

# Über die Nahrung der freilebenden Nematoden und die Art ihrer Aufnahme.

Ein Beitrag zur Kenntnis der Ernährung der Würmer.

(Mit 5 Text-Figuren.)

Von

Richard Menzel.

## Inhaltsübersicht.

I. Einleitung . . . . .	S. 153
II. Historisches . . . . .	" 155
a) Angaben über die Ernährung freilebender Nematoden seit Bastian (1865) bis zur Neuzeit . . . . .	" 155
b) Die Beobachtungen von N. A. Cobb (1913—1918) . . . . .	" 162
III. Untersuchung des Darminhaltes freilebender Nematoden . . . . .	" 165
a) Methode . . . . .	" 165
b) Material . . . . .	" 165
c) Positive Ergebnisse bei den Arten <i>Mononchus dolichurus</i> Dntl., <i>M. papillatus</i> Bast., <i>M. muscorum</i> (Duj.), <i>M. macrostoma</i> Bast., <i>M. brachyuris</i> Bütschli, <i>Tripyla papillata</i> Bütschli, <i>Trilobus gracilis</i> Bast. . . . .	" 167
IV. Fütterungsversuche . . . . .	" 172
V. Allgemeine Bemerkungen zur Ernährung der freilebenden Nematoden im Hinblick auf Anatomie, Systematik, Biologie und Zoogeographie . . . . .	" 176
VI. Zusammenfassung . . . . .	" 183
VII. Literaturverzeichnis . . . . .	" 186

## I. Einleitung.

Wenn schon Bütschli (3)<sup>1)</sup> vor bald 50 Jahren darauf hinwies, dass die freilebenden Nematoden ein ganz beträchtliches Kontingent unserer Fauna bilden und ihre Verbreitung eine immense sei, so ist doch ihr Studium bis vor wenigen Jahren noch ziemlich vernachlässigt worden. Während namentlich in der letzten Zeit Morphologie, Anatomie, Systematik und geographische Verbreitung der freilebenden Nematoden bedeutend gefördert wurden,

<sup>1)</sup> Die arabischen Ziffern beziehen sich auf die Nummern des Literaturverzeichnisses am Schlusse der Arbeit.

ist man über die Biologie dieser Würmer, deren zum Parasitismus übergegangene Formen für den Menschen längst eine grosse Rolle spielen, wenig unterrichtet.

Wohl sind, dank hauptsächlich der Arbeiten Maupas', die ziemlich komplizierten sexuellen Verhältnisse dieser Klasse von Wirbellosen klargelegt worden, auch ist an ihnen seit langem schon die Erscheinung der Anabiose studiert worden. Was hingegen bis jetzt fast gänzlich vernachlässigt wurde neben andern ökologischen Fragen, deren Beantwortung für die praktische Zoologie eventuell von Wichtigkeit wäre, ist die Frage nach der Ernährung der freilebenden Nematoden.

In einer seiner letzten Arbeiten weist denn auch Micoletzky (33) auf dieses Neuland für weitere Forschungen hin. Wenn er indes vorschlägt, insbesondere die Ernährung von *Anguillula aceti*, des Essigälchens, zu studieren, scheint es mir mindestens ebenso notwendig zu sein, die Ernährungsverhältnisse wirklich freilebender Formen — denn *A. aceti* ist ein speziell an das Leben in Essig, Kleister etc. angepasster „Ernährungssonderling“, der in der freien Natur bisher nicht nachgewiesen werden konnte — in Betracht zu ziehen. Dies dürfte um so berechtigter sein, als einerseits die in der Literatur sich findenden diesbezüglichen Beobachtungen meist unberücksichtigt geblieben sind, andererseits die Kenntnis der Ernährung dieser Würmer mit Rücksicht auf ihre Bewertung im Haushalte der Natur von etwelcher Bedeutung ist.

So mag denn diese Mitteilung, die neben eigenen Beobachtungen und Versuchen die in der Literatur zerstreuten, auf vorliegendes Thema sich beziehenden Notizen möglichst vollständig zu berücksichtigen sucht und namentlich auch die neuesten, noch nicht genügend bekannten Feststellungen des amerikanischen Nematodenkenners N. A. Cobb in Betracht zieht, als ein kleiner Beitrag zur Kenntnis der Ernährung wirbelloser Tiere aufgefasst werden und als eine Anregung, auf diesem Gebiet auch in andern Gruppen weiter zu arbeiten, wie dies in jüngster Zeit, um nur zwei Autoren zu erwähnen, A. Willer<sup>2)</sup> in seinen Nahrungsuntersuchungen bei niederen Tieren (*Asellus aquaticus*) und E. Naumann für das Zooplankton (35) getan haben.

Die Ernährung spielt im Leben aller Tiere eine so grosse Rolle, dass es eigentlich als selbstverständlich erscheint, wenn eine möglichst genaue Kenntnis gerade dieses Zweiges der Biologie erstrebt wird. Für die freilebenden Nematoden mögen die folgenden

---

<sup>2)</sup> Zeitschr. f. Fischerei, N. F. Bd. 3 (Berlin), 1917.

Zeilen wenigstens einen kleinen Teil der grossen, hier noch bestehenden Lücke ausfüllen.

An dieser Stelle möchte ich nicht versäumen, meinem verehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. F. Zschokke für sein mir stets entgegengebrachtes wohlwollendes Interesse den herzlichsten Dank auszusprechen.

## II. Historisches.

a) Erst seit wenigen Jahren ist durch verschiedene Autoren (Brakenhoff, Cobb, Ditlevsen, Hofmänner, Micoletzky, Stefanski, Steiner u. a.) das Studium der freilebenden Nematoden in ein helleres Licht gerückt worden. Nur so ist es zu erklären, dass selbst in den neueren Lehr- und Handbüchern der Zoologie und Physiologie fast keine oder nur höchst spärliche Angaben über die Ernährung dieser Würmer, die ungeahnt zahlreich an Individuen wie an Arten sozusagen überall vorkommen und deren Biologie schon manch interessanten Zug aufweist, zu finden sind.

Im Handwörterbuch der Naturwissenschaften (Bd. 7, 1912) schreibt Hempelmann: „Die Nahrung der Nematoden ist wohl meist eine flüssige, indem diese Würmer einfach das feuchte Medium, in dem sie leben, aufsaugen und durch ihren Darm passieren lassen.“ „... Meist besteht die Nahrung aus organischen Säften; manche saugen auch Blut oder schlagen mit dem Stilet ihrer Mundhöhle resp. mit den dort befindlichen Zähnen Wunden in die Gewebe ihres Wirtes.“ Diese Angaben beziehen sich, wie leicht zu erkennen ist, hauptsächlich auf die Parasiten; dasselbe ist der Fall bei Biedermann (2), der in erster Linie die Befunde Leuckarts anführt. Jordan (23) begnügt sich mit der Feststellung, dass die stets freilebenden Vertreter der Anguilluliden (z. B. *Diplogaster* und *Anguillula*) sich vorwiegend von zum Teil faulenden Pflanzen (Pilzen) nähren. Hesse und Doflein (Tierbau und Tierleben, Bd. 2, 1914, p. 257) berücksichtigen nur die fäulnisbewohnenden Arten (besonders *Rhabditis*), die von dem Saft und den Trümmern in Fäulnis übergegangener tierischer Körper und vor allem von der reichlichen Flora von Bakterien und Pilzen, die hier zur Entwicklung kommen, leben. Nach Claus-Grobbe (Lehrbuch der Zoologie, 9. Aufl., 1917) ernähren sich die Nematoden „von organischen Säften, einige auch von Blut und vermögen dann mit ihrer Mundbewaffnung Wunden zu schlagen.“ Auch im letzten, eben erschienenen Band von Brehms Tierleben (Niedere Tiere, 1918) sind die betreffenden Angaben sehr allgemein gehalten. „Die Nahrung der freilebenden Nematoden besteht in allerhand organi-

schem Abfall pflanzlicher oder tierischer Herkunft. In riesigen Mengen treten gewisse Arten z. B. auf, wenn man zerschnittene Regenwürmer auf feuchter Gartenerde verfaulen lässt.“ Etwas willkürlich werden dann zwei marine Arten und deren (nach zur Strassen) wahrscheinlich räuberische Lebensweise erwähnt; davon soll weiter hinten die Rede sein (vgl. pag. 6).

Einer der ersten Forscher, die sich mit freilebenden Nematoden beschäftigten, Ch. Bastian (1), macht bereits kurze Angaben über ihre Ernährung. Nach ihm leben diese Würmer fast ausschliesslich von vegetabilischer Nahrung. Oft fand er im Darm Öltropfen oder Körnchen; bei einigen Süswasserbewohnern jedoch beobachtete er hie und da (z. B. bei *Cyatholaimus* und *Spilophora*) Diatomeen und andere Algenzellen; auch konstatierte Bastian bei verschiedenen Exemplaren eine grüne Färbung des Darmes, die wohl von pflanzlicher Nahrung herrührte. Die Aufnahme der Nahrung dachte sich der englische Forscher hauptsächlich zu Stande kommend durch Saugen, was dem Bau des Oesophagus entspricht und auch mit den seither geäusserten Ansichten übereinstimmt. O. Bütschli, von dem einige bedeutsame Arbeiten über freilebende Nematoden erschienen sind, erwähnt, dass *Monohystera setosa*, die er im Kieler Hafen entdeckte, sich von Diatomeen, Euglenen etc. ernähre (4). Auch J. G. de Man kann in seiner klassischen Bearbeitung der freilebenden Nematoden Hollands (25) bezüglich der Ernährung nur wenige Mitteilungen machen. Nie gelang es ihm, die direkte Nahrungsaufnahme zu beobachten; er vermutet, dass die von ihm beobachteten Arten von pflanzlicher Nahrung leben. Doch teilt er zwei Fälle von tierischer Ernährung mit, die hier angeführt werden müssen. Der eine bezieht sich auf einen jungen *Dorylaimus*, der den Stachel quer in den Körper eines *Cephalobus* gestochen hatte und denselben wahrscheinlich aussog. Die zweite Beobachtung bezieht sich auf einen *Mononchus*, „der einen *Dorylaimus* bis weit in den Oesophagus hinein verschluckt hatte und so mit sich fortschleppte.“ Über 30 Jahre mussten vergehen, bis gezeigt werden konnte, dass die Vertreter des Genus *Mononchus* eine wohl ausschliesslich räuberische Lebensweise führen (vgl. Cobb, Micoletzky); de Man kommt das Verdienst zu, als Erster darauf hingewiesen zu haben. In seinen zahlreichen seither erschienenen Publikationen kam er jedoch nie mehr auf die Ernährung zu sprechen.

Nur wenige Angaben finden sich bei L. Oerley (37), die besagen, dass die freilebenden Rhabditiden sich ausschliesslich von faulenden, tierischen wie pflanzlichen Stoffen ernähren, was bei dem massenhaften Auftreten dieser Arten in der Folgezeit oft

beobachtet wurde. Wenn wir von *Anguillula aceti*, dem „Ernährungs-sonderling“ (vgl. Micoletzky 33), über dessen Biologie alles bisher Bekannte bei Henneberg (19) zusammengestellt ist, absehen, treffen wir erst wieder in der Arbeit von K. Diem (14) auf kurze Erörterungen, welche die Ernährung bodenbewohnender Fadenwürmer betreffen. Der Autor vermutet, dass sich die Bodennematoden, die er am häufigsten in unmittelbarer Nähe der Wurzeln fand, im allgemeinen „von frischen oder lebenden pflanzlichen Stoffen, wie manche Kulturschädlinge ihrer Familie“, ernähren. Dies trifft ganz sicher für die *Mononchus*-arten nicht zu, wie ich später an dem von Diem gesammelten Material zeigen kann.

Ein Jahr später veröffentlichte O. zur Strassen (52) seine Beobachtungen an *Anthraconema*, einer marinen, im Golfe von Neapel mit zwei Arten vertretenen Gattung<sup>3)</sup>. Der Darminhalt dieser oft bis gegen 2<sup>1</sup>/<sub>2</sub> cm langen Nematoden war stets tief-schwarz gefärbt. Zur Strassen vermutet, es handle sich um eine in flüssigem Zustand aufgenommene, später gerinnende Nahrung, wahrscheinlich um „Blutflüssigkeit irgend einer der zahlreichen grösseren Tierformen, die den Aufenthaltsort des *Anthraconema* im Sande teilen“. Für diese Annahme spricht jedenfalls, wie auch zur Strassen hervorhebt, die Mundbewaffnung, die in einem vorne durchbohrten, hinten mit dem Oesophag kommunizierenden Stachel besteht.

Die bei *Thoracostoma strasseni* Türk in den Darmzellen eingeschlossenen, oft eine grünlich-braune Färbung des Darmes bedingenden Körnchen hält F. Türk (53) „für Nahrungspartikelchen aus dem vorwiegend aus pflanzlichem Detritus bestehenden Amphioxusschlamm, den der Darm stets in mehr oder weniger grosser Menge enthält.“ Auch Stewart (51) konstatierte bei *Oncholaimus vulgaris* Bast. einen zweifellos aus Teilen von kleinen Algen bestehenden Darminhalt. Doch er so wenig wie zur Strassen und Rauter konnten direkte Beobachtungen über die Nahrungsaufnahme machen. Rauter (41) führt nur an, dass die den Urolaben „durchweg eigene starke Mundbewaffnung und der Besitz eines zum Saugorgan vortrefflich geeigneten Schlunds darauf hindeuten, dass die Nahrung aus Körpersäften oder durch das Secret der Schlunddrüsen verflüssigten Gewebsteilen grösserer Tiere, also auch möglicherweise Blut in grösserer oder geringerer Menge, bestehen dürfte“. Dass speziell die mit *Mononchus* nahe verwandten

<sup>3)</sup> Nach den Untersuchungen von G. Steiner (45) ist *Anthraconema* zur Strassen synonym mit *Siphonolaimus* de Man (1893).

