

Aus dem Institut für Zoologie
(Abteilung für Morphologie und Ökologie)
der Karl-Franzens-Universität Graz

Morphologische Analyse des Ameisen-Parasitoiden *Pheromermis villosa* n. sp. (Nematoda, Mermithidae)

Von Helmut KAISER

Mit 12 Abbildungen im Text
Eingelangt am 6. Februar 1986

Zusammenfassung: *Pheromermis villosa*, ein Parasitoid der Ameisen *Lasius flavus* (F.) und *Lasius niger* (L.) wird als neue Art beschrieben; die Artbeschreibung umfaßt die Adulten und verschiedene Entwicklungsstadien. Im Gegensatz zu anderen Mermithiden erwiesen sich die Tiere als Zwitter; das ist für diese Nematodengruppe ungewöhnlich. Histologische Querschnitte durch die Gonade der Häutungsstadien zeigen, daß zu diesem Zeitpunkt bereits die Spermiogenese abläuft und sich gleichzeitig die Oogenese anbahnt. Es besteht in der Regel bei dieser Art Autogamie, gelegentlich kann es aber auch zum Spermaaustausch zweier Individuen kommen. Bei zu hoher Parasitenfrucht der Ameisen-Männchen entstehen funktionslose Mermithiden-Residualmännchen. Vor der Eiablage erscheint um die Vulva ein kutikulärer Zottensaum.

Die ultrastrukturelle Detailanalyse der Sinnesorgane hat ergeben, daß die Amphiden 16 Sinnesstifte enthalten, die weit in die mit Sekret gefüllte Fovea reichen. Weitere Details dieser Organe werden beschrieben.

Die Ultrastruktur der Kutikula erklärt die Entstehung des Zottensaums um die Vulva durch örtliche Verdickung der gesamten Kutikula, Auflösung der Exokutikula und Aufplatzen der Riesenfibrillenschichten. Lichtmikroskopisch hat es den Anschein, als würden zwei Exuvien übereinanderliegen, was als doppelte Häutung gedeutet werden könnte. Die elektronenmikroskopischen Untersuchungen brachten hingegen den Beweis, daß es sich um eine zweischichtige Exuvie handelt, wobei die beiden Schichten weitgehend von einander getrennt sind.

Summary: *Pheromermis villosa*, a parasitoid of the ants *Lasius flavus* and *L. niger* is described as a new, hermaphroditic species. Already in the molting stage spermiogenesis takes place and oogenesis starts. This is demonstrated by histological cross sections of the young gonads. Usually autogamy occurs, occasionally an exchange of sperm between two individuals may happen. High infection rate in male ants results in functionless residual males. Around the vulva cuticular villi appear before egg laying. The description includes adults and different development stages of the new species.

A morphologically detailed analysis examines the ultrastructure of sense organs and the body wall. This explains the genesis of the cuticular villi around the vulva by local thickening of the cuticula, decomposition of the exocuticula and bursting of the giant cross-fibre layer. In the light microscope the last molt appears to be a double one. In contrary ultrastructure shows the inner skin to be the basal layer which separates during the molting from the rest of the cuticula.

1. Einleitung

Mermithiden, die in Ameisen parasitieren, sind in Europa und Nordamerika verschiedentlich bekannt geworden (KAISER 1986 a). Der Großteil der Arbeiten befaßt sich mit den Auswirkungen der Parasitose auf die Ameisen. Nur in den seltensten Fällen wurden dabei auch die verursachenden Arten der Mermithidenseuche genauer bestimmt. CRAWLEY und BAYLIS (1921) beschrieben in England eine *Mermis myrmecophila* als Parasitoid von britischen *Lasius*-Arten. *Mermis myrmecophila* wurde von POINAR et al. (1976) in die Gattung *Pheromermis* gestellt. GÖSSWALD (1985) erwähnt das Vorkommen dieser Art auch in der Würzburger Umgebung. Eine weitere Angabe stammt noch von VANDEL (1934), der den Entwicklungszyklus einer *Hexamermis*-Art aus *Pheidole pallidula* beschrieb.

Eine im Alpenvorland der Steiermark weit verbreitete, ebenfalls in *Lasius*-Arten parasitierende Mermithide soll nun beschrieben werden, wobei es wichtig erschien, auch die Entwicklungsstadien dieser Art genauer zu erfassen, da gerade die Infektionsstadien in verschiedenen Zwischenwirten in der Natur am leichtesten zu beobachten sind. Der komplizierte Entwicklungszyklus mit seinen speziellen Anpassungen an *Lasius flavus* und *L. niger* wird an anderer Stelle publiziert (KAISER 1986 a). Neben der Artbeschreibung sollten Untersuchungen zur Ultrastruktur bestimmte kutikuläre Bildungen erklären und einen Einblick in die bisher noch wenig untersuchte Morphologie der Sinnesorgane von Mermithiden gewähren.

2. Material und Methodik

Alle für die taxonomischen und morphologischen Studien verwendeten Nematoden stammten aus Zuchten von befallenen geflügelten Ameisen, und zwar aus dem Hauptuntersuchungsgebiet in Niederschöckl bei Graz. Es ist dies eine sumpfige Wiese (450 m Seehöhe), durch die ein Entwässerungsgraben verläuft. Das nördliche Ufer des Grabens liegt durch den Aushub leicht über dem Niveau der Wiese und weist deshalb keine Staunässe auf. Der Aushub dürfte schon sehr alt sein, da er in die Pflanzengesellschaft der Wiese völlig integriert ist. Ein etwa 50 m langer Streifen dieses Uferbereiches war ständig dicht von *Lasius flavus* und *L. niger* besiedelt. Bis auf ein Nest von *L. niger* ragte keines mehr als 10 cm über die Erdoberfläche empor. Im Untersuchungszeitraum (1979–1985) war an dieser Stelle ein regelmäßiger Befall der Ameisen durch *Ph. villosa* festzustellen. Befallene, brachyptere Weibchen, sog. Mermithogyne, und eine größere Anzahl von Männchen wurden im Befallszeitraum von Ende Juli bis Anfang August im Labor bis zum Schlüpfen der Mermithiden gehalten und anschließend die Entwicklung der Mermithiden weiterverfolgt (KAISER 1986 a).

In den wenigen Wochen im Jahr, in denen diese Parasiten in Ameisen auftreten, wurde die Suche nach brachypteren *Lasius*-Weibchen auch auf die West- und Oststeiermark ausgedehnt. Freilebende Stadien konnten bei Aufsammlungen im Freiland nur in Ausnahmefällen erhalten werden, dagegen wurden Infektionsstadien in den Zwischenwirten (Lumbriciden, Tubificiden) oder bei Turbellarien (*Polycelis*), die Tubificiden als Nahrung aufnehmen, das ganze Jahr über gefunden.

Mikroskopische Schnitte für die Lichtmikroskopie wurden von formalinfixiertem Material nach Paraplasteinbettung hergestellt. Die Färbung erfolgte mit Hämatoxylin-Eosin.

Seriendünnschnitte durch das Vorderende zum Studium der Ultrastruktur der Sinnesorgane, des weiteren Dünnschnitte und Semidünnschnitte durch den Hautmuskelschlauch und die Vulvaregion erfolgten nach Fixierung in 2,5% igem Glutaraldehyd

in Phosphatpuffer (pH 7,5) und Nachfixierung in 1%igem Osmiumtetroxyd. Nach Auswaschen in Veronalacetat (pH 7,5) und dem Entwässern wurde in Araldit eingebettet. Zum Herstellen der Schnitte diente ein Reichert-Ultramikrotom „Om U3“ unter Verwendung von Diamantmessern. Zur Differenzierung dienten Uranylacetat und Bleizitrat.

DANKSAGUNG: Die Herstellung der Ultradünnschnitte und das Anfertigen der elektronenmikroskopischen Fotos wurden dankenswerterweise am Forschungszentrum Graz, Zentrum für Elektronenmikroskopie, durchgeführt.

Abkürzungen

A	Amphid	Mö	Mundöffnung
äkS	äußere kortikale Schichte	N	Nervenring
Ax	Axon	Oc	Oocyten
BS	Basalschichte	P	Pharynx
dE	dorsale Epidermisleiste	pG	parenchymatöses Gewebe
E	Epidermis	R	Retikulum
Es	Eischale	RF	Riesenfibrillen
Ex	Exuvie	S	Stilet
F	Führungsring	Sc	Spermatocyten
Fi	Fibrillen	sdK	subdorsale Kopfpapillen
FS	Fibrillenschichte	Si	Sinnesstife
G	Ganglion	Sp	Spermien
gA	gehäutetes Amphid	Spa	Spiculumanlage
gH	gallertige Hülle	SM	somatische Längsmuskulatur
Gö	Geschlechtsöffnung	St	Stichosom
H _z	Hüllzellen	svE	subventrale Epidermisleiste
ikS	innere kortikale Schichte	svK	subventrale Kopfpapillen
K	Kutikula	T	Trophosom
Kr	Kristalle	U	Uterus
kS	kortikale Schichte	V	Vulva
ldK	Laterodorsalkommissur	vE	ventrale Epidermisleiste
lE	laterale Epidermisleiste	Vg	Vagina
lvK	Lateroventralkommissur	Z	Zellkern
M	Muskulatur		

3. Ergebnisse

3. 1. Artbeschreibung

Pheromermis villosa n. sp.

Pheromermis villosa ist eine relativ große und dicke Mermithide. Das Verhältnis Körperlänge zu größtem Durchmesser beträgt 79,7 : 1 (53 : 1 – 86,6 : 1). Postparasitische Stadien und junge Adulti erscheinen weiß, ältere Tiere mit erschöpften Gonaden auch glasig durchsichtig. Bis auf einige wenige Exemplare waren alle Tiere von weiblichem Habitus.

Hermaphroditische Weibchen (n = 10) : Körperlänge = 42 (23–52) mm; größter Durchmesser = 527,1 (430–600) µm; Pharynxlänge = 25,25 (21,4–30) %; Distanz Vorderende – Nervenring = 452,6 (360–600) µm; Durchmesser am Nervenring = 306 (220–360) µm; Durchmesser an den Kopfpapillen = 78 (62–97) µm; Länge der Amphiden = 21,2 (18–23) µm; Breite der Amphiden = 8,4 (7–10) µm; Distanz

Vorderende – Apertura = 27,8 (21–37) μm ; Dicke der Kutikula in Körpermitte = 19,4 (15–23) μm ; Durchmesser des Pharynx beim Durchtritt durch den Nervenring = 8 (7–8,3) μm ; Durchmesser der Eier = $43 \times 33 - 43 \times 43 \mu\text{m}$, je nach Lage.

Holotypus (hermaphroditisches Weibchen): Körperlänge = 45,5 mm; größter Durchmesser = 520 μm ; Pharynxlänge = 23,6 %; Vulva = 51,6 %; Länge der Vagina = 1100 μm ; Distanz Vorderende – Nervenring = 388 μm ; Durchmesser am Nervenring = 360 μm ; Durchmesser bei den Kopfpapillen = 81 μm ; Länge der Amphiden = 23 μm ; Breite der Amphiden = 10 μm ; Distanz Vorderende – Apertura = 35 μm ; Dicke der Kutikula in Körpermitte = 20 μm ; Durchmesser des Pharynx beim Durchtritt durch den Nervenring = 8 μm ; Durchmesser der Eier = $43 \times 39 \mu\text{m}$. Der Holotypus ist im Naturhistorischen Museum Wien (Evertebratenabteilung) deponiert (Nr. 16.136).

