

Temperaturabhängige Entwicklungsraten des Rüben nematoden *Heterodera schachtii*, Teil 4: Auswertung von Klimakammerversuchen unter konstanten Temperaturen

Kai Schmidt, Nemaplot, 1993¹

Zusammenfassung

Zuckerrüben wurden in Topfversuchen bei konstanten Temperaturen im Bereich von 12°C bis 30°C angezogen. Neben der nematodenfreien Kontrolle wurde die Versuchsvarianten zur Saat mit einer bestimmten Menge Eier und Larven von *Heterodera schachtii* inokuliert. Jeder Temperaturversuch bestand aus 10 Auswaschungsterminen. Zu jedem Termin wurden Wurzelphysiologie und Nematodenstadien beobachtet. Anhand der Ergebnisse ließen sich nicht nur die Entwicklungsraten für den Rüben nematoden schätzen, sondern ermöglichten zusätzlich eine funktionale Beschreibung der frühen Interaktion von Wurzeldynamik und Nematodendichten in Form einer sogenannten Konsumfunktion. Die Ergebnisse verdeutlichen wie komplex die Dynamik beider gekoppelter Systeme von der Temperatur abhängen und etwaige Ertragsverluste nicht ausschließlich in Bezug zur Ausgangsverseuchung des Nematoden stehen.

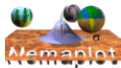
1 Einleitung

Ausgehend von den Modelltheorien sowohl hinsichtlich des erweiterten Lesliemodells als auch die Interaktion mit der Wirtsdynamik sind für die notwendigen Parameterschätzungen der Temperaturresponsefunktionen entsprechende Versuche unter kontrollierten Klimabedingungen durchgeführt worden. Das Versuchsdesign ist zwingend durch das Modell vorgegeben worden. Untersucht wurden vor allem die Entwicklungsraten des Nematoden unter verschiedenen konstanten Temperaturen, der Einfluss der Wurzeldynamik der Zuckerrübe auf die Populationsdynamik des Nematoden und die entsprechende Rückkoppelung. Die aus diesen Versuchen hervorgegangenen Ergebnisse sind für die weitere Modellentwicklung und Parameteridentifizierung notwendig.

2 Material und Methoden

2.1 Vorversuche

¹ Die Klimakammerversuche wurden von 1991 bis 1993 im Institut für Bodenökosysteme der Landwirtschaftlichen Fakultät der Universität Bonn durchgeführt



Für die geplanten Versuche sind keinerlei Vorinformation vorhanden gewesen. Es galt, bei den gegebenen räumlichen Verhältnissen, die nur eine begrenzte Versuchsgröße erlaubten, eine möglichst geringe Varianz der Messergebnisse zu erzeugen. Zu diesen Vorversuchen gehörten neben der Frage des Versuchsaufbaus, der Gewinnung des Nematodeninokulums und der Wahl der zu untersuchenden Parameter, vor allem die Saatgutwahl und die Wahl der Inokulumsart.

2.1.1 Gewinnung des Nematodeninokulums

Aus einer Gewächshauszucht wurden *H. schachtii*-Zysten mit Hilfe der Nasssiebmethode ausgewaschen, mit Magnesiumsulfat (MgSO_4 ; 1,28g/ml) aufgeschwämmt und unter einem Binokular verlesen. Die Gewinnung der Eier und Larven erfolgt durch Zerschlagen der Zysten in einem Waring Blendor bei 20 000 Upm. Um die Eier- und Larvensuspension von Zystenfragmenten zu reinigen, wurde die Suspension über eine Siebkombination von 250, 100, 45 und 25 μm gegossen. Mit Hilfe einer Hawksleyzählkammer wurde die Anzahl der Eier und Larven/ml der Suspension ermittelt und dann auf 1500 Eier/ml eingestellt.

Folgende Parameter wurden gemessen:

Wurzelfrischgewicht:

Die Wurzeln wurden ausgewaschen und nach Abtrennen des Sprosses und Entfernung des anhaftenden Wassers gewogen.

Anzahl eingedrungener Larven:

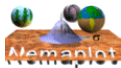
Die Wurzeln wurden mit Milchsäure-Säurefuchsin-Färbelösung durch Aufkochen in einem Mikrowellenofen angefärbt. Nach Überführung der Wurzeln in H_2O wurden sie mit einem Ultra-Turrax für 10 Sekunden bei 20 000 Upm zerkleinert und in eine Zählkammer überführt. Die Auswertung erfolgte unter einem Binokular, wobei die Anzahl und das Entwicklungsstadium der eingedrungenen Nematoden erfasst wurde.

Wurzelgesamtlänge:

Die zuvor im Ultra-Turrax zerkleinerten Wurzeln wurden einschließlich aller Seitenwurzeln mit einem 'Root Length Scanner' gemessen.

2.1.2 Untersuchungen zur Inokulationsmethode

2.1.2.1 Inokulation mit Eiern und Larven zur Saat



Als Versuchsgefäße fanden selbstgefertigte Töpfe (Länge 20 cm; Durchmesser 4,5 cm) mit einem Fassungsvermögen von 300 cm³ Quarzsand Verwendung.

Pro 100 cm³ Quarzsand wurden 1500 Eier und Larven inokuliert, indem alle 4-5 cm Sandschicht 1 ml Eier und Larven Suspensionen (1500 E.u.L./ml) zugegeben wurde. In die abschließende 4-5 cm dicke Sandschicht wurden 2 Zuckerrübensamen (KWS/Eva pilliert) ausgesät. Bei einer Keimung beider Saatkörner wurde eine der Pflanzen entfernt. Auf diese Weise wurden für 3 Auswaschtermine und 6 Wiederholungen 18 Töpfe angesetzt. Als Kontrolle wurden 9 nicht mit Nematoden inokulierte Töpfe angesetzt. In Abständen von 7 Tagen wurden jeweils sechs Töpfe (bzw. 3 Kontrollen) ausgewaschen und ausgewertet.

2.1.2.2 Zysteninokulation

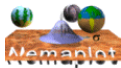
H. schachtii - Zysten aus einer Gewächshauszucht wurden nach der oben beschriebenen Methode gewonnen (1.2). Ein Teil der gewonnenen Zysten wurde in einem Homogenisator (B. Bradun Melsungen AG) bei 1000 Upm für 20 Sekunden gequetscht und die Anzahl der Eier/Zyste ermittelt. Entsprechend der Eizahl/Zyste wurden so viele Zysten verlesen, dass 4500 Eiern und Larven/ Topf inokuliert wurden. Die Töpfe wurden zur Hälfte mit Quarzsand gefüllt und die entsprechende Anzahl Zysten inokuliert. Danach wurden die Töpfe ganz gefüllt und 2 Zuckerrübensamen ausgesät. Zur Kontrolle wurden 9 nicht mit Nematoden inokulierte Töpfe angesetzt. Die Versuchsbedingungen und die Auswertung entsprechen der oben beschriebenen Verfahren.

2.1.2.3 Inokulation mit Eiern und Larven nach Auflauf der Zuckerrüben

In dieser Variante wurde nur ein Auswaschtermin untersucht und daher 9 Töpfe (3 Kontrollen und 6 Wiederholungen) mit jeweils 300 cm³ Quarzsand gefüllt. Pro Topf wurden 2 Saatgutpillen ausgesät und bei Keimung beider Samen eine Pflanze entfernt. Die Töpfe wurden in der Klimakammer bei 18°C aufgestellt. 8 Tage nach der Saat erfolgte Inokulation von 6 Töpfen mit einer Eier- und Larvensuspension (4500 E+L/Topf). Hierzu wurden mit einem Pekierholz drei Löcher in den Sand eines Topfes gebohrt. Pro Loch wurde je 1 ml (1500 Eier und Larven/ml) der Suspension inokuliert und das Loch anschließend wieder verschlossen. 3 Töpfe, die nicht mit Nematoden inokuliert wurden dienten als Kontrolle. Nach 21 Tagen wurden die Pflanzen ausgewaschen und die Versuchsdaten erhoben.

2.1.3. Einfluss unterschiedlichen Saatgutes auf das Wurzelwachstum

Aufgrund starker Streuung des Parameters Wurzelgewicht zwischen den Einzel-



pflanzen sollte untersucht werden, ob diese Varianz durch die Auswahl geeigneten Saatgutes reduziert werden kann. Es wurden 3 unterschiedliche Saatgutsorten von KWS getestet.

1. EVA, unpilliert,
2. EVA, pilliert mit TNTD und Mesurol,
3. Reine Linie (9A0099),

Hierzu wurden 30 Töpfe mit Quarzsand gefüllt und jeweils 10 Töpfe mit einer der drei Saatgutsorten von KWS gesät. Es wurden zwei Samen/Topf ausgesät und die als zweite auflaufende Pflanze entfernt. Die Töpfe wurden unter den oben beschriebenen Bedingungen aufgestellt. Nach 21 Tagen wurden die Pflanzen aus dem Sand ausgewaschen und das Wurzelfrischgewicht ermittelt. Als Vergleichskriterium wurde die Standardabweichung des Wurzelgewichts der 10 Pflanzen herangezogen.

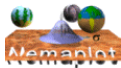
2.2 Temperaturversuche

2.2.1 Versuchsbedingungen

Die Töpfe wurden in einer Klimakammer aufgestellt. Zur Kontrolle der tatsächlichen Temperatur wurde ein Temperaturschreiber aufgestellt. Die Bewässerung erfolgte mit Hilfe einer Tröpfchenbewässerungsanlage, wobei jeden 3. Tag eine Minute lang bewässert wurde. Die zugeführte Wassermenge richtete sich nach der Versuchstemperatur. Eine anfänglich geplante manuelle Bewässerung hat sich im Hinblick auf den bei den verschiedenen Temperaturen benötigten Wasserbedarf der Pflanzen als zu störanfällig herausgestellt. Zusätzlich wurden die Töpfe einmal in der Woche mit 5 ml 0,1 %igem NPK-Dünger (Wuxal 12-4-6) gedüngt.

Die Gewinnung der Eier und Larvensuspension erfolgte wie oben beschrieben. Das Versuchsspektrum ergab sich anhand der Vorinformationen, die aus der Literatur bezogen werden konnten (COOKE & THOMASON, 1979; DECKER, 1969; GRIFFIN, 1988; JOHNSON & VIGLIERCHIO, 1969 a; JONES, 1975 a; THOMASON & FIFE, 1962). Die Entwicklungsdauer von *H. schachtii* für die Vollendung einer Generation variiert in Abhängigkeit von der Temperatur zwischen 20 bei der vermuteten optimalen Temperaturstufe von 28°C und 70 Tagen bei ungefähr 12°C. Damit ergab sich folgender Versuchsaufbau für die Temperaturexperimente (Tab. 1):

Es wurden 170 Töpfe bei 10 Auswaschterminen aufgestellt. Pro Auswaschtermin wur-



den 10 inokulierte Töpfe angesetzt (= 100 Töpfe) und zur Kontrolle 7 nicht inokulierte Töpfe (= 70 Töpfe). Die Entnahme zu jedem Auswaschtermin erfolgte vollständig randomisiert, um Standorteffekte innerhalb der Klimakammer auszuschließen. Die Töpfe wurden mit der oben beschriebenen Inokulationsmethode mit Eiern und Larven

Tab. 1: benötigter Zeitplan des Versuchsaufbaus

Temperatur	Gesamt (Tage)	Auswaschung (Tage)
12°C	70	7
18°C	50	5
21°C	50	5
24°C	42	4
26°C	30	3
28°C	20	2
30°C	30	3

angesetzt. Die Versuchsdauer eines Versuches, sowie die jeweiligen Auswaschtermine richteten sich nach der verwendeten Temperaturstufe (Tab. 4.1). Zu jedem Termin wurden 10 inokulierte Töpfe und 7 Kontrollen ausgewaschen und die oben beschriebenen Parameter erfasst.

