Driesch, H., 1916 a. Leib und Seele. Leipzig, G. Reinicke, 109 S.
— 1916 b. Noch einmal das „Harmonisch-äquipotentielle System", in: Biolog. Zentralbl., Bd. 36, S. 472—475.
Flaskämper, P., 1916. Beitrag zum Problem des Vitalismus, in: Naturw. Wochenschrift, Bd. 31, p. 481—491, 1 Textfig.
Herbst, C., 1912. Entwicklungsmechanik oder Entwicklungsphysiologie der Tiere, in: Handw. d. Naturw., Bd. 3, S. 542—634, 64 Textfig.
Oehler, K., 1916. Das äquipotentiell-harmonische System, in: Naturw. Wochenschrift, Bd. 31, S. 623—624.
Schaxel, J., 1914. Rückbildung und Wiederauffrischung tierischer Gewebe, in: Verhandl. deutsch. Zoolog. Ges. 24. Versamml. Freiburg, S. 122—145.
— 1915 a. Die Leistungen der Zellen bei der Entwicklung der Metazoen, Jena, G. Fischer, 336 S., 49 Textfig.
— 1915 b. Induktiver und deduktiver Vitalismus, in: Naturwissensch. Bd. 2, S. 718—719.
— 1916 a. Namen und Wesen des harmonisch-äquipotentiellen Systems, in: Biolog. Zentralbl., Bd. 36, S. 374—383, 3 Textfig.
— 1916 b. Über den Mechanismus der Vererbung, Jena, G. Fischer, 31 S.

Über das Verhältnis der marinen freilebenden Nematoden zu denen des Süfswassers und des Landes.

Von Dr. G. Steiner, Thalwil-Zürich.

Die Nematoden besitzen eine außerordentlich große Anpassungsfähigkeit an die verschiedensten Medien. Sie gehören dem Geobios, Limnobios, Halobios, Diplobios und Entobios an. Von den Parasiten wollen wir hier absehen. Die freilebenden verteilen sich auf die drei großen Lebensräume Land, Süßwasser und Meer. Entgegen einer in Lehrbüchern und Abhandlungen weitverbreiteten Anschauung machen sie nicht bloß einen Bruchteil der parasitischen aus. An Artenzahl kommen sie diesen mindestens gleich, an Individuenzahl übertreffen sie dieselben bei weitem. Cobb [1]) berechnete vor kurzem ihre Zahl annäherungsweise für eine 40 Aren große, mit Graswuchs besetzte, aus Alluvialboden bestehende Fläche. Er nahm nur eine Wohntiefe bis zu einem Fuß an und kam auf eine Populationsziffer von 3000000000. Der Erdboden, so weit er mit Pflanzenwuchs, sowohl phanerogamischem als kryptogamischem oder mit Detritus bedeckt ist, ist ein eng mit freilebenden Nematoden besetzter Wohnraum. Sie folgen den Wurzeln bis tief in den Erdboden hinein, bevorzugen aber die oberflächlichen Humusschichten und namentlich die den Erdboden fast überall bedeckende Detritusschicht. Daneben trifft man sie in Pflanzenpolstern, in Moos- und Flechtenrasen auf Dächern, Mauern, Felsen, Bäumen u. s. w. als ständige Bewohner, und als semiparasitische Pflanzenschädlinge dringen sie mit Stamm, Stengel, Blatt, Blüte und Frucht in den

1) Cobb, N. A., Nematodes and their relationships. Yearbook of the United States Departement of Agriculture 1914.

Luftraum vor. Sie gehören so in und auf der Erde zu den dominierenden Organismen, und wo gar Fäulnisherde sich finden, sind sie auf kleinem Raum zu Millionen gehäuft. Mit Algenüberzügen, Moos- und Flechtenrasen dringen sie nach den beiden Polen und in den Gebirgen bis zu den äußersten Punkten vor, wo Leben möglich ist. Aurivillius[2]) fand in rotem Schnee der Arktis seinen *Aphelenchus niralis*. Ich selbst hatte Gelegenheit, Moos- und Flechtenrassen vom Gaußberg und von Viktorialand in 77° s. Br., von den Kerguelen, der Possession-Insel, von Grönland, Jan Mayen, der Bären-Insel, Franz-Josefs-Land, Spitzbergen, Nowaja-Semlja u. s. w. zu durchsuchen; überall fand ich Vertreter unserer Tiergruppe. Längst ist ihr Vorkommen in Süßwasserbildungen aller Art bekannt; Linstow[3]) beschrieb sogar eine Form, den *Dorylaimus atratus* aus Thermalwasser von 40—50° C. von Montegrotta bei Padua. Und Joseph[4]) hat bereits 1879 mehrere Arten in den unterirdischen Höhlengewässern des Karstes beobachtet. Der Merkwürdigkeit halber sei auch noch die dem Essigälchen nahestehende und alte Bierfilze bewohnende *Anguillula Silusiae* de Man[5]) erwähnt. Die Meere sind in ihren Literalzonen überall, von den Polen bis zum Äquator äußerst reich an freilebenden Nematoden. Über ihr Vorkommen in der Tiefsee ist leider noch nichts Bestimmtes bekannt. Vanhöffen[6]) erwähnt das Vorkommen von Desmoscoleciden in 3000 m Tiefe; dies ist alles, was wir heute wissen. Pelagisch scheinen sie wenigstens als aktive Planktonten ganz zu fehlen; doch trifft man einzelne Formen häufig passiv in Algenpolstern frei treibend.

Diese außerordentlich große Anpassungsfähigkeit an die verschiedensten Lebensmedien, drängt einem geradezu die Frage auf, ob dann sekundär der Wohnraum nicht auch wieder in der Morphologie und Systematik dieser freilebenden Nematodenformen zum Ausdruck komme, wie ja auch der Parasitismus in seinen verschiedenen Formen eine Anzahl Nematodenfamilien hat erstehen lassen.

