

Beobachtungen über die Lokomotionsart des *Hoplolaimus rusticus* (Micoletzky) und verwandter Formen, nebst einleitenden Bemerkungen über die Lokomotion der freilebenden Nematoden überhaupt¹⁾.

(Ein Beitrag zur Kausalmorphologie einiger Nematodentypen.)

Von H. Stauffer, stud. med., Hofwil-Bern.

Mit einer Tafel und 3 Textfiguren.

Über die Bewegung der freilebenden Nematoden ist bis heute recht wenig bekannt; man wußte nur, daß sie schlängelnde Bewegungen ausführen, mit deren Hilfe der Ortswechsel stattfindet. Die wirkenden Kräfte bei diesem Schlängeln sind graphisch dargestellt (Abb. 1) und mathematisch erklärt worden. Doch fehlte jede gründlichere Analyse; gemeinhin wurde diese schlängelnde Bewegungsart als für die Nematoden allgemein geltend angesehen, nur Metschnikoff hat in seiner Unterscheidung „kriechender“ und „schwimmender“ Nematoden das Vorhandensein verschiedener Bewegungsarten unklar angedeutet²⁾. G. Steiner³⁾ machte als erster darauf aufmerksam, daß die Nematoden sich bei diesem Schlängeln stets nur in der Medianebene bewegen, daß diese meist wagrecht gestellt wird und die Tiere eine Seitenfläche nach unten wenden.

Beim Untersuchen von freilebenden Nematoden hatte ich vielfach Gelegenheit, die Lokomotionsart derselben etwas genauer ins Auge zu fassen. Einige dieser Beobachtungen sollen im folgenden wieder gegeben werden. Eine zusammenfassende Darstellung des Gebietes hoffe ich später einmal geben zu können.

Zum Studium der Schwimmbewegung wurden die Tiere in reinem Wasser auf Objektträgern oder in Uhrschälchen bei schwacher Vergrößerung untersucht. Beobachtet wurden *Trilobus gracilis* Bast., *Monohysteria similis* Bütschli, ferner verschiedene Diplogasterarten, alles typische Wasserbewohner. Der Körper bildet bei der Fortbewegung transversal von vorn nach hinten verlaufende Wellen. Die Schlängelbewegung des Körpers ist also die Ursache der Lokomotion. Bei gleicher Fortpflanzungsgeschwindigkeit sind im Wasser die Wellen meist von gleicher Amplitude. Im allgemeinen bildet ein und dasselbe Tier auf seine Körperlänge eine konstante Zahl von Wellen; so *Trilobus gracilis* meist $1\frac{1}{2}$ —2 ganze Wellen-

1) Seit längerer Zeit beschäftige ich mich, angeregt durch Herrn P. D. Dr. G. Steiner, mit dem Studium der freilebenden Nematoden. Das Zustandekommen dieser kleinen Arbeit habe ich ihm zu danken; wie immer stellte er mir alle nötige Literatur zur Verfügung. Es gereicht mir zur großen Freude, ihm an dieser Stelle für all seine gütige Unterstützung den wärmsten Dank abzustatten.

2) E. Metschnikoff, Beiträge zur Naturgeschichte der Würmer. Zeitschrift für wissenschaftl. Zool. Bd. XVII, Heft 4.

3) G. Steiner, Untersuchungen über den allgem. Bauplan des Nematodenkörpers. Zool. Jahrbücher Bd. 43, Abt. für Morphologie. 1919.

längen, die Diplogasterarten (z. B. *D. fluviatilis*) ungefähr gleich viel, *Monohystera similis* dagegen nur etwas über $\frac{1}{2}$ Wellenlänge. Die Larven und jungen Formen der ersterwähnten Arten bilden in der Regel eine etwas kleinere Wellenzahl als die ausgewachsenen Formen. Es steht dies wohl in Abhängigkeit von der relativen Körperlänge und Körperdicke. Die Wellen bilden eine sinusoide Kurve (Abb. 2). Meist wird durch die Fortbewegungsachse und die Tangente an die Welle im Schnittpunkt mit der ersteren ein Winkel von ca. 45° gebildet. Bringt man die Tiere in ein Medium mit größerer innerer Reibung als Wasser sie hat, so zeigt sich, daß die Amplitude der Welle kleiner wird, somit auch der vorhin erwähnte Winkel kleiner als 45° . (Als solches Medium benutzte ich meist etwas gallertige Stoffe, die aus faulenden Pflanzenteilen stammten; man kann aber auch Gelatinelösung, Quittenschleim oder ähnliche Stoffe nehmen.)

In ein paar Fällen machte ich die Beobachtung, daß die Nematoden (ob alle?) die Fähigkeit haben, Rückwärtsbewegungen auszuführen. Es geschah unter folgenden Bedingungen. Beim Durchsuchen von Algenpolstern nach Nematoden auf einem Objektträger wurden die möglichst zerteilten Pflanzenteile so mit Wasser bedeckt, daß die Nematoden schwimmen konnten. Das Gemisch suchte ich nun ab und hob die Tiere mit einer Borste heraus. Hier und da gerieten sie aber beim schnellen Schwimmen so zwischen feste Teilchen hinein, daß sie bei Vorwärtsbewegung nicht mehr frei werden konnten. In diesem Fall wurden nun einfach die Wellen von hinten nach vorn gebildet und das Tier wurde so aus seiner Zwangslage befreit. Sogleich nahm es wieder seine normale Fortbewegung an.

Bei einigen Süßwasserformen, besonders deutlich aber bei *Monohystera similis* Bütschli beobachtete ich folgendes: Die Tiere befanden sich in genügend Wasser, so daß sie schwimmen konnten. Wurden sie nun durch irgendeinen Umstand veranlaßt, schneller als normal zu schwimmen (gelinde Erwärmung des Wassers, Berührung der Tiere mit einer Borste) oder taten sie dies spontan, so nahm zuerst die Geschwindigkeit der Lokomotion zu mit normaler Schlangelbewegung. Vermehrte sich aber die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Wellen weiter, so trat plötzlich eine neue Bewegungsform auf. Das Tier bildete jetzt stehende Wellen mit fixen Knotenpunkten. Dabei war die Lokomotionsgeschwindigkeit trotz der viel schnelleren Wellenbewegung sehr klein (Abb. 3).

Weiterhin untersuchte ich die Lokomotion einiger Tiere im inhomogenen Medium, wo feste, unbewegliche Teilchen vorhanden sind. Es wurden Tiere aus den Gattungen *Monohystera*, *Mononchus Plectus*, *Tripyla*, *Cephalobus*, *Rhabditis*, *Tylenchus*, *Aphelenchus*, *Dorylaimus* u. s. w. untersucht. Die Fortbewegungsart ist folgende: Das Vorderende hält sich an einem starren Teilchen irgendwie fest, dann wird der Körper in Windungen gelegt, die aber nicht die Regelmäßigkeit der Wellen bei der Schwimmbewegung besitzen. Hat das vorgezogene Körperhinterende einen Halt gefunden, so legt sich der Kör-

per so weit möglich wieder in eine Gerade, d. h. das Vorderende wird nach vorn bewegt. So geht die Bewegung weiter. Fehlen dem Körper feste Stützpunkte, so kann er sich derart nicht vorwärts bewegen. Das Tier windet und krümmt sich dann stetig, bleibt aber an der gleichen Stelle. Wenn Formen, die raschen Schlängeln, also einer richtigen Schwimmbewegung nicht mehr fähig sind, in reines Wasser gebracht werden, ist diese Erscheinung stets zu sehen, sehr deutlich z. B. am schlammbewohnenden *Dorylaimus stagnalis* Dujardin. Sehr ungleich ist bei den verschiedenen Formen die Fähigkeit, sich an einem starren Körper festzuhalten. Schlanke Formen (z. B. *Monohystera filiformis* Bastian, *Aphelenchus helophilus* d. M.) vermögen dies besser zu tun als kurze, plumpe (viele Rhabditisarten, Cephaloben und Dorylaimiden); glatte Haut ist auch ungünstiger (z. B. Dorylaimiden) als geringelte (z. B. Tylenchinengruppe). Gutes Festhalten ermöglichen ferner Borsten (z. B. bei vielen Monohysteraarten). Es ist dies eine leicht zu beobachtende Erscheinung. Bringt man in ein und dasselbe inhomogene Medium verschiedene Arten, z. B. *Dorylaimus intermedius* d. M. und *Monohystera filiformis* Bastian, so sieht man, wie die eine Art (*Dorylaimus*) sich kaum von der Stelle bewegt, während in der gleichen Zeit die andere (*Monohystera*) schon eine größere Strecke zurückgelegt hat.

Den bis jetzt geschilderten Bewegungsarten ist gemeinsam, daß der Körper nie eine merkliche Längenänderung erleidet. Bei beiden wird der Körper in Windungen gelegt. Ich bezeichne diese Bewegungsarten deshalb zusammenfassend vorläufig als Schlängeln.

Weitere bei Nematoden beobachtete Bewegungsarten sind:

1. Das Klettern nach dem Geometridentypus, z. B. bei Chaetosomatiden und Rhabdogaster,
2. das Stelzen mit Hilfe steifer Borsten, aus denen in manchen Fällen protoplasmatische Fortsätze vorgestreckt werden können, z. B. bei Desmoscolociden.