3 Ergebnisse

3.1 Einfluss der Inokulationsmethode auf die Eindringung und das Wurzelwachstum
Aus Abb. 1 ist ersichtlich, dass die Inokulationsmethode einen deutlichen Effekt auf die Anzahl eingedrungener Larven hatte. Die geringsten Werte wurden bei der Inokulation mit Zysten gefunden, wohin gegen eine Inokulation nach dem Auflauf der Rüben zu extrem hohen Eindringungsraten führte. Der Unterschied in der Wurzellänge zwischen den beiden Varianten mit einer Inokulation von Eiern und Larven war nur minimal. Die Variante mit der Zysteninokulation wies demgegenüber ein deutlich reduziertes Wurzelwachstum auf.

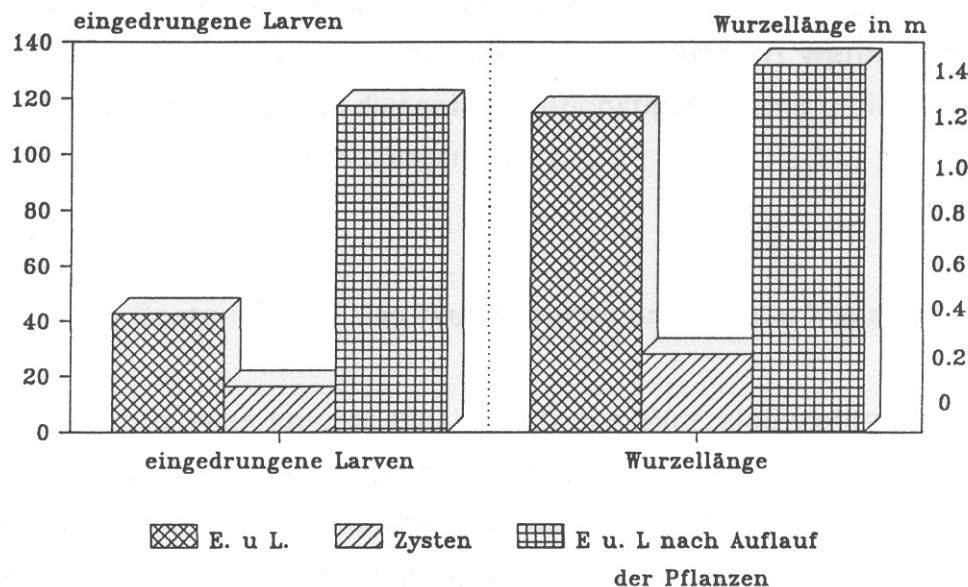


Abb. 1: Einfluss der Inokulationsmethode auf die Larveneindringung und das Wurzelwachstum

Obwohl die Inokulationsmethode "Eier und Larven nach dem Auflauf" die besten Resultate aufweist, wurde dieses Verfahren verworfen. Erstens entspricht dieses Verfahren nicht den natürlichen Bedingungen und zweitens ist bekannt, dass solche Methoden zu einer deutlichen Wurzelschädigung führen (GRIFFIN, 1981).

Die Inokulation mit Zysten wurde nicht verwendet, da die Eindringungsrate zu niedrig lag, bzw. in einigen Pflanzen gar keine Eindringung festzustellen war. Dies könnte daran liegen, dass der Schlupf der Larven aus der Zyste sich über einen zu langen Zeitraum erstreckt. Darüber hinaus ist die Fitness der Eier und Larven in jeder einzelnen Zyste nicht feststellbar. Es ist möglich, dass nicht alle Larven aus der Zyste schlüpfen können und somit wird das eingestellte Inokulum verkleinert. In diesem Versuchsglied ist ein sehr geringes Wurzelgewicht festzustellen. Einerseits könnte daraus die geringe Eindringung resultieren, andererseits ist aber auch zu vermuten, dass durch die parallele Entwicklung von inzystierten Eiern und Larven und des Wurzelwachstums der Larvenschlupf während der empfindlichen Phase des Wurzelwachstums auftrat.

Für den Temperaturversuch wurde die Inokulationsmethode mit Eiern und Larven verwendet, da hier die Eindringungsrate vergleichsweise günstig lag. Das Inokulum kann von der Anzahl der Eier und Larven/ml genauer definiert werden als bei der Zysteninokulation. Ferner lag bei dieser Inokulationstechnik eine geringere Varianz zwischen den

einzelnen Wiederholungen vor.

3.2 Einfluss des Saatgutes auf das Wurzelwachstum und die Varianz

Das pillierte Saatgut wies sowohl hinsichtlich des Wurzelgewichtes als auch in Hinblick auf die Wurzellänge ein deutlich größeres Wachstum auf als die beiden anderen Varianten (Abb. 2). Die anderen Varianten unterschieden sich bei beiden untersuchten Parametern nur minimal. In Bezug auf die Standardabweichung des Wurzelgewichtes wies die Reine Linie die geringste Varianz auf (Tab. 2).

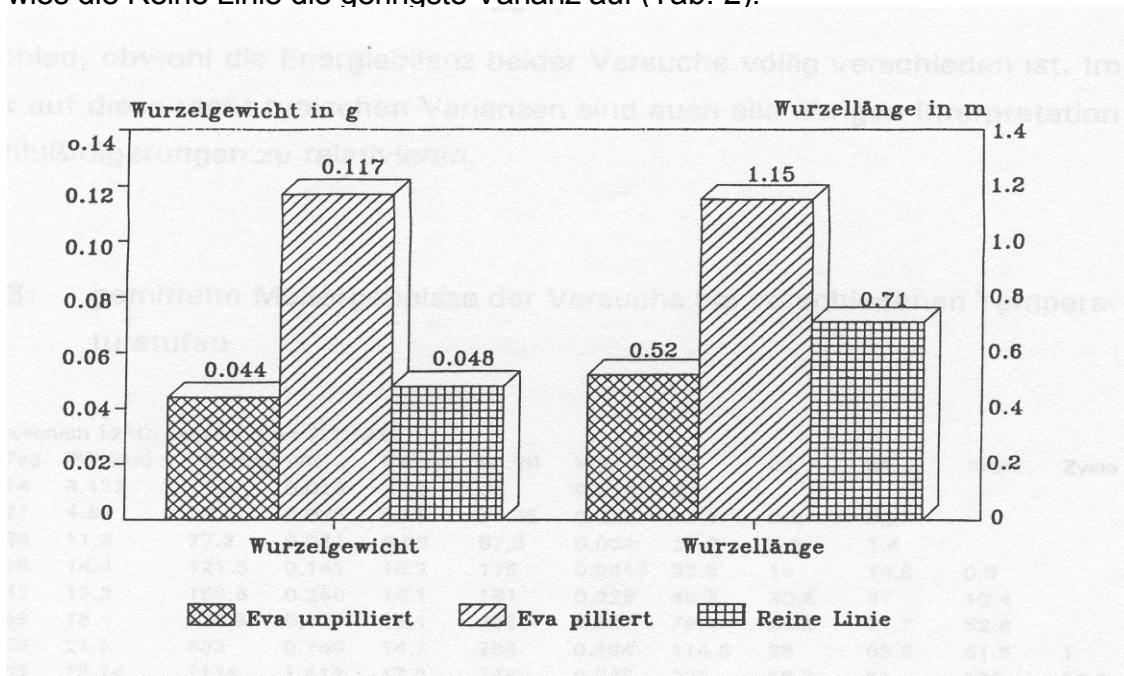


Abb. 2: Einfluss untersuchter Saatgutsorten auf das Wurzelwachstum

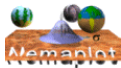
Tab. 2: Standardabweichung des Wurzelgewichtes der untersuchten Saatgutsorten

Reine Linie: $s = 0,014$

EVA, unpilliert: $s = 0,031$

EVA, pilliert: $s = 0,051$

Das größere Wurzelwachstum der pillierten Sorte ist vermutlich auf die in der Pille applizierten Pflanzenschutzmittel zurückzuführen. Ein gebeiztes Saatgut wurde jedoch für die Versuche ausgeschlossen, um Nebeneffekte durch die Beize zu vermeiden. Da die Eindringung von Nematoden in die Wurzel vom Wurzelwachstum abhängig ist, musste



für die Versuche garantiert werden, dass ein möglichst einheitliches Wurzelwachstum vorliegt. Da die Reine Linie die geringste Standardabweichung aufwies, wurde diese für die Temperaturversuche verwendet.

3.3 Ergebnisse der Hauptversuche

Die gemittelten Ergebnisse der Versuche sind in Tab. 3 dargestellt. Die Varianz ist der Übersicht halber nicht mitangegeben, es ergab sich aber ein durchschnittlicher Variationskoeffizient von ca. 100%. Diese Varianz ist sowohl bei den Biomasseparametern, als auch für die absoluten Anzahlen der gemessenen Nematodenstadien zu beobachten. Mittelwertsvergleiche zwischen den einzelnen Temperaturvarianten, z.B. zwischen 18°C und 28°C führen damit statistisch zu keinem Unterschied, obwohl die Energiebilanz beider Versuche völlig verschieden ist. Im Hinblick auf diese recht typischen Varianzen sind auch alle übrigen Interpretation und Schlussfolgerungen zu relativieren.

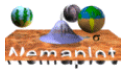
Tab. 3: gemittelte Messergebnisse der Versuche bei verschiedenen Temperaturstufen

Temperaturversuch 12°C, angesetzt am 7.1.1993

Datum	Tag	PW.(cm)	WL.(cm)	WG.	PW (N)	WL(N)	WG	L2	L3	L4	Adult	Zyste	Σ
21.1.93	14	3.132	19.5	0.013	4.12	35	0.024	5.2					5.2
28.1.93	21	4.68	28.6	0.029	5.38	17.85	0.028	14.1	0.8	0.2			15.1
4.2.93	28	11.3	77.2	0.071	6.96	57.5	0.063	27.6	3.2	1.6			32.4
11.2.93	35	14.4	121.5	0.141	10.7	115	0.0916	32.6	14	14.6	0.9		62.5
18.2.93	42	13.2	168.6	0.266	14.1	161	0.226	46.7	30.5	37	10.4		124.6
25.2.93	49	18.4	323.3	0.426	16.1	295	0.361	79.4	25.8	61.7	52.8		219.7
4.3.93	56	21.5	633	0.746	14.7	366	0.394	114.6	28	63.5	61.6	1	268.7
11.3.93	63	19.14	1118	1.412	17.9	742	0.746	200	55.7	61	109	10.3	436
18.3.93	70	21.5	998	0.998	17	1126	0.881	297	71	90	181	57.5	699

Temperaturversuch 18°C, angesetzt am 4.1.1991

Datum	Tag	PW.(cm)	WL.(cm)	WG.	PW (N)	WL(N)	WG	L2	L3	L4	Adult	Zyste	Σ
9.1.91	5	3.3	26	0.0176	4	96	0.016	1					1
14.1.91	10	7.4	29	0.0196	10.25	33	0.0226	3.5	0.2				3.7
9.1.91	15	7.15	20.9	0.0252	13.1	17.8	0.025	11.2	1.9	0.33			13.4
24.1.91	20	10.33	31	0.0422	16.18	21.9	0.0476	1.4	0.63	0.25	1.75		4
29.1.91	25	12.16	34.3	0.0256	14.73	57.5	0.0274	0.25	0.125	0.5	2.875		3.8
4.2.91	31	13.1	106.7	0.0400	19.3	63.75	0.0576	3.125	0.125	0.375	1.875	0.125	6.6
9.2.91	36	14.28	156.0	0.0878	18.22	117.1	0.0827	1.43	0.29	0.15	4.71	0.29	7
14.2.91	41	16.46	115	0.0988	19.1	125.0	0.0800	6.7	1.7	0.7	3.15	1.43	13.7
18.2.91	45	19.4	106	0.0824	18.33	131.25	0.0676	4.125	0.75	0.5	0.75	3.25	9
23.2.91	50	19.6	117	0.0785	17.47	162.5	0.0710	2.63	0.25	0.5	0.5	1.875	6



