, von der Höhe der abstossenden CO_2-Konzentration sowie vom Verlauf des Gradienten zwischen diesen beiden Extremen ab. Dieser kann, je nach Versuchsanlage, flacher oder steiler sein.

In unseren Versuchen lagen der anziehende und der abstossende Bereich bis nahezu 40 cm auseinander, d. h. die Anziehung wirkte innerhalb dieser Grenzen.

6. Die Reaktion der Larven auf rasch steigende CO_2-Gehalte

Die Versuche zur Ermittlung der abstossenden CO_2-Konzentration führten zu einer Beobachtung, die kurz erwähnt werden soll. In einem Versuch leiteten wir 9,5 ml CO_2 pro Stunde zwischen die Glasplatten ein. Zwei Larven wurden im Abstand von nur 20 cm von dieser relativ starken CO_2-Quelle plaziert. Die orientierte Wanderung erfolgte rasch bis zu einem Punkt, der für die eine Larve (Larve I) 15 cm, für die andere (Larve II) 13,5 cm von der Kapillarmündung entfernt lag. In diesem Abstand begannen beide Larven eine Wendung nach rechts. Der Larve I gelang noch ein Rückzug um 2 cm, während die Larve II inmitten der Rechtswendung stecken blieb. Beide Larven waren an diesen Stellen etwa gleichzeitig immobilisiert worden, d. h. sie verharrten in unbeweglichem Zustand.

Als Ursache konnte nur die Zunahme des CO_2-Gehaltes in Frage kommen. Die Prüfung dieses Gehaltes ergab aber für Larve I (bei 15 cm) einen Gehalt von nur 0,80 Vol. % CO_2, für Larve II (bei 13,5 cm) nur 0,85 Vol. % CO_2. Diese Werte liegen bedeutend niedriger

als die im vorigen Kapitel ermittelten abstossenden CO_2-Konzentrationen. In jenen Versuchen war dazu nie eine Immobilisierung der Larven aufgetreten.

Ein weiterer Versuch mit den gleichen Larven, gleicher CO_2-Einflussmenge und auch sonst gleichen Bedingungen, aber mit einer erhöhten Ausgangsdistanz der Larven von 25 cm ergab folgendes Ergebnis : Beide Larven steuerten die CO_2-Quelle an, die eine (Larve I) bis zum Abstand von 7 cm, die zweite (Larve II) bis zum Abstand von 11,5 cm. An diesen Standorten trat wiederum Immobilisierung ein. Der entsprechende CO_2-Gehalt betrug jetzt für die Larve I 1,8 Vol. % CO_2, für die Larve II 1,0 Vol. %. Diese Werte liegen höher, als die im vorigen Versuch erwähnten, aber immer noch stark unter denjenigen bei Abstossung.

Bei einem dritten Versuch unter wiederum gleichen Bedingungen, aber mit einer nochmals erhöhten, d. h. 30 cm betragenden Ausgangsdistanz konnte keine Immobilisierung mehr beobachtet werden. Die Larve näherte sich der CO_2-Quelle bis zu einer Konzentration von 5,5 Vol. % CO_2 und war auch hier noch aktiv. (Es handelt sich hier um den im Kapitel über « Abstossung » Seite 249 erwähnten Versuch.)

Aus den besprochenen Beispielen geht hervor, dass bei grossen CO_2-Einflussmengen die Ausgangsdistanz der Larven entsprechend erhöht werden muss, soll eine Immobilisierung der Larven vermieden werden. Werden sie zu nahe an einer starken CO_2-Quelle ausgesetzt, so scheinen sie durch den rasch ansteigenden CO_2-Gehalt überrascht zu werden und zwar schon bei verhältnismässig niedrigen absoluten CO_2-Gehalten. Andererseits kann sich bei einer grösseren Ausgangsdistanz die Larve offenbar dem steigenden CO_2-Gehalt besser anpassen, weil ihr dafür mehr Zeit zur Verfügung steht.

In jenen Fällen, wo die Ausgangsdistanz gross genug ist, tritt keine Immobilisierung ein, und die Larve nähert sich dann der CO_2-Quelle bis zu einer Konzentration, die abstossend zu wirken beginnt. Auf diese reagiert sie mit Wegwandern oder durch Anhalten, wobei jedoch in keinem Fall Immobilisierung auftritt.

Bei den von uns im Kapitel « Abstossung » besprochenen Versuchen handelt es sich um solche, bei denen in keiner Phase Immobilisierung auftrat.

Vermutlich ist die festgestellte Immobilisierung nur vorübergehend, wenn der CO_2-Gehalt im Rahmen der mitgeteilten Werte bleibt.

VII. VERHALTEN DER LARVEN WÄHREND DER ORIENTIERUNG UND ORIENTIERUNGSMECHANISMUS

1. Das Verhalten der Larve während der Orientierung

Die Beobachtung der Larven während der Orientierung war zwischen den Glasplatten leicht möglich. Wir haben schon früher betont, dass diffuses Tageslicht die Orientierung der Larven gegenüber Wurzeln oder einer künstlichen CO_2-Quelle nie merkbar beeinflusst hat. Trotzdem führten wir unsere Beobachtungen in einem halbdunklen Raum durch, sodass das vorhandene Licht gerade genügte, um die Larven zu sehen.

Das Verhalten der Larve gleich nach Versuchsbeginn, d. h. nachdem die Deckplatte aufgesetzt worden war, verriet in vielen Fällen anfänglich eine Art Fluchtreaktion. Diese kam durch äussere Einwirkungen während der Versuchsvorbereitungen zustande, wie Berührung der Larve mit der Pincette und Versetzen in ein neues Milieu, d. h. zwischen die Glasplatten. Diese Reaktion äusserte sich in der Weise, dass die Larve gleich nach dem Aufsetzen der Glasdeckplatte in irgendeiner Richtung fluchtartig zu wandern begann. Schon nach ein bis wenigen Minuten trat jedoch eine Normalisierung ein, sodass man von diesem Zeitpunkt an den Eindruck gewann, die Larve verhalte sich natürlich. Unsere Beobachtungen konzentrieren sich auf diese Phase.

Im Moment, da der Versuch beginnt, befindet sich die Larve noch in keinem wahrnehmbaren CO_2-Gradienten. Dieser muss zuerst gebildet werden. Dazu braucht es, wie wir gesehen haben, bei einem Abstand von 10 cm von den Wurzeln im allgemeinen etwa ½ Stunde, oft sogar weniger. Bei künstlicher CO_2-Einleitung variiert dieser Zeitbedarf je nach CO_2-Menge und Ausgangsdistanz.

Die erste Phase der Larvenfortbewegung ist denn auch ungerichtet. Sie ist gekennzeichnet durch häufige Wendungen. Die Larve behält keine bestimmte Wanderrichtung bei, sondern wechselt diese immer wieder. Der Beobachter erhält den Eindruck eines absolut unentschlossenen Verhaltens. Die Larvenspur während der ungerichteten Wanderphase kann einen grösseren Bogen oder Kreis beschreiben. Es können aber auch Wendungen sozusagen an Ort nur gerade um die eigene Körperachse vorgenommen werden. Auch Drehungen um die Längsachse sind in dieser Phase häufig zu beobachten.

