

Mitteilungen aus der Biologischen Bundesanstalt
für Land- und Forstwirtschaft
Berlin-Dahlem

Heft 118

Februar 1966



Beiträge zur Nematodenforschung

Vorträge gehalten auf der
2. Arbeitstagung über Gegenwartsfragen
der Nematodenforschung vom 23. bis 24. März 1965
in Münster (Westf.)

Berlin 1966

*Herausgegeben von der
Biologischen Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft Berlin-Dahlem*

Kommissionsverlag Paul Parey, Berlin und Hamburg
1 Berlin 61, Lindenstr. 44-47 (Westberlin)

Inhalt

	Seite
Vorwort	
Weischer, B., Die Phytonematologie im Rahmen der gesamten Nematodenforschung	1
Oschke, G., Ursprung, Alter, Fonn und Verbreitung des Parasitismus bei Nematoden. Ein Überblick	6
Gerlach, S. A., Bemerkungen zur Phylogenie der Iematoden. Mit zwei Anhängen: 1. Klassifikation der Oxystominidae, 2. Das Männchen von <i>OnchultjS longicaudatus</i> COBB, 1920	25
Sturhan, D., Rassen bei phytoparasitären Nematoden	40
Kämpfe, L., Ökologische und histologische Bemerkungen zur Cystenbildung bei Nematoden	54
Ebert, M., Ein Beitrag zum Massenwechsel der Nematoden	71
Sturhan, D., Über Verbreitung, Pathogenität und Taxonomie der Nematodengattung <i>Tylenchorhynchus</i>	82
Weischer, B., Ein Beitrag zur geographischen Verbreitung und Ökologie von Arten der Gattungen <i>Xiphinema</i> und <i>Longidorus</i>	100
Kemper, A., Beziehungen zwischen Schäden durch pflanzenparasitäre Nematoden. und verschiedenen Umweltfaktoren unter besonderer Berücksichtigung des Schadaufretens von <i>Pratylenidius-Arten</i> in Abhängigkeit vom pH-Wert des Bodens	107
Reinmuth, E., und Dowe, A., Pilzliche Nematodenfeinde und die Möglichkeit ihrer Verwendung zur biologischen ematodenbekämpfung	117
Dern, R., Über die Bedeutung der Phytonematologie für die Pflanzenschutzberatung	132

Vorwort

Die zweite Arbeitstagung über Gegenwartsfragen der Nematodenforschung war geplant als wissenschaftliche Ehrung für den Leiter des Instituts für Hadfruchtkrankheiten und Nematodenforschung der Biologischen Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft, Wissenschaftlichen Oberrat Dr. Hans Goffart, der am 8. März sein 65. Lebensjahr vollendet hätte. Von seinem Eintritt in die damalige Biologische Reichsanstalt im Jahre 1925 an hat er seine unermüdliche Schaffenskraft dem Studium der bodenbewohnenden und pflanzenschädigenden Nematoden gewidmet. Diesem Teilgebiet der Biologie galt seine ganze Liebe, und er hat durch seine wissenschaftlichen Arbeiten maßgeblich dazu beigetragen, daß die Phytonematologie heute zu einem bedeutenden Wissenschaftszweig geworden ist. Mehr als 230 Veröffentlichungen zeugen von seiner Leistung.

Sein vorzeitiger Tod hat die Absicht, ihn durch die Tagung persönlich zu ehren und ihm zu danken, leider vereitelt. Dafür ist dieses Heft, das die Vorträge der Arbeitstagung umfaßt, seinem Andenken gewidmet, dem Andenken an einen Pionier der deutschen Nematodenforschung.

Die Themen der Vorträge gehen mit Absicht über den Rahmen früherer nematologischer Tagungen an unserem Institut hinaus. Bisher wurden ausschließlich ausgewählte Fragen der Phytonematologie behandelt. Audi jetzt befassen sich die meisten Vorträge mit pflanzenschädigenden Nematoden, doch stehen allgemeinere Gesichtspunkte im Vordergrund. Es kam uns darauf an, einige Grundzüge der Nematologie darzustellen, gemeinsame Kennzeichen aller Nematoden hervorzuheben und zu zeigen, wie die phytoparasitären Arten in das Gesamtsystem der Nematoden eingebaut sind. Auch bei den Vorträgen, die sich nur mit den Pflanzenparasiten beschäftigen, wurde versucht, hinter dem speziellen Fall allgemeiner Gültiges sichtbar zu machen. Das Hauptanliegen war dabei, das Verständnis für die zahlreichen Probleme und Schwierigkeiten bei der Beschäftigung mit Nematoden zu fördern, die in der Biologie dieser Tiergruppe begründet sind.

Den Herren D. G. McNamara und J. J. M. Flegg, East Malling, danke ich für die Anfertigung oder Durchsicht der meisten englischen Zusammenfassungen.

Münster (Westf.), im Februar 1966

B. Weischer



Dr. HANS GOFFART
(8. 3. 1900-11. I. 1965)

B WEISCHER,

Biologische Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft,
Institut für Hackfruchtkrankheiten und Nematodenforschung, Münster (Westf.)

Die Phytonematologie im Rahmen der gesamten Nematodenforschung

Die Nematologie beschäftigt sich mit ihren Forschungsobjekten, den Fadenwürmern oder Nematoden, in einer alle Bereiche umfassenden Weise. Ihre Taxonomie, Morphologie, Anatomie, Histologie, Physiologie, Entwicklung, Genetik, Abstammung und Ökologie werden ebenso berücksichtigt, wie ihre Rolle in der Natur und ihre praktische Bedeutung für den Menschen. Als Ganzes gesehen, ist die Nematologie noch eine junge Wissenschaft, wenn auch einzelne Disziplinen bereits auf ein beachtliches Alter zurückblicken können. Die Einteilung des Gesamtgebietes kann nach verschiedenen Gesichtspunkten vorgenommen werden. Aus der Sicht des Menschen lassen sich bei den Nematoden parasitisch und frei lebende Arten unterscheiden, wobei man bei den Parasiten noch Pflanzen- und Tierparasiten trennen kann. Diese Einteilung ist geläufig und erscheint auch berechtigt. Die geschichtliche Entwicklung hat dazu geführt, daß die aus dieser Einteilung entstandenen Wissensgebiete bisher ziemlich scharf getrennt sind und eine unterschiedliche Terminologie sowie verschiedene Arbeitsmethoden besitzen. Von humanparasitären Nematoden wissen wir bereits seit 3500 Jahren. Der sog. Papyrus Ebers aus dem Beginn des neuen ägyptischen Reiches um 1500 v. Chr. nennt den Spulwurm (*Ascaris litmbricoides*) und den Medinawurm (*Dracunculus medinensis*), die auch heute noch zu den häufigsten Parasiten des Menschen zählen. Die Zoonematologie ist also schon alt und verfügt über ein großes Beobachtungsmaterial. Es waren in erster Linie Ärzte und Tierärzte, die sich damit beschäftigten. Die erste phytoparasitäre Nematodenart wurde erst vor gut 200 Jahren gefunden. Im Jahre 1745 isolierte nämlich N e e d h a m das Weizengallenälchen, *Anguina tritici*, aus den Radekörnern der Weizenähre und erkannte in ihm die Ursache dieser Mißbildungen. Die Erforschung der pflanzenparasitären Arten setzte also mehr als 3000 Jahre später ein als die der Zooparasiten und machte nur sehr langsame Fortschritte. Da sie im Anfang vornehmlich von Botanikern und Vertretern der Landwirtschaftswissenschaften betrieben wurde, ist es nicht verwunderlich, wenn sie sich völlig getrennt von der Zooparasitologie entwickelt hat, zumal die theoretische Zoologie erst in neuerer Zeit die Nematoden als vielseitige Forschungsobjekte „entdeckt“ hat. Im Folgenden soll der Frage nachgegangen werden, welche Stellung die Phytonematologie, also die Lehre von den pflanzenparasitisch lebenden Arten, im Gesamtrahmen einnimmt, und wieweit die gebräuchliche Einteilung der Nematoden in Pflanzen-, Tier- und Nichtparasiten sinnvoll und notwendig ist.

Eine entscheidende Frage ist dabei die, ob und wie sich die Pflanzenparasiten von den anderen Arten unterscheiden. Betrachtet man das System der Nematoden, so zeigt sich, daß pflanzenparasitisch lebende Formen in taxonomisch sehr verschiedenartigen Gruppen vorkommen. Der größte Teil und die bekanntesten Gattungen finden sich in der Ordnung der Tylenchida (Tab. 1). Daher hat man diese Gruppe lange Zeit als typisch für Pflanzenparasiten angesehen. In letzter Zeit haben aber gerade die zur Ordnung der Dorylaimida gehörigen Gattungen

Xiphinema, *Longidorus* und *Tridiodorus* besonderes Interesse und Bedeutung gewonnen, obwohl sie weniger häufig sind. Es konnte nämlich nachgewiesen werden, daß sie die Erreger von Viruskrankheiten übertragen. Von tierparasitären Arten aus der Ordnung der Strongylida ist diese Fähigkeit schon länger bekannt. Die phytoparasitären Arten der Tylenchida sind dazu nicht in der Lage.

Tab. 1. Vereinfachtes System der Nematoden mit besonderer Erwähnung pflanzenparasitärer Gattungen.

Klasse Nematodea	
Ordnung	TYLENCHIDA
Überfamilie	TYLENCHOIDEA
Gattung	z.B. Ditylenchius, Tylenchrhynchitis, Heteroclera, Meloicogyne, Rotylenchus, Helicotylenchus, Pratylenchus, Raclopholus
Überfamilie	APIHELENCHOIDEA
Gattung	z.B. Aphelenchoites
Ordnung	RIABDITIDA
Ordnung	STRONGYLIDA
Ordnung	ASCARIDIDA
Ordnung	SPIRURIDA
Ordnung	TERATOCEPI-IALIDA
Ordnung	ARAEOLAIMIDA
Ordnung	DESMOSCOLECIDA
Ordnung	MONHYSTERIDA
Ordnung	CHROMADORIDA
Ordnung	DESMODORIDA
Ordnung	ENOPLIDA
Ordnung	DORYLAIMIDA
Überfamilie	DORYLAIMOIDEA
Gattung	z.B. Xiphinema, Longiclorus
Überfamilie	DIPHATHEROPHOROIDEA
Gattung	z.B. Tridiclorus
Ordnung	DIOCTOPI-IYMATIDA
Ordnung	TRICHIOSYRIDIDA

Wie in den großen Gruppen, so ist auch innerhalb der kleinen taxonomischen Einheiten keine klare Abgrenzung von Pflanzenparasiten und anderen Formen möglich. Innerhalb einer Gattung können Pflanzen-, Tier-, und Insektenparasiten nebeneinander vertreten sein, wie z. B. bei *Aphelenchoides* und *Ditylenchus*, wobei zudem noch zahlreiche Zwischenstufen vorhanden sind. So leben z. B. *A. saprophilus* und *D. myceliophagus* ausschließlich von pilzlicher Nahrung. Fakultativ an Pilzen und höheren Pflanzen parasitieren *A. fragariae* und *D. destructor*. Obligate Parasiten höherer Pflanzen sind *A. ritzemabosi* und *D. raclicola* und obligate Insektenparasiten sind *A. latus* und *D. pinophila*. Diese wenigen Beispiele zeigen schon, daß die pflanzenparasitären Nematoden keine geschlossene Gruppe bilden, und daß die Taxonomie wenig zur Abgrenzung der Phytonematologie beitragen kann.

Daraus läßt sich ableiten, daß auch Morphologie und Anatomie keine entscheidenden Möglichkeiten bieten, die Pflanzenparasiten unter den Nematoden zu definieren. Die Klasse der Nematoden ist ohnehin von einer im Vergleich zum Artenreichtum ungewöhnlichen Einheitlichkeit. Man braucht dabei nur die gleichförmige Gestalt der Nematoden mit der Vielfalt bei den Insekten zu vergleichen, die ebenfalls eine Tierklasse darstellen. Zwar besitzen alle Parasiten höherer Pflanzen einen Mundstachel, mit dessen Hilfe sie das Gewebe anstechen, doch findet sich dieser ebenso bei Tierparasiten und fungivoren Arten. Auch von den übrigen sichtbaren Kennzeichen ist keines ausschließlich auf Pflanzenparasiten beschränkt. Bemerkenswert ist bei den Phytonematoden höchstens die Häufung von sedentären Arten mit sackartig angeschwollenen Weibchen. Bis jetzt sind 10 Gattungen aus 4 verschiedenen Familien bekannt, u. a. *Heterodera*, *Meloidogyne*, *Tyleniulus*, *Rotylenchus* und *Nacobbus*. Eine ähnliche, wenn auch schwächer ausgeprägte Anpassung an die parasitische Lebensweise tritt bei den Allantonematiden auf, die obligate Insektenparasiten sind und mit den genannten Phytoparasiten zur gleichen Überfamilie (Tylenchoidea) gehören. Außerhalb dieser Gruppe gibt es sackförmige Weibchen nur noch bei der Gattung *Tetrameres*, obligaten Wirbeltierparasiten aus der Ordnung der Spirurida, die keinerlei verwandtschaftliche Beziehungen zu den anderen genannten Arten besitzen. Bei den Dorylaimida, zu denen wie erwähnt ebenfalls einige Pflanzenparasiten gehören, kommen sedentäre Formen mit angeschwollenen Weibchen nicht vor. So interessant diese Anhäufung bei den Tylenchiden ist, zur Charakterisierung phytoparasitärer Formen eignet sie sich nicht.

Am ehesten könnten typische Kennzeichen für Phytonematoden im Bereich der Physiologie und im Verhalten vermutet werden. Das Auftreten von Rassen und die verbreitete Wirtsspezifität legen den Gedanken an bestimmte physiologische Eigenschaften und spezifische Reaktionen nahe. Leider sind die Kenntnisse über die Physiologie der Nematoden im allgemeinen noch sehr unvollständig, und die der Phytoparasiten ist besonders wenig untersucht. Trotzdem geht aus den wenigen vorliegenden Daten hervor, daß die Gemeinsamkeiten größer sind als die grundsätzlichen Unterschiede. Meist sind die Unterschiede nur graduell (Dieter 1955, Lee 1965, Wallace 1961, 1963). So ist z.B. die Enzymausstattung bei Tierparasiten, Pflanzenparasiten, Räubern und freilebenden Formen wohl im Hinblick auf Aktivität und Menge der verschiedenen Enzyme unterschiedlich, qualitativ aber ziemlich gleichwertig. Hier wie auch auf anderen Gebieten der Physiologie lassen sich die Abweichungen in der Regel als Anpassungen an bestimmte Lebensweisen und Biotope und nicht als grundsätzliche Unterschiede und stabile Kennzeichen auffassen. So findet sich als Reservestoff bei Nematoden fast überall Glykogen. Die im Gewebe lebenden Formen, gleich ob in Tieren oder Pflanzen, besitzen daneben einen hohen Anteil an Fetten, zu deren Verbrennung Sauerstoff benötigt wird. Diese Formen reagieren daher empfindlich auf Sauerstoffmangel. Demgegenüber kommen die Bewohner sich zersetzender organischer Substanz, gleich ob Darminhalt, Tierkadaver oder faulende Pflanzen, mit einem Minimum oder zeitweise sogar ohne Sauerstoff aus, weil sie fast nur Glykogen besitzen, das anaerob veratmet werden kann. Besonders deutlich werden die fließenden Übergänge, wenn man die Formen betrachtet, die im Laufe ihrer Entwicklung den Biotop und die Ernährungsweise ändern. So sind die präadulten und adulten Stadien vieler Strongyliden bekannte und gefürchtete

Endoparasiten in Wanublütern, während die jüngeren Larven freilebend sind und sich von Bakterien ernähren. Ähnliche Verhältnisse finden sich bei insektenparasitären Tylenchiden, wo einige Stadien endoparasitisch in Insekten, die übrigen aber mykophag leben. O s c h e (1966) hat wiederholt gezeigt, wie gleitend die Übergänge zwischen parasitären und nichtparasitären Formen sind, und daß der Parasitismus bei Nematoden unabhängig und auf verschiedenen Wegen in mehreren systematischen Gruppen entstanden ist.

Grundsätzliche Übereinstimmungen zeigt auch die Ökologie. Nematoden leben zwar in sehr verschiedenartigen Biotopen, und es gibt außer dem pelagischen Bereich keine Stelle, ob im Boden, im Süßwasser, am Meeresboden oder in und an Tieren und Pflanzen, wo sie nicht vorkommen. Doch sind alle Arten eigentlich Wassertiere. Die aktiven Stadien sind, in welcher speziellen Umgebung sie auch immer leben, von Wasser bzw. Flüssigkeit umgeben, und sei es auch nur ein dünner Film, wie er die Bodenteilchen überzht. Ohne Feuchtigkeit gibt es kein Nematodenleben. Diese Gemeinsamkeit ist wahrscheinlich auch eine der Ursachen für die morphologische Einförmigkeit bei den Nematoden. Die Mehrzahl der Arten ist als euryök zu bezeichnen, kann also unter sehr verschiedenartigen Umweltbedingungen leben. Dabei kommt ihnen die Fähigkeit zur Osmoregulation, d. h. die Fähigkeit zur Anpassung des osmotischen Druckes der Körpersäfte an den des umgebenden Mediums, zu Hilfe. Diese Osmoregulation ist bei Pflanzenparasiten ebenso vorhanden wie bei freilebenden und tierparasitären Formen.

Auch die Entwicklung weist grundsätzliche Gemeinsamkeiten auf. Sie verläuft bei allen Nematoden vom Ei über vier Larven- oder besser Jugendstadien zum adulten Tier. In der gesamten Klasse gibt es keine tiefgreifende Abweichung von diesem Schema, und somit auch keine Möglichkeit, einzelne Gruppen wie z. B. die Pflanzenparasiten, auf Grund ihrer Ontogenese von anderen zu unterscheiden. Das gleiche gilt für die Art der Vermehrung : Sie ist immer geschlechtlich, wobei alle Formen von der obligat getrenntgeschlechtlichen, die hier als ursprünglich anzusehen ist, über den Hermaphroditismus bis zur obligaten Parthenogenese vorkommen. Daneben sind zahlreiche Zwischenstufen bekannt. Keine der Vermehrungsarten ist aber auf eine bestimmte Gruppe beschränkt. Schon innerhalb einer Gattung kann sie bei verschiedenen Arten sehr unterschiedlich sein. So vermehren sich von 13 näher untersuchten Arten der pflanzenparasitären Gattung *I-Iel-icotylenchus* fünf zweigeschlechtlich, sechs hermaphroditisch und zwei parthenogenetisch (Triantaphyllou and Hirschmann 1964). Sogar innerhalb einer einzigen Art können normale Weibchen, normale Männchen und Zwitter nebeneinander vorkommen, wie z. B. bei *Rhabditis vi queri*.

Schon diese recht kurze Zusammenstellung zeigt, daß eine Einteilung in Phyto- und Zoonematologie, sowie eine Unterscheidung von Parasiten und Nichtparasiten willkürlich ist. Die Phytoneematologie kann nur als ein aus praktischen Erwägungen heraus abgegrenztes Teilgebiet der Nematodenforschung verstanden werden. Es umfaßt die Arten, die in und an Pflanzen leben, und zwar in erster Linie an Nutzpflanzen. Diese Begrenzung, die sich aus der eingangs erwähnten historischen Entwicklung und aus der wirtschaftlichen Betrachtungsweise ergeben hat, ist nach wie vor zweckmäßig. Es ist, wie in andern Zweigen der Biologie, auch in der Nematodenforschung unmöglich, das Gesamtgebiet zu beherrschen, zumal es sich in einer sehr schnellen Vertiefung und Ausweitung befindet. Innerhalb

seines Bereiches hat sich der Phytonematologe aber mit allen Aspekten der Biologie seiner Forschungsobjekte, wie sie zu Beginn für die Nematodenforschung insgesamt genannt wurden, zu befassen. Daher muß betont werden, daß man heute keine erfolgreiche Phytonematologie mehr treiben kann, ohne sich der willkürlichen Abgrenzung bewußt zu sein und ohne die wichtigsten Grundlagen und Fortschritte auf anderen Teilgebieten zu kennen. Die neueren Forschungsergebnisse und der Nachweis der fließenden Übergänge zwischen frei, pflanzen- und tierparasitisch lebenden Formen verlangen eine allgemeinere Betrachtungsweise und eine breitere Forschungsbasis, als sie bisher möglich und üblich war.

Zusammenfassung

Die Phytonematologie ist ein Teilgebiet der gesamten Nematodenforschung, das sich mit den Arten in und an Pflanzen beschäftigt. Die Abtrennung beruht nicht auf biologischen Notwendigkeiten oder grundsätzlichen Unterschieden zwischen pflanzenparasitären und anderen Nematoden, sondern erfolgte aus rein praktischen Erwägungen. Eine erfolgreiche Arbeit in diesem Wissenszweig ist nur möglich, wenn die zahlreichen Gemeinsamkeiten der Nematoden und die vielen Verbindungen zwischen der Phytonematologie und den anderen Teilgebieten der Nematodenforschung berücksichtigt werden.

Summary

In spite of the high number of species with their various biotops and feeding habits, nematodes form a very homogenous group of animals. Phytoparasitism has developed independently in several taxonomic groups, and free-living, phyto- and zoo-parasitic species may exist within the same genus. Morphology, physiology, ecology, ontogenesis and reproduction show considerable uniformity in all nematodes, and it is not possible to define or distinguish plant parasitic nematodes from others by means of these categories.

Phytonematology must be regarded as a part of general nematology which has been separated purely for practical reasons and not on the basis of fundamental biological differences. Successful work on plant parasitic nematodes is only possible if due consideration is given to the numerous similarities of the various nematodes and to the many connections between phytonematology and the other nematological disciplines.

Literatur

- Dieter, A., Vergleichende experimentelle Untersuchungen an zoophagen und phytophagen Nematoden. *Wiss. Ztschr. Univ. Halle, Mathem.-naturwiss. Reihe*, 5. 1955/56, 157-186.
- Lee, D. L., *The physiology of nematodes*. Edinburgh and London, 1965, 154 pp.
- O s c h e, G., Ursprung, Alter, Form und Verbreitung des Parasitismus bei Nematoden. Ein Überblick. *Mitt. Biol. Bundesanst., Berlin-Dahlem*, H. 118, 1966.
- Triantaphyllou, A. C., and Hirschmann, H., Reproduction in plant and soil nematodes. *Ann. Rev. Phytopathology* 2. 1964, 57-80.
- Wallace, H. R., The bionomics of the free-living stages of zooparasitic and phytoparasitic nematodes - a critical survey. *Helv. Abstr.* 30. 1961, 1-22.
- Wallace, H. R., *The biology of plant parasitic nematodes*. London, 1963, 280 pp.

G OSCHE,

Zoologisches Institut der Universität Erlangen - Nürnberg

Ursprung, Alter, Form und Verbreitung des Parasitismus bei Nematoden

Ein Überblick

Innerhalb der parasitischen Würmer, der Helminthen, unter welchem Begriff man systematisch einander z. T. durchaus fernstehende, aber in ihrer parasitischen Lebensweise übereinstimmende und vor allem biologisch-ökologisch viele Konvergenzen aufweisende Protostomier - nämlich die Trematoden (mit Monogenea und Digenea), die Cestoden (und Cestodaria), Acanthocephalen, ematomorphen und Nematoden - zusammenfaßt; nehmen letztere eine beachtliche Sonderstellung ein. Diese zeigt sich vor allem darin, daß sie in vielfacher Beziehung die erheblich größere Mannigfaltigkeit aufweisen, was schon aus einem relativ groben Vergleich hervorgeht.

I Vergleich der Biologie und Ökologie der Helminthen

a) generelle Lebensweise

Nematoden kennt man in großer Artenfülle, sowohl als freilebende als auch als parasitische Tiere. Die freilebenden gehören dabei zu den ökologisch differenziertesten, arten- und individuenreichsten Metazoa überhaupt, die in nahezu allen erdenklichen Lebensräumen, im Meer, im Süßwasser und auf dem Lande vorkommen, dabei auch extreme Biochorien, wie heiße Quellen (Meyl 1954), Essig (*Turbatrix aceti*), Baumfluß (Heindl-Menger t 1956) und andere nicht scheuend. In dieser ökologischen Mannigfaltigkeit sind sie nur mit den Arthropoden vergleichbar.

Die übrigen Helminthen dagegen kennt man nur als Parasiten, deren Verwandtschaftsbeziehungen zu freilebenden Tieren z. T. noch unklar (Acanthocephalen, Nematomorpha) sind, z. T. auf die Turbellarien hinweisen (Trematoda, Cestoda).

b) Verbreitung in den Endwirten

Trematoden, Cestoden und Acanthocephalen werden nur in Wirbeltieren geschlechtsreif, nur Vertebraten stellen also die Endwirte (von den vorzeitig im Zwischenwirt geschlechtsreif werdenden wenigen Arten bei Cestoden und Trematoden kann abgesehen werden, da es sich um ein abgeleitetes Verhalten handelt = Progenese).

Bei den Nematomorpha leben die adulten Tiere im Freien (*Gordius*), die Larven dagegen stets endoparasitisch in der Leibeshöhle von Arthropoden (die Gordioidea in Insekten und Myriopoden, die Nectonematoidea in marinen Krebsen).

Nematoden dagegen parasitieren sowohl Pflanzen als auch Tiere, unter letzteren sowohl Avertebraten als auch Vertebraten.

Unter den Avertebraten stellen Endwirte für Nematoden: die Anneliden (nur Oligochaeten, auf die u. a. die ursprüngliche Nematodengruppe der Drilonematoidea beschränkt ist), die Mollusken (nur Gastropoden) und die Arthropoden

(vor allem Insekten und Diplopoden). Von den Vertebraten stellen alle Klassen (Cyclostomen bis 'Säugetiere) Endwirte für Nematoden.

c) Lokalisation im Endwirt

Cestoden und Acanthocephalen finden sich nahezu ausschließlich im Darmtrakt ihrer Endwirte, Cestoden vor allem im Dünndarm. Nematomorpha leben in der Leibeshöhle ihrer Wirte.

Trematoden befallen die verschiedensten Organe der Vertebraten; die Monogenen als Ektoparasiten vor allem Haut und Kiemen von Fischen.

Nematoden zeigen wieder eine große Mannigfaltigkeit. Außer den verschiedenen Abschnitten des Darmtraktes - vom Ösophagus über den Magen bis zu Blind- und Enddarm, finden sie sich bei Vertebraten auch in Leber (Capillarien) und Niere (*Diocotphyme*), in Luftröhre (*Syngamus*) und Lunge (Metastrongyloiden), in der Harnblase (*Trichosomo-ides* z.B.) und im Bindegewebe (Capillarien und Filarien); selbst ephemere Bildungen, wie die Placenta können befallen sein, findet sich doch *Placentonema gigantissima* (Filaroidca), mit 6 bis 8 m Länge der größte Nematode, in der Placenta des Pottwales (Gubanov 1951). Bei den Arthropoden schmarotzen die Nematoden in der Leibeshöhle (Tylenchiden, Mermithiden u. a.), aber auch im Darmtrakt (Oxyuroidea, so die Thelastomatiden in Insekten, die Rhigonematiden in Diplopoden) und seinen Anhängen.

d) Entwicklungsgang

Die Entwicklung aller Helminthen erfolgt über Larvenstadien, wobei die der Nematoden den adulten Tieren gestaltlich schon weitgehend gleichen, im allgemeinen also nur eine geringfügige Metamorphose durchlaufen.

Digene Trematoden, Cestoden und Acanthocephalen sind obligatorisch heteroxen, d. h. die indirekte Entwicklung läuft über mindest einen Zwischenwirt, oft auch über mehrere. Als Zwischenwirte kommen sowohl Avertebraten (so bei den Acanthocephalen, als 1. Zwischenwirt bei den Trematoden und manchen Cestoden), als auch Vertebraten in Betracht.

Die Nematomorpha schmarotzen nur als Larvenstadien, die Adulten leben frei. Bei den Nematoden herrscht wieder große Mannigfaltigkeit. Außer Formen mit direkter Entwicklung ohne Zwischenwirt (Oxyuroidea, Mehrzahl der Strongyloidea u. a.), gibt es solche, für die Avertebraten obligatorische Zwischenwirte stellen (so z.B. für alle Vertreter der großen Ordnung Spirurida), und andere, die Vertebraten als Zwischenwirte benötigen (wie die Ascariden der Raubvögel und Schlangen). Auch Entwicklungsgänge über zwei Zwischenwirte (erster ein Avertebrat, zweiter ein Vertebrat) kommen bei Ascariden aus Meeressäugern vor (vgl. hierzu Chabaud 1955 u. Osche 1958 a).

Während bei den Cestoden, Trematoden und Acanthocephalen sowohl Larvenstadien (im Zwischenwirt) als auch Adultstadien (im Endwirt) schmarotzen und bei den Nematomorpha nur die Larvenstadien parasitisch leben, gibt es bei Nematoden wieder verschiedene Möglichkeiten: Es können nur die Adultstadien und die Larvenstadien III bis IV parasitieren, während die Larvenstadien I bis III im Freien leben (zahlreiche Strongylina, z. B. *Ancylostoma*), aber auch umgekehrt nur die Larvenstadien schmarotzen und die Adulten im Freien leben

(zahlreiche insektenparasit. Tylenchiden, Mermithiden u. a.). Schließlich können Larven und Adultstadien schmarotzen (in Zwischenwirt und Endwirt), wobei in extremen Fällen, so z.B. bei *Trichinella spiralis*, Endwirt und Zwischenwirt zusammenfallen, so daß der Parasit in keiner Phase seines Zyklus mehr außerhalb eines Wirtstieres lebt, nicht einmal als Ei. Selbst der bei parasitischen Metazoa äußerst seltene Fall, daß mehrere Generationen im selben Endwirtsindividuum durchlaufen werden, kommt bei Nematoden vor, so bei *Tadiygonetria* in Reptilien, *Probstmayria* in Equiden u. a.

Dieser enormen Vielfalt im Hinblick auf die Biologie und Ökologie der Nematoden, die von keiner anderen Helminthengruppe erreicht wird, steht die erstaunliche „morphologische Stabilität“ der Fadenwürmer gegenüber, die so weit geht, daß sich freilebende und parasitische Vertreter in ihrer Organisation vielfach nicht unterscheiden, wenngleich nicht übersehen werden darf, daß es auch weitgehende morphologische Umwandlungen, wie Haftapparate in Form von Stacheln und saugnapfartiger Bildungen (z. B. bei Acuariiden), sackartige Auftreibungen des Körpers (beim Insektenparasiten *Allantonema* und dem Wirbeltierschmarotzer *Tetrameres*) und andere Sonderbildungen bei Nematoden gibt. Selbst Reduktion des Darmtraktes und Nahrungsaufnahme über die gesamte Körperoberfläche (wie bei Cestoden u. Acanthocephalen) kommt bei den insektenparasitischen Tylenchina und Mermithoidea und bei einigen im Bindegewebe von Wirbeltieren schmarotzenden Formen (so bei *Muspicea* und *Robertdollfusia*) vor.

Dennoch gehören die Nematoden zweifellos zu den Tiergruppen, die reiche Artaufspaltung (Speciation) und reiche ökologische und biologische Differentiation (Spezialisierung) mit geringer Organisationsumbildung im Laufe der Evolution verbinden, wie wir es ähnlich unter den freilebenden Arthropoden z.B. bei den Collembolen finden (Remane 1964). Die Nematoden waren (und sind) auf Grund ihres Körperbaues (und z. T. auch ihrer Biologie s. u.) schon als freilebende Formen offensichtlich für eine parasitische Lebensweise prädisponiert, so daß weitergehende Organisationsänderungen beim Übergang zum Parasitismus nicht erforderlich waren. Darin unterscheiden sie sich wesentlich von den übrigen Helminthen, die durch den Parasitismus so weitgehend abgewandelt sind, daß ihr Anschluß an bestimmte freilebende Gruppen Schwierigkeiten bereitet. Trematoden, Cestoden, Acanthocephalen und Nematomorphen stehen daher, im Gegensatz zu den Nematoden, bei denen freilebende und parasitische Vertreter z. T. in derselben Ordnung (Rhabditida), ja Superfamilie (Rhabditoidea) und noch niederen Kategorien zusammengefaßt werden können, als eigene, ausschließlich parasitische Vertreter umfassende „Klassen“ ziemlich isoliert und werden daher taxonomisch hoch (vielleicht zu hoch!) eingestuft.

Dieser Tatbestand hat u. a. dazu geführt, dem Parasitismus der Nematoden im Gegensatz zu dem etwa der Trematoden und vor allem der Cestoden ein vergleichsweise geringes phylogenetisches Alter zuzuschreiben, ja sie, wie Baer (wiederholt, zuletzt 1961 p. 678) für „... parasites ... d'origin relativement recente ...“ zu halten. Ehe wir uns der Frage nach der Entstehung des Parasitismus zuwenden, wollen wir daher kurz auf die Frage nach dem Alter des Parasitismus bei Nematoden eingehen (ausführliche Diskussion dieser Frage siehe bei Osche 1963, dort auch weitere Literatur).

II. Alter des Parasitismus bei den Nematoden

Über das phylogenetische Alter einer Tiergruppe kann direkt nur der Palaeontologe Aussagen machen, wenn er über fossiles Material verfügt, das er erdgeschichtlich zeitlich einordnen kann. Bei Endoparasiten allgemein und speziell bei Helminthen fehlen Fossilien verständlicherweise nahezu völlig (über fossile Nematoden siehe Dollfus 1950), so daß von dieser Seite keine Antwort auf unsere Frage erwartet werden kann. Es gibt jedoch andere Indizien, die Aussagen über das relative (im Vergleich zu anderen Gruppen) oder das absolute Alter einer Parasitengruppe wenigstens in gewissen Grenzen ermöglichen. Als solche kommen vor allem (in der Reihenfolge steigender Bedeutung) in Frage:

1. Die Stellung der die Parasiten umfassenden Tiergruppe im System

Sie begrenzt das Maximalalter des Parasitismus und steckt damit die Grenzen ab, innerhalb der im jeweiligen Fall Parasitismus entstanden sein kann. So können (nicht müssen!) z.B. Plathelminthen früher zum Parasitismus übergegangen sein als z. B. Dipteren, da letztere Gruppe phylogenetisch sicher später entstanden ist.

Nach diesem „Kriterium“ können Nematoden relativ alte Schmarotzer sein, da ihnen auf Grund ihrer Organisation und ihrer Stellung im System ebenso wie den übrigen Helminthen ein hohes phylogenetisches Alter zugesprochen werden muß.

2. Das phylogenetische Alter der von der betreffenden Parasitengruppe ausschließlich befallenen Wirtsgruppen

Ehe die Wirte nicht existierten konnte es die für sie typischen Schmarotzer nicht geben. Parasiten, die ausschließlich auf oder in z. B. Crinoiden (Echinodermen) parasitieren, können (nicht müssen!) natürlich früher zum Parasitismus übergegangen sein, als solche die ganz auf Vögel oder (und) Säugetiere beschränkt sind, wie etwa die Mallophagen und Läuse, vorausgesetzt, daß auch die die Parasiten stellende Tiergruppe phylogenetisch alt genug ist. In der Tat kennt man „Gallen“ von Myzostomiden (den Anneliden nahestehende Parasiten) und parasitische Schnecken (Prosobranchier: *Platyceras*) fossil auf versteinerten Haarsternen bereits aus dem Palaeozoikum, einer der wenigen Beweise für das bis in die Urzeit der Erdgeschichte reichende hohe Alter von Parasiten, die auch heute noch auf Wirten derselben Gruppe (Crinoiden u. anderen Echinodermen) zu finden sind (Baer 1952).

Zooparasitische Nematoden kennt man außer in Vertebraten mit spezialisierten Gruppen auch in den stammesgeschichtlich alten Oligochaeten (dort schmarotzen die Drilonematoidea in weltweiter Verbreitung) und Mollusken {Gastropoden}, ferner in reicher Differenzierung von den bereits seit dem oberen Silur (*Ardiidesmus*) fossil belegten Diplopoden, auf welche Wirte die artenreiche und circumtropisch verbreitete Oxyuridengruppe der Rhigonematiden beschränkt ist (Osche 1960). Cestoden, Trematoden und Acanthocephalen dagegen nutzen als Endwirte ausschließlich Wirbeltiere. Die hin und wieder geäußerte Vermutung, sie könnten „vorher“ Parasiten von Vertebraten gewesen sein, die heute als Zwischenwirte fungieren, hat angesichts

der Tatsache, daß solche als Endwirte recent völlig fehlen, wenig Wahrscheinlichkeit für sich.

Dieser Tatbestand spricht eher dafür, daß der Parasitismus mancher Nematodengruppen älter als der der Cestoden und Trematoden ist, um so mehr, als es sich bei den Vertretern in Oligochaeten und Diplopoden um offensichtlich hochspezialisierte, in ihrer Grundorganisation jedoch relativ ursprünglich gebliebene Nematoden (Drilonematoidea, Rhigonematiden) von geographisch weiter Verbreitung handelt.

Die unter 1. und 2. dargestellten Kriterien können natürlich nur den Rahmen abstecken, innerhalb dessen eine Parasitwerdung überhaupt möglich ist. Sie erlauben jedoch keine beweiskräftigen Aussagen über das Alter des Parasitismus, da selbstverständlich eine phylogenetisch alte Tiergruppe mit einzelnen ihrer Glieder erst relativ spät zum Parasitismus übergegangen sein kann. Auch unter den nematoden, die erwiesenermaßen unabhängig und zu verschiedenen Zeiten parasitische Linien hervorgebracht haben (s. u.), gibt es neben offensichtlich alten und hochspezialisierten Schmarotzern (z. B. Spirurida, Oxyuroidea, Ascaridoidea u. a.) auch relativ junge, ja innerhalb der Rhabditoidea solche, deren Übergang zum Parasitismus sich gerade vor unseren Augen abspielt. Auch können phylogenetisch alte Tiergruppen erst relativ spät von bestimmten Schmarotzern als Wirte befallen werden, wie z. B. die stammesgeschichtlich alten Oligochaeten von bestimmten phylogenetisch „jungen“ Dipteren (*Pollenia ruclis* z. B.).

3. Der Anpassungsgrad an den Parasitismus

Den Anpassungsgrad berücksichtigende Überlegungen gehen von dem Gedanken aus, daß phylogenetisch alte Parasiten entsprechend hochgradige Adaptationen an den Parasitismus erworben haben und daher stärker abgewandelt sind als vergleichsweise jüngere.

Adaptationen finden sich in der Morphologie, Physiologie, Biologie und Ökologie der Schmarotzer.

Im Hinblick auf die morphologischen Anpassungen erscheinen die weniger plastischen Nematoden im Vergleich etwa zu den Cestoden geringfügiger abgewandelt. Wir betonten jedoch oben schon, daß es auch durch den Parasitismus hochgradig veränderte nematoden gibt und daß schon die Grundorganisation der Fadenwürmer eigenartig (daher fällt es schwer, sie im System mit anderen Gruppen in Verbindung zu bringen!) und für den Parasitismus praedisponiert ist und daher keiner großen Umwandlungen bedurfte.

Biologisch-ökologisch gibt es unter den Nematoden Adaptationen an den Parasitismus, die denen anderer Helminthen (auch Cestoden) durchaus nicht nachstehen, ja sie z. T. übertreffen. Man denke nur an die komplizierten Larvenwanderungen im Entwicklungsgang der hochevoluierten Ascariden (Lungenwanderung), an die auf die Aktivität der Zwischenwirte und Überträger (Dipteren) abgestellte Periodizität im Auftreten von Microfilarien im peripheren Blutkreislauf der Wirte bei den Filarien und an die Autoheteroxenie der Trichinen (s. u.).

Unter den vielen physiologischen Anpassungen, die jeder Endoparasit besitzen muß, wenn er sich im Wirt behaupten will, spielen bei Überlegungen

über das Alter des Parasitismus oft Fragen der Wirtsspezifität eine große Rolle (zusammenfassend Baer 1947, Osche 1957, Cameron 1964, Stunkard 1953 u. 1957). Ohne Zweifel spricht der Nachweis einer hohen Wirtsspezifität (die außer durch physiologische Fakten, auch durch ökologische mitbedingt sein kann) für ein relativ hohes Alter der betreffenden Vergesellschaftung (Eichler 1948), und ohne Zweifel sind die in dieser Beziehung schon wegen ihrer „osmotischen“ Nahrungsaufnahme oft sehr spezifischen Cestoden auch aus diesem Grunde alte Parasiten (Baer). Unter den Trematoden gibt es neben sehr wirtsspezifischen Formen (manche Ascariden, Ulluriden u. a.) auch Vertreter mit geringer Wirtsspezifität (z.B. *Trichinella spiralis*) (vergl. Chabaud 1957). Es ist jedoch sicher nicht richtig, in zunehmender Wirtsspezifität die unabdingbare Folge steigender Anpassung (und damit höheren Alters) an den Parasitismus zu sehen. Zwar erhöht Anpassung an und optimale Entwicklung in einem bestimmten, engeren Wirtskreis unter bestimmten Bedingungen sicher die Überlebenschancen, doch kann unter anderen ökologischen Gegebenheiten auch ein weiterer und heterogener Wirtskreis zu einem großen Vermehrungspotential führen und damit der weniger spezifische Parasit selektionsbegünstigt sein, ein Tatbestand, auf den in jüngster Zeit Ewers (1964) hingewiesen hat. Darin kann auch mit begründet sein, daß u. U. bei ein und derselben Parasitenart bestimmte Entwicklungsstadien eine relativ hohe Spezifität aufweisen (wie die Larvenstadien vieler Trematoden gegenüber dem Zwischenwirt), während andere weniger spezifisch sind (wie manche Trematoden gegenüber den Endwirten).

Das Fehlen einer strengen Wirtsspezifität muß daher keineswegs gegen das hohe phylogenetische Alter einer Parasitengruppe sprechen.

4. Korrelationen in der Stammesgeschichte von Parasit und Wirt.

Relativ weitgehende Aussagen über das Mindestalter des Parasitismus einer Gruppe und deren Evolution lassen sich machen, wenn die Spezifität der Schmarotzer in den jeweils berücksichtigten Grenzen groß genug ist, daß sich Korrelationen in der verwandtschaftlichen Stellung von Parasiten und Wirten ergeben, derart, daß der Verwandtschaftsgrad (nicht der system. Rang) der Parasitenarten dem ihrer Wirte entspricht. Dann treten auch ursprünglichere Vertreter der Schmarotzer in den ursprünglicheren Wirten, abgeleitet in den höher evaluierten Wirten auf (ausführliche Darstellung dieser Methode und ihrer Geschichte bei Eichler 1942, Szidat 1956, Stamer 1957, Osche 1957). Liegt ein solcher, allein durch Vergleich mehrerer Parasitenarten und -gattungen einer Gruppe und ihrer Wirte zu ermittelnder Tatbestand vor, dann spricht man von „phylogenetischer Spezifität“ (Baer 1947), verwandte Parasiten schmarotzen dann nur in verwandten Wirten. Dies beruht darauf, daß in (oder auf) den Vorfahren der heutigen Wirte bereits die Ahnen der heutigen Parasiten lebten und letztere, bei enger Bindung an ihre Wirtsgruppe (hohe Spezifität), deren Evolution „mitgemacht“ haben. Da sich in etwa verfolgen läßt, bis in welche systematische Dimension der Wirte sich entsprechende Korrelationen ergeben, läßt sich die Ahnengruppe der Wirte, die bereits von den Vorfahren der betreffenden Parasiten befallen gewesen sein muß, ermitteln und so, vor allem, bei paläontologisch

belegter Kenntnis der Evolution der Wirtsgruppe, sogar das absolute phylogenetische Alter der Schmarotzergruppe wenigstens annähernd angeben.