Temperaturabhängige Entwicklung von *Heterodera schachtii*

Temperaturversuch 21°C, angesetzt am 19.5. 1992

Datum	Tag	PW.(cm)	WL.(cm)	WG.	PW (N)	WL(N)	WG	L2	L3	L4	Adult	Zyste	Σ
24.5.92	5	4.3	17.5	0.0117	5.25	21	0.0142	5.3					5.3
29.5.92	10	6.98	21	0.0141	6.76	13	0.0209	24.9	6.2	1			32
3.6.92	15	9.56	25.8	0.0315	7.67	18.5	0.0177	22	16.1	31.9	0.1		70.1
8.6.92	20	16.8	58.3	0.0407	7.1	18.3	0.0174	16.1	14.4	36.9	20		87
13.6.92	25	15.38	36	0.0374	7.7	28.75	0.0125	12.1	13.9	37.5	12.9	23.1	99
18.6.92	30	18.4	117.1	0.0564	10.4	50.5	0.0187	12.9	5.5	18.7	11.9	31	79
23.6.92	35	19.6	182.1	0.0706	10.3	33.13	0.0195	2.3	0.75	3.0	7.25	41.25	55
28.6.92	40	18.6	257	0.1343	10.12	87.9	0.0309	53.0	9.9	7.7	4.85	116	139
3.7.92	45	16.8	222	0.159	13.6	58.3	0.026	111	4	3.8	5.67	103.3	227
8.7.92	50	25.2	1250										

Temperaturversuch 24°C, angesetzt am 27.3. 1991

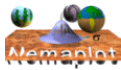
Datum	Tag	PW.(cm)	WL.(cm)	WG.	PW (N)	WL(N)	WG	L2	L3	L4	Adult	Zyste	Σ
2.4.91	7	9.39	27	0.0181	8.82	29	0.0196	0.6					0.6
4.4.91	9	11.9	14.3	0.0264	11.43	33	0.0225	1.2	0.1				1.3
8.4.91	13	11.94	34.29	0.0327	14.1	14	0.0296	4.5	0.1	0.2	2.3		7.1
12.4.91	17	14.52	75.0	0.0423	15.25	23	0.0327	2.4	0.9	1.4	5.9		10.6
16.4.91	21	15.12	108.3	0.129	16.39	37.8	0.0994	3.8	1.22	1.44	3.1		9.5
20.4.91	25	17.65	236.7	0.201	19.88	147.8	0.1692	14.6	6.3	4.89	8.0	0.22	30
24.4.91	29	18.9	315	0.291	20.4	154.4	0.1731	18.11	6.55	4.44	9.0	12.11	34
28.4.91	34	25.0	531.4	0.403	22.05	337.0	0.3090	47.7	12.7	6.7	12.9	19.6	99.6
2.5.91	38	23.88	808	0.568	22.21	487.1	0.2822	73.3	31.0	18.0	16.6	29.3	168.2
6.5.91	42	23.3	750	0.495	24.56	892.2	0.5454	48.6	17.1	24.0	35.1	35.4	166

Temperaturversuch 26°C, angesetzt am 23.8. 1991

Datum	Tag	PW.(cm)	WL.(cm)	WG.	PW (N)	WL(N)	WG	L2	L3	L4	Adult	Zyste	Σ
26.8.91	3	2.5	10	0.0063	3.64	11	0.0079	0.3					0.3
29.8.91	6	8.51	24	0.0163	8.94	25	0.0171	1.25					1.2
1.9.91	9	9.17	12	0.0167	11.0	11.82	0.0187	0.56	1.22				1.8
4.9.91	12	12.23	20	0.022	9.8	10.69	0.0178	0.55	0.3	0.67	0.44		2
7.9.91	15	12.2	30	0.0245	13.3	17.36	0.0194	2.9	0.56	0.89	1.22	0.1	5
10.9.91	18	13.37	36.4	0.0302	11.9	42.69	0.021	4.1	0.56	0.33	1.56	0.3	7
13.9.91	21	13.45	33.3	0.024	11.89	19.43	0.0104	1.11	0.3	0.44	0.78	2.0	4.6
16.9.91	24	13.8	40	0.0295	13.67	41.3	0.0221	3.78	0.44	1.0	1.22	2.0	8.4
19.9.91	27	13.72	63.3	0.0302	12.44	37.15	0.018	2.0	0.43	0.143	0.71	2.86	6
22.9.91	30	15.99	108.6	0.0656	11.63	61.25	0.0423	4.2	2.13	1.25	3.25	2.38	13

Temperaturversuch 28°C, angesetzt am 28.11.1991

Datum	Tag	PW.(cm)	WL.(cm)	WG.	PW (N)	WL(N)	WG	L2	L3	L4	Adult	Zyste	Σ
30.11.91	2	1.2	9	0.0062	1.68	10	0.0077	0.2					0.2
2.12.91	4	7.31	20	0.0156	1.48	20	0.0147	0.3					0.3
4.12.91	6	7.97	28	0.0186	7.11	31	0.021	2.7	0.3				3
6.12.91	8	8.9	15	0.0178	8.07	24	0.0194	4.4	2.0	0.2			6.6
8.12.91	10	9.67	27.5	0.0193	9.04	24	0.022	3.7	3.1	1.0	0.4		9.2
10.12.91	12	11.0	35.8	0.0222	8.65	25.6	0.0174	4.7	3.0	2.89	1.11		11.7
12.12.91	14	9.7	37.5	0.0224	8.48	32.8	0.0173	2.11	3.2	4.9	4.78		15



Temperaturabhängige Entwicklung von *Heterodera schachtii*

14.12.91	16	10.8	20.8	0.0254	9.67	16.5	0.016	2.7	1.6	5.6	2.9	0.2	13.1
16.12.91	18	11.1	22.8	0.0269	9.9	21.5	0.0185	1.9	0.6	3.6	3.2		9.3
18.12.91	20	11.5	32.9	0.0199	10.52	17.5	0.0138	3.1	1.5	3.6	4.4	1.5	14.1

Temperaturversuch 30°C, angesetzt am 20.2.1992

Datum	Tag	PW.(cm)	WL.(cm)	WG	PW (N)	WL(N)	WG	L2	L3	L4	Adult	Zyste	Σ
23.2.91	3	4.0	9	0.013	5.42	20	0.0146	1.5					1.5
26.2.91	6	6.75	20	0.0143	7.8	23	0.0156	3.1	0.2				3.3
29.2.92	9	9.25	29	0.0196	10.3	30	0.0211	3.0	0.44	0.11			3.5
3.3.92	12	9.47	25	0.017	10.02	25	0.0178	5.1	2.1	1.1			8.3
6.3.92	15	9.68	27	0.0183	11.34	31.1	0.016	4.1	3.55	0.56			8.0
9.3.92	18	10.7	29	0.0193	10.7	42.8	0.0157	3.5	4.8	0.1			8.4
12.3.92	21	7.6	37	0.0252	12.4	39.5	0.0148	2.5	4.4	0.6			7.5
15.3.92	24	12.9	45	0.021	11.6	38.4	0.012	3.3	3.9	0.7			7.9
18.3.92	27	9.9	45.9	0.032	11.15	68.5	0.036	3.3	5.2	0.2			8.7
21.3.92	30	7.75	70	0.042	11.03	99.5	0.0302	2.44	5.8	1.45			9.6

Erläuterung: PW – Pfahlwurzel; WL – Wurzellänge in cm anhand des Root length scanners; WG – Wurzelgewicht in g; (N) – mit Nematoden

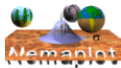
4 Analyse

Folgende Fragen sind anhand der Ergebnisse zu analysieren:

- Korrelation von Wurzelgewicht zu Wurzellänge
- Kombination von Wurzellänge und gemessener Pfahlwurzel
- Identifizierung der Temperaturresponsefunktionen oder Entwicklungsraten für die einzelnen Nematodenstadien
- Temperaturresponsefunktion der Zuckerrübenwurzel
- Korrelation von potentieller Wurzelmasse und Nematodendichte
- Einfluss der eingedrungenen Nematodenstadien auf das Wurzelwachstum und umgekehrt

Das für diese Versuche aufgestellten theoretischen Zusammenhänge des zugrunde liegenden Nematoden – Rüben - Modell war, abgeleitet aus umfangreichen Wortmodellen und Literaturinformationen, teilweise intuitiv zusammengesetzt worden. Diese Zusammenhänge sind anhand der jetzt gewonnenen Ergebnisse nicht ohne weiteres ersichtlich.

Eine einfache Korrelationen zwischen Wurzelgewicht und der Wurzellänge wird durch folgende Funktion beschrieben: $y=a*(1-\exp(-x))$ mit y =wurzellänge, x =wurzelgewicht und $a=1509,6$ ($R^2=0.92$). Die Funktion ermöglicht systembedingte Nachteile des "Root Length Scanners" auszugleichen. Die kleinste Auflösung des Scanners sind 10 cm, so



dass gerade bei kleinen Wurzelgrößen eine Messung nicht möglich oder sehr stark fehlerbehaftet war. Die Fehlwerte lassen sich mit Hilfe der Exponentialfunktion schätzen und sind in der Tab. 3 in kursiv angegeben.

Innerhalb der Messkampagne ist das Gesamtwurzelwachstum in das Pfahlwachstum und das Seitenwurzelwachstum differenziert worden. Nach einem generellen Vorlauf der Pfahlwurzel folgt nachträglich der Wachstumsaufbau des Feinwurzelsystems. Von besonderem Interesse ist, dass ein Temperatureinfluss auf die Wachstumsrate der Pfahlwurzel innerhalb des gegebenen Versuchsdesigns nur schwach ausgeprägt zu sein scheint. Mit ca. 20 cm wird die Kapazität der verwendeten Töpfe erreicht. In höheren Temperaturstufen (28°C, 30°C) ist zu beobachten, dass diese versuchsbedingte Kapazität nicht erreicht wird. Beim 28°C-Versuch könnte der kurze Versuchszeitraum für diese Beobachtung ausschlaggebend sein, während bei dem 30°C-Versuch eindeutig die negativen Temperatureinflüsse als Ursache für die geringe Ausprägung der Pfahlwurzel anzusehen ist.

4.1 Einfluss der Temperatur auf die Entwicklungszeiten der Nematodenstadien

Für die Parameterschätzung des erweiterten Lesliemodells ist die Betrachtung der zeitlichen Entwicklung der einzelnen Nematodenstadien notwendig. Neben den unterschiedlichen quantitativen Aspekten in den einzelnen Temperaturversuchen ist vor allem die Entwicklungszeit der Stadien in Abhängigkeit von der Temperatur von Interesse. Die Penetration lässt sich kontinuierlich über den gesamten Untersuchungszeitraum und über alle Versuche beobachten. Zu den ersten Messterminen eines jeden Versuches sind die ersten L2-Larven in die Wurzel eingedrungen. Nach kurzer Zeit entwickeln sich in der entwicklungsbedingten Reihenfolge L3, L4 und Präadulte in der Wurzel (Abb. 4.3 a-f), wobei die einzelnen Larvenstadien nur von kurzer Dauer sind. Die relativen Entwicklungsraten innerhalb der einzelnen Stadien und Temperaturstufen sind aus den Abbildungen und Tabelle 4.4 ersichtlich. Die absolute Anzahl eingedrungener und entwickelnder Nematodenstadien variiert stark innerhalb der einzelnen Versuche. Zur Ermittlung der Raten werden lediglich die gemessenen Entwicklungszeiten benötigt. Als Entscheidungskriterium für das physiologische Erreichen eines Stadiums dient ein gewisser prozentualer Anteil eines jedem Stadiums (Tab. 3).