Die Abb. 25 enthält skizzenförmig einige typische Bewegungen der Larve während der ungerichteten Phase.

Diese Wanderungen führen die Larven meist nicht über die unmittelbare Umgebung der Ausgangsposition hinaus. Meist werden sie

innerhalb einer Fläche von wenigen Quadratzentimetern ausgeführt.

Die erwähnten Wendungen der Larve während der ungerichteten Wanderung werden begleitet durch bestimmte Körper- bezw. Kopfbewegungen. Diese Bewegungen, welche wir sogleich beschreiben wollen, sind auch während der gerichteten Wanderung zu beobachten, dann jedoch in Verbindung mit einer entschlossenen und richtunggebundenen Fortbewegung. Sie äussern sich wie folgt: Der Kopf wird bei maximaler Streckung des Körpers zuerst nach der einen Seite bewegt, dann leicht zurückgezogen und wiederum nach der anderen Seite ausgestossen. Diese Bewegung machen auch die Thorakal- und vorderen Abdominalsegmente mit, während die letzten Abdominalsegmente am Ort bleiben. Neben diesen Seitwärtsbewegungen können auch maximale Kontraktion der Larve mit Zurückziehen des

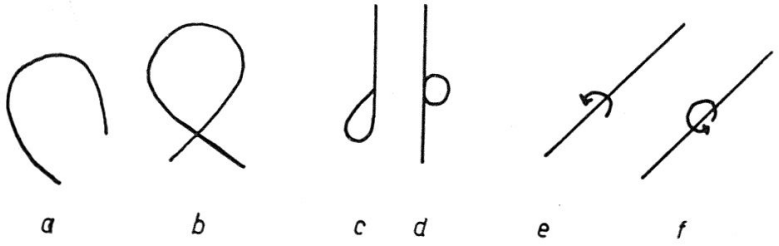


Abb. 25. — Verhalten der Larven während der ungerichteten Phase. *a* und *b*: Beschreibung grosser Bogen. *c* und *d*: Wendungen an Ort um 180° bezw. 360°. *e* und *f*: Drehungen um die Längsachse um 180° bezw. 360°.

Kopfes nach hinten, gefolgt von maximaler Streckung und Vorstossen des Kopfes nach vorne beobachtet werden. Ein schematischer Ablauf dieser Bewegungen ist nicht wahrzunehmen, d. h. sie folgen nicht einer ganz bestimmten Reihenfolge.

Der Einfachheit halber wollen wir die beschriebenen Bewegungen der Larve im Gegensatz zu den Wendungen als « Suchbewegungen » bezeichnen. Da sich diese Versuche in der Erde (zwischen Glasplatten) abspielten, musste die Larve fortwährend auch Erdpartikel beiseite schieben.

Der Übergang von der ungerichteten zur gerichteten Wanderung ist leicht daran zu erkennen, dass die Larve keine Wendungen und Drehungen mehr ausführt und die eingeschlagene Richtung beibehält. Das Zurückziehen und Ausstrecken des Kopfes nach vorne und seitwärts wird jedoch fortgeführt.

Die gerichtete Spur, welche zur Reizquelle führt, liegt im allgemeinen in einer Geraden, stellt aber selbst eine feine Wellenlinie dar, wie dies aus verschiedenen Fotoaufnahmen sehr schön hervorgeht (z. B. Abb. 4).

Das Verhalten der Larve konnte in einem bestimmten Versuch unter besonderen Bedingungen beobachtet werden. Es handelt sich um denjenigen, bei welchem die Larven zur Erreichung der Wurzeln einen Zwischenraum ohne Erde zu durchqueren hatten. (Seite 217.) In diesem Zwischenraum richteten die Larven zeitweise die vordere Körperhälfte auf und stützten sich nur auf die letzten Abdominalsegmente. Mit dem aufgerichteten Vorderkörper wurden Schwingungen ausgeführt. Anschliessend an diese Operation wurde der Vorderkörper wieder gesenkt und die Wanderung im üblichen Stil Richtung Wurzeln weitergeführt. Zweifellos galten diese Bewegungen der Orientierung und sind den oben erwähnten « Suchbewegungen » analog.

Die Fortbewegung der fusslosen Larve geschieht mittels peristaltischer Bewegungen. Der hinterste Körperteil wird an einer festen Stelle angesetzt und die vordere Körperhälfte nach vorne geschoben. Während dieses Prozesses werden die Erdpartikel mit dem Kopf ventralwärts nach hinten befördert. Sobald auf diese Weise genügend Raum geschaffen ist, wird das hintere Körperende nachgezogen und es beginnt das Ganze von neuem. Im Glasplattenversuch konnte oft auch beobachtet werden, dass der Kopf einfach nach vorne gestossen wurde, wobei dann die Erdpartikel einfach seitlich weggeschoben wurden. Der Larvenkopf wirkte hier ähnlich wie ein Schneepflug.

Die Larve zeigt im Glasplattenversuch verschiedene Körperpositionen. Der dorsale Körperteil kann nach oben, nach der Seite oder nach unten zeigen, und die Fortbewegung kann in allen drei Lagen beobachtet werden.

2. Orientierungsmechanismus

Die Begriffe, welche zur Beschreibung von Orientierungsreaktionen verwendet werden, sowie die Klassifizierung dieser Reaktionen weisen bis heute leider keine Einheitlichkeit auf. Auf die Vieldeutigkeit des Begriffes « Taxis » hat SCHNEIDER (1952) in seiner bekannten Arbeit über die Orientierung der Maikäfer hingewiesen. Wir bedienen uns im folgenden der von FRAENKEL und GUNN (1940) getroffenen Einteilung und Terminologie. Eine Zusammenstellung hierüber findet sich auch bei WIGGLESWORTH (1955).

FRAENKEL und GUNN teilen die Orientierungsreaktionen in Kinesen, Taxien und Transverse Orientierungen ein. Die letzteren interessieren uns in diesem Zusammenhang nicht. Diese Begriffe werden weiter unterteilt, weshalb wir einen kurzen Überblick darüber geben, wobei wir die Autoren wörtlich zitieren :

K i n e s e s : Undirected reactions. No orientation of axis of body in relation to the stimulus. Locomotion random in direction.

Ortho-Kinesis : Speed or frequency of locomotion dependent on intensity of stimulation.

Klino-Kinesis: Frequency or amount of turning per unit time dependent on intensity of stimulation. Adaptation, etc. required for aggregation.

Taxes: Directed reactions. With a single source of stimulation, long axis of body orientated in line with the source and locomotion toward (positiv) or away from (negativ) it.

Klino-Taxis: Attainment of orientation indirect, by interruption of regularly alternating lateral deviations of part or whole of body, by comparison of intensities of stimulation which are successive in time.

Tropo-Taxis: Attainment of orientation direct by turning to less or to more stimulated side, by simultaneous comparison of intensities of stimulation on the two sides. No deviations required.

Telo-Taxis: (Bezieht sich auf Licht und interessiert daher hier nicht.)

Die Larven von *O. sulcatus* erreichen eine Reizquelle (Wurzeln, CO_2-Kapillare) mittels einer gerichteten Wanderung. Sie führen während der Orientierung mit dem Kopf Bewegungen aus, die offensichtlich dem Vergleich der Reizstärken auf verschiedenen Seiten dienen. Die Spur, welche zur Reizquelle führt, weist einen wellenförmigen Verlauf auf. Auf Grund dieser Charakterisierung haben wir es mit einer klinotaktischen Orientierung zu tun.