Diese beiden Bewegungsarten sollen hier nicht näher behandelt werden, wohl aber wollen wir das Schlängeln etwas eingehender darstellen und dann im Anschluß daran eine neue, für die Nematoden bisher nicht sicher erwiesene Form des Ortswechsels der Gruppe der Hoplolaimiden⁴⁾ erläutern. Es ist dies die geradlinige Fortbewegungsart, d. h. der Ortswechsel durch Verkürzen und Strecken des Körpers in der Richtung der Prinzipalachse, eine Bewegungsform, die aus dem „schlängelnden Typus“ sekundär hervorgegangen ist und für die Nematoden einen Neuerwerb darstellt. Diese geradlinige Lokomotionsart ist etwas dem ursprünglichen Nematodentypus völlig Fremdes. Cobb, ein ganz ausgezeichnete amerikanischer Beobachter, hat auf die Möglich-

4) Die Nomenklatur für diese Gruppe wird in folgenden Ausführungen nach Menzel's Angaben durchgeführt. (R. Menzel, Zur Kenntnis der freileb. Nematodengattung *Hoplolaimus* v. Daday. Revue Suisse de Zoologie, Vol. 25, 1917). Auf diese Arbeit Menzels komme ich eventuell später noch zu sprechen.

keit des Vorkommens dieser Bewegungsart bei Nematoden (*Jota*) allerdings schon früher hingewiesen.

Versuchen wir nun, erst unsere Beobachtungen über das „Schlängeln“ in möglichster Kürze theoretisch zu fassen. Wir wissen, daß die Nematoden im Hautmuskelschlauch keine Zirkulärfasern, sondern nur Längsfasern besitzen. Da sich bei der Schwimmbewegung der Körper nicht verkürzt, ist sofort ersichtlich, daß sich dabei im Körperquerschnitt entweder nur die dorsale oder nur die ventrale Muskulatur kontrahierte. Aus dieser einseitigen Kontraktion ergibt sich die Krümmung des Körpers. Die nun erfolgende Streckung geschieht durch die elastischen Kräfte der Kutikula. Die Krümmungen werden im Interesse der besten Lokomotion stets so gebildet, daß daraus transversal fortschreitende Wellen resultieren, die sich gewöhnlich von vorn nach hinten bewegen. Dieser transversal fortschreitenden Welle setzt das Medium (indem dasselbe deformiert wird) Widerstand entgegen; es wird eine elastische Gegenkraft erzeugt, deren Richtung genau entgegenläuft der Fortpflanzungsrichtung der Welle. Diese Gegenkraft drückt gleichsam die Welle in ihre frühere Lage zurück, d. h. die Welle selbst behält stets ungefähr die gleiche Lage, dafür aber wird das ganze Tier in der Richtung der Gegenkraft, also entgegen der Fortpflanzungsrichtung der Welle vorwärts bewegt (Abb. 4). Eigener Art sind die Verhältnisse meist an den Körperenden (Abb. 5). Die Wellenbewegung geht da allmählich über in die Schlagbewegung eines (annähernd) starren, geraden Körpers; doch auch hier beruht die Fortbewegung auf der treibenden Gegenkraft des deformierten Mediums. Würde die Schlagbewegung eine der Körperbewegung entgegengesetzte Richtung hervorrufen, so kann einfach der Schlag verlangsamt werden. Außerdem kann vorn das Endstück eine Konkavität nach außen, hinten nach innen bilden.

Die Geschwindigkeit der Fortbewegung ist in erster Linie abhängig von der Größe der treibenden Gegenkraft. Diese aber ist bedingt durch folgende Faktoren:

1. Größe der Gegenkraft erzeugenden Fläche.
2. Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Welle.
3. Spezifische Beschaffenheit des Mediums.

Als gegenkrafterzeugende Teilfläche möchte ich bezeichnen die Projektion aller Oberflächenpunkte der Welle des Nematodenkörpers zwischen einer sich folgenden linken und rechten Maximalamplitude auf eine Ebene, die senkrecht zur Fortpflanzungsrichtung steht (Abb. 6).

Die Gesamtfläche ergibt sich dann aus der Summe aller dieser Teilflächen einschließlich der zwei Flächen der Endstücke.

Die Gegenkraft ist der gegenkrafterzeugenden Fläche direkt proportional.

Diese gegenkrafterzeugende Fläche würde eine maximale Größe erlangen, wenn die Längsachse des Tieres senkrecht stände zur Fortpflanzungsrichtung. Dies ist unmöglich; denn bei dieser Lage müßte die Muskulatur senkrecht zu einer festen Richtung wirken. Ihre Wirkung wäre also = 0. Beide Faktoren, Größe der gegenkrafterzeugenden Fläche und Wirkungsgrad der Muskulatur sind abhängig vom Winkel zwischen der Körperlängsachse und der Fortpflanzungsrichtung; die Muskelwirkung ändert sich mit dem Sinus, die gegenkrafterzeugende Fläche mit dem Cosinus des erwähnten Winkels. Daraus folgt, daß wir eine optimale Wirkung der beiden Faktoren zusammen bekommen, wenn die Körperlängsachse und die Fortpflanzungsrichtung miteinander einen Winkel von 45° bilden (Abb. 2). Es ergibt sich ferner, daß der Nematodenkörper nie eine große Zahl von Wellen bildet; dies ist in ursächlichen Zusammenhang zu bringen mit dem Bau der Tiere; denn der Körper leistet jeder sich bildenden Welle einen bestimmten Widerstand. Wenn nun die Zahl der Wellen stark erhöht würde, so wüchse dann auch der innere Widerstand des Körpers, ohne daß die Wirkung nach außen sich vermehrte, sondern eher verminderte (Verkleinerung der gegenkrafterzeugenden Fläche). Wir müssen nämlich annehmen, daß der Körper ein gewisses Maximalbiegungsvermögen hat, das nicht überschritten werden kann. (Mit Zunahme der relativen Körperdicke wird dieses Biegungsvermögen kleiner; so wird bei plumpen Nematodenformen, z. B. vielen Rhabditiden und Cephaloben bei der Fortbewegung meist nur eine halbe Welle gebildet.) Weiterhin erreichte bei doppelter Wellenzahl ein doppelt so großer Teil der Körperlänge den Winkel von 45° mit der Wellenachse nicht; die Wirkung wäre also kleiner. Hingegen ist eine nicht zu geringe Zahl von Wellen sehr im Interesse einer geraden Lokomotionsrichtung (zur geraden Fortbewegung ist mindestens eine ganze Welle erforderlich). Wir müssen also auch hier annehmen, daß der Fall erfüllt sei, bei dem den beiden Anforderungen auf bestmögliche Weise entsprochen ist. (Dabei ist natürlich die Körpergestalt als unveränderlich angegeben.)

Die Behauptung, daß besonders der Bau des Tieres bestimmend sei für die Zahl der gebildeten Wellen, wird noch durch die Tatsache gestützt, daß das gleiche Individuum seine Wellenzahl unter gleichen Bedingungen konstant beibehält.

Die Rückwärtsbewegung in Zwangslagen wird uns auch verständlich, wenn wir Bau und Anordnung der Kutikula, überhaupt des Hautmuskelschlauches in Berücksichtigung ziehen.

Die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Welle ist der Größe der Gegenkraft direkt proportional.

Diese Größe ist gegeben durch die spezifischen Eigenschaften des Hautmuskelschlauches.

Unter spezifischer Beschaffenheit des Mediums verstehe ich hier lediglich physikalische Momente, also Dichte, innere Reibung, Elastizität.

Besonders wichtig ist die Elastizität; wir haben ja schon gesehen, daß deren Vorhandensein Grundbedingung für das Zustandekommen einer Vorwärtsbewegung ist.

Hierhin gehört auch die Erklärung für die Erscheinung, daß sich die Wellenamplitude in Medien größerer Dichte verkleinert. Zum Fortbewegen des Nematodenkörpers, der als Massengebilde eine bestimmte Trägheit besitzt, ist eine ganz bestimmte minimale Gegenkraft erforderlich. Ist diese also bei normaler Stellung der Wellen (Achsenwinkel = 45°) und bei maximaler Fortpflanzungsgeschwindigkeit derselben mit der vorhandenen gegenkrafterzeugenden Fläche nicht zu erreichen, so wird letztere vergrößert und dadurch auch die Gegenkraft gesteigert. Derart wird allerdings der Wirkungsgrad der Muskulatur verringert, aber bei geringem Widerstand ist er (bis zu bestimmter Grenze) doch noch genügend.

Das Zustandekommen von transversal stehenden Wellen haben wir uns so zu erklären. Mit steigender Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Wellen wächst auch der Widerstand im Medium. Dieser Widerstand kann schließlich so groß werden, daß der Körper gleichsam wie ein schwingender Faden fest aufgehängt im Medium ist. So kann an dem der Fortbewegung entgegengesetztem Ende Reflexion der Welle eintreten. Werden nun in gleichen Perioden mit den reflektierten stets neue Wellen erzeugt, so müssen fixe Knotenpunkte und damit stehende Wellen entstehen (Abb. 3). Durch die Bildung der stehenden Wellen sollte eigentlich die Fortbewegung gänzlich sistiert werden, denn es wird keine einseitig wirkende Gegenkraft mehr erzeugt. Wenn das Tier sich trotzdem noch langsam fortbewegt, so rührt das daher, daß die beiden Endstücke in der früher erwähnten Weise wirksam sind (Abb. 3).