Temperaturabhängige Entwicklung von *Heterodera schachtii*

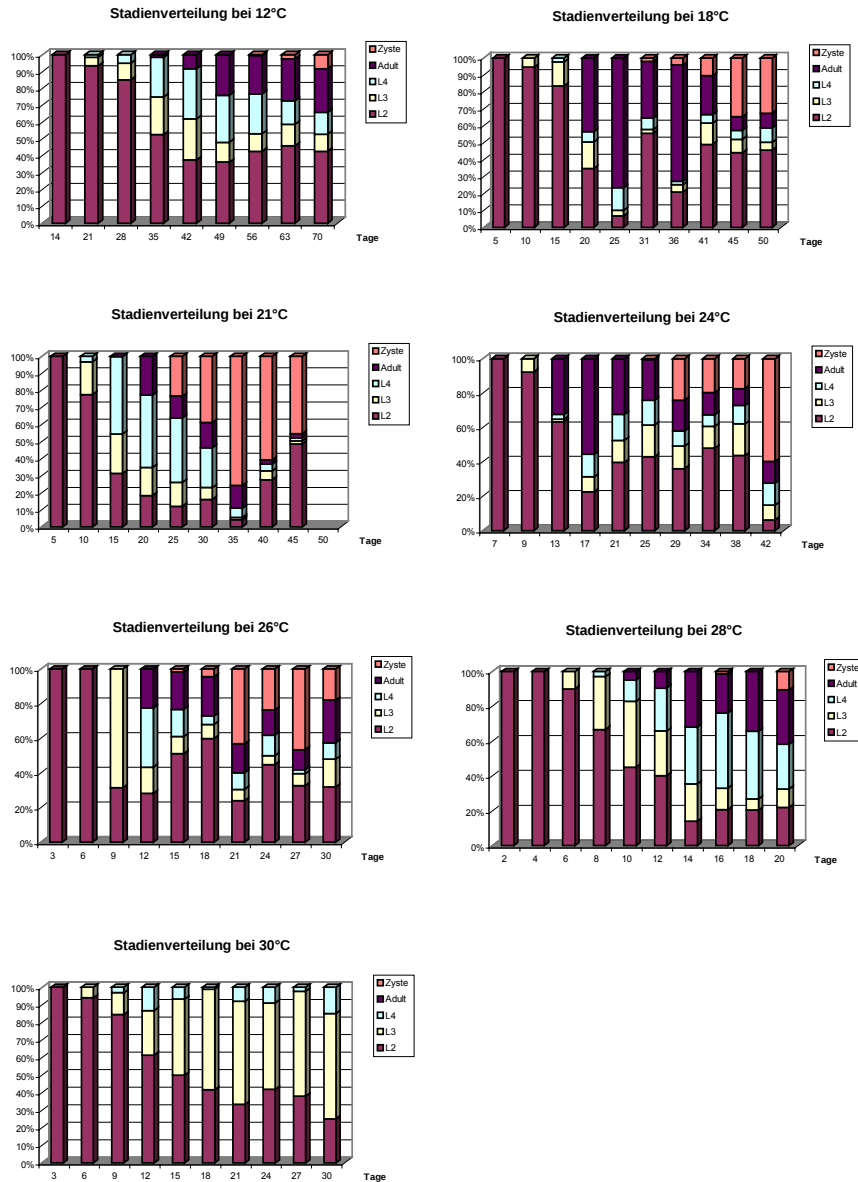
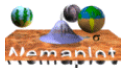


Abb. 3 a,b,c,d,e,f,g: Prozentuales Auftauchverhalten der *H. schachtii* Stadien über die Zeit im Temperaturintervall von 12°C bis 30°C unter konstanten Temperaturbedingungen

Der 12°C Versuch, angelegt über 70 Tage (Abb. 3a), zeichnet sich durch eine erwartete langsame Entwicklungsrate aus, auch wenn sowohl die absolute Anzahl der Nematoden als auch die Wurzelbiomassen am höchsten von allen Versuchen war. (Tab. 3). Nach 21-28 Tagen tauchen die ersten L3 Larven, ein Ergebnis, was auch KÄMPFE (1962) beobachtete. L4 Larven nach 28-35 und nach 42-49 Tagen liegen nennenswerte



Anteile von Adulten vor, während für die Entwicklung zu Zysten nochmals 21 Tage benötigt werden.

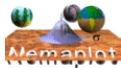
Bei 18°C tauchen die ersten L3-Larven nach 10-15 Tagen auf (Abb. 3b), bei einem kurzen Übergang von weiteren 5 Tagen sind nach den L4 die ersten Adulten zu beobachten. Die Entwicklung zur Zyste dauert weitere 16 Tage, wobei der höchste Anteil nach insgesamt 45 Tagen erreicht wird.

Bei 21°C reduziert sich die benötigte Zeit bis zu den ersten Zysten auf 25-30 Tage, wobei der Unterschied zu 18°C für die vorherigen Stadien nicht so offensichtlich ist (Abb. 3c). Insbesondere die Zeitdifferenz von Adult zur Zyste ist sehr kurz im Verhältnis zu den vorherigen Versuchen oder den Angaben aus der Literatur (JOHNSON et al., 1969a). Die ersten L3 und L4-Larven nach 10 bis 15 Tagen sind ebenfalls analog zu KÄMPFE (1962), der 9-12 Tage bei 20°C für die beiden Stadien angibt. Dieser Versuch ist weiterhin dadurch charakterisiert, dass die absolute Dichte der Nematoden schon zu einem sehr frühen Zeitpunkt hoch ist.

Im 24°C Versuch (Abb. 3d) beschleunigt sich die Entwicklungsgeschwindigkeit entsprechend, nur die Entwicklung von Adult zur Zyste zeigt wieder ein längeres Zeitverhältnis (JOHNSON et al., 1969 a). Zu Ende des Versuches liegen ebenfalls hohe Dichten innerhalb der Wurzel vor, wobei aber zu beobachten ist, dass der quantitative Populationsaufbau im Verhältnis zum 21°C-Versuch verzögert ist.

Bei nochmaliger Temperatursteigerung auf 26, bzw. 28°C reduziert sich die Zeit für die Zystenbildung insgesamt auf 18-21, bzw. <20 Tagen. (Abb. 3e & f). In beiden Versuchen waren nur sehr geringe Nematodendichten zu beobachten. Die für den 28°C-Versuch angesetzte Zeit wird als zu gering anzusehen. Hier wäre eine Verlängerung des Versuches auf 30 Tage angebracht gewesen. Es ist zu vermuten, dass das Optimum der Entwicklungsrate bereits überschritten ist, und damit die Beobachtungen von THOMASON et al. (1962) von 27°C bestätigt werden.

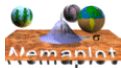
Bei konstant 30°C und einer Versuchsdauer von 30 Tagen zeigt sich eine schnelle Entwicklung bis zum L4-Stadium. Die Entwicklung ist aber langsamer als bei 26°C und 28°C und steht damit konträr zu den Ergebnissen von GRIFFIN (1988), der bei 30°C die kürzeste Entwicklungszeit beobachtete. Hier könnten eventuell regionale Rassenunterschiede der verwendeten Populationen ausschlaggebend sein. Dennoch entsprechen diese Ergebnisse denen der sonstigen Literatur. Die Entwicklung von Adulten und Zysten ist in diesem Versuch und bei der gegebenen Versuchsdauer nicht zu be-



obachten. Hierfür können mehrere Gründe vorliegen: Es handelt sich schon um suboptimale, letale Temperaturbereiche für diese beiden Stadien (das vermutete Maximum liegt bei 32.5°C (THOMASON & FIFE, 1962; KÄMPFE, 1962)). Es könnte aber ein Mischeffekt mit der Ernährungssituation bezüglich des Nematoden vorliegen. Die Vollendung der Entwicklung ist abhängig von der zur Verfügung stehenden Wurzelbiomasse. Bei dieser Temperaturstufe ist ein nur sehr kleines Rübenwurzelwachstum zu beobachten, welches im Laufe des Versuches eine Stagnation auf niedrigem Niveau aufweist. Hier sind physiologische Degenerationerscheinungen auf das Wurzelwachstum bedingt durch die hohe Temperatur offensichtlich. In der Konsequenz unterbleibt die Entwicklung weiterer Nematodenstadien und die Vollendung eines gesamten Lebenszyklus. COOKE et al. (1979) beobachteten nach 104 Tagen bei 31°C zwar weiße Zysten an den Pflanzen, und vermuteten, dass eine Generation noch nicht vollendet war. Auch die Ergebnisse von THOMASON und FIFE (1962) spiegeln die Ergebnisse wider. Bei 30°C bestand eine Endverseuchung von gerade mal 1% im Verhältnis zu der 27°C-Variante. Es ist daher zu vermuten, dass auch in diesem 30°C-Versuch, wäre er länger angesetzt worden, weitere Stadien zu beobachten gewesen wären.

Die Transformation der realen Zeit in die verschiedenen Entwicklungsraten ist in Tab. 4 dargestellt.

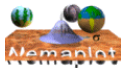
Eine konkrete Aussage über die Entwicklungsraten der L2 Larven anhand der Versuche ist nicht möglich, da zu jedem ersten Auswaschtermin bereits Larven die Wurzel penetriert hatten. Weiterführende Interpretationen sind aber möglich. (s.u.). Es werden daher weiterhin die empirischen Erkenntnisse von OOSTENBRINK (1967) für die Responsefunktion verwendet. Hauptsächlich zeigen diese Versuche die gleichen temperaturbedingten Verhältnisse, wie sie auch in der Literatur angegeben sind. Insgesamt sind die einzelnen Entwicklungsraten aber kleiner als die Ergebnisse von z.B. GRIFFIN (1988), nicht nur für die 30°C-Variante. Auch JOHNSON et al. (1969a) publizieren eine höhere Auftauchrate bei 25°C, als in unseren Versuchen zu beobachten war. JOHNSON et al. (1969a) beobachteten schon nach 6 Tagen (zum Vergleich hier nach 9 Tage bei 24°C bzw. 26°C) die ersten L3-Stadien, nach 13 Tagen die ersten Adulten und nach 21-22 Tagen neue inzystierte Eier und Larven. In diesen 24°C-Versuchen sind neue Eier erst nach 25-29 Tagen erkennbar. Es wird vermutet, dass die hier beobachteten kleineren Entwicklungsraten mit der Inokulationsmethode zusammenhängen und nicht mit einer höheren Entwicklungsrate bei 25°C. In den publizierten Versuchen wurden zumeist Larven inokuliert, während hier aus den oben erwähnten Gründen eine Eisuspension verwendet wurde. Die physiologische Verzögerung wirkt sich dementsprechend in einer kleineren Entwicklungsrate aus.

Tab. 4: Entwicklungsraten (1/Zeit) von *H. schachtii* - Stadien bei verschiedenen konstanten Temperaturen

	L2	L3	L4	Adult	Zyste
12°C	>0.0714	0.036-0.048	0.029-0.036	0.02-0.024	<0.0143
18°C	>0.2	0.067-0.1	0.05-0.067	0.05	0.022-0.028
21°C	>0.2	0.067-0.1	0.067	0.05	0.033-0.04
24°C	>0.143	0.078-0.11	0.078	0.078	0.0345
26°C	>0.33	0.11	0.083	0.067-0.083	0.048-0.056
28°C	>0.5	0.125-0.167	0.083-0.1	0.071-0.083	<0.05
30°C	>0.33	0.083-0.11	0.067-0.083	----	----

Die Werte für die Adulten und Zysten bei 30°C werden <0.02 vermutet.