Fundorte: Niederschöckl bei Graz, feuchte Mähwiese, in *Lasius flavus* und *L. niger* (Loc.typ.); nahe Schloß Hollenegg bei Schwanberg, Weststeiermark, Weide an einem Bach, in *Lasius niger*; Grafendorf bei Hartberg, Oststeiermark, in *Lasius niger*; Infektionsstadien sind in der Pharynxmuskulatur von Turbellarien aus Kleingewässern im gesamten südöstlichen Alpenvorland festzustellen. Des weiteren liegen, von mir überprüfte, Funde in Turbellarien aus Schwarzwaldbächen aus der Umgebung von Freiburg im Breisgau vor (leg. Prof. Dr. W. SUDHAUS, Berlin).

Wirte: *Lasius flavus* und *Lasius niger* als Endwirte; Oligochaeten (*Limnodrilus*, *Allolobophora*, *Lumbricus*, Tubificidae) als Zwischenwirte; Turbellarien (*Polycelis cornuta*, *Polycelis nigra*, *Dendrocoelum lacteum*) als falsche Zwischenwirte.

Die folgende Beschreibung basiert auf dem Holotypus und auf den oben vermessenen Weibchen.

Vorderende (Abb. 1a, b): Das Vorderende verjüngt sich kegelstumpfförmig und hat eine abgerundete Spitze. Die Mundöffnung ist nach ventral verschoben. Sie mündet knapp vor den Sinnesorganen. Von vier Kopfpapillen stehen zwei in subdorsaler und zwei in subventraler Position. Laterale Kopfpapillen fehlen. Jede Papille besteht aus drei kolbenförmigen Terminalorganen, von denen je ein zartes Terminalfilament die äußeren Kutikulaschichten erreicht. Die Amphiden liegen lateral, leicht nach dorsal verschoben in der Höhe der Kopfpapillen oder knapp dahinter.

Epidermis: Sie bildet 6 Längsleisten; dorsale und subventrale sind kernlos, die lateralen und die Ventralleiste haben Kerne. Die lateralen Epidermisleisten sind bis zu 140 μm breit. Im Querschnitt zeigen sich 5 bis 6 Kerne.

Kutikula: Sie ist mächtig entwickelt und weist lichtmikroskopisch starke, sich im Winkel von 110° überschneidende Fibrillenschichten auf. Stärke in Körpermitte rund 12 μm .

Pharynx: Im Gegensatz zu den parasitischen Stadien ist das Pharynxsystem bei den geschlechtsreifen Tieren stark degeneriert. Am deutlichsten tritt die kutikuläre Auskleidung in Erscheinung. Dieses kapillare Pharynxrohr beginnt hinter der Mundöffnung im Epidermisgewebe mit einem verdickten Ring und erstreckt sich auf durchschnittlich 35 % der Körperlänge, wo es blind geschlossen ist. Bei größeren Exemplaren ist es relativ kürzer als bei kleineren. Es verengt sich zum Ende nur wenig, lediglich die letzten 20 μm sind wesentlich dünner. Das Pharynxgewebe und das Drüsensystem ließen sich bei den Adulten nicht ausreichend erfassen. Im Bereich des Stichosoms sind große degenerierte Kerne feststellbar, die zum Teil in mehrere Bruchstücke zerfallen sind. Das Pharynxrohr hat aber eine Reihe von Poren und Seitenkanälchen, die die Einmündungsstellen der Drüsenzellen markieren.

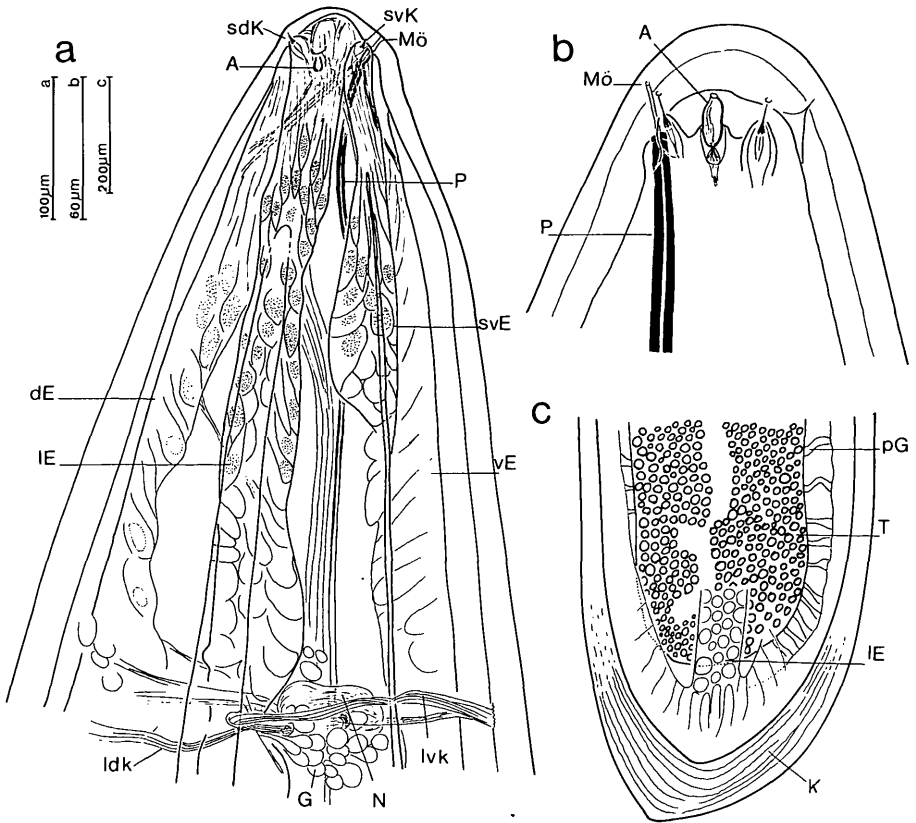


Abb. 1: *Pheromermis villosa* n. sp., a) Vorderende von lateral, b) Lateralansicht des Vorderendes stärker vergrößert, c) Hinterende.

Trophosom: Das Trophosom ist ein einheitlicher syncytialer Schlauch mit zahlreichen peripher liegenden Kernen. In ihm werden Reservestoffe gespeichert, die in Form von globulären Inklusionen in Erscheinung treten. Bei alten Tieren sind diese weitgehend abgebaut. Es bleibt dann ein flüssigkeitsgefülltes, weites Maschenwerk übrig. Das Trophosom erstreckt sich von knapp hinter dem Nervenring bis in das Hinterende. Es erfüllt so den ganzen Körper und läßt ventrolateral nur für die Gonade Platz. An der Körperwand ist es durch parenchymatische Gewebsstränge verankert.

Genitalapparat (Abb. 2):

Vulva: Sie ist ein Querschlitz, ventral, knapp hinter der Körpermitte. Bei reifen Weibchen wird sie von einem kutikularen Zottensaum umstellt. Die ventrale Epidermisleiste, die im übrigen Körper nur aus zwei Zellreihen besteht, ist um die Vulva ungewöhnlich verbreitert und vielkernig. Sie teilt sich um die Vulva und ragt mit weit in das Pseudocoel vorspringenden Lappen noch über die subventralen Muskelfelder vor.

Vagina: lang, S-förmig gekrümmt, mit kutikularer Intima und kräftiger Ringmuskulatur.

Gonade: Die Gonade nimmt 80 bis 85 % der Körperlänge ein. Davon sind die Ovarien am mächtigsten entwickelt. Das anteriore Ovar beginnt 4 bis 5 mm hinter dem Nervenring, das posteriore 1 mm vor dem Hinterende. Sie nehmen je 29 bis 31 % der Körperlänge ein. Eine zusätzliche Verlängerung ist durch den welligen Verlauf gegeben. Die Ovarien münden nach einer ringförmigen Einschnürung in die Eileiter (ca. 8 % der Körperlänge), die durch einen S-förmig eingeschlagenen Sphinkter mit engem Lumen und starker Ringmuskulatur mit den kurzen (ca. 3 % der Körperlänge), aber weiten Uterusschenkeln verbunden sind. Uterus und Eileiter haben eine kräftige, kompakte Muscularis an der Außenseite. Die Ovarien sind mit einem lockeren Maschenwerk sich verzweigender Muskelfasern umgeben.

Hinterende (Abb. 1c): leicht nach ventral gebogen, mit terminal stark verdickter Kutikula.

Diagnose: Die neue Art steht den Wespenparasiten *Pheromermis pachysoma* (LINSTOW, 1905) und *Ph. vesparum* KAISER, 1986 – die letztgenannte Art wurde ebenfalls in der Steiermark entdeckt (KAISER 1986b) –, nahe, unterscheidet sich aber von diesen einerseits durch den Hermaphroditismus, andererseits durch den Bohrstachel der Infektionsstadien, der bei den beiden Wespenparasiten stark sinusoid gebogen ist, bei *Ph. villosa* hingegen nur eine leichte Krümmung aufweist. Dies hat auch einen Funktionswechsel zur Folge, indem die erstgenannten Arten nach dem Drillbohrerprinzip arbeiten, die neue Art aber nur geradlinige Stöße vollführt. Weitere Unterschiede liegen in der spezifischen Wirtswahl und in der Ausbildung des Pharynxdrüsensystems im parasitischen Stadium: *Ph. pachysoma* und *Ph. vesparum* besitzen 8 Stichocyten, *Ph. villosa* nur vier. Am nächsten steht die neue Art jedoch *Ph. myrmecophila* (BAYLIS, 1921), von der allerdings die Infektionsstadien und die Anzahl der Stichocyten nicht bekannt sind. *Pheromermis myrmecophila* besitzt aber offensichtlich keinen auffälligen Zottensaum um die Vulva; auch das Eilegeverhalten ist unterschiedlich, indem *Ph. myrmecophila* bereits im Häutungsstadium mit der Eiablage beginnt, also einen Teil der Eier schon in die Exuvie ablegt, während bei *Ph. villosa* nach der Häutung bis zur Eiablage noch einige Wochen vergehen.