Von einer Erörterung weiterer Faktoren, die die Schwimmbewegung irgendwie beeinflussen, sehe ich hier ab.

Zusammengefasst ergibt sich folgendes: Die Schwimmbewegung der Nematoden im homogenen Flüssigkeitsmedium beruht auf der Erzeugung von Deformationen im Medium durch transversalfortschreitende Wellen des Nematodenkörpers; es entstehen so einseitig wirkende, elastische Gegenkräfte, die dann dem Körper seine Bewegung erteilen.

Ganz rein finden wir diese Lokomotionsart nicht häufig, da auch unter den im Wasser lebenden Nematoden nur wenige frei herumschwimmen (z. B. manche *Mononchus*-Arten), ein Großteil aber im oder auf dem Schlamm lebt oder doch irgendwie mit festen Körpern in Verbindung steht; dies letztere sehr häufig mit Hilfe der Schwanzdrüsenzellen und des von diesen abgesonderten Sekretes. So verstehen wir, daß mit dem

Aufenthalte im inhomogenen Medium mit allen Übergangsformen eine neue Lokomotionsart entsteht, die gerade gebunden ist an das Vorhandensein von starren, d. h. nicht vom Orte beweglicher Teile.

Die Schlängelbewegung im inhomogenen Medium beruht auf dem Prinzip, daß nach Fixierung eines Körperteils der Schwerpunkt nach vorn bewegt wird, das eine Mal durch Muskelkraft (Krümmung), das andere Mal durch Elastizität des Kutikularschlauches (Streckung) (Abb. 7). Es ergibt sich daraus, daß Form und Zahl der Krümmungen direkt von gar keinem Einfluß sind; es kommt lediglich auf die Strecke an, die der Schwerpunkt nach vorn zurücklegt. Die Art der Krümmungen ist in Abhängigkeit von der Beschaffenheit des Mediums; bei Schlammformen, denen der Wohnraum relativ wenig fixe Teilchen zur Verfügung stellt, ist noch eine gewisse Regelmäßigkeit da. So legt z. B. *Dorylaimus stagnalis* Dujardin regelmäßig sein Vorder- und Hinterende nach der gleichen Seite ein bis sie zum Kreis geschlossen sind, ja die Krümmung geht weiter, bis der Körper einen Kreis mit doppelter Begrenzung bildet. Ganz regelmäßig wird der Kreis wieder abgerollt, geht über in die Gerade und die Krümmung bildet sich in gleicher Weise nach der anderen Seite hin. Wo aber mehr fixe Teilchen vorhanden sind, da wird die Form der Krümmung bedingt durch die Form des Zwischenraumes zwischen den fixen Partikeln. Die Bewegung der Erdnematoden zeigt dies deutlich. Vielfach scheinen diese überhaupt nicht mehr fähig zu sein, geometrisch regelmäßige Krümmungen zu bilden, denn, ins Wasser gebracht, machen sie alle möglichen unregelmäßigen Bewegungen. Auf die Art der Festheftung an den fixen Teilchen komme ich weiter hinten im Zusammenhang mit *Hoplolaimus rusticus* (Micoletzky) zu sprechen⁵⁾.

Im Laufe des Winters 1918/19 hatte ich Gelegenheit, in nächster Umgebung von Hofwil über 30 Exemplare des bisher nur in einem Stück gefundenen *Hoplolaimus rusticus* (Micoletzky) zu sammeln. Die starke Entwicklung der Ringelung drängte einem sofort die Frage nach der Kausalität dieser Gestaltung auf. Bevor wir darauf eintreten, sollen die Angaben Micoletzky's über diese Form noch etwas ergänzt werden. Die Größenverhältnisse sind folgende:

♀: Länge	= 0,64 mm	$\alpha = 6 - 13$	} am lebenden Tier
Dicke	= 0,048 mm	$\beta = 3 - 5$	
		$\gamma = 17$	
Oesophagus	= 0,176 mm	$n = 1$	
Stachel	= 0,076 mm		
Schwanz	= 0,038 mm		Ringelzahl = 98

5) *Hoplolaimus rusticus* Micoletzky = *Criconema rusticum* Micoletzky, Freilebende Süßwasser-Nematoden der Bukowina. Zool. Jahrbücher Abt. f. System. Geogr. u. Biologie der Tiere. Bd. 40. Heft 6, 1917, S. 576.

juvenile: Länge = 0,307 mm $\alpha = 10$
 Dicke = 0,031 mm $\beta = 2,7$
 $\gamma = 15$
 Oesophagus = 0,1143 mm (n=2)
 Stachel = 0,048 mm
 Schwanz = 0,02 mm n = 10

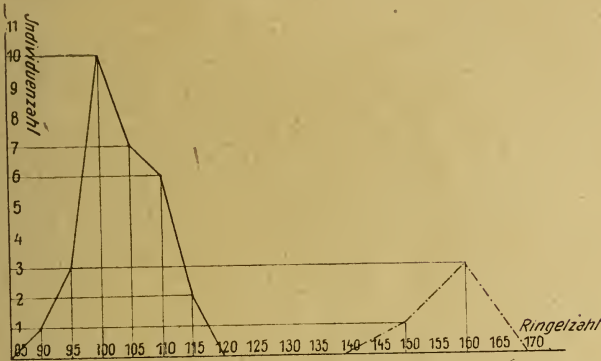


Abb. 9. *Hoplolaimus rusticus* (Micoletzky). Variationskurve für Verhältnis Ringelzahl zu Individuenzahl. Der punktiert gezeichnete Teil der Kurve bezieht sich auf die im Text erwähnten Jugendformen mit der sehr hohen Ringelzahl.

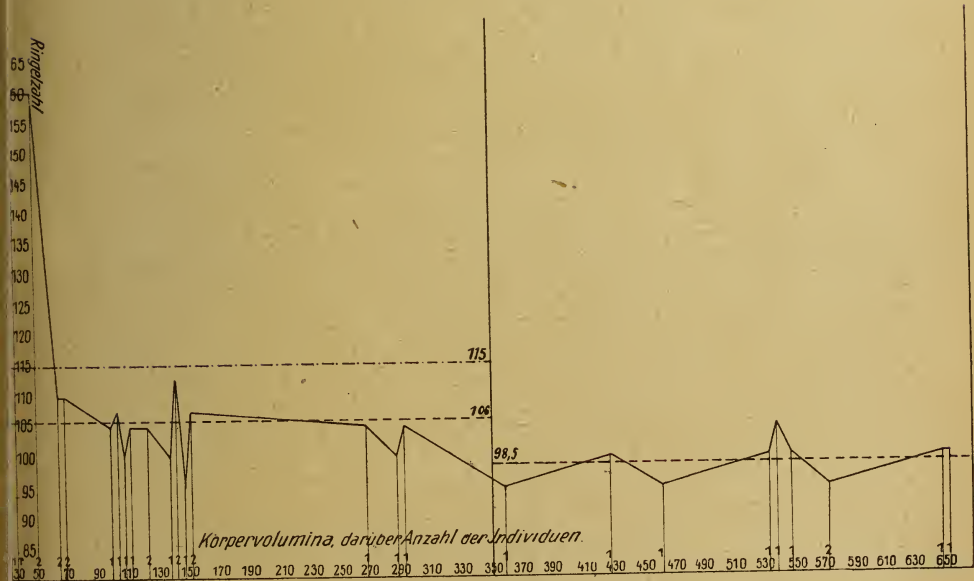


Abb. 10. *Hoplolaimus rusticus* (Micoletzky). Variationskurve für Verhältnis Ringelzahl zur Körpergröße. Weil die Länge variabel ist, so wurde statt dieser als Maß das Körpervolumen gewählt. Die da angeführten Zahlen sind nicht absolute, sondern sie ergaben sich bei der Volumberechnung direkt aus den Mikrometerwerten. Für die jugendlichen Formen ergibt sich als Durchschnitt der Ringelzahl = 115, wenn die besonderen Formen mitgerechnet werden; schaltet man sie aus, so ist der Wert = 106. Die größeren Exemplare weisen durchschnittlich die Ringelzahl 98,5 auf. Die Zahl der untersuchten Individuen ist in allen Tabellen 33.

Körperform plump, nach den Enden hin wenig verschmälert. Kutikula stark quer geringelt (mittlerer Abstand der Querringel bei ausgewachsenen Tieren $2,7 \mu$), borstenlos, aus zwei Schichten bestehend, beide quergeringelt. Die von Micoletzky aufgeführte dritte, ungeringelte Schicht ist nicht mehr Kutikula, sondern stellt die Hypodermis dar. Die Ringelzahl ohne Anfangs- und Endstück schwankt zwischen 90 und 120 bei erwachsenen Tieren; die meist gefundene Zahl ist 100 (Abb. 9). Jugendliche Tiere scheinen zahlreichere, dafür aber kleinere Ringel zu besitzen; es wird da die Zahl 160 erreicht (Abb. 10, 11)⁶⁾.

