

Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.

# Die Naturgeschichte der Nematoden und einiger anderer Parasiten

1. des *Ips typographus* L.
2. des *Hylobius abietis* L.

Von

Dr. Gilbert Fuchs,  
Privatdozent in Karlsruhe.

Mit Tafel 17–21 und 2 Abbildungen im Text.

---

## Index.

Seite

I. Einleitung . . . . .	110
II. Die Parasiten des <i>Ips typographus</i> L. . . . .	117
1. Der Ringelwurm, <i>Tylenchus contortus</i> n. sp. . . . .	117
2. Der gerade Eierwurm, <i>Tylenchus dispar</i> n. sp. . . . .	131
III. Wohnungseinmieter bei <i>Ips typographus</i> L. . . . .	139
A. Dauerlarve im Darm des Käfers . . . . .	140
1. Beschreibung dieser Larve . . . . .	140
2. <i>Rhabditis obtusa</i> n. sp. . . . .	142
B. Dauerlarve unter den Flügeldecken des Käfers . . . . .	146
1. <i>Diplogaster bütschlii</i> n. sp. . . . .	146
2. <i>Tylenchus major</i> n. sp. . . . .	154
3. <i>Tylenchus macrogaster</i> n. sp. . . . .	156
4. <i>Rhabditolaimus halleri</i> n. sp. . . . .	158
IV. Weitere Parasiten des <i>Ips typographus</i> L. . . . .	160
A. Im Darm . . . . .	160
1. <i>Gregarina typographi</i> n. sp. . . . .	160
B. In der Leibeshöhle . . . . .	163
1. <i>Telosporidium typographi</i> n. sp. . . . .	163
2. <i>Diplochis omnivorus</i> WALK. . . . .	164

	Seite
V. Einfluß der Parasiten auf das Leben und die Lebensweise des <i>Ips typographus</i> L. . . . .	165
VI. Phyletische Frage . . . . .	180
VII. <i>Allantonema mirabile</i> LEUCK. in <i>Hylobius abietis</i> L. und seine Entwicklung zur freilebenden Generation . . . . .	183
VIII. Die Wohnungseinmieter bei <i>Hylobius abietis</i> L. . . . .	190
1. <i>Rhabditolaimus leuckarti</i> n. sp. . . . .	191
2. <i>Diplogaster hylobii</i> n. sp. . . . .	195
3. <i>Diplogaster lineatus</i> n. sp. . . . .	199
IX. Parasiten im Darm des <i>Hylobius abietis</i> L. . . . .	203
1. <i>Clepsidrina hylobii</i> n. sp. . . . .	203
X. Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse . . . . .	204

## I. Einleitung.

Vorliegende Untersuchungen verdanken ihre Entstehung Beobachtungen, die ich 1903—1906 gelegentlich der Zuchtversuche mit verschiedenen Borkenkäfern, besonders bei *Ips typographus* L., dem „Buchdrucker“, dem gefürchtetsten Feind der Fichte, machte. Damals untersuchte ich auch den Darm sowie die Geschlechtsorgane verschiedener Arten von Borkenkäfern zur Prüfung auf den Zustand ihrer Reife und ihre Fähigkeit, schon oder noch Eier abzulegen.

Dies geschah um so mehr, als die Untersuchungen von MAC DOUGALL (V), NÜSSLIN (XV) und KNOCHE (X) der Forschung neue Wege auf diesem Gebiete gewiesen hatten und dazu anregten. Bei dieser Gelegenheit fand ich häufig Nematoden in den Borkenkäfern und wies schon in der Schrift, in welcher die Ergebnisse meiner Zuchtversuche zusammengefaßt sind (VII), in einer Fußnote auf die mögliche Einwirkung dieser Tiere auf die Biologie der Borkenkäfer hin (p. 11):

„Neuerdings wurde ich durch Beobachtungen an *typographus*, deren ähnliche ich schon 1905 gemacht hatte, veranlaßt, die Ursache eines solch abnorm lange dauernden Nachfressens in anderer Richtung zu suchen: Zu Pfingsten brachte ich aus dem Karwendelgebirge *typographus* Mutterkäfer mit, die mit der Eiablage annähernd fertig waren. Ich tat sie in ein Glas mit frischer Fichtenrinde. Nach vier Tagen fand ich sie ganz matt, einen tod. Dies war mir sehr auffallend, weil die Käfer sonst auf diese Weise sehr lange lebend bleiben. Ich hatte auch vor Pfingsten andere *typographus* gleicherweise eingezwängert, diese lebten noch lange munter. Die Untersuchung zeigte nun, daß im Darm der matten Tiere tausende

von Nematoden sich befanden und eine nicht geringe Anzahl großer Gregarinen, die sehr rasche Bewegungen zeigten. In den anderen Tieren fanden sich solche Parasiten nicht. Ich fand nun auch schon früher in den lange nachfressenden Tieren Nematoden des öfteren, verfolgte die Sache jedoch zu wenig. Es dürfte nun naheliegend sein, die Sachlage folgendermaßen anzunehmen: die infizierten Mutterkäfer infizieren ihre zu Jungkäfern gewordene Brut. Ist das Wetter ungünstig, so wird die Vermehrung dieser Entoparasiten, die bei massenhafter Vermehrung den Darm der Käfer freiwillig verlassen, wahrscheinlich rascher vor sich gehen als die Fertigentwcklung der Käfer, die Infektion wird daher eine viel stärkere sein. Ist die Infektion eine einigermaßen starke, so dürfte sie durch Ernährungsstörung die Geschlechtsreifung jedenfalls verzögern, oder andererseits beim Käfer ein stetes Hungergefühl erzeugen, sodaß er anstatt auszufliegen, weiter an seiner Geburtsstätte nachfrißt. Spezielle Beobachtungen und Versuche in dieser Richtung wären jedenfalls sehr erwünscht und es zeigt sich, daß die Gründe für sehr langes Nachfressen nicht mit einem Worte abgetan sind.“

Bei wiederholter Durchsicht der Literatur fand ich auch in SEDLACZEK (XVIII) eine Stelle, die mir früher entgangen war oder die ich wenigstens nicht entsprechend würdigte. Er schreibt nämlich am Schluß folgendes: „Vom praktisch-forstlichen Standpunkte folgt aus diesen Ergebnissen, daß die anatomischen Verhältnisse keine Grundlagen für die Aufstellung von allgemeinen Regeln bieten, in welchen die biologischen Verhältnisse sämtlicher Gattungen und Species der Scolytiden berücksichtigt sind, daß somit das Studium der Biologie der einzelnen Gattungen und Species erforderlich ist, wenn man Maßregeln ergreifen will, welche auf wissenschaftlicher Grundlage beruhen.“

Vielleicht würde hier sogar ein Studium der zahlreichen, fast stets im Darm vorhandenen Parasiten nicht ganz außer Betracht kommen.“

Ein Fehler verschiedener Forscher, die sich mit Borkenkäfer-Biologie befaßten, war, daß sie zumeist nur ein einziges Moment in den Vordergrund schoben, welches die Ursache des langen Verbleibens der Käfer unter der Rinde des Geburtsortes sein sollte, somit auch der Verlängerung der Dauer einer Generation. EICHHOFF (VI) machte insbesondere die Witterung verantwortlich, NÜSSLIN eine vorhandene Geschlechtslatenz, indem es in der Konstitution mancher Arten liegen soll, daß sich ihre Geschlechtsorgane

innerhalb eines bestimmten Zeitraumes nicht zur Reife entwickeln, KNOCHE den Umstand, daß die Festigung des Chitins und die Entwicklung der Geschlechtsorgane so langsam vor sich gehe und somit eine derart lange Zeit verlange, daß die Generation eine einfache im Verlaufe eines Jahres werde. Es wirken wohl alle diese Gründe mit, insbesondere sind auch die Wärme und Feuchtigkeit beachtenswerte Faktoren, über welche HENNINGS (IX) eingehend berichtet hat. Die Trockenheit oder Feuchtigkeit des Ortes, an dem die Brut stattfindet, wie auch des betreffenden Holzstückes oder Stammes ist jedenfalls von großer Bedeutung. Schließlich ist die Infektion mit Parasiten von nicht geringem Einfluß auf die Dauer der Entwicklung und Generation der Tiere, wie hier noch gezeigt werden soll. Es vereinigen sich also viele Faktoren, um die Generationsdauer zu beeinflussen, und von ihnen wirken je nach Umständen einmal der eine, einmal der andere in besonderem Maße.

In vorliegender Schrift wird vor allem die Morphologie und Lebensweise der Parasiten beschrieben, weniger ihre Wirksamkeit in Hinsicht auf die Biologie des Käfers dargestellt. Für letzteres konnte ich noch zu wenig überzeugende Daten sammeln, weil dies sehr viel Zeit und günstige Gelegenheiten erfordert. Dazu gesellt sich aber meine aus vielen Beobachtungen, die nicht aufgezeichnet wurden, oft sich auch nicht aufzeichnen ließen, abgeleitete Erfahrung, welche besagt, daß die Wirksamkeit der Parasiten sicher eine große ist, indem sie einerseits eine Verlängerung der Generationsdauer bewirkt, während andererseits der Einfluß auf die Zahl der abgelegten Eier oder wohl die Eiproduktion überhaupt ein stark hemmender ist, welchem Umstand die größte Bedeutung beizumessen ist, weil dadurch die Vermehrung der Tiere ziemlich stark herabgesetzt wird. Wenn zwar durch andere günstige Umstände eine besonders starke Vermehrung der Borkenkäfer eintritt, so haben diese Parasiten, wie wir das ja auch von anderen wissen, keinen besonderen Einfluß, weil alsdann die Masse der gesunden Käfer so überwiegt, daß die verhältnismäßig geringe Anzahl der infizierten gegenüber den gesunden Käfern zur Ablage der Brut wohl kaum besonders in Betracht kommt. Nachgewiesenermaßen sind dann die Verhältnisse in den Wäldern durch den Massenbefall so veränderte, daß sich auch die Generationsdauer verkürzt. Tatsache ist, daß auch in Fall a. d. Isar, wo 1909 u. 1910 eine Massenvermehrung stattfand, an den Orten derselben weniger Parasiten zu finden waren als an solchen, wo weniger Käfer auftraten. Unter

gewöhnlichen Verhältnissen schränken die Parasiten die Vermehrung der Käfer ein, wie ich solches besonders im Forstbezirk Garmisch beobachtete, wo die Käfer außerordentlich stark von Parasiten befallen waren. In einer Notiz vom 22. Juli 1909 vermerkte ich folgendes: „Vom 15.—19. d. war ich in Garmisch, ging ich mit Forstmeister Baron HALLER in den Gschwandwald, Zierwald und Seeberg. Förster HILPOLTSTEINER sagt, daß das Frühjahr für die Borkenkäfer ausgezeichnet gewesen ist, trotzdem war der Anflug gering. Es wurden nur die Fangbäume angegangen und diese nicht einmal besonders dicht. An manchen Orten, wo im Herbst noch genug Käfer sich fanden, war kein Anflug an den Fangbäumen. Es wurden ja genug Käfer vertilgt, aber die Verminderung erscheint in Hinblick auf sonst größer als die Vertilgung erwarten ließ. Die Gänge der Käfer sind oft unregelmäßig, die Eier wenig zahlreich, oft in größeren Zwischenräumen.“

In der Tat war die Infektion der Käfer mit verschiedenen Parasiten in diesem Garmischer Bezirk sehr stark, und die vom Förster HILPOLTSTEINER geschilderten Verhältnisse, von denen ich mich überzeugen konnte, schienen nur darauf zurückzuführen zu sein.

Die erwähnten Tatsachen erschienen wichtig genug, die Parasiten näher zu studieren.

So ging ich — da es mir vorher meine Zeit nicht erlaubte — im Sommer 1908 daran, zuvörderst *Ips typographus* L. in dieser Hinsicht zu untersuchen. Die Vertrautheit mit der Lebensweise und der Anatomie dieses Tieres erleichterte mir dies. Bei näherem Eingehen in die Materie zeigte sich ein großer Reichtum verschiedener Formen. Nicht nur die Zahl dieser erregte Erstaunen, sondern auch die einfach unglaublichen Mengen von Parasiten, die mancher Käfer beherbergte. Zuerst erschien es notwendig, sich unter den vielerlei Formen zurecht zu finden. Dies konnte nur durch Untersuchung recht vieler Käfer erreicht werden, die womöglich aus verschiedenen Gegenden stammten. Es war von vornherein wahrscheinlich, daß die Parasiten freilebende Generationen haben mußten, welche die Übertragung auf andere Individuen besorgten.

Im Abfall, der in der Wohnung des Käfers sich bildet, Mulm genannt, fanden sich nun vielerlei Nematoden, so daß ohne genaueres Studium die Zusammenhänge nicht aufzuklären waren. Ich vermutete anfangs eine Übertragung auch dadurch, daß der Borkenkäfer von anderen Käfern, wie z. B. dem gefräßigen *Clerus*

*formicarius* L., gefressen wird; so unterzog ich denn eine Anzahl dieser Käfer einer Untersuchung, fand jedoch lediglich Gregarinen im Darm des *Clerus*. Nun war auch zu bedenken, ob nicht etwa Nematoden aus der Umgebung wahllos einwandern könnten. Über diese Frage konnte nur die Untersuchung von Käfern und des Mulms aus verschiedenen Orten und Gegenden Klarheit bringen.

Im Sommer 1909 begann ich mit Zuchtversuchen mit durch Hitze sterilisiertem Mulm, die aber zu keinem Ergebnis führten, da solcher Mulm sich nicht dazu eignet. Außerdem wurden die Versuche nicht richtig angestellt und waren mir die dazu nötigen Behelfe auf dem Lande nicht zur Hand. Lediglich *Rhabditis obtusa* vermochte ich zur Vermehrung zu bringen. Die Parasitenembryonen dagegen starben ab.

Wenn ich so den genetischen Zusammenhang der vielfältigen Formen zwar noch nicht festzustellen vermochte, so lernte ich diese doch ziemlich genau kennen und erkannte sie zumeist schon an ihrer Bewegungsweise. Die Regelmäßigkeit ihres Auftretens jedoch und der Umstand, daß in verschiedenen entlegenen Gebieten stets dieselben Arten und Formen auftraten, überzeugte mich, daß diese Nematoden in ihrer ganzen Lebensweise an den Borkenkäfer angepaßt seien und unzertrennlich mit ihm verbunden. Bei meinen Untersuchungen war ich zunächst darauf bedacht, den Aufenthalt und Lebensort der verschiedenen Nematodenformen festzustellen.

Im Innern des Käfers fanden sich die Nematoden sowohl in der Leibeshöhle als im Darm. Es zeigte sich bald, daß als eigentliche Parasiten nur die Nematoden anzusehen seien, welche die Leibeshöhle bewohnen. Es sind dies Muttertiere und deren Larven. Letztere wandern in den Darm des Käfers aus und benutzen ihn als Durchgangstation. Neben diesen Larven, den Nachkommen der die Leibeshöhle bewohnenden Parasitengeneration, fanden sich im Darm des Borkenkäfers Larven, die stets in derselben Form dort vorkommen und nur im Darm. Da mir vorderhand der genetische Zusammenhang unbekannt war, nannte ich letztere Form den „Darmnematoden“, da sie für den Darm des *Ips typographus* spezifisch charakteristisch ist. Äußerlich — unter den Flügeldecken des Käfers, an seinen Rückenschienen und zwischen denselben — finden sich Nematodenlarven von stets gleicher Form und Entwicklungsstufe — ich nannte sie „Außennematoden“. Schließlich finden sich im Mulm der Borkenkäfergänge stets Nematoden, die für diesen spezifisch sind — ich nannte sie „Mulmnematoden“. Nun war es klar, daß zwischen

den „Mulmnematoden“ einerseits und den anderen genannten Formen genetische Zusammenhänge bestehen müßten, und diese galt es zu finden.

Es fehlte mir an Methoden, die Tiere zu züchten. Manche Arten lassen sich in künstlicher Zucht verhältnismäßig leicht behandeln. Zu diesen gehören manche freilebende Arten. Manche Arten sind schwer zu behandeln. Die parasitischen Formen, die hier behandelt werden, sterben nicht lange, nachdem sie aus ihrem Wirt herausgebracht werden. Erst die Versuche, die ich im Heidelberger Zoologischen Institute anstellte, ergaben mir ganz einwandfreie Resultate. Insbesondere leisteten mir gegen das Vertrocknen der Kulturen, das sonst sehr leicht eintritt, die nach den Angaben von Frl. Dr. HAMBURGER eingerichteten PETRI-Schalen ganz vorzügliche Dienste.

Die angestellten Versuche erwiesen, daß sich einige im Mulm der Borkenkäfer freilebende Nematodenarten in bestimmten Larvenstadien, welche ich „Dauerlarven“ nennen möchte, von einem Wohnort des Käfers in den anderen übertragen lassen. „Dauerlarven“ nenne ich diese Larvenformen, weil sie sich vom Käfer — entweder im Darm oder unter den Flügeldecken — von einer Wohnung in die andere übertragen lassen und in der Zeit, in welcher sie im oder am Käfer leben, die oft recht lange währt, sich nicht weiter entwickeln. Sie zeigen in dieser Hinsicht eine gewisse Ähnlichkeit mit Larvenformen von Chermesinen, welche lange Zeit ohne Weiterentwicklung leben, um später neue Generationen zu begründen. Man hat solche Larvenformen „Latenzlarven“ genannt. Ich ziehe den Ausdruck „Dauerlarve“ vor. Ähnlich Interessantes berichtet ja auch schon LEUCKART (XIII) über einen Nematoden, dessen Larve sich an den Tarsen von *Aphodius fimetarius* L. verpuppt, um sich in diesem Dauerzustand von einem Ort, der sowohl dem Käfer wie dem Wurm Nahrung und Brutgelegenheit darbietet, durch den Käfer an einen anderen solchen Ort übertragen zu lassen.

Bezüglich seines *Allantonema mirabile* aus *Hyllobius abietis* L. (syn. *pini* L. u. RATZ) (XII) beging LEUCKART einen erheblichen biologischen Irrtum, indem er dem Parasiten eine freilebende Rhabditisgeneration zuschrieb. Desgleichen passierte v. LINSTOW (XI), indem er mit seinem vermeintlichen *Allantonema* aus *Ips typographus* L. einen *Diplogaster* als freilebende Generation in Verbindung brachte. v. LINSTOW beging in seinen Zuchtversuchen prinzipielle Fehler, da er erstens die Biologie des Käfers offenbar zu wenig kannte, andererseits wohl nicht bedachte, daß die Mischung von frischer Erde und Rinde leicht Nematoden in den Versuch bringen könnte, die nicht

hineingehören, und schließlich fehlte ihm wohl auch die genaue Kenntnis der zahlreichen mit *Ips typographus* L. vergesellschafteten Nematoden und deren verschiedene Erscheinungsformen, die erst durch längerdauerndes Studium erworben werden kann. Bei der Schwierigkeit der Behandlung der Materie darf uns ein solcher Irrtum nicht wundern, ein solcher kann sich auch bei vorsichtigster Behandlung noch einschleichen. Einem ähnlichen Irrtum unterlag MONIEZ<sup>1)</sup>, der *Filaria* (*Bradynema* z. STR.) *rigida* v. SIEBOLD mit einer freilebenden Rhabditis in genetischen Zusammenhang brachte, was ZUR STRASSEN (XVII) berichtigte.

Zunächst will ich die parasitischen Nematoden des *Ips typographus* L. schildern und im Anschluß daran die im Mulm bei diesem Käfer lebenden. Alsdann sollen die übrigen gefundenen Parasiten kurz behandelt und schließlich die Nematodenfauna des *Hylobius abietus* L., des großen braunen Rüsselkäfers der forstlichen Literatur, näher erörtert werden.

Die vorliegende Arbeit wurde im Münchener Zoologischen Institut bei Herrn Prof. Dr. RICHARD v. HERTWIG begonnen. Ich möchte ihm an dieser Stelle herzlichen Dank sagen für das lebenswürdige Entgegenkommen, das er mir wie stets so auch bei Beginn dieser Arbeit entgegengebracht hat. Meine Tätigkeit in Karlsruhe konnte die Arbeit nicht sehr fördern, da mich zum Teil anderes beschäftigte, andererseits eine kontinuierliche, ununterbrochene Arbeitszeit zur Ergründung der biologischen Zusammenhänge notwendig erscheint. So arbeitete ich dann im Wintersemester 1912/13 im Heidelberger Zoologischen Institut, um einen gewissen Abschluß zu erreichen. Unter der Teilnahme und den guten Ratschlägen des Herrn Prof. Dr. O. BÜTSCHLI wurde mir dies wesentlich erleichtert. Für sein Interesse an vorliegenden Thema und seine freundschaftliche Gesinnung mir gegenüber möchte ich ihm an dieser Stelle meinen allerherzlichsten Dank aussprechen.

Auch möchte ich nicht versäumen, an dieser Stelle Herrn Prof. CONRAD KELLER für seine Materialsendungen aus der Schweiz sowie für ihr Entgegenkommen bei meiner Arbeit in ihren Revieren dem Herrn Forstrat BARON HALLER in Garmisch und Herrn Forstrat HÖRMANN in Fall a. d. Isar herzlichen Dank zu sagen.

1) Sur *Allantonema rigida*, in: CR. Acad. Sc. Paris, Vol. 112, No. 1, 1891.

2) cf. Verhandlungen der Gesellschaft deutscher Naturforscher und Ärzte, 85. Vers. zu Wien, 1913, II. T., 1. Hälfte, p. 689: FUCHS, Über Parasiten und andere biologisch an die Borkenkäfer gebundene Nematoden.

## II. Die Parasiten des *Ips typographus* L.

Die parasitische Generation lebt und vermehrt sich in der Leibeshöhle des Käfers. Die freilebende Generation ist klein und lebt im Mulm.

1. *Tylenchus contortus typographi*, der große Ringelwurm.
2. *Tylenchus dispar typographi*, der gerade Eierwurm.

### 1. *Tylenchus contortus typographi* n. sp.,<sup>1)</sup> der große Ringelwurm.

#### a) Die parasitische Generation.

Dieser Nematode ist wahrscheinlich derselbe, welchen v. LINSTOW (XI) *Allantonema diplogaster* benannt, aber nicht weiter beschrieben hat, der aber weder mit *Allantonema* LEUCK. noch mit einem *Diplogaster* etwas zu tun hat, wie aus dem Folgenden hervorgehen wird. Er ist der gemeinste Parasit des *Ips typographus* L. Von 413 untersuchten Käfern, über die ich genauere Aufzeichnungen besitze, waren 152 gesund, 153mal fand sich der Ringelwurm, während in nächsthöchster Anzahl der Fälle, nämlich 92, sich Gregarinen fanden. Ich beobachtete ihn in Käfern aus Kärnten, Salzburg, Bayern, dem Schwarzwald und aus der Schweiz. Der Parasit findet sich in alten wie jungen Käfern, und zwar in frischer wie älterer Infektion; es scheint diese also nicht nur im Stadium der Larve und Puppe und des Jungkäfers zu geschehen, sondern auch den älteren Käfer zu treffen. Das Eindringen der Parasiten könnte eventuell durch die feinen Gelenkhäute des Rückens oder durch ein Stigma, besonders durch das große Abdominalstigma, vielleicht auch durch den Darm geschehen. Der Wurm bewohnt die Leibeshöhle des Käfers, findet sich am häufigsten im Abdomen, vielfach aber auch im Thorax, zuweilen sogar im Kopf.

Der Parasit ist, wie schon v. LINSTOW angibt, oft von einer Hülle von zelligem Charakter umgeben, umspinnen von feinen

---

1) Diesen Parasiten beschreibe ich mit dem Namen *Tylenchus contortus* als species nova, weil, wie aus dem weiteren hervorgehen wird, möglicherweise 2 Species vorhanden sind; dann müßte für den in eine Membran gehüllten Parasiten der LINSTOW'sche Name *Tylenchus diplogaster* eintreten, für die freie Form der von mir gegebene. Sollte es sich in der Folge als sicher herausstellen, daß beide Formen einer Species angehören, hat der Priorität gemäß der LINSTOW'sche Name den Vorrang.

Tracheen. Er ist dann meist an größere Tracheenstämme angeschlossen, und zwar im Fettkörper, der offenbar auch die zellige Hülle geliefert hat. Doch ist dies nicht regelmäßig; ich fand oft in einem Käfer umhüllte Parasiten gemeinsam mit freien, welche letztere bei Präparation des Käfers frei aus der Leibeshöhle fallen. Ihre Anzahl in einem Wirt ist meist gering, öfter zwei, seltener mehr. Die größte Zahl, die ich in einem Käfer fand, betrug 10.

Die Hülle, in welche der Wurm eingeschlossen sein kann, ist eine Bildung des Käfers. Sie ist ziemlich fest und stellt ein verhältnismäßig weitmaschiges Netz dar, das einige Kerne enthält. Man sieht auch Fasern darin. An ihrer Bildung scheinen sich das Fettgewebe und die feinen Tracheen mit ihrer Matrix zu beteiligen, die um den Wurm wachsen und ihn mit einem feinen Netz umspinnen. Es scheint dies eine sekundäre Erscheinung zu sein, da man auch bei älteren Käfern das Netz der Tracheen noch über der Hülle wuchern sieht. In der so beschaffenen Hülle liegt der eingeringelte Wurm samt vielen Eiern und Embryonen, die sich offenbar später schließlich durch die Hülle bohren.

Daß eine Hülle um den Wurm entsteht, kommt wohl daher, daß das Tier vollständig bewegungslos an einer Stelle liegt — es ist aber einer ganz kräftigen Bewegung fähig — und den um ihn befindlichen Fettkörper, in den er eingedrungen ist, vom Fett, das ihm zur Nahrung dient, entleert. Das entleerte Zellgewebe legt sich dann dichter um ihn, woher vielleicht auch der Anreiz rührt, daß benachbarte Tracheen um die Cyste herum wachsen, wozu auch die Absonderungen der Schwanzdrüse, die vorhanden zu sein scheint, eventuell beitragen könnten. Es scheint jedoch die Möglichkeit, daß es sich um zwei nahe verwandte Species handelt, nicht ausgeschlossen.

Die Degeneration des *Tylenchus contortus typographi* ist noch nicht so weit vorgeschritten wie bei dem LEUCKART'schen *Allantonema*.

Nach Öffnung des Käfers findet man den Wurm stets zusammengeringelt, so daß die beiden Enden oft versteckt sind (Fig. 1). Bei Übertragung in Eiweißlösung streckt er sich allmählich gerade, um bei der geringsten Störung sich wieder zu ringeln. Tastende Bewegungen des Vorder- und Hinterteiles sind fast immer zu sehen, ebenso werden Mundkegel sowie Mundstachel vor- und zurückgeschoben. Diese parasitische Generation des *Tylenchus contortus typographi* zeigt nur eine Form. Es gibt nur Weibchen. Ob diese befruchtet einwandern oder ob sie protandrische Hermaphroditen sind, war ich

nicht imstande festzustellen. Die Größe ist verschieden, man findet größere und kleinere Tiere. Die durchschnittliche Länge beträgt 1,5 mm bei einer Dicke von 0,1 mm. Auffallenderweise ist das Tier dorsalwärts eingekrümmt, denn die Vulva liegt auf der konvexen Seite. Eine wirkliche Afteröffnung fehlt; wohl aber findet sich ca. 0,023 mm vor der Schwanzspitze ein querer Strich, der keine Öffnung mehr darstellt, aber vielleicht ein Rest des früheren Afterspaltes ist (Fig. 2). Die Vulva (ca. 0,086 mm vor dem Schwanzende gelegen) ist eine tiefe quere, sehr deutliche Einkerbung, und zur Zeit der höchsten Geschlechtsreife werden durch sie die schon gefurchten Eier in rhythmischer Folge entleert. Das Kopfende (Fig. 3) trägt einen vorstreckbaren und zurückziehbaren Mundkegel (*Mk*), der einen wohl differenzierten Mundstachel (*St*) in sich enthält, der ebenfalls vorstreckbar und zurückziehbar ist. Es existiert also noch eine Mundöffnung (*M*) auf der Mitte des Mundkegels, der in Fig. 3 zurückgezogen erscheint, von ringförmigen Cuticularfalten umgeben, während er in Fig. 1 vorgestreckt dargestellt ist. Der zarte Stachel ist fein zugespitzt mit schwacher Verdickung etwas hinter dem distalen Ende und am Proximalende mit 3 ovalen Knöpfchen versehen. In seiner Mitte ist noch eine kleine ringförmige Verdickung sichtbar. Im Mundkegel bemerkt man zwei dunklere Flecke. — An den Stachel schließt sich ein schwer wahrnehmbares und kurzes Ösophagusrohr (*Oes. R*), welches nur auf eine kurze Strecke von einer wenig deutlichen und sich darauf undeutlich verlierenden Ösophaguswand (*Oes*) umgeben ist. Der Ösophagus ist offenbar stark degeneriert, ebenso wie der Darm, der sich als solcher nicht mehr erkennen läßt. Nach Aufschneiden des Wurmes tritt neben dem Geschlechtsapparat eine große Menge körniger Masse nebst Fettröpfchen hervor, und im vorderen Körperteil sieht man diese Masse scheinbar in eine dünne Membran eingeschlossen. Diese bildet die Fortsetzung des veränderten Ösophagus, also jedenfalls den stark veränderten Darmschlauch, dessen Inhalt eine feinkörnige Reservestoffmasse darstellt. Soweit der Darm noch vorhanden ist, ist er also (wie z. B. bei *Mermis*) zu einem Speicherorgan für feinkörnige Reservemassen geworden.

Dieser Befund wird durch Schnitte bestätigt, welche uns außerdem zeigen, daß der veränderte Darm nicht sehr weit caudalwärts reicht; dies dürfte wohl bei verschiedenen Individuen und in verschiedenen Stadien ihrer Entwicklung verschieden sein.

Zur Aufnahme und Verarbeitung der Nahrung tritt an Stelle

des Darmes hier wie bei anderen Parasiten die Cuticula und das darunter liegende lockere, maschige Gewebe, das von einzelnen Zellkernen durchsetzt ist, wobei jedoch nicht ausgeschlossen scheint, daß auch die feine Mundöffnung noch Nahrung aufnimmt.

Die Cuticula ist fein geringelt, sie ist aber auch, jedoch nicht immer, besonders am Vorderende in gröbere Querfalten gelegt. Man kann an ihr (Fig. 6) zwei Schichten unterscheiden, eine sehr feine, nicht an allen Stellen gleich dicke äußere (*a*), die vorn und hinten beträchtlich dicker wird, und darunter eine lockerere Schicht (*i*), die vielleicht einer Stäbchenschicht ähnlich ist, wie sie auch ZUR STRASSEN (XVII) bei *Bradynema* und LEUCKART bei *Allantonema* (XII) beschreiben. Es scheint diese Cuticularbildung eine allgemeine Erscheinung bei parasitischen Nematoden zu sein, die ihre Ernährung durch die Haut vonstatten gehen lassen.

Unter der Cuticula sieht man stellenweise spärliche Längsmuskelfasern und Kerne und um diese lockeres, maschiges Gewebe (Fig. 10a, b, c, l. G.; *K* Kerne). Dieses zeigt im vorderen Körperteil eine weniger starke Entwicklung als weiter hinten und ist am selben Querschnitt an verschiedenen Stellen verschieden stark entwickelt. Dieses Gewebe ist verschieden dicht und locker. In den Hohlräumen war im Leben wohl Fett gespeichert. Da der Wurm sich ringelt, ist es erstens nicht leicht, die Schnitte zu studieren; doch trifft man auch kurze Längsschnitte, an denen man dieses lockere subcutane Gewebe vortrefflich beobachten kann. Da zeigt es sich vielerorts als außerordentlich locker; nur dünne Balken trennen die Hohlräume, die den weitaus größten Anteil bilden. Auch da sieht man, daß die Tiefe des Gewebes und seine Begrenzung recht verschieden sind. Irgendeiner regelmäßigen Anordnung entbehrt dieses Gewebe. Es dürfte wohl als verändertes subcutanes Markgewebe (Hypodermis und Muskulatur mit Markzellen) anzusprechen sein. Nach innen davon liegt das Geschlechtsorgan, mehrfach aufgewickelt und eingebettet in Reservemassens. Im hintern Körperteil sind diese Reservemassen, soweit sie nicht im subcutanen Gewebe gespeichert sind, in einem die ganze Leibeshöhle füllenden Zellenkörper (*Z. K*) enthalten, der von vielen unregelmäßigen, deutlich begrenzten Hohlräumen durchsetzt ist. Dieser Zellenkörper, offenbar ein Syncytium, das vereinzelte Kerne (*Z. Ke*) zeigt, ist meist deutlich gegen das subcutane Gewebe abgegrenzt, zeichnet sich dadurch aus, daß in ihm die Reservemassen in Form größerer Körnchen, verschiedener, aber nicht wesentlich differierender Größe,

und nicht dicht, sondern stets in kleinen Abständen voneinander gelagert sich vorfinden, was dem Zellenkörper ein ganz charakteristisches Ansehen verleiht. Diese Körnchen gruppieren sich dort, wo sie nicht größere, dichtere Massen bilden, peripher um die (in der Abb. hellen) Hohlräume, welche im Leben wohl Fettröpfchen enthalten. Dieser Zellkörper beginnt allmählich im vorderen Körperteil und gewinnt schwanzwärts seine größte Mächtigkeit. Im vorderen Körperteil findet man die Reservemassen noch in anderer Form gespeichert, sehr feinkörnig und dicht, so daß die einzelnen Körnchen nicht unterscheidbar sind. Sie scheinen auch eine andere chemische Zusammensetzung zu besitzen, da sie sich gegen die Farbstoffe anders verhalten als die groben Körnchen des Zellenkörpers. Diese Reservemassen sind in einem nach außen deutlich abgegrenzten Raum gespeichert, der wahrscheinlich auch von einer sehr feinen Membran umgeben ist. Dieser Reservemassenschlauch beginnt in geringer Mächtigkeit bald hinter dem Kopf und erreicht in der ersten Hälfte des Körpers seine größte Mächtigkeit, um sich in der hinteren Hälfte nicht mehr zu finden. Es ist dies wahrscheinlich der veränderte Darm, der seiner Funktion entzogen zum Speichersorgan geworden ist. Da die geschilderten Verhältnisse nach den Entwicklungszuständen und vielleicht nach der Jahreszeit verschieden sein dürften, werde ich a. a. O. gelegentlich darauf zurückkommen.

Das weibliche Geschlechtsorgan (Fig. 4 a—d) besteht aus einem sehr langen Ovar, einem Receptaculum, einem Eileiter und einem ziemlich kurzen, aber weiten Uterus. Das Ovar enthält im Gegensatz zu *Allantonema* keine Rhachis. Es besitzt ein sehr dünnes Epithel, das gegen das Receptaculum zu dicker wird und am Eileiter und Uterus fast so hoch wie das Lumen erscheint, was namentlich auf Schnitten zu sehen ist. Das Epithel beginnt zuweilen mit einer deutlichen Endzelle, wie sie bei *Allantonema* am blinden Ende des Ovars stets vorkommt. Die Oogonien sind ziemlich groß (3—4 an Zahl) und teilen sich zunächst in zwei, dann in immer mehr Zellen, die den Ovarschlauch unregelmäßig erfüllen. Die abgelösten Eizellen ordnen sich zunächst in 4 Längsreihen, dann schließlich in zwei und erscheinen vor Eintritt in das etwas bauchig erweiterte Receptaculum (*Rec*) einreihig, von welchem aus die befruchteten Eier einzeln in den Eileiter gelangen. Dieser erweitert sich vor der Vulva zu einem weiten Uterus (*ut*), in dem sich die Eier ansammeln und verschiedene Stadien der Furchung zeigen.

Die Lagerung des sehr langen und an Eikeimen überreichen

Ovars ist bei verschiedenen Individuen sehr verschieden. In allen Fällen reicht die Geschlechtsröhre nahe an das Kopfende heran. Zuweilen findet sich dort das blinde Ende des Ovars und ist verschiedentlich aufgewunden; oft reicht es caudalwärts bis in die Nähe der Vulva. Die Lagerung und Hin- und Herwindung der Geschlechtsröhre ist also sehr verschieden, unregelmäßig und am lebenden Tier oft schwer zu erkennen, da die verschiedenen Reservevorratskammern, wie sie auf Schnitten deutlich unterschieden werden können, und auch die in dem subcutanen Gewebe sich findenden Fetttropfen die Durchsicht erschweren. Das ganze Tier erscheint somit ziemlich undurchsichtig, wolkig getrübt und in verschiedenen Schattierungen grüngelbbraun. In den jungen Borkenkäfern des Herbstes sind die Parasiten am durchsichtigsten, am undurchsichtigsten im Winter und gegen das Frühjahr. Zu letzterer Zeit sind auch die sonst helleren Körperenden besonders reich mit Fetttropfen gefüllt. Ein Excretionsorgan ließ sich nicht feststellen.

In der Schwanzregion finden sich viele große Zellkerne und Zellen von zum Teil körniger Struktur. Das stumpfabgerundete Schwanzende trägt eine große und ziemlich breite, etwas gebogene Schwanzpapille (*Schwpp*), in der man einen Drüsenausführgang undeutlich sieht (Fig. 2 *Dr. A*). Die großen Zellkerne des Schwanzes gehören also wohl zu einer Schwanzdrüse. Diese Figur zeigt auch in Andeutung, daß längs der konkaven Rückenseite eine Anzahl feiner Längsmuskelfasern (*Mn*) ziehen, während an der Ventralseite lockeres, subcuticulares Gewebe stärker vertreten ist. — Auch in der vorderen Körperregion finden sich Zellkerne, aber nicht gerade zahlreich.

Am 23./11. setzte ich in einer PETRI-Schale *Ips typographus* Jungkäfer an frische Rinde in den Wärmeschrank bei 25° C. Einige vor Beginn des Versuches untersuchte Käfer zeigten den im Winterzustand befindlichen Ringelwurm, voll von Reservematerial und Fetttropfen. In der Leibeshöhle des Käfers fanden sich viele kleine Embryonen im ersten Stadium, unbeweglich oder träg, viele abgestorben. Nach ungefähr 10 Tagen untersuchte ich einige der warmgehaltenen Käfer, und in ihnen erschienen nun die Parasiten durchsichtiger; die Fetttropfen waren verschwunden, und der Wurm war beweglicher. Es fanden sich viele frisch abgelegte Eier in der Leibeshöhle, und das Receptaculum der Parasiten war mit lebhaft sich bewegendem Sperma gefüllt. Mit dem Beweglicherwerden und dem Fressen der Käfer waren also auch die Parasiten

lebendiger geworden und die Eiproduktion neu eingetreten. Auch die Embryonen in der Leibeshöhle waren nun zahlreicher und lebhafter; ein Teil befand sich schon in Häutung und war in den Enddarm des Käfers eingedrungen.

Da man in noch ganz jungen, gelben Käfern schon voll ausgebildete Ringelwürmer in Eiproduktion trifft, sie jedoch dann überwintern sieht, um im Frühjahr zu neuer Lebens- und Geschlechtstätigkeit zu erwachen, und da man ferner beobachtet, daß der reife Parasit erst dann abstirbt, wenn seine letzten Nachkommen schon über das erste Stadium ihrer Entwicklung hinaus sind, wahrscheinlich wohl dann, wenn das Sperma verbraucht ist, so erkennt man, daß dieser merkwürdige Nematode ein relativ langes Leben besitzt, das sich vielleicht bis auf 12 Monate oder noch etwas länger erstreckt. Er lebt daher wohl nicht so lange wie sein Wirt, der ein Lebensalter von zwei Jahren erreichen kann, aber immerhin ziemlich lange. Für *Allantonema mirabile* konnte ich ähnliches feststellen.

b) Die Larven des großen Ringelwurms,  
ihre Entwicklung zur freilebenden Generation des  
*Tylenchus contortus typographi* n. sp.

Aus den in beginnender Furchung abgelegten, verhältnismäßig kleinen Eiern (L. = 0,046 mm, Br. 0,017 mm) entschlüpfen nach kurzer Zeit die Embryonen, nachdem sie sich schon einige Zeit in der Eihülle bewegten. Sie finden sich zunächst in der Leibeshöhle des Käfers und zwar in größerer Menge im Abdomen, obwohl fast stets einige im Thorax, ja selbst vereinzelt im Kopf des Käfers zu finden sind. Bei starker Infektion schwindet der Fettkörper des Käfers allmählich fast ganz. Die Larven ringeln und schlängeln sich lebhaft und besitzen ein schwach abgesetztes Kopfende mit kleinem runden Mund, aus dem ein Stachel rasch aus- und eingeschoben werden kann; derselbe dient vielleicht besonders als Tastorgan. Der Mund zeigt sehr flache kleine Lippen, die nur bei stärkster Vergrößerung zu sehen sind (Fig. 8 a—d), jederseits sieht man am Kopf zwei hellere Flecke. Der schmale, nicht weiter ausgezeichnete Ösophagus ist von einem deutlichen Cuticularrohr durchzogen. Etwas vor der Übergangsstelle des Ösophagus in den mit Körnchen gefüllten Darm mündet das Excretionsorgan (Seitengefäß) mit dem Porus (*Por*). — Der Darm zieht bis nahe zum Schwanzende, ohne daß man bei jüngeren Larven einen After sehen könnte. Der After

sowie der dünne Enddarm werden erst nach der ersten Häutung, die in der Leibeshöhle des Käfers geschieht, sichtbar. Die Häutung verläuft so, daß die Cuticula abgelöst, aber im Leibe des Käfers noch nicht abgeworfen wird. Dies geschieht erst im Enddarm des Käfers oder nachdem der Wurm den Wirt durch den After verlassen hat. Nach der ersten Häutung erscheint der Kopf nicht mehr vom übrigen Körper abgesetzt, der Stachel und auch der Porus mit dem Gefäß werden deutlicher (Fig. 82e).