Oncholaimen eine räuberische Lebensweise führen, darf nach neueren Beobachtungen ohne weiteres angenommen werden.

Über die Ernährung mariner Nematoden macht G. Schneider (42) einige wichtige Angaben. Fütterungsversuche mit Lackmus ergaben eine saure Reaktion des Mitteldarms, wie dies übrigens auch Rauther feststellte. Für die Beurteilung des Geruchs- und Witterungsvermögens der Nematoden sind die Köderversuche Schneiders von Interesse. Dass gewisse Arten mit Vorliebe an bestimmten Örtlichkeiten sich aufhalten, wohl in erster Linie wegen der Nahrung, scheinen z. B. die Massenansammlungen von *Oncholaimus vulgaris* an Pfählen mit *Mytilus edulis* darzutun. Eine ähnliche Beobachtung machte ich im Hafen von Triest, und Stewart (l. c.) bezeichnet die genannte Art geradezu als „a sociable animal“, das man stets in mindestens 20—30 Exemplaren vereinigt antreffe. Für *Desmolaimus zeelandicus* de Man erwähnt Schneider als Nahrung „Diatomeen“. Bestimmter äussert sich der finnische Forscher bezüglich der schon bei Bütschli (l. c.) erwähnten *Monohystera setosa*. „Die Nahrung ist für diese Art so typisch monoton, dass man schon junge, noch nicht geschlechtsreife Exemplare einfach nach dem Darminhalt bestimmen kann<sup>4)</sup>. Sie besteht nämlich ausschliesslich aus einer Diatomeenart, wie mir vorkommt aus der Gattung *Pleurosigma*, von gelber Farbe und einer Länge bis zu 200  $\mu$ . Leider habe ich nicht beobachten können, wie die Würmchen es fertig bringen, so grosse Bissen hinabzuwürgen. Der Darm ist meist von den genannten Diatomeen prall gefüllt“.

K. Marcinkowski (27, 28), die sich hauptsächlich mit parasitisch und semiparasitisch an Pflanzen lebenden Nematoden befasste, kommt zum berechtigten Schluss, dass die Semiparasiten, d. h. Vertreter der weitverbreiteten Genera *Cephalobus*, *Rhabditis*, *Plectus* etc. im weitesten Sinne polyphag sind, „indem sie nicht nur keine Gebundenheit an bestimmte Wirtspflanzen zeigen, sondern auch von anderer als pflanzlicher Nahrung zu leben vermögen, z. B. von faulem Fleisch“. Unrichtig ist es jedoch, aus dem massenhaften Vorkommen verschiedener Arten an Wurzeln auf eine ausschliessliche Ernährung von Pflanzenwurzeln zu schliessen, wie dies Marcinkowski tut. Dass speziell die hier in Betracht kommenden *Mononchus*-arten durchaus nicht an das Vorhandensein lebender Pflanzenwurzeln gebunden sind, soll später gezeigt werden.

Wie erwünscht grössere Kenntnisse über die Ernährung freilebender Nematoden wären, betont auch F. A. Potts (38) in

<sup>4)</sup> Von mir hervorgehoben wegen der hier zum ersten Mal betonten Bedeutung des Darminhaltes für die Systematik.

seiner bemerkenswerten, die Untersuchungen Maupas' fortsetzenden Arbeit über hermaphrodite Arten der Genera *Rhabditis* und *Diplogaster*, die hauptsächlich Fäulnisbewohner sind und sich meist von zerfallenden pflanzlichen und tierischen Stoffen ernähren (l. c. p. 443). Dadurch unterscheiden sie sich biologisch von den morphologisch nahe verwandten übrigen Anguilluliden, von denen, wie Potts einleitend erwähnt, die mit einem vorstülzbaren Mundstachel versehenen Formen (z. B. *Tylenchus*, *Dorylaimus*) von Pflanzensäften leben. „The vast majority of this family, however“ fährt Potts fort, „possess an unarmed buccal cavity; but in all the muscular pharynx is constantly at work, now dilated, now collapsed, constantly pumping fluid through the alimentary canal. There is no morphological distinction to be observed between such a free-living nematode as is found in the mud of la lake or amongst the algae of the marine littoral and a *Rhabditis* or *Diplogaster* of the soil. But the latter class can be kept in a culture fluid which swarms with bacteria, in which individuals of the former class would speedily succumb. The tissues of a *Rhabditis* must be resistant to bacterial action and unharmed by the toxins which such organisms produce, and the worm is, in fact, capable of building up protoplasm from the bacteria themselves or from the products of their action. These are the most prominent physiological characteristics of the soil nematodes, Oerley's Rhabditiformae, and account for the peculiarities of their distribution, for they are apparently absent from dry soils and those with a small admixture of organic matter, and even in soils rich in humus are only detected in quantity by allowing some animal or vegetable substance to putrefy on the sample. Sufficient attention has not been paid to the part which nematodes play in the economy of the soil, but an investigation of this problem may well reveal results of as great interest as those which have been put on record by Maupas, working on the sexual organisation“. Was Potts hier andeutet, ist in der Folgezeit grösstenteils durch verschiedene Untersuchungen (vgl. namentlich Cobb) bestätigt worden.

Die nun folgenden fünf Angaben wurden während der letzten fünf Jahre gemacht, seit welcher Zeit das Studium der freilebenden Nematoden von verschiedener Seite her eine grosse Förderung erfuhr. Der Vollständigkeit halber mag hier die Bemerkung von R. H. Francé in seiner beachtenswerten Schrift über das Edaphon (17) nicht unerwähnt bleiben; trotzdem er sich auf kein Beweismaterial stützt bezüglich der Nematoden, trifft er dennoch das Richtige: „Ebensowenig zweifelhaft ist es, dass Rotatorien und Nematoden nebst Humusstoffen auch Mikroorganismen auf-

nehmen, obwohl es mir wenigstens in Bezug auf die letzteren nicht gelang, besondere Angaben beizubringen.“ B. Hofmänner (20, 21) konnte einzig bei der früher schon erwähnten *Monohystera setosa*, Diatomeen im Darm finden, was besonders gut mit den Angaben Schneiders (l. c.) übereinstimmt. R. Menzel (30) führt einiges bisher Bekannte über die Ernährung freilebender Nematoden an, u. a. den von der Alge des roten Schnees sich ernährenden *Aphelenchus nivalis*, dessen Darm infolge der gefressenen Algenzellen rot durchschimmerte. F. Heinis (18) bringt neben allgemeinen Bemerkungen über die Art der Nahrungsaufnahme moosbewohnender Nematoden einen interessanten bis dahin nirgends erwähnten Fall zur Sprache: „Im Bülchenmaterial beobachtete ich zweimal Nematoden der Gattung *Dorylaimus*, welche Gehäuse von *Nebela collaris* bewohnten. Ohne Zweifel sind die Nematoden nicht zufällig in die Nebelagehäuse hineingeraten oder haben sie nur zum Schutz aufgesucht, sondern sie werden die Rhizopoden überfallen, angebohrt und den Plasmainhalt aufgesaugt haben.“ Diese Vermutung wird bestätigt durch eine weitere Feststellung von Heinis (mündliche Mitteilung), wonach in einem Kampf zwischen einem *Dorylaimus* und einem Rhizopoden der Nematode Sieger blieb. Dass hingegen auch der umgekehrte Fall eintreten kann, soll weiter unten besprochen werden.

In seinen verschiedenen Arbeiten spricht sich G. Steiner meist nur vermutungsweise über die Art der Nahrung freilebender Nematoden aus. Die von ihm ergänzend beschriebene *Rhabditis marina* (45) soll sich vor allem „von Bakterien und einzelligen niederen Organismen wie Flagellaten u. s. w. ernähren. Diese Nahrung wird durch die Bewegung der Lippen in die Mundhöhle befördert und von hier durch Saugwirkung des Oesophagusrohrs, vor allem wohl aber des vorderen Bulbus, nach hinten dem Klappenapparat zugetrieben“. An anderer Stelle (46) spricht sich Steiner über die Funktion der *Actinolaimen*-Mundhöhle aus. Da bei diesen Arten die Aufnahme der Nahrung durch das Stachelnomen stattfindet (wie bei den verwandten *Dorylaimus*-arten), dient die Mundhöhle — wenn überhaupt die schüsselförmige Erweiterung am Vorderende, die mit dem Oesophaguskanal keine sichtbare Verbindung zu besitzen scheint, so genannt werden darf — als eine Art Saugnapf, mit dem sich die *Actinolaimen* „an den auszusaugenden Gegenstand, seien es nun Algenfäden oder andere pflanzliche oder tierische Körper“ festheften. Sehr hypothetisch erscheint mir die Ansicht Steiner's, dass dabei die Zähne, die sich oft in diesem erweiterten Teil befinden, zum Ritzen und zum Einspritzen von Verdauungssekreten in die aufzunehmende Nahrung



dienen. Es steht diese Annahme einigermaßen im Widerspruch mit dem Vorhandensein eines Bohrstachels, wie er den Dorylaimen zukommt, mit dem allein die Nahrung aufgenommen wird und der auch wohl das Anstechen besorgt. Damit stimmen auch die Angaben Steiner's an anderem Orte (47) überein, wo er schreibt: „Die Dorylaimiden nähren sich vermutlich hauptsächlich derart, dass sie Pflanzen aller Art anbohren und den Zellinhalt aussaugen; öfters kann man direkt beobachten, wie der Darminhalt durch Chlorophyll grün gefärbt ist. Die erdbewohnenden Arten sind als Wurzelschädlinge bereits bekannt. — Es liegt auf der Hand, und Beobachtungen haben dies auch bestätigt, dass dabei kleine wirbellose Tiere, Larven, tierischer Detritus u. s. w. nicht verschmäht werden.“<sup>5)</sup> Dass die genaue Kenntnis der Ernährung freilebender Nematoden unter Umständen ein Licht auf die Verwandtschaftsbeziehungen dieser Würmer zu einander werfen kann, deutet bereits Steiner (l. c.) an; ich komme später noch darauf zurück, ebenso auf die vom selben Autor neuerdings (48) beleuchtete Nahrungsaufnahme bei den Mermithiden.

In einem Vortrag, gehalten in einer Sitzung der naturforschenden Gesellschaft Zürich (18. III. 1918) äussert sich Steiner u. a. auch über die Ernährungsart der freilebenden Nematoden; wenn er dabei auf das Heer der Raubnematoden zu sprechen kommt, so stützt er sich auf die Arbeiten des Amerikaners Cobb, deren Inhalt gleich erörtert werden soll.

Vorerst müssen noch die hier in Betracht kommenden Ergebnisse des österreichischen Nematodenkenners H. Micoletzky erwähnt werden. Während er zunächst (31, 32) zu dem Schlusse kam, dass die Hauptnahrung der freilebenden Süßwassernematoden in Algen, Pflanzenmulm, hie und da auch in Wurzeln, möglicherweise auch in Blättern und Stengeln von Wasserpflanzen bestehe, dass ferner die meisten der von ihm untersuchten Arten polyphag seien, macht er in seiner kürzlich erschienenen Arbeit über die freilebenden Nematoden der Bukowina (34) positive Angaben über die räuberische Lebensweise von *Mononchus*-arten. Nachdem er

<sup>5)</sup> Auch im Süßwasser lebende Dorylaimen können sich nach Steiner (49) von tierischen Säften ernähren. So war der Darm bei sämtlichen Exemplaren des *Dorylaimus fecundus* Cobb subsp. *helveticus* Steiner aus der Tiefe des Neuenburgersees braun gefärbt, ohne dass freilich ein geformter Inhalt sich erkennen liess, woraus Steiner schliesst, dass die Nahrung dieser Art vornehmlich aus Säften von angebohrten Tieren bestehe. In derselben eben erschienenen Arbeit erwähnt der Autor, dass der Darm des einzigen Exemplares von *Trilobus gracilis* Bast. var. *allophysis* Steiner prall gefüllt war mit zahlreichen Exemplaren eines unbestimmbaren Wimpertierchens. Ohne entscheiden zu können, ob dies die ausschliessliche Nahrung des Wurmes sei, hält ihn Steiner für carnivor, was jedenfalls für die Stammart zutrifft.