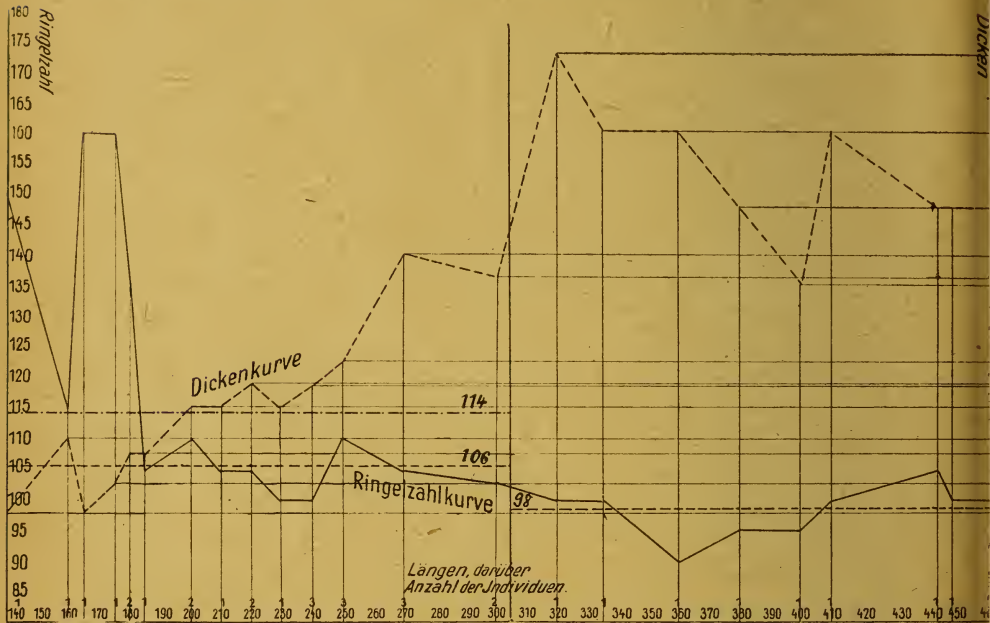


Abb. 11. *Hoplolaimus rusticus* (Micoletzky). Variationskurven für Verhältnisses Länge zu Ringelzahl und Länge zu Dicke. Die Zahlen sind direkt die Mikrometerweite. Die Dicken sind rechts, die Ringelzahlen links aufgetragen; die Dickenkurve ist gestrichelt gezeichnet. Die Durchschnittswerte für die Ringelzahl sind in gleicher Weise wie in Abb. 10 eingezeichnet.

Wie aus Abb. 10 und 11 zu sehen ist, ergibt sich mit zunehmender Körpergröße ein Abnehmen der Ringelzahl (auch abgesehen von den erwähnten besonderen Formen). Bei der Häutung der Tiere wird die neue Kutikula Hautringel in kleinerer Zahl, dafür aber in desto mächtigerer Ausbildung bekommen. Die Form der Ringel ist aus Abb. 8 ersichtlich; der äußere Rand ist zugespitzt und stets nach hinten gerichtet und was besonders bemerkenswert

6) Ob diese Formen mit der Ringelzahl 160 wirklich zu *H. rusticus* gehören, kann ich nicht sicher sagen, da andere, ungefähr gleich große Tiere, eine weit kleinere Ringelzahl besitzen (Abb. 10, 11.). Andere Unterschiede konnte ich keine feststellen. Ich rechne deshalb die Formen vorläufig auch zu *H. rusticus*; in den Variationskurven wird ihre besondere Stellung aber jeweils durch andere Strichweise oder durch Anmerkung angedeutet.

ist, nicht glatt, sondern mit ganz kleinen Zähnnchen oder zapfenförmigen Fortsätzen versehen; diese schwanken bei verschiedenen Individuen in ihrer Größe stark und sind zudem unregelmäßig angeordnet. Auch diese Gebilde sind in der Regel nach hinten gerichtet.

Meist zeigen die Tiere Stellen (ca. 1—4) mit unvollständigen Ringeln, die nur etwa halb um den Körper gehen. Die Lage dieser Stellen scheint keine gesetzmäßige zu sein.

Der After liegt in der Mehrzahl der Fälle zwischen dem 7. und 8. Ring vor der Schwanzspitze, doch variiert die Zahl der Schwanzringel zwischen 6 und 10.

Kopffende nackt.

Mundhöhle mit kräftigem Stachel; dieser bis 76 μ lang, hinten deutlich dreieckknöpft; an den Knöpfen der Ansatz der Stachelprotraktoren. Stachellumen fein, nach vorn hin gleichmäßig sich verengernd. Vorn läuft der Stachel in einem chitinösen Gleitring. Oesophagus mit zwei Erweiterungen (Abb. 8 a), die vordere mit teilweise muskulöser Wand und erweitertem Lumen stellt die Saugpumpe für den Stachel dar. Das Lumen hat einen Querschnitt wie die Abb. 8 b und c es zeigen. Bei der Kontraktion der Muskulatur werden die ungestülpten Stellen nach außen gezogen, sodaß das Lumen dann fast einen kreisförmigen Querschnitt erhält (Abb. 8 c). Die Kutikularschicht der Wand ist relativ dünn. Der ganze übrige Oesophagus weist keine Muskulatur mehr auf; er ist erfüllt von einer Protoplasmamasse, die bei der Muskelkontraktion des ersten Bulbus nach vorn und besonders nach hinten in die zweite Erweiterung gedrängt wird. Das Lumen wird im zweiten Bulbus kaum merklich erweitert. Eine Ventilvorrichtung, die ein Rückfließen der aufgenommenen Nahrung verhindern würde, fehlt.

Darm körnig, oft mit verschieden großen Fetttropfen in der Wandung. Er ist seiner ganzen Länge nach ausgiebig in der Leibeshöhle verschiebbar, wovon dann bei der Lokomotion Gebrauch gemacht wird. Die weiblichen Geschlechtsorgane sind paarig symmetrisch. Vorn reichen sie bis an den Oesophagus, nach hinten bis gegen den Anus. Das einzige reife Weibchen, das mir leider infolge zu starker Erwärmung vor der eigentlichen Untersuchung stark Schaden litt, hatte 16 reife Eier in seinen Uterusästen.

Dem stumpfen Schwanz fehlt die Schwanzdrüse (Abb. 8 d). Einen Exkretionsporus konnte ich nur in einem Falle feststellen; er lag beim 28. Ring von vorn gerechnet (Abb. 8 a). Der Nervenring ist dagegen deutlich, er liegt zwischen vorderem und hinterem Bulbus. In seiner unmittelbaren Nähe liegen rundliche Gebilde in größerer Zahl, die ich als Ganglienzellen auffasse.

Lebensweise:

Hoplolaimus rusticus lebt in kompakter, nicht sehr feuchter Erde in einer Tiefe von ca. 10—30 cm unter der Oberfläche. Er ernährt sich, indem er mit seinem Stachel den Pflanzenwurzeln Säfte entzieht. Meist

ist er an Baumwurzeln zu finden, wo nur wenige andere Nematoden neben ihm vorkommen. Ferner scheint er besondere Baumarten andern vorzuziehen; an der Fundstelle waren Fichten-, Eschen-, Hollunder- und Robinienwurzeln im Boden. Die Mehrzahl der Tiere fand sich aber an den Robinienwurzeln. Zum Ansaugen stellt sich das Tier in eine Gerade senkrecht zur Wurzeloberfläche, dann wird der Stachel in die harte Wurzel eingebohrt, bis er das nährstoffführende Gewebe erreicht. Durch rhythmische Kontraktion der Oesophaguskulatur wird im ersten Bulbus das Lumen erweitert und verengt. Die Kontraktion (Volumvergrößerung = Ansaugen) dauert ca. 1 Sekunde. Das Erschlaffen erfolgt viel rascher, so daß sich das Lumen schnell verengt und nur ein kleiner Teil des eingesaugten Saftes Zeit hat, durch das enge Stachellumen rückwärts in die Wurzel zu fließen; alles andere wird in den Darm gedrängt. Im beobachteten Falle fand ungefähr alle 4—5 Sekunden eine Kontraktion statt.

Nach diesen Bemerkungen sollen nun die Beobachtungen über die Bewegungsart des Tieres dargestellt werden; diese interessieren uns hier hauptsächlich.

Hoplolaimus rusticus ist ein sehr träges Tier; im allgemeinen wird man ihn unter dem Mikroskop kaum in Bewegung sehen, besonders ältere Tiere nicht. Jüngere Stücke mit noch nicht so starker Ringelung sind etwas lebhafter als alte; erstere krümmen sich etwa halbkreisförmig ein, abwechselnd nach der einen und dann nach der andern Seite, aber auch bei ihnen ist die Bewegung sehr langsam. Bei ältern Tieren finden diese Körperkrümmungen fast gar nicht mehr statt; dagegen kann man hier nun eine ganz andere Art der Lokomotion beobachten, nämlich eine Vorwärtsbewegung durch Längenveränderung. Kontrahiert sich die Körpermuskulatur auf allen Seiten eines Querschnittes, so muß der Körper verkürzt werden. Ist bei dieser Kontraktion ein anderer Körperteil an einem starren Körper fixiert, so muß der sich kontrahierende Körperteil einen Ortswechsel vollführen.