Interessant verläuft die Entwicklung der Geschlechtsanlage, die beim späteren ♂ früher und viel deutlicher eintritt als beim ♀.

Eine männliche Larve, die 0,161 mm lang und 0,008 mm breit ist, zeigt noch eine ganz ursprüngliche Geschlechtsanlage, die aus einer großen Urkeimzelle (*U. K. Z* Fig. 8 a) besteht, umgeben von einem feinen Epithel, das 2 kleine Kerne besitzt, je einen am Vorder- und Hinterpol der Urkeimzelle. Letztere ist groß mit großem Kern und deutlichem Nucleolus. Diese Anlage scheint darauf hinzuweisen, daß sowohl Urkeimzelle als das umgebende Epithel einerlei Ursprungs sind. In diesem Zustand sieht man in dem Wurm noch eine Menge kleiner Kerne, aber noch wenig Fetttröpfchen. Bei einer Länge der Larve von 0,23 mm und einer Dicke von 0,014 mm besteht die Geschlechtsanlage aus einem Zellenstrang, der etwa 0,04 mm von der Schwanzspitze entfernt beginnt und 0,09 mm hinter dem Kopfende endigt. Der Beginn liegt dem Schwanzende zugekehrt und besteht aus 3 Keimzellen, welche aus der Urkeimzelle entstanden sind. Die Keimzellen zerfallen hierauf in 2 längere Zellenreihen, die wohl Spermatogonien (*Spe. gon.*, Fig. 8 b) genannt werden müssen. Auf diesem Entwicklungsstadium ist die Menge dieser Spermatogonien am größten, sie verringert sich bei weiterer Entwicklung. Die Spermatogonien teilen sich wieder in je 2 kleinere Zellen, von denen in diesem Stadium erst ein kleines Häufchen vorhanden ist, das den Abschluß des gegen das Kopfende zu wachsenden Zellenstranges bildet, den wir nach dem vorliegenden Befund den „Hoden“ nennen dürfen. Das letzte gebildete Zellenhäufchen sind die ersten Spermatocyten (*Spe. cyt.*).

Wenn die Larve eine Länge von 0,276 mm bei einer Breite von 0,021 mm erreicht hat (Fig. 8 c), ist der Hoden bereits erheblich gewachsen. Man sieht am blinden Ende wieder die 3 großen Keimzellen, die durch das Auswachsen des Hodens fast bis in die Schwanzspitze zurückgedrängt worden sind. Auf diese folgt eine Reihe von Spermatogonien, welche sich hier schon weiter in eine

große Menge von Spermatocyten geteilt haben. Die Spermatocyten haben sich zum Teil schon weiter geteilt und eine große Menge Sperma erzeugt, welches in diesem Entwicklungsstadium schon die Hälfte des Hodens ausmacht, dessen Vorderende hier auch näher gegen das Kopfende gerückt ist. — Ein weiteres Entwicklungsstadium, das nicht abgebildet ist, zeigt dann den Hoden noch weiter in die Schwanzspitze und noch näher an das Kopfende (bis 0,046 mm) geschoben.

Die dargestellte Entwicklung des Hodens, dessen Wachstum gegen das Kopfende gerichtet ist, ist merkwürdig, da sie den Anschein erweckt, als sollte das gebildete Sperma dort seinen Austritt finden. Nun erfährt aber die Entwicklung des Hodens eine Änderung. Ziemlich nahe am Kopfende angelangt, biegt er caudalwärts um, wächst rasch in dieser Richtung aus, wobei er den proximalen Teil des Hodens mit dem blinden Ende aus dem Schwanzteil der Larve immer mehr gegen deren Mitte vorzieht. Nun beginnt auch die Ösophagusregion der Larve stärker zu wachsen, wodurch der Hoden gleichfalls vom Kopfende zurückgedrängt wird. — Die Larve ist nun 0,342 mm lang und 0,021 mm breit geworden.

Die proximalen Keimzellen des Hodens haben sich auf 4 vermehrt und vermehren sich später auf 5. Weitaus der größere Teil des Hodens wird von schon gebildetem Sperma ausgefüllt und bildet so eine Samenblase, die fast bis in das Schwanzende reicht und caudalwärts ohne deutliche Abgrenzung bleibt (Fig. 8d). — Die bisher geschilderte Entwicklung des Hodens geschieht schon vor der ersten Häutung. Nach der ersten Häutung ist der Hoden caudalwärts deutlich abgegrenzt (Fig. 8e), und der proximale Teil des Hodens bestehend aus Keimzellen, Spermatogonien und Spermatocyten, bildet jetzt einen verhältnismäßig kleinen Abschnitt, der in der Mitte des Larvenkörpers liegt. Der Ösophagusteil der Larve ist mächtig gewachsen, so daß der Hoden in die hintere Körperhälfte zurückgedrängt erscheint. Die Larve ist nun 0,368 mm lang und 0,023 mm breit. — Man sieht in ihr den mit Fetttropfchen gefüllten Darm, die Bauch- und Rückenlinie, den Porus, das Gefäß, auch den Nervenring und die Nervenzellen sowie viele Zellkerne im Schwanz. Die Muskulatur erscheint noch deutlicher als früher.

Bezüglich der Spermatocyten wäre zu erwähnen, daß sie nach ihrer Entstehung noch weitere Teilungen erfahren, doch ließen sich diese nicht deutlich verfolgen, — Die Spermatozoen sind außerordentlich klein und wahrscheinlich dreieckig. Auf diesem Ent-

wicklungsstadium nun wandern die Larven in den Enddarm des Käfers und verlassen ihn nach einiger Zeit durch den After. Sie gelangen so in den feuchten Mulm der Gänge des Borkenkäfers, häuten sich dort zum zweiten Male und werden hierauf zu Geschlechtstieren. Der Hoden des Männchens (Fig. 8f) ist mittlerweile noch gewachsen. Die Zahl der Keimzellen ist auf 7 gestiegen, 4 derselben liegen vor der Umbiegungsstelle des Hodens, die 0,131 mm vom Kopfende entfernt ist, 3 und der übrige Hoden hinter ihr. Die Zahl der Spermatogonien ist gering geworden.

Während die fast reifen Larven eine Länge von etwa 0,450 mm erreicht haben bei einer Dicke von 0,020 mm, sind die Geschlechtstiere länger, aber schlanker. Die Weibchen messen 0,50—0,52 mm, die Männchen etwa 0,42 mm. Die Geschlechtstiere zeigen einen wohldifferenzierten Stachel (Fig. 7), der sich in einem Mundrohr auf und ab bewegt. Er ist distal fein zugespitzt und zeigt — wenn in Ruhe — in der Höhe des vorderen Mundrohres deutlich kleine Verdickungen und am proximalen Ende 3 größere Knöpfchen. Der anschließende Ösophagus (Fig. 5b) besitzt eine wenig deutliche Anschwellung, hinter welcher der Nervenring und die Nervenzellen liegen. Vor seinem nicht scharf begrenzten Übergang in den Darm ist der Ösophagus noch etwas erweitert. Das Ösophagusrohr ist stets deutlich und meist etwas gewunden. Der Darm zeigt unscharf begrenzte Zellen mit großen Kernen und feinen Körnchen. Er mündet beim Weibchen mit einem wenig deutlichen Afterspalt 0,021 mm vor der abgerundeten Schwanzspitze (Fig. 5a). Der Porus findet sich in der Höhe des Bulbus. — Die Seitenlinie ist breit und die feine Cuticularringelung wird in ihrer Region undeutlich. — Der Ösophagus des Männchens ist 0,092 mm lang, der Stachel 0,009 mm. Die Entfernung des Porus vom Mund beträgt 0,054 mm. Die männliche Geschlechtsöffnung liegt 0,019 mm vor der Schwanzspitze. Spicula (Fig. 9a u. b) sind 2 gleichgroße und gleichgeformte vorhanden. Sie sind gespreizt gelagert, 0,014 mm lang und zeigen an der Mitte ihrer Bauchseite je eine stumpfe Vorragung. An ihrem Distalende findet sich ein kleines akzessorisches Stück. — Der Schwanz, welcher in eine etwas verbreiterte Spitze ausläuft, wird von einer zarten Bursa, welche von keinen Papillen gestützt ist, umspannt. Die Geschlechtsöffnung besitzt 2 Lippen, welche sich zu einem etwas erhabenen Kegel schließen. Von ihr bis zur Schwanzspitze sieht man bei Betrachtung in Ventralansicht eine feine Linie, die eine mittlere Verdickung zeigt. Bei seitlicher Betrachtung sieht

man vor der Geschlechtsöffnung eine schwache Einsenkung und hinter ihr in gleicher Entfernung eine schwache Erhebung.

Das Weibchen (Fig. 5a) ist etwa 0,570 mm lang, der Stachel 0,01 mm und kräftiger als beim Männchen. Die Geschlechtsröhre ist weniger deutlich als beim Männchen. In ihrer Mitte bemerkt man abgelöste Eier, und das Distalende bildet ein großes Receptaculum (*Rec*) (0,167 mm lang), das dicht mit Sperma gefüllt ist. Die Vulva (*vu*) liegt nur 0,046 mm vor der abgerundeten Schwanzspitze. — Der Ösophagus ist etwas länger als beim Männchen und der Porus 0,069 mm vom Mund entfernt.

Wie beim ausgebildeten Weibchen die Geschlechtsröhre nicht besonders deutlich erscheint, so läßt sich auch ihre Entwicklung nicht gut verfolgen. In der Larve findet sich in einiger Entfernung vom Schwanzende ein Komplex kleiner Kerne verstreut in granuliertem Plasma; ebensolche Kerne finden sich auch noch kopfwärts. Der Darm und der Raum unter der Cuticula ist dicht mit Fetttropfchen gefüllt, wodurch die Durchsichtigkeit verringert wird.

Bemerkenswert ist, wie sehr auch die freilebende kleine Generation des großen Parasiten, die doch als die ursprüngliche zu betrachten ist, morphologisch und biologisch verändert worden ist. In erster Linie betrifft diese Veränderung die Fortpflanzungsorgane, welche sich durch außerordentliche Produktivität auszeichnen. Das Männchen erzeugt ungeheure Spermamengen, und das große Receptaculum des Weibchens ist mit einer erstaunlichen Spermamasse erfüllt. Ösophagus und Darm sind wenig entwickelt. Es scheint nur flüssige Nahrung aufgenommen zu werden, da ich nie feste Partikeln im Darm sah. Im Leib dieser Nematoden finden sich allenthalben viel Kerne, so daß es den Anschein hat, daß auch hier die Leibeshöhle durch ein Syncytium ausgefüllt wird.

Die eben beschriebenen freilebenden Geschlechtstiere sind träge, schlängeln sich in den sonderbarsten Verkrümmungen und sind gegenüber dem großen Parasiten ganz unscheinbare Tierchen. Wegen der Bildung ihres Bohrstachels, der ebenso gebaut ist wie der des Parasiten, sowie der Bildung des Ösophagus wegen, nach der zarten papillenlosen Bursa dürfte dieser Nematode dem Genus *Tylenchus* BASTIAN (cf. I) zuzuzählen sein, welches Genus BRAUN (II) als synonym mit dem Genus *Anguillulina* GERVAIS et VAN BENEDEN betrachtet. Die Ausbildung des Ösophagus zeigt allerdings einige Verschiedenheit von dem typischen *Tylenchus*, die jedoch wohl auf parasitische Rückbildung zurückzuführen sein wird.

Da die freilebende Generation die ursprüngliche, die parasitische die sekundäre ist, so dürfte es wohl richtig und notwendig sein, den ganzen Generationszyklus nach der freilebenden Generation zu benennen und dem Genus *Tylenchus* BAST. zuzuzählen.

Ich konnte die freilebende Generation mehrfach aus den Embryonen züchten, welche ich dem Enddarm des Käfers entnahm. Die Tiere werden am besten in Wasser gesetzt, in das man einige Nährlösungen gibt, wie Eiweiß-Salzlösung oder etwas Rindenextrakt. Die im Enddarm schon weit entwickelten Larven werden in 7—10 Tagen zu Geschlechtstieren, indem sie sich im Mulm oder in der Lösung des Zuchtglases noch einmal häuten. Aber auch die Tiere, welche noch in der Leibeshöhle sich befinden, lassen sich durch vorsichtige Behandlung, die allerdings langwierig und zeitraubend ist, zum Teil zu Geschlechtstieren heranziehen.

Bei Untersuchung des Mulms wird man diese Tiere unschwer finden, wenn man sie einmal kennt. Man unterscheidet sie schon an ihrer charakteristischen Art, sich zu schlängeln. Immerhin aber ist es gut, sie bei etwa 200facher Vergrößerung unter dem Mikroskop zu untersuchen, denn es gibt ähnliche Formen, mit denen eine Verwechslung möglich ist. Da sich im Mulm meist eine Menge Rhabditiden finden, ziehen diese durch ihre Größe und Beweglichkeit vor allem die Aufmerksamkeit auf sich, und man ist anfänglich geneigt, die kleinen unscheinbaren freilebenden Geschlechtstiere des *Tylenchus contortus* nicht zu beachten und für Larven zu halten.

Was aus den kleinen Geschlechtstieren weiter wird oder aus ihren Nachkommen, konnte ich leider bisher noch nicht feststellen. Sie sind schwer zu halten und sterben leicht ab. Obwohl die Weibchen alsbald nach der Begattung, die ich allerdings nicht beobachtete, sich sehr stark mit Sperma füllen und obwohl große abgelöste Eier im Ovar zu sehen waren, konnte ich die Eiablage nicht beobachten und keine abgelegten Eier finden, die übrigens wegen ihrer Kleinheit leicht zu übersehen sein werden. Vielleicht gelingt es mir noch, Aufschluß über das weitere Verhalten dieser Tiere zu bekommen und über die Art ihrer Einwanderung in den Wirt. Es scheinen folgende Möglichkeiten zu bestehen:

1. Die Tiere begatten sich, das Weibchen legt Eier, a) aus diesen Eiern entstehen Larven, welche in den Käfer einwandern. b) Die Eier sind hart genug und werden vom Käfer oder dessen Larve gefressen; die Larve des Parasiten wandert dann aus dem Darm in die Leibeshöhle des Käfers — darauf hinzielende Beobachtungen konnte ich nicht machen.

2. Das Weibchen füllt sich mit Sperma a) durch Begattung (das wahrscheinliche), b) durch Selbsterzeugung von Sperma (was beim noch Vorhandensein der Männchen als die erste Stufe zur protandrischen Hermaphroditie und zum allmählichen Wegfall der Männchen zu betrachten wäre) und wandert in diesem Zustand in den Käfer ein.

v. LINSTOW (XI) erwähnt kurz aus *Ips typographus* L. einen Parasiten und gibt ohne weitere Beschreibung nur an, daß er wie das von LEUCKART beschriebene *Allantonema* in einer Hülle liege, umspinnen von einem feinen Tracheennetz, was ihn veranlaßt, den Nematoden *Allantonema* zuzuzählen. Die Identität dieses von v. LINSTOW so genannten *Allantonema* mit dem hier beschriebenen Parasiten kann sich nur auf LINSTOW's Angabe stützen, daß er in eine von Tracheen durchzogene Membran gehüllt sei, und zwar um so mehr, als die Nematodenform, welche v. LINSTOW für die Larve seines *Allantonema* hält, dessen Larve nicht ist, überhaupt in der Leibeshöhle des Käfers nicht vorkommt, sondern nur im Mulm der Käfergänge. Es ist offenbar das Weibchen des *Tylenchus macrogaster*, der später noch beschrieben wird. Ebenso wenig trifft zu, daß die Larven des Parasiten aus der Leibeshöhle unter die Flügeldecken des Käfers einwandern, wie v. LINSTOW in jener Abhandlung angibt. Die Larven verlassen den Käfer stets durch den Darm und gelangen dann in den Mulm, nie unter die Flügeldecken des Käfers. Die dort befindlichen Nematodenlarven sind ganz anderer Natur.

In ähnlicher Weise wie durch v. LINSTOW wurden die Larven der *Filaria rigida* v. SIEB. von MONIEZ mit einer freilebenden Rhabditis in Verbindung gebracht, wobei MONIEZ auch der Meinung war, daß die Larven der *Filaria* aus der Leibeshöhle des *Aphodius fimetarius* L. unter dessen Flügeldecken gelangen, wo aber nur die Larve einer Rhabditis zu finden ist. Diesen Irrtum hat ZUR STRASSEN (XVII) in seiner Abhandlung über *Bradynema rigidum* berichtigt.

Es ist merkwürdig, daß die Annahme, die Larven der Leibeshöhlenparasiten wanderten unter die Flügeldecken ihrer Wirte aus, sich immer wiederholt, obwohl sie niemals durch einen Beweis gestützt wurde. Der erste, der diesen Irrtum beging, war LEUCKART, worauf weiterhin noch näher eingegangen wird.

Unter den Flügeldecken des *Ips typographus* finden sich allerdings Nematodenlarven. Aus einer derselben wird ein schöner *Diplogaster*, der aber wiederum mit dem von v. LINSTOW beschriebenen und abgebildeten nichts zu tun hat.

Um dies klar zu machen, ist es nötig auf die Art, wie v. LINSTOW seinen Zuchtversuch anstellte, einzugehen.

v. LINSTOW nahm an, daß die Nematoden aus der Erde in die Borkenkäfergänge einwandern, da, wie er meint, die Baumstämme, die befallen werden, zumeist am Boden liegen. Er meinte daher den Zuchtversuch so anstellen zu müssen, daß er Erde mit Rindenstücken vermischte und annahm, daß sich jetzt die unter den Flügeldecken der Käfer befindlichen Nematodenlarven entwickeln würden. Dabei bedachte er nicht, daß aus der Erde beliebige dort freilebende Nematoden in den Versuch gelangen könnten, und nicht, wie sehr vorsichtig man bei derartigen Zuchtversuchen überhaupt sein muß. Es ist dabei auch zu bedenken, daß die Parasiten sich durch eine lange Zeit an ihren Wirt spezifisch angepaßt und ihre Lebensweise dementsprechend verändert haben, so daß es wenig wahrscheinlich ist, daß diese Parasiten, wie auch die anderen mit dem genannten Käfer vergesellschafteten Nematoden, in die Erde, aus der sie ja wohl vor langen Zeiten in die Gänge des Borkenkäfers und in diesen selbst eingewandert sein werden, zurückkehren sollten. Sie sind dazu wahrscheinlich gar nicht mehr imstande; auch wäre es für ihre Ernährung und weitere Fortpflanzung nicht zweckdienlich.

v. LINSTOW hat den in *Ips typographus* L. parasitierenden Nematoden *Allantonema* und, da er als freilebende Generation einen *Diplogaster* haben sollte, *Allantonema diplogaster* genannt.

Der Parasit hat mit *Allantonema* nur gemein, daß er gelegentlich von einer Hülle und Tracheen umgeben ist, sonst nichts. Diese Encystierung, die durch den Käfer geschieht, kann aber unter Umständen wohl auch bei anderen Parasiten geschehen, ist also wohl kaum etwas Spezifisches für das Genus *Allantonema*. Demnach muß dieser Gattungsname in Wegfall kommen. Sollte die frei in der Leibeshöhle lebende Form und die in ein Tracheennetz eingesponnene ein und dieselbe Species sein, so müßte ihr Name lauten: *Tylenchus diplogaster* v. LINSTOW. Sollte es sich erweisen, daß es zwei Species sind, hat für die freie Form der von mir gegebene Name, für die andere der eben erwähnte Gültigkeit.

## 2. *Tylenchus dispar typographi* n. sp., der gerade Eierwurm.

### a) Die parasitische Generation.

In der Leibeshöhle von *Ips typographus* L. findet sich neben dem Ringelwurm noch ein weiterer Nematode, der mehr gestreckt oder bogenförmig gekrümmt, entweder ziemlich gleich dick oder in seiner Mitte durch die starke Entwicklung des Geschlechtsapparats aufgetrieben ist, ein Tier, das in gewissen Fällen lebhafter erscheint, meist jedoch wenig Bewegung zeigt, da es auf der Höhe seiner Geschlechtsreife zum großen, ja größeren Teil mit Eiern dicht gefüllt ist, und wegen seiner gerade gestreckten Form nannte ich es besonders im Gegensatz zum „großen Ringelwurm“ den „geraden Eierwurm“.

Dieses merkwürdige Tier bevölkert oft in kolossalen Mengen die Leibeshöhle des Käfers, ich zählte öfter 200—300 Weibchen nebst einer großen Zahl Männchen. Das Weibchen erinnert sehr an *Bradynema rigidum* v. SIEB., das ZUR STRASSEN (XVII) genauer beschrieben hat, besonders durch seine Form sowie dadurch, daß die Leibeshöhle der Parasiten völlig durch ein Syncytium, mit großen Kernen, ausgefüllt wird. Doch ist manches in der Anatomie und Biologie verschieden. Er findet sich viel seltner als *Tylenchus contortus*, jedoch stets in viel größerer Zahl. Vielfach kommen beide Parasiten zugleich vor.

Die parasitische Generation des *T. dispar* ist auffallenderweise zweigeschlechtlich. Die beiden Geschlechter sind in der Größe ganz bedeutend verschieden.

Die Größe der Weibchen schwankt bedeutend nach dem Grad ihrer Entwicklung. Die jungen Weibchen wachsen offenbar nach der Begattung noch stark, denn man findet solche mit schon gefülltem Receptaculum, die nur 0,5 mm Länge zeigen, während andere auf gleichem Stadium der Entwicklung der Geschlechtsorgane schon fast 1 mm lang sind. Die größten Weibchen maßen über 1 mm und waren etwa 0,08 mm dick. Maße von Weibchen, die zugleich in einem Käfer sich fanden, betragen: 0,721, 0,649, 0,551, 0,487, 1,057, 0,730, 0,417, 0,812, 0,828, 1,3 mm.

Männchen wie Weibchen sind durch das parasitische Leben wesentlich verändert, das Weibchen natürlich mehr. Sie können, aus der Leibeshöhle ihres Wirtes in Nährlösungen gebracht, ebenso wenig wie der Ringelwurm längere Zeit am Leben erhalten werden. Nach etwa 12 Stunden sind alle am Absterben. Die Form des

Weibchens (Fig. 12) ist im allgemeinen gestreckt, gleichbreit, gegen das Kopfende verbreitert und gegen das Schwanzende verschmälert, oft auch in der Mitte bauchig aufgetrieben. Ein funktionierender Darm ist nicht mehr vorhanden, auch Reste eines solchen, wie beim Ringelwurm, fehlen. Der After ist rückgebildet; bei sehr starken Vergrößerungen aber sieht man kurz vor dem Schwanzende eine feine Linie von außen nach innen ziehen, die vielleicht die Stelle des ursprünglich vorhandenen Enddarmes bezeichnet (Fig. 12 *L*). Die Mundöffnung ist noch vorhanden. Sie liegt auf einem Mundkegel (*M. K*), der vorgeschoben und zurückgezogen werden kann. Dieser Kegel steht in der Mitte des breiten Kopfendes. An die Mundöffnung setzt sich ein kurzes Mundrohr und an dieses ein Ösophagus, der aber kurz ist und sehr verändert erscheint, indem er sich in eine lockere zellige Masse verwandelt hat (Fig. 16 *Oes*, auch Fig. 12 u. 13). Im Mundrohr steckt ein wohldifferenzierter *Tylenchus*-Stachel (Fig. 15 *St*), der beim Weibchen 0,011 mm lang ist und im Mundrohr rasch hin und her bewegt und über den Mundkegel hinausgestreckt werden kann. Ob dieser Stachel nicht mehr als Tastorgan dient als zum Stechen und Bohren, mag dahingestellt bleiben. Dicht hinter dem Kopfende findet man um den veränderten Ösophagus gehäufte Nervenzellen (Fig. 16 *NZ*). Hinter diesen und umgeben von ihnen beobachtet man noch einen Nervenring. Das Excretionssystem ist erhalten und bei jüngeren Tieren deutlicher als bei älteren. Bei ersteren kann man das Gefäß bis in  $\frac{1}{3}$  der Körperlänge verfolgen. Es mündet mit einem stets deutlichen Porus (*Por. Sg* auf Fig. 12, 13, 15), der auffallenderweise dicht an der Kopfspitze, beim Weibchen neben dem Mundkegel, beim Männchen etwas hinter diesem liegt. Ich füge gleich hinzu, daß sich auch die Larven und die freilebende Generation durch diese charakteristische Lage des Porus auszeichnen.

Eine Leibeshöhle fehlt. Sie wird erfüllt durch eine Plasmamasse ohne wahrnehmbare Zellgrenzen, also ein Syncytium, wahrscheinlich sekundärer Natur, in welchem große Kerne gelagert sind, die einen Durchmesser von 0,004 mm erreichen (Fig. 16 *Sy*, *Sy. Ke*, auch Fig. 12, 13). Dieses Syncytium dient wohl einerseits der Verarbeitung und Umsetzung der Nahrung, andererseits der Speicherung, denn man findet das Plasma besonders in der Nähe der Cuticula blasig, und dort dürften Fetttropfen und -körnchen gespeichert werden. Die auffallende Häufung von Kernen in der Nähe der Cuticula

dürfte mit der Aufnahme und Verarbeitung der Nahrung zusammenhängen.

Bei jungen Tieren füllt das Syncytium den ganzen Körper, bei älteren nimmt das Geschlechtsorgan den größeren Teil des Körpers ein, wodurch das Syncytium auf den vorderen Körperabschnitt und den Schwanzteil beschränkt wird. Die Seitenlinien sind sehr breit (0,035 mm breit bei einer Gesamtbreite des Tieres von 0,060 mm) und weisen in unregelmäßiger Anordnung Kerne auf. Die feine Ringelung der Cuticula erscheint in ihr unterbrochen. Letztere ist sehr dünn, kaum 0,001 mm dick. Im optischen Längsschnitt sieht man auf eine anscheinend homogenere und hellere Schicht nach innen eine Schicht folgen, in welcher in annähernd regelmäßiger Folge breitere dunklere und schmalere hellere Stellen abwechseln. Von den dunkleren Stellen scheinen äußerst feine Kanäle nach außen zu führen (Fig. 14). Diese Struktur der Cuticula scheint mit der feinen Querringelung insofern in Zusammenhang zu stehen, als mit den vorerwähnten schmälere, helleren Stellen die Querringelung in Verbindung zu stehen scheint. Die Cuticularsubstanz dürfte abwechselnd verschiedene Dichte besitzen und daraus auch sich ihre leichte Durchlässigkeit für verschiedene Farbstoffe wie Methylenblau und andere sich erklären. Sie ist also sehr permeabel und geeignet, Nahrungsstoffe nach innen durchtreten zu lassen.

Der weibliche Geschlechtsapparat (Fig. 12 u. 13) besteht aus Ovar, Receptaculum und Uterus, welcher durch eine Vagina in die Vulva mündet, die 0,05 mm vor der mehr oder weniger stumpf abgerundeten Schwanzspitze liegt. Je jünger das Weibchen ist, desto einfacher ist der Verlauf der Geschlechtsröhre. Je reifer das Weibchen ist, desto komplizierter gestaltet sich die Aufwicklung des Stranges, besonders des Ovars, während der Uterus sich nach und nach immer mehr mit Eiern füllt und schließlich den größeren Teil des Tieres einnimmt. Dadurch wird das Ovar mit dem Keimfach immer mehr in die vordere Körperregion gedrängt (vgl. Fig. 12 u. 13). Die Windungen des Ovars sind meist viel komplizierter als in den Abbildungen dargestellt. Das Ovar ist von gewöhnlicher Beschaffenheit, im Keimfach finden sich sehr viel Oogonien, die einfach gehäuft sind, ohne Rhachis, und im weiteren Verlauf reihen sich die abgelösten Eier vor dem Receptaculum (*Rec*). Dieses ist groß und gegen Ovar und Uterus (*U*) abgesetzt, doch ohne besondere Kennzeichen. Der Uterus zeigt beim jungen Weibchen (Fig. 13) wulstige Epithelzellen, die sich später — bei der Anfüllung

des Uterus mit Eiern — dehnen und kaum mehr sichtbar sind (Fig. 12). Die Vulva ist ein deutlicher, von zwei Lippen umgebener Querspalt, an den sich eine kurze Vagina anschließt. — Auf der Höhe der Geschlechtsreife füllt sich der Uterus derart mit Eiern, daß er fast das ganze Tier ausfüllt und bis an das Kopfende reicht, so daß das Ovar nicht nur kopfwärts, sondern auch seitlich abgedrängt wird. Dabei wird der ganze übrige Körperinhalt aufgebraucht und das Tier immer unbeweglicher. — Die befruchteten Eier entwickeln sich im Uterus, und der Embryo schlüpft hier schon aus. Er verläßt schließlich durch die Vulva das Muttertier, ein Vorgang, den ich oft beobachten konnte und auch im Präparat festhielt. Schließlich wird das Weibchen ein bewegungsloser Eierschlauch, in dem nur noch die Brut Leben zeigt und sich innerhalb der Haut der Mutter weiter entwickelt. Einzelne Embryonen können ein bedeutendes Wachstum zeigen, indem sie sich von unbefruchteten sich nicht entwickelnden Eiern nähren.

Unter der Cuticula, in lockeres Gewebe eingebettet, finden sich oft Ansammlungen von Reservestoffen in Form kleiner gelblich-grünbrauner Fettröpfchen und Körnchen (*K*, Fig. 12), welche die Durchsichtigkeit herabsetzen.

Das Männchen (Fig. 15) ist, erheblich kleiner als das Weibchen: 0,3—0,4 mm lang, 0,01 bis selten 0,018 mm dick, dabei viel schlanker als die reifen Weibchen. Seine Gestalt ist gleichbreit, nur vorn meist verbreitert, hinten verschmälert.

Der Mund liegt hier nicht auf einem Mundkegel, sondern zwischen flachen Lippen (*Li. 3*). Der Stachel bleibt etwas kleiner als beim Weibchen. Der Ösophagus (*Oes*) erscheint, insbesondere bei jüngeren Männchen, deutlicher als beim Weibchen, doch endet er auch hier ohne Grenze, sich verlierend. Ein Darm fehlt. Der Excretionsporus (*Por*) liegt nicht so nahe am Mund wie beim Weibchen, sondern in der Höhe des proximalen Stachelendes. Von ihm aus kann man das Seitengefäß eine Strecke weit verfolgen. Das Leibeshöhlensyncytium findet sich auch hier; doch zeigt es weniger und kleinere Kerne. Es wird hier, wie beim Weibchen, durch die Ausdehnung des Geschlechtsorgans auf die Leibeswand, die vordere Körperregion und den Schwanzteil beschränkt.

Im vorderen Körperteil, nicht weit hinter dem Aufhören des Ösophagus, fand ich bei einigen jüngeren Männchen drei ansehnliche granulirte Zellen, über deren Bedeutung ich nichts aussagen kann (Fig. 15 *G. Z.*). — Die Cuticula ist sehr dünn, fein geringelt und

erhebt sich seitlich zu einer Seitenmembran (*S. M.*), die vorne im ersten Körperviertel bauchwärts beginnt und hinten bis an den stumpf abgerundeten Schwanz reicht.

Der Hoden ist einfach gebaut. Er reicht bei erwachsenen Männchen mehr oder weniger bis in den Kopfteil; bei jüngeren ist er auf die hintere Körperhälfte beschränkt. Die Geschlechtsöffnung liegt 0,02 mm vor der Schwanzspitze. Sie enthält zwei gleichgroße schwach gebogene Spicula (*Spic*) mit stärker verbreitertem proximalem Ende und von 0,011—0,012 mm Länge. Ein kleines akzessorisches Stück ist vorhanden. Eine Bursa fehlt, ebenso auch Papillen.

Die Haltung der Männchen, die meist weniger beweglich sind als die Weibchen, ist darin charakteristisch, daß ihr Schwanzteil meist ganz eingeringelt ist.

---

*Tylenchus dispar* lebt stets frei, ohne jede Hülle, in der Leibeshöhle des Käfers. Man findet ihn am häufigsten im Abdomen, weniger im Thorax. Ein charakteristisches Merkmal ist im allgemeinen sein seltnes, aber dann massenhaftes Vorkommen. Wenn er in einer Zahl von 200—300 Weibchen die Leibeshöhle des Käfers bewohnt, so ist in kurzer Zeit dessen Fettkörper aufgezehrt. Der Käfer wird entkräftet, seine Geschlechtstätigkeit nimmt ab. Tausende von Nematodenlarven füllen dann das Abdomen und wandern schließlich in den Enddarm, den sie prall erfüllen, was leicht den Tod des Käfers herbeiführt.

Das Weibchen besitzt eine gewisse Ähnlichkeit mit dem von ZUR STRASSEN (XVII) genauer beschriebenen *Bradynema rigidum* v. SIEB. Aber das Vorhandensein einer Mundöffnung, in welcher sich ein wohldifferenzierter Stachel bewegt, ferner das Auftreten von Männchen, bei einer derartigen parasitischen Nematodenart eine jedenfalls auffallende Erscheinung, sowie der Zusammenhang dieser zweigeschlechtlichen parasitischen Generation mit einer kleinen freilebenden ebenfalls zweigeschlechtlichen, welche dem Genus *Tylenchus* angehört, sind Unterschiede genug, die wenigstens einer näheren Verwandtschaft widersprechen.

Die Larven finden sich in größter Zahl im Abdomen, weniger zahlreich im Thorax, zuweilen sogar im Kopf. Die Larven (Fig. 18 a u. b) sind schlank und sehr beweglich, ihr Darm zeichnet sich schon in frühem Stadium durch Anhäufung von Fettröpfchen aus. Von denen des *Tyl. contortus* unterscheiden sie sich sofort durch das

abgestutzte Schwanzende, das dorsal eine fingerförmige papillenartige Bildung trägt, die um so kleiner erscheint, je größer das Tier wird, endlich durch den nicht abgesetzten Kopf. Die Larven sind kurz nach der Geburt noch nicht 0,2 mm lang. Sie wachsen rasch heran. Bei den zu Männchen sich entwickelnden Larven tritt die erste Häutung bei einer Körperlänge von 0,23 (auf 0,012 Breite) auf, bei den späteren Weibchen erst bei einer Länge von 0,31 auf eine Breite von 0,015. Sie werfen aber die erste Larvenhaut noch nicht ab, sondern behalten sie über sich, ebenso wie die Larven des Ringelwurmes, was verschiedentlich auch von ähnlichen Parasiten beschrieben worden ist. Nach der ersten Häutung er-



Fig. A. Nematoden aus dem aufgeschnittenen Darm des Borkenkäfers dringend. *D* Enddarm des Käfers, innen noch Larven. *L* Larven des Parasiten, die aus dem Käferdarm hervordringen. *M* Parasiten-Weibchen des *Tylenchus dispar*. *T* Trachee mit Stigmenansatz.

kennt man an den Larven schon wesentlich mehr. Die Schwanzpapille (Fig. 18b) hat sich erhalten. Vor allem fällt auf, daß der Darm, der den ganzen Körper vom Ösophagus, der keine besonderen Kenn-

zeichen bietet, bis zum Schwanz durchzieht, wegen dicht gereihter Fettröpfchen undurchsichtig ist. Der Porus sowie das Gefäß sind deutlich sichtbar. Ersterer (*Por*, Fig. 18a) mündet am Kopf, in der Höhe des distalen Stachelendes. Der Mund zeigt eine flache Lippenbildung (*Li*). Um den Ösophagus finden sich wenig deutliche Zellen; ebenso ist der Schwanz von Zellen erfüllt (Fig. 18a u. b, *Schwz*).

Im hinteren Körperteil liegen ventral vor dem Schwanz eine Anzahl hellerer Zellen, welche den Darm dorsal drängen. Dies ist die Geschlechtsanlage. Nachdem die Larven in diesem Zustande noch einige Zeit in der Leibeshöhle gelebt haben und gewachsen sind, wandern sie, wie hervorgehoben, in den Enddarm des Käfers ein und füllen ihn oft auf eine Strecke von mehreren Millimetern prall aus. Im Enddarm werfen sie zum Teil die erste Larvenhaut ab, gelangen dann in den Mulm der Käfergänge, niemals aber unter die Flügeldecken. Im Mulm entwickeln sie sich zu Geschlechtstieren nach einer zweiten Häutung, die bei künstlicher Züchtung im Verlauf von 7—10 Tagen eintritt. Da auch bei der 2. Häutung die 2. Larvenhaut einige Zeit, wie zum Schutz, nicht abgeworfen wird, kann man das fertige Geschlechtstier, das wieder andere Merkmale zeigt als die Larve, in der die charakteristische Schwanzpapille tragenden Larvenhaut stecken sehen. Die Larven scheinen im Mulm keine Nahrung mehr zu sich zu nehmen, denn das Reservematerial des Darmes schwindet bis zu ihrer Entwicklung. Sie nehmen etwas an Länge, nichts an Dicke zu. Vor ihrer definitiven Entwicklung zu Geschlechtstieren zeigt sich auch der Afterspalt.

#### b) Die freilebende Generation.

Nach der 2. Häutung sind die Larven zu Geschlechtstieren (Fig. 17a u. b und 19) geworden, denen die fingerartige Papille fehlt.

Das Weibchen zeigt eine ungefähre Länge von 0,35 mm bei einer Breite von 0,014 mm in der Mitte (Fig. 17a u. b).

Der Mundstachel, der schon nach der ersten Häutung differenzierter erschien, zeigt sich nun als ein 0,008 mm langer, sehr spitzer Saugstachel (Fig. 17a *St*), der innen hohl ist und an seinem proximalen Ende drei längliche Verdickungen zeigt, denen sich das Ösophagusrohr anschließt. Der Ösophagus hat eine bestimmtere Gestalt angenommen; er weist 0,04 mm hinter dem Mund eine verbreiterte hellere, also wohl fein fibrilläre Stelle auf, um dann wieder in einen engeren Teil überzugehen. Die Übergangsstelle des Öso-

phagus in den Darm ist etwas verbreitert, aber undeutlich (Fig. 19). Hinter der Anschwellung liegt der Nervenring mit Nervenzellen.

Der Verlauf des Darmes sowie auch der Geschlechtsröhre läßt sich nicht sehr deutlich verfolgen, da eine breite Seitenlinie mit Körnern und großen Kernen (Fig. 17a u. b *SLK*), die länglich sind (0,008 mm lang und 0,0034 mm breit) oder rund (0,006 mm Durchmesser), außerdem viele den Leibesraum füllende Zellkerne und eine Seitenmembran die Durchsicht behindern und den genauen Verlauf der zarten und sehr durchsichtigen inneren Organe schwer feststellen lassen.

Das Ovar ist caudalwärts umgebogen und enthält im weiteren Verlauf viele abgelöste Eizellen. Der After liegt 0,01 mm hinter der Vulva, welche ihrerseits 0,036 mm von der stumpfrunden Schwanzspitze entfernt ist.

Die Cuticula ist fein geringelt.

Das Männchen (Fig. 19) ist ca. 0,3 mm lang und 0,009 mm dick, kleiner, schlanker und durchsichtiger als das Weibchen. Es enthält weniger Kerne als letzteres. Dafür sind um den Ösophagus helle Zellen gehäuft, ebenso wie im Schwanz.

Der Stachel ist schwächer als beim Weibchen. Der einfach umgeschlagene Hoden (*H*) ist in seinem größten Teil von Sperma erfüllt. Die Geschlechts(After)öffnung liegt 0,023 mm vor der Schwanzspitze. Es sind zwei gleichgroße Spicula von 0,011 mm Länge vorhanden, die am proximalen Ende ösenartig erweitert, sonst einfach gebogen und mit einem kleinen akzessorischen Stück versehen sind.

Die Seitenmembran (*S. M*) des Männchens ist sehr kräftig und merkwürdigerweise stellenweise verdickt und erhöht, so daß der Wurm in verschiedenen Lagen, wenn man ihn dreht, buckelig aussieht. Vorn beginnt die Seitenmembran undeutlich, bleibt aber nach hinten stets deutlich und geht über die Schwanzspitze (*c*) in die der anderen Seite über. Eine Bursa fehlt.

Es gelang mir, die freilebende Generation aus den Larven, die ich dem Enddarm des Käfers entnahm, auf gleiche Weise wie die Larven des Ringelwurmes künstlich zur Entwicklung zu bringen. Die Züchtung nahm ich teils in Leitungswasser vor, das die Larven, wenn sie einmal im Enddarm waren, ganz gut vertragen, teils in physiologischer Salzlösung, teils in Eiweißlösung oder Eiweiß-Salzlösung; auch wurden die genannten Lösungen zuweilen mit Fichtenrindenextrakt gemischt. Die Tiere gedeihen in allen Lösungen,

doch, wie es schien, am besten in Salzlösung mit Eiweiß. Es ist nicht gerade leicht, dies ganz richtig festzustellen, weil sich oft Bakterien, Flagellaten oder Hefezellen oder alle zusammen einstellen und die Zuchten gefährden. Es ist daher notwendig, alle 2—3 Tage die Flüssigkeit völlig zu erneuern, was sehr zeitraubend ist, besonders dann, wenn eine Reihe von Parallelversuchen in gleicher Weise zu behandeln ist. Die Ablage der Eier und ihre Weiterentwicklung konnte ich auch bei dieser Art nicht beobachten. Es war mir bisher wohl nicht gelungen, die dazu nötigen Umstände richtig herbeizuführen. Eines aber ließ sich sicher feststellen, daß die Larven der Parasiten, aus dem Darm des Wirtes in den Mulm gelangt, nur dann sich leicht und in größerer Zahl zu geschlechtsreifen Tieren entwickeln, wenn der Mulm genügend feucht ist. Es werden daher an feuchten Brutorten mehr infizierte Käfer zu finden sein als an trockeneren. Der Umstand, daß es für vorliegende Nematodenart charakteristisch ist, daß die Infektion ziemlich selten vorkommt, daß aber dann stets eine große Menge von Parasiten auftritt, weist darauf hin, daß die Eiablage des Weibchens entweder auf den Käfer von außen stattfindet oder daß das Weibchen sogar aktiv in ihn eindringt und hier die Eier ablegt.

