Zur Entwicklungsgeschichte des Leberegels (Distomum hepaticum).

Von

Rudolf Leuckart.

Hierzu Tafel VIII.

Bei der Beurtheilung der Entwicklungs- und Lebensgeschichte des Leberegels sind wir bislang auf blosse Analogieschlüsse angewiesen gewesen. Auf Grund derselben hielten wir uns zu der Annahme berechtigt, dass die Embryonen, die in den nach aussen gelangten Eiern unter günstigen Umständen sich entwickeln und nach dem Ausschlüpfen, wie das Creplin 1) schon vor mir 2) beobachtet hat, nach Art der Flimmerinfusorien eine Zeitlang im Wasser umherschwimmen, schliesslich in eine Schnecke einwanderten und in dieser dann zu Keimschläuchen würden, deren Brut in dem definitiven Wirthe wiederum zu Leberegeln heranwüchse. Das gesellige, meist massenhafte Vorkommen der ausgebildeten Parasiten legte weiter noch die Vermuthung nahe, dass diese Brut, statt, wie gewöhnlich bei den verwandten Schmarotzern, in Cercarienform auszuschwärmen und einen neuen Zwischenwirth zu suchen, der die jungen Würmer dann einzeln an den späteren Wirth abliefere, als schwanzlose Distomeen, gleich der Brut des sog. Leucochloridium, an ihrer Bildungsstätte verharren dürfte und mit der den Keimschlauch beherbergenden

¹⁾ Ersch und Gruber's Encyclop. Bd. XXIX S. 328. Nachtrag zum Art. Distoma.

²⁾ Parasiten des Menschen Bd. I. S. 565.

Schnecke gleich in grösserer Menge in den definitiven Träger übergehe.

So ungefähr wird die Lebensgeschichte des Leberegels in unseren neuern helminthologischen Werken dargestellt, und so auch meist in den landwirthschaftlichen Schulen gelehrt. Aber Analogieschlüsse haben bekanntlich keine absolute Beweiskraft, und dieser Umstand macht es denn erklärlich, dass sich, besonders in Kreisen, denen eine specifisch helminthologische Bildung abgeht, gelegentlich Stimmen geltend zu machen suchen, die den hier kurz entwickelten Ansichten eine jede Berechtigung absprechen, und gelegentlich sogar unter dem Scheine eines besseren Verständnisses Alles in Frage stellen, was die moderne Helminthologie, was selbst das helminthologische Experiment uns über die wunderbaren Schicksale der Eingeweidewürmer gelehrt hat. Selbst ein Weltblatt wie die Times hat sich diesen Stimmen nicht verschliessen können und in der Mittwochs-Nummer vom 7. April 1880 u. a. den Aufsatz eines gewissen Dr. John Harley gebracht, der in einer wahrhaft monströsen Form einer solchen Missachtung Ausdruck giebt. Freilich geschah das, so müssen wir hinzufügen, unter dem unmittelbaren Eindrucke der Nachrichten über die furchtbaren Verluste, welche die englischen Schafzüchter während der vorausgegangenen Monate durch die Distomumkrankheit betroffen hatten, über Verluste, gegen welche die ob ihrer Erfolge so viel gepriesene moderne Wissenschaft einstweilen weder Schutz, noch Abhülfe zu bieten vermochte.

Ein Feind, dessen Natur und Position unserer Kenntniss sich entzieht, ist schwer zu bekämpfen. Und als solch ein Feind musste der Leberegel so lange gelten, als seine Schicksale experimentell nicht verfolgt, seine Lebensgeschichte nicht erforscht war. Ein erfahrener und rationeller Landwirth mochte es immerhin für zweckmässig erachten, das erkrankte Vieh vom Weidegange abzuhalten, und es zu hindern, die Eier seiner Parasiten auszustreuen, einen ausgiebigen Erfolg aber konnte er erst dann von seinen Vorsichtsmassregeln erwarten, wenn er mit der Kenntniss des Zwischenwirthes zugleich eine Einsicht in die

Brutstätten der Parasiten und die Infection seiner Heerden gewonnen hatte.

Vor allen Dingen also galt es im Interesse sowohl der Praxis, wie der wissenschaftlichen Erkenntniss, die Frage nach der Beschaffenheit und der Natur dieses Zwischenwirthes zur Lösung zu bringen.

In der Voraussetzung, dass es wirklich eine Schnecke ist, die den Zwischenwirth des Distomum hepaticum abgiebt, kann bei der Feststellung dieses Trägers eine nur geringe Anzahl von Formen in Betracht kommen. Wissen wir doch, dass auf den Faröern, auf denen nach den Beobachtungen von Willemoes-Suhm's das Distomum hepaticum in den Schafen sehr häufig ist, überhaupt nur acht Schnecken leben, vier Nacktschnecken (Arion ater, Ar. cinctus, Limax agrestis, L. marginatus) und vier Gehäuseschnecken (Vitrina pellucida, Hyalina alliaria, Limnaeus pereger und L. truncatulus). Unter diesen acht Schnecken, und vermuthlich den häufigsten derselben, wird also der Zwischenträger zu suchen sein. v. Willemoes-Suhm selbst ist zumeist geneigt, den Limax agrestis, der auf den Faröern die bei Weitem gemeinste und gefährlichste Schnecke sei, auch häufig auf den Schafweiden vorkomme und gewiss oftmals mit dem Grase gefressen werde, für den Zwischenträger zu halten 1), obwohl er denselben bei seinen Untersuchungen (an Ort und Stelle) stets frei von Distomen fand. Rolleston spricht sich 2) bei Gelegenheit der über die Lebensfäule in der "Times" geführten, schon oben erwähnten Discussion gleichfalls zu Gunsten einer Nacktschnecke aus, glaubt aber auf Grund der geographischen Verbreitung, dass nicht der Limax agrestis, sondern der Arion ater (der übrigens richtiger, wie er meint, als A. hortensis bezeichnet werde) als Zwischen-

¹⁾ Schon früher hatte übrigens Moulinié auf die von ihm bei Limax und Helix entdeck ten Keimschläuche mit stummelschwänzigen Cercarien als die muthmasslichen Jugendformen unseres Distomum hingewiesen. (Mém. Inst. Genèv. T. III). Was sich gegen diese Vermuthung sagen lässt, ist bereits 1863 von mir (Parasit. Bd. I S. 570 Anm.) geltend gemacht.

²⁾ Times vom 14. April 1879, sowie Ztschr. für wissenschaftl. Zool. Bd. XXIII S. 339.

träger figurire 1). Die experimentelle Bestätigung dieser Vermuthung, die Rolleston unter Hinweis auf die zu diesem Zwecke von ihm und seinen Schülern unternommenen Züchtungsversuche in nahe Aussicht stellen zu dürfen glaubte, ist freilich ausgeblieben, und wird auch schwerlich jemals geliefert werden, obwohl die Nacktschnecken inzwischen auch von anderer Seite mehrfach (von Küchenmeister und Joseph) der Uebertragung der Distomumkeime verdächtigt sind.