Diese Bewegung und Längenveränderung konnte ich in größerem oder kleinerem Maße bei sämtlichen lebend gefundenen Tieren beobachten. In einem Falle, wo ich maximale Verkürzung annehmen darf, betrug die Dickenzunahme ca. 13 % des Durchmessers bei größter Länge. Die Längenzunahme war 45 % der Länge bei Maximalverkürzung. Bei normaler Fortbewegung ist wohl die Längenzunahme etwa 15—20 % der Minimallänge. Befindet sich das Tier in einem Medium mit wenig festen Haltepunkten, so wird meist nur ein Teil des Körpers kontrahiert und wieder gestreckt. Während der Bewegung gleitet der Darm in der Leibeshöhle nach vorn oder hinten; er kann sich bei Maximalverkürzung auch etwas fälteln. Zur Fortbewegung sind unbedingt feste Teilchen notwendig. An diesen Teilchen hält sich das Tier fest, indem es mit den nach hinten gerichteten Kanten der Ringel und ihren feinen Zähnelungen sich verstemmt. Noch scheinbar recht glatte Körper können so als Stützpunkte benutzt werden; auch genügen

ganz kleine Vorsprünge und Kanten, wie sie fast alle festen Teile aufweisen, aus denen die Erde zusammengesetzt ist. Wir sehen also, daß es vor allem die Hautringel sind, die ein Festhalten zur Fortbewegung ermöglichen. Rückwärtsbewegungen sah ich das Tier nie ausführen. Versuchen wir auch hier die wirkenden Kräfte zu erkennen; es sind:

1. Die Muskelkraft.

2. Die elastische Kraft der Kutikula.

Die Fortbewegung geschieht nun folgendermaßen: Wir nehmen an, das Tier habe sein Vorderende im umgebenden Medium so fixiert, daß ein Rückgleiten nicht mehr möglich ist. In diesem Moment beginnt die Muskulatur auf dem ganzen Körperquerschnitt sich zu kontrahieren (Abb. 12 a). Unter Überwindung der elastischen Gegenkraft der Kutikula wird so der Körper verkürzt (Abb. 12 b). Weil das Vorderende aber fixiert ist, so wird mit der Verkürzung das Rückende nach vorn gezogen, d. h. der Schwerpunkt in der Lokomotionsrichtung vorwärts bewegt. Hat die Muskulatur ihr Kontraktionsmaximum erreicht, so beginnt sie zu erschlaffen; jetzt wird aber der Körper durch die elastisch gespannte Kutikula, indem sich diese streckt, wieder auf die ursprüngliche Länge gebracht (Abb. 12 c). Sobald diese Streckung beginnt, wird der Körper im umgebenden Medium nach hinten fixiert, so daß sich das Vorderende nach vorn hin bewegen muß, was natürlich einer Verschiebung des Schwerpunktes in der Lokomotionsrichtung gleichkommt. In dieser Weise geht die Fortbewegung weiter, indem immer abwechselnd Muskulatur und Elastizität der Kutikula in Wirkung treten.

Um diese Bewegungsart richtig zu verstehen, müssen wir den Anschluß an die Formen mit Schlängelbewegung im inhomogenen Medium suchen. Denn es steht fest, daß die Lokomotionsart bei *Hoplolaimus* sekundär entstanden und von der erwähnten Schlängelbewegung abgeleitet ist. Dies soll in folgendem dargelegt werden.

Gehen wir aus von einer Form mit ungeringelter, nicht besonders verdickter Kutikula. Sie wird gemäß ihrem Baue im inhomogenen Medium die Schlängelbewegung ohne Längenveränderung zeigen. Ihr Lebensraum wird aber auf mehr lockere oder flüssige Medien beschränkt sein; denn in einigermaßen kompakten wird sie in der Bewegung gehemmt.

Das bloße Schlängeln bringt das Tier nicht mehr vorwärts, da infolge des festen Mediums das Schlängeln nicht mehr zur vollen Wirkung kommt. Es sollten also Einrichtungen geschaffen werden, die dem Tiere gestatten, auf andere Weise vorwärts zu kommen. Solche Einrichtungen sind nun in der Tat bei einzelnen Nematodenformen vorhanden und wir sehen in ihnen Anpassungserscheinungen. Derartig angepaßte Formen sind die Vertreter der Gattung *Hoplolaimus* und ihre Verwandten. Wir können bei ihnen prächtig eine fortschreitende Stufenreihe steigender Anpassung sehen und wollen im nachfolgenden darauf näher eintreten. Wir halten natürlich dafür, daß diese als Anpassungserscheinungen zu beurteilenden Neueinrichtungen auf negativem Wege entstanden sind und gleich von Anfang an erhaltungsmäßig waren. Bei

unsern Formen kommt es zuerst zur Ausbildung einer Querringelung. Diese bietet mehrfache Vorteile für die Lokomotion des Trägers.

Bei gleicher Dicke der Kutikula wird durch die Ringelung die Beweglichkeit wesentlich erhöht. Gleichzeitig aber geben die Ringel ein zum Festhalten bei der Fortbewegung sehr brauchbares Werkzeug ab, so daß dadurch das Tier in den Stand gesetzt wird, sich schon in einem recht kompakten, inhomogenen Medium aufzuhalten und zu bewegen. Natürlich ist das Krümmungsvermögen um so größer, je höher die Ringelzahl ist. Zuerst werden also viele, kleine Ringel gebildet.

Diese selbst weisen noch keinerlei Differenzierungen auf; die Kutikula ist überall gleich dick und ein Ringel sieht von vorn und hinten betrachtet genau gleich aus. Eine solche Ausbildung der Hautringelung finden wir bei einer sehr großen Zahl der freilebenden Meeres-, Erd- und Süßwassernematoden; für uns ist speziell wichtig, daß sie in sehr typischer Ausbildung bei den Gattungen *Tylenchus* (Abb. 13a, a') und *Aphelenchus* vorhanden ist. Bei der Fortbewegung zeigen die genannten Formen noch absolut keine Längenveränderung. Von diesen Formen geht die Entwicklung weiter. Für einen Lebensraum mit extremen Bedingungen, z. B. harte Erde, ist diese Ausbildungsstufe noch nicht recht geeignet. Die Haut ist da noch zu schwach, um all die mechanischen Schädigungen auszuhalten. Soll eine Form entstehen, die für diesen Lebensraum paßt, so ist für sie erste Bedingung die weitere Festigung, d. h. Verdickung der Kutikula. Diese erfolgt in der Tat, hat daher zur Folge, daß

1. die Ringelzahl kleiner, der einzelne Ringel aber größer wird,
2. die Muskulatur sich verstärkt, denn die dickere Kutikula setzt der Kontraktion einen stärkeren Widerstand entgegen.

Derartige Verhältnisse zeigt *Hoplolaimus tylenchiformis* v. Dada y⁷⁾ (Abb. 13b). Die Ringel zeigen noch gleichmäßige Rundung; bilden also noch keine nach hinten gerichtete Kante. Aus dem Bau der Ringel können wir mit ziemlicher Sicherheit schließen, daß hier noch keine merkliche Längenveränderung bei der Lokomotion stattfindet. Diese finden wir aber bei der folgenden Form, dem *Hoplolaimus rusticus* (Micoletzky) (Abb. 13c). Durch Differenzierung des einzelnen Ringels hat dieses Tier die Fähigkeit erlangt, seine Körperlänge im Interesse der Lokomotion zu verändern. Der Ringel ist nach vorn und hinten nicht mehr gleich ausgebildet, sondern er wird nun in bezug auf einen mittleren Querschnitt asymmetrisch. Nach hinten bildet er nämlich eine wallförmige mehr oder weniger scharfkantige Vorwölbung, die den nachfolgenden Ringel teilweise überragt. So sind die Ringel gleichsam ineinander ge-

7) Von Daday, Untersuchungen über die Süßwasser-Mikrofauna Paraguays. Zoologica, Heft 44 p. 62. Stuttgart 1905.

schachtelt. Bei der Bewegung kann nun eine Längenveränderung wohl stattfinden; die Ringel werden einfach etwas mehr oder weniger ineinander geschoben. Die Stellen der Kutikula (Abb. 8e), die diese Verschiebung hauptsächlich bewältigen, sind natürlich nicht verstärkt. Sie haben ihre Bedeutung als schützendes und deckendes Organ, weil gleichsam auf der Innenseite liegend, verloren; weiter setzen sie auf diese Art der deformierenden Muskulatur keinen allzugroßen Widerstand entgegen. Hingegen müssen sie doch so dick sein, daß sie genügend Elastizität besitzen, um den Körper entgegen den Widerständen der Umgebung zu strecken. Durch eine derartige Ringelausbildung wird gleichzeitig noch eine weitere Forderung im Interesse der Beweglichkeit des Tieres erfüllt. Sobald eine Längenveränderung bei der Lokomotion möglich ist, geht diese nicht mehr in einer Schängellinie, sondern in einer Geraden. Es müssen also irgendwelche besonderen Vorrichtungen vorhanden sein, die ein Fixieren eines Körperteils zum Fortbewegen des andern ermöglichen. Bei glatter Körperoberfläche wäre dies unmöglich. Die nach rückwärts gerichteten, wallförmigen Umbiegungsstellen der Ringel verhindern in vorzüglicher Weise ein Rückwärtsgleiten des Tieres bei der Lokomotion, indem sie an jedem Gegenstand, der auch nur einen kleinen Halt gewährt, sich verstemmen können. Gegen eine Bewegung nach vorn wird von einem solchen Ringel der kleinstmögliche Widerstand gesetzt.