Die Charaktere der freilebenden Generation sprechen für ihre Zugehörigkeit zur Gattung *Tylenchus* BAST.; ich nenne sie *Tylenchus dispar typographi*.

### III. Wohnungseinmieter bei *Ips typographus* L.

Freilebende Nematoden, die sich an das Leben in dem nahrungsreichen Mulm der Borkenkäfergänge, bestehend aus feinem Genagsel und Faeces, angepaßt haben. Sie entwickeln besondere Larvenformen, die Dauerlarven, die sich vom Käfer von einer Wohnung in die andere übertragen und die Art im Mulm der neuen Wohnung wieder in vielen Generationen erstehen lassen.

Diese Nematoden haben sich an das Leben bei den Borkenkäfern angepaßt und wohl mit diesen zu verschiedenen Arten weiterentwickelt.

## A. Die Dauerlarve im Darm des Käfers.

## 1. Beschreibung dieser Larve.

(Fig. 25a u. b.)

Außer den Larven der Leibeshöhlenparasiten, die den Enddarm des Käfers als Durchgangsstation für die Auswanderung in den Mulm benutzen, findet sich im Darm des *Ips typographus* L. noch eine Nematodenlarve, welche sich durch besondere Kennzeichen von den erstgenannten unterscheidet. Da sie stets nur im Darm des Borkenkäfers zu finden ist, habe ich sie „den Darmnematoden“ genannt. Diese Larvenform ist von den in den Enddarm eingewanderten Parasitenlarven unterschieden durch die längere und schmälere Form, durch die Art des lebhaften Schlingelns, eine Bewegung, die an das Schwimmen der Ringelnatter erinnert, während sich die Parasitenlarven viel schwerfälliger bewegen. Bei näherer Betrachtung verraten diese Larven ganz eigenartige Merkmale und erweisen sich als Rhabditiden.

Sie finden sich im Darm der Borkenkäfer nie in großer Anzahl, höchstens bis etwa 30, meist aber sind es weniger.

Ihre Länge schwankt zwischen 0,46—0,55 mm, die Dicke zwischen 0,014—0,017 mm; das Verhältnis der Ösophagus- zur Gesamtlänge beträgt 1:4. Die Tiere sind schmal und dünn, nach vorn wenig, nach hinten etwas mehr verschmälert, mit schwach verschmälertem Schwanz. Die Cuticula ist fein geringelt. Die Ringelung ist am Vorderende besonders deutlich, wo sie eine tiefe und scharfe Querfurchung bildet, derart, daß die Cuticula dort aus ringsumgehenden Schienen zu bestehen scheint, welche dachartig übereinander vorspringen (Fig. 25a u. b). Diese eigenartige Cuticularbildung (*R*) beginnt kurz hinter der Mundhöhle und erstreckt sich bis an das Ende der ersten Ösophagusanschwellung.

Der Kopf trägt die feine Mundöffnung (*M*, Fig. 25b), von welcher eine feinere Mundröhre zu einer im Inneren gelegenen erweiterten Mundhöhle (*iMh*) führt, die in den Ösophagus übergeht. Diese innere Mundhöhle verschiebt sich mit dem Wachstum der Larve mehr nach hinten. Der Kopf zeigt ferner noch zwei Querreihen von Papillen (Fig. 25b *Pp*<sub>1</sub> und *Pp*<sub>2</sub>). Jede Reihe scheint aus je 6 knopfartigen kleinen Papillen zu bestehen, von denen 2 lateral und die 4 übrigen submedian stehen.

Bei kleineren Larven steht die vordere Papillenreihe vor der

inneren Mundhöhle, die zweite hinter ihr. Bei vorgeschrittenem Wachstum und bei den aus dem Käferdarm ausgewanderten Larven hat sich die innere Mundhöhle so weit nach hinten verschoben, daß beide Papillenreihen vor ihr gelagert sind.

An die Mundhöhle schließt sich der Ösophagus mit seinen beiden Anschwellungen, die sich wie 6 zu 7 verhalten, die zweite Anschwellung ist ein in der Entwicklung begriffener Zahnbulbus, der noch funktionsunfähig ist. Der Darm besteht aus zwei Zellenreihen und endet in den 0,056 mm vor der Schwanzspitze gelegenen After. Vor letzterem ist die Cuticula etwas aufgewulstet.

Das Schwanzende ist in mehrere spitze, nach hinten gerichtete papillenartige Fortsätze zerschlissen, und zwar steht dorsal ein größerer und ein kleinerer an der Bauchseite. Der so beschaffene Schwanz und die Ringelung des Kopftheiles dienen offenbar der Fortbewegung, dem leichteren Eindringen und Bewegen im Darm. Das Excretionsgefäß und der Porus sind in diesem Entwicklungsstadium noch undeutlich, deutlich dagegen der Nervenring und die Nervenzellen. Auf gefärbten Präparaten treten auch die Kernreihen der verschiedenen Längslinien, die einfach sind, deutlich hervor. Die linsenförmige Geschlechtsanlage (*G*) liegt etwas vor der Körpermitte.

Im Mulm fand ich eine kleine Larvenform, nach deren Eindringen in den Käfer wahrscheinlich die eben beschriebenen Larven hervorgehen. Ihre Mundbildung stimmt mit der geschilderten überein.

Wenn die beschriebene Larvenform aus dem Käferdarm auswandert, was z. B. im Frühjahr nach dem Hochzeitsflug geschieht, verwandelt sie sich in kurzer Zeit, indem sie sich häutet, in eine Jugendform mit offener Mundhöhle, funktionierendem Zahnbulbus und kurzem, einfach zugespitztem Schwanz. Die besonderen Auszeichnungen an Kopf und Schwanz sind verloren gegangen.

Was in der Natur durch die Frühjahrswärme und bessere Ernährung des Käfers eintritt, kann man künstlich hervorrufen, indem man die Käfer im Wärmeschrank an frische Rinde setzt. Am 23./11. 1912 wurden einige Käfer bei 25° C an frische Rinde gesetzt, vom 20./12. 1912 an bei 15—16° C gehalten. Am 17./1. 1913 fand ich in ihrem Darm auswanderungsreife Larven der oben beschriebenen Art und in dem von den Käfern erzeugten Mulm ausgewanderte, noch nicht gehäutete Larven. Bald nach der 1. Häutung der Larven, die 2 Tage dauert, werden sie nach einer 2. Häutung zu Geschlechtstieren. Letztere zeigten die Merkmale der gleich zu beschreibenden, im Mulm des *Ips typographus* L. lebenden *Rhabditis obtusa*, nur waren

sie kleiner; ihr Ösophagus maß im Vergleich zur Gesamtlänge  $\frac{1}{4}$ , muß also larvenhaft genannt werden. und das Weibchen zeigt am Schwanz noch eine kurze Spitze.

## 2. *Rhabditis obtusa* n. sp.

(Fig. 20—24.)

Dieser im Mulm des *Ips typographus* L. gemeinste freilebende Nematode entsteht aus der vorstehend geschilderten Larve.

Seine bisherigen Fundorte sind folgende: Wälder um Garmisch, um Fall a. Isar in Bayern, Herrenwies im Schwarzwald, Gastein in Salzburg, Karawanken-Gebirge in Kärnten und Krain, Schweiz. Es kommt also dieser Nematode voraussichtlich überall vor, wo *I. typographus* lebt.

Die Größe der Geschlechtstiere ist nach Ernährungsverhältnissen verschieden.

Länge der Weibchen: 0,957 mm bei einer Dicke von 0,063 mm

Länge der Weibchen: 1,121 mm bei einer Dicke von 0,066 mm.

Die Männchen sind stets kleiner und schlanker, Länge z. B. 0,640 mm bei einer Dicke von 0,034 mm.

Das Weibchen zeichnet sich durch das nahezu völlige Fehlen eines eigentlichen Schwanzes und die infolgedessen abgestumpfte plumpe Gestalt aus (Fig. 22). Eine weitere auffallende Erscheinung bildet die Lage der Vulva und des Afters, die, einander sehr genähert, knapp am hinteren Körperende münden. Bei einer Körperlänge von etwa 1 mm beträgt die Entfernung der Vulva vom After 0,034 mm und die des Afters vom Körperende 0,020 mm, während die Körperdicke dort 0,040 mm erreicht. Weibchen wie Männchen sind nach hinten kaum, nach vorn stärker verschmälert. Weitere Eigentümlichkeiten bilden die tiefe und wohlchitinisierte röhrenartige Mundhöhle sowie besondere Bildungen des Geschlechtsapparats. Die Cuticula ist mäßig dick, fein queringelt, sonst ohne besondere Auszeichnungen. Schnitte der Cuticula zeigen deutlich 2 Schichten.

Der Mund (Fig. 24 *M*) ist weit und rund begrenzt von 6 dehnbaren mit je einer feinen Tastpapille (*T. Pp.*) versehenen Lippen (*L*), von denen je eine lateral, die übrigen 4 submedian stehen. Nach Färbung mit Methylenblau erkennt man deutlich, wie von jeder der Papillen eine feine Nervenfasern caudalwärts zieht, wie es auch BÜTSCHLI (I) von *Rhabditis* beschreibt. Die Lippen, mit verdickter

Cuticula, umschließen den weiteren, aber kurzen vorderen Abschluß der Mundhöhle (*v. Mh*), die in die lange, ziemlich weite, in der Mitte etwas schwach verengte hintere oder innere Mundhöhle (*i. Mh*) übergeht, deren Wand dick ist (*ch*). Die Mundhöhle ist etwas über 0,017 mm lang.

An die Mundhöhle schließt sich der Ösophagus, dessen kräftiges dreikantiges Rohr in der Mitte der Mundhöhle entspringt. Der Schlund zeigt 2 starke Anschwellungen, welche den Ösophagus in 2 gleichlange Abschnitte teilen. Der erste Abschnitt ist fibrillär, im zweiten zeigt nur der Zahnbulbus einen teilweise fibrillären, teilweise cellulären Bau. Das Ösophagusrohr ist im ersten Abschnitt dickwandig, im zweiten dagegen schwach entwickelt. Der Zahnbulbus erscheint kolbenförmig und größer als der vordere Bulbus; an seinem Proximalende springt er mit einem Fortsatz in den Darm vor. Der Klappenapparat des Zahnbulbus ist 3teilig, kegelförmig und fein gefältelt, wie gefiedert. Das Verhältnis von Ösophagus zur Gesamtlänge beträgt beim Weibchen  $\frac{1}{5}$ .

Das vorn magenartig erweiterte, sonst im weiteren Verlaufe stets deutliche Darmlumen wird von 2 Reihen großer mit gelbgrünen Körnchen mäßig erfüllter Zellen, die einen großen bläschenförmigen Kern enthalten, umgeben.

Vor dem Enddarm erweitert sich das Darmlumen wieder etwas, und von der Darmwand ziehen kräftige Analmuskeln (*A. M*) zur Körperwand (Fig. 22 und 23). Der Enddarm (*E. D*) führt als enger, ziemlich langer Spalt zum After. An seinem Ursprung finden sich zwei große Kerne (*A. Z*). Solche Kerne, die größer sind als die den Schwanz ausfüllenden, finden sich auch noch zwischen Enddarm und Vagina. — Das Darmlumen ist stets mit kleineren und größeren Partikelchen erfüllt. Die in den Darmzellen enthaltenen gefärbten Körnchen vermindern sich, wenn man die Tiere längere Zeit in reinem Wasser hält, sie erweisen sich also als Reservematerial.

Seitenorgane fehlen.

Die Seitenlinien sind breit mit einigen verstreuten großen Kernen (Fig. 21 *Sl*), die nach Methylenblaufärbung, welche jedoch nicht immer gelingt, sehr deutlich mit ihrem Nucleolus hervortreten. In der Seitenlinie sieht man sehr deutlich das anfänglich zierlich geschlängelte Seitengefäß (Fig. 22 *Sg*) bis in die Gegend des Afters verlaufen (Fig. 23). Der Übergang des Gefäßes in den Ausmündungsgang, der zum Porus (*Por*) führt, blieb unklar. So deutlich sich das caudalwärts verlaufende Gefäß verfolgen läßt, so un-

deutlich erscheint das oralwärts ziehende, daß nur ein kurzes Stück verfolgt werden konnte. Es scheint etwas tiefer zu liegen. — Der Porus liegt etwas vor dem Zahnbulbus.

Bauch und Rückenlinie sind schmal, mit einer Reihe hintereinander liegender Kerne. Die Kerne der Bauchlinie zeigen einen näheren Zusammenhang mit denen, welche den Nervenring (*N. R.*), Fig. 22) umgeben. Dieser umschließt den Ösophagus zwischen den 2 Anschwellungen, dem Zahnbulbus genähert.

Zwischen den beiden Seitenlinien erstrecken sich die Muskelfelder, deren Fibrillen sehr deutlich sind. Die schmalen Medianlinien unterbrechen die Muskelfelder so wenig, daß sie fast zusammenzustoßen scheinen.

Da sich die Vulva ganz am Hinterende befindet, so ist auch nur ein <sup>1)</sup> Ovar vorhanden, das vorn einfach umgeschlagen ein großes Keimfach (*K. F.*), Fig. 22) besitzt. Nach einer Reihe großer abgelöster Eier findet sich eine Stelle, die oft eine doppelte Umbiegung erfährt. Dort findet sich das reichlich mit Sperma gefüllte Receptaculum (*Rec.*), an welches der englumige Uterus (*U.*) mit großen, wulstigen Epithelzellen anschließt (Fig. 22 u. 23).

Der hintere, kurze Abschnitt des Uterus ist zu einem Verschluss- und zugleich Austreibapparat für die befruchteten Eier ausgebildet, denn er ist durch eine kräftige Längsmuskulatur und darüber liegende Ringmuskulatur (*U. M.*, Fig. 23) ausgezeichnet. Von diesem Teil des Uterus bis zur Vulva leitet eine ziemlich lange, am proximalen Ende erweiterte und mit 2 großen Kernen versehene Vagina (*Va.*, Fig. 23).

Die Vulva (*Vu.*) wird von 2 queren, wulstigen, sehr beweglichen Lippen geschlossen. Die caudale ist besonders beweglich; von ihr aus ziehen strahlenförmig starke Muskelfasern zur Körperwand (Fig. 23). Diese Verhältnisse sind beim jugendlichen Weibchen, das noch keine Eier abgelegt hat, besser zu sehen.

Das kleinere und schlankere Männchen (Fig. 20) zeigt bis auf den Geschlechtsapparat den gleichen Bau. Der einfach umgeschlagene Hoden besitzt große Belagkerne und große Spermatogonien. In seinem weiteren Verlauf sieht man großkernige Zellen in einer Säule eiartig angeordnet. Der Endteil ist mit den großen Spermatozoen (*Spe.*) erfüllt (*S. Bl.*).

In das Distalende des Samenleiters mündet eine zweiteilige Anal-

1) Sonst noch ähnlich bei *Rh. monhystera* BÜTSCHLI.

drüse, wie sie schon ANTON SCHNEIDER (XVI) beschreibt und tab. 23 fig. 3 abbildet. Die Drüse zeigt großblasigen Inhalt. Ihre beiden Lappen liegen je lateral, der Samenleiter ventral und der Darm schief dorsal.

Das kurze, spitze Schwanzende des Männchens wird von einer großen, rundlich-ovalen Bursa umfaßt, deren Seiten wieder etwas ventral umgeschlagen sind. Die Bursa wird von je 10 Papillen, die man in 3 Gruppen ordnen kann, gestützt. Die vorderste Gruppe, etwa in der Höhe des Proximalendes der Spicula gelegen, besteht aus zwei einander sehr genäherten, bis an den Rand der Bursa reichenden zarten Papillen.

Die mittlere Gruppe besteht aus 3 gleichfalls einander genäherten Papillen und entspringt in größerem Abstand von der 1. Gruppe dort, wo das Schwanzende sich stärker zu verschmälern beginnt. Alle 3 Papillen reichen bis zum Rand der Bursa und entspringen mit breiter Basis, die 4. und 5. aus gemeinsamer Basis. Der mittleren Gruppe reihen sich die weiteren 5 Papillen (3. Gruppe) nach mäßigem Abstand an. Sie entspringen in ungefähr gleichen Abständen alle mit etwas verbreiteter Basis.

Die 1. dieser Papillen, also die 6., entspringt auf sehr breiter Basis und erreicht den Rand nicht. Die nächsten 3 (7—9), mit nicht so breiter Basis entspringend, erreichen den Rand der Bursa, während die letzte (10.), vor der Schwanzspitze entspringend, kurz ist und den Rand der Bursa nicht erreicht.

Die 2 gleichgroßen, 0,033 mm langen, wenig gebogenen Spicula (*Spic*) beginnen proximal mit einer handgriffartigen Verdickung, verschmälern sich dann, um in ihrer Mitte ventral eine Erweiterung zu zeigen, und enden fein zugespitzt. Das spatelförmige akzessorische Stück (*a. St*) mißt 0,014 mm in der Länge. In seitlicher Ansicht erscheinen die Lippen der Cloake weit vorgewölbt gegen die zurücktretende Schwanzspitze.

Wegen der abnorm weit caudalwärts verlagerten Vulva erscheint die Copula, wie die Abbildung zeigt, eigenartig (Fig. 22a).

Die schon im Uterus sich furchenden Eier sind 0,063 mm lang und 0,034 mm dick, von mäßig starker Hülle umgeben, die bei manchen Eiern noch durch Schuppen verstärkt ist. Die Larven zeigen sofort den Charakter der Muttertiere, nur ist das Verhältnis des Ösophagus zur Körperlänge  $\frac{1}{3}$  und später  $\frac{1}{4}$ .

Die Eier werden in mäßiger Zahl und nicht allzu rasch abgelegt.

Diese Species ist das gemeinste Begleittier des *Ips typographus* L. im Mulm, findet sich überall, wo dieser Käfer vorkommt, und meist in großen Mengen. Im Mulm folgt eine freilebende Generation der anderen, so daß man stets alle Stadien finden kann. Alle anderen Nematodenarten sind seltner.

Diese *Rhabditis* läßt sich auch leicht züchten, allerdings, wie ich es zuerst versuchte, in durch Wärme sterilisiertem Mulm nicht gut, am besten in natürlichem Mulm, dann in Wasser mit Eiweiß, noch besser in Wasser mit Eiweiß-Salzlösung und am besten, wenn man hinzu noch Fichtenrinden-Extrakt gibt.

Gänzlich es Eintrocknen vertragen diese Nematoden nicht, dagegen ein Eintrocknen auf etwa das halbe Volumen; sie überstehen es aber nicht gut.

Ich betrachte diese Art als ein Begleittier oder einen Wohnungsmieter des *Ips typographus* L., weil die freilebende Generation für den Käfer harmlos lediglich im Mulm lebt, dann aber eine Larvenform bildet, welche einige Zeit, oft Monate hindurch, im Darm des Käfers lebt, dort wohl wächst, aber sich nicht weiter entwickelt. Diese Larve lebt während ihres Aufenthaltes im Käferdarm parasitisch, jedoch nur in sehr beschränktem Maße. Sie bewohnt den Darm des Käfers wohl eigentlich nur deshalb, um sich von einem Wohnort des Käfers in den neuen übertragen zu lassen. Daher möchte ich sie halbparasitisch nennen.

## B. Die Dauerlarve unter den Flügeldecken des Käfers.

### 1. *Diplogaster bütschlii* n. sp.

#### a) Beschreibung der Larve.

(Fig. 26.)

Unter den Flügeldecken verschiedener Käfer sind Nematodenlarven gefunden worden<sup>1)</sup>, so von LEUCKART (XII), v. LINSTOW (XI),

1) LEUCKART spricht bei der Schilderung seines *Allantonema* die Ansicht aus, daß auch in den Tracheenröhren der Flügeldecken Parasitenlarven zu finden seien und daß diese von da unter die Flügeldecken gelangen könnten. Ich selbst konnte in den Tracheenröhren niemals Larven bemerken. Vielmehr scheint eine Infiltration mit Luft und Flüssigkeit diese Täuschung hervorzurufen. Daß von diesen Tracheenröhren aus Nematodenlarven unter die Flügeldecken gelangen sollten, erscheint bei

MONIEZ (Sur *Allantonema rigida*, in: CR. Acad. Sc. Paris, Vol. 112, No. 1, 1891) und ZUR STRASSEN (XVII). Letzterer nennt sie „Rhabditiden“. Rhabditiden sind es auch hauptsächlich, doch finden sich z. B. bei *Ips typographus* L. auch Larven, die dem Genus *Tylenchus* angehören. Unter den Flügeldecken dieses Käfers findet man oft eine Larvenform sehr zahlreich, die ich der Unterscheidung halber kurzweg „die Außennematoden“ nannte, weil sie stets außen am Käfer, nie in seinem Innern zu finden sind, wenn auch gelegentlich noch andere, längere Larven an demselben Ort vorkommen.

Die unter den Flügeldecken des *Ips typographus* L. gewöhnlich vorkommenden Larven sind relativ kurz und dick, mit spitzem Schwanz. Sie sind von einer Hülle umgeben, welche das Tier gegen Vertrocknung schützt, wenn der Käfer fliegt, und ihm gleichzeitig erlaubt, an der Innenfläche der Flügeldecken sowie an der Oberfläche des Käferrückens zu kleben und sich fortzubewegen. Man findet die Larven zu jeder Jahreszeit, am zahlreichsten im Herbst und Frühjahr. Sie befinden sich in stets gleichem Entwicklungsstadium, oft in ganzen Paketen an der Innenseite der Flügeldecken (Fig. 33) oder auch an den Alae klebend. Ebenso hängen sie auch einzeln oder büschelweis an den feinen Gelenkhäuten des Rückens, wo sie vielleicht als Ectoparasiten saugen.

In Flüssigkeit gebracht, bewegen sie sich infolge ihrer Schutzhülle ungelentk hin und her, kleben oft aneinander und können sich nicht voneinander trennen. Bringt man dann die aneinander klebenden Tiere auf eine trockene und feste Unterlage, so vermögen sie sofort an derselben zu kriechen und sich voneinander zu trennen.

Die Schutzhülle ist das typische Charakteristikum dieser Larve (Fig. 26). Die Hülle bedeckt den ganzen Körper, läßt nur das Kopfende, die Schwanzspitze, den Porus und den After frei. Die Hülle wird wahrscheinlich von der Cuticula gleichmäßig ausgeschieden, wozu vielleicht die vielen Kerne dienen, die unter ihr zu sehen sind.

Ein Experiment machte mir dies klar. Es wurde eine solche Larve zwischen Objektträger und Deckglas gebracht, gequetscht und dann gerollt. Dabei verlor das Tier seine Hülle bis auf kleine Reste fast ganz, diese blieb in Tropfen am Glase hängen. Nachdem durch Zusatz von Flüssigkeit die Pressung aufgehoben war, konnte

---

der starken inneren Chitinlage der Flügeldecken unmöglich. Ich halte es auch für sehr unwahrscheinlich, daß die Larven in diese Tracheenröhren gelangen könnten.

man nach kurzer Zeit die Hülle sich wieder bilden sehen, und zwar gleichmäßig am ganzen Körper, und die Reste der alten Hülle sah man deutlich sich abhebend außen an der neugebildeten kleben.

Die Hülle ist ein guter Schutz für das Tier und sehr widerstandsfähig. Vermöge dieser Hülle vermochten die Larven  $\frac{1}{2}$  Stunde in kalter FLEMMING'scher Lösung zu leben, 10 und mehr Minuten in absolutem Alkohol auszuhalten. In CARNOY'scher Flüssigkeit wurden sie rasch abgetötet. In Immersionsöl gebracht, sieht man die Hülle schrumpfen und in vielen Falten sich um den Wurm legen.

Die Substanz, welche die Hülle bildet, scheint ein Fett zu sein.

Die Larven, welche in dieser Hülle stecken, sind ca. 0,336 mm lang und 0,017 mm dick. Das Verhältnis von Länge des Ösophagus zur Körperlänge beträgt zwischen  $\frac{1}{3}$  und  $\frac{1}{4}$ . Der Kopf zeigt eine kleine primitive Mundhöhle mit cuticularisiertem Grund und lateral deutlich die 2 querovalen Seitenorgane (*SO*). Von da ab bemerkt man die Bauch- und Rückenlinie als eine schmale Reihe von Kernen. Die Seitenlinien dagegen sind breiter. Zwischen den Linien breiten sich die Muskelfelder aus. An die kleine Mundhöhle schließt sich der Ösophagus (*Oes*) mit 2 schwachen Anschwellungen, deren vordere kräftiger ist. Der aus 2 Zellenreihen bestehende Darm mündet mit einem langen Enddarm in den 0,040 mm vor der einfach spitzten Schwanzspitze gelegenen After. Die linsenförmige Geschlechtsanlage (*G*) findet sich hinter der Körpermitte. Der Nervenring (*NR*) umschlingt den Ösophagus hinter der vorderen Anschwellung. Der Porus (*Por*) liegt in der Mitte zwischen den Ösophagusanschwellungen.

Außer den Kernen der Längslinien und des Nervensystems finden sich noch viele verstreute Kerne, besonders dicht um den Enddarm und im Schwanz.

Zu Beginn meiner Untersuchungen hielt ich es für möglich, daß die Larven in den Käfer eindringen könnten, um in ihm als Parasiten weiter zu leben. Eventuell könnten sie auch parasitische Larven sein, die unter den Elytren den Käfer verlassen. Durch vielfache Untersuchungen gewann ich jedoch die Überzeugung, daß im Innern der Käfer niemals eine solche Larve vorkommt. Da meine ersten Versuche, die Larven durch Zucht weiter zu entwickeln, fehlschlagen, dachte ich daran, daß sie vielleicht von Borkenkäferfeinden gefressen in diesen zu reifen Parasiten würden, und untersuchte ich öfter insbesondere *Clerus formicarius* L., den gefräßigen Borkenkäfervertilger, stets jedoch mit negativem Erfolge.

Schließlich gelang es doch, die Larven künstlich zur Weiterentwicklung zu bringen. Dabei kommt es wohl darauf an, die Larven im richtigen Moment dem Experiment zu unterwerfen, da sie nicht jederzeit die Fähigkeit der Weiterentwicklung zu besitzen scheinen, diese vielmehr erst durch äußere Verhältnisse, wie sie z. B. das wärmere Frühjahr hervorbringt, hervorgerufen werden muß. Man kann die natürlich eintretenden Bedingungen auch künstlich schaffen, und nach solchen gelang es mir zuerst am 9./12. 1912 eine Larve zur Weiterentwicklung zu bringen. An diesem Tage brachte ich einige Larven in eine Salz-Eiweißlösung mit Rindenextrakt, und schon am 12./12. fand ich ein Tier in Häutung, nachdem es zuvor schon die Schutzhülle verloren hatte. Unter der noch nicht abgeworfenen Larvenhaut fand ich das neue Tier mit der Mundöffnung eines *Diplogaster*.

Nun erschien der Ösophagus differenzierter; seine vordere Anschwellung war zum fibrillären Bulbus mit Kauplatten geworden, die Länge des Ösophagus zur Körperlänge betrug nun 1:3. Die Geschlechtsanlage war gewachsen und der ganze Körper von Kernen gefüllt. Am 16./12. zeigte das Tier schon die Tastpapillen der Lippen.

In der Mitte der weiterhin stärker entwickelten Geschlechtsanlage war eine besondere Zelle zu sehen, aus welcher sich offenbar später Vagina und Vulva bilden.

Aus den gewöhnlich unter den Flügeldecken des *Ips typographus* L. vorkommenden Nematodenlarven entwickelt sich also ein *Diplogaster*, den ich *Diplogaster bütschlii* n. sp. nenne.

b) Beschreibung des *Diplogaster bütschlii* n. sp.

(Fig. 28—34.)

Dieses Tier kommt im Mulm bei *Ips typographus* L. überall vor, und seine Fundorte sind dieselben wie bei *Rhabditis obtusa*.

Diese Art zeichnet sich vor den mit ihr im Mulm des genannten Borkenkäfers vorkommenden sofort durch ihren breiten Kopf, die annähernd gleich dicke, schlanke Gestalt, den spitzen Schwanz und den durch dunkelgrüngelbbraune Farbe scharf gegen das übrige hellere Gewebe sich abhebenden Darm aus.

Die Länge der viel häufigeren Weibchen schwankt, bei einer Dicke von ungefähr 0,050 mm und auch darüber, zwischen 1—1,5 mm. Die Männchen sind 0,75—0,85 mm lang bei einer Dicke von etwa 0,03 mm.

Die Cuticula (Fig. 28a, b, c u. 29) ist dick, fein querringelt und zeigt eine vom Kopf bis zum Schwanz reichende Längsstreifung. Die Längsstreifen sind nicht einfache Linien, sondern zeigen eine besondere Struktur. Die Längslinien sind schwach vertieft und bestehen aus längsgereichten Gruppen von Punkten, die eine besondere Anordnung zeigen (Fig. 28a—b). Jede Gruppe wird von 6 Punkten so gebildet, daß je einer links und rechts steht, und je 2 in der Längsrichtung vorn und hinten angeordnet sind, so daß diese 6 Punkte einen kleinen Raum in ihrer Mitte frei lassen. Die längsgerichteten Punkte gehören immer 2 Gruppen gemeinsam an, einer vorderen und einer hinteren. Die lateralen Punkte können ebenfalls in zwei einander sehr genäherte Punkte aufgelöst sein (28b). Bei *Ips acuminatus* GYLL. findet sich im Mulm ein sonst gleicher *Diplogaster*, bei dem die Längspunkte der Quere nach in je 2 Punkte gespalten sind (Fig. 28c), so daß jede Gruppe von Punkten in sich geschlossen erscheint.

In der Ausdehnung der mäßig breiten Seitenlinien ist die Cuticula nicht längsgestreift. Die Streifen, welche die Seitenlinien begrenzen, zeigen auch nicht die beschriebene Bildung, sondern nur eine einfache Aneinanderreihung längsgestellter Punkte. Das Weibchen zeigt zwischen Seitenlinie und Bauchlinie 5, das Männchen 4 Längsstreifen.

Der optische Längsschnitt der Cuticula (Fig. 29) zeigt, daß sie aus zwei Schichten besteht, aus einer äußeren (*a*), homogenen, dunkler erscheinenden und einer darunter liegenden, dickeren helleren Schicht (*i*), in welcher sich in regelmäßigen Abständen dunklere, quadratische Flecken mit hellerem Kern finden. Von diesen letzteren gehen im weiteren Verlauf der Cuticula die Querringel aus (Fig. 29 *qu*).

Der Mund ist sehr weit und dehnbar, daher der Kopf sehr breit. Um den Mund stehen 6 Lippen (Fig. 32), deren jede eine feine, spitze Tastpapille (*TPp*) trägt, von welcher nach innen ein Nervenfortsatz ausgeht. Jede Lippe kann noch besonders spitz vorgehoben werden, jedoch scheint eine der Lippen stets bevorzugt zu werden.

Die breite, aber nicht tiefe Mundhöhle (Fig. 32) ist von Cuticula ausgekleidet, die in 2 ringsverlaufenden voneinander abgesetzten Querleisten die Lippen stützt. Die hintere Leiste sitzt dem Ösophagus auf und schließt sich an die 3 Leisten des Ösophagusrohres an, und zwar so, daß 2 Ösophagusleisten je 1 beweglichen scharfspitzen

Zahn tragen, die gegeneinander wie die Arme einer Schere wirken, während die 3. Ösophagusleiste kürzer bleibt und nur eine Cuticular-kappe trägt. Diese tiefer gelegene Stelle trägt dann noch eine Wandcuticularisierung, so daß dort 3 übereinanderstehende Querleisten zu sehen sind (in der Abbildung auf der Ventralseite). Die Zähne bewegen sich meist im Verein mit der zugehörigen Ösophagealleiste und etwas gelenkig mit ihr; zugleich können sich die Kauplatten des Bulbus bewegen. Die Funktion der Zähne im Verein mit der Wirkung der Ösophagealleisten und der Kauplatten des Bulbus ist die, daß die Nahrung stets nur in feinsten Zerkleinerung in den Darm gelangt, so daß man dort gröbere Partikeln nie sieht, während dies bei der früher beschriebenen *Rhabditis* stets der Fall ist.

Der Ösophagus zeigt zwei Anschwellungen, von denen die erste einen starken fibrillären Bulbus darstellt, mit kräftigem Ösophagealrohr und 3 Kauplatten (Fig. 32 *Bulb*, *Kpl*). Der hintere Teil des Ösophagus ist schwächer entwickelt und nicht fibrillär. Das Verhältnis der Körperlänge zur Ösophaguslänge beträgt beim Weibchen 7:1, beim Männchen 6:1. Die beiden Ösophagusabschnitte sind annähernd gleichlang, der hintere, der mit einem Vorsprung (*F*) in den Darm reicht, etwas länger. Letzterer besteht aus 2 Zellenreihen, die mit stark gefärbten Reservestoffkörnchen dicht gefüllt sind, große helle Kerne zeigen und sich scharf von dem umgebenden helleren Gewebe abheben. Das Darmlumen ist stets deutlich, aber schmal, eine magenartige Erweiterung ist nicht vorhanden. Dort, wo die Geschlechtsröhre liegt, ist der Darm eingeengt. Er mündet mit einem langen, engen Enddarm in den After, der beim Weibchen 0,115 mm vor der schmalen Schwanzspitze liegt. Beim Männchen liegt die Öffnung 0,046 mm vor der Schwanzspitze, so daß das Verhältnis der Körperlänge zur Schwanzlänge beim Weibchen 13,4:1, beim Männchen 17 oder 18:1 beträgt.

Beim Weibchen (Fig. 27) überragt der Darm den Geschlechtstractus nach hinten beträchtlich. Um den Enddarm sind besondere Zellen (*A. Z*) gelagert, wie auch der Schwanz mit großen Zellen erfüllt ist. Hinter dem After liegt ein Querwulst. Von der Vulva, die etwas hinter der Körpermitte sich findet, geht je ein Geschlechtsstrang nach vorn und nach hinten aus. Die Ovarien sind umgebogen und reichen fast bis zur Vulva zurück. Schon vor der Umbiegung sieht man große abgelöste Eizellen. Die Uteri (*u*) werden von großen, wulstigen Zellen gebildet, und in ihrer Mitte ungefähr findet sich

ein kleines Receptaculum, mit großen, stark lichtbrechenden Spermien erfüllt. Die etwas länger (ca. 0,005 mm lang) als breiten Eier werden in schon gefurchtem Zustande abgelegt und besitzen dünne Schale. Ältere Weibchen enthalten im Uterus bereits Embryonen. Die jungen Larven zeigen gleich von Anbeginn die charakteristischen Eigenschaften der Eltern; ihr Ösophagusverhältnis beträgt 1:3; das Darmlumen ist weit, der Schwanz lang und spitz, mit Zellen erfüllt und die Cuticula einfach geringelt.

Der Hoden des Männchens (Fig. 30 H) ist ziemlich lang; die Umbiegungsstelle reicht bis etwa 0,057 mm an das Ösophagusende heran. Bald hinter der Umbiegung ordnen sich die Samenzellen scheibenförmig an. Hinten erfüllt den größten Teil des Hodens Sperma, und die Wand der Samenblase und des Samenleiters wird von großen Epithelzellen gebildet. An der Afteröffnung findet sich eine Analdrüse, deren beide schmale Lappen (*A. D*) links und rechts vom Samenleiter liegen. — Etwas vor der Afteröffnung steht eine kleine spitze, nach hinten konkave Papille (*Pp*). Der Hinterrand des Afters ist emporgewölbt. Das Schwanzende des Männchens (Fig. 34) besitzt keine Bursa und endigt fein zugespitzt. Etwas kopfwärts vor der Afteröffnung steht ein spitzes Papillenpaar (*Pp*<sub>1</sub>). Weit hinter ihm findet sich dorsolateral ein Paar spitzer großer Papillen (*Pp*<sub>2</sub>), und in derselben Höhe steht ventral eine Gruppe von 3 kleinen, spitzen Papillenpaaren nahe der Ventrallinie (*Pp*<sub>3</sub>). Die beiden Spicula sind groß und schlank, stark gekrümmt, in der Mitte verdickt und mit knopfförmigem Proximalende. Das ansehnliche akzessorische Stück ist seitlich in 2 Spitzen ausgezogen, deren proximale nach dorsal, die distale ungefähr nach vorn gerichtet ist (Fig. 34).

Anschließend an die Beschreibung des *Diplogaster bütschlii* muß ich noch auf v. LINSTOW'S Abhandlung: „Über Allantonema und Diplogaster“ (XI) etwas eingehen. Er vermutete dort, daß sein sogenanntes *Allantonema* aus *I. typographus* von einem *Diplogaster*, welcher freilebe, abstamme, und nannte daher die Art „*Allantonema Diplogaster*“. Die Beschreibung, welche v. LINSTOW von diesem freilebenden *Diplogaster* gibt, den er aus den unter den Flügeldecken befindlichen Larven gezüchtet haben will, zeigt ebenso wie die Abbildungen, daß derselbe mit *Diplogaster bütschlii*, der sich aus den unter den Flügeldecken des *Ips typographus* L. befindlichen Nematodenlarven entwickelt und stets im Mulm dieses Käfers zu finden ist, nicht übereinstimmt. Es ist jedenfalls ein in der Erde freilebender Nematode, den v. LINSTOW

durch seinen Zuchtversuch, bei welchem er Rindenstücke und Erde mischte, aus eben dieser Erde bezog.

Ich nenne die von v. LINSTOW gezogene Art *Diplogaster* (?) *linstowi* und füge die LINSTOW'sche Beschreibung bei: „Gelangen diese Larven (die unter den Flügeldecken leben, D. V.) in feuchte, mit Fichtenholzrinden durchsetzte Erde, so wachsen sie, häuten sich und werden in 10 Tagen zu zweigeschlechtlich entwickelten Nematoden. Die Cuticula ist quergeringelt, die Bewegung ist eine sehr lebhaft. Am Kopfende stehen 6 Borsten von 0,005 mm Länge und nach innen von ihnen 6 kürzere, die Mundöffnung umgebende; ein verhältnismäßig großer Mundbecher ist von Chitinleisten gestützt, hat am Grunde aber keinen Zahnapparat; etwas hinter der Mitte des Ösophagus bemerkt man einen kräftigen, eiförmigen Bulbus, am Ende desselben einen zweiten schwächeren; die hintere Hälfte des Ösophagus ist von Drüsenmassen umgeben; der Schwanz ist ungemein fein zugespitzt, so daß ein gutes System und vorteilhafte Beleuchtung erforderlich ist, um das Ende erkennen zu können. Das Männchen ist 0,84 mm lang und 0,021 mm breit; der Ösophagus nimmt  $\frac{1}{6,1}$ , der Schwanz  $\frac{1}{2,9}$  der ganzen Länge ein, eine Bursa fehlt und Papillen finden sich am Schwanzende 3 Paare, die Spicula, bei denen man einen bogigen Stützapparat bemerkt, messen 0,018 bis 0,021 mm. Die Kloakenöffnung ist von einem Chitinring umgeben.

Das Weibchen hat eine Länge von 1,03—0,97 und eine Breite von 0,029 mm; der Ösophagus ist  $\frac{1}{6,1}$ , der Schwanz  $\frac{1}{2,6}$  der ganzen Länge groß, die Vulva liegt an der Grenze vom ersten und zweiten Körperdrittel, also erheblich vor der Mitte; meistens sind 2 Eier entwickelt, die 0,049—0,048 mm lang und 0,018—0,023 mm breit sind.“

Ich habe nie und nirgend einen *Diplogaster* dieser Art im Mulm des *Ips typographus* L. gefunden. Weiterhin irrte sich LINSTOW, wenn er annahm, daß die Larven seines *Allantonema* (cf. p. 14) unter die Flügeldecken des Käfers auswanderten. Die Larve, welche er als die des *Allantonema* abbildet, ist aber nicht die Larve unseres schon beschriebenen Parasiten, sondern wahrscheinlich das Weibchen des in der Umgebung des Borkenkäfers freilebenden *Tylenchus macrogaster*, der im weiteren beschrieben wird.