Noch bevor übrigens Rolleston seine Behauptung veröffentlichte, hatte ich bereits auf experimentellem Wege die Ueberzeugung gewonnen, dass es nicht die Nacktschnecken, sondern die schalentragenden kleinen Limnaeen seien, in denen die Flimmerembryonen unseres Distomum sich ansiedeln und entwickeln.

Bei einem Besuche des Dresdener botanischen Gartens fand ich gegen Ende Juli des Jahres 1879 in den dortigen Aquarien die Jugendformen eines kleinen Limnaeus, die ich auf Rossmässler's Angabe hin, dass die betreffende Localität den L. minutus (= L. truncatulus) beherberge, auf diesen letzten zu beziehen mich versucht fühlte. Da ich nun im Laufe des betreffenden Sommers gerade zahlreiche Embryonen von Dist. hepaticum gezüchtet und fast alle mir hier zur Disposition stehenden Schnecken (darunter auch Limnaeus auricularis, L. palustris und L. pereger, allerdings, wie ich hinzufügen muss, stets nur in mehr oder minder erwachsenen Exemplaren) vergebens mit denselben zu inficiren versucht hatte, fasste ich den Entschluss, auch die neue Art zum Experimente heranzuziehen. Zu meiner freudigen Ueberraschung fand ich denn auch schon nach wenigen Tagen eine Anzahl der von mir gesammelten Schnecken mit meinen Embryonen besetzt. Sie hatten in der Athemhöhle, meist nahe der Niere, ihr Quartier aufgeschlagen, und waren zu nackten mehr oder minder kugligen Körpern geworden, die bald vereinzelt, bald auch in grösserer Anzahl, fast klumpenförmig vereinigt, durch eine zarte zellige Umhüllung an dem Athemdeckel befestigt

¹⁾ Zool. Anz. 1880 S. 400.

waren. Ueber die Abstammung der Schmarotzer von den eingewanderten Embryonen konnte kein Zweifel sein. Nicht bloss, dass dieselben den für letztere so charakteristischen Kopfzapfen besassen, sie trugen auch in dessen Nähe noch das frühere Embryonalauge, allerdings nicht mehr in Form eines einfachen x-förmigen Fleckens, sondern als zwei unregelmässig gestaltete schwarze Punkte, deren Beziehungen zu den früher vereinigten zweien Hälften schon durch die verschiedene Weite ihres Abstandes zur Genüge sich kundthat. Aber nicht nur das Aussehen unserer Thiere war ein anderes geworden. Sie hatten auch insofern sich verändert, als ihre Gesammtmasse gegen früher nicht unbeträchtlich zugenommen hatte, und die hellen Zellen, welche den grössten Theil des embryonalen Körperparenchyms bildeten, theilweise in ansehnliche Ballen verwandelt waren, in denen man bei näherer Untersuchung geschlossene Haufen rundlicher Zellen erkannte, wie in einem durchfurchten Eie. Es hatte mit andern Worten bereits eine Weiterentwicklung unserer Parasiten stattgefunden; die früheren Embryonen waren offenbar im Begriffe, zu Keimschläuchen zu werden.

Obwohl nicht alle meine Schnecken inficirt waren, musste ich doch Angesichts der hier geschilderten Zustände zu der Ueberzeugung kommen, dass ich in meinem Limnaeus minutus den wirklichen Zwischenträger des Distomum hepaticum gefunden hatte. Doch die in nur mässiger Zahl gesammelten Versuchsthiere waren rasch durchsucht, und ich war in meinen Beobachtungen nur um Weniges und kaum Wesentliches vorwärts gekommen. Die Parasiten wuchsen, veränderten auch wohl ihre Gestalt in's Längliche, vermehrten die Zahl und Grösse ihrer Keimballen, - doch das war auch nahezu Alles, was weiter zur Beobachtung kam. Zwei Sendungen von Dresden, meist etwas grössere Schnecken, erwiesen sich der Infection nur wenig zugänglich und gingen im Laufe des folgenden Monats, während meiner Abwesenheit von Leipzig, bis auf einige wenige grössere Exemplare zu Grunde. Und diese letzteren ergaben sich bei der Untersuchung als parasitenfrei.

Da inzwischen auch mein Zuchtmaterial vollständig

verbraucht war, musste ich mich einstweilen mit dem gewonnenen Resultate begnügen. Versprach dasselbe doch in weiterem Verfolge die Frage, die mich schon so oft und so lange beschäftigt hatte, zu einem befriedigenden Abschlusse zu führen.

In diesem Sinne äusserte ich mich auch gelegentlich gegen befreundete Fachgenossen und Schüler, zumal die letzteren vielfach die Zeugen meiner Funde gewesen waren. Cobbold berichtete darüber - ohne Beachtung zu finden kurz an die Times, und ein mir unbekannter Correspondent an die Oesterreichische landwirthschaftliche Zeitung. Beide Male hiess es, dass es mir gelungen sei, in dem Limnaeus minutus den lange vergebens gesuchten Zwischenträger des berüchtigten Leberegels nachzuweisen.

Es war übrigens nicht das erste Mal, dass der Limnaeus minutus mit unserm Distomum in Beziehung gebracht wurde. Einige Jahre früher hatte bereits Weinland in seinem Werke über die Weichthierfauna der Schwäbischen Alp 1) hervorgehoben, dass er in der Leber des Lim. truncatulus Keimschläuche mit Cercarien aufgefunden habe, die ein feines Stachelkleid besässen und vielleicht um so eher die Jugendformen des Dist. hepaticum abgeben dürften, als sie eine entschiedene Neigung zeigten, an fremden Gegenständen umherzukriechen und daselbst sich zu verkapseln.