Hiezu muss aber beigefügt werden, dass vor Beginn dieser klinotaktischen Phase häufig ungerichtete Bewegungen zu beobachten sind, die aber die Tendenz haben, die Larve etwas näher zur Reizquelle zu bringen. Es muss angenommen werden, dass der Gradient in diesem Zeitpunkt für eine gerichtete Reaktion noch nicht genügt, dass aber eine Orientierung im Sinne einer Klino-Kinese möglich ist.

Andererseits wird die CO_2-Quelle im letzten Stück oft mit so grosser Präzision angesteuert, dass dort im steilen Gebiet des Gradienten ein tropotaktisches Verhalten wahrscheinlich ist. Da alle diese Reaktionen durch einen chemischen Reiz (Geruch) ausgelöst werden, kann man von Chemoklinotaxis, Chemoklinokinese etc. sprechen.

Eine solche Folge von Orientierungsreaktionen scheint bei chemischer Stimulierung häufig vorzukommen. KÖHLER (1932) gab hiefür ein gutes Beispiel mit *Planaria lugubris*.

Die jeweilige Orientierungsreaktion der Larven von *O. sulcatus* kann sehr wohl als blosse Funktion des CO_2-Gefälles betrachtet werden. In einem sehr flachen Gradienten (unter rund 0,1 Vol. % CO_2-Differenz auf 10 cm) können die Larvensinnesorgane durch blosse Kopfschwingungen keine Reizunterschiede mehr wahrnehmen. Die Wendungen um die Körperachse und Wendungen mit grösserem Radius in dieser Phase bringen die Larve aber in weiter auseinanderliegende Gebiete, deren grössere CO_2-Differenzen ihr wieder realisierbar sind. Zu einer unmittelbar gerichteten Wanderung kann dieses Verhalten jedoch nicht führen, doch ist die Larve so in der Lage, in allmählich höhere Konzentrationen zu gelangen.

Bei Erreichung eines Grenzwertes ($\sim$ 0,1 Vol. % auf 10 cm Distanz) sind die Bewegungen des Kopfes genügend, um Reizunterschiede

wahrzunehmen. Die Larve kann damit direkt von ihrem jeweiligen Standort aus die Längsachse ihres Körpers Richtung Reizquelle orientieren, womit eine gerichtete Fortbewegung möglich ist.

Es ist plausibel, dass je steiler der Gradient, umso geringer die notwendigen Bewegungen des Kopfes, um Unterschiede wahrzunehmen. Schliesslich genügt allein der Abstand symmetrischer Rezeptoren hiezu, womit weitere Kopfbewegungen unnötig sind.

Der Sitz der Geruchsrezeptoren bei Insekten ist nach MARSHALL (1935) hauptsächlich und wahrscheinlich einzig auf den Antennen zu suchen. Wir haben strenge Hinweise dafür, dass auch bei der Larve von *O. sulcatus* die Fühler eine wesentliche Rolle in der Orientierung nach dem CO_2-Gradienten spielen.

VIII. DIE BEDEUTUNG DER LARVENORIENTIERUNG VON *O. SULCATUS* FÜR DIE BEZIEHUNGEN ZUR WIRTSPFLANZE

Die Anziehung der Larven von *O. sulcatus* durch die Wurzeln von Wirtspflanzen, d. h. in unserem speziellen Falle der Reben, erhöht natürlich die Überlebenschance der Larven erheblich. Bei rein zufälliger Wanderung müsste die Mortalität beträchtlich zunehmen.

Der Anlass unserer Untersuchungen über die Anziehung gab, wie am Anfang dieser Arbeit betont, die Feststellung von Befallsunterschieden zwischen veredelten und unveredelten Reben. Wir wollen hier im Lichte unserer Versuchsergebnisse auf diese Tatsache zurückkommen. Die Anziehung der Larven durch die Wurzeln liefert nämlich eine teilweise Erklärung für die festgestellten Befallsunterschiede. Über das Ausmass dieser Unterschiede haben wir in einer separaten Arbeit berichtet (KLINGLER 1957).

Bei Untersuchungen im Rebberg stellten wir immer wieder fest, dass sich im Falle der unveredelten Reben die Larven (besonders die jungen) in grosser Zahl in Büscheln feiner, meist oberflächlicher Wurzeln (sog. Tauwurzeln) vorfanden. Oft konnten bis zwei Dutzend junge Larven in einem einzigen Wurzelbüschel gefunden werden. Es ist nun klar, dass solche Konzentrationen feiner Wurzeln, wie sie die « Tauwurzeln » darstellen, eine stark attraktive Wirkung auf die Larven ausüben müssen. Da es sich um sehr tätige Wurzeln handelt, sind die Ausscheidungen, speziell also die CO_2-Abgabe, hier besonders hoch. Abb. 26 zeigt Büschel von Tauwurzeln, wie sie bei unveredelten, d. h. wurzelechten Reben häufig festzustellen sind.

Bei den veredelten Reben andererseits fehlen diese typischen Tauwurzelbildungen (sofern die Bildung der sog. Edelreiswurzeln verhindert wird). Jedenfalls konnten wir bei den im Untersuchungsgebiet vorhandenen Unterlagentypen (Rip. × Rup. 3309 ; Berl. × Rip.

Teleki 8 B; Berl. × Rip. Teleki 8 B Sel. Kober 5 BB) keine Ausbildung oberflächlicher feiner Wurzelbüschel beobachten. Überhaupt wies der Wurzelstamm (Zwischenstück zwischen Veredlungsstelle und Basis) nur eine schwache oder gar keine Garnierung mit feinen Wurzeln auf. Hingegen zweigen an der Basis kräftige Fusswurzeln ab, sodass feine tätige Wurzeln erst in grösserer Entfernung vom Stock zu erwarten sind (Abb. 27). Der Aufbau des Wurzelwerkes mag im übrigen vom verwendeten Unterlagentyp abhängen. Unsere Beschreibung hier gibt lediglich die im Untersuchungsgebiet gemachten Beobachtungen wieder.