Vor allem bei den Cestoden haben Fuhrmann und Baer eindeutige Korrelationen zu der Stammesgeschichte der verschiedenen Klassen der Vertebraten nachgewiesen und u. a. aus der Tatsache, daß sich die ursprünglichsten Cestoden bei den Fischen, die höchstevolvierten bei den Aves und Mammalia finden mit Recht geschlossen, daß die Cestoden die Evolution der Vertebraten zu einem großen Teil als demn Parasiten miterlebt haben, folglich stammesgeschichtlich alte Parasiten darstellen.

Bei den Nematoden freilich sucht man, wenn man die Gesamtheit der Schmarotzer ins Auge faßt, vergeblich nach solchen Korrelationen. Das liegt daran, daß die verschiedenen Gruppen der Nematoden unabhängig voneinander (polyphyletisch) und zu verschiedenen Zeiten der Erdgeschichte den Weg zum Parasitismus eingeschlagen haben. Es läßt sich heute nicht mehr (bzw. beim derzeitigen Kenntnisstand noch nicht) entscheiden, wie viele solcher getrennter Linien existieren, doch scheint ihre Zahl groß zu sein (Weiteres siehe Osche 1963). So gehen unter den in Insekten schmarotzenden Nematoden die Tylenchoidea (mit *Allantonema*, *Parasitylendius* u. a.) und die Aphelenchoidea (mit *Sphaerularia* u. a.) sicher getrennt auf „freilebende“ bzw. pflanzenparasitische Tylenchiden zurück (Wacheck 1955), und auch die in Arthropoden parasitierenden Oxyuroidea (mit Thelastomatiden und Rhigonematiden) und Mermithoidea haben jeweils eigene Wurzeln.

Wiederum unabhängig von diesen Gruppen ist die Mehrzahl der Wirbeltierschmarotzer aus freilebenden Formen entstanden, lediglich die hier parasitierenden Oll-yuroidea stammen wahrscheinlich von den in Insekten schmarotzenden Oxyuroidea ab. Auch die in Wirbeltieren schmarotzenden Nematoden haben ihrerseits wieder getrennte Wurzeln bei freilebenden Formen. Daß die zu den Aphasmidia (= Adenophorea), der einen großen Gruppe der Nematoden (s. u. und Abb. 2), zählenden Trichuroidea und Dioctophymatina unabhängig von den zu den Phasmidia (= Secernentea) gehörenden Schmarotzergruppen zu Parasiten geworden sind, ergibt sich schon aus ihrer Stellung im System (nach Chitwood and Chitwood) und ihrer andersartigen Biologie (s. u.).

Daß bei dieser Sachlage sich das Alter des Parasitismus der Nematoden nur jeweils getrennt für klar umrissene und in ihrer Parasitogenese einheitliche, d. h. monophyletische Gruppen untersuchen und angeben läßt, liegt auf der Hand (Osche 1963). Eine entsprechende Untersuchung der Ascaridoidea hat dabei stammesgeschichtliche Korrelationen zu den Wirten ergeben, die denen der gesamten Cestoda durchaus entsprechen. Auch bei den Ascaridoidea schmarotzen die ursprünglichsten Vertreter in den Fischen, während die höher evaluierten als Parasiten in Reptilien und die höchstentwickelten bei den Säugern zu finden sind (Osche 1958 a). Die Ascaridoidea sind demnach als ausschließlich in Wirbeltieren schmarotzende Vertreter (wie die Cestoden) der Nematoden im Hinblick auf ihre korrelierte Entwicklung zu ihren Wirten durchaus den Cestoden vergleichbar und daher ist auch für sie ein ebenso hohes phylogenetisches Alter als Parasiten zu fordern.

Auch die Spirurida sind, als einzige ausschließlich Parasiten umfassende, artenreiche Ordnung der Nematoden (Abb. 2), wie Cestoden und Ascarid-

oidea ganz auf Wirbeltiere als Endwirte beschränkt und darüberhinaus ausnahmslos heteroxen (benötigen also Zwischenwirte, wie die ursprünglichen Ascaridoidea auch!); auch sie dürften uralte Parasiten der Vertebraten sein.

Es kann nach Lage der Dinge wohl kein Zweifel mehr bestehen, daß es unter den mehrfach unabhängig entstandenen parasitischen Gruppen der Nematoden neben relativ jüngeren auch solche gibt, deren phylogenetisches Alter durchaus mit dem anderer Helminthen, auch dem der Cestoden, zu vergleichen ist, ja dieses sogar übertrifft. Letzteres dürfte vor allem für die in weltweiter Verbreitung in phylogenetisch alten Wirten lebenden Drilonematoidea (in Oligochaeten) und Rhigonematiden (in Diplopoden) zutreffen.

III. Entstehung des Parasitismus bei Nematoden

Bei der Frage nach der Entstehung des Parasitismus wirkt sich günstig aus, daß dieser bei Nematoden polyphyletischen Ursprungs ist und daß es heute auch noch freilebende Formen in reicher Fülle gibt. So besteht die Möglichkeit, daß wir verschiedene Etappen der Anpassung an den Parasitismus antreffen und daß unter den freilebenden Nematoden auch solche vertreten sind, die in ihrer Biologie und Ökologie Modelle für diejenigen Formen abgeben, von denen einst der Parasitismus auch der heute hochbevulierten Schmarotzergruppen seinen Ausgang nahm.

Unter den ökologisch äußerst differenten freilebenden Nematodengruppen sind es vor allem die zahlreichen saprobionten, auf sich zersetzender organischer Substanz (Aas, Exkreme, verrottendes Pflanzenmaterial) lebenden Formen der Rhabditoidea, die in mehrfacher Beziehungen an den Parasitismus praeadaptiert sind (ausführlich bei O s c h e 1956 und 1962). Sie weisen zahlreiche Adaptationen an die z. T. extremen physikalisch-chemischen Bedingungen dieser Substrate auf. Anpassungen, die gleichzeitig günstige Voraussetzungen für den Start einer endoparasitischen Lebensweise bieten. In sich stark zersetzenden saproben Substraten wird u. a. der Sauerstoff knapp, treten Bakterienfermente und Eiweißabbauprodukte auf, herrschen schwankende osmotische Bedingungen und z. T. relativ hohe Temperaturen, alles Faktoren, wie sie in ähnlicher Form auch im Darmtrakt eines Wirtstieres gegeben sind. Von großer Bedeutung ist weiter, daß saprobe Substrate ephemerer Charakter haben, also nur kurzfristig existieren und nach ihrer völligen Zersetzung den Sprobionten keine Lebensmöglichkeit mehr bieten. Als Anpassung an diese Verhältnisse haben die dort lebenden Nematoden die „Dauerlarve“ entwickelt, ein Larvenstadium, das es ihnen gestattet, ungünstige Bedingungen ohne Nahrungsaufnahme u. U. für lange Zeit zu überdauern. Als solche Dauerlarven sind bei den saprobionten Rhabditida stets die Drittlarven (Larve III) ausgebildet, die meist in der nicht abgestreiften Exuvie des vorhergehenden Larvenstadiums wie in einem schützenden Futteral eingeschlossen bleiben.

Bei zahlreichen Arten ist weiterhin Phoresie ausgebildet, indem die Dauerlarven, sobald ihnen das Substrat nicht mehr zusagt, Kontakt mit agileren Tieren (vor allem Insekten) aufnehmen, sich bei diesen an geschützten Körperstellen niederlassen (z. B. unter den Flügeldecken von Käfern, in Intersegmentalfalten, im Genitalsegment usw., siehe S a c h s 1950) und so passiv zu frischen Biochoren transportiert werden, wo sie ihre Transporttiere verlassen und ihre Entwicklung fortsetzen. Zur Erleichterung der Kontaktaufnahme mit einem Trägartier

ist bei manchen Rhabditoidea, so z. B. bei Arten der Rhabditidae, bei *Cheilobus*, *Diplogaster*, *Diploscapter*, *Brevibucca*, *Tricephalobus*, *Panagrolaimus* u. a. ein besonderes „Winkverhalten“ entwickelt worden, indem die Drittlarven sich mit dem Großteil ihres Körpers über das Substrat erheben und so, nur noch mit dem Hinterende der Unterlage verhaftet (Abb. 1), eigenartig pendelnde Bewegungen

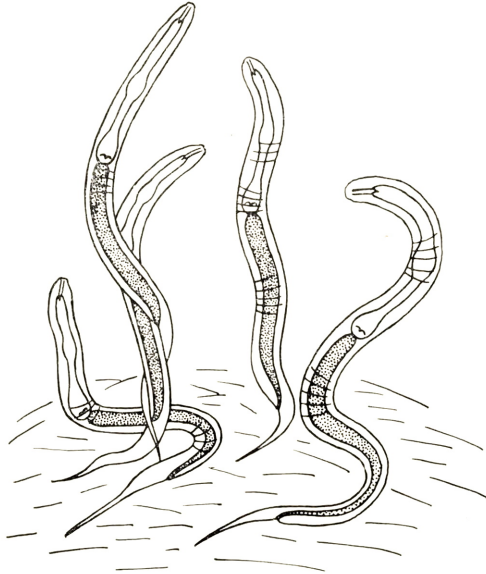


Abb. 1 Dauerlarven (Larven III) einer saprobionten *Rhabditis*-Art, die sich mit dem Vorderende über das Substrat erheben („winken“), wodurch sie leichter mit einem „Transporttier“ in Kontakt kommen.

ausführen (winken) (zusammenfassend bei O s c h e 1952). Außer Arthropoden können auch andere als Transporttiere dienen; so finden sich Drittlarven von *Rhabditis pellio* in den Nephridien von Lumbriciden (V ö l k 1950), solche von *Rhabditis papillosa* und *neopapillosa* in Landschnecken (M e n g e r t 1953) und die von *Pelodera* (syn. *Rhabditis*) *strongyloides* im Unterhautbindegewebe und in der Tränenflüssigkeit unter dem Augapfel von Mäusen (S t a m m e r 1956, O s c h e 1956). In diesen letzten Fällen geht es nicht nur um einen „Transport“, vielmehr „warten“ diese Larven auch auf den Tod ihres Trägartieres, um sich auf dem Kadaver als typische Saprobionten weiterzuentwickeln.

Diese physiologischen und biologischen Anpassungen der Saprobionten sind natürlich äußerst günstige Voraussetzungen für den Schritt zum Parasitismus, wie sie bei keiner anderen ökologischen Nematodengruppe (z. B. den aquatilen und marinen Aphasmidia) gegeben sind. Vor allem die Entwicklung einer Dauerlarve und deren Kontaktaufnahme zu einem Trägartier, Eigenschaften, die wir nur bei den freilebenden Rhabditida finden, hat den Weg zum Parasitismus angebahnt und leicht gemacht. Bei den insektenparasitischen Rhabditinen und z. T. auch Tylenchinen ist heute noch der Übergang von rein phoretischen zu larval- und adultparasitischen Beziehungen Schritt für Schritt verfolgsbar (K ö r n e r 1954, R ü h m 1954 u. 1956, W a c h e k 1955, zusammenfassend S t a m -

mer 1955). Aber auch für viele Gruppen der in Wirbeltieren schmarotzenden Nematoden läßt sich zeigen, daß sie von Saprobionten mit ähnlichen Adaptationen ihren Ursprung genommen haben.

IV. Zur Charakterisierung der großen Parasitengruppen der Nematoden

Die Nematoden lassen sich in zwei große systematische Gruppen gliedern, m die Phasmidia und Aphasmidia (vergleiche im Folgenden Abb. 2).

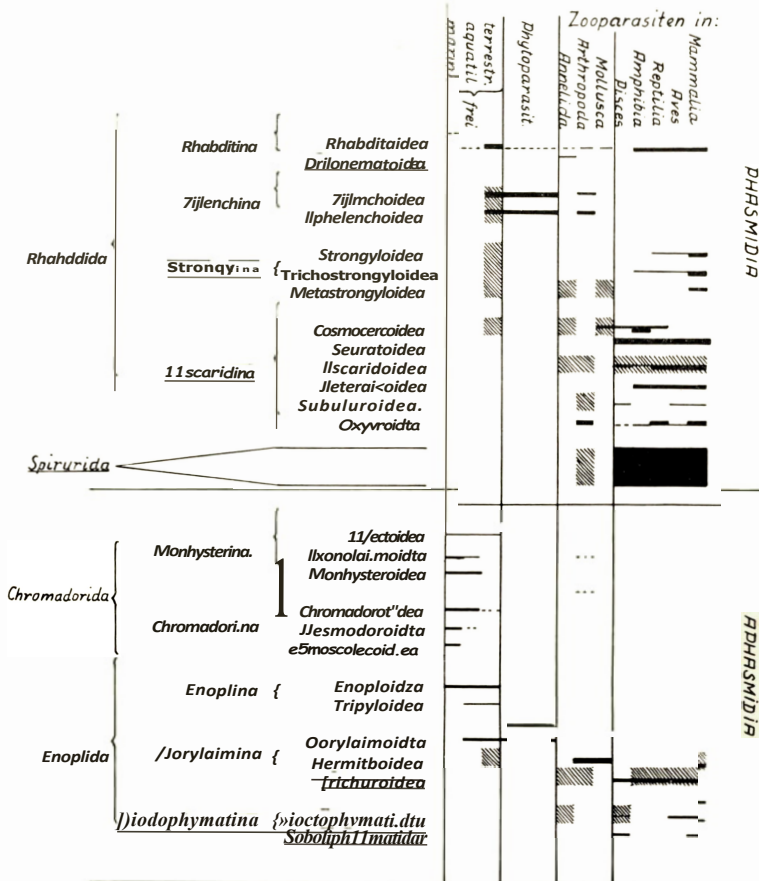


Abb. 2. System der Nematoden mit Angabe der Verbreitung der einzelnen Gruppen.

- • = typische Verbreitung; bei Parasiten die End wirt

- - - = selteneres Vorkommen (nur einige Arten)

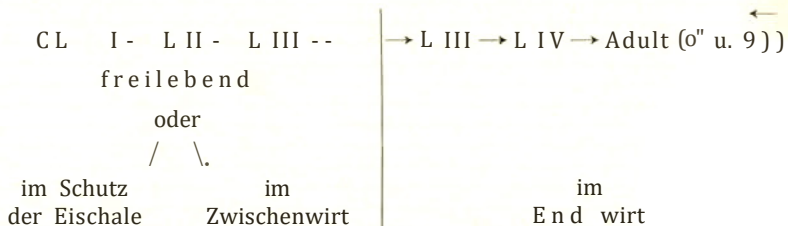
m = bei Parasiten die Verbreitung der Larvenformen (bei Tylenchia und Mermithoidea auch von Adultstadien) im Freien bzw. im Zwischenwirt.

Unterstrichen sind diejenigen systematischen Einheiten der Nematoden, die ausschließlich parasitische Vertreter umfassen. Bei den Spirurida ist auf eine weitere systematische Unterteilung verzichtet worden, da a lle Arten in Wirbeltieren schmarotzen und als Zwischenwirte Arthropoden benutzen (aus O s c h e 1963).

a) Phasmodia

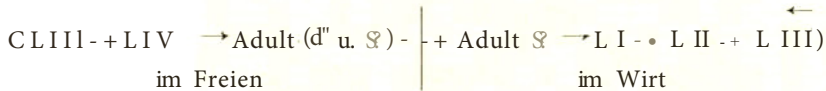
Typische Saprobionten in reicher Arten- und Individuenfülle und mit typisch entwickelten Dauerlarven finden sich nur bei den vor allem terrestrischen Rhabditoidea. Diese stellen innerhalb der Phasmodia zweifellos eine basale Gruppe dar, von der sich auch morphologisch die übrigen Phasmodia ableiten lassen. Ein Blick auf Abb. 2 zeigt, daß die Rhabditoidea auch in ökologischer Hinsicht zweifellos die mannigfaltigsten Nematoden sind, gibt es doch neben freilebenden Al'ten (meist terrestrisch, seltener im Süßwasser, wenige Arten auch im Meer) auch Parasiten von Wirbellosen (Rhabditidae und Diplogasteridae in Insekten, Angiostomatidae in Mollusken) und Vertebraten (Strongyloidea, Rhabdiasidae) sowie Semiparasiten von Pflanzen. Daß auch die rein parasitischen Gruppen der Phasmodia auf Rhabditoidea-artige Vorfahren zurückgehen, ergibt sich zmn einen aus morphologischen Kriterien, finden sich doch bei vielen Strongylyna z. B. *Rhabditis-förmige* Larven und auch der Bau der strongylynen Bursa läßt sich ohne weiteres von dem der Rhabditiden ableiten (O s c h e 1958 b). Zum anderen zeichnen sich a ll e in Wirbeltieren lebenden parasitischen Phasmodia dadurch aus, daß das Larvenstadium III, dasselbe also, das bei den freilebenden Saprobionten als Dauerlarve entwickelt ist und im Falle der Phoresie den Kontakt mm Trägertier herstellt, ebenfalls eine ähnliche Bedeutung im Entwicklungsgang der Schmarotzer hat. Bei den in Wirbeltieren parasitierenden Phasmodia ist es nämlich stets dieses Larvenstadium III, das den E n d wirt infiziert. Dabei ist es gleichgültig, ob die Larvenstadien I bis III im Freien - oft aprobiont lebend (¶) - durchlaufen werden, wie bei den Rhabdiasoidea, Strongyloidea und vielen Strongylyna (z. B. *Ancylostoma*), wobei auch morphologisch (Larve III steckt in der Exuvie der Larve II) weitgehende Übereinstimmung mit den Dauerlarven der Saprobionten besteht, oder ob die freilebende Phase unterdrückt ist. Dies kann bei den Parasiten dadurch geschehen, daß, wie z. B. bei den Oxyuroidea, der erste Teil der Larvalentwicklung im Schutz der Eischale durchlaufen wird - aber auch dann entwickelt sich die Larve im Ei über Häutungen erst bis zur Drittlarve (oder kurz davor), ehe das „Ei“ infektiös ist. Ein anderer Weg der Unterdrückung freilebender Stadien ist die Einschaltung von Zwischenwirten. In diesen Fällen wird im Zwischenwirt die Entwicklung wiederum bis zur Larve III geführt; diese stellt die Entwicklung ein (wird gewissermaßen zur „Dauerlarve“) und vollendet sie erst, wenn sie vom Endwirt aufgenommen worden ist (zusammenfassend bei C h a b a u d 1955).

Für die Entwicklung der in Vertebraten schmarotzenden Phasmodia läßt sich daher folgendes Schema aufstellen (LI bis LIV = Larvenstadien I bis IV):



Die insektenparasitischen Phasmodia aus der Gruppe der *Tylenchina* repräsentieren einen anderen - auch gesondert entstandenen

- Typ (s. o.). Sie haben sich unabhängig voneinander bei den Aphelenchoidea und Tylenchoidea entwickelt (Wachek 1955) - in beiden Gruppen gibt es daher auch freilebende bzw. pflanzenparasitische Formen - haben aber, soweit sie Adultparasiten sind, d. h. als geschlechtsreife Weibchen in der Leibeshöhle von Insekten parasitieren, konvergent eine ähnliche Entwicklung eingeschlagen. Die adulten Weibchen produzieren im Wirt Erstlarven, die zunächst im Wirtstier verbleiben und dort zwei Häutungen durchmachen. Die so entwickelten Larven III bohren sich dann durch die Darmwand der Insekten und werden über den After oder direkt über die Gonaden frei. Nach einer oft längeren Ruhezeit (während der sie sich wie Dauerlarven verhalten und z. T. auch phoretisch von Insekten verschleppt werden können) entwickeln sie sich im Freien über meist 2 Häutungen zu Männchen und Weibchen und führen dort auch die Begattung durch. Das begattete, meist noch nicht voll entwickelte Weibchen dringt dann über den Anus in das neue Wirtsinsekt (oft schon in dessen Larve) ein und in die Leibeshöhle vor, wo es stark heranwächst, um wieder neue Larven I hervorzubringen (Wachek 1955, Rühm 1956). Wenngleich es bei den verschiedenen Arten z. T. einige Abwandlungen gibt (z.B. Verringerung der Anzahl der Häutungen), läßt sich doch folgendes Schema für die Entwicklung der insektenparasitischen Tylenchina aufstellen:



Obwohl im Hinblick auf die Verteilung der verschiedenen Stadien der Entwicklungsgang der Tylenchina geradezu umgekehrt zu dem der in Wirbeltieren schnnarotzenden Phasmodia verläuft, ist es doch wiederum die Larve III, die als eine Art „Dauerlarve“ auftritt und den Milieuwechsel - hier vom Wirt zum freien Leben - vermittelt.

Die Tylenchiden der Insekten stellen innerhalb der Phasmodia auch in ihrer Biologie einen eigenen Typ von Parasiten dar. Sie nehmen die Nahrung aus der Leibeshöhle der Insekten mit der Körperoberfläche auf, weshalb der Darmtrakt degeneriert oder zu einem Speicherorgan umgebaut werden kann. Interessanterweise finden sich ähnliche Verhältnisse auch bei den Mermithoidea konvergent entwickelt, obwohl letztere, zu den Aphasmodia gehörend, keinerlei engere verwandtschaftliche Beziehungen zu den Phasmodia unterhalten (s. u.).

überblicken wir die Situation bei den Phasmodia, so können wir zusammenfassend feststellen, daß sich hier bei allen größeren systematischen Einheiten (von den Superfamilien an) Parasiten finden und daß ihr Parasitismus z. T. nachweislich unabhängig voneinander auf saprobionte Formen vom Typ der Rhabditoidea zurückgeht. Das gilt auch für die Pflanzenparasiten, die großteils durch den Besitz eines Mundstachels ausgezeichnet sind (Marcinowski 1910). Daß auch von den Pflanzenparasiten ein Weg zum Schmarotzertum in Tieren führen kann, demonstrieren die insektenparasitischen Tylenchiden, bei denen wenigstens die Larvenstadien noch einen typischen Stachel tragen und ihre enge Verwandtschaft mit den pflanzenparasitischen Aphelenchoidea und Tylenchoidea erkennen lassen (Wachek 1955).

Abschließend sei noch auf einen interessanten Tatbestand hingewiesen, der erneut die Rolle saprobionter Formen als Basisgruppe der Schmarotzer unter den

Phasmodia unterstreicht und auf die polytope, d. h. mehrfach unabhängige Entstehung ihres Parasitismus hinweist. Bei allen vVirtsgruppen, die heute z. T. hochentwickelte Phasmodia als Parasiten aufweisen, finden sich außerdem Vergesellschaftungen mit freilebenden Saprobionten, die z. T. andeutungsweise eine ähnliche Biologie (Art des Befalls, Lokalisation und dgl.) wie die jeweiligen Schmarotzer zeigen. Dies demonstriert, daß saprobionte Nematoden auch heute noch eine Chance haben mit just diesen Tiergruppen in spezifischer Weise in Kontakt zu kommen, und läßt vermuten, daß auch die hochevoluierten Schmarotzer von ähnlichen Situationen ihren Ausgang nahmen. So kennt man bei den Oligochaeten die Drilonematoidea als hochspezialisierte Schmarotzer, die sich adult in der Leibeshöhle und den Samenblasen ihrer Wirte aufhalten. Ein Pendant dazu sind einige *Rhabditis*-Arten, vor allem *Rhabditis pellio*, die nur als Dauerlarven fast regelmäßig in den Nephridien und - über diese vordringend - gelegentlich auch in der Leibeshöhle und den Samenblasen von Lumbriciden zu finden sind, jedoch keine Schmarotzer, sondern Saprobionten darstellen (s. o.). Bei den Gastropoden - und nur bei ihnen unter den Mollusken - finden sich sowohl im Darmtrakt als auch im Bindegewebe typische Parasiten - außerdem jedoch auch wieder saprobionte Rhabditiden (*Rhabditis papillosa*, *neopapillosa*), die nur als Dauerlarven von den Schnecken „transportiert“ werden (M e n g e r t 1953). Daß bei den Arthropoden, vor allem bei den Insekten, alle Übergänge von der reinen Phoresie der Dauerlarven saprobionter Arten bis zum Larval- und Adultparasitismus nachweisbar sind, wurde schon betont (vgl. R ü h m 1954 u. S t a m m e r 1955). Das fakultative Auftreten von Dauerlarven der saprobionten Art *Pelodera* (syn. *Rhabditis strongyloicles* unter der Haut von Mäusen schließlich zeigt, daß auch bei Wirbeltieren entsprechende „p r a e p a r a s i t ä r e K o n t a k t e“, wie ich diese Situation nennen möchte, vorkommen. Dabei verdient im letzteren Fall besondere Beachtung, daß ein Eindringen über die Haut (= percutane Infektion) auch bei vielen typischen Wirbeltierschmarotzern aus der Gruppe der Strongylina (z. B. bei *Ancylostoma* und vielen anderen) und auch bei den zu den Rhabditoidea gehörigen und in ihrer Biologie (freilebende geschlechtliche Generation im Wechsel mit einer parasitischen!) noch relativ ursprünglichen Rhabdiasidae (in Amphibien) und Strongyloidae (in Säugern) weit verbreitet ist.

b) A p h a s m i d i a

Ein gänzlich anderes Bild bietet sich nun, wenn wir die Verbreitung des Parasitismus bei den Aphasmodia, der anderen großen Gruppe der Jematoden, betrachten. Trotz ebenso reicher Differenziertheit (nahezu die gleiche Anzahl von Ordnungen, Unterordnungen und Superfamilien wie bei den Phasmodia) und großen Artenreichtums (vor allem auch bei den marinen Vertretern) sind parasitische Gruppen hier auffallend selten (vgl. Abb. 2). Ausschließlich Parasiten umfassen die Dioctophymatina und Trichuroidea, die beide völlig auf Wirbeltiere als Endwirte beschränkt sind. Die Mermithoidea dagegen leben nur während ihrer Larvalentwicklung parasitisch ausschließlich in Avertebraten (Insekten und Mollusken). Ansonsten fehlen Parasiten völlig! Weiterhin fällt auf, daß auch die Artenzahl in den Schmarotzer-Gruppen vergleichsweise gering ist. So kennt man von den Dioctophymatina rund 30, von den Trichuroidea rund 270 Arten (nach der Zusammenstellung von S k r j a b i n) und auch die Mermithoidea sind mit etwa 110 Arten (nach S t a m m e r 1962) nicht gerade artenreich. Das ergibt

zusammen ca. 400 parasitische Aphasmidia-Arten, eine äußerst geringe Zahl, wenn man bedenkt, daß nach Stammer allein aus Insekten über 270 parasitische Phasmidia bekannt sind, von dem Heer der in den übrigen Avertebraten und vor allem bei den Vertebraten schmarotzenden Strongylinen, Spiruriden (nach Taylor ca. 1000 Arten) und Oxyuroidea ganz zu schweigen.

Ein Vergleich der beiden Nematodengruppen ergibt also: zahlreiche Parasiten-
gruppen in großer Mannigfaltigkeit und weiter Wirtsverbreitung bei den Phasmidia, auffallend schwache Entwicklung weniger parasitischer Linien bei den Aphasmidia. Woran mag das liegen? Betrachten wir die Ökologie der freilebenden Aphasmidia, so fällt auf, daß sie ihren Verbreitungsschwerpunkt eindeutig im Wasser, besonders im Meer haben (im Gegensatz zu den freilebenden Phasmidia, bei denen marine Formen nahezu völlig fehlen), daß rein terrestrische Formen wesentlich seltener sind (vor allem Dorylaimoidea) und daß Bewohner saprober Substrate mit den oben für die Phasmidia genannten Anpassungen nahezu völlig fehlen. Damit fehlen den Aphasmidia jedoch auch die wesentlichsten Voraussetzungen für den Schritt zum Parasitismus, was die Seltenheit parasitischer Linien bei ihnen erklären würde. Vor allem die marinen Formen, die bei den im Meere herrschenden relativ gleichbleibenden Bedingungen keine „Dauerlarven“ besitzen und kein der Phoresie vergleichbares Verhalten zeigen, scheinen wenig Chancen zu haben, zum Parasitismus überzugehen. Nur so ist es verständlich, daß von den so reich entfalteten marinen Arthropoden (Crustacea), Anneliden (Polychaeten) und Mollusken bislang keine parasitischen Nematoden bekannt geworden sind, während die terrestrischen Vertreter dieser Tiergruppen (die Insekten, Oligochaeten und terrestr. Gastropoden) von den Phasmidiern z. T. sogar reich parasitiert werden. Relativ selten kommt es dagegen bei den Aphasmidia zu einem andersartigen, dem Parachorismus zuzuordnenden Zusammenleben von aquatilen Monhysteroidea und Chromadoroidea mit Crustaceen und Isopoden. In diesen Fällen leben die adulten Nematoden „frei“ im Kiemenraum dieser Arthropoden, also nicht als Parasiten, sondern als Nutznießer des durch die Extremitäten der Krebse erzeugten Wasserstroms, der sauerstoffreiches und detritusbeladenes Wasser herbeischafft (zusammenfassend bei Osche 1955).

So kann man im Hinblick auf den Parasitismus der Nematoden in Avertebraten und in Pflanzen geradezu von einer „Lücke im Meer“ sprechen, die bei der sonst so weiten Verbreitung des Parasitismus der Fadenwürmer und dem riesigen Potential prospektiver Wirtstiere, das hier ungenutzt bleibt, besondere Beachtung verdient.

Freilich gilt dies nur für die Nutzung als Endwirte. Als Zwischenwirte dagegen treten auch marine Avertebraten durchaus auf, kennt man doch z.B. Larven von Ascaridoidea (die adult in marinen Säugern schmarotzen) aus Crustaceen, ja sogar aus Chaetognathen (Sagitta), die als erste Zwischenwirte dienen. Hier handelt es sich jedoch um Larven von Phasmidia, deren Adultstadien sich in Wirbeltieren finden. Die Einbeziehung des Zwischenwirtes ist sicher sekundär.

Typische Avertebraten-Schmarotzer unter den Aphasmidia sind dagegen die Mermithoidea, die jedoch nicht in marinen Wirten vorkommen. Ihre nächsten Verwandten sind bezeichnenderweise die terrestrischen bzw. pflanzenparasitischen Dorylaimoidea (bei den Tetradonematidae unter den Mermithoidea besitzen wenigstens die Larvenstadien noch einen dorylaimoiden Oesophagus).

Auch die Mermithoidea sind demnach offensichtlich terrestrischen Ursprungs und fehlen entsprechend in marinen Wirten. Erstaunlich sind die Konvergenzen, die die Mermithoidea mit den insektenparasitischen Tylenchida aufweisen (s. o.). Beide stammen von stacheltragenden Formen ab (s. o.), in beiden Gruppen findet die Kopulation meist im Freien, die Larvalentwicklung jedoch in der Leibeshöhle von Arthropoden statt, die Arten beider Gruppen nehmen die Nahrung durch die gesamte Körperoberfläche auf und haben den Darmtrakt reduziert bzw. zu einem Speicherorgan umgebaut.

Als letzte Parasitengruppen der Aphasmidia verbleiben damit die ausschließlich auf Vertebraten als Endwirte beschränkten *Trichuroidea* und *Diocotophymatina*. Da die Trichuroidea systematisch ebenfalls zu den Dorylaimina gehören, ist ein terrestrischer Ursprung auch ihres Parasitismus denkbar, jedoch nicht näher zu belegen (s. u.). Die Diocotophymatina schließlich stehen derart isoliert im System, daß über ihre Verwandtschaft zu freilebenden Gruppen - und damit über die Wurzel ihres Parasitismus - vorläufig nichts ausgesagt werden kann. Bemerkenswert ist, daß es sich sowohl bei den Trichuroidea als auch bei den Diocotophymatina um höchst abgeleitete Parasiten handelt, die vielfach eine hohe Organspezifität in ihren Wirten aufweisen und weniger im Darm lumen als vielmehr im Gewebe verschiedener Organe schmarotzen. Neben Arten mit direkter Entwicklung gibt es auch solche, die einen Zwischenwirt benötigen. Freilebende Larvenstadien fehlen jedoch im auffallenden Gegensatz zu den Verhältnissen bei vielen Phasmidia (*Strongylina* u. a.) völlig. Auch kann der Endwirt bereits mit dem ersten Larvenstadium (und nicht nur von der Larve III, wie bei den Phasmidia) im Schutz der Eischale infiziert werden (zusammenfassend bei *Chabaud* 1955). Zweifellos handelt es sich bei den Wirbeltierschmarotzern unter den Aphasmidia nach alle dem um hochspezialisierte und wahrscheinlich phylogenetisch alte Parasiten, über deren Phylogenie sich jedoch - da ursprünglichere und weniger abgeleitete Schmarotzer im Gegensatz zu den Phasmidia fehlen - wenig sagen läßt. Daher ist auch die Frage, ob wenigstens die Diocotophymatina sich von freilebenden marinen Formen herleiten, vorläufig nicht zu entscheiden.

Abschließend bleibt festzustellen, daß diejenigen parasitischen Nematoden, über deren freilebende Ausgangsbasis sich etwas aussagen läßt, offensichtlich von terrestrischen, saproben oder pflanzenparasitischen Formen abstammen. Das gilt auch für viele Phasmidia, die heute in marinen Wirten leben. Ob es richtig ist, daß gar „... all the parasites of marine vertebrates ... represent what is essentially an extension of terrestrial parasitism into the ocean ...“, wie *Christie* (1960 p. 10) annimmt, ist meiner Meinung nach, vor allem was die Aphasmidia unter ihnen anbelangt, noch nicht entschieden, jedoch keineswegs ausgeschlossen.

Zusammenfassung

Innerhalb der parasitischen Helminthen nehmen die Nematoden gegenüber den Trematoden, Cestoden, Acanthocephalen und ematomorphen insofern eine Sonderstellung ein, als sie in vielfacher Beziehung die weit größere Mannigfaltigkeit aufzuweisen haben. Diese zeigt sich sowohl in der allgemeinen Lebensweise, als auch im Hinblick auf die Verbreitung und die Lokalisation in den Endwirten und in der Verschiedenartigkeit der teils direkten, teils indirekten Lebenszyklen. Die-

ser biologisch-ökologischen Mannigfaltigkeit der nematoden steht ihre auffallende „morphologische Stabilität“ und relative „Einformigkeit“ gegenüber.

Über das phylogenetische Alter des Parasitismus bestimmter Nematodengruppen kann, da entsprechend zeitlich datierbare Fossilien nahezu völlig fehlen, nur auf indirektem Wege eine Aussage gemacht werden. Als solche indirekten Methoden bieten sich u. a. an: 1. Die Stellung der Parasitengruppe im System, 2. das phylogenetische Alter der von bestimmten Parasitengruppen ausschließlich befallenen Wirtseinheiten, 3. der Anpassungsgrad an den Parasitismus und 4. Korrelationen in der Phylogenese von Parasit und Wirt, die darauf schließen lassen, daß bestimmte Sramarotzergruppen die Evolution ihrer Wirte über größere erdgeschichtliche Zeiträume „miterlebt“ haben und dadurch in ihrer eigenen phylogenetischen Entwicklung beeinflusst worden sind. Da der Parasitismus bei den Nematoden in mehreren Linien unabhängig voneinander entwickelt worden ist, müssen entsprechende Untersuchungen jeweils für bestimmte, monophyletische Einheiten parasitischer Nematoden getrennt durchgeführt werden. Neben relativ jungen parasitischen Linien innerhalb der Nematoden gibt es auch phylogenetisch alte Schmarotzergruppen, die, wie die Ascaridoidea und OA-yuroidea, den Cestoden in dieser Beziehung sicher nicht nachstehen.

Als für die phylogenetische Entstehung parasitischer Linien innerhalb der freilebenden Nematoden günstige biologisch-ökologische Basisgruppe erweisen sich die saprobionten Formen. Sie verfügen in physiologischer und biologischer Hinsicht über eine Reihe von Adaptationen, die in ihrer Gesamtheit ein günstiges „praeadaptives Plateau“ für den phylogenetischen Erwerb einer endoparasitischen Lebensweise darstellen, was im einzelnen ausgeführt wird.

Für die große Gruppe der parasitischen Phasmodia unter den Nematoden läßt sich an Hand morphologischer und biologischer Reminiszenzen aufzeigen, daß sie in der Tat in saprobionten Formen wurzeln, die den heutigen Rhabditoidea nahe stehen. Die insektenparasitischen Tylenchina haben dabei einen andern „Typ“ der parasitischen Lebensweise entwickelt als die übrigen parasitischen Phasmodia.

Freilebende Phasmodia mit derartig saprobionter Lebensweise finden sich nahezu ausschließlich in terrestrischen Lebensräumen und entsprechend sind die zahlreichen Endoparasitengruppen der Phasmodia terrestrischen Ursprungs. Die freilebenden Vertreter der anderen großen Nematoclenngruppe, der Aphasmodia, leben dagegen in großer Artenfülle auch im Meer. Ausgesprochene Saprobionten sind, vor allem unter den marinen Formen, äußerst selten. Es fehlt den freilebenden marinen Nematoden daher ein entsprechendes „praeadaptives Plateau“, was deutlich darin zwn Ausdruck kommt, daß die Aphasmodia weit weniger parasitische Linien hervorgebracht haben als die terrestrischen Phasmodia. Während terrestrische Arthropoden (z.B. Diplopoden und Insekten), Anneliden (Oligochaeten) und Mollusken (Gastropoden) reich von verschiedenen Vertretern der Phasmodia als Endwirte genutzt werden, stellt das Heer der marinen Crustaceen, Polychaeten und Mollusken auffallenderweise keine Endwirte für parasitische Nematoden. Bei der sonst so auffallenden ökologischen Potenz der Nematoden kann man in diesem Bereich geradezu von einer „Lücke im Meer“ sprechen.

S u m m a r y

Among parasitic Helminths, Nematodes occupy a special position, for in many respects they exhibit far greater variety than Trematodes, Cestodes, Acantho-

cephalans or Nematomorphs. This is shown not only in their general mode of life, but also in their distribution and localisation in the final-host and in the multiplicity of their sometimes direct, sometimes indirect life-cycles. This biological-ecological variety of Nematodes can be contrasted with their remarkable „Morphological Stability" and relative „Uniformity of Shape".

Because of the fact that reliably dated fossils have not been found, the phylogenetic age of obligate parasitic Nematode groups can only be guessed, using indirect methods. The following are such indirect methods: 1. the systematic position of the parasitic group; 2. the phylogenetic age of hosts which are specific to one group of obligate parasites; 3. any correlation between parasite and host, which shows that the parasite has been influenced in its phylogenetic development by a concurrent evolution with the host, and 4. the degree of adaptation to parasitism. To show that parasitism developed in Nematodes in several independent lines, research must be carried out on specific monophyletic units of parasitic Nematodes. In addition to relatively young parasitic lines within the Nematodes, there are phylogenetically old parasitic groups which follow the Cestodes in this respect, as do the Ascaridoidea and Oxyuroidea.

The saprobiotic forms, among free-living Nematodes appear to be the most probable origin, on biological-ecological grounds, of the parasitic lines, for they seem to occupy an immense „Pre-adaptive Plateau" from which evolution to an endoparasitic way of life would appear not only to be possible but also to be definitely advantageous.

As for the great groups of parasitic Phasmdia, it can be demonstrated on morphological and biological bases, that they in fact take root in saprobiotic forms related to modern Rhabditoidea. The insect-parasitic Tylenchina have moreover developed a different type of parasitic mode of life than the remaining parasitic Phasmdia.

Free-living saprobiotic Phasmdia are almost exclusively terrestrial and it is therefore probable that the numerous endoparasitic groups of Phasmdia are of terrestrial origin. In comparison, the vast majority of species of the other Nematode group, the Aphasmdia, are marine, and among these marine forms, types which are pure saprobionts are extremely rare. A pronounced „Pre-adaptive Plateau" is therefore absent from the free-living marine Nematodes, for, unlike the terrestrial Phasmdia which were able to parasitize terrestrial Arthropods (e. g. Diplopods and Insects), Annelids (Oligochaetes), and Mollusca (Gastropods), no Nematodes were found to utilize marine Crustaceans or Polychaetes as final hosts. Concerning the otherwise remarkable ecological potential of Nematodes, truly can one speak of a „Void in the Sea".

L i t e r a t u r

Das Literaturverzeichnis bringt nur eine Auswahl von Arbeiten, auf die im Text unmittelbar Bezug genommen ist. Wegen ausführlicher Literaturnachweise sei auf die mit Stern versehenen Titel in der folgenden Liste verwiesen.

- B a e r, J. G., Les helminthes des vertbres. Relations phylogoniques entre leur evolution et celle de leurs h6tes. Ann. Sei. Franche-Comte, Besancon, 2. 1947, 99-113.
- , Ecology of animal parasites. Illinois Press Urbana, 1952.
- , Aspectes ecologiques de la repartition des parasites chez leurs h6tes. Wiadomsci Parazytol. 7, (4/6). 1961, 671-686.

- *Cameron, T. W., I-host specificity and the evolution of helminthic parasites. in Dawes: Advances parasitology, New York, 2. 1964, 1-34.
- *Chabaud, A. G., Essai d'interpretation phyletique des cycles evolutifs chez les Nematodes parasites de vertebres. Ann. Parasit. hum., comp., Paris, 30. 1955, 83-126.
Specificite parasitaire chez les lematodes parasites de vertebres. Un. Int. Sei. Biol. Ser. B, 32. 1957, 230-243.
- Chitwood, B. G., and Chitwood, M. G., An introduction to nematology. Baltimore. 1950.
- Christie, J. R., The role of the uematologist. in: Sasser and Jenkins: Iematology. Univ. N. Carolina Press. 1960.
- Dollfus, R. Ph., Liste des Nematelminthes connus à l'etat fossile. Comt. rend. Soc. geol. France 6. 1950, 82-84.
- *Dougherty, E. C., Evolution of zooparasitic groups in the phylum Nematoda. with Special reference to host-distribution. J. Parasitol., Lancaster 37. 1951, 353-378.
- Eichler, W. D., Korrelationen in der Stammesentwicklung von Wirten und Parasiten. Ztschr. Parasitenkunde 12. 1942, 94.
- , Evolutionsfragen der Wirtsspezifität. Biol. Zentralbl. 67. 1948, 373-406.
- Ewers, W. H., An analysis of the molluscan hosts of the trematodes of birds and mammals and some speculations on host specificity. Parasitology 54. 1964, 571-578.
- Gubanov, I., *Placentonema gigantissima* (Crassicaudidae/Filaroidea) aus der Plazenta des Pottwals. Doklady Acad. Sei. USSR 77. 1951, 1123-1125.
- Heindl-Mengert, H., Die Nematoden im Schleimfluß lebender Laubbäume. Sitzungsber. physik.-med. Soz. Erlangen 77. 1956, 158-176.
- *Ingles, W. G., Patterns of evolution in parasitic nematodes. In: Evolution of parasites. Blackwell Scientific Publications, Oxford 1965, 79-124.
- Joyeux, Ch., et Baer, J. G., Les rapports des Helmiuthes et de leurs hôtes. Biol. Méd. Paris 40. 1951, 230-261.
- Körner, H., Die Nematodenfauna des vergehenden Holzes. Zool. Jahrb., Jbt. Svst., Ökol., Geogr., Tiere 82. 1954, 245-353.
- Marcinowski, K., Parasitisch und semiparasitisch an Pflanzen lebende Nematoden. Arb. Kais. Biol. Anst. Land u. Forstwirt. 7. 1910, 1-191.
- Mengert, H., Nematoden und Schnecken. Ztschr. Morph. Ökol. Tiere 41. 1953, 311 bis 349.
- Meyl, A. H., Beiträge zur Kenntnis der Nematodenfauna vulkanisch erhitzter Biotope. Ztschr. Morph. Ökol. Tiere 42. 1954, 421-448.
- Michajlow, W., Evolutional problems of parasitology. Wiadomsci Parazytol. 5, (4/5). 1959, 407-426.
- Osch, G., Die Bedeutung der Osmoregulation und des Winkverhaltens für freilebende Nematoden. Ztschr. Morph. Ökol. Tiere 41. 1952, 54-77.
Über die Vergesellschaftung von Nematoden und Crustaceen. Zool. Anz. 155. 1955, 253-262.
- , Die Praeadaptiou freilebender Nematoden an den Parasitismus. Zool. Anz. (Suppl.) 19. 1956, 391-396.
- *-, Die Wirtskreiserweiterung bei parasitischen Nematoden und die sie bedingenden biologisch-ökologischen Faktoren. Ztschr. Parasitenkunde 17. 1957, 437-489.
- , Beiträge zur Morphologie, Ökologie und Phylogenie der Ascaridoidea. Parallelen in der Evolution von Parasit und Wirt. Ztschr. Parasitenkunde 18. 1958 a, 479-572.
Die Bursa und Schwanzstrukturen und ihre Aberrationen bei den Strongylina. Ztschr. Morph. Ökol. Tiere 46. 1958 b, 571-635.