Bei wiederholter Untersuchung und Vergleichung der von mir gesammelten Schalen kam mir aber allmählich ein Zweifel, ob dieselben in Wirklichkeit dem Limn. minutus (L. truncatulus) angehörten. Form und Windung schien nicht recht auf die mir vorliegenden authentischen Gehäuse zu passen, und die von mir zu Rathe gezogenen Beschreibungen führten mich immer mehr und bestimmter auf den Limn. pereger hin. Als dann schliesslich auch mein früherer Schüler Kobelt, unser heutiger Rossmässler, in gleichem Sinne sich aussprach, ja die ältesten der eingeschiekten Schalen entschieden als solche von L. pereger in Anspruch nahm, da musste ich natürlich die Ueberzeugung

¹⁾ Stuttgart 1875. S. 101.

gewinnen, dass es der letztere, und nicht Limn. truncatulus gewesen sei, mit dem ich experimentirt hatte. Bei früheren Versuchen hatte sich dieser nun freilich niemals in meinen Aquarien inficiren lassen. Allein ich hatte damals nur mit nahezu vollwüchsigen Thieren experimentirt, während die Dresdener Exemplare sämmtlich noch Jugendformen waren und zum Theil erst vor Kurzem das Ei verlassen hatten. Ich glaubte mich auch der Thatsache zu erinnern, dass die mit Keimschläuchen besetzten Thiere vornehmlich den kleinern und jüngern Exemplaren angehört hatten, und machte mich zugleich im Hinblick auf gewisse andere, wenn auch zunächst nur den Wirbelthieren entnommene Erfahrungen mit der Zeit immer mehr mit dem Gedanken vertraut, dass auch im vorliegenden Falle die Jugendformen weit sicherer und leichter sich inficiren liessen, als die grösseren und ausgewachsenen Thiere. Natürlich, dass alsbald der Entschluss gefasst wurde, die eventuelle Berechtigung der Vermuthung durch das Experiment zu prüfen.

Doch die Gelegenheit dazu sollte länger auf sich warten lassen, als ich erhoffte.

Der Sommer 1880 verging, ohne dass ich in der Lage war, meine Experimente fortzusetzen. Ich erhielt allerdings durch die freundliche Theilnahme des Herrn Dr. Meisner in Dresden, der mich auch früher schon mehrfach durch Zusendung helminthologischen Untersuchungsmateriales unterstützt hatte, ein Paar mit Distomum besetzte Lebern, aber sie lieferten mir nur spärliches Zuchtmaterial. Und dieses ging obendrein durch ein Chytridium, das ich schon früher bei meinen Culturen von Distomum und Bothriocephalus als einen gefährlichen Ei-Parasiten kennen gelernt hatte, vollständig zu Grunde.

Erst der vergangene Sommer gestattete mir — Dank der Beihülfe des veterinär-medicinischen Vorstandes des Berliner Viehhofs und insbesondere des Herrn Departementsthierarztes Dr. Pauli — die Wiederaufnahme meiner Experimente. Dieselben haben nicht nur meine Vermuthung bestätigt, dass es nur die jüngeren und jüngsten Exemplare unseres Limnaeus pereger sind, in welche die Embryonen des Leberegels einwandern, während die älteren Schnecken

völlig immun sind, sie haben mich auch sonst in der Erkenntniss der Entwicklungsvorgänge dieses Wurmes um ein Beträchtliches gefördert, und eine Anzahl von Thatsachen enthüllt, die, wie sie in Hinsicht auf die Praxis wichtige Consequenzen haben, so auch auf die Bildungsgeschichte der Distomeen mehrfach neues Licht werfen. War es doch nahezu das erste Mal, dass die Entwicklung eines derartigen Thieres, und namentlich dessen erste Geschichte, zum Gegenstande einer methodisch ausgeführten Experimentaluntersuchung gemacht wurde.

Zu einem vollen Abschlusse haben meine Untersuchungen, wie wir sehen werden, aber auch dieses Mal nicht geführt. Trotzdem aber trage ich keinen Anstand, sie schon in ihrer jetzigen unvollkommenen Form zu veröffentlichen. Theils wegen des praktischen Interesses, welches die Frage nach den Schicksalen unseres Helminthen, materiell vielleicht von allen, die unsere Heerden heimsuchen, des bei Weitem wichtigsten, hat - schätzt man doch die Verluste, welche derselbe herbeiführt, allein für das mittlere Europa jährlich auf viele Millionen - theils auch in der Hoffnung, durch meine Mittheilungen die Theilnahme wenn nicht der landwirthschaftlichen Ministerien 1) und Vereine, so doch wenigstens die der Landwirthe, Veterinärärzte und Zoologen für eine Frage wach zu rufen, die vielleicht nur durch ein thätiges und umfangreiches Zusammenwirken der verschiedensten Kräfte in allseitig befriedigender Form gelöst werden kann.

Bevor ich jedoch zu einer näheren Darlegung meiner Untersuchungen übergehe, darf ich wohl die Frage erörtern, ob denn der Lymn. pereger der einzige Zwischenträger unseres Distomum sei. Die negativen Resultate der früheren

¹⁾ Ich will bei dieser Gelegenheit übrigens dankbar hervorheben, dass das kgl. Sächsische Ministerium des Innern, dasselbe, welches bekanntlich einst die Cestodenversuche Küchenmeister's und Haubner's in liberalster Weise ermöglichte, auch mir alsbald auf meine Vorstellung einen Geldbetrag zur Infection von Schafen mit Distomumbrut zur Disposition gestellt hat. Leider bin ich, wie das weiter unten von mir auseinandergesetzt werden wird, bis jetzt noch nicht in der Lage gewesen, die verwilligten Fonds in Anspruch zu nehmen.

Infectionsversuche können natürlich jetzt, nachdem wir die Unterschiede in der Infectionsfähigkeit der verschiedenen Alterszustände kennen gelernt haben, nicht mehr als entscheidend gelten. Sie müssen unter Rücksichtnahme auf diese neue Thatsache wiederholt werden. So weit ich selbst dazu im Laufe des Sommers im Stande war, habe ich freilich immer nur die alten negativen Ergebnisse erhalten. Physa, Succinea, Planorbis, auch Paludina, Ancylus, Cyclas liessen sich auch in jugendlichen Formen nicht inficiren. Ein Gleiches gilt für Limnaeus auricularis und L. palustris, obwohl ich in den ersten Jugendzuständen des letztern einige Male einen frisch eingewanderten, nach Abstreifen des Flimmerkleides aber rasch abgestorbenen Embryo auffand. Auf Landschnecken habe ich meine Infectionsverhältnisse nicht ausgedehnt. Es fehlte mir dazu an dem geeigneten Materiale. Aber auch für diese glaube ich mit grosser Bestimmtheit die Immunität voraussagen zu dürfen. Und das schon desshalb, weil die Flimmerembryonen, die schon im feuchten Schlamme ihre Beweglichkeit einbüssen und zu Grunde gehen, doch vermuthlich nur ein Wasserthier angehen.

In welchen Verhältnissen wir die Ursachen dieser Erscheinung zu suchen haben, ist einstweilen unbekannt. Zum Theil mögen dieselben in der verschiedenen Beschaffenheit des Thierkörpers, der den Angriffspunkt der Parasiten abgiebt, in gewissen Eigenschaften also des thierischen Gewebes, zu suchen sein. So ist mir bei meinen Untersuchungen u. a. der Umstand aufgefallen, dass das Körperparenchym von Limnaeus pereger, im Gegensatze zu dem des L. palustris, eine ausserordentlich schleimige Beschaffenheit besitzt und desshalb denn auch weit leichter mit fremden Gegenständen in Contact bleibt. Freilich muss ich es unentschieden lassen, ob dieser Umstand bei der Auswahl des Wirthes irgendwie in's Gewicht fällt.