Diese Frage hat Charlton Bastian[7]), der früheste Mono-

---

2) Aurivillius, Carl W. S., Eine Anguillulide aus der Schneefauna Spitzbergens. K. Svenska Vet.-Akad. Handlingar, Bd. 8, 1883.

3) Linstow, O. v., *Dorylaimus atratus* n. sp. Boll. Mus. Zool. Anat. Comp. Genova, Bd. 5.

4) Joseph, Über die in den Krainer Tropfsteingrotten einheimischen freilebenden Rundwürmer. Zool. Anz., Bd. 2, 1879.

5) Man, J. G. de, *Auguillula silusiae*, ein neue, in den sogenannten Bierfilzen lebende Art der Gattung *Anguillula* Ehrb. Ann. Soc. roy. Zool. Malacol. Belgique, Bd. 48, 1914.

6) Vanhöffen, J., Einige zoogeographische Ergebnisse der deutschen Südpolarexpedition. Verh. deutsch. Geographentages in Danzig, 1905.

7) Bastian, Ch., Monograph on the *Anguillulidae* etc. Trans. Linnean Soc. London, Vol. 25, London 1866.

graphist der freilebenden Nematoden als erster berührt. Er teilt dieselben nach ihrem Wohnbezirk in zwei Gruppen ein, in die marinen einerseits, in die des Süßwassers und des Landes andererseits. Da er die älteren Systeme von Dujardin, Diesing und Eberth nicht anwendbar fand und selber noch kein befriedigendes aufzustellen vermochte, bildete er nur Genera, die er nach dem eben erwähnten Gesichtspunkt in zwei Gruppen teilte. Er vermochte freilich keine, die beiden Gruppen charakterisierenden und scheidenden Diagnosen aufzustellen, war aber gleichwohl überzeugt, daß die Gruppierung in marine Nematoden einerseits und in Süßwasser- und Landnematoden andererseits, den tatsächlichen Verhältnissen entsprechend in einem später aufzustellenden System präzis zum Ausdruck kommen werde. Seine Anschauungen gipfeln darin, daß auf dem Lande und im Süßwasser im allgemeinen dieselben Genera vorkommen, diejenigen des Meeres aber von jenen durchaus verschieden seien. Freilich kennt er auch schon vier Fälle, die sich diesem Schema nicht fügen wollen. Seine *Rhabditis marina* schien ihm bestimmt zu dem sonst nur dem Lande und Süßwasser zukommenden Genus *Rhabditis* zu gehören. Er hält dies für den einzig sichern Ausnahmefall. Zwei andere Formen, die *Monohystera ambigua* und die *M. disjuncta* bringt er nur vorläufig in dem Land- und Süßwassergenus *Monohystera* unter. Die andern marinen Vertreter, die wir heute zu demselben Genus rechnen, vereinigte er zu zwei typisch marinen Genera, nämlich *Tachyhodytes* und *Theristus*. Dann erwähnt er noch, Dujardin hätte eine marine Spezies des sonst ebenfalls nur dem Süßwasser angehörenden Genus *Dorylaimus* gefunden.

Seit Bastian hat niemand mehr diese Frage diskutiert; es mag dies damit zusammenhängen, daß außer Anton Schneider und v. Linstow, die beide sich auf die Parasiten versteiften, kein Forscher mehr den ernsthaften Versuch machte, ein auch die freilebenden Formen richtig würdigendes System aufzustellen. Freilich hat sich Bütschli bereits gegen eine scharfe Trennung der marinen freilebenden Nematoden von denen des Landes und Süßwassers ausgesprochen, ohne aber weiter auf die Frage einzugehen. Spätere Forscher, vor allem de Man und Cobb haben in ihren systematischen Arbeiten ein umfangreiches Material zur Frage geliefert, diese selbst aber nie berührt.

Nun sind gerade die freilebenden Nematoden vermöge ihrer allgemeinen Verbreitung in den drei Medien Meer, Süßwasser und Land und vermöge ihrer besonderen Organisation ein ausgezeichnetes Objekt zum Studium der Wechselbeziehungen der Faunen dieser Medien. Freilich muß man sich hüten, die Verhältnisse hier gleich zu verallgemeinern; denn was für die eine Tiergruppe vermöge ihrer morphologisch-biologischen Struktur paßt, gilt nicht

immer für eine andere, wo diese Voraussetzungen für ein gleich ablaufendes Geschehen fehlen.

Morphologisch zeigen die freilebenden Nematoden aller drei Medien eine große Einheitlichkeit. Wir wüßten heute kein Organ und keine morphologische Eigentümlichkeit zu nennen, die für sämtliche nur in demselben Medium lebenden Formen spezifisch wäre. Es gibt allerdings einige Besonderheiten auch morphologischer Natur, die nur bei marinen oder Land- und Süßwasserformen vorkommen, ohne sich aber bei sämtlichen Vertretern in jenem Medium zu finden.

So gehören unsere Tiere in der äußeren Gestalt durchgehends dem spindelförmigen bis fadenförmigen Formtypus an, der ebensogut zum Leben in der Erde, im Wasser, in und auf Schlamm und Detritus als in Polstern von Pflanzen geeignet ist. Derart herrscht trotz der Verschiedenheit der Lebensräume eine ausgeprägte Einheitlichkeit der äußeren Form, die verbunden mit fast vollständigem Mangel von äußeren Körperanhängen viel dazu beigetragen hat, dieser Tiergruppe den Stempel des Langweiligen aufzudrücken.

In der Gliederung der Hautdecke und in ihren besonderen Bildungen zeichnen sich im allgemeinen die marinen Formen durch besonderen Reichtum aus. Bei den Land- und Süßwasserarten ist ganz glatte oder wenig ausgeprägte geringelte Haut eine weit verbreitete Erscheinung; aber durchaus nicht Gesetz.

