

V.

Nematoda

10791

V. a: Allgemeiner Teil

von G. WÜLKER †, Frankfurt am Main, &
J. H. SCHURMANS STEKHOVEN JR., Utrecht

Mit 65 Abbildungen

Charakteristik

Die Rundwürmer oder *Nematoda* sind protostome, ametamere, meist getrenntgeschlechtige, faden- oder spindelförmige, im Querschnitt meist kreisrunde, eutelische Würmer, deren Vertreter teils freilebend, teils entoparasitisch sind.

Ihre äußere Körperbekleidung bildet eine Cuticula; die darunter gelegene Hypodermis ist gekennzeichnet durch dorsale, ventrale, laterale, bisweilen auch submedianen leistenförmige, plasmoidale Erhebungen, die die Muskulatur in ebensoviele Felder zerlegen. Diese Muskelfelder bestehen ausschließlich aus Längsmuskelzellen; Transversalmuskeln gibt es nur im Bereiche des männlichen Kopulationsapparats; auch die Vorderdarmmuskulatur zeigt typische Ausbildung. Die Leibeshöhle, von bindegewebigen Zellen erfüllt, wird als Pseudozöl aufgefaßt. Der Verdauungskanal gliedert sich in Mundhöhle, Vorder-, Mittel- und Enddarm, von denen der letzte und die beiden ersten Abschnitte ektodermaler Abkunft sind, was ihre Kutikularbekleidung zeigt. Das intraepitheliale gelegene Nervensystem besteht aus einer Anzahl von Längsstämmen und dem periösophagealen Ring. Die Geschlechtsorgane sind röhrenförmig und meist paarig; die Vulva liegt ventral; beim ♂ kommt es zur Bildung einer Kloake. Die Exkretionsorgane sind, soweit bekannt, epithelialer Herkunft. Sinnesorgane sind als Borsten, Papillen, Seitenorgane usw. ausgebildet.

Während sich unter den in der Erde lebenden Nematoden manche fakultativ parasitische, anscheinend noch im Übergang vom freien zum parasitischen Leben befindliche Arten nachweisen lassen (Vertreter des Genus *Diplogaster*), ist die Trennung zwischen beiden Gruppen im Meer scharf. Die Parasiten leben im reifen Zustand ganz vorwiegend in Wirtstieren (Darm, evtl. auch Leibeshöhle, Lunge, Herz usw.), ihre Jugendstadien ebenfalls in Wirbeltieren (Fischen), aber auch in Krebsen, seltener in Würmern, Mollusken, Hydrozoen usw. Die verschiedenartige Lebensweise der beiden biologischen Gruppen macht es nötig, daß im folgenden in manchen Abschnitten, vor allem bei der Behandlung der Systematik, die Verhältnisse der freilebenden und der parasitischen Rundwürmer nacheinander behandelt werden. Die Nematoden sind in den hier zu behandelnden Formen (Abweichungen, s. S. V. a 53) getrennten Geschlechts, während manche Erdnematoden

(vor allem die Rhabditiden) und einige Parasiten von Landtieren zwitterige Organisation zeigen.

Technik Für viele Nematoden empfiehlt sich zur systematischen und morphologischen Beurteilung eine Untersuchung des lebenden Objekts, da dann, namentlich an kleinen und durchsichtigen Tieren (die Mehrzahl der freilebenden Arten), die Verhältnisse besonders günstig zutage liegen. Um die störenden Bewegungen zu hindern, ist die Anwendung einer Wärmestarre (auf dem Objektträger über dem Wasserbad oder über der Flamme bei 40° C) anzustreben, wobei — nach einiger Übung — eine länger anhaltende Lähmung ohne Abtötung erreicht werden kann.

Zur Fixierung dient am besten Glycerin-Alkohol nach LOOSS (9 Teile 70%iger Alkohol, 1 Teil Glycerin) oder DITLEVSENS Gemisch (Formalin 6, 90%iger Alkohol 20, Eisessig 1, dest. Wasser 40 Teile), ev. auch nur verdünnte (2- bis 4%ige) Formalinlösung. Durch Anwendung heißer Lösungen wird gleichzeitig die Streckung der Würmer erreicht. Zur weiteren Aufbewahrung im Präparat ist vorsichtige Überführung in Glycerin oder Glycerin-Gelatine anzuraten, wobei mehrere Zwischenstufen in verschiedenem Mengenverhältnis zwischen Alkohol und Glycerin anzuwenden sind (ev. in COBBs „Differenziator“); Kanadabalsam ist für Nematoden wegen Schrumpfung und zu starker Aufhellung nicht zu empfehlen. Anwendung von Färbung am fixierten Objekt hat gerade bei Nematoden selten einen befriedigenden Erfolg; dagegen empfiehlt z. B. MICOLETZKY (1925) Vitalfärbung mit Methylblau oder Neutralrot. Bisweilen müssen marine Nematoden aus einem Gemenge von Sand, Pflanzenteilen usw. ausgelesen, bzw. durch Ausschlemmen, Abschwämmen und Sieben ev. mit dem BÄHRMANN-Apparat angereichert werden, worüber u. a. COBB (1918), FILIPJEV (1925) und MICOLETZKY (1925) Angaben machen. Dabei erweist sich bisweilen schon die Abschwämmung eines winzigen Algenrasens als außerordentlich ergiebig (STEINER 1916).

Das Isolieren einzelner Nematoden gelingt, vor allem wenn sie lebend sind, leicht mit Hilfe der Haaröse (Fig. 1). Ein rückläufig gebogenes Menschenhaar (a) wird mittels Wachs (b) in einer fein ausgezogenen Glasröhre (c) befestigt (s. SCHUURMANS STEKHOVEN JR. 1931). Es empfiehlt sich, die Öse nicht zu groß zu nehmen. Beim Ausheben der lebenden Nematoden schlingen die Tiere sich öfters um das Haar herum oder lassen sich mit dem Oberflächenhäutchen fangen. Dieses Verfahren gelingt am besten, wenn man das Fangen unter dem Binokularpräpariermikroskop kontrolliert und vor allem aufpaßt, daß sich die Tiere beim Überbringen in einem neuen Tropfen nicht vom Haar lösen. — Abgetötete Nematoden kann man unter Umständen besser mit einem zugespitzten Bambussplinter oder einem in ein Stäbchen eingelassenen Igelstachel isolieren; will man eine bestimmte Nematodenmenge gleichzeitig übertragen, so kann man sich auch einer Saugpipette bedienen.

Es empfiehlt sich, beim Studium freilebender Nematoden stets auch quantitative Prüfungen vorzunehmen. Eine Probe Schlamm wird dazu auf das oberste mehrerer ineinander passender Lochweite ausgegossen und durchgespült. Schlamm, Sand, Tiere usw. verteilen sich dann, je nach ihrer Größe, regelmäßig über die Siebe. Man spüle danach jedes Sieb in geeigneter Petrischale ab, entweder mit Seewasser oder, wenn die Probe fixiert ist, mit dem Fixierungsmittel. Am besten eignen sich hierfür Petrischalen, in deren Boden mit dem Schreibdiamanten eine Anzahl Vierecke geritzt sind; das fördert die Verarbeitung einer Probe sehr.

Ein befriedigendes Studium freilebender Nematoden ist nur bei Anwendung stärkster Objektive (immer Ölimmersion und Kompensationsokulare usw.) und künstlicher Lichtquelle (Bogenlampe) durchzuführen.

Für die parasitischen Arten gelten grundsätzlich gleichartige Methoden, nur daß hier bei größeren und dickeren Objekten öfters ein Aufpräparieren der Tiere, Fixierung

einzelner Teile und evtl. Anwendung des Mikrotoms nötig wird; dementsprechend sind auch vielfältigere Fixierungsmittel (Sublimatgemische, Zenker usw.) zu gebrauchen.

Für Herstellung guter Objekte zu vergleichend-histopathologischen Studien eignen sich nur lebendfrische Wirte. Ein Fisch z. B., dem man ein Stück Darm mit daran haftenden Nematoden entnimmt, muß kurz vor der vorzunehmenden Fixierung abgetötet sein; sonst treten Veränderungen auf, die korrekte Beobachtung unmöglich machen (vgl. hierzu HOEPLI 1931, SCHUURMANS STEKHOVEN JR. & BOTMAN 1932).

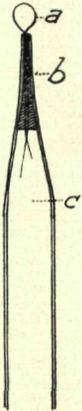


Fig. 1.
Fanggerät für Nematoden. — a Haarröse; b Wachs; c ausgezogene Glasröhre.
Nach SCHUURMANS
STEKHOVEN JR.

solchen von etwa 60° C erreicht hat. Das eigentliche Einbetten geschieht dann in der gewöhnlichen Weise in einem Uhrschälchen; es ist darauf zu achten, daß die Nematoden nicht deren Boden berühren. Größere Nematoden von über 5 mm Länge werden am besten in Stücke dieser Länge zerschnitten, damit eine bessere Durchdringung des Paraffins gewährleistet ist.

Über bestimmte parasitologische Methoden, wie Einachweis im Kot, Larvennachweis im Gewebe u. dergl., die aus der Untersuchungstechnik für Parasiten von Landtieren stammen und sinngemäß auf die Meerestiere Anwendung finden können, vergleiche man REICHENOW & WÜLKER (1929) und CHANDLER (1929).

Eidonomie

1. Körperform und Größe. — Die Nematoden sind ihrer äußeren Erscheinung nach drehrund, meist spindel- oder fadenförmig und am Vorder- und Hinterende meist \pm zugespitzt. Die Meeresnematoden sind in einigen ihrer Vertreter erheblich länger als die anderen freilebenden Rundwürmer; so erreichen z. B. *Thoracostoma*-Arten 30 bis 40 mm Länge; sie bleiben aber wiederum erheblich zurück hinter einigen der parasitischen Arten, unter denen wenigstens viele Ascaroideen, Filarioideen und Pseudaliiden aus Meerestieren 10 bis 20 cm messen; das Maximum stellt wohl *Diocetophyme renale* dar, das im Nierenbecken von Seehunden (und vieler Landsäugetiere) gefunden wird und als ♀ 1 m Länge erreichen kann.

Gegenüber der typisch langgestreckten Gestalt (*Ascolaimus*; Fig. 2, 3) zeigen sowohl einige freilebende Formen, z. B. *Richtersia* (Fig. 4), als auch manche Parasiten (*Tetrameres*) eine erhebliche Verkürzung; allgemein sind die Parasiten-♀ infolge ihrer starken Fruchtbarkeit

breiter als ihre ♂ und als die ♀ freilebender, weniger fruchtbarer Arten.

Auch in anderer Beziehung treten oft Unterschiede zwischen freilebenden und parasitischen Nematoden hervor, insofern nämlich erstere viel reicher mit Borsten und ähnlichen Anhängen, besonders des Vorderendes (Fig. 5), sowie mit Augenflecken (Fig. 6) und besser ausgestatteten Organen des chemischen Sinnes (Fig. 7, 9) versehen sind als die Parasiten (vgl. Larve von *Anchylostoma*, Fig. 8), für die alle diese Sinneswerkzeuge im Zusammenhang mit dem Entoparasitismus rückgebildet sind. Die Oberfläche ist glatt oder ± deutlich geringelt (Fig. 9); für einige freilebende

Formen sind sogar borstentragende Querringe um den Körper (*Desmoscolicidae*; Fig. 10, 56)

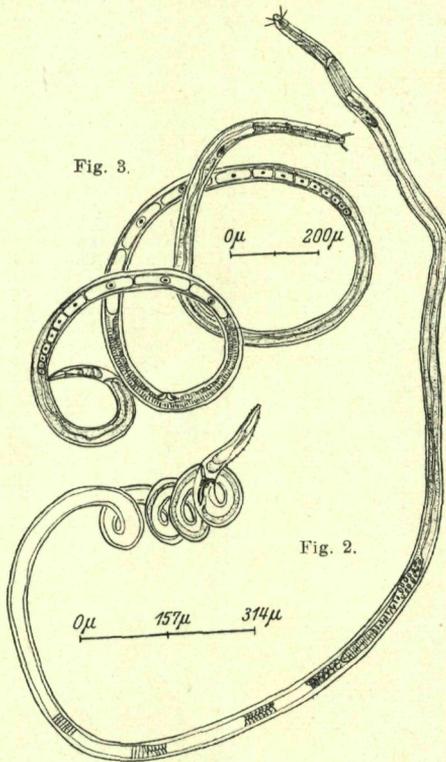


Fig. 2. *Ascolaimus elongatus* (Bütschli), ♂.

Fig. 3. *Ascolaimus elongatus* (Bütschli), ♀.

Beide nach SCHUURMANS STEKHOVEN & DE CONINCK.

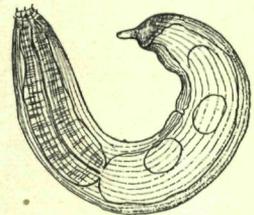


Fig. 4.
Richtersia collaris Steiner.
Nach STEINER.

oder starke Borsten in besonderer Anordnung (*Draconematidae*, *Epsilonematidae*; Fig. 11) entwickelt¹⁾, deren Bedeutung für die Kriechbewegung weiter unten erörtert wird (s. S. V. a 36). Aus Fig. 12 er-

¹⁾ Bei Anwendung stärkster Objektive zeigt sich, daß die meisten Nematoden eine geringelte Haut haben; ganz glatte Haut besitzen nur sehr wenige Arten. Doch findet man öfter statt der Ringe feine Punktreihen oder andere Skulpturen. Bei mehreren Genera, so z. B. mitunter bei solchen der Tiefsee, wie den *Epsilonematidae* und *Draconematidae*, aber auch bei Formen wie *Desmodora* und *Euchromadora*, ist ein typisches Hautskelett, zuweilen von großer Dicke und Kompliziertheit, ausgebildet; es kommt selbst zu dachziegelartiger Überdeckung der Ringe und, je nach Art, zu ± variabler Struktur derselben (STEINER & HOEPLI 1926, STEINER 1932).

gibt sich die Verschiedenheit der Kutikularstruktur einiger charakteristischer freilebender Formen. Die pralle und doch biegsame, im Querschnitt meist kreisrunde Form der Nematoden wird bedingt durch

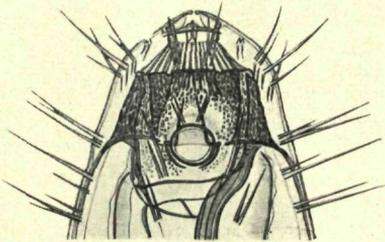


Fig. 5 A.

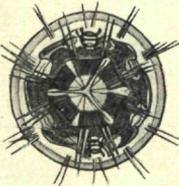


Fig. 5 B.

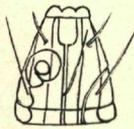


Fig. 5 C.

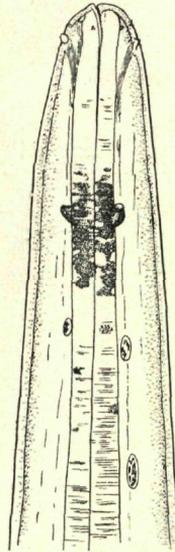


Fig. 6.

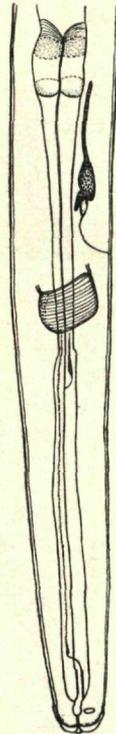


Fig. 7.

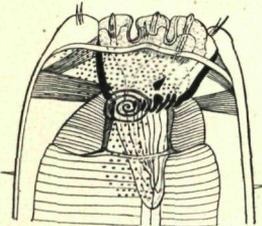


Fig. 7.

Fig. 5. *Sphaerolaimus hirsutus* de Man; A Vorderende des Körpers des ♀; B dasselbe von vorn. Nach DE MAN; C Vorderende eines Epsilonematiden. — Nach STEINER.

Fig. 6. *Leptosomatium gracile* Bast. Nach STEINER.

Fig. 7. *Halichoanolaimus robustus* Bast, Vorderende. — Nach SCHUURMANS STEKHOVEN & ADAM.

Fig. 8. *Anchylostoma caninum*, Larve. Nach SCHUURMANS STEKHOVEN.

den Turgor des wasserreichen Zwischengewebes und die Elastizität der Cuticula bzw. des Hautmuskelschlauchs.

Eine eigentliche Gliederung in Regionen ist am Nematodenkörper nicht zu unterscheiden: nur selten hebt sich das Vorderende kopfförmig ab (Fig. 9, 13); ferner wird als Schwanzende der Abschnitt von After bis Hinterende bezeichnet, ohne daß er äußerlich scharf abgesetzt ist.

Borstenförmige Körperanhänge sind bei vielen freien Meeresnematoden besonders im Bereich des Vorderendes sehr mannigfaltig ausgebildet, wobei etwa *Enoplolaimus* (Fig. 13) oder *Sphaerolaimus*

(Fig. 5) einen Eindruck von der Stärke dieser Entwicklung geben mögen. Man kann unter diesen biegsamen und ev. gelenkig eingefügten Strukturen der Cuticula verschiedene Größen und zuweilen mehrere kranzförmig angeordnete Zonen (Kopfborsten, subkephale und zervikale Borsten; s. FILIPJEV 1925) unterscheiden, wobei namentlich

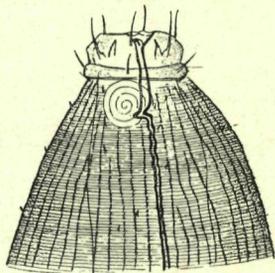


Fig. 9. *Richtersia collaris*
Steiner; Vorderende.
Nach STEINER.

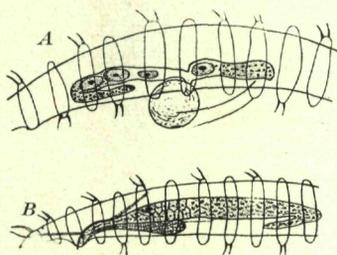


Fig. 10. *Desmoscolex minutus*
Schepotieff; A ♀ mit Ei; B ♂.
Nach SCHEPOTIEFF.

der Kranz der Kopfborsten vielfach Zeichen einer 3-strahligen Symmetrie erkennen läßt, die am Vorderende der Nematoden, manchmal vereinigt mit bilateral-symmetrischen Zügen, zum Ausdruck kommt, z. B. 10 Borsten in 6 Gruppen bei *Thoracostoma* (Fig. 14). Man vergleiche auch

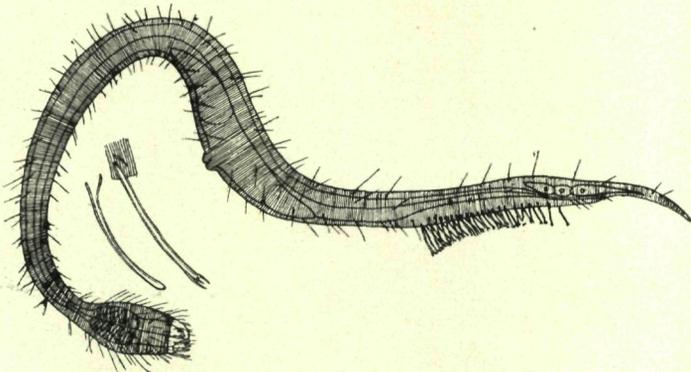


Fig. 11.
Draconema cephalatum Cobb; neben dem Tier ein paar isolierte Borsten.
Nach STEINER.

Fig. 5 C, einen Epsilonematiden mit 2 Borstenringen am Kopf. Von den Borsten, die auch sonst den Körper besetzen können (s. S. V. a 7 und 16), sind die der Genitalregion zu nennen; diese stehen gehäuft (Fig. 15) und oft mit Drüsen in Verbindung. Ferner seien hier die hakenförmigen Stelborsten der *Draconematidae* und *Epsilonematidae* (Fig. 11) genannt: sie stehen als hohle Röhren, besonders ausgeprägt auf der

Bauchseite, vor dem After der Tiere (einige gleichartige Borsten finden sich bei *Draconema* auch auf der Dorsalseite der vorderen Körper-

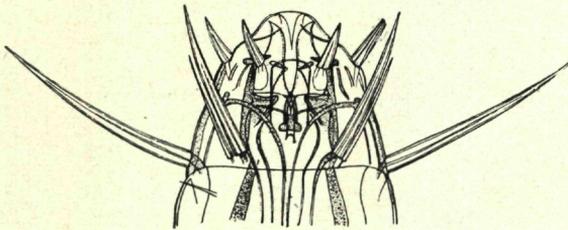
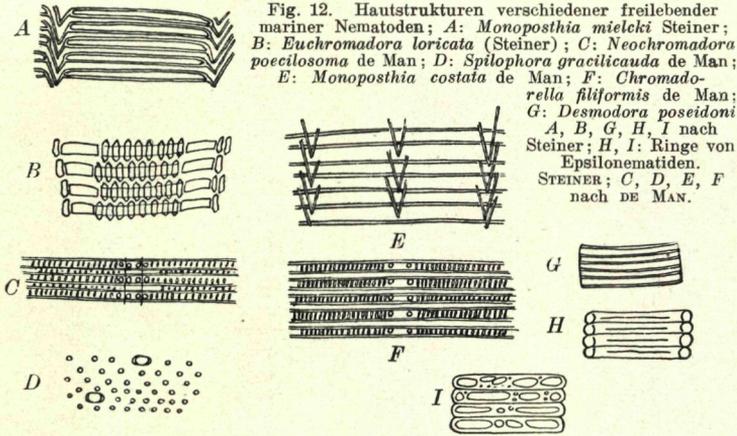


Fig. 13.

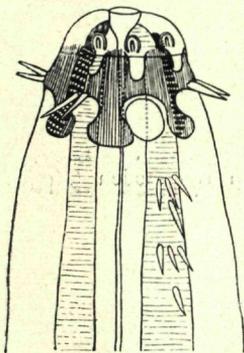


Fig. 14.

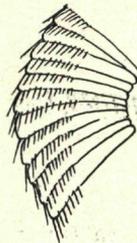


Fig. 15.

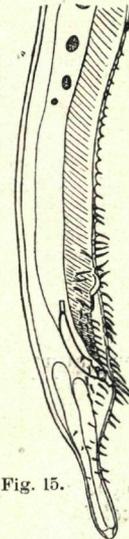


Fig. 16.

Fig. 13. *Enoplolaimus vulgaris* de Man, Vorderende. Nach DE MAN.

Fig. 14. *Thoracostoma trichodes* (Leuckart), Vorderende. — Nach SCHUURMANS STEKHOVEN & ADAM. Die oberhalb des ovalen Seitenorgans stehende einzelne Borste ist hier weggelassen.

Fig. 15. *Synonchus fasciculatus* Cobb, ♂, Hinterende. Nach SCHUURMANS STEKHOVEN & ADAM.

Fig. 16. Bauchborstenkämme einer Epsilonematide. Nach STEINER.

anschwellung); sie dienen vor allem der spannerraupenartigen Bewegung der Würmer (STAUFFER 1924) und lassen sich wohl mit den Haftröhrchen der Gastrotrichen (s. S. VII. d 22) vergleichen. Bei *Epsilonema*, *Epsilononides* und *Prochaetosoma* gibt es auf der Bauchseite der Zwischen- und Bauchbeuge bei den meisten Arten Bauchborstenkämme (Fig. 16), kammartige Querreihen steifer Borsten, die möglicherweise die baulich bedingte Versteifung, die von funktioneller Bedeutung ist, unterstützen.

Das Vorderende ist — einen Kopf im eigentlichen Sinne besitzen die Nematoden nicht, obwohl äußerlich durch Gruben oder Leisten ein

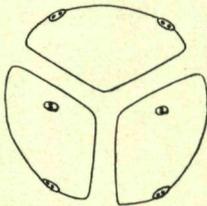


Fig. 17.

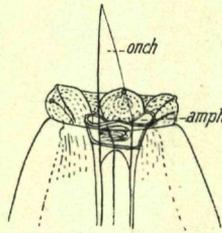


Fig. 18 A.

Fig. 17. *Ascaris lumbricoides* L.; Kopf, Vorderansicht mit dorsalen und subventralen Lippen. — Nach HOEPLI.

Fig. 18. A: *Dorylaimus regius* de Man, Kopf Vorderende; B: *Tylenchus cylindricaudatus* Steiner. — onch Onchium; amph Seitenorgan; amph.p Porus des Seitenorgans; bu Bulbus. Nach STEINER.

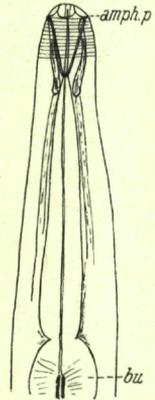


Fig. 18 B.

öfters als Kopf bezeichnetes Gebilde abgegrenzt sein kann, z. B. bei den *Enoplidae* (Fig. 13) und *Epsilonematidae* (Fig. 5 C) — durch die fast immer (mit Ausnahme einiger parasitischer Gruppen) terminal gelegene Mundöffnung gekennzeichnet, deren Eingang auch bei den Parasiten ± kräftige Lippen (Fig. 17) trägt. Bei einigen freilebenden Gattungen (*Dorylaimus*, *Tylenchidae*; Fig. 18) sind sie nur höckerförmig; bei anderen (*Enoplolaimus*; Fig. 13) vorwiegend in der Dreizahl oder einem Vielfachen von 3 (6) entwickelt; bei *Halichoanolaimus* sind es deren 6 (Fig. 7); die *Sphaerolaimus*-Arten (Fig. 5) besitzen bewegliche Lippen (SCHUURMANS STEKHOVEN JR. 1929), wie solche auch bei anderen Schlingern unter den Nematoden (*Halichoanolaimus*, *Selachinema* u. a.) vorkommen, während sie sonst meist unbeweglich sind. Unter den Parasiten sind namentlich die Ascaroidea (Fig. 17) mit 3 kräftig entwickelten, beweglichen Lippen ausgestattet, die beim Festsaugen an der Darmwand des Wirts von Bedeutung sind; nur selten ist ihre Größe in dieser Gruppe reduziert (*Acanthocheilinae*). Strukturen dieser Lippen (und ihrer Zwischenlippen), wie zahntragende Leisten, Papillen usw., sind für die Systematik dieser Unterfamilie von besonderer Bedeutung. Für andere Parasiten ist die Lippenzahl auf 2 herabgesetzt (*Spiruroidae*, *Proleptus*; Fig. 19), oder ihre Entwicklung

der Beschaffenheit der Mundhöhle ein bemerkenswerter Geschlechtsdimorphismus entwickelt (Fig. 34 A, B): die Mundhöhle, die beim ♀ groß und mit 3 Zähnen (1 lanzenförmiger Subventralzahn, 2 kleinere Zähne) ausgerüstet ist, fehlt beim ♂ vollkommen; an ihrer Stelle ist nur ein kurzes Anfangsstück (Vestibulum) zwischen Mundöffnung und eigentlichem Ösophagus eingeschaltet, wie es neben einer Mundhöhle (*Rhabditis*; Fig. 34 C) oder auch ohne eine solche bei manchen anderen Nematoden vorhanden ist. Der Vorderrand der Mundhöhle wird bisweilen, vor allem bei räuberischen Formen und vielen Parasiten (Strongyloidea), von stäbchen- oder blätterartigen Bildungen eingefasst (Fig.

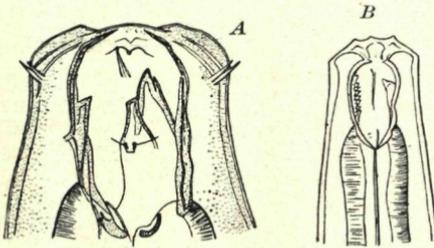


Fig. 33.

A: *Oncholaimus brachycercus* de Man, Kopf mit Mundhöhle, 3 Zähnen, Seitenorgan und Kopfsetae;
 B: *Mononchus spectabilis* Ditlevsen, Kopf mit Kopfpapillen, Mundhöhle mit Zahn und Zahnleiste.
 A nach DE MAN; B nach DITLEVSEN.

20 B), denen immer eine funktionelle Bedeutung zukommt, die dem Fernhalten von Darminhalt bei den an den Darmzotten haftenden Parasiten (vergl. WETZEL 1932) oder dem Sichanschmiegen ans Beuteobjekt (z. B. bei *Sphaerolaimus*; Fig. 35 A, B; SCHUURMANS STEKHOVEN 1931) dienen. Vielleicht haben diese Bildungen auch phylogenetische Bedeutung und geben uns einen Hinweis auf die Zusammenhänge zwischen räuberischen Formen und Parasiten.

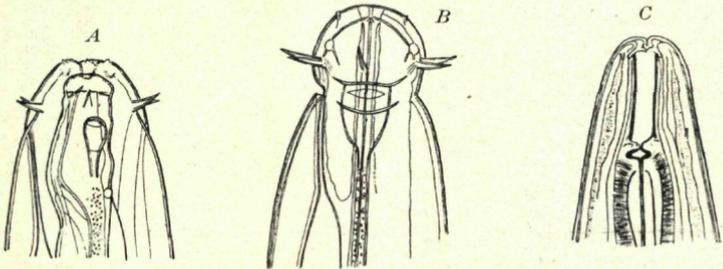


Fig. 34. A: *Catalaimus max weberi* de Man, ♀, Vorderende mit Mundhöhle; B Dasselbe vom ♂; C: *Rhabditis marina* Bastian, Vorderende mit Mundhöhle und Ösophagus.
 A, B nach DE MAN, C nach STEINER.

Die kutikuläre Auskleidung, die den ganzen Vorderdarm auszeichnet, ist in der Mundhöhle nicht nur zu den erwähnten Zähnen, sondern ev. auch zu einer gleichartigen Röhre (*Rhabditis*) oder zu einem durchbohrten, mit einem Endknopf versehenen Bohrstachel, so besonders bei Pflanzenparasiten (hier nur *Tylenchus fucicola*; Fig. 36), entwickelt. Auch bei Parasiten ist öfters eine Mundkapsel (*Syngamus*, *Camallanus*, *Stenurus*) in wechselnder Form oder ein Vestibulum (*Cystidicola*,

Muskelgewebe jedoch vor allem bei Formen mit extraintestinaler Verdauung (z. B. *Proleptus*) Drüsen eingelagert sein können, die Verdauungsfermente sezernieren (SCHUURMANS STEKHOVEN & BOTMAN 1932; Fig. 38, 61); 2) in den der Verdauung und Resorption dienenden langen Mitteldarm und 3) in den stets kurzen Enddarm. Nur bei einigen der hier zu berücksichtigenden parasitischen Formen (*Philometra*, *Mermis*) treten in Zusammenhang mit veränderter (osmotischer) Nahrungsaufnahme Rück-

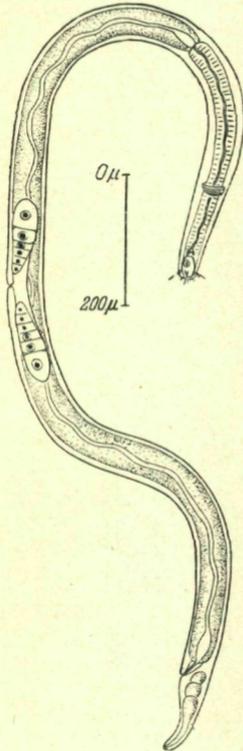


Fig. 31.
Bathylaimus assimilis
de Man, ♀; Übersicht des
Körperbaues. — Original
(SCHUURMANS STEKHOVEN &
DE CONINCK).

bildungen am Darm auf (Fig. 32). Der Darm trägt zwar in einigen Fällen (*Heterocheilidae*; s. S. V. a 20) Blindsäcke, deren Funktion noch unerforscht ist, aber niemals besondere drüsenhaltige Anhängen (Mitteldarmdrüsen).

Im Vorderdarm schließt sich an die oben erwähnten Lippen bzw. an die Mundkapsel eine Mundhöhle verschiedener Form und Größe an (Fig. 5, 7, 14, 18, 19, 20, 21, 26, 31), die wiederum in den muskulösen, ev. teilweise drüsigen Ösophagus (Fig. 32) überleitet. Die Verhältnisse dieser Teile sind in den einzelnen Nematodengruppen sehr mannigfaltig; nur wird allgemein durch den Vorderdarm die Aufnahme der Nahrung, vorwiegend ein Aufsaugen flüssiger oder mikroskopisch kleiner Stoffe, bei einigen räuberischen Freilebenden, wie *Sphaerolaimus* und *Halichoanolaimus*, auch eine Bewältigung größerer Objekte (s. S. V. a 19, 40) bewerkstelligt. Die Mundhöhle ist unter

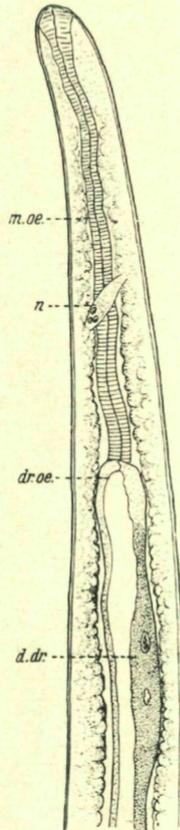


Fig. 32.
Philometra bergensis
Wülker, ♀.
Hervorzuheben ist das
Fehlen von Mundhöhle,
Lippen und Papillen; *m.oe.* muskulöser Teil
des Ösophagus; *dr.oe.* drüsiger Teil des
Ösophagus; *d.dr.* dorsale
Drüse des Ösophagus;
n Nervenring.
Nach WÜLKER.

den marinen Nematoden, namentlich bei den Enoplioidea, stark entwickelt und oft mit kräftigen, zahnartigen Leisten ausgestattet (*Oncholaimus*, *Mononchus*; Fig. 33). Bei *Catalaimus max weberi* de Man ist gerade in

kulatur entwickelt und liegt in-seits der Subcuticula in breiten Lagen, die nur von den Längswülsten unterbrochen werden. Die glatten Muskelzellen, die nebeneinander liegen, lassen einen nach innen gerichteten protoplasmatischen Markteil mit dem Kern und einen peripheren kontraktilen Teil, der aus in der Längsrichtung der spindel-, bzw. rautenförmigen Zelle verlaufenden senkrecht zur Zelloberfläche gestellten und daher bei den spindelförmigen Muskelzellen radiär ausstrahlenden Platten besteht, unterscheiden; vom ersten ziehen Protoplasmastränge zu den in den Medianwülsten verlaufenden Nerven (MÜLLER 1928). Dieser Typus, der zölogyäre Muskeltypus, leitet durch allmähliche Übergänge (Fig. 29) in

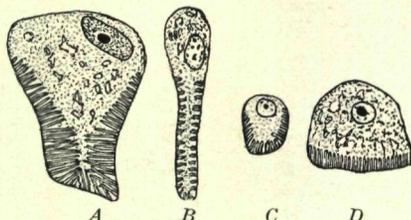


Fig. 29. Querschnitte durch Muskelzellen.
A: *Heterakis*, B: *Trichuris*; C: *Oncholaimus*,
D: *Oesophagostomum*. — Nach CHITWOOD.

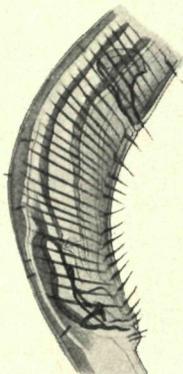


Fig. 30.
Enoplus communis Bast.,
Kloake mit Spicula,
Kopulationshilfsapparat
und Bursalmuskulatur.
Nach DE MAN.

den platymyären Muskeltypus über, bei dem der kontraktile Teil eine basale Masse mit parallel aneinander gegliederten Platten darstellt.

Die Zahl der Muskelzellen auf einem Querschnitt ist oft eine beschränkte: 8 bei den Meromyariern, in 4 Sektoren zu 4 Gruppen von je 9 Muskelzellen angeordnet; oder 4 Muskelfelder, deren jedes sich aus einer größeren Zahl Muskelzellen zusammensetzt (Polymyariery); oder 2 Muskelfelder, welcher Typus sich von dem vorigen nur dadurch unterscheidet, daß hier die medianen Hypodermiszapfen fehlen (Holo-myariery). Platymyäre Nematoden sind gewöhnlich Meromyariery, während andererseits zölogyäre und Polymyariery zusammengehören.

Weitere muskulöse Elemente liegen im Bereich des Vorderdarms und des männlichen Kopulationsorgans. Letztere („Bursalmuskulatur“; Fig. 30) liegen schief zur Längsachse des Tieres und bewirken das Aufrollen des Schwanzes zwecks Umfassung des ♀.

3. Nach innen begrenzt der Hautmuskelschlauch die Leibeshöhle, die ihrer Entwicklung nach als primäre Leibeshöhle (Schizozöl) aufzufassen ist und in der die Organe, besonders Verdauungs- und Geschlechtswerkzeuge, aufgehängt sind. Sie ist größtenteils von bindegewebigem Material erfüllt.

4. Das Verdauungssystem der Nematoden (Fig. 31) gliedert sich in 3 Abschnitte: 1) in den bei vielen Arten vorwiegend muskulösen, aus einer beschränkten Zellzahl aufgebauten Vorderdarm, in dessen

des Körpers (STEINER; Fig. 25 C), münden aber mit ihren verschiedenen langen Kanälen dicht nebeneinander. Zu diesen einzelligen Hautdrüsen ist auch die stets unpaare, oft mit einem langen Kanal ausgestattete Ventraldrüse zu rechnen (Fig. 26 A—E), die vielen Freilebenden zukommt, bei anderen fehlt und die mit dem komplizierteren „Exkretionsorgan“ vieler Parasiten als homolog (s. S. V. a 23) gilt.