für *Dorylaimus crassus*, *Diplogaster ficator*, *Monohystera vulgaris* Algenfrass (einzellige Algen, Fadenalgen) konstatiert hat, fährt er fort: „Wie es scheint, neigt die Gattung *Mononchus* besonders zu räuberischer Lebensweise. So traf ich ein jugendliches Exemplar von *M. macrostoma* von 1,28 mm Länge aus einem Tümpel bei Tereblesti, das einen etwas macerierten Nematoden herunter schluckte. Ferner sah ich ein jugendliches Individuum des terrestrischen *M. zschokkei* (aus Almboden von Hochschwab in den Ost-Alpen), das ein lebensfrisches Männchen von *Plectus granulatus* bereits bis zur Hälfte verzehrt hatte. . . . Die räuberische Lebensweise dieser Gattung hängt vermutlich mit den Zahnbildungen zusammen. So hat Stewart (1906) für *Oncholaimus vulgaris* die Mündung von Oesophagealdrüsen an der Spitze der Zähne nachgewiesen, und es ist zum mindesten sehr wahrscheinlich, dass die Gattung *Mononchus*, zufolge ihrer nahen Verwandtschaft, das nämliche Verhalten aufweist. Diese Drüsenmündung (? Giftdrüsen) an der Spitze des starren Dorsalzahnes wäre für eine rasche Tötung bezw. Lähmung der Beute recht verständlich, und die bei manchen Arten (*M. muscorum* und *M. spectabilis*) vorkommenden ventralen Zahnleisten kämen für das Festhalten recht in Betracht.“

b) Micoletzky's Beobachtungen und Schlussfolgerungen werden durch die verschiedenen Arbeiten Cobb's sowie eigene Untersuchungen und Fütterungsversuche ergänzt und grösstenteils auch bestätigt. Dass Diatomeen für viele Arten, namentlich marine, die Hauptnahrung bilden, hält Cobb für sicher (6); ferner stellte er fest, dass öfters Mikroben, Algen, Pilzmycelien und Pilzsporen etc. als Nahrung dienen. Einige Arten können als omnivor betrachtet werden, andere finden im Schlamm der Gewässer ihre Nahrung und verschlingen nach Art der Regenwürmer ohne Unterschied alles.<sup>6)</sup> Eine typisch räuberische Lebensweise jedoch beobachtete der amerikanische Forscher bei Vertretern der Gattung *Mononchus* (12). Genaue und zahlreiche Beobachtungen offenbarten den räuberischen Charakter gewisser häufiger und weitverbreiteter bodenbewohnender Arten, deren Nahrung aus niederen Organismen wie Protozoen, Rotatorien und, was am interessantesten ist, andern Nematoden besteht; denn durch diese letztere Tatsache erlangen diese Arten eine gewisse ökonomische Bedeutung, da, wie Cobb u. a. zeigen konnte, eine bestimmte *Mononchus*-art sich haupt-

<sup>6)</sup> Wohl nicht mit Unrecht zählen P. Steinmann und G. Surbeck (50 (Die Wirkung organischer Verunreinigungen auf die Fauna schweizerischer fließender Gewässer, Bern 1918) von den Schlammbewohnern unter den Schmutzwassertieren neben den Oligochaeten manche Nematoden zu den Kotfressern, ohne freilich direkte Beobachtungen anzuführen.

sächlich von einem der Landwirtschaft schädlichen Nematoden ernährt.

Früher (vgl. Marcinowski) wurden die Mononchen als Pflanzenschädlinge betrachtet, da man sie besonders zahlreich an Pflanzenwurzeln fand; auch liessen sich oft vegetabilische Reste in ihrem Darm nachweisen. Der erste Grund hat wohl keine Berechtigung mehr; das Genus *Mononchus* ist überall, auch am Grund von Seen und Teichen, dann besonders in Moospolstern vertreten, und speziell im letzteren Fall konnte ich niemals beobachten, dass die betreffenden Arten sich von der Moospflanze ernährten. Was den zweiten Fall betrifft, so ist es leicht möglich, dass von den Mononchen typische Algenfresser wie *Monohystera*-arten verschlungen werden, deren Darm oft grün ist von Algen; diese pflanzlichen Reste schimmern dann infolge der Durchsichtigkeit der verschluckten Monohystreren durch den Körper des *Mononchus*.

Mit Recht bemerkt Cobb, dass es künstliche Bedingungen sind, wenn man Bodennematoden, die meist im Dunkeln leben, im Wasser unter das Mikroskop bringt; trotzdem konnte er manches Neue feststellen. Die Mononchen sind sehr biegsam und können sich ein- und aufrollen, ein Vorteil im Kampf mit beweglicher Beute. Auffallend sind vor allem die Bewegungen der vorderen Körperhälfte; dadurch, dass das Vorderende plötzlich hierhin und dorthin geschleudert wird, ist die Möglichkeit gegeben, eine auch sehr bewegliche Beute zu packen.

Bei der Verfolgung ihrer Opfer sind die Mononchen, da sie meist in Dunkelheit leben, auf den Tastsinn (und Geruch?) angewiesen, wozu die Lippenpapillen, Tastborsten (und vielleicht die Seitenorgane) dienen. In besonderem Masse ist der Mundhöhlenbau dieser räuberischen Lebensweise angepasst; meist ist sie sehr geräumig, ferner mit einem oder mehreren Zähnen, wozu noch Raspelapparate kommen können, ausgerüstet, die zusammen mit den kräftigen Lippen als Fangorgane funktionieren.

Das Verschlingen der Opfer stellt sich Cobb ähnlich wie bei den Schlangen vor, die ihre Beute ganz hinunterschlingen; hie und da wird sie aber auch durch die Mundhöhlenbewehrung in Stücke zerrissen. Demzufolge ist auch eine Verschiedenheit in der Verdauung zu beobachten. So fand Cobb in der Mundhöhle eines *M. palustris* als letzten Rest eines Rotators dessen „Kiefer“ (Mastax). Von ganz verschlungenen Tieren findet man im Darm hauptsächlich die weniger gut verdaulichen Teile wie Spicula oder Stachel verschiedener Nematoden. Wahrscheinlich kommen bei allen räuberischen Formen Oesophagealdrüsen vor, die als Speicheldrüsen funktionieren. Die Verdauungssäfte sind wie

gesagt fähig, Horn (Chitin) zu lösen, da man von den verschluckten Nematoden oder Rotatorien bald nichts mehr sieht bis auf die aus solidem Chitin bestehenden Spicula, Mundhöhlenverdickungen oder sonstigen Chitinskelette. — Schon Cobb fiel die Gefrässigkeit der Mononchen auf. Oft sind die Reste von mehreren Nematoden im Darm zu finden. Ein Exemplar frass einmal vier grosse Rotatorien hintereinander; besonders die aquatilen *Mononchus*-arten sollen sich mit Vorliebe von Rädertieren ernähren.

Die Art der Nahrung hat die Bildung dicker Fäces zur Folge; damit steht die Entwicklung einer besonders starken Rektalmuskulatur in Zusammenhang. Eine Schwanzdrüse scheint nicht bei allen Mononchen vorzukommen, obschon sie nach Cobb als Fixationsmöglichkeit im Kampf mit beweglichen Opfern nützlich wäre.

Die Vertreter des Genus *Mononchus* sind Kosmopoliten, die im Süsswasser sowohl wie in der Erde leben, besonders in bebautem Land. Cobb rechnete aus, dass in einem Maisfeld in den obersten 6 Zoll der Fläche eines Morgens (40 are) im Ganzen wenigstens 30 Millionen Mononchen anwesend seien. Cobb zieht daraus weitgehende Konsequenzen. Wie er bereits die „Nematologie“ als einen separaten Zweig biologischer Wissenschaft der Entomologie an die Seite stellt, so denkt er sich mit Bezug auf die *Mononchus*-arten, dass, wie viele Insekten Schädlinge ihres Geschlechtes in Schach halten (vgl. die biologische Bekämpfungsmethode), so auch diese Mononchen durch ihre Gefrässigkeit und räuberische Lebensweise das Überhandnehmen von dem Menschen schädlichen Nematoden verhindern können. Dies wurde bereits in einem Fall von Cobb (8) nachgewiesen, wo eine *Mononchus*-art sich speziell von dem Erreger der „Citrus-Root“-Krankheit, *Tylenchulus semipenetrans*, ernährt.

In seiner neuesten Arbeit erwähnt Cobb (13) ausser *Mononchus* noch weitere carnivore Arten, die sich von andern Nematoden, Rotatorien und Protozoen ernähren, so *Ironus ignavus* und *longicaudatus* sowie *Tripyla monohystera*. Während *M. longicaudatus* seine Beute verschlingt, schlägt *Ironus* mit den drei scharfen, nach auswärts gestülpten Zähnen ein Loch in das Opfer und scheint dann die mehr oder weniger flüssigen Teile desselben einzuschlüpfen, da im Darm keine feste, geformte Nahrung sichtbar ist. Ähnlich verhalten sich *Diplogaster*- und *Axonolaimus*-arten. Die Möglichkeit, relativ grosse Stücke verschlingen zu können (*Tripyla*, *Mononchus*, *Monohystera*), führt Cobb auf die einfache, glatte Beschaffenheit des Oesophags der betreffenden Arten zurück. So sind *Monohystera*-arten im Stande, Diatomeen zu verschlucken, die  $\frac{1}{2}$ – $\frac{2}{3}$  so breit und  $\frac{1}{5}$ – $\frac{1}{6}$  so lang wie sie selber sind, und

*Tripyla monohystera* schlingt Nematoden, die halb so breit sind wie sie selbst, ohne Mühe hinunter<sup>7)</sup>. Dass in der Tat Bau des Oesophagus und Art der Nahrung in enge Beziehungen zu einander treten, soll später gezeigt werden.

An die Beobachtungen Cobb's schliessen nun unmittelbar die folgenden Untersuchungen an, die zum grössten Teil gleichzeitig und unabhängig von dem amerikanischen Forscher entstanden sind.

### III. Untersuchung des Darminhaltes freilebender Nematoden.

a) Methode. Während es bei den meisten Metazoen notwendig ist, den Darminhalt zu isolieren, sofern man Aufschluss über die Art der Nahrung erhalten will, gelingt es bei sämtlichen hier in Frage kommenden freilebenden Nematoden, Nahrungsreste bei ganzen Tieren nachzuweisen, sowohl an lebenden Exemplaren als auch ganz besonders gut an aufgehellten Präparaten. Zur Aufhellung bedient man sich verschiedener Reagentien, meist Glycerin oder Gemischen, in denen Glycerin enthalten ist. Als recht vorteilhaft erwies sich mir seit Jahren Glycerin und Eisessig, ein Gemisch, wie es Könike für die Konservierung der Hydrachniden empfiehlt.

b) Material. Es wurden terricole, limnicole und marine Arten aus den verschiedensten Gegenden untersucht. Sehr zu statten kam mir eigenes in den Alpen gesammeltes Material terrestrischer Arten; aquatile Nematoden erhielt ich aus Brunnen von Basel und Umgebung sowie aus Alpenseen, ferner moosbewohnende Arten aus Südamerika (Surinam, Columbien). Die untersuchten marinen Formen stammen aus dem von Römer und Schaudinn (1908) in Spitzbergen gesammelten Material<sup>8)</sup>.

Bei dem arktischen Material an marinen Arten war kein bestimmbarer Darminhalt zu erkennen; es mag dies u. a. damit zusammenhängen, dass die betr. Exemplare über 10 Jahre im Al-

<sup>7)</sup> Auch die durch einen stark muskulösen Oesophag ausgezeichneten Chaetosomatiden, mit eigentümlichen ventralen Borstenreihen versehene marine Nematoden, scheinen sich von Algen zu ernähren. In ihrer im April 1918 erschienenen Arbeit (On the Chaetosomatidae, with descriptions of new species, and a new genus from the Coast of New South Wales. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales, Vol. XLII, Part. 4) teilt Vera A. Irwin-Smith mit, dass der Darm von *Chaetosoma falcatum* neben fast immer auftretenden körnigen Trümmern einmal eine Desmidiacee sowie einige Ketten von kleinen Algenzellen enthalten habe.

<sup>8)</sup> An dieser Stelle sei den Herren Prof. Dr. A. Collin (Berlin), Dr. G. Stahel (Paramaribo), Dr. F. Heinis (Basel), Dr. P. A. Chappuis (Basel) u. Dr. H. Kreis (Basel) für gültige Unterstützung der beste Dank abgestattet.

kohol aufbewahrt waren und sich nicht mehr soweit aufhellen liessen, wie dies bei frischem Material möglich ist. Immerhin war der Darm verschiedener Arten mit Nahrungsresten angefüllt; ob es sich dabei um pflanzliche oder tierische Nahrung handelte, konnte nicht festgestellt werden. Doch darf wohl angenommen werden, dass die bei *Oncholaimus*-arten und Enopliden vorhandenen Reste im Darmkanal von niederen Tieren herkommen. Denn dass diese mit starker Mundbewaffnung versehenen marinen Formen räuberisch leben, hat kürzlich H. Ditlevsen (15) unzweideutig nachgewiesen. Im Darm von *Enoplolaimus latignathus* fand er das Mundhöhlenskelett eines *Oncholaimus*, und bei den verschiedenen Arten der Gattung *Halichoanolaimus*, die sich durch grosse Gefrässigkeit (voracity) auszeichnen, war der Darm oft mit Nematoden in mehr oder weniger verdautem Zustand gefüllt. (S. Fig. 1.)

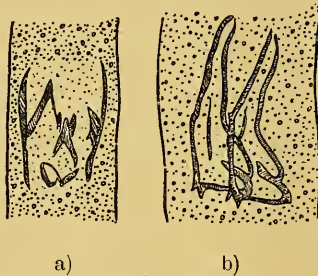


Fig. 1.

Fig. 1 (nach Ditlevsen). a) *Enoplolaimus latignathus* Dittl. Darm mit Mundhöhlenskelett eines *Oncholaimus*.

b) *Halichoanolaimus longicauda* Dittl. Darm mit den accessorischen Stücken des Spicularapparates eines *Cyatholaimus*.