Trotz der hier angezogenen negativen Ergebnisse bin ich übrigens der Meinung, dass neben — und vielleicht sogar vor — unserm Limnaeus pereger in dem schon Anfangs erwähnten L. truncatulus (L. minutus) noch ein zweiter Zwischenwirth für unsern Parasiten existirt. Die Gründe für meine Annahme entnehme ich nicht bloss der Thatsache, dass diese beiden Arten in Bau und Lebensweise einander weit näher stehen, als die übrigen bei uns einheimischen Limnaeen, vor denen sie auch eine viel weitere geographische Verbreitung voraushaben, sondern weiter noch einem später besonders anzuziehenden positiven Befunde, der mich aller Wahrscheinlichkeit nach mit der ausgebildeten Jugendform unseres Distomum bekannt gemacht hat.

Jedenfalls sind bis auf Weiteres diese beiden Arten gleichmässig in's Auge zu fassen, wenn es gilt, die Gefährlichkeit einer Weidestelle zu beurtheilen, und durch Ausrottung der Zwischenträger unsere Heerden gegen die Distomumseuche nach Kräften zu schützen.

Indem ich nach diesen Bemerkungen nun zu dem eigentlichen Gegenstande meiner Darstellung übergehe, es also versuche, die Entwicklungsgeschichte des *Distomum hepaticum*, so weit ich sie bis jetzt erforscht habe, ihren wesentlichen Zügen nach zu schildern, sind es natürlich zunächst die Embryonen, denen wir unsere Aufmerksamkeit zuwenden.

Der Embryo des Leberegels gelangt bekanntlich 1) erst dann zur Ausbildung, wenn die Eier mit dem Kothe der erkrankten Thiere nach Aussen abgelegt sind, und im Wasser resp. dem feuchten Wiesengrunde die günstigen Entwicklungs-Bedingungen gefunden haben. Die Zeit, die darüber verstreicht, wechselt nach der umgebenden Temperatur, dürfte aber nur selten, auch des Sommers, unter vier bis sechs Wochen herabsinken. Vor Mitte und Ende Juni habe ich in meinen Aquarien nur selten ausgebildete Embryonen beobachtet, obgleich dieselben oftmals schon im Spätherbst oder Winter mit Eiern besetzt waren und im geheizten Raume gehalten wurden. Es bedarf einer Temperatur von mindestens 16° R., um die Entwicklung zu unterhalten. Die erste Periode des Ausschlüpfens fällt hiernach so ziemlich mit der ergiebigsten Laichzeit unseres Limnaeus pereger zusammen.

In den Aquarien suchen die Thierchen mit besonderer

¹⁾ Vergl. hiezu Leuckart, Parasiten a. a. O.

Vorliebe die Liehtseite und die obern Wasserschichten, in denen sie sich zu Zeiten, besonders bei reieher Besetzung, in förmlichen Schwärmen ansammeln. Ihre Bewegung ist ausserordentlich rapide, weit schneller, als die der Infusorien, mit denen unsere Thiere sonst leicht verwechselt werden könnten. So lange sie sehwimmen, haben sie (Fig. 1) die Gestalt eines schlanken Kegels von 0,15 mm Länge, so dass sie schon mit unbewaffnetem Auge leicht zu erkennen sind. Und das um so mehr, als sie durch eine gelblich-weisse Färbung scharf gegen ihre Umgebung sich absetzen. Die Basis des Kegels wird beständig nach vorn getragen. Sie bildet eine 0,04 mm breite schwach gewölbte Fläche, die nach hinten kragenförmig übergreift, und im Centrum einen stumpfen flimmerlosen Zapfen trägt, der als ein Tastapparat zu fungiren scheint. Wenn derselbe, wie es gewöhnlich geschieht, nach innen eingezogen wird, dann sieht man die benachbarten Kopfränder kapuzenartig über ihm sich zusammenlegen. Die Flimmerhaare, welche den Körper in uniformer Anordnung bedecken, haben am Kopfe die beträchtliche Länge von 0,01 mm und sind hinten nur wenig kürzer. Sie beginnen ihre Bewegungen erst beim Hervorschlüpfen der Embryonen, in demselben Augenblicke, in welchem sie mit dem umgebenden Wasser in Berührung kommen. So lange die jungen Würmer noch von der Eischale umschlossen sind, bleiben die Haare ruhend, obwohl die Flimmertrichter des Wassergefässsystems schon längst in Thätigkeit sind.

Die hier geschilderte schlanke Kegelform besitzen unsere Thierchen aber nur während der freien Bewegung. Sobald sie auf einen fremden Gegenstand stossen oder sonst gestört werden, ziehen sie sich unter entsprechender Verdickung bis auf zwei Dritttheile der früheren Länge zusammen. Sie erscheinen dann mehr birnförmig, mit schlankerm Hinterkörper und aufgetriebenem Vorderleibe (Fig. 2). Beide Abschnitte sind so ziemlich von gleicher Länge, aber keineswegs bloss, wie wir sehen werden, durch ihre Form von einander verschieden. Daneben lässt sich, wie früher, noch der Kopf mit dem kragenartig übergreifenden Rande als ein besonderer Abschnitt unterscheiden.

Die äussere Begrenzung des Embryonalkörpers wird (Fig. 1) von einer Epidermis oder, wenn man lieber will, von einer Ectodermschicht gebildet, deren Zellen in geschlossener einfacher Lage neben einander liegen und die locomotiven Flimmerhaare tragen. Bei den Embryonen von Dist. cygnoides sollen diese Zellen nach Wagener 1) je nur mit einer einzigen Wimper versehen sein, in unserm Falle aber ist es ein ganzer Wald von Haaren, der denselben aufsitzt. Dafür aber haben diese Zellen eine sehr ansehnliche Grösse. Es gilt das namentlich für die Zellen des Hinterleibes, welche, den Darmzellen gewisser Rhabditiden vergleichbar, zu je zweien den ganzen Körperumfang umfassen und, in zwei Reihen über einander angebracht, niemals mehr als vier an Zahl betragen. Auch die Zellen des Vorderkörpers sind in Querreihen angeordnet, aber kürzer und schmaler, da die Zahl der Reihen vier beträgt, und in jeder Reihe meist wieder vier Zellen neben einander stehen. Nur in der zunächst auf den Kopftheil folgenden Reihe zähle ich deren sechs. Der Kopftheil selbst ist von einer einzigen Zellenreihe umgeben.

Man erkennt diese Zellen am deutlichsten an Präparaten, die man einige Augenblicke der Einwirkung verdunstender Ueberosmiumsäure ausgesetzt hat. Sie erscheinen als sechseckige Platten, die mit ihren Seitenrändern an einander stossen, in den einzelnen Reihen also alterniren, und je einen grossen Kern in sich einschliessen. Da die Zellen eine ziemlich grosse Dicke besitzen, kann man in der Profillage des Thieres auch deren Einfügung deutlich beobachten. Die Ränder sind keilförmig abgeflacht und mittelst einer förmlichen Schuppennaht mit einander vereinigt.