Borsten treten bei marinen Formen viel häufiger in Erscheinung und erreichen in einigen Fällen (*Monohystera horrida*, *M. pilosa*, *M. polychaeta*, *Chaetosomatiden*, *Trichoderma* u. s. w.) auffallende Größe, wie wir sie bei terrikolen und Süßwasservertretern bis jetzt nicht beobachtet haben. Die Haut ist bei einigen marinen Formen stark verdickt und dann gegliedert, eine Erscheinung, die bis heute nicht bekannt war und für die Beurteilung des Verhältnisses der Nematoden zu den Echinoderiden sehr wichtig ist (*Monoposthia*, *Euchromadora*, *Rhabdogaster* u. s. w.). In einigen Fällen sind diese Ringel mit Punkten, kreisrunden, ovalen stäbchen- und biskuitförmigen Bildungen reich ornamentiert. Aber auch typisch terrikole und Süßwasserformen können ganz besondere Hautstrukturen aufweisen, wie z. B. Schuppenbildungen bei *Jota*, Krusten- und Warzenbildungen bei *Craspedonema* und *Bunonema*, Längsrinnen bei *Atylenchus*.

Die eigenartigen sogenannten tubulösen Ventralanhänge sind nur den hochspezialisierten marinen Chaetosomatiden eigen. Dagegen sind Kopfanhänge wieder häufiger bei einigen Landgenera wie *Wilsonema*, *Bunonema*, *Craspedonema*, *Diploscapter*, *Cephalobus* u. s. w.

Trotz dieser Besonderheiten besitzt doch die Hauptmasse der freilebenden Nematoden in den drei Medien in bezug auf das Integument einheitliche Verhältnisse.

Lichtsinnesorgane in Form von einfachen Pigmentflecken oder Pigmentbecherchen mit Linsenkörperchen sind am häufigsten bei marinen Formen, im Süßwasser sind sie viel seltener, den Landformen fehlen sie ganz.

Muskulatur und Verdauungstraktus zeigen ebenfalls bei keiner der drei biologischen Gruppen ein für dieselbe spezifisches Verhalten.

Organe, die bei den Vertretern der verschiedenen Medien recht interessante Verhältnisse zeigen, sind die bis heute von der Mehrzahl der Forscher als Exkretionsorgane gedeuteten Bildungen. Bei den Parasiten sind es in der Mehrzahl der Fälle die sogenannten Seitenkanäle, die paarig oder unpaar sein können und vorn ventromedian im sogenannten Exkretionsporus nach außen münden. Auch bei zahlreichen Land- und Süßwasserformen finden wir noch diese Kanäle, dagegen scheinen sie bei den marinen Nematoden mit wenig Ausnahmen zu fehlen. An ihre Stelle treten hier die sogenannten Ventraldrüsen, oder die nach Jägerskiöld als Homologa derselben zu betrachtenden Seitenfelddrüsen. Nun ist es sehr interessant, daß diese Ventraldrüsen sich auch bei einer ziemlichen Zahl von Land- und Süßwasserformen vorfinden, aber immer nur bei solchen, die sicher oder vermutlich marine Immigranten sind. Es scheint als ob die Ventraldrüse ein durch marines Leben erworbenes Organ sei. Jedenfalls ist bei Aufstellung eines Systems und eines Stammbaumes dieses Verhalten besonders zu berücksichtigen.

In diesem Zusammenhange wären auch noch die Schwanzdrüsen zu erwähnen, die Bastian als allgemeines Attribut der marinen Genera hält, was aber nicht ohne Ausnahmen zutrifft. Wohl aber sind sie bei den marinen Arten häufiger und vielfach auch größer als bei den Land- und Süßwasserformen, wo sie bei einer großen Zahl ganz fehlen. Ja es läßt sich eine gewisse Parallelität zwischen Vorhandensein und Fehlen von Ventraldrüsen einerseits und Schwanzdrüsen anderseits erkennen. Doch ist das Fehlen der Schwanzdrüsenzellen bei zahlreichen terrikolen Formen möglicherweise eine sekundäre Anpassungserscheinung an die Lebensweise, indem Nichtgebrauch das Schwinden derselben bewirkt.

So einheitlich der Bau der Geschlechtsorgane bei sämtlichen Nematoden ist, zeigt sich doch im männlichen Kopulationsapparat bei den marinen Genera wieder ein größerer Reichtum der Form und in einzelnen Fällen eine äußerst komplizierte Gestaltung, z. B. bei den Genera *Euchromadora, Thoracostoma, Enoplus, Enoplolaimus, Oncholaimus, Anticoma* u. a. m. Eine weitere interessante Erscheinung ist, daß die bei den Männchen der parasitischen Nematoden so häufigen Bursabildungen, bei den freilebenden des Landes und süßen Wassers viel seltener und bei denen des Meeres nur noch in einem einzigen Fall beobachtet sind. Bei fast sämtlichen marinen

und bei zahlreichen Land- und Süßwassernematoden wird das Schwanzende des Männchens bei der Kopulation spiralig um den Körper des Weibchens geschlungen. Dies wird ermöglicht durch eine größere oder kleinere Zahl von Muskeln, die vor der männlichen Geschlechtsöffnung jederseits ventrosubmedian ansetzend schief nach vorn dorsosubmedian ziehen. Alle mit einer Bursa versehenen Formen heften sich mit Hilfe derselben und einer abgesonderten Kittsubstanz einfach dem Weibchen flach auf. Es sind dies Verhältnisse, die zur Beurteilung der verwandtschaftlichen Beziehungen der verschiedenen Nematodengenera von großer Bedeutung sind, bis jetzt aber vernachlässigt wurden.