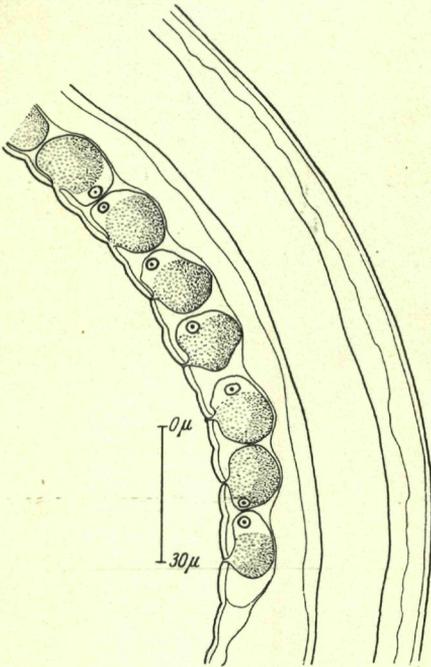


Fig. 27.

Azonolaimus paraspinosus Schuurmans Stekhoven & Adam; präanale Drüsen des ♀.
Original (DE CONINCK & SCHUURMANS STEKHOVEN).

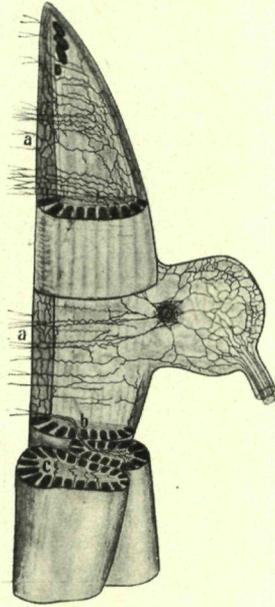


Fig. 28.

Modell eines zölomyaren Muskels von *Ascaris lumbricoides* L., mit den longitudinalen kontraktiven Platten und den Muskelskelettfibrillen, die bei c von dem einen Muskel in den anderen übergehen, bei a und b in die Hypodermis übertreten.
Nach J. F. MÜLLER.

Zu erwähnen sind auch manche „Kopfdrüsen“ und die Schwanzpapillendrüsen, von COBB „Phasmids“ genannt (Fig. 37), denen nach STEFANSKI (1922) eine exkretorische Funktion zukommt (s. S. V. a 43), ferner das „präanale Hilfsorgan“, die präanalen Drüsen (Fig. 27) männlicher Araeolaimoidea und Enoploidea (Fig. 30) und die vielen Nematoden zukommenden Rektaldrüsen (Fig. 42).

2. Die Muskulatur (Fig. 28), die mit der Subcuticula den Hautmuskelschlauch der Nematoden bildet, ist ausschließlich als Längsmus-

oft durchscheinend hervor, oft mit regelmäßig angeordneten Kernreihen im Innern.

Besonders die freilebenden Nematoden sind reichlich mit einzelligen, kugelförmigen (Fig. 26 F, 27) oder birnförmigen Hautdrüsen ausgestattet,

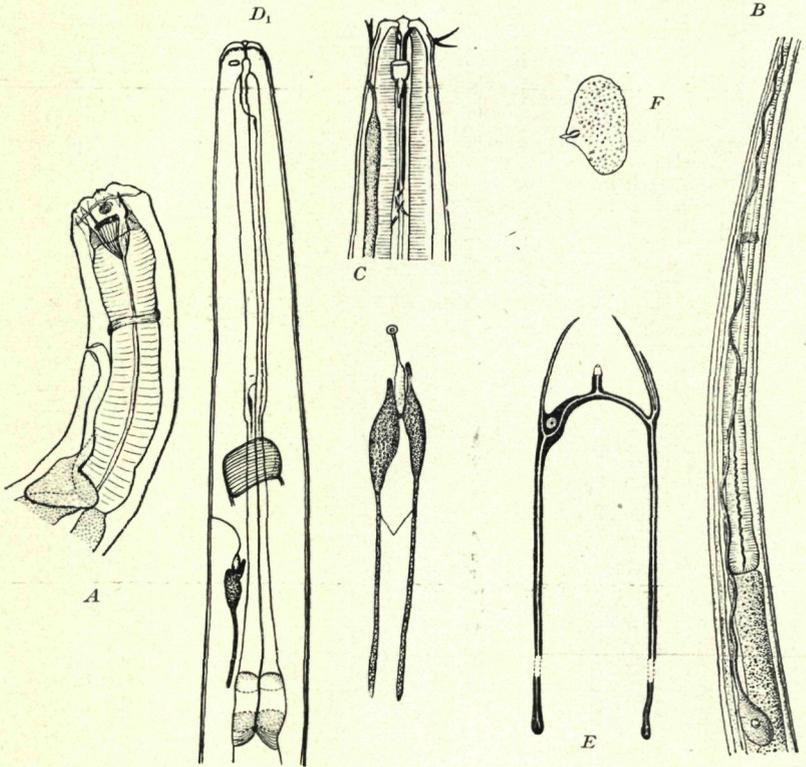


Fig. 26.

A: *Halichoanolaimus robustus* (Bast.), Vorderende mit Ventraldrüse; B: *Synplocostoma longicollis* (Bast.), Ventraldrüse; C: *Anticoma limatis* (Bast.), Mündung der Ventraldrüse; D: *Anchylostoma caninum* Ercolani, Ventraldrüse der Larve mit Ampulle und Porus, von der Seite (D_1) und von ventral (D_2); E: *Belascaris mystax* (Rud.), Seitenkanäle; F: *Synonchus fasciculatus* Cobb, Hautdrüsen.
A, C, F nach SCHUURMANS STEKHOVEN & ADAM; B nach DITLEVSEN;
D nach SCHUURMANS STEKHOVEN; E nach GOLOWIN.

die zum Teil gleichmäßig über den ganzen Körper verteilt sind (JÄGERSKIÖLD 1901 für *Cylicolaimus magnus* und *Jägerskjöldia acuticaudata*), zum Teil an einzelnen Stellen lokalisiert sind. So hat namentlich das Hinterende mariner Genera allgemein 3 Schwanzdrüsen, deren Bedeutung für die zeitweilige Anheftung an der Unterlage vielfach betont wird (Fig. 25 A, B). Diese Spinnndrüsen („Spinneret cells“) liegen hinter- oder nebeneinander, symmetrisch oder asymmetrisch zur Längsachse

steht nach neueren Darlegungen (MAGATH 1919) aus einem Albuminoid, das mit Kollagen, Gelatine usw. verwandt ist, nicht aber dem Chitin oder Keratin, wie früher angenommen wurde. Neben glatter oder schwach geringelter Beschaffenheit der Cuticula (viele Parasiten, *Enoplidae*) finden sich eine regelmäßige und oft komplizierte Ringelung, besonders bei den *Chromadoridae* (Fig. 12), ferner dicke, vorspringende kutikuläre Ringe bei den *Desmoscolecidae* (Fig. 10).

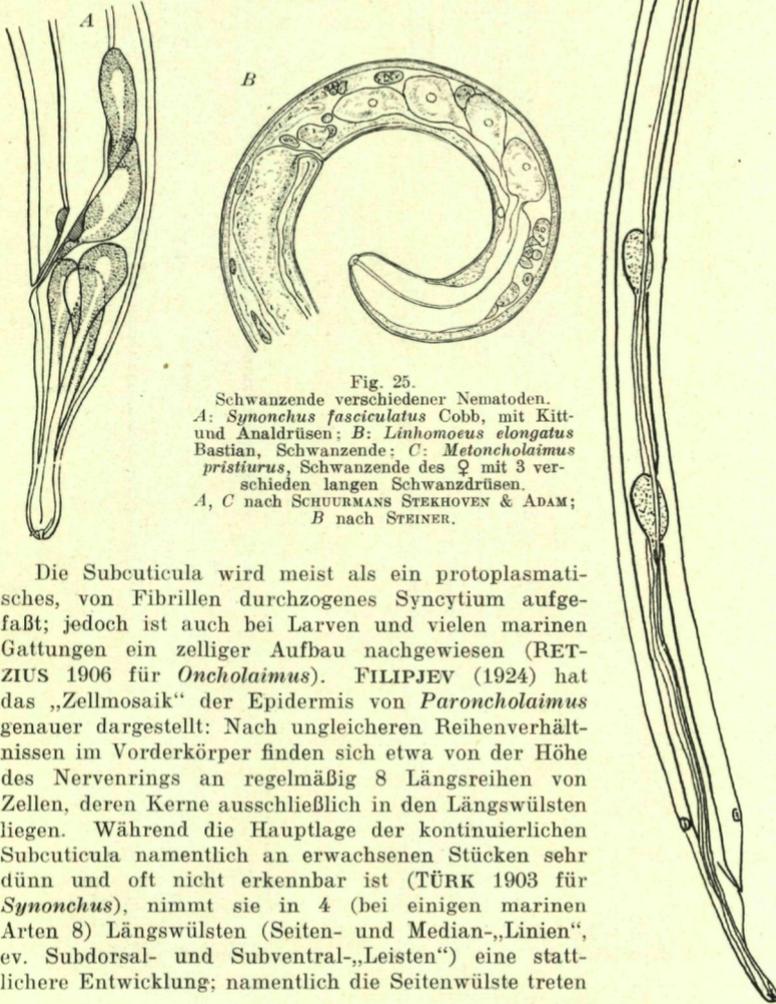


Fig. 25.

Schwanzende verschiedener Nematoden.

A: *Synonchus fasciculatus* Cobb, mit Kitt- und Analdrüsen; B: *Linhomoeus elongatus* Bastian, Schwanzende; C: *Metoncholaimus pristivurus*, Schwanzende des ♀ mit 3 verschieden langen Schwanzdrüsen.

A, C nach SCHUURMANS STEKHOVEN & ADAM;
B nach STEINER.

Die Subcuticula wird meist als ein protoplasmatisches, von Fibrillen durchzogenes Syncytium aufgefaßt; jedoch ist auch bei Larven und vielen marinen Gattungen ein zelliger Aufbau nachgewiesen (RETZIUS 1906 für *Oncholaimus*). FILIPJEV (1924) hat das „Zellmosaik“ der Epidermis von *Paroncholaimus* genauer dargestellt: Nach ungleichen Reihenverhältnissen im Vorderkörper finden sich etwa von der Höhe des Nervenrings an regelmäßig 8 Längsreihen von Zellen, deren Kerne ausschließlich in den Längswülsten liegen. Während die Hauptlage der kontinuierlichen Subcuticula namentlich an erwachsenen Stücken sehr dünn und oft nicht erkennbar ist (TÜRK 1903 für *Synonchus*), nimmt sie in 4 (bei einigen marinen Arten 8) Längswülsten (Seiten- und Median-, „Linien“, ev. Subdorsal- und Subventral-, „Leisten“) eine stattlichere Entwicklung; namentlich die Seitenwülste treten

vale Kutikularstrukturen vorhanden, so der Bohrzahn vieler parasitischer Larven (Fig. 24), der spätestens bei einer Häutung nach dem Eintritt in den Darm des Endwirts verloren geht.

2. Die Farbe der Nematoden ist je nach der Dicke der Cuticula

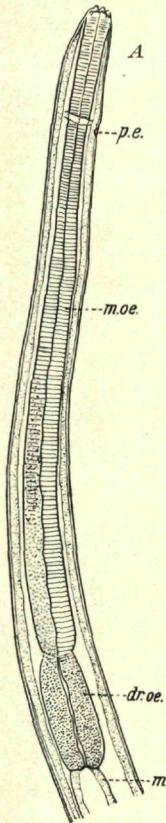


Fig. 24.
Anacanthocheilus rotundatus (Rud.); A ♀; B Vorderende der Larve mit Bohrzahn und Porus excretorius (p. e).
dr. oe drüsiger Teil des Ösophagus; m Mitteldarm; m. oe muskulöser Teil des Ösophagus. — Nach WÜLKER.

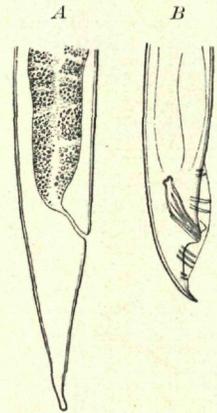
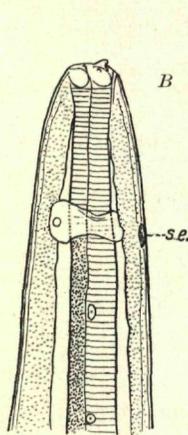


Fig. 23.
Rhabditis marina Bastian;
A Hinterende des ♀; B Hinterende des ♂ mit Bursa und Kopulationsapparat.

eine grünliche, rötliche oder sonstige Färbung. Auch manche inneren Gebilde (Eier, Spicula, Mundteile) können infolge dichter Beschaffenheit schon am lebenden Tier stärker durchschimmern. Pigment ist nur im Bereich der Augen und im Vorderdarm vorhanden (*Enoplus*). Auch die sich in den Darmzellen ablagernden Stoffe können diesen einen farbigen Ton verleihen.

Anatomie 1. Cuticula und Subcuticula. — Der Nematodenkörper ist umkleidet von einer zarten oder kräftigen Cuticula, die von der darunter gelegenen Subcuticula (Hypodermis, Epidermis) ausgeschieden und in der Larvenentwicklung unter regelmäßigen Häutungen (s. S. V. a 51) erneuert wird. Von vielen äußeren Differenzierungen dieses „Außenskeletts“ war S. V. a 4 schon die Rede. Es dient sehr verschiedenartigen Aufgaben: als Schutz gegen äußere Einflüsse, zugleich als elastischer Abschluß gegenüber dem Binnendruck der Leibeshöhle, ferner als Träger von Bewegungsmitteln (Borsten usw.) und von Sinnesorganen (STEINER & HOEPLI 1926). Sie be-

sie in Kreis- oder Spiralförmigkeit eingesenkt (Fig. 5 C, 9, 14, 21 B). Von anderen Forschern, so von STEFANSKI 1922 und neuerdings von EISMA 1932, werden sie als Gebilde drüsiger Natur mit exkretorischer Funktion aufgefaßt. Bei Parasiten kommen solche Seitenorgane wohl auch allgemein vor (STEINER, STEKHOVEN JR.), zeigen aber niemals eine ähnlich starke Entwicklung wie bei *Enoplidae*, *Chromadoridae* usw.; relativ groß sind sie bei *Mermithidae*, deren Vorkommen in Insektenlarven des Meeresstrandes aber noch nicht sicher ist.

Für eine weitere Struktur, die „rinnenförmige Grube“ (DE MAN 1886, „organe cephalique“ FILIPJEVS 1925), bei *Enoplus*, *Enoplolaimus*, *Synonchus* usw. ist die Bedeutung als Sinnesorgan, bzw. die Beziehung zu den Seitenorganen ungeklärt. — Für die Superfamilie der Spiruroidea (namentlich in Vögeln, z. T. in solchen, die auch das Meer berühren), ist eine besondere Mannigfaltigkeit von kutikularen Anhängen am Vorderende zu erwähnen, die offenbar Anpassungen an das parasitäre Leben vorstellen und also eine physiologische Bedeutung haben (s. HOEPLI 1927), so bandförmige Strukturen bei *Acuariidae*, Hakenkränze bei *Echinonema* und *Spiritectus*, schirmartige Bildungen bei *Schistophorus* und dergl.; bei diesen und anderen Parasiten (*Diectophymidae*) sind auch Stacheln oder Haken über die ganze Körperoberfläche hin nicht selten.

Die äußere Erscheinung der Rundwürmer wird weiter durch die anderen Körperöffnungen: Porus excretorius, Vulva, After (bzw. Kloake der ♂; Fig. 2, 3) gekennzeichnet, die alle in der Ventrallinie des Körpers liegen; nur in wenigen Fällen ist der After terminal ans Hinterende verlagert, in einigen anderen (*Philometra*, *Mermis*) infolge Rückbildung unkenntlich (Fig. 22). Ventral- und Dorsalseite sind ferner oft durch die Krümmung des abgetöteten und fixierten Körpers unterscheidbar, die nur in der Sagittalebene, vorwiegend nach der Bauchseite hin, erfolgt, besonders deutlich am Hinterende der ♂, was im Zusammenhang mit der Anordnung der Bauchmuskulatur steht (Fig. 53). Außerdem wird die Orientierung oft durch die breit durchschimmernden Seitenwülste (s. S. V. a 13) und die lateralen Seitenorgane erleichtert. Gewöhnlich liegen die Tiere auch im Präparat mit der Lateralseite dem Objektiv zugekehrt.

Weitere äußere Merkmale besonders in der Nähe des Hinterendes sind im Sinne des vielfach ausgeprägten Geschlechtsdimorphismus zu deuten, so die bei verschiedenen freilebenden und parasitischen Nematoden ausgebildete Bursa copulatrix (*Rhabditis marina*, Fig. 23; *Proleptus*, Fig. 52), unpaare Saugnäpfe vor dem After bei *Cucullanus* (Fig. 53) und *Heterakis*, Reihen paariger Papillen vor und hinter dem After und am Schwanzende (*Contracoecum*, *Cucullanus*), Kopulationshilfsapparate (*Enoplus*, *Anticomus*; Fig. 54), lauter nur im männlichen Geschlecht entwickelte Strukturen.

Die geschilderten äußeren Merkmale sind zum Teil schon auf jugendlicher Stufe vorhanden, zum Teil treten sie erst bei der letzten Häutung hervor, so daß mit Recht öfters von einer Metamorphose der Nematoden gesprochen wird. Auf der anderen Seite sind einige lar-

Schließlich ist das Vorderende der Nematoden durch verschiedenartige Sinnesorgane ausgezeichnet, von denen ein Teil nur für die freibeweglichen Arten in der Orientierung im Raum von Bedeutung

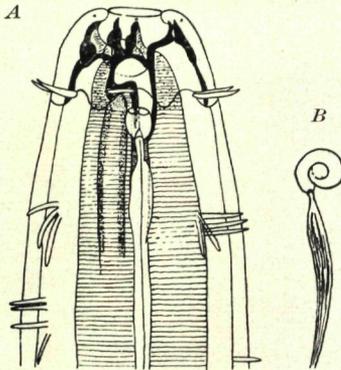


Fig. 21.
 A: *Synonchus fasciculatus* Cobb,
 Kopf mit becherförmigem Seitenorgan;
 B Seitenorgan eines Epsilonematiden.
 A nach SCHUURMANS STEKHOVEN & ADAM;
 B nach STEINER.

ist (Augen, Tastborsten), während andere, namentlich Papillen, die vielleicht dem Tastsinn dienen (2 dorsale, 2×2 submedian), und die Seitenorgane auch bei Parasiten entwickelt sind. Die meist in der Zweizahl vorhandenen Lichtsinnesorgane²⁾ sind einfache, mit einer Pigmenthülle oder mit einer dem Pigmentbecher aufgesetzten „Linse“ ausgestattete Zellen (Fig. 6); sie liegen lateral dem Ösophagus auf. Besondere Bedeutung scheinen für die freilebenden Arten die Seitenorgane („amphids“) zu haben, die bei ihnen in der Zweizahl und oft in sehr erheblicher Größe vorhanden sind; da sie oft auch beim ♂ stärker entwickelt sind als beim ♀, so ist ihre Bedeutung als Organ des chemischen Sinnes vielfach vertreten worden (ZUR STRASSEN 1904, STEINER 1925). Sie sind oft becherartig tief von außen eingesenkt und zeigen außer ihrer kutikularen Auskleidung eine Tasche, welche die Endfasern des Nerven enthält, die dieses Sinnesorgan mit dem periösophagealen Nervenring verbindet (Fig. 21 A); in anderen Fällen sind

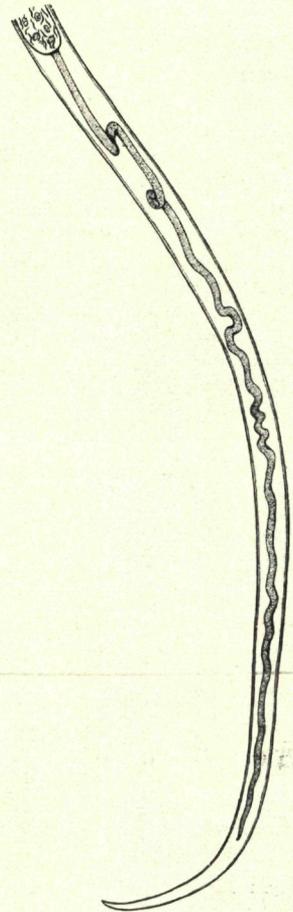


Fig. 22.
Philometra bergensis Wülker, ♀;
 Hinterende mit Uterusende und
 hinterem Ovar. — Nach WÜLKER.

²⁾ Nicht zu verwechseln mit Pigmentanhäufungen in der Ösophaguswand (s. SCHULZ 1931).

ist, wohl im Zusammenhang mit Besonderheiten des Schmarotzertums, äußerst gering (Filarioidea als Blut- und Peritonalparasiten).

Andererseits haben gerade wieder einige Parasiten ohne Lippen eine kräftige Haftvorrichtung in Gestalt einer Mundkapsel mit verdickten, chitinartigen Rändern (Strongyloidea), mit oder ohne Zahnbildungen (Fig. 20; *Ancylostoma*, *Strongylus*); dieses Merkmal vieler Strongyloidea fehlt allerdings gerade den in Waltieren parasitierenden

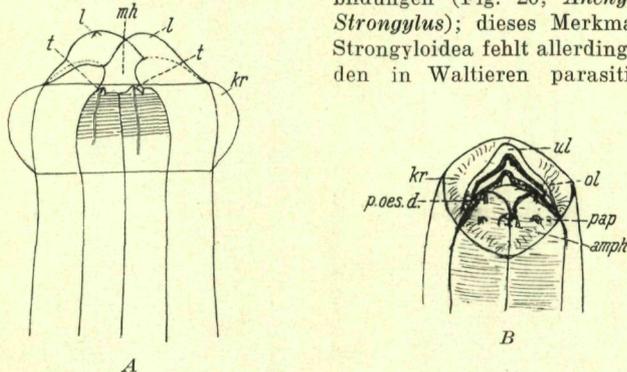


Fig. 19. *Proleptus obtusus* Dujardin; A Vorderende mit Lippen (*l*), Mundhöhle (*mh*), an deren Boden sich durchbohrte Zähne (*t*) befinden, die dem Sekret der Ösophagusdrüsen Durchtritt verleihen, und Halskragen (*kr*); B Vorderende schräg von oben mit Unterlippen (*ul*), Oberlippe (*ol*), Papillen (*pap*), Amphiden (*amph*), Kragen (*kr*) und Porus der Ösophagusdrüsen (*p.oes.d.*). — Original (S. S.).

Pseudaliidae. Als Kopfkapseln und ähnlich („cuirasse cervicale“ FILIPJEVS) werden auch bei freien Nematoden, besonders bei *Enoplidae* [wie *Thoracostoma* (Fig. 14), *Enoplus*]; bei *Desmodoridae*, *Draconematidae* (Fig. 11) und *Epsilonematidae* (Fig. 5 C), Strukturen des

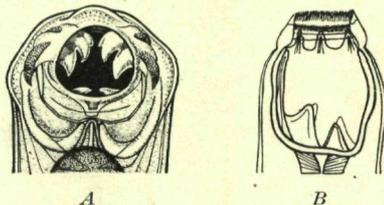


Fig. 20. A: *Ancylostoma duodenale* Dub., Vorderende mit Mundkapsel und Zähnen; B: *Strongylus equinus* Müller, Vorderende mit Mundkapsel, Zähnen und Blätterkranz.

Vorderendes in gleicher Lage beschrieben, die nicht ohne weiteres mit den ösophagealen Mundkapseln in Beziehung zu setzen sind, welche letztere ebenfalls manchen Freilebenden zukommen. Bei Parasiten, wie *Proleptus* (Fig. 19), wiederum kann nach außen von den Lippen ein häutiger Saum (Halskragen) rings um das Vorderende ausgebildet sein, hinter dem gerade hier übrigens auch seitlich gestellte Nackenpapillen stehen (2 dorsale, 2/2 submedian). Dieser Kragen dient gleichfalls der Befestigung des Parasiten an der Darmwand (s. auch SCHUURMANS STEKHOVEN & BOTMAN 1932).

Acuaridae) vorhanden; bei *Cucullanus* wird eine Erweiterung des vorderen Ösophagus, die eine Kapsel vortäuscht, als Pseudo-Bukkalhöhle

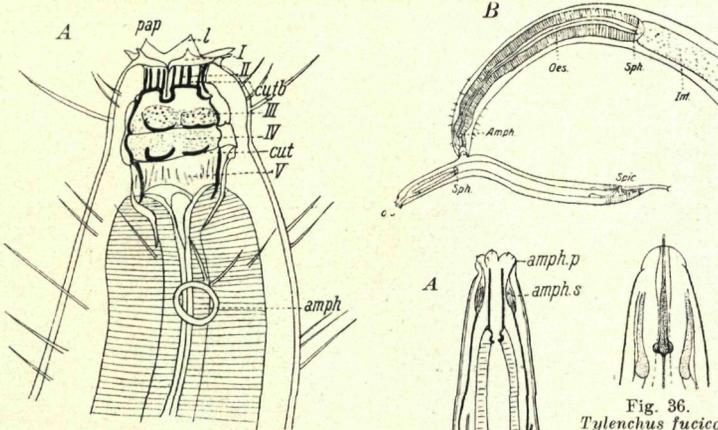


Fig. 35. A: *Sphaerolaimus gracilis* de Man mit entfalteten Lippen (l); die 5-teilige Mundhöhle (I bis V) mit kutikularen Leisten (cutb) und Kutikularverdickungen (cut); amph Seitenorgan. — B: *Sphaerolaimus spec.*, mit Beute (eine *Monohystera*-Art). — Nach SCHUURMANS STEKHOVEN.

bezeichnet; bei den Filarioidea (*Philotetra*; Fig. 32) sind Vestibulum und Mundhöhle rudimentär oder fehlen völlig.

Der sich an die Mundhöhle anschließende Ösophagus, der ebenfalls mit einer chitinartigen Auskleidung versehen ist, zeigt bei den freilebenden Arten stark muskulöse Beschaffenheit und endet vielfach mit einem Ösophagealbulbus (Fig. 37), der mit gelegentlicher Entwicklung eines Klappenapparats die Saugwirkung besonders wirksam unterstützen dürfte. Jedoch können in ihn auch Drüsenzellen eingelagert sein (Querschnitt durch *Proleptus* s. in Fig. 38), die wiederum für seine teilweise sekretorische Funktion (s. S. V. a 40) von Bedeutung sind. Sie münden in die Mundhöhle, bei *Oncholaimidae* z. B. an den zahnartigen Bildungen (DE MAN 1886). STEWART (1906), RAUTHER (1907) und CHITWOOD (1931) beschreiben noch weitere laterale

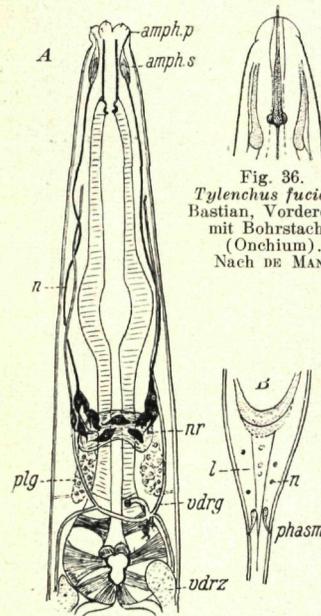


Fig. 36. *Tylenchus fucicola* Bastian, vorderende mit Bohrstachel (Onchium). Nach DE MAN.

Fig. 37. *Rhabditis strongyloides* A. Schneider. A Vorderende mit Mundhöhle, Ösophagus mit Bulbus, Ventraldrüse (vdrz, vdrz), Nervenring (nr), postlateralen Ganglien (plg) und hiervon ausgehenden Amphidialnerven, nebst Exkretionskanälen (vdrz), Öffnung des Amphids (amph. p) und Seitenorgantaschen (amph. s); B Schwanzende desselben Tieres mit Phasmen (phasm), Lateralfeld (l) und Kernen (n). Nach CHITWOOD.

Schlunddrüsen. KREIS (1929) hat Beziehungen zwischen Mundhöhlenentwicklung und Ausbildung des Ösophagus zu kennzeichnen versucht: bei komplizierterer Entwicklung des Mundapparats scheint ein Bulbus überflüssig zu werden (die karnivoren Gattungen *Sphaerolaimus* und *Halichoanotaimus*!), bei kleinerer Mundhöhle finden sich ein oder mehrere Ösophagealbulbi (*Spilophorella*, Fig. 39 A, *Bolbella*, Fig. 39 B). Das Vorhandensein von mehr als einem Bulbus unterstützt und verstärkt offenbar die Peristaltik. Auch unter den parasitischen Nematoden ist

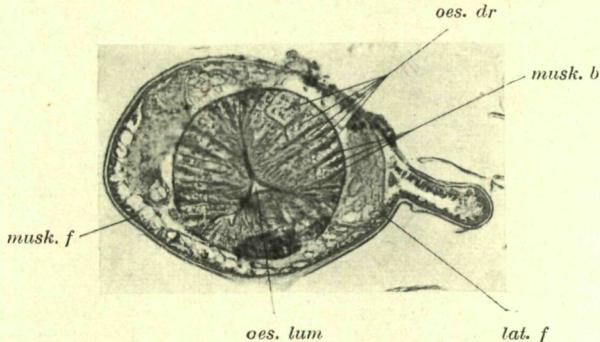


Fig. 38. *Proleptus obtusus* Dujardin; Ösophagusquerschnitt mit Ösophagusdrüse (*oes. dr*), Lumen (*oes. lum*), Seitenfeldern (*lat. f*), Hautmuskulatur (*musk. f*) und Muskelbündeln (*musk. b*). — Nach SCHUURMANS STEKHOVEN & BOTMAN.

der Ösophagus sehr verschieden gestaltet, entweder vorwiegend muskulös (die Ösophagusdrüsen sind dann nur klein) und mit einem kräftigen Endbulbus versehen (Oxyuroidea, *Heterakis*), oder auch ohne einen solchen (Strongyloidea), oder aber typisch gegliedert in einen vorderen muskulösen und einen hinteren drüsigen Teil (die meisten Spiruroidea, alle Filarioidea), deren Umfang und gegenseitiges Größenverhältnis sehr verschieden ist. Eigentümlich strukturiert ist der ösophageale Teil des Körpers der Trichiuroidea, wo der relativ sehr enge Ösophagus, teilweise oder von allen Seiten, von einem großzelligen Körper umgeben ist, dessen Funktion noch unerforscht ist (CHITWOOD 1930).

Besonders vielgestaltig sind die Verhältnisse innerhalb der Ascaroidea aus Seetieren (Fam. *Heterocheilidae*): hier setzt sich am Ende des Muskelteils ein „ventriculus“ ab, der als Drüsenteil geradlinig in den Mitteldarm überleitet (*Acanthocheilus*, *Anisakis*; Fig. 40 A), oder sich mit einem nach hinten gerichteten Blindsack (*Contracoecum*; Fig. 40 C) ausbucht kann; durch weitere Blindsackbildung vom Mitteldarm her entstehen die verschiedenartigen, in Fig. 40 gekennzeichneten Formen, die für die Aufteilung der früheren Gattung *Ascaris* von Bedeutung wurden. Außerdem ziehen häufig drüsige Bezirke vom Drüsenteil in den muskulösen Teil nach vorn; besonders eine dorsale und zwei subventrale Drüsenzellen oft mit intrazellulären Tubuli (CHITWOOD & HILL 1932), die zum Teil in den vordersten Partien des Ösophagus, zum Teil weiter hinten münden (RAUTHER 1909, CHITWOOD 1931). —

Bei den *Tylenchinae* liegt der Zellkörper der Ösophagusdrüsen außerhalb des Ösophagus, und ihre Ausführgänge münden hier in den mittleren Bulbus aus.

Ihre histologischen Verhältnisse sind eingehender studiert worden (JÄGERSKIÖLD 1894, CHITWOOD 1931); sie lassen sich in Vergleich mit den stärker und vorwiegend dorsal entwickelten Drüsenteilen bei anderen Parasiten (*Philometra*, *Tylenchus*) setzen. Auch an manchen Nematodenlarven, besonders solchen, die sich aktiv durch Gewebsschichten des Wirts zu bohren haben (*Philometra*, *Anacanthocheilus*), kommen derartige Öso-

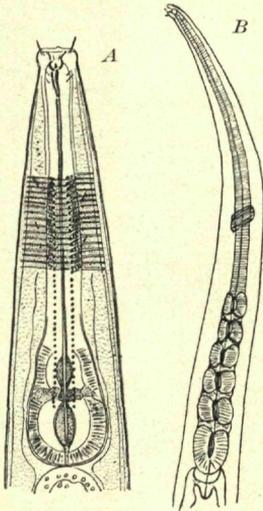


Fig. 39.

A: *Spilophorella paradoxa* de Man, Ösophagus mit 2 Bulbi;
 B: *Bolbella attenuata* (de Man), Ösophagus mit 6 Bulbi. — A nach DE MAN; B nach H. A. KREIS.

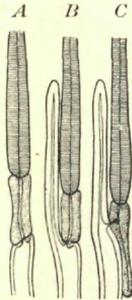


Fig. 40.

A Ösophagus mit Ventriculus und Darm von *Anisakis*;
 B Dasselbe von *Porrocoecum*; C Dasselbe von *Contracoecum*.
 Nach BAYLISS.

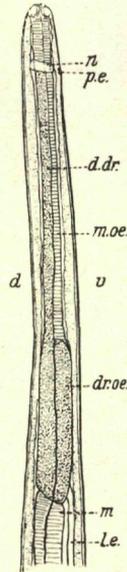


Fig. 41.

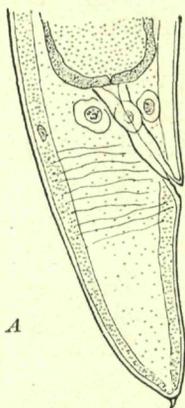
Anacanthocheilus rotundatus (Rud.); Larve. — n Nervenring; p. e. Exkretionsporus; d. dr. dorsale Ösophagusdrüse; m. oe. muskulöser, dr. oe. drüsiger Teil des Ösophagus; m Mitteldarm; l. e. linkes Exkretionsorgan; d dorsal, v ventral.
 Nach WÜLKER.

phagusdrüsen in ausgeprägter Form vor (Fig. 24 A, 41). Auch Ösophagusdrüsen, die als einzellige Gebilde an der Grenze zwischen Ösophagus und Mitteldarm liegen, verdienen Erwähnung. Es sei noch erwähnt, daß nach FILIPJEV (1925) auch bei einigen freilebenden Arten, z. B. *Oxystomina elongata*, eine Degeneration von Teilen des Darms besteht (dasselbe geht auch aus CHITWOOD [1931, 1932] hervor), daß der dorsale Sektor und die zwei subventralen Sektoren desselben unter sich nicht identisch sind und daher den bilateralen Charakter dieses Gebildes hervorheben.

Der Mitteldarm der Nematoden verläuft als geradliniges Rohr, dessen hohe Epithelzellen oft durch Einlagerung von Reservestoffen

gelb, grün oder braun erscheinen. Die fermentbildenden Zellen, bzw. Resorptionszellen heben sich durch ihre Vakuolisierung heraus. Nur selten wird ein abgesetzter Vorderteil als Magen vom übrigen Mitteldarm unterschieden (SCHEPOTIEFF [1908] für *Desmoscolecidae*). Auf der dem Darminnern zugewandten Seite des Epithels ist mehrfach ein zilienartiger „Stäbchenbesatz“ beschrieben worden. Bei *Proleptus* (SCHUURMANS STEKHOVEN & PUNT; noch unveröff.) findet man im Darm spiralig verlaufende, faltenartige Rillen, wodurch eine Vergrößerung der resorbierenden Oberfläche zustandekommt.

Der kurze, wiederum mit chitinartiger Auskleidung versehene Enddarm hat außer seinem ektodermalen Epithel eine ausgeprägte Muskulatur; ferner sind ihm häufig Analdrüsenzellen, meist in Dreizahl (bei *Heterakis* nach CHITWOOD) angelagert (Fig. 25 A, 42), die auch schon bei Larven zu sehen sind (z. B. bei *Contra-*



A

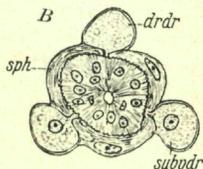


Fig. 42.

A: *Contracoecum*-Larve aus *Sagitta*, Hinterende; Rectum mit Analdrüsen;
 B: *Macracis monhystra* (v. Linstow); Querschnitt durch Rectum mit Analdrüsen, 2 subventrale (subv. dr.) und eine dorsale (dr. dr.). — Nach CHITWOOD.

