

Das de Mansche Organ der Oncholaimidae, eine genito-intestinale Verbindung bei Nematoden*

EIKE RACHOR

Institut für Meeresforschung, Bremerhaven

Eingegangen am 11. Juli 1969

The de Manian System of the Oncholaimidae, a Genito-Intestinal Connection in Nematodes

Abstract. The different types of the de Manian system are described and compared in 10 genera (for the first time in *Viscosia* and *Oncholaimellus*). By tracing a morphological sequence the organ is interpreted as a more or less segregated appendix of the female genital tube (duplication theory). The organ, which has distally an ingrowth of intestinal tissue, functions as a seminal receptacle.

Inhalt

A. Einleitung	87	10. <i>Oncholaimus</i>	126
Historischer Überblick	88	11. Andere Genera (<i>Prooncholaimus</i> , <i>Pontonema</i> , <i>Anoplostoma</i>)	138
B. Material und Methoden	90	D. Diskussion	138
C. Spezieller Teil	94	1. Vergleich der anatomischen Befunde	138
1. <i>Viscosia</i>	94	2. Funktion: Das de Mansche Organ als Receptaculum seminis	148
2. <i>Oncholaimellus</i>	97	3. Phylogenetische Ableitung	153
3. <i>Kreisoncholaimus</i>	97	Zusammenfassung	160
4. <i>Meyersia</i>	98	Summary	162
5. <i>Adoncholaimus</i>	108	Literatur	163
6. <i>Metoncholaimoides</i>	119		
7. <i>Metoncholaimus</i>	121		
8. <i>Wiesoncholaimus</i>	126		
9. <i>Metaparoncholaimus</i>	126		

A. Einleitung

Die Oncholaimidae stellen mit etwa 300 bekannten Arten fast ein Zehntel aller beschriebenen freilebenden Meeresnematoden. Sie sind weltweit verbreitet; viele Arten kommen in großer Individuenzahl auch im

* Hauptteil einer Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Hamburg, angenommen am 16. 4. 1969. Der Teil „Systematische Bemerkungen zur Familie der Oncholaimidae“ wird in den Veröffentlichungen des Instituts für Meeresforschung in Bremerhaven erscheinen (Rachor, 1970). Die Untersuchungen wurden mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft durchgeführt.

Brackwasserbereich vor; einzelne Vertreter besiedeln sogar Binnengewässer.

Bei den Weibchen mehrerer Genera nur dieser Familie ist ein unterschiedlich kompliziert gebautes Gangsystem mit eigener Wandung beschrieben worden, das de Mansche Organ: Es besteht in der Regel aus einem in Körperlängsrichtung verlaufenden, dorsal gelegenen Rohr, das sich an seinem Vorderende, manchmal außerdem am Hinterende, innig mit dem Darmepithel verbindet (Osmosium) und außerdem meistens eine Öffnung nach außen besitzt (Terminalporus). Dieses Rohr kommuniziert — je nach Zahl der Gonadenäste über paarige oder unpaarige Verbindungsgänge — mit dem Gonodukt. In ihrem vielgestaltigen und komplizierten Bau erinnert diese Genito-Intestinal-Verbindung an Strukturen bei den Plathelminthen.

Obwohl die erste Beschreibung des de Manschen Röhrenorganes der Oncholaimidae schon mehr als 80 Jahre zurückliegt, sind die Kenntnisse über Bau und Verbreitung lückenhaft und ungenau; hinsichtlich der Herleitung und Funktion gibt es zahlreiche Vermutungen und Unklarheiten, jedoch keine schlüssige Deutung.

Historischer Überblick

1886 entdeckt J. G. de Man bei den Weibchen von *Adoncholaimus fuscus* (Bastian, 1865) das „sehr merkwürdige“ röhrenförmige Organ, welches er in seinem Bau eingehend und zutreffend beschreibt. 1893 fügt er eine Darstellung des schon 1886 erwähnten Organes von *Metoncholaimus albidus* (Bastian, 1865) hinzu, das im Zusammenhang mit der Ausbildung nur eines Gonadenastes gegenüber dem des *Ad. fuscus* vereinfacht und caudad verlagert erscheint.

O. zur Strassen (1894) bestreitet für die von ihm neu beschriebenen und eingehend untersuchten Arten *Metoncholaimus pristiurus* und *Met. demani* einen Zusammenhang des de Manschen Organes mit der Gonade, wie ihn de Man bei *Met. albidus* aufzeigt. Er will eine offene Verbindung des Vorderendes des Organes, des Osmosiums, mit dem Darms feststellen. Wie schon de Man kann auch zur Strassen über die Funktion des Organes nur Vermutungen anstellen.

Stewart (1906) vergleicht das de Mansche Organ von *Adoncholaimus fuscus* mit den von ihm bei *Pontonema vulgare* (Bastian, 1865) entdeckten „gonenteric canals“ — paarigen, durch die Wände der beiden Ovijektoräste zum Darm verlaufenden Kanälchen, die überschüssiges Sperma in den Darm ableiten sollen. Er kommt zu dem Schluß, das Organ von *Ad. fuscus* sei vergleichbar mit dem Laurerschen Kanal digener Trematoden, der gonenterische Kanal des *P. vulgare* mit dem genito-intestinalen Kanal monogener Trematoden.

Die Möglichkeit eines solchen Vergleichs lehnt Filipjev (1918/21) ab. Filipjev benutzt Vorhandensein und Bau des de Manschen Organes zur Charakterisierung der Oncholaimiden-Gattungen (s. auch Filipjev, 1927). Bei *Metoncholaimus* Filipjev, 1918, wird in Übereinstimmung mit zur Strassen eine offene Verbindung zum Darm und das Fehlen der Verbindung zur Gonade angenommen; für *Oncholaimus* Dujardin, 1845, bemerkt er Ähnliches. Hinsichtlich der „sonderbaren“ Körperchen im Hauptrohr von *Adoncholaimus fuscus* stellt er die Frage, ob es sich um Spermatozoen handeln könne. Da der nichtsystematische Teil der Arbeit Filipjevs lediglich in russischer Sprache vorliegt, haben seine Gedanken über das de Mansche Organ keine weitere Beachtung gefunden.

Die Arbeiten von Cobb (1930, 1932) stellen die ausführlichsten Auseinandersetzungen über das Organ dar. Cobb nennt es nach seinem Entdecker „Demanian vessels“; und in der englisch- und französischsprachigen Literatur wird diese Bezeichnungsweise seither beibehalten (de Manian system, organe de de Man).

Im Gegensatz zu zur Strassen und Filipjev zeigt Cobb, daß ein Ductus (uterinus) zwischen Hauptrohr und dem Uterus auch bei *Metoncholaimus pristiurus* und ebenso bei *Oncholaimus appendiculatus* (Cobb, 1930) sowie *O. serpens* Cobb, 1930, vorhanden ist und bestätigt damit die Angabe de Mans von *Met. albidus*. Auf Grund seiner Untersuchungen und Überlegungen bestreitet er, daß eine offene Verbindung zwischen Darm und Organ existiere; er nennt die Verbindung Osmosium, womit er ihr eine osmotische Stoffaufnahmefunktion zuschreibt. Das de Mansche Organ soll der Ausscheidung eines Sekretgemisches dienen, gebildet von Uterus und Osmosium im Zusammenhang mit der Reproduktion. Die histologische Beschaffenheit des de Manschen Organes soll nach Cobb für eine Herkunft vom Gonaden-, nicht aber vom Darmmaterial sprechen. Darüber hinaus findet er bei den Männchen von einigen der untersuchten Arten eine schlauchartige, drüsige Aussackung des Gonodukts, die er mit dem de Manschen Organ homologisiert. Chitwood (1931) stimmt Cobb hinsichtlich Bau und Herkunft des Organes völlig zu und deutet das Osmosium auf Grund von Längsschnitten als in den Darm eingesenkten vordersten Teil des Hauptrohres des Organes.

In seiner umfangreichen monographischen Studie über die Oncholaiminae faßt Kreis (1934) die Kenntnisse über das de Mansche Organ zusammen und beschreibt dessen Bautypen bei den verschiedenen Genera. Für die sehr eingehend untersuchte Art *Meyersia meridionalis* (Kreis, 1932) sowie für *M. bandaensis* (Kreis, 1932) und *Kreisoncholaimus nudus* (Kreis, 1932)¹ stellt er eine Verbindung zwischen dem Hauptrohr

¹ Die drei genannten Arten werden von Kreis (1932, 1934) zu *Adoncholaimus* Filipjev, 1918, gezählt; die beiden ersten ordnet Hopper (1967) bei *Meyersia* ein, für die Art *nudus* errichte ich die neue Gattung *Kreisoncholaimus*.

des de Manschen Organes und der Vagina fest, während der bei den übrigen Genera beschriebene hintere Teil mit den Terminaldukten rückgebildet oder nicht vorhanden sein soll. Den von Cobb und Chitwood vertretenen Meinungen über Abkunft und Funktion des Organes wird im wesentlichen zugestimmt; und es wird hervorgehoben, daß das Organ erst nach der Entwicklung der Geschlechtsorgane angelegt wird. Kreis meint, das Organ sei nur bei den höchstentwickelten Formen ausgebildet, Formen, „welche phylogenetisch von *Oncholaimus* Dujardin, wo wir die erste Anlage des Organes vorfinden, abstammen“ (S. 70).

Wichtige Bemerkungen über das de Mansche Organ finden sich noch bei Wieser (1953, Beschreibung einer neuen Gattung *Metoncholaimoides*) und bei Hopper (1967). Letzterer stellt das neue Genus *Meyersia* auf, gekennzeichnet dadurch, daß das de Mansche Organ nur einen Porus auf der rechten Körperseite neben der Vulva besitzt. Das parallel zu den Gonadenästen entwickelte Organ erscheint dadurch völlig symmetrisch.

In den zusammenfassenden Arbeiten von Wülker u. Schuurmans, Stekhoven (1933), Hyman (1951), Chitwood u. Chitwood (1950) und de Coninck (1965) werden keine wesentlichen neuen Ansichten über Herkunft oder Funktion des Organes vertreten.

In zahlreichen taxonomischen Arbeiten (besonders bei de Man, 1889 bis 1893; Mawson, 1956—1958; Wieser, 1959; Chitwood, 1960; Inglis, 1966; Wieser u. Hopper, 1967) werden beschreibende Einzelangaben gemacht; auf Andrassy (1964) geht die hier benutzte Bezeichnung „Ductus uterinus“ zurück.

Eine Gegenüberstellung der von den verschiedenen Autoren benutzten Begriffe bringt Tabelle 1; zur Veranschaulichung diene Abb. 1.

B. Material und Methoden

Meine Untersuchungen über das de Mansche Organ führte ich im Institut für Meeresforschung zu Bremerhaven durch. Dem Direktor des Instituts, meinem verehrten Lehrer Professor Dr. S. A. Gerlach, danke ich für Anregung und Hilfe bei meiner Arbeit. Er ermöglichte mir, alle Hilfsmittel und Arbeitsmöglichkeiten des Instituts auszuschöpfen. Wertvolle Anregungen ergaben sich durch häufige Gespräche mit Herrn Dr. F. Riemann. Gedankt sei ebenfalls Herrn Dr. H. Lüneburg vom Institut für Meeresforschung, durch dessen Unterstützung ich an einer Ausfahrt mit FS „Alkor“ in die Kieler Bucht, sowie an Exkursionen an die Nord- und Ostseeküste teilnehmen konnte, um Untersuchungsmaterial zu beschaffen.

Weiteres Material stammt teils aus dem Eulitoral der Nord- und Ostseeküste, teils wurde es gewonnen bei Ausfahrten mit FK „Victor Hensen“ in die Deutsche Bucht und FFS „Anton Dohrn“ in den weiteren Nordseebereich.

Für die freundliche Überlassung von Untersuchungsmaterial danke ich Frau Dr. S. Grimaldi (Bari), Frau M. H. Galhano (Porto) und den Herren Dr. M. Ebert (Münster), Prof. Dr. S. A. Gerlach, Dr. O. Giere (Hamburg), Dr. B. E. Hopper (Ottawa), Dr. F. Riemann (Bremerhaven), K. Schaumann (Bremerhaven) und Dr. W. v. Thun (Kiel).

Tabelle I

De Man (1886)	Zur Strassen (1894)	Cobb (1930)	Kreis (1934)	Hopper (1967)	In dieser Arbeit benutzte Bezeichnung
Untersuchte Genera					
<i>Adoncholaimus</i>	<i>Metoncholaimus</i>	<i>Adoncholaimus</i> <i>Metoncholaimus</i> <i>Oncholaimus</i>	<i>Kreisoncholaimus</i> <i>Meyersia</i> <i>Adoncholaimus</i> <i>Oncholaimus</i>	<i>Meyersia</i> <i>Metoncholaimus</i>	
Röhrenförmiges Organ	röhrenförmiges Organ	De Manian vessels	De Mansches Gefäß Röhrenorgan	De Manian system	De Mansches Organ
<i>Hauptrohr</i>	Stammrohr	main tube	Hauptrohr	principal efferent	<i>Hauptrohr</i>
Vorderer blinder Endteil des Hauptrohres	Vorderende des Stammrohres	enteric efferent	Efferentus entericus	enteric efferent	<i>Ductus entericus</i>
Blindes Vorderende, knopfförmige Verbindung an der Darmwand	offenes Mündungsorgan	<i>osmosium</i>	Osmosium	osmosium	<i>Osmosium</i>
Warzen = hügelig aufgetriebene Teile des Hauptrohres	rosettenförmiges Organ (Rosette)	<i>uvette</i>	Rosette	uvette	<i>Uvette</i> (nicht Warze)
Verbindungsrohrchen zum Uterus	(soll fehlen)	uterine efferent	Efferentus uteri	ovarian efferent	<i>Ductus uterinus</i>
Endrohrchen	Röhrchen in den Endschläuchen	(exit) duct	<i>Tabus lateralis</i>	exit duct	<i>Ductus terminalis</i> (Terminaldukt)
Ausmündungsöffnung	Spalt nach außen	exit pore	Öffnung nach außen	exit pore	<i>Terminalporus</i>

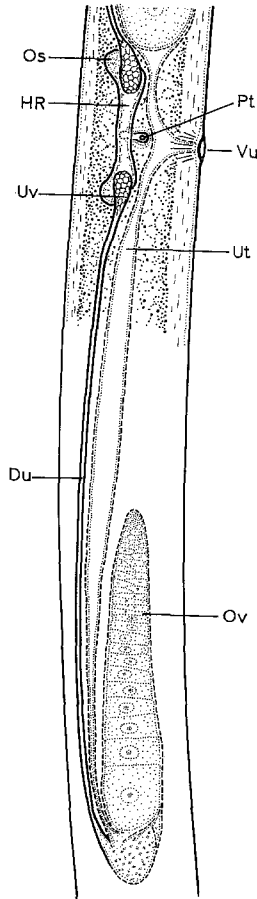


Abb. 1. *Meyersia minor* Hopper, 1967. De Mansches Organ (halbschematisch)

Folgende Abkürzungen gelten auch für alle weiteren Abbildungen: *DO* de Mansches Organ; *HR* Hauptrohr, *De* Ductus entericus, *Dt* Ductus terminalis (Terminaldukt), *Du* Ductus uterinus, *Os* Osmosium, *Pt* Terminalporus, *Uv* Uvette, *ZUv* Zellen der Uvette, *hypDr* hypodermale Drüsen. *GO* Gonade; *Gd* Gonodukt, *Od* Ovidukt, *Ut* Uterus, *PrUt* Präuterus, *Vg* Vagina, *Vu* Vulva, *Rs* Receptaculum seminis, *Ov* Ovar, *Ei* Eizelle, *Sp* Spermatozoen, *Vs* Vesicula seminis, *Vd* Vas deferens, *Dj* Ductus ejaculatorius, *Te* Testis, *D* Mitteldarm

Das Material der Nematodensammlung des Instituts für Meeresforschung Bremerhaven (NSIMB) wurde zu vergleichenden Untersuchungen hinzugezogen. Die eigenen Dauerpräparate befinden sich gleichfalls in dieser Sammlung.

Es wurden Weibchen, Männchen und juvenile Tiere verschiedener Arten sowohl lebend beobachtet als auch als Schnell- oder Dauerpräparat mikroskopisch untersucht: Lebende Tiere wurden einzeln oder gruppenweise in Blockschälchen gehalten und mit dem Binokular beobachtet. Zur mikroskopischen

Tabelle 2. Verzeichnis der untersuchten Arten
(genaue Fundortangaben s. Rachor, 1970)

Art	Fundort
1 <i>Adoncholaimus fuscus</i> (Bastian, 1865)	Deutsche Bucht
2 <i>Ad. lepidus</i> (De Man, 1889)	Kieler Bucht
2 <i>Ad. panicus</i> Cobb, 1930	Kieler Bucht
4 <i>Ad. thalassophygus</i> (De Man, 1876)	Deutsche Bucht
5 <i>Metoncholaimus scissus</i> Wieser u. Hopper, 1967	Florida
6 <i>Meyersia minor</i> Hopper, 1967	Florida
7 <i>Oncholaimellus calvadosicus</i> de Man, 1890	Deutsche Bucht
8 <i>O. carlbergi</i> Allgén, 1947	Indischer Ozean
9 <i>O. meteori</i> Gerlach, 1967	Rotes Meer
10 <i>Oncholaimus brachycercus</i> De Man, 1889	Deutsche Bucht, Kieler Bucht, Bre- tagne, Spitzbergen
11 <i>O. campylocercoides</i> de Coninck u. Schuurmans Stekhoven, 1933	Italien (Adria) und Portugal
12 <i>O. cavatus</i> Gerlach, 1954	Brasilien
13 <i>O. domesticus</i> (Chitwood u. Chitwood, 1938)	Kolumbien
14 <i>O. flagellatus</i> Gerlach, 1967	Rotes Meer
15 <i>O. oxyuris</i> Ditlevsen, 1911	Deutsche Bucht und Binnengewässer in Norddeutschland
16 <i>O. skawensis</i> Ditlevsen, 1921	Deutsche Bucht
17 <i>O. spec. I</i>	Skagerrak
18 <i>O. spec. II</i>	Pakistan
19 <i>Viscosia</i> aff. <i>brachylaima</i> Filipjev, 1925	Skagerrak
20 <i>V. glabra</i> (Bastian, 1865)	Deutsche Bucht
21 <i>V. aff. hanströmi</i> Wieser, 1953	Schottische Küste
22 <i>V. macramphida</i> Chitwood, 1951	Schottische Küste
23 <i>V. viscosa</i> (Bastian, 1865)	Deutsche und Schottische Küste
24 <i>Anoplostoma exceptum</i> Schulz, 1934	Deutsche Bucht
25 <i>A. viviparum</i> (Bastian, 1865)	Deutsche Bucht
26 <i>Pontonema vulgare</i> (Bastian, 1865)	Kieler Bucht
27 <i>Prooncholaimus spec.</i>	Westafrika

Untersuchung wurden sie in Mikroaquarien nach von Thun (1966) oder auf Objektträger gebracht, hierbei teilweise in Wärmestarre.

Die Tiere wurden in der Regel mit warmem, säurefreiem 3—4%igen Formalin abgetötet und fixiert, nachdem sie vorher in Wärmestarre versetzt worden

waren. Zur Aufhellung von Schnellpräparaten kann ich eine konzentrierte wäßrige Chloralhydrat-Lösung empfehlen, in der die Objekte jedoch bald unbrauchbar werden. Dauerpräparate wurden in Glycerin eingebettet; mitunter ergab ein geringer Zusatz von Chloralhydrat ein deutlicheres Bild. Totalfärbungen gelangen mit Baumwollblau, Säurefuchsin, Pikrinsäure, Azocarmin und Boraxcarmin.

Schnittpräparate wurden nach der Methode von Åkesson (1961) hergestellt. Dabei erwies es sich als notwendig, die Überführung der Objekte aus absolutem Alkohol in die 2—4%ige Lösung von Celloidin in Benzoesäure-methylester über mehrere Zwischenstufen vorzunehmen, wobei jeweils die neue Stufe im Blockschälchen unter die alte geschichtet wurde. Die Fixierung der auf Kronblatt-Stücken von *Rosa* ausgerichteten Würmer in einer Chloroformkammer dauerte 15 min, wobei ich überschüssige Flüssigkeit mit einem Stückchen Fließpapier von den Kronblatt-Stückchen entfernte.

Die mit dem Minotschen Mikrotom erzielte Schnittdicke betrug 6—10 μ . Es wurde Wert darauf gelegt, möglichst lückenfreie Schnittserien zu erlangen. Denn nur in den Arbeiten von zur Strassen (1894) und Kreis (1934) sind Schnittserien ausgewertet worden; und eine sinnvolle Deutung wurde mir nur durch die Lückenlosigkeit bestimmter Schnittfolgen möglich.

Gefärbt wurden die Schnittpräparate mit Hämalaun-Eosin, „Azan“ und nach Crossmon (Romeis, 1968, § 1536).

Soweit Untersuchungsmethoden angewandt wurden, die über das hier dargestellte Allgemeine hinausgehen, ist es an den entsprechenden Stellen besonders erwähnt.

C. Spezieller Teil

1. *Viscosia* de Man, 1890

Viscosia zählte bisher zu den Genera, denen ein de Mansches Organ fehlen soll. 1966 jedoch erwähnt Riemann (S. 203) bei *V. viscosa* ein „accessorisches Organ des Ovars“, das als länglich-konischer Anhang in Fortführung des Ovarialschlauches am Umschlagpunkt beschrieben ist, basal einen Körper mit homogener Innenstruktur enthalten und apikal ein gerundetes dickwandiges Ende zeigen soll.

Viscosia viscosa (Bastian, 1865)

Das von Riemann entdeckte Anhangsorgan der weiblichen Gonade wurde von ihm bei 7 untersuchten Weibchen gesehen; bei allen von mir untersuchten geschlechtsreifen Weibchen findet es sich gleichfalls, und zwar paarig-symmetrisch wie die Gonade selbst.

Die eingehende Untersuchung zeigt, daß dieses Anhangsorgan in seinen Lagebeziehungen und bestimmten Strukturteilen starke Übereinstimmungen zum de Manschen Organ aufweist:

Es stellt eine Aussackung der Gonade an ihrer Umschlagstelle dar; seine Wand setzt sich fort in die der Gonade. An ihrem distalen Ende verbindet sich diese Aussackung innig mit der Darmwand (Abb. 2).

Es lassen sich drei ineinander übergehende Abschnitte beschreiben: 1. Der basale Teil, die direkte Fortsetzung der Gonade, ist durch eine

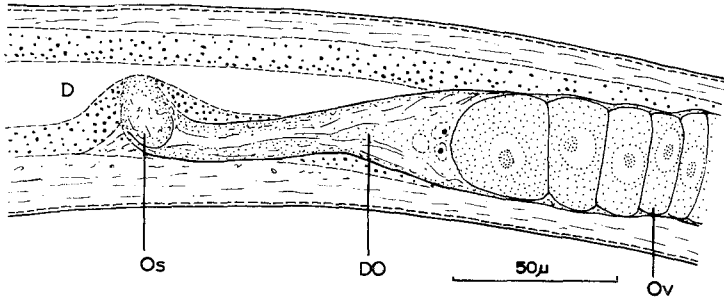


Abb. 2. *Viscosia viscosa* (Bastian, 1865). De Mansches Organ nach einem Schnellpräparat

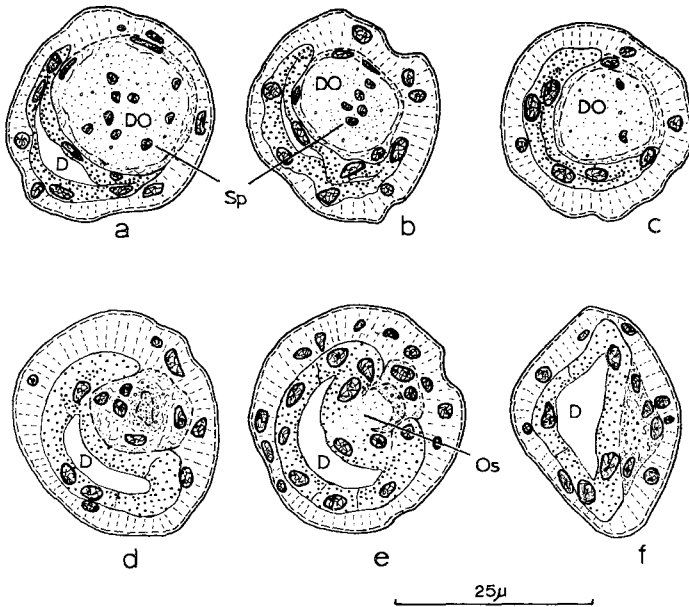


Abb. 3a—f. *Viscosia viscosa* (Bastian, 1865). Querschnittserie im Bereich des de Manschen Organes. a—c Basaler Abschnitt mit Spermienkernen; d schlauchförmiger (2.) Abschnitt; e Osmosium; f kurz vor dem Osmosium

Sekretmasse stark aufgeweitet und nimmt im Querschnitt den größten Teil des Körpers ein (Abb. 3a—c). Die dünne Wand ist stark gedehnt und häufig nur undeutlich zu erkennen; ihre Kerne sind abgeflacht. Ein Unterschied zur angrenzenden Ovarialwand ist nicht feststellbar.

In der Sekretmasse unregelmäßig eingebettet finden sich zahlreiche ca. $1,5 \times 1 \mu$ große Zellkerne. Die von Riemann hingegen beschriebene

homogene Struktur des Sekretkörpers ergibt sich aus den schwachen Brechungs differenzen im Totalpräparat; jedoch lassen sich auch dort mitunter zellartige Einschlüsse erkennen.

Distal wird der Querschnitt des Organes geringer: der vorher stark eingeeigte Darm wird wieder deutlich erkennbar.

Den 2. Abschnitt bildet die mehr schlauchförmige Fortsetzung des beschriebenen Teiles (Abb. 3d); von ihr wird höchstens die Hälfte des vom basalen Abschnitt eingenommenen Körperquerschnittes beansprucht. Das sekretführende Lumen wird enger (um 5μ), die Wand hingegen dicker und kernreicher, d.h. sie ist weniger stark gedehnt. Zellgrenzen werden jedoch nicht wahrgenommen.

3. Im distalen Abschnitt verbindet sich das Ende des Organes mit der Darmwand (Abb. 3e, f). Das Lumen beginnt in dieser Region; im Totalpräparat kann der Eindruck entstehen, als trete es mit dem Darm lumen in direkte Kommunikation. Dieser Eindruck wird bei einer genauen Analyse jedoch nicht bestätigt; besonders die Schnittpräparate sprechen eindeutig dagegen.

Die hier beschriebene Struktur stellt vielmehr ein Osmosium dar, wie es für das de Mansche Organ typisch ist: Das Darmepithel ist in das distale Ende der Gonadenaussackung hinein vorgestülpt; seine Zellen zeigen in dieser Struktur weniger Verdauungsgranula als in den benachbarten Bereichen. Aus der Färbbarkeit des Sekrets im Lumen des Anhangsorganes der Gonade und der Darmzellen des Osmosiums geht hervor, daß das Sekret im Osmosium gebildet wird.

Die Länge der gesamten Aussackung ist unterschiedlich und wohl auch abhängig vom Entwicklungsgrad der Gonade und der heranwachsenden Eier. In der Regel schwankt sie zwischen dem Zwei- bis Vierfachen der entsprechenden Körperbreite. Auch die beiden Aussackungen eines Individuums sind häufig verschieden lang.

Der basale Teil enthält unterschiedlich große Sekretmengen, welche häufig eine geschlossene, mitunter aber auch eine gelappte Kontur aufweisen. Die im Sekret eingebetteten, zuerst an ihren Kernen erkannten Zellen werden als Spermatozoen gedeutet, da sie frei im Sekret liegen und da die bei den übrigen untersuchten Genera dargestellten Befunde eine solche Deutung nahelegen.

Weitere Arten

Auch bei den übrigen untersuchten *Viscosia*-Arten (*V. glabra*, *V. macramphida*, *V. aff. brachylaima* und *V. aff. hanströmi*) läßt sich in Verlängerung der Wachstumszone des Ovars eine gleichartige einfache Gonadenaussackung auffinden, die distal immer in einem typischen Osmosium mit dem Darmepithel verwachsen ist.

Diskussion

Nach der Entdeckung typischer Osmosien und auf Grund der zwischen Gonade und Darm vermittelnden Lage kann das hier beschriebene Anhangsorgan der weiblichen Geschlechtsröhre von *Viscosia* ohne Schwierigkeiten als ein sehr einfach gebautes de Mansches Organ interpretiert werden. Auch das Auftreten eines vom Osmosium gebildeten Sekrets im Lumen des Organes und von darin eingebetteten Spermatozoen steht in Übereinstimmung mit den bei den anderen Genera dargestellten Befunden über das De Mansche Organ.

Es fehlen zwar ein stärker von der Geschlechtsröhre abgegliedertes Hauptrohr und eigene Verbindungen zur Körperoberfläche (Terminaldukte), doch das bei allen Species vorhandene Osmosium und die enge Beziehung zur Gonade, die in ihrer Lage an die bei *Meyersia* gefundenen Verhältnisse anschließt, machen die dargestellte Interpretation zwingend.

Die von Riemann erwähnte Struktur stellt den basalen Abschnitt des de Manschen Organes von *Viscosia* dar. Da der schlauchförmige zweite Abschnitt mitunter sehr schwer aufzufinden ist, ist das weiter distal befindliche Osmosium unentdeckt geblieben.

Es sei hier der Hinweis erlaubt, bei zukünftigen Beschreibungen diese Verhältnisse genauer zu beachten und nicht nur die Lage von Terminalporen und Hauptrohr zu untersuchen, da diese dem de Manschen Organ fehlen können.

2. *Oncholaimellus* de Man, 1890

Auch bei dieser Gattung ist ein de Mansches Organ bisher nicht beschrieben worden (s. de Man, 1890).

Bei den beiden Arten *Oncholaimellus carlbergi* Allgén, 1947, und *O. meteori* Gerlach, 1967, ist jedoch ein de Mansches Organ ausgebildet, das vollkommen dem bei *Viscosia* beschriebenen entspricht: Es finden sich also an den Umschlagstellen der paarigen Gonaden geschlechtsreifer Weibchen sackförmige Anhänge, die distal in typischen Osmosien mit der Darmwand verbunden sind. Ein Sekret füllt den basalen Teil der Organe aus. Ein abgegliedertes Hauptrohr und Terminaldukte sind nicht ausgebildet.

Bei *Oncholaimellus calvadosicus* de Man, 1890, einer im männlichen Geschlecht durch ungleichlange Spicula ausgezeichneten Art, kann ein de Mansches Organ nicht gesehen werden. Man erkennt lediglich eine kurze Fortsetzung der Gonade in der Region ihres Umschlages, jedoch keine eigentliche, sekretgefüllte Aussackung und auch keine Andeutung eines Osmosiums.

3. *Kreisoncholaimus* n. g.

Dieses Genus wird neu aufgestellt, weil sich für die von Kreis (1932) als *Adoncholaimus nudus* beschriebene Art auf Grund ihres de Manschen Organes eine besondere Stellung ergibt: Das Organ ist wie

bei *Meyersia* paarig-symmetrisch. Sein etwa 3 Körperbreiten langes Hauptrohr verläuft parallel zum Uterus und endet in der Region der Uvetten. Diese bauen sich aus radiär angeordneten Zellen auf. Kurze, gewundene Ductus uterini führen von den Uvetten zum Uterus. Osmosien sind nicht beschrieben worden. Im Unterschied zu *Meyersia* und fast allen anderen Genera mit de Manschem Organ sind Terminaldukt und -porus nicht ausgebildet; doch soll eine Verbindung zwischen Hauptrohr und Vagina existieren (s. Rachor, 1970).