Auch in ihrer Biologie scheinen sich die Vertreter in den drei Medien nicht wesentlich voneinander zu unterscheiden. Allerdings sind unsere Kenntnisse in dieser Beziehung heute noch sehr dürftig. Zystenbildung scheint nur bei Landformen vorzukommen, wie überhaupt die Erscheinungen der Anabiose.

Oviparität ist bei den meisten Formen der drei Medien Usus, Viviparität die Ausnahme, aber doch auch Vertretern aus den drei Lebensräumen eigen.

Wie allgemein bekannt, sind Hermaphroditismus und Parthenogenese bei freilebenden Nematoden eine recht häufige Erscheinung. Beide sind eigentümlicherweise bei Landnematoden am häufigsten, bei Süßwasserformen schon seltener und für marine Arten noch in keinem Falle sicher nachgewiesen. Bei letzteren sind die Männchen im allgemeinen ebenso häufig als die Weibchen, was bei den meisten zweigeschlechtigen Land- und Süßwassernematoden nicht der Fall ist. Man könnte annehmen, die Ursache für diese Erscheinung läge darin, daß bei terrikoler Lebensweise das Sichaufsuchen der Geschlechter schwierig sei und allzusehr vom Zufälligen abhänge; doch scheint dies nicht den Tatsachen zu entsprechen, da ja beispielsweise viele fäulnisbewohnende Rhabditiden in Unmengen gehäuft vorkommen und doch sehr oft hermaphroditisch und parthenogenetisch sich vermehren.

Eine scharfe Trennung der Land- und Süßwassernematoden von den marinen ist also weder morphologisch noch biologisch begründet.

Vergleichen wir nun zunächst die Land- und Süßwassernematoden-Fauna miteinander. Beide Faunen, wie sämtliche bisherige Untersuchungen zeigten, haben ein durchaus einheitliches Gepräge. Mehr als die Hälfte der bis jetzt aus dem Süßwasser Mitteleuropas beschriebenen Spezies lebt ebenfalls terrikol, gehört also auch zur Landfauna. Die Zahl der typischen Süßwasserbewohner unter den freilebenden Nematoden ist relativ gering. Viel größer ist die Zahl der typischen Landbewohner, also derjenigen Formen, die nur terrikol vorkommen. Wir können hier folglich drei Gruppen unterscheiden:

1. rein limnobiontische Spezies; sie machen den kleinsten Bruchteil aus.
2. geobiontische Spezies; ihre Zahl ist weit beträchtlicher als die der ersten Gruppe.
3. Spezies, die sowohl dem Limnobios als dem Geobios angehören; auch deren Zahl ist eine ganz beträchtliche.

Was für die Spezies gilt, besteht in noch weit höherem Grade für die Genera zu recht. Mit ganz wenigen Ausnahmen (z. B. Aphanolaimus) kommen sämtliche Süßwassergenera auch auf dem Lande vor. In etwas geringerem Grade gilt dies auch umgekehrt, d. h. von der Mehrzahl der auf dem Lande lebenden Genera finden wir auch Vertreter im Süßwasser. Die Durchmischung der beiden Faunen ist in bezug auf unsere Tiergruppe eine sehr weitgehende. Es ist dies eine neue Bestätigung der alten Tatsache von dem innigen Verhältnis der Lebewelt der beiden Medien zueinander.

Für die freilebenden Nematoden liegt die Ursache zu diesem Verhalten einerseits in der großen Anpassungsfähigkeit einzelner Genera und Arten, anderseits darin, daß auch die Landnematoden eine Art semiaquatiles Leben führen, indem sie Örtlichkeiten bewohnen, die wenigstens zeitweise mehr oder weniger feucht sind, also Wasser in Tropfenform besitzen.

Wenn man nun die marinen Nematoden in den Vergleich einbezieht, ist die Stellungnahme Bastians einigermaßen zu begreifen. Bis heute kennen wir noch keinen sicheren Fall für das Vorkommen einer marinen Nematodenspezies auch auf dem Lande oder im Süßwasser; umgekehrt sind Land- oder Süßwasserformen bis heute noch nie in reinem Meerwasser gefunden worden. Doch scheint Brackwasser je nach dem Salzgehalt neben spezifischen Brackwasserformen auch manchen sonst typisch marinen oder typisch geo- resp. limnobiontischen Formen zugänglich zu sein. Sichere Angaben und Untersuchungen in dieser Richtung fehlen aber bis heute noch fast völlig.

Es gibt allerdings eine im Süßwasser lebende Art, die von einigen Forschern als identisch mit einer marin vorkommenden angesehen wird, nämlich Bütschli's[8]) *Monohystera dubia*, die nach Hofmänner und Menzel[9]) mit *Monohystera setosa* Bütschli[10])

8) Bütschli, O., Beiträge zur Kenntnis der freilebenden Nematoden. In: Nova Acta Ksl. Leop. Carol. Deutschen Akad. d. Naturforscher, Bd. 36, p. 65, Tab. V Fig. 26 a—b, 1873.

9) Hofmänner und Menzel, Die freilebenden Nematoden in der Schweiz. In: Rev. Suisse zool., Vol. 23, p. 130.