- , Systematische, morphologische und parasitophyletische Studien an parasitischen Oxyuroidea exotischer Diplopoden. Zool. Jahrb., Abt. Syst., Ökol., Geogr., Tiere 87. 1960, 395-440.
- * - Das Praeadaptionsphänomen und seine Bedeutung für die Evolution. Zool. Anz. 169. 1962, 14-49.
- * - , Morphological, biological and ecological considerations in the phylogeny of parasitic nematodes. in: E. C. Dougherty, Z. N. Brown, E. D. Hanson and W. D. Hartmann: The lower metazoa, comparative biology and phylogeny. Univ. California Press Los Angeles, 1963, 282-302.
- , Parasitismus und Evolution. Naturwiss. Rundschau, 18. 1965, 189-196.
- Remane, A., Zum Problem der Radiation. Zool. Anz. 173. 1964, 92-95.
- Rühm, W., Die Nematoden als Kommensalen, Halbparasiten und Parasiten der Insekten. Dtsch. Entomol. Tag Hamburg 1953. 1954, 168-184.
- , Die Nematoden der Ipiden. Parasitol. Sehr.reihe, Jena 6. 1956, 1-437.
- Sachs, H. G., Die Nematodenfauna der Rinderexkremete. Zool. Jahrb., Abt. Syst., Ökol., Geogr., Tiere 79. 1950, 211-271.
- *Stammer, H. J., ökologische Wechselbeziehungen zwischen Insekten und anderen Tiergruppen. Ber. 7. Wandervers. Dtsch. Entomol. Berlin, 1955, 12-61.
- , Die Parasiten deutscher Kleinsäuger. Zool. Anz. (Suppl.) 19. 1956, 326-390.
- , Gedanken zu den parasitophyletischen Regeln und zur Evolution der Parasiten. Zool. Anz. 159. 1957, 255-267.
- , Protozoen und Würmer als Parasiten in Insekten. Dtsch. Entomol. Ztschr. N. F. 9. 1962, 441-460.
- Stunkard, H. W., Life histories and systematics of parasitic worms. Syst. Zool. 2. 1953, 7-18.
- , Host specificity and parallel evolution of parasitic flatworms. Ztschr. Tropenmed., Parasitol. 8. 1957, 254-263.
- *Sziadat, L., Geschichte, Anwendung und einige Folgerungen aus den parasitogenetischen Regeln. Ztschr. Parasitenkunde 17. 1956, 237-268.
- Taylor, A. E. R., Host-parasite relationships in invertebrate hosts. Blackwell Scientific Publications, Oxford 1964/VII.
- Völk, J., Die Nematodenfauna der Regenwürmer und aasbesuchenden Käfer. Zool. Jahrb., Abt. Syst., Ökol., Geogr., Tiere 79. 1950, 1-79.
- Wacheck, F., Die entoparasitischen Tylenchiden. Parasitol. Sehr.reihe, Jena, H. 3. 1955, 1-119.
- Wallace, H. R., The bionomics of free-living stages of zooparasitic and phytoparasitic nematodes - a critical survey. Helmiuthol. Abstr. 30. 1961, 1-22.
- *Weich, H. E., Entomophilic nematodes. Annual Review of Entomology 10. 1965, 275-302.

S. A. GERLACH,
 Institut für Meeresforschung in Bremerhaven

Bemerkungen zur Phylogenie der Nematoden

Mit zwei Anhängen: 1. Klassifikation der Oxystominidae, 2. Das Männchen von *Onchulus longicaudatus* Cobb, 1920

Die Phylogenie der Nematoden ist noch immer rätselhaft, sowohl die Verwandtschaft der Nematoden zu anderen Tierstämmen als auch die Beziehungen der verschiedenen Ordnungen und Familien der Nematoden zueinander. Das hat zwei Gründe: einmal präsentieren die Nematoden einen einheitlichen Grundbauplan in vielfältigen kleinen Variationen. Zahlreich treten Konvergenzen auf, sind aber zum Teil sehr schwer zu erkennen, da nur wenige Merkmale für taxionomische Zwecke zur Verfügung stehen, und De Coninck (1951) geht soweit, von einem frivolen Spiel der Natur mit oberflächlichen Merkmalen zu sprechen. Zum anderen sind gerade die freilebenden Nematoden bisher nur lückenhaft bekannt, und die schlichteste taxionomische Bearbeitung steckt noch in den Anfängen. Während des vergangenen Jahrhunderts waren es jeweils höchstens sechs Spezialkenner, die gleichzeitig Veröffentlichungen systematischer Art über freilebende Meeres-Nematoden herausgebracht haben. Wie bescheiden die so erzielten Ergebnisse allein in quantitativer Hinsicht sind, mag dadurch dokumentiert werden, daß ich selbst bisher mehr als 330 Arten freilebender Meeres-Nematoden als neu für die Wissenschaft beschrieben habe; das entspricht fast einem Zehntel der liberhaupt bekannten Arten.

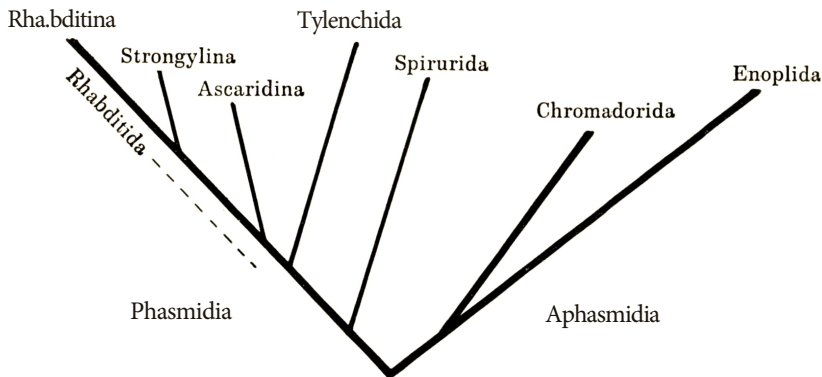


Abb. 1. Stammbaumschema der Nematoden nach Dougherty.

Eine Intensivierung dieser Arbeit erscheint also geboten, und von ihr dürften besonders Erkenntnisse über die Phylogenie der Nematoden zu erwarten sein. Es geht ja darum, unter den Nematoden die Formen zu finden, die ursprüngliche Merkmale bewahrt haben und sich damit für einen Vergleich mit anderen Aschelminthen eignen. Daß parasitische Nematoden, auch pflanzenparasitische, von freilebenden Formen abstammen, wird wohl kaum bestritten: Verschiedene Reihen lassen sich aufzeigen, in denen der Übergang zum Parasitismus erfolgt ist; ein Stammbaumschema einfacher Art hat Dougherty (1951) gegeben (Abb. 1). Gerade unter den freilebenden Nematoden wird man die Arten zu suchen haben, die dem Ursprung der Nematoden nahestehen.

Welche Formen aber kommen dafür in Frage? Hier stehen sich zwei Ansichten gegenüber:

1. Marine Nematoden sind ursprünglich. - Alles Leben s t a = t aus dem Meere, und wenn von einer Tiergruppe marine und nicht-marine Vertreter existieren, dann sind es häufig die marinen, die primitive Zustände vertreten. Gastrotrichen werden als den Nematoden am nächsten verwandt angesehen (R e m a n e 1949, I l y m a n 1951, K a e s t n e r 1954), die marinen Macrodasyoidea sind hier eher den Nematoden vergleichbar als die Chaetonotoidea. Auch sonstige nicht-parasitäre Gruppen unter den Aschelminthen (Priapulida, Kinorhyncha) sind marin¹⁾. Daß marine Nematoden ursprünglich sind, hat seinen Niederschlag gefunden in dem System, welches seit F i l i p j e v (1918) von den meisten Bearbeitern der Meeresnematoden bevorzugt worden ist; P l a t o n o v a (1964) bezeichnet die Leptosomatidae als primitivste Nematodenfamilie.

2. Terrestrische Nematoden sind ursprünglich. - Auch diese entgegengesetzte Ansicht ist bereits früh vertreten worden (vgl. die Diskussion bei R a u t h e r 1930), insbesondere im Hinblick auf eine vermutete Abstammung der Nematoden von oder parallel mit den Arthropoden. Aber auch unabhängig von dieser Theorie hat S t e i n e r (1917) in Anbetracht der Lebensräume, in denen Nematoden vorkommen, für einen terrestrischen Ursprung gestimmt. B. G. und M. B. C h i t w o o d (1950) kommen bei der Bemühung, einen primitiven Typus unter den Nematoden zu finden, auf die Gattungen *Plectus* und *Rhabditis*: beides sind terrestrische Gattungen. Dementsprechend haben die Bearbeiter von Boden-Nematoden und pflanzenparasitischen Nematoden ein System entwickelt, welches die Aphasmidia an das Ende stellt.

System I	System II
marine Formen	terrestrische Formen
primitiv	primitiv
E n o p l i d a	T y l e n c h i d a
Enoploidea	R h a b d i t i d a
Tripyloidea	T e r a t o c e p h a l i d a
Dorylaimoidea	A r a e o l a i m i d a
Mermithoidea	D e s m o s c o l e c i d a
Trichuroidea	M o n h y s t e r i d a
Dioctophymatoidea	C h r o m a d o r i d a
C h r o m a d o r i d a	E n o p l i d a
Chromadoroidea	D o r y l a i m i d a
Desmodoroidea	T r i c h o s y r i n g i d a
Desmoscoleoidea	D i o c t o p h y m a t i d a
Axonolaimoidea	
Plectoidea	
Monhysteroidea	
R h a b d i t i d a	
T y l e n c h i d a	

¹⁾ Während der Drucklegung erschien: D e C o n i n c k, L. A. P., Systematique des Nematodes. In: G r a s s e, Traite de Zoologie Band 4 (2). 1965. Dort wird ein Überblick über die historische Entwicklung des Nematodensystems gegeben.

Die *Chitwood's* (1950) haben konkrete Vorstellungen erarbeitet, wie nach ihrer Ansicht ein Nematode mit ursprünglichen Merkmalen aussehen könnte. Diese Form müßte Merkmale von Rhabditidae und Plectidae miteinander verbinden, und es ist in der Tat frappierend, in welchem Maße sich Vertreter beider Familien ohnehin gleichen; ob *Teratocephalus* und *Euteratocephalus* Rhabditidae oder Plectidae sind, ist bis heute nicht entschieden, und *Goodey* (1963) bildet für die beiden Gattungen eine eigene Ordnung, die Teratocephalida, welche zwischen Rhabditida und Chromadorida steht. Auf die Rhabditidae müßten dann die parasitischen Formen (wenigstens in der Mehrzahl) zurückgeführt werden, auf die Plectidae alle freilebenden Chromadorida und Enoplida.

An und für sich ist es möglich, daß die Ähnlichkeit zwischen *Rhabditis* und *Plectus* auf der konvergenten Entwicklung einiger Merkmale insbesondere von Mundhöhle und Ösophagus beruht, ohne daß eine engere Verwandtschaft besteht, und diese Ansicht wird neuerdings von *Maggenti* (1963) vertreten. Beim gegenwärtigen Stand der Dinge ist es aber schwer, einen solchen Einwand gegen die Hypothese von *Chitwood* mit eindeutigen Argumenten zu führen. Ebenso schwer aber ist es zu beweisen, daß die Theorie von *Chitwood* zu Recht besteht; zu gering sind noch unsere anatomisch-morphologischen Kenntnisse. Als Arbeitshypothese möchte ich die Theorie der *Chitwoods* akzeptieren und versuchen, wenigstens in Ansätzen ein System der freilebenden Nematoden auf die basale Formengruppe *Rhabditis-Plectus* hin auszurichten.

Dabei beschränke ich mich auf die Aphasmidia und kann dann ausgehen von einem Typus, wie er einmal von der größtenteils limnisch-terrestrischen Plectidae, andererseits von den größtenteils marinen Leptolaimidae (*Aphanolaimidae*, *Halaphanolaimidae*, *Camacolaimidae*, *Haliplectinae*) repräsentiert wird. Beide Familien werden als Plectoidea zusammengefaßt.

Typische Arten der Plectoidea haben eine ausgebildete Mundröhre. Die Röhre ist in verschiedener Weise mit Muskulatur umkleidet, und am Hinterende der

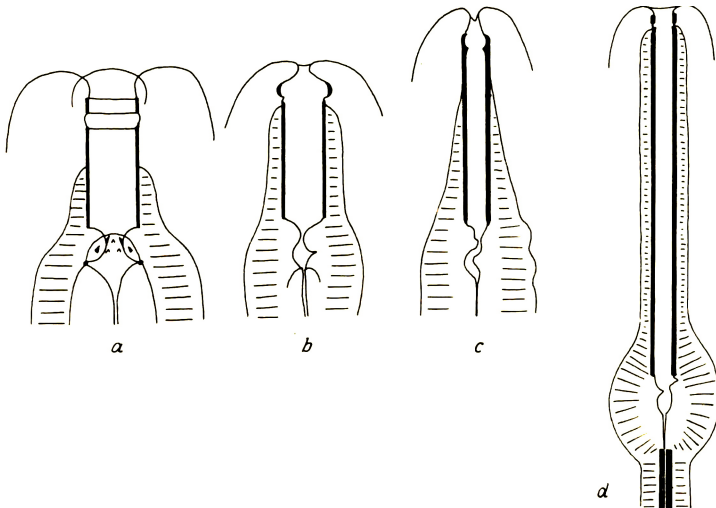


Abb. 2. Vergleichende Darstellung der Mundhöhle bei (a) *Rhabditis*, (b) *Anaplectus granulosus*, (c) *Cynura papillata* und (d) *Haliplectus*. Aus *Gerlach* 1963.

Röhre erweitert sich die Muskulatur zu einem mehr oder weniger deutlichen Pharyngealbulbus, in dessen Mitte das Lumen des Ösophagus unregelmäßige Strukturen aufweist; diese Strukturen haben mitunter zahnartigen Charakter. Nach hinten setzt sich der Ösophagus zylindrisch fort und endet mit Bulben verschiedener Art (Abb. 2).

Die Mundöffnung wird von sechs Lippen umgeben, die jeweils eine Lippenpapille tragen. An der Basis der Lippen steht ein Kranz von ebenfalls sechs Kopfpapillen, hinter den Lippen steht ein Kranz von vier Kopfborsten. Die Seitenorgane sind entweder einfach kreisförmig oder handspiegelförmig, doch kommen mannigfaltige Abweichungen vor, von denen Abb. 4 einen Eindruck gibt.

Beim Männchen sind mediane ventrale Präanalorgane vorhanden, entweder als einfache Poren, oder als cuticulare Röhren, welche die Ausführungsgänge von Haftdrüsen sind.

Ich habe bereits in einer früheren Arbeit (Gerlach 1963) versucht, vom Typus der Plectoidea die Mundhöhle der Axonolaimoidea und Monhysteroidea herzuleiten oder doch zumindest eine Formenreihe aufzustellen, welche die verschiedenen Familien miteinander verbindet (Abb. 3). Die röhrenförmige Mundhöhle der Plectoidea wird teils verkürzt, teils reduziert, so daß auch Formen in diese Reihen gehören, die scheinbar keine Mundhöhle besitzen. In der gleichen Arbeit habe ich es für wahrscheinlich erklärt, daß auch die Chromadoroidea und Desmodoroidea mit ihrer zahnbewehrten Mundhöhle in den Vergleich mit den Plectoidea einbezogen werden können. Am Hinterende der Mundröhre findet sich ja auch bei manchen Plectoidea (und auch bei Rhabditidae) eine „Übergangsstelle“, wo das Lumen des „Ösophagus“ unregelmäßig, teilweise zahnförmig geformt ist. Diese Stelle mit ihrer Tendenz zu umfangreicher Muskelbildung möchte ich gleichsetzen mit jener Region der Mundhöhle von Chromadoroidea und Desnodoroidea, welche die Mundhöhlenzähne trägt. Die Mundhöhle etwa von *Microlaimus* kann als eine primitive Ausprägung gelten, die am leichtesten den Vergleich mit den Plectoidea zuläßt.

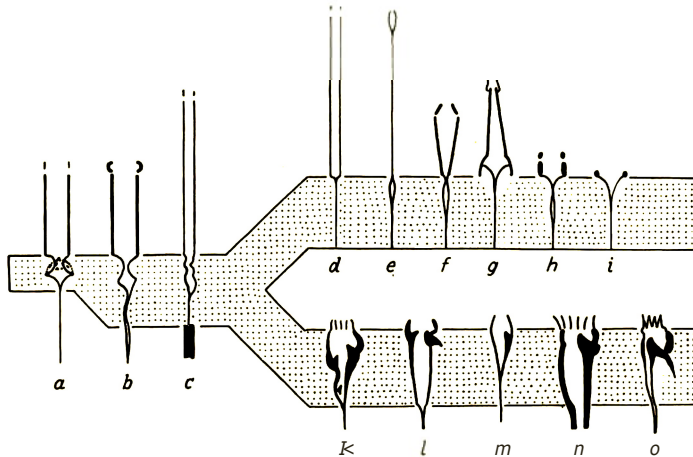


Abb. 3. Homologieverhältnisse der Mundhöhlen-Strukturen innerhalb der Chromaclorida. a *Rhabditis*, b *Anaplectus*, c *Haliplectus*, d *Leptolaimus*, e *Araeolaimus*, f *Axonolaimus*, g *Siphonolaimus*, h *Metalinhomoëus*, i *Theristus*, k *Microlaimus*, l *Ethmolaimus*, m *Spirinia*, n *Metachromadora*, o *Allgeniella*. Aus Gerlach 1963.

Im einzelnen bedarf diese Hypothese der Mundhöhlenhomologien noch der Untermuerung, und es muß an Hand anderer Organsysteme geprüft werden, ob die aufgestellte morphologische Reihe Parallelen findet. Die Ableitung der verschiedenen Formen schleifenförmiger, spiraler und kreisförmiger Seitenorgane wenigstens von dem ohnehin recht variablen Typus der Plectoidea bereitet kaum Schwierigkeiten (vgl. Schuurmans Stekhoven und de Coninck 1933).

Innerhalb der Chromadorida gibt es Formen mit drei Kränzen von Kopfsinnesorganen in der Stellung $6 + 6 + 4$ und solche mit zwei Kränzen von $6 + 10$ Borsten oder Papillen. Bei einem Vergleich ist leicht ersichtlich, daß im zweiten Falle die 10 Borsten des hinteren Kranzes sich durch die Vereinigung von $6 + 4$ ergeben. Interessant ist nun, daß diese Vereinigung von zwei Kränzen zu einem, oder besser, die Vorverlagerung des hintersten Kranzes ein evolutiver Prozeß ist, welcher sich sicher mehrfach innerhalb der Chromadorida vollzogen hat (Beispiele: *Achromadora* - *Paracyatholaimus*, *Microlaimus* - *Bojbolaimus*, *Sabatieric*, - *Metacomesoma*, *Neodirronadora* - *Nygmatoindius*, *Metalinhomoeus* - *Paralinhomoeus*). Wo immer in einer Familie Vertreter mit der Anordnung $6 + 4$ neben solchen mit 10 Kopfborsten vorkommen, ist es mehr als wahrscheinlich, daß $6 + 4$ die ursprüngliche Anordnung ist. Verallgemeinert man diese Feststellung, dann wird man Familien mit der Anordnung $6 + 4$ als ursprünglich, solche mit 10 Kopfborsten als stärker abgeleitet betrachten.

Ich möchte es geradezu als einen „trend“ in der Evolution freilebender Nematoden bezeichnen, daß postlabiale Borsten nach vorn in den Kranz der Kopfsinnesorgane einbezogen werden; das gilt nicht nur für die 4 Borsten des hinteren Kranzes, sondern auch für noch weiter hinten in der Halsregion liegende Halsborsten, die beispielsweise bei Desmodoridae (*Metadiromadora*, *Sigmophora*), Axonolaimidae (*Odontophora*), Comesomatidae (*Comesoma*), Linhomoeidae (*Anticyclus*) und Monhysteridae (*Steineria*, *Cobbia*) in der Form subcephaler Borsten weit nach vorn auf den Kopf rücken, so daß es oft nur mit einer sehr genauen Analyse möglich ist zu unterscheiden, was echte Kopfborsten, was Subcephalborsten sind.

Kopfsinnesorgane in der Anordnung $6 + 6 + 4$ sind also primitiv (vgl. auch de Coninck 1951), und dieses Merkmal bietet die Möglichkeit, nun auch bei der zweiten Ordnung der freilebenden Nematoden, bei den Enoplida wahrscheinlich primitive Gruppen herauszustellen.

Bei der Mehrzahl der Enoplida ist ein Kranz von 6 Lippenpapillen und ein weiterer von 10 Kopfborsten vorhanden, diese Familien sind darum, wenn die vorangestellten Erörterungen richtig sind, abgeleitet: Leptosomatidae, Lauratonematidae, Phanodermatidae, Enoplidae, Oncholaimidae, Eurystominidae, Enchelidiidae, um nur marine Gruppen zu nennen. Vielfach ist die Zuordnung einzelner Gattungen zu einer der genannten Familien noch unsicher, und auch in der morphologischen Deutung von Strukturen vor allem des Vorderendes sind viele Fragen noch offen (Clark 1961, Inglis 1964); darauf möchte ich hier nicht näher eingehen.

Bei Oxystominidae, Tripylidae und Onchulidae jedoch gibt es Nematoden in der Gruppe der Enoplida, die sich durch die Anordnung der Kopfsinnesorgane nach der Formel $6 + 6 + 4$ auszeichnen. Häufig sind die vier Borsten des hintersten Kopfborstenkranzes weit von den vorderen Borsten- oder Papillenkränzen

getrennt; sie liegen oft sogar noch hinter den Seitenorganen. So kommt es, daß diese vier Kopfborsten von vielen Beobachtern gar nicht als Kopfborsten erkannt worden sind, sondern für Halsborsten gehalten wurden. Ihr ganz regelmäßiges Auftreten in immer der gleichen Anordnung und ihre Vorverlagerung bei Oxystominidae (etwa bei *Halalaimus*-Arten) und Tripylidae sind aber der Beweis dafür, daß es sich tatsächlich um Homologa des hintersten Kopfborstenkranzes der Chromadorida handelt. Herrn Dr. Riemann verdanke ich im übrigen die Mitteilung, daß bei juvenilen Exemplaren von *Tobrilus longus* die Anordnung $6 + 6 + 4$ ist, wogegen erwachsene Tiere $6 + 10$ Kopfsinnesorgane haben. Der Prozeß der Vorverlagerung von Kopfsinnesorganen, den ich als weit verbreiteten „trend“ in der Phylogenie verschiedener Nematodenfamilien bezeichnet habe, spiegelt sich bei *Tobrilus* also in der Ontogenie wider.

Ich möchte hier besonders auf die marinen Oxystominidae eingehen, welche übrigens auch nach Inglis (1964) eine primitive Stellung innerhalb der Enoplida haben. Diese Oxystominidae zeichnen sich nicht nur durch die Stellung $6 + 6 + 4$ der Kopfsinnesorgane aus, sondern darüber hinaus durch eine von Gattung zu Gattung sehr unterschiedliche Ausprägung der Seitenorgane (Abb. 5).

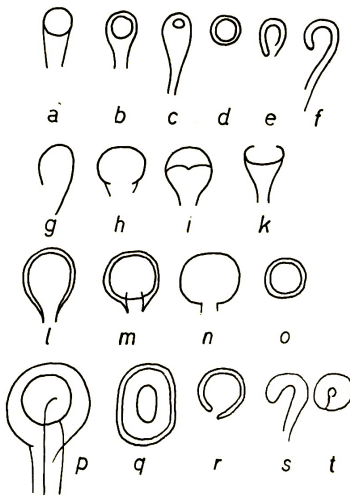


Abb. 4. Form der Seitenorgane bei den Plectoidea: a-f *Plectus*, g-k *Chronogaster*, l-p *Leptolaimus*, q-r *Aphanolaimus*, s-t *Anonidius*.

Die Grundform scheint eine rundliche oder ovale Öffnung zu sein, welche von einem hufeisenförmigen, hinten offenen Cuticularwall umgeben ist. Es fällt auf, daß ein ganz ähnliches, als handspiegelförmig bezeichnetes Seitenorgan weit verbreitet bei den Plectoidea ist (Abb. 4). Eine Vielfalt verschiedener Seitenorganformen hat sich innerhalb der Oxystominidae aus dieser Grundform entwickelt, nicht nur taschenförmige, wie sie ja allgemein für Enoplida charakteristisch sein sollten, sondern auch kreisförmige und einfache Spiralen (*Cytolaimiwn*, *Halanonidius*). Insbesondere ist merkwürdig, daß innerhalb der Gattung *Trefusia*, ja innerhalb bestimmter *Trefusia*-Arten Unterschiede in der Ausprägung der Seitenorgane zwischen Männchen, Weibchen und Jungtieren auftreten, wie sie eigentlich diagnostisch zur Trennung von Chromadorida und Enoplida herangezogen werden

(Abb. 5 q + r). Näheres über die systematische Gliederung der Oxystominidae wird im Anhang I gebracht.

Alles dieses spricht sehr dafür, in den Oxystominidae primitive Enoplida zu sehen, deren Platz in einem Stammbaum der Nematoden nahe der Basis des Enoplida-Astes ist. Im übrigen bestehen enge Beziehungen zwischen *Trefusia* (Oxystominidae) und *Tripyla* (Tripylidae), die so weit gehen, daß es schwierig ist, durchgehende Unterscheidungsmerkmale aufzuzählen, woran man Oxysto-

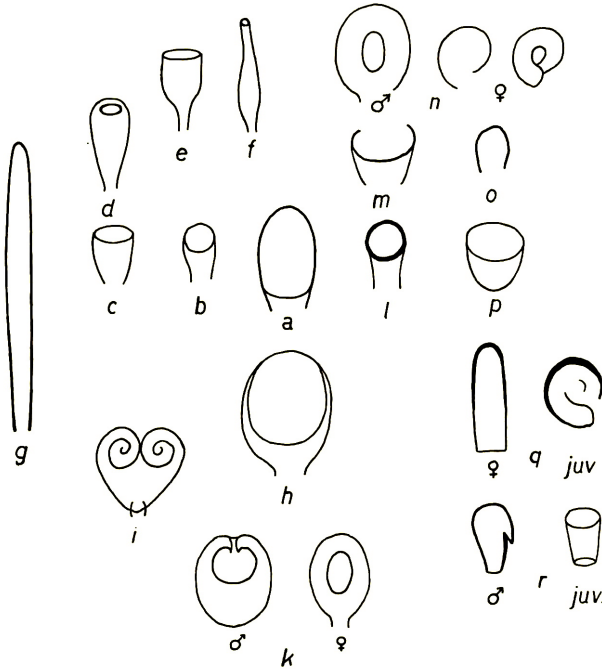


Abb. 5. Form der Seitenorgane bei den Oxystominidae: a-c *Oxystomina*, d *Adorus*, e *Amphidelus*, f *Alaimus*, g *Halalaimus*, h *Litinium brasiliense*, i *Litinium aequale*, k *Litinium bananum*, l *Halanondius*, m *Maldit>ea*, n *Cytolaimiun*, o *Porocoma*, p *Trefusia*, q *Trefusia varians*, r *Trefusict conica*.

minidae und Tripylidae unterscheiden könnte. Hier lassen sich ferner die Tripyloididae (z. B. *Tripyloides*, *Bathylaimus*) ableiten, Formen mit 10 Kopfborsten in einem Kranz und mit spiralgigen Seitenorganen, deren Einordnung in bisherige Nematodensysteme schon immer Schwierigkeiten machte.

Vermutlich lassen sich hier auch die Onchulidae anschließen (z.B. *Onchulus* Cobb 1920, *Stenondiulits* Schneider 1940, *Limondiulus* Andrassy 1963), die eine kräftige, zahntragende Mundhöhle aufweisen, in der Anordnung von Kopfborsten und Seitenorgan jedoch primitiv sind. Inwieweit hiermit auch Mononchidae verwandt sind, und in welcher Weise sich die höher entwickelten marinen Familien der Enoplida und die Dorylaimina sich entwickelt haben, kann hier nicht erörtert und muß noch erarbeitet werden.

C l a r k (1961) unterscheidet bei den freilebenden Enoplida folgende Unterordnungen: Dorylaimina, Alaimina und Enoplina, letztere wiederum in die Enoploidea und die Tripyloidea geteilt. Zu den Tripyloidea sind bald diese, bald jene Familien und Gattungen der freilebenden Nematoden gerechnet worden, und I n g l i s (1964) betrachtet die Gruppe überhaupt als überflüssig. Mir erscheint es praktisch, die Tripyloidea als eine Sammelgruppe für wahrscheinlich primitive Enoplida zu betrachten, ein Gegenstück zu den Plectoidea unter den Chromadorida. Zu den Tripyloidea gehören dann als Kerngruppe Tripylidae, Onchulidae und Oxystominidae; vielleicht wird es sich als praktisch erweisen, Tripyloididae, Mononchidae und andere Familien mit einzubeziehen, doch soll diese Diskussion hier nicht durchgeführt werden.

Auf die Ähnlichkeiten in der Form der Seitenorgane zwischen Oxystominidae und Plectoidea ist bereits hingewiesen worden. Den röhrenförmigen Bau der Mundhöhle, der für so viele Plectoidea charakteristisch ist, findet man bei den Oxystominidae nicht wieder. Bei Oxystominidae ist die Mundhöhle entweder unscheinbar, wahrscheinlich reduziert, oder aber in einer Weise ausgebildet, etwa bei *Cytolairniurn* und *J-Jalanondius*, die noch der näheren Analyse bedarf. *Tripyla* besitzt auch keine richtige Mundhöhle, jedoch ist eine Unterbrechung im Verlauf des Ösophageallumens auffällig, etwa eine Kopfbreite hinter dem Vorderende. Hier sind verschiedentlich zahnähnliche Strukturen abgebildet worden, und vielleicht besteht über *Tripyla* die Möglichkeit, zahnbewehrte Mundhöhlen (etwa *Tobrilus*, *Tripylodes*, *Ondiulus*) mit dem röhrenförmigen Typ der Plectoidea zu homologisieren.

In diesem Zusammenhang muß die Aufmerksamkeit auf die merkwürdige Gattung *Cryptondius* Cobb (1913) gelenkt werden (Abb. 6), den Vertreter einer eigenen Familie Cryptonchidae, welche bislang zu den Enoplida gerechnet wurde und wie diese typisch taschenförmige Seitenorgane besitzt. Die Mundhöhle von *Cryptonchus* jedoch gleicht bis in Details der Mundhöhle typischer Plectidae und Leptolaimidae; sie ist röhrenförmig und besitzt am Hinterende eine „Übergangsstelle“ mit Zahnbildungen. Konnten B. G. und M. B. C h i t w o o d (1950) mit gutem Grund *Plectus* „the aphasmedian version of *Rhabditis*“ nennen, so kann man mit dem gleichen Recht *Cryptondius* als „the enoplid version of *Plectus*“ bezeichnen. Bewertet man den Bau der Seitenorgane, dann gehört *Cryptonchus* zu den Enoplida, sonst aber könnte die Gattung ihren Platz in den Plectoidea haben.

Es gibt noch mehr Fälle, wo nicht klar ist, ob eine Form zu den Enoplida oder Chromadorida gestellt werden muß (z.B. *Bastiania* de Man). Darauf hat schon C h i t w o o d hingewiesen und das ist ein weiteres Argument für die Theorie, daß Plectoidea und Tripyloidea Basisgruppen sind, die einerseits mit den von ihnen abzweigenden Familien der Chromadorida bzw. der Enoplida, andererseits auch miteinander näher verwandt sind. In Zukunft wird man ein Auge auf solche Merkmale haben müssen, die wohl bei Vertretern der Plectoidea und Tripyloidea, weniger aber bei höher entwickelten Vertretern der freilebenden Nematoden ausgebildet sind: es können das Primitivmerkmale sein. Ob es ein Zufall ist, daß eine kräftig sklerotisierte Schwanzkapsel größerer Ausdehnung einerseits bei *Cynura*, andererseits bei *Thalassolairnus* vorkommt? Oder daß gerade bei Gattungen aus wahrscheinlich primitiven Familien die Reihe ventraler präanaler Kopulationspapillen sich bis in die Halsregion nach vorn fortsetzt? So ist es bei

Deontolaimus, *Anondius*, *Aphanolaimus*, *Cytolaimiwn*, *Halanonchits*, *Tripyla*, *Prismatolaimus* und *Onchulus* (vergl. die Beschreibung des Männchens von *Onchulus longicaudatus* im Anhang II).

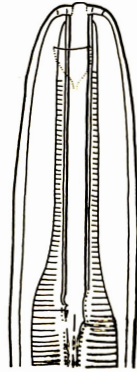


Abb. 6. Vorderende von *Crijptondius* (nach Go o d e y).

Nimmt man die Theorie von Chitwood (1950), daß der Organisationstyp *Rhabditis* - *Plectus* primitive Züge aufweist, als Arbeitshypothese, dann läßt sich der Ansatz für ein System der freilebenden Nematoden gewinnen (Abb. 7). Unter den für primitiv erachteten Nematodenfamilien sind solche, die in limnisch-terrestrischen Lebensräumen vorkommen (Plectidae, Cryptonchidae, Tripylidae, Onchulidae) ebenso wie solche, die überwiegend im Meer beheimatet sind (Leptolaimidae, Oxystominidae). Die alte Frage, ob die Nematoden marinen oder terrestrischen Ursprungs sind, kann darum so einfach nicht beantwortet werden. Auffällig ist, daß auch die marinen Familien limnische Vertreter besitzen (*Halanolaimus*, *Alaimus*) und im übrigen stark im Küstengrundwasser, in Salzwiesen und im Mangrovegebiet vertreten sind (*Deontolaimus*, *Cynura*, *Haliplectus*, *Halanonchus*, *Anondius*). Der Schluß, daß die Nematoden als Gruppe dem Grenzbereich zwischen Land und Meer entstammen, liegt nahe; von einem Beweis dieser Hypothese jedoch sind wir noch weit entfernt.

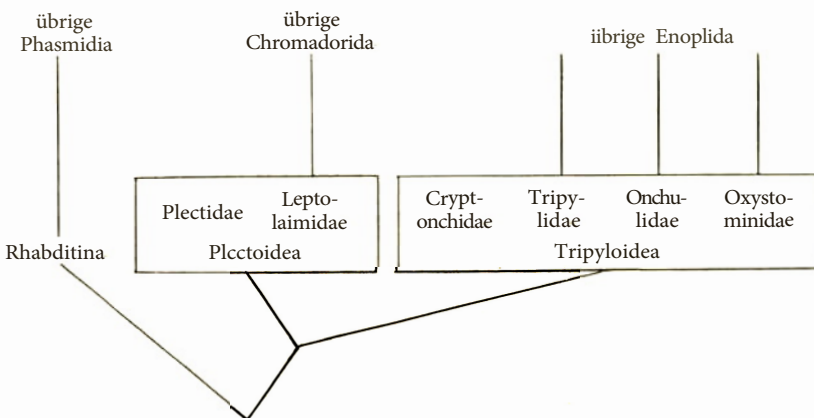


Abb. 7. Schematische Darstellung vermuteter verwandtschaftlicher Beziehungen bei primitiven Familien freilebender Aphasmidia.

Anhang!

Die Klassifikation der Oxystominidae Chitwood 1935
(Filipjev 1918)

Innerhalb der Oxystominidae lassen sich mindestens fünf Gruppen von Gattungen unterscheiden, denen hiennit der Rang von Unterfamilien zuerkannt werden soll:

1. Oxystomininae Chitwood 1935 (Filipjev 1918)
Gattungen: *Oxystomina* Filipjev 1918
Adorus Cobb in Thorne 1939
Litinium Cobb 1920
Wieseria Gerlach 1956
Porocoma Cobb 1920
2. I-falalaimin:ie de Coninck 1965
I-Jalalaimits de Man 1888
3. Alaiminae Micoletzky 1922
Gattungen: *Alaimus* de Man 1880
Amphidelus Thorne 1939

Die systematische Stellung der limnisch-terrestrischen Gattungen *Alaimus* und *Amphidelus* war bisher ganz unklar; sie wurden entweder als Anhang an die Dorylaimina geführt, oder aber in eine eigene Unterordnung Alaimina gestellt.

Wenn man sowohl Vertreter der Alaiminae als auch der Oxystomininae gesehen hat, dann wird auf den ersten Blick deutlich, daß hier engere verwandtschaftliche Bindungen bestehen müssen. Innerhalb der Gattung *Oxystomina* zeigt die Unter-gattung *Nemella* ein Seitenorgan von geringer Ausdehnung, welches durch die bei *Adams* vorhandene Form (vgl. Gerlach 1957) unmittelbar mit *Amphidelus* verbunden ist. Bei *Alaimus* dagegen sind die Seitenorgane kleine, runde Poren (Abb. 8), und möglicherweise handelt es sich um eine Reduktionserscheinung, wie ja überhaupt viele Merkmale bei Alaiminae nur rudimentär entwickelt sind (Mundhöhle, Kopfsinnesorgane und Spicularapparat). Gerade die borstentragenden Kegelpapillen präanal beim Männchen sind aber ganz ähnlich wie bei vielen

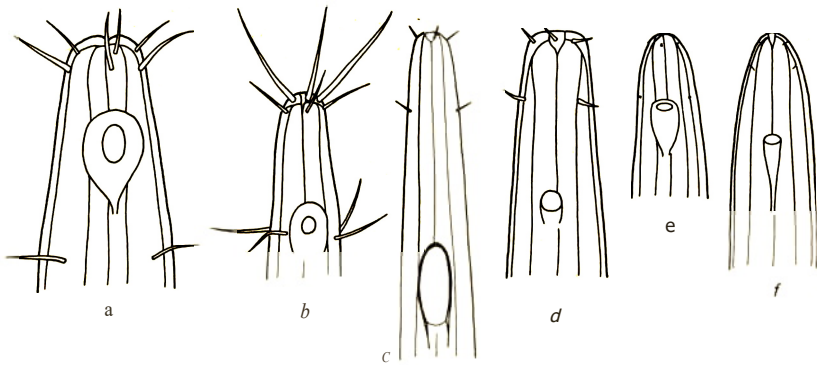


Abb. 8 Vorderende von Oxystominidae I a *Litinium bananum*, b *Wieseria clavata* (nach Gerlach), c *Oxystomina elongata* (nach De Man), d *Oxystomina alpatovi*, e *Adorus tenuis* (nach Gerlach), f *Amphidelus elegans* (nach Andrássy).

Oxystomininae, und das gleiche gilt für die Tendenz, den vorderen Ast des weiblichen Geschlechtsapparates zu reduzieren und die Vulva weit nach vorn zu verlagern.

Die Ähnlichkeit zwischen *Alaimus* und *Amphidelus* einerseits, *Oxystomina* und *Adorus* andererseits ist so groß, daß konsequenterweise beide Gruppen vereinigt werden müssen. Ich schlage vor, die Alaimiliae als Unterfamilie der Oxystominae zu führen.

4. Trefusiinae subfam. nov.

Gattungen: *Trefusia* de Man 1893

Cytolaimium Cobb 1920 (*Rhabdocoma* Cobb 1920 ist wahrscheinlich synonym)

Halanonchus Cobb 1920

Während Oxystomininae und Alaiminae eine starke Verlängerung und Versmälnerung der vorderen Halsregion aufweisen, ist das bei der Verwandtschaftsgruppe von *Trefusia* nicht der Fall. Die Tiere besitzen ein plumpes, gedrungenes

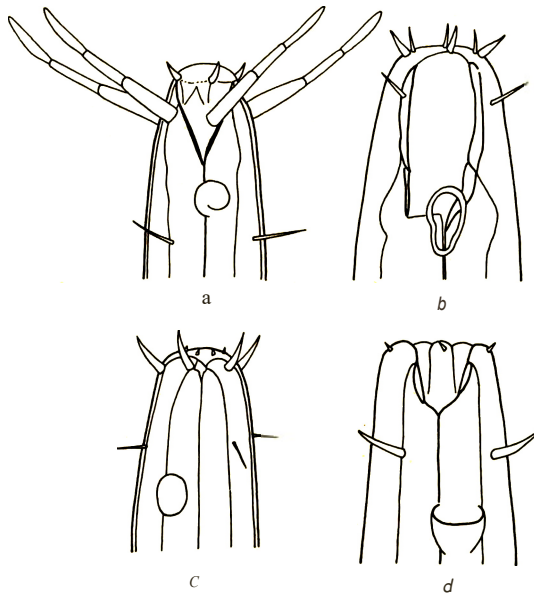


Abb. 9. Vorderende von Oxystominidae II. a *Rhabdocoma articulatum*, b *Halanondius bullatus* (nach Gerlach), c *Trefusia longispiculosa* (Original, Zeichnung nach Exemplar aus der Kieler Bucht, Breitgrund, 20.6.1949), d *Maldivea xar-ifae* (nach Gerlach).

Vorderende und einen meist sehr langen, nur wenig verjüngten und vielfach bei fixierten Tieren aufgeknäuelten oder aufgerollten Schwanz. Die Kopfborsten, wenigstens die sechs Borsten des mittleren Kranzes, sind sehr kräftig und zeigen Ansätze einer Segmentierung in jeweils drei Abschnitten. Die Seitenorgane zeigen Übergänge zwischen hufeisenförmigem, taschenförmigem und spiraligem Bau (Abb. 9).