4. *Meyersia* Hopper, 1967

Das de Mansche Organ der Gattung *Meyersia* ist gekennzeichnet durch einen neben der Vulva gelegenen unpaaren Terminalporus und seine parallel zur Gonade entwickelte Symmetrie: Das Hauptrohr verläuft parallel zum Uterus, es ist vorn wie hinten mit dem Darm und über die Ductus uterini mit der Gonade verbunden.

Meyersia minor Hopper, 1967

Die eigenen Untersuchungen an Totalpräparaten und Schnittserien ergeben folgendes Bild:

Das Organ öffnet sich im Bereich des rechten Lateralfeldes auf gleicher Höhe mit der Vulva — die hier übrigens als Längsöffnung ausgebildet ist — durch den einzigen, 5—6 μ weiten Terminalporus (Abb. 4a, 5a). Der zu ihm führende Terminaldukt beginnt am dorsal gelegenen Hauptrohr, verläuft ein kurzes Stück ventrad und ist dann fast rechtwinklig geknickt, so daß sein Endabschnitt senkrecht durch das rechte Lateralchord an die Körperoberfläche führt. Dieser Ductus ist ein ca. 35—40 μ langes und 7—12 μ dickes Röhrchen; es hat eine sklerotisierte, mit Eosin färbbare Wand.

Um den Terminalporus gruppieren sich im Lateralfeld hypodermale Drüsenzellen mit granuliertem Inhalt. Ausmündungen dieser Zellen lassen sich nicht feststellen.

Der Terminaldukt ist umhüllt von einer wohl synzytialen Scheide, die zahlreiche Kerne aufweist und nicht eindeutig vom Gewebe des Lateralchords abgegrenzt ist. Die Scheide verbindet sich innig mit der äußeren Lage der Hauptrohrwand.

Diese Zweischichtigkeit der Hauptrohrwand erkennt man nur in der Region des Terminaldukts, wo eine periphere Lage von Ringmuskelfasern ausgebildet ist; diese Muskulatur steht auch in Beziehung zur Vulvarmuskulatur. In geringer Entfernung von der Abzweigung des Ductus terminalis wird die Wand des Hauptrohres jedoch einschichtig (Abb. 5b, c). Die periphere Konzentration von Ringmuskelfasern verschwindet nämlich; fibrilläre Strukturen durchziehen aber anscheinend weiterhin die gesamte Wand.

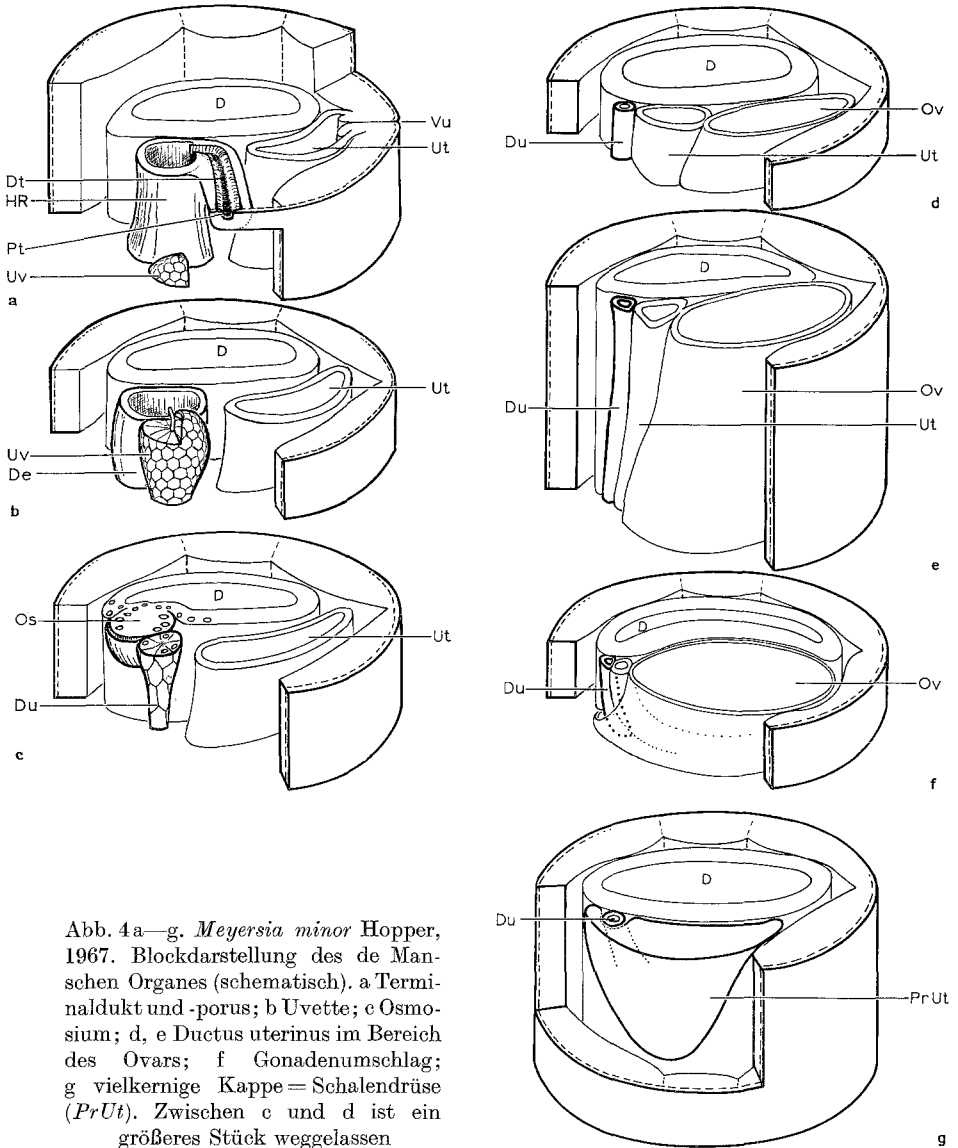


Abb. 4a—g. *Meyersia minor* Hopper, 1967. Blockdarstellung des de Manschen Organes (schematisch). a Terminaldukt und -porus; b Uvette; c Osmosium; d, e Ductus uterinus im Bereich des Ovars; f Gonadenumschlag; g vielkernige Kappe = Schalendrüse (PrUt). Zwischen c und d ist ein größeres Stück weggelassen

Das Hauptrohr verläuft dorsal vom Uterus nach vorn und hinten. In seinem unterschiedlich weiten Lumen enthält es ein sehr feinkörniges, sich mit Eosin färbendes Sekret. Außerdem sieht man darin in unterschiedlicher Menge $3 \times 5 \mu$ große Zellen, deren Kernstrukturen meistens aufgelockert und undeutlich sind. Bei einer Schnittserie konzentrieren

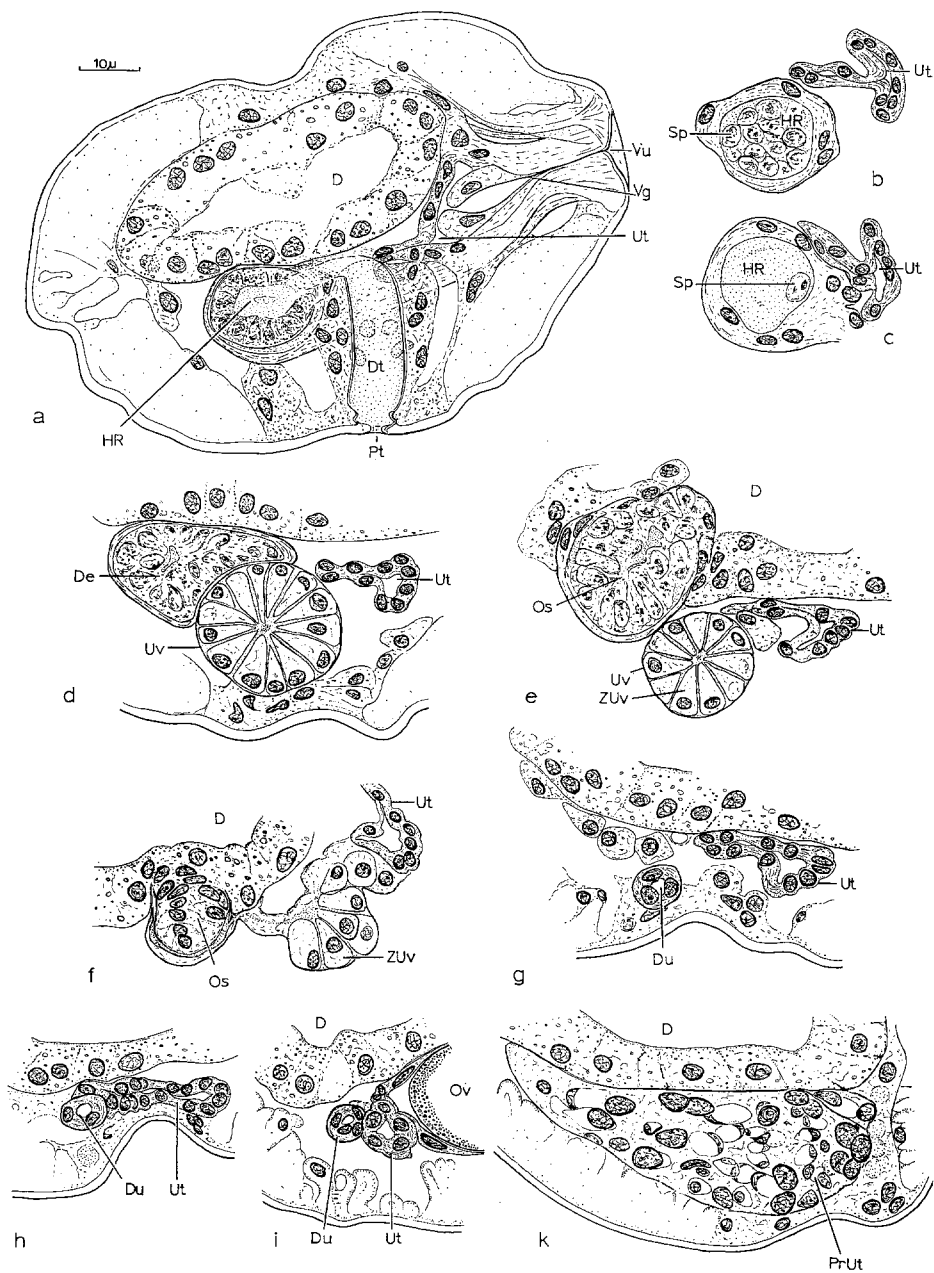


Abb. 5a—k. *Meyersia minor* Hopper, 1967. Querschnittserie des de Manschen Organes. a Terminaldukt und -porus; b Hauptrohr mit zahlreichen Spermien; c Hauptrohr mit Spermium; d Uvette und Ductus entericus (mit Spermien); e Uvette weiter distal und Osmosium (Struktur durch Spermienmasse undeutlich); f Osmosium und proximales Ende der Uvette; g, h proximaler Teil des Ductus uterinus; i Ductus uterinus im Ovarialbereich nahe dem Gonadenumschlag; k vielkernige Kappe = Schalendrüse (*PrUt*). b, c, f andere Serie als übrige

sich diese Zellen als mehr oder weniger zusammenhängender Wandbelag in der Peripherie des Hauptrohrlumens, bleiben aber deutlich von der Wand selbst abgegrenzt (Abb. 5a). Bei Schnitten von anderen Exemplaren sind die eingeschlossenen Zellen nicht zu einem Wandbelag angeordnet, sondern gleichmäßig im Lumen verteilt (Abb. 5b) — oder sie finden sich in geringer Zahl auch nur vereinzelt im Lumen (Abb. 5c).

Etwa $\frac{1}{5}$ Körperbreite vom Terminaldukt entfernt wird die Hauptrohrwand sehr dünn. Es folgt die Einmündung der an das rechte Lateralchord angelehnten Uvette (s. u.). Der sehr kurze distale Teil des Hauptrohres ist etwas dorsad verschoben und kann als Ductus entericus bezeichnet werden; er ist jedoch histologisch nicht vom übrigen Teil des Hauptrohres abgrenzbar (Abb. 4b, 5d).

Er lehnt sich eng an den links verlaufenden Darm an und ist mitunter nur sehr schwer auszumachen. Auf gleicher Höhe beginnt das Osmosium, eine kopfartig verdickte Struktur, welche die direkte Verbindung mit dem Darmepithel darstellt:

Das Osmosium bildet einen ziemlich kompakten Gewebekopf, der in den Ductus entericus hineinragt (Abb. 4c, 5f). In seiner Peripherie sind mehr oder weniger abgeflachte Zellkerne angeordnet; Zellgrenzen sind nicht deutlich zu sehen. Es lassen sich jedoch bestimmte Bezirke des Osmosiums einzelnen Kernen zuordnen; und diese Bezirke erscheinen mitunter wie die Blätter einer Zwiebel ineinandergeschachtelt.

Von der Wand des Ductus entericus unterscheidet sich dieses Osmosiumgewebe deutlich; die Wand des Ductus legt sich seitlich eng an den Gewebekopf an und verwächst hier wohl mit ihm.

Weniger deutlich unterscheidet sich der Gewebekopf vom eigentlichen Darmepithel, wenn man von den tröpfchenförmigen Inhaltsgranula der Darmzellen und der mehr kugelförmigen Gestalt ihrer Kerne absieht: Es wird erkennbar, daß sich das Darmepithel in den Ductus entericus hineinstülpt, wobei die Zellen abgeflacht und ihre Zellgrenzen undeutlicher werden. Die „zwiebelartige“ Ineinanderschachtelung der Zellbezirke spricht für diese Deutung.

Eine offene Verbindung des bis an das Osmosium heranreichenden Hauptrohrlumens zum Darm läßt sich bei keinem Präparat feststellen. Bei dem Weibchen, in dessen Hauptrohr die eingeschlossenen Zellen einen dichten Wandbelag bilden, füllen sie das Lumen des Ductus entericus völlig aus (Abb. 5e). Die Struktur des Osmosiums erscheint in diesem Falle verändert: Wahrscheinlich wird das normalerweise vorgestülpte Darmepithel hier durch die Menge der eingeschlossenen Zellen zurückgedrängt; ein Durchbruch zum Darmlumen ist nicht sichtbar.

Da die Kerne des Osmosiums durch Hämalaun stark gefärbt werden, kann man eine besondere Aktivität des Osmosiumgewebes annehmen. Wahrscheinlich sondert es das im Hauptrohr erkennbare Sekret ab.

Die Uvette ist ein birnenförmiger Anhang auf der rechten Seite des Hauptrohres (Abb. 4b, 5d—f). Sie baut sich aus zahlreichen pyramiden- bis kegelförmigen Einzelzellen auf, deren Grundflächen gewölbt und meistens hexagonal sind. Mit ihrer Spitze zeigen diese Zellen auf die zentrale Achse. Die Kerne sieht man durchweg in der Peripherie. Stark lichtbrechende, verdickte und eosinophile Wände umhüllen die einzelnen Kegelzellen. In der zentralen Achse der Uvette verläuft ein feiner Kanal. Er setzt sich distal fort im Ductus uterinus und steht proximal mit dem Lumen des Hauptrohres in Verbindung. Hier ragt in Verlängerung des Kanals ein stabförmiges Röhrchen in das Lumen hinein, besonders gut sichtbar bei Totalpräparaten, die sich in Benzoessäuremethylester mit Celloidin-Zusatz befinden. Im distalen Teil der Uvette werden die Kegelzellen flacher und ihre Wände dünner; sie lassen sich dann nicht mehr von den Wandzellen des Ductus uterinus unterscheiden (Abb. 4c).

Der Ductus uterinus lehnt sich eng an die dorsale Wand des Uterus an und ist bis in die Region des Gonadenumschlages zu verfolgen (Abb. 4c—f, 5g—i). Mitunter lassen sich die Wände beider Kanäle kaum voneinander abgrenzen; die Kerne in der Wand des Ductus uterinus sind allerdings durchweg ein wenig kleiner und färben sich auch stärker als die des Uterus.

Bei einigen Schnitten sieht man im Ductus uterinus Zellen. Gleichartige Zellen erkennt man auch in der vielkernigen Kappe, die dem Gonadenumschlag aufsitzt und mit welcher der Ductus uterinus in Verbindung steht (Abb. 4g). Das Gewebe der Kappe ist von Hohlräumen durchsetzt und zeigt zahlreiche stark vergrößerte Kerne; häufig liegen zwei solcher Kerne gepaart beieinander (Abb. 5k).

Für die funktionelle Deutung des de Manschen Organes sind einige Angaben über die weiblichen Genitalwege wichtig: Der Gonodukt — in der Regel bei Nematoden in Ovidukt, Uterus und Vagina gegliedert — hat auf seiner ganzen Länge (abgesehen von der Vagina) die Funktion eines Uterus. Die Eier erhalten schon am Beginn des Gonodukts, also am Gonadenumschlag, eine verdickte Schale. Wahrscheinlich darf ein Teil der vielkernigen Kappe am Gonadenumschlag als Schalendrüse angesprochen werden. Dabei ist jedoch zu beachten, daß die Eierschale bei Nematoden wohl in der Regel vom Ei selbst gebildet wird, vielleicht durch Vermittlung von Enzymen der Schalendrüse (s. Timm, 1953; Coomans, 1964).

Spermatozoen werden im Uterus von *M. minor* nicht gefunden, zumindest nicht in auffälliger Zahl. Andererseits sieht man in der Schalendrüse, im Ductus uterinus und in sehr großer Zahl vor allem auch im Hauptrohr des de Manschen Organes freibewegliche Zellen. Diese Zellen stimmen hinsichtlich ihrer Größe und besonders auch hinsichtlich ihrer

aufgelockerten Kernstrukturen mit Spermatozoen überein, wie man sie in Querschnitten des Vas deferens männlicher Tiere sieht (Abb. 6). Auch Quetschpräparate durchgeschnittener männlicher und weiblicher Tiere bestätigen diesen Eindruck.

Im Anschluß an die Ergebnisse der Untersuchungen an geschlechtsreifen Tieren seien noch Beobachtungen hervorgehoben, die ich an einem noch nicht geschlechtsreifen Weibchen machen konnte:

Die Vulva ist hier noch verschlossen, die Vagina hingegen schon durch ihre kutikuläre Auskleidung erkennbar. Sie erscheint als ein kurzes Röhrchen und sieht genauso aus wie der Terminaldukt eines ausgebildeten de Manschen Organes.

Die noch kurzen Ovarien zeigen keine stark herangewachsenen Eizellen und sind mit ihrem Keimbereich, dem proximalen Teil, nur ca. 160 μ von der Vagina entfernt, wenig mehr als eine Körperbreite. Dieser Abstand ist beim reifen Weibchen etwa doppelt so groß. Zwischen Vagina und Keimbereich lassen sich unter den Hypodermalzellen des rechten Lateralchords Zellen mit meist hexagonalem Grundriß erkennen, die die Wand des Uterus bilden. Direkt neben der Vagina schieben sich in das rechte Lateralchord zahlreiche ringförmig um einen in Ausbildung begriffenen Kanal angeordnete Zellen mit sehr dichtem Plasma. Es ist die Scheide des sich herausbildenden Ductus terminalis. Besondere hypodermale Drüsenzellen sind noch nicht zu erkennen.

Das Hauptrohr sieht man undeutlich dorsal vom Uterus; deutlich heben sich jedoch die Uvetten hervor, deren definitive Zellanordnung schon sichtbar wird. Auch die Ductus uterini sind schon vorhanden; sie sind jedoch stark verkürzt und verdickt. Ihre Verbindung mit der Gonade ist schwierig auszumachen, da die Zellen beider Strukturen nicht unterschieden werden können, der Ductus sich aber schon proximal an Uterus und Ovar anlehnt. Auch alle übrigen Teile des de Manschen Organes zeigen noch zellulär aufgebaute Wände, und die Zellen sind gleichfalls nicht verschieden von denen des Gonodukts.

Das de Mansche Organ dieses juvenilen Weibchens ist also im gleichen Differenzierungszustand wie die Gonade selbst. Seine Wände werden im wesentlichen von Zellen aufgebaut, die histologisch nicht unterscheidbar sind von denen des Gonodukts. Selbst die Uvettenzellen heben sich nicht durch ihren Bau, sondern lediglich durch ihre Anordnung von ihren Nachbarzellen ab.

Gonade und de Mansches Organ bilden also histologisch in diesem Stadium eine Einheit.

Erst bei geschlechtsreifen Weibchen erscheint die Wand des Hauptrohres synzytial, die Uvette stärker verändert.

Diskussion

Auf Grund der durchgeführten Untersuchungen über das de Mansche Organ von *Meyersia minor* können die Angaben von Hopper (1967) erweitert werden:

Das Organ ist entwicklungsgeschichtlich als ein abgegliederter Teil der weiblichen Genitalwege anzusehen; seine parallel zur Gonade entwickelte Symmetrie sowie histologische und vor allem ontogenetische Befunde sprechen für diese Interpretation. Lediglich der kompakte Gewebekopf der paarigen Osmosien ist als ein modifizierter Teil des Darmepithels zu deuten.

Hopper beschreibt keine Osmosien, auch nicht bei *M. major*, weist dort aber auf einen Ductus entericus hin („enteric efferent distal to uvette“). Er erwähnt jedoch zugleich einen „uterine efferent, short, inconspicuous, uniting with uterus at level of uvette“ (Hopper, 1967, S. 148). Ich vermute, daß von Hopper Teile des Ductus entericus und des Osmosiums, die im Totalpräparat nur sehr schwierig zu erkennen, noch weniger leicht aber zu deuten sind, irrtümlich als „uterine efferent“ interpretiert wurden: Bei *M. minor* ist nämlich keine Spur eines zusätzlichen Verbindungsganges zum Uterus aufzufinden, und Hoppers Abb. 21 zeigt lediglich Strukturen, die auf einen (wie bei *M. minor*) sehr kurzen Ductus entericus hindeuten. Die von Hopper benutzte Bezeichnung „uterine efferent“ wird üblicherweise nur für den distal als Fortsetzung der Uvette beschriebenen Ductus uterinus gebraucht, den Hopper „ovarian efferent“ nennt. Hopper deutet seine Unsicherheit in der Interpretation auch an, indem er den Terminus als vorläufig betrachtet, „until such a time when the homologies of the diverse de Manian system are known with more certitude“ (S. 148, Fußnote).

Es darf also als sicher gelten, daß bei diesen beiden *Meyersia*-Arten Verbindungen zwischen dem de Manschen Organ und dem Gonodukt nur über die Ductus uterini (= „ovarian efferents“) bestehen.

Meine Untersuchungen zeigen, daß nicht nur bei *M. major*, sondern auch bei *M. minor* am Hauptrohr eine Ringmuskelschicht nachgewiesen werden kann. Entsprechend der größeren Länge und Raumbeanspruchung des Hauptrohres von *M. major* konnte hier auch im Totalpräparat die Muskulatur nicht verborgen bleiben, bei *M. minor* konnte sie jedoch nur anhand von Schnittpräparaten erkannt werden.

Die im Hauptrohr von *M. major* von Hopper gesehenen Zellen, als „moniliform glands“ beschrieben, möchte ich in Übereinstimmung mit den bei *M. minor* dargelegten Befunden mit großer Wahrscheinlichkeit für zusammengeballte Spermatozoen halten. Eine Überprüfung dieser Frage wäre angebracht.

Meine Untersuchungen sprechen weiterhin dafür, daß die vielkernige Kappe am Gonadenumschlag, in die der Ductus uterinus einmündet, als Schalendrüse angesehen werden kann: schon Hopper vermutet eine Drüsenfunktion des Gewebes.

Die beiden Arten *M. meridionalis* und *M. bandaensis*, von Kreis (1932, 1934) als *Adoncholaimus* beschrieben, ordnet Hopper in die neue Gattung *Meyersia* ein, da sie Kopfborsten und gleichlange, den Dorsalzahn überragende Subventralzähne besitzen und da das bei ihnen beschriebene „Vaginalseklett“ als möglicherweise homologe Struktur zum Terminaldukt des de Manschen Organes angesehen wird.

Kreis beschreibt bei beiden Arten das de Mansche Organ als paarig-symmetrisch. Es gleicht damit weitgehend dem der beiden anderen *Meyersia*-Arten, wobei die Übereinstimmung mit *M. major* wegen des ähnlich lang entwickelten Hauptrohres stärker ist.

Allerdings läßt mich ein kritischer Vergleich der von Kreis (1934) abgebildeten Querschnitte von *M. meridionalis* mit den eigenen von *M. minor* feststellen, daß Kreis in seinen Figuren 30—36, 38 sowie 39 das Hauptrohr des de Manschen Organes fälschlich als Ovidukt bzw. Uterus gedeutet hat, was zu einer Reihe weiterer Fehldeutungen führte. Ein Vergleich mit seinem Totalbild (Fig. 132e) erhärtet diese Ansicht, denn hier ist das de Mansche Organ gegenüber dem Uterus deutlich dorsal verschoben, liegt aber nicht ventral wie in den Querschnittsfiguren!

So ist das in Fig. 34 abgebildete „Osmosium“ kein solches, sondern der Uterus liegt hier lediglich der Darmwand dicht an, wie es häufig auch bei meinen Schnittpräparaten zu sehen ist. Auch die in Fig. 35 dargestellte Wand eines „Efferentus uteri“ dürfte die des Uterus selbst sein. Die als „Ei“ oder „Präembryo“ bezeichneten Zellen verschiedener Figuren befinden sich im Hauptrohr und stellen mit großer Wahrscheinlichkeit zusammengeballte Spermamassen dar. Ein Vergleich mit der Größe der in Fig. 28 und 29 dargestellten Eier zeigt die Unhaltbarkeit der Kreisschen Deutung. Kreis stellt auch selbst fest (S. 88), daß sich im Totalpräparat „selbst bei stärkster Vergrößerung keine Zellstruktur im Ei bemerken“ läßt, sondern daß „eine präembryonale Teilung ... nur im Schnittbild zu erkennen“ sei. Auch die in Fig. 30 als „Schalendrüse“ gekennzeichnete Einzelzelle befindet sich im Hauptrohr und ist wohl ein Spermium.

Während der bei *M. bandaensis* beschriebene „Efferentus uteri“ sicherlich mit dem Ductus entericus verwechselt wurde und sein „eine Art Saugschale“ (S. 250) darstellendes Ende dann das — bei dieser Art nicht erwähnte — Osmosium sein dürfte, sind die Verhältnisse bei *M. meridionalis* schwieriger zu interpretieren.

Man erkennt nämlich in Fig. 132e außer dem Ductus entericus bei beiden Uvetten noch kleine Kanälchen, welche direkt zum Uterus laufen sollen und auch als „Efferenti uteri“ bezeichnet sind. Im Schnittbild liegt jedoch — wie oben dargestellt — hinsichtlich dieser Struktur eine Fehldeutung vor. Andererseits stellt Kreis zusätzlich einen „Efferentus principalis“ dar, der in der Region der hinteren Uvette zu beginnen scheint und bis in die Rektalregion ziehen soll. Wie schon Hopper vermutet, liegt jedoch der Schluß nahe, in diesem Kanal den Ductus uterinus zu sehen, der dann allerdings am Gonadenumschlag enden müßte. Beim

vorderen Gonadenumschlag ist nach Fig. 132e auch eine Kappe wie bei *M. minor* zu erkennen, und der von ihr fortführende Kanal — als Ovidukt bezeichnet — könnte auch ein Ductus uterinus sein, da der Kanal sich nicht beim ersten im Gonodukt erkennbaren Ei erweitert. Daß die Verhältnisse hier wie bei *M. minor* sind, beweist auch die verdickte Schale des Eies: Die Schalendrüse muß in der erwähnten Kappe liegen.

Die Frage, ob bei *M. meridionalis* also ein langer, zum Gonadenumschlag führender, oder nur ein sehr kurzer, direkt von der Uvette zum Uterus verlaufender Ductus uterinus, oder ob sogar zwei Kommunikationskanäle zu jedem Gonodukt vorhanden sind, kann leider nicht entschieden werden. Ich neige zu der Ansicht, daß nur eine Verbindung existiert und daß der von Kreis dargestellte „Efferentus uteri“ vielleicht der etwas verschobene Anfangsteil des längeren eigentlichen Ductus uterinus (= „Efferentus principalis“) ist.

Während Hopper (1967) eine Homologie des „Vaginalsekretts“ von *M. meridionalis* und *M. bandaensis* mit dem Ductus terminalis lediglich für möglich hält, scheint mir diese Homologie eindeutig und gut begründbar zu sein. Wahrscheinlich ist bei *M. meridionalis* sogar ein Terminaldukt ausgebildet wie bei *M. minor* und *M. major*.

Kreis beschreibt nämlich eine Verbindung des Hauptrohres zur Vagina, und „an der Verbindungsstelle tritt ein stark entwickeltes Cuticulargerüst auf, welches gabelförmige Gestalt besitzt und in die Vagina hineinreicht (Kreis, 1934, S. 248).

Die Kriterien Remanes (1952) für eine Homologie sind weitgehend erfüllt:

1. Lage: Aus der Fig. 32 bei Kreis ergibt sich, daß das „Vaginalsekretts“ durch das rechte Lateralchord direkt bis an die Körperoberfläche reicht. Seine ventrad weisende Fortsetzung scheint durch die deutliche seitliche Zusammensetzung des Schnittes verursacht zu sein. Es ist aber anzunehmen, daß der ursprüngliche Verlauf wie bei *M. minor* mehr dorsad ist, so daß ein Anschluß an das in Fig. 31 fälschlich als „gonenterischer Kanal“ gedeutete Röhrechen hergestellt werden kann. Dieses Röhrechen ragt in das Hauptrohr.

Das „Vaginalsekretts“ liegt also wie der Terminaldukt anderer *Meyersia*-Arten zwischen Hauptrohr und Körperoberfläche des rechten Lateralfeldes, und zwar in direkter Nachbarschaft der Vagina.

2. Spezielle Qualität: Terminaldukt wie „Vaginalsekretts“ sind sklerotisierte Strukturen. Zwischen den Teilen des letzteren erscheint (Fig. 32) ein Kanal mit deutlicher Öffnung zu der Körperoberfläche, also: Ein Ductus mit Porus ist ausgebildet.

4.—6. Hilfskriterien: Für alle *Meyersia*-Arten sind Terminaldukte bzw. „Vaginalsekretts“ beschrieben (4). Das de Mansche Organ und die Gonaden sind bei allen Arten sehr ähnlich gebaut und durch ihre klare Symmetrie gekennzeichnet (5). Ein unpaarer Terminaldukt in Vulvarregion bzw. ein „Vaginalsekretts“ ist nur bei *Meyersia* bekannt. Alle weiter entfernt stehenden Oncholaimiden zeigen andere Verhältnisse (6).