10) Bütschli, O., Zur Kenntnis der freilebenden Nematoden, insbesondere der des Kieler Hafens. In: Abhandl. d. Senckenberg. naturf. Ges., Bd. 9, p. 29, Tab. 2 Fig. 11 a, Tab. 3 Fig. 11 b, 1874.

synonym ist. Ich halte aber die Sache noch nicht für abgeklärt genug, um mich zu derselben Ansicht bekennen zu können. Bütschli hat beide Formen aufgestellt: die *dubia* fand er zuerst und zwar im Süßwasser; sie ist später von Daday[11]) im Plattensee und merkwürdigerweise von Guido Schneider[12]) im Finnischen Meerbusen gefunden worden, allerdings in Wasser mit nur 0,5% Salzgehalt. Neuerdings wurde dieselbe Art dann von Hofmänner und mir[13]) in den großen subalpinen Seen der Schweiz beobachtet. Die dieser nahestehende *M. setosa* hat Bütschli aus der Kieler Bucht beschrieben; de Man gibt später eine sehr gute Darstellung von Vertretern derselben aus einem Meerwasser führenden Kanal der Insel Walchern, und Guido Schneider fand sie merkwürdigerweise neben der *M. dubia* in jenem schwach salzhaltigen Wasser des Finnischen Meerbusens. Sowohl Bütschli als auch Guido Schneider, von denen jeder beide Arten gesehen hat, halten sie für nicht synonym. Doch rechtfertigen die vorliegenden Beschreibungen und Zeichnungen einigermaßen das Vorgehen Hofmänner's. Beide Formen gleichen sich außerordentlich stark; die marine *M. setosa* scheint allerdings eine viel stärkere Beborstung des Körpers zu besitzen. Möglicherweise ist auch der männliche Kopulationsapparat leicht verschieden. Ich selbst habe bis jetzt nur die *M. dubia* zu sehen das Glück gehabt und möchte deshalb mit einem definitiven Urteil noch zuwarten. Vielleicht handelt es sich in der Tat um ein und dieselbe Art, die dann nach Prioritätsregeln als *M. dubia* zu nennen wäre. Diese Art würde im Meerwasser eine viel stärker beborstete Varietät *setosa* bilden. Wir hätten es hier in diesem Falle mit einer Erscheinung zu tun, die ja von anderen Tierklassen bereits bekannt ist, z. B. bei den Fischen, wo marin lebende Vertreter einer Art sich von solchen des süßen Wassers ebenfalls durch geringe somatische Abweichungen unterscheiden. Die Lösung der vorliegenden Frage würde jedenfalls ein sehr interessantes Resultat zeitigen. Denn wenn es sich auch um zwei verschiedene Arten handelt, ist ihr gleichzeitiges Vorkommen in stark ausgesüßtem, brackischen Wasser bemerkenswert. Es mag dies zeigen, wie wünschenswert das Studium der Nematodenfauna brackischen Wassers ist.

---

11) Daday, E. v., Nematoden. In: Resultate d. wiss. Erforsch. d. Plattensees, Bd. 2, 1. Teil, p. 86, Fig. 55—57. — Ders., Die freilebenden Süßwasser-Nematoden Ungarns. In: Zool. Jahrb. Syst., Bd. 10, 1898.

12) Schneider, Guido, Beitrag zur Kenntnis der im Uferschlamm des Finnischen Meerbusens frei lebenden Nematoden. In: Acta Soc. pro Fauna et Flora Fennica, Bd. 27, p. 11 u. 12, 1906. — Ders., Süßwasser-Nematoden aus Estland. In: Zool. Anz., Bd. 29, 1906.

13) Steiner, G., Ein Beitrag zur Kenntnis der Tierwelt des Zürichersees. In: Arch. f. Hydrobiol. u. Planktonkunde, Bd. 8, p. 452, 1913.

Sicher ist bis heute also das Vorkommen ein und derselben freilebenden Nematodenspezies sowohl marin als auch im Süßwasser noch keineswegs; aber es ist möglich, daß die weiter dringende Forschung solche Formen namhaft machen wird.

Bastian's Anschauung von der Verschiedenheit der marinen Nematodenfauna von derjenigen des Landes und Süßwassers besteht in bezug auf die Spezies heute noch zu recht.

Dagegen ist seine Anschauung sicher insofern falsch, als er glaubte, daß auch die Genera fast durchgehends andere seien. Daß dies nicht zutrifft, wird die nachfolgende Darstellung zeigen.

Damit soll freilich nicht behauptet werden, daß es nicht auch noch ausschließlich, d. h. typisch marine Genera gibt; ihre Zahl ist sogar eine sehr beträchtliche; als Beispiele seien nur die folgenden genannt:

Anticoma,	*Cylicolaimus*,
Oxystoma,	*Monoposthia*,
Leptosomatum,	*Euchromadora*,
Thoracostoma,	*Desmodora* u. v. a. m.

Sie bilden zum Teil sogar Formengruppen, die in einem künftigen System als Familien oder noch höhere systematische Kategorien figurieren werden.

Demgegenüber gibt es ebenfalls eine ganze Anzahl Genera, die nur dem Lande, oder diesem und dem Süßwasser eigen zu sein scheinen, so beispielsweise

Teratocephalus,	*Bunonema*,
Diplogaster,	*Jota*,
Mononchus,	*Ironus* u. s. w.
Craspedonema,	

Für uns sind nun natürlich von besonderem Interesse die Genera, die in allen drei Medien oder doch marin einerseits und auf dem Lande oder im Süßwasser andererseits vertreten sind, wie beispielsweise

Rhabditis,	*Cyatholaimus*,
Dorylaimus,	*Chromadora*,
Tylenchus,	*Spilophora*
Oncholaimus,	*Microlaimus* u. a. m.
Monohystera,	

Bei diesen lassen sich deutlich zwei Gruppen unterscheiden, nämlich:

1. Genera, die den Schwerpunkt ihrer Verbreitung auf dem Lande haben,
2. solche, deren Verbreitungsschwerpunkt im Meere liegt.

Ein Beispiel für die erste Gruppe ist das Genus *Rhabditis*. Wohl 80 % seiner Vertreter gehören dem Lande an, der Rest mit einer einzigen Ausnahme lebt ganz oder teilweise im Süßwasser, während die bereits mehrfach erwähnte *Rhabditis marina* Bast. marin ist. Schon dies und noch eine ganze Anzahl anderer Tatsachen sprechen dafür, daß dieses Genus ursprünglich auf dem Lande zu Hause war, sich aber dann sekundär das Süßwasser und das Meer als Wohnraum eroberte. *Rhabditis marina* ist als terrikoler Immigrant zu betrachten. Die Form wurde bis jetzt nur noch von Bastian[14]) an der britischen, von Ditlevsen[15]) an der dänischen und von mir an der Barentssee-Küste[16]) und bei Orotava[17]) auf Teneriffa gefunden, stets in Algenwatten. Wie die Verhältnisse liegen, scheint es sich hier um direkte Einwanderung und Anpassung von der Küste, d. h. vom Lande aus zu handeln, und nicht auf dem Wege über das Süßwasser.