Durch diese Merkmale heben sich die Gattungen *Trefitsia* und *Cytolaimium* hinreichend hervor, um sie in einer eigenen Unterfamilie zusammenzufassen. Dieser Unterfamilie kommt bei phylogenetischen Spekulationen eine große Bedeutung zu, weil enge verwandtschaftliche Beziehungen zu Tripyloididae und Tripylidae bestehen.

J-lalanonchus unterscheidet sich durch eine sehr große, faßförmige Mundhöhle. Vermutlich aber ist auch *J-lalanonchus* auf einen Typus wie *Cytolaimium* zurückzuführen und findet am besten Platz in den Trefusiinae.

5. Paroxystomininae de Coninck 1965

Gattungen: *Paroxystomina* Micoletzky 1922
Maldivea Gerlach 1962

Die systematische Stellung dieser Gattungen bleibt bislang noch etwas unsicher, und die Zuordnung zu den Oxystominidac hat vielleicht nur provisorischen Charakter.

A n h a n g I I

Das Männchen von *Ondiulus longicaudatus* Cobb, 1920

Die Art *Ondiulus longicaudatus* war bisher allein im weiblichen Geschlecht bekannt; sie ist von Cobb (1920) beschrieben worden aus Bodenmaterial zwischen den Wurzeln lebender Pflanzen, welche aus Brasilien in die USA eingeführt worden waren. Der locus typicus ist damit nicht eindeutig bekannt.

Am 13.1.1955 hatte ich Gelegenheit, am Ufer des Rio Para (Brasilien, Amazonasgebiet, Ortschaft Icoaraci 17 km nördlich von Belem) eine Probe aus dem Grundwasser-Biotop zu sammeln. Etwa einen Meter entfernt von der Wasserlinie grub ich ein Loch und traf 15 cm unter der Oberfläche zwischen Steinen, Kies und Lehm das Grundwasser an. Der betreffende Bereich des Flusses ist wenigstens zur Trockenzeit gelegentlichem Brackwassereinfluß unterworfen. Außer Nematoden wurden angetroffen Polychaeten, Oligochaeten, Copepoden und Milben: in dieser Probe wurde *Thermobathynella amyxi* Siewing 1956 entdeckt, ein subterranean Krebs aus der Gruppe der Syncarida-Bathynellacea (vgl. Gerlach und Siewing 1956).

Von *Ondiulus longicaudatus* kamen zahlreiche Exemplare vor. Hier soll die Beschreibung des Männchens gegeben werden:

· - 91 280 M 1000. 1530 fⁱ, a = 31, b = 5,5; c = 2,9.
cf. 28 36 43 49 40 ·

Die Cuticula ist sehr fein quergestreift. Die dicken Lippenborsten sind 7 µ lang, die sechs vorderen Kopfborsten 23 µ; sie erreichen damit 80 % der Kopfbreite. Weit getrennt von diesen Borsten folgt hinter der Mundhöhle ein dritter Kranz von vier schlanken Kopfborsten. Dicht dahinter (66 µ von vorn) liegen die Seitenorgane. Die Mundhöhle ist 25 µ tief; dem kräftigen Dorsalzahn gegenüber stehen zwei kleine spitze Subventralzähne. Der Spicularapparat ist kompliziert gebaut, seine Struktur konnte in Einzelheiten nicht analysiert werden. Die Spicula sind 41 µ lang. Eine ventrale Reihe von 32 kompliziert gebauten Präanalorganen ist vorhanden, die sich über den ganzen Körper ziehen. Die beiden vordersten Organe sind kleiner und einfacher gebaut als die übrigen, das vorderste liegt auf einer Höhe mit dem hinteren Kopfborstenkranz. Der Schwanz ist 13 Anallängen lang (Abb. 10).

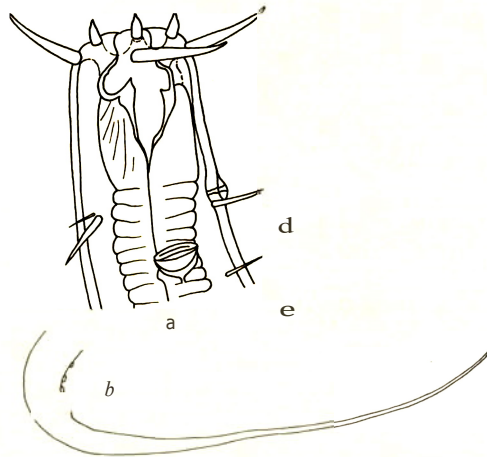


Abb. 10. *Ondwltis longicaudatus* Cobb, 1920: a Kopf, b Schwanz, c Spicularapparat, d und e Präanalpapille in zurückgezogenem und vorgestrecktem Zustand.

Zusammenfassung

Aufbauend auf der Arbeitshypothese, daß *Plectus* und *Rhabditis* jeweils Repräsentanten ursprünglicher Nematoden darstellen (Chitwood) und in Fortführung früherer Untersuchungen über Entwicklungstendenzen bei Chromadorida (Gerlach) wird versucht, innerhalb der Enoplida primitive Familien zu erkennen. Als Kriterium für eine primitive Organisation wird die Anordnung $6 + 6 + 4$ der Kopfsinnesorgane gewertet (de Coninck). Diese Anordnung kommt bei Vertretern der Oxystominidae, Tripylidae und Onchulidae vor; es wird darum vorgeschlagen, diese Familien in der Überfamilie der Tripyloidea zusammenzufassen und den Plectoidea gegenüberzustellen, welche als Basisgruppe der Chromadorida gelten.

Merkmale und Klassifikation der Oxystominidae werden diskutiert (Anhang II), ebenso die Beziehungen, welche diese Familie zu anderen Enoplida und zu Plectoidea hat. Die Alaimidea werden in die Oxystominidae eingeschlossen und erhalten den Status einer Unterfamilie. Eine Unterfamilie wird neu aufgestellt:

Trefusiinae subfam. nov.

Weiter wird die Aufmerksamkeit gerichtet auf Merkmale, welche wohl bei bestimmten Vertretern der Plectoidea und Tripyloidea, nicht aber bei anderen Nematoden auftreten. Ein solches Merkmal ist die Ausdehnung der ventralen Reihe männlicher Kopulationspapillen bis zur Kopfregion hin. Es wird die Beschreibung des Männchens von *Ondiulus longicaudatus* Cobb aus Brasilien gegeben (Anhang II), als ein weiteres Beispiel für dieses Merkmal.

Summary

On the basis of Chitwood's hypothesis, that *Plectus* and *Rhabditis* are primitive and also on the results of earlier investigations on the phylogeny of Chromadorida the present paper nominates primitive families in the Enoplida. Primitive organisation is judged by the $6 + 6 + 4$ arrangement of cepalic sens

organs (de Coninck). This arrangement occurs in the Oxystominidae, Tripyloidae and Onchulidae; it is suggested to join these families to the superfamily Tripyloidea, and to regard the Tripyloidea as the basic group of the Enoplida in the same way as the Plectoidea are regarded as the basic group of the Chromadorida.

Characters and classification of the Oxystominidae are discussed (see appendix I) as well as the relationships of this family to other Enoplida and to Plectoidea. The family Alaimidae is made a part of the Oxystominidae. A new subfamily is erected:

Trefusiinae subfam. nov.

Further attention has been given to characters which occur in some Plectoidea and Tripyloidea, but not in other nematode taxa. One of the characters used is the distribution of the row of ventral papillae in the male, which may extend from the anus to the cephalic region. This character occurs in the male of *Onchulus longicaudatus* Cobb from Brasil, described in appendix II.

Literatur

- Chitwood, B. G., and Chitwood, M. B., An introduction to nematology. Baltimore (2. Aufl.), 1950.
- Cobb, N. A., One hundred new nemas: type species of 100 new genera. Contrib. Sei. Nematology 9. 1920, 217-344.
- Clark, W. C., A revised classification of the order Enoplida (Nematoda). New Zealand J. Sei. 4. 1961, 123-150.
- de Coninck, L. A. P., Les relations de symetrie, regissant la distribution des organes sensibles anterieurs chez les Nematodes. Ann. Soc. R. Zool. Belgique 81. 1951, 25-32.
- Dougherty, E. C., Evolution of zooparasitic groups in the phylum Nematoda. T. Parasitol., Lancaster 37. 1951, 353-378.
- Filipjev, I. N., Freilebende marine Nematoden aus der Umgebung von Sebastopol. Trav. Lab. Zool. et de la Stat. Bio!. Scbastopol (2) 4. 1918, 614 pp. (russisch).
- Gerlach, S. A., Marine Nematoden aus dem Mangrove-Gebiet von Cananea (Brasilianische Meeres-Nematoden III). Abh. math.-naturw. Kl. Akad. Wiss. Literatur, 1957, 129-176.
- , Die Gattung Haliplectus (Chromadorida, Leptolaimidae), zugleich ein Beitrag zur Morphologie und Phylogenie der Nematoden. Zool. Anz. 171. 1963, 96-113.
- , and Siewing, R., A Bathynellid from the New World. Nature, London 177. 1956, 289.
- Goodey, T., Soil and freshwater nematodes. London-New York (2. Aufl.) 1963.
- Hyman, L., The Invertebrates Vol. III. New York-Toronto-London 1951.
- Inglis, W. G., The marine Enoplida (Nematoda): a comparative study of the head. Bull. Brät. Mus (Nat. Hist.), Zoology 11. 1964, 265-376.
- Kaestner, A., Lehrbuch der Speziellen Zoologie, Teil 1. Jena-Stuttgart 1954.
- Maggenti, A. R., Comparative Morphology in Nemic Phylogeny. In: Dougherty ed., The Lower Metazoa, Berkeley 1963, 273-282.
- Platonova, T. A., Die Familie Leptosomatidae (Enoplida) - die primitivste Gruppe der Nematoden. Material zur wissenschaftlichen Konferenz der gesamtrossischen Gesellschaft für Helminthologie. Moskva Nov.-Dez. 1964, Teil 2. 1964, 64-67, (russisch).

- Rauther, M, Nematodes. In: Kükenthal-Krumbach, Handbuch der Zoologie, Band 2. 1930.
- Remane, A., Porifera-Coelenterata-Vermes-Tentaculata. In: Bertalanffy, Handbuch der Biologie, Band 6. Konstanz 1949.
- Schuurman Stekhoveit, J. H., und de Coninck, L. A. P., Morphologische Fragen zur Systematik der freilebenden Nematoden. Verh. dtsch. zool. Ges., Leipzig 35. 1933, 138-143.
- Steiner, G., Über das Verhältnis der marinen freilebenden Nematoden zu denen des Süßwassers und des Landes. Biol. Zentralbl. 37. 1917, 196-210.

D. STURHAN,

Biologische Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft,
 Institut für Hackfruchtkrankheiten und Nematodenforschung, Münster (Westf.).

Rassen bei phytoparasitären Nematoden

Die Systematik oder Taxonomie ist bestrebt, die Vielzahl der Lebewesen zu erfassen, zu klassifizieren und verwandtschaftliche sowie phylogenetische Beziehungen darzustellen. In dem entwickelten Klassifikationssystem stellt die Spezies, die Art, die wichtigste taxonomische Kategorie dar, doch hat der Taxonom sich ebenso mit den kollektiven Kategorien (Genera, Familien, Ordnungen usw.) wie mit intraspezifischen Kategorien (Subspezies = Unterarten oder Rassen) zu befassen. Die Systematik führt mit zunehmender Erforschung der Tiergruppen zur Erfassung sämtlicher Arten bis zu ihrer Aufgliederung in Subspezies. Am weitesten fortgeschritten ist diese Entwicklung bei gut bekannten Tiergruppen, wie den Vögeln, den Säugetieren und manchen Insektengruppen, wo die binäre Nomenklatur durch Benennung von Rassen teilweise auf die trinominale erweitert worden ist.

Auf dem Gebiet der Nematologie stehen wir gegenwärtig im wesentlichen noch in einem frühen Stadium der Taxonomie und sind in erster Linie mit der Beschreibung neuer Arten, z. T. auch noch neuer Gattungen, beschäftigt. Die Beschreibung und Klassifizierung der Nematodenarten erfolgt fast ausschließlich auf der Basis morphologischer Verschiedenheiten. Solch eine Klassifikation, die auf der Morphologie basiert, macht Gebrauch von den Lücken zwischen den Arten. Mit wachsender Zahl beschriebener Arten werden diese Lücken immer weiter aufgefüllt, die Unterschiede zwischen den Arten werden zunehmend unbedeutender, bis schließlich die Artgrenzen verschwimmen und die Gültigkeit der Artdefinitionen fraglich erscheinen kann.

In solchen Grenzfällen, wenn also Tiere sehr ähnlich einer bekannten Art sind, jedoch mit ihr nicht ganz identisch, erhebt sich die Frage: Wie sind die geringen erkennbaren Unterschiede zu interpretieren? Können die beobachteten Abweichungen als morphologischer Ausdruck spezifischer Verschiedenheit gelten, oder sind sie Ausdruck intraspezifischer - phänotypischer oder genotypischer - Variabilität?

Wie Untersuchungen an einer größeren Anzahl Nematodenarten gezeigt haben, ist die morphologische Variabilität zum Teil sehr beachtlich. Dies gilt in besonderem Maße für die zähl- und meßbaren Merkmale, die bei dem Mangel an deutlichen spezifischen Charakteristika zur Artentrennung bei den Nematoden stark berücksichtigt werden.

Als Beispiele für die Variabilität nichtmetrischer Merkmale seien nur folgende genannt: Der Schwanz von *Xivhinema diversicaudatum* (Micoletzky 1927) und *X. vuittenezi* Luc et al. 1964 ist in der Regel durch ein charakteristisches aufgesetztes Endspitzchen besonders gekennzeichnet. Er kann jedoch gelegentlich - wie bei anderen Arten - auch völlig gerundet sein. Bei *Diplogaster lheritieri* (heute: *Pristionchus lheritieri* [Maupas 1919]) und bei der zunächst *D. biforrnis* benannten Art (Zunonym zu *Pristionchus maupasi* [Potts 1910]) kommen nebeneinander in denselben Populationen zwei morphologisch stark unterschiedene, durch keine "bergänge verbundene Typen der Muncillöhle vor. Die Ausbildung

des Mundhöhlentyps, des für die Systematik der Diplogasteriden wichtigsten Organs, ist genetisch bedingt.

Während die Variabilität einerseits „innere Ursachen“ hat, so kann sie aber auch durch verschiedene Umweltfaktoren induziert oder verstärkt werden. Solche modifikative Einwirkung ist bekannt von der Temperatur und der Ernährung.

Niedere Temperaturen führten bei *Tridiodorus* spec. bzw. *T. diristiei* Allen 1957 mit einer Verlängerung des Lebenszyklus zu einer Zunahme der Körpergröße von Larven wie Adulten (Rohde and Jenkins 1957, Malek, Jenkins and Powers 1965). Nach Untersuchungen an *Panagrellus silusiae* (de Man 1913) und Beobachtungen an anderen Nematoden scheinen - zumindest bei einigen Arten - hohe Temperaturen geringere Körperlängen zu bewirken, niedrige dagegen größere (de Coninck 1962).

Besonders groß ist der Einfluß der Ernährung. Ludwig (1938) konnte bei seinen Untersuchungen über die Variabilität von *Rhabditis teres* (= *Pelodera teres* Schneider 1866) unter veränderten Ernährungsbedingungen einen beträchtlichen Einfluß der Nahrungskonzentration sowie verschiedener Chemikalien und Pflanzensäfte in Nährböden auf die absoluten wie relativen Körperdimensionen nachzuweisen. Ernährungsbedingte Modifikation konnte Osche (1952) verhältnismäßig leicht bei mehreren *Rhabditis*-Arten unter ungünstigen Ernährungsbedingungen auslösen, wobei mit abweichender Ausbildung der Schwanzform, der Mundhöhle und Lippenregion Merkmale betroffen waren, die als Art- und sogar als Untergattungscharakteristika gewertet werden. Goodey (1952) untersuchte den Einfluß der Wirtspflanzen auf die Körperdimensionen von *Ditylendius destructor* Thorne 1945 und fand dabei viele signifikante Unterschiede in den metrischen Werten zwischen Populationen von verschiedenen Wirten. Bei derselben Nematodenart kam Wu (1960) zu ähnlichen Ergebnissen, während Bird und Mai (1965) bei *Tridiodorus diristiei* einen deutlichen Einfluß der Wirtsarten auf die Stachelnänge, Körperlänge und Körperbreite ermittelten.

Unter schlechten Ernährungsbedingungen kann die Anzahl der Männchen sinken, wie dies u. a. von Osche (1952) bei Rhabditiden festgestellt wurde, oder es können ungünstige Entwicklungsbedingungen (z. B. als Folge einer Übervölkerung) - beobachtet von Ellenby (1954), Triantaphyllou (1960) und Lindhardt (1961) bei *Heterodera* und *Meloidogyne* - gerade Männchenbildung induzieren und so das normale Geschlechtsverhältnis verschieben. Nach den Untersuchungen von Triantaphyllou (l. c.) an *Meloidogyne incognita* (Kofoid and White 1919) erfolgte bei vielen weiblichen Larven II eine Geschlechtsumkehr und eine Weiterentwicklung zu Männchen mit zwei Gonaden, während die normalen Männchen nur eine Gonade besitzen. Die Anzahl der Gonaden, die in vielen Fällen als Art- und als Gattungsmerkmal gewertet wird, wurde hier also durch Umwelteinflüsse variiert.

Diese wenigen Beispiele genügen, die Schwierigkeiten aufzuzeigen, denen die Systematik gegenübersteht, wenn sie Arten, Rassen usw. ausschließlich morphologisch zu definieren sucht, wie dies früher fast ausnahmslos geschehen ist. Die sogenannte Neue Systematik nun sucht die Organismen in ihrer Gesamterscheinung zu fassen. Sie faßt den Artbegriff biologisch, wobei sie neben der Morphologie auch biologische, physiologische, ökologische, ethologische, biogeographische, cytologische und genetische Tatbestände mit berücksichtigt. Als ent-

scheidende Bedingung für die Trennung von Arten wird die generative Isolation angesehen. Die wohl am allgemeinsten akzeptierte und am meisten befriedigende Artdefinition lautet nach Mayr, Linzey und U singer (1953): Die Art ist eine Gruppe sich tatsächlich oder potentiell fruchtbar miteinander kreuzender natürlicher Populationen, die generativ von anderen solchen Gruppen isoliert ist.

Es braucht nicht besonders betont zu werden, daß einer konsequenten Anwendung der Prinzipien der Neuen Systematik große Schwierigkeiten entgegenstehen, besonders hinsichtlich des entscheidenden physiologisch-genetischen Kriteriums, das sich ohnehin nur auf sich sexuell fortpflanzende Tiere anwenden läßt. Immerhin mögen sich zumindest einige Fakten finden lassen, an denen geprüft werden kann, ob ein auf der Morphologie aufgebautes Klassifikationssystem auch tatsächlich die natürlichen Verwandtschaftsbeziehungen widerspiegelt.

Triantaphyllou und Hirschman (1964) diskutieren die Möglichkeit, eventuell ähnliche parthenogenetische Nematodenarten einer Evolutionsreihe als Subspezies in einer „kollektiven“ parthenogenetischen Art zusammenzufassen.

Nicht weniger schwierig als der Artbegriff ist der Rassenbegriff zu definieren. Am allgemeinsten läßt sich die Rasse wohl als geographisch, ökologisch oder physiologisch gesonderte Individuengruppe innerhalb einer Art bezeichnen, die sich von anderen Gruppen genetisch unterscheidet. Die häufig gebrauchte Bezeichnung „Biotypus“ schließlich sollte nur für reine Linien verwendet werden, also homozygote Individuengruppen, innerhalb derer individuelle Verschiedenheiten ausschließlich umweltbedingt sind.

Für den, der sich mit nematologischen Fragen befaßt, sei es wissenschaftlicher wie praktischer Art, ist es nun sehr wichtig zu wissen, in welche Kategorie seine nematoden einzuordnen sind, ob es sich um selbständige Arten oder nur um Rassen handelt. Da sich in der Praxis das Hauptkriterium der fruchtbaren Kreuzung nur selten anwenden läßt, werden bei als ausreichend empfundenen morphologischer Verschiedenheit - also mehr oder weniger subjektiv -, wenn außerdem noch geographische oder ökologische Sonderung hinzukommt, zumeist neue Arten beschrieben und keine Subspezies benannt. Obgleich das nomenklatorische Chaos dadurch weiter wächst, ist es doch später leichter zu synonymisieren, als eine kollektive Art in selbständige Arten aufzulösen. Man denke nur an *Heterodera marioni* und all die Untersuchungen, die nach der Aufspaltung in die zahlreichen *Meloidogyne*-Arten wieder aufgeführt werden mußten.

Eine Aufstellung und Benennung von Rassen ist eigentlich nur möglich, wenn der genetische Zusammenhang geklärt ist, d. h. wenn sie untereinander fruchtbar kreuzbar sind und sich auch die Nachkommen als fertil erwiesen haben.

Mit dieser allgemeinen Einführung habe ich versucht, einen kleinen Einblick in das Problem „Rasse und Art“ zu geben, wenigstens insoweit es für unsere Betrachtungen hier von Interesse ist. Es wird nun auch verständlich, daß bei den Nematoden noch nicht viele Rassen beschrieben sein können, da ja erst ein Bruchteil der tatsächlich vorkommenden Arten bekannt ist und wir über die Variabilität, geographische Verbreitung, Genetik usw. erst herzlich wenig wissen. Was man früher bei etlichen Arten als Subspezies, Varietäten oder Formen glaubte ansehen zu können, erwies sich dann nach fortschreitender Erweiterung unserer Kenntnisse zumeist als gute Arten oder als Extreme innerhalb der normalen natürlichen

Variationsbreite seiner Art. So wurden z. B. von *Eudorylaimus carteri* (Bastian 1865) sechs verschiedene Subspezies, vier Varietäten und eine Form benannt, von denen heute keine mehr anerkannt wird, oder von *Heteroclera sdiaditii* Schmidt 1871 die Subspezies bzw. Varietäten *minor*, *maior*, *galeopsidis*, *rostochiensis* und *trifolii* - heute sämtlich selbständige Arten.

Nur bei sehr wenigen bodenbewohnenden Nematoden werden zur Zeit Unterarten, Varietäten oder Formen unterschieden, doch sind etliche bei zoo- und phytoparasitären Nematodenarten bekannt, bei den Phytonematoden vor allem innerhalb der Genera *Meloidogyne*, *Heterodera* und *Ditylendius*, die hier besonders besprochen werden sollen. Überwiegend handelt es sich dabei um durch abweichendes Wirtspflanzenverhalten ausgezeichnete sogenannte biologische oder physiologische Rassen, die sich morphologisch nicht trennen lassen.

1 *Meloidogyne*

Als einzige Gattung pflanzenparasitischer Nematoden werden bei *Meloidogyne*, den Wurzelgallenälchen, bei einigen Arten Subspezies auch nomenklatorisch unterschieden.

a) *Meloidogyne javanica*

Bei *Meloidogyne javanica* (Treub 1885) wurde von der Nominat-Unterart auf Grund einiger morphologischer Abweichungen von Lordell (1956) die Subspezies *M. j. bauruensis* unterschieden, die bisher lediglich vom ursprünglichen Fundort in Brasilien bekannt ist. Die Art *M. javanica* ist im übrigen kosmopolitisch verbreitet.

Daulton und Nusbäum (1962) stellten Abweichungen in der Reaktion gegenüber Extremen der Bodenfeuchtigkeit bei *M. javanica* aus Südrhodesien und Georgia, USA, fest. Martin (1958) fand Unterschiede im Wirtspflanzenverhalten zwischen einem Stamm aus Südrhodesien und einem Stamm aus Maryland. Goplen, Stanford und Allen (1959) konnten bei Testung des Verhaltens zahlreicher *javanica*-Herkünfte gegenüber Luzerne-Sorten wenigstens zwei Biotypen differenzieren, und Cobran (1958) gibt für Queensland, Australien, ebenfalls verschiedene physiologische Rassen an. Nach den Feststellungen von Muvey (1960) und Triantaphyllou (1962, 1963), die bei cytologischen Untersuchungen an *javanica*-Material verschiedener geographischer Herkunft unterschiedliche Chromosomenzahlen ermittelten, ist es augenscheinlich, daß *M. javanica* aus biologischen Gesichtspunkten nicht als wirkliche Art angesehen werden kann, sondern vielmehr als taxonomisches Wesen gelten muß.

b) *Meloidogyne arenaria*

Die Art *Meloidogyne arenaria* (Neal 1889) wird taxonomisch in die Unterarten *arenaria* und *thamesi* unterteilt. Beide Subspezies unterscheiden sich gering in einigen morphologischen Merkmalen - im wesentlichen in der Ausbildung der Cuticula-Zeichnung um Vulva und Anus - und auch dadurch, daß *M. arenaria thamesi* nicht an Erdnuß (*Aradiis hypogaea*) zu leben und sich zu vermehren vermag, während diese Pflanze ein gewöhnlicher Wirt von *M. arenaria arenaria* ist. Goffart (1957) fand jedoch Formen in der Türkei und Deutschland, die Kombinationen von Perinealtypen beider Rassen aufwiesen. Triantaphyllou (1963) konnte von mehreren morphologisch als *M. arenaria arenaria* deter-

minierten Populationen die meisten nicht auf Erdnuß vennehren, so daß auch dieses Merkmal als subspezifisches Kriterium nicht signifikant erscheint. Würde man diese Populationen aber als *thamesi* ansehen, so müßten innerhalb derselben Unterart nach den cytologischen Untersuchungsergebnissen tetra- und hexaploide Formen mit 34 bis 36 bzw. 51 bis 54 somatischen Chromosomen vertreten sein. Die zwei bei *M. arenaria* gefundenen polyploiden Formen sind auch nicht mit den zwei unterschiedenen Unterarten korreliert. Wie *M. javanica* kann nach den cytologischen Befunden auch *M. arenaria* nicht als eine wirkliche Art angesehen werden (Triantaphyllou 1963, Triantaphyllou and Hirschmann 1964).

Auf Grund abweichender Ergebnisse bei Wirtspflanzenermittlungen in Queensland nimmt Colbran (1958) ein Auftreten deutlich unterschiedener physiologischer Rassen an. Durch Untersuchung des Vermehrungspotentials auf bestimmten Differentialwirten konnte Sasser (1963) fünf Biotypen bei *M. arenaria*-Populationen verschiedener geographischer Herkunft identifizieren. Riggs und Winstead (1959) gelang es, aus *M. arenaria*-Populationen an Tomate resistenzbrechende virulente Stämme zu selektionieren.

c) *Meloidogyne incognita*

Bei *Meloidogyne incognita* (Kofoid and White 1919) wurden auf Grund geringfügiger morphologischer Abweichungen in der Cuticula-Zeichnung des Hinterendes der Weibchen die beiden Unterarten *incognita* und *acrita* unterschieden. Nach Untersuchungen von Triantaphyllou und Sasser (1960) an zahlreichen *M. incognita*-Ierkünften kommen jedoch innerhalb der Nachkommenschaft derselben isolierten Weibchen Übergänge vom *acrita*- bis zum *incognita*-Typ des Perinealmusters vor, so daß sich diese Trennung in Unterarten nicht aufrecht erhalten läßt, zumal sich auch Unterschiede in der Wirtsspezifität nicht als einheitlich erwiesen.

Zahlreiche Nachweise von Biotypen bzw. von durch ihr physiologisches Verhalten unterschiedenen Stämmen und Populationen von *M. incognita* liegen vor, u. a. hinsichtlich ihrer Reaktion gegenüber Luzerne, Baumwolle, Sojabohne, resistentem Tabak und resistenter Tomate (Allen 1952, Martin 1953, 1954, Sasser and Usbaum 1955, Martin, Newson and Jones 1956, van der Linde 1956, Hollis 1958, Dropkin 1959, Riggs and Winstead 1959, Goplen, Stanford and Allen 1959, Sasser 1963). Die unterschiedlichen Ergebnisse von Chromosomenuntersuchungen - nach Mulvey (1955) bei drei Herkünften 16 somatische Chromosomen, nach Triantaphyllou und Hirschmann (1964) bei 20 Populationen 41 bis 45 (pentaploider Satz) - lassen auch bei *M. incognita* vermuten, daß die Art zu breit definiert ist.

d) *Meloidogyne hapla*

Auch bei *Meloidogyne hapla* Chitwood 1949 konnten biologische Rassen nachgewiesen werden. Bei Untersuchungen von Goplen, Stanford und Allen (1959) in Kalifornien wurde eine gegen eine hapla-Herkunft resistente Luzerne-Züchtung stark von einer anderen befallen. Nach Gillard (1961) vermehrte sich *M. hapla* aus Belgien an Gerste, nicht jedoch eine amerikanische Population. In Australien scheinen ebenfalls unterschiedliche *hapla*-Rassen vorzukommen

(Co l b r a n 1958). Cytologische Untersuchungen von M u l v e y (1955) ergaben einen haploiden Satz von 6 und 10 Chromosomen. T r i a n t a p h y l l o u und I r s c h m a n n (1964) untersuchten 19 Populationen, von denen 16 offensichtlich tetraploid waren, mit einer haploiden Anzahl von 15 bis 17 Chromosomen. Die übrigen drei waren pentaploid mit 45 bis 46 somatischen Chromosomen. Die Unterschiede in den Chromosomenzahlen mögen auch hier anzeigen, daß mehrere Arten unter dem Namen *M. hapla* vereinigt sind.

Im ganzen gesehen ist also die Situation in dieser systematisch außerordentlich schwierigen Gattung *Meloidogyne*, in der differentialdiagnostisch verwendbare morphologische Merkmale zumeist nur mit Mühe zu finden sind, äußerst komplex und noch kaum geklärt.

2. *Heterodera*

Physiologische Rassen oder Biotypen sind auch bei einigen Arten der Gattung *Heteroclera*, den zystenbildenden Nematoden, bekannt.

a) *Heteroclera rostodiiensis*

Viel von sich reden gemacht hat in letzter Zeit von intraspezifischen Differenzierungen bei phytoparasitären Nematoden die Feststellung von Biotypen beim Kartoffelnematoden *Heteroclera rostochiensis* Wollenweber 1923. Beim Anbau widerstandsfähiger Kartoffeln im Freiland waren von D u n n e t t (1957) in Schottland erstmals aggressive Biotypen des Kartoffelnematoden gefunden worden, dann auch in England (J o n e s 1957), Holland (H u i j s m a n 1959) und Deutschland (S c h i c k und S t e l t e r 1959).

Von dem mit A bezeichneten Normaltyp von *H. rostodiiensis* wird der resistenzbrechende Biotyp B unterschieden, der sich auch an den auf *Solanum tuberosum ancligenurn*-Basis gezüchteten Kartoffelsorten vermehrt. Aus den Niederlanden wurden überdies die Biotypen C und D bekannt, die sich außer an *Solanum tuberosum* und der Subspezies *ancligenurn* auch noch an *S. Kurtzianurn* bzw. an *S. Kurtzianurn* und *S. vernei* vermehren können (K o r t 1962 und mündl. Mitt.). Untersuchungen von J o n e s und P a w e l s k a (1963) deuten auf das Vorkommen zahlreicher Biotypen in England und Wales hin. In Deutschland wurden bisher nur die Biotypen A und B nachgewiesen (S t e l t e r 1961, G o f f a r t 1962); in etwa 2-3 % aller Fälle ist hier nach S c h i c k und S t e l t e r (1959) und G o f f a r t (l. c.) mit dem Auftreten aggressiver Biotypen zu rechnen, die aber stets in Mischung mit dem Normaltypus vorkommen. Nach D u n n e t t (1957) sollen etwa 10 % der verseuchten Böden Schottlands aggressive Biotypen enthalten, nach K o r t (1962) in den Niederlanden 24 % Biotyp B, etwa 6 % die Biotypen C und D. Das Merkmal „resistenzbrechend“ scheint rezessiv zu sein (I o w a r d 1959, J o n e s 1959, C o l e and H o w a r d 1962), und es brauchen bei *H. rostodiiensis*-Populationen mit nur in geringer Anzahl vorkommenden Genen für Aggressivität erst nach langjährigem Anbau resistenter Kartoffelsorten aggressive Biotypen in Erscheinung zu treten (H u i j s m a n 1963).

J o n e s und P a w e l s k a (1963) äußern die Vermutung, daß es sich bei *Heteroclera tabacum* Lownsbey and Lownsbey 1954 lediglich um einen Biotyp des Kartoffelnematoden handeln mag. Die Bezeichnung „Rasse“ erscheint hier aber korrekter.

b) *Heterodera avenae*

Eine ähnliche, für die Resistenzzüchtung unangenehme Aufspaltung in unterschiedlich reagierende Biotypen findet sich beim Hafernematoden, *Heterodera avenae* Wollenweber 1924. Aus Dänemark, England, Wales und Irland wurden je zwei Rassen oder Biotypen beschrieben (Duggan 1958, Andersen 1959, Fiddian and Kimber 1964 u. a.). In den Niederlanden unterscheidet man sogar vier morphologisch nicht zu trennende Biotypen (A, B, C und D), die jedoch mit den dänischen nicht identisch sind (Kort, Dantuma and van Essen 1964). Das Auftreten verschiedener Biotypen des Hafernematoden konnte für Deutschland noch nicht nachgewiesen werden, doch muß mit ihrem Vorkommen gerechnet werden (Goffart 1964). Die Biotypen zeichnen sich im wesentlichen durch unterschiedliches Verhalten gegenüber verschiedenen Hafer- und Gerstensorten aus. Manche scheinen Gräser als Wirtspflanzen zu bevorzugen, wie der holländische Biotyp B (Kort 1964, Duggan 1958); Roggen z.B. wird aber von allen holländischen Biotypen befallen. Die Biotypen treten gelegentlich vermischt auf. Andersen (1965) kreuzte die dänischen Rassen 1 und 2 und stellte fest, daß die Fähigkeit, die Gerstensorte „Drost“ zu befallen, dominant vererbt wird.

Nach Cooper (1955), der eine besondere „var. *arenaria*“ unterscheidet, scheinen bei *H. avenae* auch morphologisch differenzierbare Formen vorzuliegen.

c) *Heterodera schachtii*

Beim Rübennematoden, *Heterodera schachtii* Schmidt 1871, muß nach Untersuchungen von Shepherd (1959), die bei Testung von acht englischen *schachtii*-Populationen einzelne Cysten an der sonst resistenten *Beta patellaris* fand, ebenfalls mit einem Vorkommen physiologischer Rassen gerechnet werden.

d) *Heterodera trifolii*

Nach den Vorstellungen von Triantaphyllou und Hirschmann (1964) über die Behandlung parthenogenetischer Arten ließe sich eventuell die von der diploid amphimiktischen *Heterodera schachtii* oder *H. glycines* Ichinohe 1952 abstammende Art *Heterodera trifolii* Goffart 1952 zusammen mit den nahe verwandten Arten *H. galeopsidis* Goffart 1936 und *H. lespedezae* Golden and Cobb 1963, die wie *H. trifolii* polyploid sind und sich durch obligate Parthenogenese fortpflanzen, zu einer „Kollektivart“ mit den Subspezies *trifolii*, *galeopsidis* und *lespedezae* vereinigen.

3. *Ditylenchus*

Die dritte Gattung pflanzenparasitischer Nematoden, in der bei einigen Arten intraspezifische Differenzierungen bekannt sind, ist *Ditylenchus*.

a) *Ditylenchus dipsaci*

Bei den Stock- oder Stengelälchen, *Ditylenchus dipsaci* (Kühn 1857), ist die Existenz durch abweichendes Wirtspflanzenverhalten unterschiedener biologischer oder physiologischer Rassen schon seit etlichen Jahrzehnten bekannt. Es mögen bisher an die 20 solcher morphologisch nicht zu trennender „Rassen“ genannt worden sein. Teils sind sie äußerst polyphag mit sich häufig überschneidenden Wirtsspektren, teils auf relativ wenige Pflanzen spezialisiert. So befällt z.B. die

Luzernerasse nicht Rotklee, die Weißkleerasse nicht Rotklee und Luzerne und die Rotkleerasse nicht Weißklee und Luzerne (vgl. S e i n h o r s t 1957), wohl aber alle diese Rassen andere, systematisch nicht so nahe verwandte Pflanzen, wie Sonnenblume, Sellerie, Phlox und Erbse. Inzwischen wurden mehrfach innerhalb der als einheitlich angesehenen biologischen Rassen durch unterschiedliche Wirtsbevorzugungen oder abweichendes Verhalten gegenüber resistenten Pflanzenzüchtungen ausgezeichnete Stämme bzw. Herkünfte oder Biotypen nachgewiesen, u. a. bei der Rotkleerasse (B i n g e f o r s 1957, S t u r h a n 1965 a), der Luzernerasse (S m i t h 1951, B a r k e r and S a s s e r 1959), der Haferrasse (G o o d e y and H o o p e r 1962) und der Rübenrasse (S t u r h a n 1965 a und b).

Es gelang uns bisher, sieben verschiedene Rassen fruchtbar miteinander zu kreuzen und damit die häufig angezweifelte Arteinheit von *Ditylendius dipsaci* - zumindest hinsichtlich der untersuchten Rassen - zu bestätigen bzw. erst eindeutig nachzuweisen (S t u r h a n 1964). Dmch Einbeziehung weiterer Rassen in unsere Experimente wird sich auch klären lassen, ob es sich z. B. bei *Ditylenchus phloxidis* und *D. fragariae* wirklich um selbständige Arten handelt und wie der Status der bei *Ditylendius dipsaci* noch unterschiedenen Varietäten zu beurteilen ist. Besondere Beachtung verdient die von Ackerbohnen (*Vicia faba*) beschriebene „Riesenrasse“. Verstärktes Auftreten von Mißbildungen bei den Nachkommen einer unserer Kreuzungskombinationen deutet auf genetische Unverträglichkeit hin, was ein Zeichen „beginnender Artbildung“ sein kann, hier aber eher seine Ursache im Zusammentreffen zweier entfernterer Glieder innerhalb eines Rassenkreises hat.

b) *Ditylenchus destructor*

Bei der verwandten Art *Ditylendius destructor* Thorne 1945 konnten von Hastings, B o s h e r und N e w t o n (1952) und von S m a r t und D a r l i n g (1963) Pathogenitätsunterschiede zwischen Populationen verschiedener Herkunft nachgewiesen werden, so daß also auch hier physiologisch differenzierte Rassen vorkommen. Von W u (1960) und S m a r t und D a r l i n g (l. c.) wurden mehrfach erfolgreiche Kreuzungen zwischen *Ditylendius destructor* von verschiedenen Wirtspflanzen durchgeführt.

Von den letztgenannten Autoren wird die nahe verwandte Art *Ditylenchus myceliophagus* Goodey 1958, die sie morphologisch nicht von *D. destructor* unterscheiden konnten, als physiologische Rasse dieser Art angesehen, die nicht an Kartoffeln zu parasitieren vermag. Da aber Kreuzungsversuche zwischen beiden Arten mißlingen, ist dieser Schluß allerdings nicht ganz einleuchtend. Bei einem *myceliophagus*-Weibchen wurde dabei jedoch ein Ei in der Gonade beobachtet, was darauf hindeutet, daß zumindest eine gewisse sexuelle Affinität zwischen den Arten besteht.

c) *Ditylenchus raclivicola*

Auch bei *Ditylendius raclivicola* (G r e e f f 1872) wurden Unterschiede in physiologischen Verhalten nachgewiesen. Infektionsversuche von S' J a c o b (1962) zeigten, daß eine skandinavische *radivicola*-Population Gerste stark und *Poa annua* nur wenig befiel, während eine niederländische Population *Poa annua* stark angriff und an Gerstenwurzeln nur wenige Gallen bildete. Morphologische Unterschiede zwischen den beiden Populationen konnten nicht entdeckt werden.

4. *Aphelenchoides*, *Radopholus*, *Pratylenchus*

Hinweise auf ein Vorkommen von Rassen bei anderen pflanzenparasitären Nematoden außerhalb der behandelten Gattungen *Mefoidogyne*, *1-leteroclera* und *Ditylendius* sind nur spärlich. Von Junges (1938) an *Aphelenchoides fragariae* (Ritzema Bos 1890) und *A. ritzemabosi* (Schwartz 1911) durchgeführte Wirtspflanzenuntersuchungen scheinen darauf hinzudeuten, daß auch bei den Blattälchen physiologische Differenzierungen existieren. Freilandbeobachtungen deuteten nach Ducharme und Birchfield (1956) auf das Vorkommen von drei biologischen Rassen bei *Radopholus similis* (Cobb 1893) hin. Laborversuche bestätigten die Existenz zweier Rassen, von denen eine Bananen- und Citruswurzeln parasitieren kann, die andere lediglich Bananenwurzeln. Sloatweg (1956) äußerte die Vermutung, daß auch *Pratylenchus penetrans* (Cobb 1917) mehrere verschiedene Rassen umfassen mag. Nach Loof (1960) gibt es einige Hinweise, daß auch bei *P. neglectus* (Rensch 1924) physiologische Rassen vorkommen, die morphologisch nicht differenzierbar sind. Von weiteren Arten scheint bisher nichts Entsprechendes bekannt zu sein.

Nach diesen sehr speziellen Erörterungen sollen zum Schluß noch kurz die wichtigsten Rassenbildungsvorgänge besprochen werden. Zunächst der genetische Aspekt, da die Entstehung neuer erblicher Formen hauptsächlich auf „innere Ursachen“ zurückgeht und die Rassendefinition ja das Vorkommen erblicher Verschiedenheit einschließt, die mindestens eine reinerbige Erbanlage umfassen muß.

Von den sprunghaften Änderungen der Erbmasse kommt für die Rassenbildung vor allem der Genmutation und der spontan seltener auftretenden Chromosomenmutation die ausschlaggebende Rolle zu. Daneben scheint die zur Vielfältigung des Chromosomensatzes führende Genommutation, die für die tierische Evolution im allgemeinen von geringerer Bedeutung ist, innerhalb der Nematoden auch von Wichtigkeit zu sein. Auf die vermutete Abstammung parthenogenetischer Arten von bisexualen und aus diesen die Entstehung polyploider Formen bei den Heteroderiden wurde bereits hingewiesen. Die Bastardierung von Rassen schließlich kann durch Einkombination der Gene ebenfalls zur Entstehung neuer Rassen führen. Die Ergebnisse der Wirtspflanzenuntersuchungen bei unseren Rassenkreuzungen an *Ditylenchus dipsaci* deuten darauf hin, daß hier nicht lediglich Mischrassen entstehen, sondern neue Rassen mit eigenen Merkmalen gebildet werden.

Solch eine Entstehung neuer Rassen oder Arten wie auch die Bildung von Biotypen kann polytop erfolgen, d. h. örtlich wie zeitlich voneinander unabhängig, da die entsprechenden Genkombinationen häufiger und auf vielerlei Weise zustande kommen können. So entstand z. B. in Kreuzungsexperimenten von Hirschmann (1951) aus der bisexualen Art *Diplogaster lheritieri* sogar mehrmals die morphologisch nahezu identische, aber genetisch isolierte parthenogenetische Art *Diplogaster maupasi* (syn. *D. biformis*), deren Entstehung auch in freier Natur auf diese Weise erfolgt sein dürfte.