3. 2. Ultrastrukturelle Detailanalyse

3. 2. 1. Sinnesorgane

Amphiden und Kopfpapillen: Elektronenmikroskopische Querschnitte (Abb. 3) zeigen die Apertura der Amphiden als flaschenförmige Invagination der Kutikula, die mit Drüsensekret gefüllt ist. In dieses Sekret sind konstant 16 Sinnesstifte eingebettet, die verschiedenen großen Querschnitt haben, der zum Teil unregelmäßig ist. In die Apertura treten die Sinnesstifte durch einen engen, runden Porus, den Canalis, ein (Abb. 4). In diesem Bereich sind die Sinnesstifte eng miteinander verzahnt (Abb. 4 b). Die Sinnesstifte sind von einer feinen Membran umgeben und enthalten zahlreiche Mikrotubuli von unregelmäßiger Anordnung und Zahl. Im Zentrum sind es einzelne Tubuli, am Rande treten Doppeltubuli auf (Abb. 4 c). Nach dem Canalis erweitert sich das Organ beträchtlich zum Fusus (Abb. 5). Die Sinnesstifte zerstreuen sich zur Peripherie und entspringen hier aus den Axonen des Amphidennervs (Abb. 5 b). Der ganze Bereich des Fusus besteht aus einer Kapsel, die außen von Hüllzellen umgeben ist. In einem weiteren innenliegenden Kreis sind, stark abgeflacht, die Axone des Amphidennervs angeordnet (Abb. 5 a). Das Innere des Fusus ist erfüllt von stark retikulärem Gewebe, vermutlich die Amphidendrüse, die das Sekret produziert, in das die Sinnesstifte eingebettet sind. In dieses Retikulum treten radiär Fortsätze der Axone ein. Sie erweitern sich im Retikulum bulbosförmig und entsenden mikrovillöse

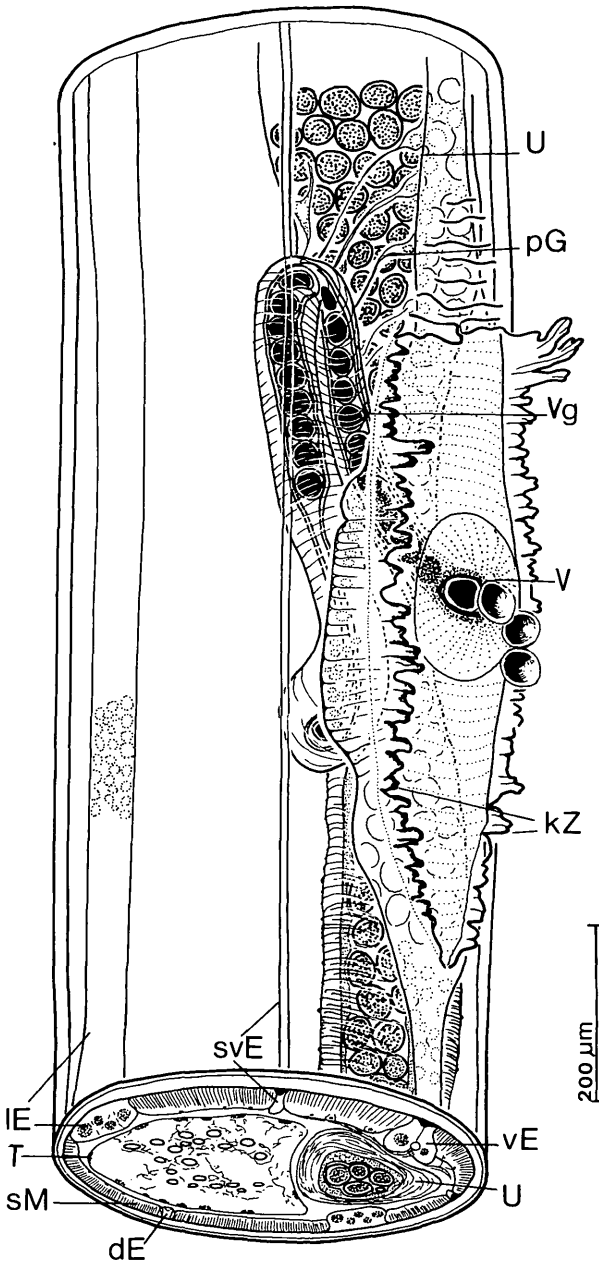


Abb. 2: *Pheromermis villosa* n. sp., Ausschnitt aus dem mittleren Körperbereich, mit Vulva, kutikularem Zottensaum, Vagina und Uterus. Am unteren Bildrand ist ein etwas schematisierter Querschnitt dargestellt.

Fortsätze (Abb. 5 a). Im Bulbus sind Vesikeln und Mitochondrien eingebettet. Die verschmälerte Basis der in den Fusus eintretenden Axone ist im osmiophilen retikulären Gewebe eingebettet. Von jeder der bulbusförmigen Erweiterungen entspringt ein Sinnesstift mit zunächst sehr dünnem Schaft, in dem lediglich eine Zentralscheide zu erkennen ist, nicht aber Mikrotubuli (Abb. 5 b). An der Zentralscheide setzt eine fibrilläre Wurzel an. Um den dünnen Schaft ist ein vom Retikulum ausgesparter Raum zu erkennen. Nach kurzem Verlauf erweitern sich die Sinnesstifte um ein Mehrfaches, und es erscheinen die oben genannten Mikrotubuli.

Im Fusus und Canalis sind an Sinnesstiften elektronendichte Melanin globuli häufig. Gehäuft treten diese auch an der Basis der Kopfpapillen auf (Abb. 6).

Die Wandung der Fovea amphidialis wird von der basalen Schichte der Kutikula gebildet. Proximal liegt der Fovea spezialisiertes, stark lamelläres Gewebe auf, das sich scharf von der übrigen Epidermis unterscheidet (Abb. 3 a, b). Die Epidermis besitzt zwar distal generell eine mikrovilliartige Struktur, doch ist diese bei weitem nicht so dicht und mächtig wie proximal des Fusus. Die lamelläre Zone ist stark osmiophil. Dies kommt vermutlich durch Pigmenteinlagerungen zustande.

Die Amphiden sind leicht nach dorsal verschoben. Genau lateral läuft in der Position, die laterale Papillen einnehmen würden, ein Nerv, der aber keine Terminalorgane trägt (Abb. 3 a).

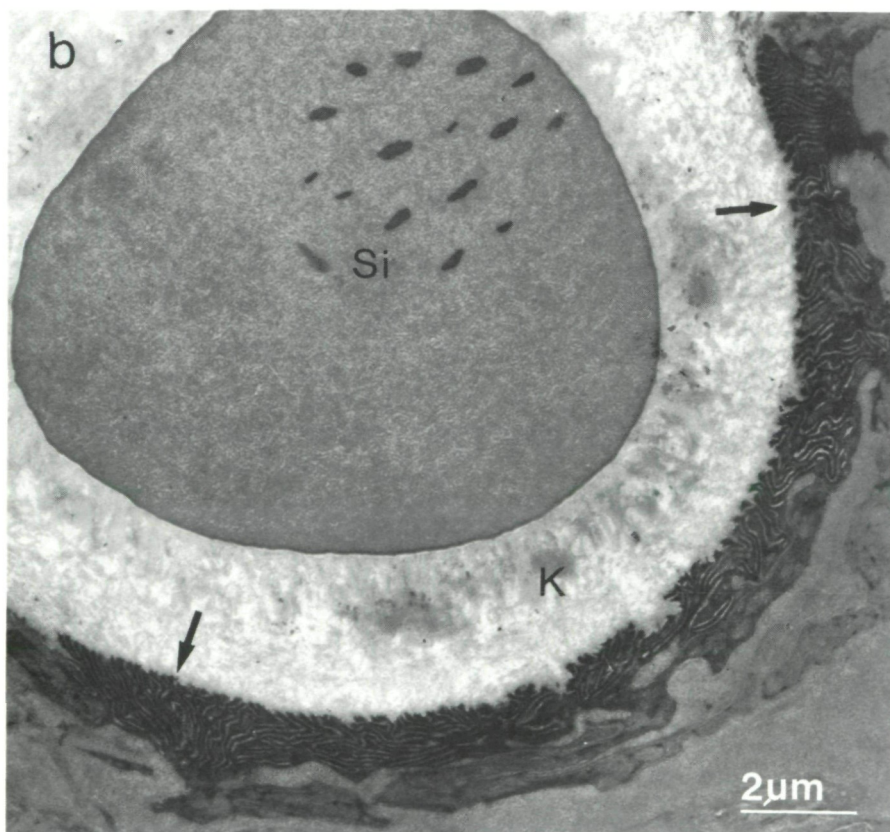
3. 2. 2. Hautmuskelschlauch

Kutikula (Abb. 7): Elektronenmikroskopisch ist ihre äußere Begrenzung eine elektronendichte Membran. Darunter liegt die 2,5 μm dicke kortikale Schichte, die zwei Lagen hat. Die äußere ist 1,25 μm dick und von homogenem Inhalt. Sie wird von hellen Poren durchzogen, die innere mißt 1,25 μm und ist dunkel gestreift. Darunter liegt, 8 μm mächtig, eine Fibrillenschichte, die zwei übereinanderliegende Riesenfibrillen enthält. Äußere Fibrillen 3 μm hoch, innere 4,25 μm hoch. Es folgen zwei weitere Faserschichten von 1,2 und 2,5 μm Dicke mit radiärem Verlauf. Darunter liegt ein Netzwerk von weniger geordneten Fibrillen mit kleinerem Querschnitt, 4 μm dick. Ganz innen liegt schließlich eine basale, mehr oder weniger homogene Schichte von 1,3 μm Stärke.

Epidermis (Abb. 7 c): In den interchordalen Bereichen ist sie nur 1 μm dick. Zellorganellen oder Zellgrenzen sind in ihr nicht erkennbar. Mit der Basalschichte der Kutikula ist sie durch zahlreiche feine Protuberanzen verbunden.

Somatische Längsmuskulatur: Sie ist in 6 Längsfeldern angeordnet (Abb. 2). Im Querschnitt erscheinen die kontraktile Bereiche der Muskelzellen als dünne (2 μm), lange (13–14 μm) Fortsätze, die schräg und dicht unter der Epidermis liegen, und zwar jeweils dem zuständigen Längsnerv abgewandt. Die plasmatischen Bereiche, von denen die Innervationsfortsätze ausgehen, sind dagegen den Längsnerven zugewandt, wodurch sich proximal eine hakenförmige Krümmung auf Querschnitten ergibt (Abb. 7 a).

Abb. 3: Querschnitte durch die Apertura amphidialis von *Pheromermis villosa* n. sp., a) die Übersicht zeigt die kutikuläre Umkleidung des Amphids. Etwas exzentrisch liegen 16 Sinnesstifte in Sekret eingebettet. Der Pfeil zeigt auf einen begleitenden lateralen Nerv. b) Die stärkere Vergrößerung läßt proximal der Fovea ein osmiophiles, stark lamelläres gefaltetes Gewebe erkennen (Pfeile).



3. 2. 3. Kutikula des Häutungsstadiums

Elektronenmikroskopische Querschnitte durch eine sich häutende *Ph. villosa* zeigen einen äußeren, stark entwickelten fibrillären Anteil der Exuvie und darunter die homogene basale Lage, die sich von den äußeren Schichten getrennt hat (Abb. 8). Beide Schichten sind aber noch durch einzelne Fibrillen miteinander in Verbindung und lassen daher ihre Entstehung aus einer gemeinsamen Larvenkutikula erkennen.

3. 2. 4. Entstehung des Zottensaums um die Vulva

Die histologische Untersuchung (Abb. 9) zeigt deutlich, daß es sich bei den Zotten um aufgeplatzte äußere Kutikulaschichten handelt. Die Kutikula verdickt sich nach der letzten Häutung im Bereich der Vulva beträchtlich. Die unter den gekreuzten Fibrillen liegenden Schichten erreichen dabei eine Mächtigkeit von 30 µm, wachsen also beinahe um das Dreifache. Auch die Riesenfibrillenschicht verdickt sich und verliert dabei ihre regelmäßige Anordnung. Zuletzt löst sich die kortikale Schicht der Kutikula auf (Abb. 9 b), an vorgegebenen Bruchstellen reißt die Fibrillenschicht ein und bildet so den Zottensaum. Die darunterliegenden Schichten bilden dann die neue Oberfläche im Bereich der Vulva.