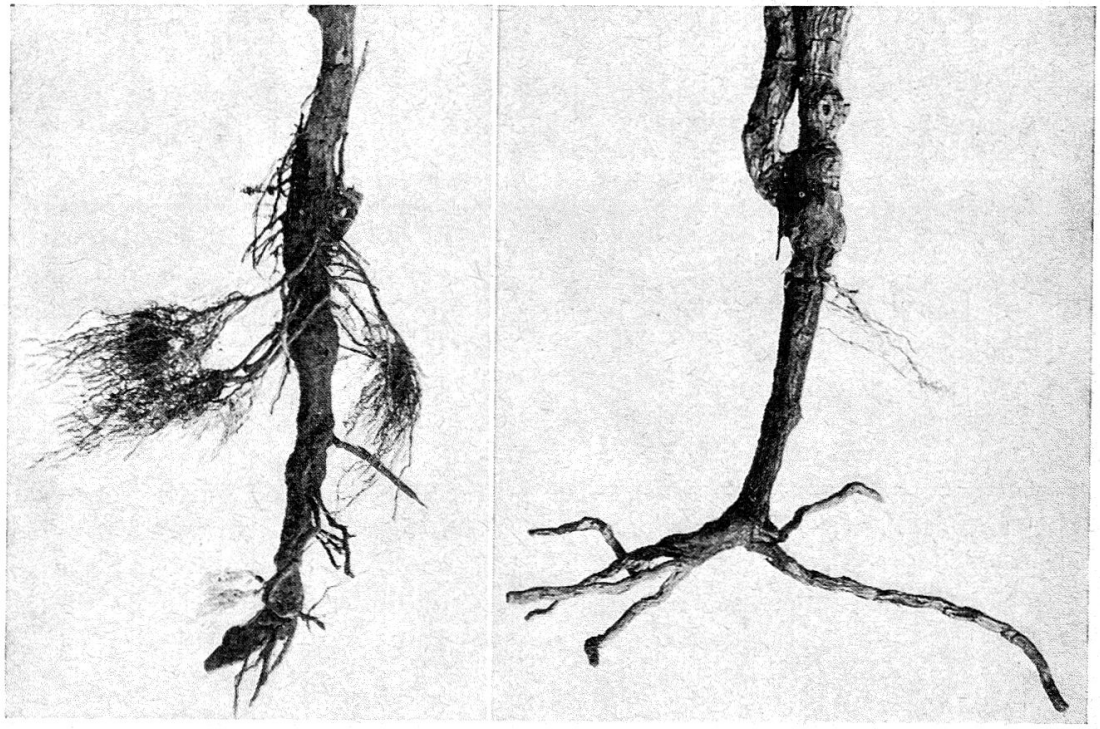


Abb. 26. — Büschel von « Tauwurzeln » einer unveredelten Rebe (links).
Abb. 27. — Veredelte Rebe. Fehlen von Büscheln feiner Wurzeln in der Nähe des Wurzelstammes (siehe Text).

Es geht aus diesen Ausführungen und den Abbildungen eine deutliche Verschiedenheit im Wurzelaufbau hervor. Da die Eier von *O. sulcatus* in der Nähe des Stämmchens auf die Bodenoberfläche abgelegt werden, ist bei fehlender Konzentration feiner Wurzeln in der näheren Umgebung des Wurzelstammes die Orientierung der jungen Larven erheblich erschwert. Daraus resultiert eine erhöhte Larvenmortalität auf veredelten Reben.

Es muss in diesem Zusammenhang ergänzend betont werden, dass die erschwerte Orientierung nur *eine* Ursache der höheren Larvenmortalität darstellt. Einen wesentlichen weiteren Faktor stellt auch

die Tatsache dar, dass die junge Larve anfänglich auf die feinen Wurzeln selbst als Nahrung angewiesen ist. Diese kommen, wie gesagt, bei den veredelten Reben in der Nähe des Wurzelstammes seltener vor. Auf weitere Fragen, die sich auf dieses Problem beziehen, sind wir in einer früheren Arbeit (KLINGLER 1958) eingetreten.

Die orientierte Wanderung der Larven gegen Wurzel-Konzentrationen der Wirtspflanze muss sich in einem relativ hohen Überlebensprozentsatz äussern, auch dann, wenn die ursprünglich abgelegten Eier nicht unmittelbar in Wurzelnähe liegen. Es ist deshalb zu erwarten, dass innerhalb gewisser Grenzen der Abstand der Eier von den Wurzeln keinen Einfluss auf die Mortalität der Larven ausübt. Folgender Versuch wurde angelegt :

Drei Eternitgefässe von 40×40 cm Seitenlänge und 18,5 cm Tiefe wurden mit Erde gefüllt. Ins Zentrum dieser Gefässe wurde je ein Wurzelballen einer Topfrebe gebracht. Diese Wurzelballen bildeten eine kompakte Masse in der Form des Topfes und zeigten keine vom Ballen wegführenden Wurzeln. Der obere Durchmesser betrug 8,5 cm, der untere 5 cm und die Höhe 7,5 cm. Das Volumen des Eternitgefässes war demnach über 100 mal grösser als der Wurzelballen selbst. Es wurden nun Eier in verschiedenen Abständen kreisförmig um die Wurzelperipherie ausgesetzt und nach 2 Monaten die Anzahl Larven pro Wurzelballen ermittelt.

Bei rein zufälliger Orientierung ist anzunehmen, dass diejenigen Junglarven die grösste Chance haben die Wurzeln zu finden, welche aus Eiern schlüpfen, die sich direkt über dem Wurzelballen befinden (horizontaler Abstand = Null). Mit zunehmender Entfernung müsste eine erhöhte Mortalität auftreten. Andererseits ist bei einer Anziehung der Larven durch die Wurzeln damit zu rechnen, dass die Entfernung, jedenfalls innerhalb gewisser Grenzen, ohne Einfluss auf den Prozentsatz der Überlebenden ist.

Die Resultate des Versuches sind in Tab. 7 zusammengestellt.

TAB. 7

Abhängigkeit der Larvenmortalität vom Abstand der Eier zu den Wurzeln

Gefäss Nr.	Horizontal-Abstand der Eier vom Wurzelballen	Zugesetzte Eier	Larven im Wurzelballen	% zurückgewonnene Larven
1	0 cm	75	45	60 %
2	5 cm	100	54	54 %
3	15 cm	200	113	56,5 %

Die Entfernung der Eier vom Wurzelballen zeigt in diesem Versuch keinen nennenswerten Einfluss auf die Höhe der Mortalität. Im Abstand von 15 cm war diese nicht höher als bei 5 cm.

Leider führten ähnliche Versuche im Freiland zu keinem Resultat. Nicht einmal die am günstigsten, direkt wenig über den Wurzeln plazierten Eier ergaben einen Befall. Wahrscheinlich waren allgemein ungünstige Bedingungen die Ursache der 100 prozentigen Mortalität in allen Fällen.

Die Beobachtungen über die Anziehung der Larven unter Freilandbedingungen sollten weitergeführt werden, um den Einfluss derselben auf die Überlebenschance der Larven genauer zu kennen.

Auch die Frage, über welche Distanzen die Anziehung unter diesen Bedingungen erfolgt, wäre beispielweise im Hinblick auf eine eventuelle Köderung von Interesse.

IX. SCHLUSSBETRACHTUNGEN

1. Allgemeines Verhalten gegenüber CO_2

Die Untersuchungen über die Orientierung der im Boden lebenden Larven von *O. sulcatus* haben ergeben, dass diese durch die Wurzeln der Wirtspflanzen (und anderer Pflanzen !) über grössere Distanz angezogen werden. Wir konnten zeigen, dass das von den Wurzeln abgegebene CO_2 eine solche Anziehung bewirkt.

Gewisse Versuchsresultate (erhitzte Wurzeln, CO_2-Gradientenmessungen) und die Tatsache, dass — soviel bekannt — von den Wurzelausscheidungen nur CO_2 in Gasform auftritt, berechtigen zur Annahme, dass über grössere Distanz nur dieses Gas für die Anziehung Bedeutung hat. Die Anziehung durch im Bodenwasser gelöste Substanzen wäre in einigen unserer Versuche undenkbar gewesen und kann nach unserer Auffassung nur in unmittelbarer Nähe der Wurzeln eine Rolle spielen.