Welche Vorteile hat diese Lokomotionsart im Vergleich zu der Schängelbewegung? Beiden gemeinsam ist, daß die eine Wirkungsgröße durch Muskelarbeit (hier Krümmung, dort Verkürzung), die andere durch die Elastizität der Kutikula (hier Streckung, dort Verlängerung) geleistet wird. Bei der Schängelbewegung wird stets nur eine gewisse Komponente der gesamten Muskelarbeit zur Fortbewegung verwendet; alle übrige Arbeit ist für das Tier verloren. Fassen wir den einzelnen Ringel des *Hoplolaimus rusticus* als starres Gebilde auf — dies sind wir berechtigt zu tun —, so zeigt sich, daß sich die Muskulatur genau in der Richtung der Fortbewegung kontrahiert, also die volle Arbeit des Muskels in Wirkung tritt. Diese Überlegung zeigt mit aller Deutlichkeit den Nutzen dieser Bewegungsart für den Träger und ihre Überlegenheit in harten Medien über die Schängelbewegung.

Ich habe vorhin erwähnt, daß die nach innen gekehrten Falten der Ringel (die Ringelfurchen) nicht besonders verdickt sind; dagegen können es nun die nach außen gerichteten Teile, die eigentlichen Ringelwölbungen, die starker mechanischer Schädigung ausgesetzt sind, sein. Ohne die Beweglichkeit zu beeinträchtigen, dürfen sie dicker werden und dann bieten sie dem Tier auch größeren Schutz (Abb. 8e). Selbstverständlich wird mit dieser Entwicklung der Ringelung die Zahl der Ringel wieder kleiner im Vergleich zu der vorgenannten Art; das Tier nimmt auch wieder an relativer Dicke zu (Abb. 14 c).

Interessant ist, wie diese Vorgänge sich nun auch in der Ontogenese des Tieres widerspiegeln. Wie die Variationskurven zeigen, haben die jugendlichen Tiere durchschnittlich eine höhere Ringelzahl als die ausgewachsenen. Auch sind die Ringel bei den jungen Exemplaren noch viel weniger typisch ausgebildet; sie ähneln vielmehr denen von *Hoplolaimus tylenchiformis* v. Daday. Sie zeigen nur eine kleine Längenveränderung bei der Fortbewegung, dagegen machen sie in recht erheblichem Maße Krümmbewegungen. Alle diese Tatsachen sind für unsere Auffassung der Dinge wichtig.

An dieser Stelle möchte ich noch eine weitere Tatsache streifen, nämlich die gewaltige Entwicklung des Saugstachels bei *Hoplolaimus rusticus*. Sie steht gewiß in ursächlichem Zusammenhang mit der starken und besonderen Entwicklung des Hautpanzers. Ein so großer Stachel kann nur dann von Nutzen sein, wenn er auch richtig gebraucht werden kann. Dazu ist vor allem nötig, daß das Gestell, die Unterlage, auf der er arbeitet, die nötige Festigkeit und Stabilität besitzt, damit der Stachel stets die richtige Lage und Führung hat. Diese feste Unterlage aber wird gebildet durch den Hautpanzer. Dieser besitzt auch die Fähigkeit, sich als „Gestell“ fest im Boden verankern zu können, nämlich mit Hilfe der Ringelung. Um den großen Stachel vorzustoßen und in harte Pflanzenteile einzubohren, ist eine große Kraft erforderlich. Dazu ist ein starker Stachelprotraktor da. Ein solcher Muskel erfordert feste, starre Ansatzstellen; diese bietet wieder der Hautpanzer.

In harter Erde finden wir im allgemeinen auch stark mechanisch geschützte Pflanzenwurzeln. *Hoplolaimus rusticus* lebt aber gerade in solcher Erde mit harten Pflanzenwurzeln⁸⁾. Bezüglich der Herkunft und Entstehungsweise dieser Übereinstimmung, dieser Abhängigkeit, dieses Zusammenspiels, halten wir dafür, daß die Natur versuchsweise Gestaltungen schafft; von diesen bleibt nur was in die Umwelt, ins große System hineinpaßt und hier erhaltungsmäßig, bzw. erhaltungsmäßiger ist.

Eine dem *Hoplolaimus rusticus* (Micoletzky) analog entwickelte Hautringelung besitzen nun ferner auch *Hoplolaimus morgensis* (Hofmänner)⁹⁾ und *Hoplolaimus heideri* (Stefansky)¹⁰⁾. Doch fehlt letzteren zwei Arten die erwähnte feine Zähnelung an den Hinterrändern der Ringel. Diese Zähnelung ist nun sehr wichtig zum Verständnis der Hautgestaltung einiger weiterer Formen; sie deutet uns nämlich an, in welcher Weise die Weiterentwicklung vor sich ging, wie wir die Stufenreihe weiter aufzubauen haben. Ein Ringel mit ungezähntem, glattem

8) Micoletzky fand sein einziges Exemplar in einem Brunnen der Bukowina. Es liegt nahe, anzunehmen, es sei aus der Erde dorthin verschwemmt worden.

9) B. Hofmänner und R. Menzel, Die freilebenden Nematoden der Schweiz. Revue suisse de Zoologie, Volume 23, Nr. 5, p. 207—211.

10) W. Stefansky, Die freilebenden Nematoden des Inn. Zool. Anzeiger, Bd. XIV, Nr. 12, p. 383, 1916.

Rande wird noch nicht an jeder kleinen Unebenheit Halt fassen können, wie es ein solcher mit gezähntem Rande imstande ist zu tun. Ein Vorhandensein von Vorsprüngen, von Zähnen, Schuppen, Stacheln u. s. w. an den Ringeln muß dem Tiere Vorteile bringen durch weitere Erleichterung der geradlinigen Fortbewegung, des Ortswechsels und vielleicht auch durch Vermehrung des Schutzes im Sinne steigender Bewaffnung. Daraus erhellt, daß eine solche Umformung des Ringelrandes sicher erhaltungsmäßig sein muß. Wie gesagt, finden wir die ersten Anfänge zu dieser Weiterdifferenzierung schon bei *Hoplolaimus rusticus*. Wichtig dabei ist, daß besonders die Ringel an der hinteren Körperhälfte diese Erscheinung zeigen, wobei wir noch berücksichtigen müssen, daß es vor allem der hintere Körperabschnitt ist, der beim Vorstoßen des Kopfabschnittes zum Überwinden der Widerstände sich feststellen muß. Die Bildung erfährt nun in der steigenden Stufenreihe eine Weiterentwicklung. So finden wir bei *Hoplolaimus Guerni* (Certes)¹¹⁾ jeden Ringel mit einem Kranz von Schuppen bedeckt, die nach hinten in eine Spitze endigen (Abb. 13f). Schon Certes weist hin auf die Möglichkeit der großen Längen- resp. Dickenveränderung dieser Art. Das Tier ist ein Sphagnumbewohner. Daß ihm bei der Fortbewegung mit Hilfe der Längenveränderung diese Schuppen sehr zu statten kommen, ist bei dem Bau der Sphagnumpflanze leicht ersichtlich; denn so kann ein Festhalten an den feinen, aber doch relativ starren Blatt- und Stengelteilen erfolgen. Große Kontraktionsfähigkeit ist natürlich auch von besonderem Nutzen; denn dann brauchen die Fixierungspunkte nicht so nahe beieinander zu liegen. Noch weiter in dieser Richtung geht die Differenzierung bei *Hoplolaimus squamosus* (Cobb) = *Jota squamosum* Cobb¹²⁾. Hier zerfällt der Hautringel in acht einzelne breit-schuppenförmige Gebilde. Wahrscheinlich ist schon hier die einzelne Schuppe gegenüber der benachbarten etwas beweglich. Deutlicher wird diese Erscheinung bei *Hoplolaimus octangulare* (Cobb)¹³⁾. Jeder Ringel trägt da acht stachelartige, nach hinten gerichtete Schuppen, die dann alle in Längsreihen liegen. Ihre Einfügung in den Ringel ist derart, daß sie gleichsam ein regelrechtes Gelenk besitzen. Die Kutikula ist an allen mechanisch gefährdeten Stellen mächtig entwickelt. So haben wir hier nicht nur eine erste Gliederung des Körpers in Querringel, sondern eine zweite, indem die Ringel selbst wieder eine Gliederung erfahren. Es muß dies als weitere Maßnahme zur Erhaltung und Steigerung der Beweglichkeit bei eben gesteigertem Körperschutz aufgefaßt werden. Der Bau dieser Tiere besitzt wieder recht große Eignung zum Leben in fester Erde. Auch hier ist die typische Parallele in der Ausbildung der Hautpanzerung und des Stachels da, wie dies ja über-

11) In B. Hofmänner und R. Menzel etc.

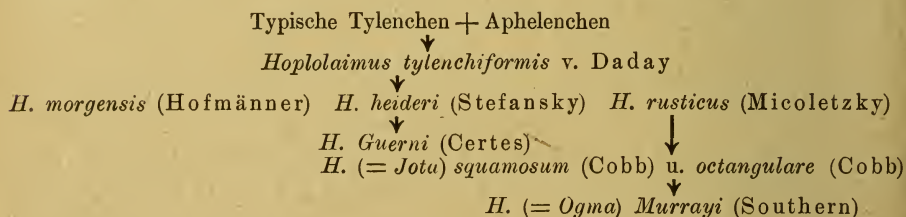
12) N. A. Cobb, „New Nematode Genera“ etc. Journal of Washington Academy of Sc. Vol. III, Nr. 16, 1913.