Nur in einzelnen Versuchen war innerhalb der neugebildeten Zysten die Eier der nächsten Generation zu beobachten. In den meisten der verschiedenen Versuchsperioden war eine Embryonalentwicklung noch nicht abgeschlossen. Die zu Ende der Versuche penetrierenden Larven stammen also noch aus dem Inokulum. Rechnet man diese zusätzliche Zeit hoch, so benötigt *H. schachtii* für eine Generation z.B. bei 18°C ungefähr 70-75 Tage, bei 12°C über 100 Tage (entsprechend einer Temperatursumme von über 400 TS₈ (GRIFFIN, 1988; FICHTNER, 1985)). Nur in der 24°C-Variante waren gegen Ende des Versuchs eine neue Generation von Eiern und L1 eindeutig identifizierbar. Inwieweit die Larven der neuen Generation erneut in die Penetrationsphase eingetreten sind, ist bei diesem Versuchsaufbau nicht überprüfbar gewesen. Bei 24°C dauerte eine Generation ca. 35-36 Tage oder entsprechend einer linearen Approximation von 500-560 TS₈. Auch wenn die benötigte Zeit für eine Generation bei einzelnen Versuchen hochgerechnet werden muss, verdeutlicht doch der Vergleich der 12°C, 18°C und 24°C-Varianten, welche unterschiedlichen Wärmeeinheiten für die Vollendung einer Generation bei den jeweiligen Temperaturstufen zugeführt werden muss. Der lineare Ansatz von Temperatur und Entwicklung von *H. schachtii* ist daher zu verwerfen. Legt man eine O'Neill-Funktion (O'NEILL et al., 1972; SPAIN, 1982) zugrunde, so ließen sich anhand der Entwicklungsraten die Parameter der Funktion schätzen (Tab. 4.5). Die maximale Temperatur ist auf 32.5°C festgelegt (THOMASON & FIFE, 1962). Die entsprechenden Funktionsverläufe sind in Abb. 4 den Messwerten gegenüber gestellt.



Tab. 5: Parameterschätzer der O'Neill - Funktion (Gl. 2) für die Entwicklungsraten der einzelnen Nematodenstadien

Stadium	$k_{\max}$	Q_{10}	T_{opt}	$T_{\max}$
L2*	0.8842	2.4398	21.3281	32.5
L3	0.1231	1.8425	27.0475	32.5
L4	0.0931	1.8588	26.9688	32.5
Adult	0.0706	1.8306	25.9406	32.5
Zyste	0.052	2.0925	25.995	32.5

*Daten von OOSTENBRINK (1967)

Ein Vergleich der quantitativen Größen in den Versuchen verdeutlicht die Schwierigkeit in der Arbeit mit bodenbürtigen Schaderregern. Vom Modell her ist es erstrebenswert, jedes Individuum über die ganze Entwicklungsphase zu beobachten. Das ist bei Nematoden nicht möglich, da nach jedem Untersuchungstermin der Versuch abgebrochen werden muss. Jeder Versuchstopf hat zwar eine einheitliche Vorgeschichte, unbeeinflussbare und unbekannte Störgrößen verändern aber die jeweilige Stadiendichte. So kommt es z.B. vor, dass in manchen Versuchen quantitativ mehr Präadulte als Vorläuferstadien vorhanden waren. Auch die Bestimmung der Entwicklungsraten ist physiologisch nicht korrekt. Da die Entwicklung eines Stadiums immer auf dem vorherigen Stadium aufbaut, müsste die reale Entwicklungszeit eines Stadiums von der Entwicklungszeit des vorherigen Stadiums subtrahiert werden. Auch in der vorgegebenen Modelltheorie wurde dieser konzeptionelle Nachteil nicht berücksichtigt. Damit würden sich aber so hohe Entwicklungsraten für die einzelnen Stadien ergeben, die nicht mehr mit der Dynamik innerhalb einer Vegetationsperiode und den in der Literatur angegebenen Beobachtungen übereinstimmen würden. So wird in diesem Fall nur auf das bestehende Manko hingewiesen.

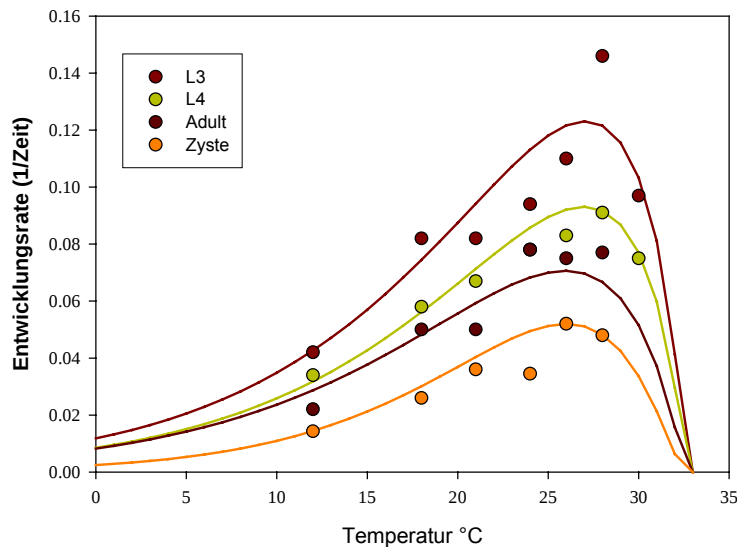


Abb. 4: Anpassung der O'Neill-Funktion (Gl. 2) an die Beobachtungsdaten der einzelnen Entwicklungsstadien von *H. schachtii*

4.2 Einfluss der Temperatur auf das Wurzelwachstum der Zuckerrübe

Der eng an die bestehende Wirt - Parasit - Dynamik angelehnte Versuchsaufbau ermöglicht es weiterhin innerhalb der Anfangsbedingungen der Wachstumsperiode der Zuckerrübe eine Temperaturresponsefunktion abzuleiten. Innerhalb der Modelltheorie wurde der Einfluss der Temperatur auf das Wurzelwachstum einmal für die aufbauende Rate und einmal für die Einschaltzeitpunkte der Seneszenzen berücksichtigt. Bei einer so kurzen Versuchsdauer sind Alterungserscheinungen der Wurzel nicht zu vermuten. Betrachtet man aber die Entwicklung im 30°C-Versuch, so ist ersichtlich, dass bei dieser hohen Temperatur ein Großteil der produzierten Energie in den Erhaltungsbedarf geht und nicht für die Wachstumsbildung zur Verfügung steht. Mit steigenden Temperaturen erhöht sich die Respirationsrate der Pflanze. FICK et al. (1975) vermuten, dass 25% der Nettophotosyntheseleistung durch die Respiration verbraucht wird. Bei einer Temperaturerhöhung von 25°C auf 30°C erhöht sich die Respirationsrate um weitere 50%. Gehen wir zusätzlich davon aus, dass die Pflanze in der Klimakammer nicht die volle Photosyntheseleistung erreicht hat, so wird hier eine physiologische Begründung für die beobachtete Stagnation geliefert.

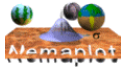
Da in der Untersuchung zwischen Wurzelsystem und Pfahlwurzel differenziert wurde, wird, in Anlehnung an das Volumen der Wurzel, das Produkt aus beiden Messwerten zur Schätzung der Funktionen herangezogen. Fehlende Werte werden durch die oben

definierte Regression über das Wurzelgewicht substituiert. In Tab. 3 sind die mittleren Wachstumsverläufe des Wurzelsystems über die einzelnen Temperaturvarianten dargestellt. Generell wiederholt sich die temperaturbedingten Relationen in den mit *H. schachtii* verseuchten Varianten (Tab. 3), wobei hier sich zusätzlich nematodenbedingte Abweichungen bei gewissen Temperaturstufen beobachten lassen (21 °C). Die 24°C-Variante zeigt ein Wachstumsverhalten in ähnlichen Größenordnungen wie die Kontrolle, obwohl nennenswerte Nematodendichten in der Wurzel vorliegen. Geringfügig höhere Dichte der 21°C-Variante führen zu Ende des Versuches zu einer vollständigen Zerstörung der Behandlungsvariante (Tab. 3).

Die Wachstumsverläufe der Wurzel beinhaltet gewisse Kenngrößen versteckt, die aufgrund der physiologischen Zusammenhänge nicht eindeutig erkennbar sind, sich aber verbal beschreiben lassen. Zu diesen Kenngrößen zählen:

1. Eine noch zu definierende Temperaturreponsefunktion für die Wurzel
2. Eine spezifische Wachstumsrate der Wurzel
3. Eine Konsumfunktion der Nematoden, die sich aus der Gesamtdynamik beider Systeme ergibt.

Im Gegensatz zu den *H. schachtii* - Larven kann bei der Wurzel nicht von verschiedenen Entwicklungsstadien gesprochen werden. Der zeitliche Verlauf der Daten suggeriert eine Exponentialfunktion als mögliches Modell. (Für die frühen Wachstumsphase der Rübe ist eine einfache Exponentialfunktion mit unbegrenzten Wachstum durchaus annehmbar). Einzelanpassungen an die Temperaturexperimente ergab kein einheitliches Parameterbild, welches einen Rückschluss auf die Temperatur zulässt. Es lässt sich keine zufriedenstellende Parameterschätzung für die O'Neill-Funktion (oder irgendeine andere bekannte Temperaturreponsefunktion) durchführen, nimmt man die geschätzten Wachstumsraten für jede Temperaturstufe. Andererseits demonstriert schon ein visueller Vergleich den Einfluss der Temperatur auf die Wachstumsrate der Rübe. Gründe hierfür sind insbesondere die relativen Unterschiede zwischen der 12°C und 24°C-Variante. Da aus den Vorinformationen bekannt ist, dass bei 24°C das Optimum liegt (FICK et al., 1975), was auch in diesen Versuchen offensichtlich ist, so muss davon ausgegangen werden, dass die Rate der 12°C-Variante zu hoch ist. (Tatsächlich liegt ein konkreter Zusammenhang in Form eines technischen Fehlers der Klimakammer vor. Für 4 Tage wurde die Kammer auf 16°C hochgeheizt). Anhand der Vorinformationen aus der Literatur (MILTHORPE et al., 1967; FICK et al., 1975) sind die Parameter der O'Neill-Funktion eingrenzbar ($T_{\max} = 42.0$; $T_{\text{opt}} = 24.0$; $Q_{10} = 1.9$). Ein Q_{10} -Wert von 1.9 ist aus unseren Versuchen bei der beschriebenen Vorgehensweise nicht ermittelbar.



Nachdem die Einzelanpassungen nicht zu einem befriedigenden Ergebnis geführt haben, wurden alle Daten (die Produkte aus Wurzellänge und Pfahlwurzel) untransformiert über alle Temperaturstufen simultan an folgende Gleichung angepasst:

$$W(t) = k_{\max} \cdot e^{(\xi(x,t) \cdot \phi(T) \cdot t)} \quad \text{Gl. 1}$$

mit	$W(t)$	=	Wurzelbiomasse (cm ²) zum Zeitpunkt t
	$k_{\max}$	=	maximale Wachstumsrate
	t	=	Zeit in Tage
	$\phi(T)$	=	O'Neill-Funktion (O'NEILL et al., 1972)
	T	=	Temperatur
	$\xi_x(t)$	=	Nematoden zum Zeitpunkt t, hier 1, siehe Gl. 3

Die O'Neill-Funktion hat folgende Gleichung:

$$\phi(T) = k_0 \cdot \left(\frac{T_{\max} - T}{T_{\max} - T_{\text{opt}}} \right)^x \exp \left(\frac{x \cdot (T - T_{\text{opt}})}{T_{\max} - T_{\text{opt}}} \right)$$

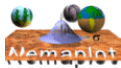
mit :

$$x = \frac{Z^2 \left[1 + \sqrt{1 + \frac{40}{Z}} \right]^2}{400} \quad \text{Gl. 2}$$

und

$$Z = (Q_{10} - 1) \cdot (T_{\max} - T_{\text{opt}})$$

wobei:	$\phi(T)$	=	Rate in Abhängigkeit von der Temperatur
	k_0	=	maximale Rate bei optimaler Temperatur
	$T_{\max}$	=	maximale Temperatur, bei der noch eine Entwicklung beobachtet wird (°C)
	T_{opt}	=	Optimaltemperatur (°C)
	Q_{10}	=	Änderung der Rate bei einer Temperaturerhöhung um 10°C



Anhand der gemeinsamen Anpassung ließen sich die Parameter der Gesamtfunktion schätzen. Entscheidungskriterium der Anpassung war die Minimierung der Summe der Abweichungsquadrate für jede Versuchsvariante. Die simultane Parameterschätzung ergibt zwei lokale Parameteroptima. Der Q_{10} Wert ändert sich von 1.4, falls der 12°C-Versuch im Vordergrund steht, auf 2.5-2.8, falls der 24°C Versuch im Vordergrund steht. Zwei Gründe sprechen dafür, den 12°C-Versuch innerhalb der Parameterschätzung schwächer zu gewichten. Einerseits ist der Klimakammer bedingte Fehler bekannt, andererseits entspricht ein höherer Q_{10} -Wert den Vorinformationen aus der Literatur.