3. 3. Sexuelle Differenzierung

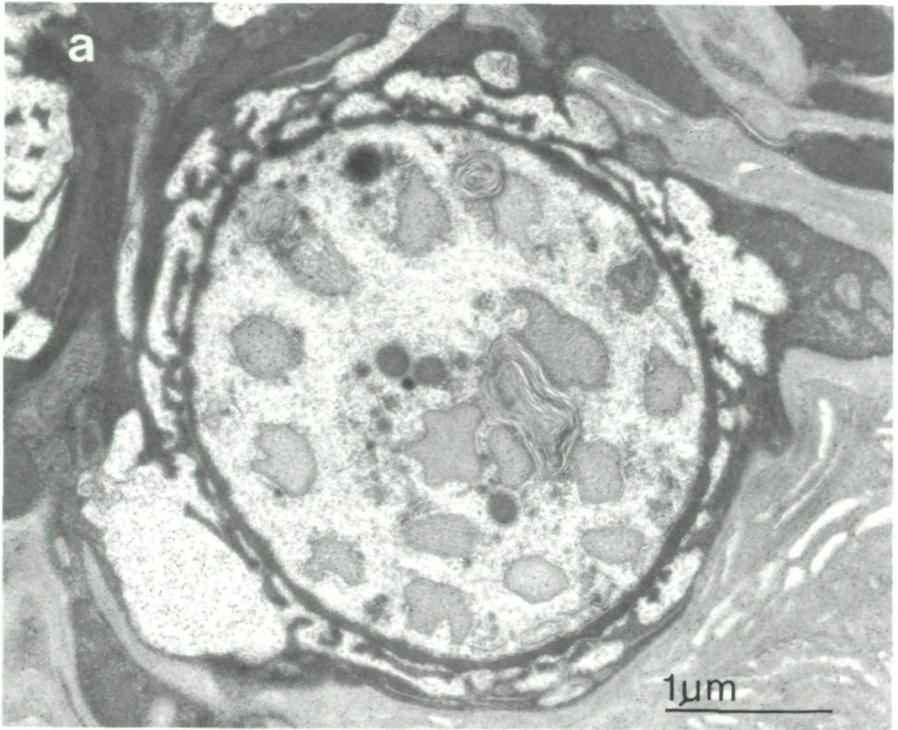
Bei *Pheromermis villosa* besteht Autogamie, und durch den gelegentlichen Spermienaustausch zweier proterandrischer Individuen eine spezielle Form von Gonochorismus (s. KAISER 1986 a). Mit wenigen Ausnahmen (siehe unten) waren alle aus *Lasius niger* und *L. flavus* gezogene Tiere von weiblichem Habitus. Nach der Häutung zum geschlechtsreifen Tier findet in der Gonade zunächst die Spermiogenese statt. Ein Querschnitt durch die junge Gonade (Abb. 10a, b) zeigt Spermatocyten 1. und 2. Ordnung, im Zentrum reife Spermatozoen, an der Peripherie aber schon heranwachsende Oocyten. Die reifen Spermien werden am Beginn des Eileiters gespeichert, ehe die Oogenese in derselben Gonade beginnt. Es besteht also Proterandrie, die aber unvollkommen ist, da die Spermienproduktion auch in der späteren Entwicklung nicht völlig zum Erliegen kommt. Die Oocyten werden besamt, ehe sie noch unbeschalt die Spermienmassen passieren. Zu diesem Zeitpunkt haben die „Eier“ noch den kompletten Chromosomensatz, da die Reduktionsteilung erst nach der Eiablage stattfindet. Erst einen Tag später erscheinen die Polkörper. Wenn die Eier die enge Vulva passieren, werden sie stark gequetscht. Diese mechanische Beanspruchung könnte der Auslösemechanismus für die nachfolgenden Reifeteilungen sein.

3. 4. Residualmännchen

3. 4. 1. Lebendbeobachtung

Aus einem schon längere Zeit im Labor gehaltenen Männchen von *Lasius flavus* schlüpften im August 1981 drei Exemplare von *Pheromermis* aus; dies bedeutet eine sehr hohe Parasitierung. Die Tiere wurden wie alle anderen in gut gewaschenem Flußsand bei 12° C gehalten. Anfang November bahnte sich die Häutung zu geschlechtsreifen Tieren an. Zu diesem Zeitpunkt begannen die Tiere am Vorderende

Abb. 4: Querschnitte durch das Amphid von *Pheromermis villosa* n. sp., a) im Canalis werden die Sinnesstifte gebündelt, b) am Übergang zwischen Canalis und Fovea verzahnen sie sich und haben unregelmäßige Querschnitte. c) Sinnesstifte aus dem Canalis stark vergrößert, mit Mikrotubuli, die am Rande doppelt sein können (Pfeil).



glasig durchsichtig zu werden, und die Bewegungsfähigkeit des Vorderendes erlosch. Ein Exemplar wurde zur genauen Kontrolle fixiert; die anderen beiden starben im Verlauf von zwei Wochen ab, ohne daß eine weitere Entwicklung erfolgt wäre. Bei der Kontrolle ergab sich keine sichtbare Infektion durch Bakterien oder Pilze. Die Tiere hatten zu diesem Zeitpunkt die männliche Gonade bereits voll entwickelt (ein weiblicher Gonadenanteil ist nicht vorhanden), und die Hoden waren bereits mit Spermien gefüllt. Die Spicula waren jedoch noch in Bildung begriffen. Trotz wiederholter Bemühungen gelang es bis 1985 nicht, weitere *Ph. villosa* mit männlichem Habitus zu erhalten.

3. 4. 2. Beschreibung

Körperlänge = 10,5 mm; größter Durchmesser = 188 μm ; Pharynxlänge = 28,5%; Spiculalänge (noch nicht voll entwickelt) = 360 μm ; Durchmesser an den Kopfpapillen = 65 μm ; Durchmesser am Nervenring = 150 μm ; Distanz Vorderende – Nervenring = 320 μm ; Durchmesser an der Kloake = 170 μm ; Länge der Amphiden = 15 μm ; Distanz Kloake – Hinterende = 300 μm ; Genitalpapillen waren noch keine vorhanden.

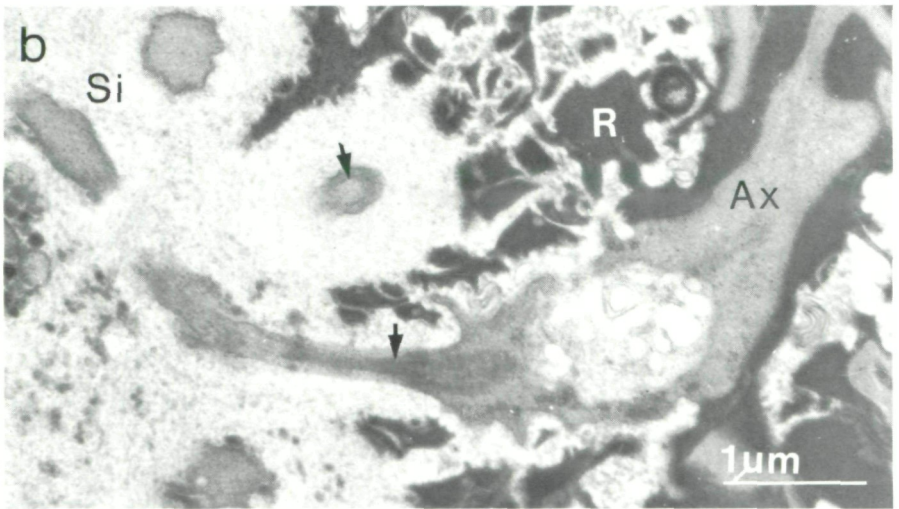
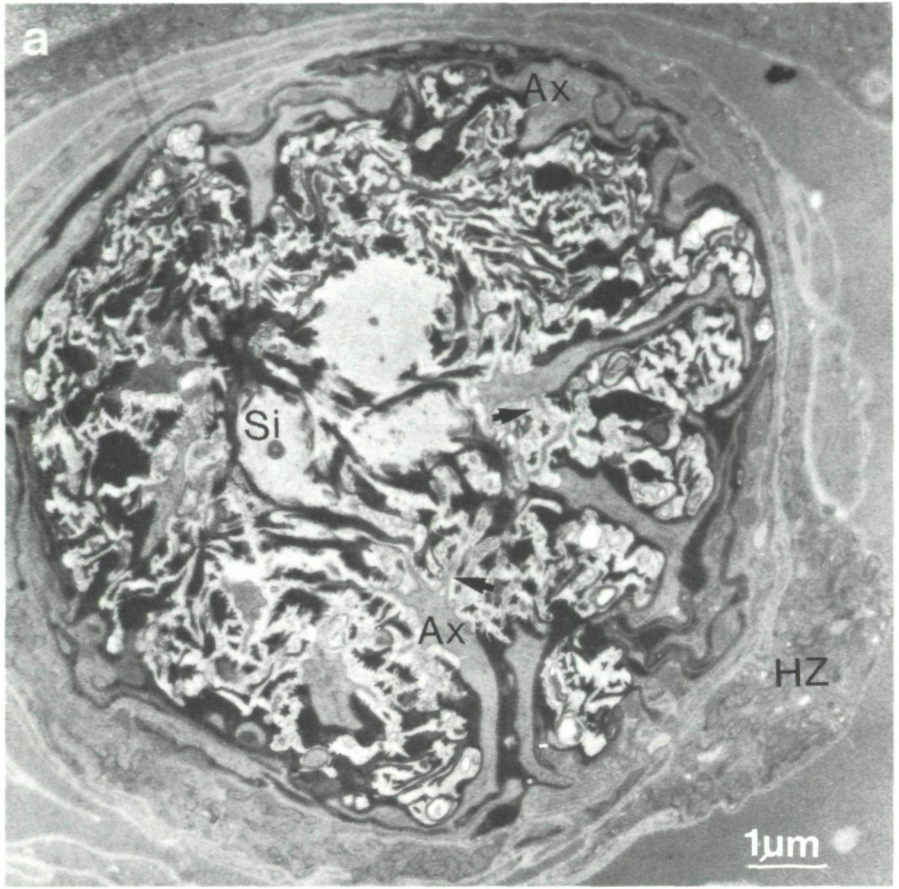
Die Mundöffnung ist nach ventral verlagert; der Pharynx, die Amphiden und die Kloake befinden sich in Häutung (Abb. 11). Die sich am Vorder- und Hinterende abhebende Exuvie besteht aus zwei übereinanderliegenden Schichten, einer äußeren derben, mit gekreuzten Fibrillenschichten und einer innenliegenden zarten Membran. An der Kloake erkennt man einen kutikularen Pfropf, der mitgehäutet wird. Epidermis, Pharynx und Trophosom sind im Prinzip wie bei den hermaphroditischen Weibchen gestaltet. Die Hoden liegen ventrolateral und sind gestreckt. Zum Vas deferens, das in der Körpermitte beginnt, erweitern sie sich leicht. In diesem erweiterten Abschnitt befinden sich bereits fertige Spermien. Das Vas deferens hat ein Epithel, das aus zahlreichen polygonalen Zellen aufgebaut wird. Es sind paarige Spicula vorhanden. Die Schäfte sind erst dünn kutikularisiert und die Spitze hat sich noch nicht formiert. Von der Bewegungsmuskulatur sind der Fixator und die Retraktoren bereits vorhanden.