Da in der Erde zahlreiche bekannte, aber wohl noch mehr unbekannt Nematoden-Arten sich finden, was LINSTOW natürlich bekannt war, ist es seltsam, daß er ein Resultat zu erzielen hoffte, wenn er Rindenstücke mit frischer Erde mischte, wobei das Ein-

schleppen fremder Nematoden nicht zu vermeiden war. Klagt doch schon LEUCKART (XII, p. 604 Anm.): „. . . Man muß die Schwierigkeiten sowohl der Artdiagnose, wie der Controle bei derartigen Untersuchungen aus eigener Erfahrung kennen, um zu wissen, wie leicht hier ein Irrtum durch Einschleppen fremder Keime stattfinden kann.“

Solche fremde Nematoden hat LINSTOW in seinen Versuch eingeführt und ihn damit unbrauchbar gemacht. Da dieser Fehler in Unkenntnis der Biologie des Wirtstieres begangen wurde, so erhebt sich als erste Forderung: erst die Biologie des Wirtes kennen zu lernen. LINSTOW meinte nämlich, daß die vom Käfer befallenen Bäume zumeist am Boden lägen, daher sei es wahrscheinlich, daß von da die freilebenden Nematoden in die Wohnung des Käfers und in diesen selbst einwanderten, wobei er nicht bedachte, daß es jedenfalls einer langsamen Anpassung im Laufe einer langen phylogenetischen Entwicklung bedarf, um aus einem freilebenden Nematoden einen Parasiten entstehen zu lassen, daß es also unmöglich erscheint, daß beliebig Nematoden aus dem Boden in den Baum eindringen, dies vielleicht noch an einem Ort, wo Käfer sich früher nie befunden, also auch seine Parasiten kaum vorhanden sein konnten. Und doch finden wir bei ihm sowohl die Parasiten als die Wohnungseinmieter an solchen Orten.

Dieser Umstand bildet wohl den überzeugendsten Beweis dafür, daß sich sowohl die Parasiten als die in der Wohnung des Käfers lebenden Nematoden in langer phylogenetischer Entwicklung an ihn angepaßt und auch, wie noch gezeigt werden soll, sich, wie die Käfer selbst, mit diesem zu verwandten Arten weiter entwickelt haben.

## 2. *Tylenchus major* n. sp.

(Fig. 35—39.)

Im Mulm des *Ips typographus* L. kommt neben den schon beschriebenen Arten auch ein großer, schöner *Tylenchus* vor, den ich *major* nenne, im Vergleich zu dem im Mulm sich ebenfalls findenden *Tylenchus macrogaster*. Diese Art fand ich im Schwarzwald und im bayrischen Gebirge in der Gefolgschaft des Buchdruckers. Diese Form findet sich im Larvenzustand öfters, aber stets wenig zahlreich unter den Flügeldecken des Käfers, wo sie sich von den Larven des *Diplogaster bütschlii*, die kurz und dick sind, dadurch unterscheidet, daß sie lang und schlank ist und einen runden Schlundbulbus sowie einen

Stachel besitzt, aber wie diese einen langen, spitzen Schwanz. Die Larven besitzen eine Seitenmembran (wie die Geschlechtstiere), einen deutlichen After und eine ganz kleine Geschlechtsanlage, die ziemlich weit hinten liegt.

Diese Larven wachsen dann im Mulm zu Geschlechtstieren heran, wobei das Wachstum des Geschlechtsorgans längere Zeit auf den hinteren Körperteil beschränkt bleibt. Diese Larven haben bei schwacher Vergrößerung in ihrem Habitus und in ihren Bewegungen große Ähnlichkeit mit den freilebenden Geschlechtstieren, die aus den Larven der beschriebenen Parasiten hervorgehen, insofern als sie ähnlich träge sind, sich in ähnlicher Weise schlängeln, aber sie unterscheiden sich sofort durch ihren keilförmigen spitzen Schwanz und den kugligen fibrillären Bulbus.

Das Männchen des *Tylenchus major* (Fig. 37) ist wesentlich kleiner als das Weibchen. Es wird ungefähr 0,76 mm lang, ist sehr dünn, indem es nur 0,024 mm dick ist. Die Länge des Ösophagus verhält sich zur Körperlänge beim Männchen wie 1:6 oder 1:7; beim Weibchen wie 1:12,6, da der Ösophagus gleichlang geblieben ist, während der Körper des Weibchens bis zu 1,5 mm Länge erreicht. Das Verhältnis von Körperlänge zur Schwanzlänge ist beim Weibchen 21:1, beim Männchen 13:1. Der Bulbus liegt 0,058 mm hinter dem Mund, der Porus mündet 0,115 mm vom Mund entfernt. Der runde, von 6 sehr flachen Lippen umstellte Mund enthält einen typischen *Tylenchus*-Stachel mit 3 großen proximalen Verdickungen. Der Darm beginnt mit einer magenartigen Erweiterung, zeigt deutlich begrenzte Zellen, die durch Einlagerung von Reservestoffkörnchen wolkig getrübt sind. Nicht weit hinter dem Porus (*Por*) beginnt ventral die Seitenmembran (*S. M.*, Fig. 37), die in einem Bogen zur Seitenlinie emporsteigt und weiterhin seitlich verlaufend beim Männchen in die Bursa übergeht.

Der Hoden beginnt etwa in der Hälfte der Körperlänge, ist einfach und sein blindes Ende kurz umgebogen, er führt in einen mit Sperma gefüllten Samenleiter. Die beiden Spicula sind ca. 0,03 mm lang, flach gebogen und mit ösenartigem Proximalende (Fig. 38). Sie werden von einem kleinen akzessorischen Stück gestützt. Eine einfach ovale, zarte, papillenlose Bursa umspannt den am Ende schwach knopfartig verdickten Schwanz.

Der Ösophagus ist bis zum runden, deutlich abgesetzten Bulbus leicht fibrillär, das Ösophagusrohr im Bulbus (Fig. 36 *Bulb*) durch Kauplatten verstärkt. In der Höhe des hinteren Ösophagusabschnitts

fanden sich beim Weibchen 2 große Zellen (Fig. 36 Z) mit feingranuliertem Protoplasma und großen Kernen, über deren Funktion ich nichts aussagen kann. Unter der feingeringelten Cuticula finden sich, besonders beim Weibchen, viele Reservestoffkörnchen, welche die Durchsichtigkeit verringern. Das Ovar (Fig. 35) ist einfach, sein blindes Ende nicht umgebogen. Es findet sich ein Receptaculum (*Rec*) und ein aus wulstigen Zellen bestehender Uterus (*U*), der sich ein wenig hinter die Vulva fortsetzt (*Ut. Forts*). Die Vulva wird von großen vorgewölbten Lippen begrenzt und liegt etwa 0,105 mm vor dem stumpfspitzen Schwanzende, während sich der After 0,071 mm vor dieser findet.

Für diese Art konnte ich feststellen, daß die Larven unter die Flügeldecken des Käfers wandern; so vermittelt der Käfer die Übertragung dieser Art von Ort zu Ort.

### 3. *Tylenchus macrogaster* n. sp.

(Fig. 40—44.)

Dieser kleine, merkwürdige *Tylenchus* kommt ebenfalls im Mulm des *Ips typographus* L. allenthalben im bayrischen Gebirge wie auch im Schwarzwald vor. Ich fand ihn gelegentlich auch bei *Ips acuminatus* GYLL. Das Weibchen dieser Species ist es wahrscheinlich, welches v. LINSTOW als Larve seines *Allantonema* beschrieben hat. Der Vorgang, durch welchen dieser Wurm vom Käfer übertragen wird, ist mir noch zweifelhaft, jedoch fand ich zuweilen die Tiere auch äußerlich auf dem Käfer, und es werden daher wohl die Eier oder die Larven vom Käfer übertragen werden. Bei meinen Zuchtversuchen, die ich in der Weise anstellte, daß ich an frische Fichtenrinde eine Anzahl abgepinselter, einige Male auch mit Wasser oder ganz schwachem Alkohol gewaschener *I. typographus*-Käfer ansetzte, fand ich in dem Genagsel und dem Mulm, der alsbald entsteht, als erste Form stets die Larven der Parasiten und die Geschlechtstiere der *Rhabditis obtusa*. Nach einiger Zeit stellten sich dann noch *Diplogaster bütschlii* und unser *Tylenchus* sowie *Tylenchus major*, letzterer aber selten, ein. Welcher Herkunft die *Rhabditis* ist, hatte ich bald erfahren. Da die beiden *Tylenchen* seltner auftreten, war die Feststellung ihrer Übertragung schwieriger. Öfter fand ich dann die Larven des *Tylenchus major* unter den Flügeldecken des Käfers, und es ist, wie schon bemerkt, auch wahrscheinlich, daß *T. macrogaster* ebenfalls als Larve oder Ei unter den Flügeldecken oder an den Haaren und

Ritzen des Chitinkleides des Käfers von einem Ort zum anderen getragen wird. Ein einziges Mal fand ich in Fall a. d. Isar am 2./9. 1910 unter den Flügeldecken in einer grauen Masse eine Anzahl Larven dieser Species.

*Tylenchus macrogaster* ist sehr klein, das Weibchen etwa 0,270 mm lang bei einer Dicke von 0,013 mm, das Männchen ca. 0,190 mm lang bei einer Dicke von 0,009 mm.

Auffallend an ihm erscheint das weite Darmlumen, das besonders bei den Larven mit kräftig lichtbrechender Flüssigkeit erfüllt ist. Das Weibchen (Fig. 42) zeichnet sich seltsamerweise dadurch aus, daß der Oviduct in den Enddarm mündet. Das Männchen besitzt 2 merkwürdige Spicula, die in ihrer Form an ein Rehgehörn erinnern. Die Tiere sind teils lebhaft beweglich, teils ruhig und dann bauchwärts so eingekrümmt, daß der Hinterteil stärker gekrümmt ist als der Kopfteil. Der Stachel (Fig. 41) des Weibchens ist größer als der des Männchens, fein zugespitzt, mit mittlerer Verdickung und in 3 Teile gespaltenen Proximalenden, die ziemlich dick sind und an ihrem Ende je einen großen Knopf tragen. Dieser Stachel bewegt sich in der kleinen runden Mundöffnung, welche von 6 flachen Lippen (Fig. 40 *Li*) umstellt ist. Der Ösophagus schwillt in der Mitte zu einem ziemlich großen, kugligen, fibrillären Bulbus an, dessen Rohr durch Kauplatten verstärkt ist. Der Bulbus ist etwa 0,030 mm vom Kopf entfernt. Bevor der Ösophagus in den Darm übergeht, wird er noch einmal etwas breiter. Der Nervenring liegt hinter dem Bulbus, und auf gleicher Höhe mündet das Gefäß mit dem Porus (*Por*), der Darm wird von großen Zellen gebildet, die mit wenigen feinen Körnchen erfüllt sind, die nach hinten an Größe und Dichte zunehmen. Der Schwanz beider Geschlechter ist mit Kernen gefüllt.

Beim Weibchen (Fig. 42) erstreckt sich der Darm noch über die Cloake hinaus in den Schwanz, während die Fetttropfen und Körnchen der Darmzellen sich noch weiter in dem Schwanz verbreiten. Der Schwanz endigt beim Weibchen stumpfrund und ohne weitere Auszeichnungen. Die Cloake (Fig. 42 *Kl*) mündet 0,058 mm vor der Schwanzspitze. Sie ist nach innen trichterartig erweitert, dann kurz eingeschnürt und endet mit einer querovalen Erweiterung. Caudalwärts davon sieht man eine umrandete helle Stelle. Das Ovar reicht bis gegen den Ösophagus. Die Eier sind lang und schmal, messen in der Länge 0,062 mm, in der Breite 0,013 mm. Die Larven sind wie ihre Eltern gebaut, besitzen keinen sichtbaren After, ein

auffallend weites Darmlumen, umgeben von den mit Körnchen erfüllten Darmzellen.

Die Geschlechtsröhre des Männchens ist sehr kurz (Fig. 44), der kleine Hoden zeigt wenig Bildungszellen, dafür ist der Samenleiter mit Sperma (*Spe*) gefüllt. Vor der Afteröffnung finden sich 2 gleiche und gleichgroße (0,013 mm lang), eng nebeneinander liegende Spicula, die in ihrer Mitte bauchwärts einen großen Zacken entwickelt haben und dadurch annähernd die Form eines Rehgehörns erhalten. Ein akzessorisches Stück fehlt.

Dort wo der mittlere Zacken der Spicula an die Bauchwand reicht, findet sich an der Cuticula eine Papille (*Pp*<sub>1</sub>), eine weitere unpaare Papille findet sich vor der keilförmig zugespitzten Schwanzspitze (*Pp*<sub>2</sub>). Caudalwärts der Geschlechtsöffnung findet sich eine querlagernde breite, dunkler gefärbte Analpapille (*A. Pp*). Die Afteröffnung liegt 0,020 mm vor der Schwanzspitze. Die Cuticula ist fein geringelt.

#### 4. *Rhabditolaimus n. g. halleri*<sup>1)</sup> n. sp.

(Fig. 45—48.)

Die Larven und geschlechtsreifen Tiere dieser freilebenden Nematodenart fand ich im Mulm des *Ips tyographus* L. unter Fichtenrinde zuerst in Garmisch, dann auch in Fall a. d. Isar.

Der Körper dieser mit *Rhabditis* nahe verwandten Art ist nach vorne und hinten sehr verschmälert, in der Mitte am dicksten. Der Schwanz ist in beiden Geschlechtern ziemlich lang und läuft in eine sehr feine Spitze aus. An seiner Basis ist beim Weibchen die Cuticula verdickt, beim Männchen dagegen findet sich hier jederseits eine kleine, schwache Bursafalte. Die Größe der Tiere schwankt auch hier ziemlich. Die Länge der Weibchen bewegt sich um 0,770 mm bei einer Dicke von 0,052 mm; die der Männchen schwankt um 0,630 mm bei einer Dicke von ca. 0,037 mm.

Das Verhältnis der Körper- zur Schwanzlänge beträgt beim Weibchen ca. 6:1, beim Männchen ca. 11:1.

Die Mundhöhle (0,009 mm l.) ist ähnlich gebildet wie bei *Rhabditis*, aber kleiner und kürzer, ein cuticularisiertes Rohr (Fig. 47),

1) Nach dem Forstrat Freiherrn v. HALLER in Garmisch so genannt, der mir bei meinen Untersuchungen in dem von ihm verwalteten Forstbezirk das weitgehendste Entgegenkommen zeigte. Dort fand ich diese Nematoden-Art zuerst (1908).

das aber im Grunde nicht wie bei *Rhabditis* direkt in das Ösophagusrohr übergeht, sondern einseitig schief. An der einen Seite der Mundhöhle ist nämlich die eine Ösophagusleiste zu einer stumpfen Vorrangung erweitert (Fig. 47 *Vorspr*). Der Mund wird von 6 Lippen umschlossen (Fig. 46 *Li*).

Der Ösophagus (Fig. 45) besitzt 2 Anschwellungen, und zwar eine mittlere und eine hintere, beide Ösophagusteile von gleicher Länge. Das Verhältnis der Körper- zur Ösophaguslänge beträgt 6,5:1. Die vordere Anschwellung ist ein fibrillärer Bulbus mit Kauplatten. Die zweite Anschwellung, die keinen Klappenapparat besitzt, ist schwach, dünn, in der Stärke kaum die Hälfte der ersten erreichend und meist etwas gebogen. In seiner Ausbildung zeigt der Ösophagus einige Ähnlichkeit mit dem des Genus *Diplogaster*. Der Darm besteht aus 2 Reihen großer Zellen; sein Lumen ist stets deutlich sichtbar und hinter dem Ösophagus magenartig erweitert. Der Enddarm mündet ca. 0,120 mm vor der Schwanzspitze in den After.

Um den zweiten Teil des Ösophagus liegen die Kerne, die zum Nervensystem gehören, und der Nervenring.

Die Seitenlinien sind breit, und das Seitengefäß in ihnen läßt sich bis nach hinten verfolgen. Der Porus liegt etwas vor der zweiten Anschwellung.

Jederseits der Seitenlinien sind die Muskelfelder mit den starken Muskelfibrillen bis in den Schwanz deutlich sichtbar. Das Geschlechtsrohr des Weibchens (Fig. 45) ist einfach, mit weit zurückgeschlagenem Ovar, das schon weit vor seiner Umbiegung die abgelösten, unbefruchteten Eizellen zeigt. Die Eier sind schon im Uterus gefurcht und messen, bedeckt mit einer zarten Schale, 0,052 mm in der Länge und 0,019 mm in der Dicke. Die Vulva (*Vu*), von 2 kräftigen Lippen umgeben, liegt 0,204 mm vor der Schwanzspitze, also nahe vor dem After, von diesem nur 0,080 mm entfernt.

Die Cuticula ist ziemlich dick und fein queringelt. Der Schwanz wird hinter dem After von Zellen erfüllt. Der dünne spitze Teil des Schwanzes, der ca. 0,085 mm mißt, wird nur von der Cuticula gebildet.

Das kleinere Männchen (Fig. 48) hat ein Ösophagusverhältnis von etwa 5:1, besitzt einen Hoden, der weit nach vorn reicht und einfach umgeschlagen ist. Das Schwanzende ist in einen langen Schwanzstachel ausgezogen, und 0,058 mm vor dem Körperende mündet die Afteröffnung, an der sich gleichgroße, spitze, dünne,

stark gebogene Spicula finden, die, wie gewöhnlich, knopfartig beginnen. Sie sind 0,023 mm lang. Das schaufelförmige, gebogene, akzessorische Stück ist 0,012 mm lang. Knapp vor Beginn des rein cuticularen Schwanzes findet sich jederseits eine zarte, kleine Bursafalte, gestützt von je 4 Papillen. Seitlich der Bursa stehen noch je zwei größere und zwischen diesen eine kleinere Papille (*Pp*).

Über etwaige nähere Lebensbeziehungen dieser Nematodenart zu *Ips typographus* L. kann ich nichts aussagen.

Es war mir nicht möglich, diese Form in eine der mir bekannt gewordenen Nematodengattungen einzureihen. Sie steht nahe der Gattung *Rhabditis* Duj. und ist verwandt mit *Diplogaster* SCHULTZE.

Daher reihe ich diese Species in die für einen Rhabditiden, der bei *Hylobius abietis* L. vorkommt und im folgenden beschrieben wird, aufgestellte Gattung *Rhabditolaimus* ein.

#### IV. Weitere Parasiten des *Ips typographus* L.

Gelegentlich der Untersuchung des *Ips typographus* L. fand ich auch noch folgende Parasiten.

##### A. Im Darm.

##### 1. *Gregarina typographi* n. sp.

(Fig. 49—53.)

Diese Gregarine fand ich im Darm des Borkenkäfers (südliche Alpen, Oberbayern und Schwarzwald). Die Gregarine ist charakterisiert durch ein kegel- bis kuppenförmiges Epimerit, das sonstige Anhänge nicht zeigt. Ihre Form ist variabel, wie die Abbildung zeigt.

Während die zur Syzygienbildung reifen Tiere (Sporont, Sporadin) einförmiger und plump und im allgemeinen ohne Epimerit sind (Textfig. B 12, 13), ist die Form der jungen Individuen, welche den Darmzellen angeheftet sind (Textfig. B 10, 11) oder sich auch frei im Darm bewegen, eine variable, indem der Protomerit bald breit, bald länger ist, bald mehr oder weniger sich gegen den Deutomerit abschnürt. Diese jungen Tiere zeichnen sich durch eine mehr oder weniger deutliche Längsstreifung aus, die im Protomerit, besonders an dessen Basis, oft zu einer tiefen Furchung wird.

Nach Färbung mit Methylenblau konnte ich bei Tieren, die mit

ihrem Epimerit noch in einer Darmzelle steckten (Fig. 10, 11), in dessen Mitte eine sehr feine, stark blau sich färbende Linie bemerken, die vielleicht einen feinen Kanal darstellt. Bei zahlreichem Vorhandensein von Gregarinen hingen die Darmzellen oft nur lose zusammen, so daß sie mit den daran festgehefteten Gregarinen im Darminnern sich abgelöst vorfanden.

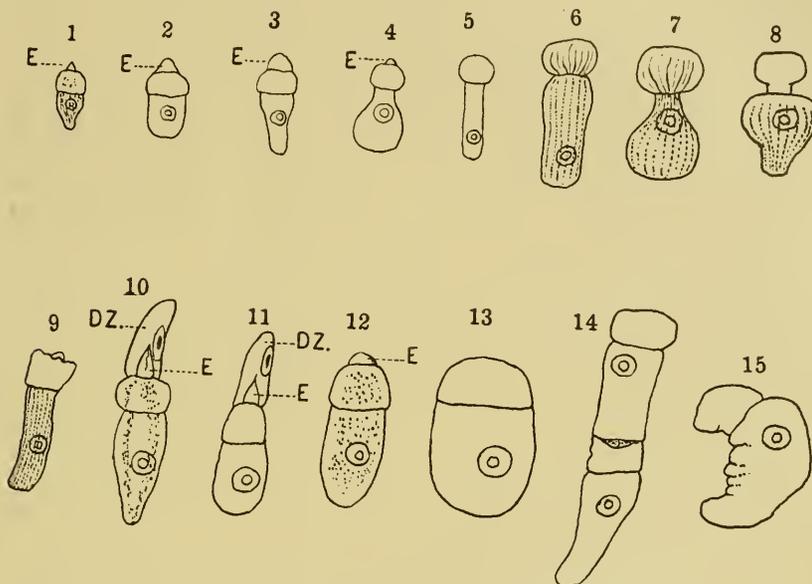


Fig. B.

Formen der im Darm des *Ips typographus* L. lebenden *Gregarina typographi*.  
*E* Epimerit. *Dz* Darmzellen mit Kern.

Zur Syzygie vereinigen sich 2 Tiere. Die aus der Syzygie entstehende Cyste ist klein, durchscheinend, besitzt 2 Kerne, körniges Protoplasma und eine dickere, durchsichtige Hülle (Fig. 49 CH).

Die Cysten gelangen in diesem Zustand mit den Faeces in den Mulm der Käfergänge, in dem die weitere Entwicklung stattfindet. Da die Cyste klein und durchscheinend ist, kann man die Sporenbildung in der Durchsicht verfolgen. Die Sporen werden ursprünglich in der Mitte der Cyste gebildet und reihen sich peripher an (Fig. 50), nach außen umgibt diese von Sporen gebildete Kugel eine gleichmäßig dicke Schicht feiner bis größer gekörnten Protoplasmas.

Langsam verändert sich dieser Zustand. Die periphere Protoplasmaschicht wird zunächst dünner, worauf es sich an einem Pol ansammelt und dort eine kleinere Halbkugel bildet (Fig. 51 a, b u. c), während die Sporen nun die größere Halbkugel einnehmen.

Das periphere Protoplasma bildet auf diesem Stadium, das die Austreibung der Sporen vorbereitet, eine dünne, nicht ganz regelmäßige Schicht, welche gleichmäßig in das polständige (*p. Prot*) übergeht. Letzteres ist in eine dunklere, gröber körnige und kleinblasige Randzone (*D*) und in eine mittlere, hellere, feinkörnige Partie gesondert, welche beide allmählich ineinander übergehen. In der Aufsicht (Fig. 51 c) findet sich in dem feinkörnigen Protoplasma ein kreisrunder, heller Fleck, die spätere Öffnung, durch welche der kurze Sporoduct (*Sporod*) austritt. Bei seitlicher Ansicht (Fig. 51 b) sieht man von diesem Fleck aus einen hellen Trichter nach dem Zentrum der Cyste ziehen, den späteren Sporoduct.

Beim Hervorschleudern der Sporen verkleinert sich der Umfang der Cyste etwa auf die Hälfte, sie nimmt eine ovale Form (Fig. 52) an. Ein Teil der Cyste mit samt dem anliegenden Protoplasma streckt sich in der Öffnung rüsseltförmig hervor, und erst am Ende dieses Fortsatzes tritt der kurze Sporoduct heraus, dessen Lumen deutlich ist (Fig. 52, 53). Der Rest des Protoplasmas erscheint deutlich in einen peripheren (*r. Prot*) und einen polständigen gesondert. Auch nach Fixierung und Färbung waren keine Kerne in dieser Protoplasmanasse zu finden.

Die kleinen Sporen (Fig. 54) sind rechteckig, mit einem Seitenverhältnis von 2:3, im Durchschnitt fast zylindrisch (Länge 34  $\mu$ ; Breite 22  $\mu$ ). In ihrem Inneren war nicht viel zu sehen.

Der Entwicklungszyklus scheint folgender zu sein: die ausgereiften Sporen werden vom Käfer gefressen und lassen zum Teil schon hinter dem Ösophagus, vor dem Kaumagen, kleine Gregarinen hervorgehen, denn ich fand schon dort solche, wie auch eben gebildete Syzygien, während sich gleichzeitig kleine und größere Gregarinen im Mitteldarm hinter dem Kaumagen, dem gewöhnlichen Sitz der Parasiten, in außerordentlich großen Mengen vorfanden. Wahrscheinlich entwickeln sich die Gregarinen gleichzeitig teilweise vor, teilweise hinter dem Kaumagen. Ob die vor dem Kaumagen sich bildenden Cysten diesen ungefährdet passieren, ist schwer zu sagen. Jedenfalls finden sich vor dem Kaumagen stets wenig, hinter demselben oft außerordentlich viel Gregarinen, so daß man fast an-

nehmen könnte, es entwickelten sich die im Ösophagus gebildeten Cysten dort oder im Mitteldarm zu Sporen, aus denen dann die große Menge von Gregarinen, die den Darm oft blasig auftreibt und ganz verstopft, entsteht. Wenn dies richtig, was jedoch wenig wahrscheinlich, könnten 2 Generationen im Käferdarm ihre Vollendung finden.

Die Infektion des *Ips typographus* L. mit dieser Gregarine ist mäßig häufig und kann verschieden stark sein. Eine mäßige Infektion scheint dem Käfer keinen nennenswerten Schaden zuzufügen. Ist die Infektion jedoch stark, so sitzen die Gregarinen dichtgedrängt, mit den Epimeriten in die Darmzellen eingebohrt, nebeneinander, füllen und verstopfen den Darm derart, daß er auf weite Strecken blasenartig aufgeschwollen und mißfarbig erscheint. Vor solchen Stellen sieht man Nahrung im Darm nicht, nur hinter ihnen. Manchmal sah ich auch die Darmzellen mit den daran festgehefteten Gregarinen, aus der Darmwand herausgelöst, in dessen Lumen eingetreten. So starke Infektion bringt naturgemäß eine bedeutende Schädigung der Käfer mit sich und kann schließlich auch dessen Tod herbeiführen, wie ich es in manchen Fällen feststellen zu können glaubte.

## B. In der Leibeshöhle.

### 1. *Telosporidium typographi* n. sp.

(Fig. 56a u. b.)

Nicht gerade häufig fand ich sowohl in Bayern als im Schwarzwald den Borkenkäfer von einem Sporidium infiziert, das absolut tödlich wirkt, weil es sich im Fettkörper entwickelt und da durch starke multiplikative Fortpflanzung (wie DOFLEIN sie nennt) sich enorm vermehrt. Die Sporidien treten dann aus dem Fettkörper in die Leibeshöhle, erfüllen sie und führen so den Tod des infizierten Tieres herbei. Die Käfer werden in solchem Falle unruhig, versuchen zu laufen und zu entfliehen, spreizen die Flügel und sterben so ab. Das ganze Innere des Käfers ist dann von den Sporidien erfüllt, die eine Länge von 16  $\mu$  und eine Breite von 6  $\mu$  besitzen, wobei die dicke durchsichtige Hülle 1  $\mu$  mißt. Der Inhalt besteht aus feingranuliertem Protoplasma, in dessen Mitte ein einfacher Kern sich befindet.

Da diese Spore das Endprodukt der Entwicklung im Käfer ist,

dürfte der Parasit wohl zu den Telosporidien zu rechnen sein. Ich kann über denselben nicht viel aussagen, da ich seine weitere Entwicklung noch nicht kenne.

Im Fettkörper selbst, solange die Sporen noch nicht in die Leibeshöhle austreten, findet man noch kleinere Formen, die nackt sind, von einer beiläufigen Länge von 12—13  $\mu$  und einer Breite von 4  $\mu$ , mit einem großen bläschenförmigen Kern, in dem sich ein dunkler Nucleolus befindet. Auch in den Tracheen fand ich Sporen.

Eine genauere Untersuchung, die aber nur bei genügend frischem Material und im richtigen Zeitpunkt geschehen kann, dürfte von Bedeutung sein, da es allein mit diesem Parasiten vielleicht möglich sein dürfte, im großen mittels künstlicher Infektion erfolgreich gegen den schädlichen Käfer vorzugehen.

## 2. *Diplochis omnivorus* WALK.

(Fig. 55.)

Ein weiterer Leibeshöhlenparasit des *Ips typographus* L. ist die Schlupfwespe *Diplochis omnivorus* WALK., welche Herr Prof. SCHMIEDEKNECHT liebenswürdigerweise bestimmte, wofür ich ihm hier nochmals danke. Die Larve dieser Schlupfwespe fand ich öfters im ausgebildeten Käfer, nicht nur in jungen, sondern auch in älteren, so daß ich annehme, daß die Infektion stets den Käfer treffe. Beim Aufschneiden eines Ganges fand ich auch einmal neben dem Käfer die Schlupfwespe. Die Infektion ist absolut tödlich.

Die Abbildung (Fig. 55) zeigt den Kopf der Larve von der Ventralseite. Bei ganz jungen Larven scheint er noch nicht so charakteristisch ausgebildet zu sein.

Der Kopf ist gut chitiniert, nur ventral zarter und dünner. Ventral sieht man links und rechts je einen großen und kräftigen, nach innen eingebogenen Mundhaken, die wohl den Mandibeln entsprechen, seitlich beweglich eingelenkt und hohl sind, ohne eine Öffnung zu besitzen. Nach innen davon findet sich eine nach vorn zugespitzte Platte mit 2 kleineren Haken, die vielleicht den Maxillen entsprechen. Die Larve besitzt einen ziemlich langen, dünnen, gegen den Körper deutlich abgesetzten Schwanz, der mit kurzen, steifen, nach hinten gerichteten Borsten besetzt ist. Vor dem Schwanz sieht man ventral den quergestellten After, umgeben von einem Kreis besonderer Zellen.

Das Nervensystem ist gut zu sehen. Vom Darm wie von den

übrigen Organen konnte ich nicht viel bemerken, da dicht gelagerte Fettröpfchen die Durchsicht erschweren. Die Puppe erfüllt später das ganze Innere des Käfers, von dem nur das Chitinskelet übrig bleibt. Bei Berührung bricht der Käfer meist auseinander, und zwar stets zwischen Thorax und Abdomen, an welcher Stelle auch die ausschlüpfende Wespe den Käfer sprengt.

Die Anwesenheit dieser Schlupfwespe gibt sich sofort bei der Öffnung des Käfers durch eine größere Anzahl weißer Kugeln etwas verschiedener Größe, die in die Flüssigkeit herausfallen, zu erkennen. Sie besitzen einen Durchmesser von 0,23—0,31 mm und scheinen veränderter Fettkörper zu sein.

Gelegentlich fand ich noch eine andere Schlupfwespenlarve, die sich in einem weißen Kokon neben dem Käfer verspinnt. Die Imago kenne ich jedoch nicht.

## V. Einfluß der Parasiten auf Leben und Fortpflanzung des *Ips typographus* L.

Einen Einfluß auf das Leben und die Lebenstätigkeit des Borkenkäfers haben selbstverständlich nur die wirklichen Parasiten, nicht aber die Wohnungseinmieter. Um sich einige Klarheit hierüber zu verschaffen, ist es nötig, die einzelnen Arten der Parasiten in ihrer Wirkung zu betrachten.

Man kann die Parasiten nach ihrer Wirkung einteilen: 1. in absolut tödliche: *Telosporidium typographi* und *Diplochis omnivorus* WALK. und 2. in solche, welche die Lebenstätigkeit hemmen, die Fortpflanzungsfähigkeit verringern und gewöhnlich zu früherer Beendigung des Lebens führen: *Tylenchus contortus* und *dispar* sowie *Gregarina typographi*.

Mit Sicherheit tödlich wirken also *Telosporidium typographi* und die Schlupfwespe *Diplochis omnivorus* WALK. Ob aber die Infektion mit diesen Parasiten auch die normale Fortpflanzung beeinträchtigt, das hängt von dem früheren oder späteren Eintritt der Infektion ab. Die Infektion kann hier wie auch bei *Gregarina typographi* jederzeit stattfinden. Mit *Telosporidium* wie mit der Gregarine infiziert sich der Käfer wohl nur durch Fressen. Die Schlupfwespe belegt den jungen und älteren Käfer mit Eiern, denn ich fand ganz junge Schlupfwespenlarven in jüngeren wie in älteren Käfern, und bei Öffnung der Gänge traf ich einmal die Schlupfwespe neben dem Käfer sitzend. Ein Einfluß auf die Eiproduktion des Käfers findet

nur dann statt, wenn die Käfer als Jungkäfer infiziert werden, so daß der Einfluß der Infektion sich schon bemerkbar macht, wenn die Eiproduktion beginnt und im weiteren stärker sich geltend macht und diese hemmt. Dabei ist nur die Infektion des Weibchens wesentlich, die Infektion des Männchens ohne Bedeutung. In diesem Falle ist die Infektion auch wirtschaftlich bedeutend, weil sie die Vermehrung des schädlichen Käfers einschränkt. Trifft die Infektion erst den älteren Käfer, so wird sich ihr Einfluß erst dann geltend machen, wenn der Käfer einen großen oder größten Teil seiner Eier abgelegt hat. Sie wird also wirtschaftlich minder bedeutend sein, wenn auch die Fortpflanzung z. B. durch Verhinderung einer weiteren Brut beschränkt wird. Die schließliche physiologische Wirkung der Infektion, der infolge der Infektion unfehlbar eintretende Tod des Käfers, hat dann mehr wissenschaftliches als wirtschaftliches Interesse.

Die Infektion mit den beiden parasitischen *Tylenchus*-Arten tritt gewöhnlich wohl in den Jugendstadien des Käfers ein. Doch möchte ich die Möglichkeit der Infektion auch des bereits entwickelten Käfers nicht ganz für ausgeschlossen halten. Diese Möglichkeit scheint sich aus der Lebensweise der Käfer zu ergeben, indem diese andauernd in ihren Gängen verbleiben, wo sich auch die Parasitenlarven zu Geschlechtstieren entwickeln und die junge Brut infizieren. Zwar schaffen die Käfer ihren Kot und das Genagsel fortwährend aus den Gängen und damit wohl den Hauptteil der dort vorhandenen Nematoden. Immerhin bleiben genug zurück, die dann teils in den Mulm der Larvengänge einwandern, teils im Muttergang bleiben, so daß auch die Infektion älterer Käfer möglich erscheint. Manche Beobachtungen deuten auch direkt darauf hin; dennoch möchte ich es nicht mit Sicherheit behaupten. Jedenfalls ist die Infektion älterer Käfer seltner und in ihrer Wirkung auf die Fortpflanzungstätigkeit von geringer Bedeutung. Hinsichtlich der Eiproduktion kommt also nur die Infektion der Jugendstadien in Betracht. Untersucht man die Jungkäfer im Herbst, so findet man in ihnen schon die geschlechtsreifen Tylenchen, zuweilen schon mit abgelegten Eiern, aus denen kleine Larven entstanden sind. Der Käfer mit dem Parasiten überwintert hierauf. Mit eintretender Wärme des Frühlings beginnt der Käfer an seinem Aufenthaltsort zu fressen, und die Nematoden beginnen alsbald mit der Eiproduktion. Wenn der infizierte Käfer dann ausfliegt, um zu brüten, ist der Parasit bereits in voller Tätigkeit. So verhält es sich meist; seltner ist

es, daß der Nematode erst später zur Eiablage gelangt. Nach diesen Verhältnissen wird der Einfluß zu beurteilen sein, welchen die verschiedenen Parasiten auf die Eiablage des Käfers gewinnen können.

Von Wichtigkeit und in Betracht zu ziehen sind hier 1. der frühere oder spätere Eintritt der Höhe der Geschlechtstätigkeit der Parasiten, 2. die Häufigkeit der Infektion, 3. die Zahl der Parasiten in den Käfern und schließlich 4. die Dauer der Infektion. Gering muß die Wirkung auf die Fortpflanzungstätigkeit des Käfers sein, wenn die Höhe der Geschlechtsreife des Parasiten spät eintritt und wenn die Parasitenzahl pro Individuum gering ist, wenn z. B. nur ein parasitisches Weibchen im Käfer zu finden ist.

Dagegen werden die Parasiten die Eiproduktion beeinflussen, wenn sie früh ihre geschlechtliche Reife erlangen und in größeren Massen im Käfer vorkommen. Die von mir im Laufe der Jahre gemachten Beobachtungen gehen mit den hier aufgezählten Bedingungen vollkommen parallel.

Was nun die beiden *Tylenchus*-Arten betrifft, so ist *T. contortus* 10mal so häufig wie *T. dispar*. Dagegen tritt *contortus* niemals in solchen Massen auf, oft einzeln, meist zu zweien oder dreien pro Käfer, während *dispar* fast immer in Massen von 50—200 Weibchen in einem Käfer auftritt, deshalb ist im Einzelfall *T. dispar* für den Käfer weit schädlicher und führt auch öfter dessen Tod herbei. Dagegen scheint *T. contortus* länger zu leben, wie natürlich auch seine Fortpflanzungszeit länger währt; auch scheint er fruchtbarer als *T. dispar*.

Es erübrigt, die fortschreitende Wirkung der Infektion zu betrachten. Die im Herbst mit Parasiten befallenen Jungkäfer zeigen oft keine Merkmale der Schädigung, sie sind gut ernährt und besitzen einen ansehnlichen Fettkörper. Wenn dann im Frühjahr die Parasiten Massen von Nachkommen erzeugen, so füllt sich die Leibeshöhle des Käfers mit großen Mengen ihrer Larven, welche sich vom Blute und dem Fettkörper ernähren. Wenn gleichzeitig der Käfer seinen Muttergang gebohrt hat und Eier produziert, so wird seine Kraft rasch aufgezehrt. Es zeigt sich dies im Verschwinden des Fettkörpers, an dessen Stelle die Larven treten, und darin, daß Eianlagen in den Keimfächern des Ovars nicht mehr oder nur sehr langsam gebildet werden. Es werden also nicht soviel Eier abgelegt, wie wenn der Käfer gesund ist. Noch mehr zuungunsten des Käfers dürfte sich die Sachlage verschieben, wenn das Frühjahr ungünstig ist, wenn durch die Ungunst der Witterung die

Käfer verhindert werden, sofort den Hochzeitsflug zu unternehmen. Die Parasiten in ihrer Leibeshöhle nehmen zu; der Käfer frißt zwar, doch wird er durch das Zunehmen der Parasiten geschwächt, und wenn er schließlich mit der Eiablage beginnt, so geschieht dies nicht mehr mit voller Kraft. Auf solche Momente sind wohl auch die Verschiedenheiten, die ich als Erfolg der Infektion beobachten konnte, zurückzuführen. Ähnlich ist es, wenn sich im Sommer durch ungünstiges Wetter die Entwicklung der Käfer verzögert. Anstatt im Juli oder Anfang August zu fliegen, um eine 2. Generation zu erzeugen, bleiben sie dann an der Stätte ihrer Geburt und ernähren sich dort. Währenddessen vermehren sich die Parasitenlarven in ihrer Leibeshöhle, zehren den Vorrat an Fett auf, und der Käfer muß, durch Hunger gezwungen, fressen und kommt nicht dazu, seine Geburtsstätte zu verlassen. Die Geschlechtsorgane, die allzumeist noch nicht fertig entwickelt waren, entwickeln sich nur langsam weiter. Nach der Überwinterung sind die Käfer dann nicht, wie es sein sollte, vollkräftig, sondern geschwächt. Vielfach erkennt man dies auch daran, daß sie keine normalen, sondern etwas unregelmäßige Brutgänge fressen, in denen die Anzahl der Eier meist ziemlich gering ist.

Die Schädigung, welche die Tylenchen den Käfern bringen, liegen aber nicht nur darin, daß die Käfer durch Entziehung von Säften geschwächt werden. Die Larven der Tylenchen wandern in den Enddarm und verbleiben dort einige Zeit. Bei starker Infektion gelangen dann gleichzeitig unglaublich große Larvenmengen in den Enddarm, füllen ihn prall, so daß er teilweise oder ganz einer aufgetriebenen Blase gleicht. Wenn auch das massenhafte Durchbohren der Darmwand durch die Larven sicherlich eine Schädigung bedeutet, so scheint doch die Schädigung, welche durch das Verstopfen des Enddarmes, durch den dann keine Faeces hindurch können, eine weit größere Schädigung zu bedeuten, da man beobachten kann, daß die Freßlust des Käfers abnimmt, obwohl er viel Stoffe verbraucht, um alle Parasiten noch zu ernähren. Eine ähnliche Schädigung können die Dauerlarven von *Rhabditis obtusa* verursachen, die jedoch seltner ist, da sich nicht solche Mengen Dauerlarven im Käferdarm finden. So ist es denn zu erklären, wenn wir sehen, daß die Tätigkeit der Eiablage des Käfers oft plötzlich abbricht, und wir sehen, daß trotz geringer Eiablage die Genitalien vollständig abgebrunstet erscheinen. Da die blasige Erweiterung des Enddarmes sich teilweise wenigstens bleibend erhält, so ist damit eine

dauernde Schädigung des Käfers gegeben, wenn er nicht schon vorher an den Folgen des Parasitismus eingegangen ist.

Als Resultat erscheint also eine mehr oder weniger große Reduzierung der Fruchtbarkeit durch den Parasitismus der beiden *Tylenchus*-Arten.