Tab. 6: geschätzte Parameter der Wachstumsfunktion und der resultierenden Temperaturresponsefunktion für die Zuckerrübe

$k_{\max}$	28.2	Gl. 1
k_0	0.164	Gl. 2
Q_{10}	2.15	Gl. 2
T_{opt}	24.6	Gl. 2
$T_{\max}$	40.0	Gl. 2

Tab. 7: Wurzel aus Summe der Abweichungsquadrate bei den einzelnen Temperaturstufen ohne und mit Nematodeneinfluss bei gegebenen Parametersatz

Temperatur	SQ	$SQ_{\text{Nematoden}}$
12°C	2560.3	10107.6
18°C	1269.8	<u>14141.5</u>
21°C	8631.6	<u>13724.8</u>
24°C	7151.8	4425.3
26°C	2995.5	5069.14
28°C	419.63	571.8
30°C	316.1	801.7

Die Ergebnisse der iterative Approximation sind in Tab. 6 und Abb. 5 dargestellt. Die Gesamtschätzung ergab einen Kompromiss zwischen den zwei oben beschriebenen

Optima, so dass vereinzelt doch größere Abweichungen zwischen Beobachtung und Modell auftreten. Bei welchen Temperaturstufen größere Abweichung auftreten, ist anhand der SQ's ersichtlich (Tab. 7). Würde man die 12°C-Variante aus dem Schätzverfahren ausschließen, erhöht sich der Q_{10} -Wert auf 2.8722. Der Vorteil wäre eine wesentlich geringere Summe der Abweichungsquadrate. Wie oben schon erwähnt, muss dieser Q_{10} -Wert als zu hoch angesehen werden. Auch auf Kosten einer größeren Abweichung wird das gesamte Versuchsspektrum in der Auswertung berücksichtigt. Auch wenn es vereinzelt zu größeren Abweichungen zwischen Modell und Beobachtung kommt (Abb. 5), so zeigt sich generell doch die Tauglichkeit des simultanen Schätzverfahrens. Die Komplexität des Ansatzes lässt die Beobachtungen in einem tolerierbaren Maß erscheinen. Es muss weiterhin bemerkt werden, dass das gesamte 3-jährige Versuchsspektrum durch ein einfaches Modell gut reflektiert wird. Es wird davon ausgegangen, dass die höheren SQ's mit Nematoden den Effekt der Nematodenstadien im Wurzelsystem beschreiben.

Wurzelwachstum der Zuckerübe bei konstanten Temperaturen

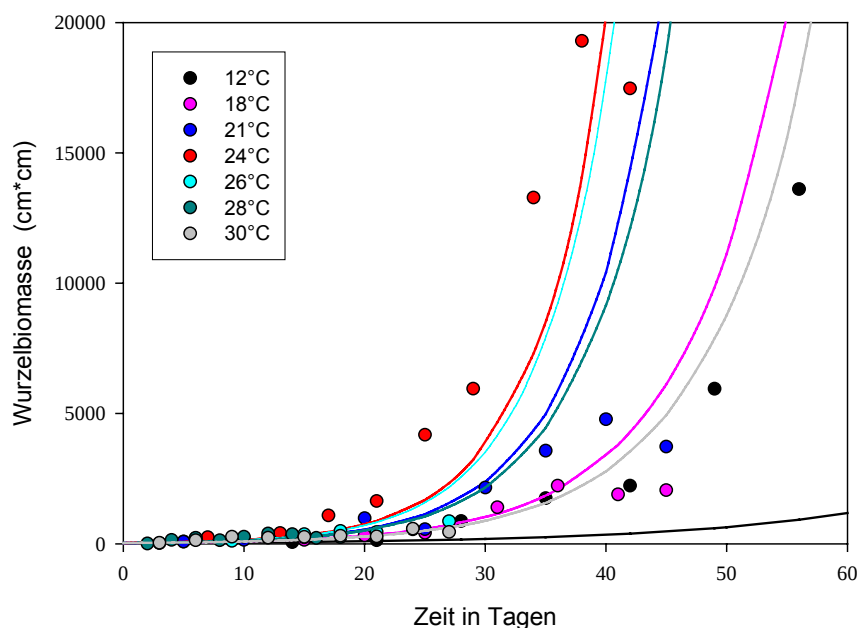


Abb. 5: Simultane Anpassung der Wachstumsfunktion an die Versuchsdaten (ohne Nematoden)

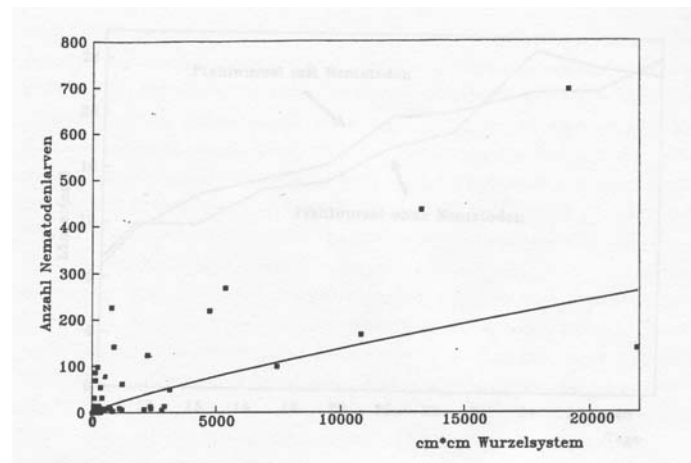


Abb. 6: Verhältnis von verfügbarem Wurzelsystem und beobachteten Nematodenlarven

4.3 Einfluss der Wurzelbiomasse auf die Nematodenentwicklung

Geht man von der Hypothese aus, dass die Entwicklung von *H. schachtii* in Verbindung der für die Entwicklung zur Verfügung stehenden Wurzelbiomasse steht (APEL & KÄMPFE, 1957), so zeigt sich in diesen Versuchen eine nur sehr schwache Korrelation zwischen Wurzelbiomasse und der Anzahl eingedrungener Nematoden. Legt man eine Potenzfunktion zu Grunde (Gl. 4.3), so besteht gerade mal ein Bestimmtheitsmaß von 0,56 über alle Versuche (Abb. 6). Diese schwache Korrelation ist nicht verwunderlich, da über diesen Ansatz alle temperaturbedingten und weitere dynamische Wachstumsprozesse ausgeschlossen worden sind. Diese schwache Korrelation von Pflanzengewicht und Anzahl der Nematoden ist auch von JOHNSON et al. (1969a) und VAN DE WERF et al. (1986) beobachtet worden. Weiterhin müsste die vermutete, versuchstechnische Varianz innerhalb des Erklärungsmodell berücksichtigt werden. Demgegenüber ist in einzelnen Versuchen aber eine hohe Korrelation zu beobachten, die aber nur Gültigkeit für die jeweilige Temperaturstufe besitzt. Die Potenzfunktion ist bei anderen Temperaturstufen nur schwach korreliert, wie schon die Analyse über alle Daten vermuten lässt. Auch eine weiterführende Analyse der einzelnen Regressionsparameter ergibt keinen Aufschluss über den Einfluss der Temperatur auf die Versuchsergebnisse. Der funktionelle Zusammenhang scheint nur dort zu bestehen, wo *H. schachtii* den Wirt schwach geschädigt hat (hier die 12°C, 24°C und 26°C-Varianten). Trotz der schwachen Korrelation über alle Versuchsdaten lässt sich in der weiteren Analyse die Potenzfunktion bei den hochkorrelierten Beispielen als entscheidendes Kriterium für die Parameterschätzung aus der Theorie abgeleiteten Konsumfunktion verwenden.

4.4 Einfluss der eingedrungenen Nematodenstadien auf das Wurzelwachstum

Im theoretischen Teil wurde, abgeleitet nach einem Verbalmodell und im Zusammenhang der Gesamtdynamik eine Konsumfunktion vorgestellt, wie die Wirt – Parasit - Interaktion in einem solchen selbstregulierenden Rückkopplungssystem formuliert werden könnte. Der Einfluss der Nematodenstadien in der Wurzel ist in (Gl. 1) schon berücksichtigt worden. Die Frage besteht, ob die Parameter und der vermutete Verlauf der Konsumfunktion anhand der Versuche näherungsweise geschätzt werden kann. Dazu sind einige Vorbemerkungen nötig. Der hauptsächliche Unterschied zwischen der 21°C und der 24°C-Variante besteht in den wesentlich höheren Nematodendichten zu früher Entwicklungszeit der Rübe. Am Tag 15 liegt ein Verhältnis von 7:1 vor. Auch wenn ein quantitativer Vergleich der einzelnen Temperaturversuche aufgrund der Versuchsbedingungen und den damit verbundenen Varianzen nur sehr eingeschränkt möglich ist, lassen sich diese Ergebnisse in der Literatur wiederfinden und begründen. Die höchste Entwicklungsrate für das Stadium L2 liegt bei 21°C und würde sich damit auch in einer höheren Dichte äußern (OOSTENBRINK, 1967). Des weiteren ist auch in diesen Versuchen zu beobachten, dass, je größer die zeitliche Koinzidenz zwischen Wirt und dem Nematode ist, desto höher sind die Wurzelreduktionen (OLTLOF 1983; GRIFFIN, 1981; JOHNSON et al., 1969a). Der Einfluss der Larven in der Wurzel ist auch aus Tab. 7 ersichtlich. Dabei wurde die gefittete Wachstumsfunktion mit den Messwerten der inokulierten Varianten verglichen. Insgesamt vergrößert sich die Abweichung zwischen gemessenen und modellierten Wachstumsverlauf, wobei die größten Unterschiede in der 18°C und der 21°C-Variante aufgetreten sind. Der Vergleich mit der 24°C-Variante ergibt sogar eine geringere Abweichung. Die Beispiele verdeutlichen die Komplexität der Wirt - Parasit - Beziehung, deuten aber trendmäßig auf die heuristische Konsumfunktion hin. Die Konsumfunktion ist durch ein förderndes Maximum und einen Reduktionsterm charakterisiert, welche die Wachstumsrate des Wirts beeinflussen. Gerade die Förderung der Wachstumsrate durch Nematodenbefall ist eine rein hypothetische Komponente. In diesen Versuchen zeigte sich vereinzelt dieses Phänomen, insbesondere bei dem Wachstum der Pfahlwurzel. In Abbildung 4.7 ist exemplarisch der Wachstumsverlauf der Pfahlwurzel bei 24°C dargestellt. Es ist deutlich eine höhere Rate bei Nematodenbefall zu beobachten. Die erhöhte Rate egalisiert sich aber im Laufe der Zeit. Da hier aber das Produkt aus Pfahlwurzel und Wurzelsystem verwendet wird, ist diese höhere Rate im Produkt nicht so offensichtlich. Der Funktionsverlauf der Konsumfunktion, insbesondere die Änderung über die Zeit, ist im theoretischen Teil dargestellt. Zur Schätzung der Parameter wird folgender Zusammenhang vorausgesetzt. Die Ergebnisse der Kontrolle und ebenso das geschätzte Modell ergeben den

physiologischen Ist-Zustand zu einem Zeitpunkt t bei gegebener Temperaturstufe. Anhand des physiologische Ist-Zustand des Wirtes erhält man die potentielle Kapazität bezüglich der Larven, ebenfalls zu einem Zeitpunkt t und bei gegebener Temperaturstufe. In der Folge sind die Abweichungen des Wurzelsystems den in den Versuchen gemessenen Nematodendichten zuordenbar, aus der sich folgende, erweiterte Konsumfunktion ableiten lässt (Gl. 3):

$$\xi_x(t) = \frac{x}{x_{\min}} \cdot e^{-\left(\frac{\alpha \cdot x}{x_{\min}}\right)} + e^{-\left(\frac{\alpha \cdot x^2}{(1 + \beta \cdot x)^{\frac{\gamma}{\beta}}}\right)} \cdot e^{-\left(\frac{x}{K_{NEM}(t)}\right)^{\delta}} \quad \text{Gl. 3}$$