Auf Grund der hier durchgeführten eingehenden Diskussion kann festgestellt werden, daß das de Mansche Organ aller von Hopper mit

Abb. 6. *Meyersia minor* Hopper, 1967. Männchen: Querschnitt durch das Vas deferens mit Spermien

Abb. 7 a u. b. *Adoncholaimus fuscus* (Bastian, 1865). a Längs-, b Querschnitt des Osmosiums

Abb. 8. *Adoncholaimus fuscus* (Bastian, 1865). Vorderende des de Manschen Organes (halbschematisch)

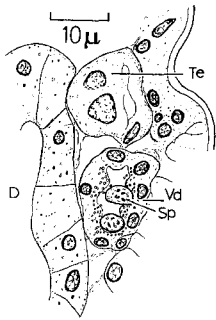


Abb. 6

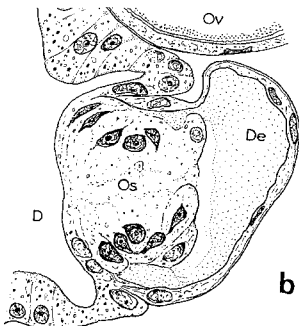
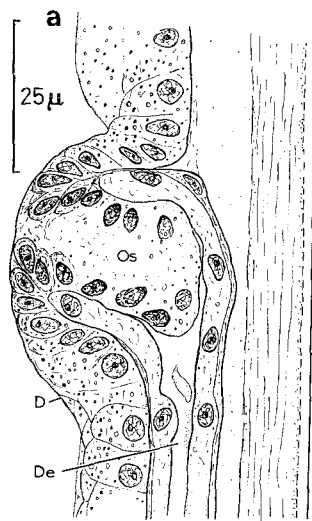


Abb. 7 a u. b

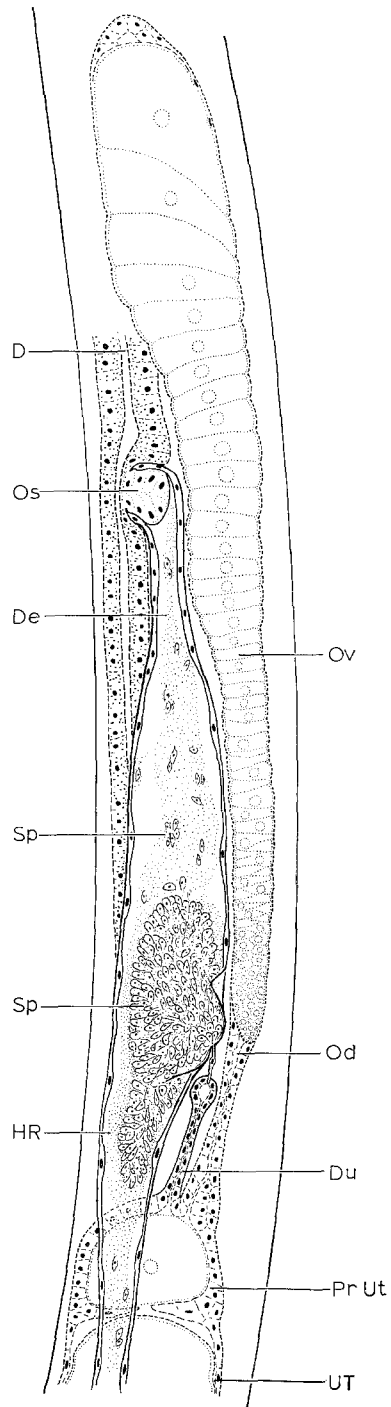


Abb. 8

Recht zu *Meyersia* gestellten Arten einen weitgehend übereinstimmenden Bau zeigt.

Ob zusätzlich zu den von den paarigen Uvetten ausgehenden Ductus uterini noch weitere Verbindungen zum Uterus bestehen, ist unsicher, jedoch nur im Hinblick auf *M. meridionalis* und eventuell noch *M. major*. Bei *M. meridionalis* besteht auch die Möglichkeit, daß hier die Ductus uterini sehr kurz sind und sich nicht bis in die Region des Gonadenschlages erstrecken.

Bei allen Arten bestehen zudem enge Beziehungen zwischen dem Hauptrohr und der Vagina-Vulva in Zusammenhang mit der Ausbildung eines Terminaldukts. Immer sind wohl Vulvarmuskulatur und Ringmuskulatur des Hauptrohres hier verbunden, und bei den beiden Arten *M. bandaensis* und *M. meridionalis* soll nach Kreis sogar eine offene Kommunikation zwischen Hauptrohr und Vagina existieren. Eine solche ist bei *M. minor* jedoch nicht vorhanden: Befinden sich bei dieser Art Eier im Uterus, so schieben sie sich zwischen Darm und Hauptrohr dorsad vor und lassen Uterus und Hauptrohr als voneinander getrennte Strukturen erkennen.

5. *Adoncholaimus* Filipjev, 1918

Alle hinreichend beschriebenen Arten dieser Gattung besitzen ein de Mansches Organ. Es ist entsprechend den paarig-symmetrischen Gonaden durch ein langgestrecktes dorsales Hauptrohr gekennzeichnet, dessen Terminaldukte kurz vor dem After liegen. Mit beiden Gonodukten kommuniziert es durch verwickelt gebaute Verbindungsstrukturen. Das Vorderende des Hauptrohres, der Ductus entericus, liegt ventral in der Region des vorderen Ovars und verbindet sich in nur einem Osmosium mit dem Darmepithel.

Adoncholaimus fuscus (Bastian, 1865)

Die von de Man (1886) vorgelegte, sehr detaillierte Beschreibung hat sich bei den eigenen Untersuchungen weitgehend bestätigen lassen (Abb. 8). Zum besseren Verständnis der von de Man im wesentlichen nach Totalpräparaten gegebenen Beschreibung und zur Deutung von Einzelheiten und Funktion, sowie zum Zwecke einer eingehenden

Abb. 9a—k. *Adoncholaimus fuscus* (Bastian, 1865). Querschnittserie des de Manschen Organes. a Osmosium; b Ductus entericus; c Ductus entericus kurz vor der Auftreibung; d Auftreibung des Hauptrohres; e wenig vor der Vulva; f Vulvarbereich; g hinter dem postvulvaren Ovar (Pfeil weist auf verheilte Wunde); h im Bereich der Schwanzdrüse; i kurz vor dem Terminaldukt; k Terminaldukt

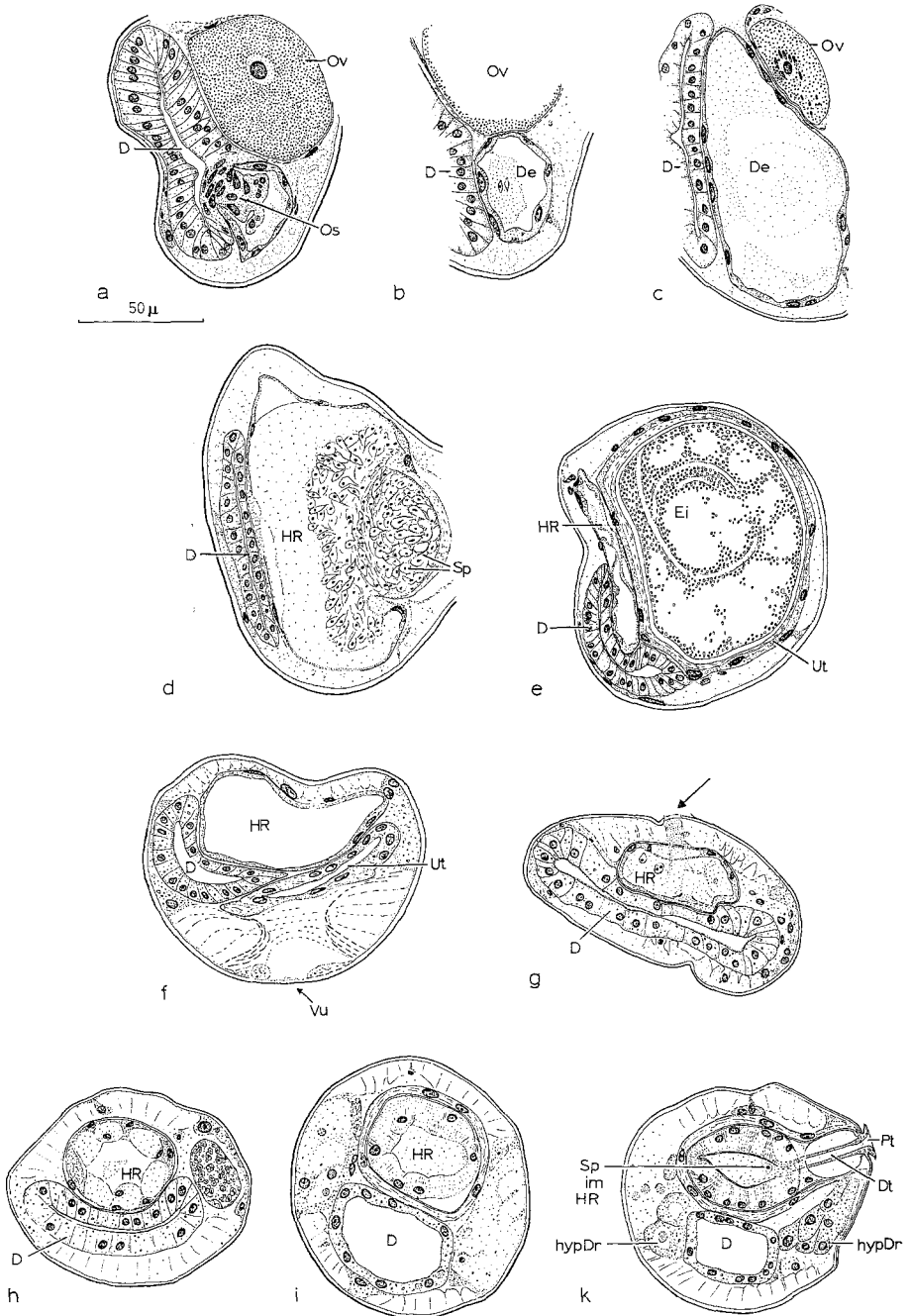


Abb. 9a—k

Diskussion sei eine Beschreibung anhand einer Auswahl von Schnittbildern und Detailzeichnungen beigelegt:

Im mittleren Bereich des vorderen Ovars sieht man ventral das *Osmosium* (Abb. 7, 9a); wie bei *Meyersia* läßt sich erkennen, daß sein inneres Gewebe, kompakt und kopfförmig, aus modifizierten Darmzellen besteht, welche in den Ductus entericus vorgestülpt sind.

Im Längsschnitt (Abb. 7a) wird der Zusammenhang mit dem Darmepithel durch eine Übergangszone besonders deutlich sichtbar. Die zahlreichen Zellkerne sind lediglich durch ihre mehr abgeflachte Gestalt und etwas stärkere Färbbarkeit von denen der Darmwand zu unterscheiden. Sie gruppieren sich in der Peripherie des Gewebekopfes und lassen zwischen sich einen zytoplasmatischen Bereich frei. Dieser Bereich kann im Totalpräparat als Fortsetzung des Hauptrohrlumens erscheinen und eine offene Verbindung zum Darmlumen vortäuschen. Zellgrenzen sind im Innern des Osmosiumgewebes nicht auszumachen.

Die Wand des *Ductus entericus*, des vordersten Hauptrohrabschnittes, hebt sich ventral von dem eingestülpten Osmosiumgewebe ab, so daß man ein Lumen erkennt. Die Wandzellen sind auch im weiteren Verlauf des Ductus flach (Abb. 9b); die Kerne erscheinen dadurch ebenfalls abgeflacht und ähneln sehr denen der Uteruswand.

Der Ductus entericus zieht im ventralen Sektor caudad, wobei er sich ein wenig zwischen den Darm und das rechts liegende Ovar schiebt. Schon bald — bei lebenden Tieren oft direkt beim Osmosium — erscheint im Lumen ein feingranuliertes, mit Eosin färbbares Sekret, in dem vereinzelt spindel- bis tropfenförmige Zellen mit stark gefärbten, rundlich erscheinenden Nuclei (oder Nucleoli?) auftreten.

Bei der Keimzone des Ovars rückt der Ductus entericus zwischen Darm und Ovar weiter dorsad und nimmt streckenweise den größten Teil des Körperquerschnittes ein (Abb. 9c). Das Sekret füllt das Lumen fast völlig aus; die zellulären Einschlüsse werden häufiger. Schließlich bilden sie eine geschlossene Schicht im rechten Teil des Lumens und sind dicht aneinander gedrängt.

Diese Zellen rufen die warzenartige *Auftreibung* des Hauptrohres hervor (Abb. 9d), welche bisher mit der Uvette homologisiert wurde. Die innersten der eingeschlossenen Zellen sind nämlich mit einem Ende gegen die Spitze der Auftreibung orientiert, so daß eine Radiärstruktur erscheint, nicht unähnlich jener in der Uvette von *Meyersia* und *Metoncholaimus*. Sehr deutlich wird dieser Eindruck bei Totalpräparaten, die mit Chloralhydrat aufgehellt und in ihrem Brechungsindex verändert sind. Schon Cobb (1930) bemerkt, die Zellen seien bei *Ad. fuscus* weniger stark lichtbrechend als bei *Metoncholaimus pristiurus*. Weiterhin ließe sich für die Homologisierung mit der Uvette noch das Argument anführen, daß sowohl von der Uvette, als auch von der Auftreibung die

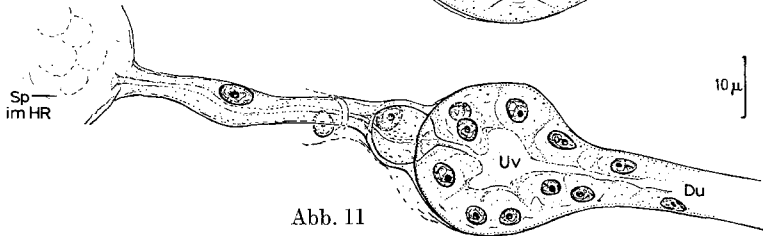
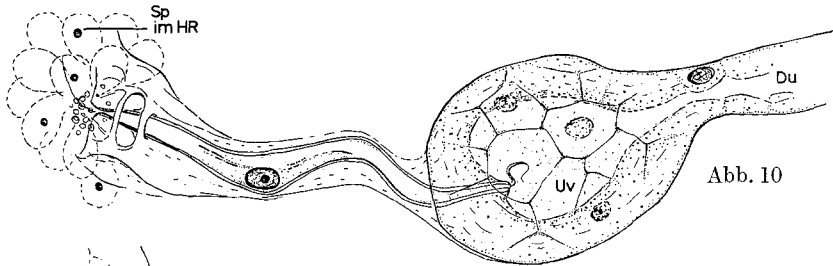


Abb. 10. *Adoncholaimus fuscus* (Bastian, 1865), Verbindung zwischen Hauptrohr-aufreibung und Uvette (nach Totalpräparat)

Abb. 11. *Adoncholaimus panicus* Cobb, 1930. Verbindung zwischen Hauptrohr-aufreibung und Uvette (nach Totalpräparat)

zur Gonade führenden Verbindungsstrukturen ausgehen (Abb. 10). Diese lassen sich bei der vorliegenden Art sehr genau erkennen, wobei die de Manschen Beobachtungen kaum verbessert werden können (1886, S. 49f.):

„Von dem Gipfel jeder Warze entspringt nun ein Verbindungsröhrchen ... und ich unterscheide an denselben drei Abschnitte. Der erste Abschnitt ist ein enges, meist gewundenes Röhrchen ..., welches sehr dünn von dem Gipfel der Warze entspringt, allmählich dicker wird, noch vor seiner Mitte oval anschwillt und zuletzt meist etwas gewunden in den zweiten kugeligen oder eirunden Abschnitt übergeht. In der ovalen Anschwellung beobachtete ich einen eiförmigen, 5,5—6,2 μ langen Kern mit rundem Kernkörperchen, und in dem Röhrchen verläuft ein feiner Gang, der in der ovalen Anschwellung ebenfalls etwas erweitert ist.

Der zweite Abschnitt stellt ein ungefähr 50 μ langes und 40 μ breites, kugeliges oder eiförmiges Gebilde dar, dessen Wand mit einem einschichtigen Epithel von polygonalen, körnigen Zellen bekleidet ist ... Das von der Warze entspringende Röhrchen ragt nun ein wenig in das Innere der Kugel hinein, und von der inneren Spitze sah ich ein kurzes, gewundenes Fädchen abgehen, das sich nach dem gegenüberliegenden Ende der Kugel richtete ... Am anderen Ende nun geht die Kugel in einen langen, 8 μ breiten Ausführgang über, den ich als den dritten Abschnitt beschreibe. Dieser Gang mündet nicht weit vom Eileiter in den Uterus hinein. Wahrscheinlich wird das ganze Verbindungsröhrchen von einer zarten Scheide umgeben, welche vielleicht mit der das Hauptrohr bekleidenden Scheide zusammenhängt; an der Kugel beobachtete ich sie aber nicht“.

Die Einmündung des Ganges finden wir also dort, wo der Ovidukt in den Uterus führt. Dieser Teil des Uterus, ein durch hohe, sekre-

tierende Wandzellen ausgezeichneter Präuterus, stellt die Schalendrüse dar. „Kugel“ und Ausführungsgang erscheinen nach der Lage und dem Gesamtbild, aber auch histologisch durch den allmählichen Übergang als Aussackung des Präuterus. Die „Kugel“ homologisiere ich mit der Uvette, den Gang mit dem Ductus uterinus. Denn die warzenförmige Auftreibung des Hauptrohres ist nach meinen Untersuchungen eine Aufblähung, verursacht durch Zelleinschlüsse, die Uvette der anderen Genera jedoch ist ein vom Hauptrohr abgegliedertes Gebilde, genauer: der proximale Teil des *Ductus uterinus*. Für meine Deutung sprechen die Befunde bei mehreren untersuchten juvenilen Weibchen, die offenbar noch nicht fortpflanzungsreif sind, in deren Ovar aber schon Eier heranwachsen: Das de Mansche Organ ist schon typisch ausgebildet, alle Verbindungsstrukturen zum Uterus sind schon erkennbar. Diese beginnen jedoch nicht auf der Spitze einer Auftreibung des Hauptrohres: Solche Auftreibungen sind vielmehr noch gar nicht ausgebildet. *Es fehlen nämlich die sie verursachenden eingeschlossenen Zellen!*

Die im Hauptrohr eingeschlossenen Zellen sind durch eine Reihe von Untersuchungen als *Spermatozoen* identifiziert worden (Abb. 12):

1. Alle Weibchen mit Eiern im Uterus zeigen diese Zellen (mindestens 50 untersuchte Weibchen).

2. Wie oben dargestellt, sind sie bei noch nicht fortpflanzungsbereiten Weibchen, die offenbar noch unbegattet sind, nicht vorhanden (4 untersuchte Tiere).

3. Der Ductus uterinus führt in den als Schalendrüse ausgebildeten Präuterus. In diesem Bereich liegt in der Regel das Receptaculum seminis der Nematoden, und in seiner Nähe findet die Insemination statt; denn im anschließenden Teil des Uterus zeigen die Eier immer eine verdickte Schale, welche auf die Insemination zurückzuführen ist (s. de Coninck, 1965). Im Präuterus und im Ductus uterinus sind vereinzelt, doch immer in geringer Zahl, gleichartige Zellen wie die in Frage kommenden aus dem Hauptrohr von *Ad. fuscus* gesehen worden.

4. Die Zellen im Schnittbild des Hauptrohres zeigen gleiche Größe und Gestalt sowie Färbbarkeit (Hämalaun-Eosin, „Azan“ und nach Crossmon) wie die Spermien in Schnittpräparaten des Vas deferens männlicher Tiere. Die Kerne (oder Nucleoli?) sind intensiv gefärbt und kugelförmig, aber recht klein (ca. 1,5 μ).

5. Aus einem quer durchgeschnittenen Weibchen wurden unter dem Mikroskop durch leichten Druck die Zelleinschlüsse aus dem de Manschen Organ herausgequetscht: Sie gleichen völlig den in gleichartigem Verfahren aus dem Vas deferens gewinnbaren Spermien. Bei einem juvenilen Weibchen (vgl. oben 2.) brachte ein gleichartiges Quetschpräparat keine Zelleinschlüsse.

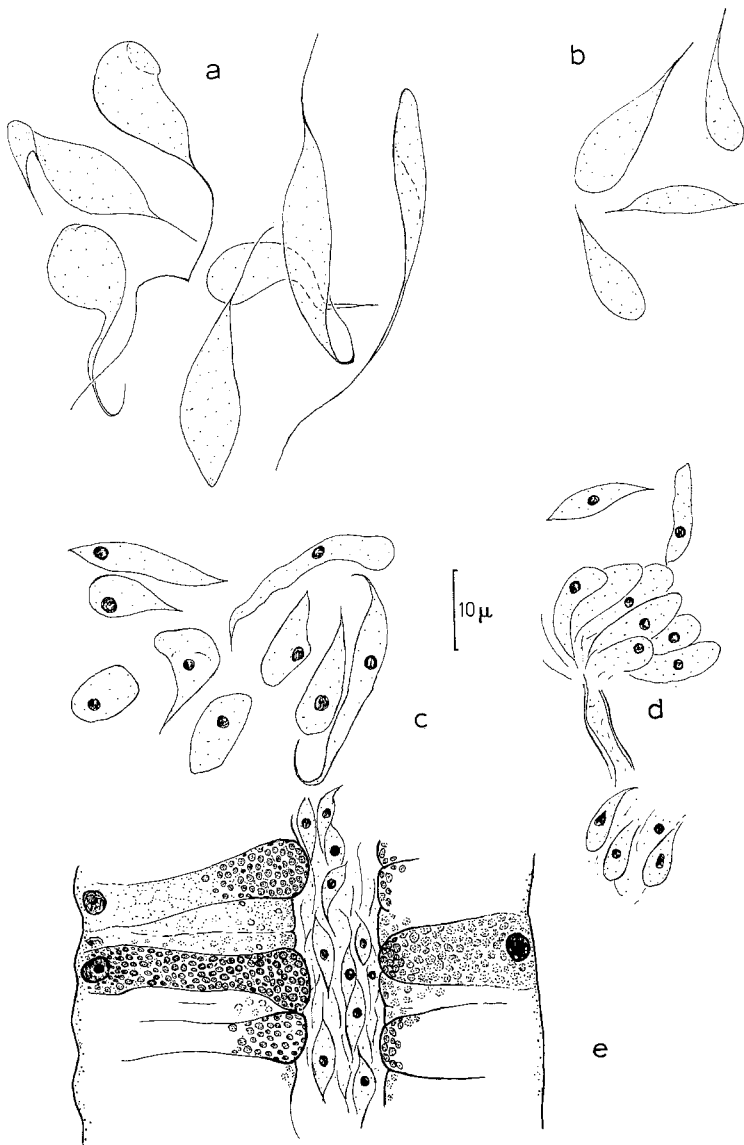


Abb. 12a—e. *Adoncholaimus fuscus* (Bastian, 1865). Spermatozoen: a aus durchgeschnittenem Männchen herausgequetscht (in Meerwasser); b aus der Hauptrohr-auftreibung eines durchgeschnittenen Weibchens herausgequetscht (in Meerwasser); c Spermien von a fixiert und gefärbt (Hämalaun-Eosin); d Spermien in Längsschnitten der Hauptrohr-auftreibung; e Spermien im Vas deferens (Längsschnitt)

6. Die nach 5. aus dem Männchen gewonnenen Spermien wurden auf dem Objektträger fixiert und als Ausstrichpräparat in gleicher Weise wie die Schnittpräparate gefärbt: Es ergibt sich völlige Übereinstimmung mit den bei Weibchen im Schnitt zu erkennenden Zellen.

Ich möchte an dieser Stelle auch auf die besonders eigentümliche Gestalt der noch unfixierten Spermatozoen hinweisen: sehr lange, fadenartig dünne Fortsätze sieht man in Verlängerung der spitz ausgezogenen spindel- oder tropfenförmigen Zellen.

Das *Hauptrohr* des de Manschen Organes wird in seinem weiteren Verlauf stärker zwischen Darm und Uterus eingengt, zumal wenn letzterer mit Eiern gefüllt ist (Abb. 9e). Querschnitte im Bereich der Vulva zeigen keine Verbindung zwischen Vagina oder Uterus und Hauptrohr (Abb. 9f).

Das Hauptrohr liegt nun dorsal und behält diese Lage bis zu seiner Terminalregion bei. Nahe bei der hinteren ovarialen Keimzone werden Sekret und Spermien im Lumen wieder reichlicher; im Uterusbereich fehlen besonders letztere häufig auf weiten Strecken. Es folgt nun die hintere Hauptrohrauftreibung, die im wesentlichen der vorderen gleicht.

Weiter caudal wird das Hauptrohr wieder englumiger, und auch seine Einschlüsse, Sekret wie Spermien, werden geringer. Vom Umschlag der hinteren Gonade an werden die Wandzellen des Hauptrohres allmählich höher, während die Grundfläche abnimmt, was schon de Man beobachtete (Abb. 9g—i). Häufig erscheinen diese Zellen durch ihren Inhalt blasig aufgetrieben. Sie sind besonders hoch im Terminalabschnitt des Hauptrohres, das hier wieder etwas aufgeweitet ist. Man erkennt auch eine feine Streifung an den Zellen, die vielleicht auf Fibrillen zurückzuführen ist.

Kurz hinter der Gonade sieht man eine dünne *Scheide* das Hauptrohr umhüllen; sie enthält vereinzelt Zellkerne und erscheint synzytial. Nach hinten fortschreitend wird die Scheide dicker und kernreicher. Wahrscheinlich begleitet sie das gesamte Hauptrohr als teilweise sehr feine Membran. Auch im Längsschnitt des Osmosiums sieht man eine entsprechende Struktur (Abb. 7a); das Verbindungsröhrchen zwischen Hauptrohr und Uvette wird ebenfalls von einer feinen Scheide umhüllt, die mit der des Hauptrohres zusammenzuhängen scheint (Abb. 10).

Die *Poren* der beiden kurzen (15—20 μ) *Terminaldukte* findet man 1,8—2,5 Analbreiten ($=\frac{3}{4}$ bis 1 Schwanzlänge) vor dem After beiderseits dorsal vom Lateralfeld (Abb. 9k). Die kompliziert gestalteten Terminaldukte sind aus einer festen, sklerotisierten Substanz aufgebaut und gelblich-braun gefärbt; sie lassen sich wie die Verstärkungen der Mundhöhlenwand z. B. mit Azocarmin anfärben. Ein enger Kanal verbindet das Lumen des Hauptrohres mit der Außenwelt.

Die zwischen den Wandzellen und der Scheide des Hauptrohres befindliche Membran setzt sich, wie die Scheide als äußere Umhüllung der Terminaldukte, bis nahe an die Körperoberfläche fort und scheint hier mit der Kutikula direkt zusammenzuhängen. Es ergibt sich also eine enge Beziehung zur Hypodermis.

Beide Terminaldukte sind seitlich und ventral von 12—16 großen, birnförmigen Drüsenzellen begleitet. Diese sind in einem Halbkreis angeordnet und weisen mit ihrem dünneren, verlängerten Ende zum Porus hin. Aus dieser Anordnung kann man auf eine Sekretauusscheidung in die Region des Porus schließen, wenn auch keine deutlichen Öffnungen der Zellen zu finden sind. Durch Lage und Bau werden diese Zellen als hypodermale Drüsenzellen gekennzeichnet.

Bei einem juvenilen Weibchen stellte ich eine Verdoppelung des linken Terminaldukts fest; im übrigen erschien das de Mansche Organ aber normal gebaut.

Selbst im hintersten Abschnitt des Hauptrohres findet man mitunter vereinzelt Spermatozoen. Bei lebenden Weibchen ist das gesamte Hauptrohr von einer Flüssigkeit erfüllt, die sich bei Körperkrümmungen oder durch leichten Deckglasdruck in beide Körperrichtungen bewegt. Einzelne Spermatozoen und kleinere Sekretmassen festerer Konsistenz werden mit der Flüssigkeit bewegt; in den Auftreibungen jedoch sind die Spermien dicht aneinandergelagert und durch festes Sekret umhüllt. Die Ausrichtung der Spermienmassen auf die Abzweigstelle des Verbindungsröhrchens zur Uvette sei noch einmal betont. An den Terminalporen werden größere Sekretmengen niemals beobachtet.

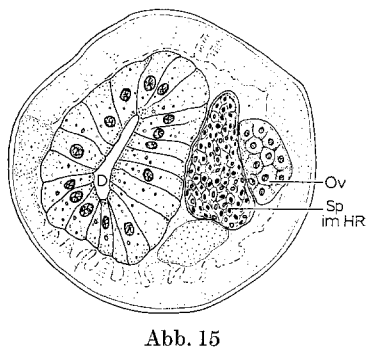
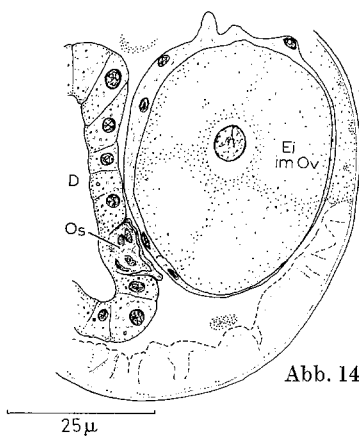
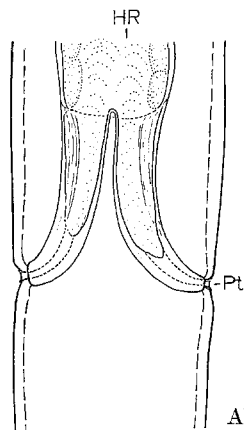
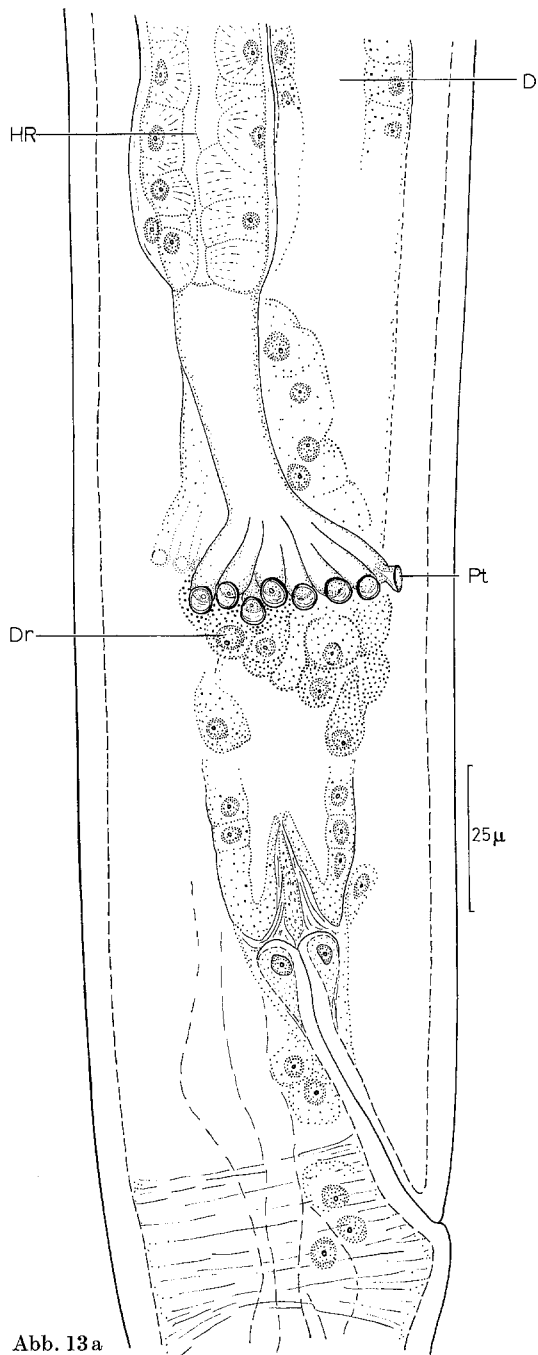
Adoncholaimus panicus Cobb, 1930

Das de Mansche Organ ist bis auf seinen terminalen Abschnitt und geringfügige Strukturfeinheiten gleichartig gebaut wie das von *Ad. fuscus*.

