©Faunistisch-Ökologische Arbeitsgemeinschaft e.V. (FÖAG);download www.zobodat.at

Faun.-ökol. Mitt. 4, 365–400 Kiel 1974

Nematoden (insbesondere Rhabditiden) des Strandanwurfs und ihre Beziehungen zu Krebsen

Von Walter Sudhaus

1. Einleitung

Die Lebewelt des Strandanwurfs war mehrfach der Gegenstand eingehender ökologischer Untersuchungen (Dürkop 1934, Backlund 1945, Remmert 1960a, Moeller 1965 u. a.), wobei das Schwergewicht auf den Arthropoden (Amphipoden, Milben, Collembolen, Coleopteren, Dipteren) lag. Während andererseits die Nematoden des Litoralbereichs von verschiedenen Autoren gründlich studiert wurden (eine Übersicht für die schleswig-holsteinische Küste gibt Gerlach 1954), wurde der Spülsaum nur in Ausnahmefällen mitberücksichtigt. Allein in neuerer Zeit beschäftigen sich einige Arbeiten speziell mit den Nematoden des Strandanwurfs (Inglis & Coles 1961, Riemann 1968b). Daß es sich dabei um einen Lebensraum handelt, der auch im Hinblick auf seine spezifische Nematodenfauna reizvoll ist und zudem nicht nur an der Strandlinie den Übergang vom Meer zum Land vermittelt, sondern auch als „Brücke" von einer freilebenden zur wirtsgebundenen und parasitischen Lebensweise angenommen werden kann, soll der folgende Beitrag zeigen.

2. Material und Methoden

Zu verschiedenen Zeiten des Jahres wurden am Bottsand an der Kieler Außenförde kleinere Proben verschiedenen Anwurfmaterials eingesammelt und in Petrischalen angesetzt. Die sich auf dem faulenden Substrat entwickelnden Nematoden wurden in Wärmestarre untersucht. Durch Zusatz verschiedenster faulender Substanzen (meist Kartoffelscheiben) wurden sie ständig in Kultur gehalten und forthin unter dem Binokular beobachtet. Weitere Materialproben, die zum Teil in Gläsern bei verschiedenen Temperaturen für eine spätere Untersuchung aufgehoben wurden, sammelte ich bei Rovinj (Istrien) und erhielt ich freundlicherweise durch Frl. C. Gack von Helgoland. Ferner wurde in Kiel und Rovinj 1971 begonnen, verschiedene Crustacea auf Nematoden abzusuchen.

---

* Meinem hochverehrten Lehrer der Zoologie, Herrn Prof. Adolf Remane, zum 75. Geburtstag. Dieser Aufsatz ist Teil einer Promotionsarbeit bei Herrn Prof. G. Osche, dem ich ebenso wie Herrn Dr. F. Riemann für eine kritische Durchsicht des Manuskriptes danke.

©Österreich-Ökologische Arbeitsgemeinschaft e.V. (ÖÖAG);download www.zobodat.at

3. Allgemeiner Teil

3.1. Strandanwurf als Lebensraum für Nematoden

Wie bereits an der Arthropodenfauna gezeigt ist, wurde der Spülsaum sowohl vom Meer als auch vom Land her besiedelt. Das gilt auch für die Nematoden. Mit den an den Strand geworfenen Algen werden ständig Nematoden des Phytals angespült, die auch, solange die Algen noch leben und von den Wellen überspült werden, im frischen Anspülicht weiterleben und sich unter Umständen sogar fortpflanzen. Aus dieser Gruppe fand ich nicht näher bestimmte Formen von Chromadoridae, Enoplidae und Monhysteridae. Ist das Substrat aber in Fäulnis übergegangen, so ist die Zahl der Nematodenarten stark eingeschränkt und wird vor allem von solchen der aus den verschiedensten terrestrischen saproben Substraten bekannten Gattung *Rhabditis* gestellt. Diese Formen haben den Spülsaum vom Lande her erobert, und zwar dreimal unabhängig, denn die drei bisher für den Strandanwurf typischen Arten sind nicht näher miteinander verwandt. Dominierend ist hier *Rhabditis marina*, die sich auf faulenden Algen zu Massenkulturen entwickelt; die beiden anderen Arten, *Rh. nidrosiensis* und *Rh. ocypodis*, scheinen demgegenüber seltener zu sein. Daneben konnte aber auch eine jeweils nicht näher untersuchte *Diplolaimella*- und eine *Enoplus*-Art (*Enoplus littoralis* Filipjev) gefunden werden, die ebenfalls „typische" Strandanwurfbewohner zu sein scheinen, da sie sich lange Zeit auf verschiedenen faulenden und auch salzlosen Substraten züchten ließen. Sie hielten sich in Kulturen von *Rhabditis marina* neben dieser scheinbar „unbegrenzt" (9 Monate); darum nehme ich an, daß sich diese verschiedenen Gattungen kaum Konkurrenz machen. Eine gewisse „Einnischung" war durch die sich auf dem ungleichen Substrat einstellende Zonierung deutlich: so bevorzugte *Rh. marina* in Massenkulturen die stark gärenden Stellen, während *Diplolaimella sp.* gehäuft an gealterten Stellen des Substrates auftrat. Andererseits scheint *Rhabditis marina* in Massenkulturen gewisse Milben des Anwurfs zu verdrängen. „So entwickelten sich in manchen Zuchten Massen von Nematoden, die in dicker Schicht die Algen bedeckten. In solchen Zuchten gedieh *Thinoseius fucicola* nicht" (Remmert 1956, S. 152). Ob es sich in diesem Fall wirklich um *Rhabditis marina* handelte, ist nicht bekannt, doch sind mir ähnliche Fälle, in denen saprobionte Milben von sich in ungeheuren Mengen entwickelnden Rhabditiden verdrängt werden, aus zahlreichen Zuchtversuchen mit verschiedensten Arten vertraut. Welche Konkurrenzverhältnisse zwischen verschiedenen *Rhabditis*-Arten des Anwurfs bestehen, konnte leider nicht mehr untersucht werden, da mir die Kulturen von *Rhabditis nidrosiensis* vorzeitig eingingen.

Außer *Rhabditis* fand Riemann (1968b) in 8 Anwurfproben von der Ost- und Nordseeküste 24 Nematodenarten aus 18 Gattungen, darunter häufiger und regelmäßig allein *Monhystera disjuncta* Bastian, die er daher „zum festen Bestand der Anwurffauna" rechnet. Die mit dieser Form wohl identische *Monhystera socialis* Bütschli wurde auch von Ditlevsen (1911) aus Strandanwurf nachgewiesen und ihr Verhalten ausdrücklich mit saprobionten Nematoden wie *Rhabditis* und *Diplogaster* verglichen. *Monhystera disjuncta* ist aber ferner häufig im Phytal, besonders in der Enteromorpha- und Fucus-Zone (Otto 1936, Ohm 1964). Schulz (1932) beschrieb aus dem Seegrasanwurf am Ufer der Kieler Bucht *Monhystera adiecta* als neue Art, die von Dürkop (1934) fälschlich *Rhabditis adjecta* genannt wurde. Nach G. Schneider (1926) bildet *Mononchus spectabilis* Ditlevsen „einen charakteristischen Bestandteil der Fauna in Zersetzung begriffener, unter der Hochwasserlinie am Meeresufer liegender Anhäufungen von Blasentang (Fucus vesiculosus)".

©Österreich-Ökologische Arbeitsgemeinschaft e.V. (ÖÖAG),download www.zobodat.at

Der Strandanwurf kann aus verschiedenem, vor allem pflanzlichem Material bestehen, das zum Teil gemischt, zum Teil aber auch sortiert vorkommt. Um eine eventuelle Abhängigkeit der Nematodenbesiedlung vom Substrat zu prüfen, wurden verschiedene Proben von Rotalgen (Ceramium, Polysiphonia), Braunalgen (Fucus, Laminaria, Cystoseira, Padina), Grünalgen (Enteromorpha, Ulva) und Seegras (Zostera) untersucht. Außer auf Zostera konnte jeweils auf allen diesen Substraten *Rhabditis marina* gefunden werden. Da sie bei meinen Untersuchungen auf Zostera-Material (von Rovinj) stets fehlte, wurde geprüft, ob sie sich nicht doch in Kultur auf diesem Substrat züchten läßt. In den meisten Fällen war das Ergebnis tatsächlich negativ, doch gelegentlich hielt sich *Rh. marina* in geringer Zahl auf dem Substrat. Da Rhabditis-Arten typische Bewohner faulender organischer Substanz (saprober Substrate) sind, wäre ihr scheinbares Fehlen auf Zostera erklärlich, denn dieses Material wird im Gegensatz zu den Algen weniger gut zersetzt, „genügt für eine ganze Anzahl von Tieren nicht als Nahrung" (Remmert 1960a) und kann deshalb sogar, wo es in Massen angeworfen wird, subfossile Lager bilden (z. B. auf Fehmarn). Andererseits fand Riemann (1968b) *Rh. marina* und *Rh. nidrosiensis* (syn. *ehrenbaumi*) durchaus häufig im Zostera-Anwurf des Fehmarn-Sund.

Ob auch angespültes tierisches Material besiedelt wird, kann nicht klar beantwortet werden. Einige angetriebene faulende *Carcinus maenas* und ein kleiner Fisch waren jedenfalls (noch) nicht von Nematoden befallen. In Kultur läßt sich *Rhabditis marina* auf faulendem Fleisch züchten. Einzige Bedingung für eine Besiedlung mit *Rh. marina* scheint zu sein, daß das Anwurfmaterial feucht genug ist. Ob es im Brandungsbereich oder über der Flutlinie liegt, ob es in großer oder geringer Menge vorliegt, ist dagegen unwichtig.

„Der Strandanwurf ist kein konstanter Lebensraum" (Remmert 1960b), regelmäßige Anwurfbänke sind selten, meistens entsteht und verschwindet ein Spülsaum je nach den Sturmfluten mehrfach im Jahr. Angetriebenes Material kann fortgeschwemmt oder höher auf den Strand getragen werden. Zudem herrscht im Strandanwurf ein extremer Wechsel der Lebensbedingungen: so schwankt der Salzgehalt je nach Überflutung, Niederschlägen oder Austrocknung zwischen 0,3 und 51 ‰ (nach Backlund 1945), die Temperatur steigt im „Kern" des faulenden Anwurfs während der Fäulnis durch Gärungsprozesse stark an, mit einer „Hitzewelle" (Remmert) von etwa 26–32° C bis maximal +40° C nach etwa 14 (6–25) Tagen vom Beginn der Rotte an (nach Angaben bei Remmert 1960a und Moeller 1965; über die Temperaturschichtung siehe Dürkop 1934, S. 485), andererseits verringert sich aber die tägliche Temperaturamplitude während der Erhitzungsphase (Moeller 1965). Die Menge an verfügbarer Bakteriennahrung, die Feuchtigkeitsverhältnisse, osmotischen Bedingungen, pH-Werte (meist 7,0–8,5 nach Moeller 1965) und der Sauerstoffgehalt des Substrates verändern sich mit der Zersetzung des Materials und unter der Einwirkung der äußeren Bedingungen (Überflutung, Niederschläge, Einstrahlung, Wind, Einfluß der Anwurftiere).

3.2. Anpassungen der Nematoden an ihren Lebensraum

Die Nematoden müssen Adaptationen an diese zum Teil extrem wechselnden Bedingungen des Strandanwurfs aufweisen und können andererseits von einer bestimmten Zersetzungsphase des Algenmaterials mit den dazugehörigen Mikroorganismen abhängig sein. Zur Überdauerung ungünstiger Bedingungen sind die *Rhabditis*-Arten allgemein befähigt, „Dauerlarven" (in der nicht abgestreiften Hülle der Larve II

©Forschungsinstitut für Ökologische Arbeitsgemeinschaft e.V. (FÖAG);download www.zobodat.at

encystierte Larve III) auszubilden, die unter Umständen sehr lange Perioden in Anabiose überstehen können. Bei *Rhabditis marina* konnte ich derartige typische „gescheidete" Dauerlarven nachweisen, die im Experiment in Leitungswasser bei 20° C Hungerzeiten von fast 5 Monaten ertrugen und als einzige Entwicklungsstadien kurzzeitiges Eintrocknen des Substrates und längere Temperaturerhöhung über 30° C ohne Schäden für eine Weiterentwicklung überdauerten (weitere Daten im speziellen Teil). Auch für *Diplolaimella sp.* vermute ich die Existenz irgendwelcher Dauerstadien, die in einer Kultur z. B. 45 Stunden lang eine Temperatur von 34,6° C überstanden und sich anschließend bei Zimmertemperatur weiterentwickelten.

Kurzfristig angeschwemmtes Material kann jederzeit durch eine rasche Generationsfolge gut genutzt werden, so daß, von wenigen Tieren ausgehend, in kurzer Zeit eine große Population aufgebaut werden kann. *Rhabditis marina* durchläuft eine Generation bei Zimmertemperatur in etwa 4–5 Tagen. Bei *Monhystera disjuncta* sind es nach verschiedenen Autoren bei entsprechender Temperatur 13–30 Tage (siehe Gerlach & Schrage 1971). Die Nachkommenzahl ist dem Risiko, in ein neues Substrat zu gelangen, entsprechend sehr hoch. *Rhabditis marina* kann über 250 Jungtiere pro Weibchen produzieren, im Durchschnitt ca. 128. Bei *Monhystera disjuncta* wurden von einem Weibchen 37 Eier abgelegt, im Durchschnitt 16 (nach Gerlach & Schrage 1971). Derartige Fähigkeiten der Überdauerung ungünstiger Zeiträume, von der Jahreszeit unabhängige Fortpflanzung und Entwicklung, rasche Generationenfolge und hohe Nachkommenzahl gelten auch für die Arthropoden des Strandanwurfs (Remmert 1960a) und gehören generell zu dem „biologischen Lebensformtyp" der Tiere diskontinuierlicher, zeitlich beschränkt existierender (ephemerer), extremer Biochorien (Mikrohabitate) mit stark wechselnden Bedingungen.

An dieser Stelle erwähnenswert erscheint mir eine besondere Verhaltenseigentümlichkeit von *Rhabditis marina* und *Rh. nidrosiensis* zu sein. Alle in einen Wassertropfen gesetzten oder anderweitig – etwa durch Herausspülen aus einer Kultur – gestörten Tiere aller Entwicklungsstadien (auch aus dem Uterus befreiter juv.) bewegen sich in typischer Weise durch abwechselndes gleichgerichtetes Ausschlagen des Vorder- und Hinterkörpers und mit dem Mittelkörper als „ruhendem Pol" intensiv und manchmal geradezu hektisch am Ort hin und her (vgl. Abb. 3k), wie es bereits Stauffer (1924, S. 85) für *Dorylaimus stagnalis, Enoplus communis, Spilophora paradoxa* und auch schon *Rhabditis marina* beschrieben hat und wie es auch für Cephalobiden charakteristisch ist. Für die genannten Rhabditiden handelt es sich um eine durch den gleichen Lebensraum bedingte Konvergenz, denn diese Verhaltensweise findet sich bei keiner weiteren mir bekannten *Rhabditis*-Art. Das Verhalten dürfte dazu dienen, einem ins Meer gespülten Nematoden durch diese intensive Suchbewegung des ganzen Körpers rasch in Kontakt mit Algen zu bringen, an denen er sich dann festhaften kann, womit die Chance, etwa mit treibenden Algen wieder an den Strand geworfen zu werden, erhöht wird. Da Haltepunkte im Medium gesucht werden, bilden sich bald kleine Nematodenknäule, wenn man mehrere Tiere in einem Tropfen Wasser hat, die einander bei Berührung sofort umschlingen.

Ferner scheint es in ephemeren saproben Substraten einen Selektionsdruck auf Viviparie zu geben, wie sie unter den Anwurfformen bei *Rhabditis marina* und wahrscheinlich auch bei *Rh. ocypodis* auftritt (für *Rh. nidrosiensis* nicht bekannt). Dafür könnte es verschiedene Gründe geben, man könnte an einen vermehrten Schutz der sich entwickelnden Embryonen etwa vor dem Angriff abbauender Bakterien denken, aber vor

©Forschungsinstitut Ökologische Arbeitsgemeinschaft e.V. (FÖAG),download www.zobodat.at

allem daran, daß die Weibchen stets eine günstige Stelle im Substrat aufsuchen und so in einem sich ständig wechselnden Substrat für die das Ei verlassenden Jungtiere günstige Startbedingungen gesichert werden. Auf diese Weise macht das Weibchen noch die Habitatselektion für die neue Generation. Auffällig ist jedenfalls, daß Viviparie bei „unter sehr gleichförmigen Verhältnissen lebenden marinen Nematoden" ausgesprochen selten ist und beispielsweise gerade bei Formen wie *Metachromadora vivipara* de Man auftritt, die „besonders häufig in der in Verwesung befindlichen Zosteravegetation an der Küste" lebt (Allgén 1929). Auch die für den Strandanwurf typische *Monhystera disjuncta* Bastian ist ovovivipar (Ditlevsen 1911, Schneider 1939 u. a.), nach Gerlach & Schrage (1971) allerdings erst bei sehr niedrigen Temperaturen (Material aus der Gezeitenzone Helgolands).