3. 5. Entwicklungsstadien

3. 5. 1. Postparasitisches Stadium

Die aus den Ameisen ausschlüpfenden Würmer sind noch nicht geschlechtsreif. Die Geschlechtsreife tritt erst im Verlauf einer postparasitären Ruheperiode nach einer erfolgten Häutung ein. Beim Ausschlüpfen ist aber bereits die Vagina angelegt, und die Gonaden sind schon weitgehend ausgebildet. Die vordere Gonade erreicht beinahe den Nervenring. Die Ovarien sind noch gestreckte Schläuche. Sie legen sich erst viel später, bei der Eiproduktion, in Windungen. Die Amphiden sind etwa um $\frac{1}{3}$

Abb. 5: Querschnitte durch das Amphid im Bereich des Fusus. a) Übersicht, außen wird das Organ von Hüllzellen umschlossen, darunter liegen flach ausgebreitet die Axone, die keulenförmig in das von retikulärem Gewebe gefüllte Innere vordringen und dabei mikrovilliartige Fortsätze (Pfeile) entsenden. Im Zentrum sind Sinnesstifte angeschnitten. b) Vergrößerter Ausschnitt eines Axons mit bulbösförmiger Erweiterung, in der Vesikeln sichtbar sind. Distal entspringt ein Sinnesstift mit zunächst sehr dünnem Querschnitt. Nach rund 1 μm erweitern sich die Sinnesstifte und beinhalten von nun an Mikrotubuli. Die Pfeile deuten auf eine Zentralscheide, die nur im dünnen Anfangsteil enthalten ist.



kleiner als bei den adulten Tieren. Die Mundöffnung ist nach ventral verschoben und der Pharynxbeginn stark kutikularisiert. Bei günstiger Einstellung erkennt man in diesem verdickten Anfangsteil, der der Mundhöhle entspricht, im Zentrum ein Stilett. Das Hinterende ist abgerundet und leicht nach ventral gekrümmt. Ein Appendix fehlt. Die Körpermaße entsprechen denen der adulten Tiere.

3. 5. 2. Präparasitisches Stadium

Körperlänge = 245–260 μm ; größter Durchmesser = 13–15 μm ; Stilett = 16–17 μm ; Nervenring 54–58 μm hinter dem Vorderende; Beginn des Stichosoms bei 97–100 μm ; Länge des Stichosoms = 60 μm ; Länge des Trophosoms = 54–60 μm .

Das präparasitische Stadium (Abb. 12) kommt freilebend in der Natur nicht vor. Es bildet im Ei ein Dauerstadium. Erst wenn ein passender Zwischenwirt das Ei aufnimmt, schlüpft das Infektionsstadium im Darm aus.

Das Ei hat eine vollkommen glatte Schale und an seiner Außenseite eine klebrige gallertige Hülle. Im Ei befindet sich außer dem Infektionsstadium noch eine erste Exuvie, an der die gehäutete Mundhöhle und die Pharynxauskleidung zu erkennen sind (Abb. 12 a).

Das Stilett weist eine leichte Krümmung auf. Es besitzt eine scharfe Spitze und einen Schaft, der basal verdickt ist. Beim Bohren gleitet der Schaft in einem kutikularen Führungsring. Dabei findet keine Drehbewegung des Stiletts statt, sondern es wird in kurzen Stößen aus der Mundöffnung nach vor geschoben. Bei jedem Vorschub wird dabei die Stoßrichtung des Stiletts verändert.

Die kutikuläre Pharynxauskleidung konnte bis zum Beginn des Stichosoms verfolgt werden. Danach wird sie jedoch so fein, daß sie sich im Gewebe verliert. Das Stichosom erscheint als drüsige Masse, in der Zellgrenzen nicht erkennbar sind. Im vorderen Bereich enthält es eine feine Granulation. Am Übergang zwischen Stichosom und Trophosom sind zwei stärker lichtbrechende Zellen vorhanden. Das Trophosom enthält feine kristalline, lichtbrechende Körnchen. Ein rudimentärer After ist nicht erkennbar.

4. Diskussion

Die neue Art *villosa* weist alle Merkmale der Gattung *Pheromermis* auf: Vier Kopfpapillen, S-förmige Vagina, weit vorne liegende Amphiden, getrennte und paarige Spicula, 6 Epidermisleisten, Kutikula mit gekreuzten Fibrillenschichten und Eier ohne Fortsätze. Als weitere gattungsspezifische Merkmale zählen noch a) die nach ventral verschobene Mundöffnung, der Bau der weiblichen Gonade mit Uterus, S-förmig umgeschlagenem Spinkter, weitem Eileiter und dem stark entwickelten mäandrierenden Ovar sowie b) die orale Infektion und c) die Verwendung eines Zwischenwirtes. Alle bisher bekanntgewordenen *Pheromermis*-Arten – die kalifornische *Ph. pachysoma* POINAR, LANE ET THOMAS 1976 und die europäische *Ph. vesparum*, KAISER 1986 aus Faltenwespen sowie *Ph. myrmecophila* (BAYLIS, 1921), die in England aus *Lasius alienius*, *L. niger* und *L. flavus* gezogen wurde – sind Parasitoide von sozialen, carnivoren Hymenopteren.

Die neue Art *villosa* ist *Ph. myrmecophila* äußerst ähnlich, wie bereits in der Artdiagnose diskutiert wurde.

Ameisenparasiten der Gattung *Pheromermis* dürften holarktisch verbreitet sein; es ist mit weiteren Arten zu rechnen. RUBZOV (1970) beschrieb eine *Allomermis lasiusi* aus der Umgebung von Leningrad. Es handelt sich dabei um ein postparasitisches Stadium aus *Lasius niger*. Nach der Beschreibung dürfte es sich dabei ebenfalls um

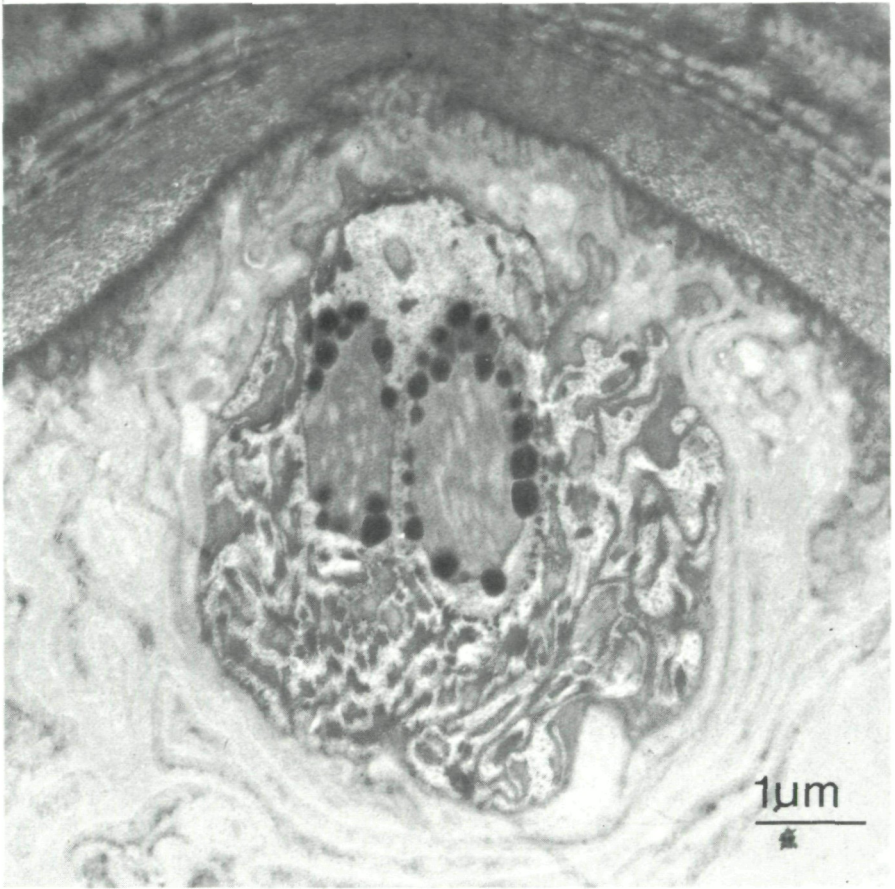


Abb. 6: Schrägschnitt durch eine Kopfpapille. Die kolbenförmigen Auftreibungen der Terminalorgane sind von Melaningranula umgeben.

eine *Pheromermis*-Art handeln. Für eine Artdiagnose weisen aber postparasitische Stadien zu wenige Merkmale auf, und im Zweifelsfall müssen sogar biologische Kriterien herangezogen werden. *Allomermis lasiusi* hat daher als species *inquirenda* zu gelten. Bei der Durchsicht der STEINERSchen Nematodensammlung des USDA in Beltsville, Maryland, entdeckte ich eine getrenntgeschlechtliche *Pheromermis*-Art, die aus *Lasius niger* aus dem Osten der USA stammt. Dies ist ein Hinweis dafür, daß auch in Nordamerika die Zahl der *Pheromermis*-Arten größer ist, als bisher angenommen wurde.

Von *Ph. myrmecophila* sind keine Männchen bekannt und auch bei *Ph. villosa* scheinen sie nur sehr selten, und zwar bei extrem hohem Befall, vorzukommen. In Sinne von SUDHAUS (1976) dürfte es sich dabei um Residualmännchen als stammesgeschichtliches Rudiment handeln. Da alle Männchen im Häutungsstadium ohne erkennbare Infektion starben, ist ein „vorprogrammierter Tod“ nicht auszuschließen.

Für eine Neukombination der Gene dürften Männchen keine Rolle spielen, da bei den hermaphroditischen Individuen auch die Möglichkeit des Spermienaustausches besteht.

Die Ultrastruktur der Sinnesorgane von Mermithiden ist bisher nur wenig bekannt. Die Kopfpapillen von *Mermis nigrescens* wurden von LEE (1974) und die Amphiden von *Gastromermis boophthorae* von BATSON (1978) untersucht. Die von BATSON herausgestellten Besonderheiten, z. B. die periphere Lage und Abflachung der Axone des Amphidennervs im Bereich des Fusus, gilt auch für *Ph. villosa*. Anders als bei *G. boophthorae* ist der Fusus bei *Ph. villosa* vollständig durch Hüllzellen umkleidet, und es besteht kein direkter Kontakt zwischen Pseudocoelflüssigkeit und Axonen. Daher kann der von BATSON angenommene direkte Austausch von Stoffwechselmetaboliten über die Pseudocoelflüssigkeit bei *Ph. villosa* nicht erfolgen. Auffällig ist das stark entwickelte Retikulum im Fusus. Ein solches kommt auch bei anderen Nematoden vor und wird mit Sekretion der Amphidialdrüsen in Zusammenhang gebracht (MCLAREN 1976) bzw. für eine Ionenregulation im Bereich der Basis der Sinnesstifte diskutiert (WARD et al. 1975). Am stärksten abgewandelt sind die Sinnesstifte von *Ph. villosa* vor allem durch das Fehlen von Mikrotubuli an der Basis. Dies könnte auch durch mangelnde Fixierung erklärt werden. Ich halte dies aber für unwahrscheinlich, da der erweiterte Teil der Sinnesstifte Mikrotubuli sehr deutlich erkennen läßt.