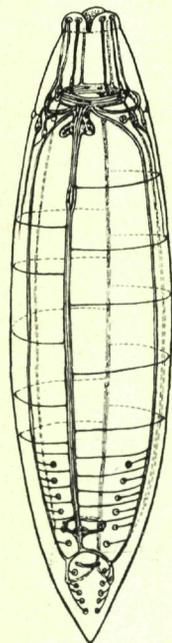


Fig. 43.

Nervensystem von *Ascaris lumbricoides* L., ♂, mit Ösophagus- und Analring, Kopf- und Analpapillennerven, ventralem Longitudinalnerv usw.
 Nach BÜTSCHLI.

coecum, ferner bei *Goezia*; s. HAMANN 1895). Sie scheinen, nach JÄGERSKIÖLD, ihr Sekret durch Öffnungen an der Grenze zwischen Mittel- und Enddarm in diesen zu entleeren. CHITWOOD (1931) hat bei *Rhabditis* und anderen Nematoden die Öffnungen dieser Drüsen in das Rectum auf Querschnitten gefunden. Die Drüsen sind einzellig, die Lage- und Symmetrieverhältnisse derselben denen am Ösophagus gleich (CHITWOOD 1930).

5. Das Nervensystem der Nematoden steht mit dem Darm insofern in Beziehung, als das Nervenzentrum in einem den Schlund umgebenden, an Ganglienzellkernen reichen Nervenring besteht. Sein Aufbau und der Verlauf der von ihm nach vorn und hinten verlaufenden Nervenstämmen ist vorwiegend an *Ascaris*-Arten (Fig. 43) aus Säugetieren studiert worden; doch treffen auch für die freilebenden

und parasitischen Arten des Meeres, soweit bekannt, gleichartige Verhältnisse zu; der Nervenring ist bei kräftiger Entwicklung des Ösophagus schmal (*Enoplus*), bei schwächerer seinerseits breit und abgeflacht (*Symplocostoma*, FILIPJEV; vgl. Fig. 37 A). Von den nach hinten ziehenden Längsnervenstämmen sind namentlich der dorsale und ventrale bemerkenswert, die in den Medianwülsten verlaufen und entsprechend auf Querschnitten getroffen sind. Bei den daraufhin untersuchten Enopliden ist der ventrale Stamm der mächtigste Körpernerv (RAUTHER 1909). An seinem Hinterende findet sich ein „Analganglion“, das beim ♂ Äste aussendet, die, zusammen mit Ausläufern anderer Längsstämme, zur Kloake, Bursa usw. führen.

Die Innervation der Körpermuskeln erfolgt dadurch, daß Protoplasmafortsätze von den Muskelzellen an die medianen Nervenstränge herantreten. Gegen diese vorwiegend an *Ascaris* gebildete Auffassung nimmt FILIPJEV (1912) bei Untersuchung von *Oncholaimium* Stellung, da er hier in den Seitenfeldern echte motorische Nerven mit Seitenästchen, die in einer verbreiterten Platte am Muskel enden, beobachtete. Die nach vorn gerichteten Nervenstämmen versorgen die dem Tastsinn dienenden Papillen und Borsten, die bei freilebenden Arten nebeneinander vorkommen können, sowie die Seitenorgane. Der Bau dieser und anderer Sinnesorgane (Augen) ist schon S. V. a 10 kurz behandelt worden; über Einzelheiten der Innervation siehe z. B. JÄGERSKIÖLD (1901), ZUR STRASSEN (1904), FILIPJEV (1912).

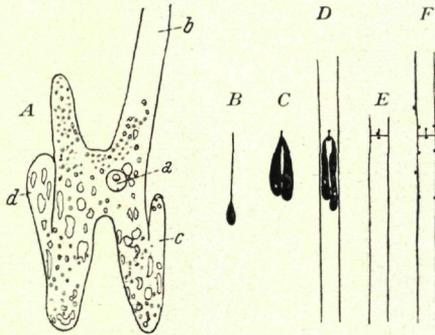


Fig. 44. A: *Enoplus communis* Bastian, lappige Ventraldrüse; B: *Metoncholaimus pristiurus* (zur Strassen), Ventraldrüse, einzellig; C: *Rhabdias* sp., 2-zellige Exkretionsdrüse; D: *Oesophagostomum dentatum* Rud., 2-zellige Exkretionsdrüse mit Seitenkanälen; E: *Heterakis vesicularis* Fröhlich, Seitenkanäle mit unpaarem Ausführgang und 2 Kernen; F: *Macracis monhystera* (v. Linstow), Seitenkanäle und Kanalkerne.

A nach DE MAN; B bis F nach CHITWOOD.

6. Als Exkretionssystem der Nematoden ist allgemein die aus einer (oder wenigen) sehr großen Zellen bestehende Anlage bezeichnet worden, die durch einen in der Ventrallinie unweit hinter dem Vorderende gelegenen Porus excretorius, denen ein Sphincter und eine Ampulle vorangeht, ausmündet. Sie erscheint bei vielen freilebenden Arten in der Gestalt der oben erwähnten, birnförmigen (bei *Enoplus communis* lappenförmigen) Ventraldrüse (Fig. 44), während sie bei vielen Parasiten in ihrer typischen Entwicklung sich von dem unpaaren Mündungsstück aus gabelt und in zwei Kanälen, die von einer einzigen gewaltig verlängerten Zelle gebildet werden, sich in den Seitenwülsten nach hinten erstreckt („Seitenkanäle“; Fig. 26 E). Auch paarige Ventraldrüsen kommen vor (*Rhabditis*, *Oesophagostomum*; Fig. 44 C).

CHITWOOD (1931) weist darauf hin, daß in der Wand des Ausführerganges mehrere Kerne vorkommen können (z. B. bei *Goezia annulata*); ähnliches fand er für *Macracis monhystera* (insgesamt 11 Kerne). Bei *Rhabditis* hat er die exkretorische Funktion der Ventraldrüse bewiesen; was es, so schreibt CHITWOOD, „wenig wahrscheinlich macht, daß die anscheinend homologen Organe anderer Nematoden anderen Funktionen dienlich seien“. Er sieht das mit Neutralrot gefärbte Sekret dieser Drüsen in kontinuierlichem Strom aus den Porus excretorius hervortreten (Fig. 45); die Reaktion der Exkretionsflüssigkeit ist sauer. Die Ventral- bzw. Exkretionsdrüsen stehen bei *Rhabditis* durch Gänge mit Drüsen im Bulbus oesophagi in Verbindung. Hier haben wir also den eigentümlichen Fall vor uns, daß die Produkte der im Bulbus gelegenen Ösophagusdrüsen nicht ins Ösophaguslumen selbst entleert werden, sondern auf anderem Wege nach außen gelangen (Fig. 37 A).

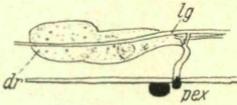


Fig. 45. *Rhabditis strongyloides*
A. Schneider; der Stoffstrom, der
aus der Ventraldrüse vorquillt;
pex Exkretionsporus,
lg Seitengang, dr Drüse.
Nach CHITWOOD.

Gerade innerhalb der in Fischen und Fischfressern schmarotzenden *Heterocheilidae* erfährt dieses Organ verschiedene Veränderungen, so eine ausgeprägt linksseitige Entwicklung (bei *Anisakis* und *Anacanthocheilus*, ferner *Porrocaecum*, hier von V. LINSTOW [1900] als „unpaare Drüse“ bezeichnet), weiterhin eine Verlagerung der Mündung zwischen die subventralen Lippen (*Anisakis*); genauere Darstellung bei JÄGERSKIÖLD (1894), STEWART (1906), J. F. MÜLLER (1928), GOLOWIN (1901) und CHITWOOD (1931). Bei anderen Parasiten und bei den Anguilloidea, auch bei einigen *Enoplus* kommen H-förmige Gebilde und dergl. vor. Es muß jedoch darauf hingewiesen werden, daß die Bedeutung dieser Gebilde als Exkretionsorgane mehrfach und auch neuerdings wieder in Frage gestellt worden ist (RAUTHER 1907, J. F. MÜLLER 1928), da sie sowohl manchen freilebenden (*Cylicolaimus magnus*, *Jaegerskjöldia acuticaudata*) als auch parasitischen Arten (*Filaridae*) völlig fehlen, bzw. sich in der Entwicklung rückbilden können (*Philometra*, *Oncholaimus*) und da die Ausscheidung aufgenommenen oder injizierter Stoffe vor 1931 (CHITWOOD; s. S. V. a 43) experimentell nicht einwandfrei erwiesen ist. Es wird vielmehr damit gerechnet, daß die Exkretion mindestens teilweise von Hautdrüsen, einschließlich der Schwanzdrüsen, so bei den obengenannten freilebenden Gattungen (JÄGERSKIÖLD 1901), oder aber durch den Ösophagus übernommen wird (RAUTHER 1909). Auch die sog. „büschelförmigen Organe“ (NASSONOWsche Drüsen), die nicht nur bei *Ascaris*, sondern vergleichsweise auch z. B. bei *Oncholaimus* in 4 Reihen, bei anderen Gattungen in anderer Zahl in der Leibeshöhle vorkommen und in denen sich injizierte Tusche- und Karminkörnchen speichern, können hierher gerechnet werden. Diese Zellen haben im allgemeinen ein vakuolär strukturiertes Ektoplasma, das sie zur Phagozytose befähigt, während das zentral gelegene Entoplasma fein körnig ist und den Kern umfaßt (GOLOWIN 1901).

STEFANSKI (1922) unterscheidet 4 Typen von Exkretionsorganen: 1) Emunktorien, 2) Athrozyten, 3) Exkretophoren, 4) Anhäufungen von Exkreten. Zu den Exkretionsorganen — von ihm hauptsächlich an Rhabditiden studiert — rechnet er die Phasmiden des Schwanzes, die Amphiden, in der Leibeshöhle gelegene Zellen, die Ösophagealdrüsen, die zwischen Darm und Ösophagus gelegenen Sphincter-Zellen, Darmzellen mit ihren Einschlüssen (Exkretophoren) auf Grund des Umstandes, daß ammoniakales Karmin sich darin anhäuft. Hierzu sei bemerkt, daß eine Anhäufung von Karmin in den genannten Zellen noch kein Beweis für die exkretorische Funktion der betreffenden Zellen zu sein braucht, um so mehr nicht, als die Haut, wie MÜLLER gezeigt hat, für mehrere Stoffe durchlässig ist, die dann offenbar in verschiedenen der genannten Zellen, namentlich die der Haut, hineindiffundieren und entweder an die vorhandenen Körnchen adsorbiert werden oder auf andere Weise niedergeschlagen werden. Dies gilt wohl auch für den mit Cuticula bekleidete Ösophaguswand, wodurch sich die Färbung der Ösophagusdrüsen erklären ließe. Dazu ist Karmin, wie KRIJGSMAN (1920) gezeigt hat, kein passender Indikator, besonders deshalb nicht, da es eine molekulare und eine kolloidale Fraktion enthält. SCHUURMANS STEKHOVEN bezweifelt darum auch, daß all den genannten Zellen eine exkretorische Funktion zukommt; nur für die Phasmiden und die Ventraldrüse ist eine exkretorische Funktion wohl sehr wahrscheinlich. Für die Funktion der Ventraldrüse sei hingewiesen auf die Beobachtungen SCHUURMANS STEKHOVENS an Larven von *Anchylostoma*, an denen man die Ventraldrüse pulsieren sieht; jedenfalls dürfte sie dort wohl eine osmoregulatorische Funktion haben. Inwieweit die von STEFANSKI beschriebenen Erscheinungen Resorptions- bzw. Exkretionsvorgänge darstellen, werden erst neue Untersuchungen entscheiden können. Vorläufig ist SCHUURMANS STEKHOVEN zu der Annahme geneigt, daß die exkretorische Funktion ursprünglich der Haut zukommt und daß, wie auch JÄGERSKIÖLD annimmt, Hautdrüsen und Exkretionsorgane einander physiologisch vertreten können. Die Ventraldrüse gehört wohl zur Kategorie der Hautdrüsen. — Weiteres über die exkretorischen Funktionen s. S. V. a 43 ff.

7. Die Fortpflanzungsorgane der gewöhnlich getrenntgeschlechtigen Nematoden sind bei den ♂ und ♀ röhrenförmig, bei den Parasiten (Fig. 46 A, C) oft lang fadenförmig gestreckt, wobei im blinden, bei vielen Arten zurückgebogenen Ende des Organs zunächst die Keimzone liegt, während die der Mündung genäherten Abschnitte zur Aufbewahrung, bzw. Weiterleitung der Geschlechtsprodukte dienen. Im weiblichen Geschlecht besteht eine gesonderte Ausmündung (rückgebildet z. B. bei *Philometra*); die männlichen Wege münden durch den Enddarm (Kloake). Falls das ♀ viele Eier produziert, so bei *Actinolaimus bipapillatus* (v. Daday), einem Erdnematoden, nimmt der Ovidukt mit seinen zahlreichen ausgebildeten Eiern die ganze Länge des Fortpflanzungsapparats ein, und das Ovarium ist auf einen Ast desselben beschränkt (KREIS 1930).

Die weiblichen Organe sind in ihrer typischen Ausbildung

paarig angelegt, münden aber mit einer gemeinsamen Vagina in einer \pm deutlich vorspringenden Vulvaöffnung, die bei vielen freilebenden Nematoden ungefähr in der Körpermitte liegt; bei anderen und bei den meisten Parasiten ist sie dagegen mehr kopf- oder afterwärts verschoben, so daß die beiden Keimschläuche nicht mehr symmetrisch nach vorn und hinten von der Vulva, sondern parallel nebeneinander

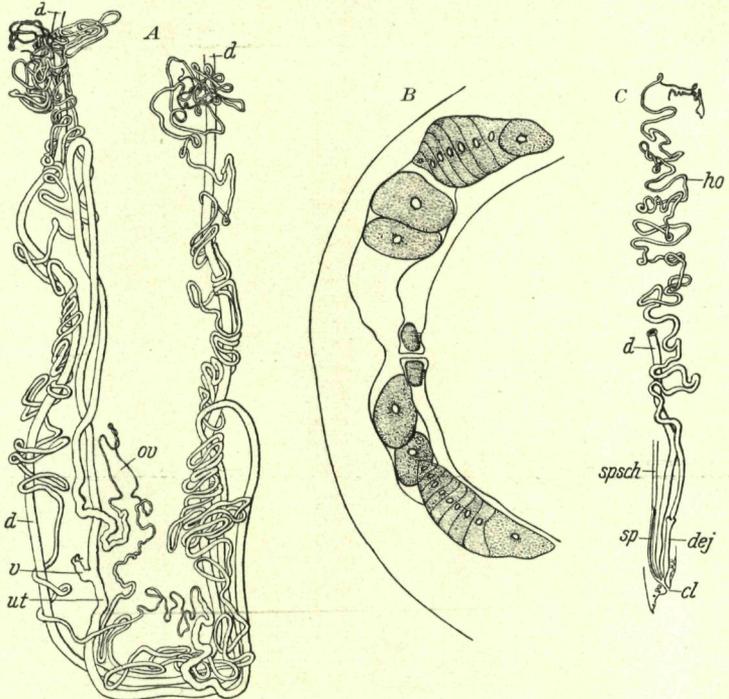


Fig. 46. A: *Ascaridia lineata* Schneider, ♀; Geschlechtsapparat; d Darm, v Vulva, ut Uterus, ov Ovarium; B: *Halichoanotaimus robustus* (Bastian), ♀; Genitalapparat mit Vulva (einschließlich Vulvardrüsen), Uterus und zurückgeschlagenem Ovar; C: *Ascaridia lineata* A. Schneider, ♂, Geschlechtsapparat; ho Hoden, d Darm, spsch Spikularscheide; sp Spiculum, dej Ductus ejaculatorius, cl Kloake.
A nach ACKERT; B nach SCHUURMANS STEKHOVEN & ADAM; C nach ACKERT.

liegen (Ascaroidea). Bei Annäherung der Vulva an den After bleibt oft auch nur einseitig der vordere Schenkel des Geschlechtsapparats erhalten (*Monhystrera*, *Sphaerolaimus*, *Tylenchus*); daneben besteht ev. noch ein sackförmiger Rest des hinteren und funktioniert dann als Receptaculum seminis. Entsprechend ihrer großen Fruchtbarkeit haben die Parasiten größere und längere Geschlechtsapparate als die freilebenden Arten (Fig. 46 A, B). In diesen liegen dann Einzelteile, zugleich begünstigt durch die Durchsichtigkeit der Objekte, oft sehr übersichtlich nebeneinander. Hier können mindestens 3 Teile unterschieden werden: Ovarium (mit den fest zusammenliegenden, zuweilen an

einer Rhachis ansetzenden Eianlagen); Uterus (abgelöste Eier, Sperma, reifende und sich furchende Eier enthaltend); Vagina (unpaarer ausmündender Abschnitt). Dazwischen kommen ev. noch weitere Teile zur Entwicklung (DE MAN 1886, FILIPJEV 1925), so: Eileiter (Ovidukt, Tuba), ev. mit muskulösem Sphincter tubae, Receptaculum seminis (Praeuctus), das ohne scharfen Abschluß nach vorn und hinten am Anfang des Uterus das aufgenommene Sperma enthält, und ein Collum uteri (Fig. 47), das gegabelte und manchmal kräftig muskulöse Stück

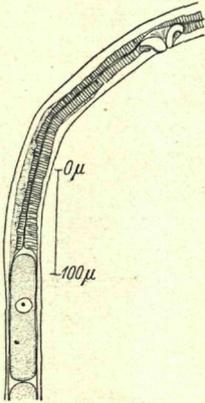


Fig. 47.

Ascolaimus elongatus
Bütschli; Vulva mit Vulvar-
drüsen, Collum uteri und
Eiern. — Nach SCHURMANS
STEKHOVEN & DE CONINCK.

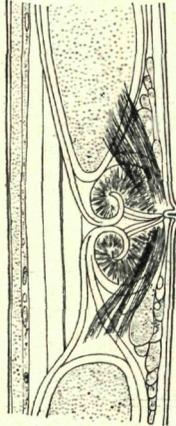


Fig. 48.

Leptosomatum gracile
(Bastian); Vulva mit
den Dilatores vulvae.
Nach STEINER.

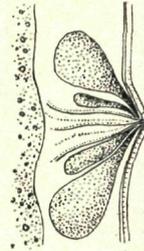


Fig. 49.

*Halichoanolaimus longi-
cauda* Dittl.; Vulva mit
Vaginaldrüsen.
Nach DITLEVSEN.

vor der Vagina, das bei der Herabpressung der Eier mitwirkt. Zugleich sei noch auf andere kräftige Muskeln von ähnlicher Bedeutung (Dila-

tatores vulvae, Fig. 48; vgl. STEINER 1916), sowie auf die starke Ausbildung besonderer Vulvar-(Vaginal-)drüsen bei freilebenden Rundwürmern (Fig. 46 B, 47, 49) hingewiesen. Eine eigenartige Bildung mancher *Oncholaimium*-♀ ist das sog. „röhrenförmige Organ“, das aus einer Hauptröhre und aus zwei kürzeren oder längeren Endröhren und zuweilen einem rosettenförmigen Anhang besteht (Fig. 50 A bis D). Während DE MAN (1886, 1893) an Nordseeformen (*Adoncholaimus fuscus*, *Metoncholaimus albidus*) eine (oder 2) Verbindungen des Organs mit dem Uterus zu erkennen glaubt, spricht ZUR STRASSEN (1894) nach Schnittpräparaten von Mittelmeer material für seine Kommunikation mit dem Darm. Auf jeden Fall ist eine Mündung nach außen durch die Endröhren vor dem After festzustellen, ferner ein bräunliches Sekret, das sich bei *M. albidus* ringförmig um den Körper in der Nähe der Mündungsstellen ansammelt (Fig. 50 D). Eine Erklärung für seine funktionelle Bedeutung können die genannten Autoren nicht geben. Ferner ist unklar, ob STEWARTS (1906) „gonenteric canal“, der bei *Oncholaimus vulgaris* Uterus und Darm verbinden und überschüssiges Sperma ausleiten soll, auch zu diesem Typus von Or-

ganen gehört. Er besteht 1) aus einem kephal verlaufenden, gegen den Darm blind geschlossenen Hauptrohr (Osmosium), 2) aus einer parallel

hierzu (mit ersterem durch ein drüsenförmiges, aus 32 Elementen bestehendes Gebilde, der „Uvette“ im Sinne COBBs, verbunden) verlaufenden Röhre, die mit dem weiblichen Geschlechtsapparat mittels eines (*Metoncholaimus pristiurus*) oder 2 (*Adoncholaimus fuscus*) feiner Tubuli in Verbindung steht, und 3) aus 2 kürzeren oder längeren Endröhren, die,

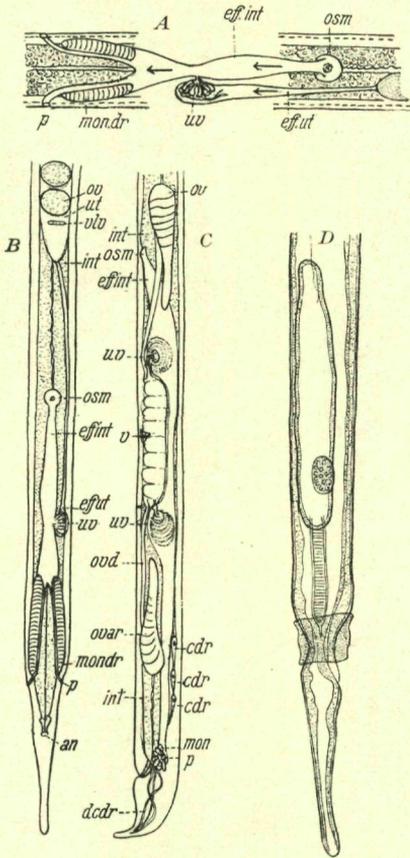


Fig. 50.

A Röhrenförmiges Organ mit Osmosium (*osm*), Ausführgang des Darmes (*eff.int*), Ausführgang des Uterus (*eff.ut*), Uvette (*uv*), moniliforme Drüsen (*mon.dr*) und Porus (*p*);

B Dasselbe von *Metoncholaimus pristiurus* (zur Strassen), Bezeichnungen wie bei A; *vlv* Vulva, *an* Anus, *ov* Ei; C Dasselbe von *Adoncholaimus fuscus* (Bastian), Bezeichnungen wie in A und B, *v* Vulva, *ovd* Ovidukt, *ovar* Ovarium, *int* Darm, *cdr* Kitt-Drüsenzellen, *dcd* Ausführgänge der Kittdrüsen; D Dasselbe von *Oncholaimus* sp. mit Sekret.

A, B, C nach COBB; D nach DE MAN.

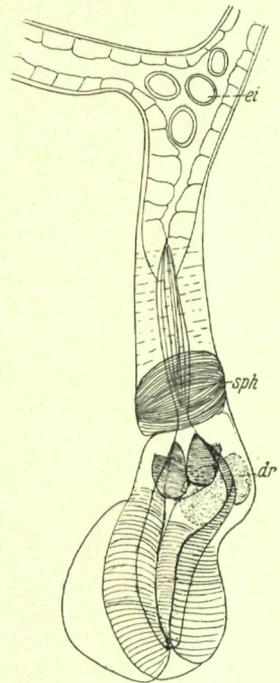


Fig. 51. *Proleptus obtusus* Duj.
Vulva; Vulvadrüsen (*dr*),
Sphincter (*sph*) und doppel-
verzweigter Uterus mit Eiern (*ei*).
Original.

von moniliformen Drüsen unbekannter Funktion begleitet, beiderseits lateral ausmünden.

Wie COBB und CHITWOOD gezeigt haben, ist die Verbindung mit dem Darm nicht offen, wie ZUR STRASSEN (1894) auf Grund von Querschnitten annahm. Obwohl die Bedeutung dieses Systems noch ungeklärt ist, muß man mit COBB an eine osmotische Wirkung desselben denken. COBBs Beobachtungen widersprechen der Annahme STEWARTS (1906), der in der von ihm als „gonenteric canal“ bei *Oncholaimus vulgaris* angesprochenen Röhre angeblich überschüssiges Sperma gefunden hat. COBB (1930) spricht sich über diese, von ihm „de Manian vessels“ genannten Bildungen in dem Sinne aus, daß sie, wenn wir seine kurzen Auseinandersetzungen richtig verstehen, eine die Osmose regulierende Funktion ausüben.

Für die weiblichen Geschlechtsorgane der Parasiten gelten im allgemeinen gleichartige Bauverhältnisse, nur daß, wie erwähnt, viel längere Schläuche und viel ereichere Uteri hervortreten. Bei einigen Spiruroidea mit weit nach hinten verlagerter Geschlechtsöffnung kommt an dem unpaaren Endstück ein besonders kräftiger muskulöser Abschnitt, als Ovejektor charakterisiert, zur Ausbildung (*Proleptus*, Fig. 51; *Tetrameres*).

Die männlichen Organe sind zwar bei der Mehrzahl der Nematoden unpaar ausgebildet; doch finden sich gerade bei marinen Gattungen mehrfach paarige Hoden in Neben- oder Hintereinanderlagerung mit gemeinsamer unpaarer Ausleitung (Vas deferens), so bei *Tripyla*, *Spilophora* und *Oncholaimus*, desgleichen bei den rätselhaften Parasiten *Philometra* (*Ichthyonema*) *grayi*; bei den von JÄGERSKIÖLD (1901) behandelten Arten von *Cylicolaimus* und *Jaegerskjöldia* ist eine Asymmetrie besonders dadurch erreicht, daß der eine Hoden am Ende, der andere seitlich des unpaaren Samenleiters ansetzt. Auf jeden Fall sammeln sich die in den oder dem Hoden gereiften Samenzellen im schlauchförmigen Vas deferens, bzw. in einer erweiterten Samenblase (Vesicula seminalis), an die sich ein muskulöser Abschnitt (Ductus ejaculatorius; Fig. 46 C) anschließt, der ventralwärts vom Enddarm in diesen einmündet; am letzten Abschnitt gelegene Drüsen („Zementdrüsen“, lange, röhrenförmige Drüsen und kleine, keulenförmige Drüsen; SCHNEIDER, CHITWOOD 1931) können bei der Kopulation eine Klebmasse ausscheiden, die die Vulva zeitweilig verschließt (hierher auch die Anhangsdrüsen bei *Desmoscolex*?; s. Fig. 10). Ferner sind die ♂ durch den Besitz von meist 2 Spicula (selten nur 1; *Monoposthia*, Fig. 52 K) ausgezeichnet, chitinartigen Stäbchen, die durch besondere Pro- und Retraktoren bewegt werden und bei der Begattung eine Rolle spielen; meist sind ein kurzes, unpaares oder paariges Stück (akzessorische Stücke, Gubernaculum) und ein (*Monoposthia*, Fig. 52 K) oder zwei gleiche oder verschieden große, ev. gebogene Spicula zu unterscheiden (Fig. 52 A bis H). Die große Verschiedenartigkeit in der Gestalt der Spicula bei den Enoptoidea ist von FILIPJEV (1925) dargetan worden. Ferner haben die ♂ mancher Gattungen (*Rhabditis*, Fig. 23, 52 H; *Proleptus*, bei dem 1 der beiden Spicula als Gubernaculum fungiert; Fig. 52 L) zu beiden Seiten des Hinterendes eine häutige,

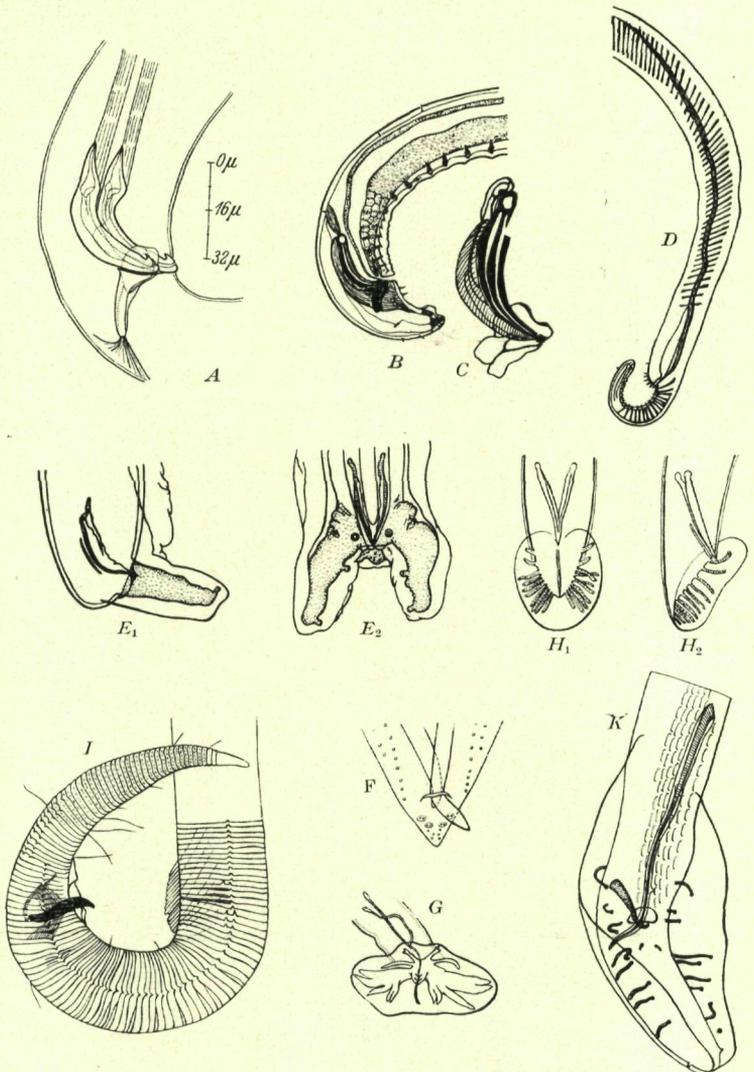


Fig. 52. A: *Ascolaimus elongatus* (Bütschli), Spicula und Gubernaculum mit zugehöriger Muskulatur; B, C: *Thoracostoma trichodes* (Leuckart), Spicula mit Gubernaculum und Muskulatur; D: *Metoncholaimus pristiurus* zur Strassen, ♂, Schwanz mit Spicula und Bursalmuskulatur; E₁, E₂: Seiten- bzw. Ventralansicht des Hinterendes des ♂ von *Pseudalius inflexus* (Rud.); F: *Ascaris lumbricoides* L., Schwanzende des ♂; G: Strongylide, Bursa copulatrix des ♂; H₁, H₂: Ventral- und Seitenansicht der Bursa copulatrix von *Rhabditis cylindrica* Cobb; I: *Monoposthia costata* Bastian, ♂, Schwanz; K: *Proleptus obtusus* Duj., ♂, Schwanz.
A nach SCHUURMANS STEKHOVEN & DE CONINCK; B, C, D, I nach SCHUURMANS STEKHOVEN & ADAM; E, F, G nach YORK & MAPPLESTONE; H nach REITER; K nach SEURAT.

durch Spangen gestützte, flügel- oder glockenförmige Bursa copulatrix, die sich bei der Kopulation dem gerundeten Körper des ♀ zuseiten der Vulva anlegt. Bei *Philometra* ist die Kloake völlig terminal gelegen und wird von zwei lippenförmigen Stücken flankiert, während außerdem kräftige Spicula entwickelt sind. *Proleptus obtusus* hat nach J. MÜLLER (1925) insofern ungewöhnliche Verhältnisse, als hier die Spicula-Taschen getrennt von der Kloake und hinter ihr ausmünden sollen. Auch die verschieden entwickelten Papillen am Hinterende der ♂, der präanale Saugnapf bei *Cucullanidae* (Fig. 53) und andere Strukturen seien nochmals erwähnt. Eine weitere spezifische Bildung der ♂ einiger freilebender Formen (*Anticoma*, Fig. 54; *Enoplus*) ist das „präanale Hilfsorgan“, das schon BASTIAN (1866) beobachtete: es liegt als röhrenförmige, ventral nach außen mündende Bildung ein Stück vor der Kloake und ohne inneren Zusammenhang mit dem Genitalschlauch und wird als ein Haftorgan bei der Kopulation angesehen, das sich entweder an den Körper des ♀ festsaugt oder sich durch ein Sekret festklebt.

Für eine allgemeine Beurteilung der Morphologie der Nematoden, ihre Symmetrieverhältnisse und ihren Bauplan sei auf STEINER (1919), HETHERINGTON (1923) und RAUTHER (1909, 1930), MARTINI (1913) und STEINER (1920) verwiesen.

Doch sei erwähnt, daß MARTINI u. a. auf Grund von Ähnlichkeiten im Nervensystem die Nematoden zu den Turbellarien in Beziehung setzt, STEINER ihre Verwandtschaft mit den Rotatorien befürwortet (Mastax der Rotatorien = Bulbus der Nematoden; Schwanzdrüsen bei beiden Tiergruppen usw.), während RAUTHER sich für eine Ableitung der Nematoden von akephalen Dipterenlarven ausspricht (Dreischneidigkeit des Schlundes, Enddarmdrüsen, Malpighische Gefäße usw.).

Die Anatomie der freilebenden Arten der Nordsee ist am eingehendsten von DE MAN (1886), JÄGERSKIÖLD (1901), STEWART (1906) und FILIPJEV (1918/21, 1925) behandelt; s. auch CHITWOOD (1931, 1932); SCHUURMANS STEKHOVEN & ADAM (1931); DE CONINCK und SCHUURMANS STEKHOVEN (1933).

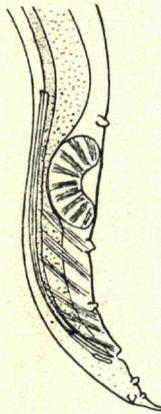


Fig. 53.
Cucullanellus minutus (Rudolphi);
Schwanzende des ♂
mit Saugnapf.
Nach WÜLKER.

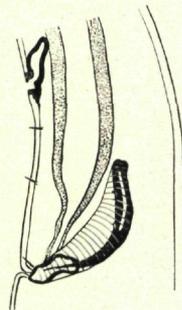


Fig. 54.
Anticoma limalis
Bastian; Schwanzende
des ♂ mit Spicula und
Kopulationshilfsapparat.
Nach SCHUURMANS
STEKHOVEN JR. & ADAM.

Vorkommen Über die Verbreitung der freilebenden Nematoden in unserem Gebiet und über die Bedingungen, von denen ihr Vorkommen abhängt, lassen sich zur Zeit erst wenige genauere Vorstellungen gewinnen. Die Ungleichheit in der Erforschung des Gebiets und das Vorwiegen rein systematischer Darstellungen bringen es mit sich, daß Angaben über die Art des Vorkommens, Zugehörigkeit zu bestimmten Facies, Biotopen usw. nur vereinzelt sind und aus den entsprechenden Aufsätzen zusammengetragen werden müssen. Diejenige Arbeit, die in ökologischer und zoogeographischer Richtung die gründlichsten Angaben, wenn auch für ein anderes Gebiet (Schwarzes Meer), enthält, zugleich aber auch viele Befunde aus anderen Meeren wiedergibt, das Werk FILIPJEVS (1918/21), ist in russischer Sprache abgefaßt und leider nur in seinen rein systematischen Teilen ins Deutsche übertragen worden (KREIS 1925). Eine neuere, französische Arbeit FILIPJEVS (1925) gibt wenigstens für die *Enoplidae* die Möglichkeit, entsprechende Tatsachen kennen zu lernen. Manche wertvolle Einzelheiten enthalten auch verschiedene Schriften STEINERS (1917 u. a.), MICOLETZKYs, FILIPJEVS (1929/30) und SCHUURMANS STEKHOVENS (1930, 1931).

Bei Beurteilung der Verbreitungsbedingungen der marinen Nematoden ist namentlich der Tatsache Rechnung zu tragen, daß zwar die typische Nematodenfauna des Meeres erhebliche Unterschiede gegenüber der des Süßwassers und des Erdbodens zeigt, so daß z. B. eine Anzahl von Gattungen, besonders solche aus der Ordnung der Enoploidea (*Anticoma*, *Oxystomina*, *Leptosomatium*, *Thoracostoma* u. a.) als rein marin angesehen werden können, daß aber andererseits an der Nord- und Ostsee vielfach Brackwassergebiete (Zuiderzee, östliche Ostsee) dem Eindringen von marinen und Brackwasser-Nematoden (möglicherweise auch vereinzelt Süßwasserarten) in die Grenz- und Übergangsgebiete Vorschub leisten, sowie daß bei zeitweiliger Überschwemmung von Ufergebieten manche Erdnematoden teils zufällig ins Brackwasser oder Meer gelangen, teils auch den Bedingungen des Brack- bzw. Meerwassers in der Küstenregion sich anpassen konnten.