Neben den Larven von *O. sulcatus* werden auch Drahtwürmer *(Agriotes)* und Engerlinge *(Melolontha vulgaris)* durch natürliche (und künstliche) CO_2-Quellen angezogen (KLINGLER 1957). Beobachtungen, die wir im Laufe unserer Untersuchungen nebenher gemacht haben und die wir durch exakte Versuche ergänzen werden, lassen vermuten, dass noch andere Bodenlebewesen sich nach CO_2-Gradienten orientieren. Wir hätten es damit mit einem im Boden weit verbreiteten oder sogar allgemeinen Orientierungsprinzip zu tun. Es besteht kein Grund zur Annahme, dass sich die anziehende Wirkung von CO_2-Gradienten auf die mitgeteilten mehr oder weniger willkürlich ausgelesenen Arten beschränkt.

Bisher war die Frage, ob CO_2 im Sinne einer Anziehung oder einer Abstossung auf Insekten wirken könne, umstritten. Die Arbeiten hierüber befassten sich jedoch mit oberirdisch lebenden fliegenden Arten bezw. Stadien. DETHIER (1947) fasst deren Resultate wie folgt

zusammen : « If CO_2 is to act either as an attractant or as a repellent, it must exceed in concentration that naturally present in the athmosphere, to wit, a few hundreth to several tenth of 1 per cent. The same prerequisite holds true of oxygene, hydrogene and methane. Much more careful work ist required before the action of these gases as attractants can be established without a shadow of doubt.»

Was CO_2 betrifft, so dürfen wir annehmen, diese Frage in bezug auf bestimmte bodenbewohnende Insektenlarven klargestellt zu haben.

Die Tatsache, dass CO_2 als sogenanntes (für den Menschen) geruchloses Gas von Insekten wahrgenommen werden kann, geht auch daraus hervor, dass es aktivierend wirken kann. LAARMANN (1958) fand, dass *Anopheles atroparvus* während dem Orientierungsprozess durch CO_2 stark aktiviert wird. Eine anziehende Wirkung stellte er andererseits nicht fest.

Die Anziehung von Bodenlebewesen zu CO_2-Quellen verlangt eine innerhalb gewisser Grenzen liegende Unempfindlichkeit gegenüber diesem Gas. Dies muss einerseits aus der erst bei hohen CO_2-Konzentration auftretenden Abstossung, andererseits aus den gegenüber der freien Atmosphäre bedeutend höheren CO_2-Gehalten der Bodenluft geschlossen werden. LUNDEGÅRDH (1925) fand im Boden Werte von 0,25 % bis 1,46 % CO_2 in 15 cm Tiefe, je nach Boden und Kulturart. Diese Werte liegen etwa 8 bis beinahe 50 mal höher als der CO_2-Gehalt der freien Atmosphäre. GHILAROV (1958) hat denn auch festgestellt, dass Bodeninsekten gegenüber diesen höheren CO_2-Konzentrationen des Bodens nur wenig empfindlich sind. Engerlinge von *Melolontha hippocastani* konnten von HURKA (1957) während 10 Tagen bei 12°C. in einer sehr hohen CO_2-Konzentration (gegen 100 %) gehalten werden, ohne einzugehen.

2. Wirksamkeit der CO_2-Orientierung und Verhalten auf ungeeigneten Wurzeln bezw. bei fehlender Nahrung (künstlicher CO_2-Quelle)

Betrachten wir nun die Wirksamkeit der CO_2-Orientierung für Bodenbewohner im Hinblick auf die Eignung zur Auffindung von Futterquellen (Wurzeln von Wirtspflanzen). Das unspezifische, von allen Pflanzenwurzeln abgegebene CO_2-Gas erscheint auf den ersten Blick als wenig sicherer Lockstoff, der zu Fehlleistungen in der Nahrungssuche führen muss. Wir konnten denn auch solche Fehlleistungen in Form von Anziehung zu Nichtwirtspflanzen feststellen. Es stellt sich deshalb hier die Frage nach der Zweckmässigkeit dieses Orientierungsprinzips und nach seiner Leistungsfähigkeit im Verhältnis zu anderen Orintierungsprinzipien (z. B. Licht).

Wir können feststellen, dass das Auftreten von Fehlleistungen während des Orientierungsprozesses nicht eine Erscheinung ist, die

sich auf den Fall der CO_2-Orientierung beschränkt. Die optische (hypsotaktische) Orientierung der Maikäfer führt diese auf ihrem Flug oft zu ungeeigneten Frassplätzen, weshalb in einem solchen Falle eine Neuorientierung notwendig ist (SCHNEIDER 1952). Die Kirschfliege findet bei der Eiablage die Kirschen auf optischem Wege, doch fliegt sie im Wahlversuch auch andere Früchte und künstliche Nachahmungen an (WIESMANN 1937).

Die Annäherung an ein Orientierungsziel garantiert also auch bei optischer Orientierung nicht in jedem Fall die Eignung des Zielobjektes. Nach Erreichung desselben wird vielmehr nun die optische Orientierung abgelöst durch eine direkte Prüfung des angesteuerten Objekts, sei es mit Hilfe der Geschmacks-, Geruchs- oder Tastsinnesorgane. Wir haben es also mindestens mit zwei Phasen der Orientierung zu tun, wobei die erste Phase eine Annäherung an ein allfällig geeignetes Ziel bringt, die zweite aber die Eignung des Zielobjektes selbst betrifft.

Diese Beziehungen treffen auch bei einer Orientierung nach CO_2-Gradienten zu. Wir haben dafür schon früher die Ausdrücke « Fern- bezw. Nahorientierung » verwendet, wobei im ersteren Fall die Reize zielunspezifischen, im zweiten Fall zielspezifischen Charakter haben. Da im Orientierungsablauf im allgemeinen vor den zielspezifischen Reizen zielunspezifische wahrgenommen werden, enthalten die beiden Begriffe auch einen Distanzfaktor. Wir weichen damit bewusst vom üblichen Gebrauch der Begriffe Nah- und Fernorientierung ab. Nach HERAN (1958) heisst Nahorientierung, dass sich das Tier durch Reize leiten lässt, die vom Ziel selbst ausgehen, während diese bei Fernorientierung von zielfernen Punkten herrühren. Die von uns für unseren Fall getroffene Unterteilung weicht also etwas ab, ermöglicht aber unseres Erachtens eine breitere Anwendung, die auch auf fliegende Insekten anwendbar ist.

Im Falle der Nahrungssuche (im Gegensatz zum Aufsuchen des Geschlechtspartners oder des Eiablageobjektes) muss unterschieden werden zwischen den Reizen, die die Auffindung einer Futterpflanze betreffen und denjenigen, die zu einer tatsächlichen Nahrungsaufnahme führen. DE WILDE (1958) bezeichnet die ersteren bei den Larven des Kartoffelkäfers als « orientating stimuli » (Licht, anziehende Geruchstoffe), die letzteren als « phagostimulants » oder im Falle der Ablehnung der Nahrung als « rejectants ». THORSTEINSON (1958) braucht die Begriffe anziehender Stoff (attractant) oder abstossender Stoff (repellent) nur für jene Orientierungsphase, die ein Zu- oder Wegwandern vom Substrat betrifft, also nicht auf dem Substrat selbst stattfindet. Eine die Fresstätigkeit stimulierende Substanz wird mit « acceptant », eine abgelehnte Substanz als « rejectant » bezeichnet, wobei die Reaktionen des Insekts kein Zu- oder Wegwandern in sich schliessen, also auf dem Substrat selbst erfolgen.