Bei Süsswasserformen und terrestrischen Arten, die sich wohl fast ausschliesslich von Pflanzensäften, überhaupt von Flüssigkeiten ernähren (*Dorylaimus*, *Tylenchus*, *Hoplolaimus* etc.), waren begreiflicherweise keine definierbaren Nahrungsreste zu finden. Algen traf ich bei *Tripyla papillata*, bei *Ironus longicaudatus*, *Trilobus gracilis* und *Mononchus dolichurus*. Alle übrigen Beobachtungen beziehen sich auf Reste tierischer Nahrung bei verschiedenen *Mononchus*-arten, *Tripyla papillata* und *Trilobus gracilis*.

Der besseren Übersicht halber seien die verschiedenen Arten mit Angabe ihres Darminhaltes hintereinander angeführt; daran anschliessend soll eine Besprechung und Deutung der gefundenen Nahrungsreste folgen.

Nahrung der freilebenden Nematoden und die Art ihrer Aufnahme. 167

c) *Mononchus dolichurus* Ditl.<sup>9)</sup> Im Mitteldarm Reste von andern Nematoden, Kauapparat (Mastax) von Rotatorien und Oligochaetenborsten; ferner Tardigradenreste (Krallen, Chitinskelett des Vorderdarms), in einem Fall von mindestens 7 Exemplaren.

*Mononchus papillatus* Bast. Reste von Nematoden, Rotatorien und Tardigraden im Mitteldarm.

*Mononchus muscorum* (Duj.). Ganz verschluckte Nematoden, Reste von solchen wie Dorylaimusstachel, Spicula, Rotatorienmastax; Tardigradenreste oft von bis 8 Exemplaren, im ganzen Mitteldarm verteilt.

*Mononchus macrostoma* Bast. Unbestimmbare Chitinreste (Nematodenspicula od. Zähne von Ironus?).

*Mononchus brachyuris* Bütschli. Unbestimmbare Chitinreste, wie bei voriger Art.

*Tripyla papillata* Bütschli. Darm meist prall gefüllt mit einer bräunlichen Masse. Rotatorienmastax, Tardigradenklauen und Chitingerüst des Vorderdarms, im ganzen Mitteldarm verteilt, oft mindestens 6 Exemplaren angehörend. Nematodenreste, in einem Fall 2 noch fast ganz erhaltene kleine Arten (vermutlich *Monohystera*) am Anfang des Mitteldarms, unmittelbar hinter dem Oesophag.

*Trilobus gracilis* Bast. Rotatorienmastax sowie undefinierbare Reste wahrscheinlich tierischer Nahrung.

*Mononchus dolichurus* Ditlevsen wurde zuerst von Ditlevsen in Jütland entdeckt und neuerdings von de Man in Norwegen nachgewiesen. Die hier untersuchten Exemplare stammen aus Wiesenerde bei Avers (Kanton Graubünden) und leben dort vergesellschaftet mit Enchytraeiden. Diem (14) hatte das Material gesammelt und kam, wie schon erwähnt, auch auf die Ernährung der Bodennematoden zu sprechen. Er vermutet, dass sie sich „im allgemeinen von frischen oder lebenden pflanzlichen Stoffen, wie manche Kulturschädlinge ihrer Familie“, ernähren; bei den Enchytraeiden untersuchte er u. a. den Darminhalt und kam zu dem Resultat, dass diese Würmer hauptsächlich von frischem bis stark zersetztem Pflanzendetritus leben.

Nach dem, was wir über die Lebensweise der Mononchen bereits wissen (vgl. besonders Cobb), könnte angenommen werden, dass im vorliegenden Falle auch die Enchytraeiden nicht verschont

<sup>9)</sup> Neuerdings hat Cobb (12) das Genus *Mononchus* Bastian in eine Reihe von Untergattungen aufgelöst. Da es sich hier um keine systematische Untersuchung handelt, gelangt die bis jetzt übliche Nomenklatur zur Anwendung.

werden, trotzdem sie bedeutend grösser sind als die freilich bis  $5\frac{1}{2}$  mm langen, aber sehr schlanken Fadenwürmer. In der Tat fand ich in einigen genügend aufgehellten Exemplaren (handelt es sich doch um Material, das über 10 Jahre im Alkohol lag) im Mitteldarm zerstreut schwach S-förmig gebogene Stäbchen, die ohne Zweifel Borsten von Oligochaeten darstellen. Einmal wurden sie, da sie bis in die Nähe des Enddarmes festzustellen waren, nicht verdaut, bestehen also aus Chitin, und dann stimmen sie in Grösse und Gestalt genau mit den Borsten der Enchytraeiden vom selben Fundort überein, wovon ich mich an Präparaten überzeugen konnte. Damit wäre zum ersten Male der Nachweis erbracht, dass



Fig. 2.

Fig. 2. *Mononchus dolichurus* Ditl. Hinterer Teil des Darmes mit Oligochaetenborsten.

freilebende Nematoden sich auch von Oligochaeten ernähren, wenn solche in ihrer Umgebung zahlreich vorkommen.<sup>10)</sup>

Freilich muss man dann annehmen, dass *M. dolichurus* seine Beute nicht ganz verschlingt — das wäre bei der Grösse der in Betracht kommenden Enchytraeiden ein Ding der Unmöglichkeit — sondern irgendwo „anzapft“ und stückweise sich einverleibt; dies pflegen nämlich andere *Mononchus*-arten auch zu tun, wie in den unten folgenden Versuchen gezeigt werden soll. Was dann im Darm noch übrig bleibt, sind eben die unverdaulichen Haken-

<sup>10)</sup> In diesem Zusammenhange sei auch verwiesen auf die Arbeit von Plateau (s. Biedermann l. c., p. 894, Fig. 275), der im Mitteldarm von *Cryptops savignyi* neben Sandkörnchen und Teilen von Arthropoden auch Borsten des Regenwurmes feststellte.



borsten, die im Gegensatz zu denjenigen von Lumbriciden keinen Nodus besitzen. Wie Figur 2 zeigt, sind oft 15—20 solcher Borsten im Mitteldarm eines einzigen Exemplares zu konstatieren.

Diese Art besitzt 3 eher schwache, nach rückwärts gerichtete Zähne im hintern Drittel der Mundhöhle; was für eine Funktion ihnen zukommt, ist nicht sicher festzustellen. Jedenfalls sind sie nicht dazu geeignet, Wunden in das ergriffene Opfer zu schlagen. Die starke Saugwirkung allein dürfte genügen, Stücke aus dem Körper eines mit den Lippen erfassten Enchytraeiden zu reissen, und die Zähne dienen vielleicht dazu, das Rückwärtsgleiten der noch mehr oder weniger festen Nahrungsbrocken zu verhindern. Nach de Man (26) besitzen die Seitenwände der im optischen Querschnitt sechseckigen Mundhöhle in ihrer vorderen Hälfte je einen halbkreisförmigen, nach innen gerichteten Lappen. Diese 6 am Eingang der Mundhöhle gelegenen Lappen sind, nach der Vermutung de Man's, beweglich und dienen dazu, „die Speisen in die Mundhöhle hineinzutreiben.“ Der holländische Gelehrte hat hier wohl das Richtige getroffen, ohne freilich auf die räuberische Lebensweise dieser Art zu sprechen zu kommen.

Infolge seiner bedeutenden Grösse vermag *M. dolichurus* ohne Mühe kleinere Nematoden (etwa *Plectus*arten) ganz zu verschlucken. Auch Rotatorien fallen der gefräßigen Art zum Opfer; hie und da findet man den typischen Kauapparat unter nicht mehr definierbaren, leicht verdaulichen Nahrungsresten. Tardigraden werden ebenfalls nicht verschmäht, wie Exemplare aus den Jöriseen zeigten.

*Mononchus muscorum* (Duj.) ist, wie der Name sagt, eine moosbewohnende Art. Ich fand sie u. a. in den Dolomiten und im Karst bei Triest und konnte in verschiedenen Exemplaren kleinere Nematoden, fast ganz noch erhalten, Reste von solchen wie den Stachel einer *Dorylaimus*-art oder die ebenfalls unverdaulichen chitinigen Spicula sowie den Mastax von Rotatorien feststellen. In einem Falle war bei einem der verschluckten kleineren Nematoden noch deutlich dessen Hautringelung zu sehen (*Tylenchus*, *Plectus* oder *Teratocephalus*). Auch Tardigradenreste konnten bei Exemplaren aus den Jöriseen nachgewiesen werden. (S. Fig. 3.)

Diese Art besitzt einen kräftigen dorsalen Zahn in der Mundhöhle und ihm gegenüber eine „Raspel“ (vgl. Cobb), eine Einrichtung, die wohl dazu geeignet ist, festgeformte, lebende Beute zu fassen, am Entgleiten zu verhindern und eventuell auch zu zerkleinern oder zu zerreißen.

*Mononchus papillatus* Bastian ist mit der vorigen Art nahe verwandt. Die Mundhöhle zeigt beinahe denselben Bau, nur ist

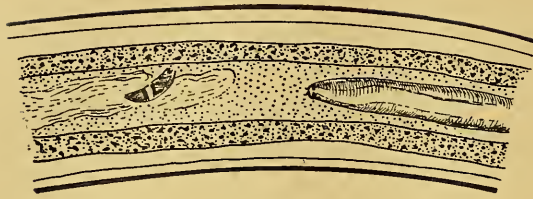


Fig. 3.

Fig. 3. *Mononchus muscorum* (Duj.). Im Darm das deutlich erkennbare Vorderende eines freilebenden Nematoden sowie Reste von Rotatorien.

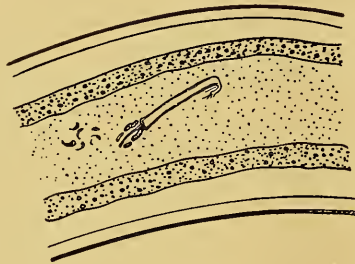


Fig. 4.

Fig. 4. *Mononchus papillatus* Bast. Teil des Darmes mit Tardigradenresten (Schlundskelett, Krallen).

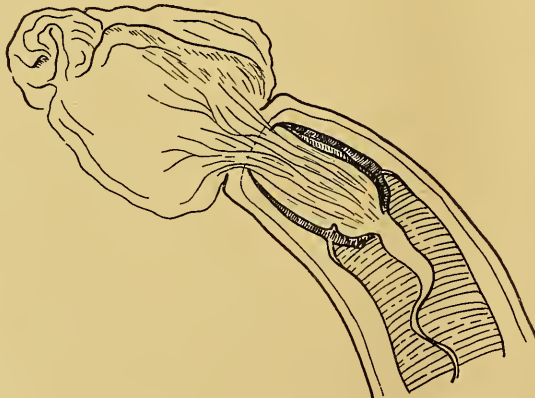


Fig. 5.

Fig. 5. *Mononchus dolichurus* Ditl. Juveniles Exemplar (Vorderende), ein Rotator verschlingend.

die dem dorsalen Zahn gegenüberliegende Chitinleiste der Mundhöhlenwand nicht oder nur sehr schwach gekerbt resp. gezähnt.

Auch diese Art ernährt sich von andern Nematoden, Rotatorien und besonders von Tardigraden. In einem Exemplar konnte ich die Überreste von mindestens 7 Macrobieten nachweisen, und zwar bleiben bei diesen Tieren, wie schon erwähnt, die chitinisierten Körperteile übrig, nämlich die Krallen der Stummelfüsse und das Schlundrohr samt den Chitinstückchen des Schlundkopfes. Fig. 4 zeigt dies in deutlicher Weise. Dass wirklich all die erwähnten Organismen gewaltsam verschlungen wurden, beweist die Fig. 5, die einen *M. dolichurus* darstellt, der gerade ein Rotator gepackt und einen Teil davon bereits in die Mundhöhle hineingerissen hat. Dass die Beute meist zähe festgehalten wird, macht gerade dieses Präparat deutlich; nicht einmal im Todeskampf liess der räuberische *Mononchus* sein Opfer fahren. Dasselbe Exemplar wies übrigens in seinem Mitteldarm einen Rotatorien-Mastax auf.

Bei *M. macrostoma* aus einem Sodbrunnen, Basels wie einem moosbewohnenden *M. brachyuris* aus Surinam konnten nur unbestimmbare Chitinreste (wahrscheinlich von andern Nematoden) festgestellt werden.

*Tripyla papillata* scheint mindestens so räuberisch zu sein wie die Mononchen. Auch Cobb hatte schon bei diesem Genus ähnliche Beobachtungen gemacht. Die Art lebt vorwiegend im Süsswasser und zwar im Schlamm der Seen und Tümpel. Da eine Mundhöhle mit irgend welcher Bewaffnung fehlt, erhebt sich die Frage, ob *T. papillata* die Nematoden, Tardigraden und Rotatorien, deren Reste in ihrem Darm konstatiert worden, lebend oder in totem Zustand zu sich nimmt. Beides kann der Fall sein. Für das erstere sprechen die starken Papillen am Vorderende, die genügen dürften, sich an lebender Beute festzuheften. Die grosse Beweglichkeit dieser Art ermöglicht ferner eine erfolgreiche Jagd; *T. papillata* kann sich, wie an konservierten Exemplaren deutlich sichtbar wird, korkzieherartig aufrollen und dies wohl nicht nur im Todeskampf — sozusagen sämtliche konservierten Exemplare haben die charakteristische Gestalt eines spiralig aufgewundenen Fadens — sondern auch im Kampf mit der Beute. Auch die Mononchen, deren auffallende Beweglichkeit und Fähigkeit sich aufzurollen ich öfters beobachtete, nehmen als tot eine stets sich wiederholende spiralförmige Lage ein.