Durch diese Art der Zusammenfügung mag es auch seine Erklärung finden, dass die Zellen sich leicht einzeln von ihrer Unterlage ablösen und den Embryonalleib als eine nackte Masse zurücklassen. An dieser erkennt man auf der Aussenfläche sodann eine cuticulaartige, scharf gezeichnete Grenzschicht, unter der in ganzer Ausdehnung

¹⁾ Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. Bd. IX. S. 86.

eine ziemlich dicke und helle Substanzlage hinzieht, die als Leibeswand zu betrachten ist. Obwohl nämlich den sog. Parenchymwürmern zugehörig, besitzen unsere Thiere doch schon im Embryonalzustande eine Leibeshöhle d. h. einen Innenraum, der sich durch Aussehen und Beschaffenheit deutlich gegen seine Umgebung absetzt. Dass die Inhaltsmassen diesen Raum vollständig füllen und mit den Körperwänden ein scheinbar zusammenhängendes Ganzes bilden, kann unsere Auffassung um so weniger ändern, als die ersteren in Folge ihrer Consistenz- und Lagenverhältnisse eine ziemlich ausgiebige Verschiebung zulassen.

Ihre grösste Dicke erreichen die Körperwände in dem Kopftheile, der desshalb denn auch von allen Körperabschnitten der stärkste ist und seine Grundform am wenigsten verändert. Die zähe und anscheinend auch strukturlose Substanzmasse derselben springt nach Innen sogar wulstartig vor, so dass der Innenraum merklich verengt wird. Am hinteren Rande des Kopfes sind in diese Grundsubstanz die zwei x-förmig vereinigten Augenflecke eingelagert, die keineswegs der äusseren Zellenlage angehören, und desshalb denn auch den Verlust derselben überdauern.

Uebrigens sind die Augenflecke nicht die einzigen Gebilde, welche in der Körperwand sich auffinden lassen. Auch mit Muskelfasern und Wassergefässen ist dieselbe ausgestattet, obwohl die einen, wie die andern weit weniger auffallen, als die Gesichtsorgane.

Was zunächst die Muskeln betrifft, so bilden diese eine dünne, dicht unterhalb der äusseren Cuticularschicht hinziehende Lage zarter Längs- und Ringsfasern, die sich abwechselnd zusammenziehen, und dadurch die oben erwähnten Formveränderungen des Wurmkörpers herbeiführen. Die Ringmuskeln sind am stärksten entwickelt, im Ganzen auch wohl ihrer Wirkung nach die kräftigsten. Man sieht sie schon in Activität, bevor der Embryo geboren ist, zu einer Zeit bereits, in der noch nicht einmal die Augenflecke angelegt sind. Sie erstrecken sich dem Anscheine nach ziemlich gleichmässig über die gesammte Körperfläche, wenn auch anzunehmen ist, dass ihr Verhalten im Kopfende mancherlei Abweichungen darbietet.

Auf die Anwesenheit eines excretorischen Apparates wird man zunächst dadurch aufmerksam, dass man an der vorderen Grenze des Hinterleibes, symmetrisch rechts wie links, die Augenflecke nach oben oder unten gedacht, eine Flimmerstelle entdeckt, die (Fig. 2) der Leibeswand angehört und bei näherer Untersuchung als ein Flimmertrichter erkannt wird, wie er bei den erwachsenen Trematoden (und Cestoden) neuerdings in weiter Verbreitung nachgewiesen wurde. Ich habe dieses Gebilde bereits im Jahre 1863 bei unseren Embryonen aufgefunden und schon damals als Flimmertrichter gedeutet1), es auch im Laufe der Zeit bei den Embryonen zahlreicher anderer Trematoden beobachtet, so dass sein allgemeines Vorkommen kaum zu bezweifeln ist 2). Auffallender Weise sind die Trichter übrigens nicht in allen Zuständen gleich deutlich. sieht sie bald ausgedehnt und mit heller Flüssigkeit gefüllt, in der die flackernde Bewegung der Haare auf das schärfste hervortritt, bald auch zusammengefallen, so dass sie nur mit Mühe sich auffinden lassen. Es sind kurze, schräg nach hinten und innen verlaufende, schliesslich auch etwas erweiterte Röhren, welche sich vorne in einen engen Gang ausziehen, und im Innern, wie mir geschienen, je zwei lebhaft schwingende Haare tragen. Dass diese, wie es Fraipont3) und Pintner4) jüngst beschrieben haben, einer Zelle aufsitzen, welche die Oeffnung des Trichters pfropfenartig verschliesst, habe ich freilich nicht mit Sicherheit beobachten können, allein zu Zeiten hatte ich Bilder, die einer derartigen Auffassung durchaus günstig waren. Jedenfalls ist das Hinterende der Haare fixirt und die hintere Oeffnung der Trichter der Leibeshöhle am meisten angenähert. Die übrigen Theile des excretorischen Apparates markiren sich

¹⁾ Parasiten Bd. I S. 766 (Nachtrag).

²⁾ Die von G. Wagener bei den Trematodenembryonen mehrfach beobachteten "seitlichen Flimmerstellen" sind sonder Zweifel gleichfalls auf unsere Trichter zu beziehen. (In einigen Fällen habe ich übrigens statt zweier Flimmertrichter bei unseren Embryonen deren drei gefunden, indem sich unterhalb des einen derselben, bald rechts bald links noch ein überzähliger entwickelt hatte.)

³⁾ Arch. d. Biologie 1880. Vol. I. p. 415.

⁴⁾ Arbeiten des zool. Inst. in Wien. Bd. III. S. 183.

nur selten in deutlicher Weise. Es sind zwei dünne Canäle, die sich in mehr oder minder geschlängeltem Verlaufe nach hinten in den Körperwänden hinziehen. Ob dieselben, was allerdings sehr wahrscheinlich ist, mit den Ausläufern der Flimmertrichter in Zusammenhang stehen, muss ich unentschieden lassen. Ebenso wenig weiss ich über die Ausmündungsstelle derselben zu sagen, obwohl es mir gelegentlich geschienen hat, als wenn das hintere Leibesende unserer Embryonen einen feinen Porus trage. Flimmerhaare wurden immer nur in den Trichtern aufgefunden, während Wagener angiebt, bei seinen Embryonen mehrfach auch sonst noch Flimmerung gesehen zu haben. Die das Licht scharf brechenden kleinen Körnchen, welche mitunter in ziemlicher Menge der Körperwand, besonders der tieferen Lage derselben, inhäriren, scheinen mit dem excretorischen Apparate keinerlei Beziehung zu haben.