In der Verteilung auf die einzelnen Zonen der Küste kann allgemein betont werden, daß die der Brandung ausgesetzte Litoralregion dem Vorkommen der wenig geschützten und nicht regenerationsfähigen Nematoden ungünstig ist, so daß besonders die Steilküsten arm an Nematoden sind. Erst unterhalb der von der Brandung beeinflussten Zone entwickelt sich eine reiche Nematodenfauna. Dabei sind wiederum lockere oder grobkörnige Substrate viel stärker besiedelt als feine Sandschichten, da die ersteren reichlich kleinste Höhlungen und Spalten bieten, die für den Aufenthalt und die Bewegungen der Fadenwürmer günstig sind. Andererseits bietet auch der Algenrasen namentlich für Formen, die durch Schwanzdrüsen zu zeitweiliger Festsetzung befähigt sind, gute Entwicklungsbedingungen. Bestimmte Nematodenarten (so z. B. *Enoplus communis*) findet man regelmäßig

wird die Produktion andersartiger, toxischer Sekrete aus diesen „Drüsen“ in Erwägung gezogen. Bei *Proleptus* (s. S. V. a 40) fanden SCHUURMANS STEKHOVEN & BOTMAN (1932) gleichfalls eine gewebe-lösende Fermentausscheidung der Ösophagusdrüse.

Sinnesleben

Wie aus der morphologischen Darstellung hervorgeht, sind bei den Nematoden bisher nur Lichtsinnesorgane, Organe des chemischen Sinnes und solche, die auf Berührungsreize reagieren, bekannt. Alle diese kommen vorwiegend nur bei den freilebenden marinen Gruppen vor; bei den Parasiten haben sich nur die Tastorgane, Papillen usw. erhalten (sowie die Seitenorgane, die dem chemischen Sinne dienen). Für das Vorhandensein eines statischen Sinnesorgans fehlt jeder begründete Beweis. Reizphysiologische Untersuchungen sind an Nematoden noch fast gar nicht ausgeführt worden.

Als Träger des Lichtsinns wurden bereits die primitiven Augen freilebender Arten, besonders unter den *Enoplidae* und *Chromadoridae*, gekennzeichnet. Nach ihrer einfachen Organisation ist für sie kaum mehr als eine Helldunkel-Wahrnehmung anzunehmen. Zweifellos ist für die marinen Nematoden, die ja in ihrer Mehrzahl aus den küstennahen und belichteten Zonen stammen, eine Orientierung gegenüber dem Licht zu vermuten; aber einerseits waren in einigen Versuchen STAUFFERs (1924) phototaktische Reaktionen überhaupt nicht erweisbar, und andererseits würde, sofern solche festgestellt werden, ihre Abhängigkeit vom Vorhandensein dieser Organe noch zu prüfen sein. Es ist auch zu beachten, daß selbst einige Arten, die aus großen Tiefen stammen (z. B. *Thoracostoma elongatum* Ditlevsen [1926] aus Tiefenfängen der „Ingolf“-Expedition von über 1000 m Tiefe), diese Organe in typischer Entwicklung zeigen, ohne daß Ursache ist, ihr Vorhandensein mit etwaigen Erscheinungen tierischen Leuchtens in diesen lichtlosen Tiefen in Beziehung zu bringen.

Auch ein Zusammenhang der Sinneszellen in den Papillen des Vorder- und Hinterendes mit Berührungsreizen ist noch wenig durch Experimente geklärt (STAUFFER 1924). Nach der vorzugsweise am Hinterende des ♂ bestehenden Ausbildung von Genital- und Analpapillen (S. V. a 11, 31) darf auf eine Bedeutung für das Auffinden der ♀ und für die Kopulation geschlossen werden. Ferner stellte STAUFFER die Empfindlichkeit des Vorderendes der Nematoden gegen Berührung mit einer feinen Borste sowie gegen Erschütterung der Unterlage fest. Die Sinnesorgane am Kopf werden von besonderer Bedeutung für die Ortsbewegung, da bei den typischen Suchbewegungen die Berührungsreize vom Vorderende aufgenommen werden; auf sie folgt dann eine entsprechende Kriechbewegung an den berührten festen Körpern, die zu einem Eindringen und Sichverbergen im natürlichen Medium (Algenpolster, Geröll) führen. Für die Borsten und Papillen der freilebenden Nematoden kommt mindestens neben der Tastfunktion auch eine Verwendung beim Kriechen und Klettern (S. V. a 37) in Betracht. Wieviel Unklarheit allgemein in der Beurteilung der Strukturen noch herrscht, ist daraus zu ersehen, daß die „Hautdrüsen“ bei *Thoracostoma* und Verwandten, deren Bedeutung für die Exkretion

mehrfach erörtert worden ist, unter Hinweis auf die feinen Borsten an ihrer Mündung auch als „Rumpfsinnesorgane“ gedeutet werden konnten (ZUR STRASSEN 1904).

Relativ besser ist die Rolle der Seitenorgane als Werkzeuge des chemischen Sinns begründet. Während ZUR STRASSEN (1904) zuerst diese Annahme durch Nachweis ihrer Verbindung mit dem Nervensystem und durch Betonung ihrer Stellung am Kopf und ihrer Bedeutung für die Wahrnehmung tierischer Nahrungsobjekte begründet hat, ist namentlich durch Versuche BÜRKELS (1900) in der Kieler Förde die Abhängigkeit des massenhaften Auftretens der Oncholaimen von chemischen Reizen der Nahrung dargetan worden. In zahlreichen Reusenversuchen wurde *Oncholaimus vulgaris* durch *Mytilus*-Fleisch binnen 24 Stunden geködert, wobei frisches Fleisch besser als faulendes zu wirken schien. Auch die stärkere Entfaltung der Seitenorgane bei vielen ♂ mariner Nematoden ist am ehesten als Zeichen einer Anlockung der ♂ durch lösliche Ausscheidungen des ♀, die auf den chemischen Sinn wirken, zu deuten. Da die Seitenorgane bei parasitischen Nematoden nur in geringer Größe und auch noch nicht allgemein nachgewiesen werden konnten — sie liegen z. B. bei *Contracaecum*-Arten, nach CHAPIN (1925), auf den der Dorsallippe benachbarten Zwischenlippen —, so dürften für sie entsprechende Dinge von geringerer Bedeutung sein. Am ehesten mögen sie für das Auffinden des Wirts, insoweit ein aktives Eindringen in Betracht kommt, und vielleicht bei der Wanderung im Innern des Wirtstiers mitwirken.

Für die Infektion ist aber wohl oft auch eine Reaktion auf Wärme Reize von Bedeutung, die experimentell allerdings erst bei Warmblüterinfektionen wahrscheinlich gemacht worden ist. Sie darf auch für die freilebenden Meeresnematoden angenommen werden, von deren stenothermem Verhalten die Rede war. In allen Fällen ist aber das Organ thermotaktischer Reaktionen noch unbekannt.

Als eine Voraussetzung für das Auffinden der Nahrung bei Freilebenden und des Wirtskörpers bei Parasitenlarven können die Suchbewegungen angesehen werden, die als heftige, hin- und herschlagende Veränderungen der Körperlage durch abwechselnde Krümmung der Seiten hervorgerufen werden; obwohl sie keine erhebliche Ortsveränderung und keine gerichtete Bewegung darstellen, machen sie doch die Berührung mit geeigneten Objekten wahrscheinlicher.

Fortpflanzung Sowohl die freilebenden Nematoden des Meeres als auch die parasitischen Arten aus Meerestieren sind nach der Beschaffenheit ihrer Geschlechtsorgane getrenntgeschlechtlich. Demgegenüber sind unter den Erdnematoden zahlreiche zwittrige Arten bekannt, deren Zwitterigkeit meist protandrisch ist und auf einer grundsätzlich weiblichen Organisation beruht (mit gesonderter Geschlechtsöffnung, nicht mit der Kloake der männlichen Nematoden); auch einige parasitische Rundwürmer des Binnenlandes (*Rhabdias*- und *Strongyloides*-Arten) sind Zwitter (ALLGÉN 1929). Wo für freilebende Meeresnematoden Zwitterigkeit beschrieben wurde, handelt es sich anscheinend nicht um echten Hermaphroditismus mit Funktionen beider Geschlechts-

anlagen, sondern um pathologische Zwitter bzw. Intersexe. Die Organisation der Geschlechtsorgane ist schon oben (S. V. a 26) dargestellt worden.

Im Zahlenverhältnis der Geschlechter (*Sexratio*) sind einzelne Abweichungen von der Norm für freilebende Nematoden des Meeres verzeichnet worden; jedoch finden sich nur vereinzelte Feststellungen, bzw. ein relativ kleines Beobachtungsmaterial. Im allgemeinen herrschen die ♀ an Zahl gegenüber den ♂ vor (z. B. ♂ : ♀ wie 1 : 3 bei *Adoncholaimus thalassophygas* an der finnischen Küste nach G. SCHNEIDER 1926); doch sind auch entgegengesetzte Fälle bekannt. Selbst eine geringe ♂-Zahl dürfte für die befruchtungsbedürftigen ♀ genügen, da die Spermamasse für mehrere Kopulationen ausreicht; unter $\frac{1}{7}$ scheint die ♂-Zahl gegenüber der ♀-Zahl aber nicht herabzusinken (SCHUURMANS STEKHOVEN 1931). Auch für Parasiten sind die Zahlenverhältnisse nicht auffallend ungleich; gegenüber abweichenden Angaben von G. SCHULTZ (1911) fand sich z. B. bei *Cucullanus heterochrous* die Proportion 40 ♀ : 31 ♂ (WÜLKER 1930). Besondere Verhältnisse liegen nur scheinbar bei *Philometra* vor, wo in der Leibeshöhle fast ausschließlich weibliche Würmer gefunden werden (so auch bei *Ph. bergensis*); wir wissen, daß auf früher Stufe ♂ zugrunde gehen (beschrieben z. B. für *Ph. globiceps* durch ZUR STRASSEN 1907).

Der *Sexualdimorphismus* reifer Nematoden ist hauptsächlich in der Ausbildung der S. V. a 26 geschilderten Organe begründet: äußerlich erkennbar ist beim ♀ die Lage und Beschaffenheit der Vulva, beim ♂ die Ausbildung der Kloake mit den Spicula und (in einigen Gruppen) mit einer Bursa copulatrix, sowie mit Papillen, Merkmale, die sowohl bei freilebenden als auch bei parasitischen Nematoden bestehen können. Nur vereinzelt ist ein Dimorphismus auch in anderen Merkmalen bei freilebenden Nematoden bekannt geworden, so bei *Catalaimus maxweberi* de Man (Fig. 33), wo das Vorderende der ♀ abgestutzt kegelförmig, das der ♂ fast kugelig ist und wo den ♀ die Mundhöhle mit dem größeren Subventralzahn und den kleineren Zähnen fehlt und der Ösophagus ebenfalls viel schwächer ist. Ferner sind die Seitenorgane der ♂ (s. S. V. a 10) hier und bei manchen anderen freilebenden Nematoden viel größer und tiefer als bei den ♀. Endlich sei auf das „präanale Hilfsorgan“ männlicher *Enoplidae* nochmals hingewiesen und auf das in seiner Funktion rätselhafte „röhrenförmige Organ“ bei *Oncholaimus* und einigen verwandten Gattungen (S. V. a 28), da es ausschließlich den ♀ zukommt. Ganz allgemein sind die ♀ der Nematoden größer als die ♂; in einigen Fällen (z. B. *Philometra*) ist der Unterschied außerordentlich groß. Einige Abweichungen von dieser Regel, die nach der älteren Literatur für parasitische Nematoden zu bestehen scheinen, sind neuerdings richtig gestellt worden.

Die *Kopulations-*Vorgänge bei den Nematoden sind für die meeresbewohnenden Formen nicht besonders dargestellt worden, dürften sich hier aber in ähnlicher Weise abspielen wie bei bekannteren Erdnematoden und Parasiten. Von Bedeutung sind hierbei: die Umwindung des weiblichen Körpers durch das ♂, die Einführung der Spicula in

die Vulva, die eventuelle Unterstützung der Anklammerung durch die Bursa copulatrix, der Übertritt des Sperma durch die Kontraktionen des Ductus ejaculatorius, die (passive?) Aufwärtsbewegung des Samens in den weiblichen Geschlechtswegen. Der Kopulationsvorgang dürfte stets mehrere *min* und länger in Anspruch nehmen; die zuweilen lange anhaltende oder dauernde Vereinigung der Geschlechtsstiere, die bei manchen Strongyloidea besteht, ist unter den hier interessierenden Genera nur bei den Syngamiden

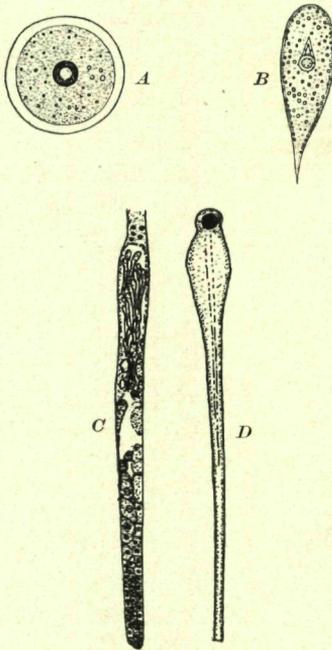


Fig. 62.

A, B Spermatis von *Adoncholaimus* bzw. *Enoplus*; C Hoden von *Trilobus longus*; D Spermium desselben.
A, B nach DE MAN; C, D nach CHITWOOD.

der Vögel zu beobachten. Bei festsitzenden Formen (beobachtet an *Proleptus*; SCHUURMANS STEKHOVEN, unveröff.) kopulieren die ♂ mit den ♀, während beide Geschlechter festsitzen, was dadurch erleichtert wird, daß die betreffenden Nematoden sich an einer bestimmten Stelle im Darm häufen. Zementbildung bei marinen Nematoden oder bei Parasiten mariner Tiere zwecks Sicherung der Befruchtung ist bisher nicht festgestellt.

Über die Unterschiede in der Entwicklung der Geschlechtsorgane je nach der Jahreszeit (Brunstzeiten) ist für Meeresnematoden nichts Wesentliches bekannt. FILIPJEV (1921) weist zwar auf die Faktoren hin, die nach LO BIANCO (1911) die Reifung der Meerestiere beeinflussen, jedoch anscheinend ohne einschneidende jahreszeitliche Unterschiede feststellen zu können.

Weitaus die meisten freilebenden Nematoden des Meeres pflanzen sich durch Eier fort, wobei aber längere Beobachtungen

an einzelnen Tieren, die über die gesamte Menge der abgelegten Eier, über die Laichform u. dergl. Auskunft geben, fehlen. Die Untersuchung des weiblichen Geschlechtsapparats zeigt immer einige ablagebereite, dünnwandige Eier im Uterus, jedoch selten in der Masse, wie sie etwa zeitweilig bei in Fäulnis reifenden Erdnematoden (oder bei Parasiten) auftreten. Bei relativ großen Arten ist die Zahl der im Uterus vorhandenen Eier oft sehr gering; so enthält *Cylicolaimus magnus* bei einer Länge der ♀ von 21 bis 34 mm nur 2 bis 6 kreideweisse Eier von etwa $840 \times 240 \mu$ Größe, wobei die Plastizität der Eier während der Ablage betont wird (JÄGERSKIÖLD 1901); *Enoplus*-Arten

3) Exkretion durch Exkretophore: Ausscheidung der Stoffe in Geweben epithelialen Ursprungs, wie sie besonders im Ösophagus mariner Nematoden von RAUTHER (1907) beschrieben wurden; nach ihm werden die Substanzen gelöst von der Leibeshöhle her aufgenommen, in den Sarkoplasmazellen zwischen den Muskelfibrillen in Form von Kristallen ausgefällt und dann durch besondere Poren oder durch Wanderzellen in das Ösophaguslumen abgestoßen. Die Wanderzellen, die von STEFANSKI an Rhabditiden beobachtet wurden, konnten von CHITWOOD dort nicht wiedergefunden werden. Der Farbstoff erscheint nach diesem Forscher erst im Lumen des Ösophagus, durchquert dessen Wand und tritt erst nachher in die Leibeshöhle über; Wanderzellen nehmen an dieser Passage aber nicht teil. Auch für manche Parasiten, besonders solche, die nicht zeitlebens schmarotzen und bei denen Teile des Darms rückgebildet oder in Speicherorgane umgewandelt sind (*Mermithidae*), nimmt BURIAN eine Exkretion durch die Ösophaguswand an, desgleichen für diejenigen freilebenden Arten, denen die Ventraldrüse völlig fehlt; bei solchen wird exkretorische Tätigkeit auch der großen Ösophagusdrüsen erwogen. Wie aus den Untersuchungen SCHUURMANS STEKHOVEN & BOTMANS (1932) hervorgeht und auch CHITWOOD annimmt (1931), ist wenig wahrscheinlich, daß den ösophagealen Drüsen exkretorische Funktion zukommt, was sich auch aus morphologischen Gründen erschließen läßt (vgl. z. B. *Oncholaimus*, *Tylenchus* und *Aphelenchus* mit durchbohrten Onchien, die den in den Ausführgängen der genannten Drüsen vorhandenen Sekreten den Austritt ermöglichen).

4) Hierzu kommt ev. noch eine vierte Form der Ausscheidung: Dauernde Ablagerung und Anhäufung von Exkreten, die nicht scharf gekennzeichnet ist; sie soll besonders im Alter der Tiere zunehmen. S. V. a 26 haben wir schon auf die Unzulänglichkeit der experimentellen Analyse hingewiesen.

Besonders unsicher ist die Bedeutung der „büschelförmigen Organe“, deren Vorkommen bei parasitischen Meeresnematoden von JÄGERSKIÖLD (1897) für *Heterocheilidae* nachgewiesen ist. Sie vermögen durch amöboide Bewegungen ihrer Zellen injizierte Körperchen aus der Leibeshöhle aufzunehmen und anscheinend aufzulösen. Nach BURIAN sind sie Hilfsorgane der Emunktorien, da sie den Seitenwülsten aufliegen und also gelöste in diese und in die Seitenkanäle übertreten lassen können. Für einen Zusammenhang beider spricht nach JÄGERSKIÖLDs Befund, daß diese Gebilde bei einseitiger Entwicklung des Exkretionskanals nur in der Zweifzahl (bei typischen *Ascaris* zu viert), also einseitig entwickelt sind. Die Bedeutung des S. V. a 24 als Emunktorium gekennzeichneten röhrenförmigen Riesenzellen-Organs wird von J. MÜLLER (1929), nach Beobachtungen an der in Walen schmarotzenden *Anisakis simplex*, ganz anders gedeutet: da hier der Exkretionsporus zwischen den Lippen liegt und diese Nematoden sich tief in die Schleimhaut einbohren und nachweisbar Blut saugen, so wird die Abscheidung von gewebelösenden Fermenten mindestens für diese Gattung angenommen; für andere *Heterocheilidae*

anaerobe Lebensweise nicht zu gelten, wie sich schon aus der erheblichen Lebensfähigkeit solcher Nematoden außerhalb des Wirtskörpers (s. S. V. a 36) ergibt. Noch mehr dürfte für solche Würmer, die im Blut, in der Lunge usw. von Wirbeltieren leben, eine regelmäßige Ausnutzung des O_2 in der gleichen Weise wie für die freilebenden marinen Genera gelten.

Die Weiterleitung der im Darm aus der Nahrung aufgenommenen Stoffe erfolgt bei den niederen Würmern bekanntlich ohne Ausbildung eines Gefäßsystems. Vielmehr muß die Leibeshöhlenflüssigkeit vom Darm (bzw. vom Hautmuskelschlauch her bei osmotischer Nahrungsaufnahme) die Stoffe in sich aufnehmen, die für den Bau und Betriebsstoffwechsel der Organe erforderlich sind; über Einzelheiten des Transportes innerhalb der Leibeshöhle scheint nichts Näheres bekannt zu sein.

Dagegen ist die Frage der Exkretion verbrauchter Stoffe, wie oben erwähnt, mehrfach erörtert, aber nur für *Rhabditis* eindeutig entschieden worden. Dies gilt besonders für das allgemein als Exkretionsorgan bezeichnete Organ, von dessen Ausbildung als „Ventraldrüse“ (bei vielen Freilebenden) oder als eine zuweilen gegabelte, mit einem Kanal versehene Riesenzelle (bei Parasiten) bereits die Rede war: ältere und neuere Untersuchungen, die eine Ablagerung injizierter Stoffe in diesem Gebilde oder Ausscheidung durch dasselbe beweisen sollen, widersprechen einander stark (Zusammenfassung bei J. MÜLLER 1929). In einer Übersicht über die für die Exkretion in Anspruch genommenen Strukturen kommt STEFANSKI (1922), vorwiegend für freilebende Nematoden, zu folgender Gruppierung, die sich an die allgemeinen Darlegungen BURIANS (in: WINTERSTEINS Hdb. d. vgl. Physiol.; Jena 1924) anschließt:

1) Exkretion durch Emunktorien. Als derartige, spezifische Exkretionsorgane, die die auszuscheidenden Stoffe aus dem Körper übernehmen und nach außen leiten, haben die oben genannten, auf der Ventralseite ausmündenden Gebilde zu gelten, die von manchen Autoren als primitives Protonephridium (ohne Wimperflamme!) angesehen werden. Die gleiche Bedeutung wird den Hautdrüsen zugemessen, namentlich dort, wo sie vikariierend für die Ventraldrüse bestehen (*Cylicolaimus* usw.). Ferner wird auch für die Seitenorgane (neben ihrer Funktion als Sinnesorgan) eine Exkretion nach außen angenommen, da in ihnen drüsige Bestandteile vorliegen, die unter bestimmten Bedingungen Farbstoff annehmen und ausscheiden (STEFANSKI, EISMA). Andere Autoren (SCHUURMANS STEKHOVEN, CHITWOOD) sprechen den Amphiden aber exkretorische Tätigkeit ab. CHITWOOD (1930) sah, bei Vitalfärbung von *Rhabditis strongyloides* mit Neutralrot, die Färbung von innen nach außen fortschreiten (ähnliches geschieht auch bei den Phasmiden). Erst wenn die Seitenorgane sich ganz gefärbt haben, tritt der Farbstoff in die Leibeshöhle über.

2) Exkretion durch Athrozyten: Aufnahme der auszuscheidenden Stoffe in Körperzellen, in deren Innern sie als Granulationen erscheinen, so z. B. in Zellen, die in der Leibeshöhle von *Oncholaimus* in 4 Reihen angeordnet sind (verstreute Fettzellen?), ferner in Mitteldarmzellen freilebender Arten.

wird hier wohl höchstens zum Teil durch den Mund eingesogen, im übrigen aber durch Osmose aufgenommen. Wie sich diese Dinge für die in der Leibeshöhle von Fischen ruhenden Askaroiden-Larven verhalten, ist nicht bekannt; auch sie liegen ja im Körper, bzw. in der Gewebsflüssigkeit. Für die Filarien aus dem Herzblut der Seehunde darf ebenfalls \pm stark ausgeprägte osmotische Ernährung als wahrscheinlich gelten.

Typisch für den Ernährungsvorgang parasitischer (und saprophytischer) Nematoden ist die starke Speicherung von Reservestoffen im Mitteldarm, der am lebenden Tier oft stark getrübt ist durch in die Zellen eingelagerte Öl- und Fetttropfen; auch werden Hungertiere allmählich durch Schwund solcher Reservestoffe (auch in der Subcuticula und den Längswülsten immer durchsichtiger. Auch diejenigen Gewebestränge, die als „Fetzellennetze“ auf dem Darm und an den Geschlechtszellen freilebender Formen (*Enoplus*, *Thoracostoma*) bekannt geworden sind, werden, wie die Bezeichnung sagt, von manchen Autoren als Speicherorgane nach Art des Fettkörpers der Insekten angesehen; Glykogenspeicherung spielt bei *Ascaris* eine große Rolle (v. KEMNITZ 1912). Nach den Ergebnissen WEINLANDS (1902) am Pferde- und Menschenspulwurm, die wohl auch auf die Darmnematoden anderer Warmblüter, also auch der des Meeres, übertragbar sein dürften, würden die Parasiten unter den anaeroben Bedingungen des Darminhalts die nötige Energie durch Spaltung von Glykogen gewinnen, eine Art von Gärungsvorgang, Fettsäuregärung, der zwar die Nährstoffe schlecht ausnutzt, aber unter den Bedingungen des Parasitismus (dauernde reichliche Nahrungszufuhr, geringer Energiebedarf) ausreicht. Neuerdings werden von ADAM (1932), auf Grund von Versuchen mit Schweinespulwürmern, WEINLANDS Schlußfolgerungen bestritten. Zunächst sei darauf hingewiesen, daß nach LONG & FENGER der Dünndarm gefütterter Schweine 1.2 bis 8.8% O_2 und bei Tieren, die gehungert hatten, sogar 14.2% O_2 enthält. Außerdem bleiben Askariden in O_2 -reicher Umgebung länger am Leben als unter Abschluß von O_2 ; Anwesenheit von O_2 übt nach ADAM keinen ungünstigen Einfluß auf die Lebensdauer der Askariden außerhalb des Wirtes aus. — In Respirometerversuchen und durch O_2 -Titrierungen der Wohnflüssigkeit (nach WINKLER) wurde festgestellt, daß Askariden O_2 aus ihrer Umgebung aufnehmen und die Abnahme des O_2 -Gehaltes der Wohnflüssigkeit nicht allein der Anwesenheit von Bakterien zu verdanken ist. ADAM schließt, daß *Ascaris* imstande ist, O_2 für seinen Stoffwechsel zu benützen, und daß von einer obligatorischen Anoxybiose keine Rede sein kann; er vermutet, daß ein Atmungsferment vorhanden ist. Es wäre der Mühe wert, ADAMS Versuche auf andere parasitische Nematoden auszudehnen⁴⁾.

Auch für die Darmparasiten aus Fischen scheint die obligate

⁴⁾ Eine während der Drucklegung erschienene Arbeit HARNISCHS (1933) macht es wahrscheinlich, daß der Stoffwechsel von *Ascaris* doch hauptsächlich anoxybiotisch ist. Unter Anwesenheit von freiem O_2 werden infolge der anoxybiotischen Vorgänge entstandene oxydable Stoffwechselschlacken, die sonst den Wurmkörper durch die Haut verlassen, weiteroxydiert.

siten aus Haien (*Laemargus borealis*) beschrieben (BUSCH 1928), wo ein unbestimmter Rundwurm tief eingebohrt in einer Gewebshöhle der Magenwand gefunden wurde und hier jedenfalls durch Entnahme von

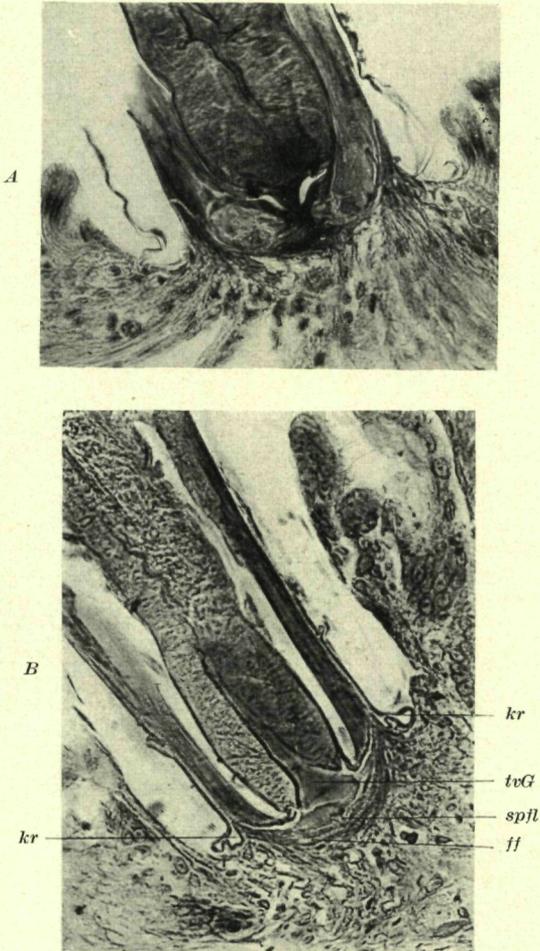


Fig. 61. A, B: *Proleptus obtusus* Duj., an Haidarm haftend; ff Fibrinfasern, kr Kragen, spfl Speichelluß, twG teilweise vorverdautes Gewebe.
Nach SCHUURMANS STEKHOVEN & BOTMAN.

Blut gelebt hat. An Nematoden, die in der Leibeshöhle leben (*Philometra* in Fischen; die gelegentlich in der Küstenregion vorkommenden *Mermithidae* in Insekten), kann der Darm unter Schwund des Afters rückgebildet bzw. in ein Speicherorgan umgewandelt sein; die Nahrung

handen ist, die verschiedenen Abschnitte dieses Darmteiles nacheinander kontrahieren.

Tierische Objekte als Nahrung können angenommen werden beim Vorhandensein einer starken Mundbewaffnung und nach der Beschaffenheit des Darminhalts. So vermutet ZUR STRASSEN (1904), daß *Anthraconema*-Arten des Mittelmeers (nach FILIPJEV [1918] z. T. identisch mit dem auch in der Nordsee verbreiteten *Siphonolaimus* de Man), deren Darminhalt stets tiefschwarz gefärbt ist, Blutflüssigkeit aus anderen Tierformen ihrer Umgebung saugen, wobei der durchbohrte hintere, mit dem Ösophagus kommunizierende Stachel in Tätigkeit tritt. DITLEVSEN (1919) hat Reste anderer Nematoden (Spicula, Mundteile) im Innern des dänischen *Halichoanolaimus longicauda* Dittl. und von *Enoplolaimus latignathus* Dittl. gefunden. SCHUURMANS STEKHOVEN JR. (1929) schildert *Sphaerolaimus*-Arten der Zuiderzee beim Verzehren von *Monhystera*- und *Axonolaimus*-Arten (Fig. 35); unabhängig von ihm kommt COBB zum gleichen Resultat. Hier werden die mit Papillen bewehrten Lippen in Anordnung einer Blumenkrone beim Fang der Beute gegen die Oberfläche des Opfers luftdicht angepreßt, worauf eine starke Saugwirkung vom muskulösen Schlund her ausgeübt wird; in der Mundhöhle bestehen verschiedene Zonen stäbchenartiger und anderer Strukturen, die u. a. ein Zurückgleiten der Beute verhindern dürften (Fig. 35). Beobachtungen über die weitere Verarbeitung tierischer Beute liegen nur an Erdnematoden vor; hier wird auch die Abgabe dicker Faeces beschrieben (MENZEL), mit deren Ausbildung die kräftige Rektalmuskulatur und die Anldrüsen, wie sie auch bei marinen Arten vorhanden sind, in Zusammenhang gebracht werden.

Ernährungsphysiologische Untersuchungen an parasitischen Nematoden, speziell an solchen aus Meerestieren, liegen bisher nur für *Proleptus obtusus* aus *Scyllium canicula* vor (SCHUURMANS STEKHOVEN & BOTMAN 1932). Dieser mit einem Halskragen, einer vorstehenden Cuticula-Duplikatur ausgerüstete Parasit saugt sich am Haidarm fest (Fig. 61). Aus den voluminösen Schlunddrüsen ausgepreßter Speichel enthält ein Ferment, daß die Außenverdauung des eingesogenen Gewebes bewirkt. An den Stellen, wo sich die Tiere angeheftet haben, fehlt die Mucosa. Die Anwesenheit der Würmer bedingt oft Geschwulstbildung, Blutextravasate in den benachbarten Zotten usw. Die Würmer fressen Wundsekret und Gewebe; Blutaufnahme findet nicht statt. Über die Resorption der Nahrung bei derselben Art sind Versuche im Gange. Nach neueren, in Neapel ausgeführten Untersuchungen SCHUURMANS STEKHOVENS passiert aufgenommene Nahrung in etwa 4 Stunden den Darm.

Ganz allgemein gilt sonst für viele im Darm von Wirbeltieren schmarotzenden Rundwürmer, daß sie den Speisebrei des Wirts aufsaugen, in dem sie sich aufhalten; solche Gruppen, die mit einer starken Mundkapsel typische Verletzungen am Darmepithel hervorrufen und möglicherweise von Epithelzellen, Blut oder Lymphe leben (Strongyloidea), fehlen in Meerestieren größtenteils; nur die *Pseudaliidae* haben schwärzlichen, wohl bluthaltigen Darminhalt. Ferner sind Fälle von Para-

da sie meist in zusagender Nährlösung liegen, deren Verbrauch nur eine geringe Ortsveränderung nötig macht. Insofern die Parasiten in Blut oder Leibeshöhlenflüssigkeit schwimmen, bestehen ähnliche Bedingungen wie im Wasser; der Darminhalt bietet ein Medium dar, das mit Schlammarten (für Freilebende) verglichen werden kann, wo harte Teilchen als Stütze, aber auch als mechanische Gefährdung fehlen (STAUFFER). Stärkere Bewegungen müssen von wandernden Nematodenlarven (für unsere Arten besonders im Zwischenwirtskörper) ausgeführt werden, an sich eine Form der Gleitbewegung im Gewebe, und gelegentlich Bohrbewegungen, bei denen unter Ausnutzung anderer Hilfsmittel (S. V. a 53) Verletzung und Eindringen erreicht wird.

Wenn Larven in die Blutbahn gelangen, so ist ihre Vorwärtsbewegung in den Gefäßen eine passive, die nur ev. in den Kapillaren eine Hemmung erfährt; diese Verhältnisse, die vorwiegend an Nematoden-Infektionen von Landtieren erkannt werden können (FÜLLEBORN 1925), bestehen z. B. auch für die Mikrofilarien von *Skrjabinaria spirocauda* aus dem Seehund, vielleicht auch für die Entwicklungsformen der *Pseudaliidae*.

Ernährung, Stoffwechsel

Während viele der freilebenden Erdnematoden von faulender organischer Substanz bzw. den darin angesammelten Bakterien leben, gelten für die freilebenden Nematoden des Meeres andere Nahrungsquellen: mikroskopische Algen, besonders Diatomeen und Protozoen, Detritus der Küstenzone und dergl., andererseits spielen für gewisse Arten aber auch die Vertreter der eigenen Tiergruppe eine Rolle als Nahrungsquelle. MENZEL (1920) gibt eine umfängliche Zusammenfassung allgemein über die Nahrung der freilebenden Nematoden; neuere Beobachter (SCHUURMANS STEKHOVEN JR., 1929) berichten über „Karnivorie“ der Meeres-Rundwürmer³⁾.

Die vegetabilische Nahrung, deren Umwandlungsprodukte sich u. a. als zuweilen gefärbte Öltröpfchen in der Mitteldarmwand finden, wird z. B. für *Monhystera*-Arten genauer als Diatomeen (*Pleurosigma*) und Flagellaten gekennzeichnet (BÜTSCHLI 1874, G. SCHNEIDER 1906); der Darm von Mittelmeerarten der Gattung *Thoracostoma* enthält nach TÜRK (1903) vorwiegend Partikel des aus pflanzlichem Detritus bestehenden *Amphioxus*-Schlammes; STEINER (1916) gibt für *Rhabditis marina* Ernährung durch Bakterien und Flagellaten an. Bei der Aufnahme dieser Nahrung wirken die Lippen, insoweit solche gut entwickelt sind, und die Saugkraft des Ösophagusrohrs und des oft kräftigen Bulbus (vordere oder hintere Anschwellung der Speiseröhre) zusammen. Die aufgesogene Nahrung wird dann unter Kontraktion der Ösophagusmuskulatur nach dem Klappenventil getrieben, das den Übergang zum Mitteldarm kennzeichnet. Die Reaktion des Mitteldarminhalts ist im ganzen sauer, nur im Endabschnitt bei ♂ alkalisch (G. SCHNEIDER 1906). Der Transport der Nahrung geschieht durch Peristaltik, wobei sich, wenn z. B. ein Bulbus mit Klappenventil vor-

³⁾ Nach Abschluß des Manuskriptes berichtete SCHUURMANS STEKHOVEN (1933) über das Fressen von *Zoobothryon pellucidum* (Bryozoon) durch *Oncholaimus dujardini*.

stets nur kurze Strecken durchschwommen werden — der Körper nach Aufhören der Schlangelbewegung auf den Grund absinkt; es gibt also

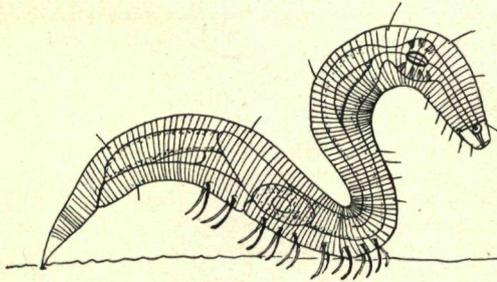


Fig. 58. *Rhabdogaster*, ein Epsilonematide, in Bewegung. — Nach STAUFFER.

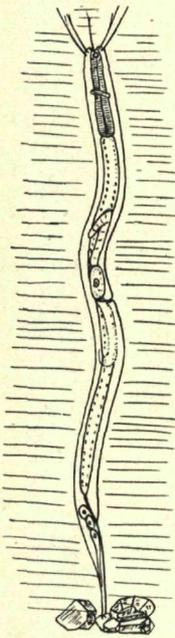


Fig. 59.
Ruhende *Monhystera*.
Nach STAUFFER.