Auch bei dem bis jetzt ausschliesslich im Süsswasser gefundenen *Trilobus gracilis*, dessen becherförmige Mundhöhle sich in einen erweiterten Teil des Oesophageallumens fortsetzt, in welchem sich ein zahnartiger Vorsprung befindet, konnten Reste von Rota-

torien mit Sicherheit festgestellt werden. Es handelt sich demnach ebenfalls um eine carnivore Art; dasselbe gilt nach Steiner (49; s. pag. 12, Fussnote) für die Varietät *allophysis* aus dem Neuenburgersee.

#### IV. Fütterungsversuche.

Nachdem durch die Untersuchung des Darminhaltes festgestellt war, dass die vorhin angeführten Arten sich von andern freilebenden Nematoden, ferner von Rotatorien und Tardigraden, in einem Falle selbst von Oligochaeten ernähren, war es mir darum zu tun, den Vorgang der Aufnahme dieser für freilebende Fadenwürmer a priori immerhin ungewöhnlichen Nahrung zu beobachten, da genauere Angaben darüber, ausser etwa denjenigen von Cobb, fehlen.<sup>11)</sup>

Ich wählte zu diesem Zwecke *Mononchus papillatus* aus Moosrasen an einer Mauer im Garten der Zoologischen Anstalt; so hatte ich stets frisches Material zur Verfügung. Die Tiere wurden in Uhrschildchen mit Wasser gebracht, wo sie tage- bis wochenlang am Leben blieben. Es entspricht dieser Aufenthalt im Wasser freilich nicht ganz den natürlichen Verhältnissen, indem die moosbewohnenden Arten ja höchstens bei starkem Regen im Wasser „schwimmen“. Doch war keine andere Versuchsanordnung möglich, wenn überhaupt der Vorgang der Nahrungsaufnahme wollte unter dem Mikroskop beobachtet werden. Auch können ja Laboratoriumsversuche niemals den Verhältnissen in der Natur völlig entsprechen.

Mit *M. papillatus* zusammen leben in denselben Moosrasen *Tylenchus* sp., *Plectus auriculatus* und *Tripyla intermedia*. Alle diese drei Arten freilebender Nematoden wurden von dem räuberischen *Mononchus* angegriffen und, je nach der Grösse der betreffenden Art, ganz verschlungen oder „angebissen“ und dann ausgesogen. Ein einziges Mal sah ich, wie ein junger *Tylenchus* von hinten her gepackt und durch den engen Oesophag heruntergewürgt wurde. In der Tat erinnerte dieser Anblick an eine Schlange, welche ihr Opfer langsam verschlingt; auch hier ragte das Vorderende des *Tylenchus* eine gewisse Zeit aus der Mundhöhle von *M. papillatus* heraus, bis endlich das ganze Tier im Darm des Räubers verschwand. Meist jedoch wurden die verschiedenen Arten an irgend einer Körperstelle, wo gerade der *Mononchus* sie mit den Lippen seines Vorderendes berührte, gepackt; dann schlug ohne

<sup>11)</sup> Dass solche Beobachtungen bei Wirbellosen, speziell Würmern, im allgemeinen selten gemacht wurden, beweist u. a. auch die Tatsache, dass A. Lang in seiner Monographie der Polycladen (24) nur bei einer einzigen Art eine direkte Aufnahme von Nahrungsstoffen beschreiben konnte.

Zweifel der kräftige Zahn der Mundhöhle ein Loch in die Cuticula, so dass die Körperflüssigkeit sowie die Gewebe im Innern des Opfers aufgesogen werden konnten. Man sah hierauf, wie das betreffende Exemplar minutenlang festgehalten wurde, und deutlich war zu beobachten, wie der Körperinhalt des angebissenen Nematoden ruckweise durch den ganzen Oesophag bis in den Anfangsteil des Mitteldarmes gelangte.

Recht günstig zur Beobachtung der Aufnahme lebendiger Nahrung waren die Versuche mit *Anguillula aceti*, die in grossen Mengen zur Verfügung stand. Obwohl *M. papillatus* in der Natur niemals Gelegenheit hat, Essigälchen als Nahrung vorzufinden, verschmähten die Exemplare aus dem Anstaltsgarten diese ungewohnte Kost nicht. Wenn in ein Schälchen mit einigen Dutzend Exemplaren dieser Essigbewohner nur 1—2 Mononchen gebracht wurden, entstand bald ein wahres „Blutbad“. Überall konnte man angebissene, sich heftig windende oder auch gänzlich in zwei bis mehrere Teile zerrissene Exemplare der sonst lebhaft sich fort-schlingelnden *A. aceti* erblicken. Hier und da versuchten die Mononchen auch, ganze Tiere hinunterzuschlingen, meist jedoch ohne Erfolg. Die doch etwas zu grossen Bissen wurden schliesslich, nachdem sie bereits bis weit in den Oesophag hinein verschwunden waren, wieder ausgestossen.

Ähnlich waren die Ergebnisse mit Rotatorien und Tardigraden, die ebenfalls Moospolstern von einem Dach im Anstaltsgarten entnommen wurden. Auch sie fielen dem räuberischen *M. papillatus* zum Opfer, indem sie irgendwo gepackt und stückweise verschlungen wurden, wie dies an Fig. 2 zu sehen ist.

Auffallend war, wie die Nematoden, wenn sie nur einen Augenblick vom Vorderende eines *Mononchus* berührt wurden, zuckten und Fluchtbewegungen vollführten. Offenbar geht von der Mundhöhle, sobald die Lippen irgend einen Gegenstand berühren, eine starke Saugwirkung aus. Man kann dies übrigens auch bei isolierten Exemplaren von *Mononchus* beobachten; mit fortwährenden lebhaften Bewegungen des vorderen Körperteiles suchen sie ihre Umgebung ab, wobei die Lippen sich öfters an irgendwelche Gegenstände, seien es Moosblätter, Erdpartikelchen oder die Glasfläche des Uhrsälchens, für kurze Momente festsaugen. Gegenseitig scheinen sich die Mononchen nicht anzugreifen. Nur einmal sah ich, wie ein ausgewachsenes Weibchen ein anderes in der Nähe der Vulva gepackt hatte, und etwa eine Minute lang nicht mehr los liess, trotz der heftigen Bewegungen des angefallenen Exemplares. Zu einer sichtbaren Verletzung kam es dabei nicht, der angreifende *Mononchus* konnte sich nur an der dicken Cuticula festsaugen, sie

aber nicht aufreissen. Immerhin ist zu bemerken, dass an jener Stelle sich bei dem angegriffenen Exemplar bald darauf Bakterien ansammelten.

So viel ich bis jetzt feststellen konnte, waren es stets ausgewachsene Exemplare oder dann wohl vor der letzten Häutung stehende, bei denen eine räuberische Lebensweise zu konstatieren war; ob sich die jungen Individuen zunächst von Detritus oder dergleichen ernähren, bevor sie carnivor werden, müsste erst noch nachgewiesen werden. Es ist denkbar, dass auch juvenile Exemplare schon eine räuberische Lebensweise führen, wenigstens sprechen die beiden von *Micoletzky* (34) erwähnten Fälle dafür sowie der in Fig. 2 dargestellte Moment. (S. Fig. Erklärung.)

Hier muss noch der Sinnesorgane gedacht werden, die etwa von den Mononchen (und den andern carnivoren Arten) bei der Nahrungssuche verwendet werden könnten. Lichtsinnesorgane in Form von Pigmentflecken sind bei marinen freilebenden Nematoden ziemlich häufig, bei Süswasserformen kommen sie nur selten vor und den Terricolen fehlen sie ganz. Hingegen wäre es möglich, dass die sog. Seitenorgane („amphids“ nach Cobb) eine gewisse Rolle bei der Ernährung spielen. Sicher handelt es sich dabei um ein Sinnesorgan, und zwar sehr wahrscheinlich, was zuerst zur Strassen (52) aussprach, um eines, das der Chemo-reception dient. Abgesehen vom anatomischen Bau (vgl. Steiner) spricht dafür die verschieden starke Ausbildung der Seitenorgane bei Männchen und Weibchen, indem sie nämlich bei verschiedenen Arten im männlichen Geschlecht grösser sind als im weiblichen. Auf diesen sexuellen Dimorphismus wiesen bereits Hofmänner und Micoletzky hin mit der Erklärung, es werde dem Männchen auf diese Weise eher möglich, Weibchen aufzufinden. Auch zur Strassen erklärt die auffallende Grösse der Seitenorgane von *Anthraconema* ähnlich; da die Art selten und überaus träge sei, bedürfe sie, um sich zur Paarung zusammenzufinden, „vielleicht in höherem Grade als die Verwandten der chemischen Reizbarkeit.“

In einer Mitteilung (Versammlung der Schweiz. Zoolog. Gesellschaft, Neuchâtel, Dez. 1919) über die Herkunft der sog. Seitenorgane der freilebenden Nematoden sowie in seiner kürzlich erschienenen Arbeit (49) kommt G. Steiner ebenfalls zum Schluss, dass dieses Sinnesorgan chemisch wirkt, d. h. mit seiner Hilfe sind die freilebenden Fadenwürmer vermutlich in den Stand gesetzt, ihre Umgebung chemisch zu prüfen. Es handelt sich nach Steiner um eine Art von Geschmacksorgan.

Nach dem Erwähnten liegt es nahe anzunehmen, dass die hauptsächlich von lebenden Tieren sich ernährenden Nematoden, also vor allem auch die *Mononchus*-arten, mit Hilfe der Seitenorgane ihre Beute aufsuchen und erreichen. Nach meinen Beobachtungen erscheint mir dies jedoch als recht fraglich. Trotzdem sich die Mononchen in meinen Versuchen stets in unmittelbarer Nähe der verschiedenen Beutetiere befanden, dauerte es oft mehrere Stunden, bis ein Exemplar angegriffen wurde. Auch flüchtige Berührungen führten oft zu keinem positiven Resultat. Es erschien mir vielmehr, als beruhe das Ergreifen der Beute auf einem ganz zufälligen Kontakt des Vorderendes von *Mononchus* mit der Cuticula des betreffenden Beuteobjektes. Auch in den Bewegungen der Mononchen lag nie etwas „zielbewusstes“, sie strebten nie auf die in ihrer unmittelbaren Nähe sich befindenden Tiere zu, sondern schlängelten sich wahllos zwischen ihnen durch. Doch fielen auch mir (vgl. Cobb) die aussergewöhnlich starken, „suchenden“ Bewegungen des Vorderendes der verschiedenen *Mononchus*-arten auf sowie das fortwährende Betasten der Glaswand des Uhrschildchens mit den Lippen. Hier könnte der Einwand erhoben werden, dass es sich eben bei diesen Versuchen um unnatürliche Bedingungen handelt, indem die Tiere in Wasser isoliert waren und auch durch das für die mikroskopische Beobachtung notwendige Licht eventuell ungünstig beeinflusst wurden. Dem gegenüber sei jedoch bemerkt, dass die betr. Arten tage- und wochenlang in den Uhrschildchen lebten, und dass die Mononchen ihre Beute, wenn sie sie einmal erfasst hatten, wohl in durchaus normaler Weise verzehrten.

Eine grosse Bedeutung für den Nahrungserwerb kann ich somit nach meinen Beobachtungen dem Seitenorgan von *Mononchus* nicht beimessen. Auch in der freien Natur sind die Verhältnisse meist ähnlich wie in den Versuchen: in den Moospolstern kommen immer zahlreiche Individuen der betr. Arten vor, so dass keine speziellen Sinnesorgane nötig wären, damit die räuberischen Nematoden ihre Beute auffinden können. Es ist geradezu erstaunlich, wie zahlreich an Individuen Nematoden, Rotatorien und Tardigraden oft in einem kleinen Moospolsterstück vertreten sind. So ist für die Mononchen der Tisch stets gedeckt, sei es nun, dass sie wie eben erwähnt in Moos mit Rotatorien, Tardigraden und kleineren Nematodenarten zusammen leben, sei es, dass sie etwa in Wiesenerde mit Oligochaeten in häufige Berührung kommen oder endlich im Schlamm der Seen und kleineren Gewässer auf geeignete lebende Nahrung stossen.

## V. Allgemeine Bemerkungen zur Ernährung der freilebenden Nematoden im Hinblick auf Anatomie, Systematik, Biologie und Zoogeographie.

Was die Aufnahme der Nahrung im Allgemeinen betrifft, so findet man in der Literatur fast ausschliesslich Angaben, welche sich auf die parasitischen Formen beziehen. Ich erwähne hier nur die Arbeit von Wedl (54) über die Mundwerkzeuge von Nematoden, in welcher wohl zum ersten Male versucht wird, den Bau der Mundbewaffnung parasitischer Rundwürmer mit ihrer Lebensweise in Einklang zu bringen. Biedermann (2) erwähnt in seiner zusammenfassenden Darstellung nur die Nahrungsaufnahme bei *Ancylostoma duodenale* nach den Ergebnissen von Looss. Die ausserordentlich starke Bewaffnung des Mundes dieser für den Menschen gefährlichen Art weist ohne weiteres darauf hin, dass es sich um ein Gebiss handelt. Looss hat denn auch nachgewiesen, dass der Parasit sich in erster Linie von der Substanz der Darmschleimhaut ernährt und erst sekundär, wenn die Schleimhaut lokal aufgezehrt ist und die Submucosa angegriffen wird, von Blut gelegentlich eröffneter grösserer Gefässe. An Präparaten konnte Looss zeigen, wie beim Fressakt das Schleimhautgewebe in die Mundhöhle aufgesogen wird; in einigen Fällen liessen sich sogar die verschluckten Gewebsmassen bis in den Oesophag und Anfang des Darmes hinein verfolgen.