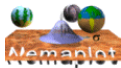
mit $\alpha = \alpha_0 \cdot K_{NEM}(t)$

und $K_{NEM} = K_0 \cdot W(t)^{\beta_0}$

x	=	Anzahl eingedrungener Individuen aller Stadien zur Zeit t
$W(t)$	=	Wurzelmasse zum Zeitpunkt t , Gl. 1
$x_{\min}$	=	minimale Dichte der Larven, die das Wachstum positiv beeinflussen
K_{NEM}	=	kritische Kapazität bezüglich der Larvendichte, zeitabhängig
$\alpha_0, \beta, \gamma, \delta$	=	Formparameter der Konsumfunktion
k_0, β_0	=	Formparameter der Potenzfunktion

Die kritische Dichte K_{NEM} ändert sich über die Zeit. Mit zunehmendem Wurzelsystem nimmt auch die spezifische Kapazität bezüglich der Nematodendichte zu, d.h. aufgrund der ermittelten Relationen wird ein gewisser Toleranzeffekt erreicht. Es müssen zu einem späteren (physiologischen) Zeitpunkt analog zu der existierenden Größe der Wurzel wesentlich mehr Nematoden eindringen, ehe eine Reduzierung zu beobachten ist. Über den Parameter α wird nochmals die zeitliche Veränderung des Wurzelsystem berücksichtigt. Mit zunehmenden Wurzelsystem, aber, im Unterschied zu vorher, bei geringen Larvendichten, flacht der fördernde Teil immer mehr ab, die Funktion nähert sich dem Wert 1.

Die Gesamtheit der Parameter wurden ebenfalls simultan anhand der Versuchsergebnisse über alle Temperaturstufen iterativ geschätzt. Dabei wurde der oben beschriebene physiologische Ist-Zustand mit den vorliegenden Larvendichten in Zusammenhang gebracht. Entscheidungskriterium war wiederum die Minimierung der Abweichungsquadrate. Das Verfahren lieferte die Schätzer für die folgenden Parameter in Tab. 8. Ebenfalls sind in Tab. 8 die Abweichungsquadrate für die jeweiligen Temperaturstufen aufgelistet. Im Vergleich zu den Werten der Tab. 7 haben sich die Ab-



weichungen bis auf die 24°C-Variante erwartungsgemäß verringert.

Tab. 8: gefittete Parameter der Konsumfunktion und die Abweichungsquadrate bei den einzelnen Temperaturstufen

Parameter	Wert		Temperatur	SQ _{Nematoden}
α	0.8977		12°C	1962.17
β	1.4248		18°C	1440.99
γ	3.3515		21°C	6435.60
δ	5.3192		24°C	5166.55
$x_{\min}$	6.5961		26°C	858.1
k_0	0.6149		28°C	255.08
β_0	0.7048		30°C	1132.98

In Abb. 7 sind die Trajektorien des gefitteten Gesamtmodells dargestellt. Für die Darstellung des Verlaufs wurden die Larvendichten zwischen den einzelnen Messterminen linear interpoliert. In den Ergebnissen spiegelt sich der im vorherigen Kapitel erwähnte Kompromiss bezüglich der Parameter für die Temperaturresponsefunktion der Rüben wider, wodurch gerade die 24°C-Variante unterschätzt wird. Die Abweichungen in der 21°C-Variante sind noch immer sehr hoch. Die gemessene Wurzelreduktion lässt sich anhand des Modells nicht vollständig erklären. Zum Teil ist die Abweichung aber ebenfalls durch den Kompromiss erklärbar, da anhand der Modellparameter ein physiologischer Ist-Zustand erreicht wird, der in dieser Höhe sowohl in der Kontrolle als auch in der infizierte Variante nicht zu beobachten war. Dadurch ergibt sich eine zu hohe "Toleranz", die nicht mit den gemessenen Nematodendichten in Einklang zu bringen sind.

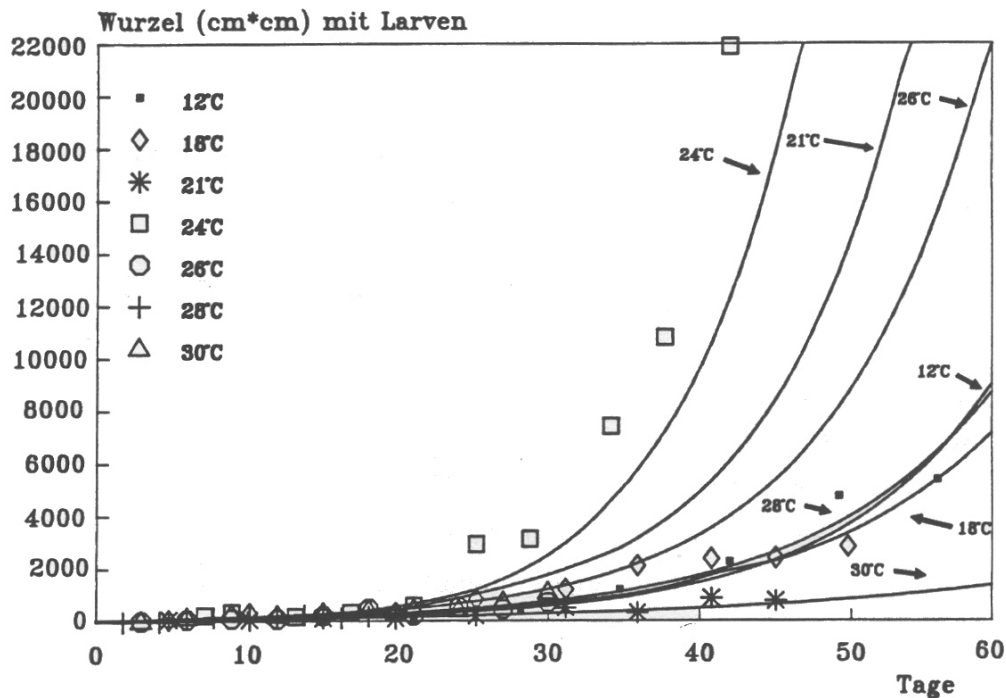
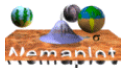


Abb. 7: Simultane Anpassung des Gesamtmodells inklusive der Konsumfunktion an die Beobachtungsdaten (Lineare Interpolation der Larvendichten zwischen zwei Messterminen)

Insgesamt betrachtet werden die Versuchsergebnisse durch das gefittete Modell sehr gut wiedergegeben. Die geschätzten Parameter der kapazitätsbeschreibenden Potenzfunktion ergeben den Zusammenhang, wie er in der 12°C-Variante zu beobachten war (Abb. 8).

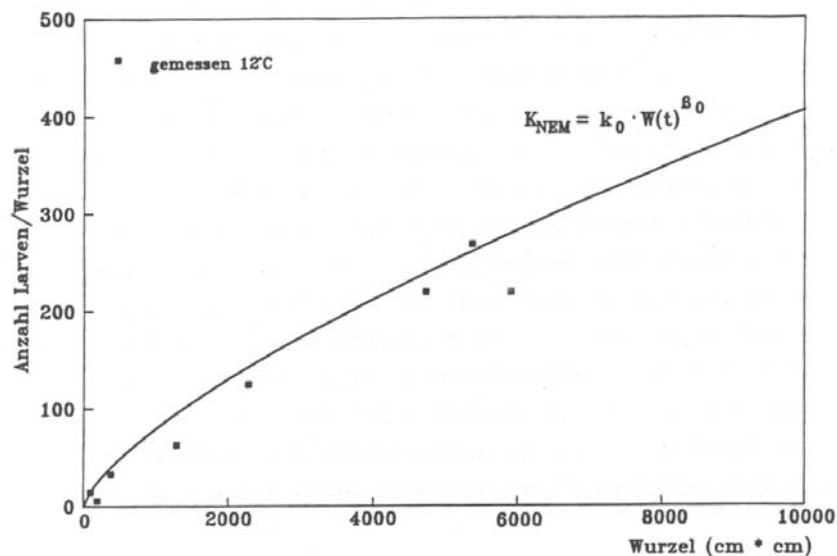


Abb. 8: Vergleich von geschätzter Kapazität bezüglich eindringender Nematoden und Beobachtung bei 12°C

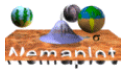
Über die schrittweise Vorgehensweise der Parameteridentifizierung anhand der biologischen Verhältnisse, ist es gelungen, die Gesamtdaten mit ihren versteckten und bisher nur vermuteten Kenngrößen in ihre Einzelkomponente zu zerlegen. Damit ist eine singuläre Betrachtungsweise möglich geworden. Inwieweit sich diese Ergebnisse als stabil herausstellen, wäre anhand weiterer Versuche zu untersuchen.

Das Problem der Prognose nematodenbedingter Ertragsverluste kann hier nur angeschnitten werden. Die Komplexität dieses Problems verdeutlicht sich in den zahlreichen Untersuchungen, (GRIFFIN, 1981; STEUDEL et al., 1981; OLTLOF, 1983; ROBB et al., 1992), ohne dass die Autoren zu einem einheitlichen Ergebnis kommen.

Auch diese Versuche bestätigen die Komplexität. Ein Vergleich der Dynamik in Abb. 7 in Zusammenhang mit den gemessenen Nematodendichten ergibt ein vielschichtiges Bild der Ertrags – Verlust - Relationen auch bei gleichen Ausgangsverseuchungen. Ohne Zweifel traten in den Versuchen die größten Ertragsverluste in der 21°C-Variante auf. Dieser hohe Schaden ist durch die hier vorgestellten Regressionsmodelle nicht erklärbar. Trotzdem führt ein modellinterner Vergleich zwischen Kontrolle und der von *H. schachtii* beeinflussten Dynamik zu einem interessanten Ergebnis. Betrachtet man die modellbedingten Trajektorien nach 40-50 Tagen, so ist in allen Varianten die Dynamik der nematodenverseuchten Wurzel gebremst. Die niedrigste Differenz ist in der 12°C und 24°C-Variante zu beobachten. Gleichzeitig sind die beiden Varianten durch

eine hohe Larvendichte in der Wurzel gekennzeichnet (Tab. 3). Die relativ größten Unterschiede traten bei 26°C und 28°C auf, obwohl in den Untersuchungen nur sehr wenige Larven gemessen wurden. Die beiden Beispiele lassen vermuten, welche komplexen physiologischen Zusammenhänge hier aufeinandertreffen. In der 24°C-Variante, also im T_{opt} -Bereich, scheint der Wirt in der Lage zu sein, Wurzeldepressionen durch kompensatorisches Wachstum auszugleichen. Bei 12°C ist die Entwicklungsrate der Nematoden scheinbar zu langsam, um die kritische Kapazität zu überschreiten. Sowohl die Entwicklung der Nematoden als auch die Entwicklung des Wirts verläuft in einem eher symbiotischen Verhältnis ohne offensichtliche gegenseitige Schädigung. (Die 12°C-Variante entspricht am ehesten den hiesigen Anbaubedingungen, daher ist zu erwarten, dass beiden Organismen aufeinander abgestimmt sind.) Anders sieht es bei den für den Wirt noch (18°C) / schon (26°,28°C) suboptimalen Temperaturbereichen aus, wenn für *H.schachtii* schon (18°C) oder noch (26°,28°C) gute Voraussetzungen vorliegen, der Wirt aber scheinbar für ein Kompensationswachstum nicht in der Lage ist. Für die Temperaturvarianten von 26°C und 28°C sind diese Interpretationen ein Modellergebnis, da die Versuche zeitlich schon vor dem Auftreten dieses gebremsten Wachstums beendet waren.