3.3. Präadaptationen zum Parasitismus

Durch Osche (1956, 1962, 1966a) wurde dargelegt, daß sich die für den mehrfach in der Evolution erfolgten Schritt freilebender Nematoden zum Endoparasitismus nötigen vielfältigen Präadaptationen bei der ökologischen (und teils systematischen) Gruppe der saprobionten Nematoden herausgebildet haben, die in ephemeren (kurzlebigen) saproben Substraten wie tierischen Exkrementen, Aas, Kompost, vergehendem Holz u. ä. leben. Da sich derartige ephemere saprobe Substrate, die nach relativ kurzer Zeit völlig zersetzt werden oder austrocknen und damit besondere Anforderungen an ihre Bewohner stellen wie erhöhte Nachkommenzahl, Fähigkeiten zur Ausbildung von Dauerstadien, spezielle Übertragungsmechanismen auf frische Substrate (Phoresie), Anpassungen an eine höhere Temperatur, an Schwankungen des osmotischen Wertes, geringen Sauerstoff-Partialdruck und dergleichen, nur im terrestrischen Bereich finden, müßte die Evolution parasitischer Nematoden (auch von Meeresfischen u. a.) bevorzugt jeweils von dort gestartet sein. Eine Schlüsselrolle kommt hierbei den Rhabditidae zu, die als saprobionte Nematoden das „präadaptive Plateau" bereitstellen, von dem aus nachgewiesenermaßen mehrfach unabhängig und zu verschiedenen Zeiten der Erdgeschichte der Weg zum Parasitismus etwa bei Arthropoden und Wirbeltieren beschritten wurde. Diese Gedankengänge sollen hier nicht weiter ausgeführt werden (zusammenfassend siehe Osche 1962, 1966a). Es soll nur klar betont werden, daß wir von einer umfassenden Theorie noch entfernt sind, daß es im Einzelnen viele offene Fragen gibt und daß sich einige Gruppen parasitischer Nematoden (Trichuroidea, Dioctophymatina) dem Konzept, der Weg zum Parasitismus gehe über ein ephemeres saprobes Substrat, zu widersetzen scheinen. Durch Osche (1966a) wurde aber gezeigt, daß es wegen des Fehlens derartiger Substrate im Meer den zahlreichen marinen Nematodengruppen (Adenophorea) nicht (oder nur, wegen des Fehlens von „Modellen", in nicht mehr rekonstruierbaren seltenen Einzelfällen) gelang, Parasitenlinien hervorzubringen und so die vielen marinen Tiergruppen wie Echinodermen, Mollusken, Anneliden, Arthropoden u. a. als Wirte „ungenutzt" sind. (Sekundär sind sie natürlich als Zwischenwirte für vom Lande stammende, in marinen Wirbeltieren parasitierende Secernentea-Linien einbezogen worden.) Diese „Lücke im Meer" (Osche) ist um so auffälliger, als zum Beispiel die im Vergleich zu den Meeresschnecken geringe Anzahl von Landschnecken durchaus eine reiche Nematodenfauna beherbergt (Mengert 1953). Dieser Tatbestand ist ein echtes Naturexperiment, das die Präadaptationshypothese durchaus stützt.

©Österreich-Ökologische Arbeitsgemeinschaft e.V. (ÖÖAG);download www.zobodat.at

Der Strandanwurf stellt als Lebensraum ein typisches ephemeres saprobes Substrat dar, denn angespülte Algen durchlaufen den dafür kennzeichnenden Zersetzungsprozeß, der Anwurf kann altern oder austrocknen, er kann aber auch bei Stürmen weggerissen werden. Damit erfüllt das Substrat die geforderten Bedingungen, und es ist zu fragen, ob auch von hier ausgehend Linien zum Parasitismus führen. Die weite ökologische Amplitude und die mögliche Überdauerung ungünstiger Bedingungen durch Dauerlarven (Larve III) konnte ich bei den Rhabditidae des Strandanwurfs nachweisen, sie gilt aber offenbar nicht nur für diese vom Lande her stammenden Nematoden, sondern auch für die von mir gezüchteten *Enoplus littoralis* und *Diplolaimella sp.* Die genannten marinen Formen aus der Gruppe der Adenophorea sind als echte Saprobionten zu bezeichnen, da sie sich ohne Schwierigkeiten über Monate etwa auf faulender Kartoffel auch ohne Salzwasser züchten ließen, *Diplolaimella sp.* sogar auf altem Kuhmist. An der Besiedlung entsprechender saprober Substrate in freier Natur dürfte sie außer spezieller Konkurrenz das Fehlen von Übertragungsmechanismen hindern. Eine Übertragungsmöglichkeit und Kontaktaufnahme mit Arthropoden war bisher bei keiner Strandanwurf-Art nachzuweisen, wenngleich dies, auch trotz Fehlens direkter Hinweise wie „Winkverhalten" der Dauerlarven, nicht von vornherein auszuschließen ist. Bei Milben des Strandanwurfs etwa hat REMMERT (1960a, b) phoretische Übertragung nachgewiesen. Ungenügend bekannt sind auch die Verhältnisse der freilebend im Strandanwurf festgestellten *Rhabditis ocypodis* (SCHUURMANS STEKHOVEN 1943). Die Nachweise dieser Art (allerdings in allen Entwicklungsstadien, nicht nur als Dauerlarven) an der amphibisch lebenden Krabbe *Ocypode albicans* (CHITWOOD 1935, RIEMANN 1970) ließen die Deutung zu, die Nematoden würden diesen Krebs nur als Transporttier zu einem neuen Substrat verwenden. Die offenbar vorhandene Spezifität und die offensichtliche Vermehrung im Krebs ist dann aber schwer verständlich (s. u.). Für Strandanwurf-Nematoden gibt es offenbar zwei Möglichkeiten, neues Substrat zu besiedeln. Da sich frischer Anwurf immer an der Flutlinie bildet, könnten sie einfach am Ort als Dauerlarven auf neues Substrat warten, z. B. im Sandlückensystem, in dem *Rhabditis marina* und *Rh. ocypodis* auch mehrfach (allerdings adult) gefunden wurden (GERLACH 1953, 1956; DELAMARE DEBOUTTEVILLE 1953, 1960; OSCHE 1954a). Oder aber sie „vertrauen" darauf, daß sie mit altem, vom Wasser fortgerissenen Anwurfmaterial und nach möglichem Überdauern im Phytal wieder an die Küste angespült werden. Auch dafür gibt es zunächst nur Hinweise, nämlich die in der Algenzone (allerdings selten) gefundenen *Rhabditis*-Individuen (siehe im speziellen Teil) oder auch der Tatbestand, daß ich *Rh. marina* von ganz frisch angespülten Rotalgen und Fucus-Material in Kultur züchten konnte. Es bleibt festzuhalten, daß die wichtige Frage nach den Verbreitungsmechanismen der Anwurfnematoden, die neuentstandenen Spülsaum besiedeln müssen, ungeklärt ist. Vermutlich spielen dabei aber die Dauerlarven eine Rolle

Zur neueren Prüfung dieser Frage wurden am 1. III. 1973 am Sandstrand des Bottsandes, der zu dieser Zeit völlig frei von Anwurf war, an mehreren Stellen an der Flutlinie und in 2 m Abstand davon aus der oberflächlichen Schicht (0–3 cm) und aus 10–15 cm Tiefe Sandproben entnommen. In jeweils etwa 30 cm^3 Sand konnten in beiden Probentiefen an der Flutlinie sowie in 10–15 cm Tiefe höher auf dem Strand je 1–2 Dauerlarven von *Rh. marina* nachgewiesen werden, die sich auf zugesetztem saprobem Substrat weiterentwickelten. Der Nachweis von Dauerlarven dieses Strandanwurfbewohners im Sandlückensystem ist damit erbracht, das zahlenmäßige Ergebnis ist jedoch unerwartet gering.

©Österreich-Ökologische Arbeitsgemeinschaft e.V. (ÖÖAG),download www.zobodat.at

3.4. Vergesellschaftungen von Nematoden mit Krebsen

Fragen wir zum Schluß nach „Modellen", in denen gegenwärtig gezeigt wird, wie eine solche Kontaktaufnahme von Nematoden zu anderen Organismen aussehen kann und welche konstitutionellen Prädadaptationen dafür gegeben sein müssen. Als Modellsituation für einen zwar noch bescheidenen, aber doch ersten Schritt, der Möglichkeiten zum Parasitismus eröffnen kann, mögen die verschiedentlich bekanntgewordenen Beziehungen von Nematoden zu Crustaceen dienen. So findet man bei den verschiedensten Krebsen (untersucht sind vor allem Decapoden, Amphipoden und Isopoden) im Kiemenraum oder zwischen den Pleopoden „freilebende", nicht parasitische Nematoden, die zum Teil sicher nur zufällig dorthin geraten sind, gelegentlich dann aber „einen ihnen zusagenden Lebensraum vorfanden und sich dort vermehrt haben" (Schneider 1932). Solche nicht näher bestimmten „Zufallsgäste" aus verschiedensten Nematoden-Gruppen fand ich in geringer Zahl im Kiemen- und Pleopodenraum und zwischen den Eiballen fast aller daraufhin untersuchten Krabben (Brachyura) in Rovinj. Auch von anderen Autoren sind normalerweise freilebende Nematoden gelegentlich an Krebsen gefunden worden; so

Prochromadorella viridis (v. Linstow), *Chromadorita leuckarti* (de Man), *Actinolaimus macrolaimus* (de Man), *Monhystera dispar* Bastian, *Rhabditis teres* (A. Schneider), *Rhabditis inermis* (A. Schneider) (beide *Rhabditis*-Arten aus der verschmutzten Spree bei Berlin zahlreich und „in allen Entwicklungsstadien") und weitere 7 Arten aus 3 Gattungen (*Trilobus, Mononchus, Dorylaimus*) in der Kiemenhöhle von Flußkrebsen (*Potamobius* und *Cambarus*) in Norddeutschland (Schneider 1932),

Rhabditis-Larven in den Kiemen von Krabben und adulte *Rh. ocypodis* Chitwood zwischen den Eiern der amphibisch lebenden Krabbe *Ocypode albicans* in Beaufort, Nord-Carolina USA (Chitwood 1935) und „in allen Altersstufen" in den Kiemen und Kiemenbürsten derselben Krabbenart bei Santa Marta, Kolumbien (Riemann 1970),

Monhystera disjuncta Bastian, *Anticoma limalis* Bastian und *Enoplus communis* Bastian zwischen den Eiern von *Carcinus maenas* bei Den Helder, Holland (Broekhuysen 1936),

Enoplus communis Bastian, *Anticoma limalis* Bastian und *Viscosia glabra* (Bastian) als „Epibionten" auf der Majide *Hyas araneus* bei Bergen op Zoom, Holland (Schuurmans Stekhoven 1942),

Monhystera sp. zwischen den Pleopoden von *Ligia oceanica* bei Büsum (Matthes 1950), s. u. bei *Gammarinema ligiae,*

Prochromadora orleji (de Man), *Monhystera disjuncta* Bastian, *Monhystera parva* (Bastian) und *Allgéniella guidoschneideri* (Filipjev) an *Gammarus*-Arten der Kieler Förde (Kinne & Gerlach 1953),

Monhystera disjuncta Bastian zwischen den Pereiopoden von *Orchestia gammarellus* bei Rovinj (Osche 1955),

Rhabditis sp. und *Diplogaster sp.* an *Ligia oceanica* von Helgoland (Gerlach 1967) und

Theristus cf. bipunctatus G. Schneider und *Diplolaimella ocellata* (Bütschli) in der Kiemenhöhle der Krabbe *Callinectes sp.* von Santa Marta (Riemann 1970).

Es liegt sicherlich keine Zufälligkeit darin, daß es sich dabei immer wieder um Monhysteridae (*Monhystera, Diplolaimella, Theristus*) handelt, und bereits Osche (1955) spricht von einer „Tendenz" dieser Gruppe, „Kiemenräume von Crustaceen zu besie-

©Forschungsinstitut für Ökologische Arbeitsgemeinschaft e.V. (FÖAG);download www.zobodat.at

deln"[1]. Meiner Ansicht nach ist es Ausdruck eines bestimmten „präadaptiven Plateaus", von dem ausgehend leicht mehrfach ein Schritt zu einer Änderung von Lebensraum und Lebensweise erfolgen kann. „Von einer zunächst noch lockeren Bindung gewisser Monhystera-Arten an Crustaceen ausgehend ... wird man die Entwicklung der echten Parachoristen ... verstehen müssen" (Osche 1955, S. 256). Bemerkenswert sind ferner die Funde einiger Chromadoridae und Rhabditidae an Krebsen.

Ich komme damit zur Besprechung jener Nematoden, die bisher (mit Ausnahme gelegentlicher freier Vorkommen von *Gammarinema gammari*) ausschließlich mehr oder weniger regelmäßig an bestimmten Krebsen gefunden worden sind. Man kann eine derartige obligatorische Inanspruchnahme eines Wohnraumes an einem Wirt als Grenzfall einer „Entökie" bezeichnen (Einmietung in einer Körperhöhle des Partners), wobei schwerlich eine Grenze zum „Symphorismus" (ständige Benutzung eines Tieres als Transporteur) und zum „Parachorismus" (Benutzung der Körperhohlräume einer Tierart als Wohnraum) im Sinne von Deegener (1918) zu ziehen ist (siehe auch Matthes 1967).

Regelmäßige Vergesellschaftungen von Nematoden mit Krebsen betreffen wiederum überwiegend Monhysteridae. Unter diesen sind es vor allem Vertreter einer als eigene Gattung *Gammarinema* Kinne & Gerlach von *Monhystera* abgegrenzte Formen, von denen folgende Arten von verschiedenen Wirten aus geographisch weit getrennten Gebieten bekannt sind:

Gammarinema cambari (Allen 1933) Osche 1955, North Carolina USA, im Kiemenraum von *Cambarus acuminatus* und *blandingii* (Allen 1933, Chitwood 1935)

G. gammari Kinne & Gerlach 1953, Kieler Förde, zwischen den Pereiopoden von *Gammarus salinus, zaddachi, oceanicus* und *locusta* (Anordnung nach der Häufigkeit des Befalls) (Kinne & Gerlach 1953) und gelegentlich auch freilebend, so vor allem in der Gezeitenzone von Spitzbergen (Gerlach 1965)

G. ligiae Gerlach 1967, Kiel und Helgoland, von der Oberfläche und dem Marsupium (dort auch innerhalb der Eier!) von *Ligia oceanica* (Gerlach 1967), evtl. identisch mit *Monhystera sp.* von Matthes (1950) von derselben Assel (s. o.); an *Ligia italica* von Rovinj wurden bisher keine Nematoden gefunden (Verf.)

G. paratelphusi (Farooqui 1967) nov. comb. (siehe Riemann 1968), Aurangabad (Maharaschtra) Indien, von den Kiemen der Süßwasserkrabbe *Paratelphusa sp.* (Farooqui 1967)

G. cardisomae Riemann 1968, Santa Marta Kolumbien, im Kiemenraum der Landkrabbe *Cardisoma guanhumi* (Riemann 1968a, 1970)

Weitere an Krebse gebundene (bzw. bislang nicht freilebend gefundene) Nematoden sind:

Monhystera cameroni Steiner 1958, Magdalen-Inseln und Bucht von Chaleur am St.-Lorenz-Golf, Kanada, aus den Mundwerkzeugen und in einigen Fällen sogar dem Darmtrakt von Mysidaceen (*Mysis stenolepsis, M. mixta*) und natanten Decapoden (*Crangon septemspinosus, Pandalus borealis, P. montagui*) (Steiner 1958)

[1] Hinzuweisen ist auch auf den an einem sedentären Polychaeten (*Scolelepis squamata*, Spiomorpha) temporär ektoparasitisch gefundenen *Theristus polychaetophilus* Hopper (Hopper 1966).

©Forschungsinstitut für Ökologische Arbeitsgemeinschaft e.V. (FÖAG);download www.zobodat.at

Monhystrium wilsoni (Baylis 1915) Cobb 1920, Jamaica, im Kiemenraum der Landkrabbe *Gecarcinus ruricola* (Baylis 1915) und Puerto Rico, im Kiemenraum von *Gecarcinus lateralis* (Chitwood 1935)

M. transitans Cobb 1920, Jamaica, im Kiemenraum der Landkrabbe *Gecarcinus ruricola* (Cobb 1920) und Puerto Rico bzw. Santa Marta Kolumbien (als *aff. transitans*), im Kiemenraum von *Gecarcinus lateralis* (Chitwood 1935 bzw. Riemann 1970)

M. inquilinus Riemann 1969, Santa Marta Kolumbien, im Kiemenraum der Landkrabbe *Cardisoma guanhumi* (Riemann 1968a, 1969, 1970)

Tripylium carcinicolum (Baylis 1915) Cobb 1920, Jamaica, im Kiemenraum der Landkrabben *Gecarcinus ruricola* und *Cardisoma guanhumi* (Baylis 1915, Cobb 1920), Bermuda-Inseln bzw. Santa Marta Kolumbien, in den Kiemen und an Epipoditen der Maxillipeden bzw. sogar im Bindegewebe u. a. von *Gecarcinus lateralis* (Williams 1959 bzw. Riemann 1970) und (als var. *calkinsi* Chitwood 1935) Puerto Rico, im Kiemenraum von *Gecarcinus lateralis* (Chitwood 1935)

Camacolaimus monhystera Gerlach 1967, Ghardaqa, Rotes Meer, auf den Kiemen des Landeinsiedlerkrebses *Coenobita scaevola* (Gerlach 1967, Niggemann 1968)

Chromadorina astacicola (Schneider 1932), Norddeutschland, Kiemen von *Potamobius* und *Cambarus* (Schneider 1932, vgl. Wieser 1968)

Chr. majae Wieser 1968, Rovinj Istrien, aus der Kiemenhöhle und den Eiballen von *Maja squinado* (Wieser 1968) und (dieselbe oder eine nah verwandte Art) von *Maja verrucosa* (Verf.)

Matthesonema tylosa Osche 1955, Rovinj und wahrscheinlich Banyuls Südfrankreich, zwischen den Pleopoden der Assel *Tylos latreillii* (Osche 1955)[2]

Neben den Monhysteridae (den oben genannten Vertretern der krebsgebundenen Gattungen *Gammarinema, Monhystrium* und *Tripylium*, die nach Riemann, 1970, zusammen mit den ja gleichfalls an Krebsen nachgewiesenen *Monhystera cameroni* Steiner, *M. disjuncta* Bastian und der Gattung *Diplolaimella* eine „systematische Einheit" bilden) hatten wir auch Rhabditidae als Begleiter an Krebsen kennengelernt (s. o. *Rhabditis teres, Rh. inermis* und *Rh. ocypodis*), die in speziellen Fällen sogar zahlreich und in allen Entwicklungsstadien vorkamen, sich also auf dem Wirt vermehrt hatten (Schneider 1932, Riemann 1970). *Rhabditis ocypodis* scheint sogar eine spezifische Bindung an die Krabbe *Ocypode albicans* anzubahnen oder bereits (in manchen Regionen) verwirklicht zu haben. Diese Beziehungen sind insofern wichtig, nachdem der auf der Assel *Tylos latreillii* lebende Rhabditide *Matthesonema tylosa* Osche besondere Aufmerksamkeit erregte und mit als Hinweis diente, daß die Asselgattung *Tylos* in ihrer Phylogenie vom Land ans Meer rückgewandert ist (Osche 1955, Matthes 1956), wofür Verhoeff (1949) bereits vier Punkte genannt hatte: 1. besitzt *Tylos* als einzige an den Gestaden des Meeres lebende „Halopetrophile" Trachealsysteme und 2. ein Kugelvermögen („Volvation") (im Gegensatz zur „Incurvation" von *Sphaeroma*), 3. läuft sie nach Sonnenuntergang auf dem feuchten Sand umher und verhält sich ähnlich wie viele typische Landasseln und 4. lebt die näher verwandte Gattung *Syspastus* ausschließlich auf dem Lande. Für weitergehende Schlüsse sind die oben angedeute-

[2] Anhangsweise zu erwähnen ist noch *Halicephalobus limuli* Timm 1956, Golf von Bengalen, Ost-Pakistan, zwischen Algen und Sand der Extremitäten-Basen von *Limulus* (Timm 1956).