Ein zweites ähnliches Beispiel liefert das Genus *Dorylaimus*. Dasselbe ist von typischen Landformen herzuleiten und hat zudem den Schwerpunkt seiner Verbreitung auf dem Lande. Auch hier sprechen eine ganze Anzahl Tatsachen dafür, daß sich dasselbe erst sekundär das Süßwasser und vielleicht gleichzeitig oder später auch das Meer als Wohnraum eroberte.

Wie bereits erwähnt, fand Dujardin[18]) eine erst marine Spezies, Stewart[19]) an der indischen Küste eine weitere, Ditlevsen[20]) an der grönländischen Küste eine dritte und ich selbst neulich in Algenrasen bei der Landungsbrücke bei Victoria eine vierte. Sicher handelt es sich auch hier um terrikole Immigranten, die ebenfalls den direkten Weg von der Küste aus einschlugen. Leicht ließen sich die Beispiele für das gleiche Geschehen noch vermehren.

Die Gruppe derjenigen Genera, die ihren Schwerpunkt im Meere haben, aber auch Vertreter auf dem Lande und im Süßwasser besitzen, zeigt nun das umgekehrte Verhalten.

---

14) Bastian, Chr., l. c., Nr. 7.

15) Ditlevsen, Danish freeliving Nematodes. In: Vid. Medd. fra den Naturh. Foren. København 1911, Bd. 63, p. 240, Tab. 2, Fig. 1—5 u. 7.

16) Steiner, G., Freilebende Nematoden aus der Barentssee. In: Zool. Jahrb. Syst., Bd. 39, p. 518, Tab. 18, Fig. 1 a—g.

17) Steiner, G., Beiträge zur Kenntnis mariner Nematoden. In: Zool. Jahrb. Syst. (im Drucke!).

18) Dujardin, Félix, Histoire naturelle des Helminthes ou vers intestinaux. Paris 1845, p. 231, Tab. 3, Fig. D.

19) Stewart, F. H., Report on a collection of free-living nematodes from the Chilka Lake on the East of Indian. In: Records of the Indian Museum, Bd. 10, p. 247, Tab. 30, Fig. 5—7.

20) Ditlevsen, H., A marine Dorylaimus from Greenland waters, *Dorylaimus maritimus* n. sp. In: Danmark-Ekspeditionen til Grønlands Nordøstkyst 1906—1908, Bd. 3, p. 429, Tab. 18, Fig. 1—5. In: Meddelser om Grønland, Bd. 43, 1913.

Nehmen wir das Genus *Oncholaimus*. Vertreter desselben sind an allen Küsten äußerst häufig. Neuerdings hat aber Cobb[21]) in einem Süßwassertümpel auf Kap Breton Island eine hierher gehörende Süßwasserform, den *O. punctatus* gefunden. An der Küste der Nordsee ist als typisch marine Form der *O. fuscus* Bast. sehr häufig. Nun hat de Man[22]) im gleichen Gebiet zwei demselben sehr ähnliche und verwandtschaftlich sehr nahestehende Spezies, *O. thalassophyas* de Man und *O. lepidus* de Man gefunden, die aber nicht mehr marin vorkommen, sondern die von brackischem Wasser durchfeuchtete Erde der Küste bewohnen. Durch Ditlevsen[23]) und Guido Schneider[24]) sind diese Beobachtungen de Man's bestätigt worden. Hier ist der Hauptschritt zur Einwanderung aufs Land mit dem Übertritt in brackische Erde getan.

Das Genus *Eurystoma* verhält sich ähnlich; es ist typisch marin; doch fand de Man[25]) auch hier eine Spezies, die *E. terricola*, die bereits den ersten großen Schritt zur Einwanderung aufs Land und Anpassung an die terrikole Lebensweise gemacht hat. Sie bewohnt nämlich ebenfalls die von Brackwasser imbibierte Erde der holländischen Küste. Ihre Gattungsverwandten im Meer besitzen Augenflecken; sie scheint dieselben in Anpassung an die terrikole Lebensweise verloren zu haben.

Ein Genus, das in allen drei Medien sehr verbreitet ist, ist *Monohystera*. Auch hier müssen wir marinen Ursprung annehmen. Da gibt es nun Spezies, für die sicher direkte Einwanderung vom Meere aufs Land anzunehmen ist und vermutlich hat außerdem noch ein Austausch zwischen Land- und Süßwasser stattgefunden.

Auch für *Chromadora* und *Spilophora* lässt sich ähnliches nachweisen und leicht ließen sich auch hier die Beispiele noch vermehren.

Hat in den eben dargestellten Fällen bereits ein Austausch stattgefunden, so ist derselbe in vielen andern auf halbem Wege stehen geblieben oder überhaupt nur noch halb gediehen. Eine große Zahl von typisch terrikolen Nematoden geht an der Wasserkante auch noch in die mit Brackwasser durchtränkte Erde. So z. B.

Cephalobus nanus de Man,
„ *oxyuroides* de Man,
„ *elongatus* de Man,

21) Cobb, N. A., North American freeliving fresh-water Nematodes. In: Trans. American Microscop. Soc., Bd. 33, p. 57, Tab. 5, Fig. 14.

22) Man, J. G. de, Über zwei in der feuchten Erde lebende Arten der Gattung *Oncholaimus* Duj. In: Tijdschr. Ned. Dierk. Vereen. (2) II, 3—4, 1889.