Die Erhaltung neuer erblicher Formen hängt nun von „äußeren Gründen“ ab, einerseits von der natürlichen Auslese unter gegebenen Umweltbedingungen, andererseits von der Isolation. Schöne Beispiele für die Selektionswirkung bieten die resistenzbrechenden Biotypen. Es wird aber auch schon eine einseitige Frucht-

folge selektiv die Entwicklung bestimmter Rassen begünstigen oder aus den ein Konglomerat von Biotypen darstellenden Rassen die jeweils bestangepaßten selektionieren, so daß, was nach zunehmender Anpassung oder Spezialisierung auf neue Wirte aussieht, lediglich Folge eines Selektionsvorgangs ist.

Von den Isolationsmechanismen scheint der geographischen Isolation für die Rassen- und Artbildung bei nematoden nicht die Bedeutung zuzukommen wie bei anderen Tiergruppen, da die meisten Arten Kosmopoliten zu sein scheinen, von leichter passiver Verschleppbarkeit und geringer aktiver Migrationsfähigkeit. Gesicherte Angaben über geographische Rassen liegen daher kaum vor. Eine wesentliche Rolle spielt dagegen die ökologische oder physiologische Isolation, wobei bei den Pflanzenparasiten weniger die abweichenden Biotope als vielmehr die speziellen Biochorien ausschlaggebend sind. Besonders begünstigt wird natürlich die Entstehung neuer Formen, wenn der gesamte Lebenszyklus des Parasiten, einschließlich Kopulation und Eientwicklung, im wesentlichen im Wirt abläuft oder sogar völlig an ihn gebunden ist. Daher sind bei endoparasitischen Nematoden eher abweichende ökologische, biologische oder physiologische Rassen zu erwarten als bei den ektoparasitären und den Bodennematoden, sofern hier nicht ähnliche günstige Möglichkeiten gegeben sind, wie sie sich für saprobiontische Arten in meist nur kurze Zeit bestehenden saproben Substraten bieten.

Zu dem gesamten Problem der Rassen bei pflanzenparasitären Nematoden läßt sich abschließend sagen, daß intraspezifische Differenzierungen gar nicht selten vorzukommen scheinen - weniger in Form morphologisch unterscheidbarer Rassen als vielmehr durch Ausbildung in ihrem physiologischen Verhalten abweichender biologischer Rassen oder Biotypen -, daß wir darüber aber vorerst noch herzlich wenig wissen, daß es jedoch - allein schon aus rein praktischen Erwägungen (Resistenzzüchtung!) - sehr wichtig ist, mehr Licht in diese meist recht komplexen Erscheinungen zu bringen.

Zusammenfassung

Nach einer Darstellung der Problematik der Art- und Rassendifferenzierung bei nematoden, die durch zum Teil große morphologische Variabilität, lückenhafte Kenntnis der geographischen Verbreitung, der Genetik usw. bedingt ist, wird ein Überblick über die bei pflanzenparasitären Nematoden bekannten intraspezifischen Differenzierungen gegeben. Unterarten, Rassen und Biotypen werden vor allem bei etlichen Arten der Gattungen *Meloidogyne*, *Heterodera* und *Ditylenchus* unterschieden, während entsprechende Feststellungen von anderen Phytonematoden nur spärlich vorliegen. Überwiegend handelt es sich um durch abweichendes Wirtspflanzenverhalten ausgezeichnete biologische oder physiologische Rassen und Biotypen, selten um morphologisch trennbare Formen. Unterschiede in der Anzahl der Chromosomen stellen die Arteinheitlichkeit mehrerer *Meloidogyne*-Arten in Frage. Für die Entstehung neuer Rassen und Arten scheinen bei den Nematoden auch Genommutation und Rassenhastardierung wichtig zu sein; von den Isolationsmechanismen kommt - vor allem bei endoparasitären Arten - der ökologischen oder physiologischen Isolation eine ausschlaggebende Bedeutung zu.

Summary

After pointing out the difficulties in the differentiation of species and races in nematodes, which are mainly due to their great morphological variability and our incomplete knowledge of geographical distribution, genetics etc., a review is given on the intraspecific differentiation known in plant parasitic nematodes. Subspecies, races and biotypes are distinguished principally in several species of the genera *Meloidogyne*, *Heterodera* and *Ditylendzus*, whereas there are only a few corresponding observations on other phytonematodes. In most cases these are biological or physiological races and biotypes, distinguished by different host plant behaviour, and seldom forms, which are separated by morphological features. Variations in the chromosome number make the species unity of some *Meloidogyne* species questionable. For the formation of new races and species in nematodes genome mutation and the interbreeding of races seem to be essential, too. Of the various isolation mechanisms, ecological and physiological isolation are the most important, especially in endoparasitic species.

Literatur

- Allen, M. W., Observations on the genus *Meloidogyne* Goeldi 1887. Proc. Helminth. Soc. Wash. 19. 1952, 44-51.
- Andersen, S., Resistance of barley to various populations of the cereal root eelworm (*Heterodera major*). Nematologica 4. 1959, 91-98.
- , Heredity of race 1 or race 2 in *Heterodera avenae*. Nematologica 11. 1965, 121-121.
- Barker, K. R., and Sasser, J. N., Biology and control of the stem nematode *Ditylenchus dipsaci*. Phytopathology 49. 1959, 664-670.
- Bilgiefors, S., Studies on breeding red clover for resistance to stem nematodes. Växtodling, Uppsala 8. 1957, 1-123.
- Bird, G. W., and Mai, W. F., Plant species in relation to morphometric variation of the New York population of *Tridax dorus diristiei*. (Abstr.). Nematologica 11. 1965, 34.
- Chitwood, B. G., "Root-knot nematodes" - Part I. A revision of the genus *Meloidogyne* Goeldi, 1887. Proc. Helminth. Soc. Wash. 16. 1949, 90-104.
- , Specht, A. W., and Havis, L., Root-knot nematodes. III. Effects of *Meloidogyne incognita* and *M. javanica* on some peach rootstocks. Plant and Soil, The Hague 4. 1952, 77-95.
- Colbran, R. C., Studies of plant and soil nematodes. 2. Queensland host records of root-knot nematodes (*Meloidogyne* spp.). Queensland J. Agric. Sci. 15. 1958, 101-136.
- Coile, C. S., and Howard, H. W., Further results from a field experiment on the effect of growing resistant potatoes on a potato root eelworm (*Heterodera rostodiiensis*) population. Nematologica 7. 1962, 57-61.
- de Collinck, L., Problems of systematics and taxonomy in nematology to-day. Nematologica 7. 1962, 1-7.
- Daulton, R. A. C., and Nusbaum, C. J., The effect of soil moisture and relative humidity on the root-knot nematode *Meloidogyne javanica*. Nematologica 8. 1963, 157-168.
- Dropkin, V. H., Studies in the variability of anal plate patterns in pure lines of *Meloidogyne* spp. The root-knot nematode. Proc. Helminth. Soc. Wash. 20. 1953, 32-39.
- Varietal response of soybeans to *Meloidogyne* - a bioassay system for separating races of root-knot nematodes. Phytopathology 49. 1959, 18-23.

- Ducharne, E. P., and Birchfield, W., Physiological races of the burrowing nematode. *Phytopathology* 46. 1956, 615-616.
- Duggan, J. J., Population studies on cereal root eelworm *Heteroclera major* (O. Schmidt, 1930). *Econ. Proc. R. Dublin Soc.* 4. 1958, 103-118.
- Dunnett, J. M., Variation in pathogenicity of the potato root eelworm (*Heteroclera rostochiensis* Woll.). *Euphytica* 6. 1957, 77-89.
- Ellenby, C., Environmental determination of the sex ratio of a plant parasitic nematode. *Nature*, London 174. 1954, 1016.
- Piddian, W. E. H., and Kimber, D. S., A study of biotypes of the cereal cyst-nematode (*Heteroclera avenae* Woll.) in England and Wales. *Nematologica* 10. 1964, 631-636.
- Gillard, A., Onderzoekingen omtrent de biologie, de verspreiding en de bestrijding van wortelknobbelaaltjes (*Meloidiogyne* spp.). *Meded. Landbouwhogeschool, Opzoek. stat. Gent* 26. 1961, 515-646.
- Goffart, H., Bemerkungen zu einigen Arten der Gattung *Meloidiogyne*. *Nematologica* 2. 1957, 177-184.
Über das Auftreten aggressiver Biotypen des Kartoffelnematoden, *Heteroclera rostochiensis* Woll. *Nachrbl. dtsh. Pflschutzd., Braunschweig* 14. 1962, 101-103.
Neueste Entwicklungen der Nematodenforschung. *Proc. second trienn. Conf. Europ. Assoc. Potato Res.* 1963, 94-107.
- , Das Resistenzproblem in der Nematodenforschung. *Mitt. Biol. Bundesanst. Berlin-Dahlem* H. 111. 1964, 7-28.
- Godey, J. B., The influence of the host on the dimensions of the plant parasitic nematode *Ditylenchus clestructor*. *Ann. appl. Biol.* 39. 1952, 468-474.
- , and Hooper, D. J., Observations on the attack by *Ditylenchus clipsaci* on varieties of oats. *Nematologica* 8. 1962, 33-38.
- Goplen, B. P., Stanford, E. H., and Allen, M. W., Demonstration of physiological races within three root-knot nematode species attacking alfalfa. *Phytopathology* 49. 1959, 653-656.
- Hastings, R. J., Boshier, J. E., and Newton, W., Experimental transfers of the bulb nematode of iris, of narcissus and of hyacinth to potato. *Sci. Agric., Ottawa* 32. 1952, 304-310.
- Hirschmann, H., Über das Vorkommen zweier Mundhöhlentypen bei *Diplogaster lheritieri* Maupas und *Diplogaster biformis* n. sp. und die Entstehung dieser hermaphroditischen Art aus *Diplogaster lheritieri*. *Zool. Jahrb., Abt. Syst., Öko!, Geogr. Tiere* 80. 1951, 132-170.
- Hollis, J. P., Relations between root-knot and *Fusarium* vascular discoloration in cotton varieties. *Phytopathology* 48. 1958, 661-665.
- Howard, H. W., Biotypes of potato root eelworm in Great Britain. *Tagungsber. Dtsch. Akad. Landw. Wiss. Berlin* 20. 1959, 71-80.
- Huijsman, C. A., Resistance to the potato eelworm in *S. tuberosum* subsp. *ancligena* and its importance for potato breeding. *Netherl. J. agric. Sci., Wageningen* 6. 1959, 39-46.
The influence of resistant potato varieties on the soil population of *Heteroclera rostochiensis* Woll. II. *Nematologica* 9. 1963, 354-356.
- s'Jacob, J. J., Beobachtungen an *Ditylenchus ralicicola* (Greeff). *Nematologica* 7. 1962, 231-234.
- Jones, F. G. W., Resistance-breaking biotypes of the potato eelworm (*Heterodera rostodiiensis* Woll.). *Nematologica* 2. 1957, 185-192.
-, and Pawelska, K., The behaviour of populations of potato-root eelworm (*Heterodera rostochiensis* Woll.) towards some resistant tuberous and other *Solanum* species. *Ann. appl. Biol.* 51. 1963, 277-294.

- Junges, W., Systematik und Variabilität der pflanzenparasitischen Aphelenchen, sowie deren Verbreitung an verschiedenen Wirtspflanzen. Ztschr. Parasitenkunde 10. 1939, 559-607.
- Kort, J., De vermeerdering van biotypen van het aarclappeleystenaaltje, *Heterodera rostochiensis* Woll., op versehillende *Solanum* speeies. Meded. Lanclbouwhogescli, Opzoek. stat. Gent 27. 1962, 754-759.
- , Dantuma, G., and van Essen, A., On biotypes of the cereal-root eelworm (*Heterodem avenae*) and resistance in oats and barley. Netherl. J. Plant Path. 70. 1964, 9-17.
- van der Linde, W. J., The *Meloidogyne* problem in South Africa. Nematologia 1. 1956. 177-183.
- Lindhardt, K., Nagle undcrsogelser over infektionsgradens indflydelse på havre-årens kôll (*Heterodera major* O. Schmidt, 1930). Tidsskr. Planteavl, Kôbenhavn 64. 1961, 889-896.
- Loof, P. A. A., Taxonomie studies on the genus *Pratylenidius* (Nematoda). Netherl. J. Plant Path. 66. 1960, 29-90.
- Lordello, L. G. E., Nematoides que parasitam a soja na região de Bauru. Bragantia, Campinas (Brasil) 15. 1956, 55-64.
- Ludwig, H., Die Variabilität von *Rhabclitis teres* (A. Sehn.) unter veränderten Ernährungsbedingungen. Ztschr. wiss. Zool. (A) 151. 1938, 291-336.
- Malek, R. B., Jenkins, W. R., and Powers, E. M., Effect of temperature on growth and reproduction of *Criconeimoicles curvatum* and *Trichodorus diristiei*. (Abstr.). Nematologia 11. 1965, 42-43.
- Martill, G. C., Root-knot Nematodes (*Meloidogyne* spp.) in the Federation of Rhodesia and Nyasaland. Nematologia 3. 1958, 332-349.
- Martin, W. J., Reaction of the Deltapine 15 variety of cotton to different isolates of *Meloidogyne*. (Abstr.). Phytopathology 43. 1953, 292.
- , Parasitic races of *Meloidogyne incognita* and *M. incognita* var. *cicrila*. Plant Dis. Repr. Suppl. 227. 1954. 86-88.
- , Newson, L. D., and Jones, J. E., Relationship of nematodes to the development of *Fusarium* wilt in cotton. Phytopathology 46. 1956, 285-289.
- Mayer, E., Lillsley, G., and Usinger, R. L., Methods and principles of systematic zoology. New York and London 1953.
- Mulvey, R. H., Oogenesis in several free-living and plant-parasitic nematodes. Canad. J. Zool. 33. 1955, 295-310.
- , Oogenesis in some species of *Heteroclera* and *Meloidogyne* (Nematoda : Heteroderidae). In: Nematology - fundamentals and recent advances. Ed. by J. N. Sasser and W. R. Jenkins, Univ. North Carolina Press, Chapel Hill, 1960, pp. 323-330.
- Osehe, G., Systematik und Phylogenie der Gattung *Rhabclitis* (Nematocla). Zool. Jahrb., Abt. Syst., Ökol., Gcogr. Tiere 81. 1952, 190-280.
- , Aufgaben und Probleme der Systematik am Beispiel der Nematoden. Verh. Dtsch. Zool. Ges. Bonn 1960, 329-384.
- Riggs, R. D., and Winstead, N. N., Studies on resistance in tomato to root-knot nematodes and on the occurrence of pathogenic biotypes. Phytopathology 49. 1959, 716-724.
- Rohde, R. A., and Jenkins, W. R., Effect of temperature on the life cycle of stubby-root nematodes. (Abstr.). Phytopathology 47. 1957, 29.
- Sasser, J. N., Variation within and among species of *Meloidogyne*. (Abstr.). Phytopathology 53. 1963, 887-888.
- , and Jusbaum, C. J., Seasonal fluctuations and host specificity of root-knot nematode populations in two-year tobacco rotation plots. Phytopathology 45. 1955, 540-545.

- Schick, R., und Stelter, H., Das Auftreten aggressiver Formen des Kartoffelnematoden in der Deutschen Demokratischen Republik. Tagungsber. Dtsch. Akad. Landw.Wiss. Berlin 20. 1959, 121-129.
- Seinhorst, J. W., Some aspects of the biology and ecology of stem eelworms. Nematologica Suppl. 1. 1957, 355-361.
- Shepherd, A. M., Testing populations of beet eelworm, *Heterodera sdiaditii* Schmidt for resistance-breaking biotypes using wild beet (*Beta patellaris* Moq.) as indicator. Nature, London 183. 1959, 1141-1142.
- Slootweg, A. F. G., Root rot of bulbs caused by *Pratylenidius* and *Hoplolaimus* spp. Nematologica 1. 1956, 192-201.
- Smart, G. C., and Darling, H. M., Pathogenic variation and nutritional requirements of *Ditylenchus destructor*. Phytopathology 53. 1963, 374-381.
- Smith, O. F., Biologic races of *Ditylenchus dipsaci* on alfalfa. Phytopathology 41. 1951, 189-190.
- Stelter, H., Zur biologischen Spezialisierung des Kartoffelnematoden in Ostdeutschland. Europ. Potato J. 4. 1961, 253-259.
- Sturhan, D., Kreuzungsversuche mit biologischen Rassen des Stengelälchens (*Ditylenchus dipsaci*). Nematologica 10. 1964, 328-334.
- , Zum Problem der biologischen Rassen bei *Ditylenchus dipsaci* unter besonderer Berücksichtigung des „Riibenkopfälchens“. Mitt. Biol. Bundesanst. Berlin-Dahlem H. 115. 1965, 191-193.
- , Vergleichende Wirtspflanzenuntersuchungen an Stengelälchen (*Ditylenchus dipsaci*) aus Rüben verschiedener Herkunft. Meded. Landbouwhogescli., Opzoek. stat. Gent 30. 1965, 1468-1474.
- Triantaphyllou, A. C., Sex determination in *Meloidogyne incognita* Chitwood, 1949 and intersexuality in *M. javanica* (Treub, 1885) Chitwood, 1949. Ann. Inst. Phytopath. Benaki 3. 1960, 12-31.
- , Oogenesis in the root-knot nematode *Meloidogyne javanica*. Nematologica 7. 1962, 105-113.
- , Polyploidy and parthenogenesis in the root-knot nematode *Meloidogyne arenaria*. J. Morph. (and Physiol.), Philadelphia 113. 1963, 489-499.
- , and Sasser, J. N., Variation in perineal patterns and host specificity of *Meloidogyne incognita*. Phytopathology 50. 1960, 724-735.
- , and Hirschmann, H., Reproduction in plant and soil nematodes. Anl. Rev. Phytopathol. 2. 1964, 57-80.
- Wu, L. Y., Comparative study of *Ditylenchus destructor* Thorne, 1945 (Nematoda: Tylenchidae), from potato, bulbous iris, and *Dahlia*, with a discussion of the de Man's ratios. Canad. J. Zool. 38. 1960, 1175-1187.

L KAMPFE,

Zoologisches Institut der Universität Greifswald

Ökologische und histologische Bemerkungen zur Cystenbildung bei Nematoden

Die Bildung von Cysten ist im Tierreich ein relativ verbreitetes Phänomen, wobei eine solche Cyste eine sehr verschiedene Genese und auch sehr unterschiedliche ökologische Bedeutung haben kann. Eine besondere Vielfalt an Cystenbildungen tritt bei den Protozoen auf. Hier stellen sie vorübergehende und damit reversible Zustände im Leben der betreffenden Individuen dar. So findet man Verdauungs-, Vermehrungs-, Überdauerungs- oder Verbreitungscysten. Unter Zurücklassung einer leeren Hülle vermag das gleiche Individuum nach Beendigung der Encystierung seine Lebenstätigkeit ohne weiteres fortzusetzen.

Bei den pflanzenparasitären Nematoden, soweit sie „Cysten“ bilden, stellt dieses Stadium die Endphase in der Entwicklung der weiblichen Tiere dar, und nur diese sind in der Lage, die cystenartige Schutzhülle auszubilden. Die biologische Wirksamkeit dieser Bildung kommt nicht mehr dem sie erzeugenden Muttertier, sondern ausschließlich seiner Nachkommenschaft zugute; ihr utzergebnis für diese bleibt nach dem physiologischen Tod des Muttertieres unter Umständen 10 und mehr Jahre bestehen. Es ergeben sich gewisse Ähnlichkeiten mit bestimmten Schildläusen, bei denen ebenfalls das mütterliche Integument der Nachkommenschaft wenigstens für den nächsten Winter Schutz bietet.

Gemeinsam mit der sonst im Tierreich bekannten Bildung von Cysten ist lediglich die Bereitstellung einer widerstandsfähigen Hülle, die der Inhalt zu einem biologisch sinnvollen Zeitpunkt verlassen kann. Dieser zu schützende Inhalt wird aber schon durch die Entwicklungsstadien (Eier, Larven) der neuen Generation repräsentiert. Damit ist der Terminus „Cyste“ sicher nicht ganz korrekt und sollte durch die Bezeichnung „Brutkapsel“, die auch gelegentlich in der Literatur verwendet wird, ersetzt werden (K ä m p f e , 1961).

Das Auftreten derartiger Brutkapseln bei Nematoden ist bekanntlich systematisch gesehen sehr scharf umgrenzt: Sie kommen nur in der Familie *Heterodera* und hier wieder in der Gattung *Heterodera* Schmidt vor. Alle ihre Vertreter sind hochspezialisierte Parasiten der Wurzeln höherer Pflanzen. Eine gewisse Parallele ist auch hier wieder zu den bereits erwähnten Schildläusen zu sehen.

In der Gattung *Meloidogyne* (Goeldi) Chitwood finden sich zwar keine Brutkapseln, aber die Weibchen zeigen doch einen typisch sackförmigen Körper. Die produzierten Eier werden nicht im mütterlichen Körper zurückgehalten, sondern in den gelatinösen Eiersack kontinuierlich abgegeben. Dabei ist es interessant, daß für diese Substanz schon drei verschiedene Bildungsorte beschrieben sind, nämlich die Zellen der Uteruswand bei *Heterodera cruciferae*, die Rektaldrüsen bei *Meloidogyne* und das Exkretionssystem in der Gattung *Tylenchus* (Maggenti, 1962). Offenbar ist bei den *Meloidogyne*-Arten keine Notwendigkeit für eine Brutkapselbildung vorhanden, weil eine weitgehend entoparasitäre Lebensweise vorherrscht und damit eine Schutzwirkung durch die Pflanze selbst gegeben ist. Durch die enge Bindung an den Entoparasitismus ist ein anderer Weg in der

Evolution eingeschlagen worden. Dies zeigt sich auch in dem möglichen Wegfall der amphimiktischen zugunsten der parthenogenetischen Vermehrung und in der Schwierigkeit, die die Larven beim Eindringen in die Wurzel haben können.

Zwischen den Gattungen *Meloidogyne* und *I-leterodera* vermittelt auch in bezug auf die Brutkapselbildung die 1956 beschriebene Gattung *Meloidodera* Hannon et Esser, bei deren Weibchen das Integument zwar bereits deutlich verstärkt, aber noch nicht chemisch imprägniert und gefärbt ist. Die Eier werden in der Hülle zurückgehalten, was den Verhältnissen in der Gattung *Heterodera* entspricht, während bei *Meloidogyne* relativ hohe Eizahlen (27-120 Stück pro Tag) über eine 16 Tage dauernde Ablageperiode freigesetzt werden. Auch hinsichtlich der Reaktion des Wirtsgewebes sind ähnliche Übergänge zu bemerken.

Biologische Bedeutung der Brutkapselbildung

Die Herausbildung eines so widerstandsfähigen Gebildes, wie sie eine Ematodencyste darstellt, legt es nahe, darin in erster Linie eine Schutzmaßnahme für die umschlossenen Eier und Larven zu sehen. Die Schwierigkeit der Bekämpfung gerade der cystenbildenden Nematoden gibt dafür ein eindringliches Beispiel. Anhand eigener Untersuchungen sollen einige weitere Hinweise für die außerordentlich starke Schutzwirkung der Brutkapsel und des Cystenstadiums allgemein erläutert werden (Tab. 1). Daß dabei nicht allein die Cystenhiülle wirksam ist, sondern vielmehr die biologische Gesamtsituation des Brutkapselstadiums, soll noch näher ausgeführt werden.

Die Schutzwirkung der Brutkapsel kommt erst dadurch voll zur Geltung, daß sie sich über einen längeren Zeitraum zu erstrecken vermag, ohne daß ihr Inhalt dadurch geschädigt wird. So ist bekannt, daß Cysten noch nach über 10 Jahren infektionstüchtigen Inhalt in sich bergen können. Dies setzt voraus, daß der lebende Inhalt in dieser Zeit eine Ruhephase durchmacht. Das Vorhandensein der wirksamen Schutzhülle und das Auftreten eines weitgehend anabiotischen Zustandes der Eier und Larven sind die beiden Grundvoraussetzungen für die Funktion der Brutkapsel als Überdauerungsstadium. Tatsächlich ist die Ruhepause innerhalb einer überdauernden Brutkapsel durch eine drastische Senkung des Stoff- und Energiewechsels ihres Inhaltes bis zum Freiwerden der Larven gekennzeichnet. So verbraucht ein freigesetztes Ei die 4fache, eine freigesetzte Larve sogar die 8fache Menge an Sauerstoff, verglichen mit den in der Cyste ruhenden Stadien.

Infolge des in der Wirtspflanze ablaufenden Entwicklungszyklus können die bei anderen ematoden - etwa den Rhabditis-Verwandten - als sog. Dauerlarven fungierenden älteren Larven (L III) die Aufgabe, ungünstige Zeiten zu überstehen und der Verbreitung zu dienen, nicht mehr ausführen. Daher ist in Zusammenhang mit der Brutkapselbildung die Ruhe- und Überdauerungsphase auf ein ontogenetisch früheres Stadium vorverlegt und als biologisch zweckmäßige Kompensation auf das Ei- bzw. 2. Larvenstadium in die Cyste verlagert worden, um die Schutzwirkung des toten Muttertieres voll ausnutzen zu können. Das fakultative Einschalten eines Ruhestadiums bis zum endgültigen Freiwerden der befallsfähigen Larven stellt damit gewissermaßen eine „retardierte Geburt“ derselben dar und kann als Übergang zur Viviparie lange nach dem Tode des Muttertieres, also als „Viviparie post mortem“ aufgefaßt

Tab. 1. Wirkung ,exogener Faktoren auf freie Larven und den Brutkapselinhalt.
KN = Kartoffelnematoden, RN = Rübennematoden.

	Freie Larven	Inhalt der Brutkapseln
Temperatur	KN Pessimum ca. + 35° C RN Pessimum ca. + 40° C (Kämpfe, 1962)	+ 90° C nach 10 hin trockener Erde + 60° C nach 10 hin feuchter Erde (Engelmann, 1943) + 55° C nach 5' (Wasserbad) (Chitwood and Birchfield, 1956)
Aus-trocknung	ca. 15' auf Objektträger, ca. 5 bis 10 h auf Fließpapier tödlich (Kämpfe, 1962)	nach 1 d leichte Trockenschäden auf Fließpapier, nach 30 d noch lebender Inhalt in austrocknender Erde; kein unmittelbar schädigender Einfluß der Bodentrockenheit (Ferris and Mai, 1956)
CO ₂	6 d Einwirkung = deutliche Schäden (Kämpfe, 1962)	40 d Einwirkung = kaum Veränderungen 63 d Einwirkung = noch lebender Inhalt
Osmotische Wirkung	2mol. Lösungen senken Vitalität nach 6 h auf 25-30 00	!molare Lösungen 5 Wochen = ohne Schäden (Kämpfe, 1962) 3-4mol. Lösungen = tödliche Wirkung? (Wallace, 1956)
Licht	4-6' UV tödlich (300-400 mμ) (Fuldner, 1955)	auf Cysteninhalte ohne Wirkung
Ultraschall	LD50 nach 3 d: RN: 0,25 W/cm ² , 3 ' KN: 0,25 W/cm ² , 30'	RN: 3,00 W/cm ² , 20' ohne Schäden KN: 3,00 W/cm ² , 10' ohne Schäden (Kämpfe, 1962)
ionisierende Strahlen	KN (aktiviert): 9600 u 19 200 r Nachkommen stark geschädigt KN (inaktiv): 9600 u 19 200 r Nachkommen gering geschädigt (Weischer, 1960)	KN: 78 400 r keine durchgreifende Schädigung des Inhaltes und der Nachkommen RN: 78 400 r etwas stärker als bei KN, aber keine 100 0/oige Schädigung (Weischer, 1957)
Natürliche Feinde	zahlreiche spezielle Larvenfeinde (Bakterien, Pilze, Protozoen, Metazoen)	vergleichsweise weniger Bakterien- und Pilzfeinde, einige Metazoen

werden. Dieses beliebige Hinauszögern des Freiwerdens von Junglarven ist ein wesentliches Charakteristikum der Nematodenbrutkapsel und macht sie als Überdauerungseinrichtung erst außerordentlich wirksam. Da die Wirtspflanzen außerdem nicht kontinuierlich zur Verfügung stehen, ist die Überdauerung ungünstiger und wirtsfreier Zeiträume eine biologische Notwendigkeit, die mit Hilfe der eben

genannten Maßnahmen erfüllt wird. Damit kann sich leicht eine „quasi-obligatorische“ Ruhephase für den Brutkapselinhalt entwickeln, die nicht ohne weiteres zu unterbrechen ist, wie die Schlüpfversuche an *Heterodera rostochiensis* und *Heterodera avenae* zeigen.

In Zusammenhang mit der Kennzeichnung der Brutkapsel als Überdauerungsstadium steht auch ihre Bedeutung als **V e r b r e i t u n g s m i t t e l**. Es ist bekannt, daß die Cysten nicht nur durch die Ackererde und die befallenen Pflanzen selbst, sondern auch unmittelbar durch Wasser, Wind oder Tiere verbreitet werden können. Ihre Kleinheit, die Widerstandsfähigkeit gegen Austrocknung oder Befeuchtung sowie gegen mechanische Einflüsse sind hervorragende Hilfsmittel dazu. So ist nachgewiesen, daß die Brutkapseln ohne weiteres eine Passage durch den Regenwurmdarm vertragen und möglicherweise ihr Inhalt sogar dadurch zum erhöhten Schlüpfen angeregt wird.

Die Brutkapsel als Verbreitungsmittel birgt weiter den Vorteil in sich, daß bei Neuinfektionen nicht nur ein einzelnes oder wenige Eier bzw. Larven zur Verfügung stehen, sondern jeweils eine größere Zahl, die bis 500 betragen kann. Die Sicherheit der Vermehrung, die hier zweigeschlechtlich ist, wird damit auch bei geringer euiinfektion wesentlich erhöht und eine Verzettelung des Erstbefalls wirkungsvoll unterbunden. Schließlich ist der Wirtspflanzenkreis der Gattung *Heterodera* an bestimmte Vegetationsperioden gebunden. Damit sind zumindest in den gemäßigten Breiten für den Brutkapselinhalt nicht ständig Befallsmöglichkeiten gegeben. Die Ruhephase und der gewährte Schutz schaffen die Möglichkeit zu massivem Befall in der folgenden Vegetationsperiode. Auch hierin mag eine Ursache für die Herausbildung einer Schlupfperiodizität für einige *Heterodera*-Arten zu suchen sein, falls die Schlupfruhe nicht durch abiotische Faktoren induziert ist.

Aus der Fähigkeit, Brutkapseln zu bilden, ergibt sich für die Älchen zwangsläufig eine Reihe von Konsequenzen, die durchaus negativ für den Lebensablauf sein können, wenn nicht gleichzeitig entsprechende ausgleichende Anpassungen entwickelt sind. Derartige notwendige Kompensationserscheinungen sollen an einigen Beispielen analysiert werden.

Für den Entwicklungsablauf der cystenbildenden Nematoden ist es notwendig, daß die aus der Brutkapsel schlüpfende Larve unter verschiedenen ökologischen Bedingungen ihr Leben führen kann. Sie muß zunächst in der Erde freilebend über gute Sinnes- und Fortbewegungsleistungen verfügen; sie muß ferner an die Wirtsfindung und an das mechanisch nicht leichte Eindringen in die Wirtswurzel angepaßt sein. Und schließlich stellen die in der Wirtswurzel veränderten osmotischen und biochemischen Bedingungen eine weitere Schwierigkeit dar. Für die Larven der Kartoffel- und Rübennematoden konnte daher auch eine überraschend große Fähigkeit zur Osmoregulation nachgewiesen werden. Im Wirtsmedium kommt es erstmalig zur Nahrungsaufnahme durch die Larve. Durch die weitgetriebene Wirtsspezialisierung ist eine Nahrungsaufnahme - etwa als Saprobiont - während des Lebens im Boden nicht mehr möglich. Da die Zeitspanne vom Verlassen der mütterlichen Hüllen bis zur Einwanderung in eine Wirtspflanze doch recht erheblich sein kann und das Einbohren große Anforderungen an die Bewegungsenergie der Tiere stellt, sind die Larven mit entsprechend reichlichen Reservestoffen ausgestattet. Länger in Hungerkulturen gehaltene Larven

zeigen eine deutliche Verminderung der Reservesubstanz in ihrem Körper und eine geringere Einwanderungstendenz in die Wirtswurzeln.

Um diese hier kurz umrissenen Fähigkeiten und Eigenschaften der Infektionslarve zu realisieren, scheint eine verlängerte Entwicklung im Ei notwendig. Tatsächlich läuft die erste Larvenhäutung, wie wir durch Ras ki (1950) wissen, im Ei ab. Die frei werdende Larve hat also schon das 2. Stadium erreicht. Sie ist reichlich mit Reservesubstanz versehen, die auf Grund der lang dauernden Nahrungsaufnahme des Muttertieres dem Ei mitgegeben werden kann. Entsprechend ist auch die Zahl der Eier pro Weibchen geringer als etwa in der Gattung *Meloidogyne*.

Der Komplex dieser Erscheinung soll hier als *Prolongation des Eistadiums* bezeichnet werden. Diese Prolongation ist nur unter dem Schutz der weiblichen Körperhülle, der über den Tod des Muttertieres hinaus wirksam bleibt, möglich. Die begrenzte Lebensspanne der weiblichen Tiere würde dazu kaum ausreichen. Eine weitere Voraussetzung für die Hüllenbildung bei den in Frage stehenden Nematoden ist der Übergang zur Sackform im weiblichen Geschlecht und der gesteigerte Nahrungsbedarf, der sich in spezifischen histologischen Veränderungen in der Wirtswurzel widerspiegelt (Sem b d n e r, 1963 a, b) und sich letzten Endes auch in einer gegenüber den Männchen verlängerten Entwicklungsdauer ausdrückt. Eine kontinuierliche Nahrungszufuhr setzt jedoch die feste Verankerung der Mundregion der Weibchen im Wirtsgewebe voraus. Sie muß aber gleichzeitig mit der Notwendigkeit in Einklang gebracht werden, rechtzeitig aus dem Inneren der Wirtswurzel hinauszugelangen und nach der Reife sich von der Wurzel lösen können. Dies ist erforderlich, weil die Wirtspflanzen meist ein- oder zweijährige Pflanzen sind. Die Ablösung und Verbreitung der Brutkapseln muß im Gegensatz zu den Vertretern von *Meloidogyne* unabhängig von der Pflanze erfolgen können.

Dieser Forderung ist in der Biologie der cystenbildenden Nematoden durch einen rechtzeitigen Übergang vom anfänglichen echten Entoparasitismus zu einem *partiellen Entoparasitismus* Rechnung getragen. Er besteht bekanntlich darin, daß die reifenden Weibchen durch ihre Dickenzunahme das Wirtsgewebe sprengen, damit passiv aus der Wirtswurzel heraustreten und mit der Vulvaregion in den freien Erdraum ragen. Mund- und Halsteil bleiben aber im Bereich der Endodermis verankert, so daß sowohl die Nahrungsaufnahme weiterlaufen als auch die rechtzeitige Verbindung zum freien Erdraum erfolgen kann.

Eine andere wesentliche Voraussetzung für die geregelte Vermehrung der cystenbildenden Nematoden wird durch die rechtzeitige Befreiung aus dem Inneren der Wurzel gleichzeitig mitgelöst. Es ist dies die *Begattung* durch die Männchen. Der Mangel an Fortbewegungsmöglichkeiten im Pflanzeninneren erfordert eine Begattung im Erdboden oder den Übergang zur Parthenogenese. Es ist bezeichnend, daß beide Möglichkeiten in der weiteren Verwandtschaft der cystenbildenden Nematoden verwickelt sind. In der Gattung *Heterodera* ist durch das Heraustreten nahezu des gesamten weiblichen Körpers zur Geschlechtsreife (Übergang zum partiellen Entoparasitismus) die Möglichkeit einer nonnalen Begattung gegeben. Dazu verlassen als entsprechende Anpassung die Männchen die Wirtspflanzen vollständig (Aufgabe des Parasitismus) und gewinnen sowohl morphologisch als physiologisch große Ähnlichkeit mit den Larven II, eine Erscheinung,

die durch die gleiche Lebensweise beider Stadien verständlich wird. Gleichzeitig mit der Aufgabe des Parasitismus muß natürlich die Nahrungsaufnahme eingestellt werden, für die nun jedoch auch keine Notwendigkeit (im Gegensatz zum weiblichen Tier) mehr besteht. Die typische langgestreckte Nematodengestalt der männlichen Tiere und die Sackform der Weibchen als Ausdruck eines auffallenden Geschlechtsdimorphismus sind also eine mit der Brutkapselbildung in der Gattung *Heterodera* ursächlich verknüpfte biologische Notwendigkeit.

Der andere Fall, die parthogenetische Entwicklung, ist in der nahe verwandten Gattung *Meloidogyne* (Go e l d i) C h i t w o o d realisiert. Hier kann in gewissem Maße auf freilebende Stadien völlig verzichtet werden, weil die Entwicklung mehrerer Generationen im Inneren der voluminösen Pflanzengallen ablaufen kann.

Der völlige Verzicht auf obligatorisch freilebende Stadien und die Schaffung einer speziellen, für alle Phasen des Entwicklungszyklus günstigen Umwelt in Form der Pflanzengalle sowie die Möglichkeit der parthenogenetischen Fortpflanzung sprechen für eine im Vergleich zur Gattung *Heterodera* weiter fortgeschrittene Bindung an den Entoparasitismus in der Pflanze für die Gattung *Meloidogyne*, für dessen Erlangung die Evolution einen von *Heterodera* abweichenden Weg eingeschlagen hat.

Neben den Folgeerscheinungen, die sich aus der Brutkapselbildung für die geschilderten Entwicklungsabläufe ergeben haben, sind auch kompensatorische Erscheinungen in bezug auf die Befallsauslösung festzustellen. Die eingangs erwähnte Schutzwirkung, die als ein Hauptcharakteristikum der Brutkapseln gewertet werden muß, stellt ja eine weitgehende Abschirmung gegenüber Umweltreizen dar. Die Tatsache, daß für die Befallsauslösung keine strenge Rhythmik besteht, die allein durch den Temperaturgang und damit die Jahreszeit gegeben ist (die Andeutung einer solchen könnte im Schlüpfanstieg im Frühjahr gesehen werden!), macht ein besonderes Signalsystem notwendig, das die Aktivierung des Brutkapselinhaltes steuert. Da eine Aktivierung der ruhenden Larven über Jahre hinaus unterbleiben kann, ist auch kein Anhaltspunkt für das Vorhandensein eines endogenen Steuerungsprinzips anzunehmen.

Das gesuchte Steuerungsprinzip ist aber tatsächlich vorhanden und exogener Natur. Es sind die schlüpfaktivierenden Wurzelreize der Wirtspflanzen, für die die Brutkapsel auch durchlässig ist, wie E l l e n b y (1955) klar nachweisen konnte. In hervorragender Anpassung an oft sehr spezifische und eng umschriebene Wirtspflanzenkreise wird den ruhenden Larven in den Kapseln deren Vorhandensein signalisiert, was mit dem charakteristischen Schlüpfanstieg der Larven beantwortet wird. Darüber hinaus ist dieser „Weckreiz“ streng mit dem günstigen Entwicklungszustand der Wirtspflanzen und geeigneten Temperaturen synchronisiert, da der Schlupfstoff vor allem in Phasen lebhafter Wurzelbildung und Wurzelentwicklung abgegeben wird. Durch die enge Beziehung zwischen Pflanzenwachstum und erträglichen Bodentemperaturen sowie entsprechender Bodenfeuchtigkeit ist auf einfache und sichere Weise gleichzeitig die Berücksichtigung dieser Faktoren bei der Schlüpfaktivierung der Älchen eingebaut. Nur in besonderen Fällen kann diese Aktivierung der Larven so früh im Jahre erfolgen, daß zwar die Einwanderung in die Wurzel möglich, aber die vollständige Ausreifung der neuen Weibchengenerationen wegen der inzwischen erfolgenden Ernte der Wirtspflanzen nicht gewährleistet ist (G r a i n g e r, 1964; v a n d e n B r a n d e

and D' Herde, 1964). Dies sind aber vom Menschen zur Bekämpfung der Älchen bewußt gesteuerte Fälle.

Im allgemeinen ist trotz der hervorragenden Schutzwirkung und Abschirmung, die die Hülle vermittelt, eine zeitgerechte und optimale Freisetzung der Larven II gewährleistet. Wir haben in den Schlupfstoffen gewissermaßen einen „Schlüsselreiz“ vor uns, der die Hülle der Brutkapsel trotz ihrer sonstigen guten Schutzwirkung gegen Umwelteinflüsse mühelos passieren kann. Es ist deshalb nicht verwunderlich, daß derartige spezielle Wurzelreize praktisch ausschließlich bei cystenbildenden Nematoden nachgewiesen sind.

Biologisch gesehen muß in der radikalen Wirkungsweise eines solchen „Weckreizes“ für die ruhenden Larven jedoch ein ernstes Negativum dann gesehen werden, wenn eine nicht zu stoppende Massenentleerung der Brutkapseln die Folge wäre. Diese würde unter Umständen zu unerwünschtem Überfall der Wirte führen und den nematoden die Möglichkeit der Bewahrung einer ökonomisch günstigen Befallsreserve nehmen.

Dies geschieht jedoch nicht, denn innerhalb der Brutkapseln tritt nach einer Periode des Schlüpfens ein Hemmstoff auf, der sich offenbar zunehmend anreichert und damit das Schlüpfen wieder allmählich zum Abklingen bringt. Die Schlüpfhemmung wird wahrscheinlich in einfachster Weise durch Anreicherung von CO₂ in den Kapseln erreicht, das durch die Aktivität der schlüpfenden Larven freigesetzt wurde. Die große Bedeutung des CO₂ im Leben der Älchen ist neuerdings auf verschiedenen Wegen nachgewiesen worden, so z.B. für die Aktivität und die Orientierung der Nematoden (Kämpfe, 1962; Klingler, 1963). Der Antagonismus zwischen Wurzelausscheidung und Hemmstoff läßt vielleicht auch die zeitlich gestaffelten Einwanderungswellen in die Wirtspflanzen erklären, die in anderen Versuchen wahrscheinlich gemacht werden konnten. Inwieweit dabei auch die von Semdner, Osske und Schreiber (1961) beschriebenen Antischlupfstoffe, die die Pflanze produziert, eine Rolle spielen, ist noch nicht untersucht.

Eine weitere Konsequenz ergibt sich aus der Evolution der Brutkapseln. Die Reproduktionszeit des Weibchens wird zeitlich eingeeengt und damit die Höhe der Nachkommenschaft in gewissem Maße begrenzt. Ein Vergleich mit zooparasitären Nematoden ergibt für diese eine wesentlich längere Eibildungsperiode und eine entsprechend viel höhere Nachkommenschaft pro Weibchen. Auch bei freilebenden Nematoden, etwa in der Gattung *Panagrellus* oder *Rhabditis*, zieht sich die Reproduktionsphase lange hin; sie wird sogar durch erneute Copula wieder aktiviert. Die schnelle Umwandlung der reifen *I-Ieterodera*-Weibchen zur Brutkapsel verlangt jedoch die einmalige Bereitstellung einer solchen Eizahl bei relativ großem Eivolumen, die durch das Fassungsvermögen der Körperhülle bestimmt ist. Diese Eizahl genügt infolge der spezifischen Anpassungserscheinungen an ihre Umwelt zur Erhaltung und Verbreitung der Art.