Fig. 60.
Ruhelage einer
Euchromadora.
Nach STAUFFER.

keine echten pelagischen Nematoden. Schweben an der Wasseroberfläche mit Hilfe von Hautschleim kommt, nach SCHUURMANS STEKHOVEN, bei *Viscosia viscosa* vor; hierbei rollen sich die Tiere see-schlangenartig auf. Ferner kann der gleiche Organismus Schwimm-Krümmungs- und -Gleitbewegungen ausführen, wie dies STAUFFER z. B. für *Oncholaimus* angibt. Als natürliches inhomogenes Medium für die beiden letztgenannten Bewegungsarten dienen im Meer Algenpolster, Hydroidenrasen, *Alcyonium* und lockerer Boden. Die Gleitbewegung ist sowohl völlig glatten (*Thoracostoma*) als auch geringelten Nematoden (*Monoposthia*) möglich.

Während die Ruhelage der mit einer Schwanzdrüse versehenen Arten immer von der Festheftung des Hinterendes abhängt, so daß der Körper entweder gestreckt (*Monhystera*, Fig. 59; *Euchromadora*, Fig. 60) oder ventral gekrümmt (so bei ♂, z. B.

der *Enoplidae*) gehalten wird, liegen Nematoden ohne Schwanzdrüse fast immer auf einer Seitenfläche.

Für die parasitischen Nematoden gelten natürlich gleichartige Bedingungen und ein geringeres Bedürfnis nach Bewegung,

besonders in Schlamm und lockerem Sand; 5) spannerraupenartige Bewegung der *Draconematidae* und *Epsilonematidae* (Fig. 57, 58), die sich mit Hilfe der mit Klebstoff versehenen ventralen „Haftborsten“ der „Sohle“ und ev. der dorsalen Kopfborsten in Algenpolstern vorwärtsstemmen, wobei das Vorderende auch in der Ruhe vielfach Suchbewegungen ausführt. Endlich muß hervorgehoben werden, daß eine Anzahl Nematoden vorwiegend mit dem Hinterende festgeheftet vorkommen, wobei eine Auskerbung oder Zackung des Hinterendes und der Besitz von Schwanzdrüsen förderlich sind (Fig. 59), und daß solche festsitzenden Formen durch Krüm-

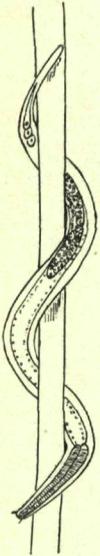


Fig. 55.
Gleitbewegung eines
Nematoden an einem
Algenfaden.
Nach STAUFFER.

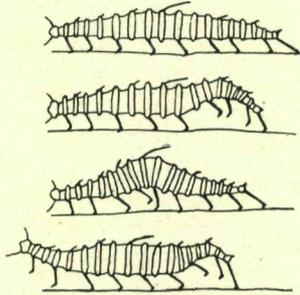


Fig. 56.
Schmetterlingsraupenartiges
Kriechen bei *Desmoscolecidae*.
Nach STAUFFER.

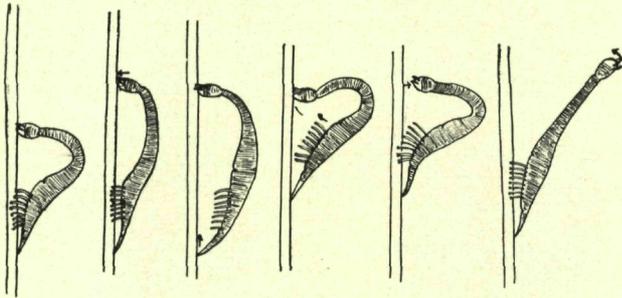


Fig. 57. Spannerraupenartige Bewegung der *Draconematidae*. — Nach STAUFFER.

mung des freien Vorderendes oder Pendelschwingung Suchbewegungen ausführen. Auch von der Unterlage abgelöste Formen erreichen durch solche Suchbewegungen immer wieder feste Haltepunkte. Über die Abhängigkeit dieser Bewegung von Berührungsreizen s. S. V. a 45.

Für die Schwimmbewegung ist allgemein zu betonen, daß — falls

weisen. Fest steht nur, daß eine gewisse Zahl mariner Arten in Wasser von niedrigem Salzgehalte einzudringen vermag. Viele andere Arten des Brackwassergebietes finden nur dort optimale Lebensbedingungen, sind aber befähigt, auch in Wasser höherer Salinität zu leben.

Auch die Gezeiten beeinflussen zweifellos die Ausbreitung der Nematoden: sie verstärken nicht nur in der Grenzzone die Bewegung der überwandernden Formen, sondern sorgen z. B. dafür, daß das von den Nematoden bevorzugte gröbere Material des Bodens unterhalb der Brandungszone nicht verschlammt, und auch, daß im Bereich starker organischer Reste das Wasser ausreichend erneuert wird (FILIPJEV).

Über entsprechende Verhältnisse bei den parasitischen Nematoden ist an dieser Stelle nur zu sagen, daß ihr örtliches Vorkommen durch die Beziehungen zum Wirtstier (bzw. Zwischenwirt) gegeben ist, die an anderer Stelle behandelt werden (S. V. a 54, 57). Insofern die Wirte durch physikalische und chemische Bedingungen in der Verbreitung beschränkt sind, gilt dies auch für ihre Parasiten; wo sie aus dem Meere ins Süßwasser gelangen und umgekehrt, werden auch die Parasiten mitverschleppt. Da die Mehrzahl der hier interessierenden Parasiten nur als widerstandsfähige Eier ins Freie gelangen, spielen die berührten physikalischen und chemischen Bedingungen des Wassers für die Übertragung keine wesentliche Rolle. Dazu ist von Bedeutung, daß nach Untersuchungen SCHÖPFERS die parasitischen Nematoden poikilomotisch sind und daher wechselnde physiko-chemische Bedingungen überstehen können. Das erhellt auch aus der Tatsache, daß man ihren Wirten entnommene parasitische Nematoden von Seetieren tagelang im Meerwasser am Leben zu halten vermag (SEURAT, SCHUURMANS STEKHOVEN).

Die horizontale und vertikale Verbreitung der freilebenden Nematoden wird erst nach Behandlung der Systematik diskutiert werden; dort findet man auch die erwähnten Tabellen (s. Teil V. b).

Bewegung Für die Beurteilung der Bewegung der Nematoden ist vor allem die Tatsache von Bedeutung, daß die Muskulatur im Hautmuskelschlauch ausschließlich eine Längsmuskulatur ist und durch ihre Wirkung deshalb nur ein Hin- und Herschlagen von Vorder- und Hinterende, im Wasser damit eine horizontale Schwimmbewegung, unter Benutzung von Stützpunkten (Steinchen, Algen usw.) eine schängelnde Bewegung, erreicht werden kann. In der Tat ist aber bei der Formenmannigfaltigkeit der freilebenden Vertreter, besonders durch den Besitz von Borsten, Ringelung und Schwanzdrüse, eine viel größere Bewegungsfähigkeit erreicht, wie sich aus der schönen Analyse der Vorgänge von STAUFFER (1924) ergibt.

STAUFFER unterscheidet als weitverbreitete Bewegungsformen mariner Nematoden: 1) Schwimmbewegung im homogenen Medium, 2) unregelmäßige Krümmungsbewegung, und 3) Gleitbewegung (Fig. 55), letztere beide als ein Kriechen in inhomogenem Medium; 4) schmetterlingsraupenartiges Kriechen mit Hilfe der auf Ringwülsten stehenden Borsten („Lokomotionsborsten“) bei den *Desmoscolecidae* (Fig. 56),

FILIPJEV wieder eingezogene) var. *tvaerminneanus* G. Schneider bildet, oder *A. lepidus* und *Enoplotaimus derjugini*. Weitere Brackwasserbewohner, besonders aus den Familien *Chromadoridae* und *Monhysteridae*, sowie Einwanderer aus der Land und Süßwasser bevorzugenden Ordnung Anguilluloidea, sind in der Verbreitungstabelle (s. Teil V. b) gekennzeichnet.

Die Arbeit RIECHS (1927), die allgemein die Tierwelt des Frischen Haffs behandelt, gibt eine genaue Gliederung nach dem Salzgehalt, wobei eine polyhaline (0.4 bis 0.75% Salzgehalt), eine mesohaline (0.1 bis 0.4%) und eine oligohaline (0.001 bis 0.1%) Region unterschieden werden. Es zeigt sich, daß die Mehrzahl der dabei behandelten freilebenden Nematoden der polyhalinen und mesohalinen Region gemeinsam sind und daß sie sich in der ersten, die ja auch recht salzarm gegenüber dem Meere ist, auch solche Arten finden, die wir als echte Süßwasserarten betrachten (z. B. *Chromadora ratzeburgensis*). Aus der von RIECH aufgestellten Nematodenliste sind die Arten, die als typische Süßwassertiere erscheinen und die nur an dieser Stelle aus der Ostsee verzeichnet sind, nicht in die im systematischen Teil folgende Verbreitungstabelle aufgenommen (etwa 20 Arten).

Die Zusammenhänge der marinen freilebenden Nematoden mit denen des Geobios und Limnobios sind in einer bemerkenswerten Arbeit STEINERS (1917) zusammenfassend behandelt worden; nach ihm bestehen zwischen Land und Süßwasser enge Beziehungen und vielfach Gleichheit der in ihnen auftretenden Nematodenarten, was nicht weiter verwunderlich ist, wenn man bedenkt, daß die Mehrzahl, wenn nicht gar alle freilebende Erdnematoden auch in Süßwassertropfen oder kapillaren Adern zwischen den Bodenteilchen leben, während diese Gebiete mit dem Meer (in seinem typischen Salzgehalt) keine gemeinsamen Arten (strittig nur für *Monhystera dubia*), wohl aber gemeinsame Gattungen aufweisen. In den Grenzzonen jedoch würde ein Austausch von Formen stattfinden, wobei sowohl das Meer Einwanderer aus dem Erdboden der Küste, als auch Land und Süßwasser solche aus dem Meere empfangen. Bei seinen Erörterungen geht STEINER von dem Gedanken aus, daß die Nematodenfauna geobiontischer Herkunft ist. Diese Annahme wird aber von FILIPJEV (1929/30) und SCHURMANS STEKHOVEN JR. (1931) bestritten.

FILIPJEV faßt seine Ergebnisse in folgenden 4 Sätzen kurz zusammen: 1) Die Brackwasserfauna ist im Wesen eine marine Fauna; 2) die einigen Gruppen zugehörenden Arten leben alle oder größtenteils im Brackwasser; 3) die Nematodenfauna des Brackwassers dringt nicht ins Süßwasser ein; 4) die Arten, die im Süßwasser verbreitet sind, oder ihre unmittelbaren Vorfahren bilden nur einen sehr unbedeutenden Anteil der Brackwasserfauna. Und SCHURMANS STEKHOVEN (1931) ist der Meinung, daß die Brackwasserfauna mariner Herkunft ist. Er hat den Eindruck, als ob die Mehrzahl der Arten, die zu wandern befähigt ist, vom Meere in Richtung Land übersiedelt, daß die Zahl der Fälle, in denen die entgegengesetzte Richtung eingeschlagen wurde, unbedeutend ist. Weitere Untersuchungen müssen diese Annahme be-

gehen. Gerade im Brackwassergebiet mit abgeschlossenen seichten Buchten und Tümpeln ist aber auch ein erheblicher Wechsel des Salzgehalts unter dem Einfluß von Erwärmung und Verdunstung anzunehmen. Erst durch genaue Untersuchungen, in denen der Salzgehalt, bzw. der *Cl*-Titer des betreffenden Wassers, sowie die p_H -Konzentration, gleichzeitig auch die Häufigkeit einer Art zahlenmäßig festzustellen sind, wird Klarheit über die Zusammenhänge gewonnen. So kann z. B. SCHUURMANS STEKHOVEN durch solche Bestimmungen feststellen, daß *Monohystera tenuispiculum* und *Parasabatiera vulgaris* ausgesprochen euryhalin sind, wobei aber die erste in höheren, die letztere in niedrigerem Salzgehalt ihr Optimum findet.

Besondere Bedingungen entstehen, wie schon erwähnt, bei Überschwemmung des Erdbodens mit brackigem oder Salzwasser; so scheinen sich nach DE MAN Arten, wie *Sphaerolaimus gracilis*, *Desmolaimus zeelandicus*, *Microlaimus globiceps* u. a., gut an den Aufenthalt in brackwasserhaltigem Boden angepaßt zu haben.

Der Einfluß der Temperatur geht nach SCHUURMANS STEKHOVEN dahin, daß in der untersuchten Flachwasserzone niedrigere Temperaturen (unter $+6^{\circ}C$) mit einem relativ niedrigen „Nematodenindex“ verbunden sind, so daß auch im Winter ein Rückgang erfolgt, während andererseits Wassertemperaturen von $+16$ bis $20^{\circ}C$ der quantitativen Entwicklung günstig zu sein scheinen. Daneben ist allerdings die Tatsache zu stellen, daß arktische Meere bei niedriger Temperatur eine sehr reiche (ob auch quantitativ?) Fauna der hier charakteristischen Arten zeigen können (STEINER 1916, FILIPJEV 1925). DE CONINCK (1931) hat weiter gezeigt, daß das Geschlechtsleben der freilebenden Nematoden (hier studiert an Erd- und Süßwassernematoden) im Winter nicht sistiert.

Allgemein ergibt sich aus den neueren Arbeiten, daß die berührten Bedingungen (Sauerstoff und Salzgehalt, Temperatur, Beschaffenheit des Untergrunds und Anwesenheit von Nährstoffen) eng ineinandergreifen und daß erst ihre gemeinsame Berücksichtigung Klarheit über die Verbreitungsbedingungen der Meeresnematoden geben wird.

Auch die Bearbeitung von Nematoden der ostpreußischen (SKWARA, RIECH) und finnischen Küste (G. SCHNEIDER) gibt einen Einblick in die Zusammensetzung der Brackwasserfauna. Hier sind in das weitgehend ausgefüllte Wasser Arten eingedrungen, die im Süßwasser beheimatet zu sein scheinen, wie *Monohystera dubia*, *Chromadora leuckarti* und *Punctodora ratzeburgensis*, ebenso finden sich echte Erdbewohner, wie *Mononchus spectabilis*, der auf feuchtem Sand unterhalb der Hochwassergrenze unter faulendem Blasantang auftritt. Allgemein schicken die Gattungen *Mononchus*, *Dorylaimus*, *Trilobus*, *Tripylla* u. a., die wir vorwiegend als Erd- oder Süßwasserbewohner kennen, nur ins Brackwasser, nicht in stärker salzhaltiges Wasser ihre Vertreter. Auch diejenigen Enoplidengruppen, die als ausgeprägt marin gelten (*Enoplidae*, *Oncholaimidae*), haben einige dem Brackwasser eigentümliche Formen, wie *Adoncholaimus thalassophygus*, der im Finnischen Busen die (von

auf *Alcyonium* und anderen Zölenteraten* (SCHUURMANS STEKHOVEN & ADAM 1931). Das erklärt auch, warum bisweilen Nematoden mit Nesselkapseln von Hydrozoen besetzt sein können (ALLGÉN, DIT-LEVSEN). Weiter bilden bestimmte Bryozoen, so *Zoobothryon pellucidum* für *Oncholaimus*-Arten, willkommene Nahrung (SCHUURMANS STEKHOVEN).

Auch der Sauerstoffgehalt und der Reichtum an organischer Nahrung geben wechselnde Voraussetzungen für die Stärke des Nematodenvorkommens. Insofern es sich um Arten handelt, die von zerfallender organischer Substanz leben, wie dies sehr häufig zutrifft, sind natürliche Ablagerungen abgestorbener Organismen und selbst die Umgebung von Kanalmündungen, so z. B. von den Abwässerschleusen Amsterdams (SCHUURMANS STEKHOVEN 1931), dem Nematodenvorkommen förderlich. Wenn dagegen die Zersetzung mit *O₂*-Mangel verbunden ist, etwa auf Schlammboden, so verarmt auch die Nematodenfauna, wie dies FILIPJEV (1929) z. B. für Teile des Finnischen Busens angibt. An anderen derartigen Stellen ist wiederum ihre Entwicklung während des Winters — bei verlangsamter Umsetzung der Stoffe — ziemlich reichlich. Entsprechend der Beschaffenheit des Bodenmaterials ist z. B. der von *Amphioxus* bewohnte Grund von Nematoden stark besiedelt (Neapel); für die Irische Küste betont SOUTHERN (1914) Entsprechendes auch inbezug auf den von *Polygordius lacteus* Schn. bewohnten Boden. SCHUURMANS STEKHOVEN (1931) berichtet ferner über massenhaftes Nematodenvorkommen in der Litoralzone im Schlamm zwischen verwesenden Pflanzenteilen. — Weiter sind Temperatur und Salzgehalt von großer Bedeutung für die freilebenden Nematoden. Die typischen Meeresbewohner unter ihnen sind nach FILIPJEV nur selten eurhythm und euryhalin, so daß in Gegenden, wo im Frühjahr große Mengen von Schmelzwasser von den Flüssen herbeigeführt wird, die Nematoden stark schwinden, während sie sich während der gleichmäßigeren Bedingungen von Herbst und Winter wieder sammeln.

Die ersten eingehenderen vergleichenden Studien über die Veränderungen der Nematodenfauna bei verschiedener Salzkonzentration hat SCHUURMANS STEKHOVEN JR. (1931) in der Zuiderzee angestellt, in der der Salzgehalt von N nach S gleichmäßig abnimmt. Arten, die nur im nördlichen Teil der Zuiderzee, außerdem aber in Teilen der Nordsee mit unvermindertem Salzgehalt vorkommen, werden als typisch marin angesehen, so *Monohystera parva*, *Neochromadora poecilosoma*, *Symplocostoma longicolle*, *Enoplus communis* u. a.; eine andere Gruppe, die in die salzärmeren östlichen Teile dieses Meeresteils eindringt (bis zu etwa 2% Salzgehalt), z. B. *Spilophorella paradoxa*, *Viscosia langrunensis* und *Adoncholaimus lepidus*, gelten als nichttypische Meeresbewohner; wieder andere sind echte Brackwassertiere (*Hypodontolaimus striatus*, *Adoncholaimus thalassophygas*, die nur im S der Zuiderzee auftreten und nicht über einen gewissen Salzgehalt (1%) heraus-

gepaßten Parasiten zu gelten pflegt. Auch die histologischen Veränderungen im Wirtsgewebe, von denen S. V. a 62 die Rede ist, haben keine einschneidende Wirkung auf den Zustand des Fisches. Von einer praktischen Bedeutung kann nur insofern gesprochen werden, als die behandelten Nematodenlarven, die in der Muskulatur und in den Organen der Fische gehäuft liegen können, öfters zu einer Beanstandung der Ware von seiten der Käufer führen, also auch eine Verminderung des Kaufpreises oder der Verkaufbarkeit mit sich bringen können. In Norwegen besteht nach AGERSBORG (1918) die Vorstellung, daß die mit „*kveisa*“ behafteten Fische (der Beschreibung nach handelt es sich um die oben behandelten *Anacanthocheilus*-Larven in *Gadidae*) geschwächt wären, so daß sie durch geringere Nahrungsaufnahme auch weniger fett und nahrhaft seien.

Das Literaturverzeichnis folgt am Ende der speziellen Teile (V. b und V. c).

(unterhalb 20 cm) hatten größtenteils Larven im Darm, was auf eine neuerdings stattgefundenen Infektion hinweist. *Scyllium catulus* war am gleichen Ort nicht infiziert. (Über jahreszeitliche Schwankungen vgl. S. V. a 54).

Es sei noch darauf hingewiesen, daß die Larven von *Anacanthocheilus rotundatus* und von *Contracaecum* sp. häufig in sehr großen Knochenfischen gefunden wurden, die von *Raja*-Arten wohl nicht mehr bewältigt werden und daher höchstens großen Haien zum Opfer fallen. Hier wird also oft eine Überleitung des Parasiten aus dem Zwischenwirt in den Endwirt nicht eintreten, während die Gelegenheit zur Infektion mit den Eiern für Knochenfische als Zwischenwirte in verschiedenster Altersstufe immer wieder möglich ist. Ferner finden sich *Contracaecum*-Larven öfters im Darm ungeeigneter Wirte, etwa bestimmter Haiarten, in deren Darm sie durch Verdauung ihres vorherigen Trägers frei wurden; sie fallen dann durch Unbeweglichkeit usw. auf und können gegebenenfalls lange unverändert bleiben.

In den meisten Fällen scheinen die Rundwürmer nicht auf eine Wirtsart beschränkt, nicht wirtsspezifisch zu sein, sondern finden sich, soweit sie ausreichend bekannt sind, im Körper verschiedener gleichartig lebender Wirte, also z. B. im Darm mehrerer Raubfischarten. Systematisch voneinander weit entfernte Wirtsarten, etwa Schelach und Gadiden, haben dagegen auch verschiedenartige Parasiten.

Über Befall von Nematoden des Meeres, besonders von freilebenden Arten, durch Parasiten liegen nur wenige Angaben vor. FILIPJEV (1921) nennt nach DE MAN Bakterien bei *Linhomoeus attenuatus*, Suktorien auf *Desmodora scaldensis*, die hier nach DE MAN lähmend auf den befallenen Nematoden wirken sollen; ferner hat CHATTON (1924) ein *Leptomonas* von etwa 20 μ Länge aus dem Darm eines nicht näher bekannten Nematoden beschrieben. Süßwassernematoden enthalten nach MICOLETZKY (1922, 1927) öfters Parasiten, z. B. auch Amöbosporidien und Pilze, die (gehäuft von Winter bis Mai) Leibeshöhle und Darmwand bewohnen.

Hinsichtlich der stammesgeschichtlichen Beziehungen zwischen freilebenden und parasitischen Nematoden herrscht allgemein die Auffassung, daß die freilebenden Arten an ihren Lebensbezirken im Meer, Süßwasser und feuchten Erdboden als die ursprünglichen Formen vorhanden waren und von hier aus durch Eintritt per os oder perkutan bei wiederholten Gelegenheiten (polyphyletisch) zu Parasiten wurden. Im Meer dürfte infolge der besonderen Lebensbedingungen von Anfang an ein Wirtswechsel der parasitischen Nematoden bestanden haben (WÜLKER 1930).

Wirtschaftliche Bedeutung

Die praktische Bedeutung der parasitären Nematoden ist gering. Die freilebenden Arten treten bei ihrer geringen Größe in der Fischerei überhaupt nicht in Erscheinung. Die Parasiten haben allem Anschein nach auf die Nutzfische des Meeres keine schädigende Wirkung. Selbst in Fällen starker Infektion ist eine stärkere Zerstörung in den Organen oder tödliche Wirkung nicht zu beobachten, wie dies überhaupt für stammesgeschichtlich seit langem und gut an-

Auswüchsen von *Fucus* (*Ascophyllum*) *nodosus* gehäuft vorkommen und hier wahrscheinlich Zerstörungen des Gewebes verursachen. Inwieweit Larven von *Mermithidae*, die vorzugsweise in Chironomidenlarven leben, mit ihren Wirten außer in den ausgesüßten Teilen der Ostsee auch weiter W vorkommen und ob sie hier möglicherweise auch Krebse infizieren können (im Süßwasser *Gammarus*!), ist uns nicht bekannt. Jedenfalls würde es sich um Angehörige der Gattung *Paramermis* handeln; sie leben, wie alle Mermithiden, nur als Larve im Wirtsinsekt, verlassen dieses vor der Reife und kommen dann im Freien (*Paramermis* am Boden der Gewässer) zur Fortpflanzung; die aus den Eiern schlüpfenden Larven wandern im Wasser aktiv durch die Haut der Wirte in deren Leibeshöhle ein (COMAS 1927, für *Paramermis contorta*).

Krankheitserscheinungen werden an den von Nematoden befallenen Meerestieren kaum wahrgenommen; vielmehr hat man den Eindruck, daß eine weitgehende Anpassung z. B. zwischen Fischen und ihren Parasiten besteht und daß der Fisch große Mengen von Parasiten (sowohl im Darm als auch in der Leibeshöhle) ohne erhebliche Einwirkung erträgt. Nach Ansicht der Fischer sind die stark von Nematodenlarven befallenen *Gadidae* weniger fett (AGERSBERG 1918). Daneben bestehen zweifellos mechanische und histologisch nachweisbare Veränderungen der Darmwände durch angesaugte oder eingebohrte Nematoden: z. B. beschreibt HOEPLI (1927) Nekrosen der Darmschleimhaut und starke Eosinophilie bei *Contracaecum*-Infektion von Robben. BUSCH (1928) behandelt Gewebshöhlen unter der Magenschleimhaut von *Lae-margus*, in denen sich ein von Blut sich nährender, nicht näher bestimmter Nematode findet. Vom Auftreten 0.3 mm langer Nematodenlarven unbekannter Zugehörigkeit in Pseudogeschwülsten der Haut bei *Scylliorhinus canicula* berichtet HARANT (1929); er weist dabei auch auf ältere Beobachtungen hin, nach denen u. a. *Proleptus gordioides* van Ben. auch im Chorion des Eies von *Galeus* beobachtet wurde. Auch SCHUURMANS STEKHOVEN & BOTMAN (1932) haben im Darm von *Scyllium canicula* durch *Proleptus obtusus* hervorgerufene Geschwülste gefunden (s. auch S. V. a 40). Die unter dem peritonealen Überzug bei Fischen aufgerollten Nematodenlarven hinterlassen zwar charakteristische Eindrücke auf einzelnen Organen (Leber), bringen aber anscheinend keine Gewebsveränderungen hervor. Da die in Planktontieren lebenden Nematoden in Planktonfängen häufig aus den Wirten austreten, so ist anzunehmen, daß dies auch im Freien gelegentlich geschieht und daß die Auswanderung der großen Parasiten den Chätognathen oder Kopepoden schädigt oder tötet.

Über Stärke und Häufigkeit der Wurminfektionen an Meerestieren liegen keine exakten Zahlenangaben vor; doch kann wohl gesagt werden, daß namentlich die räuberischen Gadiden, besonders *Gadus morrhua* und *G. virens*, selten frei von Nematoden gefunden werden. In Neapel fand SCHUURMANS STEKHOVEN (1932, unveröff.) praktisch 100% der untersuchten *Scyllium canicula* (im ganzen etwa 40 Tiere) mit *Proleptus obtusus* Duj. infiziert; die jüngeren Wirte

in vielen kleineren Fischen, die vorwiegend nahe dem Boden leben und als Nahrung größerer Arten dienen (*Onos [Motella]*, *Gobius*, *Pholis*, *Gadus minutus* u. a.), ganz vorwiegend larvale Nematoden, besonders in Leibeshöhle und Muskulatur, gelegentlich aber auch im Darm, meist *Contracaecum*-Larven von geringer Größe, deren Artzugehörigkeit schwer zu erkennen ist, gefunden werden. Die Übertragung ist also aller Wahrscheinlichkeit nach so, daß sich die Friedfische sowie Krebse u. dergl. mit den Eiern infizieren, die mit dem Kot des Hauptwirts entleert wurden, und daß letzterer (Raubfische, fischfressende Vögel und Säuger) immer die Larven mit dem Beutetier aufnimmt. Ob gelegentlich nach der Art der Beuteobjekte auch ein dreifacher Wirtswechsel eintritt, wie er für manche Acanthocephalen mit ähnlichen Verhältnissen des Parasitismus und der Übertragung bekannt ist (s. S. VI. e 41), muß sich aus weiteren Untersuchungen ergeben. Schon VAN BENEDEN (1870) macht auf die Haltbarkeit von Nematodenlarven auch in ungeeigneten Wirten aufmerksam und vermutet, daß solche Larven beim räuberischen Leben vieler Fische gegebenenfalls mehrmals hintereinander mit dem Körper eines Trägers in den Darm eines weiteren gelangen können, also ein fakultativer mehrfacher Wirtswechsel mit unbestimmter Zahl der Transportwirte.

Während die Parasiten der räuberischen Endwirte vorwiegend im Darm ausreifen, in den sie bei der Übertragung gelangten, gilt für die Nematoden der Zwischenwirte eine obligatorische Wanderung vom Darm her, wo sie aus dem Ei schlüpfen, nach den Stellen endgültiger Festsetzung. Die Einzelheiten dieser Wanderung (durch die Darmwand in die Blutgefäße und durch diese an und in die Organe, Muskulatur usw.; vielleicht auch direkt durch die Darmwand in die Leibeshöhle?) sind noch nicht näher bekannt, ebenso wie die Wanderungen anderer oben aufgeführter Nematoden in den Endwirten, wo nicht der Darm, sondern andere Körperregionen für die Festsetzung bevorzugt werden. Eine genauere Kenntnis solcher Wanderungen wird interessante Parallelen mit entsprechenden Verhältnissen in Landtieren ermöglichen; auf ihre grundsätzliche Bedeutung ist z. B. von FÜLLBORN (1927, 1929) und WÜLKER (1929 b) hingewiesen worden.

Ziemlich unklare Verhältnisse bestehen hinsichtlich einiger parasitischer Nematoden, die in Wirbellosen, bzw. in Pflanzen leben. Die von GEMMILL & v. LINSTOW (1902) beschriebene *Philometra (Ichthyonema) grayi* wurde als auffallend lang (♀ 150 cm, ♂ 6 cm) aus der Leibeshöhle von *Echinus esculentus* aus der Nähe von Plymouth beschrieben, ist aber in den anschließenden Jahrzehnten nicht wieder gefunden worden. (Vielleicht gehört in diese Verwandtschaft auch ein 15 cm langer Nematode, den RAILLIET & HENRY aus *Cerebratulus* des antarktischen Gebiets beschrieben haben.) Auch über einen Nematoden aus dem Darm desselben Wirts, *Oncholaimus echini* (Leydig 1854), bestehen keine neueren Angaben; hier ist vielleicht ein Nematode des Meeresbodens nur zufällig mit der Nahrung in den Seeigel gelangt.

Unter den wenigen in Pflanzen parasitierenden Rundwürmern ist nur für *Tylenchus fucicola* de Man festgestellt, daß sie in gallenartigen

Zuiderzee, an der Küste Schoklands ergaben Schlammproben mit zerfallenden Pflanzenteilen 400 bis 600 Nematoden auf 1 cm^3 (SCHUURMANS STEKHOVEN, unveröff.).

Auch in der salzärmeren östlichen Ostsee sind die Bedingungen ähnlich, da auch hier aus seichten Ufergebieten Sand- und Schlamm-boden, Algenvegetation, ferner faulender Tang am Strande als Biotop angegeben werden (G. SCHNEIDER 1926, FILIPJEV 1929). In einzelnen Fällen müssen sich auch die marinen Nematoden in großer Mannigfaltigkeit auf geringem Raum unter besonders günstigen Lebens- und Ernährungsbedingungen sammeln. So ist das gesamte Material STEINERS (1916) aus der Barentsee mit Vertretern von 52 Arten in einer einzigen 4 bis 5 cm^3 fassenden Spülprobe von Algen enthalten; auch SOUTHERN (1915) hat den größten Teil der irischen Nematoden aus wenigen Unzen eines flockigen Rückstandes beim Auswaschen einer gedrehten Bodenprobe aus *Polygordius*-Grund in 43 m Tiefe erhalten, wobei Nematoden und Chätopoden, daneben Kopepoden und Halakariden vorherrschten.

Die Beziehung der parasitischen Nematoden zu ihren Wirtstieren ist stets ein Entoparasitismus, der größte Teil der Fischparasiten schmarotzt im ausgewachsenen Zustand im Darm, wo der Schmarotzer den Magen, ferner die Pylorusanhänge, weiter aber auch den Dünndarm bewohnen kann. Auch die in Vögeln und Meeressäugtieren lebenden Rundwürmer finden sich vielfach im Darm, stellenweise mit Bevorzugung bestimmter Teile: *Tetrameres*-Arten im Vormagen von Wasservögeln, die auch das Meer berühren (Enten, Säger). Seltener ist die Lokalisation in den Atemwegen: die *Pseudaliidae* in Lunge und Bronchien von Delphinen und vielleicht auch anderen Cetaceen, die *Syngamidae* im erwachsenen Zustand in der Luftröhre und den Bronchien von Vögeln, so auch bei Möwen (*Cyathostoma lari*; E. BLANCHARD). Die *Filariidae* der Seehunde (*Skrjabinaria spirocauda*) finden sich, wie viele reife Filarien, im Herzen, ihre Larven in strömendem Blut, die Vertreter der *Diectophymidae* im Nierenbecken und der Leibeshöhle (beim Seehund), bzw. wiederum im Darm, bzw. im Proventriculus von Enten und einigen anderen Vögeln der Meeresküste. Von den Fischnematoden befallen die *Philometra*-Arten die Leibeshöhle und dringen zur Zeit der Reife bis unter die Haut, bzw. an die Kiemen vor, wie dies für *Ph. sanguinea* bekannt ist, die mit Süßwasserfischen auch in die ausgesüßten Teile der Ostsee gelangt, was aber wohl auch für *Ph. bergensis* (aus der Leibeshöhle von *Molva byrkelange*) zutreffen dürfte. Ein weiterer Parasit aus Süßwasserfischen (*Cystidicola impar*), der mit seinen Wirten (Stichling; Stint und anderen Salmoniden) in die Ostsee gelangt, hat seinen Sitz in der Schwimmblase, seltener in den Blutgefäßen. Endlich muß betont werden, daß viele Larven von Nematoden, die in Fischen, Vögeln und Meeressäugern reif werden, ebenfalls in der Leibeshöhle von Fischen, an dem peritonealen Überzug der Organe, in der Muskulatur usw. sitzen und daß wiederum andere Larven in Krebsen, Planktontieren u. a., die hier als Zwischenwirt dienen, ebenfalls meist die Leibeshöhle bewohnen. Durch

einen besonderen Sitz und zweifelhaften Parasitismus ist *Odontobius ceti* Roussel ausgezeichnet, der auf der Schleimhaut an der Basis der Barten einer *Balaena* gedeihen soll; obwohl der Befund aus dem Mittelmeer stammt, würde eine Nachprüfung auch an nördischen Walen möglich und in Hinblick auf die Einmaligkeit des Befunds auch sehr erwünscht sein. (Für weitere Wirte und Zwischenwirte s. auch die Bestimmungstabelle im Teil V. c.)

Diese Angaben deuten schon auf eine andere Tatsache hin: den Wirtswechsel der marinen parasitischen Nematoden, dessen Bedeutung von WÜLKER (1929) hervorgehoben wurde. Es hat sich gezeigt, daß in den Wirbeltieren des Meeres überhaupt nur Nematoden aus solchen Gruppen zu finden sind, für die der Wirtswechsel typisch ist, während andere Superfamilien, für die direkte Übertragung gilt (*Oxyuroidea*, *Strongyloidea*), fast völlig fehlen. Einige wenige Angaben, die dem zu widersprechen scheinen, so das Vorhandensein einer *Capillaria*, *C. gracilis* (Bellingham), in *Merluccius vulgaris* bedürfen der Nachprüfung. Vögel mit direkt übertragbaren Parasiten (*Capillaria anatis* in Enten, Sägen usw., *Cyathostoma lari* in Möwen, *Heterakis*- und *Ascaridia*-Arten) dürften diese auf dem Land, vielleicht auch im Süßwasser während der Brutzeit oder bei der Nahrungssuche, erworben haben.

Besonders einleuchtend ist der Ablauf des Wirtswechsels für diejenigen Nematoden, deren Larven in der Leibeshöhle von Speisefischen eingekapselt und ev. aufgerollt liegen (s. S. V. a 60) und die zusammen als *Ascaris capsularia*, *Filaria piscium*, *Agamonema* und ähnlich bezeichnet wurden. Es konnte gezeigt werden, daß ein großer Teil dieser Larven, wie sie sich z. B. in Gadiden und anderen Fischen der norwegischen Küste finden (s. Teil V. c und Fig. 40), nach morphologischen Kennzeichen zu *Anacanthocheilus rotundatus* gehört (WÜLKER 1929a, 1930). Als Hauptwirte sind hier *Raja oxyrhynchus* und *Laemargus borealis* bekannt; auch andere Haie kommen vielleicht in Betracht. Eier, die aus den reifen Würmern in den Darminhalt der Rochen und Haie und mit deren Kot ins Meerwasser gelangen, werden im Absinken oder am Meeresboden von den Knochenfischen verschluckt; die ausschlüpfenden Larven durchbohren die Darmwand und setzen sich als größer gewordene Larven an den Organen usw. fest; erst dann, wenn der Knochenfisch vom Hai oder Rochen gefressen wird, kann sich die aus der Hülle befreite Larve zum reifen Wurm entwickeln.

Andere Larven aus der Leibeshöhle von Fischen gehören zu den *Heterocheilidae*, besonders zu den Gattungen *Contracaecum* und *Porrocaecum*, die wiederum in Raubfischen, auch Knochenfischarten, außerdem aber in fischfressenden Vögeln, Robben und Wältieren reif werden (s. S. V. a 60). Die Übertragung gleicht grundsätzlich dem oben gekennzeichneten Verlauf, auch wenn der Endwirt, etwa Vögel der Meeresküste, außerhalb des Meeres lebt: immer werden die Parasiteneier nur dann entwickelt, wenn sie mit Kot ins Meer und in den Fisch gelangen, der dadurch zum Zwischenwirt wird; die in ihm ruhende Wanderlarve kann erst wieder ausreifen, wenn sie mit dem Körper des Zwischenwirts

in den Darm des Endwirts gelangt ist Larven von Heterocheiliden lassen sich aber außerdem nicht selten in Planktontieren, besonders in Ruderfußkrebsen (Kopepoden) und in Pfeilwürmern (*Sagitta*) nachweisen (s. Fig. 65). Hier ist der Zusammenhang noch nicht vollkommen klar: vielleicht besteht ein direkter Wirtswechsel zwischen dem Planktontier und einem typisch planktonfressenden Fisch, etwa der Makrele.