©Forschungsinstitut für Ökologische Arbeitsgemeinschaft e.V. (FÖAG);download www.zobodat.at

ten Verhältnisse im einzelnen zu wenig untersucht, doch ist damit zu rechnen, daß auch Rhabditiden des Strandanwurfs Crustaceen besiedeln konnten und können und sich auch von dort ausgehend eine feste Bindung entwickeln kann. Deshalb scheint die vorsichtig von Osche (1955) diskutierte Möglichkeit, „daß die terrestrischen Vorfahren von *Tylos latreillii* bereits auf dem Lande von einer terrestrischen Nematodenart besiedelt wurden und diese dann bei ihrer „Rückwanderung" mit ans Meer genommen haben", zwar im Hinblick auf die Untersuchungen Verhoeffs (1949) reizvoll, jedoch – unter Einbeziehung der Saprobionten des Strandanwurfs – auch einer anderen Interpretation zugänglich. Neben *Rhabditis sp.* und *Diplogaster sp.* an *Ligia oceanica* (Gerlach 1967) sind auch an terrestrischen Decapoden außer Nematoden mariner Herkunft (Adenophorea) immer wieder Vertreter der auf dem Lande entstandenen secernenten Nematoden aufgefallen, so z. B. nicht benannte Formen am Landeinsiedler *Coenobita scaevola* (Niggemann 1968) und an der Winkerkrabbe *Uca sp.* (Riemann 1970). Zwischen den Kiemenlamellen von *Coenobita sp.* fand Riemann (1970) juvenile Rhabditiden. Da *Coenobita* vom Strandanwurf lebt, ist eine „Infektion" von diesem Substrat her anzunehmen.

3.5. Vergleich der Nematodenfauna von Strandanwurf und Kiemenlückensystem der Krebse

Untersuchen wir die Beziehungen der Nematoden des Strandanwurfs zu jenen an Krebsen genauer, so müssen wir die Frage, ob die an Krebse gebundenen Nematoden in ihrer Evolution vom saproben Substrat des Anwurfs gestartet sind, zunächst noch offenhalten. Bei Betrachtung der Liste der bisher als krebsgebunden zu bezeichnenden Nematoden fällt auf, daß die jeweiligen Crustaceen meist terrestrisch oder amphibisch im Supralitoral (*Gecarcinus, Cardisoma, Coenobita, Ocypode, Callinectes, Ligia, Tylos, Orchestia*) oder aber im Süßwasser (*Paratelphusa, Potamobius, Cambarus*) oder Brackwasser (*Gammarus, Carcinus*) leben. Die meisten sind Bewohner des unmittelbaren Litoralbereichs. Daß dies nicht generell gilt, zeigen die Funde von *Chromadorina majae* Wieser an der Großen Seespinne *Maja squinado* (Wieser 1968). Dieselbe Nematodenart kommt aber offenbar auch auf der bis fast in die Gezeitenzone vordringenden kleineren *Maja verrucosa* vor. Als weiteres wurde konstatiert, daß es sich bei den an Krebsen gefundenen „freilebenden" Nematoden vornehmlich um Vertreter der Gattungen *Monhystera, Diplolaimella* und *Theristus* handelt, Gattungen also, die auch mit verschiedenen Arten mehrfach im Strandanwurf festgestellt wurden (Riemann 1968b). Interessanterweise kommt die für den Strandanwurf typische *Monhystera disjuncta* Bastian selber auch verschiedentlich an Krebsen (*Carcinus, Gammarus, Orchestia,* s. o.) vor. Entsprechendes wurde für *Rhabditis ocypodis* bereits geschildert. Zudem ist der bisher nur von Krebsen bekannte *Monhystera cameroni* Steiner mit *M. socialis* Bütschli (= *M. disjuncta* Bastian) nächst verwandt (Steiner 1958). Diese auffallende Ähnlichkeit in der Fauna von Strandanwurf und Kiemenlückensystem von Krebsen beruht nach Riemann (1968b, 1970) darauf, daß in jenen Lebensräumen gleichsam in „Refugien" Vertreter uralter, basaler Nematodengruppen sitzen, zu denen (jeweils nahe am phylogenetischen Gabelungspunkt der Adenophorea und Secernentea) einerseits die Monhysteridae und andererseits die Rhabditidae zählen, die man gemeinsam auf Grund ihrer Plesiomorphien als Stadiengruppe der „Archinematoden" bezeichnen könnte. Eine

©Faunistisch-Ökologische Arbeitsgemeinschaft e.V. (FÖAG);download www.zobodat.at

solche Interpretation schließt jedoch die Notwendigkeit eines Komplexes von Präadaptationen für eine Besiedlung von Krebsen und die Möglichkeit, daß diese in einem gemeinsamen Lebensraum erworben wurden, nicht aus.

Nur ungenügend sind wir bislang über die Ökologie und die Biologie krebsgebundener Nematoden orientiert, obwohl von hier ausgehend die etwaige Rolle des Strandanwurfs in der Herausbildung von Präadaptationen für einen Schritt zur Entökie einer Klärung näherkommen könnte. Der Entwicklungszyklus dieser Formen verläuft vollständig im Kiemenlückensystem oder an anderen Stellen am Krebs. Für die Übertragung auf neue Wirte aber könnte der Anwurf bei manchen Arten wichtig sein. (Bemerkenswerterweise hatten mehrere im felsigen Supralitoral gefangene Brachyuren k e i n e Kiemenbewohner (RIEMANN 1970). Erinnert sei in diesem Zusammenhang erneut an *Rhabditis ocypodis*, die sowohl im Strandanwurf als auch an Krebsen gefunden wurde.) Bei aquatischen Krebsen wie *Gammarus* und *Astacus* kann ein solcher Modus natürlich nicht wirksam sein. Für *Gammarinema gammari* wiesen KINNE & GERLACH (1953) in der Kultur eine Übertragung von Tier zu Tier und auch von der Exuvie zum Tier nach, die damit von der Siedlungsdichte und der Kontakthäufigkeit der Gammariden (z. B. auch über die Präcopula) abhängig wird. Für die an Flußkrebse gebundene *Chromadorina astacicola* vermutet SCHNEIDER (1932), „daß die Nematoden bereits in die Kiemenhöhle der ganz jungen Tiere einwandern, während diese noch von der Mutter umhergetragen werden". Anzeichen für eine parasitische Ernährung der Nematoden am Krebs sind in keinem Fall gegeben. Die meisten leben wohl von Detritus (*Monhystrium inquilinus, Gammarinema gammari*?) oder mit dem Wasserstrom eingespülten Algen (*Chromadorina astacicola*?). Die Rhabditiden sind als Bakterienfresser bekannt. Eine gewisse Schädigung wurde nur von *Gammarinema ligiae* berichtet, die sich „im Marsupium von Ligia zwischen den sich entwickelnden Embryonen und auch innerhalb der Eier fand". Derartig „infizierte Eier entwickelten sich nicht" (GERLACH 1967). Der Prozentsatz der auf diese Weise zerstörten Eier des Wirtes ist unbekannt.

Einige Formen sind lebendgebärend (*Tripylium carcinicolum, Monhystrium wilsoni* und *Monhystrium transitans*, nach BAYLIS 1915, COBB 1920, RIEMANN 1970), wie wir es bei Nematoden des Strandanwurfs kennengelernt hatten. Die *Gammarinema*-Arten dagegen legen ungefurchte Eier ab. Die Zahl der im Uterus nachgewiesenen Eier ist meist gering, bei *Gammarinema* bis zu 7 gleichzeitig, am meisten bei *Tripylium carcinicolum* mit 16–20 Embryonen gleichzeitig (BAYLIS 1915). Bei *Gammarinema gammari* fanden KINNE & GERLACH (1953) Eihaufen von mehr als 100 Eiern, „so daß es zweifelhaft erscheint, ob sämtliche Eier von einem Weibchen abgelegt wurden". Bei einem wirtsgebundenen Nematoden aber muß man mit einer Eizahl dieser Größenordnung rechnen. Schließlich sei noch auf das Vorhandensein von Ocellen (Pigmentflecken mit Linse) bei *Monhystrium inquilinus, Chromadorina astacicola* und den auch an Krebsen nachgewiesenen *Diplolaimella ocellata* und *Theristus cf. bipunctatus* hingewiesen. SCHNEIDER (1932) möchte daraus schließen, daß sich die jeweilige Art „noch nicht allzulange an ihren eigenartigen, dunklen Wohnort angepaßt hat". Dagegen hält es RIEMANN (1970) wegen der Kenntnis negativ phototaktischen Verhaltens bei einer Ocellen tragenden *Diplolaimella*-Art für wahrscheinlicher, „daß die Präsenz von Ocellen bei freilebenden Nematoden eine Präadaptation für das Leben in Kiemenhöhlen ist, indem die Lichtflucht das Verbleiben hierin gewährleistet".

Zusammenfassend ergeben sich die folgenden Fakten, die meine Hypothese berühren, bei Bewohnern eines saproben Substrates wie dem Strandanwurf sei das prä-

©Forschungsinstitut für Ökologische Arbeitsgemeinschaft e.V. (FÖAG);download www.zobodat.at

adaptive Plateau für eine Besiedlung von Krebsen erreicht: Dafür spricht vor allem die Ähnlichkeit der Nematodenfauna, die zum Teil sogar dieselben Arten betrifft, und die Viviparie mancher krebsgebundener Formen. Als Gegenargumente: Oviparie und die noch zu erwähnende Vermutung von SCHNEIDER (1932) für *Chromadorina astacicola* bzw. von KINNE & GERLACH (1953) für *Gammarinema gammari*, daß diese Arten verhältnismäßig sauerstoffreiches Wasser benötigen, auf dessen Zufuhr sie im Kiemen- und Brutraum der Krebse rechnen können. Vergleicht man Strandanwurf und Kiemenlückensystem von Krebsen als Lebensraum, so ist neben strukturellen Gemeinsamkeiten und der jeweiligen Kurzlebigkeit vor allem folgende Übereinstimmung wichtig: der osmotische Wert, die Salzkonzentration und das Ionenmilieu des Wasserfilms auf den Kiemen eines terrestrisch lebenden Krebses unterliegt von der aktiven Wasseraufnahme bis zum allmählichen Verdunsten und ferner wegen der über die Kiemen erfolgenden Exkretion (vor allem von Ammoniak) ständigen Schwankungen, für die ein dort lebender Nematode entsprechende Präadaptationen benötigte.

3.6. Von der Entökie zum Parasitismus?

Im weiteren stellt sich die Frage nach den Mechanismen, die bei den Krebs-Nematoden vorhanden sein müssen, um nun ihrerseits als Präadaptationen an einen echten Parasitismus dienen zu können. Zu nennen ist hier außer der notwendigen erhöhten Nachkommenproduktion die Möglichkeit, einen neuen Wirt zu finden und zu erkennen. Da die Kiemen auch bei den terrestrisch lebenden Krebsen stets feucht gehalten werden, wäre hier für Nematoden die Möglichkeit eines Ektoparasitismus gegeben, der sonst innerhalb dieser Klasse faktisch nicht vorkommt. Ob sich über derartige Stufen auch endoparasitische Adenophorea entwickeln konnten, ist ungewiß, aber scheint nicht von vornherein unmöglich. Die wenigen aus Krebsen beschriebenen Parasiten geben dafür keinen Hinweis: z. B. *Rhabdochona uca* Pearse 1932, Thelaziidae, Spiruroidea, im Darm von *Uca mani*, BALSS 1956, in einem für das Fische bewohnende Genus ungewöhnlichen Wirt und nach SKRJABIN, SOBOLEV & IVASHKIN, 1971, eine zweifelhafte Art und *Rhabdochona praecox* Poinar & Kannangara 1972 als ad. und juv. in der Hepatopankreas der Süßwasserkrabbe *Paratelphusa rugosa*, eine Parasitenart, die ihren Entwicklungszyklus im Zwischenwirt zu vervollständigen scheint, POINAR & KANNANGARA 1972. Ferner *Toxocara pearsei* Chitwood 1935, Anisakidae, Ascaridoidea, 1 ♂ ad. im Darmtrakt von *Synalpheus brooksi*, CHITWOOD 1935; die Gattung lebt sonst nur in Raubsäugern. Von den Larven verschiedenster in (marinen) Wirbeltieren parasitierender Nematoden, die Krebse (Decapoden, Amphipoden, Copepoden) als Zwischenwirte nutzen, ist hier nicht die Rede. Bei den aufgeführten Formen handelt es sich meist um zweifelhafte Arten, die eventuell mit der Nahrung in den Wirt gelangten oder aber (wie bei *Rhabdochona praecox)* im Zwischenwirt adult wurden. Im allgemeinen herrscht bei den Krebsen die schon zitierte „Lücke im Meer" (OSCHE 1966a). Dennoch bleibt folgende Aussage von OSCHE (1962) zu prüfen: „Die lang gehegte Vorstellung, der Endoparasitismus habe sich generell ausgehend von einem Kommensalismus über das „Stadium" des Ektoparasitismus entwickelt, . . . trifft für die so zahlreichen endoparasitischen Nematoden z. B. sicher in keinem Fall zu."

Gerade an das Leben von Nematoden zwischen den auch der Exkretion dienenden Kiemen anknüpfend verdient folgender Hinweis erwähnt zu werden. Als ein Weg vom Ektoparasitismus zum Endoparasitismus ist der Schritt von der Parasitierung an Kie-

©Forschungsinstitut für Ökologische Arbeitsgemeinschaft e.V. (FÖAG);download www.zobodat.at

men zum Leben in der Harnblase bekannt, etwa bei dem in der Harnblase von Fröschen lebenden monogenen Trematoden *Polystomum integerrimum* und einzelligen *Trichodina*-Arten, was als eine Voraussetzung für den Übergang vom Ektoparasitismus an Wassertieren zum Endoparasitismus in Landtieren wichtig war (vgl. OSCHE 1966b). Bemerkenswerterweise lebt nun ein Teil der parasitischen adenophoren Dioctophymatina in den Nieren (und der Peritonealhöhle) von Säugetieren, ein anderer Teil in Drüsen des Drüsenmagens verschiedenster Wasservögel (YORKE & MAPLESTONE 1962). Die zu den Trichuroidea gehörige Gattung *Trichosomoides* lebt in der Harnblase von Nagetieren.

4. Systematischer Teil

4.1. Beschreibung der Rhabditis-Arten des Strandanwurfs

Allgemein handelt es sich bei den „marinen" *Rhabditis*-Arten um weltweit verbreitete Formen, deren systematische Zugehörigkeit in vielen Fällen nicht richtig erkannt wurde, so daß man Fundortangaben ohne beigefügte Beschreibungen und Abbildungen der jeweiligen Formen nicht unkritisch als Nachweis werten darf.

Rhabditis (Mesorhabditis) ocypodis Chitwood 1935
(Abb. 1)

syn. *Mesorhabditis ocypodis* (Chitwood 1935) Dougherty 1955
Parasitorhabditis ocypodis (Chitwood 1935) Chitwood 1951
Rh. monhystera Schuurmans Stekhoven 1943, nec Bütschli 1873
Rh. scanica Allgén 1949

Leider habe ich diese Art noch nicht selbst aufgefunden, bin also in der Beschreibung auf die Literatur angewiesen. Die wohl genaueste Beschreibung verdanken wir OSCHE (1954a), der auch die angeführten Synonymisierungen durchführte. Auf seine Angaben stützt sich im wesentlichen die folgende Beschreibung.

Maße in µ:	Weibchen (n=3)		Männchen (n=3)
Länge	825–1292		920–1068
Dicke	40– 52		40– 42
Mundhöhle	23– 24		20– 27
Pharynx	160– 193		195– 222
Schwanz	92– 98		23– 33
Vulva in %	81	Spicula	45– 66
a	16–28		23–25
b	5,2–6,7		4,4–5,5
c	8,7–14,1		28–46

Als typischem Vertreter der Untergattung *Mesorhabditis* sind bei dieser Art die sechs Lippen deutlich vom Körper abgesetzt und apikal mit einer borsten- oder zipfelartigen Papille versehen, die Übergangsstelle trägt zwei kleine Zähnchen, ein Mittelbulbus ist ausgeprägt, die Vulva liegt in Afternähe und das umgeschlagene Ovar ist entsprechend unpaar, der Weibchenschwanz ist konisch dolchförmig (nach SCHUURMANS STEKHOVEN, 1943, in ein „Flagellum" verlängert), die Bursa ist peloder und offen. Die

©Forschungsinstitut für Ökologische Arbeitsgemeinschaft e.V. (FÖAG);download www.zobodat.at

Abb. 1: *Rhabditis ocypodis*
a) Vorderende
b) Schwanz des Weibchens lateral
c) Hinterende des Männchens lateral
d) Hinterende des Männchens ventral (nur eine Hälfte)
(abgeändert und ergänzt nach OSCHE)

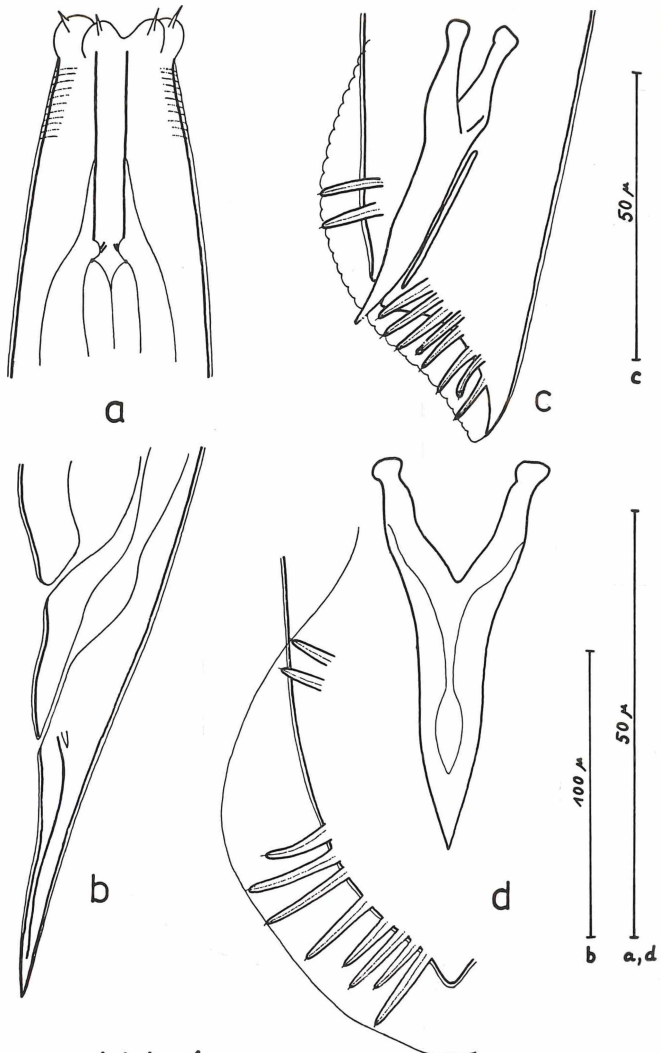

Abb. 1

Körpermaße sind für eine Mesorhabditis-Art recht groß; auffallend erscheint der absolut längere Pharynx der (etwas kleineren) Männchen gegenüber den Weibchen. Primitiv ist die Ausbildung von 10 Bursalpapillen in der Anordnung (2/5+3), von denen offenbar die dorsalwärts stehende, leicht zu übersehende 6. und 9. (?) die Bursa nach außen durchbrechen. Die Spicula sind ungewöhnlich kräftig ausgestaltet, zudem in ihrer Länge zu etwa zwei Drittel verwachsen und bilden durch ihre ventralwärts eingeschlagenen Ränder eine ziemlich geschlossene „Röhre", so daß sie – ebenso wie das

©Faunistisch-Ökologische Arbeitsgemeinschaft e.V. (FÖAG);download www.zobodat.at

etwa halb so lange Gubernaculum – an die entsprechende Ausbildung bei *Rh. strongyloides* erinnern. Mit dieser nicht näher verwandten Art sind weiterhin paarige Blindsäcke am Vas deferens gemeinsam. Ungewöhnlich innerhalb der Gruppe (*Mesorhabditis*) ist das Vorhandensein einer „Ösophagusmanschette", die etwa die Hälfte der Mundhöhle umgreift. Der Enddarm der Weibchen ist lang und mit einer proximalen Anschwellung versehen. Die Phasmidien sitzen auf Anushöhe, der Schwanz trägt ähnlich wie bei *Rh. monhystera* ein seitliches Cuticularvelum. Die Cuticula ist quergestreift („geringelt"). Die Bursa kann am Rand gekräuselt erscheinen. Unbekannt ist, ob der Corpus die charakteristische Querleistenstruktur aufweist und ob der Klappenbulbus einen doppelten Hinterhof besitzt.