Etwa 1,75 Analbreiten vor dem After zeigt das Weibchen auf beiden Körperseiten je 7—10, meistens 8 in einer Querreihe liegende Terminalporen (Abb. 13). Hypodermale Zellpakete umgeben die Poren; dorsal von diesen fehlen sie jedoch. Es handelt sich wohl um Drüsen wie bei *Ad. fuscus*. Die kurzen Terminalröhrchen (ebenfalls je 7—10) vereinigen sich zu 2 doppelt so langen, 25 μ dicken Hauptrohrästen.

2,7 Analbreiten vor dem After verschmelzen die beiden Äste zum eigentlichen Hauptrohr. Dessen Wand besteht aus blasigen Zellen wie bei der vorangehend beschriebenen Art; auch eine fibrilläre Streifung ist zu erkennen. Eine Scheide mit abgeflachten Kernen ist deutlich ausgebildet.

Diesen dorsal vom Darm gelegenen Teil des Hauptrohres kann man bis fast in den Vulvarbereich verfolgen, doch ist er hier undeutlich und



weit dünner als hinten (Durchmesser dort $50\ \mu$). Auf halber Strecke zwischen Vulva und vorderem Gonadenumschlag sieht man wieder deutlich das Osmosium. Es schiebt sich von ventral zwischen die rechts liegende Gonade und den links befindlichen Darm und ist genauso beschaffen wie bei *Ad. fuscus*.

In Höhe der Keimzone der Ovarien sieht man die Verbindungskanäle zu den Gonaden vom Hauptrohr abzweigen, und zwar auf warzenförmigen Aufteibungen wie bei *Ad. fuscus*. Die Verbindungsstrukturen liegen ventral zwischen Darm und Ovar und ähneln außerordentlich denen der anderen Art (Abb. 11):

Als langgestreckte Aussackung des Präuterus, direkt neben der Einmündung des Ovidukts abzweigend, führt ein etwa $55\ \mu$ langer und $10\ \mu$ dicker, schlauchförmiger Ductus uterinus zu der $27 \times 30\ \mu$ messenden Uvette. Die Zellen von Uvette, Ductus uterinus und Gonodukt sind einander sehr ähnlich. Der Einmündung des Ductus uterinus gegenüber durchbricht ein etwa $1\ \mu$ weites Röhrchen die Wand der Uvette. Das Röhrchen, nur $5\ \mu$ lang, geht aus von einer runden, kapselartigen Blase. Diese Blase sitzt der Uvette auf und enthält in ihrem $11\ \mu$ weiten Innern einen Kern ($3 \times 4\ \mu$) mit deutlichem Kernkörperchen. Dieser Kern unterscheidet sich nicht von denen der benachbarten Strukturen. Das Lumen der Blase verengt sich zu dem des dünnen Verbindungsröhrchens, das wie bei *Ad. fuscus* beschaffen ist. Es besitzt also eine mittlere, kernführende Erweiterung und verbindet sich mit dem Hauptrohr.

Dieser bei fortpflanzungsreifen Weibchen aufgetriebene Teil des Hauptrohres ist bei juvenilen Tieren nicht besonders hervorgehoben, hat aber eine faltenreiche Wand. Wie bei *Ad. fuscus* werden die Aufreibungen durch eingeschlossene Spermienmassen verursacht, was durch Quetschpräparate und vergleichende Untersuchungen bei männlichen Tieren gesichert werden konnte.

Adoncholaimus thalassophygus (de Man, 1876)

Im Gegensatz zu den übrigen Teilen des de Manschen Organes ist das Hinterende des Hauptrohres deutlich zu sehen. Es zeigt zwei Terminaldukte drei bis fünf Analbreiten vor dem After. Diese sklerotisierten Röhrchen sind $20\ \mu$ lang und führen senkrecht vom Hinterende des Hauptrohres zu den Poren an der Körperoberfläche. Das Hauptrohr liegt dorsal, und es ist nicht möglich, bei ihm Wandzellen zu erkennen. Die Wand ist vielmehr membranartig und färbt sich wie die

Abb. 13a u. b. *Adoncholaimus panicus* Cobb, 1930. Präanalregion eines Weibchens: Hauptrohr des de Manschen Organes mit zwei Terminalästen mit je 8 Terminaldukten und -poren. a Lateralansicht, b Dorsalansicht (nach Totalpräparaten)

Abb. 14. *Adoncholaimus thalassophygus* (de Man, 1876). Querschnitt im Bereich des Osmosiums

Abb. 15. *Adoncholaimus lepidus* (de Man, 1889). Querschnitt im Bereich der Keimzone des vorderen Ovars, Hauptrohr mit Spermien gefüllt

Wand der Terminaldukte mit Eosin und Azocarmin. Die äußere Scheide steht durch plasmatische Brücken mit Hypodermis und Muskulatur in Verbindung und ist deshalb nicht deutlich abzugrenzen. Das hinten sackartige und noch 15—20 μ weite Hauptrohr wird 4—5 Körperbreiten vor den Terminaldukten bedeutend dünner und bleibt nur bei besonders günstigen Präparaten bis in seinen vorderen Bereich sichtbar (vor allem bei Totalfärbungen mit Azocarmin).

Das Osmosium erkennt man deshalb auch nur mit Mühe im Bereich des vorderen Ovars; der Querschnitt zeigt einen kleinen kompakten Gewebekopf, der wenige Zellkerne enthält (Abb. 14).

Die Verbindungsstrukturen mit den Gonodukten können nicht gesehen werden. Auffällige Auftreibungen wie bei *Ad. fuscus* und *Ad. panicus* hat das Hauptrohr nicht. Man erkennt auf Quer- und Längsschnitten jedoch im entsprechenden Körperbereich Ballungen von Spermien. Vereinzelt treten diese spindelförmigen Zellen auch im hintersten Teil des Hauptrohres auf, wo man auch ein gelatinöses, schwach geschichtetes Sekret erkennt.

Unter mehr als 50 untersuchten weiblichen Exemplaren fand ich ein Tier, bei dem einer der beiden Terminaldukte verdoppelt war, wie es bei einem Exemplar von *Ad. fuscus* beschrieben wurde.

Adoncholaimus lepidus (de Man, 1889)

Das de Mansche Organ hat den gleichen Bau wie bei der vorigen Art und ist wie dort in seinem vorderen Abschnitt schwierig zu sehen.

Die beiden Terminaldukte mit ihren Poren liegen nur wenig mehr als eine Analbreite präanal. Das Hauptrohr ist eine lange, sehr dünne Röhre mit ähnlich membranartiger Wand wie bei *Ad. thalassophygas*. Im Hinterkörper sieht man eine kräftige Scheide.

Das Vorderende des Hauptrohres (Ductus entericus) und ein Osmosium sind nicht gesehen worden. Spermienballungen finden sich jedoch wie bei *Ad. thalassophygas* nahe den Keimzonen der Ovarien. Sie füllen den Querschnitt des Hauptrohres völlig aus (Abb. 15).

Diskussion

Neben den hier beschriebenen Arten ist ein de Mansches Organ erwähnt worden in den Artbeschreibungen von *Adoncholaimus aralensis* Filipjev, 1924, *Ad. derjugini* (Savaljev, 1912), *Ad. islandicus* Kreis, 1963 und *Ad. longicaudatus* Paramonow, 1929 sowie bei *Ad. crassicaudus* Wieser, 1953 (nach Mawson, 1958 b). Es werden jedoch lediglich Angaben über die Terminaldukte und ihre Poren gemacht, woraus in Übereinstimmung mit meinen Untersuchungen hervorgeht, daß paarige präanale Terminaldukte die Regel sind. Bemerkenswert sind lediglich

Ad. islandicus, bei dem auf beiden Körperseiten paarige Terminaldukte gefunden werden (Kreis, 1963), und *Ad. panicus* mit seiner Vielzahl von Poren.

Bei den übrigen zu *Adoncholaimus* gestellten Arten (*Ad. austrogeorgiae* Allgén, 1959, *Ad. chilkinsis* (Stewart, 1914), *Ad. falklandiae* Allgén, 1959, *Ad. indicus* (v. Linstow, 1907), *Ad. papillatus* Kreis, 1932 und *Ad. punctatus* (Cobb, 1914) sind keine de Manschen Organe beschrieben worden, und die systematische Stellung dieser Arten ist auf Grund der unzureichenden Beschreibungen fraglich (s. Artbeschreibungen).

Die weitgehende Übereinstimmung der eigenen Befunde über das de Mansche Organ von *Ad. fuscus* mit denen von de Man (1886) wurde schon betont. Es wird jedoch gezeigt, daß das Osmosiumgewebe wie bei den anderen Genera im wesentlichen vom Darmepithel herzuleiten ist. Die Auftreibungen des Hauptrohres stellen keine Uvetten dar, sondern werden durch Anballungen von Spermatozoen hervorgerufen. Schon zur Strassen (1894) hat im Gegensatz zu de Man (1893) die Unterschiedlichkeit von Uvette und Auftreibung betont; Cobb (1930) jedoch homologisiert wieder diese Strukturen, und die späteren Autoren (bes. Kreis, 1934) schließen sich seiner Meinung an. Auf Grund meiner Untersuchungen sind als Uvetten jedoch die von de Man als kugelförmig beschriebenen Teile der Verbindungswege zu den Gonodukten (Präuteri) anzusehen. Ihre Wandzellen sind nicht wie bei *Meyersia* von denen des anschließenden Ductus uterinus verschieden.

Bemerkenswerte Ähnlichkeit zu *Ad. fuscus* weist *Ad. panicus* im Bau seines Organes auf. Die beiden kleineren Arten *Ad. thalassophygas* und *Ad. lepidus* jedoch zeigen Unterschiede gegenüber jenen, besonders im histologischen Bau der Organe (Hauptrohrwand); Einzelheiten können bei ihnen z.T. auch nicht mehr deutlich gesehen werden (Uvetten, Ductus uterini).

6. *Metoncholaimoides* Wieser, 1953

Diese Gattung — einzige Art: *M. squalus* Wieser, 1953 — besitzt paarig-symmetrische Gonaden und gleicht im weiblichen Geschlecht weitgehend *Adoncholaimus*. Lediglich die von Wieser erwähnte, 3—5 Analbreiten vor dem After gelegene Uvette weist auf einen Unterschied hin, wie auch der in Fig. 74f dargestellte Terminaldukt. Nach dieser Darstellung kann man nämlich auf das Vorhandensein von geldrollenartigen (moniliformen) Zellschläuchen schließen, wie sie bei *Metoncholaimus* beschrieben werden.

Auch das sehr verlängerte Spiculum männlicher Tiere weist auf eine Beziehung zu dieser Gattung hin.

Leider werden von Wieser keine weiteren Angaben über das de Mansche Organ gemacht, so daß nicht festgestellt werden kann, in

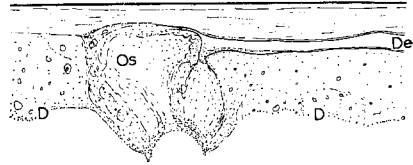
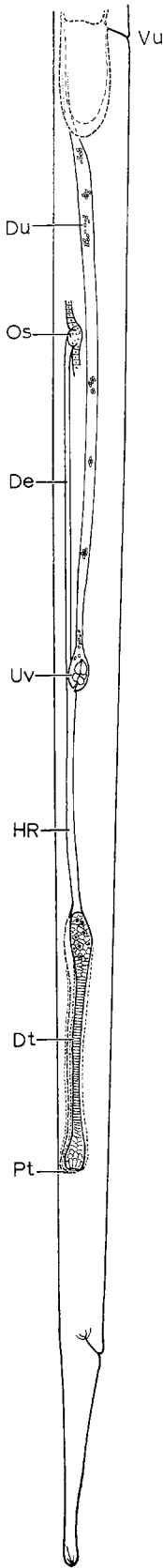


Abb. 17

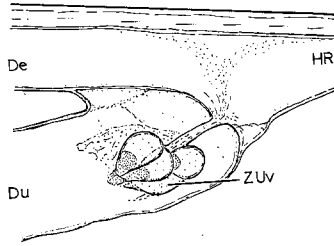
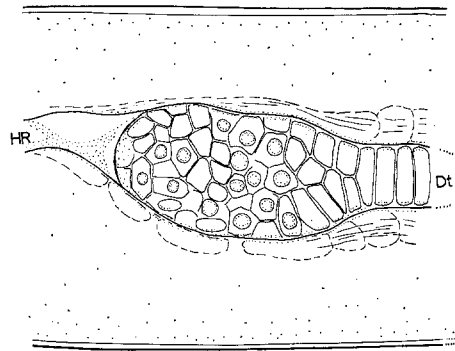
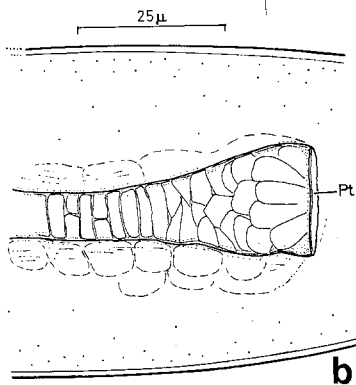


Abb. 18



a



b

Abb. 19a u. b

Abb. 16

welcher Beziehung das Organ zur Symmetrie der Gonade steht — ob etwa noch eine zweite Uvette existiert wie bei *Meyersia* und *Adoncholaimus*.

7. *Metoncholaimus* Filipjev, 1918

Metoncholaimus besitzt ein de Mansches Organ, dessen Hauptrohr im gonadenfreien postvulvaren Körperabschnitt liegt und kurz vor oder hinter der Hälfte der Strecke Vulva-Anus mit dem Osmosium beginnt. Die paarigen Terminaldukte zeigen meistens eine besonders typische geldendrollenartige Begleitstruktur und münden präanal aus. Eine Uvette sitzt auf der rechten Seite des dorsal gelegenen Hauptrohres und ist durch den sehr langen Ductus uterinus mit dem Uterus verbunden.

Metoncholaimus scissus Wieser u. Hopper, 1967

In seinen wesentlichen Zügen entspricht das Organ den oben dargestellten allgemeinen Verhältnissen (Abb. 16). Nach etwa 30% der Strecke Vulva-Anus beginnt der Ductus entericus-Abschnitt des Hauptrohres mit dem Osmosium, einer voluminösen Verbindung mit dem Darmepithel (Abb. 17, 20c, d). Eine offene Kommunikation zwischen den Lumina beider Organe wird nicht gesehen, aber immerhin erscheint das Innere des Osmosiumgewebes zellkernarm und weniger stark färbbar als die Peripherie, wo sich auch die Kerne konzentrieren. Gegenüber dem Darmlumen ist das Osmosiumgewebe auch eingedellt oder sogar aufgelockert (Abb. 20d). Die Inhaltsstoffe des Darmes werden aber nicht im Osmosium oder Ductus entericus gesehen.

Caudad gliedert sich der Ductus entericus ab (Abb. 20e). Er erhält direkt in sein Vorderende vorgestülptes Osmosiumgewebe mit zahlreichen Zellkernen. Erst auf den folgenden Querschnitten sieht man das Lumen des Ductus (Abb. 20f). Seine Wand ist wie die des weiteren Hauptrohres dünn und oft undeutlich gegen das dorsale Gewebe des Hautmuskelschlauches abgegrenzt. Kerne fehlen dieser Wand; zumindest sind auf weite Strecken keine zu finden.

Etwa in der Mitte des Hauptrohres erkennt man auf seiner rechten Seite die Uvette (Abb. 20g, h; 18). Sie ist von einer gleichartigen Wand wie das Hauptrohr umhüllt und erhält dadurch das Aussehen eines

Abb. 16. *Metoncholaimus scissus* Wieser u. Hopper, 1967. De Mansches Organ (halbschematisch)

Abb. 17—19. *Metoncholaimus scissus* Wieser u. Hopper, 1967 (nach Totalpräparaten)

Abb. 17. Osmosium. Abb. 18. Uvette

Abb. 19. a Beginn, b Ende der moniliformen Zellschläuche an den Terminaldukten

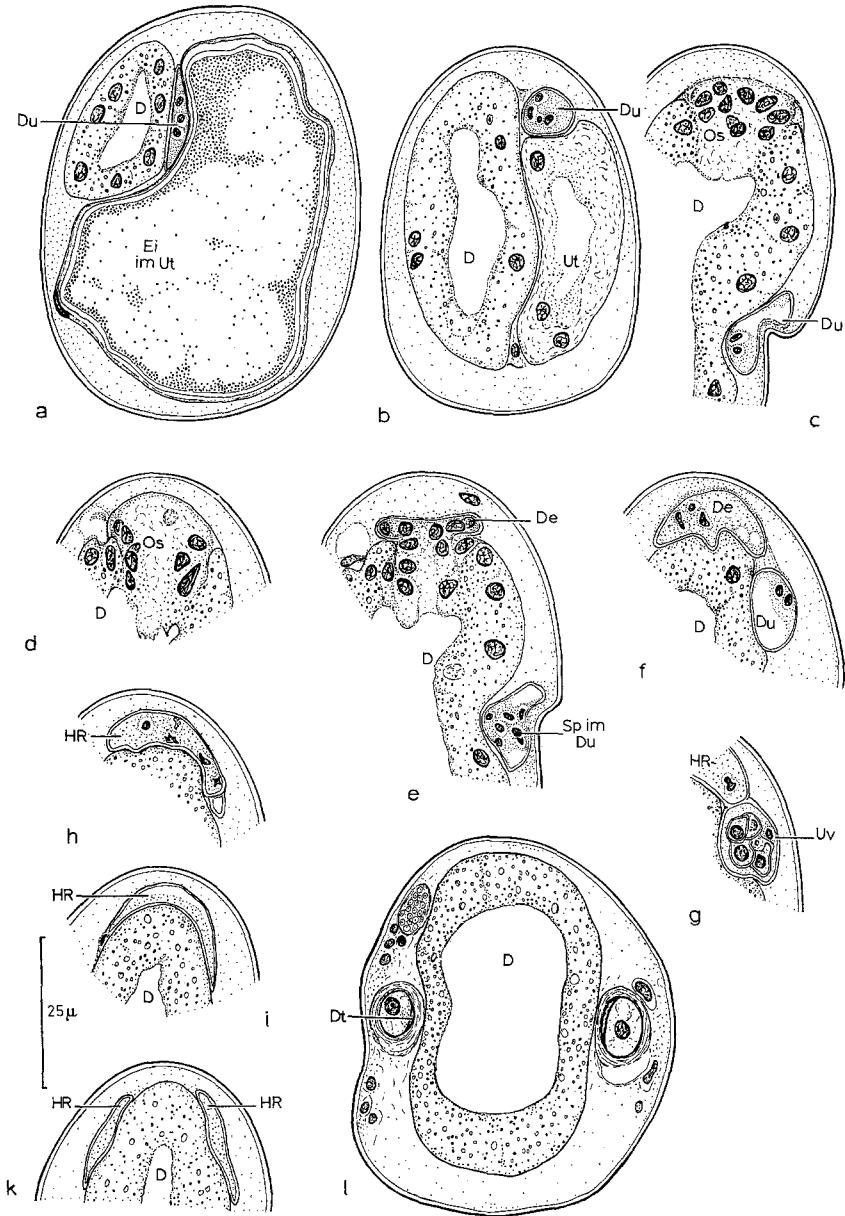


Abb. 20a—l. *Metoncholaimus scissus* Wieser u. Hopper, 1967. Querschnittserie des de Manschen Organes. a Kurz hinter der Vulva, im Uterusblindsack ein Ei; b Hinterende des Uterusblindsacks; c Vorderende des Osmosiums; d etwa Osmosiummitte; e Beginn des Ductus entericus; f kurz vor der Uvette; g Uvette; h hinterster Teil der Uvette, i Hauptrohr; k Hauptrohräste kurz hinter der Gabelung; l moniliforme Zellschläuche mit Ductus terminales

Bläschens. In ihrem Innern sieht man fünf stark lichtbrechende kölbchenförmige Zellen, deren Wand dick, verfestigt und mit Eosin färbbar ist. Diese Zellen sind mit ihrem dünnen Ende auf die zentrale Achse der Uvette orientiert und weisen etwas nach vorn. Nach links hinten ragt in Verlängerung der Achse ein Röhrchen von nur $1,5 \mu$ Durchmesser in das Hauptrohr, das auf diesem Wege mit dem Lumen der Uvette und des Ductus uterinus verbunden ist.

Die gesamte Uvette ist nach vorn nur wenig verengt, und von hier zieht als Verlängerung ein zuerst dünner, dann aber auch manchmal erweiterter Ductus uterinus nach vorn, eng angelehnt an das rechte Seitenfeld (Abb. 20c—f). Auch dem Ductus uterinus fehlen offenbar eigentliche Wandzellen mit Kernen; vielleicht sind sie aber auch nur sehr gestreckt und degeneriert.

In der Nähe der Vulva wird der Verlauf des Ductus uterinus undeutlicher. Die Schnitte lassen jedoch erkennen, daß sich der Kanal dorsal verlagert und hier zwischen Darm und postvulvarem Uterussack noch ein Stück nach vorn zieht (Abb. 20a, b). Die Einmündungsstelle in den Uterus kann nicht deutlich gesehen werden.

An seinem Hinterende gabelt sich das Hauptrohr (Abb. 20i, k), und man erkennt die paarigen Terminaldukte, die von mehr oder weniger geldrollenähnlichen Zellschläuchen begleitet werden, nämlich von hintereinandergereihten großen münzenförmigen Zellen (Abb. 20l, 19). Das Plasma der Zellen ist schwach lichtbrechend und nur wenig färbbar, und die Wände der Zellen sind verstärkt. Proximal wie distal sind diese Zellschläuche jedoch nicht von solch regelmäßiger Struktur, sondern aufgeweitet und mit unregelmäßiger angeordneten Zellen angefüllt. Bei den querschlitzförmigen Terminalporen orientieren sich die Zellen mit ihrer Längsachse senkrecht zu den Schlitzten. Die Schläuche werden, wie Querschnitte deutlich zeigen, von einer faserigen, wohl muskulösbindegewebigen Scheide umhüllt. Das Lumen der Terminaldukte selbst erscheint als sichelförmiger, wohl von einer Membran umhüllter Spalt zwischen den Zellen des Zellschlauches und der Scheide an der Seite, die dem Darm zugekehrt ist.

Deutlich werden im Hauptrohr und im Ductus uterinus, selten und undeutlicher auch im Uvettenbläschen zellartige Einschlüsse gesehen, deren Kerne groß sind und mit Hämalaun stark gefärbt werden. Mitunter wird der Ductus uterinus sogar bei starker Anfüllung mit diesen Zellen in bestimmten Abschnitten aufgeweitet.

Weitere Arten

Da mir kein weiteres Untersuchungsmaterial zugänglich ist, kann ich hier lediglich die Angaben aus der Literatur referieren:

Schon de Man (1893) gibt eine Beschreibung des Organes von *Met. albidus* (Bastian, 1865), die keine wesentlichen Abweichungen von der oben gegebenen allgemeinen Charakterisierung des de Manschen Organes dieser Gattung aufweist.

Auch für die sehr detailliert beschriebenen Arten *Met. demani* (zur Strassen, 1894) und *Met. pristiurus* (zur Strassen, 1894) gilt diese Charakterisierung; lediglich Proportionsunterschiede bei den Arten fallen ins Auge. Bei allen drei genannten Arten ist zudem die Zahl der kölbchenförmigen Zellen in den Uvetten größer als bei *Met. scissus*: bei *Met. pristiurus* sind es nach Cobb (1930) 32 Zellen, und bei den anderen ist die Zahl ähnlich, wie aus Bemerkungen bei zur Strassen (1894) und aus Fig. 11 bei de Man (1893) hervorgeht. Daß die irrigen Vorstellungen von zur Strassen (1894) und Filipjev (1918/21), das Osmosium stelle eine offene Verbindung mit dem Darm dar und ein Ductus uterinus existiere nicht, durch Cobb (1930) richtiggestellt wurden, habe ich schon in der Einleitung erwähnt.

Bei allen übrigen *Metoncholaimus*-Arten ist das De Mansche Organ unzureichend beschrieben. Immerhin werden bei *Met. amplus* Hopper, 1967, und *Met. pelor* Hopper, 1967, von Ringmuskulatur umhüllte Zellschläuche an den beiden Terminaldukten bei der Beschreibung aufgeführt. Diese Zellschläuche sind jedoch kompakter als bei *Met. scissus*, d.h. die Zellen sind zumindest im hinteren Abschnitt in zwei Reihen statt in einer angeordnet. Bei *Met. pelor* beschreibt Hopper sklerotisierte spiculum-ähnliche Strukturen (Scyptalia), die häufig in den Zellschläuchen stecken und aus den Terminalporen herausragen. Die Poren sind bei *Met. amplus* wie bei den übrigen bisher genannten Arten Querschlitz, bei *Met. pelor* jedoch Längsschlitz.

Met. intermedius Wieser u. Hopper, 1967, hat nach der Beschreibung eine kapselförmige Uvette und ein Osmosium, in dem die Lumina von Darm und Ductus entericus kommunizieren sollen. Eine ähnliche Kommunikation wird auch bei *Met. simplex* Wieser u. Hopper, 1967, gezeigt. Daß das Osmosium bei dieser Art zudem hinter der Uvette liegen soll, dürfte wie die Angaben über die Kommunikation auf einer falschen Interpretation beruhen, oder es sind hier verbindende Röhren übersehen worden. Das Hauptrohr ist hier wohl auch durch den Besitz zellulärer Wände gekennzeichnet; der Zellschlauch am Terminaldukt ist kompakt und kurz und anscheinend auch nicht einreihig.

Met. simplex zeigt zudem nur einen unpaaren Terminaldukt und -porus, der dorsal vom After ausmündet. Gleichfalls nur einen Porus besitzt *Met. murphyi* Inglis, 1966, wo das Organ wohl weitgehend der allgemeinen Beschreibung entspricht.

Auch *Met. haplotetros* Mawson, 1958, besitzt nur einen Terminalporus, aber anscheinend einen zweiten Ductus terminalis. Da kein Männchen beschrieben wurde, ist die systematische Stellung der Art unsicher.

Für die Arten *Met. antarcticus* (v. Linstow, 1896), *Met. longiovum* Chitwood, 1960, und *Met. wifer* Wieser, 1959, kann lediglich das Vorhandensein des de Manschen Organes festgestellt werden sowie die Tatsache, daß bei den beiden letzteren präanale Terminalporen vorkommen. Bei *Met. anthophorus* Saveljev, 1912, wird das Organ nicht erwähnt.

Diskussion

Bei allen hinreichend beschriebenen *Metoncholaimus*-Arten hat das de Mansche Organ einen übereinstimmenden charakteristischen Bau.

Durch die Untersuchungen an *Met. scissus* kann bestätigt werden, daß keine offene Verbindung zwischen Darm und Ductus entericus existiert. Obwohl Cobb (1930), Chitwood (1931) und Kreis (1934) die falsche Ansicht zur Strassens (1894) schon richtigstellten, kommen immer wieder offensichtliche Fehlinterpretationen vor (z. B. bei Wieser u. Hopper, 1967, an *Met. intermedius* und *Met. simplex*).

Auch ein zweiter, gleichfalls auf zur Strassen zurückzuführender und durch Cobb beseitigter Fehler gibt Anlaß zur Diskussion: zur Strassen bestreitet nämlich das Vorkommen des schon von de Man (1893) entdeckten Ductus uterinus bei dieser Gattung (de Man: „tube de communication“), und er schreibt, die Uvette (= „Rosette“) sei an der entsprechenden Stelle offen. Hier „dringt das Mesenchym mit massenhaften Kernen herein und erfüllt den Raum zwischen den retortenförmigen Röhren. Die Kerne stehen möglicherweise in irgendwelcher Beziehung zur Funktion der letzteren, denn es ist auffällig, wie sie sich in der Nähe der Kölbchen zusammendrängen. Auch unterscheiden sie sich von den gewöhnlichen Mesenchymkernen durch etwas bedeutendere Größe und hellere Färbung“ (zur Strassen, 1894, S. 468f). Es ist offensichtlich, daß mit diesem „Mesenchym“-Material gleichartige Zellen gemeint sind, wie ich sie aus dem de Manschen Organ von *Met. scissus* beschreibe. Ich vermute, daß es sich auch in diesen Fällen um Spermatozoen handelt.

Sehr auffallend ist der Bau der paarigen Terminaldukte wegen der begleitenden Zellschläuche. Nach zur Strassen (1894) soll diesen eine Stützfunktion zukommen. Cobb (1930) hingegen bezeichnet diese Zellschläuche als „moniliforme Drüsen“ (monile = Halsband); es gibt jedoch keinerlei Hinweis auf eine Drüsenfunktion der Zellen, die geringe Färbbarkeit spricht eher dagegen. Auch auf Grund der in der Literatur auftretenden — ziemlich kritiklosen — Homologisierungen mit verschiedenen anderen Strukturen scheint es angebracht, die Cobbsche Bezeichnungswiese zu vermeiden. Lediglich gegen den Ausdruck „moniliforme Zell-(oder Stütz-)schläuche“ ist nichts einzuwenden. Die Zellschläuche sind, wie nicht nur die eigene Untersuchung zeigt, von einer muskulös-bindegewebigen Scheide umhüllt, die zur Strassen in Fig. 10 fälschlich als „Spaltraum, von lockerem Mesenchym erfüllt“ deutet.

Auf Grund ihres charakteristischen Baues — große, wohl turgeszente, geldrollenartig hintereinandergelagerte Zellen, umhüllt von einer muskulös-bindegewebigen Scheide — lassen sich diese Zellschläuche als

chordoides Gewebe bezeichnen, das als solid-elastischer Stützstab für den Terminaldukt dient (vgl. Ax, 1957, 1966).

Auf die Unterschiede in der Zahl der kölbchenförmigen Uvettenzellen bei verschiedenen Arten habe ich im vorigen Kapitel hingewiesen. Es gibt sogar Arten ohne solche deutlich erkennbaren Zellen (etwa *Met. intermedius*). *Met. scissus* könnte dann eine Zwischenstufe darstellen.

Auch hinsichtlich der Wand des de Manschen Organes bestehen artliche Unterschiede: Der zelluläre Aufbau kann gänzlich verschwinden (*Met. scissus*, weitgehend wohl auch bei *Met. pristiurus*, s. zur Strassen, Fig. 7), kann aber auch noch deutlich sein (*Met. simplex*).

Es sei abschließend betont, daß bei allen *Metoncholaimus*-Arten das de Mansche Organ im Hinterkörper liegt und nicht die bei den oben beschriebenen Genera entwickelte Symmetrie zeigt: Es gibt lediglich ein Osmosium, eine Uvette und einen Ductus uterinus. Hierin erkennt man eine deutliche Beziehung zur Asymmetrie der Gonade, die ja lediglich präavular ausgebildet ist und auch nur ein Ovar und einen Gonodukt aufweist.

8. *Wiesoncholaimus* Inglis, 1966

Die einzige Art, *W. mawsonae* Inglis, 1966, besitzt nach Inglis ein gut ausgebildetes de Mansches Organ, dessen Hauptrohr im Hinterkörper kurz vor dem After durch einfache, röhrenförmige Terminaldukte in zwei dorsallateralen Poren ausmündet. Die kugelförmige, einfach gebaute Uvette liegt gleichfalls im Hinterkörper, und von ihr führt ein dicker Ductus uterinus nach vorn. Die weibliche Gonade ist unpaarig.

9. *Metaparoncholaimus* de Coninck u. Schuurmans Stekhoven, 1933

Durch gleiche Zahnverhältnisse ebenso wie durch die Übereinstimmung im Bau des de Manschen Organes schließt sich dieses Genus an das obige an. Wie auch schon bei *Metoncholaimus* liegt das Hauptrohr im Hinterkörper und mündet präanal aus (s. de Coninck u. Schuurmans Stekhoven, 1933).