Die nächste Frage ist nun wohl die: wieviel Eier legt denn normalerweise ein Weibchen von *Ips typographus* L. ab? Die Höchstgrenze, die angegeben wird, dürfte 120—130 sein. 130 gibt THIERSCH für 1 Weibchen an, Forstrat HÖRMANN in Fall a. d. Isar zählte öfter bis 120, v. BERG 70—116 Eier, v. SIERSTORPFF 60—80, PFEIL bis 60; EICHHOFF (VI) spricht, wahrscheinlich nach Angaben anderer und nicht aus eigener Erfahrung, von 30—50 Stück und daß „angeblich selbst bis 100 Stück“ vorkommen; nach diesem Autor gibt HESS 30—50, auch 100 an. JUDEICH zählt (in seinen Waldverderbern, Fortsetzung von RATZEBURG, 1875) 30—50 Stück, NÜSSLIN in seinem Leitfaden (wohl wie HESS und EICHHOFF nach den Angaben von JUDEICH) auch 30—50, und der alte BECHSTEIN in seiner Forstzoologie 20—60. Ich selbst zählte öfters 100 und auch etwas darüber, letzteres aber selten. Zahlen über 100 scheinen Rekordzahlen, die gesunde Weibchen unter besonders günstigen Umständen erreichen können. Die durchschnittlichen Höchstzahlen sind 70 bis 90 Eier pro Weibchen. Wie kommt es nun, daß von vielen Autoren so geringe Zahlen wie 30—50 und 20—60 angegeben werden? Ich bin zwar überzeugt, daß sowohl HESS als NÜSSLIN diese Angaben nach JUDEICH resp. EICHHOFF machen sowie daß EICHHOFF seine Zahlen wohl nach JUDEICH angibt, also ohne genaue, eigene Erfahrung. Trotzdem werden diese Zahlen wohl oft stimmen. Dies kommt daher, daß z. B. bei massenhaftem Befall an einem Stamm die einzelnen Käfer oft nicht Platz genug finden, um ihren Gang soweit auszudehnen, wie notwendig wäre, alle Eier abzulegen. Dann verlassen sie ihren Gang und begeben sich an einen anderen Ort, um weiter zu brüten. Andererseits vermögen diese Borkenkäfer auch ein zweitesmal zu brüten, d. h. nach normaler Eiablage und nach einem Regenerationsfraß eine zweite, sogenannte „Geschwisterbrut“ anzulegen. Die Gänge, welche in diesem Falle genagt werden, sind meist etwas kürzer und mit weniger Eiern belegt. Der dritte Fall ist der, daß die Käfer von Parasiten infiziert sind und darum weniger Eier ablegen. Es gibt also mehr als eine Ursache, welche die Eizahl in einem Gang reduziert erscheinen läßt, darum ist es auch schwer, richtiges Vergleichsmaterial zu erhalten. Gut ver-

gleichbares Material zu erhalten ist auch deshalb schwer, weil die Zeit, in welcher die Käfer anfliegen, keine eng begrenzte ist, so daß man genau acht geben muß, möglichst gleich alte Gänge zu finden. Außerdem ist die Zeit, in welcher man solche Untersuchungen anstellen kann, verhältnismäßig kurz, weil man einerseits warten muß, bis das Weibchen mit der Eiablage fertig ist, andererseits mit der Untersuchung zu Ende sein muß, bevor das Weibchen seinen Gang verläßt. Außerdem kommt es vor, daß in Gänge, welche von ihren rechtmäßigen Weibchen verlassen sind, zuweilen andere eindringen, was nicht immer leicht festzustellen ist. Auch letzteres bietet eine Fehlerquelle. Die Untersuchungen sind zudem recht langwierig.

Es wäre doch sehr sonderbar, wenn bei einer Fähigkeit der gesunden Weibchen durchschnittlich 70—90, gelegentlich sogar bis 130 Eier abzulegen, mit Fug und Recht angegeben werden könnte: die Durchschnittszahl der Eiablage erhebe sich nicht über 30—50!

Wenn letztere Zahlen richtig sein sollen, so ist dies nur möglich, wenn in solchen Fällen die Zahl der Eier durch Infektion beschränkt wird. Um mich zu überzeugen, wie es damit stehe, begann ich schon 1908 darüber Untersuchungen anzustellen, aber nur 1910 fand ich Gelegenheit zu einer ununterbrochenen Reihe solcher Untersuchungen und dabei vergleichbare Daten zu erhalten. Bei vereinzelt Beobachtungen ergab sich als mindeste Eizahl kranker Weibchen 7. Als ein Merkmal infizierter Käfer fand ich, daß die Eiablage anfangs in raschem Tempo, bald aber sehr langsam vor sich geht, um dann recht bald aufzuhören. Es zeigt sich darin die während der Eiablage eintretende Wirksamkeit der Infektion. Die Untersuchungen wurden so gemacht, daß die Muttergänge der Käfer vorsichtig aufgeschnitten wurden; die Käfer wurden hierauf je in eine nummerierte Glasröhre gebracht, die Gänge gemessen, gezeichnet und beschrieben sowie die Eigruben gezählt. Die Käfer wurden dann unter der Lupe und dem Mikroskop noch am selben Tag untersucht, der Befall mit Parasiten festgestellt und besonders auch der Zustand des Darmes und der Geschlechtsorgane geprüft. Macht man die Untersuchungen genau, so braucht man sehr viel Zeit, und in einem Tag leistet man nicht übermäßig viel. Ich füge hier die Tabelle zweier zusammenhängender Versuchsreihen an.

Tabelle.

R.W. = *Tylenchus contortus*. G. E. W. = *T. dispar*. Greg. = Gregarinen. Spor. = Sporidium. Schlupf. = Schlupfwespe.

No.	Ge- schlecht	Nematoden R.W. / G. E. W.	Greg.	Spor.	Schlupf.	Ganglänge	Eier	Bemerkungen
1.	♀	gesund	—	—	—	12 cm	75	noch gute Eianlagen
2.	♀	—	/stark	—	—	1,2 cm steril	17	Käfer eben gestorben, Gregarinen noch lebend
3.	♂	gesund	—	—	—	3,5 cm	—	—
4.	♂	—	—	—	—	—	—	—
5.	♂	—	—	—	1	—	—	Mitteldarm abnorm
6.	♀	6 R.W.	—	—	—	4,6 cm	29	—
7.	♀	gesund	—	—	—	9,4 cm	49	—
8.	♀	gesund	—	—	—	13 cm	71	noch viel Fettkörper, keine Eianlagen
9.	♂	1	—	—	—	—	31	Fettkörper noch gut, wenig Embryonen
10.	♂	—	—	—	1	8 cm	33	starke Corpora lutea, abgebrunstet
11.	♀	2 R.W.	—	—	/klein	7 cm	—	Darm blasig aufgetrieben, kolossale Mengen von Nematoden, über 100 Muttertiere
12.	♂	—	—	—	—	—	41	ohne Eianlagen, Fettkörper völlig durchsetzt von Sporidien
13.	♀	—	/	1 sehr viel	—	7,5 cm	—	in einem verlassenen Gang von 2,2 cm Länge mit 7 Eiern
14.	♂	—	/	—	—	—	—	Infektion schon fast überstanden, Genitalien abgebrunstet
15.	♀	4	—	—	—	7 cm	20	Eianlagen noch da, 1 R.W. im Kopf nur Eier, späte Infektion
16.	♀	1	—	—	—	2 cm steril	68	abgebrunstet
17.	♀	7 R.W.	—	—	—	1,6 cm steril	30	späte Infektion
18.	♀	1	—	—	—	9 cm	49	abgebrunstet
19.	♀	—	—	—	—	3,8 cm steril	—	späte Infektion
20.	♂	gesund	/	—	—	8,2 cm	56	noch Eianlagen
			—	—	—	2 cm steril	—	beim Käfer saß eine Schlupfwespe
			—	—	—	12,5 cm	—	
			—	—	—	2,5 cm steril	—	

No.	Ge- schlecht	Nematoden RW.   G. E. W.	Greg.	Spor.	Schlupf.	Ganglänge	Eier	Bemerkungen
21.	♀	gesund	—	—	—	10 cm 2,2 cm steril	56	noch Eianlagen
22.	♂	—	—	—	—	9,8 cm	—	späte Infektion, noch wenig Embryonen, ohne Eianlagen. Fettkörper noch in Resten
23.	♀	—	—	—	—	2 cm steril	60	—
24.	♀	gesund	—	—	—	10,4 cm	50	—
25.	♀	—	—	—	—	6,8 cm	37	noch schwache Eianlagen
26.	♂	gesund	—	—	—	—	—	—
27.	♀	1	—	—	—	7,8 cm	35	—
28.	♀	gesund	—	—	—	1,5 cm steril 11 cm	65	abgebrunnet
29.	♀	2	—	—	—	1,3 cm steril	47	Eier anfangs sehr dicht, dann bald sparsam, abgebrunnet. Infektion spät
30.	♀	gesund	—	—	—	1,0 cm steril 10,3 cm	70	noch 2 Eianlagen, Fettkörper kräftig
31.	♀	1	—	—	—	2,3 cm steril 5,7 cm	36	—
32.	♀	—	—	—	—	1,6 cm steril 5,3 cm	32	noch 1 Eianlage
33.	♀	3	—	viel	—	1,4 cm steril	40	keine Eianlagen mehr. Infektion scheinbar spät, noch wenig Larven
34.	♀	gesund	—	—	—	9,5 cm 2,2 cm steril 13,4 cm	83	noch schwache Eianlagen
35.	♀	gesund	—	—	—	2 cm steril 8,6 cm	63	abgebrunnet
36.	♀	gesund	—	—	—	1,1 cm steril 7,2 cm	43	noch Eianlagen
37.	♀	7	50 - 60	—	—	1,2 cm steril 7,8 cm	37	ganz abgebrunnet, Gang mit Mehl verstopft
38.	♂	—	—	—	1	—	—	—
39.	♀	1	—	—	—	10,2 cm 2,5 cm steril	66	abgebrunnet, RW. noch ohne Embryonen, späte Infektion



No	Ge- schlecht	Nematoden Rw.   G. E. W.	Greg.	Spor.	Schlupf.	Ganglänge	Eier	Bemerkungen
61.	♀	gesund	—	—	—	14 cm 4,5 cm steril	40	gute Eianlagen
62.	♀	gesund	—	—	—	12 cm 6,7 cm steril	44	Fettkörper stark, kleine Eianlagen
63.	♀	gesund	—	—	—	12,5 cm in der Mitte 2,7 cm am Ende 4,4 cm steril	33	—
64.	♀	gesund	—	—	—	2,5 cm steril 10 cm	21	starke Corpora lutea
65.	♂	gesund	—	—	1	8,8 cm	25	—
66.	♀	—	—	—	—	4,9 cm steril	—	—
67.	♂	—	—	—	—	8,8 cm	50	abgebrunstet, Eier erst dicht, dann sparsam
68.	♂	gesund	—	—	—	3,1 cm steril	28	macht Regenerationsstadien Genitalien fettig degeneriert
69.	♀	gesund	—	—	—	9,3 cm 4 cm steril	37	ohne Fettkörper
70.	♂	—	—	—	—	5,3 cm steril	—	—
71.	♀	gesund	—	—	—	12,2 cm 6,7 cm steril	52	fett mit tropfbar flüssigem Fett abgebrunstet, Fett in Tropfen
72.	♀	gesund	—	—	—	8,7 cm	29	ganz abgebrunstet
73.	♂	gesund	—	—	—	2,7 cm steril	40	ganz abgebrunstet
74.	♂	gesund	—	—	—	9,5 cm	28	am Absterben
75.	♀	gesund	—	—	—	4 cm steril	—	—
76.	♀	—	—	—	—	9 cm	—	—
77.	♀	gesund	—	—	—	3,2 cm steril	—	—
78.	♀	—	—	—	—	—	—	—

Von den in der Tabelle angeführten Käfern stammten die ersten 55 aus einer Fundstelle, die übrigen ebenfalls aus einer und derselben Örtlichkeit. Die ersteren stammten aus einer sonnseitigen Lage, und die Untersuchungen wurden in der zweiten Hälfte August gemacht. Die zweite Serie kam aus einem schattseitig gelegenen Ort, die Untersuchungen wurden im September gemacht. An der ersten Fundstelle fanden sich neben 23 gesunden Käfern 32 kranke. Wenig Gänge waren schon verlassen. Einzelne Käfer waren eben erst abgestorben, und die Krankheitsursache konnte festgestellt werden. An der zweiten Fundstelle standen 14 gesunden 9 kranke Käfer gegenüber. Viele Gänge aber waren schon verlassen, in manchen fanden sich tote, schon vertrocknete Käfer. An der ersten Örtlichkeit war die Brut im Larven- und Puppenzustand, in der zweiten fanden sich vorwiegend gelbe Jungkäfer. Nach dem Verhältnis der kranken zu den gesunden Käfern möchte man annehmen, daß die Käfer der ersten Örtlichkeit mehr von Parasiten heimgesucht waren als die der zweiten. Dem war aber nicht so, denn die Untersuchung der vorhandenen Jungkäfer an dem zweiten Ort zeigte, daß fast alle und zwar vorwiegend von *Tylenchus contortus* befallen waren. Zu spät war ich leider mit meinen Untersuchungen an diesen Ort gekommen, die meisten kranken Altkäfer waren entweder tot oder hatten schon ihre Gänge verlassen. Überhaupt hatte auch ein großer Teil der Jungkäfer die Gänge verlassen. Die in der Tabelle gegebene Darstellung des Befundes an der zweiten Fundstelle kann also kein richtiges Bild geben, schon deshalb nicht, weil es nicht ausgeschlossen ist, daß eine früh einsetzende Infektion nicht schon überwunden war, die Käfer jetzt gesund erschienen, während die Wirkung der Infektion sich in der geringen Eizahl aussprach (cf. Tab.: 59, 60, 61, 62 usw.).

Die mittlere Anzahl der an dem ersten Ort abgelegten Eier betrug 47,8, an dem zweiten nur 34.

Wenn wir die mittlere Zahl der Eiablage der als gesund erkannten Käfer des ersten Orts berechnen, so erhalten wir die Zahl 61, darunter waren aber Weibchen, die noch nicht alle Eier abgelegt hatten. Die mittlere Zahl der abgelegten Eier bei den von Nematoden befallenen Weibchen betrug 43, also wesentlich weniger, und diese Zahl verringert sich noch, wenn wir 3 Weibchen mit einer hohen Zahl von abgelegten Eiern (68, 60 u. 66) weglassen, was wir gut tun können, weil meine Notizen besagen, daß bei ihnen nur 1 Ringelwurm als Parasit gefunden wurde, und dieser stand

erst in Eiproduktion, so daß die Wirkung der Infektion bisher noch wenig zur Geltung gelangen konnte. Die Ablage der Eier des Käfers hat also schneller stattgefunden als die Entwicklung des Parasiten zur Höhe seiner Geschlechtsreife.

Unter Weglassung dieser 3 Zahlen erhalten wir eine Mittelsumme von 38. Es stünden sich dann die Zahlen 61 und 38 als die mittleren Zahlen für die von gesunden und von kranken Käfern abgelegten Eier gegenüber. Wenn wir rechnen, daß gesunde Käfer durchschnittlich 60 Eier (nicht hoch gerechnet) ablegen, kranke Käfer jedoch 40 (hoch gerechnet) Eier, so errechnet sich, daß kranke Käfer 34 % weniger Eier ablegen als gesunde, so daß man ruhig sagen kann, kranke Weibchen des *Ips typographus* legen durchschnittlich 40 % Eier weniger ab als gesunde. Wenn wir weiterhin eine Zusammenstellung zu Hilfe nehmen und sehen, daß von dort angeführten 413 Käfern nur 152 gesund waren, und wir die Wirksamkeit der übrigen Parasiten gleich den Nematoden fassen, so legen 100 Käfer statt 6000 Eier nur 4400 Eier ab, das ist 74 % der von gesunden Käfern zu erwartenden Menge. Die Verhältnisse in dieser Beziehung variieren jedoch ziemlich stark, da die Fähigkeit, viel Eier abzulegen, wohl von verschiedenen Faktoren abhängt. Im übrigen ließ sich gelegentlich auch eine Degeneration der Nematoden beobachten, so daß deren Wirkung gleich 0 war. Insbesondere schien mir dies der Fall zu sein, wenn der Ringelwurm von einer Membran und Tracheen eingeschlossen war. Alsdann sammelten sich die Eier des Parasiten in großen Massen in dem Sack, meist ohne sich weiter zu entwickeln, oder es waren nur wenige Larven vorhanden; die Leibeshöhle des Käfers blieb von Parasiten frei.

Von den vielen *Ips typographus*, die ich bis 1911 untersucht hatte, etwa 1000, liegen über 413 genauere Aufzeichnungen vor. Mittlerweile hatte ich auch die verschiedensten sonstigen Borkenkäferarten aber in weniger Exemplaren untersucht, was ich hier lediglich erwähne. Ich möchte nur das kurze Resultat in bezug auf Gesundheit und Häufigkeit der verschiedenen Parasiten hier wiedergeben, nicht die seitenlangen Tabellen:

Gesamt	Gesund	RW.	G. E. W.	Greg.	Sp.	Schl.
413	152	153	16	92	15	21

wobei bedeuten:

RW. = Ringelwurm *Tyl. contortus*

G. E. W.	=	<i>Tyl. dispar</i> .
Greg.	=	<i>Gregarina typographi</i>
Sp.	=	<i>Telosporidium</i>
Schl.	=	<i>Diplochis omnivorus</i>

Bei diesen Zahlen ist zu berücksichtigen, daß manche Käfer von verschiedenen Arten von Parasiten zugleich befallen waren. Unter den untersuchten überwiegen also die kranken Käfer, wie dies öfter zu beobachten ist (z. B. waren es weit mehr im Garmischen Revier 1908 und 1909). Der weitaus häufigste Parasit ist *Tylenchus contortus*, daher auch der wichtigste. *Tyl. dispar* kommt 10mal seltener vor.  $\frac{2}{3}$ mal so oft wie der Ringelwurm kommt die Infektion mit Gregarinen vor, welche oft belanglos, gelegentlich zur Darmzerstörung und zu Stockungen im Darm sowie zum Tod des Wirts führt. Das *Telosporidium* und die Schlupfwespe *Diplochis omnivorus* WALK. sind wieder erheblich seltener. Die Bedeutung der *Gregarina typographi*-Infektion ist nicht zu unterschätzen (cf. *Gregarina typographi*), erstens, weil sie ziemlich häufig vorkommt, dann aber, weil die Infektion oft so stark ist, daß sie, wie ich schon erwähnte, den Zerfall des Darmepithels herbeiführt, ferner den Darm oft unmäßig ausdehnt (dort weißlich getrübt, sonst durchscheinend) und prall füllt, so daß ein Durchgang für die Nahrung gerade im Mitteldarm unmöglich erscheint. Dadurch gewinnt auch die Gregarineninfektion gelegentlich Bedeutung, besonders wenn sie mit anderen Parasiten gemeinschaftlich auftritt, was recht oft der Fall ist.

Die wesentliche Bedeutung der Infektion durch die verschiedensten Parasiten liegt also in der Beschränkung der Fruchtbarkeit des Borkenkäfers, die tatsächlich vorliegt, doch geht die Schädigung in vielen Fällen auch so weit, daß sie den Tod des Tieres herbeiführt.

Bevor ich kurz auf die wirtschaftliche Bedeutung dieses Umstandes eingehe, möchte ich einige Äußerungen von Autoren anführen, die bei Untersuchungen ähnlicher Parasiten anderer Insecten sich auch mit dem Einfluß der Parasiten auf die Geschlechtsproduktion ihrer Wirte befassen. LEUCKART (XII, p. 569) sagt bezüglich seines *Allantonema* aus *Hylobius abietis* L.: „Der Einfluß, den der Parasitismus des Wurmes auf seinen Träger ausübt, ist anscheinend ein nur geringer. In dem Gebahren der inficirten Käfer ist zunächst nichts, was auf die Anwesenheit des Schmarotzers zurückschließen ließe. Selbst der Eintritt der Geschlechtsreife wird durch

dieselbe nicht gehindert. Männchen und Weibchen besitzen neben den Parasiten Geschlechtsorgane und Geschlechtsprodukte von durchaus normaler Beschaffenheit. Man trifft sie gelegentlich sogar in Begattung. Trotzdem aber glaube ich bemerkt zu haben, daß die Zahl der reifen Eier in den Parasitenträgern hinter der sonst bei unserem *Hylobius* vorkommenden Durchschnittszahl zurückbleibt. Es gewinnt somit den Anschein, als wenn der Parasitismus unseres Wurmes, wenn auch nicht gerade auf das Befinden, so doch auf die Fruchtbarkeit seines Trägers einen nachteiligen Einfluß ausübt, wie dies in viel augenfälligerer Weise bei den mit *Sphaerularia* besetzten Hummelweibchen der Fall ist.“

O. ZUR STRASSEN (XVII) bemerkt p. 659: „V. SIEBOLD fand bei Danzig drei Viertel der untersuchten Käfer (*Aphodius fimetarius* L.) von *Bradynema* bewohnt, ein Verhalten, welches gleichfalls dafür spricht, daß der Parasitismus auf Wohlbefinden und Zeugungsfähigkeit der Aphodien einen nur geringen Einfluß ausübt.“ Dies sagt der Autor, nachdem er festgestellt hat, daß meist 2—3, oft 10—20, zuweilen 30 Parasitenweibchen in einem Käfer vorkommen, wobei er bemerkt: „trotz solcher Summen und trotz der verhältnismäßig bedeutenden Größe der Würmer, zu denen noch die unschätzbare Menge ihrer Embryonen und Larven hinzukommt, scheinen die Käfer unter der Anwesenheit der Schmarotzer nicht allzuviel zu leiden.“

Wie die beiden angezogenen Autoren mitteilen, ist äußerlich dem Benehmen der Tiere nichts anzumerken.

Anscheinend trifft dies bei den ausgedunkelten, geschlechtsreifen Borkenkäfern auch zu. Besieht man sich jedoch die Bruten im Zustande des gelben Jungkäfers, so findet man oft viele tod. Wenn man sie untersucht, findet man hier oft gerade den Ringelwurm mit schon vielen Larven, sowie den Fettkörper des Käfers zerstört. Besonders kann man dies dann konstatieren, wenn die erste Generation im August zum Ausflug gelangen soll. Dann verhindern oft die ungünstigen Nahrungsverhältnisse in dem Stamm, in dem sie geboren worden sind, ungünstige Witterungsverhältnisse und auch starker Befall durch Parasiten, die Käfer auszufiegen und eine neue Generation zu gründen. Es wirken dabei stets viele Umstände mit, von denen vielleicht einer von besonderem Einfluß ist.

Man hat früher vielfach immer nur ein Moment angegeben, welches bewirken sollte, daß die Käfer nicht ausfiegen, sondern monatelang nachfressen.

EICHHOFF (VI) gab als Ursache dafür schlechtes Wetter, trüben Himmel und Regen an, da die Borkenkäfer nur bei hellem und warmem Wetter flögen. Von anderen wurde es als in der Natur der Borkenkäfer gelegen angenommen, indem man eine Geschlechtslatenz annahm.

Unter normalen Verhältnissen bleibt *Ips typographus* noch 2 bis 3 Wochen, nachdem er zur Imago geworden ist, unter der Rinde, und frißt dabei zur Ernährung, was man „Nachfraß“ nennt, um sein Chitinkleid zu erhärten und die Genitalorgane reifen zu lassen. Oft aber dauert dieser Nachfraß monatelang und ist Ursache, daß nur eine Generation im Jahre zustande kommt.

Eine der hierzu mitwirkenden Ursachen ist, wie ich mich überzeugen konnte, die Wirkung der Parasiten.

Wenn wir einerseits die Hemmung der Fruchtbarkeit, andererseits das Absterben so mancher Jungkäfer und auch den oft langen Nachfraß der Käfer wenigstens teilweise auf Rechnung des Parasitismus bringen, so erscheint uns die wirtschaftliche Bedeutung dieser Parasiten nicht gering in Hinblick auf die enormen Schäden, welche dieser Käfer den deutschen Waldungen schon zugefügt hat.

Nach dem vorhergehenden darf man sagen, daß die Käferzahl durch die Parasiten etwa auf die Hälfte oder doch  $\frac{2}{3}$  vermindert wird, was bei der Fähigkeit des Käfers, sich im Jahre in 2 Generationen und noch durch Geschwisterbruten fortzupflanzen, einige Bedeutung haben muß, wenn, wie COGHO (III) angibt, in einem 20 Meter langen Stamm sich 33 880 Käfer entwickeln können, welche Zahl er, anderen Zählungen und Schätzungen gegenüber, noch als gering und mäßig annehmen will.

Durch Beobachtung und Zuchtversuche konnte ich weiterhin feststellen, daß die freilebende Generation der parasitischen Nematoden sich am besten und zahlreichsten in sehr feuchtem Mulm entwickelt. In feuchten und nassen Jahren wird also aus diesem Grunde und auch durch die dadurch bedingte länger dauernde Entwicklung der Brut des Käfers die Infektionsmöglichkeit steigen, ebenso in feuchtem und nassem Klima. Dort, wo warmes und trockenes Klima herrscht, wird die Entwicklung kürzer sein, werden die Käfer im allgemeinen gesünder sein, sie werden also dort dadurch und durch die Möglichkeit der doppelten Generation und die Geschwisterbruten wesentlich gefährlicher.

Im Anhang hierzu möchte ich erwähnen, daß ich 1908 und 1909 auch *Ips cembrae* HEER aus der Lärche untersuchte, teils stammte er

aus Kärnten, von mir selbst gesammelt, teils war er aus der Schweiz von Prof. C. KELLER, Zürich, gütigst übersandt. In diesem Käfer, der nahe verwandt ist mit *I. typographus*, fand ich als Parasiten nur *Tylenchus contortus cembraei*, der gute Verschiedenheiten von dem in *Typographus* lebenden Ringelwurm zeigt, und Gregarinen. Ich untersuchte zusammen 50 Käfer.

Davon waren gesund	9
mit Gregarinen besetzt	17
vom Ringelwurm befallen	27.

Auch hier kommen *Rhabditis* und *Diplogaster* mit gleicherweise lebenden Dauerlarven vor, deren Beschreibung jedoch an anderen Ort erfolgen soll.

## VI. Phyletische Frage.<sup>1)</sup>

(Fig. 57—61.)

Nach Betrachtung der Nematoden des *Ips typographus* und ihrer eigenartigen Lebensweise ist als erstes festzustellen, daß diese Nematoden an den Borkenkäfer und seine Lebensweise in ganz besonderer Weise angepaßt sind. Vor allem ist dies von den Parasiten zu sagen, aber dasselbe gilt auch von den Wohnungseinmietern, welche an die besonderen Ernährungsverhältnisse in den Gängen des Borkenkäfers sich gewöhnt haben und wunderbare Einrichtungen besitzen, um von den Käfern immer wieder in deren Wohnung übertragen zu werden, wo sie dieselben Nahrungsverhältnisse vorfinden. In frische, vorher sterilisierte Erde gebracht, verschwinden sie bald.

Überall da, wo *Ips typographus* L. lebt, finden wir die beschriebenen Nematoden mit ihm vergesellschaftet. Sie gelangen also nicht etwa, wie v. LINSTOW (XI) meinte, beliebig aus dem Boden in die Umgebung des Käfers. Wäre dies der Fall, so müßten wir bei unserem Borkenkäfer an verschiedenen Orten stets wieder verschiedene Arten von Nematoden finden, da im feuchten Waldboden viele Arten von Nematoden leben. Die Nematoden, die wir in der Umgebung der Borkenkäfer finden, leben auch

1) Cf. hinzu: „BÜTSCHLI, Freilebende und parasitische Nematoden in ihren gegenseitigen Beziehungen“, in: Ber. Senckenb. naturf. Ges. Frankfurt a. M. 1870—1871 und ebenda: NOLL., „Die Erscheinungen des Parasitismus“.

nicht beliebig an der Rinde der Bäume. Man findet an den Bäumen nie derartige Nematoden, wenn sie gesund sind, erst mit dem Käfer gelangen sie dahin.

Wenn ich gesagt habe, daß überall da, wo *Ips typographus* L. lebt, um ihn die beschriebenen Nematoden zu finden seien, so gilt dies, um es vorweg zu nehmen, nicht nur von diesem Borkenkäfer und seinen Nematoden, sondern in gleicher Weise von dem Rüsselkäfer *Hylobius abietis* L. und seinen Nematoden und von allen anderen Borkenkäfern, soweit ich sie bisher untersucht habe, so daß sich folgendes sagen läßt:

Borkenkäfer und Rüsselkäfer, sofern sie Nematoden als Parasiten oder Wohnungseinmieter besitzen, sind durch ihnen eigene, besondere Arten von Nematoden ausgezeichnet. Dies wird sich ganz klar aus der Behandlung der Nematoden weiterer Borkenkäferarten ergeben.

Indem ich das Resultat weiterer Untersuchungen, deren Veröffentlichung noch bevorsteht, vorwegnehme, stelle ich den Satz auf, daß die verschiedenen Familien der Borkenkäfer spezifisch anders geartete Nematoden aufweisen. So sind die Nematoden der *Eccoptogaster*-Arten anders geartet als die der Hylesinen und die Nematoden dieser wieder andere als die der Ipinen. Die Arten einer Borkenkäfergattung zeichnen sich dadurch aus, daß sie nahe verwandte Nematodenarten besitzen, die sich um so näher stehen, je näher die Borkenkäferarten verwandt sind. Diese Aufstellung ist jedoch einzuschränken. Man findet nämlich bei Borkenkäferarten, die nicht näher verwandt sind, jedoch an denselben Holzarten vergesellschaftet miteinander leben, dieselben oder ähnliche nahe verwandte Nematodenformen.

Zu den eben angeführten Aufstellungen soll mitgeteilt werden, daß z. B. *Eccoptogaster scolytus* F., *Hylesinus frazini* PANZ., *Myelophilus piniperda* L., *Anisandrus dispar* F., *Poligraphus poligraphus* L., *Hylastes ater* PAYK. und *Ips typographus* L. ganz verschiedene Arten von Nematoden besitzen. Dagegen finden wir z. B. in der Gattung *Ips* DE GEER bei allen Arten ähnliche Species von Nematoden, und zwar ähnliche Parasiten und ähnliche Wohnungseinmieter, welche dem von mir aufgestellten Verwandtschaftsverhältnis (FUCHS, Morphologische Studien über Borkenkäfer I) in ihrer Verschiedenheit entsprechen. So finden wir von der im vorhergehenden bei *Ips typographus* L. beschriebenen *Rhabditis obtusa* ganz ähnliche Formen bei

*Ips amitinus* EICHH., bei *Ips cembrae* HEER, bei *Ips acuminatus* GYLL., eine etwas veränderte Form bei *Ips sexdentatus* BÖRNER<sup>1)</sup> und eine wesentlich veränderte Form bei *Ips curvidens* GERM. Ähnliche veränderte Formen des *Diplogaster bütschlii* finden sich bei diesen Arten, und ebenso ist es mit den Parasiten. Auch da zeigt *Ips curvidens* GERM. die größte Divergenz.

Andrerseits finden wir verwandte Formen von Parasiten wie auch von Wohnungseinmietern bei *Ips typographus* L. und bei *Hylastes ater* ПАУК., *Hylastes cunicularius* ER. und *Hylurgus ligniperda* F. einerseits, andererseits bei *Ips curvidens* GERM. und *Cryphalus piceae* RATZ. Die Ähnlichkeit und Verwandtschaft der Nematoden bei diesen Borkenkäferarten ist wohl nur aus der Wohnungsgemeinschaft an denselben Holzarten zu erklären. Die verwandten Nematodenarten bei den verschiedenen Borkenkäferarten zeigen stets dieselbe Biologie, wenn auch ihre Form mehr oder weniger verändert ist. So entwickelt *Rhabditis obtusa* stets die Dauerlarve im Darm des Borkenkäfers, der *Diplogaster* stets die Dauerlarve unter den Flügeldecken. Auch die Parasiten zeigen ähnliche Eigentümlichkeiten.

Diese Tatsachen beweisen:

1. daß diese Nematodenarten schon lange mit den Borkenkäfern vergesellschaftet und heute an sie gebunden sind;

2. daß die Einwanderung der Nematoden zu den Borkenkäfern erst begonnen hat, nachdem sie sich aus einer Stammform in mehrere Formen gespalten haben, falls sie überhaupt aus einer Stammform sich herleiten;

3. daß mit der allmählichen Entwicklung der Borkenkäferarten in den Gattungen — z. B. in der Gattung *Ips* DE GEER — die Nematodenarten sich ebenso allmählich verändert haben, aus welchem Grunde eben näher verwandte, also erst später getrennte Arten von Borkenkäfern näher verwandte Nematodenformen, die weiter verwandten Borkenkäferarten weiter veränderte Nematodenformen aufweisen.

In der Gattung *Rhabditis* DUJ. bildet *Rhabditis obtusa*, wie sie

---

1) Ich hatte seinerzeit nach dem anatomischen Befund die Absicht, *Ips sexdentatus* BÖRN. genauer von der *typographus*-Gruppe abzutrennen. Durch den Befund der mit diesem Käfer vergesellschafteten Nematoden erscheint diese Absicht sehr berechtigt.

bei den verschiedenen Borkenkäfern vorkommt, einen Artenkomplex, und daher empfiehlt es sich wohl, eine trinäre Benennung einzuführen: *Rhabditis obtusa typographi*, *Rh. o. amitini*, *acuminati*, *curvidentis*, *atri*, *cunicularii* etc. Dasselbe wäre dann für *Diplogaster bütschlii* wie für die Entoparasiten nötig, also: *Tylenchus contortus typographi*, *amitini*, *cembraei* etc.; *Tylenchus dispar typographi*, *curvidentis* etc.

## VII. *Allantonema mirabile* LEUCKART in *Hyllobius abietis* L. und seine Entwicklung zur freilebenden Generation.

Schon in der Einleitung habe ich von dem biologischen Irrtum LEUCKART'S (XII) bezüglich seines *Allantonema* gesprochen, nun will ich noch diesen Parasiten sowie diese Wohnungseinmieter des *Hyllobius abietis* L. (= *pini* RATZ.) behandeln, schon deshalb, weil die Analogie der Erscheinungen hier wie bei den Nematoden des *Ips typographus* L. eine sehr große ist und weil andererseits die verhältnismäßig nahe Verwandtschaft dieses Rüsselkäfers zu dem genannten Borkenkäfer dazu verleitet, zu sehen, ob etwa diese oder die Lebensweise des Käfers lediglich die analogen biologischen Verhältnisse der vergesellschafteten Nematoden hervorruft.

Die Biologie jenes Rüsselkäfers ist insofern der des besprochenen Borkenkäfers ähnlich, als er auch ein langes Leben besitzt. Einige dieser Käfer wurden bei Versuchen, die ich anstellte (VIII), 31 Monate alt. Die Eiablage ist eine allmähliche, und die Tiere brüten auch noch im 2. und 3. Jahr. Dagegen ist ihre Larvenentwicklung eine kurze, die Generation aber stets nur 1jährig, schon deshalb, weil die Reife der Geschlechtsorgane der Jungkäfer erst allmählich eintritt. Ein wesentlicher biologischer Unterschied zwischen beiden liegt jedoch darin, daß die Borkenkäfer mit dem ganzen Körper in die Pflanze eindringen, in welcher sie ihre Brut ablegen, einen Muttergang bohren und sich dauernd darin aufhalten, während der Rüsselkäfer vermittels seines Rüssels in die Rinde von Wurzelstöcken wie der flachstreichenden Wurzeln von Nadelhölzern kleine Löcher frißt und darein einige wenige oder auch nur ein Ei ablegt. Es ist klar, daß bei der Lebensweise der Borkenkäfer Parasiten wie Wohnungseinmieter ein verhältnismäßig leichtes Spiel haben. Die Infektion sowie die Weiterverbreitung der Wohnungseinmieter erscheint hier wenig schwierig. Anders ist es beim *Hyllobius*, der sich nur kurze Zeit bei den einzelnen Eiablagen aufhält. Jedenfalls ist

aber nur bei diesem Akt die Übertragung der Nematoden möglich: die Parasitenlarven verlassen bei dieser Gelegenheit zum Teil den Darm und dringen dann später mit der Larve des Käfers in deren Gänge vor, langsam und allmählich sich weiterentwickelnd. Entsprechend der geringeren Wahrscheinlichkeit der Infektion ist das *Allantonema* auch noch weit fruchtbarer als die Parasiten des *I. typographus*. Aber auch für die Wohnungseinmieter ergibt sich die Eiablage des Käfers als die einzige Gelegenheit der Übertragung. Wahrscheinlich gelangen bei den Bewegungen, welche der Käfer gelegentlich der Eiablage vollführt und bei der er das Abdomen weit vorstreckt, stets einzelne Dauerlarven nach außen. Außerdem ist wohl eine Verbreitung sowohl der Parasitenlarven wie auch der Wohnungseinmieter durch den Mulm der Larvengänge, die sich durchkreuzen und vereinigen, besonders dort wo die Eiablage eine dichte ist, sehr wahrscheinlich, wenigstens ebenso wahrscheinlich wie dies bei *Ips typographus* L. geschieht. So kann man denn in jungen Larvengängen des Borkenkäfers sowohl wie des Rüsselkäfers junge Nematoden finden.

Selbst bei diesen Tieren, welche in Wurzeln unter der Erde leben, wo die Vermutung nahe läge, daß beliebig Nematoden aus der umgebenden Walderde einwanderten, habe ich nie andere Nematoden gefunden als die, welche stets in der Gesellschaft des *Hyllobius* zu finden sind, wenn man ihn frei antrifft oder wenn man ihn züchtet.

Auch in Prügeln, welche in die Erde eingegraben als Fangknüppel dienten, waren niemals andere Nematoden vorhanden. Es ist dies ein weiterer Beweis für die schon ausgesprochene Ansicht, daß diese Nematoden seit langem an ihre Wirtstiere gewöhnt und angepaßt sind und sich mit ihnen phylogenetisch weiterentwickelt haben.

Wenn wir *Hyllobius abietis* L. in einem größeren Glas züchten, d. h. nur ernähren — die notwendige Eiablage geschieht dann an die zum Fraß beigegebenen Äste oder in den sich bildenden Abfall, in dem sich auch die Larven entwickeln —, so werden wir in dem Abfall stets die drei Arten von Rhabditiden nach einiger Zeit und auch die Larven des *Allantonema* sowie die daraus sich entwickelnde freilebende Generation finden.

Die Infektion trifft, wie schon LEUCKART feststellte, ganz junge Larven, doch ist er der Ansicht, daß die Einwanderung durch den Darm geschieht, denn im Enddarm der Larve fand er Rhabditiden-

larven, und diese sollten sich in die Allantonemen umwandeln, sobald sie aus dem Darm in die Leibeshöhle der Käferlarve eingedrungen sind.

LEUCKART war nämlich der Meinung, daß die Larven von *Allantonema* sich in eine freilebende *Rhabditis*-Form umwandeln. Zu diesem Schluß kam er durch die Annahme, daß die Larven des Parasiten, welche, wie er feststellte, in den Darm des Käfers auswanderten, von da unter die Flügeldecken gelangen sollten, eine Ansicht, die sich durch nichts begründen läßt, die nach ihm noch MONIEZ und v. LINSTOW zu Irrtümern führte. Da sich unter den Flügeldecken des Rüsselkäfers nur Rhabditidenlarven befinden, von denen sich stets die von ihm beschriebene *Rhabditis*-Form, welche zu *Allantonema* gehören sollte, zuerst und am raschesten entwickelt, so kam es, daß er bei seinen Zuchtversuchen, zu denen er die Larven verwendete, welche sich unter den Flügeldecken des Rüsselkäfers befanden, vor allem die genannte und noch zu beschreibende *Rhabditis*-Form fand. Die Larven des *Allantonema* gelangen aber aus dem Enddarm niemals unter die Flügeldecken, sondern stets nach außen.

Als Forstzoologe befaßte ich mich auch eingehend mit dem *Hyllobius abietis* L., „dem großen braunen Rüsselkäfer“, und seiner Biologie wie seinem Schaden und prüfte in den Jahren 1907—1908 verschiedene Fragen, die seine Biologie stellt (VIII). Auch kontrollierte ich die Untersuchungen, die v. OPPEN (XIV) in ganz vorzüglicher Weise durchgeführt hatte. Bei diesen Untersuchungen hatte ich Gelegenheit, die Parasiten des Rüsselkäfers zu beobachten, und konnte feststellen, daß auch in Käfern, die schon 2 Jahre alt waren, sich Allantonemen fanden, weshalb die Annahme wohl gerechtfertigt erscheint, daß diese parasitischen Nematoden das hohe Alter von 2 Jahren und darüber erreichen können und dabei fruchtbar bleiben. Letzteres wird wohl davon abhängen, wieviel Sperma sie im Receptaculum aufgespeichert haben. Damals beobachtete ich auch zum ersten Male die im folgenden beschriebenen Wohnungsinmieter dieses Rüsselkäfers.

Bezüglich des *Allantonema mirabile* möchte ich den Ausführungen LEUCKART's noch einiges hinzufügen.

In Fig. 66 ist ein *Allantonema* mit herausgequetschtem Geschlechtsorgan abgebildet. Bei vorsichtigem Quetschen tritt der ganze Geschlechtsapparat unversehrt durch die Vulva aus. Das abgebildete Tier hatte eine Länge von 2,51 mm und eine Dicke von 1,1 mm. Die helle äußere Körperzone maß nach dem Aus-

quetschen des Geschlechtstractus ca.  $58 \mu$ , während sie am unverehrten Tier, wie schon LEUCKART angibt,  $20-30 \mu$  mißt. Das Geschlechtsrohr maß  $4,50 \text{ mm}$ , wobei die Dicke in der Nähe des blinden Endes  $23 \mu$  erreichte und in der Mitte  $70 \mu$  betrug. Das Receptaculum (*Rec*) hatte eine Länge von  $0,522 \text{ mm}$  und einen annähernden Durchmesser von  $0,17 \text{ mm}$ . Die im Uterus befindlichen Eier maßen  $40 \mu$  in der Länge und  $25 \mu$  in der Breite.