Die Art ist bisexuell mit offenbar ausgeglichenem Geschlechterverhältnis. Begattete Weibchen sind am Begattungskitt an der Vulva kenntlich. Im Ovar finden sich meist nur 1–2 Eier, die gefurcht sind oder gar Embryonen enthalten (wahrscheinlich ovovivipar). Wie *Rh. marina* läßt sich die Art sowohl in Salzwasser als auch in Süßwasser halten (Timm 1956).

Die Fundorte sind über die Welt verteilt. In Nordamerika (Beaufort, Nord-Carolina) wurde *Rh. ocypodis* auf Eiern der amphibisch lebenden Krabbe *Ocypode albicans* gefunden (Chitwood 1935), in Südamerika bei Santa Marta, Kolumbien, in Massen und „in allen Altersstufen" in den Kiemen und Kiemenbürsten derselben Krabbenart (Riemann 1970) und 1 ♂ im Küstengrundwasser Chiles (Gerlach in Osche 1954a), ebenfalls im Küstengrundwasser von Madagaskar 1 ♀ (Gerlach l. c.), an den Mittelmeerküsten unter ausgeworfenen Algen am Osthafen bei Alexandrien 15 ♂♂, 13 ♀ und 10 juv. (als *Rh. monhystera* falsch bestimmt von Schuurmans Stekhoven 1943) und in einem Prallhangbezirk bei Neapel ♂♂ und ♀♀ in größerer Zahl zusammen mit *Rh. marina* (Osche 1954a) und schließlich an der Westküste Schonens nördlich Hälsingborg 1 ♂ an den Wurzeln von Polygonum (als *Rh. scanica* neu beschrieben von Allgén 1949).

Bei den bisher bekanntgewordenen Funden scheint es sich in jedem Fall um die fragliche Art gehandelt zu haben, wie ich mich durch Vergleich der Abbildungen, Beschreibungen und von Skizzen im Archiv von Prof. Osche überzeugen konnte. Kritisch ist allein der Nachweis von Allgén (1949), der nach einem einzigen ♂ eine neue Art (*Rh. scanica*) beschrieb, die Osche (1954a) trotz der schlechten und nicht das wesentliche darstellenden Artbeschreibung Allgéns *Rh. ocypodis* zuordnete. Nach den Maßen handelt es sich dabei um ein kümmerliches und untypisches Individuum. Eventuell gehört ferner ein von Allgén (1934) aus Skelderviken/Schonen als *Rh. marina* beschriebenes ♂ hierher, was kurz diskutiert werden muß. Bei diesem Tier werden in Lateralansicht 10 Bursalpapillen (2/8) wie bei *Rh. ocypodis* gezeichnet, im Text heißt es aber über die Papillen: „Links sind es dann: 2, 3, 3; rechts umfaßt die hintere Gruppe nur 2 Rippen, die aber ganz besonders groß sind." Was nun genau gemeint ist, wird keineswegs klar. Für *Rh. ocypodis* könnten auch die langen und schlanken Spicula sprechen, sowie die Maße, die noch etwas kleiner ausfallen als oben angegeben (z. B. Länge = 846 µ), aber in der Variationsbreite der Art liegen dürften.

Nach den vorliegenden Hinweisen handelt es sich bei *Rh. ocypodis* um eine „marine" und weltweit verbreitete Form, die im Strandanwurf und Küstengrundwasser und auch (eventuell spezifisch) an einer amphibisch lebenden Krabbe (*Ocypode albicans*) vor allem im Kiemenraum lebt und sich vermehrt. Wie fest die Bindung an diese Krebsart ist und welches Verhältnis zwischen freilebenden und krebsgebundenen Tieren besteht, bleibt zu untersuchen. Riemann (1970) deutet einen möglichen Unterschied zwi-

©Forschungsinstitut für Ökologische Arbeitsgemeinschaft a.V. (FÖAG);download www.zobodat.at

schen den an *Ocypode* gefundenen Individuen und dem freilebenden Material an, indem bei ersteren der Abstand der 3. Bursalpapille zur 2. und 4. gleich sein soll (vgl. CHITWOOD 1935, Fig. 22 C), wie es aber auch in etwa SCHUURMANS STEKHOVEN (1943) für freilebende Exemplare dargestellt hat. Zu betonen ist ferner ein Unterschied in den Maßen. Die Tiere aus Krebsen waren im Vergleich zu frei gefundenen (s. o. Maßtabelle) sehr groß (Länge ♂ = 1380–1570 µ, ♀ = 1450–2020 µ, Spicula = 87–103 µ, nach CHITWOOD 1935).

Rhabditis (Rhabditis) nidrosiensis Allgén 1933
(Abb. 2)

syn. *Rh. marina var. nidrosiensis* Allgén 1933
Rh. ehrenbaumi Bresslau & Schuurmans Stekhoven in Schuurmans Stekhoven 1935 syn. nov.
Rh. suecica Allgén 1951 syn. nov.

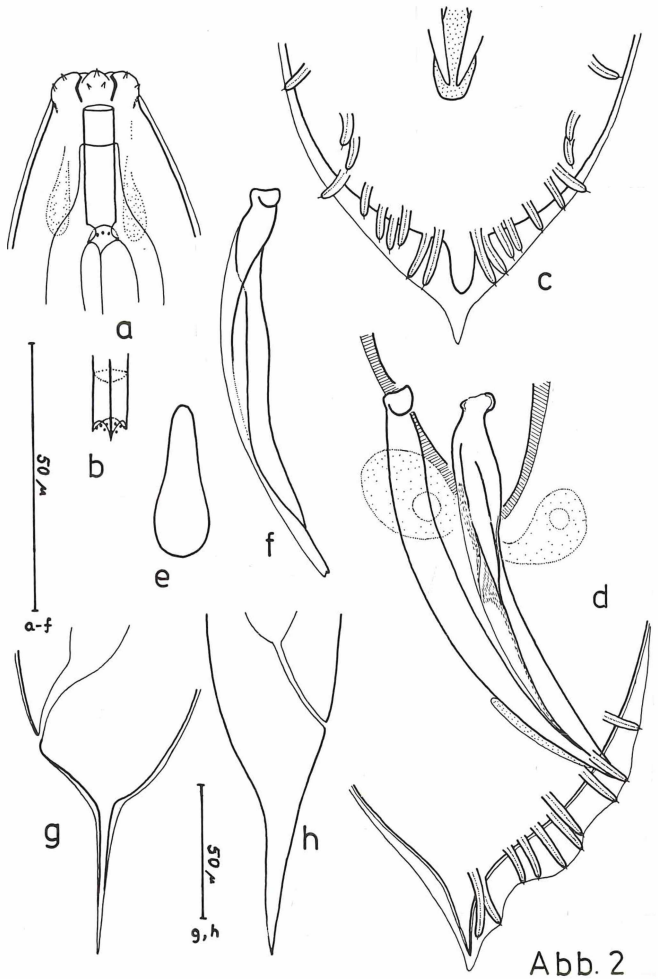

Abb. 2: *Rhabditis nidrosiensis*
a) Vorderende ventral
b) Mundhöhle herausgequetscht
c) Hinterende des Männchens ventral
d) Hinterende des Männchens lateral
e) Gubernaculum
f) Spiculum
g) Schwanz des Weibchens lateral
h) Schwanz eines immat. (L IV) lateral

©Forschungsinstitut für Ökologische Arbeitsgemeinschaft e.V. (FÖAG);download www.zobodat.at

Diese von ALLGÉN (1933) nach einem ♂ als Varietät von *Rh. marina* beschriebene Form, deren Artcharakter erstmalig von FILIPJEV (in ALLGÉN 1934) und später von SCHUURMANS STEKHOVEN (in ALLGÉN 1947b) erkannt wurde, erklärte OSCHE (1954a) irrtümlich als identisch mit *Rh. curvicaudata* (A. Schneider). Von BRESSLAU & SCHUURMANS STEKHOVEN wurde sie 1935 als *Rh. ehrenbaumi* neu beschrieben (auch das Weibchen). Obwohl *Rh. ehrenbaumi* von INGLIS & COLES (1961) erstmalig wiedergefunden wurde, betrachteten sie *Rh. marina var. nidrosiensis* Allgén als „nomen dubium".

Die Feststellung eines Zusammenhangs zwischen beiden Formen und eine Einordnung in das Rhabditis-System war nach den zunächst vorliegenden ungenügenden Beschreibungen offensichtlich schwer möglich. OSCHE (1952) stellte sie in die Pellio-Gruppe, die von DOUGHERTY (1955) zur Untergattung *Pellioditis* „aufgewertet" wurde. Die im Prinzip leptodere Schwanzform, die radiäre Bursagliederung und der Kuppelschwanz bei beiden Geschlechtern verweist sie aber (wie es OSCHE, 1954a, bereits erkannte) in die Curvicaudata-Gruppe. Ähnlichkeiten zu der nah verwandten Chitinolabiata-Gruppe bestehen in der Verlagerung „aller" Bursalpapillen hinter die Kloake und der starken Cuticularisierung der Lippenränder. Ich hatte das Glück, die Art im Strandanwurf des Bottsand zu finden und züchten zu können, so daß hier eine Beschreibung gegeben werden kann. (Inzwischen wurde die Art bereits von INGLIS & COLES, 1961, und RIEMANN, 1968b, als *Rh. ehrenbaumi* wiederbeschrieben.)

Maße in µ:	Weibchen (n=2)		Männchen (n=5)
Länge	1630–1750		1055–1720
Dicke	83– 96		59– 99
Mundhöhle	26– 33		21– 32
Pharynx	403– 404		303– 392
Schwanz	80– 83		36– 42
Schwanzfaden	43– 56	Spicula	62– 72
Vulva in %	59– 60	Gubernaculum	22– 24
a	17 –21		15 –19
b	4,0– 4,3		3,5– 4,4
c	19 –22		27 –44

Es handelt sich um eine recht große, plumpe Art. Die sechs spitzen Lippen sind nicht vom Körper abgesetzt, aber durch deutliche Einschnitte voneinander getrennt (offen) und mit je 2–3 Papillen besetzt. Auffallend ist eine starke V-förmige Lippencuticularisierung (Cheilostom). Die Mundhöhle ist prismatisch, von normaler Länge und ca. 5 µ Durchmesser. Die isotope Übergangsstelle trägt 3 Warzen (5 nach INGLIS & COLES 1961). Die „Ösophagusmanschette" umgreift 50–54 % der Mundhöhlenlänge. Der Pharynx ist mit Mittelbulbus und Klappenbulbus normal gestaltet. Auffallend ist nur, daß (im Gegensatz zu den Angaben von ALLGÉN 1933) der Mittelbus bei alten Individuen genauso dick ist wie der Klappenbulbus, relativ zur entsprechenden Körperdicke also mächtiger erscheint (vgl. *Rh. marina*); bei nicht ausgewachsenen Tieren ist er sogar absolut dicker (102–128 %). Der Klappenbulbus besitzt einen doppelten Hinterhof. Die Vulva ist annähernd mittelständig, die paarigen Ovarien sind umgeschlagen. Die Weibchen haben einen Kuppelschwanz mit aufgesetztem Spitzchen, die Jugendstadien einen konisch-spitzen Schwanz. Die offene Bursa der Männchen zeigt einen Übergang von der leptoderen zur peloderen Form. Oft (aber nicht immer) ist der kuppelförmige

©Forschungsinstitut für Ökologische Arbeitsgemeinschaft e.V. (FÖAG); download www.zobodat.at

Schwanz so weit verkürzt, daß er von der Bursa völlig umfaßt wird (peloder), die aber ihrerseits dann noch in ein Spitzchen ausläuft, was bei einer normalen peloderen Bursa nie der Fall ist. Das Bursavelum ist stark reduziert. Es sind 10 Bursalpapillen ausgebildet, die oft alle postkloakal zu stehen scheinen. Nur die 1. steht (gelegentlich) präkloakal, die 2. und 3. dann adkloakal. Nicht alle stehen in einer Längslinie, sondern es besteht eine schwache radiäre Gliederung: die 1., 4., 8. und 10. sind ventrolateral gestellt, wogegen die anderen mehr subventral in einer Linie stehen (vgl. Curvicaudata-Gruppe). Die Bursaformel ist mit (1+2+1+3+3) bzw. (1/2+1+4+2) anzugeben. Zusätzlich zu den 10 Papillen entdeckten Inglis & Coles (1961) proximal der 9. Papille die kleinen Phasmidien. Die getrennten Spicula sind annähernd dolchförmig und nur schwach gekrümmt, proximal geknöpft und distal leicht gekerbt oder spitz. Dorsal erstreckt sich in ganzer Länge ein dünneres „Velum". Das nur schwach cuticularisierte und wenig stabile Gubernaculum ist etwa spatelförmig und erreicht ca. 35 % der Spiculumlänge. Der Umschlag des Hodens beträgt 35–40 % der Hodenlänge.

Die Art ist zweifellos mit der von Allgén (1933) mäßig gut beschriebenen und abgebildeten *Rh. nidrosiensis* identisch, obwohl er nur 7 Papillen zeichnete und offensichtlich wegen der radiären Bursagliederung die 1., 4. und 8. Papille übersah. Ebenfalls besteht kein Zweifel an der Identität mit *Rh. ehrenbaumi* Bresslau & Schuurmans Stekhoven 1935, wie sie auch von Inglis & Coles (1961) und Riemann (1968b) beschrieben wurde. Ferner bin ich überzeugt, daß auch die ungenügend beschriebene und sehr schlecht abgebildete *Rh. suecica* Allgén 1951 mit dieser Art synonymisiert werden muß. Dafür sprechende Merkmale sind: „Der Körper ist plump", „das Vestibulum wird von 8 Rippen gestützt", womit wohl die charakteristische Cheilostomausbildung angesprochen ist, das Weibchen dürfte wie das allein abgebildete Männchen einen Kuppelschwanz besitzen, „dessen Schwanzzapfen 49 µ mißt", „die Spicula sind stark entwickelt", „das akzessorische Stück mißt 1/3 der Spiculumlänge", Schwanzform des Männchens, Spiculum und Gubernaculum entsprechen unserer Art und die Maße liegen innerhalb der Variationsbreite, die für die Weibchen erst ungenügend bekannt ist (Allgéns Weibchen weicht mit L=1428 µ, V=53,9 %, c=34,7 unwesentlich ab). Bursa und Papillen wurden nicht gezeichnet oder beschrieben!

Die Art wurde von mir zweimal am Bottsand gefunden, zunächst am 30. XII. 1971 in kompostartigem Anwurfmaterial etwa 15 m von der Flutlinie entfernt am Dünenrand (dritte Zone des Strandanwurfs nach Dürkop 1934) zusammen mit vier weiteren Rhabditisarten (u. a. *Rh. pellioides* Bütschli) und am 14. V. 1972 in Algenmaterial von der Flutlinie zusammen mit *Rh. marina*. In dieser Algenprobe konnte sie unter Zusatz von roher Kartoffel in großer Zahl gezüchtet werden. Leider ging die Kultur nach drei Monaten infolge Gärung ein, ohne daß in der Zwischenzeit Folgekulturen auf anderen Substraten gelangen. Allgén (1933) fand 1 ♂ in Algenvegetation in etwa 10 m Tiefe bei Trondheim am 20. VI. 1928, Bresslau & Schuurmans Stekhoven beschrieben sie 1935 als marine Art zwischen Ceramium rubrum von Helgoland und Allgén (1951) fand 11 ♂♂, 9 ♀♀ und juv. nahe der Station Kristineberg/Schweden im Wurzelbereich von Glaux maritima. Von der Süd- und Westküste Englands stammen die Nachweise von 5 ♂♂, 8 ♀♀ bei Neyland, Pembrokeshire (South Wales); 6 ♂♂, 6 ♀♀ und 3 juv. Jennicliffe Bay (Plymouth) und einigen Individuen zusammen mit *Rh. marina* bei Weston-Super-Mare (Somerset) jeweils im Strandanwurf meist oberhalb der Hochwasserlinie (Inglis & Coles 1961). Auch Riemann (1968b) meldete die Art als typischen Strandanwurf-Vertreter in Zostera-Anwurf am Fehmarnsund und 3 Proben verschie-

©Faunistisch-Ökologische Arbeitsgemeinschaft e.V. (FÖAG);download www.zobodat.at

denen Algen-Anwurfs von Helgoland. YEATES (1970) fand sie zusammen mit *Rh. marina* im Strandanwurf der Orkney-Inseln. Es handelt sich danach um eine supralitoral, vor allem wohl im Strandanwurf lebende Art, die gelegentlich mit ins Meer gespült wird. Im Gegensatz zu *Rh. marina* findet man sie auch in Anwurf und kompostierendem terrestrischen Pflanzenmaterial der dritten Zone höher am Strand (vgl. auch INGLIS & COLES 1961).