Auch für *Philometra* besteht der Wirtswechsel zwischen Kopepoden und Fischen, so aber, daß die aus reifen Würmern an der Körperfläche des Fisches (vielleicht auch gelegentlich durch dessen Darm) entleerten

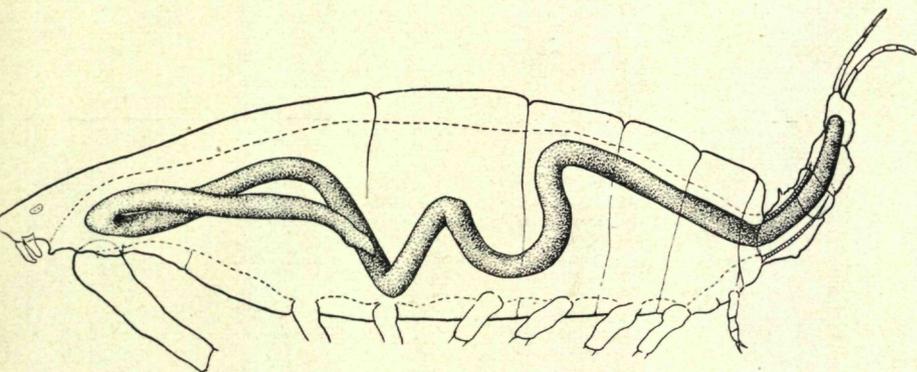


Fig. 65. *Rhinocalanus nasutus*, infiziert mit Nematodenlarve. — Nach WÜLKER.

Larven im Wasser in Kopepoden eindringen, an denen sich wieder Fische infizieren, wie dies z. B. für *Ph. globiceps* aus Mittelmeerfischen wahrscheinlich gemacht wurde (ZUR STRASSEN 1907). Für *Proleptus*-Arten, die im Darm krebsfressender Selachier häufig auftreten, sind Einsiedlerkrebse und Taschenkrebse, die sich mit den Eiern aus dem Kot der Raubfische infizieren, die Zwischenwirte (LLOYD 1928). Andere häufige Nahrungstiere, so Polychäten und Mollusken, scheinen für diese Rolle nicht in Betracht zu kommen. Für weitere Beziehungen des Wirtswechsels s. die nachfolgende Tabelle (s. S. V. a 60).

Für viele andere Arten, die in der unten folgenden systematischen Übersicht aufgezählt sind, dürfte die Übertragung die gleiche oder eine ähnliche wie bei den vorstehend genannten Verwandten sein; sie wird sich also innerhalb der *Heterocheilidae*, *Spiruroidae*, *Diocetophymidae* und der *Filaroidea* immer als Wirtswechsel abspielen. Als unklar muß die Übertragung der Gattungen *Amidostomum* und *Epomidiostomum* gelten, deren Arten unter der Schleimhaut des Magens, Vormagens und der Speiseröhre bei wilden Entenarten, Gänsen usw. leben; die Über-

Parasitenart	Endwirt; Sitz des Parasiten	Zwischenwirt; Sitz der Larven	Literatur über Entwicklung
<i>Porrocaecum decipiens</i> und andere <i>Porrocaecum</i> -Arten	<i>Phoca</i> , ferner Enten und andere Wasservögel	Fische; in Leibeshöhle und Muskulatur; Angaben über Larven aus <i>Osmerus eperlanus</i>	V. LINSTOW (1878, 1895); MARTIN (1920)
<i>Contraceacum</i> (zahlreiche Arten; s. Teil V. c)	Raubfische; Darm	kleinere Fische; in Leibeshöhle und Muskulatur; ferner für unbestimmte <i>C.</i> aus Plankton-fressenden Fischen, in <i>Sagitta</i> , Kopepoden; Leibeshöhle	STOSSICH (1886); Angaben über Larven, die morphologisch zu <i>C.</i> gehören (WÜLKER 1930)
<i>C. osculatum</i> u. a. <i>C. spiculigerum</i>	<i>Phoca</i> -Arten; Darm <i>Larus</i> , <i>Phalacrocorax</i> usw.		
<i>Anacanthocheilus rotundatus</i>	<i>Raja oxyrhynchus</i> , <i>Laemargus borealis</i> ; Magen und Darm	zahlreiche <i>Gadidae</i> , <i>Clupea harengus</i> , <i>Cyclopterus lumpus</i> usw.; Sitz wie bei <i>Contraceacum</i> -Arten	WÜLKER (1929 a, 1929 b)
<i>Acanthocheilus</i> -Arten	Haie; Darm	?Knochenfische; Leibeshöhle	
<i>Diectophyme renale</i>	<i>Phoca</i> ; Niere	Fische	BRAUN (1924)
<i>Eustrongylides</i> und <i>Hystrichis</i> -Arten	fischfressende Wasservögel; Darm, besonders in Drüsen des Ösophagus	Fische; Muskulatur, Leibeshöhle	JÄGERSKIÖLD (1909), CUREA (1924)
<i>Proleptus obtusus</i> und andere <i>Proleptus</i> -Arten	<i>Scylliorhinus catulus</i> , andere Haie und Rochen	Einsiedlerkrebse, <i>Carcinus maenas</i> ; in Leber usw.	LLOYD (1918, 1928)
<i>Echinuria</i> und verwandte <i>Acuariidae</i>	Vögel; besonders im Proventriculus	Krebse; z. B. <i>Echinuria uncinata</i> in <i>Daphnia pulex</i> ; Leibeshöhle	HAMANN (1992), CRAM (1927)
<i>Camallanus lacustris</i>	Süßwasserfische (in den Haffen der Ostsee); im Darm	Kopepoden, <i>Agrion</i> -Larven, <i>Asellus aquaticus</i>	
<i>Cucullanus</i> -Arten	<i>Gadidae</i> , <i>Pleuronectidae</i> ; Darm	Krebse?	WÜLKER (1929 a, 1930)
<i>Tetranurus</i> -Arten	Enten und andere Wasservögel; besonders im Proventriculus	<i>Daphnia</i> , <i>Gammarus pulex</i> ; Leibeshöhle	V. LINSTOW, SEURAT, CRAM (1927)
<i>Philometra sanguinea</i>	Süßwasserfische (in den Haffen der Ostsee); Leibeshöhle	Kopepoden; Leibeshöhle	ZUR STRASSEN (1907)
<i>Philometra bergensis</i>	<i>Molva byrkelange</i> ; Leibeshöhle	Kopepoden oder andere Krebse?	WÜLKER (1929 a, 1930)
<i>Skrjabimaria spirocauda</i>	<i>Phoca</i> ; Herz	<i>Echinophthirus</i> (s. S. XI. d 6), ev. auch <i>Culex</i> -Arten	WÜLKER (1930)

tragung ist hier wahrscheinlich eine direkte (s. CRAM 1927). Unklarheiten bestehen auch noch bei den *Pseudaliidae* aus den Atmungsorganen von *Delphinus* und anderen Cetaceen (S. V. a 50; XII. k 55), bei den *Anisakis*-Arten aus dem Darm der gleichen Gruppe (jedenfalls mit Wirtswechsel, Zwischenwirte Fische?), sowie bei zahlreichen in Vögeln parasitierenden Arten.

Es zeigt sich also, daß in fast allen untersuchten Fällen der parasitischen Nematoden aus Nord- und Ostsee die Beziehung zwischen räuberischen Wirbeltieren und ihren Beuteobjekten den Wirtswechsel des Parasiten zur Folge hat. Es ist daher auch nicht erstaunlich, daß

morphologischen Erscheinungen der Abwehr oder schützender Anpassungen entwickelt, wenn nicht die Derbheit der Cuticula und manche Kutikularstrukturen, die oben (S. V. a 6) behandelt wurden, wie Borsten, Stacheln usw., auch in diesem Sinne gedeutet werden können.

Über die Verbreitung der Meeresnematoden in bestimmten Wohngebieten und auf verschiedenem Boden, auf Meerespflanzen usw. liegen zwar in vielen systematischen Arbeiten gelegentliche Notizen vor; doch hat eine ausführliche Ausnutzung im Sinn der neueren *Biozönosen*-forschung noch nicht stattgefunden. Relativ am ausführlichsten ist FILIPJEV (1921) in der in russischer Sprache verfaßten Darstellung der Nematoden eines anderen Gebiets (Schwarzes Meer bei Sebastopol) auf diese Fragen eingegangen und hat hierbei auch die Literatur über die Verhältnisse aus anderen Meeren berücksichtigt. Hier werden die Biozönosen des Sublitorals (Felsboden, Schlammboden, Litoralsand, Schill, *Amphioxus*-Sand, *Saccocirrus*-Sand usw.) des eulitoralischen Gebiets (verschiedene weitere Gebiete des tiefer gelegenen Schlammbodens und der geschlossenen Buchten (*Ulva*-, *Potamogeton*-Zone, Kapitelliden-Sand, Austernbänke, Schlammboden der Buchten) nebeneinander gestellt, ihre Charakterformen aufgezählt und in einer Übersichtstabelle untereinander verglichen. Auch einige andere, leichter zugängliche Arbeiten FILIPJEVs geben Auskunft über Fragen der Biozönosenbildung und zoogeographischen Verbreitung, so die Behandlung der Nematoden des Weißen Meers bzw. der Barentsee (1925). Hier wird unter anderem betont, daß der Reichtum einer Biozönose an freien Nematoden hauptsächlich vom reichlichen Vorhandensein von O_2 , von der Gleichmäßigkeit der physikalischen und chemischen Bedingungen der Umgebung und von der Lockerheit des Substrats, das teils Schutz gewährt und teils erst die Bewegungen ermöglicht, abhängt.

Die Angaben aus dem Gebiet der Nord- und Ostsee, die sich, wie erwähnt, nur verstreut in der Literatur, schon seit BASTIAN (1866), finden, lassen bisher nur einige allgemeinere Vorstellungen zu: da weitaus die größte Zahl der Ausbeuten aus der Nähe der Küsten stammt, so ist es vorwiegend das litorale Benthal, dem die meisten freilebenden Nematoden angehören. Aus erheblicheren Tiefen, die von den Nematoden ebenfalls bewohnt werden, sind nur wenige Funde beschrieben (s. Teil V. b: Übersichtstabelle). Das Pelagial ist so gut wie ganz frei von Nematoden, wenn nicht die auf treibendem *Sargassum* lebenden Nematoden herangezogen werden.

Als geeignetes Milieu für freilebende Nematoden des Küstengebiets werden sowohl Sand- als Schlammboden, ersterer besonders als gröberer Sand mit Muschelresten (Schalensand, Schill), als auch Pflanzenwuchs, wie Grünalgen- und Braunalgenvegetation, in *Zostera*-Rasen, besonders die mit Diatomeen bewachsene Oberfläche der Pflanzen, sowie zerfallende abgestorbene Algen, weiter Hydroiden- und Bryozoen-Rasen und Stellen, wo Pflanzen verwesen, gelegentlich die Oberfläche von Schwämmen und Muscheln (Austernbänke!) genannt. Auch auf den Strand sammeln sich Nematoden oft in größerer Menge, auch hier in Verbindung mit zerfallenden Algen- und Seegrassmassen. In der

FILIPJEV 1929). Auch für Parasiten aus Meerestieren sind diese Verhältnisse noch nicht geklärt: während bei Parasiten von Landtieren gezeigt wurde, daß gleichgebauete Würmer aus verschiedenen Wirtstieren biologische Rassen derselben Art sein können, so die *Ascaris* aus Mensch (*A. lumbricoides*) und Schwein (*A. suum*), liegen für Nematoden aus Fischen keine Untersuchungen vor, ob die oft bei zahlreichen Wirtsarten auftretenden Arten innerhalb dieser Wirte morphologische oder biologische Unterschiede zeigen.

Variabilität ist für die Nematoden nicht nur in der Gesamtlänge und -breite der reifen Exemplare ausgeprägt, die aus einigen systematischen Daten hervorgeht, sondern auch innerhalb einzelner relativer Körpermasse, die nicht immer so konstant sind, als sich aus der DE MANSCHEN und COBBschen Formel vermuten ließ. Die Kritik gegen die Anwendbarkeit dieser Maßzahlen, die sowohl von Parasitologen als auch von Untersuchern freilebender Arten (MICOLETZKY) geäußert wurde (s. FILIPJEV 1925), stützt sich gerade auf die Variabilität, die in einigen Fällen durch Ausmessung größerer Serien eines einheitlichen Materials nachgewiesen wurde. Außer den Größenverhältnissen sind auch andere Merkmale, die systematische Bedeutung haben, variabel, so die Papillen des Hinterleibs bei ♂ parasitischer und freilebender Arten; sofern hier sehr erhebliche Schwankungen vorliegen (nachgewiesen besonders bei Parasiten von Landtieren), wird vermutet, daß die betreffende Art noch in voller phylogenetischer Weiterentwicklung begriffen ist (SEURAT 1920). Auf die Größenschwankungen freilebender Nematoden, die durch verschiedene Umwelt bedingt sind (bedeutendere Größe der arktischen Vertreter einzelner Arten gegenüber den südlicheren usw.), sei besonders hingewiesen.

Beziehungen zur Umwelt Auch in der Betrachtung ihrer Beziehungen zur Umwelt, besonders zu anderen Lebewesen, müssen die Verhältnisse der freilebenden und der parasitischen Nematoden voneinander getrennt gehalten werden.

Zweifellos bilden die freilebenden Arten des Meeres in den ihnen zusagenden Lebensbezirken einen wesentlichen Teil der Lebensgemeinschaft, ohne dabei gewöhnlich so ungeheure Massen von Individuen gleicher Art auf engem Raum zu bilden, wie das etwa für Erdnematoden in zerfallender organischer Masse (Pilze, Regenwürmer usw.) gilt. Besondere Feinde, die sich von ihnen nähren würden, sind nur wenig bekannt; so frißt z. B. *Protohydra leuckarti* nach A. LUTHER (1923) vorzugsweise Nematoden (s. S. III. b 30). Obwohl sie wahrscheinlich gelegentlich von Jungfischen aufgenommen werden, liegen keine Angaben über Befunde bei Magenuntersuchungen vor. Die im Sand lebenden Arten werden wohl öfters von sandfressenden Tieren (*Arenicola*, Holothurien usw.) rein zufällig mit verschlungen; und möglicherweise sind auch sonst die vereinzeltten Nachweise von angeblich parasitischen Vertretern der Gruppe (etwa die unsichere Art *Oncholaimus echini* im Darm von *Echinus esculentus*) auf zufällige Einverleibung mit anderen Nahrungsobjekten zurückzuführen. Jedenfalls aber haben sich gegenüber solchen Feinden keine besonderen

neue Befunde an *Sphaerolaimus hirsutus* und *S. gracilis* als Intersex-Bildung auf. Desgleichen fanden SCHUURMANS STEKHOVEN & ADAM ein Intersex bei *Anticomma pellucida*. Ähnliche Befunde sind auch schon von älteren Autoren gemacht worden: A. SCHNEIDER (1866) für *Enoplus communis* Bast. (= *E. cochleatus* Schn.), DE MAN (1893) für *Chromodora poecilosoma* de Man.

Allgemein gilt für die Nematoden die Unfähigkeit zur Regeneration bei Verletzung; höchstens tritt bei geringeren Schädigungen ein gewisser Wundverschluß, wohl durch elastische Zusammenziehung des Hautmuskelschlauchs ein. So sind auch von marinen Arten hinten verkürzte Exemplare beschrieben worden, die weiterleben konnten, wenn die inneren Organe hinreichend erhalten waren. Der Mangel jeder Regeneration wird durch die für viele reife Nematoden charakteristische Zellkonstanz erklärt.

Ökologie Allgemeines. — Das Auftreten mariner Nematoden scheint zeitlich nicht beschränkt zu sein. Während für freilebende terrestrische Arten durch die Klimaverhältnisse Unterschiede gegeben sind, liegen für das Meer an sich nur geringere Schwankungen der Temperaturen vor, die nicht so einschneidend die Vermehrung und Entwicklung der Nematoden beeinflussen. Auch für die Parasiten ist nach einigen Proben keine jahreszeitliche Begrenzung anzunehmen; wenigstens fanden sich *Contracaecum*-Larven in Pfeilwürmern und *Cucullanus heterochrous* in Plattfischen in ganz verschiedenen Monaten, ohne daß Unterschiede in der Quantität und im Reifungsgrad der Würmer zu erkennen waren (WÜLKER 1930). Die Angabe STRODTMANS (1927), daß *Gadus morrhua* besonders im Sommer durch Nematodenbefall (Larven in der Leibeshöhle?) für den Handel entwertet werde, kann nicht ohne weiteres verallgemeinert werden.

Freilebende Nematoden können unter günstigen Ernährungsbedingungen außerordentlich stark gehäuft auftreten, wobei die obenerwähnte Anlockung durch chemische Reize der Nahrung von Bedeutung sein dürfte. Ebenso können Parasiten in geeigneten Wirtstieren in ungeheurer Menge vorkommen, wie dies z. B. die Darstellung VAN BENEDENS (1871) für Anhäufung von Nematoden (wohl *Contracaecum*-Larven) an den Pylorusanhängen des Kabeljaus oder die v. LINSTOWS (1900) für *Porrocaecum decipiens* im Seehundmagen zeigt. Trotzdem kann ein solches Massenaufreten natürlich nicht als Schwarmbildung im Sinn der Tiersoziologie bezeichnet werden.

Über Rassenbildung innerhalb der Nematoden kann bei der Ungleichartigkeit und Zufälligkeit der bisherigen Befunde nur wenig gesagt werden. In der systematischen Bezeichnung treten gelegentlich Variationen freilebender Arten auf, die als Standortsvariationen bestimmter Arten aufgefaßt werden können; doch ist hier allgemein die Bewertung systematischer Kennzeichen noch strittig (zu erklären mit dem ungenügenden Studium der Wachstumsverhältnisse; s. S. V. a 51), so daß z. B. die von einem Autor aufgestellte Variation von anderen nicht als solche anerkannt wird (Einziehung der finnischen var. *tværminneanus* G. SCHNEIDERS von *Adoncholaimus thallassophygus* durch

sondern auch die Gestalt eines vergänglichen chitinartigen Bohrstachels (Bohrzahns) zur Unterscheidung herangezogen wird. Eine solche Bildung, die bei Jugendstadien aus verschiedenen Organen (Darm, Leibeshöhle, ev. eingekapselt in Zysten und besonders für *Heterocheilidae*) gefunden wird, scheint ihre Bedeutung bei der Wanderung im Zwischenwirt, Durchtritt durch dessen Darmwand usw. zu haben; sie löst sich daher mit derjenigen Larvenhaut ab, die in der Einkapselung im Zwischenwirt oder nach dem Übertritt in den Endwirt, in dessen Darm der Parasit reif wird, abgestoßen wird (Fig. 40). Schon die letzte Larve im Zwischenwirt zeigt bei *Heterocheilidae* oft deutliche Anlagen der späteren Lippenbildungen, zuweilen allerdings verdeckt von der Larvenhaut des Vorderendes. Für manche *Contracecum*-Larven, die in der Leibeshöhle von Fischen (also vermutlich noch im Zwischenwirt) liegen, ist eine auffallende Frühreife der Geschlechtsorgane bei sonst vorwiegend larvaler Organisation beschrieben worden (PAVONI 1906). Auf die große Verbreitung der in der Leibeshöhle von Knochenfischen eingekapselten, früher als *Ascaris capsularia* usw. bezeichneten Larven und ihre Zugehörigkeit wird später eingegangen.

Die Lebensdauer der freilebenden Nematoden ist unzureichend untersucht; nur einzelne Beobachtungen weisen darauf hin, daß z. B. *Oncholaimium* ohne besondere Vorkehrungen wochenlang in Meerwasser am Leben erhalten wurde (ZUR STRASSEN 1894). Auch für die Parasiten bestehen genauere Beobachtungen nur für die praktisch wichtigen Formen aus Landtieren, woraus sich Folgerungen auch für die Nematoden aus Meerestieren ziehen lassen. Die eingekapselten Larvenstadien sind sicher jahrelang übertragungsfähig; auch für die reifen, im Darm schmarotzenden Würmer kann mit einem langen, bisweilen mehrjährigen Leben gerechnet werden. Da man von den Filarien aus Mensch oder Hund weiß, daß sie jahrelang leben und auch ihre Larven (Mikrofilarien) mindestens monatelang im Blut erhalten bleiben (FÜLLEBORN), so ist das gleiche auch für die Filarien des Seehunds zu vermuten. Wenn Dauerzustände, wie sie für viele Erdnematoden und manche Parasitenlarven bei Trockenheit und anderen ungünstigen Bedingungen auftreten, bei Meeresnematoden fehlen, so ist dies wohl in der Verschiedenheit der Umweltsbedingungen begründet. Auffallend ist die Widerstandsfähigkeit mancher Parasiten aus Meerestieren in Seewasser: so konnte WÜLKER *Contracecum*-Arten etwa 8 Tage lebend erhalten; SEURAT (1919) und SCHURMANS STEKHOVEN (1932) beobachteten *Proleptus obtusus* sogar 3 Wochen lang unter gleichen Bedingungen.

Auf pathologische Störungen der Entwicklung sind wohl die Zwitterbildungen zurückzuführen, die bei Meeresnematoden beschrieben wurden. Wenigstens findet sich bei *Halichoanolaimus microspiculum* (ALLGÉN 1929) nichts von der typischen proterandrischen Zwitterigkeit, die bei Erdnematoden häufig ist, sondern nur eine Vereinigung äußerer Geschlechtsmerkmale, wie sie etwa von STEINER an Mermithiden-Intersexen beschrieben wurde. Auch SCHURMANS STEKHOVEN faßt

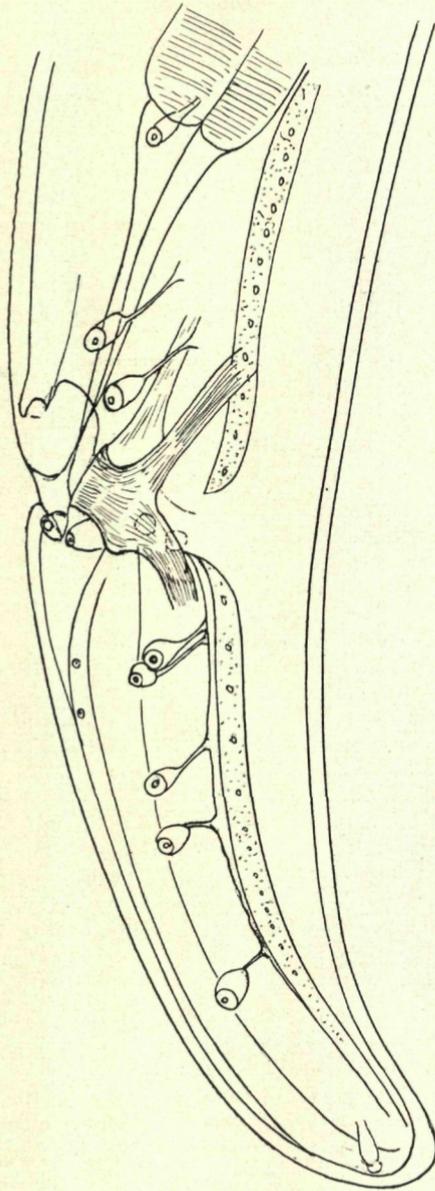


Fig. 64. *Proleptus obtusus* Duj., männliche Larve mit Papillenanlagen. — Original (S. S.).

dem Körper des Zwischenwirts in den räuberischen Endwirt gelangen, daß also 2 Häutungen in dem einen und 2 im anderen Wirtsorganismus ablaufen. Sich häutende Würmer sind sowohl in Zwischenwirten (z. B. in *Sagitta*) als auch im Darm von Endwirten zu finden (z. B. Larven des 3. und 4. Stadiums von *Proleptus obtusus* im Darm von *Scyllium catulus* bei SEURAT [1919] beschrieben). In den letzten Entwicklungsstufen ist die zunehmende Ausbildung der Geschlechtsdrüsen, sowie der äußeren Merkmale (Vulva, Spicula, Bursa, Mundlippen, Papillen u. dergl.) fortschreitend, am stärksten im Übergang von der 4. zur 5. Stufe zu verfolgen. In einzelnen Fällen scheinen Häutungen, durch welche definitive Merkmale hervortreten, erst bei bereits weitgehender Reife der Gonaden zu erfolgen, wie dies GIARD (1903) für einen als *Ascaris clupear* provisorisch bezeichneten Nematoden aus dem Darm des Herings angibt (auch für *Proleptus* durch SCHUURMANS STEKHOVEN nachgewiesen, wo sich im vorletzten Entwicklungsstadium schon Spicula und Papillen vorfinden, sich aber noch keine Bursa copulatrix entwickelt hat; Fig. 64).

Die in Zwischenwirten (Fischen oder wirbellosen Tieren) aufgefundenen Jungen werden öfters als Embryonen und Larven voneinander unterschieden, wobei nicht nur die Größe der Tiere,

Die postembryonale Entwicklung der Nematoden ist durch Häutungen, im normalen Ablauf vier, ausgezeichnet, denen entsprechend 5 Stadien des Wurms unterschieden werden. Wachstum und Häutungen gehen insofern parallel, als jedesmal nach einer gewissen Längen- und Dickenzunahme die alte Cuticula sich von der Unterlage abhebt, während sich von der Subcuticula her eine neue und anfangs stark dehnbare Cuticula bildet; nach dem Zerreißen der alten Haut dehnt sich der Körper erheblich in die Länge. Auch die kutikulären Anhänge, sowie die Auskleidung des Enddarms usw. werden mitgehäutet.

Für *Enoplus communis* haben FILIPJEV & MICHAJLOWA (1904) eingehende Messungen der einzelnen Stadien veröffentlicht, aus denen hervorgeht, in welchen Grenzen einzelne charakteristische Maße (Körper- und Kopflänge und -breite, Ösophagus- und Schwanzlänge usw.) schwanken. Ausgehend von einer Eiggröße von etwa $112:10\frac{1}{2} \mu$ erreicht z. B. die Körperlänge im ersten Stadium 805 bis 1570μ , im zweiten 1300 bis 3140μ , im dritten 3510 bis 7030μ , im vierten 6590 bis 8410μ , im fünften 4800 bis 9060μ . Die Körperdicke nimmt während der Larvenstufen langsam zu, so daß die jüngeren Larven relativ dick sind; bei reifen Tieren steigt dann wieder die Dicke durch Ausbildung der Genitalien. Auch im erwachsenen Zustand setzt sich das Wachstum (durch Dehnung der Haut) noch weiter fort. Der Ösophagus und noch ausgeprägter der Schwanz (After bis Hinterende) wachsen in den letzten Stadien sehr langsam, so daß also ihre relative Länge (im Verhältnis zur Körperlänge) fortschreitend abnimmt. Einen anderen Wachstumsmodus fanden SCHURMANS STEKHOVEN & DE CONINCK (1932) bei *Ascolaimus elongatus* (Bütschli). Bei dieser Art nimmt die Dicke, was im allgemeinen nur für langwüchsige Nematoden gilt, während der aufeinanderfolgenden Larvenstadien nur allmählich und relativ wenig zu. Dies gilt gleichfalls für die absolute Ösophagus- und Schwanzlänge, die offenbar schon bald ihre definitive Länge erreicht haben und daher ganz ausgewachsen sind. Aus der Zellkonstanz läßt sich nun folgern, daß die Längenzunahme des Mittelkörpers nur durch Zellstreckung stattfindet. Die beiden Autoren vermuten, daß ein bestimmter Wachstumsrhythmus die relativen Größenverhältnisse bedingt (s. auch KREIS 1929). Ein vergleichendes Studium der Wachstumsverhältnisse der freilebenden Nematoden ist eine vielversprechende Aufgabe und ist öfters unbedingt notwendig für die Feststellung der Schranken einer Art und die Abgrenzung einer Art gegen andere.

Für parasitische Nematoden aus Meerestieren liegen brauchbare Beobachtungen über Häutungen und Entwicklungsstadien nicht vor, da ja eine Züchtung und fortlaufende Beobachtung einzelner Exemplare sehr schwierig sein würde. Ferner ist schon hier darauf hinzuweisen, daß anscheinend alle parasitischen Rundwürmer des Meeres Wirtwechsel zeigen (s. S. V. a 58). Daraus ergibt sich, daß auch die Häutungen teils im Zwischenwirt, teils im Endwirt vor sich gehen. Entsprechend den Verhältnissen bei Parasiten von Landtieren darf angenommen werden, daß die Würmer auf der dritten Larvenstufe mit

matoden typisch, so bei *Metachromadora vivipara* (Fig. 63) und *Anoplostoma viviparum*; bei *Paracanthonchus caecus* wurde ein vereinzelt vivipares Stück unter oviparen Artgenossen beschrieben (ALLGÉN 1928; bestätigt durch SCHUURMANS STEKHOVEN in der Zuiderzee 1931). In näher untersuchten Fällen zeigte sich, daß hier nur ein Teil der Nachkommen (und nicht immer die der Vulva zunächst gelegenen) als fertige Embryonen neben in Furchung befindlichen Eiern vorhanden sind (ALLGÉN 1929; Fig. 63). Da bei Erdnematoden öfters, je nach Alter, Ernährungszustand usw. des ♀, Ovoparie in Viviparie übergeht, so ist sehr wohl denkbar, daß auch bei den Meeresnematoden bisweilen eine Veränderung der Fortpflanzungsart durch äußere Bedingungen eintritt.

Unter den Parasiten sind namentlich die *Dracunculidae*, also *Philometra* unter den hier zu behandelnden Gattungen, als vivipar bekannt: hier ist der Uterus in reifen Stücken fast vollständig von Embryonen erfüllt, deren Geburt, wie oben erwähnt, infolge Rückbildung der Geschlechtsöffnung erst durch ein Aufplatzen des Muttertiers möglich wird. Für die lebendiggebärenden Filarien, also für *Skrjabinaria spirocauda* aus dem Seehund, erfolgt die Entleerung der Embryonen durch die Geschlechtsöffnung; sie treten damit unmittelbar ins Blut des Wirts, in dem sie als Mikrofilarien kreisen. Auch die ebenfalls in den Gefäßen (und in der Lunge) von *Delphinus* usw. schmarotzenden *Pseudaliidae* sind vivipar, ohne daß hier weiteres über Aufenthalt der geborenen Larven bekannt wäre.

Entwicklungsgeschichte Die Entwicklung der Nematoden ist bekanntlich für *Ascaris megaloccephala* eingehend studiert und als Typus einer streng determinierten Furchung dargestellt worden. Für die Meeresnematoden, besonders für die freilebenden Arten, liegen kaum Befunde über die Embryonalentwicklung vor. Für *Proleptus obtusus* aus Haien wird angegeben, daß das Ei anfangs $49 \times 37 \mu$ mißt und eine mehrschichtige, 7μ dicke Hülle besitzt, daß es aber während der Furchung kleiner erscheint als im reifen Zustand und daß ferner die Embryonen, die sich im Mutterleib entwickeln, auch in Seewasser schlüpfen (Größe $260 \times 10 \mu$), hier aber rasch zugrunde gehen. Bei Untersuchung des Darminhalts von *Gadidae* fand WÜLKER, daß *Contractaecum*-Eier, wohl von *C. clavatum*, im letzten Teil des Darms auf sehr verschiedener Entwicklungsstufe vorhanden sind. Die Furchung isolierter Eier lief in Seewasser in wenigen Tagen typisch ab, wobei ebenfalls eine gewisse Veränderung der Dimensionen des Eies infolge der Nachgiebigkeit der Eihülle, die sich dem Keim anlegt, beobachtet wurde. Hier schlüpften die Embryonen auch bei längerer Beobachtung nicht spontan aus, entsprechend den normalen Bedingungen, bei denen mit einer Aufnahme der Eier durch den Zwischenwirt gerechnet werden kann. Eine Besonderheit besteht bei den Embryonen der Filarien (also auch bei *Skrjabinaria spirocauda*; S. V. a 60), die als Mikrofilarien ins Blut übergehen: ihre dünne Eischale wird schon im Uterus des Muttertiers durch Streckung des Embryos so stark gedehnt, daß sie bei der Geburt als biegsame Scheide um die junge Larve erhalten bleibt.

haben bei 5 bis 9 mm Länge 12 bis 25 reife Eier (DE MAN 1886). Bei *Paracanthonus caecus* de Man fand ALLGÉN nicht weniger als 12 Eier im Uterus, SCHUURMANS STEKHOVEN bei derselben Art 14. Die parasitischen Nematoden aus Meerestieren, von denen ebenfalls die Mehrzahl Eier legt, sind, wie allgemein die Parasiten, sehr viel fruchtbarer als die freilebenden Arten. Auch hier ist die Eihülle doppelt konturiert, aber im Vergleich mit Parasiten von Landtieren relativ dünn, wie sich etwa bei der Beobachtung an den Vertretern der Ascaroidea zeigt; diese Tatsache steht damit in Einklang, daß die Eier, auch wenn sie länger vor dem Übergang in den Zwischenwirt im Freien bleiben sollten, doch nicht der Eintrocknung ausgesetzt sind. Auch das klebrige Sekret, das etwa die Eier typischer *Ascaris*-Arten umhüllt, scheint hier zu fehlen (über die dickschaligen Eier von *Proleptus* s. S. V. a 50). Die Befruchtung der Eier erfolgt immer im Innern des weiblichen Wurms, und zwar dadurch, daß die vom Eierstock abgelösten Eier beim Übergang aus dem Eileiter in den Vorderabschnitt des Uterus mit den aufgespeicherten, meist rundlichen Spermatischen in Berührung kommen. Diese haben

gewöhnlich keinen Schwanzfaden, verkleben aber mit dem Ei und wandern nunmehr ein. Die Gestalt der Samenelemente ist birnförmig (*Enoplus*) oder zungenförmig (12 μ lang, *Euchromadora vulgaris*) oder kugelig (Durchmesser 11 bis 23 μ bei *Adoncholaimus fuscus*; Fig. 62 A; nach DE MAN), während CHITWOOD bei *Trilobus longus* lang ausgezogene, geschwänzte Spermien im Hoden fand (Fig. 62 C, D).

Viviparie ist mindestens für einige Vertreter freilebender Ne-

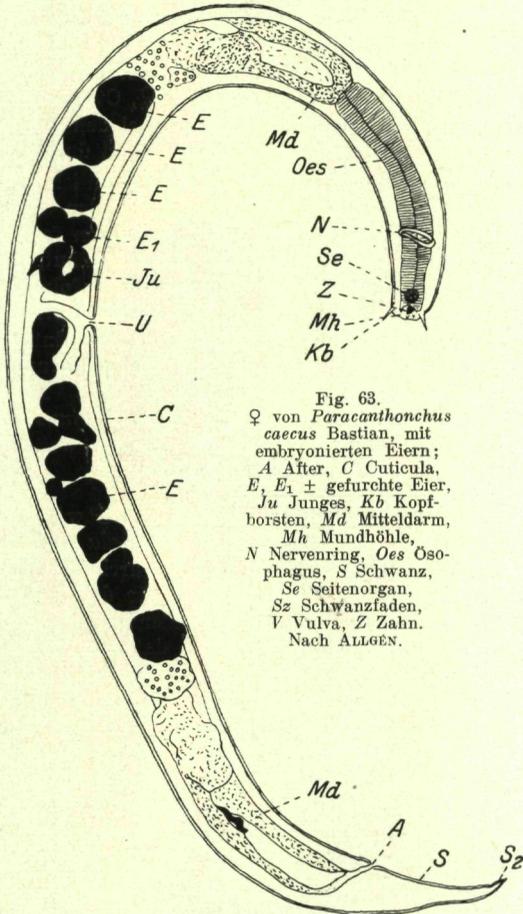


Fig. 63.

♀ von *Paracanthonus caecus* Bastian, mit embryonierten Eiern; A After, C Cuticula, E, E₁ ± gefurchte Eier, Ju Junges, Kb Kopfborsten, Md Mitteldarm, Mh Mundhöhle, N Nervenring, Oes Ösophagus, S Schwanz, Se Seitenorgan, Sz Schwanzfaden, V Vulva, Z Zahn. Nach ALLGÉN.

links bis 6, rechts bis 8 Gonaden

Cnemidocarpa mollis (Stimpson) (Fig. 36).

- 100 (93)** Gonaden zahlreich, klein und kurz (Gattung *Polycarpa*) **101.**
- 101 (104)** Gonaden über die Innenfläche des Weichkörpers zerstreut **102.**
- 102 (103)** Öffnungen des Flimmerorgans nach rechts gewandt; Magen lang, vom Mitteldarm nicht scharf begrenzt; Manteloberfläche runzelig *Polycarpa pomaria* (Savigny).
- 103 (102)** Öffnungen des Flimmerorgans nach links gewandt; Magen kurz, vom Mitteldarm deutlich abgesetzt; Manteloberfläche meist mit dichtem Haarbewuchs und mit Sand inkrustiert *Polycarpa fibrosa* (Stimpson).
- 104 (101)** Gonaden jederseits in einer Reihe längs des Endostyls
× *Polycarpa gracilis* Heller.