Bei *M. campylocercus* (de Man, 1876) existieren nach Schuurmans Stekhoven u. Adam (1931, syn. *aequedentatus*) zwei einfache, im Endabschnitt aufgeblähte Terminaldukte; bei *M. heterocytous* Chitwood u. Chitwood, 1938, wird ein ventral gelegener Porus dargestellt; bei *M. macrouaios* Mawson, 1958, wird er dorsolateral gezeigt. Die Uvette liegt hier 500 μ präanal.

Für *M. orientalis* (Cobb, 1889; s. Cobb, 1890) existieren keine Angaben über das de Mansche Organ.

10. *Oncholaimus* Dujardin, 1845

Unter diesem Gattungsnamen werden im folgenden sowohl Arten aufgeführt, deren Einordnung bei *Oncholaimus* bisher nicht bestritten

wurde, als auch solche, die als *Oncholaimium* Cobb, 1930, oder *Pseudoncholaimus* Kreis, 1932, angesehen wurden.

Der Grundtyp des de Manschen Organes von *Oncholaimus* zeigt in Bauplan und Lage starke Ähnlichkeiten zu dem der Gattung *Metoncholaimus*: Im postvulvaren, gonadenfreien Körperbereich liegt dorsal über dem Darm das Hauptrohr, welches in Afternähe durch Terminaldukte ausmündet. Die rechts am Hauptrohr sitzende Uvette ist meistens einfach, und von hier zieht der Ductus uterinus bis in den Vulvarbereich.

Einzelne Teile des Organes, besonders in der Uvetten- und Terminalregion, können sehr unterschiedlich ausgebildet sein, Terminaldukte sind mitunter auch nicht aufzufinden. Bei einigen Arten kann überhaupt kein de Mansches Organ nachgewiesen werden.

Oncholaimus brachycercus de Man, 1889 (Abb. 21)

Das Hauptrohr beginnt bei etwa 60—70% der Strecke Vulva-Anus mit dem Osmosium. Dieses ragt häufig in das Darmlumen hinein, ist recht voluminös und deutlich aus Zellen aufgebaut.

Es schließt sich der Ductus entericus an, der vordere Teil des dorsal zwischen Darm und Körperwand gelegenen Hauptrohres. Manchmal enthält er direkt hinter dem Osmosium eine Sekretmasse; meistens jedoch ist der Ductus entericus englumig und wird erst kurz vor der Uvette weiter. In den anschließenden, stärker aufgeweiteten Abschnitten des Hauptrohres ist ein feinkörniges Sekret zu erkennen. Größere granulöse Einschlüsse findet man in der Nähe der Uvette; sie verursachen hier zusammen mit dem Sekret die stärkste Auftreibung des Hauptrohres. Die Strecke Osmosium—Uvette beträgt 2—4 Körperbreiten (ca. 100—200 μ); der anschließende Teil des Hauptrohres mißt meistens weniger (2—3 Körperbreiten).

Die Wand des Hauptrohres ist dünn und zeigt keine zelluläre Struktur. Man kann deshalb das Ende des sackförmigen Rohres nicht genau erkennen, sondern sieht unvermittelt ein Gewirr von Röhren sich anschließen.

Es handelt sich um die Terminaldukte. Es sind lange, englumige Röhren mit verstärkten, membranösen Wänden; mitunter sind sie nicht aufzufinden, bei anderen Tieren jedoch sind sie deutlich und zeigen dann eine schlauchartige Scheide. Diese Scheiden begleiten die Terminaldukte bis an die Kutikula und sind hier etwas erweitert. Die Röhren durchstoßen Scheide und Kutikula und öffnen sich mit winzigen Poren nach außen. Mitunter ragen die Röhrenenden ein wenig über die Körperoberfläche hinaus.

Diese Terminalporen finden sich meistens 2—3 Analbreiten vor dem After dort, wo bei geschlechtsreifen Weibchen fast immer eine deutliche

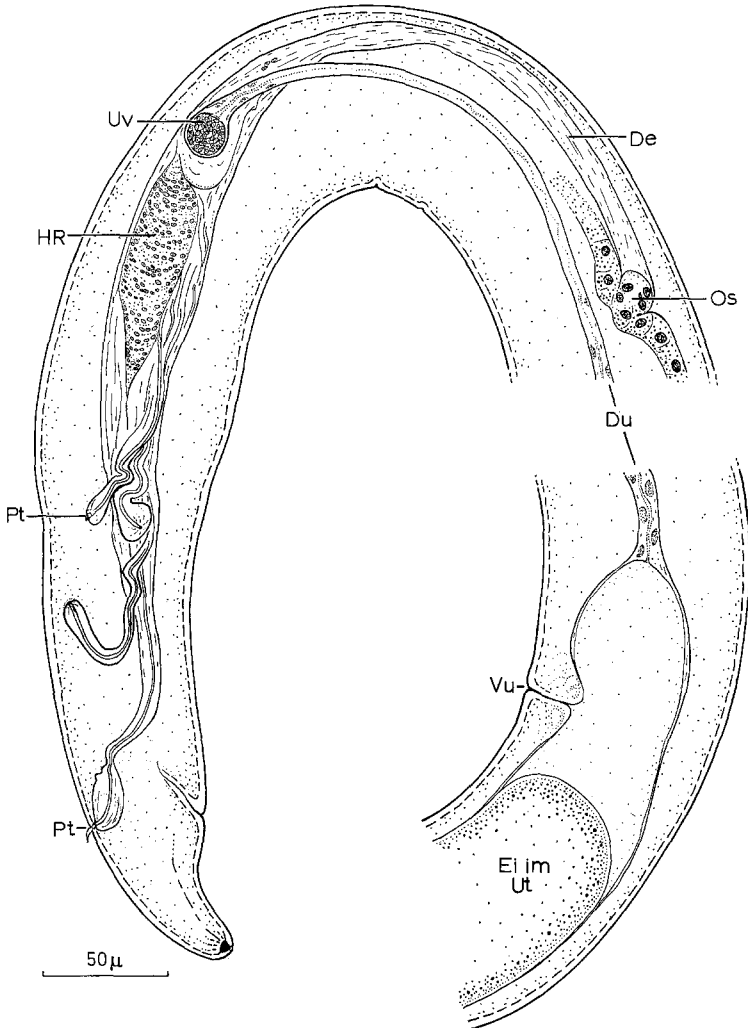


Abb. 21. *Oncholaimus brachycercus* de Man, 1889. Totalbild des de Manschen Organes (halbschematisch)

Körperverschmälerung beginnt. Bei einem Tier von der Bretagne konnte ich einen Porus sogar direkt dorsal über dem After auffinden, während die anderen weiter vorn lagen. Die Zahl der Poren und Terminaldukte schwankt sehr: Man sieht mitunter keine, manchmal einen oder häufiger einige (2—4), mitunter auch zahlreiche (bis zu 8). In der Region der Terminaldukte nahe den Poren findet man zahlreiche hypodermale Drüsenzellen mit körnigem Inhalt. Sie stehen offensichtlich in Beziehung

zu den Terminaldukten und -poren und tragen durch ihre große Zahl dazu bei, daß sich der Körper caudad verschmälert.

Die Uvette ist eine rundliche Kapsel, sitzt an der rechten Seite des Hauptrohres und ist durch einen langen, engen Ductus uterinus mit dem Uterus verbunden. In der Uvette können Wandzellen und ihre Kerne gesehen werden, ebenso im Ductus. Dieser mündet in die hinter der Vulva gelegene Aussackung des Uterus, zieht auf keinen Fall an der Vagina vorbei nach vorn.

Oncholaimus campylocercoides de Coninck u.
Schuurmans Stekhoven, 1933

a) *Portugiesische Form.* Die Terminalporen des de Manschen Organes findet man vor allem im Analbereich, vorwiegend postanal, und zwar in wechselnder Zahl (am häufigsten 3). Im gleichen Bereich sind körnige hypodermale Drüsenzellen ausgebildet.

Die Terminaldukte (Abb. 22) sind wie bei *O. brachycercus* lang und englumig und haben verstärkte, membranöse Wände; man erkennt auch schlauchartige Scheiden, die die Röhren bis an die Kutikula begleiten, sich dort erweitern und von den Röhren durchstoßen erscheinen. Oft ragen letztere über die Körperoberfläche hinaus, löffelförmig nach einer Seite geöffnet. Häufig haften kleine Partikel an den hier in geringer Menge erkennbaren klebrigen Ausscheidungsprodukten.

Mitunter findet man die distalen Enden der Terminaldukte mit den begleitenden Scheiden auch ein ganzes Stück präanal unter der Körperoberfläche. Der Terminaldukt ist in derartigen Fällen stark gewunden, gleichsam zusammengeschoben oder -geschnellt.

Die dünne Wand der Terminaldukte setzt sich fort in die nicht in gleichem Maße verstärkte, aber auch membranöse Wand des Hauptrohres. Die Abzweigung des Ductus uterinus ist deutlich zu sehen; eine eigentliche Uvette als erweiterter basaler Teil des Ductus existiert nicht. Der Ductus uterinus besitzt in seinem proximalen Teil eine membranöse Wand, ist also zellfrei und dadurch weitlumig (6—8 μ); in der Nähe des Osmosiums wird er jedoch englumiger, da isodiametrische, weiter vorn länglich gestreckte Wandzellen auftreten.

In der Mehrzahl aller Fälle wird der proximale, rohrartige Ductus teil von scheidenartig angeordneten Zellen umhüllt (Abb. 23). Die bohnenförmig-länglichen Zellen sind senkrecht auf das Rohr orientiert und dicht aneinander gelagert. Die Zellen befinden sich mit größter Wahrscheinlichkeit — es konnten nur Totalpräparate untersucht werden — im dicht um den Ductus gelagerten Hauptrohr und stellen nicht etwa modifizierte Wandzellen des Ductus dar. Hierfür spricht, daß der von

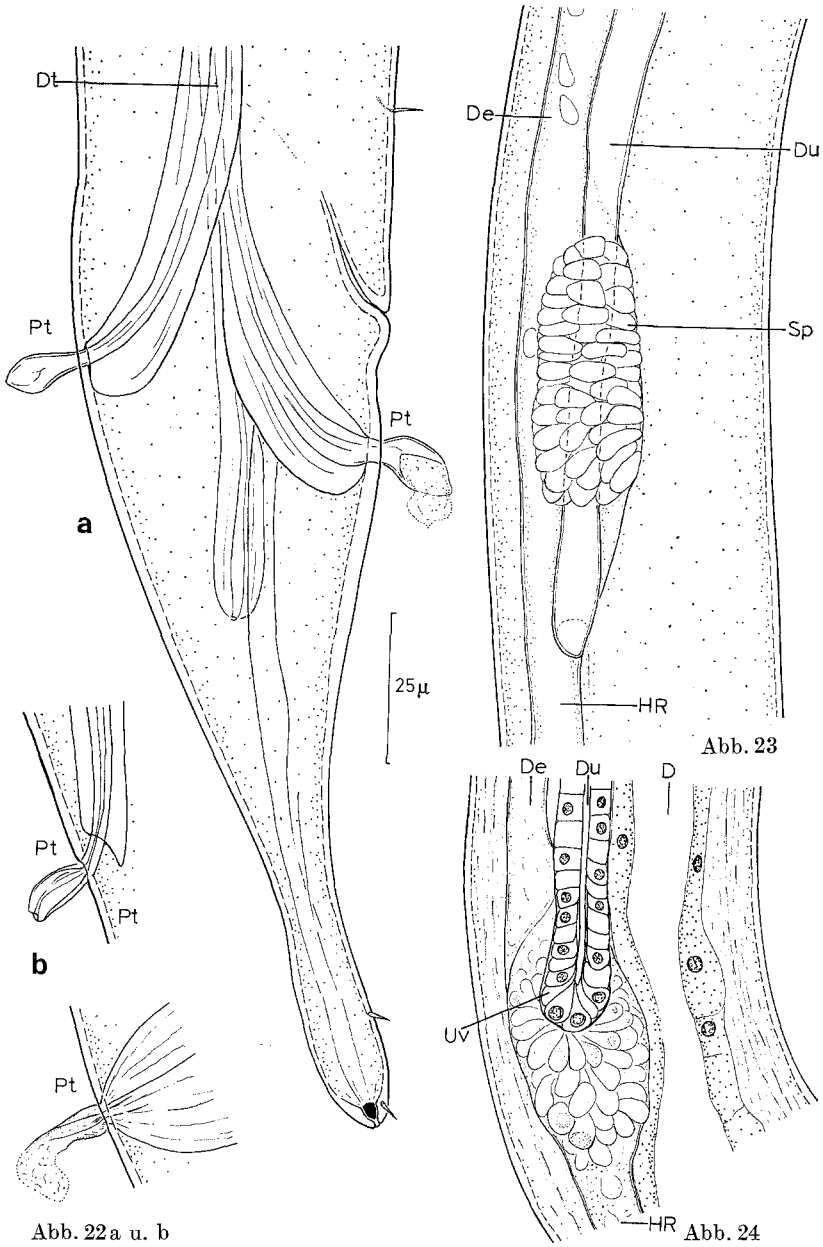


Abb. 22 a u. b

Abb. 23

Abb. 24

Abb. 22—24. *Oncholaimus campylocercoides* de Coninck u. Schuurmans Stekhoven, 1933

Abb. 22 a u. b. Portugiesische Form: a Schwanz eines Weibchens mit 3 Terminaldukten; b andere Terminalporen

Abb. 23. Portugiesische Form: Uvettenregion

Abb. 24. Italienische Form: Uvettenregion

der Scheide eingenommene Raum verschieden groß und die Zahl der beteiligten Zellen sehr unterschiedlich sein können. Nie reicht die Scheide bis über das Vorderende des Hauptrohres hinaus. Es werden sogar zwei hintereinanderliegende Scheiden gefunden oder auch geschlechtsreife Weibchen, denen diese typisch angeordneten Zellmassen fehlen. Im Ductus entericus sieht man vereinzelt ähnliche Zellen.

Der Verlauf des Ductus uterinus wird vorn immer undeutlicher, zumal sein Durchmesser durch Streckung stark schwindet. Die Einmündung in den Uterus kann deshalb nicht aufgefunden werden.

Das Osmosium am Vorderende des Ductus entericus ist nicht so voluminös wie bei *O. brachycercus*. Die Strecken Vulva — Osmosium, Osmosium — Uvette und Uvette — Anus (als Uvette wird hier der Beginn des Ductus uterinus angesehen) verhalten sich wie 4:1:2, wobei die Gesamtstrecke 1300—1400 μ mißt.

Bei einem Weibchen können die Verhältnisse am Gonodukt recht gut gesehen und deshalb beschrieben werden: Man erkennt zwei Eier, die sich — langgestreckt — an Keim- und Wachstumszone des Ovars vorbeischieben, ohne gegen die in der Wachstumszone befindlichen Eier durch eine sichtbare Wand abgegrenzt zu sein. Hier existiert also noch kein Ovidukt (vgl. JÄGERSKIÖLD, 1901). Das ältere dieser Eier, die beide noch keine verdickte Schale wie die im Uterus befindlichen zeigen, liegt kurz vor dem Uterus in dem hier vorhandenen Ovidukt. Das Ei scheint am Weiterrücken gehindert zu werden, und daraus läßt sich schließen, daß zwischen Ovidukt und Uterus ein Sphinkter eingeschaltet ist. Der proximale Uterusabschnitt, ein typischer Präuterus, ist durch seine höheren Wandzellen vom eigentlichen Uterus abgesetzt und enthält im Gegensatz zu diesem prall mit Eiern gefüllten Abschnitt kein Ei. Dieser Präuterus dient als Schalendrüse, und wahrscheinlich findet in ihm auch die Befruchtung der Eier statt: Man sieht nämlich in ihm einige bohnenförmige Zellen, die sich durch ihr homogenes, helles Plasma von den Wandzellen abheben. Sie sind andererseits nicht zu unterscheiden von denen, die scheidenartig um den Beginn des Ductus uterinus gelagert sind. Ich vermute, daß es sich bei diesen Zellen um Spermatozoen handelt.

b) *Italienische Form.* Das de Mansche Organ der Tiere von der Adria weicht in Einzelheiten von dem portugiesischer Tiere ab: Die Terminaldukte führen nie bis in den Analbereich, sondern enden schon 6—10 Analbreiten davor. In dieser Region finden sich wiederum zahlreiche hypodermale Drüsenzellen; die wie bei den portugiesischen Tieren gebauten Terminaldukte münden in engem Kontakt mit diesen Drüsenzellen an der Körperoberfläche aus. Mitunter verschmälert sich der Körper wie bei *O. brachycercus* hinter den Poren.

Das Hauptrohr ist nur 6 Körperbreiten lang, in seinem vorderen Teil eng (= Ductus entericus) und in einem voluminösen Osmosium mit dem Darmepithel verwachsen. Indem das dunkelgranulierte Darmepithel durch das in das Darmlumen hineinragende Osmosium beiseitegedrängt wird, das Osmosiumgewebe jedoch ungefärbt ist, entsteht der Eindruck einer offenen Verbindung mit dem Darmlumen; es handelt sich dabei jedoch um eine Täuschung.

Die Wand des Hauptrohres erscheint wie bei der portugiesischen Form membranartig. Anders gebaut ist jedoch der Ductus uterinus: Er beginnt 4 Körperbreiten hinter dem Osmosium auf der rechten Seite des Hauptrohres mit einer sackförmigen Aufweitung. In dieser Uvette sind die Wandzellen durch etwas verstärkte Eigenwände gekennzeichnet und ähneln in Bau und Anordnung den Kegelzellen bei *Meyersia minor*. Jedoch ist hier keine so deutlich radiäre Struktur ausgebildet, sondern die Zellen unterscheiden sich in ihrer Anordnung nur wenig von den direkt daran anschließenden Wandzellen des Ductus uterinus. Zwischen den Wandzellen bleibt ein englumiger Kanal frei, der mit dem Hauptrohr kommuniziert.

Eine scheidenartige Anordnung von Zellen um den Ductus uterinus herum kann nicht beobachtet werden. Bei 2 Weibchen jedoch finde ich im Hauptrohr an der Öffnung zur Uvette radiär ausgerichtete tropfenförmige Zellen, und zwar in großer Zahl. Diese Zellanhäufung gleicht sehr denen in den Hauptrohrauftreibungen von *Adoncholaimus fuscus*; es liegt nahe, auch diese Zellen als Spermien zu deuten.

Das Streckenverhältnis Vulva—Osmosium:Osmosium—Uvette: Uvette—Anus ist ähnlich wie oben 4:1:2-3; die Gesamtstrecke ist etwas kürzer (1100—1200 μ), was auf die geringere Körperlänge zurückzuführen ist. Weibliche Tiere der portugiesischen Form sind nämlich durchschnittlich 1 mm länger als die der italienischen.

Weitere Arten

Eigene Untersuchungen. *O. cavatus* Gerlach, 1954: Das Weibchen hat ein schwierig aufzufindendes Hauptrohr im Hinterkörper. In der Terminalregion liegen große, hintereinander aufgereichte Zellen (hypodermale Drüsenzellen?). Terminaldukte und ein Ductus uterinus wurden nicht gesehen.

O. domesticus (Chitwood u. Chitwood, 1938): Das einzige zur Verfügung stehende Weibchen zeigt Verhältnisse, die denen bei *O. campylocercoides* ähneln: Lange Terminaldukte wie bei der portugiesischen Form münden einmal präanal und zweimal postanal aus. Das Uvettenbläschen ist gleichartig wie bei den italienischen Tieren. Der Ductus uterinus besitzt Wandzellen und mündet wahrscheinlich dorsal in der Nähe der Vulva in den Uterus ein.

O. flagellatus Gerlach, 1967: Zwei Körperbreiten hinter der Vulva beginnt der Ductus entericus mit einem voluminösen Osmosium. Sein Lumen bleibt auf einer Länge von 4 Körperbreiten eng und weitet sich dann zum eigentlichen Hauptrohr. Hier finden wir ein Sekret; das eine schwache konzentrische Schichtung erkennen läßt (die Schichtung ist wohl teilweise ein Fixierungsergebnis). 2 Körperbreiten weiter caudad erkennt man rechts die Uvette, die eine rundliche Kapsel darstellt und

in ihrem Innern Zellen besitzt. Auch der Ductus uterinus zeigt Wandzellen und zwischen ihnen einen engen, gewundenen Kanal. Direkt hinter der Uvette sind im Lumen des Hauptrohres Granula zu erkennen, die 2—3 μ messen und in einem dicken Ballen das Hauptrohr aufweiten. Auch hier handelt es sich wohl um Sperma.

Der Porus des einzigen erkennbaren Terminaldukts liegt auf der linken Körperseite ca. $\frac{1}{2}$ Körperbreite präanal.

Das abgebildete Hinterende eines weiblichen Tieres zeigt eine Verletzung kurz hinter dem Ballen der Granula; die Körper- und die Hauptrohrwand sind durchbrochen.

O. oxyuris Ditlevsen, 1911: Das de Mansche Organ hat den für die Gattung typischen Bau. Terminaldukte treten in wechselnder Zahl auf und sind oft schwierig zu sehen; sie münden im perianalen Bereich aus. In dieser Region sind auch zahlreiche hypodermale Drüsenzellen zu sehen. Die Uvette ähnelt der von italienischen *O. campylocercoides*. Wo sie am Hauptrohr sitzt, ist dieses mitunter zu einer rundlichen Blase erweitert, welche mit Zellen angefüllt ist, wahrscheinlich Spermien. Der Ductus uterinus zieht in Windungen nach vorn und mündet dorsal von der Vulva in den Uterus ein.

O. spec. I (Skagerrak): Ein de Mansches Organ im gonadenfreien Hinterkörper ist vorhanden; doch nur Uvette und Ductus uterinus sind gut zu erkennen: Die Wandzellen des Ductus besitzen große, flache Kerne; gleichartig ist die Wand der Uvette, des blasenförmig erweiterten Anfangsteiles des Ductus uterinus. Das Hauptrohr sieht man weniger gut. Terminaldukte konnte ich nicht auffinden.

O. spec. II (Westpakistan): Dieses einzelne Weibchen mit unpaarer Gonade wird hier nur wegen des besonderen Baues des im Hinterkörper gelegenen Hauptrohres erwähnt: Die Terminalregion (Hauptrohr und Anfangsteil der beiden kurzen Terminaldukte) zeigt deutlich zelluläre Wände. Die blasenartigen Wandzellen erinnern sehr an die Verhältnisse bei *Adoncholaimus fuscus*.

O. skawensis Ditlevsen, 1921: Bei mehreren untersuchten Weibchen kann mit Sicherheit festgestellt werden, daß ein de Mansches Organ nicht entwickelt ist.

Aus der folgenden Tabelle 3 geht hervor, bei welchen Arten bisher das de Mansche Organ mit Sicherheit erwähnt oder beschrieben wurde und welche Angaben über Zahl und Lage der Terminalporen vorliegen.

Im folgenden werden nur Besonderheiten und Abweichungen von der am Anfang des Kapitels gegebenen allgemeinen Beschreibung des Organes angeführt:

Von mehreren Autoren wird festgestellt, daß sich der Körper hinter den Terminalporen mitunter auffallend verschmälert: So bei *O. campylocercoides* aus dem Schwarzen Meer, wo die Poren präanal liegen (Gerlach, 1951), *O. paredron*

Tabelle 3. Angaben aus der Literatur, ergänzt durch die eigenen Ergebnisse

Species	Terminalporen		Autor
	Zahl	Lage	
<i>O. appendiculatus</i> (Cobb, 1930)	(sollen fehlen)		Cobb (1930)
<i>O. apostematus</i> Wieser, 1959	viele	prä	Wieser (1959)
<i>O. brachycercus</i> de Man, 1889	viele	prä bis ad	Gerlach (1965), Rachor
<i>O. brevicaudatus</i> Filipjev, 1918	2	prä	Filipjev (1918/21)
<i>O. brevispiculum</i> (Mawson, 1957)	2	prä	Mawson (1957)
<i>O. campylocercoides</i> de Con. u. Schuurm. St., 1933	viele	prä bis post	Filipjev (1918), Gerlach (1951), Rachor
<i>O. cavatus</i> Gerlach, 1954	(nicht gesehen)		Rachor
<i>O. ceterus</i> Filipjev, 1946	1 ?	prä	Filipjev (1946)
<i>O. cobbi</i> (Kreis, 1932)	(sollen fehlen)		Kreis (1932, 1934)
<i>O. conicauda</i> Filipjev, 1929	1 ?	prä	Filipjev (1929)
<i>O. domesticus</i> (Chitwood u. Chitwood, 1938)	viele	prä bis post	Chitwood u. Chit- wood (1938), Wieser u. Hopper (1967), Rachor
<i>O. elegans</i> Kreis, 1932	(nicht erwähnt)		Kreis (1932, 1934)
<i>O. flagellatus</i> Gerlach, 1967	1	prä	Rachor
<i>O. gladius</i> Gerlach, 1954	(nicht erwähnt)		Gerlach (1954)
<i>O. longicaudatus</i> (Kreis, 1932)	(nicht gesehen)		Kreis (1932, 1934)
<i>O. longispiculosus</i> Gerlach, 1955	(nicht erwähnt)		Gerlach (1955)
<i>O. longus</i> (Wieser, 1953)	1 ?	prä	Wieser (1953)
<i>O. marinus</i> Schulz, 1932	a) 0 ? b) 3	— post	a) Schulz (1932), Kreis (1934) b) Timm (1954)
<i>O. martini</i> Wieser, 1959	1 ?	prä	Wieser (1959)
<i>O. nigrocephalatus</i> Cobb, 1930	2	ad	Cobb (1930)
<i>O. oxyuris</i> Ditlevsen, 1911	viele	prä bis post	Ditlevsen (1911), Timm (1952), Rachor
<i>O. paredron</i> Mawson, 1958	2 oder mehr	prä	Mawson (1958 b)
<i>O. rapax</i> Kreis, 1932	(nicht erwähnt)		Kreis (1932, 1934)
<i>O. septentrionalis</i> Filipjev, 1927	1	prä	Filipjev (1927)
<i>O. serpens</i> Cobb, 1930	(nicht erwähnt)		Cobb (1930)
<i>O. sheri</i> Chitwood, 1960	2	prä	Chitwood (1960)
<i>O. thysanouraios</i> (Mawson, 1958)	2	prä	Mawson (1958 b)
<i>O. ushakovi</i> Filipjev, 1927	2	prä	Filipjev (1927)
<i>O. sp.</i> (Andrassy, 1964)	viele	prä bis post	Andrassy (1964)
<i>O. spec. I</i>	(nicht gesehen)		Rachor
<i>O. spec. II</i>	2	prä	Rachor

Erläuterung: prä, post, ad = prä-, post-, adanal.

(s. Mawson, 1958 b), *O. sheri* (s. Chitwood, 1960) und *O. thysanouraios* (s. Mawson, 1958 b); bei *O. brevispiculum* beschreibt Mawson (1957) eine Körpereinschnürung in dieser Region.

Bei *O. appendiculatus*, *O. cobbi*, *O. longicaudatus*, *O. nigrocephalatus* und *O. serpens* werden in der Terminalregion des Organes „moniliforme (Drüsen-) Zellen“ beschrieben. Diese Zellen sind mehr oder weniger deutlich in Reihen angeordnet und erstrecken sich bei den beiden erstgenannten Arten bis vor die Uvette. Die bei *O. martini* erwähnten „moniliformen Zellen“ sind nicht in Reihen angeordnet.

Die Uvette wird meistens als sack- oder birnförmige Erweiterung des Ductus uterinus beschrieben mit einfachen Wandzellen wie dieser. Bei *O. serpens* beschreibt Cobb (1930) radiär angeordnete Uvettenzellen, während er bei *O. nigrocephalatus* eine aus drei Elementen zusammengesetzte, bei *O. appendiculatus* eine einfach ampullenförmige Uvette anführt. Auch bei *O. cobbi* besteht die Uvette nach Kreis (1934) nur „aus einem Komplex von 3 Zellen“ (S. 238), bei *O. longicaudatus* wiederum sei sie „rudimentär“, ohne Dreizellenbau. Bei dieser Art kann Kreis auch kein Hauptrohr sehen.

Die beiden Arten *O. rapax* und *O. marinus* sollen nach Kreis' Angaben lediglich einen hinten erweiterten, blinden Schlauch besitzen, der vorn mit der Vagina in Verbindung steht. Ähnlich läßt sich die Beschreibung bei *O. elegans* auslegen („Röhrenorgan sackartig, nicht gut ausgebildet“, S. 203).

Kein de Mansches Organ besitzen nach Kreis (1934) die deshalb von ihm in ein besonderes Genus gestellten Arten *O. saveljevi* (Filipjev, 1927) und *O. electus* nom. et comb. nov. pro *Pseudoncholaimus elegans* Kreis, 1932¹.

Für 56 Arten der Gattung *Oncholaimus* sind aus der Literatur keine Angaben über das de Mansche Organ zu gewinnen. Es ist wahrscheinlich, daß unter diesen Arten einigen das Organ gleichfalls fehlt.

Diskussion

Wie schon bei den drei zuletzt beschriebenen Genera (*Metoncholaimus*, *Wiesoncholaimus*, *Metaparoncholaimus*) liegt das de Mansche Organ auch bei *Oncholaimus* im gonadenfreien Hinterkörper und zeigt nicht die bei anderen Genera dargestellte paarige Symmetrie.

Der allgemeine Bauplan stimmt gleichfalls mit dem der drei genannten Genera überein. Ich weise oben schon darauf hin, daß einzelne Teile des de Manschen Organes bei *Oncholaimus* sehr unterschiedlich ausgebildet sein können und daß das Organ auch fehlen kann.

Für diese Feststellung werden im Folgenden die Belege zusammengefaßt:

Hinsichtlich Zahl und Lage der Terminaldukte und -poren existieren inter- wie intraspezifische Unterschiede größten Ausmaßes (s. Tabelle 3). Paarige, präanal gelegene Poren scheinen allerdings vorzuherrschen, zumal, wenn man annimmt, daß die in der Tabelle mit einem Fragezeichen versehenen Zahlenwerte wahrscheinlich oft auf paarige Poren hindeuten. Es fällt weiterhin auf, daß bei steigender Zahl der Terminalporen (Tabelle: „viele“) häufig eine Verlagerung in den Schwanzbereich zu verfolgen ist (Tabelle: „prä- bis postanal“).

¹ Ausführliche Begründung bei Rachor (1970).

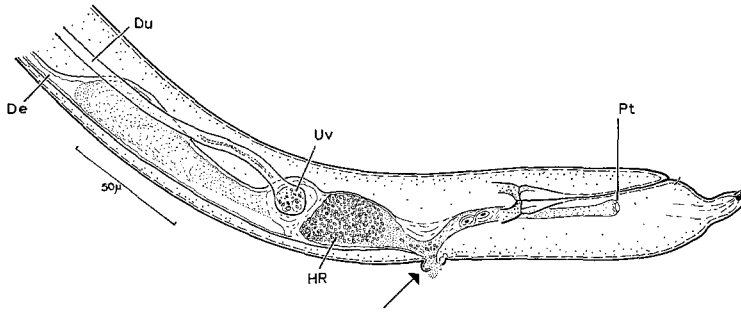


Abb. 25. *Oncholaimus flagellatus* Gerlach, 1967. Hinterende eines weiblichen Tieres mit de Manschem Organ. Der Pfeil weist auf eine Wunde

In diesen durch Steigerung der Porenzahl gekennzeichneten Fällen scheinen die Terminaldukte immer vom gleichen Bautyp zu sein, nämlich sehr lange, dünne, etwas sklerotisierte Röhrrchen mit schlauchförmigen Scheiden.