Zusammenfassend kann festgestellt werden, daß mit der Herausbildung von Dauerstadien bei den betreffenden Nematoden zweifellos ein positives Selektionsmerkmal geschaffen worden ist. Der Übergang zur Brutkapselbildung in der Evolution mußte aber gleichzeitig einen ganzen Komplex von kompensatorischen Änderungen morphologischer und biologischer Art mit sich bringen, um die negativen Begleiterscheinungen der Cystenbildung auszugleichen. Erst durch das Wirksamwerden solcher von der ursprünglichen Form und Lebensweise abwei-

Tab. 2. Schematische Darstellung der aus der Brutkapselbildung resultierenden Konsequenzen in der Gattung *Heterodera*

Ökologischer Nutzen (+)	negative Folgen (-)	Kompensation
<p>„Brutkapselstadium“</p> <p>Schutzwirkung → Überdauerungsphase</p> <p>Ruhephase → Verbreitungsmittel</p>	<p>keine Dauerlarven</p> <p>vielseitige Umweltanforderungen</p> <p>♀ Sackform = Unbeweglichkeit Schwierigkeit für Begattung</p> <p>Abschirmung gegen Außenreize</p> <p>Fehlen einer endogenen Befallsrhythmik</p> <p>Massenentleerung der Brutkapsel</p> <p>Begrenzung der Fortpflanzungsrate</p>	<p>„retardierte Geburt“</p> <p>→ „Viviparie post mortem“</p> <p>Vorverlegung des Überdauerungsstadiums</p> <p>große ökologische und physiologische Potenz der L II, dazu Prolongation des Eistadiums</p> <p>♀ partieller Entoparasitismus</p> <p>♂ Aufgabe des Parasitismus</p> <p>Geschlechtsdimorphismus</p> <p>→ Befallsauslösung durch „Signalreize“ in Übereinstimmung mit günstigen Befallsfaktoren</p> <p>→ schlupfhemmende Stoffe</p> <p>→ Gesamtheit der Anpassungserscheinungen; veränderliches Geschlechtsverhältnis</p>

chenden Kompensationen konnte das Phänomen der Brutkapselbildung sich biologisch vorteilhaft auswirken und führte gleichzeitig zu hoher Spezialisierung dieser Pflanzenparasiten. Das hier gewählte Beispiel zeigt auch, welche komplizierte Kausalkette von weiteren Merkmalsänderungen phylogenetisch erforderlich ist, wenn ein neuer Schritt auf eine Spezialisierung hin getan wird. Als eine solche ist hier die Brutkapselbildung aufgegriffen und sie deshalb in den Mittelpunkt der Betrachtung gestellt worden. Die sich aus ihr ergebenden, zunächst negativen Folgeerscheinungen sind daher in der Tabelle 2 zusammengefaßt, die daraus resultierenden Kompensationen durch Pfeile gekennzeichnet worden. Dabei sind in der vorliegenden Betrachtung zweifellos nicht alle dieser Abhängigkeiten erfaßt worden.

Bildung und Aufbau des Integuments

Die Schutzhülle entwickelt sich aus dem Integument des reifen Weibchens, wobei noch nicht völlig bekannte histochemische Differenzierungsprozesse ablaufen (E l e n b y, 1956). Unsere Untersuchungen über den Aufbau der weiblichen Körperhülle sind noch im Gange und haben eine Anzahl neuer Fragen aufgeworfen. Zum Verständnis der Herausbildung der Brutkapselwand ist die Kenntnis des Grundaufbaues der Cuticula von den frühesten Larvenstadien an nötig.

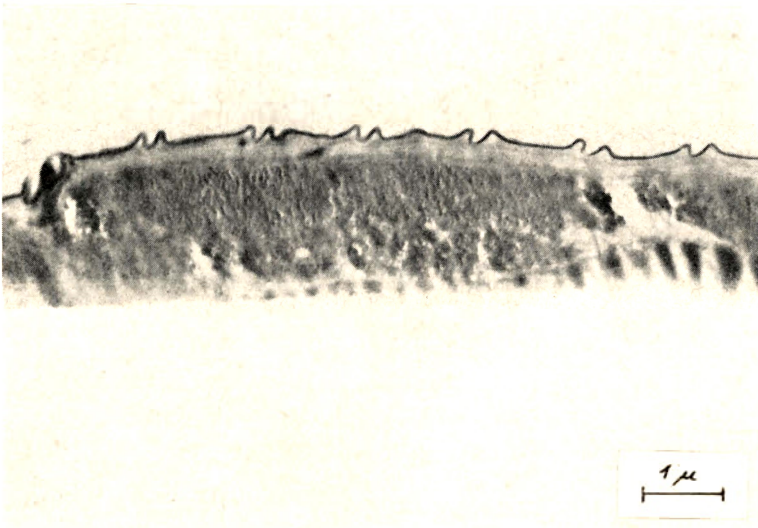


Abb. 1. Querschnitt durch eine L II des Rübennematoden mit den quer getroffenen Längsleisten im Bereich der Cuticula (Teilausschnitt).

Unsere elektronen- und lichtoptischen Untersuchungen¹⁾, auf deren methodische Seite hier nicht eingegangen werden soll, haben dabei gezeigt, daß in Übereinstimmung mit Hirschmann (1959) mindestens 3 verschiedene Schichten unterschieden werden müssen. Diese sind bereits in ihrem Grundaufbau bei der Larve II zu erkennen. Bisher vielfach übersehen wurde eine feine Längsstreifung

¹⁾ Diese Untersuchungen werden von meinem Doktoranden B. Günther durchgeführt.

der Larve II, die den gesamten Querschnitt der Tiere erfaßt und nicht nur auf die Seitenlinien beschränkt ist. Daneben besteht die seit langem bekannte und leicht erkennbare Ringelung der Tiere (Abb. 1).

Diese Längslinien lassen sich auch in den weiteren Stadien der Entwicklung verfolgen und sind wahrscheinlich das Ausgangsmaterial für die Entwicklung des Zickzackmusters auf der Oberfläche der Brutkapsel. Bei älteren Larven läßt sich dies am anschwellenden Hinterende schrittweise verfolgen. Wir glauben daher, den Ansichten von Franklin (1939) und Wieser (1953) widersprechen zu müssen. Diese Autoren führen die Zickzackmuster auf die Querringelung der Larven zurück (Abb. 2 A-C).

Im Grundaufbau der Larvencuticula ist weiter das Vorhandensein einer charakteristischen Wabenstruktur im Bereich der Endocuticula kennzeichnend. Bisweilen kann eine Aufspaltung der Gesamtcuticula zwischen Exo- und Endocuticula der Larve II erfolgen. Wir haben schon früher (Kämpfe, 1955) solche Larven gefunden und abgebildet, die zwischen den Cuticularschichten auffallend blasenartige Auftreibungen zeigten. Physiologische Störungen, in einigen Fällen auch Folgen unsachgemäßer histologischer Technik, können als Ursache angenommen werden. Auch wir haben schließlich in der Cuticula älterer Tiere senkrecht oder schräg zur Oberfläche verlaufende Strukturen gefunden, die verschiedentlich als Poren oder feine Kanälchen gedeutet worden sind. Unsere bisherigen Befunde sprechen ebenfalls für ihre Deutung als Kanälchen. Ihre Genese und Funktion wird zur Zeit noch untersucht (Abb. 3-7).

Auf einen anderen interessanten Gesichtspunkt beim Häutungsgeschehen von *Heterodera sdiaditii* soll noch hingewiesen werden. Eine Reihe von Befunden deutet die Möglichkeit an, daß die letzte Häutung bei der untersuchten Art keine totale, sondern nur eine partielle Häutung darstellt. Es wird also offenbar nicht die Cuticula in ihrer Gesamtdicke abgeworfen, sondern im Bereich einer Spaltzone nur die äußere Grenzmembran und der größte Teil der Exocuticula als Exuvie abgestoßen, während der basale Teil der Exocuticula und die gesamte Endocuticula erhalten bleiben. Diese werden infolge Ausbildung einer neuen Endocuticula nach außen verlagert. Damit wird der Rest der alten Exocuticula zu einer höckerigen Grenzsicht nach außen, und die ehemalige Endocuticula wandelt sich zur neuen Exocuticula um. Auf den entsprechenden Stadien ist der Übergang deutlich zu verfolgen, wie die Abb. 4-6 zeigen. Die Höcker und Grate auf den am Tier verbleibenden Teilen passen genau in die Vertiefungen der abgeworfenen Exocuticula. Das Ganze macht den Eindruck, als sei der abgelöste Teil heraus „geätzt“ worden. Es ist denkbar, daß auf fermentativem Wege eine solche Trennzone hergestellt wird und daß damit auch die Mikrokanäle und Poren in funktioneller Verbindung stehen könnten. Eine endgültige Deutung setzt weitere Untersuchungen, vor allem auch histochemische, voraus, die vorgesehen sind.

Es sollte hier keine zusammenfassende Beschreibung aller gefundenen Cuticularstrukturen und ihre kritische Diskussion mit den bisherigen Literaturbefunden durchgeführt werden. Sie ist für später vorgesehen. Die vorläufigen Ergebnisse lassen einige Abweichungen von den bisherigen Meinungen erwarten. Vor allem die bisher unterschiedliche Darstellung der einzelnen Schichten der Cuticula in der Gattung *Heteroclera* dürfte eine wesentliche Ursache in den unterschiedlichen Entwicklungsstadien haben, die die Untersucher herangezogen haben. Dies trifft um so mehr zu, als beim Vorhandensein einer partiellen Häutung in den verblei-

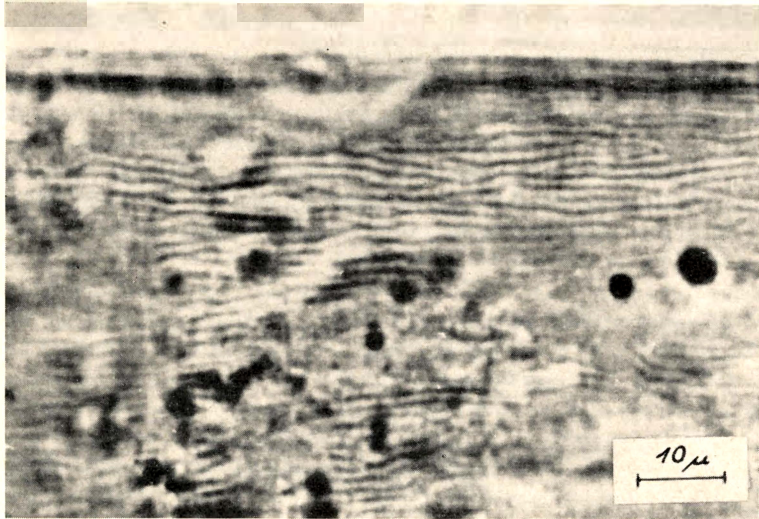


Abb. 2 A

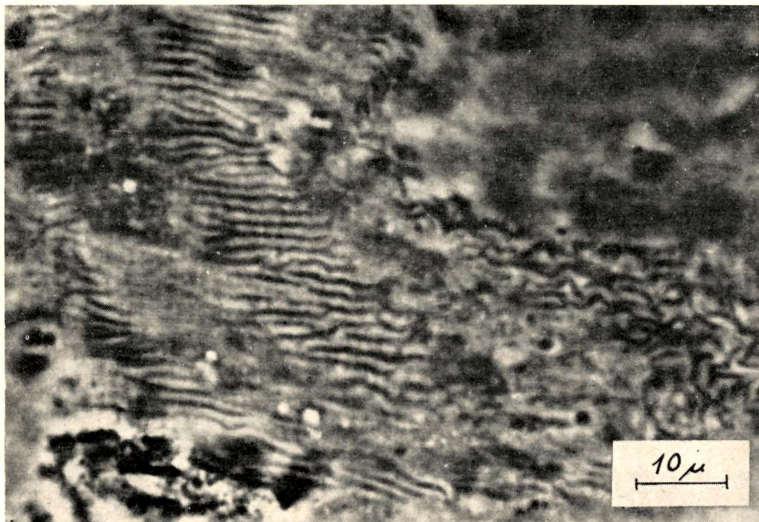


Abb. 2 B

Abb. 2. Aufsicht auf die Oberflächenstrukturen einer jungen, weiblichen L IV.
A = vorderer, noch gestreckter Körperabschnitt; B und C = hinterer, zunehmend
anschwellender Körperabschnitt.

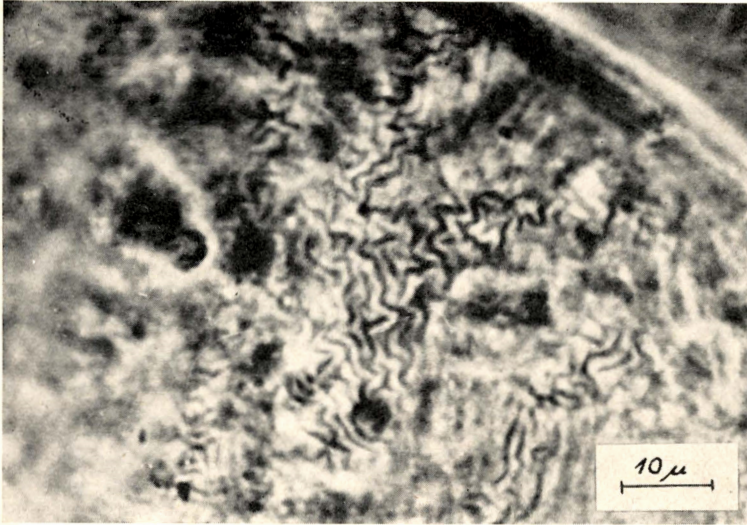


Abb. 2 C

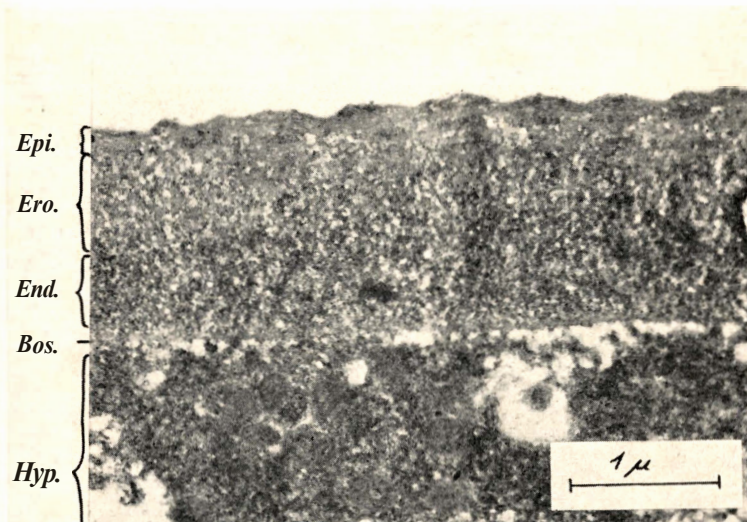


Abb. 3. Cuticularaufbau einer L III des Rübennematoden. Epi. = Epicuticula; Exo. = Exocuticula; End. = Enclocuticula; Bas. = Basalmembran; Hyp. = Hypodermis.

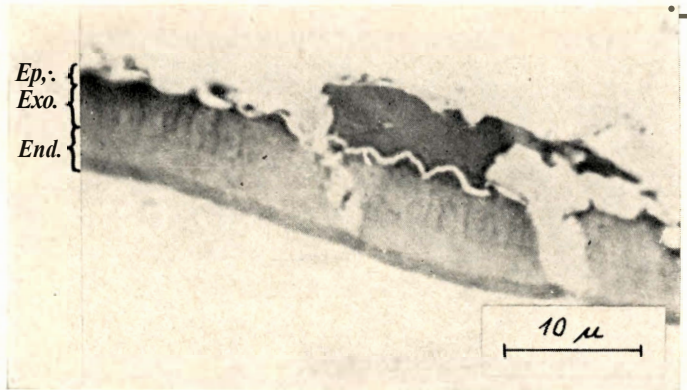


Abb. 4. Cuticula eines in Häutung begriffenen jungen Weibchens mit noch anhaftenden Teilen der alten Cuticula.

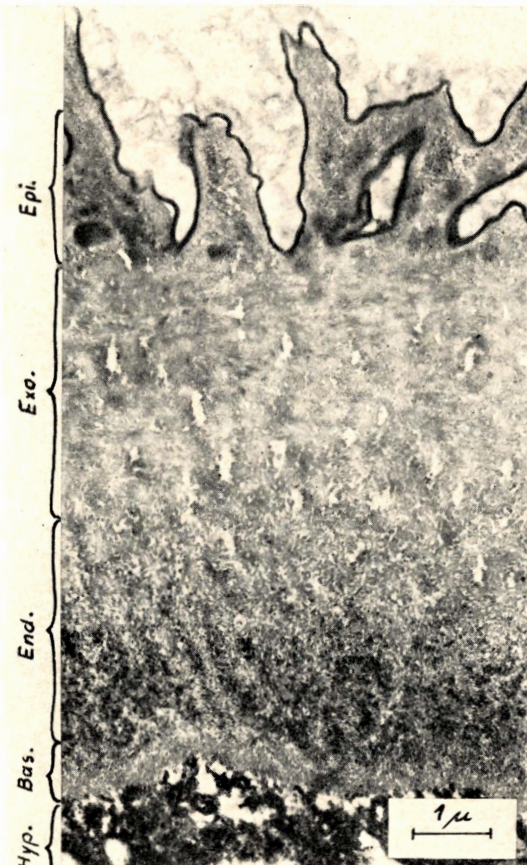


Abb. 5. Querschnitt durch die Cuticula eines frisch gehäuteten Weibchens. Die Grenze zwischen Endo- und Exocuticula ist noch unscharf.

benden und sich neubildenden Schichten über längere Zeit Umbildungsprozesse ablaufen, die in die Struktur tief eingreifen und durch den Neuaufbau einer Endocuticula eigentlich erst mit dem Abwurf der alten Cuticularteile beginnen. So

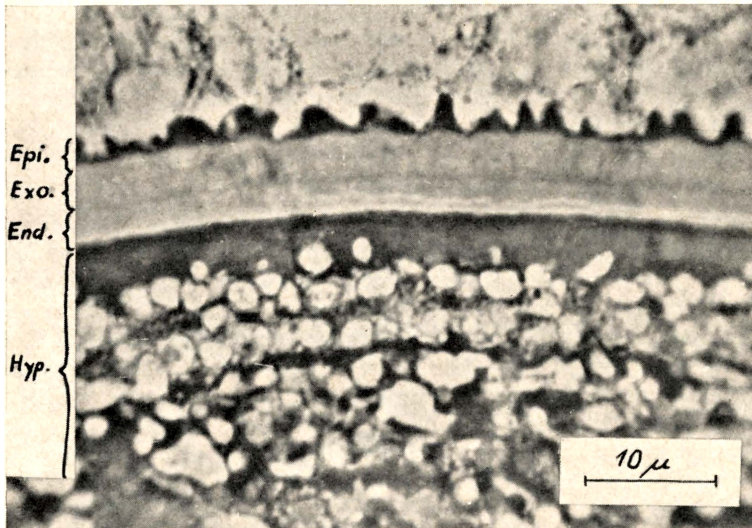


Abb. 6. Querschnitt durch die Cuticula und Hypodermis eines weißen Weibchens.

muß auch jede bisherige Abbildung der so statisch anmutenden Cuticula nur als ein Augenblicksbild in der dynamischen Entwicklung bis zur endgültigen Reifung der Brutkapsel betrachtet werden. Und auch dann unterliegt die Kapselwand noch

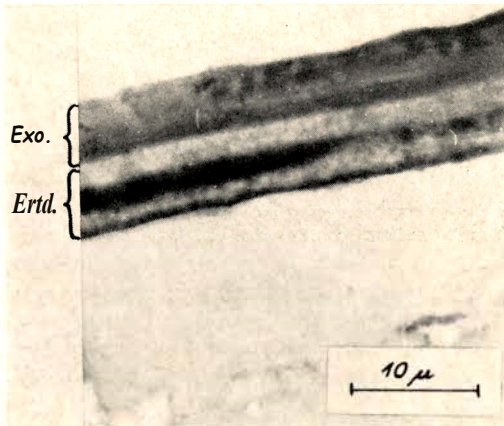


Abb. 7. Querschnitt durch die Cuticularhülle einer mehrere Jahre alten Brutkapsel.

laufenden Veränderungen, die sich vor allem in einer zunehmenden Abnutzung des Oberflächenmusters (chemisch oder mechanisch?) ausdrücken. Es muß also darauf ankommen, ein möglichst lückenloses Bild über alle Stadien zu gewinnen und die morphologischen Befunde durch histochemische Untersuchungen kausal zu

unterbauen. Dabei werden uns auch die hormonalen Steuerungsprinzipien für das Häutungsgeschehen und den Cuticularaufbau interessieren müssen.

Ich hoffe gezeigt zu haben, daß nicht nur die Ökologie und Evolution der Brutkapselbildung, sondern auch die Feinstruktur und die Dynamik ihres Aufbaues und ihrer Funktion eine Reihe neuer und interessanter Fragen in sich bergen, deren Lösung möglicherweise unmittelbar praktische Bedeutung erhalten kann, etwa für die Beurteilung des Wertes der Cuticularstrukturen für die Artdiagnose oder für die Bekämpfung dieser Schädlinge.

Z u s a m m e n f a s s u n g

Die Bildung von Cysten bei Nematoden wird mit ähnlichen Erscheinungen im Tierreich verglichen. Als positive Folgeerscheinungen der Brutkapselbildung werden die Schutzwirkung, die Fähigkeit zum Überdauern des Inhaltes und die leichte Verbreitung angesehen. Die Entwicklung von Brutkapseln führt jedoch zu zahlreichen Abweichungen vom sonst bei Nematoden üblichen Lebensablauf. Diese zunächst negativen Folgen der Brutkapselbildung werden durch entsprechende Kompensationserscheinungen so gut ausgeglichen, daß eine hohe Spezialisierung der betreffenden Arten, die Cystenbildung aufweisen, resultiert. Die einzelnen Kompensationsschritte und ihre biologische Bedeutung sind analysiert worden. Jeder Evolutionsschritt zieht offenbar eine ganze Kette weiterer Merkmalsänderungen nach sich.

Der Aufbau und die Entwicklung des Integuments bei cystenbildenden Nematoden wird z. Z. licht- und elektronenoptisch untersucht. Auch hier zeichnen sich interessante Fragen ab, z. B. die Möglichkeit einer partiellen letzten Häutung unter Weiterbenutzung einiger Teile der Cuticula und unter Neubildung der basalen Teile. Für die L II wird ein Längsmuster auf der Cuticula beschrieben. Solche Längsstreifen gehen später in das unregelmäßige Zickzackmuster über. Die Cuticula stellt ein dynamisches System dar, das dauernden Umwandlungen unterworfen ist. An der weiteren Analyse wird noch gearbeitet.

S u m m a r y

The development of cysts in nematodes can be compared to similar phenomena in other animals. It is apparent that brood-capsule development has a positive protective effect enhancing survival and facilitating distribution. In common nematodes, however, evolution from the brood-capsule leads to numerous variations from the original pattern. In these species the following steps become so well differentiated, through corresponding compensatory phenomena, that a high specialization, shown by the development of cysts, results. The individual compensatory steps and their biological significance are analysed. Each evolutionary step brings upon itself a whole series of further marked changes.

The synthesis and development of the integument of cyst-building nematodes are at present being studied by light- and electronmicroscopy. These studies have raised the interesting possibility that the last moult may be a partial one, in that some layers of the cuticle are retained while a new basal layer is formed. In the cuticle of the L 2 longitudinal striations have been seen, which later become irregular zig-zags. The cuticle demonstrates a dynamic system which is subject to continuing transformation. Further analyses are being carried out.

Literatur

- Bird, A. F., The cuticle of nematode larvae. Nature, London 174. 1954, 362.
- , The adult female cuticle and egg sac of the genus *Meloidogyne* Goeldi, 1887. Nematologica 3. 1958, 205-212.
- , Development of the root-rot nematodes *Meloidogyne javanica* (Treub) and *Meloidogyne hapla* Chitwood in the tomato. Nematologica 4. 1959, 31-42.
- Boemme1, v., Über Cuticularbildungen bei einigen Nematoden. Arb. Zool Inst. Würzburg 10. 1894, 189-211.
- Branden, van den, J., and D'Herde, J., Phenological control of the potato eelworm (*Heterodera rostodiiensis* Woll.) Nematologica 10. 1964, 25-27.
- Chitwood, B. G., and Birchfield, W., Nematodes, their kinds and characteristics. State Plant Board of Florida, Vol. 2, Bull. 9. 1956, 5-49.
- Chitwood, B. G., Hannon, C. T., and Esser, R. P., A new nematode genus, *Meloidodera*, linking the genera *Heterodera* and *Meloidogyne*. Phytopathology 46. 1956, 264-266.
- Doliwa, U., Experimentelle Untersuchungen an Kartoffelnematoden *Heterodera rostodiiensis* Wollenweber. Wiss. Ztschr. Univ. Rostock, Math.-nat. Reihe 5. 1956, 133-149.
- Doncaster, C. C., Some observations on the hatching responses of the cabbage-root eelworm *Heterodera crucifera* Franklin. Ann. appl. Biol. 44. 1956, 283-291.
- Ellenby, C., Ecology of the eelworm cyst. Nature, London 157. 1946, 151-152.
- The permeability to the hatching factor of the cyst wall of the potato-root eelworm, *Heterodera rostodiiensis* Wollenweber. Ann. appl. Biol. 43. 1955, 12-18.
- , The cyst of the potato-root eelworm (*Heterodera rostodiiensis* Wollenweber) as a hatching unit. Ann. appl. Biol. 44. 1956, 1-15.
- , The hardening of the cyst wall of the potato-root eelworm. Proc. XIV. Int. Congr. Zool., Copenhagen, 1953. Copenhagen 1956, 373-374.
- Endo, B. Y., Survival of *Heterodera glycines* at controlled relative humidities. Phytopathology 52. 1962, 80-88.
- Engelmann, C. H., Der Einfluß einiger Wärmegrade auf die Bewegungs- und Befallsfähigkeit des Kartoffelnematoden. Landw. Jahrb. Berlin 92. 1943, 303-317.
- Forris, J. M., and Mai, W. F., Viability of encysted golden nematode larvae following seasonal temperature changes and drought. Plant Dis. Repr. 40. 1956, 966-970.
- Franklin, M. T., On the structure of the cyst wall of *Heteroclera schachtii* Schmidt. J. Helminth. London 17. 1939, 127-134.
- Grainger, J., Factors affecting the control of eelworm diseases. Nematologica 10. 1964, 5-20.
- Hirschmann, H., Comparative morphological studies on the soybean cyst nematode, *Heterodera glycines* and the clover cyst nematode, *H. trifolii* (Nematoda: Heteroderidae). Proc. helminth. Soc. Washington 23. 1956, 140-151.
- , Histological studies on the anterior region of *Heterodera glycines* and *Hoplolaimis tylenchiformis* (Nematoda, Tylenchida). Proc. helminth. Soc. Washington 26. 1959, 73--90.
- Kämpfe, L., Mißbildungen und Veränderungen an Larven von *Heterodera schachtii* Schmidt und *Heterodera rostodiiensis* Wollenweber (Nematodes). Zool. Anz. 155. 1955, 91-100.
- , Über Möglichkeiten der „physiologisch-ökologischen“ Arbeitsweise in der Nematodenforschung. Zool. Anz. Suppl. 23. 1960, 378-386.

- , Beziehungen zwischen *Endotokia matricida* und Zystenbildung bei Nematoden. Zool. Anz. Suppl. 25. 1962, 478-486.
 - , Vergleichende Untersuchungen zur Autökologie von *Heterodera rostochiensis* Wollenweber und *Heterocletra schachtii* Schmidt sowie einiger anderer Nematodenarteaue abweichender Lebensstätten. Parasitolog. Sehr.reihe 14. 1962, 205 S.
 - , Zur Wirkung von Ultraschall auf cystenbildende und freilebende Nematoden. Nematologica 7. 1962, 164-172.
 - Klingler, J., Die Orientierung von *Ditylenchus dipsaci* in gemessenen künstlichen und biologischen CO₂-Gradienten. Nematologica 9. 1963, 185-199.
 - Maggenti, A. R., The production of the gelatinous matrix and its taxonomic significance in *Tylenidiulus* (Nematoda: Tylenchulinae). Proc. helminth. Soc. Washington 29. 1962, 139-144.
 - Mai, W. F., and Lautz, W. H., Relative resistance of free and encysted larvae of the golden nematode *Heterodera rostodiiensis* Wollenweber to D-D mixture and hot water. Proc. helminth Soc. Washington 20. 1953, 1-7.
 - Raski, D. J., The life history and morphology of the sugar-beet nematode, *I-Ieterodera schachtii* Schmidt. Phytopathology 40. 1950, 135-152.
 - Scherney, F., Morphologische und histologische Untersuchungen an *Heterodera*-Arten. Ztschr. Pfl.krankh. 64. 1957, 131-139.
 - Seinhorst, J. W., Plant-nematode inter-relationships. Ann. Rev. Microbiol. 15. 1961, 177-196.
 - Sembdner, G., Anatomische Untersuchungen über die Reaktion von *Solanum demissum* Lindl., *Solanum vernei* Bitt. et Wittm. und von *Solanum-andigenum*-Bastarden auf Befall durch den Kartoffelnematoden *Heterodera rosiochiensis* Wollenweber. Züchter 33. 1963, 97-109.
 - , Anatomie der *I-Ieterodera-rostodiiensis*-Gallen an Tomatenwurzeln. Nematologica 9. 1963, 55-64.
 - , und Schreiber, K., Über die schlüpfaktive bzw. schlüpfhemmende Wirkung der Wurzel diffusate verschiedener Pflanzen auf den Kartoffelnematoden *Heterodera rostochiensis* Wollenweber. 2. Mitt. über *Heterodera*-Arten. Nematologica Suppl. II. 1960. 127-140.
 - , Osske, G., und Schreiber, K., Über die mögliche Bedeutung von „Gibberellinen“ für Wirt-Parasit-Beziehungen beim Kartoffelnematoden. Ber. dtsh. bot. Ges. 74. 1961, 370-374.
 - , - , und - , Untersuchungen zur Atmweg des Kartoffelnematoden (*I-Ieterodera rostodiiensis* Woll.) Biol. Zentralhi. 80. 1961, 551-561.
 - Wallace, H. R., The emergence of larvae from cysts of the beet eelworm, *Heterodera sdiachtii* Schmidt, in aqueous solutions and organic and inorganic substances. Ann. appl. Biol. 44. 1956, 274-282.
 - Weischer, B., Die Wirkung ionisierender Strahlen auf die Entwicklung von *Heterodera rostochiensis* und *H sdiaditii*. Nematologica 2. 1957, 300-305.
 - , Aktivitätszustand und Strahlenempfindlichkeit beim Kartoffelnematoden (*I-Ieterodera rostodiiensis* Woll.). Mitt. Biol. Bundesallst. Berlin-Dahlem 99. 1960, 59-65.
 - Wieser, W., On the structure of the cyst wall in four species of *I-Ieterodera* Schmidt. Stat. Växtskyddanst., Stockholm, Medd. Nr. 65. 1953, 1-15.
- Die während des Druckes erschienene Arbeit von Bird, A. F., and Rogers, G. E., Ultrastructure of the cuticle and its formation in *Meloidogyne iavanica*, Nematologica 11. 1965, 224-230 konnte leider nicht mehr berücksichtigt werden.

M. EBERT,

Zoologisches Institut der Universität Erlangen-Nürnberg

Ein Beitrag zum Massenwechsel der Nematoden

Mit Untersuchungen über den Anteil der Nematoden an der Bodenfauna wurde schon vor ca. 60 Jahren begonnen. Einer der Ersten, der zu Beginn unseres Jahrhunderts damit anfang, sich mit den bis auf wenige Ausnahmen vernachlässigten Bodentieren zu beschäftigen, war Die m (1903). Mit seiner verdienstvollen Arbeit leitete er eine neue Ära der bodenzoologischen Forschung ein, indem er erstmalig einen Überblick über die Bodenfauna an verschiedenen Standorten gab und damit eine erste biosoziologische Untersuchung des Bodens durchführte. Nach ihm bilden die Nematoden nach Quantum und Zahl einen verhältnismäßig kleinen, aber fast überall vertretenen Bestandteil der Bodenfauna. Dank moderner Untersuchungsmethoden ließ sich die damalige Ansicht, daß Bodennematoden in nur geringer Anzahl vorkommen, in das Gegenteil verkehren, jedoch blieb die Aussage von Die m (1903) über das weitverbreitete Vorkommen der Nematoden voll und ganz erhalten.

Einige Zeit danach erschienen Franc e ' s (1912) interessante „Studien“ über edaphische Organismen, worin erstmals die edaphisch lebenden Kleintiere als wichtigste Zerkleinerer der organischen Substanz und als wirksame Durchlüfter des Bodens bezeichnet werden. Ebenso wird auf ihre Wirksamkeit beim „Stoffwechsel des vegetationsfähigen Bodens“ hingewiesen. Durch das von Franc e geweckte Interesse wandten sich die Bodenkunde und die Zoologie in zunehmendem Maße der Erforschung der Lebewelt des Bodens und den damit verbundenen Massenwechselfvorgängen zu. Als Beispiele seien hier die interessanten Arbeiten von Thompson (1924) und Frenzel (1936) genannt. Doch kommen, besonders in der Arbeit von Thompson, die Nematoden zahlenmäßig recht schlecht weg. Sie rangieren hier ähnlich wie bei Diem (1903) noch unter den quantitativ kleinsten Gruppen. Spezielle Arbeiten, die sich mit dem Massenwechsel der Nematoden und den damit zusammenhängenden Problemen beschäftigten, waren bei weitem weniger zahlreich.

So kann man heute die Arbeiten von Seidenschwarz (1923), Volz (1934, 1951), Franz (1942, 1950) und Overgaard-Nielsen (1949), um einige der wichtigsten Autoren zu nennen, nachgerade zu den Klassikern auf diesem Gebiet der Nematologie rechnen.

Im Rahmen meiner Dissertationsarbeit wies mich Dr. Osche freundlicherweise auf die Tatsache hin, daß in der Wiese hinter unserem Institut der Bodenstreifen, in dem eine Fernheizleitung verläuft, auch während des Winters niemals von Schnee bedeckt noch jemals gefroren ist. Er gab mir den Rat, neben meinen anderen Aufgaben doch auch den Nematodenbestand der normalen, nicht beheizten Wiese sowie den des beheizten Wiesenstreifens vergleichsweise zu untersuchen. Die künstliche Erwärmung des Wiesenstreifens erfolgt während der Heizungsperiode von Oktober bis April. Abb. 1 zeigt eine Photographie des schneefreien, beheizten Wiesenstreifens.



Abb. 1. Blick auf den schneefreien Heizungsstreifen, links die schneebedeckte, nichtbeheizte Wiese.

Über die Ergebnisse dieses „Naturexperiments“ unter kontrollierten Bedingungen möchte ich im folgenden berichten. Doch zuvor noch einige Worte zur Methodik.

Bevor regelmäßig Bodenproben zur Untersuchung entnommen wurden, machte ich zuerst eine Minimalarealbestimmung. Es wurden aus der „Normalwiese“ (N) sowie aus der beheizten Wiese (H) je 5 Parallelproben entnommen, und zwar je 5 von einer Bodenfläche von 0,25; 0,5; 1,0; 5,0 und 10 cm² mit je 1 cm Schichtdicke in einer Tiefe von 2 cm*). Aus diesen Proben wurden zuerst die Anzahl der vorhandenen Arten und dann die Gesamtindividuenzahlen bestimmt. Es zeigte sich, daß die Artenzahl der Nematoden bereits bei einer Arealgröße von 1 cm² (resp. 1 cm³) ihr Maximum erreicht, ebenso ist auf 1 cm² etwa 1/10 der Individuenzahl wie bei 10 cm² anzutreffen. Diese Ergebnisse decken sich in etwa mit denen von Andrasz (1957), der für Waldboden mit *Querceto-Potentilletum albae*-Assoziation ein Minimalareal von 0,5-1 cm² angibt.

Zu jeder Untersuchung wurden je 10 Parallelproben entnommen, die zusammen im verbesserten Seinhorstgerät ausgeschlämmt wurden. Aus dem auf 10 cm³ eingegengten nematodenhaltigen Rückstand wurde wiederum 1 cm³ in der Hawksley-Zählkammer untersucht. Der Rest wurde in einer Petrischale nochmals durchgemustert, um einzelne größere Follnen, die beim Aufschlitteln der Probe einer gleichmäßigen Verteilung entgangen sein mochten, gleichfalls aufzufinden. Die Proben wurden, wobei gleichzeitig Temperaturmessungen erfolgten, monatlich vom Oktober 1963 bis zum März 1965 jeweils am Monatsanfang gezogen. Lediglich während der Zeit von Mitte August bis Ende Oktober 1964 mußte eine Probenentnahme wegen meiner Abwesenheit vom Institut unterbleiben.

*) Die Ergebnisse über die Tiefenverteilung der Nematoden des N- und H-Streifens werden an anderer Stelle veröffentlicht.

Abb. 2 zeigt die Jahreskurven des Gesamtnematodenbesatzes aus der Normalwiese und dem beheizten Wiesenteil, als N- und H-Kurve bezeichnet. Vom Oktober 1963 bis Februar 1964 zeigt sich bei der N-Kurve ein stetiger Rückgang der Individuendichte von 170 auf ca. 80 Tiere. Im Anschluß daran nimmt im Frühjahr 1964 die Population wieder zu und erreicht im Juni 1964 ihren Höchststand mit knapp 200 Individuen. Ein zuerst langsames, dann schnelleres Abfallen kennzeichnet die Situation im Hochsommer bis Ende August 1964. Bis November 1964 waren die Untersuchungen unterbrochen, doch zeigt die noch weiter abgesunkene Individuendichte im November 1964, daß im Herbst ein weiterer Rückgang stattgefunden haben muß, jedoch wird hierbei der Tiefstand vom Februar 1964 nicht erreicht. Während des Winters 1964/65 steigt der Nematodenbestand im Gegensatz zum Winter vorher stetig an und erreicht bereits im April 1965 das Sommermaximum von 1964.

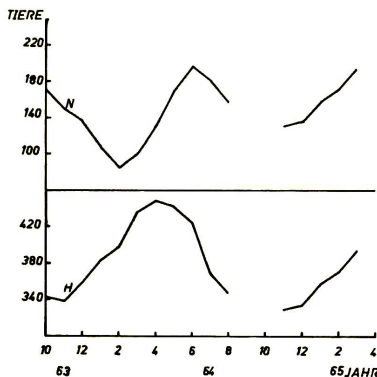


Abb. 2. Jahreskurven des gesamten Nematodenbesatzes des N- und H-Streifens.

Die Kurve des Heizungsstreifens zeigt uns dagegen zwei deutlich bemerkbare Unterschiede. Zum ersten sehen wir eine um über das Doppelte vermehrte Gesamtindividuen-dichte, zum anderen fällt der umgekehrte Kurvenverlauf in den Wintermonaten 1963/64 auf. Es zeigt sich nämlich ein stetiges Ansteigen der Individuen-dichte vom November 1963 mit 340 Individuen auf fast 450 im April 1964, also schon zwei Monate vor dem Maximum der Normalkurve. Man sieht auch, daß die H-Kurve schon um fast 30 Individuen zurückgegangen ist, wenn die N-Kurve im Juni ihren Höchststand erreicht. Die H-Kurve fällt auch im Juni-Juli 1964 von 420 auf 375 Tiere bedeutend schneller als die N-Kurve, die in derselben Zeitspanne nur um 15 Individuen zurückgeht. Bis zum August 1964 ist die H-Kurve auf nunmehr 350 Tiere zurückgegangen. Während des Winters 1964/65 sieht man wieder eine gleichmäßige Zunahme bis auf knapp 400 Individuen Anfang März.

Vergleichen wir diese Gesamtindividuenkurve, besonders die N-Kurve, mit den Ergebnissen anderer Autoren, so zeigt sich z.B. bei Seiden schwarz (1923) ein steiles Ansteigen der entsprechenden Kurve vom Mai bis zu einem Höchststand im August und ein sich daran anschließendes ebenso steiles Abfallen zum Tiefstand im Winter hin. Seiden schwarz schloß daraus, nicht ganz richtig, wie Franz (1942) zeigt, „auf eine regelmäßig, zu bestimmten Zeiten des Jahres, ausschließlich oder doch vorwiegend jahreszeitlich bedingte Vermehrung der Nematoden.“

Die Feststellung, durch die günstigen Bedingungen des Heizungsstreifens eine Zunahme der Individuenzahl im Winter zu erreichen, zeigt, daß eine starre jahreszeitliche Bindung nicht vorliegt. Der starke hochsommerliche und frühherbstliche Abfall der Individuenzahlen beider Kurven dürfte durch den sehr trockenen und heißen Sommer bedingt sein, daher fällt das Maximum der Häufigkeit auch nicht wie bei den Untersuchungen von Franz (1942), Bassus (1962 b) und Sturhan (1963) in die Sommer- bzw. Herbstmonate.

Das Minimum der N-Kurve im Februar, wohl als Folge des kalten Winters 1963/64, zeigt sich bei Untersuchungen der obigen Autoren für andere Zeiträume in ähnlicher Weise, außer bei Volz (1951), der Buchenwaldböden vom April 1949 bis März 1950 aufematoden und Thekamöben hin untersuchte. Seine Ergebnisse weisen für Nematoden geradezu einen Gipfel der Besiedlungsdichte im Winter auf.

Bevor ich auf die Gründe der Beeinflussung des Massenwechsels der Nematoden näher eingehe, möchte ich noch einige aufgeschlüsselte Jahreskurven besprechen.

Beginnen wir mit der Kurve der Cephalobidae (Abb. 3). Es zeigt sich hierbei, daß das Maximum der N- als auch das der H-Kurve in den Hochsommer fällt. Dies scheint eine Bestätigung der Feststellung von Seiden schwarz (1923) zu sein, nach der die Cephaloben trockenheit- und wärmeliebende Formen sind. Etwas Ähnliches ergibt sich auch aus der Darstellung der Jahreskurve der saprophagen Nematoden, die die Cephaloben einschließt, durch Sturhan (1963). Der Einfluß des beheizten Streifens zeigt sich bei ihnen nicht wie bei den anderen Familien in einem Anstieg der Individuenzahlen im Winter, lediglich die Gesamtindividuenzahl ist im H-Streifen etwas höher als im N-Bereich, sonst gleichen sich die beiden Kurven weitgehend.

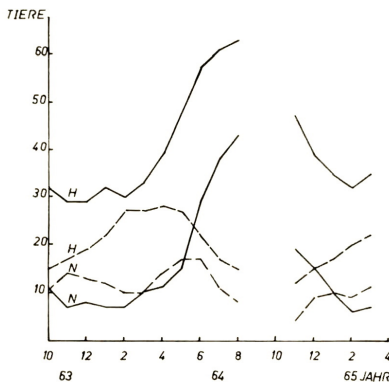


Abb. 3. Jahreskurven der Cephalobidae und Mononchidae des N- und H-Streifens.