Die von der Leibeswand umschlossenen Inhaltsmassen füllen den Innenraum so vollständig, dass man auf den ersten Blick geneigt ist, dem gesammten Körper unserer Embryonen ein einziges zusammenhängendes Parenchym zu vindiciren. Trotzdem aber lässt sich nicht bloss, wie bemerkt worden, Leibeswand und Inhaltsmasse scharf aus einander halten, sondern letztere auch wieder (Fig. 2) in zwei von einander durchaus verschiedene Theile zerlegen, verschieden sowohl durch Natur und Aussehen, wie durch ihre Lage. Der eine dieser Theile füllt den gesammten Vorderkörper. Er besteht aus einer Körnermasse, die trotz der Abwesenheit einer eigenen Umhüllung allseitig scharf begrenzt ist und sich mit ihrem vorderen konisch verjüngten Theile durch den Kopf hindurch bis in die Nähe des Tastzapfens verfolgen lässt. Ein Vergleich mit den verwandten darmführenden Embryonen (z. B. von Amphistomum subclavatum) lässt kaum einen Zweifel, dass dieses Gebilde einen rudimentären Darm darstellt. Es gleicht demselben - von den Unterschieden der histologischen Structur abgesehen - in einem solchen Grade, dass ich mich lange Zeit versucht fühlte, es auch physiologisch diesem Apparate zur Seite zu setzen, bis mich die Unmöglichkeit, eine Mundöffnung aufzusinden, sowie die Feststellung seiner weitern Schicksale davon überzeugten, dass es in Wirklichkeit nur ein rudimentäres Organ sei. Natürlich kann uns die Abwesenheit distincter Zellen nicht abhalten, die betreffende Masse als ein Endodermgebilde in Anspruch zu nehmen.

Von durchaus anderer Beschaffenheit sind (Fig. 2) die Inhaltsmassen des hinteren Körperabschnittes, die aus deutlichen hellen und scharf gezeichneten Zellen bestehen, welche in dicht gedrängter Menge den Innenraum erfüllen und unter dem Drucke der sich contrahirenden Leibeswände nicht selten nach vorn und hinten sich verschieben. Die Zellen sind 0,009 mm gross und umschliessen in ihrem körnerlosen Protoplasma einen ansehnlichen bläschenförmigen Kern (0,006 mm) mit deutlichem Kernkörperchen. Die Veränderungen, welche später mit diesen Zellen vor sich gehen, lassen über die Natur derselben keinen Zweifel. Sie repräsentiren die erste Anlage der späteren Brut, sind also die Keimzellen unserer Thiere, Gebilde, die keineswegs, wie man das früher meist annahm - nur G. Wagener macht in dieser Beziehung eine Ausnahme 1) - erst nachträglich entstehen, sondern von Anfang an vorhanden sind, und schon zu einer Zeit sich auffinden lassen, in welcher der Embryo noch weit von seiner definitiven Ausbildungentfernt ist.

Die Keimzellen sind also Theilstücke des Embryo, sie sind Embryonalzellen, wie die übrigen, nur dass sie nicht, wie diese, zur Vergrösserung ihres Trägers dienen, sondern, demselben immer mehr sich entfremdend, den Ausgangspunct einer neuen Descendenz abgeben. Wir dürften schwerlich fehlgreifen, wenn wir sie genetisch als Theile (vielleicht die einzigen Theile) des Mesoderms in Anspruch nehmen.

Die Würmchen, welche ich hier beschrieben habe, erinnern in so vieler Hinsicht an die von Giard²) und Mecznikoff³) bei Ophiuren und Turbellarien beobachteten

¹⁾ Vergl. u. a. Zeitschr. für wissensch. Zool. Bd. IX S. 86, wo z. B. bei den Embryonen von Dist. cygnoides ausdrücklich jener eigenthümlichen Zellenhaufen Erwähnug geschieht, aus denen die zweite Generation sich entwickele.

²⁾ Journ. de l'Anat. et Physiol. T. XV p. 449.

³⁾ Zool. Anzeiger Bd. II S. 547 und 618, Ztschr. für wissensch. Zool. Bd. XXXV, S. 282 ff.

Orthonectiden, dass ich kein Bedenken trage, diese merkwürdigen, mehrfach, wie die verwandten Dicyemiden, als Uebergangsformen der Protozoen zu den vielzelligen Organismen betrachteten Schmarotzer unmittelbar an unsere Embryonen anzuknüpfen und der Trematodengruppe zuzuweisen. Dass dieselben niemals über den Embryonalzustand hinaus sich entwickeln, vielmehr Zeitlebens in diesem verharren und durch geschlechtliche Differenzirung der Keimzellen zu männlichen und weiblichen Individuen werden, kann uns in dieser Auffassung um so weniger beirren, als die geschlechtsreifen Entozoen der niedern Thiere, wie ich das an einem andern Orte des Nähern auseinandergesetzt und in seinen Consequenzen dargelegt habe 1), ihrem morphologischen Werthe nach fast sämmtlich auf mehr oder minder weit entwickelte Jugendformen sich zurückführen lassen.

In überzeugender Weise belehrt uns diese Zusammenstellung der Orthonectiden mit Distomumembryonen weiter aber davon, dass die Keimzellen der letzteren nur mit Unrecht als Gebilde betrachtet werden, welche principiell von den weiblichen Geschlechtsproducten verschieden sind. Wenn wir sie trotzdem nach wie vor von letzteren unterscheiden, dann geschieht dies mehr aus Opportunitätsgründen, als in der Absicht, sie damit als morphologisch selbstständige Bildungen zu kennzeichnen.

In dem hier beschriebenen Zustande schwimmen nun die Embryonen unseres Distomum hepaticum umher, um ihre Achse sich drehend, rastlos, Stunden lang und vielleicht noch länger. Fremde Körper, an welche sie anstossen, werden betastet und wieder verlassen, als wenn dieselben den Erwartungen der Wanderer nicht entsprächen. Der Umlauf beginnt von Neuem, bald gerade vorwärts, bald in grösserm oder kleinerm Bogen, nachdem sich der Leib unter fortwährender Flimmerung nach der Seite der Ablenkung zusammengekrümmt hat. Mitunter sieht man den Embryo sogar mit völlig eingekrümmtem Leibe ohne Ortsveränderung um seinen Mittelpunct drehen. Schliesslich

¹⁾ Parasiten 2. Aufl. 1880. Bd. I. S. 149.

aber finden unsere Würmchen ein geeignetes Object, eine Schnecke, in der sie dann bleibend ihren Wohnsitz aufschlagen. In der Regel ist es, wie schon oben bemerkt, die Athemhöhle, in welche sie eindringen, meist bis an's hintere Ende, so weit die räumlichen Verhältnisse es gestatten. Ich habe Schnecken gesehen, die schon nach zweien Tagen 40, 50 und mehr Eindringlinge, meist dicht neben einander gehäuft, in ihrer Athemhöhle beherbergten, während solche im Innern, in der Leber und zwischen den Darmwindungen, wenn überhaupt, stets nur vereinzelt aufgefunden wurden.