Über die Biologie ist wenig bekannt. Das Geschlechterverhältnis ist ausgeglichen. Die Copula fand einmal nach dem „Bursatyp" in λ-Form (antiparallele Stellung) statt. Ein Begattungszeichen wurde nicht festgestellt. Es wurden nur wenige, gefurchte Eier, aber keine fertigen juv., im Uterus beobachtet (keine genauere Untersuchung). Winklarven traten nie auf. Auf das charakteristische „Anortbewegen" in Wasser und seine ökologische Bedeutung wurde im allgemeinen Teil bereits hingewiesen.

Rhabditis (Rhabditis) marina Bastian 1865

syn. *Rh. fluviatilis* Bütschli 1876
Rh. australis Allgén 1932, nec Cobb 1893 syn. nov.
Rh. allgeni Johnston 1938
Rh. campbelli Allgén 1947
Rh. velata Bresslau & Schuurmans Stekhoven in Schuurmans Stekhoven 1935

Die systematische Durcharbeitung dieser Art hat lange Zeit Schwierigkeiten bereitet, da meistens nur Einzeltiere untersucht werden konnten. Abweichungen wurden dann als neue Variationen beschrieben, denen wohl der Rang von Rassen zukommen sollte. Dieses führte in der Folge zur Aufstellung folgender Formen:
Rh. marina typica Steiner 1921, Cornwall, Südküste England
Rh. marina septentrionalis Steiner 1921, Barents-See
Rh. marina kieliensis Schulz 1932, westliche Ostsee, Kiel
Rh. marina danica Allgén 1933, Dänemark Öresund
Rh. marina norwegica Allgén 1933, Norwegen, Trondheimfjord

Für eine weitere, als *Rh. marina nidrosiensis* Allgén 1933 beschriebene Form wurde oben bereits gezeigt, daß es sich um eine eigene Art (*Rh. nidrosiensis*) handelt. Entsprechendes gilt für *Rh. marina bengalensis* Timm 1956 (INGLIS & COLES 1961), wobei aber noch ungeklärt ist, ob es sich wirklich um eine neue Art (*Rh. bengalensis*) handelt oder um *Rh. dolichura* (A. Schneider 1866). Das Vorgehen, nach nur einzelnen Stücken ohne Kenntnis der individuellen Variabilität der Art Rassen zu beschreiben, hat OSCHE (1954a) bereits kritisiert.

Es ließ sich jedoch zeigen, daß sich wohl zwei Formen morphologisch und in ihrer geographischen Verbreitung unterscheiden lassen, eine südliche Form mit konisch-spitzem Schwanz beim Weibchen und eine nördliche Form, deren Weibchenschwanz terminal kolbig oder knotig angeschwollen ist. In dieser Arbeit können nun weitere Rassenmerkmale angeführt werden. Als erste haben DE CONINCK & SCHUURMANS STEKHOVEN (1933) gefragt, ob es sich bei den beiden „Formen" sogar um zwei verschiedene Arten handeln könnte, eine Frage, die von CHITWOOD (1951) und MEYL (1955) erneut aufgegriffen wurde. Diese Frage, ob es sich um Rassen oder Arten handelt, ist bis heute nicht entschieden. Es spricht einiges für letztere Annahme, aber bislang fehlen eindeutige Ergebnisse aus Kreuzungsexperimenten, die alle negativ blieben. Wichtig in diesem Zusammenhang ist, daß sich die beiden Formen in der Größe ihrer Spermien unter-

©Forschungsinstitut für Ökologische Arbeitsgemeinschaft e.V. (FÖAG);download www.zobodat.at

scheiden, die der nordischen Form sind fast doppelt so groß (etwa 10,3 gegenüber 5,8 μ). Im folgenden werde ich beide Formen getrennt behandeln, und zwar zunächst mit der Hypothese, daß es sich um geographische Rassen handelt.

(Inglis & Coles, 1961, versuchten zu zeigen, daß die verschiedenen Schwanzformen der Weibchen in der Variationsbreite englischer Populationen liegen bzw. sogar in der Ontogenie von jungen zu alten Weibchen auftreten können. Durch Einschnürung am Schwanzende soll sich so bei eiertragenden, dickeren Weibchen eine knotige Schwanzform bilden. Das scheint unlogisch, wenn man weiß, daß *Rh. marina* von den ersten Jugendstadien an einen kolbenförmigen Schwanz besitzt.)

Maße in μ im Vergleich:

Weibchen	*Rh. marina marina*		*Rh. marina mediterranea*	
	eigene Daten 10 ♀♀ Kiel	nach Literatur über 37 ♀♀	eigene Daten 10 ♀♀ Rovinj	nach Literatur über 12 ♀♀
Länge	1628–2875	930–3300	1157–1590	850–1742
Dicke	69– 118	47– 200	45– 78	33– 79
Mundhöhle	30– 39	19– 23	22– 24	16– 23
Pharynx	273– 354	265– 382	197– 237	184– 260
Schwanz	99– 139	95– 159	56– 91	72– 115
Vulva in %	53– 57	50– 56	51– 55	51– 55
a	20,0–24,5	14,6–40,0	18,2–25,8	19,2–29,5
b	5,2– 8,1	4,6–10,3	5,2– 7,0	4,5– 8,5
c	14,7–22,0	10,0–24,4	15,7–25,0	10,7–22,1

Männchen	eigene Daten 10 ♂♂ Kiel	nach Literatur über 36 ♂♂	eigene Daten 10 ♂♂ Rovinj	nach Literatur über 6 ♂♂
Länge	1337–1978	800–2606	779–1298	672–1274
Dicke	43– 71	64– 127	32– 49	36– 54
Mundhöhle	21– 31	–	19– 22	16– 17
Pharynx	221– 291	255– 295	153– 200	182– 196
Schwanz	50– 59	80– 93	22– 37	–
Spicula	37– 57	37– 70	31– 45	26– 60
Gubernaculum	20– 32	34– 36	15– 23	–
a	20,9–32,4	13,2–28,7	18,7–33,2	22,4–35,4
b	4,6– 7,7	4,0– 8,2	4,4– 6,6	3,9– 6,6
c	22,4–30,2	12,0–40,0	23,6–41,7	20,6–30,4

Nach meinen eigenen Messungen ergeben sich in den Maßen beider Rassen nur geringe Überschneidungen, berücksichtigt man die von verschiedenen Autoren stammenden Literaturangaben, so ist der Überlappungsbereich größer (siehe Tabelle). Eindeutig bleibt aber, daß die nordische Form in der Regel (bis zum zweifachen) größer ist als die südliche. Das Zuchtsubstrat und damit der Ernährungszustand spielen bei der individuellen Variabilität eine erhebliche Rolle, entscheidend ist aber, daß die südliche Form in meinen Zuchtversuchen auch unter günstigsten Bedingungen nicht größer ausfiel als die nordische Form unter schlechten Verhältnissen. Das spricht für

©Faunistisch-Ökologische Arbeitsgemeinschaft e.V. (FÖAG);download www.zobodat.at

genetische Unterschiede im Sinne von Rassen- (oder Art-)merkmalen. Auch von anderen Nematoden ist bekannt, daß ihre Körpergröße nach Norden hin zunimmt; so schreibt KREIS (1934), daß *Pelagonema simplex* Cobb „als Tropenform an Größe gegenüber der arktischen Form zurückbleibt". Nach G. SCHNEIDER (1926) ist *Theristus setosus* (Bütschli) in der nördlichen Ostsee größer als in der Zuidersee. Ähnliche „Trends" oder Klines sind von anderen Meerestieren (z. B. Ostracoden) bekannt und gelten auch für die Tiefsee, nicht aber für terrestrische Arthropoden. (Mit der für Warmblüter formulierten BERGMANNschen Regel hat dies wahrscheinlich nichts zu tun.) Der einzige Zugang zur Erklärung dieses Phänomens, den ich zur Zeit sehe, geht davon aus, daß der Energieumsatz in gleichmäßig kalter Umgebung langsamer sein muß und damit eine kleinere aktive Oberfläche benötigt, die bei großen Tieren im Verhältnis zu ihrem Volumen geringer ist als bei kleinen. Zum Teil lassen sich diese Verhältnisse phänokopieren. Bei 5° C gezogene *Rhabditis maupasi* waren bald doppelt so groß wie die bei 22° C gezüchteten (SOHLENIUS zit. nach GERLACH & SCHRAGE 1971). Dabei dürfte ein Zusammenhang zur bei geringen Temperaturen verlängerten Entwicklungs- und Lebensdauer bestehen.

Es genügt, die nordische Form nach meinem Kieler und Helgoländer Material ausführlich zu beschreiben, um dann bei der südlichen Form nur noch die Unterschiede hervorzuheben.

1. *Rhabditis marina marina* Bastian 1865 (Abb. 3)

syn. *Rh. fluviatilis* Bütschli 1876
Rh. marina typica Steiner 1921
Rh. marina septentrionalis Steiner 1921
Rh. marina kieliensis Schulz 1932
Rh. marina norwegica Allgén 1933
Rh. marina danica Allgén 1933
Rh. velata Bresslau & Schuurmans Stekhoven in Schuurmans Stekhoven 1935

Die nordische Rasse ist recht langgestreckt und innerhalb der Gattung *Rhabditis* eine der größten Formen. Die sechs apikal leicht offenen Lippen sind nicht vom Körper abgesetzt und tragen je zwei deutliche Papillen. Die Amphidien sind gut erkennbar. Ein Cheilostom ist bei den ersten Jugendstadien ausgeprägt. Die Mundhöhle ist zylindrisch, von mittlerer Länge und ca. 4–6 µm Durchmesser. Die Übergangsstelle ist nur bei den Jungstadien deutlich anisotop und nach dorsal ausgebuchtet (Abb. 3b). Das relativ große Metastom trägt mehrere (5 ?) Warzen. Die „Ösophagusmanschette" umgreift 50–65 % der Mundhöhle. Der Pharynx ist in einen kräftigen Mittelbulbus angeschwollen, der oftmals absolut dicker ist als der Klappenbulbus (80–111 %), eine Eigenart, die bei Rhabditis – wie erwähnt – nur noch von der im gleichen Habitat lebenden *Rh. nidrosiensis* bekannt ist. (Eine ökologische Deutung dieser Konvergenz ist bisher nicht zu geben.) Der Klappenapparat ist nur mäßig stark ausgebildet, der Hinterhof ist einfach.

Die Vulva liegt nahezu mittelständig, die paarigen, prall mit Eiern und Embryonen gefüllten Ovarien sind zu etwa 60 % der Gonadenlänge umgeschlagen, bei alten Weibchen treffen sich die zurückgeschlagenen Ovarien fast auf Vulvahöhe. Der Schwanz der Weibchen ist konisch, an seinem Ende aber nicht spitz, sondern sondenförmig angeschwollen und abgerundet, eine für Rhabditis völlig ungewöhnliche apomorphe Ausprägung. Eine derartige knotenartige Anschwellung, die von zahlreichen Adenophorea

©Faunistisch-Ökologische Arbeitsgemeinschaft e.V. (FÖAG);download www.zobodat.at

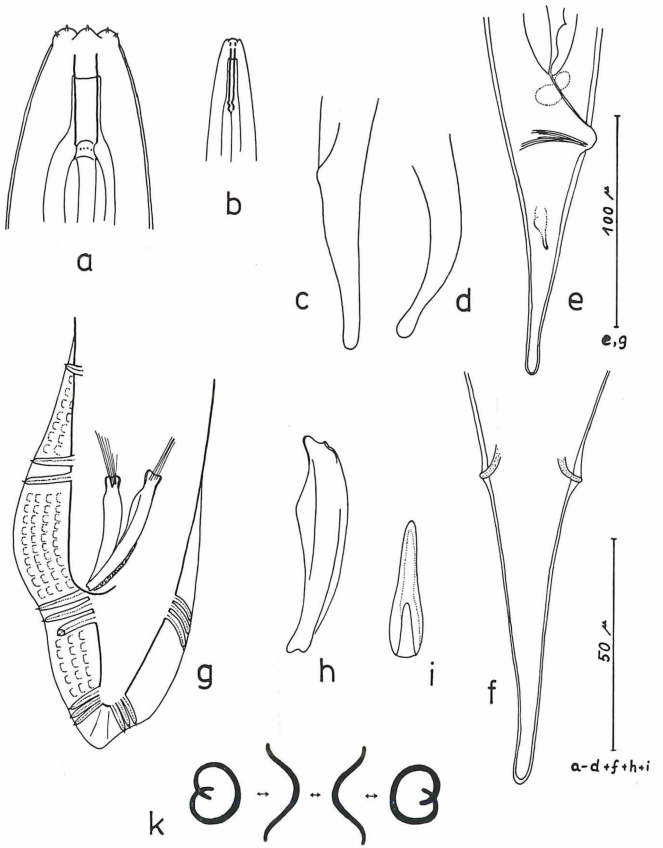

Abb. 3

Abb. 3: *Rhabditis marina marina* von Kiel
a) Vorderende ad. ventral
b) Vorderende juv. lateral
c, d) knotiges Schwanzende von juv. (L I aus Uterus)
e) Hinterende des Weibchens lateral
f) Schwanzende des Weibchens ventral
g) Hinterende des Männchens subventral
h) Spiculum
i) Gubernaculum
k) Schema der „Anortbewegung"

(Aphasmidia) der verschiedensten systematischen Zugehörigkeit bekannt ist, ohne daß ein ökologischer oder biologischer Bezug offensichtlich wäre, haben die Jugendstadien von *Rh. marina* in viel stärkerem Maße von der Mutterleibslarve an (Abb. 3c, d). Am Enddarmbeginn liegen zwei Rectaldrüsen. Der Dilatator ani ist zu erkennen. Die deutlichen Phasmidien (die bereits BASTIAN auffielen) münden bei 38–48 % der Schwanzlänge.

Die große Bursa ist peloder und offen und wird von 9 Papillen in der Stellung (1+2/3+3) gestützt. Die 5. und 8. Papille durchbrechen die Bursa nach außen. Der Schwanz endet abrupt hinter dem 9. Papillenpaar. Phasmidien sind auch bei den Männchen zu erkennen, sie sind viel dünner als die Bursalpapillen, was zusammen mit ihrer Lage zu Beginn der letzten Dreiergruppe von Papillen gegen die früher diskutierte Möglichkeit einer Homologie mit einer 10. Bursalpapille zu sprechen scheint. Das Bursavelum zeigt eine – wenigstens am lebenden Tier – deutliche, bisher fast stets übersehene Strukturierung aus in mehreren Reihen angeordneten „Schüppchen" (den „Knötchen oder Kreischen" BÜTSCHLIS). Die freien Spicula sind relativ zur Bursa kurz, schwach

©Forschungsinstitut für Ökologische Arbeitsgemeinschaft e.V. (FÖAG);download www.zobodat.at

gebogen, klobig gebaut, mit zwei Längsleisten versehen und nur einem schmalen Dorsalvelum, distal verbreitert, leicht gekerbt und ungleich lang (im Gegensatz zu INGLIS & COLES, 1961). Fast stets ist das linke Spiculum etwas größer als das rechte, welches 85–99 % der linken Spiculumlänge erreicht. Nur einmal war ausnahmsweise das rechte Spiculum länger als das linke (103 %). (Verschieden stark entwickelte oder verschieden geformte Spicula sind auch von einigen anderen freilebenden Nematoden bekannt – etwa *Monhystera heterospiculum* Allgén 1932, *Metadesmolaimus heteroclitus* Lorenzen 1971, *Leptolaimus elegans* De Conninck & Schuurmans Stekhoven 1933, 7 *Theristus*-Arten, *Brevibucca punctata* Timm 1960 u. a. – und sind in viel stärkerem Ausmaß charakteristisch für die parasitischen Gruppen der Filariidae und Spiruridae.) Das spatel- und rinnenförmige, eventuell distal gekerbte Gubernaculum erreicht 50–63 % der Spiculumlänge. Präkloakal finden sich zwei kleine Analpapillen. Der kurze Umschlag des Hodens beträgt 6–25 % der Hodenlänge. Die Hodenlänge umfaßt 65–74 % der Körperlänge. Der Spermiendurchmesser beträgt etwa 10,3 µ. Die Cuticula ist quergestreift (geringelt), unter starker Vergrößerung oder an geplatzten Tieren zeigen sich ferner feine Längsstreifen. Die Ringelung kann auf die Bursa übergreifen, die dann randlich „gekräuselt" aussieht. Auf den deutlichen Seitenfeldern finden sich in ganzer Länge mehrere (5–8) kräftige Längsstreifen. Systematisch verwertbar kann bei geringer Vergrößerung die bereits erwähnte „Anortbewegung" in einem Tropfen Wasser sein, die aber auch für *Rh. nidrosiensis* gilt.