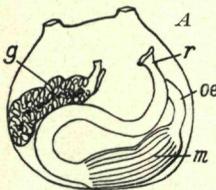


Fig. 35.

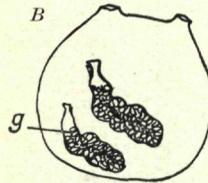


Fig. 36.

Fig. 35. *Cnemidocarpa mortenseni*; A von links, B von rechts gesehen.

Fig. 36. *C. mollis*, von links gesehen.

g Gonade; *gc* Pylorusblindsack; *m* Magen; *oe* Ösophagus; *r* Rectum. — Nach VAN NAME.

- 105 (80)** Gonaden nur rechts (Gattung *Dendrodora*); eine unverzweigte, zwittrige Gonade; Körper klein, häufig baso-apikal stark abgeflacht *Dendrodora grossularia* (van Beneden).
- 106 (47)** Tentakel zusammengesetzt; solitäre Tiere **107.**
- 107 (120)** Kiemendarm mit Falten (im allgemeinen mehr als 4); Kiemenspalten gerade; Gonaden beidseits; keine sackförmige Niere vorhanden (Fam. *Pyuridae*; s. S. XII. a 63) **108.**
- 108 (117)** Dorsalfalte in Zungen aufgelöst **109.**
- 109 (110)** Kiemenspalten quer zur Baso-apikal-Achse des Körpers gestellt (Gattung *Boltenia*); Körper fast kugelrund, Manteloberfläche mit langen, verzweigten Stacheln dicht besetzt *Boltenia echinata* (Linnaeus).
- 110 (109)** Kiemenspalten der Baso-apikal-Achse des Körpers parallel **111.**
- 111 (116)** Jederseits in der Regel nur eine Gonade (Gattung *Pyura*) **112.**
- 112 (113)** Jederseits 3 bis 4 Falten im Kiemendarm; Körper klein, abgeflacht; Manteloberfläche mit plattenähnlichen Strukturen *Pyura tessellata* (Forbes).
- 113 (112)** Jederseits 6 oder 7 Falten im Kiemendarm; Mantel rau und lederartig, aber ohne plattenähnliche Strukturen **114.**
- 114 (115)** Jederseits 6 Falten *Pyura squamulosa* (Alder).
- 115 (114)** Jederseits 7 Falten × *Pyura savignyi* (Philippi)

häufig dünn und halbdurchsichtig

Styela gelatinosa Traustedt.

- 87 (86) Hoden zu beiden Seiten des Ovarium, in größerer oder geringerer Entfernung; Magen langgestreckt, fast rechtwinklig geknickt; Zellulosemantel stets ganz undurchsichtig, meist mit einem Dorn zwischen den Körperöffnungen

Styela rustica (Linnaeus) (Fig. 33).

- 88 (85) Körper klein, meist baso-apikal abgeflacht; Gonaden im allgemeinen horizontal gerichtet, das den Ovidukt tragende Ende scharf aufwärts gegen die Atrialöffnung gerichtet; Magen nicht geknickt

Styela coriacea (Alder & Hancock) (Fig. 34).

- 89 (84) Rechts zwei, links eine oder zwei Gonaden 90.

- 90 (91) Links eine, rechts zwei Gonaden . . . *Styela theeli* Ärnäck.

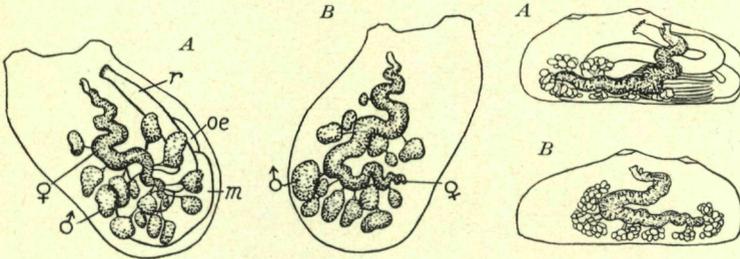


Fig. 33.

Fig. 34.

Fig. 33. *Styela rustica*. — Fig. 34. *S. coriacea*. — A von links, B von rechts. m Magen; oe Ösophagus; r Enddarm. — Nach VAN NAME.

- 91 (90) Beidseits zwei Gonaden

- a Hoden zu beiden Seiten des Ovarium (Fig. 9, S. XII. a 57)

× *Styela partita* (Stimpson).

- b Hoden nur das ventrale Ende des Ovarium umgebend

Styela atlantica van Name¹⁾.

- 92 (83) Hoden und Ovarien zu zwitterigen Gonaden vereinigt . . . 93.

- 93 (100) Gonaden ± langgestreckt (Gattung *Cnemidocarpa*) . . . 94.

- 94 (97) Rechts nie mehr als zwei, links nie mehr als eine Gonade . . . 95.

- 95 (96) Nur eine Gonade jederseits . *Cnemidocarpa devia* Ärnäck.

- 96 (95) Rechts zwei, links eine Gonade

Cnemidocarpa mortenseni (Hartmeyer) (Fig. 35).

- 97 (94) Rechts mehr als zwei, links mehr als eine Gonade . . . 98.

- 98 (99) Zahl der inneren Längsgefäße in einer Kiemensackhälfte nicht mehr als 19, meist weniger; keine intermediären inneren Längsgefäße; links meist 4, rechts 5 bis 6 Gonaden

Cnemidocarpa rhizopus (Redikorzew).

- 99 (98) Zahl der inneren Längsgefäße in einer Kiemensackhälfte nicht weniger als 27, steigend bis gegen 40; zwischen Falte II und Falte III stets ein intermediäres Gefäß, sonst nur gelegentlich;

¹⁾ Diese früher nur von der O-Küste N-Amerikas bekannte Art ist während der Korrektur von HUUSS an der Küste W-Norwegens nachgewiesen worden.

77 (78) Einzeltiere in eine gemeinsame Mantelmasse eingebettet (ohne gemeinsame Kloake); Gonaden eingeschlechtig, männliche links, weibliche rechts in einer Reihe neben dem Endostyl

Distomus variolosus Gaertner.

78 (77) Einzeltiere frei, nur durch Stolonen miteinander verbunden; teils eingeschlechtig männliche, teils zwittrige Gonaden jederseits in einer Reihe, vorn nur männliche, hinten nur zwittrige Gonaden in jeder Reihe

× *Stolonica socialis* Hartmeyer.

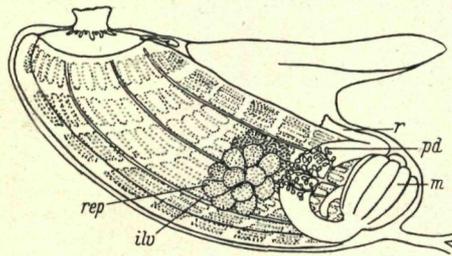


Fig. 30.

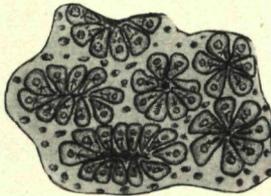


Fig. 31.

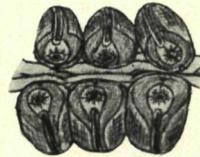


Fig. 32.

Fig. 30. *Botryllus schlosseri*, Zooid. — Fig. 31. Koloniestück von *B. schlosseri*.
32. *Botrylloides leachi*, Lage der Einzelindividuen zu beiden Seiten eines gemeinsamen Kloakalkanals.

ilv Längsgefäße; *m* Magen; *pd* Pylorusdrüse; *r* Enddarm; *rep* Gonade.
30 nach VAN NAME, 31, 32 nach THOMPSON.

- 79 (76) Solitäre Tiere 80.
80 (105) Gonaden beidseits vorhanden 81.
81 (82) Kiemensack mit zahlreichen inneren Längsgefäßen, aber ohne Falten; Körper lang und schmal
Pelonaia corrugata Goodsir & Forbes.
82 (81) Kiemensack mit Falten 83.
83 (92) Hodendivertikel vom Ovarium deutlich getrennt (Fig. 9, S. XII. a 57), zu beiden Seiten desselben gelegen (Gattung *Styela*) 84.
84 (89) Jederseits nur eine Gonade 85.
85 (88) Körper aufrecht, von mittlerer Größe; Gonaden schräg gegen die Atrialöffnung gerichtet 86.
86 (87) Hoden das ventrale Ende des Ovarium als kompakte Masse allseitig umgebend; Magen länglich eiförmig; Zellulosemantel

- 63 (62)** Zahlreiche (mehr als 40) innere Längsgefäße in jeder Kiemensackhälfte **64.**
- 64 (65)** Keine intermediäre Papillen im Kiemendarm; Darm wenig umfangreich, Darmschlinge schwach gekrümmt
Ascidia obliqua Alder.
- 65 (64)** Intermediäre Papillen vorhanden; Darm fast die ganze linke Seite einnehmend, Darmschlinge stark gekrümmt
Ascidia prunum O. F. Müller (Fig. 29).
- 66 (55)** Innere Längsgefäße des Kiemendarms ohne Papillen . . . **67.**
- 67 (68)** Manteloberfläche glatt; Zahl der Tentakel etwa 35 bis 60 (selten weniger als 32); Gesamtzahl der inneren Längsgefäße rechts und links etwa 60 bis 75; Flimmerorgan ohne oder selten mit eingerollten Schenkeln; Höhe der Follikelzellen am lebenden Ei kaum $\frac{1}{10}$ des Eidurchmessers
Ascidiella scabra (O. F. Müller).
- 68 (67)** Manteloberfläche rauh; Zahl der Tentakel etwa 20 bis 30 (selten mehr als 32); Gesamtzahl der inneren Längsgefäße rechts und links etwa 85 bis 100; Flimmerorgan meist mit eingerollten Schenkeln; Höhe der Follikelzellen am lebenden Ei mehr als $\frac{1}{3}$ des Eidurchmessers
Ascidiella aspersa (O. F. Müller).
- 69 (48)** Körperöffnungen mit geradem Rande oder jede Öffnung mit 4 Lappen; Gonaden meist beidseits; Kiemendarm mit oder ohne Falten, aber nie mit mehr als 4 Falten jederseits . . . **70.**
- 70 (75)** Körperöffnungen mit geradem Rande; koloniebildende Tiere (die in gemeinsamer Mantelmasse eingebetteten Tiere bilden Systeme mit gemeinsamen Kloaken); Kiemendarm jederseits mit 3 inneren Längsgefäßen ohne Falten (Fig. 30); Gonaden beidseits (Fam. *Botryllidae*; s. S. XII. a 63) . . . **71.**
- 71 (72)** Atrialöffnungen münden in ovale Kloakalräume, um die herum die Tiere \pm regelmäßig, sternförmig, und der Oberfläche der Kolonie annähernd parallel angeordnet sind; Ovarium mit mehreren Eizellen; Pylorusblindsack groß
Botryllus schlosseri (Pallas) (Fig. 30, 31).
- 72 (71)** Atrialöffnungen münden in Kanäle, die sich zu mehreren vereinigen und durch gemeinsame Kloakalöffnungen münden; Einzeltiere in bandartigen Reihen den Kloakalkanälen entlang etwa senkrecht zur Kolonieoberfläche angeordnet (Fig. 32); jedes Ovarium nur mit einer Eizelle **73.**
- 73 (74)** Pylorusblindsack klein; Ovarium hinter dem Hoden
Botrylloides leachi (Savigny) (Fig. 32).
- 74 (73)** Pylorusblindsack groß; Ovarium dorsal zum Hoden
Botrylloides aurea M. Sar's.
- 75 (70)** Körperöffnungen mit 4 Lappen; solitäre oder koloniebildende Tiere, diese aber nie Systeme mit gemeinsamer Kloake bildend; Kiemensack meist mit 4 Falten (Fam. *Styelidae*; s. S. XII. a 63) **76.**
- 76 (79)** Koloniebildende Tiere **77.**

- 48 (69) Kiemensack ohne echte Falten; Körperöffnungen je mit mehr als 4 Lappen (Branchialöffnung meist mit 8, Atrialöffnung meist mit 6 Lappen); Geschlechtsdrüsen nur einseitig . . . 49.
- 49 (52) Dorsalfalte in Zungen aufgelöst 50.
- 50 (51) Magen und Mitteldarm hinter dem Kiemensack; Kiemenspalten gerade (Fam. *Cionidae*; s. S. XII. a 62; mit nur einer Art)
Ciona intestinalis (Linnaeus) (Fig. 26).
- 51 (50) Magen und Mitteldarm rechts vom Kiemensack (Fam. *Rhodosomatidae*; s. S. XII. a 62); Kiemenspalten gebogen
Corella parallelogramma (O. F. Müller) (Fig. 25).
- 52 (49) Dorsalfalte mit geradem oder gezähntem Rande, aber nie in Zungen aufgelöst; Magen und Mitteldarm links vom Kiemensack (Fam. *Ascidiiidae*; s. S. XII. a 62) 53.

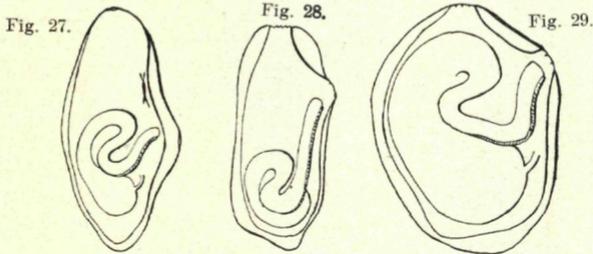


Fig. 27. *Ascidia mentula*. — Fig. 28. *A. virginea*. — Fig. 29. *A. prunum*.
Nach HARTMEYER.

- 53 (54) Koloniebildende Tiere; Einzelindividuen nur durch Stolonen vereinigt (U.-Fam. *Perophorinae*; mit nur einer Art)
Perophora listeri Forbes (Fig. 2; S. XII. a 50).
- 54 (53) Solitäre Tiere (U.-Fam. *Ascidiinae*) 55.
- 55 (66) Innere Längsgefäße des Kiemensackes mit Papillen . . . 56.
- 56 (59) Zerebralganglion weit hinter dem Flimmerorgan . . . 57.
- 57 (58) Zerebralganglion um etwa $\frac{1}{4}$ der Körperlänge vom Flimmerorgan entfernt; intermediäre Papillen im Kiemendarm stets vorhanden; Nierenbläschen klein; Manteloberfläche glatt
Ascidia mentula O. F. Müller (Fig. 27).
- 58 (57) Zerebralganglion um etwa $\frac{1}{6}$ der Körperlänge vom Flimmerorgan entfernt; intermediäre Papillen im Kiemendarm stellenweise fehlend; Nierenbläschen groß; Manteloberfläche mit Papillen *Ascidia conchilega* O. F. Müller.
- 59 (56) Zerebralganglion unmittelbar hinter dem Flimmerorgan . 60.
- 60 (61) After erheblich höher als der Wendepol der Darmschlinge
Ascidia virginea O. F. Müller (Fig. 28).
- 61 (60) After in gleicher Höhe oder tiefer als der Wendepol der Darmschlinge 62.
- 62 (63) Weniger als 30 innere Längsgefäße in jeder Kiemensackhälfte
Ascidia callosa Stimpson.

- 38 (43) Kolonien kegel- bis keulenförmig; Einzeltiere in gemeinsamen Zellulosemantel eingebettet 39.
 39 (42) Atrialöffnung mit langer Atrialzunge; gemeinsame Kloaken . 40.
 40 (41) Einzeltiere bis 3 mm lang; Magen glatt
 × *Distaplia rosea* Della Valle.
 41 (40) Einzeltiere bis 9 mm lang; Magen mit netzförmiger Zeichnung
 × *Distaplia magnilarva* Della Valle.

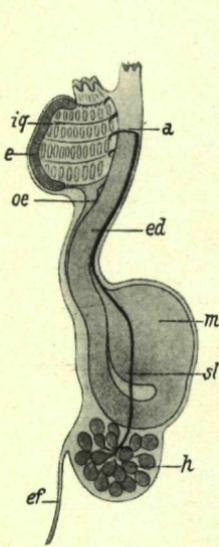


Fig. 23.

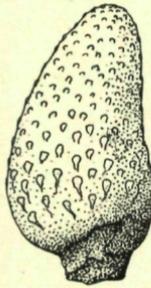


Fig. 24.

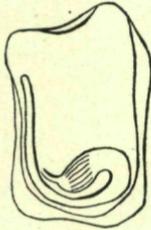


Fig. 25.

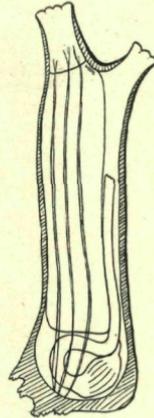


Fig. 26.

Fig. 23. *Polycitor vitreus*, Zooid. — Fig. 24. Kolonie von *P. vitreus*.
 Fig. 25. *Corella parallelogramma*. — Fig. 26. *Ciona intestinalis*. — a After; e Endostyl;
 ed Enddarm; ef Ektodermfortsatz; h Hoden; ig Quergefäß; m Magen; oe Ösophagus;
 sl Samenleiter. — Fig. 23, 25, 26 nach HARTMEYER, Fig. 24 nach VAN NAME.

- 42 (39) Atrialöffnung ohne Atrialzunge; keine gemeinsame Kloaken;
 Zellulosemantel mit Sand inkrustiert
 Polycitor vitreus (M. Sars) (Fig. 23, 24).
 43 (38) Einzeltiere frei oder ± in gemeinsamen Zellulosemantel ein-
 gebettet 44.
 44 (45) Drei Reihen von Kiemenpalten
 × *Archidistoma aggregatum* Garstang.
 45 (44) Mehr als drei (meist 7 bis 15) Reihen von Kiemenpalten
 Clavelina lepadiformis (O. F. Müller).
 46 (1) Kiemen sack mit inneren Längsgefäßen oder an deren Stelle
 mit Papillenreihen an den inneren Quergefäßen; Körper selten
 in Thorax und Abdomen geteilt 47.
 47 (106) Tentakel einfach 48.

- 24 (23)** Magenwand pseudomaulbeerartig, mit kaum erhabenen oder stärker hervortretenden Vorwölbungen
Syonicum pulmonaria (Ellis & Solander).
- 25 (2)** Körper in 2 Abschnitte, Thorax und Abdomen, geteilt; Geschlechtsdrüsen im Abdomen neben der Darmschlinge . **26.**
- 26 (37)** Kolonien krusten- oder polsterförmig; Abdomen relativ kurz, durch eine kurze, enge Einschnürung (Taille) mit dem Thorax verbunden; Atrialöffnungen münden stets in gemeinsame Kloakalräume (Fam. *Didemnidae*; s. S. XII. a 61) . **27.**
- 27 (28)** Kiemendarm mit 3 Kiemenspaltreihen; Atrialöffnung ohne Atrialzunge . . . *Trididemnum tenerum* (Verrill) (Fig. 18).

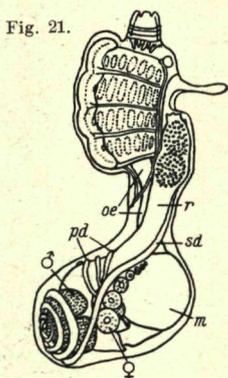


Fig. 22.

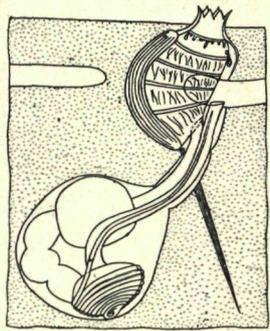


Fig. 21. *Didemnum albidum*; nach VAN NAME. — Fig. 22. *Didemnum helgolandicum*, im Zellulosemantel; nach MICHAELSEN. — Bezeichnungen wie in Fig. 18.

- 28 (27)** Kiemendarm mit 4 Kiemenspaltreihen **29.**
- 29 (30)** Zellulosemantel ohne Kalkkörperchen; Vas deferens gerade
Leptoclinium listerianum Milne-Edwards (Fig. 19).
- 30 (29)** Kalkkörperchen im Zellulosemantel vorhanden; Vas deferens gewunden **31.**
- 31 (32)** Atrialöffnung auf einem nach hinten gerichteten Siphon
Leptoclinides færøensis Bjerkan (Fig. 20).
- 32 (31)** Atrialöffnung ein einfaches Loch **33.**
- 33 (34)** Hoden aus einer größeren Zahl radiär geordneter Follikel bestehend × *Polysyncraton lacazi* (Giard).
- 34 (33)** Hoden aus einem oder zwei Follikeln bestehend **35.**
- 35 (36)** Atrialöffnung mit Atrialzunge; zwei Hodenfollikel
Didemnum albidum (Verrill) (Fig. 21).
- 36 (35)** Atrialöffnung ohne Atrialzunge; ein Hodenfollikel
Didemnum helgolandicum Michaelsen (Fig. 22).
- 37 (26)** Kolonien verschiedener Form, aber nie krusten- oder polsterförmig; Abdomen und Taille relativ lang (Fam. *Polycitoridae*; s. S. XII. a 61) **38.**

- 11 (10) Atrialöffnung mit Atrialzunge; Hodenfollikel regelmäßig am Vas deferens sitzend 12.
 12 (15) Magen mit 4 bis 5 wulstartigen Längsfalten 13.
 13 (14) Kiemensack mit 4 bis 5 Kiemenspaltreihen; Atrialzunge einfach ○ *Amaroucium spitzbergense* (Hartmeyer).
 14 (13) Kiemensack mit 7 oder mehr Kiemenspaltreihen; Atrialzunge lang, meist dreilappig ○ *Amaroucium mutabile* M. Sars.
 15 (12) Magen mit mehr als 5 Längsfalten oder Furchen 16.

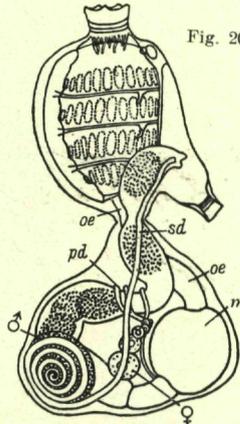
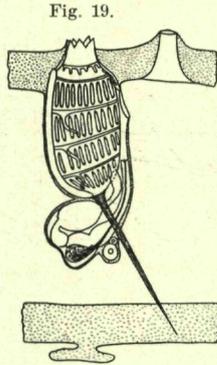
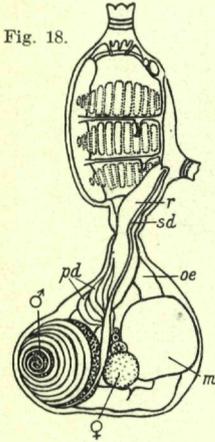


Fig. 18. *Trididemnum tenerum*; nach VAN NAME. — Fig. 19. *Leptoclinium listerianum*; nach MICHAELSEN. — Fig. 20. *Leptoclinides feroënsis*; nach VAN NAME.
 m Magen; oe Ösophagus; pd Pylorusdrüse; r Enddarm; sd Samenleiter.

- 16 (17) Magen konstant mit 6 wulstförmigen Längsfalten; Atrialzunge meist dreilappig; Kolonie keulenförmig
 × *Amaroucium punctum* Giard.
 17 (16) Magen mit zahlreichen (30 bis 40), ihn in ganzer Länge durchlaufenden oder sich gabelnden und anastomosierenden Furchen; Atrialzunge lang und einfach 18.
 18 (19) Systeme sehr einfach; die Einzeltiere, etwa *Botryllus*-ähnlich, um die gemeinsamen Kloaken sitzend
 × *Amaroucium nordmanni* Milne-Edwards.
 19 (18) Systeme zusammengesetzt, unregelmäßig 20.
 20 (21) Kolonie graugelb, mit Sandbelag
 × *Amaroucium densum* Giard.
 21 (20) Kolonie rötlich, ohne Sandbelag
Amaroucium proliferum Milne-Edwards (Fig. 15).
 22 (9) Magenwand ohne regelmäßige Längsfalten oder -furchen 23.
 23 (24) Magenwand typisch maulbeerartig, mit blindsackartigen Ausstülpungen versehen (Fig. 7, S. XII. a 56)

Morchellium argus (Milne-Edwards).

- 1 (46)** Kiemensack ohne innere Längsgefäße; Körper in Thorax und Abdomen geteilt, mit oder ohne Postabdomen; koloniebildende Tiere **2.**
- 2 (25)** Postabdomen vorhanden; Magen und Darmschlinge im Abdomen; Geschlechtsdrüsen im Postabdomen; Einzeltiere in den gemeinsamen Zellulosemantel eingebettet und mit gemeinsamer Kloakalöffnung (Fam. *Synocidae*; s. S. XII. a 61) **3**

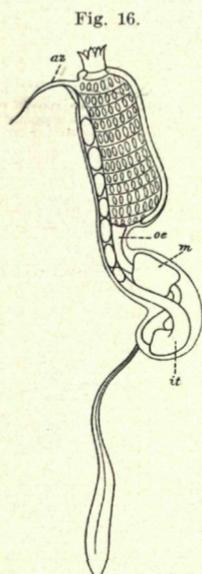
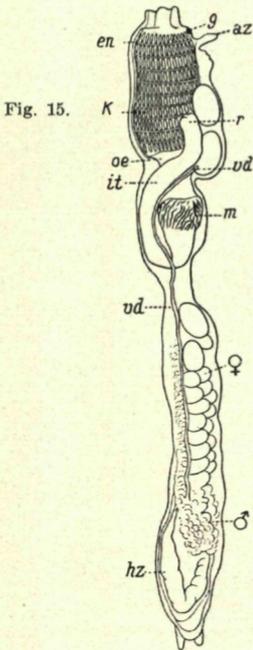


Fig. 15. *Amaroucium proliferum*; nach M-EDWARDS. — Fig. 16. *Polyclinum aurantium*; nach DRASCHE. — Fig. 17. *Sidnyum turbinatum*; nach MICHAELSEN.
 az Atrialzunge; en Endostyl; g Ganglion; hz Herz; it Intestinum; k Kiemendarm; m Magen; oe Ösophagus; r Enddarm; vd Samenleiter.

- 3 (4)** Magenwand glatt; Darmschlinge gedreht
Polyclinum aurantium Milne-Edwards (Fig. 16).
- 4 (3)** Magenwand mit Erhabenheiten verschiedener Art **5.**
- 5 (8)** Branchialöffnung mit 8 Lappen; Magenfalten durchlaufend oder in kürzere oder längere Stücke aufgeteilt **6.**
- 6 (7)** Atrialöffnung mit Zunge . *Sidnyum turbinatum* Savigny (Fig. 17).
- 7 (6)** Atrialöffnung ohne Zunge \times *Sidnyum elegans* (Giard).
- 8 (5)** Branchialöffnung mit 6 Lappen **9.**
- 9 (22)** Magenwand mit regelmäßigen Längsfalten oder -furchen . **10.**
- 10 (11)** Atrialsipho ohne Atrialzunge; Hoden aus mehreren traubenförmig vereinigten Follikeln zusammengesetzt
Aptidium pallidum (Verrill).

C. *Stolidobranchiata*
(*Ptychobranchia* Seeliger 1905).

Koloniebildend oder solitär; Körper nie in Thorax und Abdomen gesondert; Darmschlinge bei *Pelonaia* dorsal, sonst stets links; Kiemensack stets mit inneren Längsgefäßen und meist gefaltet; Geschlechtsdrüsen beid- oder einseits, selten über die Darmwand verbreitet; Tentakel einfach oder zusammengesetzt; Körperöffnungen ungelappt (*Botryllidae*) oder Atrialöffnung mit 4, Branchialöffnung mit 4 bis 6 Lappen; ungeschlechtliche Fortpflanzung der koloniebildenden Arten durch peribranchiale Knospung. — Hierher: *Botryllidae*, *Styelidae*, *Pyuridae* und *Molgulidae*.

8. Familie *Botryllidae* Giard 1872.

Koloniebildend; Einzeltiere in einen gemeinsamen Zellulosemantel eingebettet; Atrialöffnungen münden in gemeinsamer Kloake; Körperöffnungen ungelappt; Tentakel einfach; jederseits im Kiemensack stets 3 innere Längsgefäße, keine Falten; Geschlechtsdrüsen beidseits entwickelt. — Gattungen: *Botryllus* Gaertner, *Botrylloides* Milne-Edwards.

9. Familie *Styelidae* Sluiter 1895.

Solitär oder koloniebildend; Kiemensack mit nie mehr als 4 Falten jederseits; Kiemenspalten gerade; beide Körperöffnungen mit 4 Lappen; Tentakel einfach; Dorsalfalte glattrandig; Atrialöffnungen bei koloniebildenden Arten frei (d. h. nicht in gemeinsamer Kloake) mündend; Geschlechtsorgane meist beidseits. — Von den hierher gehörenden Gattungen sind koloniebildend: *Distomus* Gaertner, *Stolonica* Lacaze & Delage; solitär: *Pelonaia* Goodsir & Forbes, *Styela* Fleming, *Cnemidocarpa* Hunstman, *Polycarpa* Heller, *Dendrodia* MacLeay.

10. Familie *Pyuridae* Hartmeyer 1908.

Solitär; Kiemensack fast stets mit mehr als 4 Falten jederseits; beide Körperöffnungen mit 4 Lappen; Kiemenspalten gerade; Tentakel gewöhnlich zusammengesetzt; Dorsalfalte mit zungenartigen Fortsätzen oder glattrandig; Geschlechtsorgane beidseits; keine sackförmige Niere.

Gattungen: *Boltenia* Savigny, *Pyura* Molina, *Halocynthia* Verrill, *Microcosmus* Heller.

11. Familie *Molgulidae* Lacaze-Duthiers 1877.

Solitär; Körper meist rundlich; Kiemensack mit mehr als 4 (5 bis 9) Falten jederseits oder ohne Falten; Kiemenspalten gewöhnlich gebogen, Spiralen bildend oder spiralig gruppiert; Tentakel zusammengesetzt; Dorsalfalte glattrandig oder gezähnt; Geschlechtsorgane ein- oder beidseits; Niere sackförmig; Atrialöffnung mit 4, Branchialöffnung mit 6 Lappen. — Mit den Gattungen *Molgula* Forbes (= *Caesira* Fleming) und *Eugyra* Alder & Hancock.

Bestimmungsschlüssel

Außer den in der Nord- und Ostsee vorkommenden Arten sind in der nachstehenden Tabelle auch einige aus den angrenzenden Gebieten bekannte Formen mit berücksichtigt worden; diese Arten sind entweder mit einem × (südliche Arten) oder mit einem ○ (nördliche Arten) gekennzeichnet.

Kiemensack mit wechselnder Zahl von Kiemenspaltreihen; Atrialöffnungen münden in gemeinsamer Kloake oder frei; Geschlechtsdrüsen in der Darmschlinge im Abdomen; ungeschlechtliche Fortpflanzung durch epikardiale oder mesoblastische Knospung. — Mit den Gattungen *Distaplia* Della Valle (= *Holozoa* Lesson), *Polycitor* Renier, *Archidistoma* Garstang, *Clavelina* Savigny.

B. *Phlebobranchiata*

(*Diktyobranchia* Seeliger 1905).

Koloniebildend oder solitär; Körper selten (nur bei den *Diazonidae*) in Thorax und Abdomen gesondert; Kiemensack mit inneren Längsgefäßen, aber ohne echte Falten; Geschlechtsdrüsen einseitig, aus einem Testis (dieser meist stark verzweigt und über die Darmschlinge verbreitet) und einem Ovarium bestehend; Tentakel einfach; Atrialöffnung mit 6, Branchialöffnung mit 6 oder mehr Lappen. — Hierher die Familien *Diazonidae*, *Cionidae*, *Rhodosomatidae* und *Ascidiidae*.

4. Familie *Diazonidae* Garstang 1891.

Koloniebildend; Einzeltiere ± frei, in Thorax und Abdomen gesondert; innere Längsgefäße des Kiemensackes ohne Papillen; Dorsalfalte in Zungen aufgelöst.

Im Gebiete der Nord- und Ostsee ist bisher kein Vertreter dieser Familie gefunden worden. Aus dem Trondheimsfjord (NW-Norwegen) sind aber *Rhopalaea norvegica* Årbäck und *Rh. nordgaardii* Hartmeyer bekannt, und an der W-Küste Europas N bis zu den Hebriden lebt *Diazona violacea* Savigny.

5. Familie *Cionidae* Lahille 1887.

Solitär lebend; Magen, Darmschlinge und Geschlechtsdrüsen dicht hinter dem Kiemensack; Kiemenspalten gerade, innere Längsgefäße mit Papillen; Dorsalfalte in Zungen aufgelöst; Längsmuskulatur beiderseits gleich entwickelt und in regelmäßigen parallel verlaufenden Bündeln geordnet. — Nur eine Gattung: *Ciona* Flemming.

6. Familie *Rhodosomatidae* Hartmeyer 1908.

Solitär lebend; Magen, Darmschlinge und Geschlechtsdrüsen rechts, ausnahmsweise dorsal zum Kiemensack; innere Längsgefäße ohne Papillen; Dorsalfalte in Zungen aufgelöst. — Zwei Unterfamilien.

Rhodosomatinae Seeliger 1905: Kiemenspalten gerade. Im Gebiet der Nord- und Ostsee nicht vertreten.

Chelyosomatinae Hartmeyer 1908: Kiemenspalten gebogen. Im Gebiet kommt nur die Gattung *Corella* Alder & Hancock vor.

7. Familie *Ascidiidae*.

Magen, Darmschlinge und Geschlechtsdrüsen links vom Kiemensack; Kiemenspalten gerade, Dorsalfalte gezähnt oder mit geradem Rand, nie in Zungen aufgelöst; innere Längsgefäße mit oder ohne Papillen. — Zwei Unterfamilien.

Perophorinae: Koloniebildend. Im Gebiet die Gattung *Perophora* Wiegmann.

Ascidiinae: Solitär lebende Tiere. Gattungen: *Ascidia* Linnaeus, *Ascidiella* Roule.

perwand vorsichtig zu lösen; die Bänder (Trabekel), welche Körperwand und Kiemendarm verbinden, müssen dabei durchschnitten werden.

Für die Untersuchung koloniebildender Formen kommt in erster Reihe Isolierung der Einzeltiere durch Zerzupfen der Mantelmasse in Betracht. Außerdem verwendet man aufgehellte, gefärbte Totalpräparate von Koloniestückchen mit Vorteil; doch ist manchmal auch nötig, Schnittserien herzustellen.

Systematische Übersicht Die Aszidien werden jetzt allgemein in 3 Gruppen zerlegt, die hier mit den von LAHILLE (1887) herrührenden Namen *Aplousobranchiata*, *Phlebobranchiata* und *Stolidobranchiata* bezeichnet werden.

A. Aplousobranchiata
(*Krikobranchia* Seeliger 1905).

Koloniebildend; Körper der Einzeltiere in Thorax und Abdomen geteilt; Postabdomen vorhanden oder fehlend; Kiemensack ungefaltet und ohne innere Längsgefäße; Geschlechtsdrüsen im Abdomen oder Postabdomen, aus einem Testis und einem Ovarium bestehend.

Hierher: *Synoiidae*, *Didemnidae* und *Polycitoridae*.

1. Familie *Synoiidae* Hartmeyer 1908
(*Polyclinidae* Giard 1872).

Kolonie meist massig; Zellulosemantel stets ohne Kalkkörperchen; Einzeltiere relativ groß, deutlich in Thorax, Abdomen und Postabdomen gesondert; Kiemensack mit vielen Kiemenspaltreihen; Atrialöffnungen münden in gemeinsamer Kloake; Geschlechtsdrüsen im Postabdomen; ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Strobilation des Postabdomen. — Hierher die Gattungen *Polyclinum* Savigny, *Sidnyum* Savigny, *Aplidium* Savigny, *Amaroucium* Milne-Edwards, *Morchellium* Giard, *Synoiicum* Savigny.

2. Familie *Didemnidae* Giard 1872.

Kolonie gewöhnlich flach ausgebreitet; Zellulosemantel meist mit sternförmigen Kalkkörperchen; Einzeltiere klein, in Thorax und Abdomen gesondert; kein Postabdomen; Kiemensack mit 3 oder 4 Reihen Kiemenspalten; Magenwandung glatt; Atrialöffnungen münden in gemeinsamer Kloake; Geschlechtsdrüsen in der Darmschlinge; ein oder 2, selten mehr Hodenfollikel. Die ungeschlechtliche Fortpflanzung vollzieht sich durch 2 ungleichwertige Knospen, aus denen Thorax bzw. Abdomen hervorgehen und die zur Bildung von Doppelzoiden führen. — Hierher die Gattungen *Trididemnum* Della Valle, *Leptoclinum* Milne-Edwards (= *Diplosoma* Macdonald), *Leptoclinides* Bjerkan, *Polysyncraton* Nott, *Didemnum* Savigny.