Die zentrale Frage gilt der Funktion der Amphiden. Da entsprechende Experimente bei den Nematoden weitgehend fehlen, ist man mehr oder weniger dazu gezwungen, Rückschlüsse aus dem Bau bzw. aus Resultaten cytochemischer Untersuchungen zu ziehen. Ursprünglich wurde eine chemosensorische Funktion angenommen, vor allem bei Organen, die keine Drüsen enthalten (STORCH u. RIEMANN 1973, WRIGHT 1974, MCLAREN 1976). CROLL (1970), MCLAREN (1976), WERGIN & ENDO (1976), ENDO (1980) u. a. nennen zahlreiche weitere mögliche Funktionen, die von der CO₂-Perzeption über Temperatur- und Lichtwahrnehmung bis hin zu Rezeptor-Effektor-Modellen, bei denen die Sinnesstifte als Rezeptoren und die Axone in Motorfunktion für die Stimulierung der Drüsensekretion verantwortlich sind, reichen. Aber auch Amphiden mit zweifacher sensorischer Funktion sind bekanntgeworden. BURR & BURR (1975) beschreiben bei dem marinen freilebenden Nematoden *Oncholaimus vesicarius* Amphiden, die chemosensorisch und photosensorisch aktiv sein könnten. Für diese Doppelfunktion sprechen sowohl die Öffnung der Amphiden nach außen und die Lage der Sinnesstifte im Bereich von Pigmentflecken als auch die stark abgewandelte Binnenstruktur der Sinnesstifte. Bei *Ph. villosa* ist die Binnenstruktur gegenüber dem 9×2+2 Axonem einer Kinocilie, an die die basalen Abschnitte der Sinnesstifte der meisten daraufhin untersuchten Nematoden erinnern, weitgehend abgewandelt. Mikrotubuli konnten nur in irregulärer Anordnung und Anzahl in der verdickten peripheren Region beobachtet werden. In diesem Zusammenhang ist das spezialisierte Gewebe an der Rückseite der Apertura besonders zu beachten. Die lamellenartige Einfaltung, die sehr dicht ist, könnte eine abschirmende Wirkung auf einfallendes Licht haben. Eine andere sensorisch relevante Bedeutung ist nicht denkbar, da das Gewebe keinen unmittelbaren Zusammenhang mit den Sinnesstiften besitzt. Ob hier auch Pigmente eingelagert werden, sollen weitere Untersuchungen klären. Ein sehr ähnliches Gewebe an der Rückseite und um den Canalis der Amphiden bei einer zur Gruppe *Mermis-Pheromermis* gehörigen Mermithide wurde aus Hochgebirgsseen beschrieben (KAISER 1986 c). Eine Funktion als Photorezeptor war in diesem Fall als naheliegend anzunehmen, da die Amphiden

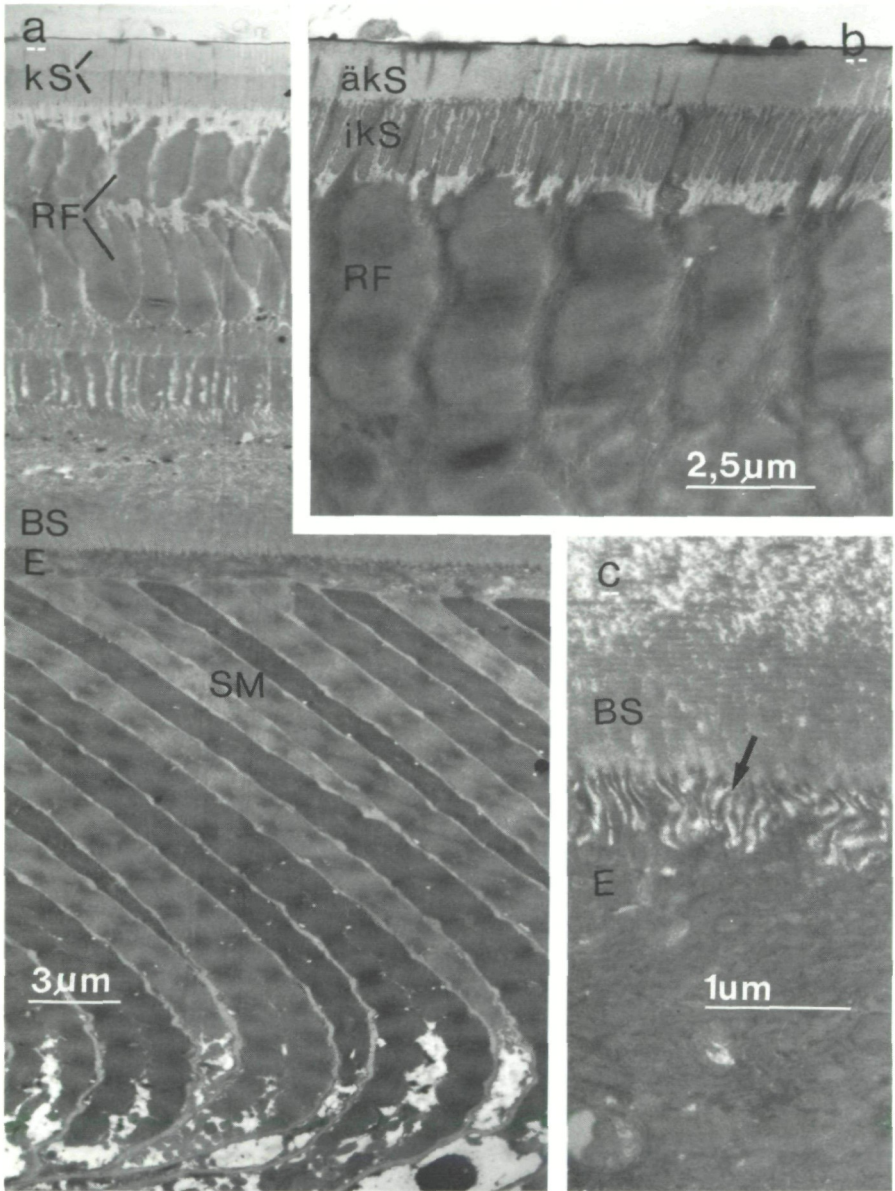


Abb. 7: Querschnitte durch den Hautmuskelschlauch von *Pheromermis villosa* n. sp., a) Übersicht über die Kutikula. b) Ausschnitt aus den äußeren Kutikulaschichten, mit einer elektronendichten äußeren Membran, der äußeren und inneren kortikalen Schichte und den äußeren Riesenfibrillen. c) Verzahnung (Pfeil) der Epidermis und der Kutikula.

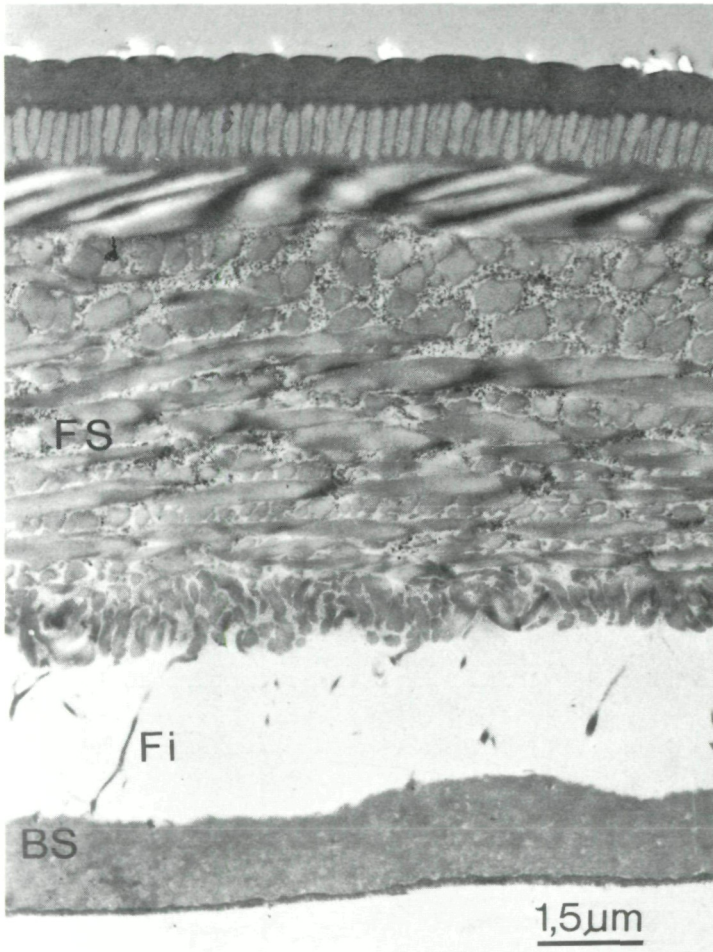


Abb. 8: Querschnitt durch die Exuvie eines Häutungsstadiums von *Pheromermis villosa* n. sp. Es bilden sich durch Trennung der Basalschichte von der Faserschichte zwei übereinanderliegende Exuvien. Im abgebildeten Entwicklungsstadium ist die Trennung noch nicht vollkommen, die beiden Teile sind durch einzelne Fibrillen miteinander verbunden.

keine Öffnung nach außen besitzen. Für *Ph. villosa* kann eine photosensorische Funktion der Amphiden nicht ausgeschlossen werden, und eine Doppelfunktion als Chemo- und Photorezeptor wird als am wahrscheinlichsten erachtet.

Bei *Ph. villosa* konnten zwei Häutungen festgestellt werden, bei denen jeweils alle ektodermalen Gewebe, die eine kutikuläre Auskleidung besitzen, mitgehäutet werden (die Intima des Pharynx und die Fovea der Amphiden). Die erste Häutung erfolgt im Ei. Zur Zeit dieser Häutung hat die Eilarve noch kein Stilet ausgebildet. An der Exuvie sind daher nur die Körperkutikula, das Pharynxrohr und die Mundhöhle zu beobachten. Während der parasitischen Wachstumsperiode scheint keine weitere

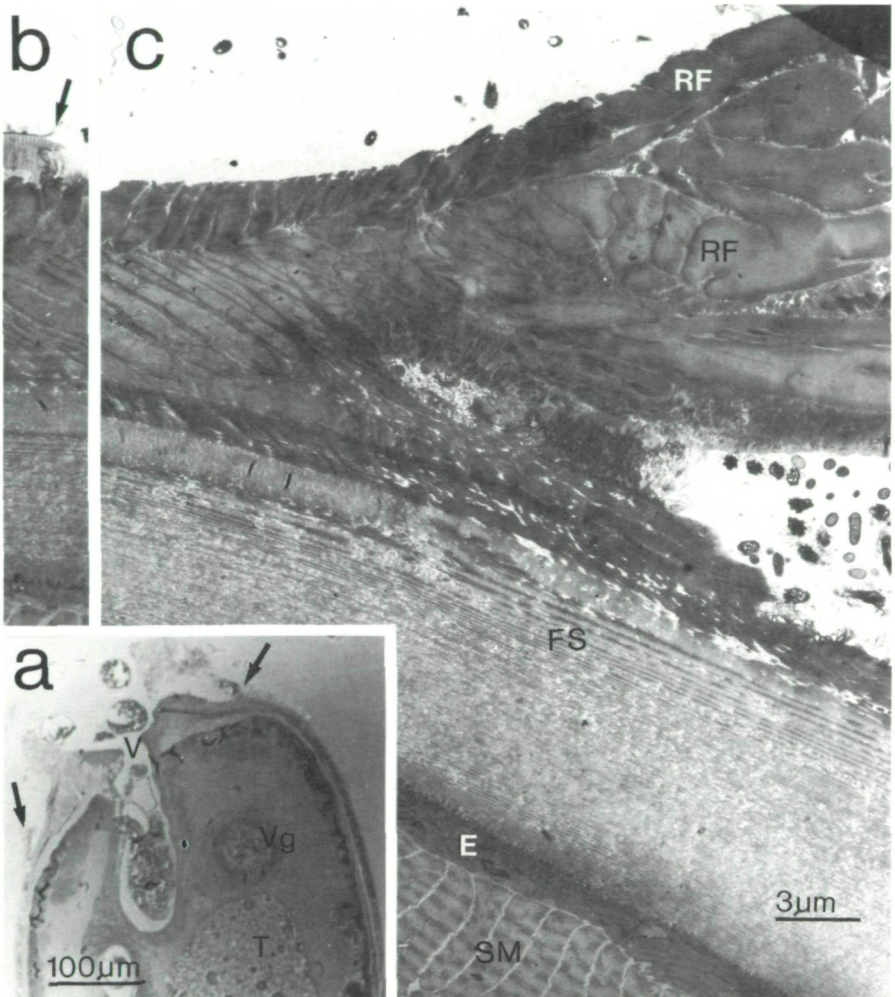


Abb. 9: Querschnitte im Bereich des Zortensaumes der die Vulva von *Pheromermis villosa* n. sp. umsteht. a) Semidünnschnitt durch den Vulvabereich, die Pfeile deuten auf die abstehenden äußeren Kutikulaschichten. b) Die kortikale Schicht hat sich lateral der Vulva aufgelöst (Pfeil). c) Übergang zwischen „normaler Kutikula“ und abstehenden Riesenfibrillenschichten. Die innere Riesenfibrillenschicht ist stark verdickt, ebenso die darunterliegende Faserschicht, die im Bereich der Vulva die neue Außenfläche bildet.