Vergleichen wir nun die in der Literatur gegebenen Beschreibungen, so sind im einzelnen folgende Bemerkungen zu machen. Nach der Beschreibung der Art von BASTIAN (1865), wonach das Schwanzende des Weibchens „narrows to a point", hat man diese Tiere von der Südküste Englands im Anschluß an STEINER (1921) stets als Vertreter der südlichen Rasse betrachtet. Die von BASTIAN angegebene große Länge (♂ = 2118 µ, ♀ = 2820 µ) weist die Tiere aber eindeutig zur nördlichen Rasse, die damit die Nominatform mit dem locus typicus Falmouth (Cornwall) darstellt. Hinsichtlich des Weibchenschwanzes, der übersehenen Bursastrukturierung, der falsch dargestellten Spiculaform und weiterer Einzelheiten ist die Erstbeschreibung dem damaligen Kenntnisstand entsprechend. Eine endgültige Klärung dieser Frage durch Material aus Südengland wäre dennoch zu begrüßen. – INGLIS & COLES (1961) haben *Rh. marina* auch von Cornwall (aber nicht Falmouth) untersucht und lehnen eine Rassengliederung wegen der Variabilität des Weibchenschwanzes überhaupt ab. Ihre Darstellung und die beigefügte Abbildung (Fig. 3, S. 325) sind aber keineswegs überzeugend; wirklich konisch spitze Schwänze sind ihnen bei der Art offensichtlich nicht begegnet (s. o.). Zudem gibt es außer der Form des Weibchenschwanzes weitere Rassenmerkmale. Die zitierte Darstellung spricht meiner Ansicht nach gleichfalls dafür, daß die englische Population zur nordischen Form gehört. – Von DITLEVSEN (1911) wurde die nordische Form aus Charlottenlund (Öresund) beschrieben und das Weibchen mit der knotenförmigen Schwanzspitze („a little globular dilatation") korrekt abgebildet. (Später hat STEINER, 1921, diese Tiere seiner var. *septentrionalis* zugerechnet bzw. ALLGÉN, sie als var. *danica* neu benannt.) Beim Männchen sind ihm bei guten Details von Spicula und Gubernaculum allerdings zwei bedeutende Beobachtungsfehler unterlaufen, die aber leicht zu erklären und mir bezeichnenderweise zu Beginn meiner Untersuchung in genau derselben Weise passiert sind. So zeichnete er in Lateralansicht (aber nicht in Ventralansicht!) vor dem proximalen Spiculumende zwei Bursalpapillen statt nur einer, weil die nicht ganz auf gleicher Höhe stehende Papille der anderen Seite durchschimmerte. In der letzten Pa-

©Forschungsinstitut für Ökologische Arbeitsgemeinschaft e.V. (FÖAG);download www.zobodat.at

pillengruppe schließlich hat er eine der drei sehr eng gestellten Papillen übersehen. Die von ihm angegebene Bursaformel (2, 2, 3, 2) ist somit falsch, stellt aber nicht etwa eine Abnormität dar! Dieser Fehler hat später vor allem ALLGÉN irregeleitet. – Das von STEINER (1916) aus der Barents-See ebenfalls mit „schwach kuglig" angeschwollenem Schwanzende beschriebene Weibchen der var. *septentrionalis* nach STEINER (1921) liegt auch mit den Maßen innerhalb der Variationsbreite der nordischen Form. Entsprechendes gilt auch für die var. *kieliensis* von SCHULZ (1932) vom Bottsand an der Kieler Außenförde, die ich vom selben Fundort in Kultur habe, und für die var. *norwegica* von ALLGÉN (1933) vom Trondheimfjord, bei der der Schwanz des Weibchens gleichfalls „am Ende deutlich angeschwollen" ist. (Diese Form ist sicher keine eigene Art, wie es FILIPJEV in ALLGÉN, 1934, bzw. SCHUURMANS STEKHOVEN in ALLGÉN, 1947b, annahmen.) – Die von DE CONINCK & SCHUURMANS STEKHOVEN (1933) in Ostende gefundenen Tiere gehören (auch nach eigenem Dafürhalten, nicht aber nach OSCHE, 1954a) zur nordischen Form, obgleich Maße für ein sehr kleines (wohl noch nicht ausgewachsenes) Weibchen angeführt werden. Auffällig ist die Angabe, daß die letzte Bursalpapille nur zu einem Drittel ausgebildet war, wobei es sich um eine (nach der Abbildung mindestens linksseitige) Aberration handelt. – Bei der Station Kristineberg an der schwedischen Westküste fand ALLGÉN (1951) offensichtlich *Rh. marina*-Männchen, von denen er sehr kleine Maße angibt (Länge = 800–850 μ), und Jungtiere, über die er als erster bemerkt, daß sie „am Hinterende deutlich abgerundet" sind. – MEYL (1955) entdeckte die eindeutig nordische Form (mit Knotenschwanz) in einer Solquelle bei Braunschweig. – Ein in Nordamerika (Long Island) gefundenes *Rh. marina*-♀ (CHITWOOD 1951) gehört nach der Größe und der deutlich abgebildeten knotigen Schwanzspitze („rounded tip") ebenfalls zur nordischen Rasse.

Von seiner als *Rh. fluviatilis* beschriebenen Art betont bereits BÜTSCHLI (1876), daß sie sich „sehr innig an die von BASTIAN beobachtete *Rhabditis marina* anschließt". Bursabau, Papillenstellung, Spicula und Gubernaculum stimmen genau überein, ebenso die angeführten Maße eines Männchens (Länge = 1900 μ), die die Form zur nordischen *marina*-Rasse stellen. Darauf weist ferner eindeutig die von BÜTSCHLI dargestellte und erst jetzt nachvollzogene Entdeckung der Bursastrukturierung, „Längsreihen feiner Knötchen oder Kreischen" auf dem Bursavelum. In der Neubeschreibung von *Rh. fluviatilis* durch HIRSCHMANN (1952) wurde weiterhin die keulige Anschwellung des weiblichen Schwanzes, die Spiculaform, die Längsstreifung der Seitenlinien, die gleiche Dicke von Mittel- und Klappenbulbus u. a. in völliger Übereinstimmung mit *Rh. marina marina* dargestellt. Es besteht kein Zweifel, daß die beiden Formen identisch sind, wie es bereits von OSCHE (1954a) vermutet und auch von INGLIS & COLES (1961) gezeigt wurde, zumal man *Rh. marina* leicht im Süßwasser züchten kann.

Nicht ganz so eindeutig läßt sich die in SCHUURMANS STEKHOVEN (1935) von Helgoland nur sehr knapp beschriebene *Rh. velata* mit *Rh. marina* synonymisieren. Dafür sprechen: Die Maße liegen innerhalb der vom selben Autor auf derselben Seite für *Rh. marina* angeführten Variationsbreite. Die Bursagliederung ist mit (1+2/3+3) identisch. Da die Bursalpapillen nicht ganz den Rand der „Bursa" zu erreichen scheinen und ferner nach der einzigen Abbildung die „Bursa" das Schwanzende fast um Schwanzlänge nach hinten überragt, glaube ich, daß den Autoren ein noch nicht aus der letzten Larvenhülle geschlüpftes junges Männchen vorlag und sie im hinteren Teil die Larvenhaut für die Bursa angesehen haben. Dafür spricht auch, daß der so gedeutete Larvenschwanz terminal sondenförmig abgerundet ist, wie es kennzeichnend

©Forschungsinstitut für Ökologische Arbeitsgemeinschaft e.V. (FÖAG);download www.zobodat.at

für die nordische *marina*-Rasse ist. Nach dieser Interpretation (die bereits von INGLIS & COLES, 1961, in gleicher Weise vollzogen wurde) fällt es leicht, zu erklären, warum die Spicula „schlanker und kürzer als bei *Rh. marina*" und auch das Gubernaculum zu klein angegeben werden, wenn man annimmt, daß diese noch nicht voll cuticularisiert waren. Die Annahme, daß *Rh. velata* mit *Rh. marina* identisch ist, scheint mir aus den genannten Gründen eher wahrscheinlich, als darin eine zweifelhafte und doch irgendwie von *Rh. marina* zu unterscheidende Art zu vermuten.

(Das von ALLGÉN, 1934, aus der Strandzone von Skelderviken (Schonen) als *Rh. marina* beschriebene ♂ gehört auf keinen Fall zu dieser Art, evtl. handelt es sich um *Rh. ocypodis*, siehe dort. Auch die vom selben Verfasser, 1935, nach Präparaten des Museums Hamburg von Spitzbergen ohne Abbildung beschriebene *Rh. marina* darf nicht unkritisch als richtig determiniert betrachtet werden, denn der Weibchenschwanz wird als „hinten verdünnt, scharf zugespitzt" und die Bursaformel mit „2, 3, 3, 2" völlig falsch angegeben. Ob sich dahinter eine neue Art verbirgt, für die noch wesentlich ist, daß sich (wie es auch für *Rh. marina* gilt) „in den Uteri zahlreiche Eier und mehr oder weniger geschlängelte Jungen" befanden, oder ob es sich um eine fehlerhafte Beschreibung der tatsächlichen *Rh. marina* handelt, wäre durch Nachprüfen der genannten Präparate (mit der Nr. V. 5057 leg. HENTSCHEL) vielleicht noch möglich zu entscheiden. – GERLACH, 1965, vermeldet von Spitzbergen nur *Rhabditis sp.*).

2. *Rhabditis marina mediterranea* n. ssp. (Abb. 4)

Im Gegensatz zur nördlichen Form, die eine Vielzahl von Synonymen aufweist, ist die südliche Rasse in der Annahme, es handele sich dabei um die Nominatform, bisher unbenannt. Ich möchte dafür nach dem zunächst sicheren Vorkommensgebiet den Namen „mediterranea" vorschlagen. Locus typicus ist Rovinj, Istrien. (Über eine mögliche Identität mit *Rh. australis* Allgén 1932 siehe unten.)

Der wesentliche Unterschied dieser viel kleineren südlichen Form zur Nominatform besteht darin, daß der Schwanz der Weibchen stets konisch spitz endet, obgleich bei den Jugendstadien das Schwanzende zunächst knotig ist (Rekapitulationsentwicklung). Dieser Tatbestand steht ganz im Gegensatz zu dem sonst bei *Rhabditis* üblichen und spricht dafür, daß die südliche *marina*-Rasse von einer Form mit knotigem Schwanz abzuleiten ist. Allerdings ist diese knotige Anschwellung bei den Mutterleibslarven bereits geringer als bei jenen der nordischen Form, und sie nimmt in der Folge weiterer Häutungen stark ab (Abb. 4b–d). Als Variationen traten zweimal auch kuppelförmige Schwanzformen (mit bzw. ohne Spitzchen) bei den Weibchen auf (Abb. f+g), was mit einer, allerdings an die eigenartige Schwanzform der nordischen Rasse anknüpfenden Vermutung von OSCHE (1954b) übereinstimmt, daß im „Kryptotypus" von *Rh. marina* ein Kuppelschwanz vorhanden sei. Der konisch-spitze Schwanz der Subspecies *mediterranea* muß als abgeleitet betrachtet werden. Die Bursa zeigt den gleichen Bau wie bei der Nominatform, ist aber unstrukturiert! Die Spicula sind distal meist sondenförmig abgerundet, nur einmal schienen sie distal leicht gekerbt zu sein (Abb. l). Dorsal ist stets (?) ein Dorn vorhanden. Das distal eingebuchtete Gubernaculum scheint leicht biegsam, so daß es (bei der Copula) proximal hakenförmig einkrümmt. Die Längsstreifung in den Seitenfeldern ist sehr deutlich, ein Cheilostom ist (im Gegensatz zur Nominatform) auch bei den Adulten gut zu erkennen.

Die südliche Form wurde erstmalig von STEINER (1921) von Teneriffa beschrieben, wobei er die weibliche Schwanzform und die gegenüber den Tieren BASTIANS gerin-

©Österreich-Ökologische Arbeitsgemeinschaft e.V. (ÖÖAG);download www.zobodat.at

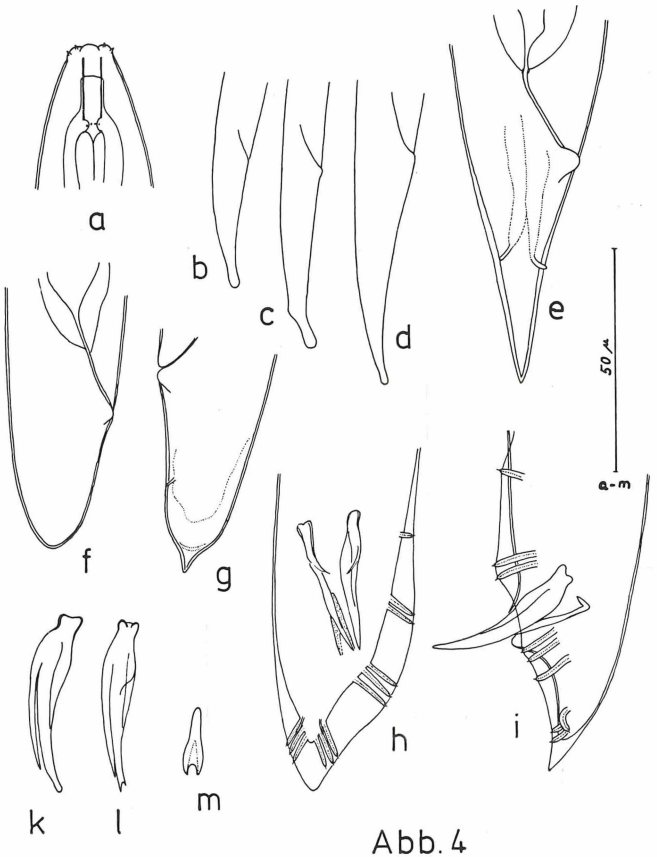

Abb. 4: *Rhabditis marina mediterranea* von Rovinj
a) Vorderende ad.
b–d) Knotenschwänze verschiedener Jugendstadien lateral
e) Hinterende des Weibchens sublateral
f, g) abweichende, kuppelförmige Schwanzformen bei Weibchen lateral
h) Hinterende des Männchens subventral
i) Hinterende des Männchens lateral
k, l) Spicula
m) Gubernaculum

Abb. 4

gere Größe betont. Ein von ALLGÉN (1932) von der Campbell-Insel beschriebenes ♀ gehört nach Schwanzform und Kleinheit ebenfalls zur südlichen Form, und der Autor selbst verweist auf die Übereinstimmung zur Teneriffa-Form STEINERS. Nun beschreibt er in derselben Arbeit 2 juv. unter Cyanophyceen aus der Strandregion vom selben Ort wegen Mundhöhlenlänge und abgerundeter Schwanzform als eigene Art (*Rh. australis*), die er (1947a) wegen Homonymie mit *Rh. australis* Cobb 1893 in *Rh. campbelli* umtaufte, die jedoch schon 1938 von JOHNSTON *Rh. allgeni* genannt worden war. Zwar betont ALLGÉN dabei „den weniger schlanken Schwanz" als Unterschied zu *Rh. marina var. septentrionalis* Steiner, aber es handelt sich nach der Abbildung doch um einen typischen Knotenschwanz, wie er allen *Rhabditis marina*-juv. zukommt. Deshalb halte ich *Rh. australis* Allgén für identisch mit *Rh. marina*. Der beim juv. terminal recht kräftig angeschwollene Schwanz erinnert an *Rh. marina marina*, während der Schwanz des Weibchens in Übereinstimmung mit *Rh. marina mediterranea* als „konisch, scharf zugesitzt" bezeichnet wird. Ich wage es nicht, nach dem geringen und vom

©Faunistisch-Ökologische Arbeitsgemeinschaft e.V. (FÖAG);download www.zobodat.at

Autor nicht klar erkannten Material eine Zuordnung der Campbell-Form zu einer der beiden Rassen zu treffen, solange nicht weiteres über *Rhabditis marina* von der Südhemisphäre bekannt wird. Bis dahin sei der Subspezies-Name *mediterranea* beibehalten.

(Über die von ihm an der Küste Westaustraliens untersuchte Form schreibt Inglis, 1966, sie sei von der in England studierten nicht zu unterscheiden. In jüngster Zeit erhielt ich nun durch Herrn U. Wirth Material aus Neuseeland, das erst vorläufig untersucht werden konnte. Danach entsprechen die Weibchen mit ihrem meist (nicht bei allen!) vorhandenen Knotenschwanz etwa der nordischen Rasse, während die Männchen in der unstrukturierten Bursa und dem Bau der Spicula an die südliche Rasse erinnern, wofür zudem das Cheilostom bei den Adulten spricht. Vielleicht muß man diese Population als eigene Rasse [*Rh. marina allgeni* Johnston 1938] werten.)

Die nächsten Mitteilungen über diese Form lieferte Osche (1954a) von der Mittelmeerküste Algeriens und bei Neapel. Wir selbst fanden diese Rasse wiederholt im Strandanwurf bei Rovinj. Da es sich im Mittelmeergebiet stets um die südliche Rasse handeln dürfte, erstaunt die wiederholte Anführung von *Rh. marina var. kielensis* (gemeint ist *kieliensis*) von der Küste Algeriens bei Gerlach (1953) und Delamare Deboutteville (1953, 1960). Da die in diesem Fall herrschende Rassenproblematik nicht als bekannt vorausgesetzt werden kann, dürfte es sich dabei um einen Irrtum handeln. (Nach Gerlach, 1953, wurde das algerische Material von Osche bestimmt, der es aber in seiner eigenen Darstellung, 1954a, zur südlichen Form rechnete.) Schließlich muß noch auf eine Angabe Meyls (1955) verwiesen werden, der aus Erdproben unter halophilen Pflanzen westlich Magdeburg im weiblichen Geschlecht spitzschwänzige *Rh. marina* beschreibt, die er für die südliche Form hält. Da die abgebildeten Schwanzformen recht „aberrant" aussehen und einmal auch ausdrücklich so bezeichnet werden, scheint mir der Fall nicht ganz sicher zu sein, zumal der Fundort noch weit nördlich von eindeutigen Fundstellen der Nominatform liegt.