23) Ditlevsen, l. c., Nr. 15.

24) Schneider, Guido, l. c., Nr. 12.

25) Man, J. G. de, Sur quelques espices nouvelles ou peu commes de nématodes libres habitant les cotes de la Zélande. In: Mém. Soc. Zool. France, Vol. 20, p. 81, Tab. 4, Fig. 17, 1907.

Plectus geophilus de Man,
„ *longicaudatus* Bütschli, u. s. w.,

alles Formen, die spezifische Erdbewohner sind. Die resistente Hautdecke wird sie einigermaßen unempfindlich machen gegen geringe Schwankungen im Salzgehalt.

Im Gegensatz dazu scheinen die marinen Einwanderer ins Brackwasser auf die Verminderung im Salzgehalt in den meisten Fällen mit morphologischen Umbildungen zu reagieren.

Eine weitere interessante Gruppe von Genera sind diejenigen, die ich als Parallelgenera bezeichnen möchte. Schon in der Namengebung kommt zum Ausdruck, daß wir auf dem Lande und im Süßwasser einerseits, im Meere anderseits öfters sich sehr nahestehende Genera finden, ohne daß bis jetzt Spezies der einen im Medium der andern gefunden worden wären. So haben wir auf

dem Lande und im Süßwasser	marin.
Alaimus,	*Thalassoalaimus*,
	Halalaimus,
	Aegioalaimus,
Plectus.	*Haliplectus*,
	Aplectus,
Tripyla,	*Tripyloides*,
Choanolaimus,	*Halichoanolaimus*.

Das Genus *Alaimus* mag hier als Beispiel dienen. Es sind nur einige wenige Arten von demselben bekannt, die hauptsächlich auf dem Lande, aber auch im Süßwasser leben. Das Genus ist höchstwahrscheinlich aus dem marinen Genus *Thalassoalaimus* entstanden durch völlige Reduktion der Kopfborsten, der Schwanzdrüsen und des akzessorischen Stückes beim Männchen. Es sind dies Rückbildungen, die sich leicht als Anpassungserscheinungen an die terrikole Lebensweise erklären lassen. Die Einwanderung aufs Land brachte hier morphologische Umbildungen mit sich, denen wir den Wert von Genuscharakteren beilegen.

Aus dem Voranstehenden ergeben sich trotz der auf den ersten Blick nicht unbedeutenden Unterschiede recht innige Beziehungen zwischen Meeresbewohnern einerseits und Land- und Süßbewohnern anderseits. Gewiß hat zwischen den Nematodenfaunen der beiden Wohnbezirke ein steter Austausch stattgehabt; zukünftige Forschungen werden freilich dieses Geschehen erst noch in seinem Umfang und in seiner ganzen Bedeutung festzustellen haben. Die zwei in ihrem Chemismus so verschiedenen Lebensräume wurden von den Nematoden nicht so erobert, daß nach einem einzigen Austausch hier wie dort eine besondere Entwicklungsrichtung eingeschlagen wurde und zur Entstehung je einer spezifischen systematischen Gruppe führte, wie Bastian anzunehmen schien. Ein reiches Netzwerk genetischer Beziehungen verknüpft vielmehr die

scheinbar so verschiedenen Faunen. Dieser Austausch ist auch heute noch im Gang. Für die spätere Aufstellung eines Systems und namentlich für die Feststellung der stammesgeschichtlichen Beziehungen der einzelnen Formen und Gruppen wird die Berücksichtigung dieser Verhältnisse von größter Wichtigkeit sein.

Daß die Einwanderung vom Lande ins Süßwasser oder umgekehrt vom Süßwasser aufs Land für den Nematodenorganismus keine einschneidende Änderung im Chemismus des Lebensraumes bedeutet, ist ohne weiteres klar. Auch in physikalischer Beziehung gilt dies, da ja nicht das freie Wasser, sondern der Grund bewohnt wird.

Ganz anders aber bei der Einwanderung vom Land oder Süßwasser ins Meer, resp. vom Meer aufs Land oder ins Süßwasser. Hier ändert sich der Chemismus des Wohnraumes stark.

Die Folge dieser Verhältnisse ist die weitgehende Übereinstimmung der Land- und Süßwasserfauna selbst bezüglich der Spezies, dagegen aber ein früheren Beobachtern so einschneidend erschienene Unterschied der Meeresnematoden von denen des Landes und des Süßwassers.

Ein Wechsel zwischen Land und Süßwasser oder umgekehrt scheint keine oder nur geringe somatische Änderungen zu bewirken, während Einwanderung ins Salzwasser, resp. Auswanderung aus diesem, starke somatische Umbildungen hervorruft. So ist es nicht ausgeschlossen, daß einige heute als verschiedene Spezies taxierte Formen sich später als marine, resp. limnobiontische oder geobiontische Varietäten ein und derselben Spezies entpuppen werden.

Soweit wir die Tatsachen heute überblicken können, scheint bei der Entstehung neuer Arten bei den Nematoden der Wasserkante eine große Bedeutung zuzukommen, und zwar ist es mehr die direkte Küste, die Kontaktzone zwischen Land und Meer als die Berührungszone zwischen Süßwasser und Meer. Es sind dies Tatsachen, die sich aus der Lebensweise der Tiere gut verstehen lassen. Ein Übergang vom Meeresboden in die mit Brackwasser imbibierte Erde und von dort in von Süßwasser durchtränkten Boden bietet viel allmählichere, weniger plötzlichen Wechseln ausgesetzte Übergänge als die direkte Wasserstraße vom Meer ins Süßwasser. Dasselbe gilt natürlich auch für den umgekehrten Weg. Dabei hat sich eine, wie es scheint, nicht unbeträchtliche typische Brackwasserfauna ausgebildet mit zahlreichen spezifischen Brackwasserarten, ja selbst Genera. Dieser letztere Punkt ist eine weitere Bestätigung dafür, daß gerade der Nematodenkörper trotz der relativ starken Körperdecke auf den Chemismus des Wohnraumes stark reagiert.