Häutung zu erfolgen, da das Stilet bis zur postparasitischen Phase erhalten bleibt und der Mundhöhlenbereich um das Stilet stark kutikularisiert. Bei anderen Mermithiden, bei denen das Stilet während der parasitischen Entwicklung verlorenggeht, wie bei *Gastromermis boophthorae* (BATSON 1978) oder *Reesimermis nielsenii* (GORDON et al. 1974), wird eine weitere Häutung angenommen. Lichtmikroskopisch ist die zweite und letzte Häutung zum geschlechtsreifen Tier eine doppelte, mit derber außenliegen-

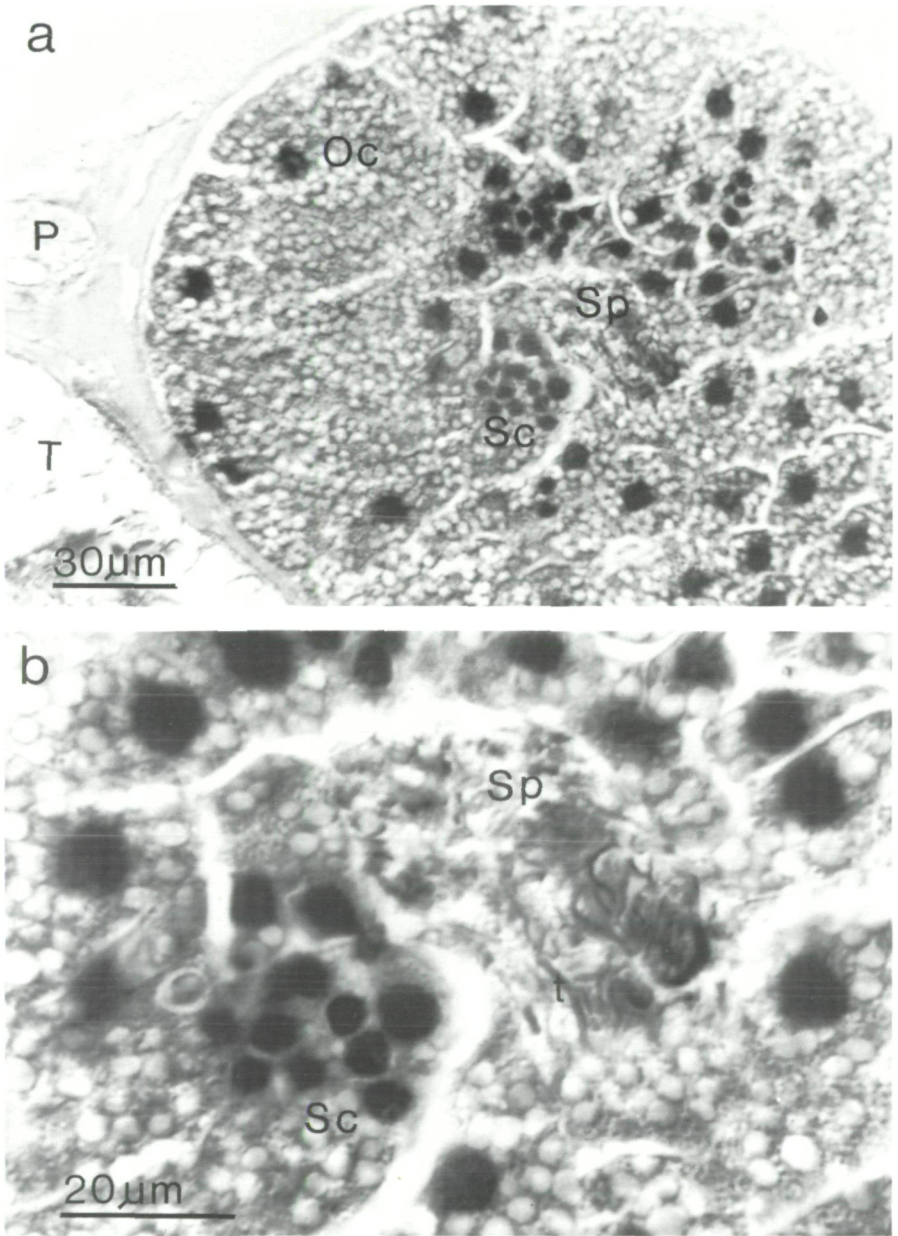


Abb. 10: Histologische Querschnitte durch die junge Gonade von *Pheromermis villosa* n. sp.
a) Die Übersicht läßt im Zentrum der Gonade reife Spermien und kleine Spermatidenkerne erkennen. An der Peripherie befinden sich die Oocyten. b) Der vergrößerte Ausschnitt zeigt die Spermien im Zentrum der Gonade.

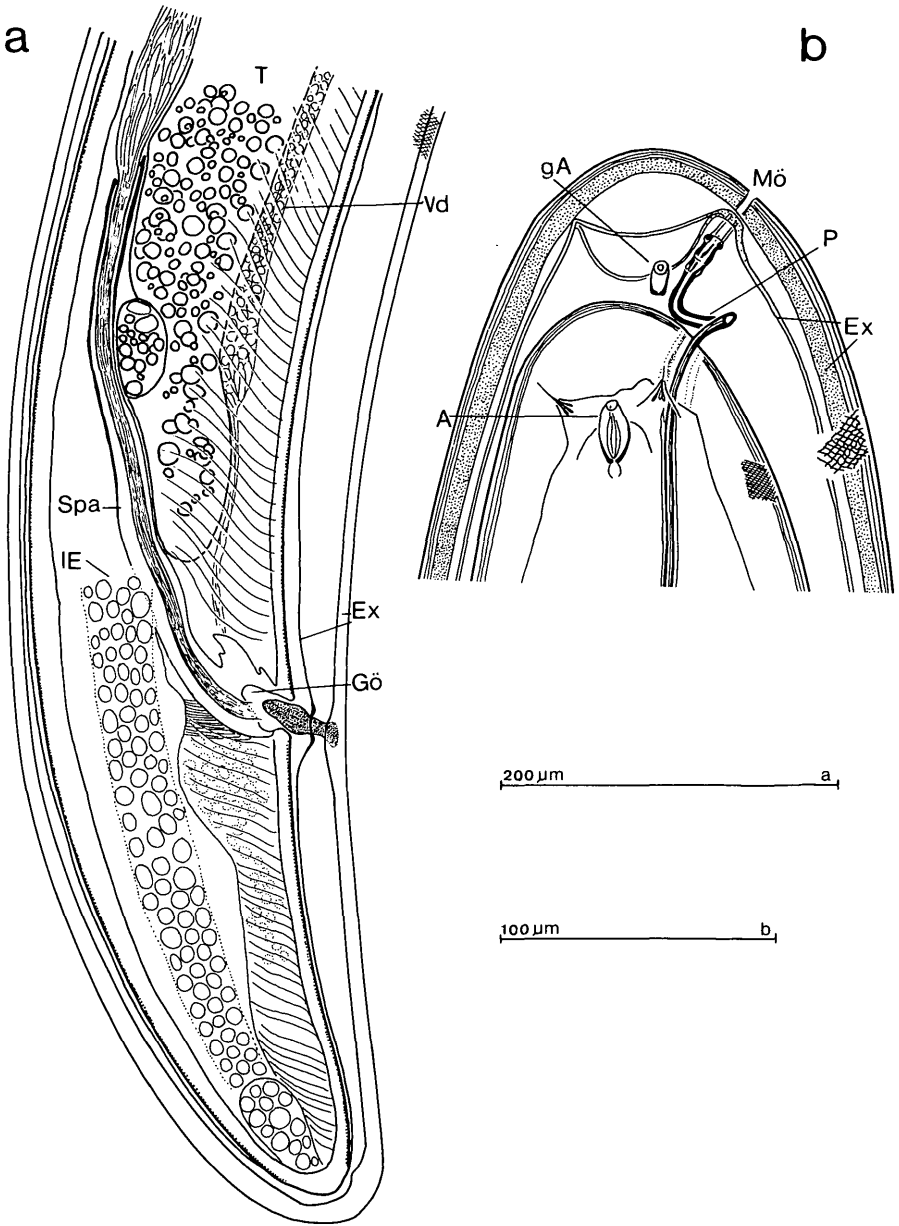


Abb. 11: Residualmännchen von *Pheromermis villosa* n. sp., a) Hinterende, b) Vorderende. Das Tier befindet sich im Häutungsstadium, die Exuvie ist noch nicht abgestreift und die Spicula sind in Bildung begriffen.