4.2. Verbreitung und Habitat von Rh. marina

Die als gesichert geltenden europäischen Fundorte von *Rh. marina* wurden in eine Karte eingetragen (Abb. 5). Dabei handelt es sich um folgende Nachweise im Litoral der Meeresküsten: 1. Barentssee, „am Eingang ins Weiße Meer", Spülprobe von Algen, 1 ♀ + 1 juv. (Steiner 1916); 2. Ilen bei Trondheim, Norwegen, an Wurzeln von Zostera, etwa 3 m Tiefe 1 ♀ (Allgén 1933); 3. an der Westküste Schwedens bei Bondhålet und Bornö an Pflanzenwurzeln (von Glaux maritima 3 ♂♂ + juv. bzw. von Elymus arenarius 1 ♂) bzw. in der Algenvegetation (3 ♂) (Allgén 1951); 4. Dänemark Küste am Öresund bei Charlottenlund, in einer Probe verfaulender Algen, Enteromorpha und Ulva, in Kultur genommen (Ditlevsen 1911); 5. Kiel „ziemlich häufig im Brackwasser des Bottsandes" und im Schlamm der Strandtümpel (Schulz 1932, Sick 1933, vgl. Gerlach 1954), am selben Ort häufig in Proben des Strandanwurfs (Verf.), in der Kieler Bucht auch häufiger in der Enteromorpha-Zone und vereinzelt im Pfahlbewuchs bei Schilksee (Otto 1936); 6. Fehmarnsund, im Zostera-Anwurf (Riemann 1968b); 7. Helgoland, Algenzone (Stauffer 1924, Schuurmans Stekhoven 1935) und häufig im Strandanwurf (Riemann 1968b, Verf.); 8. Küste Belgiens, Ostende, Algen- und Muschelbewuchs vom Wellenbrecher 1 ♂ + 1 ♀ + 17 juv.; aus einer Pfütze

©Faunistisch-Ökologische Arbeitsgemeinschaft e.V. (FOAG);download www.zobodat.at

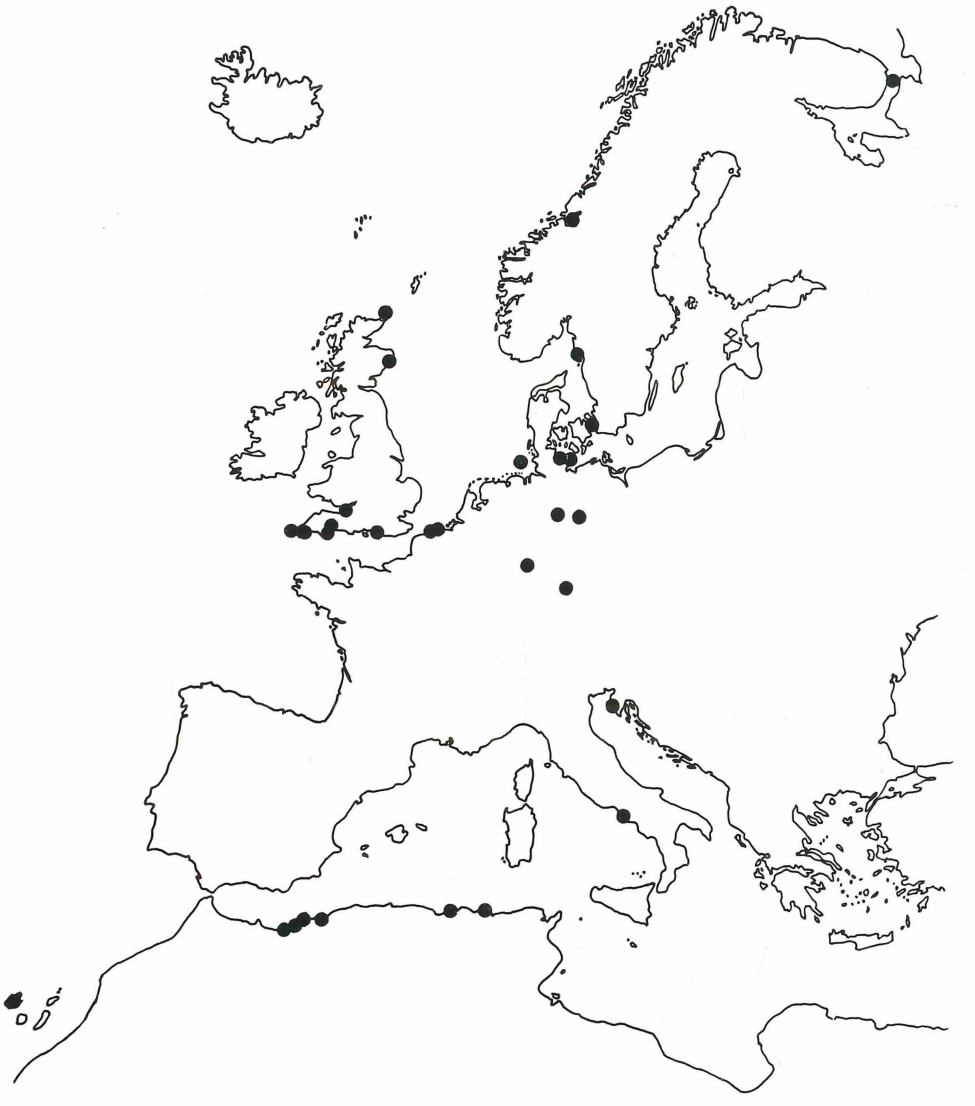

Abb. 5: Fundstellen von *Rhabditis marina* (beide Rassen)

am Strand 1 ♂ + 1 ♀ + 10 juv. (Salinität 30,77 bzw. 29,3 ‰) (DE CONNICK & SCHUURMANS STEKHOVEN 1933) und Zeebrugge (SCHUURMANS STEKHOVEN nach INGLIS & COLES 1961); 9. Aberdeen, Schottland (INGLIS & COLES 1961); 10. Südküste Englands, Sussex (Littlehampton und West Wittering); Devon (Sunny Cove, East Portlemouth, Salcombe Estuary und Parson und Clerk Rock, nahe Holcombe, zwischen Dawlish und Teign-

©Faunistisch-Ökologische Arbeitsgemeinschaft e.V. (FÖAG);download www.zobodat.at

mouth) und Cornwall (Downderry und Sennen Cove, nahe Land's End) „in association with rotting sea-weed" (INGLIS & COLES 1961) und Falmouth, „in sand from tide-pools" (BASTIAN 1865); 11. Westküste Englands, Somerset, Weston-Super-Mare (INGLIS & COLES 1961).

Hinzu kommen als interessante Binnenlandfunde: 1. Cremlingen östl. Braunschweig, künstliche Solquelle, in Erdprobe aus dem Quellbereich, 38,2 ‰ Salz (MEYL 1955); 2. bei Sülldorf westl. Magdeburg, Ufererde der Sülze unter halophilen Pflanzenwurzeln, Salinität 4,2 bzw. 5,5 ‰, angeblich die südliche Form (MEYL 1955); 3. „In fauligen Massen auf der Oberfläche des Mains bei Frankfurt", einige ♂♂ und unreife ♀♀ zusammen mit *Diplogaster striatus* (BÜTSCHLI 1876); 4. in dem in starker Strömung flutenden, üppigen Fadenbakterienbewuchs (Sphaerotilus natans) „von Pfählen in der polysaproben Pegnitz bei Fürth" (HIRSCHMANN 1952).

Die südliche Rasse ist hauptsächlich von den Mittelmeerküsten bekannt: 1. Rovinj im Strandanwurf aus Cystoseira u. a. (Verf.); 2. Prallhangbezirk bei Neapel, zahlreich zusammen mit *Rh. ocypodis* (OSCHE 1954a); 3. Küstengrundwasser Algeriens bei Annaba (Bône), Bejaia (Bougie) und an verschiedenen Stellen im Gebiet von Oran, Salinität 9,9 bzw. 36,9 ‰ (DELAMARE DEBOUTTEVILLE 1953+1960, GERLACH 1953, OSCHE 1954a); 4. Teneriffa, Strand von Orotava, Schlammprobe, Detritus und Algen 2 ♂♂ + 1 ♀ + 1 juv. (STEINER 1921).

Weitere Fundorte seien nur kurz angeführt: SCHNEIDER (1939) nennt als Fundort für *Rh. fluviatilis* ohne Quellenangabe u. a. auch „Ungarn", wo sie später von ANDRÁSSY (nach INGLIS & COLES 1961) in stark gedüngter Erde nachgewiesen wurde. SKWARRA (1922) fand die (als *Rh. fluviatilis* bestimmte) Art „in Algenhaufen am Ufer" der Kurischen Nehrung, COLES (1965) im Erdreich um Aster tripolium und Salicornia sp. auf Skippers Island in Essex (England) und YEATES (1970) im Strandanwurf auf den Orkney-Inseln. An der nordamerikanischen Ostküste wurde die Art für Woods Hole (Mass.) (TIMM 1956) und Long Island-Sund (New York) 1 ♀ in „seaweed" nachgewiesen (CHITWOOD 1951) und von Zostera marina gezüchtet (TIETJEN et al. 1970, LEE et al. 1970). An der Ostküste Südamerikas fand GERLACH (1956) *Rh. marina* häufiger in über der Hälfte aller Proben im Küstengrundwasser bis 150 cm Tiefe und Prallhang-Gebiet am Strand von Recife (Pernambuco). Bekannt ist sie ferner von den Falkland-Inseln (Port William) östlich Feuerland (ALLGÉN nach INGLIS & COLES 1961) und aus der Strandregion von der Campbell-Insel südlich Neuseeland (1 ♀ + 2 juv. als *Rh. marina* bzw. *Rh. australis* beschrieben, ALLGÉN 1932). INGLIS (1966) fand sie in großer Zahl im Strandanwurf der Westküste Australiens bei Guilderton nördlich Perth und nördlich Quoin Bluff, ich selbst habe sie aus Strandanwurfmaterial von Kaikoura im Norden der Südinsel von Neuseeland in Zucht genommen. – Die aus der Bucht von Bengalen (Pakistan) beschriebene *Rh. marina* var. *bengalensis* Timm 1956 ist eine eigene Art (vgl. INGLIS & COLES 1961).

Es zeigt sich also, daß wir es bei *Rh. marina* mit einer ziemlich weltweit entlang der Küsten verbreiteten Art zu tun haben, die vor allem den Strandanwurf bewohnt und von dort auch in das Interstitial des Meeresstrandes, aber auch in die Algenzone des Sublitorals gespült wird bzw. auch aktiv einwandert. Eine Weiterentwicklung und Vermehrung im größeren Stil scheint dort aber nicht stattzufinden, dafür sind die Belege auch in gründlichen biozönotischen Untersuchungen zu selten (vgl. OTTO 1936, OHM 1964, GERLACH 1954). Zudem kommt die Art (offenbar seltener und möglicherweise nach Verschleppung durch Zugvögel wie Limikolen) im Binnenland an Salzstellen, aber

©Österreich-Ökologische Arbeitsgemeinschaft e.V. (FOAG);download www.zobodat.at

auch im Antrieb und Bakterienbewuchs polysaprober Flüsse vor. In Europa lassen sich zwei Rassen unterscheiden, eine nördliche (*marina*), die nördlich 49° verbreitet ist, und eine südliche (*mediterranea*), die südlich 45° bekannt ist. Interessant dürften Feststellungen entlang der französischen Kanalküste werden, wo mit dem „Übergang" beider allopatrischer Formen zu rechnen ist. Ob sich auch die außereuropäischen Populationen dieser einfachen Rassengliederung anschließen (Nordamerika ssp. *marina*, Südhemisphäre ssp. *mediterranea* = *allgeni*), läßt sich zur Zeit nicht entscheiden. Daß das gegenwärtige Verbreitungsbild noch so unvollkommen ist, liegt daran, daß die Nachweise mehr zufälliger Natur sind und Strandanwurf als eigentliches Habitat der Art nur gelegentlich untersucht wurde, obwohl bereits DITLEVSEN (1911) auf diesen Lebensraum hinwies und mit Algenmaterial die Art in Kultur nahm. Diese Methode habe ich mehrfach wiederholt. Dank der Ausbildung von Dauerlarven läßt sich die Art unschwer und ohne intensive Pflege über Jahre halten und auf verschiedenen saproben Substraten in Massen züchten. Proben vom Strandanwurf lassen sich leicht in Plastikbeuteln oder Gläsern transportieren und verschicken und auch von Nicht-Zoologen sammeln, so daß die Hoffnung besteht, daß bald Material aus verschiedenen Gegenden gerade im Hinblick auf die interessante Rassenfrage untersucht werden kann.

4.3. Ökologie und Biologie

Im folgenden sei über einige experimentell-ökologische und biologische Beobachtungen an der nordischen Form (von Kiel) berichtet. Im Gegensatz zur Angabe von HIRSCHMANN (1952), *Rh. marina* (= *fluviatilis*) sei ein schwer züchtbarer Spezialist, läßt sich die Art außer auf faulenden marinen Algen auch ohne Salzwasser auf faulender Kartoffel, faulem Fleisch, Faeces und (weniger gut) auf frischem Kuhmist züchten. Für das Fehlen auf ähnlichen saproben Substraten im Freien gibt es zwei Denkmöglichkeiten, nämlich das Fehlen von Übertragungsmechanismen (Phoresie) oder die Konkurrenz-Unterlegenheit. In der Tat wurde *Rh. marina* im Experiment von einer in Mist gefundenen Rhabditisart (*Rh. rovinjensis* n. sp.) verdrängt. Umgekehrt dürfte das Salz im Substrat mögliche Konkurrenten fernhalten. Bezeichnenderweise stammen die wenigen Binnenlandfunde von *Rh. marina* auch überwiegend von Salzstellen (MEYL 1955). In Kulturversuchen ließ sich *Rh. marina* bei Salinitäten von 0–80 ‰ züchten, am erfolgreichsten und mit dem größten Vermehrungspotential aber zwischen 45 und 55 ‰, das Temperaturoptimum lag zwischen 25 und 30° C (TIETJEN et al. 1970).

Die Art bildet bei ungünstigen Substratbedingungen typische gescheidete Dauerlarven, die nicht winken. Diese überdauern (über 1 Monat lang) das Eintrocknen des Substrates, Sauerstoffmangel durch Gären und H_2S-Entwicklung, höhere Temperaturen (24 Stunden bei 35,5° C und 45 Std. bei 34,6° C wurden ohne Schädigung für eine Weiterentwicklung ertragen) und vor allem längere Hungerzeiten im ungünstigen Substrat (im Experiment in einem Röhrchen mit Leitungswasser bei 20° C über 5 Monate). Bei Zugabe von frischem Substrat entwickeln sich die Dauerlarven in 50–70 Std. zu Adulten. Diese leben nur 2–4 Tage. Die lebend geborenen juv. wachsen schnellstens in 3–4 Tagen zu adulten Tieren heran (jeweils bei Zimmertemperatur). Nach TIETJEN et al. (1970) (siehe auch LEE et al. 1970) sind die juv. in 5 Tagen geschlechtsreif; das bedeutet, daß etwa alle 24 Std. eine Häutung stattfindet. Eine Generation dauert danach 6–9 Tage.

Das Geschlechterverhältnis ist ausgeglichen; nach TIETJEN et al. (1970) überwogen die Weibchen (65–76 %). Die Kopulation erfolgt nach dem „Bursatyp" (Parallelstellung)

©Forschungsinstitut für Ökologische Arbeitsgemeinschaft e.V. (FÖAG);download unter www.zobodat.at

etwa gleich häufig in Y- (gleichgerichtet) und λ-Form (antiparallel) (15:16). Danach klebt vor der Vulva der Weibchen eine große Menge Begattungssekret, das sich aber auch manchmal ablösen kann. Die Art ist ovovivipar, nach TIETJEN et al. (1970) bei New York allerdings normalerweise ovipar, und nur die alten Weibchen sind ovovivipar. Auch hierbei ist mit Rassenunterschieden zu rechnen. Die Population von Neuseeland ist gleichfalls ovovivipar. Nach TIETJEN et al. (1970) beginnt die Eiablage 2–4 Tage nach der Kopulation und erstreckt sich über 3–4 Tage. Anschließend (also etwa nach einer Woche) sterben 60 % der Weibchen, von den restlichen produzieren einige einen weiteren Schub befruchteter Eier, ohne daß eine weitere Kopulation nötig wird. Die meisten Männchen lebten 13 Tage lang, also 18 Tage lang vom Schlüpfen aus den Eiern. – Die Zahl der Nachkommen ist (selbst für eine *Rhabditis*-Art) sehr groß. Mindestzahlen der Jungtiere und eine etwaige Abhängigkeit von der Größe der Muttertiere sind schwer zu ermitteln. Es dürften sich aber selten weniger als 70 Eier fertig entwickeln; maximal waren es 260 Embryonen (im Durchschnitt 128 Embryonen, n = 22), die ein Weibchen hervorbrachte. Nach TIETJEN et al. (1970) legten die Weibchen durchschnittlich 70–100 Eier.

Auch die Adulten können Sauerstoffmangel und beim Faulen entstehende Gase eine Zeitlang überdauern, wobei sie in eine vorübergehende Starre fallen, die durch Sauerstoffzufuhr wieder gelöst wird. Die Tiere bohren sich durch das breiige Substrat. Sie sind schlechte Schwimmer, da die Amplitude beim Schlängelschwimmen sehr groß ist. Als Nahrung dienen wohl nur Bakterien. Man kann deutlich die Aufnahme korpuskulärer Nahrung im Pharynx kontrollieren. In Kulturversuchen lebte *Rh. marina* von Pseudomonas sp. und Flavobacterium marinum, bakterienfreie Zuchten und solche mit kleinen Algen gelangen hingegen bisher nicht (LEE et al. 1970, TIETJEN et al. 1970). Dabei wurden die Algen (z. B. Nannochloris sp. und Dunaliella parva) durchaus in größerer Zahl aufgenommen, so daß der Darm grün erschien, eine Verdauung fand aber offensichtlich nicht statt. Dies erscheint wichtig, da aus Darminhalten nicht unbedingt auf die Ernährungsbasis rückgeschlossen werden kann. Überraschend ist dagegen, daß die Art nach Tracer-Experimenten für verschiedene angebotene Bakterienarten durchaus ein Selektionsvermögen zu besitzen scheint. Die Menge der aufgenommenen Pseudomonas sp. pro Tag entsprach etwa dem zehnfachen eigenen Körpergewicht von *Rh. marina* (TIETJEN et al. 1970).

5. Zusammenfassung

1. Die Nematodenfauna des Strandanwurfs ist durch terrestrische (*Rhabditis*-Arten) und marine Elemente (Monhysteridae, *Enoplus* sp.) gekennzeichnet. Eine Abhängigkeit vom Anwurfmaterial besteht nicht, lediglich Zostera scheint gemieden zu werden.

2. Die wesentlichen Änderungen im Strandanwurf während der Rotte werden dargestellt. Anpassungen der Nematoden an diese oft extrem wechselnden Verhältnisse sind die Ausbildung von „Dauerlarven", eine rasche Generationenfolge und hohe Nachkommenzahl, ferner eine typische „Anortbewegung" und Viviparie.

3. Bei saprobionten Nematoden ephemerer saprober Substrate wurden durch „additive Typogenese" jene Adaptationen erworben, die dann als Präadaptationen polyphyletisch den Schritt zum Endoparasitismus ermöglichten. Der Strandanwurf ist ein typisches ephemeres saprobes Substrat, welches an der Grenze Meer/Land auch von

©Forschungsinstitut für Ökologische Arbeitsgemeinschaft e.V. (FÖAG);download www.zobodat.at

marinen saprobionten Nematoden (Adenophorea) erobert wurde. Die Frage ist offen, ob auch von dort aus Parasitenlinien starteten.

4. Als Modelle für eine Kontaktaufnahme mit anderen Organismen dienen die ausführlich dargestellten Vergesellschaftungen von Nematoden mit Krebsen. Außer zufälligen Gästen aus verschiedensten Gruppen (vor allem Monhysteridae, Chromadoridae und Rhabditidae) gibt es auch obligatorisch im Kiemenraum von Krebsen (entök) lebende Formen (überwiegend Monhysteridae). Krebsgebundene Nematoden wurden zumeist an terrestrisch lebenden Krebsen oder solchen des unmittelbaren Litoralbereichs von Süß- und Brackwasser gefunden.

5. Bei „freilebenden", an Krebsen gefundenen Nematoden handelt es sich oft um Gattungen, die auch (zum Teil mit nächst verwandten Arten) den Strandanwurf bewohnen, gelegentlich sogar um identische Arten. Diese Ähnlichkeit der Fauna und Tatsachen über die Biologie der Arten (Viviparie, hohe Nachkommenzahl?) lassen einen Kausalzusammenhang vermuten. Über eine Entökie bei Krebsen scheint ein Weg mariner Nematoden zum Parasitismus denkbar.