Das blinde Ende des Ovars beginnt mit einer großen Endzelle (Fig. 62a), distal von ihr findet man um die ziemlich helle, etwas körnige Rhachis (*Rhach*) die Eianlagen in einfacher Reihe angeordnet. Eine Strecke davon entfernt finden sich dann die Eianlagen mehrreihig angeordnet (Fig. 62b). Während das Epithel erst zart ist, mit nur kleinen Kernen ausgestattet, nimmt es nun allmählich an Dicke zu, wenn auch Zellgrenzen noch nicht wahrgenommen werden können; auch seine Kerne werden allmählich größer (Fig. 62b u. c), die Rhachis erscheint heller.

Fig. 62d zeigt, wie die Eianlagen zu Eizellen herangewachsen sind, die der nun dunkleren körnigen Rhachis einreihig ansitzen. Fig. 62e u. f zeigen die weitere Ausbildung derselben, und in Fig. 66 sehen wir vor dem Receptaculum einreihig die abgelösten Eizellen und die Rhachis aufgelöst. Fig. 62g veranschaulicht die Epithelbedeckung, welche dem Teil des Ovars zukommt, der in Fig. 62f abgebildet ist. Dort, wo das Ovar in das Receptaculum (*Rec.*) übergeht, ist der Genitalschlauch eingeschnürt. Das Ende des Ovars (Fig. 62h) zeigt eine Reihe runder, einen Wulst bildender Epithelzellen (*Ep*), während der Eingang in das Receptaculum große, länglich feingekörnte dunkle Epithelzellen mit großen Kernen zeigt (*Ep*), ganz ähnlich wie LEUCKART dies vom Ende des Uterus beim Übergang in die Vulva beschreibt und in seiner fig. 3 abbildet. Das Receptaculum, anfangs nur mit Sperma gefüllt, sieht man später voll mit den aus dem Ovar eingetretenen abgelösten Eiern, die hier befruchtet werden, und man hat da Gelegenheit, verschiedene Kernteilungsfiguren während des Befruchtungsvorganges zu beobachten. Der Uterus, auf der Höhe der Geschlechtsfunktion des Tieres den größten Teil des Inneren des Parasiten ausfüllend, ist von einer derben Cuticula umgeben und mit Eiern sowie schon entwickelten Embryonen gefüllt. Wie bei *Tylenchus contortus typographi* tritt über Winter, während der Käfer seinen Winterschlaf, vergraben in die Bodendecke von Jungwüchsen, hält, eine Pause der Eientwicklung ein, um alsdann von neuem wieder zu beginnen.

Was hierbei Wunder nimmt, ist das, daß für die Masse von Eiern, die andauernd produziert wird, genügend Sperma vorhanden ist.

Die Embryonen des *Allantonema*, welche schon im Uterus des Parasiten ausschlüpfen, gelangen in die Leibeshöhle des Käfers, bevölkern dieselbe in unglaublichen Mengen, ernähren sich wohl vom Blut und dem Fettkörper, häuten sich, ohne die Haut abzuwerfen, und wandern schließlich in den Enddarm des Käfers aus, in dem sie einige Zeit verbleiben, ähnlich wie die Larven des *Tylenchus contortus typographi* und *dispar typographi*, um dann aktiv oder passiv durch den After den Käfer zu verlassen. Gelangen sie dabei in ein geeignetes Medium, wie ein solches der Mulm der Larvengänge ist, so häuten sie sich nochmals und werden zu einer freilebenden Generation von Männchen und Weibchen.

Die kleine, eben erst in die Leibeshöhle des Käfers gelangte Larve (Fig. 67a, b) ist durchsichtig und enthält nur wenig Fetttropfen; der Kopf ist wenig abgesetzt, mit feinem Mundspalt, von dem man vorerst nicht sagen kann, was er vorstellt (Fig. 67b). Um den einfachen, undifferenzierten, wenig deutlichen Ösophagus liegen wie im Schwanz viel Zellen. Der Darm, noch mit wenig Reservekörnern gefüllt, endet ohne sichtbaren After. Der Schwanz endet stumpf keilförmig (Fig. 67c), einseitig etwas eingebuchtet; ein Porus ist nicht zu sehen. Allmählich füllen sich die Darmzellen mit feinen Fettröpfchen, und auch im Raum zwischen Darm und Cuticula treten gröbere Fettröpfchen auf. Nun tritt die Häutung ein, doch bleiben die Larven in der ersten Haut, die sich weiter ausdehnt, stecken und bewegen sich in und mit ihr.

Vor der ersten Häutung färben sich die Larven leicht mit Methylenblau, nach derselben fast nicht mehr, was beweist, daß die zweite Haut undurchdringlicher geworden ist, und diesen Schutz verstärkt noch die nicht abgeworfene erste Larvenhaut. Die äußere Form der Larve hat sich verändert (Fig. 67a): der Kopf ist nicht mehr abgesetzt, sein Ende ist nicht mehr gerundet, sondern glatt; die rasch sich verjüngende Schwanzspitze endet mit einem charakteristischen, stiftförmigen Fortsatz. Jetzt wird in der schmalen Mundhöhle auch ein stachelartiges Gebilde (*st*) deutlich. Dem Ösophagus ist in seiner Mitte stets ein Häufchen gelbgrüner Körnchen eingelagert, den späteren körnigen Bulbus darstellend. Der Darm tritt nun sehr deutlich hervor und ist dicht gefüllt mit etwas gelbgrünen Reservestoffkörnern. Der Enddarm mündet in den jetzt deutlichen After, der 0,02 mm vor der Schwanzspitze liegt. Der

deutlich sichtbare Porus (*Por*) findet sich etwas hinter dem Beginn des Darmes. Die schon ziemlich große, weiter entwickelte Geschlechtsanlage (*G*) liegt weit hinten, mit ihrem caudalen Ende etwa 0,054 mm vor der Schwanzspitze. Ihre Länge beträgt ca. 0,05 mm. Unter der Cuticula findet sich eine dichte Schicht von Fetttropfen, die auch den Schwanz ausfüllen und sich bis an den Ösophagus erstrecken.

Während die jungen Larven etwa 0,25 mm lang und 0,008 mm dick sind, erreichen sie nun schon ca. 0,34 mm bei 0,02 mm Dicke. In diesem Zustand, nur bis 0,45 mm herangewachsen, wandern die Larven in den Enddarm. Sie charakterisieren sich deutlich durch den stiftförmigen Fortsatz an der Schwanzspitze sowie durch das Häufchen gelbgrüner Körnchen im Ösophagus.

In der Natur gelangen die Larven bei der Eiablage des Käfers jedenfalls in den Raum, in dem die Eier abgelegt werden, und von da in die Gänge der Käferlarven. Hält man die Tiere im Glas, so gelangen die Larven in den aus Faeces und Genagsel bestehenden Abfall und entwickeln sich dort ziemlich rasch nach nochmaliger Häutung zu Geschlechtstieren. Aber auch diese bleiben oft längere Zeit in der noch nicht abgeworfenen Larvenhaut, wie dies ähnlich bei den Larven des *Tylenchus contortus* und *dispar typographi* der Fall ist.

Wenn man die Larven dem Enddarm der Käfer entnimmt, entwickeln sie sich viel langsamer und nur teilweise zu Geschlechtstieren. Entnimmt man Larven der Leibeshöhle des Käfers, wenn sie eben zur Auswanderung in den Darm reif sind, so verwandeln sich nur wenige davon in Geschlechtstiere, und diese brauchen dazu außerordentlich lang. Daraus ist ersichtlich, daß der Aufenthalt im Enddarm notwendig ist, um die nötige Verwandlungsreife zu erreichen.

Die aus den Larven entstandenen Geschlechtstiere (Fig. 63 bis 65) haben ihren Fettvorrat größtenteils verloren. Sie sind noch etwas länger geworden, 0,5—0,55 mm. Der Kopf ist abgestutzt, mit der Andeutung einer Mundhöhle, in der ein einfacher Stachel (*St*) steckt. Der Ösophagus ist merkwürdigerweise beim Männchen (Fig 63) weniger differenziert und zeichnet sich, wie bei den Larven, durch ein Häufchen gelbgrüner Körnchen aus. Der Darm bestehend aus großen Zellen mit großen Kernen, in denen feine Körnchen eingelagert sind, beginnt etwa 0,081 mm hinter dem Kopfende und mündet beim Männchen mit dem Enddarm in die Cloake, 0,029 mm vor der Schwanzspitze. Etwas hinter dem Beginn des Darmes liegt der Porus, der beim Männchen deutlich aber eng ist, während er

beim Weibchen (Fig. 64 *Por*) eine weite Öffnung bildet, in welche das hier sehr deutliche Gefäß mündet, das beim Männchen undeutlich bleibt. Der ganze übrige Leibesraum wird vom Geschlechtsorgan erfüllt, das beim Weibchen recht undeutlich zu sehen ist (Fig. 64). Der Hoden (Fig. 63 *H*) beginnt in der Nähe des Ösophagus als fein granulierte Masse und endet in eine mit dem kleinen Sperma dicht gefüllte Samenblase (*Spe*); er erinnert sehr an den des freilebenden Männchens von *Tylenchus contortus typographi*. Am After des Männchens (Fig. 63 u. 65) bemerkt man zwei gleiche, kleine Spicula, schwach gebogen, mit stark verbreitertem proximalem Ende, und ein sehr kleines akzessorisches Stück (*a. St.*). Die Spicula haben eine Länge von 0,013 mm. Eine feine und schmale Bursa, die von keinerlei Papillen gestützt wird, umfaßt den Schwanz, von dem nur die äußerste Spitze die Bursa überragt. Die Cuticula zeigt keine Ringelung. Die Muskulatur ist deutlich.

Das Weibchen (Fig. 64) ist etwas dicker, 0,025 mm dick, und zeigt vor allem eine merkwürdige Bildung des Ösophagus. Am proximalen Ende des Stachels beginnend, umgibt in seiner vorderen Erstreckung eine solide kleine Körnchenmasse das Ösophagusrohr, während in seiner Mitte ein dickes, lappiges Gebilde von zelliger, körniger Struktur offenbar die Stelle eines Bulbus (*Bulb*) einnimmt. Dahinter wird der Ösophagus wieder schmaler, um schließlich von neuem anzuschwellen; dieser Teil bleibt feinkörnig. Das Ösophagusrohr ist stets dünn und schwach. Der Porus liegt beim Weibchen 0,076 mm vom Kopfe entfernt. Der Darm, der dieselbe Beschaffenheit wie beim Männchen zeigt, endet mit dem Enddarm 0,026 mm vor dem einfach stumpfspitzen Schwanzende. Die kopfwärts gelegene Lippe des Afters springt deutlich vor. 0,021 mm vor dem After liegt die sehr deutliche und breite Vulva (*Vu*). Das weibliche Geschlechtsorgan ist undeutlich zu sehen, da eine breite Seitenlinie sowie noch vorhandene Fettröpfchenansammlungen die Durchsicht erschweren. Deutlich ist nur das große mit Sperma gefüllte Receptaculum (*Rec*).

Diese freilebende Generation erinnert sehr an die des *Tylenchus contortus typographi* und somit an das Genus *Tylenchus*, wenn auch der Stachel sowie der Ösophagus erheblich rückgebildet erscheinen. Der allgemeine Bau, namentlich die papillenlose Bursa des Männchens sowie die Bildung der Spicula weisen in die Nähe der Gattung *Tylenchus*. Vorliegende Art jedoch in diese Gattung einzureihen, wage ich wegen der Differenzen nicht, doch konnte ich bis jetzt keine

Nematodengattung finden, der sie einzureihen wäre. Daher möchte ich für diese Form ein neues mit *Tylenchus* nahe verwandtes Genus-*Tylenchomorphus* aufstellen. Als Speciesnamen wäre wohl der von LEUCKART aufgestellte beizubehalten, die Art also *Tylenchomorphus mirabilis* zu nennen, wobei die Parasitenform *Allantonema* genannt werden soll.

### VIII. Wohnungseinmieter bei *Hylobius abietis* L.

Wie bei *Ips typographus* L. fand ich auch hier, in der Wohnung des *Hylobius abietis* L., welche in diesem Falle von den Larvengängen und den Puppenwiegen gebildet wird, da der Rüsselkäfer selbst mit seinem Körper nicht in das Holz eindringt, an welches er seine Eier nur äußerlich ablegt, eine Anzahl Nematodenarten, die wir überall antreffen, wo der *Hylobius* brütet. Diese Arten sind auch hier als Wohnungseinmieter zu bezeichnen, da sie sich lediglich vom Abfall, den hier nur die Larve erzeugt, nähren.

Sie bilden geradeso wie die Wohnungseinmieter bei dem Borkenkäfer besondere Dauerlarven, welche sich dann vom ausgebildeten Käfer übertragen lassen und in die Larvengänge von dessen Brut gelangen. Dauerlarven fand ich hier lediglich unter den Flügeldecken des Käfers, nie dagegen im Darm. LEUCKART gibt wohl an, daß er im Enddarm der *Hylobius*-Larven Rhabditiden gefunden habe, jedoch ist es mir bisher noch nicht gelungen, solche zu finden. Wohl aber kommen an jungen wie älteren *Hylobius*-Larven äußerlich stets Dauerlarven vor. Die *Hylobius*-Larven sind schwer davon zu reinigen, denn Wasser gleitet an der fettigen Larvenhaut ab, und so kommt es, daß man bei der Präparation stets einige solcher Nematodenlarven in den zu präparierenden Körper hineinbringt. Es schadet dies aber nichts, wenn man diese Larvenformen einmal kennen gelernt hat, sie sind durch ihre Form sowohl als durch ihre Bewegung leicht kennbar. Im Innern der *Hylobius*-Larven kommen niemals Rhabditiden vor.

Bei solcher Untersuchung schneidet man am besten die dicke und zähe Larvenhaut der Länge nach auf, dann kann man sie leicht ringsum ablösen. Das Vorkommen der *Rhabditis*-Dauerlarven sowohl an der Larve als auch unter den Flügeldecken des Käfers ist selbstverständlich völlig unabhängig vom Vorkommen des *Allantonema*. Dies möchte ich im besonderen hervorheben, weil LEUCKART die Behauptung aufstellte, daß man nur dann Nematoden unter den Flügel-

decken des Rüsselkäfers finde, wenn im Käfer ein *Allantonema* vorhanden sei. Unter den Flügeldecken des *Hylobius* wimmelt es oft von Dauerlarven, während der Käfer ganz frei vom *Allantonema* ist.

Die Dauerlarven werden nicht zu einem bestimmten Zeitpunkt entwickelt, sondern sie finden sich immer, stets bereit, unter die Flügeldecken eines etwa vorhandenen Käfers einzuwandern.

### 1. *Rhabditolaimus leuckarti* n. sp.

(Fig. 68a, b, 69a, b, c, d.)

Am häufigsten findet sich unter den Flügeldecken von *Hylobius* eine Dauerlarve, die ich im Folgenden beschreiben will.

Das Vorderende der 0,4 mm langen und 0,02 mm dicken Larven ist einfach abgerundet, der Schwanz fein zugespitzt. Die Larve wird vom Kopf bis zum Schwanzende ähnlich wie die Dauerlarve des *Diplogaster bütschlii* an *Ips typographus* L. von einer Schutzhülle (*Sch*) eingeschlossen, welche wie dort nur den Porus (Fig. 69a u. b *Por*) und den After (*A*) frei läßt. Die Hülle läßt sich hier jedoch nicht durch Quetschen und Rollen zwischen Objektträger und Deckglas entfernen. Hier wird die Hülle nach außen durch eine sehr feine Haut, die vielleicht ein abgelöster Teil der Cuticula ist, abgeschlossen, und es gelingt durch Alkohol und Äther die zwischen der Cuticula und dieser feinen Haut befindliche Flüssigkeit wenigstens teilweise zu entfernen. Beim Quetschen und Rollen sieht man dann die Flüssigkeit innen sich hin- und herbewegen. Sie färbt sich mit Osmium leicht hellbraun und gibt sich dadurch als Fettsubstanz zu erkennen. Der hintere Teil des Ösophagus wie das Darmlumen sind mit einer hellgelblichen, das Licht stärker brechenden Flüssigkeit gefüllt, und es wäre möglich, daß hier die Flüssigkeit der Hülle erzeugt wird.

Der Kopf zeigt flache Lippen (*Li*, Fig. 69c), welche eine kleine runde Mundöffnung einschließen. Die Mundhöhle (Fig. 69c) beginnt als feines Rohr, das sich allmählich erweitert (*v. Mh*), dann eine kurze Strecke, von feinen Chitinbändern umfaßt, gleichweit bleibt (*m. Mh*), um sich wieder allmählich zu verschmälern und schließlich in ein langes enges Rohr (*i. Mh*) überzugehen, an dessen Ende sich der Ösophagus ansetzt. Die Länge des ganzen Mundrohres beträgt 0,02 mm. An der Stelle, wo die Mundhöhle am weitesten ist, sieht man oberflächlich auch die querovalen Seitenorgane (Fig. 69b u. 69c *SO*). Fig. 69d zeigt ein Stadium der Entwicklung,

in dem die Mundhöhle noch nicht so differenziert erscheint wie in Fig. 69c.

Der 0,092 mm lange Ösophagus (Fig. 69b) verhält sich zur Körperlänge wie 1:4 und zeigt 2 Anschwellungen, deren vordere schwach entwickelte Kauplatten zeigt, zwar noch zellige Struktur aufweist, die später ganz verschwindet, jedoch auch schon schwach fibrillär erscheint. Die hintere Anschwellung ist schwach entwickelt und heller. In der Mitte zwischen beiden findet sich der Nervenring mit den zugehörigen Zellen. Der Porus (*Por*) mündet in einer Vertiefung. Die kleine, linsenförmige Geschlechtsanlage (*G*) liegt in der Körpermitte.

Der Darm ist gegen den Ösophagus deutlich abgesetzt und beginnt mit einer magenartigen Erweiterung.

Die mit feinen Körnchen versehenen Darmzellen umschließen ein stets deutliches Lumen, das sich vor dem Enddarm nochmals etwas erweitert. Der After liegt 0,037 mm vor dem einfach aber scharf zugespitzten Schwanzende.

Versuche zeigen, daß die Dauerlarven auf diesem Zustand lange Zeit verharren können. Im Spätsommer ungefähr wandern sie unter die Flügeldecken des Jungkäfers ein und bleiben dort, bis ein Teil von ihnen im Frühjahr, wenn der Käfer mit der Eiablage beginnt, auswandert. Jedenfalls ist es nicht nur die Wärme, welche die Larven veranlaßt, unter den Flügeldecken hervorzukommen; denn auch Käfer, die schon bis zum Herbst Eier abgelegt haben, weisen noch Dauerlarven unter den Flügeldecken auf, und wahrscheinlich können sie noch länger in diesem Zustand verharren.<sup>1)</sup> Die Dauerlarven sind sehr widerstandsfähig. Um zu sehen, wie weit ihre Widerstandskraft ginge, ließ ich Flügeldecken der Käfer mit den daran befindlichen Dauerlarven mehrere Stunden im trockenen und geheizten Zimmer liegen, was ihnen nicht schadete; es tut ihnen auch nicht Abbruch, wenn man die Flügeldecken, in deren Höhlung sie sich befinden, von außen eine Stunde lang von der Sonne bescheinen läßt, direkte Besonnung jedoch tötet sie nach einiger Zeit. In Erde scheint ihre Entwicklung nicht vor sich zu gehen, wie das Experiment lehrt; dagegen entwickeln sie sich in nahrungsreichem

---

1) Der Käfer kann durch 2, ja auch 3 Jahre Eier legen, wie schon v. OPPEN (XIV) nachgewiesen, was ich durch besondere Zuchtversuche (VIII) bestätigt habe, und es besteht wohl die Wahrscheinlichkeit, daß diese ganze Zeit über Dauerlarven unter den Flügeldecken zu finden sind.

Wasser, am besten jedoch in feuchtem Mulm. Nach 4 Tagen häuten sie sich da, nachdem schon vorher die Schutzhülle eingeschrumpft war, und werden zu Larven mit tiefer und weiter großer Mundöffnung, schlängeln sehr lebhaft, fressen eifrig und wachsen rasch, so daß sie schon nach 7—8 Tagen zu Geschlechtstieren werden. Nach 11—12 Tagen, nach der Überführung der Dauerlarven in das Medium, in dem sie sich entwickelten, sieht man schon Eier und auch junge Larven von gleichem Aussehen wie ihre Eltern, die sich eben aus den Dauerlarven entwickelt hatten, wie solches schon staunend LEUCKART bemerkt (XII, p. 603): „Was aus diesen Würmern (*Rhabd.*-Larven, D. Verf.) schliesslich wird, liess sich nicht mit Sicherheit feststellen. In den Isolirschälchen gingen dieselben schon nach wenigen Tagen zu Grunde, und auch in den grösseren Zuchtgefässen schienen sie ihre Eltern nur eine kurze Zeit zu überleben. Allerdings stiess ich in letzteren einige Male auf Würmer im Zustande der Häutung und Geschlechtsentwicklung, welche nach der Bildung ihrer Schwanzspitze dieser zweiten *Rhabditis*-Generation zugehören könnten, bei der Schwierigkeit der Diagnose ist aber die Möglichkeit eines Irrthums um so weniger ausgeschlossen, als sich in meinen Zuchtgläsern neben den zu *Allantonema* gehörenden Rhabditiden mit der Zeit noch andere verwandte Formen einstellten, durch welche die Controle in hohem Grade erschwert wurde.“ LEUCKART in seiner einmal gefaßten Vorstellung, daß *Allantonema* und die *Rhabditis* einen Generationszyklus bildeten, wollte nicht glauben, daß die jungen *Rhabditis*-Larven sich zu einer weiteren freilebenden Generation entwickeln, und in Berufung auf die Entwicklung von *Rhabditis appendiculata* meint er schließlich, daß „die direkten Nachkommen der freilebenden Generation“ es sind, „welche in die parasitäre Form sich umbilden“. Man kann in der That bei biologischen Untersuchungen dieser Art nicht vorsichtig genug sein und muß vor allem bestrebt sein, alle die verschiedenerelei oft ähnlichen Formen erst kennen zu lernen, bevor man Versuche anstellt. Bei Präparation eines *Hylobius* läßt es sich kaum vermeiden, daß immer außen am Käfer befindliche Dauerlarven in das Innere gelangen. Wenn man sie nun kennt, wird dies keinen Schaden bringen, im anderen Fall aber gelangen sie leicht unter die Embryonen des *Allantonema*, und dann findet man im Zuchtglas bald auch geschlechtsreife Rhabditiden, von denen man nun annimmt, sie hätten sich aus den Embryonen des *Allantonema* entwickelt. Wie leicht solch ein Irrtum vorkommt, weiß LEUCKART selbst, indem er weiter sagt (XII, p. 604 Anm.): „Man muss die

Schwierigkeit sowohl der Artdiagnose wie der Controle bei derartigen Untersuchungen aus eigener Erfahrung kennen, um zu wissen, wie leicht hier ein Irrthum durch Einschleppen fremder Keime stattfinden kann.“

Aus den beschriebenen Dauerlarven entwickelt sich eine freilebende doppelgeschlechtliche Generation von Nematoden, die wohl zu den Rhabditiden gehören, welche aber nicht zum Genus *Rhabditis* im Sinne der von DUJARDIN aufgestellten Gattung, wie sie auch BÜTSCHLI (I) auffaßt, gehört.

Die Mundhöhle ist allerdings wie bei *Rhabditis* gebaut, der Ösophagus jedoch genau so wie bei *Diplogaster* M. SCHULTZE. Die Bildung des Schwanzes entspricht keiner der beiden Gattungen, schließt sich aber noch eher an *Diplogaster* an. Ich habe keine Gattung gefunden, der ich diese Form einreihen möchte, weshalb ich die neue Gattung *Rhabditolaimus* aufstelle, so genannt nach der Bildung der Mundhöhle, welchem Genus ich vorderhand auch einen bei *Ips typographus* L. beschriebenen Rhabditiden, den *Rhabditolaimus halleri*, zuzähle, dessen Mundbildung ähnlich, wenn auch durch die stumpfe Erhebung am Grunde der Mundhöhle etwas verändert ist; doch zeigten die Ausbildung des Ösophagus und des männlichen Schwanzendes große Ähnlichkeit. Ich möchte diesen Nematoden, welcher LEUCKART Anlaß zu seinem biologischen Irrtum gegeben hat, *Rhabditolaimus leuckarti* nennen.

*Rhabditolaimus leuckarti* (Fig. 68a, b) ist ein stattliches Tier, dessen Größe je nach den Ernährungsverhältnissen schwankt. Während das Weibchen eine Länge von 0,7—1 mm bei einer Dicke von 0,042 mm erreicht, wird das Männchen nur 0,5—0,7 mm lang, bei einer Dicke von 0,031 mm. Die Tiere wachsen auch noch, nachdem sie geschlechtsreif geworden sind, wie andere verwandte Formen auch. Den sehr weiten Mund umgeben 6 Lippen, deren jede eine Tastpapille trägt. Die Mundhöhle ist weit und sehr lang, beim Weibchen ca. 0,023 mm lang, beim Männchen etwas kürzer und mit solider Chitinwand ausgekleidet.

Der Ösophagus zeigt 2 Anschwellungen, von denen die vordere samt dem vorderen Teil des Ösophagus muskulös-fibrillär ist. Das Ösophagusrohr ist kräftig und zeigt im vorderen Bulbus Kauplatten. Die hintere Anschwellung ist schwach, nicht fibrillär. Das Verhältnis von Körperlänge zur Ösophaguslänge schwankt zwischen 4:1 (♂) und 5:1 (♀). Der Darm zeigt 2 Zellenreihen. Beim Weibchen führt ein langer Enddarm zum After, der 0,058 mm vor der ziem-

lich kurzen, aber feinen Schwanzspitze mündet. Die Vulva liegt ein wenig hinter der Körpermitte; in sie mündet jederseits ein Geschlechtsapparat mit weit umgebogenem Ovar, das bis zur Umbiegung eine Länge von 0,207 mm besitzt. Bauch- und Rückenlinien sind deutlich, weniger die Seitenlinien, in denen aber das Längsgefäß deutlich zu sehen ist, das nahe hinter dem Bulbus in den Porus mündet. Der Nervenring umgibt mit den zugehörigen Zellen den Ösophagus hinter dem Bulbus. Im Schwanz findet man in beiden Geschlechtern zahlreiche Kerne.

Das Männchen (Fig. 68a u. b) zeichnet sich durch seinen kurz abgestumpften Schwanz aus, dessen Cuticula zu einer besonderen Spitze kegelförmig verlängert ist. Diese kegelförmige Spitze überragt auch die wenig sichtbare kleine Bursa (Fig. 68b). Das männliche Schwanzende ist durch 7 Papillenpaare ausgezeichnet. Das Papillenpaar 1 steht knapp vor der fingerförmigen Schwanzspitze etwas nach hinten gerichtet. Das Paar 2 ist klein und steht dicht vor 1, der Medianlinie sehr genähert. Die Papillenpaare 3, 4, 5 und 7 sind seitlich stehende größere Papillen, von denen 3 und 4 hinter der Afteröffnung stehen, 5 seitlich neben dieser und 7 seitlich in der Höhe des Ursprunges der Spicula. Das Papillenpaar 6 ist kleiner und steht der Mediane genähert zwischen den Paaren 5 und 7. Die Spicula mit verstärktem proximalem Ende sind einfach gebogen und 0,023 mm lang. Ein kleines akzessorisches Stück ist vorhanden. Der Hoden ist vorn einfach umgebogen, die mit Sperma gefüllte Samenblase (*Spe*) mit großzelligem Epithel bedeckt, und am Ende des Samenleiters sehen wir eine große zweilappige Anldrüse (*ADr*).

## 2. *Diplogaster hylobii* n. sp.

(Fig. 70—73.)

Wenn wir wahllos die unter den Flügeldecken des *Hylobius* oft in großen Massen befindlichen Dauerlarven in ein Gefäß mit Nährflüssigkeit geben, so sieht man, daß einige Zeit, nachdem *Rhabditolaimus leuckarti* geschlechtsreif geworden ist, ein schöner *Diplogaster* mit stark gefärbtem, undurchsichtigem Darm auftritt, während, wie bei *Diplogaster bütschlii*, sein übriger Körper durchsichtig ist. Die Mundhöhle ist ähnlich wie bei letzterem, aber doch anders gebaut, und vor allem besteht eine Verschiedenheit in der Ausbildung des männlichen und des weiblichen Mundes. Weitere Unterschiede bietet das Schwanzende wie auch die Cuticularstruktur.

Die Dauerlarve dieses *Diplogaster* (Fig. 71a—c) ist 0,35 mm lang und 0,017 mm dick, von einer Schutzhülle umgeben, die, wenn das Tier sich weiterentwickelt, einschrumpft, sich in Falten um den Leib legt und dann mit der ersten Häutung verschwindet, wie es ja auch bei den anderen Dauerlarven mit Schutzhüllen der Fall ist.

Der Mund der Larven ist eigenartig gebaut (Fig. 71b, c). Ein ganz feines Mundrohr führt zu einer trapezförmigen Mundhöhle, die stärker lichtbrechend ist, am Grunde dunkler erscheint und ebensolche Zacken nach vorn entsendet. An diese Mundhöhle schließt sogleich der Ösophagus an. An dieser Stelle finden wir an der Oberfläche auch die großen querovalen Seitenorgane.

Der Ösophagus besitzt schon jetzt eine Bildung, die auf *Diplogaster* hinweist, indem seine vordere Hälfte einen kräftigen, muskulösen Bulbus mit der Anlage von Kauplatten zeigt, während die hintere Hälfte nur zu einer schwachen caudalen Anschwellung erweitert ist, an welche sich der Darm anschließt. Das Verhältnis von Körper- und Ösophaguslänge beträgt 3:1. Hinter dem vorderen muskulösen Bulbus sieht man den Nervenring. Der Darm, dessen Lumen deutlich ist, mündet mit längerem Enddarm in den After, der 0,058 mm vor dem einfach zugespitzten Schwanzende liegt. Der Porus findet sich etwa in der Höhe des Nervenringes.

Bei der Weiterentwicklung der Larve dehnt und streckt sich zuerst die Mundhöhle (Fig. 71c), indem sich gleichzeitig der erst kaum sichtbare Mund ziemlich erweitert. Es bildet sich ein vorderes Mundrohr aus, an das sich nach einer kurzen Verengung die schon früher beschriebene Mundhöhle, die nun etwas kleiner erscheint, anschließt. Während früher das Seitenorgan hinter der Mundhöhle lag, ist es durch die Streckung des Mundrohres jetzt vor die innere Mundhöhle gerückt. Mit der ersten Häutung verschwindet nicht nur die Schutzhülle, sondern auch das Seitenorgan. Die Mundhöhle nähert sich in der Ausbildung derjenigen der ausgebildeten Geschlechtstiere, Lippen und Tastpapillen treten auf.

Während die Dauerlarven ein träges Benehmen zeigen, sind die gehäuteten Tiere lebhaft, schlängeln sich kräftig und machen, wie es auch die Geschlechtstiere tun, mit dem Kopf schnappende Bewegungen.

Die im Mulm lebenden Geschlechtstiere (Fig. 70, 72, 73) zeigen vor allem eine sehr verschiedene Größe der Männchen und Weibchen. Während die Männchen 0,6—0,7 mm lang werden, können alte Weibchen etwa 1,42 mm erreichen. Sie wachsen nämlich auch

nach der zweiten Häutung, mit welcher sie ihre definitive Form gewinnen, noch beträchtlich; junge Weibchen maßen z. B. nur 0,53 mm. Dieser Größenunterschied rührt außer von dem erwähnten Wachstum auch wohl von individuellen Verschiedenheiten her. Während dieses Wachstums verlängert sich insbesondere auch der dünne Schwanz des Weibchens, denn beim jungen Weibchen fand ich das Verhältnis von Körper- und Schwanzlänge 6:1, beim alten Weibchen jedoch 5:1. Die Dicke beträgt 0,046 mm.

Die Cuticula zeigt eine eigenartige, an die des *Diplogaster bütschlii* erinnernde Struktur (Fig. 70d). Sie ist dieselbe beim Männchen und Weibchen. Die Cuticula ist fein geringelt und zeigt eine Längsstreifung, die aus regelmäßigen Punktfiguren zusammengesetzt ist, die aber am Kopf und im Schwanzteil unregelmäßig in dichte Punktierung zusammenfließen. Jeder Längsstreifen besteht aus 3 Reihen von Punkten. Die Punkte der mittleren Reihe stehen immer zwischen je 4 Punkten der äußeren Reihen, so daß Figuren von 5 Punkten gebildet werden, von denen jedoch die Punkte der Außenreihen stets der jeweils anschließenden Figur mit angehören. Dadurch, daß diese Punkte der Außenreihen sich öfter in 2 ganz genäherte Punkte spalten, können dann die einzelnen Figuren selbständig werden.

Die Zwischenräume zwischen den Längsstreifen sind nicht breiter als diese und anscheinend etwas erhöht. Durch die mittleren Punkte sieht man die feine Querstreifung hindurchgehen.

Die Mundhöhle ist beim Weibchen (Fig. 72a) sehr breit, fast breiter als tief, während beim Männchen, bei sonst gleicher Ausbildung, die Mundhöhle schmaler ist bei sonst gleicher Tiefe, daher tiefer erscheint. Der Mund des Weibchens wird von 6 großen Lippen (*Li*) umgeben, die in ihrer Mitte leicht kegelförmig vorgeschoben werden können. Auf der Mitte jedes Kegels steht eine feine Tastpapille. Die Mundhöhle ist kräftig cuticularisiert. Die Lippen zeigen innen eine starke Cuticularbedeckung, die, schon in der Flächenansicht deutlich, im optischen Querschnitt je als kräftige Leiste erscheint. Dieser kräftigen Lippencuticularisierung entspricht auch eine starke Bewaffnung des Mundhöhlengrundes, die dann in die starken Leisten des Ösophagus übergeht. Von der Seite gesehen (Fig. 72a), setzt sich an 2 Ösophagusleisten am Grund der Mundhöhle je ein beweglicher Zahn an (Fig. 72a, *bZ*), der aus einem spitzen und gebogenen Teil und einem breiten und stumpfen Teil sich zusammensetzt. Die spitzen und gebogenen Teile der

Zähne, also die eigentlichen Zähne, ragen konvex in die Mundhöhle vor und wirken wie eine Schere gegeneinander. Die 3. Ösophagusleiste endet tiefer im Grunde der Mundhöhle; diese ist dort also vertieft und schließt kappenartig ab. Seitlich davon ist die Leiste (im optischen Querschnitt), mit welcher der seitliche Rand des Ösophagus normal in die Mundhöhle ragt, zu einem spitzen, unbeweglichen Zahn (Fig. 72a, *f. Z*) erweitert. Beim Männchen ist statt dieses unbeweglichen Zahnes die normale Randleiste vorhanden. Auch sind bei ihm die beweglichen Zähne kleiner. Der Mund des Männchens erscheint am Kopf etwas vorgezogen.

Der Ösophagus (Fig. 70a, 73) setzt sich aus 2 Abschnitten zusammen, deren vorderer hinten einen fibrillären Bulbus mit Kauplatten bildet, während der zweite, dünner und kürzer, mit nicht fibrillärer, sondern z. T. zellig ausgebildeter hinterer Anschwellung versehen ist. Das Verhältnis des Ösophagus zur Körperlänge beträgt beim Weibchen 1:7, beim Männchen 1:4.

Den Darm bilden 2 Reihen von Zellen, die durch Einlagerung undurchsichtiger, stark gelbgrün gefärbter Körnchen scharf abgesetzt erscheinen. Der After liegt beim Weibchen 0,288 mm vor der sehr lang und dünn ausgezogenen Schwanzspitze. Den langen Enddarm umgeben große Zellen, welche auch den Schwanz, soweit er noch breit ist, also ca. 0,08 mm weit, erfüllen. Der Porus liegt etwas vor der hinteren Ösophagusanschwellung, und von ihm aus kann man das Gefäß weit nach rückwärts verfolgen. Die Vulva (Fig. 73) liegt in der Körpermitte, abgesehen von dem langen Schwanz; wird jedoch dieser mitgerechnet, so kommt die Vulva in die vordere Körperhälfte zu liegen. In die Vulva münden 2 Geschlechtsröhren, deren Ovar weit umgeschlagen ist. Auf eine Reihe abgelöster Eizellen folgt je ein großes, 0,08 mm in der Länge messendes Receptaculum (*Rec.*), das dicht mit großen Spermatozoen erfüllt ist. Die ovalen Eier sind 0,058 mm lang.

Das männliche Geschlechtsorgan (Fig. 70a) reicht weit in den vorderen Körperteil; der Hoden ist dort einfach und kurz umgeschlagen, das Vas deferens von Spermatozoen dicht erfüllt und sein Ende durch eine paarige Analdrüse ausgezeichnet. Spicula sind 2 gleiche vorhanden, groß und mäßig stark, gleichmäßig gebogen, 0,04 mm lang, mit knopfförmigem Ansatz (Fig. 70c u. 70b). Ein knapp anliegendes akzessorisches Stück umfaßt die Spicula. Der Schwanz des Männchens ist, wie LEUKART richtig sagt, kurz konisch verengt, und daran schließt sich abgesetzt ein nach der Einschnürung

wieder etwas stärkeres in eine kurze, feine Spitze ausgehendes Schwanzende. Eine Bursa fehlt (Fig. 70b), doch charakterisieren es 3 Papillenreihen. Die ersten 3 Papillenpaare stehen seitlich von der Spicula, der Mediane genähert, davon das erste (1) Paar etwas hinter dem Ursprung der Spicula, das zweite (2) etwas vor dem After, das dritte (3) ein wenig hinter dem After. Eine zweite Papillenreihe, bestehend aus 2 Papillenpaaren, steht am Schwanzende vor dessen Verschmälerung; die Papillen sind laterocaudal gerichtet. Diese bisher beschriebenen fünf Papillenpaare sind groß und tragen kräftige Spitzen. Die dritte Reihe von Papillen besteht aus 3 einander genäherten kleinen, spitzen Papillenpaaren, die zwischen den beiden Papillenpaaren der zweiten Reihe in der Mitte, vor dem Ansatz des dünnen Schwanzendes und der Mediane sehr genähert stehen. Von den Papillen führen feine Gänge in den Körper, die zu einer Schwanzdrüse (*SchwDr* u. *DrPp*, Fig. 70a) leiten, darum möchte ich diese Papillen „Drüsenpapillen“ nennen. Im ganzen zählt man also 8 Papillenpaare.

LEUCKART erwähnt diese Art (XII, p. 603 Anm.) auch schon, jedoch ohne genauere Beschreibung und ohne Benennung: „Weiter hervorzuheben ist ein schöner *Diplogaster*, im geschlechtsreifen Zustand mit Hornspitzen am Mundrande und 3 kräftigen, kurzen Hornleisten in der kugeligen Endanschwellung des ersten Pharyngealabschnittes. Der Schwanz des Weibchens ist lang und pfiemenförmig wie der der Larven, während er bei dem Männchen kurz und konisch ist wie bei der männlichen *Rhabditis*-Form des *Allantonema*, und auch, wie bei dieser, am Ende mit einem kurzen Endstift versehen. Im Larvenzustande sind die Hornwaffen sowohl des Mundes, wie des Pharynx unvollständig entwickelt.“

Die Darstellung, die LEUCKART gibt, stimmt, nur erwähnt er nicht die haarfeine Verlängerung des Schwanzes beim Weibchen, wie solche, wenn auch wesentlich kürzer, auch beim Männchen vorhanden ist.

### 3. *Diplogaster lineatus* n. sp.

(Fig. 74—78.)

In der eben angeführten Anmerkung erwähnt LEUCKART auch diesen Nematoden. Er hält ihn aber für eine *Rhabditis*, ein Beweis, daß er nur mit schwacher Vergrößerung untersucht hat: „Als besonders charakteristisch erwähne ich unter diesen [L. spricht von verwandten Formen seiner *Rhabditis*-Generation des *Allantonema*. Der Verf.] eine *Rhabditis* mit weiter und kurzer Mundhöhle, zweigeteiltem

langem Pharynx ohne Klappen und einer pfiemenförmigen langen Schwanzspitze. Eine Bursa fehlt. Durch die der ganzen Länge nach auf dem Körper hinziehenden stark markierten Längsstreifen erinnert die Form an *Rhabditis plicata* SCHN.“

Charakteristisch für diesen *Diplogaster* ist die Längsstreifung seiner Cuticula (Fig. 77a), die schon bei schwacher, 10–16facher, Lupenvergrößerung deutlich erkennbar ist.

Wenn man den Wurm in einen dicken Tropfen bei etwa 140facher Vergrößerung unter das Mikroskop bringt, so daß Einzelheiten schon gut zu sehen sind, so bemerkt man bei Krümmungen, die er gegen den Beobachter ausführt, ganz deutlich im optischen Querschnitt, daß die Cuticularstruktur nicht nur aus einer einfachen Längsstreifung, sondern aus erhöhten Längswülsten und vertieften Rinnen besteht, wie es schon die Betrachtung von der Seite erwarten ließ (Fig. 77c). Bei seitlicher Ansicht sieht man die Körpergrenzen und 9 Längslinien, die vertieft sind, und dementsprechend 11 Streifen, die erhaben sind. Die vertieften Punktstreifen sind schmal, die erhabenen glatten Zwischenräume dagegen breit (0,0034 mm). Die vertieften Längsstreifen zeigen eine Querpunktierung. Zwischen je 2 Querpunkten findet sich ein feiner, in der Mitte unterbrochener Querstreifen (Fig. 77b). Auch die abgeworfenen Larvenhäute sind an dieser eigentümlichen Struktur leicht kenntlich, und durch sie erhält die Cuticula eine große Festigkeit; sie ist schwer zerreißbar, der Inhalt des Tieres dringt eher bei der Mundöffnung hervor, als daß die Cuticula platzt.