13) N. A. Cobb, North. American Free-Living Fresh-Water Nematodes. Am. Microsc. Soc. Vol. XXXIII, 1914.

haupt dem ganzen Formenkreis zukommt. Die Lebens- und Ernährungsweise des Tieres scheint mit derjenigen von *Hoplolaimus rusticus* ziemlich übereinzustimmen. Es fehlt ihm bloß der Saugapparat im Oesophagus. Nach der Beschreibung von Cobb¹⁴⁾ über seine Ernährungsweise preßt das Tier seinen Kopf, nachdem der Stachel in die Wurzel eingestoßen ist, fest an die Wurzeloberfläche an. Durch diesen Druck kann wohl der Saft in den Stachel und Oesophagus gepreßt werden. Daß aber das Tier diesen starken Druck ausüben kann, wird wieder nur durch die Ausbildung der Kutikula ermöglicht. Wir haben da die interessante Erscheinung, daß die Funktion der hochdifferenzierten Kutikula ein so wichtiges Organ wie den Saugapparat völlig überflüssig macht, daß dieser also zum Schwinden kommen kann.

Den bis jetzt als extrem bekannten Stand in der Ausbildung der Kutikula nach der beschriebenen Richtung hin erreicht *Hoplolaimus Murrayi* = *Ogma Murrayi* Southern¹⁵⁾ (Abb. 13e). Wie *Hoplolaimus octangulare* (Cobb) besitzen die Hautringel je acht Aufsätze, die als mächtige, nach rückwärts gebogene Stacheln ausgebildet sind. An ihrer Basis sind wieder Kutikularveränderungen, die wohl als Gelenk zwischen den einzelnen Ringelteilen funktionieren. Für eine Erdform würde sich dieser Bau nicht besonders eignen; dazu wären die Stacheln nur zu mächtig und zu abstechend. Das Tier wurde in der Tat auch nicht in der Erde, sondern in Moos gefunden. Für das Leben in Moos muß die Form als sehr gut angepaßt bezeichnet werden, da die Stacheln hier wieder in vorzüglicher Weise ein Festhalten ermöglichen.

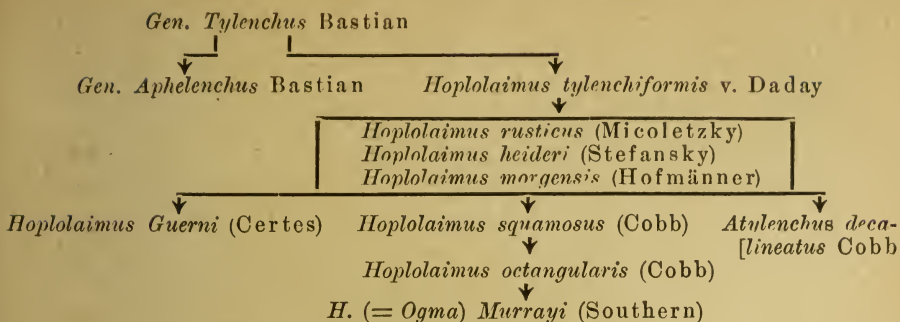
So sehen wir, daß die ganze Nematodengruppe der *Hoplolaimi* eine kontinuierliche Entwicklungsreihe bzw. Stufenreihe bildet von fast noch ungeringelten Formen bis zu Arten mit kompliziertem, stacheltragendem Hautpanzer. Diese Stufenreihe läßt deutlich folgenden Stammbaum erkennen:



Mit Einbezug auch der übrigen Organe, also mit Berücksichtigung der Gesamtorganisation, soweit sie heute bekannt ist, wird dieser Stammbaum nur wenig verändert. Er wird durch folgendes Schema unsern heutigen Kenntnissen entsprechend zum Ausdruck gebracht.

14) N. A. Cobb, Nematodes and their Relationships. Yearbook of Depart. of Agricult., 1914.

15) R. Southern, Nematelmia etc. Proceed. of the Rhoval Irish Academy. Vol. XXXI. Part. 54. 1914.



Das Genus *Tylenchus* Bastian ist sicher das ursprünglichste von allen. Es besitzt entweder keine oder nur noch wenig ausgeprägte Hautringelung, einen nicht besonders vergrößerten Mundstachel, der hinten stets dreigeknöpft ist, einen Oesophagus mit muskulösem Mittelbulbus (erweitertes Lumen) und mit Endbulbus. Die weiblichen Gonaden sind paarig; das Männchen besitzt noch eine Bursa. Von dieser Formengruppe gehen zwei Linien aus, eine zu *Aphelenchus* Bastian und die andere zu *Hoplolaimus* v. Daday.

Die *Aphelenchus*-Gruppe ist aus der *Tylenchus*-Gruppe hauptsächlich durch Rückbildung des hintern Oesophagealbulbus und seine Umformung in Mitteldarmgewebe hervorgegangen; dazu kommt vielfach das Bestreben, den Stachel schwächer zu gestalten und die weiblichen Gonaden von der paarigen in die unpaare Form überzuführen. Das Männchen hat zudem die Bursa völlig verloren. Diese Stufen- und wohl auch Stammesreihe endet mit *Aphelenchus* blind. Die *Hoplolaimen*linie geht nicht über *Aphelenchus*, sondern zweigt unmittelbar von *Tylenchus* ab. Bei *Hoplolaimus tylenchiformis* v. Daday ist neben der verstärkten Ringelung ein etwas vergrößerter Stachel, der hinten deutlich dreigeknöpft ist. Der Oesophagus besitzt zwei Anschwellungen; die mittlere ist muskulös mit erweitertem Lumen, die hintere ohne Muskelfasern¹⁶). Ferner sind die weiblichen Gonaden paarig symmetrisch. Alle diese Eigenschaften weisen deutlich auf eine Ableitung von *Tylenchus*.

Von da geht die Linie weiter zu *Hoplolaimus rusticus* (Micoletzky). Auch diese Art besitzt ja den typischen Oesophagus mit den zwei Anschwellungen. Die weibliche Gonade ist auch paarig. Leider ist das Männchen noch unbekannt; doch dürfen wir als sicher annehmen, daß eine Bursa nicht mehr vorhanden ist; denn die stark entwickelte Kutikula muß dies ausschließen. Stachel und Hautpanzer haben die erwähnte Weiterentwicklung erfahren. Der Nervenring ist wie bei *Tylenchus* zwischen den 2 Oesophagealbulben vorhanden; auch der Exkretionsporus fehlt nicht. *Hoplolaimus Heideri* (Stefansky) und *H. morgensis*

16) Das von Daday behauptete Fehlen der Afteröffnung beruht sicher darauf, daß das einzige Tier schlecht erhalten war und so der bei *H.* sonst schon schwer sichtbare Anus gar nicht mehr sichtbar war. Vorhanden ist er aber bestimmt.

(Hofmänner) gehören nach ihrer Panzerung ganz nahe zu *H. rusticus* (Micoletzky). Leider ist ihr Innenbau, speziell der Bau des Oesophagus, noch nicht genau bekannt. Doch glaube ich die Annahme machen zu dürfen, daß auch darin ziemliche Übereinstimmung mit *H. rusticus* vorhanden ist. Ich vereinige deshalb die drei Formen zu einer Gruppe.

Von da an müssen wir nun getrennte Wege in der Entwicklung annehmen. Zwei Linien zweigen seitwärts ab, die dritte nimmt geraden Weiterverlauf.

Die erste Seitenlinie wird dargestellt durch *Hoplolaimus Guerni* (Certes). Die Weiterentwicklung zeigt sich auch hier in der Hautpanzerung, indem die Ringel mit Schuppen bedeckt sind und zwar in recht großer Zahl. Besondere Veränderungen hat der Stachel erlitten; die Knöpfung am Hinterende ist nicht mehr vorhanden. Auch scheint es, daß der Oesophagus ziemliche Veränderungen in seiner Ausbildung erfahren habe; leider ist auch da nichts Genaueres bekannt. Alle diese Eigenschaften weist keine der übrigen Arten mehr auf; wir müssen diese Art deshalb wohl als Seitenlinie auffassen.

Ähnlich verhält sich *Tylenchus decalineatus* Cobb. Bei diesem Tiere haben sich Stachel wie Oesophagus in ihrer ursprünglichen *Tylenchus*-Form erhalten; dagegen ist die Kutikula weiter differenziert. Die starken Ringeln werden durch zehn Längslinien in je zehn Einzelstücke zerlegt. Ferner haben wir am Kopfende vier lange Borsten entwickelt. Dem Männchen fehlt eine Bursa. Das Tier nimmt durch das Vorhandensein der Kopfborsten eine ganz besondere Stellung ein. Überhaupt ist der Anschluß an die *Hoplolaimus rusticus*-Gruppe nicht ein ganz sicherer. Der Bau des Stachels und des Oesophagus läßt nämlich die Möglichkeit einer Entwicklung direkt aus *Tylenchus* offen.