Auch die Wand des Hauptrohres kann unterschiedlich sein: bei der Mehrzahl der Arten membranartig ohne erkennbare Zellen, bei einem Tier aus Pakistan aus aufgeblähten Zellen. Bei diesem Tier sind auch die proximalen Teile der beiden kurzen Terminaldukte ähnlich beschaffen; ich nehme an, daß der oben beschriebene Röhrentyp den Arten mit nur einem oder zwei Terminaldukten weitgehend fehlt (s. auch *O. flagellatus*, Abb. 25).

Die deutlich in Reihen angeordneten „moniliformen“ Zellen bei *O. appendiculatus* und *O. cobbi* können nach meiner Meinung wie bei dem Tier aus Pakistan große Wandzellen des Hauptrohres sein, zumal sie am Hauptrohr bis vor die Uvettenregion verfolgt werden können.

Die übrigen als „moniliform“ bezeichneten Zellen stellen wohl eher hypodermale Drüsenzellen dar, die nach meinen Untersuchungen typischerweise in der Terminalregion des de Manschen Organes auftreten. Man findet sie immer in großer Zahl; sie sind voluminös und prall mit feingranuliertem Sekret gefüllt, und sie tragen dazu bei, daß häufig hinter den Terminalporen eine deutliche Körperverschmälerung einsetzt.

Das unterschiedlich große Osmosium am Vorderende des Hauptrohres zeigt in keinem der von mir untersuchten Fälle eine offene Verbindung zum Darm. Die gegenteilige Behauptung von Filipjev (1918/21) ist auf die als falsch erwiesenen Untersuchungsergebnisse zur Strassens (1894) bei *Metoncholaimus* zurückzuführen.

Der Anfangsteil des Ductus uterinus kann zu einer einfachen Uvette aufgeweitet sein und unspezialisierte Wandzellen besitzen; es können die

Wandzellen aber auch durch verstärkte Wände, kegelförmige Gestalt und mehr oder weniger deutliche radiäre Anordnung gegenüber den Zellen des Ductus uterinus abgewandelt erscheinen (*O. serpens* und *O. oxyuris* sowie *O. campylocercoides*, italienische Form). Auch hier existieren also starke interspezifische Unterschiede, ja, es sind sogar Uvetten mit nur wenigen Zellelementen (bei *O. cobbi* und *O. nigrocephalatus*) oder auch völlig reduzierten Zellzahlen beschrieben worden (*O. appendiculatus* und *O. longicaudatus*). Zu den letzten beiden Arten mit fehlenden Uvettenzellen gehört noch die portugiesische Form von *O. campylocercoides*; bei dieser Art wird ebenso hinsichtlich der Lage der Terminalporen die intraspezifische Variabilität sehr deutlich — allerdings an zwei unterschiedlichen Populationen.

Es ist anzunehmen, daß die Angabe von Kreis (1934), *Oncholaimus* unterscheide sich gegenüber *Oncholaimium* durch ein einfacheres de Mansches Organ, das „einen hinten blind endigenden Schlauch darstellt, welcher vorne in die Vagina einmündet“ (S. 68), darauf beruht, daß er bei den von ihm untersuchten Arten lediglich Ductus uterinus und Uvette, nicht aber das Hauptrohr gesehen hat. Das Hauptrohr ist auch in den von mir untersuchten Fällen häufig nur mit Mühe auszumachen, ebenso wie mitunter die Terminaldukte und -poren undeutlich sind oder ganz zu fehlen scheinen. Wahrscheinlich können Hauptrohr und Terminaldukte ganz verschwinden; und es darf angenommen werden, daß solche Verhältnisse auftreten bei manchen der 56 Arten, bei denen keine Beschreibung des de Manschen Organes vorliegt. Im Extremfall fehlt das de Mansche Organ völlig.

Für solche, lediglich durch dieses Merkmal von den übrigen Arten abgehobenen Formen ein eigenes Genus aufzustellen (*Pseudoncholaimus* Kreis, 1932), scheint mir wegen der nachgewiesenen überleitenden Reduktionsformen und wegen des Fehlens jeglicher zusätzlicher Diskontinuität zwischen den Arten nicht angebracht; anders ausgedrückt: Es gibt kein weiteres Unterscheidungsmerkmal für solche Arten, das mit der Abwesenheit des de Manschen Organes korreliert ist und die Monophylie der Gruppe sichert.

Ähnlich sind die Verhältnisse, wenn man eine Gattung *Oncholaimium* Cobb, 1930, von *Oncholaimus* abgrenzen will: Für alle bisher zur Charakterisierung herangezogenen Merkmale gibt es gleitende Übergänge von der vollen Ausbildung bis zum Verschwinden, und es fehlt jegliche Korrelation.

Oncholaimium und *Pseudoncholaimus* werden auf Grund der hier nicht weiter ausgeführten Verhältnisse von mir mit *Oncholaimus* synonymisiert (vgl. Rachor, 1970).

11. Andere Genera

Prooncholaimus Micoletzky, 1924

Die Gattung schließt sich eng an *Oncholaimus* an, unterscheidet sich aber davon durch die Trabekelstruktur (chordoides Hypodermisgewebe), lange Spicula und das Fehlen des de Manschen Organes (Micoletzky, 1924). Das Fehlen des Organes kann ich anhand eines gut eingebetteten Einzeltieres bestätigen (*P. spec.*).

Pontonema Leidy, 1855

Bei *Pontonema vulgare* (Bastian, 1865) kann ich ein de Mansches Organ nicht entdecken, was in Übereinstimmung mit den Literaturangaben über die Gattung steht. Das Vorkommen eines „gonenterischen Kanals“ (Stewart, 1906) zwischen Ovijektor- und Darmlumen kann ich bestätigen.

Anoplostoma Bütschli, 1874

Sowohl *Anoplostoma exceptum* Schulz, 1934, als auch *A. viviparum* (Bastian, 1865) haben nach meinen Untersuchungen kein de Mansches Organ. Ein solches wird für die Gattung in der Literatur auch nicht erwähnt. Beide Arten besitzen am Beginn des Uterus taschenförmige Receptacula seminis (Abb. 26, 27).

D. Diskussion

1. Vergleich der anatomischen Befunde

Die durchgeführten Untersuchungen lassen erkennen, daß der Vielfalt der Ausbildungen des de Manschen Organes ein einheitliches Grundprinzip zugrunde liegt, welches durch folgende Strukturteile gekennzeichnet werden kann:

1. das Osmosium, die innige Verwachsung und Durchdringung von Ductus entericus und Darmepithel,
2. die offene Verbindung des Ductus uterinus mit dem Gonodukt,
3. den mehr oder weniger kompliziert gebauten vermittelnden Teil, dessen wesentliche Struktur das Hauptrohr darstellt; dieses kommuniziert in der Mehrzahl der Fälle mit der Außenwelt.

Einen sehr einfachen Typ stellt das Organ bei *Viscosia* und einigen *Oncholaimellus*-Arten dar: Aussackungen an den Umschlagspunkten der Gonaden mit typischen Osmosien als einzigen speziellen Differenzierungen. Alle anderen Genera zeigen ein stärker gegen die Gonade abgegliedertes Hauptrohr, das über den Ductus uterinus mit der Gonade verbunden bleibt. Bei Ausbildung symmetrisch entwickelter Gonaden verläuft das Hauptrohr parallel zu diesen im dorsalen Bereich, bei

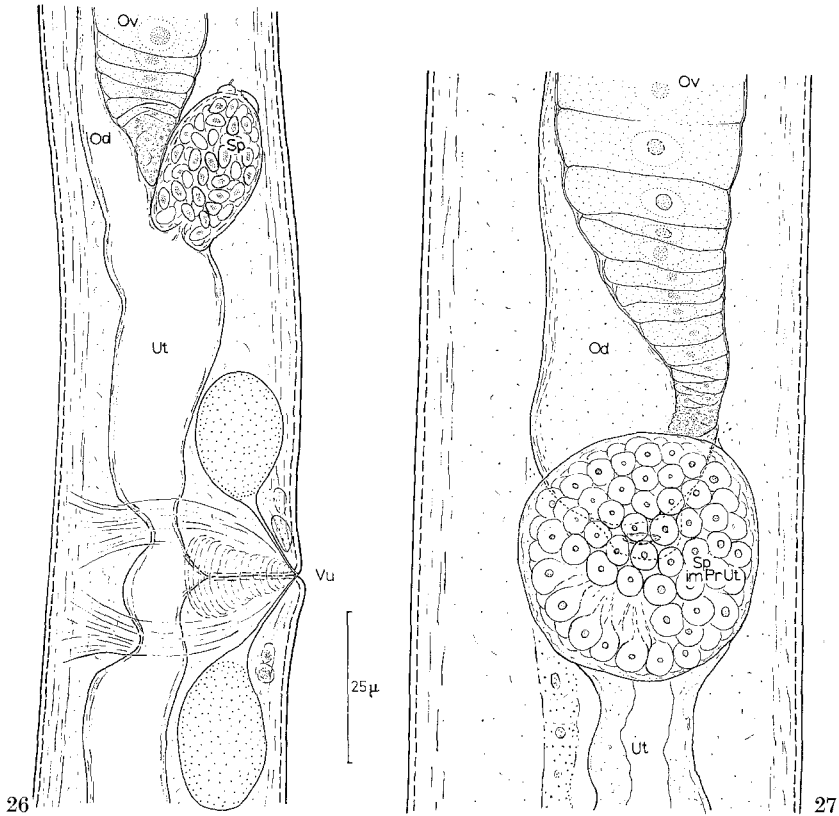


Abb. 26. *Anoplostoma exceptum* Schulz, 1934. Weibliche Geschlechtswege mit großer Aussackung des Uterus als Receptaculum seminis

Abb. 27. *Anoplostoma viviparum* (Bastian, 1865). Weibliche Geschlechtswege mit großer Aussackung des Uterus als Receptaculum seminis

nur einseitig entwickelter Gonade findet sich das Hauptrohr im gonadenfreien postvulvaren Körperbereich (Zusammenstellung der Grundtypen: Abb. 28).

a) Osmosium

Einheitlichkeit kennzeichnet im Gegensatz zu den übrigen Teilen des de Manschen Organes den Bau und die Lage der Darmverbindung: Bei allen Genera verbindet sich der distale Teil des Organes in einem kopfförmigen Gebilde eng mit dem Darmepithel. *Viscosia*, *Oncholaimellus* und *Meyersia*, vielleicht auch *Kreisoncholaimus*, besitzen paarige Osmosien; bei allen anderen hinreichend untersuchten Genera fehlt das hintere Osmosium.

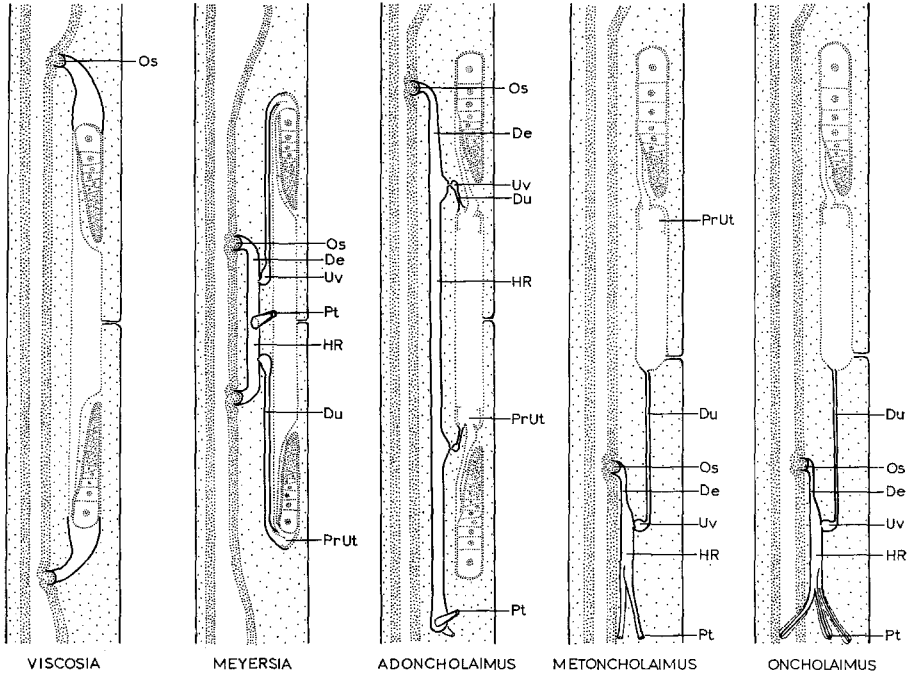


Abb. 28. Grundtypen des de Manschen Organes (schematisch)

Während zur Strassen (1894) die Zellen des Osmosiums als vom Darmepithel abgeleitet betrachtet und eine offene Kommunikation zwischen Darmlumen und de Manschem Organ annimmt, wird diese Deutung von Cobb (1930), Chitwood (1931) und Kreis (1934) abgelehnt. Cobb weist nach, daß keine offene Verbindung existiert, und Chitwood stellt fest, das Material des Osmosiums gehöre zum de Manschen Organ: das Osmosium sei also das in die Darmwand eingesenkte, kompakte Vorderende des Hauptrohres. Dieser von Kreis übernommenen Deutung ist bislang nicht widersprochen worden.

Die vorliegenden Untersuchungen sichern jedoch die Annahme, daß die innere Zellmasse des Osmosiums durch Einstülpung des Darmepithels in das distale Ende des de Manschen Organes, bei Ausbildung eines Hauptrohres in den Ductus entericus, gebildet wird. Das folgende Ableitungsschema soll meine Ansicht verdeutlichen (Abb. 29):

Durch diese Ableitung lassen sich einige Unklarheiten in den bisherigen Ansichten über den Bau des Osmosiums beseitigen:

a) Da der Gewebekopf aus Darmepithelzellen gebildet wird, erklärt sich die periphere Anordnung seiner Kerne aus der der Zellbasis zugewandten Lage der Kerne im Darmepithel.

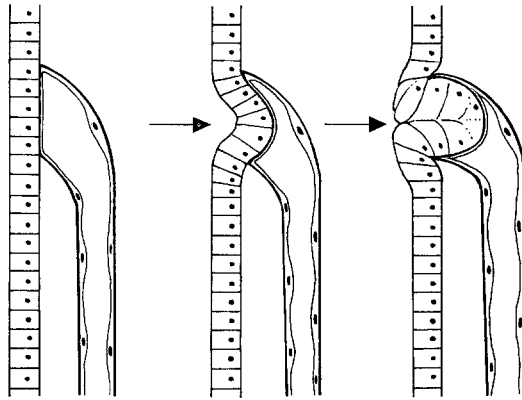


Abb. 29. Ableitungsschema für die Bildung des Osmosiums

b) Daß sich ein solcher Gewebekomplex mit Zellkernen aus der Darmwand bildet, ist viel wahrscheinlicher als eine entsprechende Bildung eines Gewebekomplexes mit Zellkernen durch die in vielen Fällen membranöse, kernfreie Wand des Hauptrohres (s. *Metoncholaimus*, *Oncholaimus* und *Adoncholaimus thalassophygas*).

c) Die von verschiedenen Autoren angenommene Kommunikation zwischen Darmlumen und Ductus entericus beruht auf einer Täuschung: Auf der Darmseite des Osmosiums kann nämlich ein durch das Vorstülpen der Wandzellen bedingter Einsenkungshohlraum erhalten bleiben (s. *Metoncholaimus scissus*). Als dessen Fortsetzung erscheint fälschlich das weitgehend kernfreie, homogene Gewebe im Zentrum des Osmosiums. Im Totalpräparat wird so häufig ein durchgehender Kanal vorgetäuscht. Dieser Eindruck wird noch dadurch verstärkt, daß die eigentlichen Darmwandzellen, die das Osmosium umgeben, durch Inhaltsstoffe (Granula, dunkle Tröpfchen) bedeutend stärker gefärbt erscheinen als die mehr homogenen Zellen des Osmosiums.

Natürlich kann auf Grund der vorliegenden Befunde nicht mit absoluter Sicherheit ausgeschlossen werden, daß zeitweise eine Kommunikation zwischen Darm und de Manschem Organ hergestellt wird. Allerdings liegen dafür keinerlei Hinweise oder gar Beweise vor. Gegen eine offene Kommunikation spricht die von Cobb (1930) erwähnte Tatsache, daß die im Darm anzutreffenden Partikeln niemals im Lumen des Ductus entericus gesehen werden, daß vielmehr oft direkt hinter dem Osmosium ein homogenes Sekret im Ductus erscheint. Aus der Verteilung des Sekrets im de Manschen Organ läßt sich folgern, daß es vom Osmosium abgegeben wird. Die zahlreichen großen Kerne und die Färbbarkeit der zugehörigen Plasmabezirke (Zellgrenzen sind meistens nicht festzustellen) weisen auf eine gesteigerte Stoffwechselaktivität des

Osmosiumgewebes hin, ebenso die Vergrößerung der sekretierenden Oberfläche durch das Vorstülpen des Darmepithels und das Fehlen von Verdauungsgranula und -tröpfchen in diesem Gewebe.

Ob das in den Ductus vorgestülpte Darmepithel durch eine dünne Haut, die als Teil des Ductusepithels anzusehen wäre, gegen das Ductuslumen abgegrenzt wird, kann auf Grund der mir vorliegenden Quer- und Längsschnitte nicht entschieden werden, ist aber wahrscheinlich: Bei einem Weibchen von *Meyersia minor* beschreibe ich ein Osmosium, dessen Gewebemasse offensichtlich durch die starke Füllung des Ductus entericus mit Sperma gegen das Darmlumen zurückgedrängt ist. Man hat den Eindruck, daß ein weiteres Vordringen des Spermas gegen den Darm durch die vermutete dünne Haut verhindert wird.

Gerade dieser Fall der Überfüllung des de Manschen Organes mit Sperma weist darauf hin, daß eine Kommunikation mit dem Darmlumen — oben als denkbar und nicht unmöglich, aber unwahrscheinlich dargestellt — auch in Extremfällen nicht hergestellt wird.

Der bei *M. minor* beobachtete Fall ist übrigens der einzige, in dem größere Mengen Sperma direkt am Osmosium im Ductus entericus gesehen wurden; die Kürze des Hauptrohres bei dieser Art mag der Grund dafür sein. In allen anderen Fällen konzentrieren sich die Spermatozoen im Bereich der Uvette im Hauptrohr.

b) Hauptrohr

Vom Osmosium ausgehend, verbindet das Hauptrohr als meist langgestreckte Röhre alle übrigen Teile des de Manschen Organes. Der zwischen Osmosium und Abzweigung des Ductus uterinus (Uvette) gelegene Abschnitt wird als Ductus entericus bezeichnet. Er läßt sich aber histologisch nicht gegen das restliche Hauptrohr abgrenzen; das Lumen ist allerdings meistens bedeutend enger und wird erst in der Nähe der Uvette weiter.

Diese Aufweitung des Hauptrohres in der Nähe der Uvette ist primär nicht durch strukturelle Eigenarten der Wand bedingt, sondern immer durch eine starke Konzentration von Sekretmassen und Zellen im Lumen. Das zeigt sich besonders deutlich bei den Genera mit paarig entwickelten Verbindungen zur Gonade (*Meyersia*, *Adoncholaimus*). Auch *Viscosia* und *Oncholaimellus* lassen sich in dieses Bild einfügen: Hier ist der basale Teil der Gonadenaussackung durch Sekret und Zellen erweitert.

Der übrige, immer dorsal zwischen Darm und Körperwand gelegene Teil des Hauptrohres verbindet bei den Genera mit symmetrischen Gonaden die paarigen Abzweigungen des Ductus uterinus und führt zu den ausleitenden Terminaldukten. *Kreisoncholaimus* besitzt einen in die Vulva ausmündenden Gang, *Meyersia* einen neben der Vulva gelegenen

Terminaldukt. Da bei allen Arten von *Adoncholaimus* die Terminalporen des Organes präanal liegen und das hintere Osmosium fehlt, erscheint das de Mansche Organ sehr langgestreckt wegen seines verlängerten Hauptrohres, und es ist nicht symmetrisch zu den beiden Gonadenästen wie bei *Viscosia*, *Oncholaimellus*, *Kreisoncholaimus* und *Meyersia*. *Metoncholaimoides* besitzt vielleicht ein ähnliches Hauptrohr wie *Adoncholaimus*, allerdings mit einer weit nach hinten verschobenen Uvette. Bei den Genera mit fehlendem hinteren Gonadenast entwickelt sich das Hauptrohr lediglich im Hinterkörper.

Die Wand des Hauptrohres ist unterschiedlich gebaut: Während bei einem juvenilen Weibchen von *Meyersia minor* noch deutliche Zellgrenzen gesehen werden, erscheint die Wand bei geschlechtsreifen Tieren synzytial. Die großen Arten von *Adoncholaimus*, *Ad. fuscus* und *Ad. panicus*, besitzen deutliche Wandzellen; bei den kleineren *Ad. lepidus* und *Ad. thalassophygus* hingegen ist die Wand membranartig, und Zellen oder Kerne werden nicht gefunden. Auch bei *Metoncholaimus* ist wohl meistens die Wand membranartig dünn und kernfrei wie bei *Met. scissus* und den von zur Strassen (1894) untersuchten Tieren; bei *Met. simplex* jedoch wird eine zelluläre Hauptrohrwand dargestellt. *Oncholaimus* besitzt gleichfalls bei der Mehrzahl der Arten ein Hauptrohr mit membranartiger Wand, es scheint aber auch Arten mit Wandzellen zu geben (*O. spec II*, eventuell *O. appendiculatus* und *O. cobbi*).

Das Hauptrohr wird von einer mehr oder weniger deutlichen Scheide umhüllt. Diese ist oft undeutlich gegen den Hautmuskelschlauch abgegrenzt und bleibt durch zahlreiche plasmatische Brücken mit Muskulatur und Hypodermis verbunden. Ihre Herkunft von diesen Geweben ist dadurch wahrscheinlich. Das wird auch an der Muskulatur sichtbar, die häufig beobachtet wurde und die als Ringlage die Scheide begleiten kann (*Meyersia* und wohl auch *Metoncholaimus*). Auch der Zusammenhang der Grenzmembran zwischen Scheide und Wandzellen mit den inneren Lagen der Kutikula am Terminalporus bei *Ad. fuscus* sowie die mitunter starke Kutikularisierung der Terminaldukte weisen auf eine Abkunft der Hauptrohrscheide von Elementen der Körperwand hin. Zudem fehlt die Scheide dem zur Gonade vermittelnden Ductus uterinus und ist in der Terminalregion am deutlichsten ausgebildet.

c) Terminalregion

Die große Mannigfaltigkeit in Lage, Zahl und Bau der Terminaldukte ist nicht leicht in ein einheitliches Schema zu bringen. Folgende Aufstellung gibt eine Übersicht über die Verhältnisse:

a) Genera ohne Hauptrohr und ohne Terminaldukt und -porus:

Viscosia, *Oncholaimellus*.

b) Genera mit Ausmündung des Hauptrohres im Vulvarbereich:

Kreisoncholaimus ohne Terminaldukt, aber mit einer zentralen Ausmündung in die Vulva.

Meyersia, mit einem kurzen, zentralen Terminaldukt.

c) Genera mit Ausmündung in Afternähe:

Genus (Species)	Terminaldukte	Lage der Poren
<i>Adoncholaimus</i>	2, kurz	präanal
<i>Ad. panicus</i>	paarige Äste mit je 7—10 Röhren	präanal
<i>Metoncholaimoides</i>	wohl 2, verlängert	adanal
<i>Metoncholaimus</i>	meistens 2, verlängert	präanal
<i>Wiesoncholaimus</i>	2	präanal
<i>Metaparoncholaimus</i>	1 oder 2	präanal
<i>Oncholaimus</i>	manchmal 1, meistens 2, häufig viele; kurz bis sehr lang; mitunter fehlend	prä- bis postanal

Obwohl der Bau der Terminaldukte sehr unterschiedlich und verwickelt ist, kann man doch allgemein eine unterschiedlich starke Sklerotisierung der Röhren und einen Zusammenhang mit der Kutikula der Körperoberfläche feststellen. Die Terminaldukte lassen sich deshalb im einfachsten Fall als vom Hauptrohr induzierte Invaginationen der Körperwand verstehen. Durch stärkere Sklerotisierung der Terminaldukte wird eine gleichartige Färbbarkeit hervorgerufen wie bei den verstärkten Elementen der Mundhöhle (z. B. bei *Adoncholaimus fuscus* mit Azocarmin).

In der Terminalregion treten in der Regel hypodermale Drüsenzellen in großer Zahl auf. Öffnungen dieser Zellen wurden nicht gesehen, doch weisen Lage und Anordnung auf eine enge Beziehung zu den Terminalröhren und -poren hin, besonders deutlich bei *Ad. fuscus*. Der Inhalt der Zellen ist feinkörnig und mit Hämalaun färbbar.

Es ist sicher, daß die von verschiedenen Autoren als „moniliforme Drüsen“ bezeichneten Zellen nicht immer homolog miteinander sind und nur teilweise mit den hypodermalen Drüsenzellen verglichen werden dürfen: So sind von mir bei *Meyersia minor* im Hauptrohr gefundene Zellen als Spermatozoen identifiziert worden; mit ihnen müssen sicherlich die unregelmäßig zusammengeballten „moniliform-gland“-Zellen Hoppers bei *M. major* gleichgesetzt werden, wie auch jene von Kreis als „Ei“ gedeuteten bei *M. meridionalis*.

Auch die scheidenförmige Zellanballung am Beginn des Ductus uterinus von *Oncholaimus campylocercoides* (portugiesische Form) zeigt

hintereinandergereihte Zellen und ist somit „moniliform“, besteht jedoch wahrscheinlich gleichfalls aus Spermatozoen.

Bei *O. appendiculatus* und *O. cobbi* sind weit am Hauptrohr nach vorn reichende hintereinandergereihte Zellen als „moniliforme Drüsen“ beschrieben worden. Sie stellen nach meiner Meinung vielleicht Wandzellen dar, groß und aufgetrieben wie die bei *O. spec. II*.

Die für *Metoncholaimus* typischen moniliformen Zellschläuche tragen ihren deskriptiven Namen zu Recht. Sie stellen ein chordoides Gewebe dar (Ax, 1957, 1966) und dürften, wie von Strassen (1894) vermutet, eine Stützfunktion ausüben. Ob sie mit den hypodermalen Drüsenzellen homologisierbar sind, kann ich nicht entscheiden. Es lassen sich jedoch einige Befunde in diesem Sinne interpretieren: Bei allen hinreichend beschriebenen *Metoncholaimus*-Arten können neben den moniliformen Zellschläuchen keine typischen Drüsenzellen mehr festgestellt werden. Eine faserig-muskulöse Scheide umhüllt die Zellschläuche, so daß der Eindruck entsteht, als habe der Hautmuskelschlauch bei seiner Invagination zur Bildung der Terminaldukte die Drüsenzellen „mitgenommen“. Mitunter sind die hypodermalen Drüsenzellen auch regelmäßig angeordnet, fast in Reihen; und fast immer erkennt man sowohl bei *Metoncholaimus* als auch bei *Oncholaimus* hinter den Terminalporen eine plötzlich einsetzende Körperverschmälerung, die im wesentlichen darauf zurückgeführt werden kann, daß sowohl Stützschläuche als auch Drüsenzellen den Körper davor erweitern.

Für die zur Strassensche Stützschlauch-Theorie sprechen auch die Verhältnisse, wie sie von mir für manche *Oncholaimus*-Arten beschrieben werden: Die Terminalröhrchen besitzen in dem sie umhüllenden Schlauch keine Stützelemente — und so erscheinen sie mitunter zusammengeknäuel, gleichsam zusammengeschnellt, wenn kein Zusammenhalt mit der Kutikula besteht.

d) Ductus uterinus und Uvette

Als Uvette bezeichnet man den in verschiedener Weise differenzierten Anfangsteil des Ductus uterinus, der mit dem Hauptrohr kommuniziert. Die Wand des Ductus uterinus ist in der Regel zellulär und einschichtig. Zwischen den Zellen bleibt das Lumen mitunter recht eng. Als deutliche Differenzierungen dieser Wandzellen haben sich die kegel- oder kölbchenförmigen Zellen der Uvette bei *Meyersia*, *Metoncholaimus* und einigen *Oncholaimus*-Arten erwiesen: Sie sind mehr oder weniger deutlich radiär um einen gemeinsamen Mittelpunkt oder eine gemeinsame Achse angeordnet („Rosette“) und besitzen verstärkte Wände. Die gemeinsame Orientierungsachse ist die Fortsetzung des Ductus-Lumens. Der Übergang dieser Zellen zu denen des Ductus ist allmählich (*M. minor*, *O. campylocercoides* aus Italien). Bei einem

juvenilen Weibchen von *M. minor* unterscheiden sich die zukünftigen Kegelzellen noch nicht von den übrigen Wandzellen des Ductus uterinus.

Hinsichtlich der Zahl der kölbchenförmigen Uvettenzellen gibt es innerhalb der Gattung *Metoncholaimus* eine Reduktionsreihe von *Met. pristiurus* (32 Zellen) über *Met. scissus* (5 Zellen) zu *Met. intermedius* (Uvette kapselförmig). Bei den untersuchten reifen Weibchen von *Met. scissus* sind die fünf Zellen auch von der eigentlichen Uvettenwand abgegliedert; die Wand erscheint dadurch membranartig wie die des Hauptrohres, und dieses trifft auch für den Ductus uterinus zu. Auch bei *Oncholaimus* scheint es entsprechende Reduktionsreihen zu geben. In den übrigen Fällen ist die Uvette wohl immer einfach gebaut. Sie stellt eine kugelige bis sackförmige Erweiterung des Ductus uterinus dar und hat meistens auch gleichartige Wandzellen (*Adoncholaimus* und viele *Oncholaimus*-Arten). Die Uvette steht in offener Verbindung mit dem Hauptrohr. Bei *Adoncholaimus*, *Meyersia* und *Metoncholaimus* sind feine Röhren-Strukturen zwischengeschaltet.

Wie schon ausführlich dargestellt, sind bei *Ad. fuscus* bisher die Auftreibungen des Hauptrohres fälschlicherweise mit den teilweise rosettenförmigen Uvetten anderer Genera homologisiert worden. Es wird jedoch bewiesen, daß sich die radiär ausgerichteten Elemente bei *Ad. fuscus* im Hauptrohr befinden und Spermatozoen sind. Die Verhältnisse bei *Ad. panicus* sind gleichartig; und auch bei einigen *Oncholaimus*-Arten sind radiär ausgerichtete Zellen in der Hauptrohrauftreibung gesehen worden.

Als Uvette muß bei *Adoncholaimus* der kugelförmig erweiterte Abschnitt am Beginn des Ductus uterinus bezeichnet werden, vom Hauptrohr durch das zwischengeschaltete dünne Röhren stärker als bei anderen Genera abgesondert.

Die Einmündung des Ductus uterinus in den Gonodukt finde ich bei allen Genera mit paarigen Gonaden in der Region, in welcher die reifen Eier noch keine verdickte Schale besitzen: bei *Viscosia*, *Oncholaimellus* und bei *Meyersia* direkt am Umschlag der Gonadenäste, bei *Adoncholaimus* am Präuterus.