Schließlich wäre hier auch noch die Frage zu berühren, welchen Lebensraum die ursprünglichsten, die primitivsten Nematoden be-

wohnen. Eine diesbezügliche Antwort ist heute noch sehr schwer zu geben. Auf meinen Studien fußend, glaube ich mich aber schon jetzt dahin äußern zu dürfen, daß von den heute lebenden und bekannten Nematoden unzweifelhaft einige terrikole, resp. auch limnobiontische Genera die primitivsten Charaktere zeigen. Wie die Verhältnisse liegen, scheint das Exkretionssystem für die Beurteilung der Phylogenese recht wichtig zu sein; da glaube ich aber in den Formen mit Seitenkanälen einen primitiveren Typus zu sehen als in jenen mit ein bis mehreren Ventraldrüsen oder gar mit Seitenfelddrüsen. Die marinen Formen sind dann als die abgeleiteten zu betrachten.

Ein weiteres nicht zu verachtendes Argument für diese Stellungnahme bietet die Art der Kopulation. Bekanntlich gibt es Nematoden, bei denen die Männchen eine sogenannte Bursa besitzen, d. h. mit Rippen gestützte Hautsäume um die männliche Geschlechtsöffnung, mit Hilfe derer sich das Männchen dem Weibchen an der Vulva flach aufheftet.

Einer zweiten Gruppe von Nematoden fehlt diese Bursa, dagegen kann das Männchen mit Hilfe besonderer Muskeln, der sogenannten Bursalmuskeln, das Schwanzende spiralig um das Weibchen rollen, dieses also in der Gegend der Vulva mit dem Schwanze umschlingen und so zur Kopulation festhalten.

Vieles spricht dafür, daß der erste Typus der ursprüngliche, der zweite der jüngere ist; den ersteren treffen wir hauptsächlich bei terrikolen Formen, den letzteren fast durchgehends bei allen marinen Arten.

Freilich müssen zur richtigen Beurteilung der stammesgeschichtlichen Beziehungen noch zahlreiche andere Organe in Betracht gezogen werden, wie der Bau des Vorderdarms, der Geschlechtsorgane, der Haut, ferner das Fehlen oder Vorhandensein von Schwanzdrüsenzellen u. s. w. Soweit ich aber heute diese Verhältnisse überblicken kann, scheinen sie nicht gegen die oben geäußerte Ansicht zu sprechen.

Vom Lande aus haben sich die freilebenden Nematoden das Meer erobert, hier eine reiche Formenfülle erreicht und sind dann sekundär teilweise wieder aufs Land und ins Süßwasser zurückgewandert, letzteres in einigen Fällen sogar auf dem Wege über das Land.

Fassen wir nochmals kurz zusammen.

Die freilebenden Nematoden der drei Lebensräume Meer, Land und Süßwasser besitzen entgegen der Bastian'schen Darstellung einen durchaus einheitlichen Charakter.

Land und Süßwasser besitzen in großer Zahl dieselben Spezies, fast durchgehends dieselben Genera.

Das Meer einerseits, Land und Süßwasser andererseits scheinen dagegen keine gemeinsamen Arten zu besitzen, weisen wohl aber eine ganze Anzahl gemeinsamer Genera auf.

Die Mehrzahl der Süßwasserarten ist von terrikoler Herkunft, eine geringere Zahl von mariner. Zwischen Land und Süßwasser fand ein ständiger Austausch der Formen statt; ebenso zwischen Süßwasser und Meer und Land und Meer.

Es gibt im Meere eine ganze Anzahl Immigranten terrikoler, vielleicht auch limnobiontischer Herkunft.

Umgekehrt ist die Zahl der Immigranten mariner Herkunft auf dem Lande und im Süßwasser beträchtlich.

Als Austauschstraße hat das Ufer, die direkte Küste überwiegende, die Kontaktzone zwischen Meer und Süßwasser geringere Bedeutung.

Dem Berührungsgebiet zwischen Meer und Süßwasser und Land scheint ein nicht unbeträchtlicher Anteil an der Schöpfung neuer Arten, ja selbst Genera zuzukommen.

Wir kommen also bezüglich der Nematoden zu Ansichten, die Simroth[26]) bereits 1891, wenn auch nicht speziell für diese Tiergruppe geäußert hat.

Referate.

Die Neuausgabe des „Tierbuches“ Albert des Grofsen.

Besprochen von E. Wasmann S. J. (Valkenburg).

Hermann Stadler, Albertus Magnus de Animalibus Libri XXVI. Nach der Cölner Urschrift. I. Bd., Buch I—XII enthaltend. (Beiträge zur Geschichte der Philosophie des Mittelalters, herausgegeben von Cl. Baeumker, Bd. XV.) Münster i. W. 1916. Aschendorff'sche Verlagsbuchhandlung.

Über die Vorgeschichte des Werkes berichtet der Verf. in der Einleitung. Stadler hatte schon 1905 auf Einladung R. v. Hertwig's im Verein für Naturkunde in München einen Vortrag gehalten über „Albertus Magnus als selbständiger Naturforscher“[1]). Da eine kritische Ausgabe der Tiergeschichte des Albertus bisher

26) Simroth, H., Die Entstehung der Landtiere. Ein biologischer Versuch. Leipzig 1891.

1) Gedruckt in Döberl-Reinhardstöttner, Forschungen zur Geschichte Bayerns XIV, S. 95 ff.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Biologisches Zentralblatt

Jahr/Year: 1917

Band/Volume: 37

Autor(en)/Author(s): Steiner G.

Artikel/Article: Über das Verhältnis der marinen freilebenden Nematoden zu denen des Suì^ßwassers und des Landes. 196-210