Cephalobidae —————
Mononchidae - - - - -

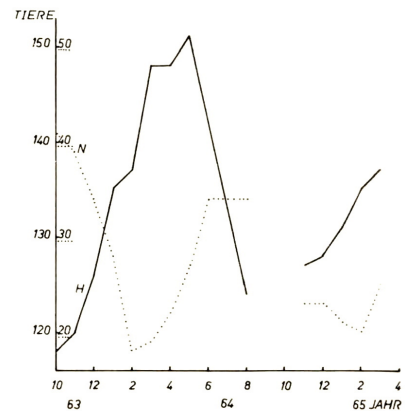


Abb. 4. Jahreskurven der Tylenchidae des N- und H-Streifens.

Weiter sind in Abb. 3 die N- und H-Kurven der durchweg räuberisch lebenden Mononchidae dargestellt. Hier zeigt sich ebenfalls wieder, wie schon bei den beiden Gesamtbesatzkurven, das Auseinanderweichen während des Winters 1963/64, wie überhaupt die Kurven der Mononchidae dem Verlauf der Gesamtbesatzkurven ähneln. Der trockene und heiße Sommer 1964 scheint einen dezimierenden Ein-

fluß auf die Individuenzahl der Mononchiden in der No1111alwiese gehabt zu haben, denn im November 1964 sind ca. 65 % weniger Tiere vorhanden als im Juni, dagegen hat anscheinend der Winter 1964/65 keinen sonderlich starken Einfluß auf die Mononchidae der Normalwiese. Ein ähnliches Bild ergibt sich auch bei der H-Kurve.

Die folgende Abb. 4 zeigt die entsprechenden Kurven bei den Tylenchidac. Wieder erkennt man den starken Abfall der N-Kurve vom Oktober 1963 bis zum Februar 1964 mit dem anschließenden Ansteigen zum Maximum im Juni 1964, das hier interessanterweise bis zum August erhalten bleibt, um dann bis zum November 1964 um 32,5 % abzusinken. Nach einem weiteren, jedoch geringeren Rückgang als im Vorjahr zeigt sich ab Februar 1965 wieder eine Zunahme der Individuenzahlen. Der Verlauf der H-Kurve bietet nun das schon bekannte Bild: bedeutend höhere Individuenzahlen, Anstieg während des Winters, Erreichen des Maximums vor dem der N-Kurve und daran anschließend der starke Abfall im Sommer. Im November setzt jedoch schon wieder die Aufwärtsbewegung zum Winter, d. h. zur Heizungsperiode hin, ein.

Abb. 5 zeigt die N- und H-Kurven der Dorylaimidae, als ebenfalls stacheltragende Formen. Es ergibt sich ein ähnliches Bild wie bei den Tylenchiden, nur daß die zahlenmäßige Zunahme der H-Individuen bei weitem nicht so groß ist wie bei den Tylenchiden, wo die Maxima - 34 Individuen bei der N-Kurve und 151 Individuen bei der H-Kurve - bedeutend weiter auseinander liegen als die der Dorylaimidae mit fast 40 Tieren bei der N- und über 70 bei der H-Kurve.

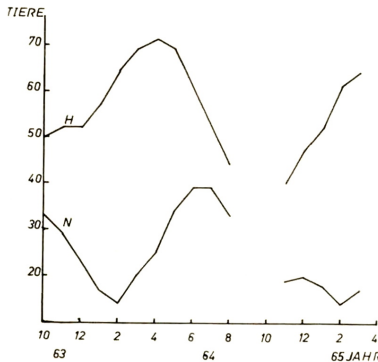


Abb. 5. Jahreskurven der Dorylaimidae des N- und H-Streifens.

Wie lassen sich nun diese Bestandsschwankungen überhalb der edaphischenematoden deuten? Als erstes könnte man versuchen, einen direkten Einfluß der Temperatur auf die Nematoden anzunehmen. Wenn man die Jahrestemperaturkurven (ohne Abb.) heranzieht, erscheint dieser Schluß naheliegend, besonders wenn man die direkten Messungen bei der Probeentnahme im Heizungsstreifen und auf der Normalwiese, dargestellt in Abb. 6, mit berücksichtigt.

Zu ähnlichen Schlüssen kamen schon Seidenschwarz (1923), Burkhalter (1928), Paetzold (1955) und auch Stöckli (1952), die z. B. strengen Frost als unmittelbaren Bestandsminderer annehmen.

Wie bringt man jedoch andererseits diese Feststellungen mit der enormen Resistenz der Nematoden gegen tiefe Temperaturen und ihrer Anabiosefähigkeit in Einklang? Ich schließe mich hier der Ansicht von Sturhan (1963) an, der

einen direkten Einfluß tiefer Temperaturen für nicht ganz gerechtfertigt hält, sondern der in niedrigen Temperaturen einen Auslöser zu weitgehender Inaktivierung und Entwicklungshemmung sieht. Wenig verständlich erscheint mir hier die Ansicht von Franc e (1921) zu sein, nach der die Nematoden den Winter, wenigstens zur Zeit des Bodenfrostes, im Eizustand verbringen.

Daß keine rein jahreszeitliche Rhythmik in der Entwicklung der Erdnematoden vorliegt, wie Seiden schwarz (1923) seinerzeit annahm, zeigt sich dadurch, daß die Anzahl der Nematoden im H-Streifen schon während des Winters, dank der milden Umgebungstemperaturen, kräftig zunimmt (Abb. 2). Abb. 6, die den $\%$ -Anteil der eiertragenden "i" des Gesamtnematodenbestandes von und H zeigt, möge dies noch verdeutlichen.

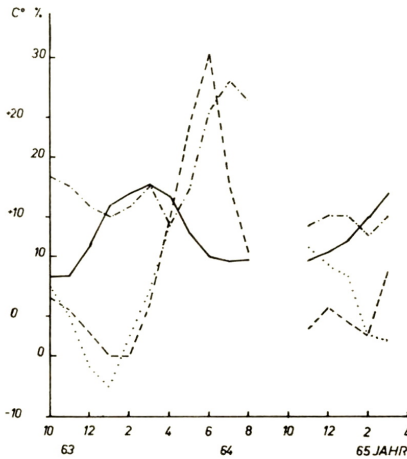


Abb. 6. Anteil der graviden ♀♀ des Gesamtnematodenbestandes im Zusammenhang mit der Bodentemperatur bei Probenentnahme.

Gravide ♀♀	Bodentemperatur
N — — — — —	N
H — — — — —	H — — — — —

Es zeigt sich bei der N-Kurve ein Zurückgehen der graviden "i" bis auf 0% im Winter 1963/64. Ab Februar 1964 folgt ein starker Anstieg, der sein Maximum im Juni erreicht, um daraufhin ebenso stark zum Herbst hin wieder abzufallen. Der Winter 1964/65 läßt keinen so starken Einfluß wie den des Vorjahres erkennen; die Kurve der graviden "i" fällt nicht bis auf 0% ab. In der H-Kurve wird das Maximum der während des Winters 1963/64 ansteigenden Kurve schon im März 1964 erreicht, jedoch zeigt sich bei weitem keine so ausgesprochene Spitzenbildung des Maximums wie bei der N-Kurve, sondern der Kurvengipfel ist hier breiter und flacher ausgebildet. Der Abfall im Sommer und Herbst ist ebenfalls weniger stark ausgeprägt, und schon im November 1964 beginnt ein neuer Anstieg der Kurve. Die Abb. 7 und 8 bringen Kurven der graviden "i" des N- und H-Bereiches der Cephalobidae und Mononchidae sowie der Tylenchidae und Dorylaimidae. Bis auf die Cephalobidae zeigt sich ebenfalls wieder eine starke Spitzenmaximabildung in den N-Kurven und eine etwas ruhigere, ausgeglichene Entwicklung in den H-Kurven.

Ich glaube, anhand dieser Beispiele darlegen zu können, daß die Temperatur als bestandsregulierender Faktor bei den Nematoden eine wichtige Rolle spielt und zwar weniger über einen direkten dezimierenden Einfluß auf den Bestand, sondern durch Regulation der Vermehrungsfähigkeit.

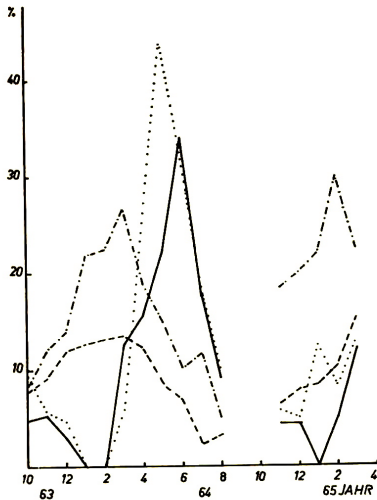


Abb. 7. Anteil der graviden ♀♀ der Tylenchidae und Dorylaimidae des N- und H-Streifens.

Tylenchidae	Dorylaimidae
N —————	N
H - - - - -	H - . - . - .

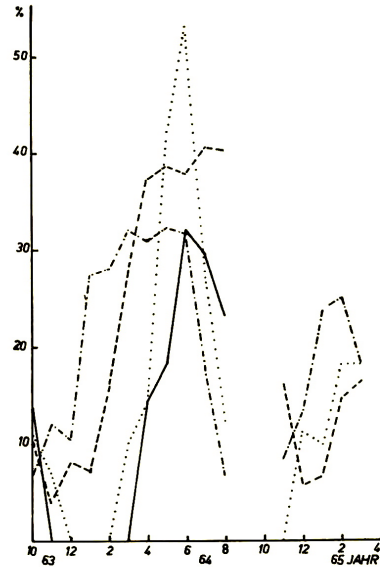


Abb. 8. Anteil der graviden ♀♀ der Cephalobidae und Mononchidae des N- und H-Streifens.

Cephalobidae	Mononchidae
N —————	N
H - - - - -	H - . - . - .

Kann man nun der Feuchtigkeit des Bodens und im Zusammenhang damit den Niederschlägen eine ähnliche Rolle zuschreiben wie dem Temperatureinfluß? Die meisten der genannten Autoren, so auch Paetzold (1955), schließen einen bestandsändernden Einfluß der Bodenfeuchtigkeit aus.

Auf Grund meiner Untersuchungen, gerade während des sehr trockenen und heißen Sommers 1964, wird man einen Einfluß der Bodenfeuchtigkeit, besonders im Zusammenhang mit hohen Temperaturen, die hier einen hohen Austrocknungsgrad verursachen, nicht ganz verneinen können.

Eigentlich müßte man bei derartigen Bestandsuntersuchungen nach den Literaturangaben ein dem Frühjahrsmaximum entsprechendes Herbstmaximum erwarten, mit einem Rückgang der Individuenzahlen während des Sommers. Doch gerade das bestätigt sich bei meinen Untersuchungen nicht. Sowohl im N- als auch im H-Streifen zeigt sich der gleiche starke hochsommerliche Rückgang der Individuenzahlen, von einigen genannten Ausnahmen abgesehen, dem im Herbst dann nicht der zu erwartende Anstieg folgt. Es scheint, als ob die starke Trockenheit des Sommers 1964, wie es auch in den Klimawerten für Erlangen (ohne Abb.) zum Ausdruck kommt, sich doch als stark bestandsmindernder Faktor ausgewirkt hat, und wenn wir an den starken Rückgang der eiertragenden im Sommer (Abb. 6) denken, so darf man ähnlich wie bei tiefen Temperaturen an eine indirekte Regulation über die Vermehrung denken.

Läßt sich nun der unterschiedliche Einfluß der Temperatur und Feuchtigkeit im H- und N-Bereich dazu heranziehen, auch die dort herrschenden unterschiedlichen Individuendichten zu erklären?

Wie wir bereits sahen, unterliegt der Nematodenbestand im Laufe des Jahres Schwankungen. Der Bestand wird bei Zunahme des Umweltwiderstandes, in unserem Fall tiefe Temperaturen und Trockenheit, kleiner, bei Abnahme desselben, wenn das Vermehrungspotential überwiegt, zahlenmäßig größer. Ursache für den Massenwechsel ist also nicht ein einzelner Faktor, sondern ein Komplex endogener und exogener Faktoren in Form der erblich festgelegten Reaktionsnom1 der Arten und der unterschiedlichen Umwelteinflüsse.

Mit Minderung des Umweltwiderstandes, im H-Streifen also schon im Winter, wenn neben der aufrechterhaltenen Fortpflanzungstätigkeit auch das bessere Nahrungsangebot eine Rolle spielen mag (der Pflanzenwuchs im H-Streifen ist durch den Winter nicht in dem Maß unterbrochen wie im N-Bereich, und die Mikrofauna des Bodens, die vielen Nematoden als Nahrungsquelle dient, dürfte ihr, nach France (1912), durch Frost bedingtes Winterminimum nicht erreichen), wird die Wirkung der Selektion herabgesetzt und damit die Konstitution des Bestandes negativ beeinflußt. Die so in zunehmendem Maße zur Fortpflanzung gelangenden physiologisch schwachen Individuen können, neben der an sich schon größeren Anzahl normaler Tiere, zu einer höheren Individuendichte im H-Bereich während des Winters beitragen.

Vielleicht steht mit dieser angenommenen Vermehrung der physiologisch schwächeren Tiere auch das Auftreten eines parasitischen Pilzes *Arthrobotrys spec.* im Zusammenhang, der im Winter in vermehrtem Maße endoparasitisch bei den N-Nematoden vorkommt und eventuell die schwächeren Tiere stärker befällt, was jedoch nur eine Annahme ist.

Im Ablauf der Heizungsperiode treten auch für die an gleichmäßige Bedingungen gewöhnten H-Nematoden normale Auslesebedingungen ein und die physiologisch schwächeren Individuen werden nun durch die für sie verschärften Selektionsbedingungen in ihrer Fortpflanzungstätigkeit mehr gehindert (bzw. ihnen sogar zum Opfer fallen) als die unter dauernd strengeren Selektionsbedingungen lebenden N-Tiere.

Wenn wir nochmals in Abb. 6 die Kurven der eiträgenden Nematoden betrachten, könnte man gegen das eben Gesagte einwenden, daß es hier doch so aussieht, als läge ein Entwicklungsschwerpunkt von ca. 5 Monaten Dauer vor, der durch den Einfluß des erwärmten H-Streifens nur eben in den Winter verschoben worden ist. Wenn man nur diese Kurve der graviden Nematoden betrachten würde, könnte man ohne weiteres zu diesem Schluß kommen. Nehmen wir jedoch die Gesamtbesatzkurven sowie die aus Untersuchungen anderer Autoren resultierenden Fluktuationskurven hinzu, kann man diesen scheinbaren Entwicklungsschwerpunkt auch anders erklären:

Die H-Kurve zeigt zu einem Zeitpunkt, wo die N-Kurve einen steilen Anstieg hat, deshalb einen Rückgang, weil die H-Individuen nunmehr unter normalen Bedingungen kommen und anschließend daran die sommerliche Trockenheit ihren Einfluß bemerkbar macht; deshalb kommt es überhaupt nicht mehr zu einem Anstieg der Kurve. Die starke Maximumspitze der N-Kurve dürfte auf die für die N-Bevölkerung nunmehr günstigen Bedingungen schließen lassen.

Zusammenfassend ließe sich sagen, daß die Klimafaktoren zu den wichtigsten Regulatoren des Massenwechsels der Nematoden zählen, also vorwiegend exogene Faktoren mit ihrem Einfluß über das Vermehrungspotential den Massenwechsel der Nematoden mitbestimmen. Weiteren Untersuchungen bleibt vorbehalten zu klären, ob nicht auch noch ein temperaturabhängiger Auslöser vorhanden ist, der bei einem Temperaturrückgang, schon bei relativ hohen Temperaturen, eine Minderung der Eizahlen verursacht (vgl. Abb. 6).

Zusammenfassung

In einem durch eine Fernheizleitung künstlich beheizten Wiesenstreifen wurde der Nematodenbestand über 1¼ Jahre hinweg monatlich untersucht. Zum Vergleich wurde dieselbe Untersuchung in dem danebenliegenden nicht beheizten Wiesenstück ausgeführt, im folgenden H = beheizt und N = nicht beheizt genannt.

Es zeigte sich, daß im H-Streifen eine Zunahme des Nematodenbestandes schon während der Wintermonate erfolgte, im Frühjahr und Frühsommer dagegen die Individuenzahlen abnahmen; im N-Streifen ergab sich im wesentlichen ein umgekehrtes Bild.

Untersuchungen über den prozentualen Anteil der graviden ♀ ergaben, daß die winterlichen Temperaturen in erster Linie über die Vermehrungstätigkeit einen bestandsregulierenden Einfluß ausüben. Dasselbe gilt auch für sommerliche Trockenperioden.

Eine selektionssenkende Wirkung der winterlichen Beheizung wird angenommen, die im H-Streifen auch physiologisch schwächere Tiere zur Fortpflanzung kommen läßt. Diese physiologisch schwächeren Tiere fallen nach Ablauf der Heizperiode den nunmehr verschärften Selektionsbedingungen leichter zum Opfer, was sich in einem Absinken der Individuenzahlen im H-Streifen zeigt. Die andauernd unter diesen Bedingungen lebenden Tiere des N-Streifens zeigen dagegen im Frühjahr einen Anstieg der Individuenzahlen.

Zusätzlich könnte noch ein temperaturabhängiger Auslöser in der H-Population bei Eintritt normaler Bedingungen, d. h. nach Abschalten der Heizung, was für den H-Streifen einen Temperaturrückgang bedeutet, zu einer Minderung der Eizahlen und damit zu einem Rückgang der Individuenzahlen führen.

Summary

In a part of a parc lawn artificially heated by an underground district heating, the number of nematodes was continuously checked for 1¼ years and the results compared with those of a non-heated part of the same lawn (H = heated and N = non-heated lawn).

It was made evident that there is an increase of the nematode numbers in the H-lawn with more or less a decrease in spring and summer, while in the N-lawn the results are reverse.

The percentage of the gravid ♀ proved that winter temperatures influence the reproduction rate of the nematodes so as to show a decrease. The same facts could be stated for high summer temperatures together with extensive evaporation.

The winter heating might have a decreasing influence on the effectiveness of the natural selection on the nematodes; therefore even physiologically weaker individuals may multiply but at the end of the heating period, with then normal

selection conditions, be reduced to a greater extent than the individuals of the N-lawn which are living throughout the whole winter under these conditions.

Another fact of the reduction of the H-population in spring might be a temperature guided internal releaser which is bound to a reduction in temperature, like it occurs in the H-lawn when the heating is stopped. This releaser causes a decrease of the multiplication rate when the H-nematodes are entering normal conditions, i. e. when the artificial heating is stopped in spring.

L i t e r a t u r

- Andrassy, J., Quantitative und produktionsbiologische Untersuchungen der im Waldboden lebenden Nematoden. Kezirat, 1957, 270 pp.
- , Taxonomische Übersicht der Dorylaimen (Nematoda) I. Acta zool. Acad. Sei. Hung. 5. 1959, 191-240.
- , Taxonomische Übersicht der Dorylaimen (Nematoda) II. Acta zool. Acad. Sei. Hung. 6. 1960, 1-28.
- Bassus, W., Untersuchungen über die Nematodenfauna mitteleuropäischer Waldböden. Wiss. Ztschr. Humboldt-Universität Berlin, Mathem.-naturwiss. Reihe 11. 1962 a, 145 bis 177.
- , Über die Vertikalverteilung und den Massenwechsel der Nematoden in Waldböden Mitteldeutschlands. Nematologica 7. 1962 b, 281-293.
- Zur Bodenfauna degraderter Waldbestände. Pedobiologia 3. 1964, 245-255
- Burkhalter, M., Die Verbreitung der freilebenden Erdnematoden in verschiedenen Geländearten im Massif der Rochers de Naye (2045 m). Rev. suisse Zool. 35. 1928, 389-437.
- Diern, K., Untersuchungen über die Bodenfauna in den Alpen. Diss. Zürich, 1903, 187 pp.
- Dieter, A., Über die Auswirkungen parasitischer Nematodenarten in baumschulmäßig genutzten Böden. Wiss. Ztschr. Univ. Halle, Mathem.-naturwiss. Reihe 8. 1959, 1099-1102.
- Francé, R. I-L, Studien über edaphische Organismen, Centralbl. Bakt. II. Abt. 32. 1912, 1-7.
- , Das Edaphon. 2. Aufl. Stuttgart 1921. 99 pp.
- Franz, H., Untersuchungen über die Kleintierwelt ostalpiner Böden. Zool. Jahrb., Abt. Syst., Ökol., Geogr., Tiere 75. 1942, 365-546.
- , Bodenzoologie als Grundlage der Bodenpflege. Berlin 1950, Akademie-Verlag, 316 pp.
- Franz, H., und Beier, M., Zur Kenntnis der Bodenfauna im pannonischen Klimagebiet der Ostmark. I. Die freilebenden Erdnematoden. Zool. Jahrb., Abt. Syst., Ökol., Geogr. Tiere 75. 1942, 349-364.
- Frenzel, G., Untersuchungen über die Fauna schlesischer Wiesenböden. Inaug.-Diss., Univ. Breslau, 1936.
- Goodey, T., Soil and freshwater nematodes. Second edition, revised by J. B. Goodey. London. (New York) 1963. 544 pp.
- Meyl, A., Die freilebenden Erd- und Süßwassernematoden (Fadenwürmer). In: Die Tierwelt Mitteleuropas (Brohmer, Ehrmann und Ulmer), Quelle & Meyer, Leipzig 1961, 273 pp.
- Micoletzky, I-L, Die freilebenden Erdnematoden. Arch. Naturgesch., Abt. A, 87. 1921, 70-80.

- O v e r g a a r d - N i e l s e n , C., Studies on the soil microfauna II. The soil inhabiting nematodes. *Natura Jutlanctica* 2. 1949, 1-131.
- P a e t z o l c h , D., Untersuchungen an freilebenden Nematoden der Salzwiese bei Aseleben. *Wiss. Ztschr. Univ. Halle, Mathem.-naturwiss. Reihe*, 4. 1955, 1057-1090.
- S c h n e i d e r , W., Würmer oder Vermes. II.: Fadenwürmer oder Nematoden. I. Freilebende und pflanzenparasitische Nematoden. In „Die Tierwelt Deutschlands“ (Dahl) 36. 1939, 260 pp.
- S e i d e n s c h w a r z , L., Jahreszyklus freilebender Nematoden einer Tiroler Alpenwiese. *Arb. Zool. Inst. Innsbruck* 1. 1923, 35-71.
- S t ö c k l i , A., Studien über Bodennematoden mit besonderer Berücksichtigung des Nematodengehaltes von Wald-, Grüneiland- und ackerbaulich genutzten Böden. *Ztschr. Pfl.ernährg., Düngg., Bodenkunde* 59. 1952, 97-139.
- S t u r h a n , D., Der pflanzenparasitische Nematode *Longidorus maximus*, seine Biologie und Ökologie, mit Untersuchungen an *L. elongatus* und *Xiphinema cliversicaudatum*. *Ztschr. angew. Zool.* 50. 1963, 129-193.
- T a r j a n , A. C., Check list of plant and soil nematodes. University of Florida. Press, Gainesville 1960, 200 pp.
- T h o m p s o n , M., The soil population. An investigation of the Biology of the Soil in certain districts of Aberystwyth. *Ann. appl. Biol.* 11. 1924, 349-394.
- T h o r n e , G., A monograph of the nematodes of the superfamily Dorylaimoidea. *Capita Zool.* 8. 1939, 1-261.
- T h o r n e , G., and S w a n g e r , H. H., A monograph of the nematode genera *Dorylaimis* Dujardin, *Aporcelaimus* n. g., *Dorylaimoides* n. g. and *Pungentus* n. g. *Capita Zool.* 6. 1936, 1-223.
- V o l z , P., Untersuchungen über die Microschichtung der Fauna von Waldböden. *Zool. Jahrb., Abt. Syst., Ökol., Geogr., Tiere*, 66. 1934, 153-210.
- , Untersuchungen über die Mikrofauna des Waldbodens (Nematoden, Thekamöben). *Zool. Jahrb., Abt. Syst., Ökol., Geogr., Tiere*, 79. 1951, 514-566.

D. STURHAN,

Biologische Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft,
Institut für Hackfruchtkrankheiten und Nematodenforschung, Münster (Westf.)

über Verbreitung, Pathogenität und Taxonomie der Nematodengattung *Tylendwrhynchus*

Zu den bei der Untersuchung von Bodenproben am häufigsten - oder besser gesagt: regelmäßigsten - zu findenden Nematodengattungen zählt ohne Zweifel die Gattung *Tylendwrhynchus*. Gegenüber den allgemein als wirksame Pflanzenschädiger angesehenen übrigen Gattungen werden die Tylenchorhynchen zumeist etwas stiefmütterlich behandelt. Sie sind es aber wert - nicht lediglich aus rein wissenschaftlichen Gesichtspunkten, sondern ebenso in phytopathologischer Hinsicht-, sich etwas eingehender mit ihnen zu befassen.

Die Gattung *Tylenchorhynchus* wurde 1913 von Cobb errichtet, als er die Art *T. cylindricus* aus einem Küstensumpf in Südkalifornien beschrieb. Die älteste Art der Gattung ist allerdings *T. dubius*, 1873 von Bütschli als *Tylendius dubius* in nur einem einzigen männlichen Exemplar von Kornblumenwurzeln (*Centaurea cyanus*) aus Frankfurt/Main beschrieben.

Heute zählt die Gattung *Tylendwrhynchus* mit 79 bekannten Arten zu den artenreichsten Genera der Ordnung Tylenchida. Zehn Arten sind wegen unvollständiger oder ungenauer Beschreibung allerdings als *species inquirendae* anzusehen (Tarjan 1964). Von den verbleibenden 69 guten Arten waren bis zum Jahr 1954 nur insgesamt 13 bekannt, die restlichen 56 Arten wurden erst im letzten Dezennium von 1955 bis 1964 beschrieben. Die stürmische Entwicklung in der Kenntnis dieser einen Gattung spiegelt die starke Intensivierung der gesamten nematologischen Forschung in jüngster Zeit recht gut wieder. Gleichsam als Bestätigung der vermutlich zutreffenden Annahme, daß erst ein Bruchteil aller tatsächlich vorkommenden *Tylendwrhynchus*-Arten entdeckt worden ist, möchte ich den 79 bisher beschriebenen Arten vier weitere neue hinzufügen, davon eine von Teneriffa (*T. goffarti*) und allein drei aus Deutschland (*T. hexagrammu*., *T. bavaricus* und *T. bryobius*).

Geographische Verbreitung

Die Gattung *Tylendwrhynchus* ist weltweit verbreitet; Vorkommen sind aus allen Erdteilen belegt. Über die Verbreitung einzelner Arten läßt sich jedoch noch relativ wenig aussagen, da hierzu erst recht wenige Angaben vorliegen. Ein großer Teil der bekannten Arten ist außerhalb des ursprünglichen Fundortes noch nicht entdeckt worden, andere Arten finden sich in geographisch benachbarten Räumen nicht selten.

In wenigstens zwei Kontinenten kommen laut Literaturangaben zumindest folgende 22 Arten vor: *Tylendwrhynchus acti* Hopper 1959, *T. brevidens* Allen 1955, *T. brevilineatus* Williams 1960 (syn. *T. inrlicus* Siddiqi 1961), *T. brassicac* Siddiqi 1961, *T. capitatus* Allen 1955, *T. clarus* Allen 1955, *T. claytoni* Steiner 1937, *T. cylindricus* Cobb 1913, *T. clubius* (Bütschli 1873), *T. ewingi* Hopper 1959, *T. lalus* Allen 1955, *T. lenorns* Brown 1956, *T. leptus* Allen 1955, *T. magnicauda* (Thorne 1935), *T. affli* Fielding 1966, *T. maximus* Allen 1955,

T. nothus Allen 1955, *T. nudus* Allen 1955, *T. ornatus* Allen 1955, *T. parvus* Allen 1955, *T. striatus* Allen 1955 und *T. triglyphus* Seinhorst 1963 (syn. *T. lrilineatus* Timm 1963).

Einzelne Arten sind ausgesprochene Kosmopoliten, z. B. *Tylenchorhynchus brevidens*, der in den USA, in Kanada, Peru, auf den Kanarischen Inseln, in den Niederlanden, in Deutschland, Polen, Israel, Indien und Australien gefunden wurde, und *T. martini*, dessen Vorkommen aus den USA, aus Venezuela, Peru, Frankreich, Pakistan, Formosa und Australien belegt ist.

Aus Deutschland lagen bisher Nachweise von folgenden Arten vor: *T. dubius* (1873 von Bütschli beschrieben), *T. lamelliferus* (1888 von N. A. Cobb angeführt), *T. huesingi* (1958 von Paetold beschrieben), *T. macrurus* (1960 von Meyer für ganz Mitteleuropa angegeben), *T. microphasmis* (1962 Erstnachweis durch Bassus), *T. brevidens*, *T. claytoni* und *T. maximus* (nach Decke 1963), *T. lenorns*, *T. nanus*, *T. nothus*, *T. ornatus* und *T. tessellatus* (sämtlich 1963 von DeMaeseneer erstmalig für Deutschland genannt). Als weitere Arten kann ich neu hinzufügen: *T. icarus*, bei dem es sich um die „große Form“ von *T. macrurus* handelt, die von Wallace und Greet 1964 als selbständige Art abgetrennt wurde, *T. judithae*, bisher nur aus Ungarn bekannt, *T. parvus*, der in Europa vorher noch nicht festgestellt zu sein scheint, *T. tartuensis*, 195-) von Krall aus Estland beschrieben, *T. acti*, der u. a. in Italien und den Niederlanden nachgewiesen wurde, und die neuen Arten *T. hexagrammus*, *T. bavaricus* und *T. bryobius*.

Es sind damit aus Deutschland 21 verschiedene *Tylenchorhynchus*-Species bekannt*). Das Vorkommen weiterer Arten, wie z. B. der in den benachbarten Niederlanden festgestellten *T. bursifer*, *T. clarus*, *T. cylindricus*, *T. obscurus* und *T. striatus* (Loof and Oostenbrink 1961, Allen 1955) ist zu erwarten.

Über Verbreitung und Häufigkeit der einzelnen Arten in Deutschland lassen sich vorerst kaum Angaben machen. Die Auswertung unserer *Tylenchorhynchus*-Funde von 50 verschiedenen Orten in ganz vVcstdeutschland, von denen teilweise zahlreiche Bodenproben untersucht wurden, lieferte folgendes Ergebnis: 1. *dubius* kam an 33 Orten vor, *T. brevidens* an 24, *T. nothus* an 12, *T. ornatus* (vermutlich identisch mit *T. quaclrifer*) an 11, *T. macrurus* an 9, *T. nanus* an 4, *T. maximus* und *T. parvits* an je 3, *T. icants*, *T. microphasmis* und *T. tartuensis* an je 2 Orten und *T. acti*, *T. judithae*, *T. lamelliferus*, *T. hexagrammus*, *T. bryobius* und *T. bavaricus* an je einem Ort, an drei Stellen außerdem nicht eindeutig determinierbare *Tylenchorhynchus*. Die Arten *T. claytoni*, *T. huesingi*, *T. lenorus* und *T. tessellatus* wurden bei diesen Untersuchungen von uns bisher nicht gefunden.

Diese Befunde von nur recht wenigen Untersuchungsorten vermögen natürlich längst keinen repräsentativen Überblick über die Häufigkeit der einzelnen Arten in Deutschland zu liefern, doch wird wohl deutlich, daß *T. dubius* und *T. brevidens***) die verbreitetsten Arten sind und daß auch *T. nothus*, *T. ornatus* und *T. macrurus* häufiger vorkommen. Vorläufig läßt sich noch nichts darüber aussagen, an welche ökologische Bedingungen - abiotische wie biotische - das Vorkommen

*) Decker (Wiss. Ztschr. Univ. Rostock, Mathem.-naturwiss. Reihe, 13. 1964, 323-335) nannte inzwischen auch noch *T. latu.s*.

**) Nach später durchgeführten morphologischen Untersuchungen scheint es sich hier um zwei sehr ähnliche Arten zu handeln.

der einzelnen Arten geknüpft ist. Eine Bevorzugung leichter Böden durch *T. dubius* (nach Kleyburg and Ostenbrink 1959) wie schwerer Böden durch *T. brevidens* (nach Norton 1959) konnten wir nicht bestätigen. Allein an zehn der untersuchten Orte, größtenteils in denselben Bodenproben, traten beide Arten nebeneinander auf.

An den einzelnen Untersuchungsstellen wurden zumeist mehrere verschiedene *Tylenchorhynchus*-Arten nachgewiesen, z. B. auf unserem Institutsgelände bisher fünf. Maximal konnten wir acht Arten bei der Untersuchung von Bodenproben aus Forstbaumschulen und von einer Wiese in Großheubach bei Miltenberg/Main ermitteln. Nicht nur am gleichen Ort, sondern auch in denselben Bodenproben kommen häufig mehrere Arten neben- und durcheinander vor, so nach unseren Feststellungen in mehr als der Hälfte aller Fälle. Ostenbrink (1957), der Angaben über das Vorkommen von Artgemischen bei pflanzenparasitären Nematoden macht, erwähnt Gemische von bis zu drei *Tylenchorhyndius*-Arten. Daß noch mehr Arten gleichzeitig auftreten können, zeigen unsere Feststellungen. Als Höchstzahl fanden wir mehrfach in einer einzigen Bodenprobe fünf Arten: *T. brevidens*, *T. macrurus*, *T. parvus*, *T. hexagrammus* und *T. bavaricus* in 1Viesboden aus Großheubach/Main, *T. dubius*, *T. brevidens*, *T. ornatiis*, *T. nothiis* und *T. nanus* in einer Probe von einem Gerstenfeld in Hoxfeld, Kreis Borken/Westf., und *T. macrurus*, *T. ornatus*, *T. parvus*, *T. acti* und *T. brevidens* in Boden von Tomate aus Nußbach b. Offenburg. Gleichzeitiges Auftreten von vier Arten wurde noch wesentlich häufiger festgestellt.

Der Möglichkeit eines Vorkommens von Mischpopulationen aus verschiedenen Arten ist außer bei taxonomischen Untersuchungen vor allem auch bei ökologischen und Pathogenitätsuntersuchungen sowie bei Bekämpfungsversuchen, wenn natürliche Populationen verwendet werden, Rechnung zu tragen, da die einzelnen Arten Unterschiede hinsichtlich ihrer Biologie und Physiologie aufweisen. Die Zusammensetzung gemischter Populationen kann sich, z.B. unter dem Einfluß des jeweiligen Pflanzenbewuchses, schnell ändern.

Pathogenität

Lebens- und Ernährungsweise der *Tylenchorhynchus*-Arten sind erst zum Teil bekannt, doch darf angenommen werden, daß alle Arten vom Inhalt lebender Pflanzenzellen leben. Nach negativ verlaufenen Versuchen zur Züchtung von *T. dubius* und *T. martini* auf verschiedenen Pilzen in künstlichen Medien (Reynolds and Evans 1953, Birchfield and Martin 1956) scheint sogar eine Beschränkung auf die Zellen höherer Pflanzen vorzuliegen.

Die Tylenchorhynchen zählen zu den wandernden Wurzelnematoden, die ektoparasitisch an den Wurzeln leben und nur gelegentlich auch in das Pflanzengewebe eindringen. Eindeutige Nachweise eines Parasitismus liegen allerdings erst von einem Teil der bekannten Arten vor. Die bestuntersuchte Art *T. claytoni* weist einen großen Wirtspflanzenkreis auf, der nach bisherigen Ermittlungen über 50 landwirtschaftliche und gärtnerische Kulturpflanzen sowie viele Forstpflanzen aus den verschiedensten Familien umfaßt. Als besonders gute Wirte zeigten sich u. a. Tabak, Kartoffel, Weizen, Mais, Bohne, Rotklee, Hafer, Roggen, Kohl, Möhre, Rose, Rotfichte, japanische Lärche und Robinie, während sich z. B. Gurken, Rüben und *Tagetes* als ungeeignet erwiesen (Krusberg 1959, Khera and

Zucker man 1963, Sutherland and Adams 1964 u. a.). Auch andere *Tylenchrhynchus*-Arten zeichnen sich durch ein recht vielseitiges Wirtsspektrum aus, wie *T. martini*, der u. a. an Zuckerrohr, Johnsongras, Reis, Süßkartoffel, Sojabohne und Rotklee zu leben vermag, während sich jedoch z. B. Mais, Baumwolle und Liguster nicht als Wirte eignen (Birchfield and Martin 1956, Chapman 1959). Für *T. dubius* wurden u. a. folgende Wirtspflanzen angegeben: Baumwolle, *Phaseolus-Bohne*, Hafer und *Sedum*. Die Populationen von *T. dubius* werden nach Decker (1963) gefördert durch Gramineen, besonders Hafer, Roggen und verschiedene Gräser, sowie durch Erbsen und Rotklee, dagegen gehemmt durch Rüben, Mangold und Kartoffeln.

Wenn auch zahlreiche Beobachtungen über die parasitische Lebensweise - *sensu lato* - bei einer Anzahl *Tylenchorhynchus*-Arten vorliegen, so sind die Angaben über ein pathogenes Auftreten doch noch recht spärlich. Wohl wurden Tylenchorhynchen häufig in Verbindung mit Pflanzenschäden festgestellt und im Wurzelbereich erkrankter Pflanzen gefunden, doch sind erst wenige exakte Pathogenitätsermittlungen durchgeführt worden.

Als schädlichste Art ist nach den bisherigen Erkenntnissen *T. claytoni* anzusehen, von dem Schadauftreten vor allem aus den Vereinigten Staaten bekannt sind, ~~der~~ aber auch als Ursache von Schäden an Azaleen in der Schweiz (Vogel und Berner 1958) und an Raps in Mitteldeutschland (Decker 1963) angesehen wurde. Experimentelle Pathogenitätsnachweise wurden u. a. auch für *T. martini* an Zuckerrohr (Birchfield and Martin 1956) und *T. dubius* an Baumwolle und *Phaseolus acutifolius* (Reynolds and Evans 1953) erbracht. Über die Rolle anderer, teilweise auch bei uns häufiger gefundener Arten, wie *T. brevidens*, *T. nothus*, *T. macrurus*, *T. ornatus*, *T. maximus* und *T. lenorus*, ist bisher nichts oder nur äußerst wenig bekannt.

An Befallssymptomen wurden genannt: Schädigungen des Wurzelsystems, Verringerung der Wurzelmasse wie des Gewichts der oberirdischen Pflanzenteile, Blattverfärbungen und Wuchshemmungen, die den Tylenchorhynchen in den USA den Namen „stunt nematodes“ eingebracht haben. Von *T. claytoni* befallene Wurzeln zeigten keine deutlichen Läsionen, jedoch schlechte Entwicklung und Hemmung des Längenwachstums.

Im allgemeinen scheinen jedoch die Tylenchorhynchen als Pflanzenschädlinge nur eine geringe Rolle zu spielen und in ihrer Bedeutung weit hinter anderen phytopathogenen Nematoden zurückzustehen. Krusberg (1959) konnte bei Untersuchungen an *T. claytoni* keine Korrelation zwischen den Gewichten oberirdischer Pflanzenteile und der Anzahl der Nematoden feststellen. Die Pflanzen mit hohen Nematodenpopulationen waren sogar häufig schwerer als die Kontrollpflanzen aus nicht-infiziertem Boden. Nach Untersuchungen von Sutherland und Adams (1964) parasitierte *T. claytoni* wohl an Rotkiefersämlingen (*Pinus resinosa*), war jedoch nicht pathogen. *T. martini* vermehrte sich nach Angaben von Chapman (1959) gut an Rotklee und schwach an Luzerne, zeigte aber keine negative Wirkung auf das Wachstum beider Pflanzen.

Direkte Pflanzenschädigungen scheinen nach den bisherigen Beobachtungen in der Regel wohl erst bei sehr hohen Bodenverseuchungen in Erscheinung zu treten. Wir konnten z. B. an Höchstwerten in einer 250 ccm-Bodenprobe von Kohl aus Waltrop bei Dortmund 7470 Tylenchorhynchen ermitteln, in mehreren 100 ccm-

Bodenproben von geschädigten Haferpflanzen aus Dachau sogar max. etwa 4300 (überwiegend *T. dubius*).

Es können aber Nematoden auch schon in geringerer Anzahl an phytopathologischer Bedeutung gewinnen, wenn sie mit anderen Infektionserregern in einem die Pathogenese fördernden Wechselverhältnis stehen. So verdient die Tatsache besondere Beachtung, daß verschiedentlich ätiologische Zusammenhänge zwischen *Tylenchorhynchus-Befall* und Pilzkrankheiten festgestellt worden sind.

Die Fusarienwelke des Tabaks, hervorgerufen durch *Fusarium oxysporum* var. *nicotianae*, tritt stärker auf, wenn gleichzeitig Befall durch *T. claytoni* vorliegt. Das Eindringen des Pilzes in den Wirt ist jedoch nicht von den Nematoden abhängig (H o l d e m a n 1956). Nach Untersuchungen von H a g l u n d und K i n g (1961) nimmt die durch *Aphanomyces euteiches* verursachte Wurzelfäule der Erbsen bei Anwesenheit von *T. martini* an Intensität zu. Bei Verwendung eines hochvirulenten Pilzstammes verstärkte sich die Wurzelfäule mit steigender Nematoden-zahl. Die Tylenchorhynchen verursachten bei Abwesenheit von *A. euteiches* jedoch keinen erkennbaren Schaden an Erbsen. Ein Einfluß von *T. claytoni* auf die Ausbildung von Welkesymptomen bei Befall von Erbsen durch *Fusarium oxysporum* f. *pisi* ließ sich aber z.B. nicht feststellen, doch waren die claytoni-Populationen bei Gegenwart des Pilzes signifikant höher (D a v i s and J e n k i n s 1963). Ein weiterer Nematoden-Pilz-Komplex wurde zwischen *T. brevidens* und *Olpidium brassicae* an Weizen festgestellt (L a n g d o n, S t r u b l e and Y o u n g 1961).

T a x o n o m i e

Es ist eine allgemeine Erscheinung, daß mit wachsender Anzahl beschriebener Arten der Variationsbereich morphologischer Merkmale innerhalb einer Gattung zunimmt. Dies macht häufig Änderungen der Gattungsdefinitionen erforderlich - führt eventuell auch zu einer Aufspaltung in mehrere Gattungen - und verringert gleichzeitig die Zahl der zur Abgrenzung ähnlicher Genera verwendbaren Kennzeichen.

Innerhalb der artenreichen Gattung *Tylenchrynchus* ist die Variabilität einzelner Merkmale beachtlich: Körperlänge knapp 12mm bis fast 2 mm, Körper abgetöteter Tiere zumeist leicht ventralwärts gebogen bis fast zu offener Spirale gekrümmt, Lippenregion durch starke Einschnürung abgesetzt bis gleichmäßig in den übrigen Körper übergehend, Kopfskelett schwach bis sehr kräftig, Stachel etwa 10 µ bis nahezu 70 µ lang, von zartem bis sehr kräftigem Bau, Stachelknöpfe rückwärts, seitwärts oder nach vom gerichtet, Schwanz etwa eine anale Körperbreite bis ca. 5 Analtbreiten lang, konisch, zylindrisch oder keulig, Schwanzspitze geringelt oder glatt, selten mit einem fingerförmigen Fortsatz, Bau von Spicula, Gubernaculum und Bursa unterschiedlich, Cuticularingelung fein bis grob, drei bis sechs Seitenlinien, gelegentlich zusätzlich erhabene Längsleisten und Cuticulafelderung durch Längsstreifung.