Das Weibchen (Fig. 76) ist ca. 0,8–1,08 mm lang und 0,04 mm dick, während das stets kleinere Männchen nur ca. 0,65 mm lang wird bei einer Dicke von 0,029 mm. Das Verhältnis der Gesamt- zur Ösophaguslänge beträgt beim Weibchen 6:1 bis 7:1, beim Männchen  $4\frac{1}{3}:1$ . Zur Schwanzlänge verhält sich die Körperlänge beim Weibchen wie  $1:3\frac{1}{2}$ , beim Männchen wie 1:4.

Der Mund ist nicht so weit wie beim *Diplogaster hylobii*-Weibchen, jedoch weit genug im Verhältnis zur Tiefe der Mundhöhle, von 6 Lippen umgeben, von denen jede eine feine Tastpapille trägt (Fig. 75). Die Lippen sind innen verhältnismäßig schwach cuticularisiert. Die Mundhöhle ist hier etwa zur Hälfte ihrer Tiefe in das proximale Ende des Ösophagus eingelassen, was bei anderen Arten nicht oder viel weniger der Fall zu sein pflegt. Wenn man dies schon in der Durchsicht sieht, so gewinnt man die Bestätigung dafür, wenn man das Tier quetscht. Dann tritt der

Ösophagus aus der Mundhöhle hervor, und dann sieht man, daß lediglich die vordersten Chitinleisten den Lippen, die übrigen mit den Zähnen aber dem Ösophagus, in den die Mundhöhle eingelassen ist, angehörte. Am Grunde der Mundhöhle entspringt von einer Ösophagusleiste ein schlanker beweglicher Zahn (*b. Z.*), mit der konvexen Seite der Mundhöhle zugewendet, mit der gebogenen Spitze gegen die Mundöffnung gerichtet. An der zweiten, dieser gegenüberliegenden, von der Seite sichtbaren Ösophagusleiste sitzt ein zweiter Zahn (*f. Z.*). Dieser ist kleiner, unbeweglich, mit der Spitze gegen das Lumen des Ösophagus gerichtet, steht fast horizontal und mit der konvexen Seite gegen die Mundöffnung.

Der innere Bau dieses *Diplogaster* ist sehr interessant, aber infolge der eigenartigen Struktur der Cuticula nicht leicht zu erkennen. Man nimmt am besten Färbung mit Methylenblau zu Hilfe, das man lange Zeit einwirken lassen muß; dann erzielt man aber eine sehr gute Färbung. Der erste Abschnitt des Ösophagus ist mit der Mundhöhle, die 0,01 mm lang ist, ungefähr doppelt so lang wie der zweite (Fig. 76), ist fibrillär und endet mit einem Bulbus, der nicht rund, sondern etwas länglich ist und Kauplatten enthält. Der zweite Abschnitt ist schmal, klein und unbedeutend, seine Anschwellung schwach. Nervenring wie gewöhnlich. Den Porus konnte ich nicht finden. Der Darm zeigt nichts Außergewöhnliches. Er endet mit einem ziemlich langen Enddarm in den After, der 0,23 mm vor der lang und dünn ausgezogenen Schwanzspitze liegt. Dort, wo der Mitteldarm in den Enddarm übergeht, finden sich längliche, kolbenförmige Zellen um ihn (Fig. 76 *Ep. Z.*). Der After zeigt vorgewölbte Lippen. Die Vulva liegt, wenn man den dünnen Teil des Schwanzes abrechnet, etwas hinter der Körpermitte, etwa 0,345 mm vom Kopfende und 0,23 mm vom After entfernt; der dünne Teil des Schwanzes beginnt 0,07 mm hinter dem After. Zieht man den Schwanz vollständig mit in die Berechnung, so liegt die Vulva vor der Körpermitte.

Die Vulva zeigt gut entwickelte Lippen, deren caudale vorgewölbt ist (Fig. 74), die Vagina besitzt eine besondere Bildung. Von der Vulva führt ein deutliches Rohr (*va*) nach innen, das schließlich von einer gefiederten Rosette (*Tr*) wie von einer Krause umgeben ist. Dort sehen wir je einen Uterus von vorn und hinten einmünden. Von dieser Stelle setzt sich das Rohr ein kurzes Stück weiter fort und bildet einen Absatz. In diesen mündet mit einem Ausführgang ein in der Längsrichtung nach vorn und hinten gleich-

groß gebildetes ovales Organ (*Dr*), das mit einer stärker lichtbrechenden hellen Flüssigkeit gefüllt zu sein scheint. Im Verlauf der Geschlechtsstränge sah ich keine Stelle, in welcher Sperma angehäuft wäre, also kein Receptaculum; es wäre daher möglich, daß hier das Gebilde *Dr* als Receptaculum fungiert, obwohl Sperma darin nicht wahrnehmbar war, was vielleicht der erschwerten Durchsicht zuzuschreiben ist. Anderenfalls könnte dieses Gebilde auch als Drüse oder Secretbehälter dienen. Nach vorne und hinten finden wir je ein Ovar (*ov*), dessen umgeschlagene Enden über die Vulva hinaus auf die andere Hälfte reichen können. Der Uterus wird von großen, gewölbten Epithelzellen gebildet. Die Eier sind 0,054 mm lang und 0,024 mm breit.

Über den Hoden des Männchens ist nichts Besonderes zu sagen. — Die beiden gleichen Spicula (*Spic*, Fig. 78) sind plump und derb, nicht schlank, wie sonst bei *Diplogaster*, dunkel cuticularisiert, verhältnismäßig wenig gebogen (0,038 mm lang). Das akzessorische Stück (*a. St*) ist lang, dick, stark cuticularisiert, knotig, von den beiden Spicula abstehend. Der Vorderrand der Afteröffnung ist lippenartig über den Hinterrand vorgezogen und zeigt in der Mitte einen kleinen papillenartigen Aufsatz (*Pp*). Präanale Papillen sind 2 Paare (*Pp*<sub>1-2</sub>) vorhanden, die einander sehr genähert, nahe der Mittellinie, knapp vor der Geschlechtsöffnung stehen. Postanale Papillen finden sich ebenfalls 2 Paare (*Pp*<sub>3-4</sub>). Das 1. Paar liegt dicht hinter dem After; das 2. etwa in der Mitte zwischen letzterem und der kleinen Bursa (*Bur*). Die genannten Papillen sind fingerförmig. Die Bursa besteht aus zwei getrennten, links und rechts vor dem Beginn des dünnen Schwanzteiles liegenden halbrunden Cuticularlappen, die von je 4 feinen besonderen Papillen durchzogen werden. Im ganzen finden sich also 8 Papillenpaare, 4 mediane und 4 laterale, welche letztere der Bursa angehören.

Alle beschriebenen Wohnungseinmieter gedeihen ausgezeichnet im nahrungsreichen Abfallmaterial, das die im Glas gehaltenen Käfer bereiten, wenn es etwas feucht ist, und pflanzen sich reichlich fort. In Zuchtschalen mit künstlicher Nahrung gedeihen sie weniger gut, besonders nicht in rein flüssiger Nahrung. Sie brauchen feste, nur feuchte Nahrung. Ihre Feinde sind Bakterien, die man oft in großen Mengen in sie eingedrungen findet, auch Flagellaten, die man außen an ihnen bemerken kann. Sonst wirken in den Zuchtgläsern auch Hefezellen schädlich, die durch oftmaliges Wechseln der Flüssigkeit beseitigt werden können.

IX. Parasiten im Darm des *Hylobius abietis* L.1. *Clepsidrina hylobii* n. sp.

Im Darm des *Hylobius abietis* L. fand ich eine große, schöne Gregarine. Sie wird sehr groß (0,835 mm lange Tiere waren 0,174 mm dick und 0,847 mm' lange 0,304 mm dick). Es gibt natürlich auch viel kleinere Individuen. Die kleineren sind heller oder grau, die größeren meist mehr oder weniger gelb gefärbt, und zwar ist das Deutomerit (Fig. 82) stärker und meist wolkig gefärbt, das Protomerit dagegen heller und trägt vorn einen breiten durchsichtigen halbmondförmigen Saum. Der Kern ist groß und länglich mit stabförmigem Nucleolus. Meist sieht man die Gregarinen solitär, nicht selten aber auch in Syzygien. Ein Epimerit konnte ich nie sehen. In Flüssigkeit (physiologische Salzlösung, dünne Eiweißlösung) gebracht, zeigt die Gregarine eine starke Bewegung. Die ovalen Cysten (Fig. 79) gelangen mit den Faeces nach außen. Sie messen, ohne die dicke helle Hülle, 0,42:0,37.

Wenn die Cysten platzen und die Sporen entlassen, treten eine größere Anzahl von Sporoducten hervor, und es zeigt sich ein ganz ähnliches Bild wie bei den Cysten der Gregarinen des Mehlkäfers. Vor der Reife sondert sich der Cysteninhalte in 2 Lagen, deren innere dunklere die Sporen enthält. Von dieser inneren Lage ziehen die Sporoducte durch die hellere äußere Plasmaschicht bis zu deren Oberfläche. Von der Seite gesehen beginnen die unreifen Sporoducte (*Spor*) als hellere Schläuche im dunkleren Innern der Cyste und enden mit einem breiteren, dunklen Knopf, der noch einen abgesetzten dunklen Fortsatz trägt. Dieser dunkle Knopf des nicht ausgestülpten Sporoducts bleibt immer an Ort und Stelle. Von der Fläche betrachtet (*Spor*, Fig. 81) zeigt der Knopf des nicht ausgestülpten Sporoducts genau dasselbe Ansehen wie der Plasmapol der Cyste der *Gregarina typographi* (Fig. 81). Auch hier finden wir in der Mitte die helle Stelle, welche die Öffnung des Sporoducts bezeichnet, um diese helleres Plasma, das allmählich in körniges, dunkleres übergeht. Werden die Sporen herausgeschleudert, so stülpt sich der Sporoduct weit über die Gallerthülle hervor. Sporen werden in sehr großen Mengen entleert. Sie (Fig. 80a—c) sind länglich rechteckig, mit breit abgestutzten Enden, die Ecken tragen kleine Fortsätze. Ihre Länge beträgt 0,006 mm bei 0,004 mm Breite, der Kern vermehrt sich bald (Fig. 80a, b, c). Wahrscheinlich entleeren die Cysten ihre Sporen am Ort der Eiablage des Käfers, wo-

hin sie wohl mit den Faeces gelangen, denn an diesen Orten fressen die Käfer auch gern an der Rinde der Wurzeln. Auch an jungen Nadelholzpflanzen, die sie befressen und wo sie Faeces ablegen, ist eine Infektion mit dem Sporen wohl möglich.

### X. Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse.

Es dürfte zweckmäßig sein, die wesentlichsten Ergebnisse der vorliegenden Untersuchungen kurz zusammenzufassen.

Anfänglicher Zweck der Untersuchungen war, die parasitischen Nematoden der genannten Käfer zu studieren und deren Wirksamkeit zu prüfen.

Es ergab sich:

1. daß in und um *Ips typographus* L. sowohl wie auch in und um *Hyllobius abietis* L. eine reiche und vielgestaltige Nematodenfauna lebt.

2. Man kann diese unterscheiden

- a) in eigentliche Parasiten,
- b) in Wohnungseinmieter.

3. Die Parasiten gehören dem Genus *Tylenchus* BAST. und nahe verwandten Genera an, die wohl aus ersterem hervorgegangen sind. Sie und wie anfänglich auch ihre Larven leben in der Leibeshöhle des Käfers. Die Larven wandern nach der ersten Häutung in den Enddarm des Käfers, von da gelangen sie in den Mulm der Gänge und verwandeln sich da nach der zweiten Häutung in die freilebende Generation. Eine *Rhabditis*-Generation, wie solche LEUCKART und v. LINSTOW glaubten feststellen zu können, gibt es nicht.

4. Die Rhabditiden, die man in den Gängen der Käfer und deren Larven und an den Käfern und Larven findet, sind lediglich Wohnungseinmieter und gehören hauptsächlich dem Genus *Rhabditis* DUJ., dem Genus *Diplogaster* M. SCHULTZE und nahe verwandten Genera an. An diese reißen sich einige Arten des Genus *Tylenchus* BAST. Diese Nematoden leben in dem nahrungsreichen Mulm und haben sich an die Käfer und das Leben in deren Umgebung so angepaßt, daß sie

5. besondere Larvenformen entwickeln, welche ich Dauerlarven nenne, da sie zur weiteren Verbreitung und Erhaltung der Art lange Zeit ohne Weiterentwicklung leben können und entweder unter die Flügeldecken der Käfer einwandern, dann unter diesen oder an der Dorsalseite des Abdomens sich befinden und eine besondere Schutzeinrichtung gegen das Vertrocknen, eine Schutz-

hülle aus Fettsubstanz besitzen, — oder in den Darm des Käfers gelangen, wo sie lange Zeit im Enddarm ohne besondere Weiterentwicklung verharren, bis wahrscheinlich durch erneutes Fressen des Käfers die Larven veranlaßt werden auszuwandern, um im entstandenen Abfall sich zur freilebenden Geschlechtsgeneration zu entwickeln. Dieses Vorkommen der genannten Rhabditiden und ihre eigenartige Biologie bilden einen interessanten Beitrag zur Symbiose der Tiere. Diese Form der Symbiose möchte ich Oikophilie nennen, einen Fall nicht paritätischer Symbiose, und die Tiere: Hausfreunde oder Wohnungseinmieter.

6. wurde zu zeigen versucht, daß sich die Nematoden in langer phyletischer Entwicklung an die Käfer angepaßt haben, immer und überall bei ihnen zu treffen sind und nicht beliebig aus der Erde einwandern.

7. Stärker verschiedene Species von Borkenkäfern haben verschiedenartige Nematoden, nahe verwandte Species dagegen auch nahe verwandte Nematodenarten oder Unterarten. Doch sind durch das Zusammenleben verschiedener Borkenkäferarten an einer Holzart ähnliche Nematoden auch bei stärker verschiedenen Species von Borkenkäfern zu finden.

8. Gelegentlich der Untersuchung der Nematoden wurden auch andere Parasiten aufgefunden: bei *Ips typographus* L.: *Gregarina typographi*, *Telosporidium typographi*, *Diplochis omnivorus* WALK., bei *Hyllobius abietis* L.: *Gregarina hyllobii*.

9. Der Einfluß der Parasiten auf die Käfer erstreckt sich auf folgende Punkte:

a) Es wird eine mehr oder weniger große Anzahl von Jungkäfern — bei Borkenkäfern wenigstens — zum Absterben gebracht oder doch geschwächt.

b) Die Eiablage wird bei infizierten Weibchen um etwa 40% vermindert, die der Gesamtmasse um ca. 26%, und die Möglichkeit für die Käfer, Geschwisterbruten anzulegen, sehr herabgesetzt.

c) Dieser Einfluß der Parasiten bildet eine der Ursachen des oft solange andauernden „Nachfraßes“ der Jungkäfer. Es wird dadurch eine 2. Generation im selben Jahre verhindert.

d) Viele Käfer sterben früher ab, als es sonst normalerweise der Fall wäre.

e) Feuchte Jahre, feuchtes Klima fördern die Einwirkung der Parasiten. Trockene und warme Jahre, trockenes und warmes Klima sind für die Parasiten ungünstig, für die Käfer günstig.

f) Der wirtschaftliche Erfolg dieser Einwirkung der Nematoden ist also bei der großen Schädlichkeit und Vermehrungsfähigkeit des *Ips typographus* L. nicht unbedeutend.

10. Was die Organisation der Nematoden betrifft, so zeigte das Studium

a) der Parasiten, daß bei diesen der in der Jugend vorhandene Darm rückgebildet wurde. Als Reste des Ernährungsapparats wurden bei den Parasiten des *Ips typographus* L. eine Mundöffnung mit Stachel und ein degenerierter Ösophagus sowie degenerierte Darmreste gefunden, ebenso auch Spuren eines ehemaligen Afters. (Diese Reste finden sich deutlicher bei verwandten Parasiten aus anderen Borkenkäferarten.) Die Nahrungsaufnahme geschieht durch die Cuticula, vielleicht zum Teil noch durch die Mundöffnung. Die Leibeshöhle ist von einem große Kerne enthaltenden Syncytium erfüllt, das gleichzeitig als Speicherungsorgan dient. Bei der parasitischen Generation des *Tylenchus dispar* war noch ein Excretionsorgan auffindbar, dessen Porus ganz am Kopfende liegt. Das Geschlechtsorgan füllt beim reifen Weibchen den allergrößten Teil des Körpers aus. Die Lage der Vulva ganz am hinteren Körperende nahe dem obliterierten After ist charakteristisch. *Tylenchus contortus typographi* ist ovovivipar, während *Tylenchus dispar typographi* vivipar ist. Von letzterer Art findet man in der Leibeshöhle der Käfer auffallenderweise nicht nur Weibchen, sondern auch Männchen, während die parasitische Generation des *Tylenchus contortus* vermutlich ein protandrischer Hermaphrodit ist, ich sage vermutlich, weil ich junge Stadien nicht beobachten konnte und weil außerdem die Möglichkeit besteht, daß befruchtete Weibchen der im Mulm freilebenden Generation in den Käfer einwandern und dort zu Parasiten werden. Dann gäbe es überhaupt nur eine Generation diese Erscheinungsform des Parasitismus wäre sehr interessant.

Bei den Larven, entstehend aus der parasitischen Generation; des *Tylenchus contortus typographi*, konnte eine interessante Entwicklung des Hodens festgestellt werden.

b) Unter den freilebenden Formen zeichnet sich das Weibchen der *Rhabditis obtusa typographi* durch die außerordentlich nahe aneinander gelegene Lage von Vulva und After am hinteren Körperende aus. Die *Diplogaster*-Arten besitzen eine eigenartige Cuticularstruktur. Für 2 Nematodenarten, die Wohnungseinmieter sind, erwies es sich notwendig, die neue Gattung *Rhabditolaimus* aufzustellen. Die freilebende Generation des von LEUCKART beschriebenen

*Allantonema mirabile*, welches in *Hyllobius abietis* L. schmarotzt, erwies sich als außerordentlich nahestehend dem Genus *Tylenchus* BASTIAN. Dies wurde durch die Aufstellung des neuen Genus *Tylenchomorphus* zum Ausdruck gebracht.

### Verzeichnis der speziell durchgesehenen Literatur.

- I. BÜTSCHLI, O., Beiträge zur Kenntnis der freilebenden Nematoden, 1873.  
 —, Zur Kenntnis der freilebenden Nematoden, insbesondere der des Kieler Hafens, 1874.  
 —, Untersuchungen über freilebende Nematoden und die Gattung Chaetonotus, in: Z. wiss. Zool., Vol. 26.  
 —, Untersuchungen über die beiden Nematoden der *Periplaneta orientalis* L., 1871.  
 —, Protozoa, in: BRONN, Klass. Ordn. Thier-Reich, 1880—1882.  
 BRAUER, Die Süßwasserfauna Deutschlands, 1909.
- II. BRAUN, Die tierischen Parasiten des Menschen, 1908.  
 CLAUS, C., Über einige im Humus lebende Anguillulinen, in: Z. wiss. Zool., 1863.  
 —, Beobachtungen über die Organisation und Fortpflanzung von *Leptodera appendiculata*, 1868.
- III. COGHO, Über die Lebensfähigkeit des Fichtenborstenkäfers (*B. typographus*), 1873.
- IV. DOFLEIN, Lehrbuch der Protozoenkunde, 1911.  
 MAC DOUGALL, Über Biologie und Generation von *Pissodes notatus*, V. in: Forstl. naturw. Ztschr., Vol. 7, 1898.  
 EBERTH, Untersuchungen über Nematoden, 1863.
- VI. EICHHOFF, W., Die europäischen Borkenkäfer, 1881.
- VII. FUCHS, G., Über die Fortpflanzungsverhältnisse der rindenbrütenden Borkenkäfer, 1907.
- VIII. —, Generationsfragen bei Rüsselkäfern, in: Naturw. Ztschr. Forst- u. Landwirtschaft, 1912.
- GOLDSCHMIDT, R., Histologische Untersuchungen an Nematoden, in: Zool. Jahrb., Vol. 18, Anat., 1903.  
 —, Über die Cuticula von *Ascaris*, in: Zool. Anz., Vol. 28, 1904.
- HAGMEIER, A., Beiträge zur Kenntnis der Mermithiden, in: Zool. Jahrb., Vol. 32, Syst., Heft 2, 1912.

- IX. HENNINGS, C., Experimentell biologische Studien an Borkenkäfern, in: Naturw. Ztschr. Land- u. Forstwirtschaft, Vol. 5, 1907.
- JÄGERSKIÖLD, S. A., Weitere Beiträge zur Kenntnis der Nematoden, 1901.
- X. KNOCHE, E., Beiträge zur Generationsfrage der Borkenkäfer, in: Forstwiss. Ctrbl., 1904.
- v. LINSTOW, Über einen neuen Entwicklungsmodus bei den Nematoden, in: Z. wiss. Zool., Vol. 42, p. 708.
- , *Atractis cruciata* und *Oxyuris monhystera*, zwei neue Nematoden aus *Metopoceros cornutus*, in: Ctrbl. Bakteriolog., Abt. 1, Vol. 31, 1902.
- , Zur Kenntnis des Genus *Angiostomum*, in: Arch. Naturgesch., 1883.
- XI. —, Über *Allantonema* und *Diplogaster*, in: Ctrbl. Bakteriolog., Vol. 8, 1890.
- LABBÉ, A., Sporozoa, 1899.
- LEUCKART, R., *Allantonema mirabile*, in: Tageblatt 57. Vers. deutsch. Naturforsch. Ärzte, 1884.
- XII. —, *Allantonema mirabile* etc., in: Abh. sächs. Ges. Wiss., math.-phys. Cl., Vol. 13, 1887.
- XIII. —, Über einen an *Aphodius fimetarius* sich verpuppenden, freilebenden Rundwurm *Rhabditis coarctata* n. sp., in: Verh. deutsch. zool. Ges., 1891.
- , Über die Entwicklung von *Sphaerularia Bombi*, in: Zool. Anz., Jg. 2, 1885.
- MINCHIN, The Sporozoa, 1903.
- MONIEZ, R., Sur *Allantonema rigida*, in: CR. Acad. Sc. Paris, Vol. 112, No. 1, 1891.
- DE MAN, Die frei in der reinen Erde und im süßen Wasser lebenden Nematoden der niederländischen Fauna, 1884.
- , Onderzoekingen over vry in de Aarde levende Nematoden.
- , Contribution à la connaissance des Nematodes marins du Golfe de Neaples.
- , Die einheimischen frei in der reinen Erde und im süßen Wasser lebenden Nematoden.
- , Über zwei in der feuchten Erde lebende Arten der Gattung *Oncholaimus* DUJ.
- MAUPAS, E., Modes et formes de reproduction des Nematodes, in: Arch. Zool. expér., Vol. 8, 1901.
- XIV. v. OPPEN, Untersuchungen über die Generationsverhältnisse des *Hylobius abietis*, 1885, in: Ztschr. Forst- u. Jagdwesen.
- XV. NÜSSLIN, Über Generation und Fortpflanzung der *Pissodes*-Arten, in: Forstl. naturw. Ztschr., Vol. 6, 1897.
- RAUTHER, M., Beiträge zur Kenntnis der Morphologie und der phylogenetischen Beziehungen der Gordiden, in: Jena. Ztschr. Naturw., Vol. 40, 1905.

- SCHNEIDER, ANTON, Über die Entwicklung von *Sphaerularia Bombi*, in: Zool. Beitr., Vol. 1.
- XVI. —, Monographie des Nematoden, 1866.
- , Zur Entwicklungsgeschichte der Bryozoen und Gephyreen, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 3, 1869.
- SCHNEIDER, ALMÉ, Theses présentées à la faculté des sciences de Paris: Contributions à l'histoire des Grégarines, 1876.
- , Seconde Contribution a l'étude des Gregarines.
- SCHUBERG, A. und O. SCHRÖDER, *Myenchus bothryophorus*, ein in den Muskelzellen von *Nepheleis schmarotzender* neuer Nematode, in: Z. wiss. Zool., Vol. 76, 1904.
- v. SIEBOLD, *Sphaerularia Bombi*, in: Arch. Naturg., Jg. 4, 1838, p. 305.
- XVII. ZUR STRASSEN, O., Über *Filaria rigida*, in: Zool. Anz., Jg. 14, 1891.
- , *Bradynema rigidum* v. SIEB., in: Z. wiss. Zool., Vol. 54, 1892.
- STRUBELL, Über Bau und Entwicklung von *Heterodera Schachtii* in: Zool. Anz., Jg. 2, 1887.
- XVIII. SEDLACZEK, W., Über den Darmkanal der Scolytiden, in: Ctrbl. ges. Forstwesen, 1902.
-

**Erklärung der Abbildungen.**

**Verzeichnis  
der Abbildungen, geordnet nach den beschriebenen Tieren.**

- 
- Tylenchus contortus* Abb. 1—11.  
*Tylenchus dispar* 12—19.  
*Gregarina typographi* 49—54.  
*Telosporidium typographi* 56.  
*Diplochis omnivorus* 55.  
*Rhabditis obtusa typographi* 20—25.  
    Verwandte dieser 57—61.  
*Diplogaster bütschlii* 26—34.  
*Tylenchus major* 35—39.  
*Tylenchus macrogaster* 40—44.  
*Rhabditolaimus halleri* 45—48.  
*Allantonema mirabile* 62—67.  
*Rhabditolaimus leuckarti* 68—69.  
*Diplogaster hyllobii* 70—73.  
*Diplogaster lineatus* 74—78.  
*Clepsidrina hyllobii* 79—82.

Gesamtzahl der Abbildungen 129.

---

## Verzeichnis der Abbildungen nach der laufenden Nummer.

1. *Tylenchus contortus*, der Parasit.
2. Schwanzteil des Parasiten.
3. Kopfteil des Parasiten.
- 4a, b, c, d. Ovar des Parasiten, verschiedene Abschnitte desselben.
- 5a. ♀ der freilebenden Form des *Tylenchus contortus*.
- 5b. Kopfteil des ♀.
6. Cuticula des Parasiten (*T. contortus*).
7. Stachel der freilebenden Form des *Tylenchus contortus*.
- 8a—f. Entwicklung der ♂-Larve des *Tylenchus contortus* zum Geschlechtstier der freilebenden Generation.
- 8g. Körperhaltung der freilebenden Form.
- 9a, b. Schwanzteil des freilebenden ♂ von *Tylenchus contortus*.
- 10a—e. Schnitte durch den Parasiten (*Tylenchus contortus*).
11. Skizze des *Tylenchus contortus*-Parasiten, aufgeschnitten, mit ausgequetschtem Geschlechtsrohr.
12. ♀ des Parasiten von *Tylenchus dispar* mit vielen Eiern im Uterus.
13. ♀ des Parasiten von *Tylenchus dispar* ohne Eier, mit gefülltem Receptaculum.
14. Struktur der Cuticula des Parasiten ♀ von *Tylenchus dispar*.
15. ♂ der parasitischen Form des *Tylenchus dispar*.
16. Längsschnitt durch ein Parasiten ♀ von *Tylenchus dispar*.
- 17a, b. Vorderteil und Schwanzende des ♀ der freilebenden Generation des *Tylenchus dispar*.
- 18a, b. Larve des Parasiten von *Tylenchus dispar* in der Leibeshöhle des *Ips typographus* und ihr Schwanzende.
19. ♂ der freilebenden Generation des *Tylenchus dispar*.

20. ♂ des *Rhabditis obtusa typographi*.
21. Kopfbende von *Rhabditis obtusa typographi* ♀.
22. ♀ von *Rhabditis obtusa typographi*.
- 22a. *Rhabditis* ♂ u. ♀ in copula.
23. Schwanzteil von *Rhabditis obtusa typographi* ♀.
24. Mund der *Rhabditis obtusa typographi*.
- 25a. Dauerlarve von *Rhabditis obtusa typographi* im Darm des *Ips typographus* L.
- 25b. Kopfbende dieser Larve.
26. Dauerlarve von *Diplogaster bütschlii*.
27. *Diplogaster bütschlii* ♀.
- 28a, b, c. Struktur der Längsstreifung der Cuticula von *Diplogaster bütschlii*.
29. Struktur der Cuticula von *Diplogaster bütschlii* im optischen Längsschnitt.
30. *Diplogaster bütschlii* ♂.
31. Mund des *Diplogaster bütschlii*.
32. Kopf und Ösophagus von *Diplogaster bütschlii*.
33. Teil der Unterseite einer Flügeldecke von *Ips typographus* L. mit daran klebenden Dauerlarven von *Diplogaster bütschlii*.
34. ♂ Schwanzende des *Diplogaster bütschlii*.
35. *Tylenchus major* ♀.
36. Vorderende von *Tylenchus major*.
37. *Tylenchus major* ♂.
38. Schwanzende des *Tylenchus major* ♂.
39. Mund des *Tylenchus major*.
40. Mund des *Tylenchus macrogaster*.
41. Stachel des *Tylenchus macrogaster*.
42. *Tylenchus macrogaster* ♀.
43. Ei des *Tylenchus macrogaster*.
44. *Tylenchus macrogaster* ♂.
45. *Rhabditolaimus halleri* ♀.
46. Mund von *Rhabditolaimus halleri*.
47. Kopfbende von *Rhabditolaimus halleri*.
48. ♂ Schwanzende von *Rhabditolaimus halleri*.
49. *Gregarina typographi* im Darm.
50. Ein Stadium der Weiterentwicklung der Cyste von *Gregarina typographi*.
- 51a, b, c. Weiteres Stadium der Entwicklung der Cyste von *Gregarina typographi*.
52. Cyste, welche die Sporen entleert hat.

53. Cyste, welche die Sporen entleert hat.
- 54a, b. Sporen aus der Cyste von *Gregarina typographi*.
55. Kopf der Larve von *Diplochis omnivorus* WALCK.
- 56a, b. *Telosporidium typographi*.
57. *Rhabditis obtusa curvidentis* ♀.
58. ♂ Schwanzende der *Rhabditis obtusa curvidentis*.
59. ♂ Schwanzende der *Rhabditis obtusa montani*.
60. ♂ Schwanzende der *Rhabditis obtusa ligniperdae*.
- 61a. ♂ Schwanzende der *Rhabditis obtusa ateri*.
- 61b. Cuticularstruktur der *Rhabditis obtusa ateri*.
- 62a—h. Ovar und Receptaculum von *Allantonema mirabile* LEUCK.
63. ♂ der freilebenden Generation des *Allantonema mirabile*.
64. ♀ der freilebenden Generation des *Allantonema mirabile*.
65. ♂ Schwanzende der freilebenden Generation des *Allantonema mirabile* (*Tylenchomorphus hylobii abietis*).
66. *Allantonema mirabile* mit ausgequetschtem Geschlechtsrohr.
- 67a. Larve aus den Eiern des *Allantonema mirabile* in der Leibeshöhle des *Hylobius abietis* L.
- 67b. Der abgesetzte Kopf des ersten Larvenstadiums.
- 67c. Schwanzende des ersten Larvenstadiums.
- 68a. *Rhabditolaimus leuckarti* ♂.
- 68b. ♂ Schwanzende des *Rhabditolaimus leuckarti*.
- 69a. Dauerlarve von *Rhabditolaimus leuckarti* unter den Flügeldecken von *Hylobius abietis* L.
- 69b. Vorderteil der Larve.
- 69c. Deren Kopf und Mundhöhle.
- 69d. Kopfteil eines frühen Larvenstadiums.
- 70a. *Diplogaster hylobii* ♂.
- 70b. Dessen Schwanzende.
- 70c. Ein Spiculum des ♂ und der akzessorische Teil.
- 70d. Cuticularstreifung des *Diplogaster hylobii*.
- 71a. Dauerlarve des *Diplogaster hylobii*.
- 71b. Kopfteil dieser Larve.
- 71c. Kopfteil mit Mund weiterentwickelt.
- 72a. Kopf und Mund von *Diplogaster hylobii* ♀.
- 72b. Dsgl.
73. *Diplogaster hylobii* ♀.
74. Mittlerer Teil des *Diplogaster lineatus* mit Vulva.
75. Kopf des *Diplogaster lineatus*.
76. *Diplogaster lineatus* ♀.

- 77a. Cuticularstruktur des *Diplogaster lineatus*.  
 77b. Punktierung der Streifen vergrößert.  
 77c. Darstellung der Cuticula im Querschnitt.  
 78. ♂ Schwanzende des *Diplogaster lineatus*.  
 79. Cyste von *Clepsidrina hylobii*.  
 80a, b, c. Sporen aus der Cyste von *Clepsidrina hylobii*.  
 81. Pol des Sporoducts von oben.  
 82. *Clepsidrina hylobii*.

<i>A</i> After	<i>M</i> Mund
<i>A. Dr.</i> Analdrüse	<i>Mh</i> Mundhöhle
<i>a. Ei</i> abgelöstes Ei	<i>Mus</i> Muskulatur
<i>a. St</i> akzessorisches Stück	<i>N. R</i> Nervenring
<i>Bt</i> Bauchlinie	<i>N. Z</i> Nervenzellen
<i>Bulb</i> Bulbus	<i>Oes</i> Ösophagus
<i>Bur</i> Bursa	<i>Or</i> Ovar
<i>b. Ei</i> befruchtetes Ei	<i>Por</i> Porus excretorius
<i>Cut</i> Cuticula	<i>Pp</i> Papille
<i>D</i> Darm	<i>Rhach</i> Rhachis
<i>Dl</i> Darmlumen	<i>Rec</i> Receptaculum
<i>Dr</i> Drüse	<i>Rl</i> Rückenlinie
<i>Dz</i> Darmzellen	<i>Schwpp</i> Schwanzpapille
<i>Ei</i> Ei	<i>Schwz</i> Schwanzzellen
<i>Ei. Anl</i> Eianlagen	<i>S. G</i> Seitengefäß
<i>Eik</i> Eikern	<i>Sl</i> Seitenlinie
<i>Ep</i> Epithel	<i>S. M</i> Seitenmembran
<i>Epk</i> Epithelkern	<i>Spe</i> Sperma
<i>Ep. Z</i> Epithelzellen	<i>Spic</i> Spiculum
<i>End. Z</i> Endzelle	<i>St</i> Stachel
<i>G</i> Geschlechtsanlage	<i>U</i> Uterus
<i>H</i> Hoden	<i>Va</i> Vagina
<i>Li</i> Lippe	<i>Vu</i> Vulva

### Spezielle Figurenerklärung.

#### Tafel 17.

Fig. 1. *Tylenchus contortus typographi*, der Ringelwurm, parasitische Generation, stellt das ganze Tier dar, undurchsichtig durch die eingelagerten Reservemassen. *K* Kopf. *MK* Mundkegel. *hG* helleres Gewebe unter der Cuticula. *R* Reservemassen in Form von Körnchen und Tröpfchen, gelbgrün bis bräunlich gefärbt.

Fig. 2. Schwanzende des Ringelwurms. *B* Bauchseite. *R* Rücken-  
seite. *l* lockeres, subcutanes Gewebe. *Ke* Kerne des die Leibeshöhle  
füllenden Syncytiums. *A* Linie, die vielleicht den rückgebildeten After-  
spalt anzeigt. *Dr. A* Drüsenausgang. *Cut* Cuticula. *a* äußere Schicht.  
*i* innere Schicht. *Mu* Muskelfibrillen.

Fig. 3. Kopfende des Ringelwurmes. *MK* Mundkegel, hier ein-  
gezogen, in Fig. 1 herausgestülpt.

Fig. 4. Ovar und Receptaculum des Ringelwurmes. *a* u. *b* blindes  
Ende des Ovars, Keimfach, *a* ohne, *b* mit Endzelle (*End.Z*), keine Rhachis,  
körniges Plasma zerstreut. *c* mittlerer Teil des Keimfaches, mit vielen  
Oocyten, deutlichen Epithelkernen (*Ep. K*). *d* Ende des Ovars, Recepta-  
culum (*Rec*) und Oviduct (*Ovid*).

Fig. 5. *a* ♀ der im Mulm freilebenden Generation des *Tylenchus*  
*contortus typographi*. *b* Kopfende des ♀.

Fig. 6. Cuticula des Ringelwurmes. *a* äußere, *i* innere Schicht.

Fig. 7. Stachel der freilebenden Generation des *Tylenchus contortus*  
*typographi*.

Fig. 8. Entwicklung der ♂ Larve aus dem Ei des Ringelwurmes  
zum ♂ der freilebenden Generation des *Tylenchus contortus typographi*.  
*a* 1. Larvenstadium, welches das Ei des Ringelwurmes verläßt und in der  
Leibeshöhle des *Ips typographus* lebt, mit einzelliger Geschlechtsanlage,  
diese mit 2 kleinen Epithelkernen. *UKZ* Urkeimzelle. *Ep* Epithelkerne.

b Weiterentwickeltes Larvenstadium. Der Hoden entwickelt sich von hinten nach vorn zu. *KZ* Keimzellen. *Spe. gon* Spermatogonien. *Spe. cyt* Spermatozyten. c noch weiter entwickelte Larve in der Leibeshöhle des Käfers. Im Hoden ist schon viel Sperma entwickelt, das sich gegen das Kopfende zu schiebt. d Larve weiter entwickelt, vor der 1. Häutung stehend, noch in der Leibeshöhle des Käfers. Kopf hier wie in den vorhergehenden Stadien noch abgesetzt. Der Hoden hat eine Umbiegung erfahren. Der größere Teil desselben ist ein mit Sperma gefüllter Schlauch und wächst nach der Umbiegung nach hinten und zeigt hinten noch keinen Abschluß. e Larve nach der 1. Häutung. Die abgelöste Haut wird aber nicht abgeworfen, sondern als schützende Hülle über dem Körper behalten. Die Larve lebt noch in der Leibeshöhle, wandert in diesem Zustande in den Darm des Käfers aus; der Kopf ist nicht mehr abgesetzt. Der Hoden ist nach rückwärts abgeschlossen. Porus und Nervenring sind sichtbar geworden. f fertig entwickeltes ♂ der freilebenden Generation des *Tylenchus contortus typographi*, das aus dem letzten Larvenstadium entstanden ist, nachdem es aus dem Enddarm des Käfers in den Mulm der Käfergänge ausgewandert ist und sich ein zweites Mal gehäutet hat. g Darstellung der Verkrümmungen dieser Geschlechtstiere.

Fig. 9. a u. b ♂ Schwanzende der freilebenden Generation des *Tylenchus contortus typographi*, seitlich und ventral.

Fig. 10. a, b u. c Querschnitte durch den Ringelwurm. Die Wiedergabe der Schnitte ist möglichst nach der Natur, daher auch die Schrumpfung wiedergegeben ist. a Schnitt genähert dem Kopfende, mit dem vorderen Abschnitt des Ovars (*ov*). *cut* die Cuticula ist als einfache Schicht gezeichnet. *LG* das lockere Gewebe unter der Cuticula, in dem stellenweise ein Kern sichtbar ist (*K*). *ZK* der Zellkörper, der den größten Teil des Wurminhalts ausmacht, ist blasig, die hellen Stellen waren mit Fetttropfen erfüllt. Sonst sieht man in verschiedener Anreihung feste Reservestoffkörnchen verschiedener Größe. Gelegentlich sieht man größere Kerne (*ZKe*) eingebettet. *D* sehr feinkörnige, dichte Reservemassen, in welchen mehr oder weniger begrenzte Hohlräume (*H*) liegen. Diese Massen unterscheiden sich auch durch ihre Färbbarkeit vom Zellkörper, sind deutlich begrenzt, vielleicht als umgewandelter Rest des Darmes aufzufassen. b Schnitt weiter rückwärts im Wurmkörper, das geschlungene Ovar zweimal getroffen, einmal mit 2 abgelösten Eiern. c Schnitt noch weiter nach hinten. *Eil* Lumen des Eileiters. *Ep* dessen Epithel.

Fig. 11. Ringelwurm mit ausgequetschtem Geschlechtsrohr.

Fig. 12. *Tylenchus dispar typographi*, ♀ der parasitischen Generation mit vielen Eiern im Uterus, aber noch keinen Embryonen. *MK* Mundkegel mit Mundöffnung und Stachel. *Sy. Ke* Kerne des die Leibeshöhle füllenden Syncytiums. *K* Körnchen eingelagert unter der Cuticula als Reservestoffe, gelbgrün bis braun gefärbt, erschweren die Durchsicht. *S/* Kerne, die der breiten Seitenlinie zugehören. *L* feine Linie, welche vielleicht einen früher bestandenen Afterspalt andeutet.

Fig. 13. *Tylenchus dispar typographi*, ♀ wie vor, doch noch ohne befruchtete Eier, mit gefülltem Receptaculum.

Fig. 14. Struktur der Cuticula des ♀ der parasitischen Generation des *Tyl. dispar typographi* im optischen Längsschnitt. *i* innere Schicht mit abwechselnd dunkleren und helleren Stellen. *a* äußere Schicht. *Qu* Querstreifung.

Fig. 15. *Tylenchus dispar typographi* ♂ der parasitischen Generation. *GZ* granuliert Zellen.