Die vielkernige Kappe am Gonadenumschlag bei *Meyersia* erscheint als Schalendrüse; ein eigentlicher Ovidukt und ein Uterus als Teile des Gonodukts können bei dieser Gattung nicht unterschieden werden, vielmehr dient der gesamte Gonodukt als Uterus. Ähnlich scheinen die Verhältnisse beim Gonodukt der untersuchten *Viscosia*-Arten zu sein. Bei *Adoncholaimus* hingegen rutschen die dünnwandigen Eier wohl direkt an den Eiern der Wachstumszone des Ovars vorbei und gelangen durch einen kurzen Ovidukt in den als Schalendrüse dienenden Präuterus.

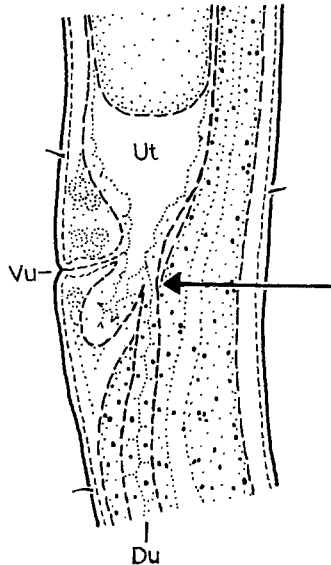


Abb. 30. *Oncholaimus* sp. Einmündung des Ductus uterinus (Pfeil) in den Uterus. (Umgezeichnet nach Abb. 3b von Andrassy, 1964)

Bei den Genera mit unpaarer Gonade wird in allen bisher untersuchten Fällen die Einmündung in der Nähe der Vagina beschrieben: bei *Metoncholaimus pristiurus* (s. Cobb, 1930, 1932) in eine postvulvare Uterusaussackung, bei *Oncholaimus brachycercus* nach meinen Untersuchungen ebenso; dorsal von der Vagina bei *O. appendiculatus* (s. Cobb, 1930), *O. cobbi*, *O. longicaudatus*, *O. rapax* (s. Kreis, 1934) sowie bei *O. spec.* von Andrassy (1964). In der Fig. 3b Andrassys (Abb. 30) erkennt man einen kleinen postvulvaren Uterussack, an dem der Ductus uterinus vorbeizieht; und auch meine Schnittserien bei *Met. scissus* zeigen, daß hier der Ductus zwischen Darm und hinterer Uterusaussackung noch ein Stück nach vorn zieht — die Einmündung in den Uterus dürfte auch bei dieser Art dorsal von der Vagina erfolgen. Da die Ductuswand in dieser Region meistens zellulär ist und histologisch gegenüber dem Uterusepithel kein Unterschied besteht, sind die Verhältnisse oft sehr undeutlich; und ein an der hinteren Uterusaussackung noch ein Stück vorbeiziehender Ductus ist schwierig auszumachen.

Wesentlich ist, daß bei den Genera mit unpaarer Gonade die Einmündung des Ductus uterinus in den Gonodukt nicht mehr in der Region der Schalendrüse erfolgt, obwohl ein als solche fungierender Präuterus bei den von mir untersuchten Arten vorhanden ist.

Das de Mansche Organ darf aber deshalb nicht dem hinteren, rückgebildeten Gonadenast zugeordnet werden, zumal der Ductus uterinus häufig an der postvulvaren Uterusaussackung vorbeizieht und eine Ableitung von einem rückgebildeten Organteil auch recht unwahrscheinlich ist. Ob außerdem eine postvulvare Uterusaussackung bei diesen Genera immer als Rudiment des hinteren Gonadenastes anzusprechen ist, scheint mir unsicher: Sie kann z.B. innerhalb einer Art ausgebildet sein oder auch fehlen, offenbar in Abhängigkeit vom Funktionszustand und Füllungsgrad des Uterus, so etwa bei *O. brachycercus*.

Die Untersuchungen bei *Adoncholaimus fuscus*, *Ad. panicus* sowie *Meyersia minor* zeigen wie die oben erwähnten Fälle sehr deutlich, daß der Ductus uterinus sich histologisch kaum von Gonodukt abgrenzen läßt. Auch das Epithel des Hauptrohrvorderteiles bei den beiden *Adoncholaimus*-Arten ist dem des Gonoduktes sehr ähnlich. Ein juveniles Weibchen von *M. minor* zeigt deutlich, daß auf einer frühen Entwicklungsstufe Gonaden und de Mansches Organ (Hauptrohr und Ductus uterinus) eng zusammenhängen und histologisch eine Einheit bilden. Bei *Viscosia* und *Oncholaimellus* wird das gesamte Organ durch eine Fortsetzung der Ovarialwand im Bereich des Gonadenumschlagtes gebildet.

Der Ductus uterinus kann demnach als Aussackung des Gonoduktes aufgefaßt werden; auch für das Hauptrohr gilt die Annahme, daß es sich dabei um einen abgegliederten Teil der weiblichen Genitalröhre handelt.

2. Funktion

Das de Mansche Organ als Receptaculum seminis

Sämtliche bisher gegebenen Deutungen zur Funktion des de Manschen Organes blieben unbefriedigend und ließen das Organ als sehr rätselhaftes Gebilde erscheinen:

1893 gibt de Man lediglich den Hinweis, daß der bei *Metoncholaimus albidus* in der Region der Terminalporen beobachtete bräunlich-gelbe Sekretgürtel durch das Organ produziert werde.

Zur Strassen (1894, S. 472) fügt dieser Erklärung nur hinzu, das Sekret könne durch das Osmosium dem Darm entnommen und mit einem Produkte der Uvette vermischt werden, um „irgendwelchen mit der Fortpflanzung zusammenhängenden Zwecken“ zu dienen.

Filipjev (1918-21) stellt fest, das Sekret könne vielleicht zur Einhüllung der Eier dienen; und als einziger unter allen Autoren stellt er die Frage, ob die „Körperchen“ in den Hauptrohrauftreibungen von *Adoncholaimus fuscus* nicht Spermatozoen sein könnten. Er läßt es jedoch bei dieser Frage bewenden.

Von Cobb (1930) werden sämtliche Möglichkeiten einer Flüssigkeitsströmung im de Manschen Organ diskutiert und alle bis auf eine eliminiert: Ein Sekret des drüsigen Teils des Uterus soll über den Ductus uterinus zum Hauptrohr gelangen, sich dort mit einer im Osmosium durch Osmose aus dem Darm entnommenen Substanz vermischen, um über die Terminaldukte als nahezu farblose, elastisch-klebrige, wasserunlösliche Substanz abgegeben zu werden. Dieses

Sekret könne beim Zusammenfinden und bei der Kopulation der Tiere eine Rolle spielen oder auch die Eiballen durch Bildung einer Hülle schützen.

Cobb meint, daß das de Mansche Organ in seinem Vorkommen eine Abhängigkeit vom Biotop zeigen könne, indem es bei Oncholaimiden aus ruhigeren Biotopen vorherrsche, bei solchen aus sauerstoffreichen Biotopen fehle.

Kreis (1934, S. 72) stimmt der Cobbschen Meinung über die Funktion im wesentlichen zu und hebt drei Möglichkeiten als wichtig hervor: 1. „Anziehungsorgan für das Männchen“, 2. Schutzorgan für die Eier, „indem seine Sekrete die Eier umgeben und so vor allzu großer Feuchtigkeit (sic!) während der Ontogenese schützen“ und 3. Schutzorgan für das Weibchen selbst (durch Umhüllung mit Sekret des Organes).

Alle referierten Meinungen basieren lediglich auf den bisher bekannten baulichen Eigentümlichkeiten des de Manschen Organes, auf der gelegentlichen Beobachtung einer schleimartig-klebrigen Substanz an den Ausmündungsporen und der Feststellung eines Sekrets im Hauptrohr geschlechtsreifer Weibchen. Hinzu kommt, daß die entwicklungs-geschichtliche Beziehung von weiblicher Gonade und de Manschem Organ schon seit dessen Entdeckung offenbar ist. Die bisherige Situation wird verdeutlicht durch eine Bemerkung von de Coninck (1965, S. 201): „Les fonctions de l'organe de de Man sont encore problématiques. Il sécréterait un liquide adhésif qui jouerait un rôle dans la reproduction“.

Zwischen dem Vorkommen des Organes und dem Lebensraum der entsprechenden Arten oder Genera läßt sich keine Beziehung feststellen².

Für eine besondere Funktion der über die Terminalporen ausgeleiteten Substanz liegen keinerlei Hinweise vor. Es ist vielmehr bemerkenswert, daß *Viscosia* und *Oncholaimellus* überhaupt keinen Ausmündungsporus besitzen und daß dieser bei *Oncholaimus* auch fehlen kann. Hinsichtlich Lage, Zahl und Bau der Terminaldukte bestehen zudem in fast allen Genera, ja, selbst in den Populationen einer Art, große Unterschiede. Wie im folgenden Kapitel dargestellt, läßt sich diese starke Variabilität im Sinne einer degenerativen Entwicklungstendenz deuten, d.h. die funktionelle Bedeutung der ausleitenden Strukturen des de Manschen Organes ist wahrscheinlich gering — die Selektion kann an ihnen nicht sinnfällig eingreifen.

Die Unterschiede in der Lage der Poren, selbst bei einem einzelnen Tier, machen zudem eine zielgerichtete Abgabe des Sekrets unmöglich.

² *Oncholaimus brachycercus* z.B. wird sowohl auf schlickigem Sand, Sand und Steinen als auch in der Algenzone gefunden; *Viscosia viscosia* zählt nach Gerlach (1958) in der Kieler Bucht zu den eurytopen Arten; *O. skawensis* hingegen besitzt kein de Mansches Organ, wurde aber auf schlickigem Sand gefunden. — Äußere Einflüsse scheinen für die Herausbildung des de Manschen Organes überhaupt von untergeordneter Bedeutung zu sein. Durch die Funktion des Organes als *Receptaculum seminis* ergibt sich zudem kein Anlaß, seine Verbreitung auf die von Cobb genannten Biotopeigenschaften zurückzuführen.

Wie außerdem eigene Untersuchungen bei *Adoncholaimus fuscus* erkennen lassen und durch Durchschneiden eines eigefüllten Uterus leicht nachzuprüfen ist, wird das die abgelegten Eier als gemeinsame Gallertmasse umhüllende Sekret vom Uterusepithel gebildet, nicht vom de Manschen Organ.

Die im folgenden aufgeführten Befunde ermöglichen eine besser gesicherte Aussage über die Funktion des de Manschen Organes:

1. Ein ausgebildetes de Mansches Organ, voll funktionsfähig, findet man erst bei fortpflanzungsbereiten Weibchen, also solchen, die heranreifende Eizellen besitzen.

2. Das Organ stellt einen sehr speziell differenzierten abgegliederten Teil der Genitalröhre weiblicher Tiere dar.

3. Die Kommunikation mit der Gonade findet man immer, abgesehen von den abgeleiteten Genera mit unpaarer Gonade, an dem Teil des Gonodukts, in dem die reifen Eier noch keine verdickte Schale aufweisen, also noch unbesamt sind (Schalendrüse).

4. In allen Fällen verbindet sich das Organ im Osmosium innig mit dem vorgestülpten Darmepithel. Färbbarkeit dieses Gewebes, Fehlen von typischen Verdauungsgranula und Vorhandensein von großen Kernen in dieser geschlossenen Verbindungsstruktur weisen auf eine gesteigerte, sekretierende Aktivität hin.

5. Vom Osmosium ausgehend, findet man im gesamten Hauptrohr lumen ein flüssiges Sekret, das bei fixierten Tieren als homogene oder feingranulierte gelartige Substanz erscheint. Bei *Viscosia* und *Oncholaimellus* füllt das Sekret die gesamte Gonadenaussackung aus. Im Ductus uterinus der anderen Genera wird das Sekret jedoch nicht gesehen. Mitunter erscheinen geringe Sekretmengen außen an den Terminalporen.

6. Die neben diesem Sekret im Hauptrohr, sodann aber auch im Ductus uterinus festgestellten zellulären Einschlüsse sind als *Spermatozoen* identifiziert worden. Sie sind meistens in den Abschnitten des Hauptrohres konzentriert, die über die Uvette mit dem Ductus uterinus kommunizieren. In der Nähe des Osmosiums finden sie sich hingegen selten.

7. Eine besonders wichtige Funktion der Terminaldukte und -poren ist auf Grund ihrer Uneinheitlichkeit und Variabilität nicht anzunehmen. Im Gegensatz zu diesen Strukturen sind Darm- und Gonoduktverbindung durch stärkere strukturelle und lagemäßige Einheitlichkeit ausgezeichnet, sind also von der Funktion her wichtiger.

Alle diese Fakten sprechen für eine funktionelle Deutung des de Manschen Organes als stark spezialisiertes Receptaculum seminis, in dem die Spermatozoen durch ein vom Osmosium gebildetes Sekret

ernährt werden. Überschüssiges Sekret kann durch die Terminalporen ausgeschieden werden.

Daß das de Mansche Organ der Ableitung überflüssigen Spermas in den Darm oder nach außen dienen könnte, ist auszuschließen. Es sei nur betont, daß die Darmverbindung keine offene ist und daß Terminaldukte fehlen können; die Sekretverteilung im Hauptrohr und die Spermienkonzentration nahe der Uvette sprechen gleichfalls gegen eine derartige Deutung. Sehr deutlich wird dieses vor allem bei den einfachen Verhältnissen von *Viscosia*: nur der basale, ovarnahe Teil des Organes enthält hier Spermatozoen, der distale, osmosiumnahe jedoch nur Sekret.

Auf Grund unseres Wissensstandes muß ich mich damit begnügen, die bei den Plathelminthen beschriebenen genito-intestinalen Beziehungen als lediglich ähnliche Bildungen zum de Manschen Organ zu charakterisieren (vgl. Ax, 1961; Reisinger, 1961; Steinböck, 1966). Im Gegensatz zum Osmosium wird der Darmverbindung der Plathelminthen meistens hinsichtlich des Spermas eine ableitende (verdauende) Funktion zugesprochen. — In dieser Hinsicht ist der „gonenterische Kanal“ von *Pontonema vulgare*, eine offene Kommunikation zwischen Ovijektor- und Darm-lumen, eher mit den entsprechenden Strukturen der Plathelminthen vergleichbar: Er soll nach Stewart (1906) überschüssiges Sperma in den Darm ableiten. Ob es sich bei diesem Kanal von *Pontonema vulgare* um ein stark abgewandeltes, rudimentäres Homologon zum de Manschen Organ handelt, welches schon auf einer entwicklungsgeschichtlich frühen Stufe den Weg zu einer Sonderbildung eingeschlagen hat (im Sinne einer Archallaxis), kann zwar nicht ausgeschlossen werden, doch eine Homologisierung ist schwierig begründbar, da dieser winzige Kanal keine strukturellen Sondermerkmale aufweist, die mit denen des de Manschen Organes verglichen werden können.

Durch die Ausbildung eines von der Genitalröhre abgegliederten Hauptrohres wird der Sekretstrom an der Genitalröhre vorbeigeleitet; das Auftreten von Öffnungen zur Körperoberfläche macht eine Sekretströmung und Ableitung überschüssiger Mengen möglich. Daß dem ausgeschiedenen Sekret keine weitere Funktion zuzukommen scheint, wurde oben schon diskutiert.

Vielleicht dienen die in der Terminalregion ausgebildeten hypodermalen Drüsenzellen bei bestimmten Formen der Verflüssigung des Sekrets, so daß es im Regelfall nicht an den Poren haftet: So wurden eigentliche Sekretgürtel nur bei *Metoncholaimus* beschrieben, und bei dieser Gattung fehlen gerade die Drüsenzellen. Bei *Adoncholaimus fuscus* spricht die halbkreisförmige Anordnung der Drüsenzellen um den Porus sowie die Ausbildung eines Fortsatzes von jeder Zelle in Richtung Porus für eine Sekretion in dieser Richtung. Hier werden auch nie größere Mengen des Sekrets am Porus wahrgenommen. Bei *Oncholaimus* erstreckt sich die Ausbildung der hypodermalen Drüsenzellen auf einen größeren Bereich des Hinterkörpers, was in Übereinstimmung mit der unterschiedlichen Lage der Terminalporen steht.

Die von der Funktion her wichtige Verbindung des Hauptrohres mit dem der Befruchtung dienenden Abschnitt des Gonodukts über den Ductus uterinus ist in allen Fällen ausgebildet; die doppelte Ausbildung des Ductus uterinus bei paarigen Gonaden gewährleistet die Befruchtung der Eier in beiden Gonodukten.

Die im Bereich der Uvette entwickelten besonderen Zellstrukturen und Verbindungsröhrchen dürften durch die stärkere Abgliederung des Hauptrohres zu erklären sein, während an der Verbindungsstelle des Ductus uterinus mit dem Gonodukt der Übergang allmählich ist. Die Uvettenzellen tragen vielleicht zur Konzentration der Spermien im angrenzenden Hauptrohrabschnitt bei, indem sie einen anziehenden Stoff absondern, doch fehlt hierfür jeder Beweis. Die bei *Ad. fuscus* und *Ad. panicus*, aber auch bei *Meyersia minor* und *Met. scissus* ausgebildeten feinen Röhrchen zwischen Uvette und Hauptrohr können ventilartig wirken und gewährleisten, daß immer nur einzelne Spermatozoen den Weg zur Gonade finden und daß keine größeren Mengen des Osmosium-Sekrets in den Ductus uterinus gelangen.

Auf welchem Wege die Spermatozoen bei den verschiedenen Genera in das Hauptrohr gelangen, ist nicht bekannt und konnte im Rahmen dieser Arbeit trotz entsprechender Bemühungen, Kopulation und Spermientransport bei jungen Weibchen zu beobachten, nicht eindeutig entschieden werden. Von Thun (mündl. Mitt. 1968) beobachtete bei *Ad. thalassophygas* Begattung über die Vulva, bei *Oncholaimus oxyuris* jedoch Kopulationsversuche, bei denen die Spicula nicht durch die Vulva, sondern durch die Kutikula des Hinterkörpers gestoßen wurde.

Ob die bei einem Weibchen von *O. flagellatus* dargestellte Verletzung oder die bei einem Querschnitt von *Ad. fuscus* erkennbare, aber wohl verheilte Wunde (Abb. 9g) auf Injektionen durch begattende Männchen zurückzuführen sind, kann nicht entschieden werden. Auf jeden Fall wurden vergleichbare Beobachtungen nicht wiederholt gemacht trotz Sichtung eines umfangreichen Untersuchungsmaterials. Die von Hopper (1967) beschriebenen „Scytalia“ von *Metoncholaimus pelor* ähneln Spicula und stecken in den Terminaldukten. Ob es sich dabei etwa um abgebrochene Spicula handelt, steckengeblieben bei einem Begattungsversuch, könnte nur durch eingehende Untersuchungen nachgewiesen werden. Mawson (1958b) fand bei *Oncholaimus thysanouraios* in der Region der Terminalporen zwei Paar auffällige Borsten, bei *O. paredron* Borsten und Papillen — es wäre aber wohl kaum zu rechtfertigen, solchen Bildungen eine besondere Bedeutung beizumessen.

Es ist wahrscheinlich, daß die durch von Thun bei *O. oxyuris* beobachteten Kopulationsversuche nicht das normale Verhalten, sondern einen Ausnahmefall darstellen (wie sich auch Männchen mitunter gegenseitig zu begatten versuchen, nach Mitteilung von Thuns). Diesen Eindruck bestätigt auch das „richtige“ Verhalten von *Ad. thalassophygas*.

Bei *Viscosia* und *Oncholaimellus* können die Spermatozoen ohne Schwierigkeit von der Vulva über den Gonodukt zum de Manschen

Organ gelangen; bei *Kreisoncholaimus* könnte das Sperma bei der Begattung auch direkt durch den in die Vagina mündenden Gang in das Hauptrohr kommen. Diese Möglichkeit scheidet bei *Meyersia minor* aus, und eine Begattung durch den der Vulva benachbarten Terminalporus ist wegen dessen geringen Durchmessers und Sklerotisierung sehr unwahrscheinlich. Allerdings könnte die in diesem Falle nicht als Querspalt, sondern als Längsöffnung ausgebildete Vulva auf besondere Verhältnisse beim Begattungsverhalten hindeuten.

Dennoch möchte ich auch für *Meyersia* wie für die übrigen Genera annehmen, daß die Spermien von der Vulva durch den Uterus und dann entgegengesetzt zum späteren Befruchtungsweg durch den Ductus uterinus in das Hauptrohr gelangen.

Durch die zunehmende Verselbständigung des Hauptrohres gegenüber dem Gonodukt wird dieser Weg für die Spermien immer komplizierter; das mag dazu geführt haben, daß die Spermatozoen häufig nur noch teilweise den Weg ins Hauptrohr finden (besonders bei Genera mit unpaarer Gonade), stattdessen auch im Ductus uterinus aufbewahrt werden (sehr deutlich bei *Metoncholaimus scissus*). Hier liegt wahrscheinlich ein wesentlicher Ansatzpunkt für die noch zu erörternde Degenerationstendenz des de Manschen Organes.

3. Phylogenetische Ableitung

Als Receptaculum seminis (Spermatheka) dient bei Nematoden in der Regel der Endabschnitt des Ovidukts oder der Anfangsteil des Uterus. Dieser Teil der Geschlechtsröhre ist zytologisch und morphologisch mehr oder weniger stark differenziert; der Anfangsteil des Uterus ist in solchen Fällen durch besonders ausgebildete Wandzellen als Präuterus vom eigentlichen Eihälter zu unterscheiden und fungiert auch als Schalendrüse. Die Befruchtung der Eier findet in der Regel spätestens in diesem Anfangsteil des Uterus statt.

Häufig ist der Gonodukt gar nicht in Ovidukt und Uterus gegliedert; Spermatozoen können dann sogar in direkter Nachbarschaft der ältesten Eier in der Wachstumszone des Ovars beobachtet werden (s. Chitwood u. Chitwood, 1950).

Schon verschiedentlich und bei unterschiedlichen Nematodenfamilien sind Aussackungen der Gonodukte als Receptacula seminis beschrieben worden. So kann nach Chitwood u. Chitwood bei Reduktion eines Gonadenastes ein rudimentärer Uterussack diese Funktion erfüllen. Dieselben Autoren (Figs. 120 B, 116 L, 120 A) beschreiben außerdem besondere Aussackungen bei *Sabatieria hilarula* de Man, 1922, als paarige Beutel am Uterus, der Vagina gegenüberliegend, bei *Dorylaimopsis metatypicus* Chitwood, 1936, am Beginn der Uteri sowie ähnliche bei *Axonolaimus spinosus* (Bütschli, 1874).

Auch die von mir bei *Anoplostoma* entdeckten Aussackungen am Uterus-Anfang ordnen sich in das hier gegebene Bild ein, lassen jedoch keine an das de Mansche Organ erinnernden Strukturmerkmale erkennen, etwa Osmosien.

Die Ausbildung einer Aussackung des Gonodukts als Receptaculum stellt also an sich keine Besonderheit dar. Bei *Ironus ignavus* Bastian, 1865, zeigt Cobb (1918, Fig. 5) sogar eine kappenförmige Erweiterung am Umschlagpunkt der Gonade, also am Beginn des Gonodukts, und diese Aussackung enthält gleichfalls Spermien. Ähnliche Verhältnisse sind aus der Originalbeschreibung von *Prodesmodora terri-cola* durch Altherr (1952) ersichtlich. Eine mitunter sehr voluminöse gleichartige Aussackung konnte ich bei *Tripolyoides marinus* (Bütschli, 1874) feststellen (Abb. 31). In ihr sieht man neben einzelnen, zur vollen Größe herangewachsenen Eiern ein granuliertes Sekret und darin eingebettet zahlreiche Spermatozoen. Es ist bemerkenswert, daß diese Spermien sehr häufig an der Wand konzentriert sind, die dem Darm anliegt, und daß sie mit einer Schmalseite die Wand berühren: So entsteht der Eindruck, als seien die Spermien hier aufgereiht.

Diese Verhältnisse erinnern schon stark an die de Manschen Organe bei *Viscosia* und *Oncholaimellus*. Jedoch ist die Herstellung einer intensiven Beziehung zum Darmepithel durch das Osmosium und die Ausbildung zahlreicher röhrenförmiger Hilfsstrukturen, die in einer zusätzlichen Kommunikation mit der Außenwelt ihren Höhepunkt findet, unter den Nematoden einzigartig.

Bevor ich die Verhältnisse beim de Manschen Organ eingehend bespreche, muß ich auch noch auf eine von Cobb (1930) entdeckte Struktur der männlichen Genitalröhre eingehen: Cobb beschreibt bei *Adoncholaimus fuscus*, *Metoncholaimus pristiurus* und *Oncholaimus appendiculatus* einen drüsigen Schlauch, der sich von der Vesicula seminalis parallel zum vorderen Testis nach vorn erstreckt. Er wurde von mir gleichfalls bei *Ad. fuscus*, sodann auch bei *Meyersia minor*, *Met. scissus*, *O. brachycercus* und *O. campylocercoides* gefunden (Abb. 32). Cobb vertritt die Meinung, dieser Schlauch könne homolog mit bestimmten Teilen des de Manschen Organes sein.

Bei den von mir untersuchten Männchen ist er meistens nur mit Mühe aufzufinden; er scheint z.B. auch bei *Ad. panicus* und *O. oxyuris* entwickelt zu sein, ist hier jedoch so undeutlich, daß keine nähere Beschreibung möglich ist. Meistens übertrifft der Schlauch den vorderen Testis an Länge. Histologisch ergibt sich eine völlige Übereinstimmung mit dem durch ein hohes, sekretierendes Epithel ausgezeichneten drüsigen Teil des Vas deferens. Das wird sehr gut im Bereich der Vesicula sichtbar, wo die beiden symmetrisch zueinander liegenden Organteile aneinandergrenzen. Auch bei *Meyersia meridionalis* ist mit großer Wahrscheinlichkeit ein gleichartiger Gonadenanhang vorhanden, wie sich bei einer eingehenden Analyse der von Kreis (1934) in Fig. 47 dargestellten Verhältnisse herausstellt:

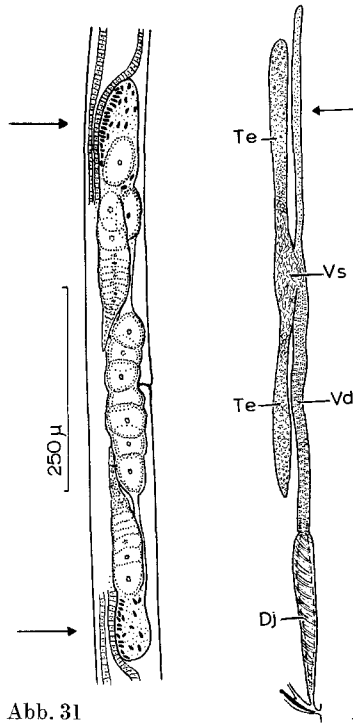


Abb. 31

Abb. 32

Abb. 31. *Triploides marinus* (Bütschli, 1874). Weibliche Geschlechtsorgane: Die Pfeile weisen auf die Aussackungen an den Umschlagspunkten der Gonade; man erkennt die auffällige Anordnung der Spermatozoen (nach Totalpräparat)

Abb. 32. *Oncholaimus brachycercus* de Man, 1889. Männliche Geschlechtsorgane: Der Pfeil weist auf den schlauchförmigen Anhang der Vesicula seminalis (nach Totalpräparat, halbschematisch)

Es handelt sich um einen Querschnitt im Bereich der Keimzone des vorderen Testis, bei dem die als „Ventraldrüse“ gekennzeichnete Struktur eine mehrzellige (!) Wand zeigt, sehr ähnlich der „äußeren Epithelschicht“ des Vas deferens in Fig. 51. Es erscheint mir als sicher, daß die Kreissche „Ventraldrüse“ den hier beschriebenen Gonadenanhang darstellt.

Die Funktion dieses Anhangs dürfte auf Grund der Histologie gleichartig sein wie die des Vas deferens: Sekretion einer granulierten Substanz, die dem Spermia beigemischt wird.

Wir finden also bei den Männchen der durch das de Mansche Organ ausgezeichneten Oncholaimidae einen schlauchartigen Anhang des Gonodukts; die von Cobb vermutete Homologie mit dem Organ der Weibchen darf auf Grund der ähnlichen Lage und wegen des Auftretens bei den gleichen Arten bejaht werden.

Den Genitalröhren wohnt demnach in beiden Geschlechtern die Tendenz zur Abgliederung schlauchförmiger oder sackartiger Anhänge inne. Aus diesem Befund will ich die Hypothese ableiten, daß diese Tendenz bei den Weibchen derart verstärkt wird, daß sie zu einer *Verdopplung der Genitalwege* führt.

Die stark determinative Entwicklung der Nematoden begünstigt diesen Gedanken, da eine weitgehende Verdopplung der Genitalröhre schon durch einen einzigen zusätzlichen, frühzeitigen Aufteilungsschritt des Gonadenmaterials eingeleitet werden kann. Eine einzige Mutation würde einen solchen Schritt schon ermöglichen. Je früher man diesen Aufteilungsschritt bei der Gonadenentwicklung ansetzt, desto besser ist auch das Entstehen verschiedener Bautypen des de Manschen Organes zu erklären, und desto leichter kann auch das Verschwinden des Organes durch Rücknahme nur dieses Aufteilungsschrittes (Rückmutation) begriffen werden.

Zur Untermauerung der Verdopplungshypothese läßt sich eine morphologische Reihe anführen (vgl. Abb. 28):

Abgesehen von den sehr einfachen Verhältnissen bei *Anoplostoma* (Uterusaussackungen), die wegen der unsicheren systematischen Zuordnung der Gattung bei den Oncholaimidae hier nur mit Vorbehalt erwähnt werden, finden wir bei *Viscosia* und *Oncholaimellus* de Mansche Organe, die als unkomplizierte Aussackungen des Gonodukts erscheinen, allerdings mit ihren distalen Enden im Osmosium eine Verbindung mit der Darmwand eingehen, wie sie für das de Mansche Organ typisch ist.

Kreisoncholaimus nudus ist als Stadium anzusehen, das dem Anfang der morphologischen Reihe noch recht nahesteht: Wir erkennen ein zu beiden Uterusästen parallel verlaufendes Hauptrohr, das noch mit der Vagina verbunden ist und über sie ausmündet; über paarige Uvetten und Ductus uterini besteht zudem Verbindung mit beiden Ästen des Gonodukts. Bei *Meyersia* hingegen verselbständigt sich das Hauptrohr stärker, indem eine eigene Ausmündung in Gestalt des mit der Vagina noch in enger räumlicher Beziehung stehenden Terminaldukts auftritt. Daß die Abtrennung in allen Fällen schon vollkommen ist, ist nicht wahrscheinlich. So zeigt die Vaginamuskulatur bei *M. minor* eine starke Beziehung zur Scheide des Hauptrohres, während Kreis (1934) für *M. bandaensis* und *M. meridionalis* sogar noch eine Verbindung zwischen Hauptrohr und Vagina beschreibt. Ductus uterini und Uvetten sowie die Osmosien treten bei *Meyersia* zudem auch paarig symmetrisch entwickelt auf und zeigen damit eine parallel zur Gonade entwickelte gleichsinnige Symmetrie.

Eine nächste Entwicklungsstufe wird durch *Adoncholaimus* vertreten: Das hintere Osmosium verschwindet; trotzdem wird der hintere Ast des Hauptrohres nicht zu einem Blindgang, da unter Verlängerung des Hauptrohres die Ausmündungsröhrchen in den Hinterkörper verlagert

werden. Ein einseitig nach hinten fließender Sekretstrom wird möglich und damit eine Versorgung aller im Hauptrohr gespeicherten Spermien.