Ganz ähnlich wie in diesem speziellen Falle von *Ancylostoma* verhält sich nun, wie wir gesehen haben, die Art und Weise der Nahrungsaufnahme bei gewissen freilebenden Nematoden, besonders bei der Gattung *Mononchus*. Auch hier ist eine äusserst starke Bewaffnung des Mundes zu konstatieren, ja die Arbeit, welche beim Verschlingen der meist lebenden Beute geleistet wird, dürfte oft noch bedeutend grösser sein als beim Darmparasiten. Auch bei *Mononchus* konnte gezeigt werden, wie die zum Teil feste Nahrung (Nematoden, Tardigraden, Rotatorien etc.) in die Mundhöhle hineingesogen und von dort unter starken Bewegungen des Oesophags bis in den Mitteldarm befördert wird. Man vergleiche die Photographie von Looss (2, pag. 536) mit Fig. 2, und die Übereinstimmung fällt deutlich in die Augen. Es ist klar, dass es sich hier um eine Parallelerscheinung handelt; denn von einer näheren Verwandtschaft zwischen *Ancylostoma* und *Mononchus* kann nicht die Rede sein. Wohl gehören verschiedene *Mononchus*-arten zu den Schlammbewohnern, aus denen sich nach Bunge die Parasiten entwickelt haben; allein das Sauerstoffbedürfnis namentlich auch der moosbewohnenden Mononchen ist so gross, dass diese Gattung



in keine näheren verwandtschaftlichen Beziehungen zu parasitischen Formen gebracht werden darf.

Dass die freilebenden Nematoden nach der Art ihrer Ernährung unter Umständen in verwandte Gruppen eingeteilt werden können, ist möglich; doch wäre es verfrüht, jetzt schon eine solche Einteilung vorzunehmen. Erwähnt sei hier nur, dass Steiner (47) die Mermithiden speziell auch nach ihrer Ernährung von den Dorylaimiden ableiten möchte. Diese greifen ihre Beute von aussen her an, jene „kriechen als Larven direkt in die Leibeshöhle derselben und machen dort einen Aufenthalt, der so lange dauert, bis genügend Reservestoffe für die letzte Lebensperiode gesammelt sind.“ Damit möge nur angedeutet sein, dass auch nach dieser Seite hin das Problem der Ernährung bei den freilebenden Nematoden eine gewisse Bedeutung besitzt.

Hier muss ebenfalls der Untersuchungen Rauther's (41) gedacht werden, die in jüngster Zeit eine sehr berechtigte Kritik von Seiten Stefanski's (44) erfahren haben. Rauther will, gestützt auf Versuche an marinen Nematoden, die Haut als das wichtigste Organ der Absorption betrachtet wissen; der Darm komme hierfür wohl erst in zweiter Linie in Betracht. Für die Parasiten unter den Rundwürmern vertrat bereits Leuckart die Anschauung, dass „auch Arten mit Darmkanal ihre Nahrungsstoffe zum grossen Teil durch die Haut aufnehmen.“ Bewiesen ist dies meines Wissens noch nicht; jedenfalls müssen die Rauther'schen Ergebnisse sehr in Frage gezogen werden, seitdem Stefanski (l. c.) zu dem entgegengesetzten Resultat gelangte und man über die Ernährung der freilebenden Nematoden nunmehr besser aufgeklärt ist. Wenn die Hypothese Rauther's zu Recht bestände, so müsste gleichzeitig angenommen werden, dass die marinen Nematoden sich hauptsächlich von im Wasser gelösten organischen Stoffen ernähren. Dass dies kaum der Fall sein dürfte, geht schon aus verschiedenen Angaben Cobb's u. a. hervor, und was die Süsswasserformen und Terricolen betrifft, besitzen wir bereits genügend sichere Beweise für das Gegenteil. Auch Stefanski (l. c.) erwähnt in diesem Zusammenhang, dass er bei *Monohystera dubia* einmal über 60 Exemplare von Diatomeen im Darm angetroffen habe, ebenso nicht selten bei *Trilobus gracilis* Flagellaten. Neuerdings kam Steiner (48) bei seinen Mermithiden-Studien zu dem vorläufigen Resultat, dass auch hier die Rauther'sche Auffassung von einer Nahrungsaufnahme durch die Haut kaum verständlich ist. Denn das Oesophagusrohr der Mermithiden mit seiner Muskulatur kann nicht zu gänzlicher Bedeutungslosigkeit verurteilt sein. Wenn auch, wie Steiner richtig betont, die endgültige Feststellung der funktionellen

Bedeutung des Oesophagusrohres nur durch das Experiment erbracht werden kann, darf doch schon nach den morphologischen Befunden angenommen werden, dass die Nahrungsaufnahme, im Gegensatz zu der Ansicht Rauther's, wohl hauptsächlich eben durch das Oesophagusrohr vor sich geht.

In diesem Zusammenhange mag auch kurz die Pütter'sche Theorie, nach welcher als wichtigste Nahrungsquelle für grosse Gruppen von Wassertieren gelöste organische Stoffe anzusehen sind, berührt werden. Hätte man sich etwas intensiver mit den Ernährungsverhältnissen niederer Tiere befasst, wäre namentlich auch das Experiment mehr berücksichtigt worden, so würde Pütter (39) vielleicht zu einem andern Resultate gekommen sein. In deutlicher Weise ist jedenfalls durch die neuen Untersuchungen über die Ernährung freilebender Nematoden gezeigt worden, dass auf diesem Gebiete wohl in den meisten Abteilungen der Avertebraten noch Vieles nachzuholen ist und dass der Satz Pütter's: „auch für die Wirbellosen sind fleischfressende Formen etwas höchst Seltenes, wenn auch wohl nicht so selten wie fleischfressende Pflanzen unter den chlorophyllhaltigen Organismen“ (l. c.) nicht aufrecht erhalten werden kann.

In einer Besprechung der eingangs erwähnten Arbeit von E. Naumann über die natürliche Nahrung des limnischen Zooplanktons deutet Pütter (40) die Befunde des dänischen Forschers zu seinen Gunsten. Was die Algen betrifft, die nach Naumann völlig unverdaut den Cladocerendarm passieren, mag Pütter recht behalten, nämlich darin, dass die Algen (und grünen Flagellaten) nicht als hinreichende Nahrung der Wassertiere anzusehen sind. Immerhin sei hier an die algenfressenden Nematoden des Meeres und des Süsswassers erinnert, speziell an die in beiden Medien lebende *Monohystera setosa*, in deren Darm sozusagen immer Diatomeen gefunden wurden.

Anders verhält es sich jedoch mit der Kritik, welche Pütter an den Untersuchungen betreffend den Darminhalt der Zooplanktonen übt. Mag auch Naumann's Schlussfolgerung — im Darm der Daphniden finden sich sowohl Algen als auch Detritus. Da die Algen nicht verdaut werden, kommt nur der Detritus in Betracht — verfrüht und teilweise vielleicht verfehlt sein, so sind jedenfalls Darmuntersuchungen für die Lösung der Frage nach der Ernährung der Wassertiere nicht von der Hand zu weisen, ja es kommt ihnen unter Umständen eine hoch einzuschätzende Bedeutung zu. Für das Zooplankton freilich scheint die Frage trotz der sehr beachtenswerten Untersuchungen von Naumann noch nicht gelöst zu sein, vor allem auch deshalb, weil ausser den

wenigen Flagellaten keine geformten Stoffe im Daphnidendarm nachweisbar sind und sich also, wie Pütter mit gewissem Recht betont, Darmuntersuchungen bei Daphniden als ungeeignet zur Feststellung der Ernährung bei diesen Organismen erweisen. Trotzdem scheinen mir die Feststellungen Naumann's deutlich genug einer Aufnahme geformter Nahrung das Wort zu sprechen. Denn die mit grosser Präzision arbeitende Filtrationstechnik der Cladoceren macht es sehr wahrscheinlich, dass eine Resorption aus geformter Nahrung durch den Darm stattfindet, „umsomehr, da ja die zur Verfügung stehenden Quellen der geforderten Nahrung im Süsswasser durch unsere Untersuchungen eine ganz beträchtliche Erweiterung erfahren haben.“ (Naumann, l. c.).

Wenn Pütter am Schlusse seiner Besprechung die Notwendigkeit experimenteller Beweise für die Ernährbarkeit von Wassertieren durch gelöste Stoffe betont, kann ebensogut eine weitere Behandlung der Ernährungsfrage im Sinne Naumann's gefordert werden. Vielleicht wird durch die „einfache Beobachtung mit dem Mikroskop“, der auch die vorliegende Untersuchung an freilebenden Nematoden ihre Entstehung verdankt, ebensobald eine Klärung dieser Fragen erreicht als mit den wohl komplizierteren, von Pütter leider nicht näher präzisierten Methoden für die von ihm oben verlangten experimentellen Beweise.

Ob von der Gestalt der Mundhöhle und dem Bau des Oesophagus bei den Fadenwürmern ein Rückschluss auf die Nahrung und Nahrungsaufnahme möglich ist, dürfte nach dem bis jetzt Bekannten zu bejahen sein. Es ist sogar verwunderlich, dass dies nicht bereits früher versucht wurde, da doch seit langem schon exakte Beschreibungen einer grossen Zahl von Gattungen und Arten freilebender Nematoden aus allen möglichen Medien vorliegen.

Dass Formen mit einem hohlen Stachel wie *Dorylaimen* sich von Säften ernähren, lag auf der Hand, wie auch allgemein und mit Recht angenommen wurde, dass der Oesophagus der freilebenden Nematoden als eine Saugpumpe funktioniere, indem beim Saugakt der Oesophagus langsame, von vorn nach hinten verlaufende, peristaltische Bewegungen macht, wobei die nötige Erweiterung seines Lumens mit Hilfe der Radiärmuskeln, die Verengerung aber durch die Elastizität seiner Cuticula bewirkt wird.

Doch ergeben sich schon bei oberflächlicher Betrachtung zwei grosse Kategorien nach dem Bau und der Form des Oesophagus. Bei der einen finden sich mehr oder weniger starke Anschwellungen des Vorderdarms in der Ein- oder Zweifzahl vor, die meist noch mit einem Klappenapparat versehen sind; alle hieher gehörenden Genera (*Rhabditis*, *Diplogaster*, *Plectus*, *Cephalobus* etc.) nehmen

wohl nur flüssige Nahrung auf, wobei jedoch die Saugwirkung eine starke ist (vgl. Stefanski, l. c. p. 301). Die andere Kategorie umfasst Arten, deren Oesophag mehr oder weniger gleichmässig nach hinten sich erweitert, ohne dass es zur Bildung eines Bulbus kommt. Hieher gehören alle Räuber wie *Mononchus*, *Tripyla*, *Ironus*, *Oncholaimus*, *Enoplolaimus*, *Halichoanolaimus* etc., ferner sämtliche *Dorylaimus*-arten. Letztere bilden bekanntlich, was die Ernährung betrifft, eine Gruppe für sich; die Mundhöhle ist bei ihnen ersetzt durch den Stachel, und Stefanski (l. c.) konnte nachweisen, dass infolge Fehlens einer Anschwellung im Oesophag (Bulbus) die Saugbewegungen nicht so energisch stattfinden wie bei den ähnlich sich ernährenden Vertretern der Genera *Tylenchus*, *Aphelenchus* u. a. Dass andererseits bei allen bis jetzt bekannten carnivoren Arten ein Oesophagealbulbus mit oder ohne Klappenapparat fehlt, kann aus der Art der Nahrungsaufnahme leicht erklärt werden. Beim Verschlingen ganzer Nematoden, Rotatorien oder Tardigraden, ja auch nur abgerissener Stücke dieser Tiere, ist eine möglichst direkte Kommunikation des Vorderdarms mit dem Mitteldarm notwendig, damit die Nahrung sich nirgends stauet. Dies wäre jedoch der Fall beim Vorhandensein eines Bulbus, wie ihn z. B. die von faulenden Säften sich ernährenden *Rhabditis*- und *Diplogaster*-arten besitzen.<sup>12)</sup> Auch ist eine vorherige Zerkleinerung der Beute bei den räuberischen Formen, wie wir gesehen haben, nicht nötig, da die Verdauung erst im Mitteldarm einsetzt. So lassen sich Wechselbeziehungen zwischen dem Bau des Darmkanals und der Art der Ernährung auch in diesem Falle deutlich feststellen.

Auf die Bedeutung der räuberischen freilebenden Nematoden für den Menschen hat zum ersten Male Cobb hingewiesen, als er beobachtete, wie sich *Mononchus papillatus* speziell von dem Pflanzenschädling *Tylenchulus semipenetrans* ernährt. Cobb, der die „Nematology“ zu einer eigenen Wissenschaft erhoben hat, die der

<sup>12)</sup> Dass einem solchen Bulbus mit oder ohne Klappeneinrichtung keine Bedeutung als Kauapparat zukommen kann, vermutet auch Martini (29), der in Uebereinstimmung mit Leuckart die Zahnvorsprünge im Bulbus von *Oxyuris* als Stempelvorrichtung zur Fortbewegung der Nahrungsstoffe auffasst. Der Bulbus sei im Wesentlichen ein Saugapparat.