Nur einige wenige Male besassen diese Einwanderer noch ihr früheres Aussehen. Sonst hatten sie beständig ihr Flimmerkleid abgeworfen und die Augenflecke getrennt, wenngleich zunächst nur in geringem Abstande. Auch die Gestalt war verändert, indem die Kegelform des Körpers überall einer mehr oder minder gedrungenen Bildung Platz gemacht hatte. In vielen Fällen waren die jungen Parasiten sogar zu einer kugelförmigen Masse zusammengezogen, an der sich die früheren Abschnitte in keinerlei Weise mehr markirten. Die Augenflecke waren meist weit auseinander gerückt. Die jüngsten Einwanderer, solche wenigstens mit noch angenäherten Augen, schlossen sich auch in ihren Gestaltsverhältnissen mehr den früheren Embryonen an. An solchen Exemplaren sah man nicht selten auch noch eine mehr oder minder lebhafte Peristaltik, bisweilen so kräftig und so rasch, dass sie eine merkliche Ortsbewegung zur Folge hatte. Diese Beweglichkeit dürfte es auch erklären, dass unsere Thiere gelegentlich, wie er-wähnt, aus der Athemhöhle ihrer Wirthe in deren Eingeweide überwandern.

Das Abwerfen des Flimmerkleides stellt vermuthlich die erste Veränderung dar, die mit den Eindringlingen vor sich geht. Sie bezeichnet den Eintritt in eine neue Entwicklungsphase, den Beginn des parasitären Lebens. Schon bei frei lebenden Embryonen beobachtet man, wie früher bemerkt, gelegentlich die gleiche Erscheinung. Aber bei diesen ist sie das Signal einer rasch eintretenden Auflösung, denn im Freien folgt dem Abfallen der Flimmerzellen rasch ein Aufplatzen des Leibes, und ein Zerfliessen der Körpermasse. Vermuthlich sind es vorzugsweise die älteren Embryonen, welche auf diese Weise, nach vergeblichem Bemühen, ein passendes Unterkommen zu finden, ihrem Untergange entgegengehen.

Bevor die Ablösung der Flimmerzellen beginnt, macht das Thier einige kräftige peristaltische Bewegungen, die, wie es scheint, eine Lockerung des Zellenkleides zur Folge haben. Es ist das wenigstens daraus zu entnehmen, dass die Schwingungen der Flimmerhaare plötzlich sich verlangsamen und gelegentlich schon vor der Ablösung erlöschen. Darauf folgt eine plötzliche Zusammenziehung, welche den Zusammenhang der Zellen sprengt und diese dann abblättern lässt.

Aehnlich wird es voraussichtiger Weise bei den eingewanderten Embryonen der Fall sein. Auch hier wird das Flimmerkleid vermuthlich durch eine starke Contraction gesprengt und zum Abfallen gebracht. Und das vielleicht um so leichter, als die Embryonen alsbald nach ihrer Einwanderung stark zu wachsen beginnen, so dass sie schon am zweiten Tage zu Körpern von 0,2-0,3 mm geworden sind. Die Form, welche sie dabei annehmen, zeigt manchen Wechsel, doch lässt sich das hintere Körperende häufig, namentlich bei den mehr gestreckten Individuen (Fig. 3), schon bei oberflächlicher Betrachtung durch seine schlankere Bildung unterscheiden. Am Kopfende sieht man in der Nähe der jetzt weit abstehenden und nicht selten auch stark in der Längsrichtung verschobenen Augen immer noch das zapfenartige Tastorgan, bald nach innen eingezogen, bald frei hervorragend. Die peristaltischen Zusammenziehungen des Körpers haben nachgelassen und in manchen Fällen - momentan wenigstens - vollständig aufgehört. Aber auch in solchen Fällen zeigen die nach wie vor flackernden Flimmertrichter, dass das Leben keineswegs erloschen ist.

Sobald die Thiere zur völligen Ruhe gekommen sind, scheiden sie auf ihrer Aussenfläche eine dünne Lage heller cuticularer Substanz aus, welche dem Körper aufliegt und eine Art Cyste darstellt, die man um so leichter für einen

integrirenden Theil des Körpers halten könnte, als sie sich den Contractionen und Formveränderungen des Wurmes vollständig anpasst. Dazu kommt dann äusserlich noch das lockere Zellengewebe, welches die Parasiten an ihrer Lagerstätte befestigt, nach Herkommen und Beschaffenheit aber natürlich dem Wirthe angehört.

Die Grössenzunahme, deren wir bei unseren Würmchen eben gedachten, vertheilt sich übrigens keineswegs in gleicher Weise über die einzelnen Körpertheile und Organe. Sie betrifft vielmehr vorzugsweise, wenn nicht ausschliesslich, die Masse der Keimzellen, welche einzeln, die einen rascher, die anderen weniger rasch, wachsen und durch mehrfach wiederholte Theilung allmählich zu grossen und immerfort sich vergrössernden Zellenhaufen werden. In der Regel sind es zunächst die vorderen oder doch wenigstens einige der vorderen Keimzellen, welche diese Umwandlung eingehen (Fig. 3). Gleichzeitig wird die Lagerung derselben im Innern des Embryonalkörpers durch das beträchtliche Massenwachsthum verändert. Der hintere, früher ausschliesslich mit ihnen gefüllte Leibesabschnitt reicht nicht mehr aus, dieselben zu fassen, zumal er in der Regel, wie erwähnt, der weniger nachgiebige ist. Die Zellen und Ballen drängen nach vorn, immer weiter und immer stärker, je mehr sie sich vergrössern. Das Darmrudiment ist ausser Stande, dem Andrange zu widerstehen. Es wird (Fig. 3) nach vorne verschoben und verbreitet sich scheiben- oder kappenartig in unregelmässiger Form über die Innenfläche des sich allmählich stark ausweitenden Kopfendes. Die Leibeswand wird gedehnt, hier oder dort, je nach den Verhältnissen, buckelförmig aufgetrieben; die Lage der Augenflecken so oder anders gestaltet. Die Menge der schon früher vorhandenen stark das Licht brechenden Körner nimmt um ein Beträchtliches zu. Man sieht sie nicht selten gruppenweise vereinigt und unter dem Drucke der sich gelegentlich immer noch zusammenziehenden Körperwände mit den Keimballen langsam auf- und abschieben.