6. Die *Rhabditis*-Arten des Strandanwurfs (*Rh. ocypodis, Rh. nidrosiensis* = *Rh. ehrenbaumi* = *Rh. suecica, Rh. marina* = *Rh. allgeni*) werden beschrieben und abgebildet, Synonymisierungen vorgenommen und das Bekannte über Verbreitung (mit Karte bei *Rh. marina*), Ökologie und Biologie gesichtet. Bei *Rh. marina* lassen sich zwei Rassen unterscheiden; die südliche wird als *mediterranea* n. ssp. beschrieben.

6. Summary

1. The nematodes of littoral seaweed deposits are characterized by terrestrial (*Rhabditis* species) and marine (Monhysteridae, *Enoplus* sp.) elements. Occurrence in different seaweed deposits is random, the only trend in distribution being an apparent common avoidance of Zostera.

2. The basic changes that occur in seaweed deposits during the process of decay are described. Adaptations of the nematodes to these often drastically fluctuating conditions include the production of „Dauerlarven", a rapid succession of generations and high numbers of offspring, and furthermore, typical „nonlocomotive movements" and viviparity.

3. By means of „additive typogenesis" saprobic nematodes inhabiting ephemeral saprobic substrates acquired certain adaptations, which, as preadaptations, facilitated a polyphyletic transition to endoparasitism. Littoral seaweed is a typical ephemeral saprobic substrate which is also inhabited by saprobic marine nematodes (Adenophorea) in border areas between land and sea. It still remains to be shown whether this substrate also served as a starting point for lines of parasites.

4. Associations between nematodes and crustaceans, which have been described in detail, may serve as a model for the establishment of contact between nematodes and other organisms. Besides random guests of widely varying groups (in particular Monhysteridae, Chromadoridae and Rhabditidae) there are some forms (mainly Monhysteridae) which occur obligatorily in the gill chambers of crustaceans („entoek"). Nematodes with an obligate association with crustaceans were found primarily among terrestrial crustaceans or those inhabiting the immediate littoral zone of brackish and fresh water bodies.

©Österreich-Ökologische Arbeitsgemeinschaft e.V. (FÖAG);download www.zobodat.at

5. The nematodes living facultatively on crustaceans often include genera and to some extent closely related species that also occur in littoral seaweed. Occasionally even the same species are involved. The similarity of the fauna of these two habitats as well as the known facts about the biology of the species (viviparity, high numbers of offspring?) indicate that a causal relationship may exist. It appears possible that marine nematodes reached the state of parasitism by way of „Entoekie" with crustaceans.

6. The *Rhabditis* species of littoral seaweed deposits (*Rh. ocypodis, Rh. nidrosiensis* = *Rh. ehrenbaumi* = *Rh. suecica, Rh. marina* = *Rh. allgeni*) are described and illustrated; cases of synonomy are established, and information about the distribution (with a map for *Rh. marina*), ecology and biology is presented. For *Rh. marina* two subspecies can be differentiated; the southern subspecies is designated *mediterranea* n. ssp.

Literatur

Allen, S. A. (1933): Parasites and commensals of North Carolina crayfishes. J. Elisha Mitchell Sci. Soc., Chapel Hill **49**, 119–121.

Allgén, C. (1929): Metachromadora vivipara de Man, ein typischer Vertreter der Viviparität bei freilebenden marinen Nematoden. Zool. Anz. **80**, 121–127.

— (1932): Weitere Beiträge zur Kenntnis der marinen Nematodenfauna der Campbellinsel. Nyt Mag. Naturvidenskab. **70**, 97–198.

— (1933): Freilebende Nematoden aus dem Trondhjemsfjord. Capita Zoolog. **4**, 5–162.

— (1934): Über einige freilebende Nematoden aus „Skelderviken" und ihre nordische Verbreitung. Fol. Zool. Hydrobiol. **7**, 121–130.

— (1935): Über einige freilebende marine Nematoden aus den Sammlungen des Hamburger Zoologischen Museums. dto. **8**, 25–33.

— (1947a): Pelagonema obtusicaudatum Filipjev in the southern hemisphere and notes on two other nematodes from the Campbell Island. Ark. Zool. **39B**, (2), 1–4.

*– (1947b): Weitere Beiträge zur Kenntnis der Nematodenfauna des südlichen Kattegats. Göteborgs kungl. Vetenskap. Sjätte Följden Ser. **5** (12), 3–37.

— 1949): Über einige südschwedische Brackwasser- und Erdnematoden. Kungl. Fysiogr. Sällsk. Lund Förh. **19**, 1–19.

— (1951): Westschwedische marine litorale und terrestrische Nematoden. Ark. f. Zoologi **1**, 301–344.

*Backlund, H. O. (1945): Wrackfauna of Sweden and Finland. Opusc. ent. Suppl. 1–236.

Balls, H. (1956): Commensalen und Parasiten der Decapoden. In: Bronn, Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Leipzig **5**, (11), 1436–1473.

Bastian, H. C. (1865): Monograph on the Anguillulidae, or free Nematoids, marine, land, and freshwater; with descriptions of 100 new species. Trans. Linn. Soc. London **25**, 73–184.

Baylis, H. A. (1915): Two new species of Monhystera (Nematodes) inhabiting the gill-chambers of land-crabs. Ann. Mag. Nat. Hist. **16**, 414–421.

Broekhuysen, G. J. (1936): On development, growth and distribution of Carcinides maenas (L.). Arch. Néerl. Zool. **2**, 257–399.

Bütschli, O. (1873): Beiträge zur Kenntnis der freilebenden Nematoden. Nova Acta Leop.-Carol. Dtsch. Akad. Naturf. **36**, 3–144.

— (1876): Untersuchungen über freilebende Nematoden und die Gattung Chaetonotus. Z. wiss. Zool. **26**, 363–413.

Chitwood, B. G. (1935): Nematodes parasitic in, and associated with, Crustacea, and descriptions of some new species and a new variety. Proc. Helminth. Soc. Wash. **2**, 93–96.

— (1951): North American marine nematodes. Tex. Journ. Sci. **3**, 617–672.

©Forschungsinstitut für Ökologische Arbeitsgemeinschaft e.V. (FÖAG);download www.zobodat.at

Cobb, N. A. (1920): One hundred new nemas (type species of 100 new genera). Contrib. Sci. Nematology (Waverly Press, Baltimore) **9**, 217–343.

Coles, J. W. (1965): Further records of free-living nematodes from Skippers Island. Essex Naturalist **31**, 280–284.

de Coninck, L. A. & J. H. Schuurmans Stekhoven (1933): The freeliving marine nemas of the Belgian Coast II, with general remarks on the structure and the system of nemas. Mém. Mus. Roy. d'Hist. Nat. Belgique **58**, 1–163.

Deegener, P. (1918): Die Formen der Vergesellschaftung im Tierreiche. Veit & Co. Leipzig.

Delamare Debouteville, Cl. (1953): La faune des eaux souterraines littorales en Algérie. Vie et Milieu **4**, 470–503.

— (1960): Biologie des eaux souterraines littorales et continentales. Hermann, Paris.

Ditlevsen, H. (1911): Danish freeliving Nematodes. Vidensk. Medd. fra naturh. Foren. **63**, 213–256.

Dougherty, E. C. (1955): The genera and species of the subfamily Rhabditinae Micoletzky, 1922 (Nematoda): A nomenclatorial analysis – including an addendum on the composition of the family Rhabditidae Örley, 1880. J. Helminth. **29**, 105–152.

Dürkop, H. (1934): Die Tierwelt der Anwurfzone der Kieler Förde. Schrift. naturwiss. Ver. Schl.-Holst. **20**, 480–540.

Farooqui, M. N. (1967): Branchinema paratelphusi gen. et sp. nov. from a fresh-water crab Paratelphusa sp. Zool. Anz. **178**, 354–358.

Gerlach, S. A. (1953): Nématodes marins libres des eaux souterraines littorales de Tunisie et d'Algérie. Vie et Milieu **4**, 221–237.

— (1954): Die freilebenden Nematoden der schleswig-holsteinischen Küsten. Schrift. naturwiss. Ver. Schl.-Holst. **27**, 44–69.

— (1956): Die Nematodenbesiedlung des tropischen Brandungsstrandes von Pernambuco. Kieler Meeresforsch. **12**, 202–218.

— (1965): Freilebende Meeresnematoden aus der Gezeitenzone von Spitzbergen. Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerhaven **9**, 109–172.

— (1967): Zwei neue freilebende marine Nematoden vergesellschaftet mit Crustaceen des Supralitorals. dto. **10**, 209–215.

Gerlach, S. A. & M. Schrage (1971): Life cycles in marine meiobenthos. Experiments at various temperatures with Monhystera disjuncta and Theristus pertenuis (Nematoda). Marine Biol. **9**, 274–280.

Hirschmann, H. (1952): Die Nematoden der Wassergrenze mittelfränkischer Gewässer. Zool. Jb. (Syst.) **81**, 313–407.

Hopper, B. E. (1966): Theristus polychaetophilus n. sp. (Nematoda), an external parasite of the spionid polychaete Scolelepis (Scolelepis) squamata (Müller, 1806). Canad. J. Zool. **44**, 787–791.

Inglis, W. G. (1966): The occurrence of *Rhabditis marina* on Western Australian beaches. Nematologica **12**, 643–644.

Inglis, W. G. & J. W. Coles (1961): The species of Rhabditis (Nematoda) found in rotting seaweed on British beaches. Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Zool. **7**, (6), 320–333.

Johnston, T. H. (1938): A census of the free-living and plant-parasitic nematodes recorded as occuring in Australia. Trans. Roy. Soc. South Australia **62**, 149–167.

Kinne, O. & S. A. Gerlach (1953): Ein neuer Nematode als Kommensale auf Brackwassergammariden, Gammarinema gammari n. g. n. sp. (Monhysteridae). Zool. Anz. **151**, 192–203.

Kreis, H. A. (1934): Oncholaiminae Filipjev 1916. Eine monographische Studie. Capita Zool. **4** (5), 1–271.

Lee, J. J., J. H. Tietjen, R. J. Stone, W. A. Müller, J. Rullmann & M. McEnery (1970): The cultivation and physiological ecology of members of salt marsh epiphytic communities. Helgoländer wiss. Meeresunters. **20**, 136–156.

©Faunistisch-Ökologische Arbeitsgemeinschaft e.V. (FÖAG);download www.zobodat.at

Lorenzen, S. (1971): Die Nematodenfauna im Verklappungsgebiet für Industrieabwasser nordwestlich von Helgoland. Zool. Anz. **187**, 223–248 und 283–302.

Matthes, D. (1950): Die Kiemenfauna unserer Landasseln. Zool. Jb. (Syst.) **78**, 573–640.

— (1956): Neues zur Kiemenfauna der Landisopoden. Zool. Anz. (Suppl.) **19**, 403–407.

— (1967): Die Terminologie interspezifischer (heterotypischer) Beziehungen. Zool. Anz. **179**, 313–319.

Mengert, H. (1953): Nematoden und Schnecken. Z. Morph. Ökol. Tiere **41**, 311–349.

Meyl, A. H. (1955): Freilebende Nematoden aus binnenländischen Salzbiotopen zwischen Braunschweig und Magdeburg. Arch. f. Hydrobiol. **50**, 568–614.

Moeller, J. (1965): Ökologische Untersuchungen über die terrestrische Arthropodenfauna im Anwurf mariner Algen. Z. Morph. Ökol. Tiere **55**, 530–586.

Niggemann, R. (1968): Zur Biologie und Ökologie des Landeinsiedlerkrebses Coenobita scaevola Forskål am Roten Meer. Oecologa **1**, 236–264.

Ohm, G. (1964): Die Besiedlung der Fucus-Zone der Kieler Bucht und der westlichen Ostsee unter besonderer Berücksichtigung der Mikrofauna. Kieler Meeresforsch. **20**, 30–64.

Osche, G. (1952): Systematik und Phylogenie der Gattung Rhabditis (Nematoda). Zool. Jb. (Syst.) **81**, 190–280.

— (1954a): Ein Beitrag zur Kenntnis mariner Rhabditis-Arten. Zool. Anz. **152**, 242–251.

— (1954b): Über die gegenwärtig ablaufende Entstehung von Zwillings- und Komplementärarten bei Rhabditiden (Nematodes). Zool. Jb. (Syst.) **82**, 618–654.

— (1955): Über die Vergesellschaftung von Nematoden und Crustaceen, mit einer Beschreibung von Matthesonema tylosa n. g. n. sp. (Nematoda) aus dem Kiemenraum einer Assel. Zool. Anz. **155**, 253–262.

— (1956): Die Präadaptation freilebender Nematoden an den Parasitismus. Zool. Anz. (Suppl.) **19**, 391–396.

— (1962): Das Praeadaptationsphänomen und seine Bedeutung für die Evolution. Zool. Anz. **169**, 14–49.

— (1966a): Ursprung, Alter, Form und Verbreitung des Parasitismus bei Nematoden. Mitt. Biol. Bundesanstalt f. Land- und Forstwirtschaft (Berlin-Dahlem) H. 118, S. 6–24.

— (1966b): Die Welt der Parasiten. Verständl. Wissensch. **87**, Springer, Heidelberg.

Otto, G. (1936): Die Fauna der Enteromorphazone der Kieler Bucht. Kieler Meeresforsch. **1**, 1–48.

Poinar, G. O. & D. W. W. Kannangara (1972): Rhabdochona praecox sp. n. and Proleptus sp. (Spiruroidea: Nematoda) from fresh water crabs in Ceylon. Ann. Parasit. (Paris) **47**, 121–129.

Remmert, H. (1956): Der Strandanwurf als Lebensraum für Thinoseius fucicola (Halbert) (Acarina). Z. Morph. Ökol. Tiere **45**, 146–156.

— (1960a): Der Strandanwurf als Lebensraum. ebda. **48**, 461–516.

— (1960b): Jahreszeit und Makroklima in ihrer Bedeutung für die Tierwelt des Strandanwurfes. ebda. **49**, 504–520.

Riemann, F. (1968a): Gammarinema cardisomae n. sp. (Nematoda: Monhysteridae) aus dem Kiemenraum einer karibischen Landkrabbe. Mitt. Inst. Colombo-Alemán Invest. Cient. (Santa Marta) **2**, 39–43.

— (1968b): Nematoden aus dem Strandanwurf. Beitrag zum natürlichen System freilebender Nematoden. Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh. **11**, 25–35.

— (1969): Nematoden aus dem Kiemenraum karibischer Landkrabben: Monhystrium inquilinus nov. spec. (Monhysteridae). dto. **11**, 239–244.

— (1970): Das Kiemenlückensystem von Krebsen als Lebensraum der Meiofauna, mit Beschreibung freilebender Nematoden aus karibischen amphibisch lebenden Decapoden. dto. **12**, 413–428.

Schneider, G. (1926): Zweiter Beitrag zur Kenntnis der Brackwassernematoden Finlands. Acta Soc. Fauna Flora Fenn. **56**, (7), 1–47.

©Österreich-Ökologische Arbeitsgemeinschaft e.V. (ÖÖAG);download www.zobodat.at

Schneider, W. (1932): Nematoden aus der Kiemenhöhle des Flußkrebses. Arch. Hydrobiol. **24**, 629–636.
— (1939): Freilebende und pflanzenparasitische Nematoden. In: Dahl, Die Tierwelt Deutschlands, 36. Teil, Fischer, Jena.
Schulz, E. (1932) Beiträge zur Kenntnis mariner Nematoden aus der Kieler Bucht. Zool. Jb. (Syst.) **62**, 331—430.
Schuurmans Stekhoven, J. H. (1935): Nematoda: Systematischer Teil. Nematoda errantia. In: Grimpe & Wagler, Tierwelt der Nord- und Ostsee. **5** b, 1–173.
— (1942): Nematoden und Austern. Zool. Anz. **137**, 181–185.
— (1943): Freilebende marine Nematoden des Mittelmeeres. Zool. Jahrb. (Syst.) **76**, 323–380.
Sick, F. (1933): Die Fauna der Meeresstrandtümpel des Bottsandes (Kieler Bucht). Arch. f. Naturgesch., N. F. **2**, 54—96.
Skrjabin, K. I., A. A. Sobolev & V. M. Ivashkin (1971): Spirurata of animals and man and diseases caused by them. IV, Thelazioidea, Jerusalem.
Skwarra, E. (1922): Freilebende Nematoden Ostpreußens. Schrift. Physik.-ökon. Ges. Königsberg **63**, 107–112.
Stauffer, H. (1924): Die Lokomotion der Nematoden. Zool. Jb. (Syst.) **49**, 1–118.
Steiner, G. (1916): Freilebende Nematoden aus der Barentssee. ebda. **39**, 511–676.
— (1921): Beiträge zur Kenntnis mariner Nematoden. ebda. **44**, 1–68.
— (1958): *Monhystera cameroni* n. sp. – A nematode commensal of various crustaceans of the Magdalen Island and Bay of Chaleur (Gulf of St. Lawrence). Can. J. Zool. **36**, 269–278.
Tietjen, J. H.; J. J. Lee; J. Rullmann; A. Greengart & J. Trompeter (1970): Gnotobiotic culture and physiological ecology of the marine nematode *Rhabditis marina* Bastian. Limnol. Oceanogr. **15**, 535–543.
Timm, R. W. (1956): Marine nematodes from the Bay of Bengal. I. Phasmidea. J. Bombay Nat. Hist. Soc. **54**, 87–91.
Verhoeff, K. W. (1949): *Tylos*, eine terrestrisch-maritime Rückwanderer-Gattung der Isopoden. Arch. Hydrobiol. **42**, 329–340.
Wieser, W. (1968): *Chromadorina astacicola* (Schneider 1932) und *Chromadorina majae* n. sp., zwei mit Decapoden vergesellschaftete Nematoden. Thalassia Jugoslavica (Zagreb) **4**, 39–42.
Williams, R. W. (1959): Some nematode parasites of tree frogs, toads, lizards, and land crabs of the Bermuda Islands. J. Parasitol. **45**, 239.
Yeates, G. W. (1970): The diversity of soil nematode faunas. Pedobiologia **10**, 104–107.
Yorke, W. & P. A. Maplestone (1962): The nematode parasites of vertebrates. Hafner, New York.

Die durch * gekennzeichneten Arbeiten konnte ich leider nicht einsehen.

Anschrift des Verfassers: Walter Sudhaus
78 Freiburg, Biologisches Institut I, Katharinenstraße 20

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Faunistisch-Ökologische Mitteilungen

Jahr/Year: 1971-1973

Band/Volume: 4

Autor(en)/Author(s): Sudhaus Walter

Artikel/Article: Nematoden (insbesondere Rhabditiden) des Strandanwurfs und ihre Beziehungen zu Krebsen 365-400