Wahrscheinlich kann *Metoncholaimoides* mit einer im Hinterkörper beschriebenen Uvette, jedoch noch symmetrisch entwickelter Gonade als Zwischenglied zu den übrigen, durch unpaarige Gonaden gekennzeichneten Gattungen (*Metoncholaimus*, *Metaparoncholaimus*, *Wiesoncholaimus* und *Oncholaimus* betrachtet werden³. Hier gipfelt die Entwicklung in der Verlagerung des gesamten de Manschen Organes in den gonadenfreien Hinterkörper: Die direkte Lagebeziehung zur Genitalröhre ist nicht mehr gegeben. Als Extremfall für diese Entwicklungsrichtung können die Arten von *Oncholaimus* angeführt werden, bei denen die Terminalporen durch sehr starke Verlängerung ihrer Terminaldukte sogar in den postanalalen Bereich verlagert sind.

Die hier aufgestellte Theorie fordert die Ausbildung des Terminaldukts durch Abspaltung von der Vagina-Vulva. Bei *Kreisoncholaimus* und Arten von *Meyersia* ist die Trennung zwischen Vagina und Terminaldukt noch nicht durchgeführt oder doch noch unvollständig. Bei einem juvenilen Weibchen von *M. minor* konnte ich feststellen, daß der ausgebildete Terminaldukt anderer Tiere der noch geschlossenen Vagina sehr ähnelt. Auch das Übergreifen von Hypodermis und Muskulatur auf das Hauptrohr als umhüllende Scheide und das Auftreten hypodermaler Drüsenzellen am Terminaldukt entsprechen den Verhältnissen bei der Vagina: Vaginal- und Uterusmuskulatur sind bei *Adoncholaimus fuscus* schon 1886 von de Man beschrieben worden; Drüsen in der Vulvarregion werden häufig genannt. Es soll hier nicht unerwähnt bleiben, daß ich sowohl bei *Ad. fuscus* als auch bei *Ad. panicus* und *Ad. thalassophygas* einzelne Weibchen gesehen habe, deren Vulven verdoppelt und über den Uterus verbunden waren: ein Beweis, daß Verdopplungen prinzipiell — hier allerdings als Abnormalität — möglich, bei diesen Formen vielleicht sogar begünstigt sind.

Bei der Betrachtung der angeführten Beispiele für eine evolutive Reihe zur fortschreitend sich verstärkenden Verselbständigung des de Manschen Organes gegenüber seinem Ursprung, dem Gonodukt, fällt auf, daß sich ein Teil der Besonderheiten des Organes zugleich durch *degenerative* Tendenzen deuten läßt:

1. Der Fortfall eines hinteren Osmosiums bei *Adoncholaimus* und den anderen Genera mit unsymmetrischem Organ, bei *Meyersia meridionalis* durch eine rudimentäre Ausbildung angedeutet.

2. Das häufige Fehlen deutlich zellulärer Wände beim Hauptrohr, mitunter auf den Ductus uterinus übergreifend (*Met. scissus*). In der Entwicklung jedoch wird ein zelluläres Stadium durchlaufen (*Meyersia*

³ Durch die Ausbildung moniliformer Stützzschläuche ergibt sich zudem eine enge Beziehung zwischen *Metoncholaimoides* und *Metoncholaimus*, und auch im männlichen Geschlecht ähneln sich beide Genera durch die sehr langen Spicula. Mit dem Genus *Metoncholaimoides* läßt sich also anhand zusätzlicher Merkmale eine Brücke zwischen den Genera mit paariger und denen mit unpaariger weiblicher Gonade schlagen. Diese Brücke bestätigt die aufgestellte morphologische Reihe und stützt damit die Verdopplungstheorie.

minor). Über eine synzytiale Zwischenstufe (*M. minor*) geht die Reduktion bis zur Ausbildung lediglich bindegewebig-membranöser Wände.

3. Die Vielfalt der „versuchten“ Strukturen im Uvettenbereich, besonders die bei *Metoncholaimus* und *Oncholaimus* verfolgbare Reduktion der Zellelemente (z. B. *Met. pristiurus* → *Met. scissus* → *Met. intermedius*). Diese Reduktion erfolgt zumindest teilweise parallel zu der vom Hauptrohr übergreifenden Rückbildung der zellulär angelegten Wand (s. *Met. scissus*, *O. campylocercoides* aus Portugal).

4. Vor allen Dingen ist die Vielseitigkeit hinsichtlich der Zahl, Lage und der anatomischen Einzelheiten bei den nach hinten verlagerten Terminaldukten funktionell schwer verständlich. Besonders die innerhalb einer Art auftretende Variabilität der Ausmündungsstrukturen (Lage und Zahl: vgl. *O. brachycercus*, *O. campylocercoides*, *O. domesticus*, *O. oxyuris* sowie auch *Ad. panicus* und die bei *Ad. fuscus* und *Ad. thalassophygas* erwähnten Ausnahmefälle der Verdopplung eines Terminaldukts) und auch ihr völliges Verschwinden lassen sich am besten im Sinne einer „degenerativen Evolution“ auslegen (Kosswig, 1960).

Diese Deutung stimmt mit der vorn aufgestellten Behauptung überein, den ausleitenden Strukturen könne keine wesentliche andere Funktion beigemessen werden als lediglich die Ableitung überschüssigen Sekrets, welche durch die Entwicklung von Stützstrukturen ermöglicht wird (Sklerotisierung bei *Adoncholaimus*; chordoide, moniliforme Zellschläuche bei *Metoncholaimus*). Daß es sich dabei um ein recht labiles System handeln muß, zeigt meines Erachtens die fehlende Einheitlichkeit der stützenden Strukturen. Diese Strukturen und die Terminaldukte selbst stehen, da ihre Funktion keine notwendige ist, bei den abgeleiteten Genera „nicht mehr unter der Kontrolle durch die Selektion“ (Kosswig, 1960, S. 507).

In überraschender Weise stimmt die einer derartigen Degenerationshypothese entsprechende Formenreihe mit der oben skizzierten evolutiven Reihe überein: Je stärker sich das de Mansche Organ den Genitalröhren gegenüber verselbständigt, desto größer wird die Summe der degenerativen Merkmale! Die größte Häufung solcher Merkmale findet sich bei den Genera mit reduziertem hinteren Gonadenast und caudad verlagertem Hauptrohr. Im Genus *Oncholaimus* sind schließlich Arten ohne de Mansches Organ bekannt, die also in dieser Hinsicht als völlig degeneriert gelten können.

Für die Ausbildung des de Manschen Organes und seine Evolution sind drei Tatsachen wichtig:

1. Durch Aussackungen der Genitalröhre gebildete Receptacula seminis verwachsen innig mit dem Darmepithel und ermöglichen damit eine bessere Zufuhr von Nährstoffen zu den gespeicherten Spermatozoen.

Die Herstellung einer Darmverbindung braucht nicht als schwierig deutbare Einmaligkeit angesehen zu werden: Auch das Ovar lehnt sich besonders im Bereich der Wachstumszone durch pralle Füllung direkt an das Darmepithel an und wird durch diesen Kontakt Nährstoffe leichter zugeführt bekommen. Die Konzentration der Spermatozoen von *Tripyloides marinus* an der darmseitigen Wand des Receptaculum kann durch ein Nährstoffgefälle erklärt werden.

2. Durch Verdopplung der Genitalröhre wird das Hauptrohr des de Manschen Organes gebildet. Es zeigt zunehmende Verselbständigung gegenüber dem Gonodukt.

3. Mit dieser zunehmenden Verselbständigung des de Manschen Organes, besonders bei den Genera mit unpaarer Gonade, wird eine sich verstärkende degenerative Entwicklung erkennbar. Die Strukturen, welche für die Funktion des Organes als Receptaculum von Bedeutung sind, unterliegen zuletzt der Degeneration (Verbindung zum Gonodukt, Osmosium).

Evolution des De Manschen Organes

Ausgangsbasis:

Aussackungen des Gonodukts als Receptacula seminis, enge Verbindung mit dem Darmepithel

Viscosia und *Oncholaimellus*

Progressive Evolution:

Verdopplung der Genitalröhre, zunehmende Verselbständigung des Hauptrohres gegenüber dem Gonodukt, Ausbildung von Terminaldukten;

Kreisoncholaimus
Meyersia

Verlagerung der Terminaldukte in den Hinterkörper unter Verlängerung des Hauptrohres

Adoncholaimus
Metoncholaimoides

Degenerative Evolution:

Verlust der Symmetrie, Strukturvereinfachung, Verlagerung des gesamten Organes in den gonadenfreien Hinterkörper, „sinnlose“ Variabilität, besonders im Terminalbereich; einsetzende Reduktion

Metoncholaimus, *Wiesoncholaimus*, *Metaparoncholaimus* und *Oncholaimus* (z. T.)

Völlige Reduktion:

Oncholaimus (z. T.) und *Prooncholaimus*

Die dargestellte Evolution des de Manschen Organes ermöglicht folgende Aussagen über die verwandtschaftlichen Beziehungen der Genera der Oncholaimidae:

Die Genera mit unpaarer weiblicher Gonade und de Manschem Organ müssen als nahe miteinander verwandt angesehen werden, da neben dem Bau der Gonade auch die Lagebeziehungen und wesentlichen Baueigentümlichkeiten beim de Manschen Organ übereinstimmen

(s. Hauptrohr und Ductus uterinus). Auf Grund der dargelegten Entwicklungsrichtung des de Manschen Organes sind diese Genera als abgeleitet gegenüber denen mit paariger Gonade anzusehen, was schon auf Grund des Gonadenbaues anzunehmen war. Bei Kreis (1934) allerdings werden die Formen mit de Manschem Organ von *Oncholaimus* abgeleitet, der nach meiner Meinung in dieser Hinsicht jedoch am stärksten apomorph ist.

Durch die enge Verwandtschaft von *Metoncholaimus* mit unpaarer und *Metoncholaimoides* mit paariger Gonade läßt sich der Anschluß an die Genera mit zwei Gonadenästen finden und zwar an solche, bei denen das de Mansche Organ noch mit beiden Gonodukten kommuniziert, aber schon caudad verlagerte Terminalporen aufweist (*Adoncholaimus*). Hinsichtlich des de Manschen Organes können *Meyersia* und *Kreisoncholaimus* als jeweils primitivere Stufe gelten; *Viscosia* und *Oncholaimellus* stehen der Ausgangsbasis der Entstehung des Organes wahrscheinlich recht nahe.

Abschließend möchte ich darauf hinweisen, daß es sogar möglich ist, sich die Entstehung des de Manschen Organes nicht im Sinne einer völlig neuen Entwicklung vorzustellen: Die Verdopplung kann vielmehr auch als Atavismus gedeutet werden, nämlich als Rückfall zu einer paarigen Gonaden-Urform mit sich in Körperlängsrichtung nebeneinander erstreckenden Ästen (gemäß Seurat, 1920; und Steiner, u. a. 1921). Für die caudale Verlagerung der Terminalporen ergäbe sich aus dieser allerdings sehr hypothetischen Vorstellung eine zusätzliche Erklärungsmöglichkeit, da für die angenommene Urform eine caudale Öffnung postuliert wird (nach Steiner eine Kloake wie beim Männchen).

Zusammenfassung

1. Das de Mansche Organ findet man bei den Weibchen von 10 Genera der Nematodenfamilie Oncholaimidae. Lichtmikroskopische Untersuchungen vor allem an Totalpräparaten und mehreren Schnittserien von 27 Arten aus 9 Genera sind die Grundlage einer eingehenden Beschreibung und Deutung des Organes.

2. Bei 3 der 9 untersuchten Genera ist das Organ nicht ausgebildet (*Anoplostoma*, *Pontonema*, *Prooncholaimus*).

Viscosia und einige Arten von *Oncholaimellus* besitzen einen einfachen Typ des Organes: Aussackungen der paarigen Gonaden an ihren Umschlagpunkten, distal in den Osmosien innig mit dem Darmepithel verwachsen.

Die Organe der übrigen Genera sind komplizierter gebaut und gekennzeichnet durch ein zwischen Darm und Hautmuskelschlauch längsverlaufendes Hauptrohr, das primär an beiden Enden Osmosien besitzt und über enge Kanäle (Ductus uterini) mit den Gonodukten kommuniziert. Ein solches Organ besitzt *Kreisoncholaimus n. g.*; es ist

darüber hinaus gekennzeichnet durch eine parallel zur Gonade entwickelte Symmetrie und eine Verbindung des Hauptrohres mit der Vagina-Vulva.

Meyersia schließt sich an diese Gattung an, zeigt aber einen selbständigen, an die Körperoberfläche führenden Terminaldukt in Nachbarschaft der Vulva.

Bei *Adoncholaimus* und *Metoncholaimoides* fehlt das hintere Osmosium. Dadurch und durch Verlängerung des Hauptrohres in den Hinterkörper sowie Verlagerung und Vermehrung der Terminaldukte ist die parallel zur Genitalröhre entwickelte, ursprüngliche Symmetrie reduziert.

Bei den Genera mit unpaarer Gonade ist auch das de Mansche Organ nur einfach entwickelt und vollständig in den gonadenfreien Hinterkörper verlagert (*Metoncholaimus*, *Wiesoncholaimus*, *Metaparoncholaimus*, *Oncholaimus*). Im Genus *Oncholaimus* kann das Organ völlig reduziert werden.

3. Im de Manschen Organ werden bei allen darauf untersuchten Genera (*Viscosia*, *Meyersia*, *Adoncholaimus*, *Metoncholaimus*, *Oncholaimus*) erstmalig Spermatozoen nachgewiesen. Das Organ dient als *Receptaculum seminis*, in dem die Spermatozoen durch ein Sekret des Osmosiums ernährt werden können.

4. Während das Osmosiumgewebe im wesentlichen durch einen modifizierten Teil des Darmepithels gebildet wird, welches in das de Mansche Organ vorgestülpt ist, läßt sich das Epithel des de Manschen Organes von der Gonade ableiten.

Das Organ ist als ein unterschiedlich stark abgegliederter Anhang der weiblichen Genitalröhre aufzufassen. Im männlichen Geschlecht existiert ein homologer Gonadenanhang (bei *Meyersia*, *Adoncholaimus*, *Metoncholaimus* und *Oncholaimus* nachgewiesen).

5. Die Abgliederung eines parallel zur Gonade verlaufenden Hauptrohres wird als *Verdopplung der Genitalröhre* erklärt. Zur Stütze dieser Ansicht wird die oben angedeutete morphologische Reihe angeführt (s. 2), die eine zunehmende Verselbständigung des de Manschen Organes gegenüber den Genitalröhren belegt (vgl. Abb. 28).

6. Es wird gezeigt, daß sich dieser progressiven Evolution des de Manschen Organes eine in der gleichen morphologischen Reihe verfolgbare „*degenerative Evolution*“ (Kosswig, 1960) überlagert. Diese beginnt mit dem Verlust der ursprünglichen, gleichsinnig parallel zur Gonade entwickelten Symmetrie, äußert sich dann in Strukturvereinfachungen, Reduktionen und funktionell unverständlicher Variabilität der Terminaldukte und führt schließlich bei einigen Arten von *Oncholaimus* und bei *Prooncholaimus* zum Verschwinden des gesamten Organes.

7. Die degenerative Evolution des de Manschen Organes wird dadurch erklärt, daß mit zunehmender Verselbständigung des Organes gegenüber dem Gonodukt die Funktion als Receptaculum seminis erschwert wird; somit wird die Ausbildung des Organes nicht mehr durch Selektion kontrolliert.

8. Die Evolution des de Manschen Organes ermöglicht Aussagen über die verwandtschaftlichen Beziehungen der Genera der Oncholaimidae: Genera mit paarigen Gonadenästen und symmetrisch angelegtem de Manschen Organ sind als ursprünglich, solche mit unpaarer Gonade und unsymmetrischem Organ als abgeleitet zu beurteilen.

Summary

1. The de Manian system exists in the females of 10 genera of the Oncholaimidae (Nematoda). A detailed description and interpretation is based on light-microscope studies in 27 species (total mounts and series of sections).

2. The de Manian system is absent in *Anoplostoma*, *Pontonema* and *Prooncholaimus*. In *Viscosia* and some species of *Oncholaimellus* the Demanian system is represented by a simple type: Pockets of each gonad in its point of flexure are thoroughly grown together with the epithelium of the intestine forming osmosia.

The de Manian systems of the other genera are more complicated: They are characterized by a longitudinal main tube between intestine and body wall. The main tube has osmosia primarily at both ends and communicates with the gonoducts by narrow canals. This type of organ is found in *Kreisoncholaimus n. g.*; besides, in this genus the organ is characterized by its symmetry with the gonad and by a connection of the main tube with the vagina-vulva.

Meyersia is closely related to the foregoing genus, but an independent terminal duct opens to the exterior near the vulva.

In *Adoncholaimus* and *Metoncholaimoides* the primary symmetry is reduced, since the posterior osmosium is absent and the main tube extends to the caudal part of the body. Moreover, the terminal ducts are dislocated and multiplied.

In genera with only one genital tube there is also only one branch of the De Manian system. It is completely shifted into the gonadfree posterior part of the body (*Metoncholaimus*, *Wiesoncholaimus*, *Metaparoncholaimus*, *Oncholaimus*). In some *Oncholaimus* species the organ is entirely reduced.

3. Spermatozoa have been identified in the Demanian systems of all genera investigated (*Viscosia*, *Meyersia*, *Adoncholaimus*, *Metoncholaimus*, *Oncholaimus*). Therefore it is concluded that the organ functions

as a seminal receptacle in which the spermatozoa are kept alive by help of secretion from the osmosium.

4. The osmosium tissue consists of modified intestinal epithelium, which protrudes into the de Manian organ. The epithelium of the de Manian organ, however, originates from the gonad.

Therefore, the organ is interpreted as a more or less segregated appendix of the female genital tube. In the corresponding males a homologous appendix is found (described in *Meyersia*, *Adoncholaimus*, *Metoncholaimus* and *Oncholaimus*).

5. The development of a separate main tube parallel with the gonad is explained as duplication of the genital tube. This hypothesis is based on the morphological sequence which is given under No. 2. This sequence shows an increasing separation between de Manian system and genital tubes (s. Abb. 28).

6. By the same morphological sequence it is shown that a "degenerative evolution" (Kosswig 1960) is overlapping with the progressive evolution of the Demanian system. This degenerative evolution begins with the loss of the original symmetry and manifests itself in structural simplifications, reductions and a variability of the terminal ducts not interpretable by function. In some species of *Oncholaimus* and in *Prooncholaimus* this degeneration leads to the loss of the entire organ.

7. The degenerative evolution of the Demanian system is explained by the increasing segregation of the organ from the gonoduct. Thus its function as seminal receptacle becomes complicated — the development of the organ is no longer controlled by selection.

8. The evolution of the Demanian system permits statements about the relationship within the genera of the Oncholaimidae: Genera with paired genital tubes and a symmetrical Demanian system are primitive, those with single genital tube and an unsymmetrical organ are more highly developed.

Literatur

- Åkesson, B.: A rapid method of orienting small and brittle objects for sectioning in definite planes. *Ark. Zool.* **13** (20), 479—482 (1961).
- Allgén, C.: Freelifving marine nematodes. Further Zool. Results Swedish Antarctic Expedition 1901—1903, **5** (2), 1—293 (1959).
- Altherr, E.: Les nématodes du parc national Suisse (Nématodes libres du sol.). *Ergebn. wiss. Unters. Schweiz. Natn. parks* **3** (N.F.), 315—356 (1952).
- Andrassy, J.: Einige Nematoden aus der Umgebung des Toten Meeres. *Israel. J. Zool.* **13**, 89—97 (1964).
- Ax, P.: Ein chordoïdes Stützorgan des Entoderms bei Turbellarien. *Z. Morph. Ökol. Tiere* **46**, 389—396 (1957).
- Verwandtschaftsbeziehungen und Phylogenie der Turbellarien. *Ergebn. Biol.* **24**, 1—68 (1961).
- Das chordoïde Gewebe als histologisches Lebensformmerkmal der Sandlückenfauna des Meeres. *Naturw. Rdsch.* **19** (7), 282—289 (1966).

- Chitwood, B. G.: A comparative histological study of certain nematodes. *Z. Morph. Ökol. Tiere* **23**, 237—284 (1931).
- A preliminary contribution on the marine nemas (Adenophorea) of Northern California. *Trans. Amer. micr. Soc.* **79** (4), 347—384 (1960).
- , Chitwood, M. B.: Notes on the "culture" of aquatic nematodes. *J. Wash. Acad. Sci.* **28** (10), 455—460 (1938).
- — An introduction to nematology. Sect. I, Anatomy. Baltimore 1950, 213 pp.
- Cobb, N. A.: Arabian nematodes. *Proc. Linn. Soc. N. S. W.* (Sydney) **5**, 449—468 (1890).
- The North American free-living fresh-water nematodes. *Trans. Amer. micr. Soc.* **33** (2), 69—119 (1914).
- Nematodes of the slow sand filter-beds of American cities. In: Cobb, *Contr. Sci. Nematology* 189—212 (1918).
- The demanian vessels of the genus *Oncholaimus*; with notes on four new *Oncholaimus*. *J. Wash. Acad. Sci.* **20**, 225—241 (1930).
- *Metoncholaimus pristiurus* (zur Strassen); a nema suitable for use in laboratory courses in zoology. *J. Wash. Acad. Sci.* **22**, 344—354 (1932).
- Coninck, L. de: Classe de Nématodes. Généralités. In: Grassé, *Traité de Zoologie IV*, **2**, 1—217 (1965).
- , Schuurmans Stekhoven, J. H.: The freeliving marine nemas of the Belgian coast. II. *Mém. Mus. r. Hist. nat. Belg.* **58**, 1—163 (1933).
- Coomans, A.: Structure of the female gonads in members of the Dorylaimina. *Nematologica* **10**, 601—622 (1964).
- Ditlevsen, H.: Danish freeliving nematodes. *Vidensk. Meddr. dansk. naturh. Foren.* **63**, 213—256 (pl. II—V), (1911).
- Nematological notes. *Vidensk. Meddr. dansk naturh. Foren.* **74**, 57—67 (pl. II) (1921).
- Filipjev, I. N.: (Freilebende Meeresnematoden aus der Umgebung von Sewastopol). *Trudy osob. zool. Lab. sebastop. biol. Sta.* 614 pp. (11 pl.), (1918—21).
- Revision der Gattung *Adoncholaimus*. *Zool. Anz.* **58**, 108—113 (1924).
- Les Nématodes libres des mers septentrionalis appartenant à la famille des *Enoplidae*. *Arch. Naturgesch.* **91** (1925, erschienen 1927), A 6, 1—216. (pl. 1—7) (1927).
- Les Nématodes libres de la baie de la Neva et de l'extrémité orientale du Golfe de Finlande. Première partie. *Arch. Hydrobiol.* **20**, 637—699 (1929).
- (Nématodes libres du bassin polaire). *Rep. Exped. Chief Admin. Northern Sea Route Icebraker G. Sedov 1937—1940*, **3**, 158—184 (1946).
- Gerlach, S. A.: Freilebende Nematoden aus Varna an der bulgarischen Küste des Schwarzen Meeres. *Arch. Hydrobiol.* **45**, 193—212 (1951).
- Brasilianische Meeres-Nematoden I. *Bolm. Inst. Oceanogr., S. Paulo* **5**, (1, 2), 3—69 (1954).
- Zur Kenntnis der freilebenden marinen Nematoden von San Salvador. *Z. wiss. Zool.* **158**, 249—303 (1955).
- Die Nematodenfauna der sublitoralen Region in der Kieler Bucht. *Kieler Meeresforsch.* **14**, 64—90 (1958).
- Freilebende Meeresnematoden aus der Gezeitenzone von Spitzbergen. *Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh.* **9**, 109—172 (1965).
- Freilebende Meeres-Nematoden von den Sarso-Inseln (Rotes Meer). *Meteor-Forschungsergeb. D* **2**, 19—43 (1967).
- Hopper, B. E.: Free-living marine nematodes from Biscayne Bay, Florida. II. *Oncholaimidae*: description of five new species and a new genus (*Meyersia*). *Marine Biol.* **1**, 145—152 (1967).

- Hyman, L. H.: The invertebrates: Acanthocephala, Aschelminthes, and Entoprocta. The pseudocoelomate Bilateria, vol. III, 572 pp. (1951).
- Inglis, W. G.: Marine nematodes from Durban, South Africa. Bull. Br. Mus. nat. Hist. Zoology **14**, (4), 81—106 (1966).
- Jägerskiöld, L. A.: Weitere Beiträge zur Kenntnis der Nematoden. K. Svenska Vetensk.-Akad. Handl. **35** (2), 1—80 (1901).
- Kosswig, C.: Zur Phylogenie sogenannter Anpassungsmerkmale bei Höhlentieren. Int. Rev. ges. Hydrobiol. **45** (4), 493—512 (1960).
- Kreis, H. A.: Freilebende marine Nematoden von den Sunda-Inseln. II. Oncholaiminae. Vidensk. Meddr. dansk. naturh. Foren. **93**, 23—69 (1932).
- Oncholaiminae Filipjev 1916 — Eine monographische Studie. Capita Zool. **IV** (5), 271 pp. (1934).
- Marine Nematoda. Zoology Iceland **II** (14), 1—68 (1963).
- Linstow, O. v.: Nematelminthen. Ergebn. Hamburger Magalhaensischen Sammelreise **III**, 8, 22 pp. (1 pl.), (1896).
- The fauna of brackish ponds at Port Canning, Lower Bengal. Part II. A new nematode of the genus *Oncholaimus*. Rec. Indian Mus. **1** (2) (4), 45—46 (1907).
- Man, J. G. de: Anatomische Untersuchungen über freilebende Nordsee-Nematoden. Leipzig, 82 pp. (13 pl.), (1886).
- Über zwei in der feuchten Erde lebende Arten der Gattung *Oncholaimus* DUJ. Tijdschr. ned. dierk. Vereen. **2**, 162—169 (pl. VI), (1889a).
- Espèces et genres nouveaux de nématodes libres de la Mer du Nord et de la Manche. Mém. Soc. zool. Fr. **2**, 1—10 (1889b).
- Troisième note sur les Nématodes libres de la Mer du Nord et de la Manche. Mém. Soc. zool. Fr. **2**, 182—216 (pl. V—VIII), (1889c).
- Quatrième note sur les nématodes ... Mém. Soc. zool. Fr. **3**, 169—194 (pl. III—V), (1890).
- Cinquième note ... Mém. Soc. zool. Fr. **6**, 81—125 (pl. V—VIII), (1893).
- Mawson, P. M.: Free-living Nematodes. Sect. I: Enoploidea from Antarctic Stations. Rep. B.A.N.Z. Antarctic Res. Exp. 1929—1931, **6** (3), 37—74 (1956).
- Marine freelifving nematodes from South Australia. Trans. roy. Soc. S. Aust. **80**, 98—108 (1957).
- Free-living Nematodes. Section II: Additional Enoploidea from Antarctic Stations. Rep. B.A.N.Z. Antarctic Res. Exp. 1929—1931, **6** (13), 291—306 (1958a).
- Free-living Nematodes. Section 3: Enoploidea from subantarctic stations. Rep. B.A.N.Z. Antarctic Res. Exp. 1929—1931, **6** (14), 307—358 (1958b).
- Micoletzky, H.: Weitere Beiträge zur Kenntnis freilebender Nematoden aus Suez. S.-B. Akad. Wiss. Wien **132**, 225—262 (1924).
- Paramonow, A. A.: Die freilebenden Nematoden des Kinburgsees und der angrenzenden Gewässer. Trudy gos. ichtyol. op. Stanzii B **4**, 1 (1929).
- Rachor, E.: Systematische Bemerkungen zur Familie der Oncholaimidae (Nematoda). Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerhaven **12** (im Druck, erscheint 1970).
- Reisinger, E.: Morphologie der Coelenteraten, acoelomaten und pseudocoelomaten Würmer. Fortschr. Zool. **13**, 1—82 (1961).
- Remane, A.: Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. Leipziger Akad. Verlagsges. (1. Aufl. 1952).
- Riemann, F.: Die interstitielle Fauna im Elbe-Aestuar. Verbreitung und Systematik. Arch. Hydrobiol., Suppl. **31** (1/2), 1—279 (1966).
- Romeis, B.: Mikroskopische Technik. München: Oldenbourg-Verlag, 757 pp., (16. Aufl. 1968).
- Saveljev, S.: Zur Kenntnis der freilebenden Nematoden des Kolafjords und des Relictensees Mogilnoje. Trudy imp. S-peterb. Obsch. Estest. **43** (1), 109—126 (1912).

- Schulz, E.: Beiträge zur Kenntnis mariner Nematoden aus der Kieler Bucht. Zool. Jb., Abt. System. Ökol. u. Geogr. **62**, 331—430 (1932).
- Schuurmans Stekhoven, J. H., Adam, W.: The freeliving marine nemas of the Belgian coast. Mém. Mus. r. Hist. nat. Belg. **49**, 1—58 (pl. 1—10), (1931).
- Seurat, L. G.: Histoire naturelle des nématodes de la Berbérie. Première partie. Morphologie, développement, éthologie et affinités des nematodes. Alger. 221 pp. (1920).
- Steinböck, O.: Die Hofsteniiden (Turbellaria acoela). Grundsätzliches zur Evolution der Turbellarien. Z. zool. Syst. Evolut.-Forsch. **4**, 58—195 (1966).
- Steiner, G.: Betrachtungen über die Verwandtschaftsverhältnisse der Rotatorien und Nematoden. Festschr. Zschokke, Basel (**31**), 1—16 (1921).
- Stewart, F. H.: The anatomy of *Oncholaimus vulgaris* Bast. with notes on two parasitic nematodes. Quart. J. micr. Sci. **50**, 101—150 (pl. 7—9), (1906).
- Report on a collection of free-living nematodes from the Chilka Lake on the East coast of India. Rec. Indian Mus. **10**, 245—254 (pl. 30—32), (1914).
- Thun, W. v.: Eine Methode zur Kultivierung der Mikrofauna. Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh. Sonderbd. **2**, 277—280 (1966).
- Autökologische Untersuchungen an freilebenden Nematoden des Brackwassers. Diss. Univ. Kiel, 72 pp. (1968).
- Timm, R. W.: A survey of the marine nematodes of Chesapeake Bay, Maryland. Contr. Chesapeake biol. Lab. **95**, 1—70 (1952).
- Observations on the morphology and histological anatomy of a marine nematode, *Leptosomatum acephalatum* Chitwood 1936, new combination (Enoplidae: Leptosomatinae). Amer. Midl. Nat. **49** (1), 229—248 (1953).
- An abnormality of *Oncholaimus marinus* (Nematoda: Oncholaiminae). Proc. helminth. Soc. Wash. **21** (1), p. 36 (1954).
- Wieser, W.: Free-living marine nematodes. I. Enoploidea. Lunds Univ. Årsskr., N. F. Avd. **2**, **49** (6), 1—155 (1953).
- Free-living nematodes and other small invertebrates of Puget Sound beaches. Univ. Wash. Publ. Biol. **19**, 1—179 (1959).
- , Hopper, B.: Marine nematodes of the East Coast of North America. I. Florida. Bull. Mus. comp. Zool. **135**, 239—344 (1967).
- Wülker, G., Schuurmans Stekhoven, J. H.: Nematoda: Allgemeiner Teil. In: Grimpe u. Wagler, Tierwelt der Nord- und Ostsee **5a**, 1—64 (1933).
- Zur Strassen, O.: Über das röhrenförmige Organ von *Oncholaimus*. Z. wiss. Zool. **58**, 460—474 (1894).

Eike Rachor
 Institut für Meeresforschung
 285 Bremerhaven
 Am Handelshafen 12