Sehr schön in die Reihe einfügen lassen sich nun wieder *H. squamosus* und *H. octangularis* (Cobb). Die Entwicklung der Hautpanzerung kennen wir bereits. Der Stachel hat seine typische Form beibehalten und ist noch kräftiger geworden. Der Oesophagus wird reduziert, der Saugapparat kommt in Wegfall; es ist somit im Oesophagus keine Muskulatur mehr vorhanden, das Lumen ist nirgends erweitert. Der hintere Bulbus wird sehr klein. Zwischen diesem und dem vorderen Bulbus liegt der Nervenring. Die weibliche Gonade ist unpaar geworden, die Geschlechtsöffnung weit nach hinten gerückt. Das Männchen besitzt weder Bursa noch Analdrüsen mehr. Der Exkretionsporus ist noch da, allerdings schwer sichtbar. Auch zur letzten Form, zu *Hoplolaimus Murrayi* (Southern) geht die Entwicklung geradlinig weiter. Ausgangspunkt ist sehr wahrscheinlich *H. octangularis* (Cobb). Die bei diesem noch mehr schuppenförmigen acht Einzelteile der Ringel haben sich bei *H. Murrayi* zu starken Stacheln weiter entwickelt. Leider ist hier der innere Bau wenig bekannt; doch, soweit ersichtlich, scheint besonders der Oesophagus wenig von dem des *H. octangularis* (Cobb) abzuweichen. Geschlechtsreife Tiere sind bei *H. Murrayi* nicht gefunden

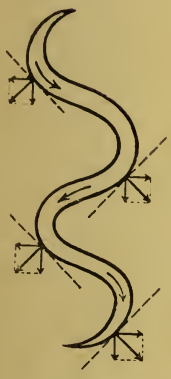


Abb. 1.

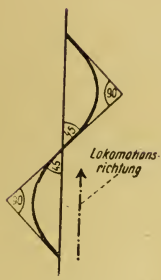


Abb. 2.

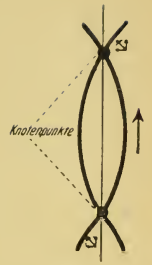


Abb. 3.

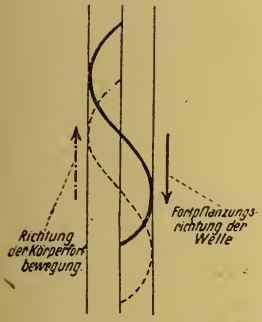


Abb. 4.



Abb. 5.

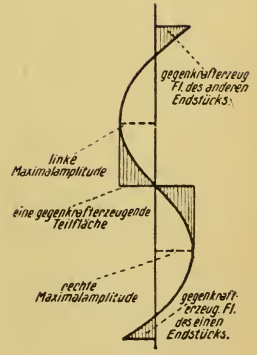


Abb. 6.

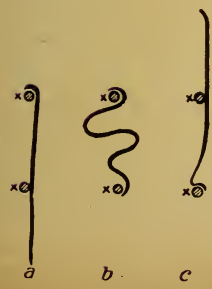


Abb. 7.



Abb. 8.



Abb. 8 a.

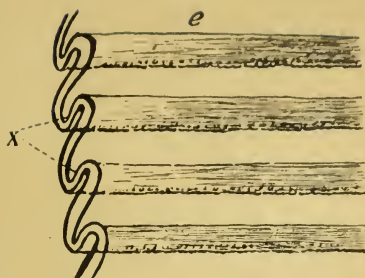


Abb. 8 e.

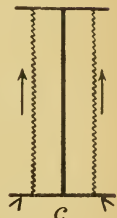
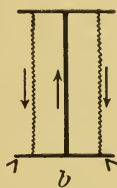
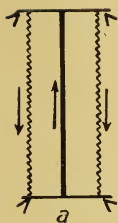


Abb. 12.

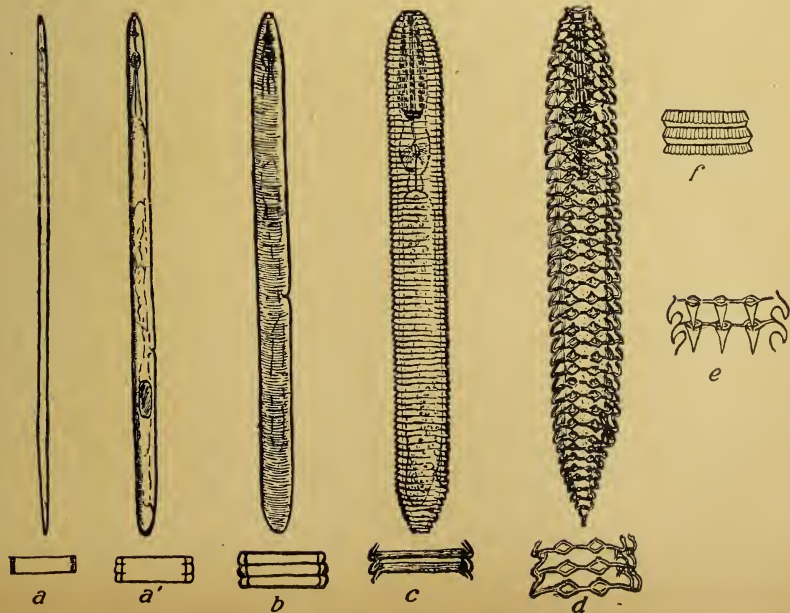


Abb. 13.

worden. Damit sind die in diesen Formenkreis einzubeziehenden Nematoden, die bis jetzt bekannt sind, wohl alle behandelt.

Wir sehen also diese Gestaltungsstufenreihe ursächlich innig verknüpft mit der Bewegungs- und Ernährungsweise der sie bildenden Tierformen. Gerade die Gestaltung der Haut bei den Vertretern dieser Stufenreihe und ihre Abhängigkeit von der Bewegungsart zu zeigen, war unser Ziel. Die geradlinige, durch Streckung und Verkürzung des Körpers dieser Nematodenformen zustande kommende Lokomotion darf als neue, bisher nur unsicher bekannte Art des Ortswechsels dem Schlängeln,

Klettern (Chaetosomatiden) und

Stelzen (Desmoscolesciden) angefügt werden. Damit kennen wir heute schon vier verschiedene Arten der Lokomotion bei Nematoden.

Erklärung der Abbildungen.

- Abb. 1. Schema der wurmförmigen Bewegung in einer Ebene (nach Stenpéll und Koch).
- Abb. 2. Schema einer sinusoiden Kurve bei der Lokomotion eines Nematoden mit dem charakteristischen Axenwinkel von 45° .
- Abb. 3. Schema für eine stehende Welle. Das besondere Verhalten der Endstücke ist zu beachten.
- Abb. 4. Schema für die Fortpflanzung der Welle und die Richtung der Körperfortbewegung.
- Abb. 5. Schema für die besondere Wirkungsweise des schlagenden Endteils.
- Abb. 6. Darstellung einer gegenkrafterzeugenden Teilfläche und den zwei gegenkrafterzeugenden Flächen der besonderen Endstücke. Diese Flächen sind von der Seite, also als Linien gesehen. Die Strichelung deutet die Projektionsebene an.
- Abb. 7. Schema für die Schlängelbewegung im inhomogenen Medium. \times = fixe Punkte.
- Abb. 8. *Hoplolaimus rusticus* (Micoletzky) a) Vorderende, Leitz $\frac{1}{12}$, Oel.-Im. Ok. 1 V = 525. b) Querschnitt durch *Oesophagusbulbus*, bei verengtem Lumen. Optik wie bei a. c) dito. bei erweitertem Lumen. Optik wie bei a. Man beachte, daß dabei der Umfang des Bulbus verkleinert wird. d) Schwanzringel, Leitz Obj. 7, Ok. 5 V = 750. e) Ringelung bei starker Vergrößerung. Zeiss, Achrom. 2 mm, Komp.-Ok. 18 V = 2250. Man beachte die Zähnelung der Ringel.
- Abb. 12. Physikalisches Schema für die Hoplolaimenbewegung. a) Fixierung nach hinten. Beginn der Muskelkontraktion (mittlere Linie), Erzeugung elastischer Gegenkräfte in der Kutikula (Randlinien). b) Fixierung nach hinten, Muskel in Maximalverkürzung, in Kutikula maximale elastische Gegenkraft. c) Fixierung nach hinten, Muskulatur erschlafft, Wirkung der elastischen Kraft, Körper gestreckt und nach vorn bewegt.
- Abb. 13. Stufenreihe der Hoplolaimiden. a) *Tylenchus gracilis* de Man. a') *Tylenchus robustus* d. M. b) *Hoplolaimus tylenchiformis* v. Daday. c) *Hoplolaimus rusticus* (Micoletzky). d) *Hoplolaimus octangularis* (Cobb). Unter dem Gesamtbild je ein Stück der Ringelung bei stärkerer Vergrößerung. e) Ringel von *Hoplolaimus Murrani* (Southern). f) Ringelung von *Hoplolaimus ouerni* (Certes). Man achte vor allem auf die Parallelität in der Entwicklung des Hautpanzers und des Stachels, ferner auf das Zunehmen der relativen Körperdicke mit steigender Reihe. (a und a' nach de Man, b nach v. Daday, d nach Cobb, e nach Southern, f nach Hofmänner.)

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1920

Band/Volume: [40](#)

Autor(en)/Author(s): Stauffer H.

Artikel/Article: [Beobachtungen u^lber die Lokomotionsart des Hoplolaimus rusticus \(Micoletzky\) und verwandter Formen, nebst einleitenden Bemerkungen u^lber die Lokomotion der freilebenden Nematoden u^lberhaupt 356-375](#)