Die Tatsache, dass das Auffinden einer Wirtspflanze einerseits und die Annahme der Nahrung andererseits durch unterschiedliche Reize bestimmt wird, birgt in sich automatisch die Gefahr von Fehlleistungen (Ansteuerung ungeeigneter Wirtspflanzen). Kommen wir

nun auf die Verhältnisse bei der Orientierung auf Grund von CO_2-Gradienten zurück. Diese ermöglichen im Boden die Fern-Orientierung, ähnlich der optischen Orientierung bei fliegenden Insekten, wenn dieser Vergleich gestattet ist. Die CO_2-Orientierung ist jedoch oft noch weit weniger spezifisch als etwa die optische, können doch bei letzterer z. B. Formen, Farben etc. unterschieden werden, während CO_2 überhaupt von allen Pflanzen-Wurzeln abgegeben wird. Die Fehlleistungen auf Grund einer Orientierung nach CO_2-Gradienten müssten deshalb sehr gross und die Wirksamkeit dieser Einrichtung in Frage gestellt sein. Deshalb muss hier nun aber ein Faktor mitberücksichtigt werden, der dieser Feststellung entgegenwirkt und die Wahrscheinlichkeit von Fehlleistungen stark reduziert: die Polyphagie. Sie ist eine im Boden verbreitete Eigenschaft und trifft insbesondere auch für *O. sulcatus*, Drahtwürmer und Engerlinge zu.

THORSTEINSON (1958) schreibt: « ... The phagostimulants required by polyphagous insects must necessarily have a wide botanical distribution. In the latter (polyphagous) group host plant acceptance will be governed by the botanical distribution of toxic or rejectant substances that mask or interfere with the effect of the phagostimulants ... »

Dieses Zitat bezieht sich auf die Nahrungsannahme (food acceptance). Ähnliches gilt aber auch für das Auffinden der Nahrung (food-finding) polyphager Boden-Insekten. Der Attraktiv-Stoff (attractant) muss notwendigerweise weit oder allgemein verbreitet sein, was für CO_2 zutrifft. Eine Auslese der Wirtspflanze wäre durch abstossende Stoffe (repellents) denkbar, welche mit der anziehenden Wirkung von CO_2 interferieren oder diese überdecken. Möglich ist aber auch eine generelle Anziehung zu den Wurzeln mit darauffolgender Annahme oder Ablehnung derselben auf Grund geschmacklicher Wahrnehmungen. Annahme oder Ablehnung könnte hier im Sinne von THORSTEINSON (siehe Zitat oben) verstanden werden.

Ausser der Polyphagie gibt es noch einen weiteren Punkt, der das Risiko von Fehlleistungen, d. h. der Ansteuerung von Nichtwirtspflanzen bei CO_2-Orientierung reduziert. Im Falle von *O. sulcatus* erfolgt die Eiablage auf oder in der Nähe von Pflanzen, die ohnehin Wirtspflanzen sind. Die Selektion derselben geschieht also durch das oberirdisch lebende Imaginalstadium, und den schlüpfenden Larven verbleibt nur, deren Wurzeln zu finden. Da die Eier in der Nähe einer Wirtspflanze deponiert werden, wird die Wahrscheinlichkeit der Anziehung durch Wurzeln anderer Pflanzen verringert.

Werden nach einer Anziehung durch Wurzeln dieselben als Nahrung abgelehnt, so steht das Insekt vor einer neuen Situation. Wie reagiert die Larve von *O. sulcatus* auf diese Situation? Die gleiche Frage stellt sich, wenn anstelle von Wurzeln eine künstliche CO_2-Quelle die Anziehung bewirkte und also überhaupt keine Nahrung vorhanden ist. Wir haben Versuche erwähnt, in welchen sich die

Larven immer wieder und immer weiter von den Wurzeln entfernten, wieder zurückkehrten, sich wieder entfernten usw. Dasselbe trifft zu, wenn die CO_2-Quelle eine künstliche ist. Wenn die Larve keine Nahrung findet, bleibt sie nicht an der Stelle der höchsten CO_2-Konzentration, sondern wandert wieder von dieser weg, dann wieder zur CO_2-Quelle zurück usw.

Das Wegwandern von den Wurzeln einer als Nahrung ungeeigneten Pflanze bezw. einer künstlichen CO_2-Quelle zeigt die Eigenschaften einer gerichteten Reaktion und es ist wahrscheinlich, dass die Larve in diesem Moment negativ chemotaktisch auf den CO_2-Gradienten reagiert. Ein misslungener Versuch der Nahrungssuche würde also in einer Umkehr der Reaktion gegenüber CO_2 resultieren, wobei diese Umkehr die Larve von der ungeeigneten Nahrungsquelle wegführt. Eine erneute positive Reaktion gegenüber CO_2 tritt jedoch nach einiger Zeit wieder ein, worauf ein neuer Versuch unternommen wird, d. h. eine erneute Annäherung an eine CO_2-Quelle stattfindet. Dieser Mechanismus könnte es der Larve ermöglichen, eine neue Nahrungsquelle, d. h. eine andere geeignete Wurzelart zu finden. Infolge der grossen Widerstände im Boden ist allerdings zu vermuten, dass die Zahl der Fehlleistungen, die sich eine Larve erlauben kann, sehr begrenzt ist.

Über diesen Fragenkomplex müssten weitere Untersuchungen geführt werden.

ZUSAMMENFASSUNG

Diese Arbeit befasst sich mit der Orientierung bodenbewohnender, phytophager Insektenlarven, hauptsächlich *O. sulcatus*. Es wird besonders das Problem der Anziehung der Larven zu den Wurzeln der Wirtspflanzen untersucht.

Die Ergebnisse der Untersuchungen zeigen, dass die Larven von *O. sulcatus* durch die Wurzeln von Wirtspflanzen über eine Distanz von vielen Zentimetern (bis 10 cm und mehr) angezogen werden, und dass sie die Reizquelle in einer gerichteten Wanderung aufzufinden vermögen. Der Nachweis der Anziehung erfolgte durch zwei Methoden, nämlich Glasröhren- und Glasplattenversuche.

Die Untersuchungen über die Natur des anziehenden Stoffes haben ergeben, dass für die Anziehung das von den Wurzeln abgegebene CO_2 verantwortlich gemacht werden kann. Diese Tatsache bringt einen neuen Aspekt in das Problem der Orientierung von Bodenlebewesen. Apparatur und Methode zur Anziehung der Larven mittels künstlicher CO_2-Quellen werden beschrieben.

Als Folge der positiv chemotaktischen Reaktion auf CO_2-Gradienten konnte eine anziehende Wirkung von Larvenansammlungen beobachtet werden. Die CO_2-Ausscheidung der Larven und diejenige der Wurzeln wurden gemessen und mit denen unserer künstlichen CO_2-Quelle verglichen.