Nebenbei sei hier auch erwähnt, dass Martini (l. c.) eine neue Nomenklatur einführt, indem er (bei *Oxyuris curvula*) den Teil des Vorderdarms, welcher sonst als Oesophag bezeichnet wird, Pharynx nennt, und zwar besteht dieser Pharynx aus Corpus, Isthmus und Bulbus, während der eigentliche Oesophag auf einen ganz kurzen, wohl drüsigen Teil beschränkt bleibt. Uebrigens spricht auch Potts (l. c.) von einem „muscular pharynx“, welcher Flüssigkeiten in den Verdauungskanal pumpt.

Entomologie an die Seite zu stellen sei, geht bereits soweit, auch hier die biologische Bekämpfungsmethode anzuwenden resp. zur Anwendung zu empfehlen. Es wären z. B. die Mononchen zu züchten, um sie dann jeweils an Orten, die von Pflanzenparasiten verseucht sind, als Kampfmittel zu benützen. Mit welchem praktischen Erfolg diese Methode durchführbar wäre, kann freilich kaum schon prophezeit werden; ohne weiteres von der Hand zu weisen ist sie gewiss nicht. Bei der grossen Gefrässigkeit der meisten carnivoren Nematoden liesse sich wohl denken, dass diese, in Masse vorkommend, gehörig unter solchen Schädlingen wie dem oben erwähnten *T. semipenetrans* aufräumen könnten.

Die Tatsache jedoch, dass Nematoden, Rotatorien, Tardigraden, ev. Oligochaeten und wohl noch andere Wirbellose, die oft ausschliessliche Nahrung vieler weitverbreiteter freilebender Nematodenarten bilden, ist allein schon bemerkenswert genug im Hinblick auf das in der Natur bestehende Gleichgewichtsbestreben. Insbesondere erscheint nun die Zusammensetzung der Moosfauna in einem deutlicheren Lichte; wir sehen, wie auch hier die verschiedenen Organismen von einander abhängig sind, wie auch bei dieser scheinbar so harmlosen Gesellschaft von Wurzelfüssern, Fadenwürmern, Räder- und Bärtierchen der Kampf ums Dasein, freilich für unser gewöhnliches Auge unbemerkbar, tobt.

In diesem Zusammenhange mag noch die Frage gestellt werden, ob es auch Tiere gibt, die sich von freilebenden Nematoden ernähren. Da sei in erster Linie an die Beobachtungen G. Schneider's (43) erinnert, der im Magen verschiedenster Fische freilebende Fadenwürmer antraf; meist handelte es sich um die im Süsswasser weit verbreitete und oft in grosser Individuenzahl auftretende Art *Dorylaimus stagnalis*. Auf einen weiteren Fall, den Schneider beobachtete — es handelte sich um eine *Trilobus*-art, die nur an einem bestimmten Tag im Darm der Plankton fressenden Zwergmaräne (*Coregonus albula* L.) massenhaft gefunden wurde und zwar nur weibliche Exemplare — kann hier nicht eingetreten werden. Es ist wohl möglich, dass auch andere, zum Teil marine Arten, die durch ihr gehäuftes Auftreten bekannt sind, Fischen als Nahrung dienen; doch dürfte es sich hierbei nur um Zufälligkeiten handeln.

Gefährliche Feinde besitzen hingegen die freilebenden Nematoden bei den Wirbellosen. Lang (l. c. p. 631) erwähnt, dass verschiedene Polycladen sich neben kleinen Anneliden, Nemertinen und Hydroiden auch von Nematoden ernähren; doch spielt auch hier wohl der Zufall eine grosse Rolle. Erst bei den Protisten gibt es, so unwahrscheinlich es zunächst klingen mag, wirkliche

Feinde der Fadenwürmer, und zwar sind es Amöben, die sich nach den Beobachtungen von Neresheimer (36) oft sozusagen ausschliesslich von freilebenden Nematoden ernähren, wobei der Wurm im Innern der Amöbe wie ein Algenfaden aufgerollt wird. Ähnlich lauten die Angaben Doflein's (16) über *Amoeba vespertilio*, die sehr häufig neben Algen, Bakterien, Pilzen und Eiern von kleineren Tieren Crustaceen, Rotatorien und kleine freilebende Nematoden aufnimmt. Hier müssen auch die früher schon erwähnten Beobachtungen von Heinis (18) berücksichtigt werden. Dieser Autor nimmt freilich an, dass die von ihm in leeren Rhizopodengehäusen gefundenen Dorylaimen ihrerseits den Wurzelfüsser überwältigt und gefressen haben. Das mag bei den mit einem Bohr- und Saugstachel versehenen Arten ja gut möglich sein; übrigens konnte Heinis den Ausgang eines Kampfes zwischen einem *Dorylaimus* und einer Amöbe beobachten, wobei der Nematode Sieger blieb. In anderen Fällen dürfte jedoch die Amöbe zum Ziele gelangen, wie dies Doflein und Neresheimer, die leider den Namen der betreffenden Nematodenart nicht angeben, konstatierten. Endlich sei noch der Fall eines nematodenfangenden Schimmelpilzes erwähnt, in dessen Mycelgeflecht sich Fadenwürmer verwickeln sollen, um dann vom Pilz infiziert und getötet zu werden (Vgl. Menzel, l. c.).

Zusammenfassend kann gesagt werden, dass die freilebenden Nematoden wohl hie und da anderen Tieren zum Opfer fallen, dass sie aber im Ganzen infolge ihrer verborgenen Lebensweise und ihrer geringen Grösse ein ungestörtes Dasein fristen mit Ausnahme derjenigen Arten, die ihren eigenen räuberischen Stammesangehörigen als Nahrung dienen.

Noch sei zum Schlusse auf einen Umstand hingewiesen, der eventuell eine gewisse Bedeutung für zoogeographische Untersuchungen haben kann. Wie im speziellen Teil gezeigt wurde, sind die Reste der von den räuberischen Nematoden verschlungenen Tiere oft noch sehr deutlich in deren Darm zu erkennen, besonders Spicula und sonstige Chitingebilde von Nematoden, dann der Mastax der Rädertiere sowie Krallen und Vorderdarmskelett der Tardigraden u. a. m. Wenn es vielleicht auch meist nicht gelingt, nach diesen Überbleibseln die Art selber, welche gefressen wurde, zu bestimmen<sup>13)</sup>, kann doch mit Sicherheit auf das Vorkommen

<sup>13)</sup> Dass es in manchen Fällen möglich ist, an Hand der im Darm von freilebenden Nematoden befindlichen Reste von Tardigraden und Rotatorien die Gattung, ja selbst die betr. Art zu ermitteln, bestätigt mir Herr Dr. F. Heinis (Basel), den ich als Gewährsmann um so eher hier anführen kann, als er sich seit Jahren intensiv mit dem Studium der Moosfauna beschäftigt.

von Vertretern dieser Tiergruppen geschlossen werden, was unter Umständen wertvoll ist, wenn die betreffenden Organismen in dem untersuchten Material nicht nachzuweisen sind. So kann das Vorhandensein eines einzigen *Mononchus*-exemplares zum Nachweis, dass an der betreffenden Örtlichkeit auch Tardigraden, Rotatorien oder etwa Oligochaeten vorkommen, genügen.

## VI. Zusammenfassung.

Während in den neuesten Lehr- und Handbüchern der Zoologie und Physiologie über die Nahrung der freilebenden Nematoden nur Weniges ausgesagt ist — allgemein wurde angenommen, dass sie aus organischen Säften bestehe —, über die Art ihrer Aufnahme gar nichts, existieren in der speziellen Literatur seit Bastian (1865), einem der ersten Monographen freilebender Fadenwürmer, verschiedene Angaben, welche auf die Ernährungsverhältnisse dieser bis vor wenigen Jahren noch stark vernachlässigten Wirbellosen ein Licht zu werfen geeignet waren. Neben Algenfressern, die schon der eben genannte englische Forscher feststellte, und dem grossen Heer der sich von Pflanzensäften und faulenden Substanzen ernährenden Arten wurden vereinzelt Fälle bekannt (vgl. de Man, zur Strassen, Micoletzky), die auf den räuberischen Charakter gewisser Formen schliessen lassen konnten. Doch war es erst der Amerikaner N. A. Cobb, welcher in neuester Zeit durch verschiedene Beobachtungen, namentlich am Darminhalt, zu zeigen vermochte, dass ein beträchtlicher Teil der in ungezählten Arten auftretenden freilebenden Nematoden carnivor ist, indem ihre Nahrung hauptsächlich aus niederen Tieren wie Protozoen, Rotatorien, Tardigraden und vor allem auch Angehörigen des eigenen Stammes besteht. Den letzten Umstand hält Cobb deshalb für besonders wichtig, da nach seinen Feststellungen es vorkommen kann, dass solche räuberische Arten sich fast ausschliesslich von Pflanzenschädlingen (8) ernähren.

In der vorliegenden Mitteilung werden die Beobachtungen Cobb's bestätigt und ergänzt. Die Untersuchung des Darminhaltes der verschiedensten Arten aus Meer, Süsswasser und Erde ergaben, dass z. B. Vertreter der Genera *Mononchus*, *Tripylla* und *Trilobus* sich von wirbellosen Tieren wie Rotatorien, Tardigraden, Nematoden, Oligochaeten ernähren, deren Reste meist deutlich noch im Darm der Räuber zu erkennen sind, wie dies auch die beigegebenen Figuren bestätigen.

Vermittelst Fütterungsversuchen konnte der Vorgang der Nahrungsaufnahme bei *Mononchus papillatus* beobachtet werden. Der Wurm frass die mit ihm in denselben Moosrasen vorkommenden kleineren Nematoden sowie Rotatorien und Tardigraden, ferner auch Essigälchen (*Anguillula aceti*), die für ihn eine durchaus fremde, ungewohnte Nahrung darstellten, und zwar wurden die betreffenden Tiere meist stückweise verschlungen, was infolge der starken Mundbewaffnung möglich war; seltener gelang es zu beobachten, wie *M. papillatus* kleinere Nematoden nach Art der Schlangen ganz hinunterzuwürgen suchte. Dabei kam ihm seine wohl allen Räubern unter den freilebenden Nematoden eigene grosse Beweglichkeit und Kraft zu statten.

Ob die neuerdings von G. Steiner (49) als Geschmacksorgan gedeuteten sog. Seitenorgane bei der Nahrungssuche eine Rolle spielen, muss nach den vorgenommenen Experimenten als fraglich erscheinen. Trotzdem die Tiere in Uhrschälchen nahe beieinander waren, dauerte es oft stundenlang, bis ein *Mononchus* zufällig sein Opfer mit dem Vorderende berührte und dann — auch nicht in allen Fällen — packte. Es ist freilich denkbar, dass dabei die Versuchsbedingungen, die den Verhältnissen in der Natur nicht ganz entsprechen konnten, mitgewirkt haben.

Was die Art der Nahrungsaufnahme bei *Mononchus* betrifft, ist eine grosse Ähnlichkeit mit derjenigen bei Parasiten, z. B. *Ancylostoma*, zu konstatieren; auch die Mundbewaffnung ist in diesem Falle eine ähnliche. Ob sich die freilebenden Nematoden nach der Art ihrer Ernährung in verwandte Gruppen einteilen lassen, ist noch nicht sicher zu entscheiden; doch liegen jetzt schon Beobachtungen und Hinweise vor (vgl. Steiner 47), die nach dieser Richtung hin neue Resultate versprechen.

Durch die vorliegenden Untersuchungen verliert die Rauther'sche Auffassung, nach welcher die Haut der Nematoden als das wichtigste Organ der Absorption betrachtet wird, sehr an Wahrscheinlichkeit, zumal da ja auch bei marinen Formen, an welchen Rauther seine Beobachtungen machte, mit Sicherheit (vgl. Cobb, Ditlevsen) eine räuberische Lebensweise festgestellt wurde. Auch die bekannte Pütter'sche Theorie von der Ernährung der Wassertiere dürfte im Hinblick auf die neuesten Ergebnisse an den aquatilen Nematoden in diesem Zusammenhange einigermassen an Bedeutung verlieren, zumal auch neuerdings E. Naumann (35) für das Zooplankton eine Ernährung per os glaubhaft macht.

Bezüglich der anatomischen Verhältnisse des Vorderdarmes lassen sich deutliche Beziehungen zwischen dem Bau der Mund-



höhle und dem Oesophagus einerseits und der Nahrung und Nahrungsaufnahme andererseits erkennen. Die von organischen Säften (pflanzlichen wie tierischen) lebenden Formen haben meist einen Bohrstachel, stets aber einen stark entwickelten Saugapparat in Gestalt eines mit einer oder mehreren Anschwellungen (Bulbus) versehenen Oesophags, während bei den carnivoren, räuberischen Arten die Mundhöhle meist sehr geräumig und stark bewaffnet ist, der Oesophag jedoch jeglicher Bildung eines Bulbus entbehrt, vielmehr sein Lumen mit dem Mitteldarm in direkter Verbindung steht, was bei dem Verschlingen grosser Beutestücke ohne weiteres erwartet werden konnte.