3. Familie *Polycitoridae* Hartmeyer 1915
(*Clavelinidae* Forbes 1853 + *Polycitoridae* Michaelsen 1904).

Kolonie von wechselnder Form, aber sehr selten flach ausgebreitet; die relativ großen, ± freien oder in den gemeinsamen Zellulosemantel völlig eingebetteten Einzeltiere in Thorax und Abdomen gesondert;

mediodorsal in der Präbranchialzone etwas hinter dem Tentakelkranz. Dieser Flimmergrubenkanal wird als Ausführgang der Neuraldrüse aufgefaßt. Die Form der Flimmergrube (auch Flimmerorgan genannt) ist sehr mannigfaltig und wird als systematisches Kennzeichen viel benutzt.

Der bei einigen Arten nachgewiesene Dorsalstrang bildet als kompakter Zellstrang eine hintere Fortsetzung des Flimmergrubenkanals. Er wurde früher fälschlich als Ganglienzellenstrang aufgefaßt, hat aber mit dem Hirnganglion keine direkte Verbindung, läuft dicht neben dem Dorsalnerven im Boden des Atrium nach hinten und reicht bei jungen postlarvalen Stadien von *Corella parallelogramma* bis in die Darmschlinge hinter dem Magen hinein, wo er in der Gonadenanlage endet und das Primordium der Ausführgänge der Geschlechtsdrüsen bildet (HUUS 1924). Bei erwachsenen Tieren findet sich nur ein vorderes Rudiment des Dorsalstranges. (Über die Beziehungen des Dorsalstranges zur Genese des Nervensystems und der Geschlechtsorgane bei ungeschlechtlicher Fortpflanzung von *Aplidium zostericola* und *Clavelina lepadiformis* s. S. XII. a 104, 105).

Untersuchungstechnik Von kleinen, sehr durchsichtigen Tieren abgesehen, wird die Untersuchung der inneren Organisation der Aszidien vorzugsweise an fixiertem Material vorgenommen. Da sich die meisten Arten gewöhnlich stark kontrahieren, wenn sie fixiert werden, so ist es empfehlenswert, die Tiere vorerst zu betäuben. Als Betäubungsmittel kann mit Vorteil Essigsäure benutzt werden. Nachdem die zu fixierenden Tiere, in eine Schale mit frischem Seewasser gebracht, ganz ausgestreckt sind, werden wiederholt einige Tröpfchen einer etwa 5%igen Lösung von Essigsäure in Seewasser vorsichtig zugesetzt. Je weiter die Betäubung fortgeschritten ist, desto mehr der Lösung kann auf einmal zugesetzt werden. Da Essigsäure tödlich wirkt, dürfen die Tiere nicht zu lange in diesem Betäubungsmittel bleiben. Ob sie hinreichend betäubt worden sind, kann durch Reizen der Siphonen (mit einer Nadel oder ähnlichem) ermittelt werden; es kann eine bis mehrere Stunden dauern.

Für morphologische Untersuchungen ist Formalin (4 bis 8%) ein günstiges Fixierungsmittel. Man gießt einfach die vorher berechnete Menge konz. Formalin (40%) in das die betäubten Tiere enthaltende Seewasser hinein. Handelt es sich um größere Individuen, so soll man nicht vergessen, etwas konzentriertes Formalin (mit einer Pipette) durch die Branchialöffnung in den Kiemendarm hineinzuspritzen. Bei Untersuchung solitärer Aszidien empfiehlt es sich meist, die Tiere zunächst vom Zellulosemantel zu befreien; dann schneidet man Körperwand und Kiemendarm auf, indem ein Scherenschnitt von der Branchialöffnung nach hinten bis zum Ösophagus-Eingang, dem Endostyl dicht entlang, geführt wird (man hüte sich, dabei den Darmkanal anzuschneiden). In dieser Weise geöffnet, können die Körperhälften ausgebreitet und eine Reihe Organe ohne weitere Präparation untersucht werden. Für die Untersuchung des Darmkanals und der Geschlechtsdrüsen ist es häufig notwendig, den Kiemendarm von der Kör-

Bei den solitären Aszidien entspringen die größeren Nerven meist als paarige Nervenstämme vorn und hinten am Hirnganglion; seltener sind außerdem lateral und ventral entspringende Nerven nachgewiesen worden. Bei den in dieser Hinsicht wenig untersuchten Aplousobranchiaten scheinen die Nerven dagegen meist lateral aus dem Ganglion zu entspringen.

Das vordere Paar, dessen Nerven dicht hinter dem Tentakelkranz in ventraler Richtung laufen, geben Äste nach vorn an den Branchialsiphon und nach innen an den Kiemendarm ab. Das hintere Paar verbreitet sich hauptsächlich über den Atrialsiphon, gibt aber auch seitliche Äste an die Körperwand ab. Bei mehreren Arten ist ein klei-

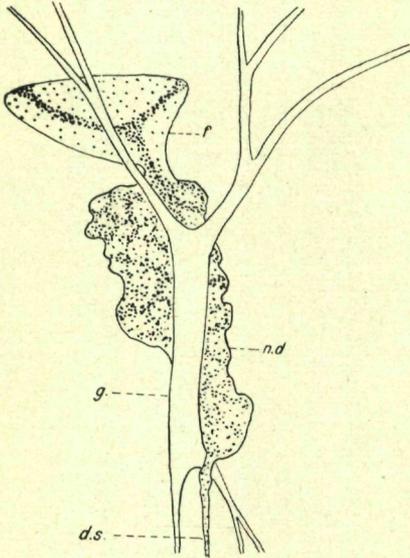


Fig. 13. *Corella parallelogramma* (Müll.).
d.s. Dorsalstrang; f. Flimmerorgan; g. Ganglion;
n.d. Neuraldrüse. — Original.

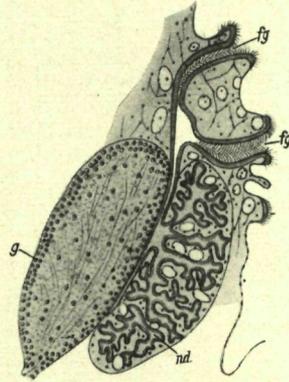


Fig. 14. *Ciona intestinalis* (L.);
Medianschnitt durch Ganglion (g),
Neuraldrüse (nd) und Flimmerorgan (fg). — Nach SEELIGER.

ner, unpaarer hinterer Nerv gefunden worden (Dorsalnerv), der nahe der Wurzel eines der größeren hinteren Nervenstämme entspringt und median-dorsal im Boden des Atrialraumes nach hinten zu bis in die Analgegend verfolgt worden ist.

Im Anschluß an das Nervensystem sollen hier auch die Neuraldrüse, die Flimmergrube und der Dorsalstrang erwähnt werden. Die Neuraldrüse liegt dem Hirnganglion dicht an und hat wie dieses ihren genetischen Ursprung im primären Nervenrohr der Aszidienlarve bzw. -knospe. Bei den Aplouso- und den Phlebobranchiaten liegt die Neuraldrüse stets ventral des Gehirns; bei den Stolidobranchiaten dagegen ist ihre Lage am häufigsten dorsal, zuweilen seitlich, selten rein ventral.

Von der Neuraldrüse läuft ein einfacher Kanal nach vorn und mündet durch die Flimmergrube in den Kiemendarm; diese liegt

Kiemendarms. Ovidukt und Vas deferens, meist von bedeutender Länge, laufen dicht nebeneinander nach vorn, dem Darmkanal folgend, und münden in das Atrium. Den *Didemnidae* fehlt ein Ovidukt.

Anders verhalten sich die Geschlechtsorgane bei den Stolidobranchiaten, wo sie gewöhnlich paarig, d. h. beiderseits entwickelt, sind. Ausnahmen, mit nur einerseits entwickelten Geschlechtsorganen, bilden in unserem Gebiet *Dendrodoa grossularia*, *Eugyra arenosa* und *Molgula mira*.

Sehr häufig sind Hoden und Ovarium bei den Stolidobranchiaten zu kürzeren oder längeren, meist wulstförmigen Gonaden vereinigt, die einen geraden oder gebogenen Verlauf haben können, aber selten verzweigt oder gegabelt sind. Das meist schlauchförmige Ovarium mit

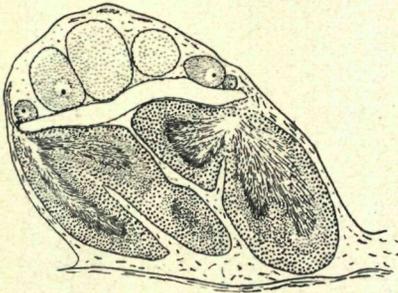


Fig. 12.
Dendrodoa grossularia (van Bened.);
Querschnitt durch die Gonade. — Nach Huus.

seinem kurzen Ovidukt bildet gewöhnlich den zentralen Teil dieser Gonaden, um den sich eine größere Zahl von Hodensäckchen in verschiedener Weise gruppiert. Die Ausführgänge dieser Hodenvertikel vereinigen sich entweder zu einer geringeren Zahl kurzer Vasa deferentia, oder sie münden in einen gemeinsamen Samenleiter aus (Fig. 8, 9). Einschlechtige Gonaden kommen auch, aber selten vor (*Distomus variolosus*, *Stolonica socialis*).

Die Zahl der Gonaden ist sehr verschieden und bildet, neben deren äußerem Bau, ein wichtiges Merkmal zur Unterscheidung von Gattungen oder Arten. Die *Molgulidae* haben jederseits nur eine Gonade; die gleiche Zahl kommt außerdem bei vielen Pyuriden vor (*Pyura*- und *Boltenia*-Arten). Auch einige Styeliden (*Pelonaia corrugata*, *Styela rustica*, *S. gelatinosa* und *S. coriacea*) haben jederseits nur eine Gonade. Eine besonders große Zahl kurzer Gonaden („Polykarpen“) findet sich bei den Arten der Gattung *Polycarpa*.

Einen abweichenden Bau haben die Geschlechtsorgane der *Botryllidae*. Wie bei den meisten übrigen Stolidobranchiaten sind sie hier beiderseits entwickelt, und zwar jederseits ein Hode und ein Ovarium; diese bilden aber nicht wie sonst wulstförmige Gonaden, sondern Hode und Ovarium sind etwas voneinander entfernt; jener hat Rosettenform, diese setzt sich einfach aus einer oder wenigen Eizellen zusammen.

12. Das Nervensystem. — Das Gehirn besteht aus einem rundlichen oder länglichen Ganglion, das zwischen den beiden Körperöffnungen und in das mediodorsale Bindegewebsseptum eingebettet liegt, das hier als breite Scheidewand zwischen der rechten und linken Peribranchialhöhle Epidermis und Kiemenwand verbindet. Histologisch lassen sich im Hirnganglion eine äußere Zellschicht und eine zentrale Faser- oder Punktsubstanz unterscheiden (Fig. 13, 14).

den *Pyuridae* und *Molgulidae* sind die Aussackungen zu langen, teils büschelartigen „Leberdivertikeln“ umgebildet. Die der Intestinalschlinge zugekehrte Seite des Magens ist zuweilen außerdem mit einer besonderen rinnenförmigen Vertiefung, der sogenannten Magenrinne, versehen, die seitlich durch 2 Längswülste begrenzt wird. In ihrem hinteren Teil findet sich nicht selten ein einfacher, finger- oder kolbenförmiger Blindsack, der Pylorusblindsack. Sowohl Magenrinne wie Pylorusblindsack fehlen den meisten Aplousobranchiaten ganz. Auf der Magenrinne oder, wo diese fehlt, an entsprechender Stelle des Magens, mündet die Pylorusdrüse in den Magen ein (s. S. XII. a 90, 91).

Das *Intestinum*, das eine Schlinge verschiedenster Form bildet, umfaßt den längsten Abschnitt des Darmkanals. Gewöhnlich unterscheidet man Mitteldarm und Enddarm; doch ist eine Grenze zwischen diesen Abschnitten bei den Stolidobranchiaten und den meisten Phlebobranchiaten äußerlich nicht erkennbar. Bei den meisten Aplousobranchiaten und den koloniebildenden Phlebobran-

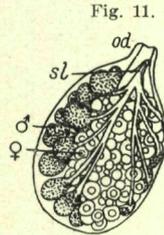
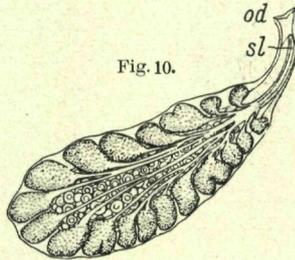
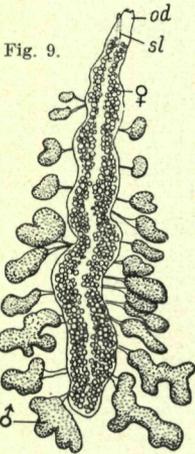


Fig. 9, 10, 11.
Gonaden von *Styela partita* (9), *Cnemidocarpa mortenseni* (10), *Polycarpa fibrosa* (11).
od Ovidukt; sl Samenleiter. — Nach VAN NAME.

chiaten (*Diazonidae* und *Perophora*) dagegen ist der kurze Mitteldarm scharf gegen den (den ganzen aufsteigenden Ast der Intestinalschlinge bildenden) Enddarm abgesetzt. Der Anusrand ist entweder glatt oder in eine Zahl Lappen ausgezogen.

11. Die Geschlechtsorgane. — Die meisten Aszidien sind Hermaphroditen. Wenn auch Hoden und Eierstöcke häufig so dicht nebeneinander liegen, daß sie wie ein einheitliches Gebilde erscheinen (Fig. 10, 12), sind sie doch in der Tat stets völlig getrennte Drüsen, jede mit eigenem Ausführgang.

Bei den Aplouso- und Phlebobranchiaten sind die Geschlechtsorgane unpaar, d. h. es ist nur ein Hode und ein Ovarium vorhanden; besonders der Hode ist nicht selten stark verzweigt. Bei den *Synocidae* haben die Geschlechtsdrüsen ihren Platz hinter der Darmschlinge im Postabdomen, bei den übrigen Aplousobranchiaten und den Phlebobranchiaten in oder neben der Darmschlinge, entweder im Abdomen oder, wenn dieser Körperabschnitt fehlt, wie die Darmschlinge seitlich des

epithel gebildeten Trabekel, die als röhren- oder balkenförmige Gebilde zwischen der äußeren und der inneren Peribranchialwand aus- gespannt sind. Sie stellen außerdem Verbindungswege zwischen den Gefäßen des Kiemendarmes und denen der Leibeshaut dar und sind deshalb auch sehr wichtig für die Blutzirkulation.

An dieser Stelle seien schließlich die Endokarpen (Parietalblasen) erwähnt, die der Parietalwand der Peribranchialräume ansitzen. Diese dünnwandigen, mit Blutflüssigkeit gefüllten Blasen finden sich fast nur bei *Styelidae* und *Pyuridae*. Man darf die Endokarpen nicht mit den als Polykarpen bezeichneten kleinen Gonaden einiger *Styelidae* verwechseln.

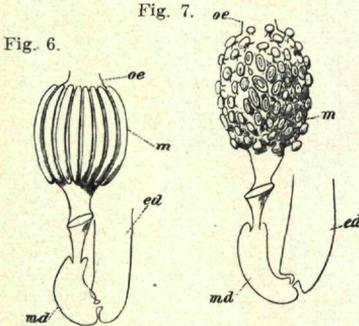


Fig. 6, 7.
Darmschlinge von *Amaroucium nordmani*
M.-Edw. (6) und *Morchellium argus*
M.-Edw. (7). — *ed* Enddarm; *m* Magen;
md Mitteldarm; *oe* Ösophagus.
Beide nach LAHILLE.

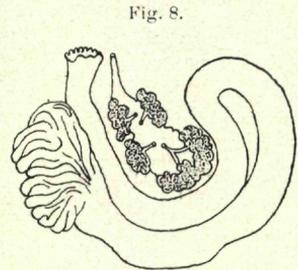


Fig. 8.
Molgula tubifera (Örst.);
Darmschlinge und Gonade.
Nach REDIKORZEV.

10. Der Darmkanal liegt bei den Aplousobranchiaten und bei den *Diazonidae* größtenteils im Abdomen, nur der ins Atrium mündende Enddarm zum Teil im Thorax. Bei *Ciona intestinalis* ist Magen und Intestinalschlinge dicht hinter dem Kiemendarm, bei den übrigen Phlebo- und Stolidobranchiaten fast immer seitlich des Kiemendarms gelegen, rechts bei den *Rhodosomatidae*, sonst links. In dieser seitlichen Lage ragt der Darmkanal oft \pm weit in den Peribranchialraum vor, indem er außer einer gefäßführenden Bindegewebsschicht einen Überzug des parietalen Blattes des Peribranchialepithels erhält.

Es lassen sich im allgemeinen 3 Hauptabschnitte des Darmkanals unterscheiden: Ösophagus, Magen und Intestinum. Der Ösophagus hat gewöhnlich die Form eines Trichters; sein erweitertes Ende öffnet sich in den Kiemendarm, das verjüngte in den Magen. Die Wand, wie die des Darmkanals aus einem einschichtigen Epithel aufgebaut, ist stark bewimpert.

Der Magen ist meist länglich-oval bis zylindrisch, seltener fast kugelförmig. Die Magenwand kann völlig glatt sein (*Didemnidae*, *Polyclinum*), ist aber viel häufiger mit Aussackungen versehen, meist in Form \pm regelmäßig verlaufender Längsfalten wechselnder Zahl. Bei

2 Reihen findet sich meist ein inneres Quergefäß (Horizontalgefäß). In der Kieme der Phlebobranchiaten sind in der Regel außer Quergefäßen auch innere Längsgefäße vorhanden, so daß die Kiemenwand, von der Innenseite aus gesehen, ein regelmäßiges Gitterwerk von den unter rechtem Winkel sich kreuzenden Längs- und Quergefäßen darstellt. In jeder Masche dieses Gitterwerkes liegen die Kiemenspalten in wechselnder Zahl, meist nebeneinander in einer Reihe, selten spiralförmig angeordnet (*Corolla parallelogramma*). Die Kreuzungspunkte zwischen Längs- und Quergefäßen tragen häufig zapfenförmige Papillen; auch sind nicht selten intermediäre Papillen an den Längsgefäßen zwischen den Kreuzungspunkten vorhanden (Fig. 5).

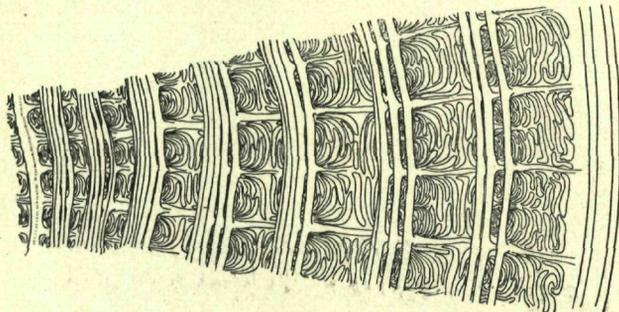


Fig. 4. *Molgula citrina* Ald. & Hanc.; Ausschnitt des Kiemendarms; 11:1.
Nach VAN NAME.

Noch komplizierter gebaut ist die Kieme der Stolidobranchiaten. Wie bei den Phlebobranchiaten sind hier sowohl Längs- wie Quergefäße vorhanden; bei den meisten Formen treten hier aber außerdem Längsfalten auf, in den die Längsgefäße besonders dicht sind. Zwischen den Falten verlaufen sie meist in größeren Abständen (intermediäre Gefäße), oder sie fehlen hier ganz.

Eine weitere Komplikation erfährt die Kieme der Molguliden dadurch, daß die bei dieser Familie meist gebogenen Kiemenspalten — oft von erheblicher Länge (*Eugyra*) — spiralförmig angeordnet sind, und zwar gewöhnlich derart, daß die Spiralen Trichter (Infundibula) bilden (Fig. 4).



Fig. 5.
Ascidia prunum Müll.;
Kiemendarmstück; 20:1.
Nach VAN NAME.

9. Die Peribranchialräume umgeben den Kiemendarm seitlich und dorsal; sie kommunizieren mit ihm durch die Kiemenspalten. Der mediane (dorsale) vor der Analöffnung gelegene Teil der Peribranchialräume wird als Atrium bezeichnet und öffnet sich durch den Atrialsiphon nach außen. Die Wand dieser Räume bildet ein einschichtiges Epithel. Man unterscheidet das äußere Peribranchialblatt, das meist als typisches Plattenepithel dicht der Leibeshaut anliegt und gleichsam als deren innere Grenzschicht erscheint, und das innere Peribranchialblatt, das mit der Kiemenwand als deren laterale Schicht innig verbunden ist.

Die Peribranchialräume reichen nach vorn zu bis an die hintere Grenze der Präbranchialzone. Ventral und hinten, teilweise auch dorsal, sind der rechte und der linke Peribranchialraum durch Septen, die der Befestigung des Kiemendarmes an der Leibeshaut dienen, voneinander getrennt. Den gleichen Zweck haben auch die aus Peribranchial-

8. Der Kiemendarm. — Durch die Mundhöhle gelangt man in den sackförmig erweiterten Pharynx, gewöhnlich Kiemendarm oder Kiemensack genannt, weil dessen von Kiementspalten durchbohrten Seitenwände die eigentliche Aszidienkieme bilden. Bei den Formen, die einen vom übrigen Körper gesonderten Thorax besitzen (Aplousobranchiaten und *Diazonidae*), liegt der Kiemendarm innerhalb dieses Körperabschnitts, bei den übrigen reicht der Kiemendarm meist bis ans hintere Ende des Weichkörpers.

Im Kiemendarm findet sich längs der medioventralen Seite ein rinnenförmiges Organ, der Endostyl (Ventralrinne), an dem sich jederseits 3 Drüsenzonen und ebenso viele Flimmerstreifen neben einem unpaaren medianen Streifen von Geißelzellen unterscheiden lassen (Fig. 3). Das dorsale Flimmerstreifenpaar des Endostyls geht vorn in die Schenkel des Peripharyngealbandes über, die rechts und links im vorderen kiemenspaltfreien Teil des Kiemendarmes, in der sogenannten Präbranchialzone, eine bewimperte, einfache oder doppelte Ringfalte bilden und dorsal mit der Dorsalfalte zusammenstoßen. Diese kann glatt- oder gezähntrandig, aber auch fast bis zur Basis in Zungen aufgelöst sein; sie läuft median-dorsal nach hinten bis in den Bezirk des hinterdorsal gelegenen Ösophagus-Einganges. Bis dorthin reicht auch das hintere Flimmerband (Retropharyngealband), das vom hinteren Ende des Endostyls, als hintere Fortsetzung des dorsalen Flimmerstreifens, quer über die hintere (untere) Kiemendarmwand verläuft.

Fig. 3.
Corella parallelogramma Müll.;
Querschnitt durch den Endostyl; 150:1.
Nach SOKOLSKA.

Außer der oben erwähnten kiemenspaltfreien Präbranchialzone, die einen vorderen Abschnitt des Kiemendarmes bildet, finden sich kiemenspaltfreie Zonen auch längs der ventralen und dorsalen Seite (zu beiden Seiten des Endostyls bzw. der Dorsalfalte); hinten gehen sie in die kiemenspaltfreie Region des Ösophagus-Einganges und der hinteren Kiemendarmwand über. Die Aszidienkieme wird durch diese spaltfreien Bezirke in eine rechte und eine linke Hälfte zerlegt.

Die Mannigfaltigkeit im Bau der Aszidienkieme wird teils durch Form und Anordnung der Kiementspalten, teils durch Ausbildung blutbahnführender Rippen oder die inneren Gefäße, teils endlich durch Faltungen der Kiemendarmwand bedingt.

Am einfachsten gebaut ist die Kieme der Aplousobranchiaten. Die geraden Kiementspalten sind hier in regelmäßigen Querreihen wechselnder Zahl angeordnet; zwischen je

Ring- zwischen 2 Längsmuskelschichten liegt. — An den Siphonen ist die Muskulatur besonders stark entwickelt; Ring- und Längsmuskelschicht bilden hier Schließmuskeln (Okklusoren) und Retraktoren der Siphonen. Bei vielen *Ascidiidae* bildet die Muskulatur ein Netzwerk unregelmäßiger, in den verschiedensten Richtungen verlaufender Muskelzüge. Charakteristisch für viele *Ascidiidae* (und *Rhodosomatidae*) ist ferner die sehr asymmetrische Ausbildung der Muskulatur. Bei *Ascidia* und *Ascidiella*, bei denen der Darm links liegt, ist die Muskulatur fast nur rechts ausgebildet, bei *Corella* umgekehrt. Bei *Ciona intestinalis* sammelt sich die Längsmuskulatur zu besonders regelmäßig verlaufenden Bündeln. Ein selbständiger thorakaler Retraktor findet sich bei vielen *Didemnidae*; dieser entspringt am hinteren Teil der Thorax und strahlt nach hinten zu in die Mantelsubstanz aus.

7. Siphonen und Tentakel. — Rings um die beiden Körperöffnungen ist die Leibeshöhle zu röhrenförmigen Siphonen ausgezogen. Deren Länge variiert von äußerlich kaum erkennbaren Erhebungen bis zu schlauchförmigen Röhren, die selbst fast dieselbe Länge wie der übrige Körper erreichen. Sie sind mit meist kräftiger Längs- und Ringmuskulatur versehen und schließen sich, wenn gereizt, unter starker Verkürzung. Ihr Rand kann kreisrund sein (*Botryllidae*, *Clavelina* und, was den Atrialsiphon betrifft, viele andere Aplousobranchiaten); häufiger ist der Rand aber gelappt. Die Zahl dieser Lappen, meist 4, 6 oder 8 (selten mehr), ist ein Charakter von systematischem Wert. Ektoderm und Zellulosemantel schlagen sich über den Siphonalrand hinweg und kleiden auch die Innenseite der Siphonen aus.

Der Branchialsiphon schließt die Mundhöhle ein, die hinten durch eine Ringfalte vom Kiemensack abgegrenzt wird. Von dieser Ringfalte entspringt ein meist in einfacher Reihe stehender Tentakelkranz. Ihrem äußeren Bau nach unterscheidet man einfache und zusammengesetzte Tentakel; jene sind finger- oder stäbchenförmig, diese gefiedert, d. h. jeder Tentakel besteht aus einem Hauptstamm mit Seitenästen, die wieder verzweigt sein können. Die Tentakel der *Molgulidae* und *Pyuridae* sind zusammengesetzt; alle anderen Aszidien haben einfache Tentakel.

Die Zahl der Mundtentakel ist bei den Aplousobranchiaten sehr gering, selten sind es mehr als 16. Dasselbe gilt auch von anderen koloniebildenden Formen (*Diazonidae*, *Botryllidae*). Abgesehen von den Pyuriden und Molguliden, die ebenfalls nur eine kleine Zahl zusammengesetzter Tentakel besitzen, ist die Tentakelzahl bei solitären Aszidien meist erheblich größer und steigt bei einzelnen Arten sogar bis über ein paar Hundert. Gewöhnlich alternieren größere und kleinere Tentakel gesetzmäßig miteinander ab; diese werden ihrer Länge nach als Tentakel I., II., III. und folgender Ordnung unterschieden.

Auch im Atrialsiphon findet sich häufig am hinteren Rande des eingestülpten Zellulosemantels eine Ringfalte, das Velum. Bei einigen Aszidien trägt es tentakelähnliche Papillen (Atrialtentakel oder atriale Siphonalpapillen); diese sind viel kleiner als die Branchialtentakel und stets einfach.

5. Der Zellulosemantel. — Von den beiden Körperöffnungen abgesehen, ist der Aszidienkörper ganz von einem Zellulosemantel eingeschlossen, der dem einschichtigen Häutepithel dicht anliegt. Nach neuesten Untersuchungen (SAINT-HILAIRE 1931) ist die Grundsubstanz des Aszidienmantels ein wahres kutikulares Gebilde, das vom Häutepithel ausgeschieden wird.

Histologisch besteht der Aszidienmantel aus einer hauptsächlich aus Zellulose (Tunicin) aufgebauten Grundsubstanz, die teils amorphe (hyaline), teils faserige Struktur zeigt. In der Grundsubstanz finden sich in Anzahl zellige Elemente und nicht selten Körper anorganischer Natur. Unter den zelligen Elementen des Mantels lassen sich mehrere Sorten unterscheiden: spindel- oder sternförmige Bindegewebszellen, kugelfunde, mit einer großen Vakuole versehene Blaszellen und Pigmentzellen verschiedener Art. Unter den Ablagerungen anorganischer Natur sind in erster Reihe die Kalkspicula oder Kalkkörperchen zu erwähnen. Hierher gehören die sternförmigen Kalkkörperchen, die besonders bei den *Didemnidae* häufig sind. Diese mikroskopischen Körperchen liegen nicht selten so dicht, daß sie dem ganzen Mantel kalkiges Aussehen und härtere Konsistenz verleihen (z. B. *Didemnum albidum*). Andere Typen von Kalkkörperchen finden sich bei einigen in unserem Gebiet nicht vorkommenden *Polycitoridae* (scheibenförmige Kalkkörperchen) und *Pyuridae* (stäbchenförmige Kalkkörperchen).

Bei den meisten *Aplouso-* und *Phlebobranchiata* hat der Zellulosemantel weiche, gelatinöse bis knorpelige Konsistenz; bei den *Stolidobranchiata*, vor allem bei *Styelidae* und *Pyuridae*, ist der Mantel dagegen häufig ganz lederartig zäh; gleichzeitig hat die Manteloberfläche einen besonders rauhen, durch unregelmäßige Furchen, Runzeln und Höcker bedingten Charakter erhalten. Seltener ist die Manteloberfläche mit Stacheln (*Bollenia echinata*, *Halocynthia pyriformis*), mit langen, haarähnlichen Fortsätzen (*Polycarpa fibrosa*, *Molgula occulta*, *Eugyra arenosa*) oder gar mit plattenähnlichen Gebilden (*Pyura tessellata*) versehen.

Mittelst der Mantelsubstanz sind die Aszidien an der Unterlage befestigt. Zu diesem Zwecke sind häufig basale Mantelfortsätze entwickelt, die zuweilen zu kräftigen, verzweigten Wurzeln ausgebildet sein können (*Cnemidocarpa rhizopus*). — Der Aszidienmantel ist in erster Linie ein Stützorgan, das z. B. die Spannung des Kiemensackes ermöglicht. Außerdem hat der Mantel sicher Bedeutung als Schutzorgan, da er die Seescheiden wahrscheinlich vor den Nachstellungen vieler ihrer Feinde bewahrt; in dieser Richtung ist wohl auch die Bedeutung der anorganischen Ablagerungen zu suchen.

6. Die Muskulatur. — Die Muskulatur der Leibeswand ist bei koloniebildenden Aszidien meist schwach entwickelt und besteht zur Hauptsache nur aus einer geringen Zahl von Längsmuskelstreifen. Bei den Solitären sind dagegen gewöhnlich 2 Muskelschichten vorhanden, eine innere Ring- und eine äußere Längsmuskelschicht. Einige *Styelidae* besitzen eine deutlich 3-schichtige Hautmuskulatur, indem eine

Die äußere Gestaltung der Aszidienkolonien ist sehr verschieden. Die Einzeltiere der Kolonien können nur durch stolonartige Ausläufer miteinander verbunden und sonst völlig frei sein (*Clavelina*, *Perophora*, *Stolonica*); viel häufiger sind die Einzeltiere jeder Kolonie in einen gemeinsamen Zellulosemantel eingebettet. Kolonien dieses letzteren Typus bilden bald dünne, krustenförmige Überzüge auf dem Ansiedlungssubstrat (*Didemnidae* und *Botryllidae*), bald dicke Polster, knollen- oder keulenförmige Gebilde (*Synoicidae*, einige *Polycitoridae* und *Styelidae*).

Die Branchialöffnung der Einzeltiere solcher Kolonien mündet immer auf der Oberfläche der Kolonie; bei den kompositen *Styelidae* und den meisten *Polycitoridae* ist dies auch der Fall mit der Atrialöffnung; bei den übrigen *Polycitoridae* mit ähnlicher Koloniebildung, sowie bei sämtlichen *Synoicidae*, *Didemnidae* und *Botryllidae* münden die Atrialöffnungen in Höhlen oder Kanäle im Innern der Kolonien, in sogenannte Kloakalräume, die durch besondere Öffnungen (Kloakalöffnungen) mit der Außenwelt kommunizieren.

2. Die Größe der in unserem Gebiete vorkommenden solitären Aszidien schwankt zwischen etwa 5 mm und 130 mm. Zu den kleineren Formen gehören *Dendrodoa grossularia*, *Pyura tessellata*, *Styela coriacea* und *Eugyra arenosa*, während *Ascidia mentula* und *Ciona intestinalis* die größten Exemplare aufweisen können. Übrigens ist die individuelle Größenvariation unter den solitären Aszidien sehr groß. — Die Einzeltiere der Kolonien sind im allgemeinen viel kleiner als die Individuen der solitären Arten. Die größte koloniebildende Art unseres Gebiets, *Clavelina lepadiformis*, erreicht doch eine Länge von mehr als 30 mm. Die kleinsten Einzeltiere finden sich unter den *Didemnidae*, die selten mehr als 2 bis 3 mm lang werden.

3. Farbe. — Einige Arten, wie *Corella parallelogramma*, *Ciona intestinalis*, *Perophora listeri* u. a., sind — besonders als junge Tiere — fast ganz durchsichtig. Mit zunehmender Größe und im Alter nimmt der Zellulosemantel der meisten solitären Aszidien indessen eine schmutzig-gelbgraue Farbe an und wird häufig ganz undurchsichtig. Außerdem kommen oft aber auch lebhafte Farben vor, meist als unregelmäßige Flecken und Streifen, seltener als distinkte Zeichnung oder gar als gleichmäßig über den ganzen Körper verteilte Pigmentierung. Diese lebhaften Farben sind durch Anhäufung aus dem Blut stammender Pigmentzellen, bzw. -korpuskel (meist von oranger, gelber, grüner oder blauer Farbe) bedingt. Meist sind die verschiedenen Pigmente gleichzeitig in wechselnder Menge vorhanden, was große individuelle Farbvariation bedingt.

4. Die Epidermis der Aszidien besteht aus einem einschichtigen Epithel, dessen Zellen polygonalen Umriß haben und nach SAINT-HILAIRE deutliche, interzelluläre Zwischenräume zeigen sollen. Die Höhe dieses Hautepithels ist sehr verschieden; meist ist es ein niedriges Plattenepithel, doch kann es, besonders im Bereiche der Körperöffnungen, aber auch bedeutende Höhe erreichen.

Entwicklung abgesehen, geht aus dem Aszidien-Ei eine geschwänzte, freischwimmende, zur Nahrungsaufnahme unfähige Larve hervor, die nach kurzer Lebensdauer eine Metamorphose durchmacht und in die adulte, sessile Form übergeht.

Eidonomie und Anatomie

1. Äußere Form der Aszidien. — Der etwa sackähnliche Aszidien-Körper ist am häufigsten unregelmäßig länglich-oval bis kugelförmig, ist aber auch nicht selten schlauchförmig lang und schmal. Die zwei Körperöffnungen (Ein-

Fig. 1.

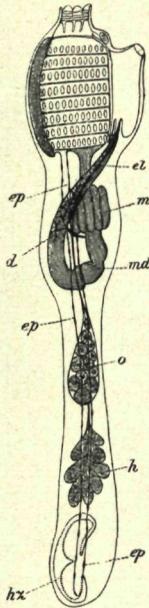


Fig. 2.

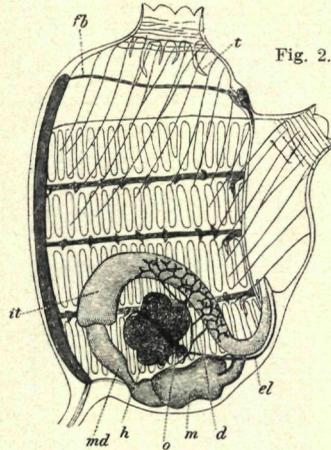


Fig. 1. Schema einer in Thorax, Abdomen und Postabdomen gegliederten Aszidie.

Fig. 2. *Perophora listeri*, von links gesehen.

d Pylorusdrüse; *el* Eileiter; *ep* Epikard;
fb Flimmerbogen; *h* Hoden; *hz* Herz;
it Intestinum; *m* Magen; *md* Mitteldarm;
o Ovar; *t* Tentakel.

Beide nach SEELIGER.

strömungs-, Ingestions- oder Branchialöffnung und Ausströmungs-, Egestions- oder Atrialöffnung) sitzen meist nahe beieinander am apikalen Ende des Tieres auf kürzeren oder längeren Siphonen.

Bei den *Aplousobranchiata* und bei den *Diazonidae* unter den *Phlebobranchiata* zerfällt der Körper in Thorax und Abdomen; die Familie *Synoicidae* besitzt außerdem einen dritten Körperabschnitt, das Postabdomen. Der Thorax schließt den Kiemensack ein, und der Verdauungstrakt findet sich im Abdomen. Bei den mit Postabdomen versehenen *Synoicidae* sind Geschlechtsdrüsen und Herz in diesem Körperabschnitt zu finden, sonst liegen auch diese Organe im Abdomen neben dem Darmtrakt. Den *Stolidobranchiata* und den meisten *Phlebobranchiata* fehlt eine Gliederung des Körpers in Thorax und Abdomen ganz; hier sind sowohl Darmtrakt als auch Geschlechtsdrüsen und Herz neben dem Kiemensack gelegen (Fig. 1, 2).