Fig. 16. *Tylenchus dispar typographi* Längsschnitt durch den Vorderteil eines ♀ der parasitischen Generation. Die Leibeshöhle wird von einem Syncythium erfüllt, das Reservestoffeinlagerungen aufweist. An den deutlichen Stachel setzt sich ein kurzes, rudimentäres Ösophagusrohr (*Oes. R*) an, weiterhin erscheint der Ösophagus zellig verändert. *NF* durchschnittene Nervenfasern. *Sy* Syncythium. *Sy. Ke* Kerne des Syncythiums. *R* durch Präparation entstandener freier Raum.

#### Tafel 18.

Fig. 17. *Tylenchus dispar typographi*, ♀ der freilebenden Generation. *a* Vorderteil. *b* Schwanzende. Die Leibeshöhle wird von einem Zellkörper gefüllt, dessen Kerne mit *Zk* bezeichnet sind.

Fig. 18a. *Tylenchus dispar typographi*, Larve in der Leibeshöhle des *Ips typographus* L., die sich aus den Eiern der parasitischen Generation entwickelt. Der Darm ist gefüllt mit Nährstoffen, unter der Cuticula Reservestoffmassen (*F*). *b* Schwanzende der Larve mit Schwanzpapille und Schwanzzellen.

Fig. 19. *Tylenchus dispar typographi*, ♂ der freilebenden Generation, etwas dicker gezeichnet. *Dr* Zellenkomplex, der einer Drüse ähnelt. *S* Samenblase mit Sperma gefüllt. *C* Erweiterung der Cuticula an der Schwanzspitze, in welcher die Seitenmembran der einen Seite in die der anderen Seite übergeht.

Fig. 20. *Rhabditis obtusa typographi*, ♂ von ventraler Seite gesehen. Bauchlinie ist nur bis zum Zahnbulbus gezeichnet. *SBl* Samenblase zwischen den beiden Lappen der Analdrüse. *UR* umgeschlagener Rand der Bursa.

Fig. 21. *Rhabditis obtusa typographi*, ♀, Vorderteil von der Seite gesehen, besonders zur Darstellung der breiten, zerstreute Zellkerne enthaltenden Seitenlinie.

Fig. 22. *Rhabditis obtusa typographi* ♀. *AM* Analmuskeln. *KF* Keimfach.

Fig. 22a. Copula von *Rhabditis obtusa typographi*.

Fig. 23. *Rhabditis obtusa typographi* ♀. Hinterende. ♀ hat noch keine Eier abgelegt. *UL* Uteruslumen, das sehr eng ist, umgeben von wulstigen Epithelzellen (*UB*). Der Endteil des Uterus ist muskulös, versehen mit Längsmuskelfasern und über diesen mit Ringmuskelfasern (*UM*). *LM* Leibesmuskulatur. *Mus* Muskelfasern, welche die sehr bewegliche Vulva, besonders deren hintere Lippe bewegen. *AZ* Analzellkerne. *AM* Analmuskeln. *ED* Enddarm.

Fig. 24. Vorderende der *Rhabditis obtusa typographi*. *uMh* Vordere Mundhöhle, umschlossen und gebildet von cuticularen Lippen (*Li*), die je

eine Tastpapille (*TPp*) tragen, zu denen von innen Nerverfasern binzutreten. *iMh* Hintere oder innere Mundhöhle, in der Mitte etwas verengt, deren Wand stark cuticularisiert (Chitin-Nematochitin) (*ch*). Ösophagus (*Oes*) fibrillär.

Fig. 25a. Dauerlarve der *Rhabditis obtusa typographi*, welche in den Enddarm des *Ips typographus* L. einwandert, um sich dort vom Käfer von einem Wohnort in den andern übertragen zu lassen, ohne daß sie sich derzeit weiterentwickelt. *R* leistenartige Ringelung des Kopfteles, wobei stets eine Leiste dachziegelartig über die rückwärtige vorspringt. *Schw. Pa* Schwanzspitze in Papillen aufgelöst. *M* die punktförmige Mundöffnung. *iMh* die innere Mundhöhle (gegen vorn abgeschlossen). *Pp* vordere Reihe der 6 Kopfpapillen. *Pp*<sub>2</sub> hintere Reihe der 6 Kopfpapillen. *b* Der Kopfteil der Larve.

Fig. 26. Dauerlarve des *Diplogaster bütschlii* unter den Flügeldecken des *Ips typographus* L. *M* die enge Mundöffnung mit kurzer Mundhöhle, gleich dahinter das seitlich ovale Seitenorgan. Der Ösophagus noch wenig entwickelt. *Sch* die Schutzhülle gegen Eintrocknen, gleichzeitig Klebmittel.

Fig. 27. *Diplogaster bütschlii* ♀. *Ep* Epithel des Uterus, in dem noch keine Eier zu sehen sind. *AZ* Analzellkerne, Zellenmassen an Schwanz.

Fig. 28a, b. Struktur der starken und eigenartigen Längsstreifung des *Diplogaster bütschlii*. *cut* die quergestreifte Cuticula. *Str* Streifen. *Zur* die Zwischenräume. *c* Punktstruktur bei einem sonst gleichen *Diplogaster*, welcher bei *Ips acuminatus* ZETT. vorkommt.

Fig. 29. Struktur der Cuticula des *Diplogaster bütschlii* im optischen Längsschnitt. *a* äußere Schicht. *i* innere Schicht. *qu* die Querstreifung anschließend an die Struktur des Längsschnittes.

Fig. 30. *Diplogaster bütschlii* ♂.

Fig. 31. Mund des *Diplogaster bütschlii*. *M* Mund. *Li* Lippen. *l* links. *r* rechts.

Fig. 33. Teil der Unterseite einer Flügeldecke eines *Ips typographus* L. mit daran klebenden Dauerlarven des *Diplogaster bütschlii*.

Fig. 34. ♂ Schwanzende des *Diplogaster bütschlii*. *Pp*<sub>1</sub> präanale Papille seitlich des Bauchrandes. *Pp*<sub>2</sub> seitliche Schwanzpapille. *Pp*<sub>3</sub> 3 Paar kleiner Drüsenpapillen in der Mediane.

#### Tafel 19.

Fig. 32. Kopf und Ösophagus des *Diploaster bütschlii*. *TPp* Tastpapillen. *Z* u. *Z*<sub>2</sub> Zähne in der Mundhöhle. *Kpl* Kauplatten im fibrillären Bulbus. *F* Fortsatz der 2. Ösophagusanschwellung in den Darm. *Qu. l*<sub>1</sub>, *Qu. l*<sub>2</sub>, *Qu. l*<sub>3</sub> Querleisten 1, 2, 3. Über der 3. Ösophagusleiste statt des Zahnes eine Kappe.

Fig. 35. *Tylenchus major*, ♀ (etwas dicker gezeichnet). *U. Forts.* Fortsatz des Uterus über die Vulva hinaus.

Fig. 36. *Tylenchus major*, ♀ Kopf und Ösophagus. *h* hellere, runde Flecken am Beginn des Ösophagus. *K* gefärbte Körnchen unter der Cuticula eingelagert. *Z* 2 große Zellen mit körnigem Protoplasma.

Fig. 37. *Tylenchus major* ♂.

Fig. 38. ♂ Schwanzende des *Tylenchus major*.

Fig. 39. Mund des *Tylenchus major*. *Li* Lippen. *M* Mund, in der Mitte mit Stachel.

Fig. 40. Mund des *Tylenchus macrogaster*.

Fig. 41. Stachel des *Tylenchus macrogaster*.

Fig. 42. *Tylenchus macrogaster* ♀. *Kl* Cloake, mit eigenartiger Bildung. Der Darm erstreckt sich über dieselbe noch in den Schwanz.

Fig. 43. Ei des *Tylenchus macrogaster*.

Fig. 44. *Tylenchus macrogaster*, ♂, am Schwanzende 3 Papillen. *Pp*<sub>1</sub> eine präanale, dort wo die vordere Spitze der eigenartigen Spicula die Bruchseite trifft. *APp* die zweite hinter der Afteröffnung. *Pp*<sub>2</sub> die dritte vor der Schwanzspitze.

Fig. 45. *Rhabditolaimus halleri* ♀.

Fig. 46. Dessen Mund von vorn.

Fig. 47. Kopfende des *Rhabditolaimus halleri*. *iM* innere Mundhöhle. *Vorspr* stumpfer, zahnartiger Vorsprung am Grunde der Mundhöhle.

Fig. 48. ♂ Schwanzende der *Rhabditolaimus halleri*. *Pp* Papillen seitlich der kleinen Bursa (*Bur*).

Fig. 49. Cyste der *Gregarina typographi*, zu finden im Enddarm des *Ips typographus* L. sowie im Mulm seiner Gänge. *CH* Cystenhülle.

#### Tafel 20.

Fig. 50. Stadium der Weiterentwicklung dieser Cyste. Die gebildeten Sporen sind in einer zentral gelegenen Kugel angeordnet. Das Plasma bildet eine periphere Zone.

Fig. 51a, b, c. Weiter entwickeltes Stadium der Cyste. Die Sporen sind nun etwa in der Form einer Halbkugel angeordnet. Das Plasma hat sich in ein randständiges und ein polständiges gesondert. Letzteres bildet die zweite Halbkugel, gesondert in eine dichtere, körnige Randzone (*D*), in einer fein granulierten helleren Zone (*H*) und einem ganz hellen Pol (*P*). Am Pol tritt später der Sporoduct (*Sporod*), der sich seitlich hell kennzeichnet, hervor.

Fig. 52. Cyste, welche die Sporen entleert hat. *A* stielförmig vortriebener Teil des Protoplasmas. *Sporod* ausgetretener Sporoduct. *L* dessen Lumen. *W* dessen Wandung. *p. Prot* polständiges, *r. Prot* randständiges Protoplasma. Beides ohne Kerne.

Fig. 53. Dasselbe wie vor. Stiel durch die Gewalt, mit der die Sporen ausgetrieben wurden, abgerissen.

Fig. 54a u. b. Sporen = rechteckige Prismen mit ovalem scheinbar einkernigem Inhalt, in b = 2 Bläschen.

Fig. 55. Kopf der Larve von *Diplochis omnivorus* WALK. mit 2 großen und 2 kleinen Zangen, seitlich und dorsal starke Chitinisierung.

Fig. 56a u. b. *Telosporidium typographi* im Fettkörper des *Ips typographus* L. a mit fester Membran, welche deutlich granuliertes Plasma einschließt, in welchem ein einfacher Kern liegt. b ohne Membran, Plasma granuliert, Kern bläschenförmig mit Nucleolus.

Fig. 57. *Rhabditis obtusa curvidentis* ♀ bei *Ips curvidens*. Schwanz gestreckt, spitz.

Fig. 58. ♂ Schwanzende der *Rhabditis obtusa curvidentis*.

Fig. 59. ♂ Schwanzende der *Rhabditis obtusa montani* bei *Ips amittinus* var. *montanus* m.

Fig. 60. ♂ Schwanzende der *Rhabditis obtusa ligniperdae* bei *Hylurgus ligniperda* F.

Fig. 61a. ♂ Schwanzende der *Rhabditis obtusa ateri* bei *Hylastes ater* PAYK. b Cuticularstruktur der *Rhabditis obtusa ateri*.

Fig. 62. Ovar des *Allantonema mirabile* LEUCK. a blindes Ende mit Endzelle (*End. Z*) und Rhachis (*Rhach*) mit einfacher Reihe von Oogonien. b Stück weiter entfernt vom blinden Ende. Oogonien in mehrfacher Reihe, Epithelkerne klein. c Rhachis hell, Epithelkerne groß. d Rhachis mit Oocyten, Rhachis körnig, dicht. Epithelkerne noch größer. e Seiten der Oocyten abgeplattet. f Rhachis dicht, grob gekörnt. Oocyten sehr gewachsen. An dieser Stelle sieht man schon die Grenzen der Epithelzellen nicht nur die Kerne. Dies ist in g dargestellt. h Übergang des Ovars in das Receptaculum (*Rec*), der durch besonders ausgebildete Epithelzellen ausgezeichnet ist, wie solche sich ähnlich am Übergang des Uterus in die Vagina finden.

Fig. 63. ♂ der freilebenden Generation, die aus den Eiern des *Allantonema mirabile* LEUCK. sich entwickelt, welche ich *Tylenchomorphus hylobii abietis* genannt habe. *K* Körnchenhaufen im Ösophagus dunkelgelbgrün, das schon die Larven auszeichnet. *H* Hoden, der gegen den Kopf zu in helles, nicht weiter differenziertes Plasma übergeht. *Bur* Bursa, ohne Papillen, die von der Schwanzspitze (*Schwsp*) überragt wird.

Fig. 64. ♀ der freilebenden Generation aus den Eiern des *Allantonema mirabile* LEUCK. *St* der wenig differenzierte Stachel. *K* die Körnchenmasse im Ösophagus wie beim ♂. Von dieser leitet ein dünner Ösophagusstrang, in dem undeutlich umrissenen Ösophagus zu einem körnigen, zweilappigen Bulbus (*Bullb*), dessen Fortsetzung mit einer Verdickung undeutlich in den Darm übergeht. *Por* der große Porus, der in das weite Seitengefäß übergeht. Der undeutlich differenzierte Geschlechtstractus führt zu einem großen Receptaculum (*Rec*).

Fig. 65. ♂ Schwanzende von *Tylenchomorphus hylobii abietis*, von ventraler Seite.

Fig. 66. *Allantonema mirabile* LEUCK. mit ausgequetschtem Geschlechtstractus, nach dem Leben ohne Fixierung. *Ov* Ovar, in dem man von der Mitte ab deutlich die größer gewordenen Oocyten nicht aber die

Rhachis sehen kann. Im Keimfach sieht man im Leben nichts, nach Präparation das, was Fig. 62 dargestellt ist. *Rec* Receptaculum mit Eiern und Sperma, in den Eiern die Kernteilungsfiguren zu sehen. *U* Uterus mit derbem Epithel, Eiern und aus diesen hervorgekommenen Embryonen. *Cut* Cuticula. *hZ* helle Zone unter der Cuticula. *Z* Zellkörper, Syncytium, wolkig heller und dunkler durch Einlagerung von Reservestoffen.

Fig. 67a. Larve aus den Eiern des *Allantonema mirabile* LEUCK. in der Leibeshöhle des Käfers, nach der ersten Häutung. *St* undifferenzierter Stachel. *K* Körnchen, dunkelgelbgrün im Ösophagus = charakteristisches Kennzeichen für diese Larve. *F* Fettröpfchen unter der Cuticula. *Schwsp* Schwanzspitze mit fingerförmiger Papille, für dieses Larvenstadium charakteristisch (cf. LEUCKART, T. I, Fig. 9). *b* abgesetzter Kopf des ersten Larvenstadiums (vor der ersten Häutung). *c* Schwanzende dieses ersten Larvenstadiums.

Fig. 68b. *Rhabditolaimus leuckarti* ♂ (etwas dicker gezeichnet). ♂ Schwanzende ventral.

#### Tafel 21.

Fig. 68a. Dasselbe. Das ganze Tier seitlich (cf. LEUCKART, tab. I fig. 11). Bursa sehr zart und schwer sichtbar, ohne Papillen, im übrigen sind 7 Papillen da (*Pp*<sub>1-7</sub>).

Fig. 69a. Dauerlarve von *Rhabditolaimus leuckarti* unter den Flügeldecken von *Hylobius abietis* L. *SO* querovales Seitenorgan. *Sch* Schutzhülle, ähnlich der, welche die Dauerlarve des *Diplogaster bütschlii* besitzt, nur daß hier eine festere äußere Haut vorhanden ist. *iMh* innere Mundhöhle. *b* deren Vorderteil. *c* deren Kopf. *vMh* vorderer enger Teil der Mundhöhle mit Mund (*M*). *m.Mh* mittlerer breiter Teil der Mundhöhle in der Höhe des Seitenorgans. *i.Mh* innere, schmale und lange Mundhöhle. *d* ganz frühes Stadium der Larve, das den in *b* und *c* dargestellten vorausgeht.

Fig. 70a. *Diplogaster hylobii* ♂. *ADr* Anldrüse. *SchwDr* Schwanzdrüse. *Dr.Pp* Drüsenpapillen mit Ausführungswegen der Schwanzdrüse. *b* ♂ Schwanzende. *Pp*<sub>1-5</sub> seitliche Papillen, von denen *Pp*<sub>1-3</sub> der Mediane genähert sind. *DrPp* 3 Paar Drüsenpapillen, die ganz nahe der Mediane stehen. *c* ein Spiculum und der akzessorische Teil. *d* Cuticularstreifung. Streifen etwas vertieft (*v.str*), mit charakteristischem Punktmuster. *QuR* schwach angedeutete Querringelung.

Fig. 71a. Dauerlarve von *Diplogaster hylobii* unter den Flügeldecken von *Hylobius abietis* L. *b* Kopfteil dieser Larve. *c* Kopfteil der weiterentwickelten Larve. *iMh* breite innere Mundhöhle, Nematochitinstützapparat. *Sch* Schutzhülle. *SO* querovales Seitenorgan.

Fig. 72a. Kopfteil von *Diplogaster hylobii* ♀. *TPp* Tastpapillen der Lippen. *Mhch* Mundhöhlenchitinisierung oder Cuticularisierung. *fZ* fester Zahn. *bZ* beweglicher Zahn. *b* Kopfteil von *Diplogaster hylobii* ♂.

Fig. 73. *Diplogaster hylobii* ♀. *vu* Vulva mit Vagina, die eine Rosette besitzt. *Rec* das sehr große Receptaculum.

Fig. 74. Mittlerer Teil des *Diplogaster lineatus* mit Vulva. *vu* Vulva. *va* vagina. *Tr* rosettenförmige Trichterbildung daran, in welche mit einem Stiel ein drüsenartiges Gefäß, wohl Receptaculum, mündet. *Z* schwach-wahrnehmbare Zellen.

Fig. 75. *Diplogaster lineatus*. *a* Mundhöhlencuticularisierung, die den Lippen zugehört (*Li*). *c* Mundhöhlencuticularisierung dem Ösophagus zugehörend. *bZ* beweglicher Zahn. *fZ* fester Zahn.

Fig. 76. *Diplogaster lineatus* ♀. *EpZ* besonders entwickelte Epithelzellen am Übergang des Mitteldarmes in den Enddarm.

Fig. 77a. Mittlerer Teil des *Diplogaster lineatus* mit Vulva zur Darstellung der Cuticularstruktur. *Str* vertiefte Streifen mit Punktierung. *E. W* erhabene, glatte Wülste zwischen den Streifen. *b* Punktierung der Streifen vergrößert. *c* Darstellung der Cuticula im Querschnitt.

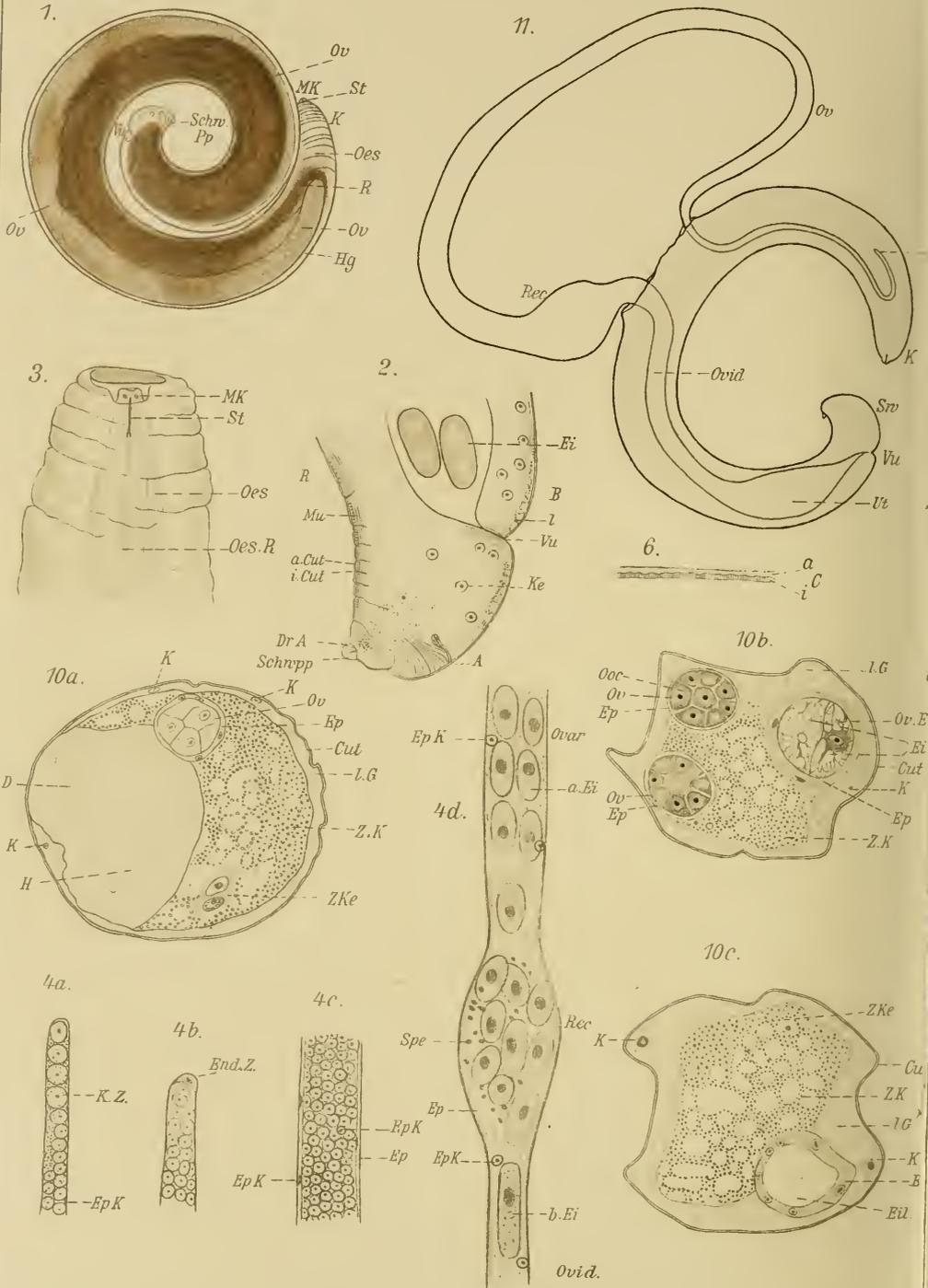
Fig. 78. ♂ Schwanzende des *Diplogaster lineatus*.

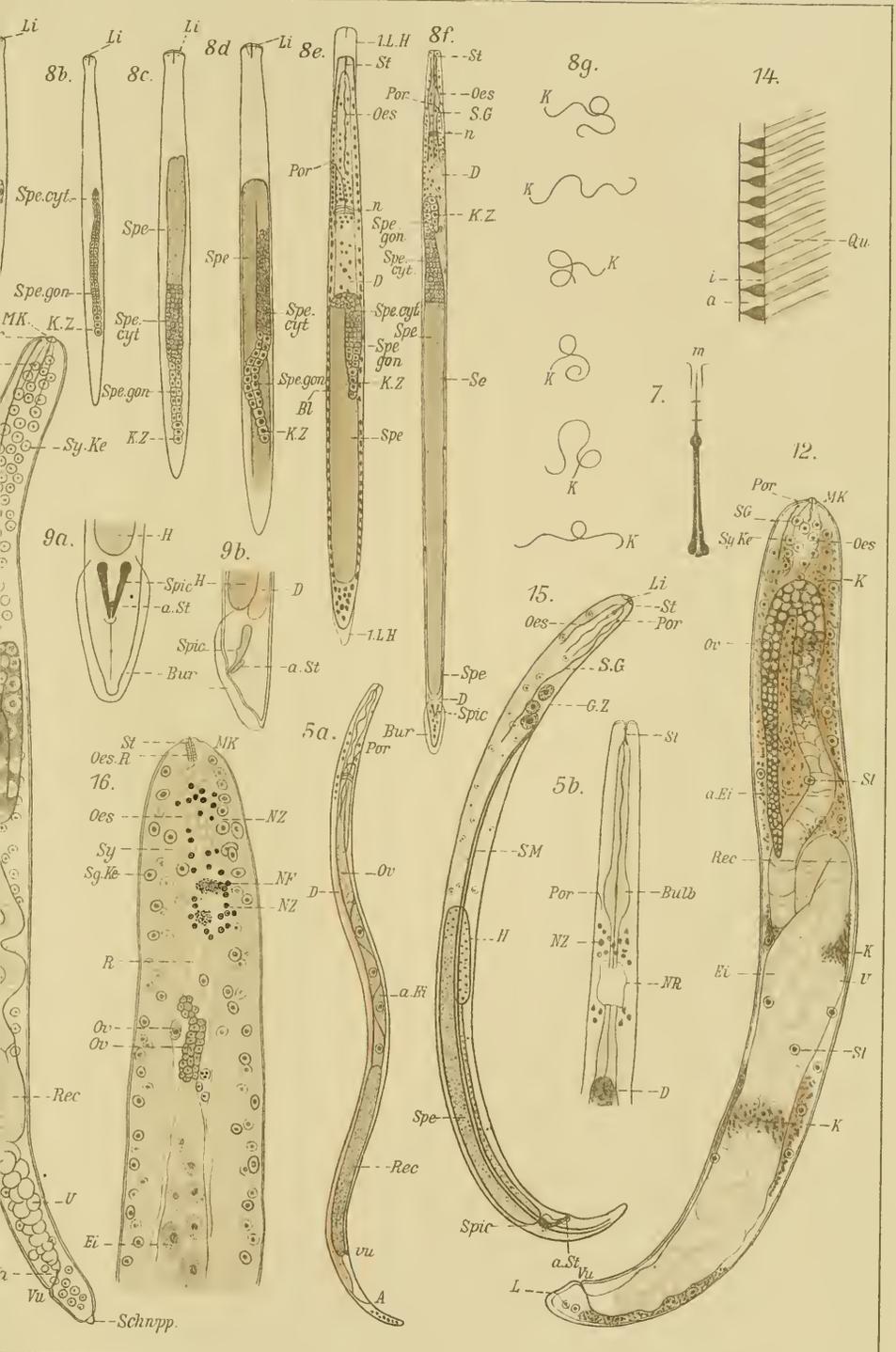
Fig. 79. Cyste der *Clepsidrina hylobii*.

Fig. 80. Sporen aus der Cyste.

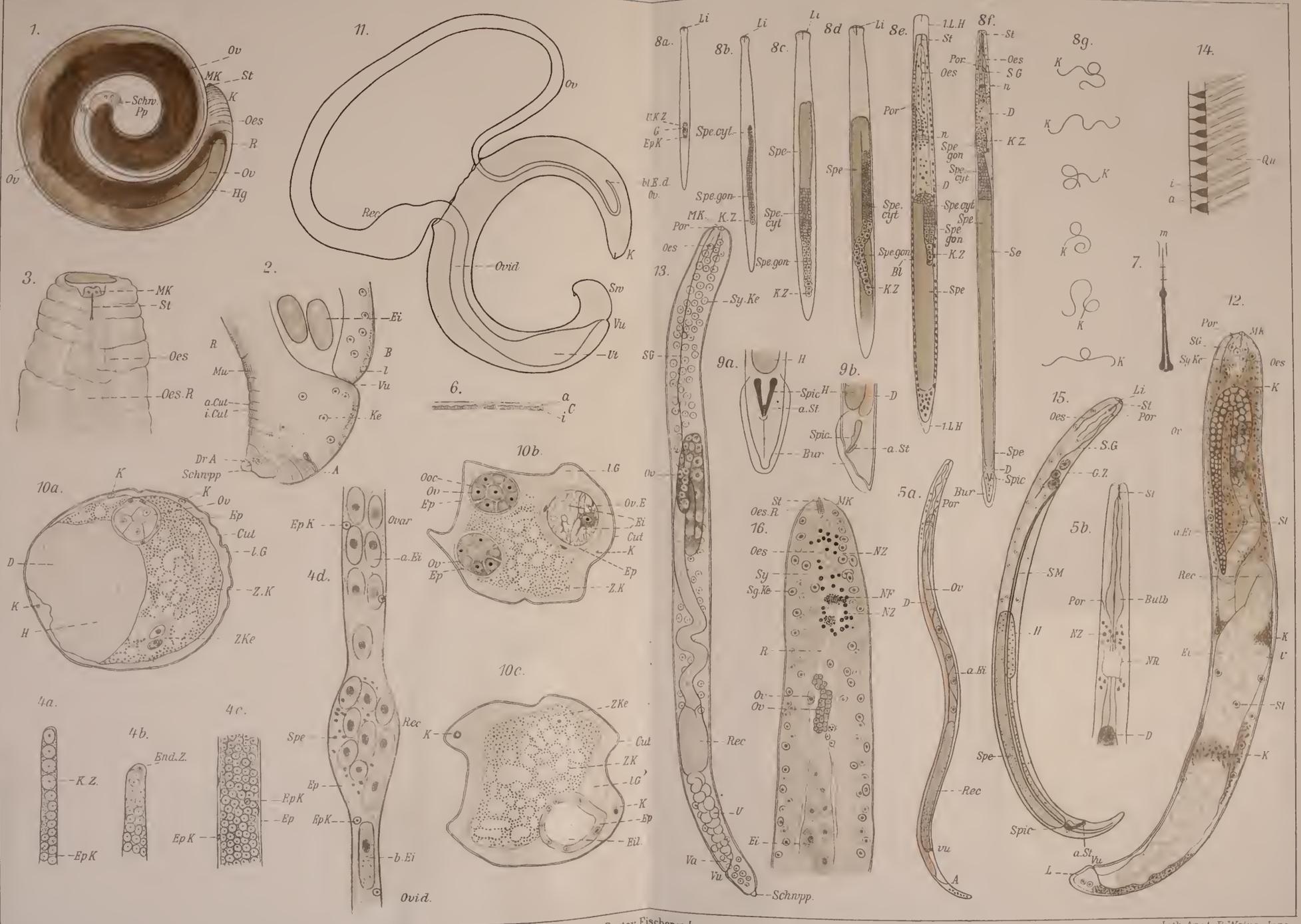
Fig. 81. Pol = Kopf des Sporoducts.

Fig. 82. *Clepsidrina hylobii*.





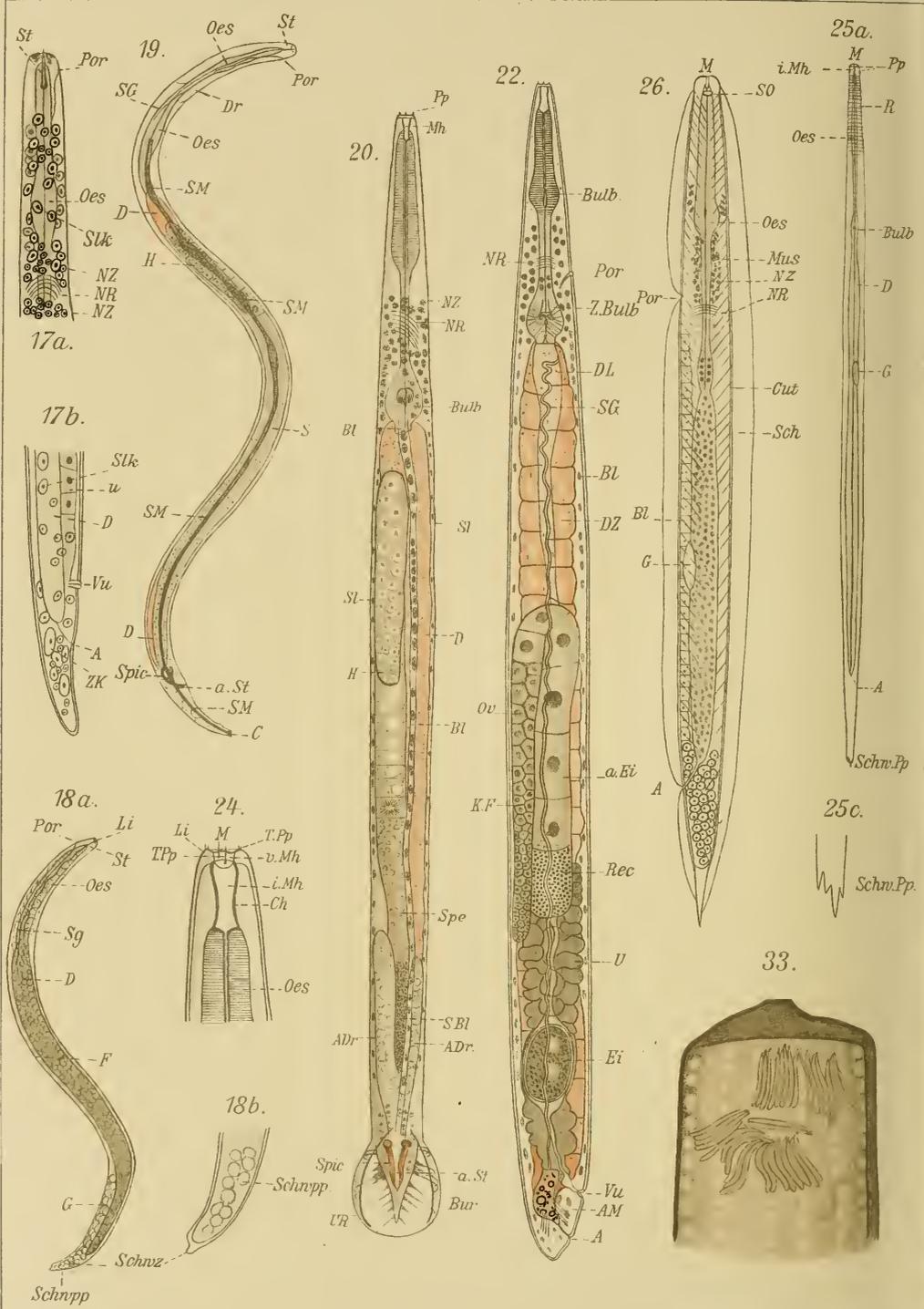


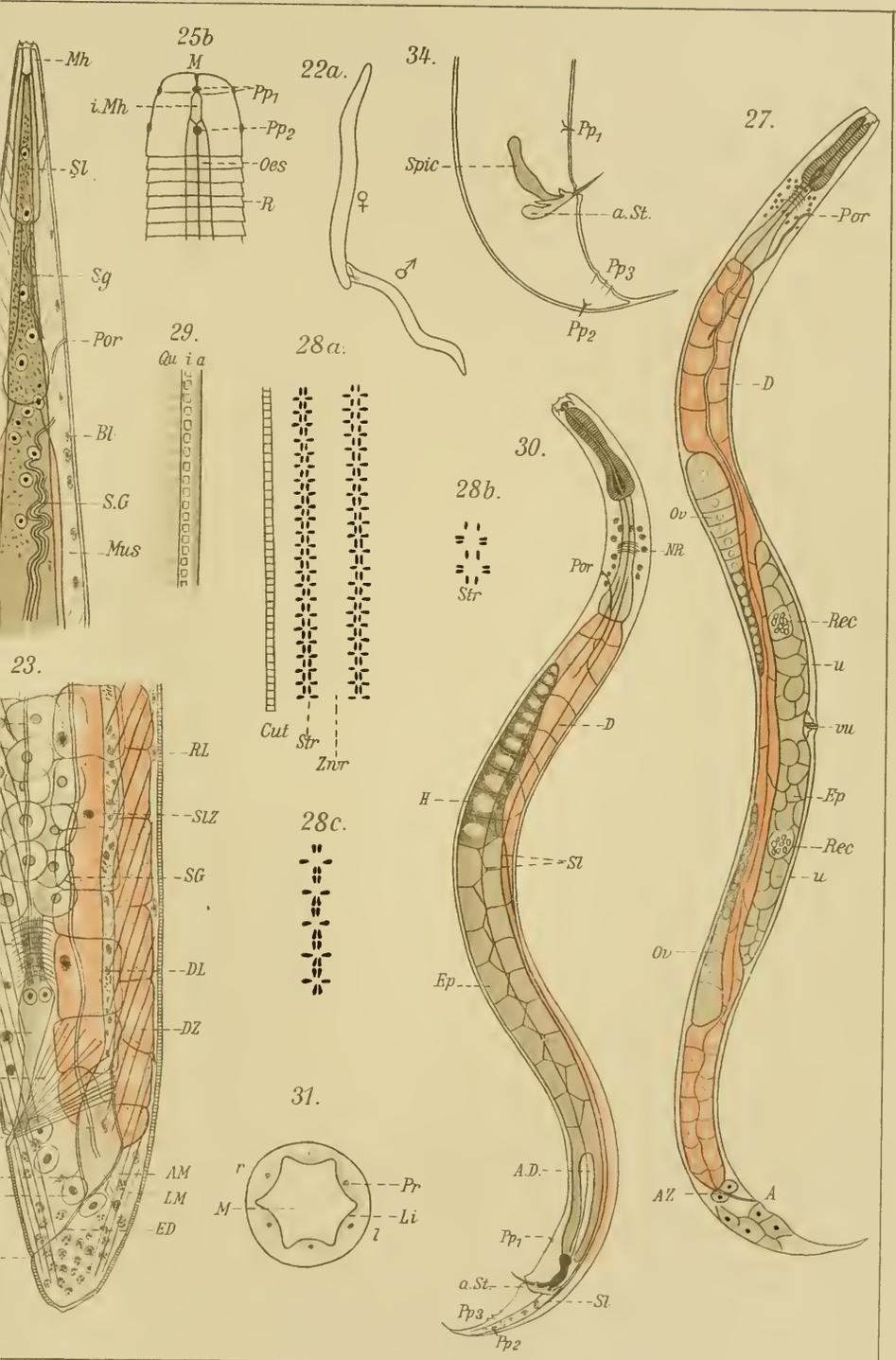




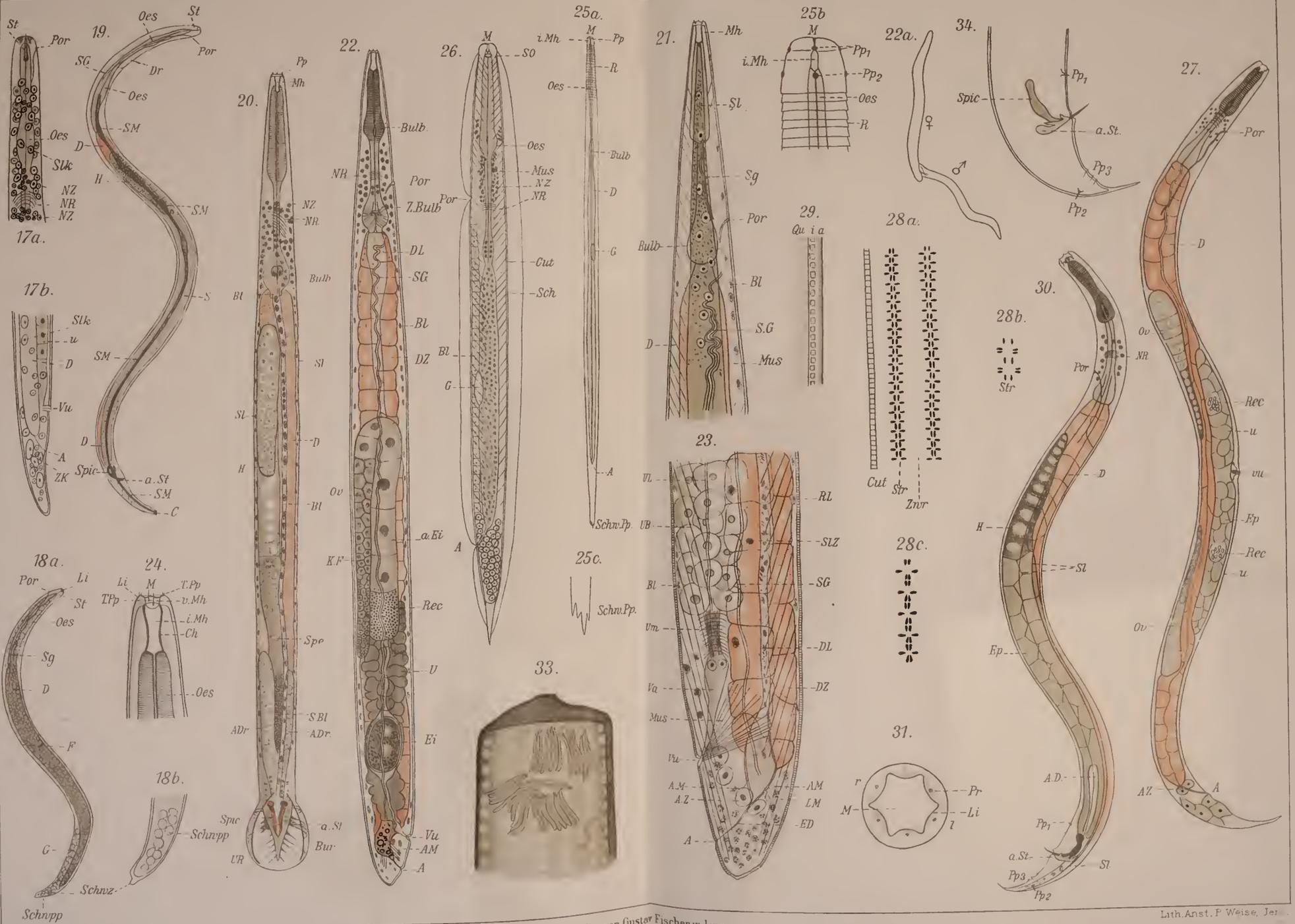


Zoolog. Jahrbücher Bd. 38 Abt. f. Syst.













Zoolog. Jahrbücher Bd. 38. Abt. f. Syst.