Auf die Zusammensetzung speziell der Moosfauna wirkt die räuberische Lebensweise der betreffenden moosbewohnenden Nematoden insofern ein neues Licht, als das fast konstante Auftreten von Rhizopoden, Rotatorien, Tardigraden und Nematoden in diesem Milieu nun verständlicher wird; denn alle diese Organismen stehen wohl in einem ganz bestimmten Verhältnis zu einander, wobei die carnivoren Fadenwürmer die Rolle der Herrscher spielen dürften. Während ihnen alle genannten Tiere zum Opfer fallen können, gelingt es hie und da den Rhizopoden, aus dem Kampf mit einem Nematoden siegreich hervorzugehen (vgl. Doflein, Neresheimer, Heinis). Doch besitzen die freilebenden Nematoden, abgesehen etwa von Fischen (G. Schneider 43) sowie unter den Wirbellosen gewissen Turbellarien, wohl wenig Feinde im Tierreich, mit Ausnahme natürlich der eigenen räuberischen Stammesangehörigen.

Für die Zoogeographie kann die Untersuchung des Darminhaltes konservierter freilebender Nematoden insofern von einiger Bedeutung sein, als bei den carnivoren Formen die Reste von Rotatorien, Tardigraden, Nematoden, Oligochäten etc. sich oft mit aller Sicherheit nachweisen lassen; ist es doch z. B. möglich, an Hand der chitinigen Überbleisel eines Tardigraden im Nematodendarm die betreffende Art sicher festzustellen.

Für den Menschen endlich können die räuberisch lebenden Nematoden dadurch von Wichtigkeit sein, als sie sich von Kulturschädlingen (Cobb) ernähren und sich vielleicht, ähnlich wie dies bei den Insekten bekannt ist, für die biologische Bekämpfung solcher Schädlinge verwenden lassen.

Auf jeden Fall ist das Studium der Ernährungsverhältnisse freilebender Rundwürmer geeignet, die Kenntnis der unter den Vernalien isoliert dastehenden Klasse der Nematoden nach den verschiedensten Seiten hin zu erweitern namentlich auch unter Berücksichtigung des Experimentes. Dann mag schliesslich die Hoffnung in Erfüllung gehen, welche Micoletzky am Schlusse

seiner anregenden, eingangs zitierten Auseinandersetzungen über die Bedeutung der freilebenden Nematoden für die Experimentalzoologie (33) ausspricht, dass nämlich die freilebenden Nematoden in Zukunft „auch in experimenteller Richtung jene Aufmerksamkeit zugewendet bekommen, die sie verdienen. Die allgemeine Kenntnis der Lebenserscheinungen dürfte von dieser Seite sicher eine Bereicherung erfahren“.

## Literaturverzeichnis.

1. *Bastian, Ch. 1865.* Monograph on the Anguillulidae, or free Nematoids, marine, land and freshwater. Trans. Linn. Soc. London. Vol. XXV.
2. *Biedermann, W. 1911.* Die Aufnahme, Verarbeitung und Assimilation der Nahrung. In: Handbuch der vergleichenden Physiologie, herausg. von Hans Winterstein. 2. Band, 1. Hälfte.
3. *Bütschli, O. 1871.* Freilebende und parasitische Nematoden in ihren gegenseitigen Beziehungen. Ber. Senckenbg. nat. Ges.
4. *Bütschli, O. 1874.* Zur Kenntnis der freilebenden Nematoden, insbesondere der des Kieler Hafens. Abh. Senckenbg. nat. Ges. Bd. 9.
5. *Cobb, N. A. 1913.* Notes on *Mononchus* and *Tylenchulus*. Journ. Washington Acad. Sciences, Vol. III.
6. *Cobb, N. A. 1914.* Antarctic marine free-living Nematodes of the Shackleton Expedition. — Contributions to a Science of Nematology I. Baltimore.
7. *Cobb, N. A. 1914.* North American free-living freshwater Nematodes. Contributions to a Science of Nematology II. Trans. Amer. Micr. Soc. Vol. 33.
8. *Cobb, N. A. 1914.* Citrus-Root Nematode. Journ. Agricult. Research. Vol. II. Washington.
9. *Cobb, N. A. 1914.* Nematodes and their relationships. Yearbook of Department of Agriculture.
10. *Cobb, N. A. 1916.* Notes on Filter-Bed Nematodes. Note 1. — Predaceous Nematodes. Journ. Parasitol. Vol. II, p. 198.
11. *Cobb, N. A. 1917.* Notes on Nemas. Contributions to a Science of Nematology V. Waverly Press, Baltimore.
12. *Cobb, N. A. 1917.* The *Mononchs* (*Mononchus* Bastian 1866), a genus of freelifving predatory Nematodes. Contributions to a Science of Nematology VI. Soil Science.
13. *Cobb, N. A. 1918.* Filter-bed Nemas: Nematodes of the slow sand filterbeds of American Cities. Contributions to a Science of Nematology VII. Waverly Press, Baltimore.
14. *Diem, K. 1903.* Untersuchungen über die Bodenfauna in den Alpen. Inaugural-Dissertation Zürich.
15. *Ditlevsen, H. 1919.* Marine freelifving Nematodes from Danish Waters. Vid. Medd. Dansk nat. Foren. Bd. 70.
16. *Doflein, F. 1907.* Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. V. Amöbenstudien. 1. Teil. Arch. f. Protistenkunde. Suppl. 1. Festband Hertwig.
17. *Francé, R. H. 1913.* Das Edaphon. Untersuchungen zur Ökologie der bodenbewohnenden Organismen. München.
18. *Heinis, F. 1916.* Über die Mikrofauna am Bülchen. Tätigkeitsber. naturf. Ges. Baselland 1911/16.

19. Henneberg, W. 1900. Zur Biologie des Essigaales (*Anguillula aceti* [Müll.]). Berlin.
20. Hofmänner, B. 1913. Beiträge zur Kenntnis der freilebenden Nematoden. *Monohystera setosa* Bütschli (syn. *Monohystera dubia* Bütschli), eine marine Art im Süßwasser der subalpinen Seen der Schweiz. Zoolog. Anzeiger. Bd. 42.
21. Hofmänner, B. 1913. Contribution à l'étude des Nematodes libres du lac Léman. Revue Suisse de Zool. Vol. 21.
22. Hofmänner, B. und Menzel, R. 1915. Die freilebenden Nematoden der Schweiz. Revue Suisse de Zool. Vol. 23.
23. Jordan, H. 1913. Vergleichende Physiologie wirbelloser Tiere. 1. Band: Die Ernährung. Nahrung, Nahrungserwerb, Nahrungsaufnahme, Verdauung und Assimilation.
24. Lang, A. 1884. Die Polycladen des Golfes von Neapel. Fauna und Flora Neapel.
25. Man, J. G. de. 1884. Die frei in der reinen Erde und im süßen Wasser lebenden Nematoden der Niederländischen Fauna. Eine systematisch-faunistische Monographie. Leiden.
26. Man, J. G. de. 1917. Beitrag zur Kenntnis der in Norwegen frei in der reinen Erde lebenden Nematoden. Tijdschr. Nederl. Dierk. Vereen. (2) Dl. XVI, Afl. 1.
27. Marcinowski, K. 1906. Zur Biologie und Morphologie von *Cephalobus elongatus* de Man und *Rhabditis brevispina* Claus, nebst Bemerkungen über einige andere Nematodenarten. Arb. kais. biolog. Anstalt f. Land- und Forstw. Bd. 5.
28. Marcinowski, K. 1909. Parasitisch und semiparasitisch an Pflanzen lebende Nematoden. Arb. kais. biolog. Anstalt f. Land- und Forstw. Bd. 7.
29. Martini, E. 1916. Die Anatomie der *Oxyuris curvula*. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 116.
30. Menzel, R. 1914. Über die mikroskopische Landfauna der schweizerischen Hochalpen. Arch. f. Naturgesch., Abt. A, Heft 3.
31. Micoletzky, H. 1914. Freilebende Süßwasser-Nematoden der Ost-Alpen mit besonderer Berücksichtigung des Lunzer Seengebietes. Zool. Jahrb. Abt. f. System. Bd. 36.
32. Micoletzky, H. 1914. Ökologie ostalpiner Süßwasser-Nematoden. Internat. Revue ges. Hydrobiol. und Hydrographie. Biol. Suppl. zu Bd. VI.
33. Micoletzky, H. 1916. Die Bedeutung der freilebenden Nematoden für die Experimentalzoologie. Verh. zool.-botan. Ges.
34. Micoletzky, H. 1917. Freilebende Süßwasser-Nematoden der Bukowina. Zool. Jahrb. Abt. f. System. Bd. 40.
35. Naumann, E. 1918. Über die natürliche Nahrung des limnischen Zooplanktons. Ein Beitrag zur Kenntnis des Stoffhaushalts im Süßwasser. Lunds Universitets Arskrift. N. F. Avd. 2. Bd. 14. Nr. 3.
36. Neresheimer, E. 1905. Über vegetative Kernveränderungen bei *Amoeba dofeini* n. sp. Arch. f. Protistenkunde, Bd. 6.
37. Oerley, L. 1886. Die Rhabditiden und ihre medizinische Bedeutung. R. Friedländer & Sohn, Berlin.
38. Potts, F. A. 1910. Notes on the Free-Living Nematodes. Quart. Journ. Micr. Science, N. S. Vol. 55.
39. Pütter, A. 1908. Die Ernährung der Wassertiere. Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. 7.

40. *Pütter, A. 1919.* Die natürliche Nahrung der Kleinkrebse. Die Naturwissenschaften. 7. Jahrg. Heft 4.
41. *Rauther, M. 1907.* Über den Bau des Oesophagus und die Lokalisation der Nierenfunktion bei freilebenden Nematoden. Zool. Jahrb. Anatom. Bd. 23.
42. *Schneider, G. 1906.* Beitrag zur Kenntnis der im Uferschlamm des Finnischen Meerbusens frei lebenden Nematoden. Acta Soc. Fauna et Flora Fennica, 27, Nr. 7.
43. *Schneider, G. 1913/14.* Nematoden als Fischnahrung. Internat. Revue ges. Hydrob. und Hydrographie. B. VI.
44. *Stefanski, W. 1917.* Contribution à l'étude de l'excrétion chez les Nématodes libres. Biolog. Centralbl. Bd. 37.
45. *Steiner, G. 1916.* Freilebende Nematoden aus der Barentssee. Zool. Jahrb. Abt. f. System. Bd. 39.
46. *Steiner, G. 1916.* Nematodes, in: Beiträge zur Kenntnis der Land- und Süßwasserfauna Deutsch-Südwestafrikas. Hamburg. (Michaelsen, 1911.)
47. *Steiner, G. 1917.* Über die Verwandtschaftsverhältnisse und die systematische Stellung der Mermithiden. Zool. Anzeiger Bd. 48.
48. *Steiner, G. 1918.* Studien an Nematoden aus der Niederelbe. 1. Teil, Mermithiden. Mitt. Zool. Museum, Hamburg. XXXV.
49. *Steiner, G. 1919.* Die von A. Monard gesammelten Nematoden der Tiefenfauna des Neuenburgersees. Bull. Soc. neuchât. sc. nat., t. XLIII.
50. *Steinmann, P. und Surbeck, G. 1918.* Die Wirkung organischer Verunreinigungen auf die Fauna schweizerischer fließender Gewässer. Preisschr. der Schweizer. Zoolog. Gesellschaft. Bern, Schweizer. Departement des Innern.
51. *Stewart, F. H. 1906.* The Anatomy of *Oncholaimus vulgaris* Bast., with Notes on two Parasitic Nematodes. Quart. Journ. Micr. Science, N. S. Vol. 50.
52. *Zur Strassen, O. L. 1904.* *Anthraconema*, eine neue Gattung freilebender Nematoden. Zool. Jahrb. Suppl. VII. (Festschrift für Weismann.)
53. *Türk, F. 1903.* Über einige im Golfe von Neapel frei lebende Nematoden. Mitt. zool. Station Neapel, Bd. 16.
54. *Wedl, C. 1836.* Über die Mundwerkzeuge von Nematoden. Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, Bd. 19.

Zoologische Anstalt der Universität Basel, Ende April 1919.

Durch Tod hat die Gesellschaft im selben Zeitraum verloren :

a) die Ehrenmitglieder :

		Mitglied von	bis
1. Herr Werner, A., Dr. phil., Prof. . . . .		1917	1919
2. „ Cornu, Felix [Ehrenmitglied seit 1917] .		1868	1920

b) die ordentlichen Mitglieder :

1. Herr Oppikofer, E., Direktor . . . . .		1909	1919
2. „ Socin, Christoph, Dr. med., Prof. . . . .		1917	1919
3. „ Goppelsroeder, Friedrich, Dr. phil., Prof.		1859	1919
4. „ Knapp-Schulthess, Th., Dr. phil. . . . .		1897	1920
5. „ Münger, Friedr., Dr. phil. . . . .		1895	1920
6. „ Vischer-Bachofen, Fr., Dr. med. h. c. . . .		1883	1920
7. „ Hoffmann-La Roche, F. . . . .		1909	1920

Uebersicht über den Mitgliederbestand am 7. Juli 1920.

Ehrenmitglieder . . . . .	17
Korrespondierende Mitglieder . . . . .	35
Ordentliche Mitglieder . . . . .	<u>398</u>
Total . . . . .	450

**Druckfehlerberichtigung.**

Zum Aufsatz *Menzel* (Nematoden)

p. 173 : in der 17. Zeile von unten lies Fig. 5.

p. 174 : in der 12. Zeile von oben lies Fig. 5.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen der Naturforschenden Gesellschaft zu Basel](#)

Jahr/Year: 1919-1920

Band/Volume: [31\\_1919-1920](#)

Autor(en)/Author(s): Menzel Richard

Artikel/Article: [Über die Nahrung der freilebenden Nematoden und die Art ihrer Aufnahme 153-188](#)