Bei der großen morphologischen Verschiedenartigkeit fällt es einem „nematologischen Anfänger“ - zumal bei Benutzung relativ schwacher mikroskopischer Vergrößerungen - nicht immer leicht, alle Arten einwandfrei als Tylenchorhynchen zu erkennen. Da viele Artbeschreibungen unvollständig und die Arten häufig nur durch geringfügig erscheinende Merkmale getrennt sind, über deren Variabilität zudem meist wenig bekannt ist, erweist sich nicht selten auch die Deter-

mination der Arten wie eine Beschreibung neuer Arten als problematisch. Die in folgenden beschriebenen vier Arten erscheinen jedoch von den bisher bekannten wohldifferenziert.

Sämtliche Messungen wurden an durch Erhitzen abgetöteten, in TAF fixierten und in Glycerin eingebetteten Individuen vorgenommen.

Tylenchorhyndius goffarti n. sp.

(Abb. 1, A-D)

Maße

10 ♀t?: L = 0,54-0,69 (0,61) mm; a = 29-37 (33); b = 4,9-6,0 (5,7); c = 13-20 (16); V = 22-32 (26) 52-57 (55) 21-28 (24) ‰; Stachel = 13-15 (14) µ

10 ♂♂: L = 0,52-0,64 (0,58) mm; a = 30-37 (34); b = 4,9-5,9 (5,3); c = 13-16 (15); T = 46-67 (56) ‰; Stachel = 13-15 (14) µ.

Holotypus (t?): L = 0,62 mm; a = 32; b = 5,6; c = 17; V = 28 55 25 ‰; Stachel = 14 µ.

Allotypus (o): L = 0,56 mm; a = 34; b = 5,3; c = 14; T = ?; Stachel = 14 µ.

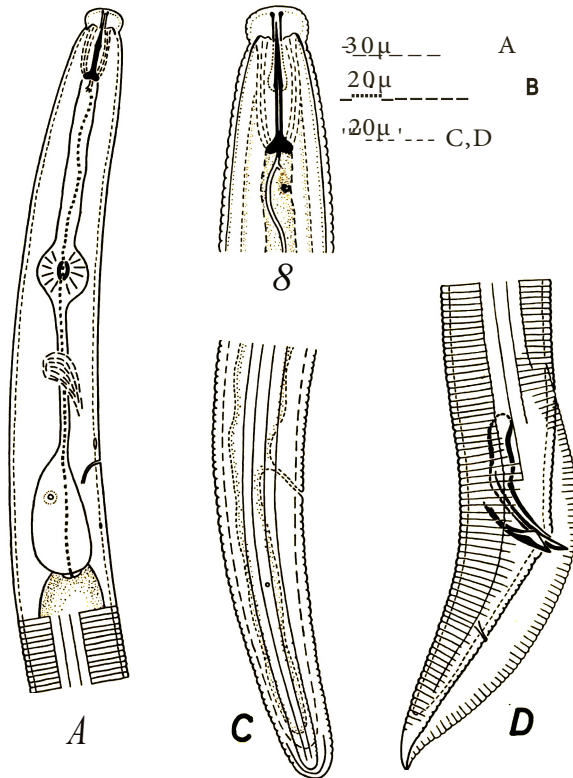


Abb. 1. *Tylenchorhyndius goffarti* n. sp.

A: Oesophagusregion - B: Vorderende - C: Schwanz des Weibchens - D: Schwanz des Männchens

Beschreibung

Körper durch Erhitzen abgetöteter Tiere meist leicht bogenförmig ventralwärts gekrümmt, nach beiden Enden verjüngt. Durchmesser der Lippenregion im Mittel fast 0,4, Durchmesser im Bereich der Stachelknöpfe um 0,6 und am Anus bei beiden Geschlechtern 0,7-0,8 maximale Körperbreiten. Cuticula mit feiner Ringelung; Ringelbreite in Körpermitte wenig über 1 μ . Seitenfelder in Körpermitte fast ein Drittel des Körperdurchmessers breit; mit 4 Seitenlinien, äußere gekerbt, zumindest deutlich am Vorder- und Hinterende. Die inneren Seitenlinien vereinigen sich vor dem Basalbulbus zu einer Medianlinie, die in Höhe des Mittelbulbus ausläuft; die äußeren endigen im Bereich hinter den Stachelknöpfen. Keine cuticulare Längsstreifung.

Lippenregion gerundet, durch starke Einschnürung vom Körper abgesetzt, durchschnittlich fast zweimal so breit wie hoch, mit etwa 6-7 Lippenringeln. Kopfskelett nur schwach entwickelt, vorn leicht verdickte Zentralleisten deutlich. Stachel ziemlich zart, etwa 1/4mal so lang wie die Körperbreite an der Stachelbasis, mit um 3 μ breiten, gerundeten Knöpfen (= durchschnittlich fast 30 % der korrespondierenden Körperbreite). Vorderkanten der Stachelknöpfe leicht nach hinten gerichtet. Conus von gleicher Länge wie Cylindrus mit Globi.

Mündung der dorsalen Oesophagusdrüse weniger als 2 μ hinter den Stachelknöpfen. Vorderer Oesophagusabschnitt bis zur Mitte des Medianbulbus 47 bis 54 % der gesamten Oesophaguslänge. Mittelbulbus rundlich-oval, mit zentraler Valvula. Endbulbus birnförmig, 17-22 % der gesamten Oesophaguslänge, basaler Teil erstreckt sich etwas über den vorderen Da11nabschnitt. Nervenring etwa in Isthmusmitte. Exkretionsporus 70-87 % der Oesophaguslänge hinter dem Vorderende (= 13-16 % der Körperlänge), meist gegenüber dem Vorderende des Terminalbulbus. Hemizonid 0-5 Ringel vor dem Exkretionsporus, ca. 3 μ lang. Hemizonion klein, meist im Bereich der hinteren Hälfte des Terminalbulbus gelegen. Deiriden nicht erkennbar.

Weibliche Gonaden amphidelphisch, ausgestreckt, mit gerundeten, nicht abgesetzten Spermatheken. Oocyten meist einreihig. Bei fast sämtlichen fixierten Weibchen cuticulare Runzelung im Bereich hinter der Vulva. Vagina ziemlich schmal, etwa $\frac{3}{5}$ des korrespondierenden Körperdurchmessers lang. Männliche Gonade ausgestreckt.

Schwanz des Weibchens subcylindrisch, mit 23-40 Ringeln, etwa $2\frac{1}{2}$ - $3\frac{1}{2}$ Analbreiten lang; Ende gerundet, glatt, Breite am letzten Schwanzringel etwa die Hälfte der analen Körperbreite. Phasmiden vor der Schwanzmitte, bei 24-37 % der Schwanzlänge. Rectm $\frac{1}{2}$ - $\frac{2}{3}$ der analen Körperbreite lang; langer postanaler Da11nsack vorhanden. Schwanz des Männchens konisch, $1\frac{1}{2}$ -2 Spiculalängen lang oder ca. 3 - $3\frac{1}{2}$ anale Körperbreiten (ohne flache Analtuberkeln), Ende spitz. Phasmiden vor der Schwanzmitte, bei 23-45 % der Schwanzlänge, liegen sich häufig nicht genau gegenüber. Spicula 21-22,5 (22) μ lang (n = 11), leicht ventralwärts gebogen, Erweiterungen im proximalen Teil, Schaft ziemlich schmal. Gubernaculum 10,5-12,5 (11,5) μ lang (n = 10) = etwa halbe Spiculalänge, leicht gebogen; proximale Hälfte flach, mit spitzem, eingekerbtem oder abgestumpftem Ende; distaler Teil durch aufwärtsgebogene Kanten trogförmig. Bursa schwanzumfassend, mit zart gekerbttem Rand.

Typusmaterial

Holotypus (♂), Präparat 4/4/1, Allotypus (o), Präparat 4/4/2, und 20 Paratypen (7 ♂♂, 13 ♀♀) befinden sich im Institut für Hackfruchtkrankheiten und Nematodenforschung der Biologischen Bundesanstalt, Münster (Westf.), weitere Paratypen (2 ♂♂, 2 ♀♀) beim Pflanzenziekenkundige Dienst, Wageningen, Niederlande. Gesammelt am 29.12.1962.

Typuslokalität und Typushabitat

Finca Agua Dulce, Guia de Isora, Teneriffa, Kanarische Inseln. Boden von Tomate.

Differentialdiagnose

Tylenchrhynchius goffarti n. sp. ist gekennzeichnet durch seine durch eine tiefe Einschnürung abgesetzte Lippenregion, den Besitz von vier Seitenlinien bei Fehlen einer cuticularen Längsstreifung, subcylindrischen Schwanz mit ungeringeltem Ende und eine Stachelänge von 13-15 μ .

Die nächstverwandte Art *T. brassicae* Siddiqi 1961 ist von *T. goffarti* unterschieden durch etwas größere Stachelänge (15-17 μ), grobere Cuticularingelung (Ringelbreite um 2 μ), weniger Lippenringel (4-5), konischeren Schwanz, Fehlen eines postrectalen Darmsacks und abweichenden Bau des Gubernaculum. Von weiteren ähnlichen Arten weichen *T. obscurisulcatus* Andrassy 1959 und *T. cylindricus* Cobb 1913 allein schon durch größere Stachelänge (22 μ bzw. 24--27 μ) und Fehlen eines Postrectalsacks von *T. goffarti* ab, *T. lafitis* Allen 1955 durch nach vorn gerichtete Stachelknöpfe sowie das Fehlen von Männchen und der nur ungenügend beschriebene *T. bucharicus* (Tulaganov 1949) Tulaganov 1954 durch schwächer abgesetzte Lippenregion und stumpf konisches Schwanzende. Die in den meisten Merkmalen (einschließlich Bau des Gubernaculum) sehr gut mit *T. goffarti* übereinstimmende Art *T. brevilineatus* Williams 1960 (syn. *T. indicus* Siddiqi 1961) unterscheidet sich durch den Besitz von cuticularen Längsleisten in der Oesophagealregion.

Tylenchrhynchius hexagrammus n. sp.

(Abb. 2, A-F)

Maße

10 ♂♂: L = 1,04-1,28 (1,13) mm; a = 27-34 (30); b = 5,2-6,4 (5,7); c = 15-20 (17); V = 18-22 (20) 51-56 (53) 18-23 (20) 0/0; Stachel = 33 bis 36 (34) μ

6 ♀♀: L = 1,12-1,26 (1,18) mm; a = 28-36 (33); b = 5,6-6,2 (5,9); c = 12-15 (14); T = 39-53 (48) 0/0; Stachel = 33-36 (34) μ .

Holotypus (♂): L = 1,08 mm; a = 28; b = 5,2; c = 18; V = 20 52 19 0/0; Stachel = 34 μ .

Allotypus (o): L = 1,26 mm; a = 35; b = 6,2; c = 15; T = 53 0/0; Stachel = 34 μ

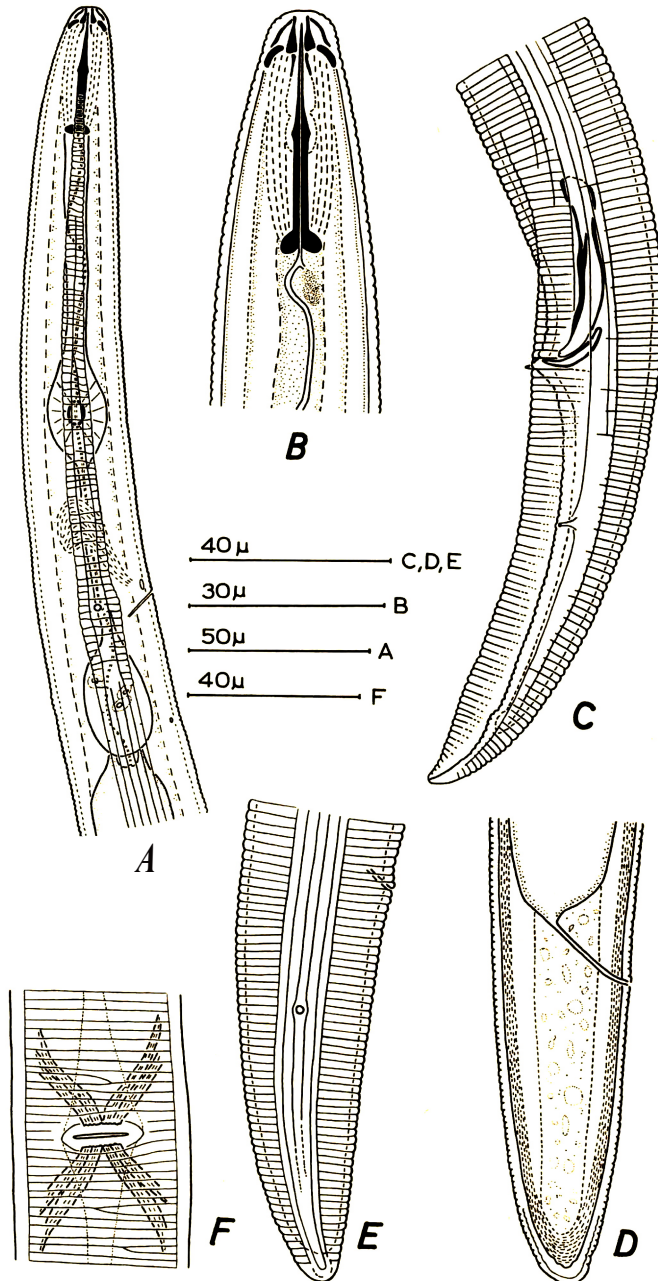


Abb. 2. *Tylendwrhyndius hexagrammus* n. sp.

A: Oesophagusregion - B: Vorderende - C: Schwanz des Männchens - D, E: Schwanz des Weibchens - F: Vulva,region, Aufsicht

Beschreibung

Körper durch Erhitzen abgetöteter Tiere zu einem offenen C ventralwärts gebogen (bei Männchen stärker als bei Weibchen), ziemlich robust, nach beiden Enden verjüngt. Durchmesser im Bereich der Stachelknöpfe 0,5-0,6 maximale Körperbreiten, am Anus beim Weibchen 0,7-0,8, beim Männchen etwa 0,6-0,7 (ohne Analtuberkeln). Cuticula mit mäßig grober Ringelung; Ringelbreite in Körpermitte 1,5-1,8 μ , gelegentlich Anastomosen. Seitenfelder in Körpermitte etwa ein Drittel des Körperdurchmessers breit, mit sechs Seitenlinien. Die äußeren beiden Seitenlinien entspringen im Bereich des proximalen Stachelabschnitts; aus einer Medianlinie entstehen in Höhe des Medianbulbus 2. und 5. Seitenlinie; die inneren beginnen unvermittelt 1-20 μ hinter den Deiriden. Am Schwanz können beim Weibchen die beiden inneren Seitenlinien auslaufen (vgl. Abb. 2, E) oder die 2. und 5. Den Seitenlinienverlauf am Schwanz des Männchens zeigt Abb. 2, C. Kerbung der äußeren Seitenlinien und Kommissuren am Vorderende bis zum Beginn der mittleren Seitenlinien sowie am männlichen Schwanz, selten Kommissuren auch am übrigen Körper. Cuticulare Längsstreifung nicht vorhanden.

Lippenregion stumpf gerundet, nicht abgesetzt, mit 6-7 Ringeln. Kopfskelett stark sklerotisiert. Stachel kräftig, gut 1/2 mal so lang wie die Körperbreite an der Stachelbasis, mit gerundeten, leicht rückwärts gerichteten basalen Knöpfen von 6-7 μ Breite (= durchschnittlich 30 % der korrespondierenden Körperbreite). Conus von etwa gleicher Länge wie Cylindrus mit Globi.

Mündung der dorsalen Oesophagusdrüse durchschnittlich 2 μ hinter der Stachelbasis. Vorderer Oesophagusabschnitt bis zur Mitte des Medianbulbus 53 bis 57 % der gesamten Oesophaguslänge. Mittelbulbus oval, mit zentraler Valvula. Endbulbus kurz und bauchig, 15-17 % der gesamten Oesophaguslänge, den vorderen Darmabschnitt nicht überlappend. Oesophagointestinalverbindung halbkugelig. Ösophagusring meist etwas vor der Isthmusmitte. Exkretionsporus 71-88 % der Oesophaguslänge hinter dem Vorderende (= 12-16 % der Körperlänge), meist vor dem Terminalbulbus. Hemizonid 0-4 Ringel vor dem Exkretionsporus, 2-3 Ringel lang. Hemizonion klein, meist im Bereich der Oesophagointestinalverbindung gelegen. Deiriden groß, etwa in Höhe des Exkretionsporus bei 71 bis 88 % der Oesophaguslänge.

Weibliche Gonaden amphidelphisch, ausgestreckt, rundliche, nicht abgesetzte Spermatheken vorhanden. Oocyten ein- bis zweireihig. Keine Cuticularunzelung im Bereich der Vulva, Vulvaschlitz quer. etwa 1/3 der Körperbreite. Vagina ziemlich schmal, etwa 1/2 der korrespondierenden Körperbreite lang, mit 4 Paar diagonalen Muskelbändern (bei Aufsicht erkennbar). Männliche Gonade ausgestreckt, seltener auch umgeschlagen.

Schwanz des Weibchens breit konisch, mit 39-52 Ringeln, 2-3 Analbreiten lang, Ende gerundet, glatt. Phasmiden vor der Schwanzmitte, bei 19-41 % der Schwanzlänge. Rectum etwa 0,6-0,9 Analbreiten lang, kein Postrectalsack. Analöffnung halbmondförmig caudad gebogen, etwa 1/10 der korrespondierenden Körperbreite. Schwanz des Männchens schlank konisch, ca. 2/2 Spiculaängen lang, Ende zugespitzt. Große charakteristische Analtuberkeln. Phasmiden vor der Schwanzmitte, bei 34-45 % der Schwanzlänge, liegen sich (wie auch beim Weibchen) meist nicht genau gegenüber. Spicula 32-34 (33) μ lang ($n = 6$), schwach ventralwärts gebogen, an der Basis und in der Mitte leicht erweitert. Gubernaculum 11-12 (11,5) μ lang ($n = 6$) = etwa 1/3 der Spiculalänge, proximal stumpf,

besonders distaler Abschnitt gebogen. Bursa schwanzumfassend, mit gekerbtem Rand.

Typusmaterial

Holotypus (♀) und Allotypus (♂), Präparat 4/3/1, sowie 17 Paratypen (12 ♀♀ 5 ♂♂) sind im Institut für Hackfruchtkrankheiten und Nematodenforschung der Biologischen Bundesanstalt, Münster (Westf.), hinterlegt, weitere Paratypen (1 ♀ 1 ♂) im Plantenkrankendienst, Wageningen, Niederlande. Gesammelt am 21.7.1959, 30.9.1963, 6.8.1964 und 30.9.1964.

Typuslokalität und Typushabitat

Großheubach bei Miltenberg/Main, Deutschland. Leichter, sandiger Boden in zwei Forstbaumschulen und einer benachbarten Wiese.

Differentialdiagnose

Tylandrhyndius hexagrammus n. sp. unterscheidet sich von *T. brachycephalus* Litvinova 1946 u. a. durch längeren Schwanz sowie größere Körper- und Stachel-länge, von allen übrigen bekannten Arten der Gattung durch folgende Merkmale: nicht abgesetzte Lippenregion, stark entwickeltes Kopfskelett, sechs Seitenlinien (cuticulare Längsstreifung fehlt) und ungeringeltes Schwanzende.

Tylenchorhynchus bryobius n. sp.

(Abb. 3, A - E)

Maße

10 ♀♀ : L = 0,76-0,86 (0,81) mm; a = 31-37 (34); b = 5,8-6,6 (6,2); c = 14-17 (16); T = 40-66 (54) 0/α Stachel = 21-23 (22) μ bis 24 (22) μ.

10 ♂♂ : L = 0,69-0,83 (0,75) mm; a = 31-40 (35); b = 5,2-6,4 (5,8); c = 14-17 (16); T = 40-66 (54) 0/o; Stachel = 21-23 (22) μ.

Holotypus (♀): L = 0,80 mm; a = 35; b = 6,0; c = 14; V = 26 52 24 %; Stachel = 21 μ.

Allotypus (♂): L = 0,77 mm; a = 33; b = 5,8; c = 15; T = 56 0/α Stachel = 22 μ.

Beschreibung

Körper nach beiden Enden verjüngt; Durchmesser im Bereich der Stachelknöpfe ca. 0,6-0,8, am Anus bei beiden Geschlechtern 0,7-0,8 maximale Körperbreiten. Cuticula fein geringelt; Ringelbreite in Körpermitte um 1 μ, am Vorderende und besonders am Schwanz meist etwas breiter (bis zu 3 μ). Ringel häufig nicht gleichmäßig durchlaufend (vgl. Abb. 3, E). Seitenfelder in Körpermitte etwa ein Drittel des Körperdurchmessers breit; mit 4 Seitenlinien, äußere gekerbt. Äußere Seitenlinien häufig durch Kommissuren verbunden, besonders deutlich am Schwanz. Gelegentlich Unregelmäßigkeiten in der Ausbildung der Seitenfelder mit Bildung von 3-6 Seitenlinien (Abb. 3, E). Keine cuticulare Längsstreifung.

Lippenregion gerundet, nicht abgesetzt, mit 5-6 Ringeln. Kopfskelett schwach entwickelt, mit vorn leicht verdickten Zentrulleisten. Stachel zart, etwa 1/2mal so

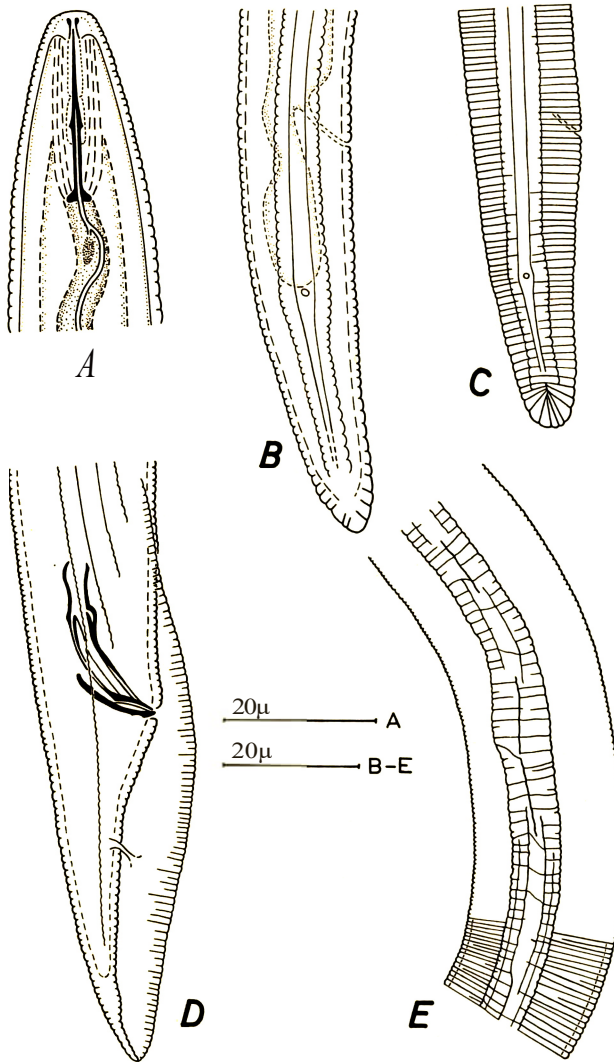


Abb. 3. *Tylendiorhyndius bryobius* n. sp.

A: Vorderende - B, C: Schwanz des Weibchens - D: Schwanz des Männchens -
E: Mittlerer Körperabschnitt mit Seitenlinien

lang wie die Körperbreite an der Stachelbasis. Stachelknöpfe klein, ca. $3\ \mu$ breit (= durchschnittlich $\frac{1}{3}$ der korrespondierenden Körperbreite), Vorderkanten nach hinten gerichtet. Conus etwas länger als Cylindrus mit Globi.

Mündung der dorsalen Oesophagusdrüse um $3\ \mu$ hinter der Stachelbasis. Vorderer Oesophagusabschnitt bis zur Mitte des Medianbulbus ca. 50 % der gesamten Oesophaguslänge. Mittelbulbus breit oval, gut entwickelt, mit kräftiger zentraler Valvula. Enclbulbus flaschenförmig, erreicht durchschnittlich etwa $\frac{1}{5}$

der gesamten Oesophaguslänge, den vorderen Darmabschnitt nicht überlappend. Exkretionsporus meist etwas vor dem Terminalbulbus, 11-14 % der Körperlänge hinter dem Vorderende. Hemizonid dicht vor dem Exkretionsporus. Hernizonion selten erkennbar; Deiriden nicht beobachtet.

Weibliche Gonaden amphidelphisch, ausgestreckt, mit zumeist ovalen, nicht abgesetzten Spermatheken. Oocyten ein- bis zweireihig. Vagina $^{2/3}$ bis fast $^{1/2}$ der Körperbreite lang. Männliche Gonaden ausgestreckt.

Schwanz des Weibchens subcylindrisch bis breit konisch, $2^{1/2}$ - $3^{1/2}$ Analbreiten lang, Ende breit gerundet bis \pm konisch, geringelt. Ringel häufig sehr breit und Schwanzspitze dadurch gelegentlich fast glatt erscheinend. Schwanz mit 35-45 Ringeln. Phasmiden vor der Schwanzmitte, bei 25-49 % der Schwanzlänge. Rectum etwa $^{2/3}$ der analen Körperbreite lang. Postrectaler Darmsack vorhanden. Schwanz des Männchens schlank konisch, ca. 2 Spiculalängen lang oder $2^{1/2}$ bis $3^{1/2}$ Analbreiten, Ende zugespitzt. Keine deutliche Ausprägung von Analtuberkeln. Phasmiden meist vor der Schwanzmitte. bei 35-50 % der Schwanzlänge, liegen sich (wie auch beim Weibchen) nicht immer genau gegenüber. -Spicula 23-25,5 (24) μ lang (n = 10), leicht ventralwärts gebogen, Erweiterung im proximalen Teil. Gubernaculum 12,5-13 (13) μ lang (n = 10) = etwa halbe Spiculalänge, schwach gebogen; proximales Ende \pm stumpf, distaler Abschnitt durch hochgebogene Kanten leicht hrogförmig. Bursa schwanzumfassend, mit leicht gekerbtem Rand.

Typusmaterial

Holotypus (♀) und Allotypus (♂), Präparat 4/9/1, sowie 37 Paratypen (16 ♀♀, 21 ♂♂) befinden sich im Institut für Hackfruchtkrankheiten und Nematodenforschung der Biologischen Bundesanstalt, Münster (Westf.), weitere Paratypen (2 ♀♀, 2 ♂♂) beim Pflanzenziektenkundige Dienst, Wageningen, Niederlande. Gesammelt am 20. 10. 1961.

Typuslokalität und Typushabitat

Moor östlich von Bodd1orst bei Papenburg/Ems, Deutschland. Verwahrlostes Grünland auf Hochmoorboden.

D i f f e r e n t i a I d i a g n o s e

Tylenchorhynchus bryobius n. sp. unterscheidet sich von den meisten Arten der Gattung durch folgende Merkmale: keine cuticulare Längsstreifung, 4 Seitenlinien (durch Unregelmäßigkeiten nur gelegentlich 3-6), Lippenregion nicht abgesetzt, Kopfskelett schwach, Stachel zart, Schwanzspitze geringelt (selten bei grober Ringelung fast glatt erscheinend). Die ähnlichen Arten *T. parvus* Allen 1955 und *T. huesingi* Pactzold 1958 besitzen einen cylindrischen, am Ende hemisphärischen Schwanz und einen kürzeren Stachel (bis 19 11). *T. maximus* Allen 1955 unterscheidet sich neben cylindrischer Schwanzform durch größere Körperlänge (0,98 bis; 1,10 mm) und das Fehlen von Männchen von *T. bryobius*, *T. eremicolus* Allen 1955 durch nach vorn gerichtete Vorderflächen der Stachelknöpfe, deutlicher sklerotisiertes Kopfskelett und weniger Lippenringel (4), *T. clavicaulatus* Seinhorst 1963 durch leicht keulige Gestalt des Schwanzes, kürzeren Stachel (18'-19 f.), den Besitz von nur 3 Lippen ringeln und geringere Körperlänge (0,54-0,72 mm).

Tylendwrhynchus bavricus n. sp.
(Abb. 4, A-C)

Maße

Holotypus (♂): L = 0,75 mm; a = 28; b = 5,2; c = 13; V = 32 57 28 0/6
Stachel = 21 fl.

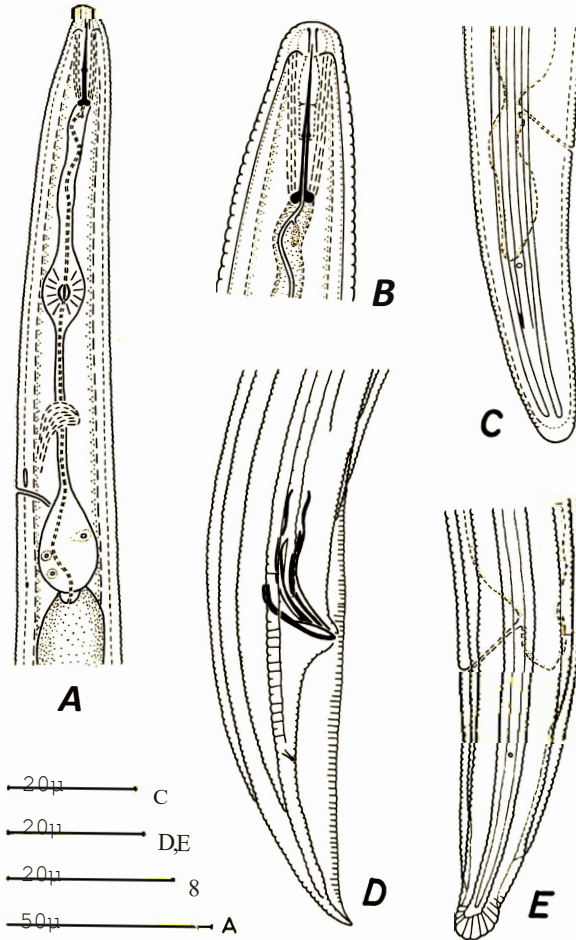


Abb. 4. *Tylendwrhynchus bavricus* n. sp.

A: Oesophagusregion - B: Vorderende - C: Schwanz des Weibchens

Tylendwrhynchus juclithae Andrassy 1962

D: Schwanz des Männchens - E: Schwanz des Weibchens

Beschreibung

Körper nach beiden Enden verjüngt; Durchmesser im Bereich der Stachelknöpfe 0,6, an Anus 0,7 maximale Körperbreiten. Cuticula fein geringelt; Ringelbreite in Körpermitte um 1,2 µ, an Vorderende breiter. Seitenfelder in Körper-

mitte etwas weniger als ein Drittel des Körperdurchmessers breit, mit 6 Seitenlinien. Die äußeren beiden Seitenlinien entspringen im Bereich der Stachelknöpfe, 2. und 5. Seitenlinie entstehen in Höhe des Mittelbulbus aus einer Medianlinie, die inneren Seitenlinien beginnen unmittelbar hinter den Deiriden und enden am Schwanz hinter den Phasmiden. Keine cuticulare Längsstreifung.

Lippenregion gerundet, nicht abgesetzt, mit 4 Ringeln. Kopfskelett schwach entwickelt, mit vorn leicht verdickten Zentralleisten. Stachel schlank, fast $1\frac{1}{2}$ mal so lang wie die Körperbreite an der Stachelbasis. Stachelknöpfe gerundet, ca. $3\frac{1}{t}$ breit (= ca. $1\frac{1}{t}$ der korrespondierenden Körperbreite), Vorderkanten abgeschrägt. Conus länger als Cylindrus mit Globi.

Mündung der dorsalen Oesophagusdrüse etwa 2μ hinter der Stachelbasis. Vorderer Oesophagusabschnitt bis zur Mitte des Medianbulbus 48 % der gesamten Oesophaguslänge; Mittelbulbus gestreckt oval, mit zentraler Valvula. Endbulbus birnförmig, erreicht ein Sechstel der gesamten Oesophaguslänge, den vorderen Darmabschnitt nicht überlappend. Nervenring in Isthmusmitte. Exkretionsporus 78 % der Oesophaguslänge hinter dem Vorderende (= 15 % der Körperlänge), gegenüber dem Beginn des Terminalbulbus. Hemizonid deutlich, unmittelbar vor dem Exkretionsporus. Hemizonion im Bereich der Basis des hinteren Oesophagusbulbus. Deiriden erkennbar, in Höhe des Exkretionsporus gelegen.

Gonaden arnphidelphisch, ausgestreckt, mit nicht abgesetzten Spermatheken. Oocyten ein- bis zweireihig. Vagina fast die Hälfte der korrespondierenden Körperbreite lang.

Schwanz subcylindrisch, mit 49 Ringeln, fast 3 Analtbreiten lang, Ende breit gerundet, glatt. Phasmiden vor der Schwanzmitte. Rectum etwa $2\frac{1}{a}$ der analen Körperbreite lang; Postanalsack vorhanden.

Typusmaterial

Der Holotypus (\emptyset), Präparat 4/15/1, befindet sich in der Nematodensammlung des Instituts für Hackfruchtkrankheiten und nematodenforschung der Biologischen Bundesanstalt, Münster (Westf.). Gesammelt am 30.9.1963.

Typuslokalität und Typushabitat

Großheubach bei Miltenberg/Main, Deutschland. Wiese auf leichtem, sandigen Boden in der Nähe des rechten Mainufers.

Differentialdiagnose

Tylenchorhyllidius bavaricus n. sp. ist vor fast allen bekannten Arten der Gattung ausgezeichnet durch das Fehlen einer cuticularen Längsstreifung, das Vorwommen von sechs Seitenlinien, eine nicht abgesetzte Lippenregion mit schwach entwickeltem Skelett und einen subcylindrischen, am Ende ungeringelten Schwanz. Von der einzigen in diesen Merkmalen übereinstimmenden Art *T. brevidens* Allen 1955 ist *T. bavaricus* durch größere Stachelänge (21μ) und geringere Anzahl Lippenringe! (4) unterschieden.

Tylenchorhynchus judithae Andrassy 1962

(Abb. 4, D-E)

Ma ß e

3 ♀: L = 0,69-0,79 (0,75) mm; a = 30-31 (31); b = 5,3-6,3 (5,8); c = 19 (19); V = 24 (24) 53-60 (57) 22-25 (23) °/α; Stachel = 22 (22) μ.

1 ♂: L = 0,72 mm; a = 33; b = 5,2; c = 17; T = 53 °/α. Stachel = 22 μ.

B e s c h r e i b u n g

Weibchen: In fast allen Merkmalen sehr gut mit der Originalbeschreibung von Andrassy (1962) übereinstimmend. Die deutschen Individuen sind lediglich etwas kleiner als die ungarischen (L = 0,88-0,97 mm), und das Schwanzende weist keinen leichten Einschnitt auf.

Männchen: Ähnlich den Weibchen. Schwanz konisch, fast 2 Spiculalängen lang, Ende zugespitzt. Kloalrnlöffnung vorspringend. Phasmiden undeutlich, etwas vor der Schwanzmitte gelegen. Spicula 24 μ lang, ventralwärts gebogen. Gubernaculum 14 μ lang (= mehr als halbe Spiculalänge), proximal stärker gebogen, durch schwache laterale Aufbiegungen des distalen Abschnittes leicht trogförmig. Bursa mit zart gekerbtem Rand. Die Bursaränder werden von den Fortsetzungen der latero-subventralen Cuticulaleisten gebildet.

F u n d o r t

Großheubach bei Miltenberg/Main, Deutschland. Leichter, sandiger Boden in einer Forstbaumschule. (Gesammelt am 30. 9. 1963 und 6. 8. 1964.)

Z u s a m m e n f a s s u n g

Von der weltweit verbreiteten Gattung *Tylenchrhynchus* wurden bisher 21 Arten in Deutschland nachgewiesen. Am häufigsten kommen *T. dubius* und *T. brevidens* vor; Gemische von vier und fünf *Tylenchrhynchus*-Arten sind nicht selten. Als direkte Pflanzenschädiger scheinen die Tylenchorhynchen gegenüber anderen Nematoden im allgemeinen nur eine geringe Rolle zu spielen; teilweise kommt ihnen auch eine Bedeutung beim Zusammenwirken mit anderen Krankheitserregern (Pilzen) zu. Die durch große intragenerische Variabilität morphologischer Merkmale ausgezeichnete Gattung umfaßt gegenwärtig 83 bekannte Arten, von denen allerdings zehn als *species inquirendae* anzusehen sind. Vier neue Arten werden beschrieben: *T. goffarti* von den Kanarischen Inseln und *T. hexagrammus*, *T. bryobius* und *T. bavaricus* aus Deutschland.

S u m m a r y

So far 21 species of the world-wide distributed genus *Tylenchrhynchus* have been found in Germany. *T. dubius* and *T. brevidens* occur most frequently, and mixtures of four or five species are not unusual. As direct plant pathogens the tylenchorhynchs in general seem to play a minor role, but they reach some importance in association with other plant pathogens (fungi). The genus, marked by a great intrageneric variability of morphological characters, contains at present 83 described species, ten of which, however, have to be considered as *species inquirendae*. Four new species are described: *T. goffarti* from the Canary Islands, and *T. hexagrammus*, *T. bryobius* and *T. bavaricus* from Germany.

Literatur

- Allen, M. W., A review of the nematode genus *Tylenchrynchti*, S. Univ. Calif. Publ. Zool. 61. 1955, 129-165.
- Andrássy, I., Neue Nematoden-Arten aus Ungarn I. Zehn neue Arten der Unterklasse Secernentea (Phasmidia). Acta zool. Acad. Sci. Hung. 8. 1962, 1-23.
- Bassus, W., Untersuchungen über die Nematodenfauna mitteldeutscher Waldböden. Wiss. Ztschr. Humboldt-Universität Berlin, Mathem.-naturwiss. Reihe 11. 1962, 145 bis 177.
- Birchfield, W., and Martin, W. J., Pathogenicity on sugarcane and host plant studies of a species of *Tylenchrynchus*. Phytopathology 46. 1956, 277-280.
- Bütschli, O., Beiträge zur Kenntnis der freilebenden Nematoden. Nova Acta Kais. Leop.-Carol. Dtsch. Akacl. Naturf. 36. 1873, 1-144.
- Chapman, R. A., Development of *Pratylenchus penetrans* and *Tylenchrynchus martini* on red clover and alfalfa. Phytopathology 49. 1959, 357-359.
- Cobb, A., Beiträge zur Anatomie und Ontogenie der Nematoden. Jenaische Ztschr. Naturwiss. 23 (N. F. 16). 1888, 41-76.
- Cobb, A., New nematode genera found inhabiting fresh water and nonbrackish soils. J. Washington Acad. Sci. 3. 1913, 432-444.
- Davis, R. A., and Jenkins, W. R.: Effects of *Meloidogyne* spp. and *Tylenchrynchus claytoni* on pea wilt incited by *Fusarium oxysporum* f. *pisi* race 1. (Abstr.). Phytopathology 53. 1963, 745.
- Decker, H., Pflanzenparasitäre Nematoden und ihre Bekämpfung. Berlin 1963, 374 pp.
- Haglund, W. A., and King, T. H., Effect of parasitic nematodes on the severity of common root rot of evening peas. Nematologica 6. 1961, 311-314.
- Holdeman, Q. L., The effect of the tobacco stunt nematode on the incidence of *Fij.Sariim* wilt in flue-cured tobacco. Phytopathology 46. 1956, 129.
- Khera, S., and Zuckermann, B. M., In vitro studies of host-parasite relationships of some plant-parasitic nematodes. Nematologica 9. 1963, 1-6.
- Kieyburg, P., and Oostenbrink, M., Nematodes in relation to plant growth. I. The nematode distribution pattern of typical farms and nurseries. Netherl. J. Agric. Sci. 7. 1959, 327-343.
- Krahl, E., (Neue und wenig bekannte Tylenchiden [Nematoda, Tylenchida] nebst einer Beschreibung des Gynandromorphismus in der Gattung *Aphelenchoides*) [russ.; estn. u. deutsche Zusammenfassung]. Izvest. Akad. Nauk Estonsk. SSR, Ser. Biol., 8. 1959, 190-198.
- Krusberg, L. R., Investigations on the life cycle, reproduction, feeding habits and host range of *Tylenchrynchus claytoni* Steiner. Nematologica 4. 1959, 187-197.
- Langdon, K. R., Struble, F. B., and Young, H. C., Stunt of small grains, a new disease caused by the nematode *Tylenchrynchus brevidens*. Plant Dis. Repr. 45. 1961, 248-252.
- Loof, P. A. A., and Oostenbrink, M., Bijdrage tot de kennis van de aaltjesfauna van de Nederlandse bodem. Versl., Meded. plantenziektenkdg. Dienst, Wageningen no. 136 (Jaarboek 1961), 176-184.
- Maeseneer, J. de, ökologische Beobachtungen an freilebenden Nematoden in Weiden. Nematologica 9. 1963, 225-261.
- Meyl, A. H., Die freilebenden Erd- und Süßwassernematoden (Fadenwürmer). In: Brohmer, Ehrmann und Ulmer, Die Tierwelt Mitteleuropas, Bd. I, Lief. 5 a. Leipzig 1960, 164 pp., 54 Tafeln.

- orton, D. C., Relationship of nematodes to small grains and native grasses in north and central Texas. *Plant Dis. Repr.* 43. 1959, 227-235.
- Oostenbrink, M., Das Vorkommen von Artgemischen bei pflanzenparasitären Nematoden. *Nematologica, Suppl.* 1. 1957, 342-346.
- Paetzold, D., Beiträge zur nematodenfauna mitteleuropäischer Salzstellen im Raum von Halle. *Wiss. Ztschr. Univ. Halle, Mathem.-naturwiss. Reihe.* 8. 1958, 17-48.
- Reynolds, H. W., and Evans, M. M., The stylet nematode, *Tylenchorhynchus dubius*, a root parasite of economic importance in the southwest. *Plant Dis. Repr.* 37. 1953, 540-544.
- Sutherland, J. R., and Adams, R. E., The parasitism of red pine and other forest nursery crops by *Tylenchrhynchus claytoni* Steiner. *Nematologica* 10. 1964, 637-643.
- Tarjan, A. C., A compendium of the genus *Tylenchiorhynchus* (Tylenchidae: Nematoda). *Proc. helminth. Soc. Washington* 31. 1964, 270-280.
- Vogel, W., und Berner, R., Das Wurzelsterben bei Azaleen, eine durch Nematoden verursachte Krankheit. *Schweiz. Gartenbau-Blatt Solothurn*, Nr. 13/1958.
- Wallace, H. R., and Greet, D. N., Observations on the taxonomy and biology of *Tylenchrhynchus macrurus* (Goodey, 1932) Filipjev, 1936 and *Tylenchrhynchus icarus* sp. nov. *Parasitology* 54. 1964, 129-144.