Abb. 9 ist der Versuch das komplexe Gesamtsystemverhalten der Wirt – Parasit – Interaktion in der Extrapolation der entwickelten Konsumfunktion graphisch darzustellen. Die relative Wachstumsrate des Wirtes ist eine Funktion des Wirtsalters und der Anzahl eingedrungener Nematoden. Je älter die Pflanze, desto schwächer reagiert die Pflanze auf zunehmenden Nematodenbefall, wobei das kritische Pflanzenalter von der Temperatur abhängt. Je wärmer, desto schneller erreicht die Pflanze einen physiologischen Zustand, der eine gewisse Nematodendichte toleriert. Im umgekehrten Fall geht die relative Wachstumsrate gegen 0 je früher höhere Nematodendichten im Wurzelsystem vorliegen und kritische Grenzen überschritten werden. Gleichzeitig steigt mit zunehmender Wurzelgröße die Wahrscheinlichkeit des Nematoden in den Lebenszyklus einzutreten, da eine ausreichende Nahrungsgrundlage vorliegt. Je wärmer, desto mehr Nematoden können über das Wurzelsystem versorgt werden. In einem kleinen Zeit-Dichte Bereich wirkt sich der Nematodenbefall positiv auf die relative Wachstumsrate des Wirtes aus, d.h. das Wurzelsystem ist größer mit Nematoden als ohne.



Temperaturabhängige Entwicklung von *Heterodera schachtii*

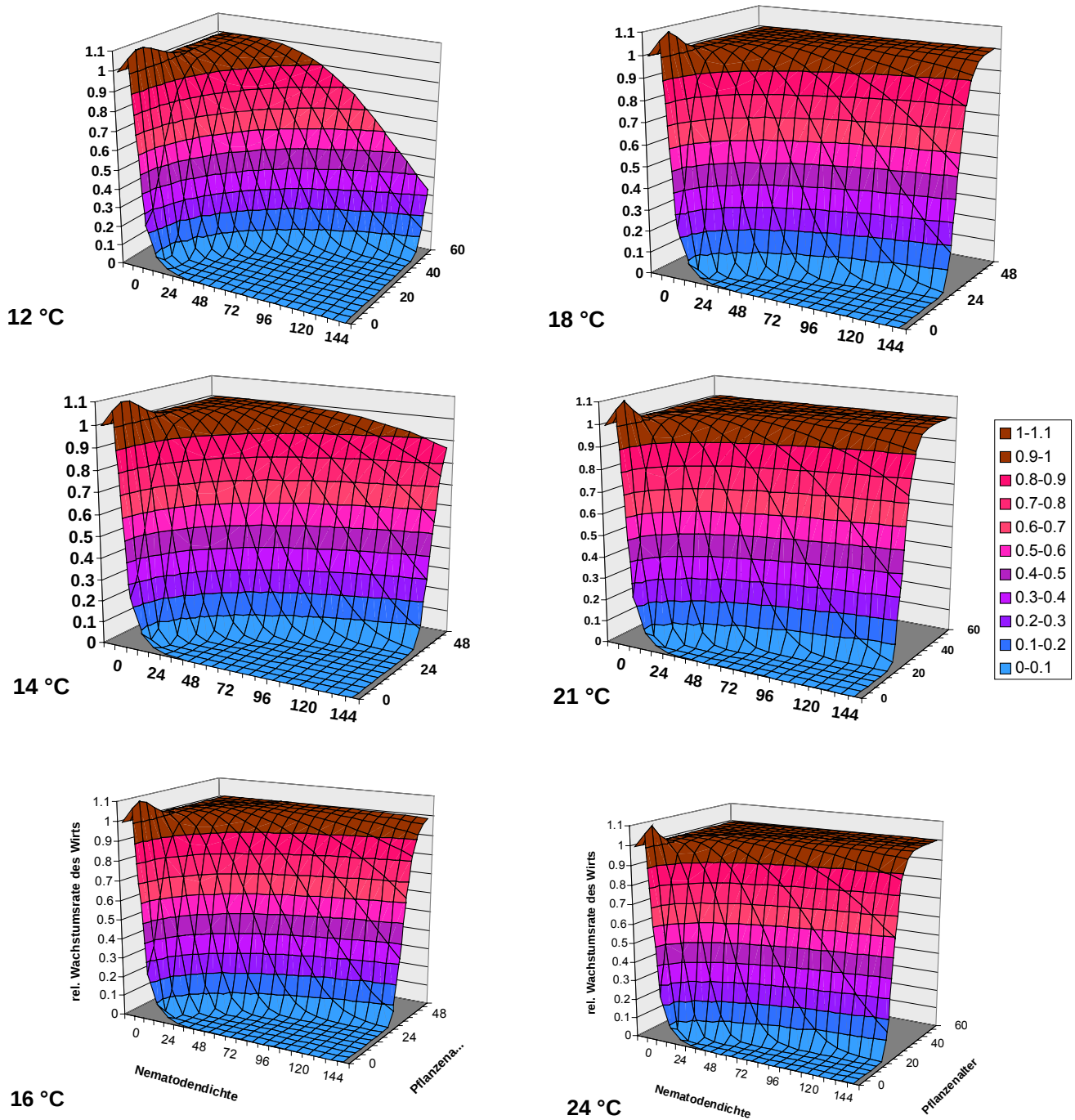
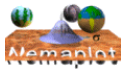


Abb. 9: Theoretische Änderung der Wirt – Parasit – Interaktion anhand der Konsumfunktion bei steigenden Temperaturen (Gl. 3)



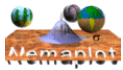
5 Diskussion

Die Versuche haben generell die trendmäßige Beziehung von Entwicklungswahrscheinlichkeit des Rüben nematoden *H. schachtii* und den Einfluss der Temperatur aufgezeigt. Nähere Aussagen sind aufgrund der im Rahmen der Nematologie üblichen und beobachteten Varianz scheinbar nicht möglich. Es ist zu vermuten, dass die sehr hohen Temperaturen (um die 30 °C) noch nicht zu den Letaltemperaturen gehört, die Entwicklung der geschlechtsreifen Tiere aber unterbleibt. Es wird trotz der beschränkten Aussagemöglichkeit der zahlreichen Versuche davon ausgegangen, dass konzeptionell die Verbindung von Modell und Experiment gelungen ist. Eine Erhöhung der Aussagekraft wird darin gesehen, die varianzverursachenden Faktoren zu minimieren, wie es in den Vorversuchen schon versucht wurde. Eine weitgehende Verbesserung wäre es, solche Versuche parallel mit einer Stammpopulation durchzuführen, was in diesen Versuchen aus kapazitätsbedingten Gründen nicht möglich war. So mussten im Zeitraum von drei Jahren parallel eine Erhaltungspopulation mit durchgeführt werden. Die veränderten Vitalitätsbedingungen der jeweiligen Population, die in den einzelnen Versuchen verwendet wurden, wird zum Teil als Ursache für die quantitativen Unterschiede angesehen. Eine ähnliche Vermutung kann für das verwendete Saatgut gemacht werden.

Partiell ist eine Parameteridentifizierung gelungen. Die Schwierigkeit in der Auswertung der Versuche bestand darin, dass, obwohl zum grosteil standardisierte Versuchsbedingungen geschaffen worden sind, eine komplexe Wirt – Parasit - Interaktion in den Versuchen durchgeführt wurde, welches sich anhand des Versuchsaufbaus nur schwer in die einzelnen Komponenten zerlegen lies. Anhand dieser Gesichtspunkte sind auch die Ergebnisse der einzelnen Anpassungen kritisch zu beurteilen. Ob es sich bei den Parameter um stabile Werte handelt, müsste anhand weiterer Versuche untersucht werden.

In den zwei Anpassungsprozeduren für die Temperaturresponsefunktion der Rübe und für die Schätzung der Parameter der Konsumfunktion wurde ein sehr einfaches Iterationsverfahren verwendet, welches maßgeblich von den Anfangswerten abhängig war. Unter Verwendung akkuraterer Schätzverfahren könnten andere Parameterkonfigurationen gefunden werden.

Auch wenn sich anhand dieser negativen Gesichtspunkten das Gesamtergebnis vereinzelt kritisch beurteilen lässt, so hat sich doch ein sehr zufriedenstellendes Ergebnis bezüglich des Gesamtprojektes herausgestellt. An dieses Projekt wurde mit der Über-



legung herangegangen, dass erst eine gemeinsame Koordination von theoretischer Modellierung und begleitender, modellorientierter praktischer Versuche zu einem entsprechenden, stabilen Ergebnis in der Modellierung und Prognose von Schaderregern führen kann. Hiermit hat sich die Betrachtungsweise in der Abhandlung eines phytomedizinischen Problems im Sinne des integrierten Pflanzenschutzes bestätigt. Schon ein sehr simpler Versuchsaufbau reichte aus, eine große Zahl von Parametern innerhalb eines sehr komplexen, z.T. nur durch verbalisierte Vermutungen bekanntes Wirt – Parasit - Systems zu erfassen. Im Vergleich von theoretischem und praktischem Teil dieses Projekts wurde die z.T. heuristischen Annahmen des theoretischen Teils durch diese Versuche identifiziert und bestätigt. Durch das Gesamtmodell ist man jetzt in der Lage, weiterführende Bedingungen, wie z.B. weitere abiotische Faktoren, in ihrer Wirkung zu erfassen, zu differenzieren und hinsichtlich der biologischen Response zu beurteilen.

Mit einem Minimum an praktischen Versuchen und durch Vorgabe einer eher theoretisch-abstrakten Arbeitsdefinition ist ein befriedigendes Verhältnis von Arbeitsinput und Ergebnis erreicht worden. Mit der hier vorgestellten Realisierung dieses Projektes, d.h. die theoretischen Aspekte eines Schaderregerproblems in den Vordergrund zu stellen, steht man zumeist konträr zu anderen Forschungsprojekten innerhalb des Komplexes "Prognosen von Schaderregern", wo die Datenkollektion in den Vordergrund gestellt wird. Diese Datenkollektion ist dann die Grundlage für eine Form der Modellbildung, d.h. die angelegten praktischen Experimente werden auf eine rechentechnische Art wiederholt. Ein allgemeiner Übertragungswert ist nicht gegeben. Das Versagen solcher Modelle und Vorgehensweisen wird mit der mangelnden Datengrundlage begründet, wobei systemimmanent die nächste Projektphase begründet wird. Auch in diesem Projekt sind die praktischen Versuche auf eine mathematisch-statistische Ebene abstrahiert und wiederholt worden. Der Unterschied besteht in dem kohärent entwickelten Versuchsdesign im Hinblick auf ein einziges Ziel, die modelltheoretische Abstraktion. Diese Abstraktion war notwendig in Bezug auf die Gesamtmodellierung des hier vorgestellten Wirt – Parasit - Systems.

Dieses Projekt wurde von der DFG gefördert.