Der CO_2-Gradient während der Larvenorientierung konnte mittels

einer elektrokonduktometrischen Methode gemessen werden. Diese wird eingehend beschrieben. Es war möglich, die Gradienten sowohl in Versuchen mit Wurzeln als auch in Versuchen mit künstlicher CO_2-Quelle zu messen. Aus diesen Messungen geht hervor, dass zur Auslösung einer gerichteten Reaktion eine CO_2-Differenz von rund 0,1 Vol. % auf 10 cm Distanz notwendig ist.

Eine abstossende Wirkung von CO_2 begann in unseren Versuchen bei einer Konzentration zwischen 3,5 und 6,5 Vol. %. Die Werte variieren möglicherweise noch stärker, wobei äussere Faktoren mitspielen könnten.

Das Verhalten der Larven während des Orientierungsprozesses wird beschrieben und daraus abgeleitet, dass die gerichtete Wanderung in der Hauptsache einer klinotaktischen Orientierung entspricht. Es besteht die Möglichkeit, dass dieser eine Klino-Kinese vorangeht und eine Tropo-Taxis folgt.

Die Anziehung der Larven von *O. sulcatus* zu den Wurzeln hat einen Einfluss sowohl auf die Mortalität derselben, als auch auf den Befall der Wirtspflanze. Der Aufbau des Wurzelwerkes beeinflusst die Anziehung. Befallsunterschiede zwischen veredelten und unveredelten Reben können zum Teil hierauf zurückgeführt werden.

Anziehung durch CO_2-Gradienten konnte, abgesehen von den Larven von *O. sulcatus*, auch bei Drahtwürmern *(Agriotes)* und Engerlingen *(Melolontha)* beobachtet werden. Es besteht kein Grund zur Annahme, dass die Anziehung auf diese Arten beschränkt ist.

Die Orientierung bodenbewohnender Insektenlarven nach CO_2-Gradienten birgt das Risiko von Fehlleistungen in sich. Dieses Risiko wird durch die Polyphagie der Larven und die Wirtspflanzenselektion der Imagines bei der Eiablage stark vermindert.

Die Begriffe Nah- und Fernorientierung sind in etwas modifizierter Form auch bei der Orientierung nach CO_2-Gradienten im Boden anwendbar.

RÉSUMÉ

Ce travail est principalement consacré à l'étude de l'orientation, vers les racines de leurs plantes-hôtes, des larves phytophages souterraines, en particulier de celles de l'Otiorrhynque sillonné (*Otiorrhynchus sulcatus* F.).

Les recherches entreprises ont montré que les larves d'*O. sulcatus* sont attirées vers les racines de la plante-hôte, en l'occurrence la vigne, d'une distance de plusieurs centimètres (jusqu'à 10 et plus) et qu'elles trouvent la source attractive en parcourant un trajet orienté. La preuve de cette orientation a été apportée à l'aide de deux méthodes d'investigation, avec tubes et plaques de verre, et l'on a montré que la substance attractive n'était autre que le CO_2 libéré par la respiration des racines. Cette constatation jette un jour nouveau sur le problème de l'orientation des organismes phytophages souterrains.

L'attirance a été vérifiée avec une source artificielle de CO_2, selon une méthode décrite en détail.

Ensuite de la réaction chimiotactique positive à un gradient croissant de CO_2, on a mis en évidence une action attractive des rassemblements larvaires. Les quantités de CO_2 émises par les larves et par les racines ont été mesurées et comparées à celles de notre source artificielle de gaz.

Le gradient de CO_2 durant l'orientation des larves a pu être mesuré à l'aide d'une méthode de conductibilité électrique, tant dans les expériences réalisées avec les racines que dans celles faisant appel à une source artificielle du gaz. Il ressort de ces mesures, qu'une différence de l'ordre de 0,1 vol. % de CO_2 sur une distance de 10 cm est nécessaire pour déclencher une réaction orientée.

Dans nos expériences, nous avons constaté une action répulsive du CO_2 à partir d'une dose de 3,5 à 6,5 vol. %, selon les cas. Ces valeurs varient peut-être dans de plus grandes limites sous l'influence de facteurs externes.

Le comportement des larves durant le processus d'orientation est décrit en détail ; il ressort de son étude que nous avons principalement affaire à une orientation clinotactique. Il est cependant possible que cette clinotaxie soit précédée d'une clinocinèse et suivie d'une tropotaxie.

L'attirance exercée par les racines sur les larves d'*O. sulcatus* a une influence, d'une part sur la mortalité de ces dernières, d'autre part sur le degré d'attaque de la plante-hôte. Les différences observées dans les dégâts sur vignes greffées et non greffées doivent être attribuées, en grande partie, à la structure du système radiculaire.

Ce mécanisme attractif par un gradient croissant de CO_2 a également été observé chez les Vers fil de fer *(Agriotes)* et les Vers blancs *(Melolontha)*. Il y a tout lieu de croire qu'il se manifeste chez d'autres espèces.

Ce comportement des larves d'insectes vivant dans le sol peut conduire à des « erreurs » d'orientation, compensées toutefois, dans une large mesure, par la polyphagie de ces larves et par la sélection des plantes-hôtes par les femelles pondeuses.

Les notions d'orientation à courte et à longue distance définies dans le cas de l'abeille domestique devraient être révisées pour être applicables au cas des larves souterraines.

SUMMARY

This paper deals with the orientation of soil inhabiting polyphagous insect larvae mainly *Otiorrhynchus (= Brachyrhinus) sulcatus*, with special reference to the problem of the attraction of the larvae to the roots of the host plants.

The results show that larvae of *O. sulcatus* are attracted to the host plant's roots from as great a distance as 10 cm or more and that the source of stimulation is reached by directed movements. The attraction was studied by means of two methods ; glass tubes and glass plates.

Studies concerning the nature of the attracting substances have shown that the CO_2 given off by the plant roots can be held responsible for the attraction. Apparatus and methods for the attraction of the larvae by means of artificial CO_2-sources are described.

As a result of the positive chemotactic reaction to CO_2-gradients, aggregations of larvae may serve as centres for further attraction. The CO_2 excretion of the larvae and the roots were measured and compared with our artificial CO_2-sources.

The CO_2-gradients during the larvae's orientation could be measured electroconductometrically. This method is described in full. By the

above means it was possible to measure CO_2-gradients in experiments with both roots and artificial CO_2 sources. As a result of these measurements, it was found that a CO_2 difference of 0.1 % over a distance of 10 cm was necessary in order to cause a directed movement.

The larvae were repelled by a CO_2 concentration of 3.5–6.5 Vol. %. These values may in all possibility vary even more.

The behaviour of the larvae during the orientation process is described and it has been inferred that the directed movement is mainly the result of klinotactic orientation. The possibility exists that this type of reaction is preceeded by a klino-kinesis and is followed by a tropo-taxis.

The attraction of the *O. sulcatus* larvae to the roots has an influence not only on the mortality of the larvae but on the degree of infestation of the host plants. The form of the root system influences the attraction. Differences in degree of infestation between grafted and non-grafted vines can in part be explained by the effect of these root patterns.

Attraction by CO_2-gradients could in addition to those observed in *O. sulcatus* be also observed in wireworms *(Agriotes)* and white grubs *(Melolontha)*. There is no basis to believe that the attraction is limited to these species.