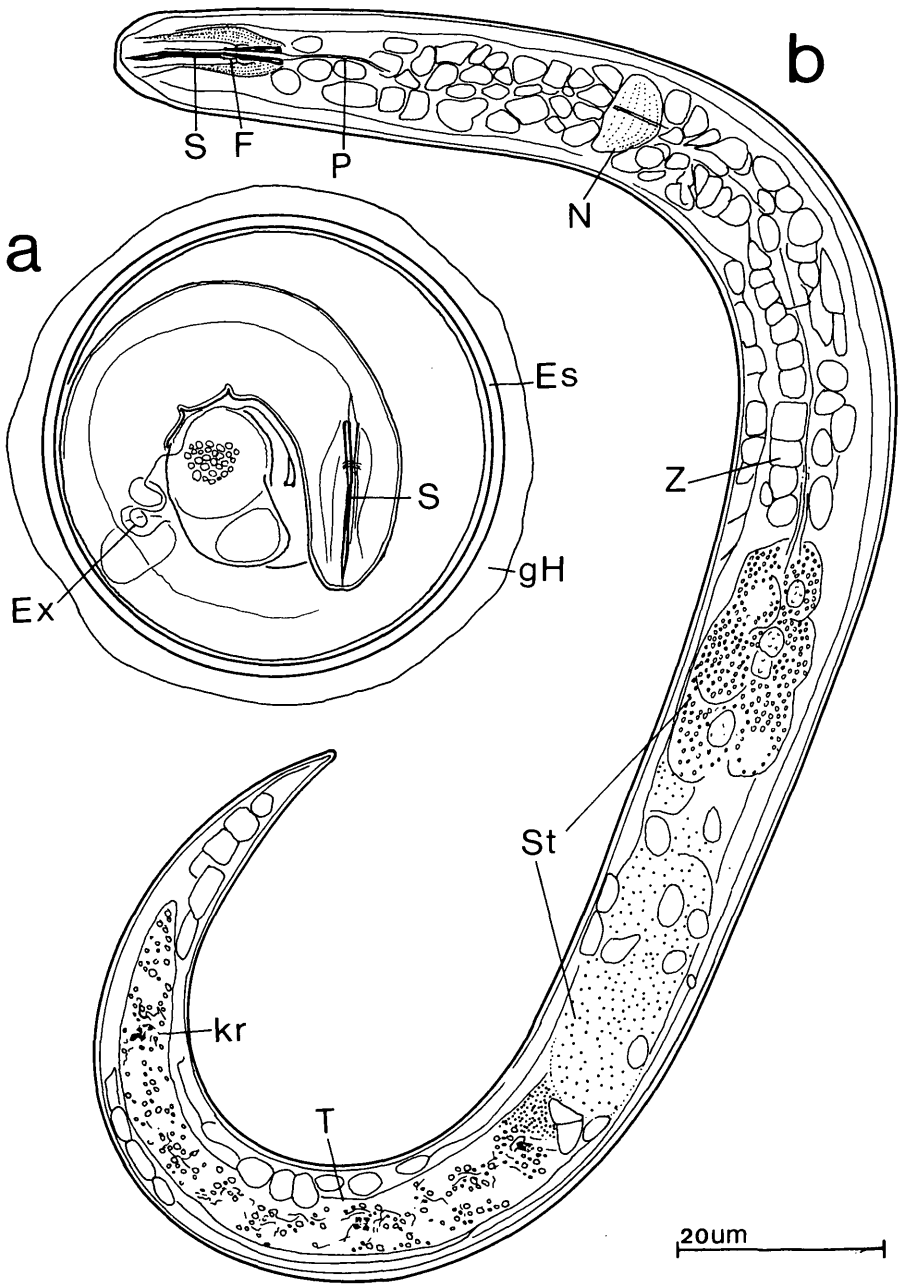


Abb. 12: Infektiöses Stadium von *Pheromermis villosa* n. sp., a) in natürlicher Stellung im Ei, b) aus dem Ei ausgepreßt.

der und dünner innenliegender Exuvie. Solche doppelten Häutungen wurden vor allem bei Mermithiden mit sehr dicker Kutikula beobachtet (COUTURIER 1950, POINAR & GYRISCO 1962, KAISER 1977 u. a.). Seit POINAR & GYRISCO (1962) besteht die Frage, ob die innenliegende Haut eine rudimentäre Häutung darstellt, da freilebende Nematoden über vier Häutungen die Geschlechtsreife erlangen. Bei allen Beobachtungen an diesen doppelten Häutungen fällt aber auf, daß dabei der Pharynx und die Amphiden nur einmal gehäutet werden. Die elektronenmikroskopischen Querschnitte durch das Häutungsstadium von *Ph. villosa* zeigen, daß die innere dünne Exuvie die basale Schichte der Kutikula darstellt, die sich von der äußeren fibrillären Schichte abgehoben hat und teilweise mit dieser über dünne Elemente zusammenhängt. Das Vorkommen dieser „doppelten Häutungen“, gerade bei Mermithiden mit dicker Kutikula, hat daher eher mit der Häutungsmechanik als mit der Reduzierung von Larvenstadien zu tun.

Ph. villosa besitzt nur vier Stichocyten (KAISER 1986 a). Das ist außergewöhnlich, da dieses Merkmal eigentlich den Tetradonematidae, der zweiten Familie der Mermithoidea, zukommt. *Mermis* und *Pheromermis* wurden von KAISER (1983) aufgrund des dorylaimoiden Bohrstachels, von 8 Stichocyten und dem indirekten Infektionsmodus in die U.-Fam. Mermithinae gestellt, der die Paramermithinae mit einem Bohrstachel ohne Führungsring, mit 16 und mehr Stichocyten und einem direkten Infektionsmodus gegenüberstehen. Vier Stichocyten bei *Ph. villosa* scheinen nicht in dieses Konzept zu passen. Andererseits bedeutet dies auch, daß innerhalb einer einzigen Gattung sich Arten durch Merkmale unterscheiden, die bisher als Charakteristika auf dem Familienniveau eine Rolle spielten. Es ist aber nicht möglich, die Art *villosa* in eine eigene Gattung zu stellen, da zu viele morphologische und biologische Charakteristika für eine enge phylogenetische Verwandtschaft mit den anderen *Pheromermis*-Arten sprechen. Viel wahrscheinlicher ist, daß vier Stichocyten ein plesiomorphes Merkmal darstellen, das als Grundkonzeption allen Pharynxdrüsen systemen der Mermithiden zugrunde liegt, aus dem durch simultane Vermehrungsschritte die Zahlen 8, 16 und mehr erreicht wurden.

In diesem Zusammenhang mag es kein Zufall sein, daß gerade bei *Ph. villosa* noch ein Übergang von enteraler zu parenteraler Ernährungsweise beobachtet werden kann (KAISER 1986 a); diese Art und die ganze Gattung beherbergen mehrere basale Eigenschaften in sich. CHRISTIE (1937) vermerkt für junge parasitische Stadien von *Mermis nigrescens* zwar 8 Stichocytenkerne, aber nur vier Stichocyten. Dies ist eine Beobachtung, der bisher zu geringe Bedeutung beigemessen wurde.

Die Tetradonematiden sind nach KAISER (1983) eine paraphyletische Gruppe neotener Mermithiden. Als gemeinsames und namensgebendes Merkmal sind bei ihnen nur vier Stichocyten vorhanden. Dieses einzige gemeinsame morphologische Kennzeichen muß aufgrund der nunmehr vorliegenden Untersuchungsergebnisse aus der Bewertung für eine Verwandtschaftsanalyse der Tetradonematiden genommen werden, da vier Stichocyten als plesiomorphes Merkmal allen Mermithiden zukommt.

5. Literatur

- BATSON, B. S. (1978): Ultrastructure of the anterior sense organs of adult *Gastromermis boophthorae* (Nematoda: Mermithidae). – *Tissue & Cell*, 10: 51–61.
- BURR, A. H. & BURR, C. (1975): The amphid of the nematode *Oncholaimus vesicarius*: ultrastructural evidence for a dual function as chemoreceptor and photoreceptor. – *J. ultrastruct. Res.*, 51: 1–15.
- CHRISTIE, J. R. (1937): *Mermis nigrescens*, a nematode parasite of grasshoppers. – *J. agricult. Res.*, 55: 253–354.
- COUTURIER, A. (1950): Biologie d'un *Hexameris* (Nematodes Mermithidae) parasite des insectes défoliateurs de l'osier. – *Ann. Epiphyties*, 1: 1–24.
- CRAWLEY, W. C. & BAYLIS, H. A. (1921): *Mermis* parasitic on ants of the genus *Lasius*. – *J. Roy. Microsc. Soc.*, 16: 353–372.
- ROLL, N. A. (1970): The behavior of Nematodes, their activity, senses and responses. – Edward Arnold Ltd, London, 117 pp.
- ENDO, B. Y. (1980): Ultrastructure of the anterior neurosensory organs of the larva of the soybean cyst nematode, *Heterodera glycines*. – *J. ultrastruct. Res.*, 72: 349–366.
- GORDON, R., BAILEY, C. H., BARBER, J. M. (1974): Parasitic development of the mermithid nematode *Reesimermis nielseni* in the larval mosquito *Aedes aegypti*. – *Can. J. Zool.*, 52: 1293–1302.
- GÖSSWALD, K. (1985): Organisation und Leben der Ameisen. – Wissenschaftliche Verlagsgesellschaft mbH, Stuttgart, 355 pp.
- KAISER, H. (1977): Untersuchungen zur Morphologie, Biometrie, Biologie und Systematik von Mermithiden. Ein Beitrag zum Problem der Trennung morphologisch schwer unterscheidbarer Arten. – *Zool. Jb. Syst.*, 104: 20–71.
- KAISER, H. (1983): Phylogenetic relationships in the Mermithidae (Nematoda) based on traditional and physiological evidence. – In: Stone, A. R., Platt, H. M., Khalil, L. F.: Concepts in nematode systematics. Systematics Association Special Vol. 22: 249–259.
- KAISER, H. (1986 a): Über Wechselbeziehungen zwischen Nematoden (Mermithidae) und Ameisen. – *Zool. Anz.* (im Druck).
- KAISER, H. (1986 b): Biologie, Ökologie und Entwicklung des europäischen Wespen-Parasitoiden *Pheromermis vesparum* n.sp. (Mermithidae, Nematoda). – *Zool. Jb. Syst.* (im Druck).
- KAISER, H. (1986 c): Die Mermithiden-Fauna von Hochgebirgsseen (Vorderer Finstertaler See, 2237 m ü.N.N., Hinterer Finstertalersee, 2256 m ü.N.N., Tirol, Austria). – *Arch. Hydrobiol.* (im Druck).
- LEE, D. L. (1974): Observations on the ultrastructure of a cephalic sense organ of the nematode *Mermis nigrescens*. – *J. Zool. Lond.*, 173: 247–250.
- MCLAREN, D. J. (1976): Nematode sense organs. – In: DAWES, B.: *Advances in Parasitology* 14: 195–265.
- POINAR, G. O. jr. & GYRISCO, G. G. (1962): Studies on the bionomics of *Hexameris arvalis* Poinar and Gyrisco, a Mermithid parasite of the alfalfa weevil, *Hypera postica* (Gyllenhal). – *J. Insect Pathol.*, 4: 469–483.
- POINAR, G. O. jr., LANE, R. S., THOMAS, G. H. (1976): Biology and redescription of *Pheromermis paychsoma* (V. LINSTOW) n. gen., n. comb. (Nematoda: Mermithidae), a parasite of yellowjackets (Hymenoptera: Vespidae) – *Nematologica*, 22: 360–370.

- RUBZOV, I. A. (1970): Eine neue Mermithidenart aus Ameisen. – *Parazitologia*, 4: 338–341 (in Russ.).
- STORCH, V. & RIEMANN, F. (1973): Zur Ultrastruktur der Seitenorgane (Amphiden) des limnischen Nematoden *Tobrilus aberrans* (W. Schneider, 1925) (Nematoda, Enoplida). – *Z. Morph. Tiere*, 74: 163–170.
- SUDHAUS, W. (1976): Vergleichende Untersuchungen zur Phylogenie, Systematik, Ökologie, Biologie und Ethologie der Rhabditidae (Nematoda). – *Zoologica*, 43: 1–229.
- VANDEL, A. (1934): Le cycle évolutif d'*Hexameris* sp. parasite de la fourmi *Pheidole pallidula*. *Ann. Sci. natur. Ser. Bot. et Zool.*, 47: 47–58.
- WARD, S., THOMSON, N., WHITE, J. G., BRENNER, S. (1975): Electron microscopical reconstruction of the anterior sensory anatomy of the nematode *Caenorhabditis elegans*. – *J. Comp. Neur.*, 160: 313–338.
- WERGIN, W. P. & ENDO, B. Y. (1976): Ultrastructure of a neurosensory organ in a root-knot nematode. – *J. ultrastruct. Res.*, 56: 258–276.
- WRIGHT, H. E. (1974): Cephalic sense organs of the parastic nematode *Capillaria hepatica* (BANCROFT, 1893). – *Can. J. Zool.*, 52: 1207–1213.

Anschrift des Verfassers: Dr. Helmut KAISER, Institut für Zoologie der Universität, Universitätsplatz 2, A-8010 Graz.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Mitteilungen des naturwissenschaftlichen Vereins für Steiermark](#)

Jahr/Year: 1986

Band/Volume: [116](#)

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

Artikel/Article: [Morphologische Analyse des Ameisen-Parasitoiden *Pheromermis villosa* n. sp. \(Nematoda, Mermithidae\). 269-294](#)