The orientation of soil-inhabiting insect larvae by means of CO_2 gradients entails the risk that they may be attracted to the wrong roots. This possibility is in part offset by the polyphagy in the larvae as well as by selection of the proper host plant by imagos for their egg laying.

The concepts of "long-distance" and "short-distance" orientation may, in somewhat modified form be used in the case of CO_2 orientation in the soil.

XI. LITERATURVERZEICHNIS

ANDERSEN, K. TH., 1931. *Reizphysiologisches Verhalten und Biologie der Sitona lineata-Larve.* Zeitschr. vergl. Physiol. 15, 749–783.

DETHIER, V. G., 1947. *Chemical Insect Attractants and Repellents.* The Blakiston Company Philadelphia and Toronto, 289 Seiten.

DE WILDE, J., 1958. *Host plant selection in the colorado beetle larva (Leptinotarsa decemlineata Say).* Ent. exp. et appl. 1, 14-22.

ENE, J. M., 1942. *Experimentaluntersuchungen über das Verhalten des Maikäferengerlings (Melolontha spec.).* Zeitschr. f. angew. Entom. 29, 529–600.

FALCONER, D. S., 1945 a. *On the behaviour of wireworms of the genus Agr otes Esch. (Col., Elat.) in relation to temperature.* J. exp. Biol. 21, 17–32.

— 1945 b. *On the movement of wireworms of the genus Agriotes Esch. (Coleoptera, Elateridae) on the surface of the soil and their sensitivity to light.* J. exp. Biol. 21, 33–58.

FEYTAUD, J., 1918. *Etude sur l'Otiorrhynque sillonné (Otiorrhynchus sulcatus Fabr.).* Ann. Serv. Epiph. 5, 145–192.

FRAENKEL, G. S. und GUNN, D. L., 1940. *The Orientation of Animals.* Clarendon Press, Oxford, 352 Seiten.

FREY-WYSSLING, A., 1949. *Stoffwechsel der Pflanzen.* Büchergilde Gutenberg, Zürich, 288 Seiten.

GADD, C. H. und LOOS, C. A., 1941. *Host specialization of Anguillulina pratensis (De Man), I Attractiveness of roots.* Ann. Appl. Biol. 28, 372–381.

GHILAROV, M. S., 1958. *Adaptations of insects to soil dwelling.* XV Int. Congr. Zool., Sect. IV, Paper 14.

GUNN, D. L., siehe FRAENKEL.

HERAN, H., 1958. *Die Orientierung der Bienen im Flug.* Ergebnisse der Biologie 20, 199–239.

HERING, M., 1958. *Der Gefurchte Dickmaulrüssler als Rebschädling.* Flugblatt Nr. 77, Biol. Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft, Bernkastel-Kues. 6 Seiten.

HURKA, K., 1957. *Experimentaluntersuchungen über die Œkologie der Maikäferengerlinge (Melolontha hippocastani F.).* Zeitschr. angew. Entom. 41, 1–16.

KIENITZ, M., 1892. *Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung des Maikäfers.* Zeitschr. f. Forst- und Jadgwesen 24, 99–109.

KLINGLER, J., 1957. *Über die Bedeutung des Kohlendioxyds für die Orientierung der Larven von Otiorrhynchus sulcatus F., Melolontha und Agriotes (Col.) im Boden. (Vorläufige Mitteilung.)* Mitt. Schweiz. Entom. Ges. 30, 317-322.

— 1957. *Vorläufige Mitteilung über Unterschiede zwischen wurzelechten Europäer-Reben und Unterlagenreben in bezug auf Befall und Schaden durch den Gefurchten Dickmaulrüsslet (Otiorrhynchus sulcatus* F.). Schweiz. Zeitschr. Obst- und Weinbau 66, 513–516 und 538–540.

— 1958. *Der Einfluss von Kulturmassnahmen auf den Dickmaulrüssler-Befall.* Schweiz. Zeitschr. Obst- und Weinbau 67, 237–239.

KÖHLER, O., 1932. *Beiträge zur Sinnesphysiologie der Süsswasserplanarien.* Zeitschr. vergl. Physiol. 16, 606–756.

LAARMANN, J. J., 1958. *Host-seeking behaviour of malaria mosquitos.* XV Int. Congr. Zool., Sect. VIII, Paper 24.

LEES, A. D., 1943. *On the behaviour of wireworms of the genus Agriotes Esch. (Col. Elat.).* J. exp. Biol. 20, 43-60.

LINFORD, M. B., 1939. *Attractiveness of roots and excised shoot tissues to certain nematodes.* Proc. Helminth. Soc. Washington 6, 11–18.

LOOS, C. A., siehe GADD.

LUNDEGÅRDH, H., 1925. *Klima und Boden in ihrer Wirkung auf das Pflanzenleben.* Verlag G. Fischer, Jena, 419 Seiten.

MARSHALL, J., 1935. *The location of olfactory receptors in insects: a review of experimental evidence.* Trans. R. Ent. Soc. Lond. 83, 49–72.

MCGOVRAN, E. R., 1931. *A method of measuring tracheal ventilation in insects and some results obtained with grasshoppers.* Ann. Ent. Soc. Am. 24, 751–761.

MILLER, E. C., 1938. *Plant Physiology.* Mc-Graw-Hill Book Company Inc., New York and London, 1201 Seiten.

SCHNEIDER, F., 1952. *Untersuchungen über die optische Orientierung der Maikäfer (Melolontha vulgaris F. und M. hippocastani F.) sowie über die Entstehung von Schwärmbahnen und Befallskonzentrationen.* Mitt. Schweiz. Ent. Ges. 25, 269–340.

SCHWERDTFEGER, F., 1939. *Untersuchungen über die Wanderungen des Maikäfer-Engerlings (Melolontha melolontha L.* und *Melolontha hippocastani F.*) Zeitschr. f. angew. Entom. 26, 215–251.

SMITH, F. F., 1932. *Biology and Control of the Black Vine Weevil.* Techn. Bull. U.S. Dep. Agr. No. 325.

SUBKLEW, W., 1934–1935. *Reizphysiologisches Verhalten der Larve von Agriotes obscurus* L. Zeitschr. vergl. Physiol. 21, 157–166.

THIEM, H., 1922. *Zur Biologie und Bekämpfung des Gefurchten Dickmaulrüsslers.* Zeitschr. angew. Ent. 8, 389–402.

— 1932. *Der Gefurchte Dickmaulrüssler (Otiorrhynchus sulcatus F.) als Gewächshaus- und Freilandschädling.* Die Gartenbauwiss. 6, 519–540.

THORPE, W. H. et al., 1947. *The behaviour of wireworms in response to chemical stimulation.* J. exp. Biol. 23, 234–266.

THORSTEINSON, A. J., 1958. *The chemotactic influence of plant constituents on feeding by phytophagous insects.* Ent. exp. et appl. 1, 23–27.

WIESMANN, R., 1937. *Die Orientierung der Kirschfliege Rhagoletis cerasi L. bei der Eiablage.* Landw. Jb. Schweiz., 1080–1109.

WIGGLESWORTH, V. B., 1955. *Physiologie der Insekten.* Deutsche Übersetzung von M. Lüscher. Birkhäuser Verlag Basel und Stuttgart, 823 Seiten.