Es sind übrigens keineswegs alle Keimzellen, welche zur Theilung und Weiterentwicklung gelangen. Ein grosser

Theil derselben bleibt vielmehr in seinem früheren Zustande. Selbst von den Keimballen scheinen manche auf diesem oder jenem Stadium Wachsthum und Metamorphose einzustellen. Nur selten geht die Zahl der Ballen über 12 und 15 hinaus, und bisweilen zählt man deren sogar nur 8–10 jedenfalls nur ein kleiner Bruchtheil der ursprünglich vorhandenen Keimzellen, deren Menge man doch immerhin auf 30–40 zu veranschlagen das Recht hat.

Aber nicht bloss einzelne Keimzellen, auch ihre Träger, die jungen Keimschläuche, gehen während der ersten Tage ihres parasitischen Lebens in Menge zu Grunde. Es gilt das, wie es scheint, namentlich für jene, die schon frühe in Kugelform sich zusammenzogen. Sie verlieren sehr bald ihre Beweglichkeit, oft schon zu einer Zeit, in der die Keimzellen eben sich theilen, und verschrumpfen dann ziemlich rasch zu einem Substanzhaufen, in dem man nur noch wenige Spuren der früheren Organisation vorfindet.

Andererseits hat es aber auch den Anschein, als wenn unsere Keimschläuche, besonders solche, welche stärker in die Länge wuchsen, die Fähigkeit der Theilung besässen. Man trifft wenigstens mitunter auf Exemplare, deren hinteres Leibesende in mehr oder minder grossem Umfange durch eine tiefe Strictur gegen den übrigen Körper abgesetzt ist, und zwar so vollständig, dass die Inhaltsmassen desselben, Keimzellen und Ballen verschiedener Grösse, von den übrigen völlig abgesackt sind. Und daneben stösst man auf Schläuche, bei denen das hintere Ende in einen unregelmässig gezackten Zapfen ausläuft, der immerhin eine Rissstelle repräsentiren könnte. Allerdings sind es gewöhnlich nur die grösseren, weiter entwickelten Keimschläuche, welche solche Bildungen aufweisen, allein das ändert natürlich an der Sachlage nicht das Geringste. Es ist im Gegentheil zu vermuthen, dass eine derartige Theilung, wenn sie überhaupt stattfindet, bei den grössern und stärker gedehnten älteren Formen weit leichter eintritt, als auf den früheren Stadien. So viel ist jedenfalls unschwer zu constatiren, dass die Grössenzunahme unserer Parasiten eine weniger active, als passive Erscheinung darstellt. Sie ist die Folge des stetigen und massenhaften

Wachsthums der im Innern vorhandenen Keimballen, die immer mehr und stärker auf die Aussenwände drücken und unsere Parasiten schon nach wenigen Tagen in ansehnliche Schläuche von 0,6-0,8 mm verwandeln, welche je nach Anordnung und Lagerung der grösseren Keime bald mehr in die Länge gestreckt, bald auch sehr unregelmässig geformt sind. Die Körperwände sind eher dünner, als dicker geworden, und haben ihre Contractionsfähigkeit zum grossen Theil eingebüsst. Die Flimmertrichter lassen sich nicht mehr nachweisen, und selbst die Augen entziehen sich in vielen Fällen der Beobachtung. Ebenso hat der in der Nachbarschaft der letzteren angehäufte Körnerhaufen, der Ueberrest des rudimentären Darmes, seinen früheren Zusammenhang verloren (Fig. 4) und sich in eine diffuse Masse aufgelöst, die theils noch der Wand anliegt, theils auch zwischen den Keimballen vertheilt ist. Unter den letzteren haben nur noch die kleineren ihre frühere Kugelform beibehalten. Sind dieselben bis 0,09 mm herangewachsen, dann beginnen sie sich zu strecken, bis sie schliesslich zu ansehnlichen Schläuchen werden, welche sich durch eine specifische innere und äussere Organisation als selbständige Geschöpfe zu erkennen geben. Die ungleiche Ausbildung der Keime, auf die wir schon bei einer früheren Gelegenheit hinwiesen, manifestirt sich auf diesem Stadium noch deutlicher als früher, so dass man neben zahlreichen Schläuchen jüngerer Entwicklungsstufen in der Regel nur einen einzigen antrifft (Fig. 5), der seine volle Reife erlangt hat. Dieser eine aber besitzt dafür oftmals eine so ansehnliche Grösse, dass er den mütterlichen Körper fast in ganzer Länge durchsetzt.

Als ich nach Verlauf von etwa acht Tagen zum ersten Male die Keimlinge deutlich als selbständige Geschöpfe erkannte, da glaubte ich nicht anders, als dass es die junge Distomumbrut sei, die sich im Innern der Sporocyste entwickelt habe. Um so grösser aber war mein Erstaunen, als ich mich überzeugen musste, dass die junge Brut keine Distomeen, sondern Redien darstellte.

Bisher war man wohl ziemlich allgemein der Ansicht, dass die Redien direct aus den flimmernden Embryonen hervorgingen, sich also als das Product einer Metamorphose, und nicht einer Fortpflanzung entwickelten. Der einzige Fall freilich, in dem bis jetzt das Herkommen einer Redie zur Beobachtung gelangt war, der von v. Siebold beobachtete Fall des Monostomum mutabile 1), schloss die Vermuthung nicht aus, dass die Redie durch einen Zeugungsprocess im Innern des Embryo entstanden sei, aber das frühzeitige, der Entwicklung des Embryo alsbald nachfolgende Auftreten 2), sowie die Einzahl und die Grösse des Sprösslings schienen doch andererseits dafür zu sprechen, dass es sich hier um ein Beispiel jener eigenthümlichen Metamorphose handle, die wir bei den Echinodermen, Nemertinen (Pilidium), Echinorhynchen u. a. inzwischen näher kennen gelernt haben 3).

Die hier mitgetheilten Beobachtungen lassen die Deutung dieses Vorganges nicht länger zweifelhaft erscheinen. Die Redien entstehen aus Keimzellen, und das nicht bloss bei Dist. hepaticum, sondern auch bei Monostomum mutabile, nur dass deren Entwicklung hier viel früher, schon vor der Geburt des Embryo, bald nach dessen Bildung anhebt, und immer nur — wohl im Zusammenhang mit den unbedeutenden Grössenverhältnissen des Mutterthieres — auf die Production eines einzigen Keimlings beschränkt bleibt.

Die von G. Wagener beschriebene merkwürdige Vermehrung des Gyrodactylus elegans 4) dürfte, soweit es sich dabei um die Production der in dem Embryo eingeschlossenen Tochter und Enkelin handelt, in derselben

¹⁾ Archiv für Naturgesch. 1835. Th. I. S. 69.

²⁾ Nach Wagener (Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. IX S. 87) bildet sich der Keimschlauch mit dem Embryo sogar zu gleicher Zeit, so dass beide zusammen stets im gleichen Stadium der Entwicklung stehen. v. Siebold lässt den Keimschlauch erst entstehen, nachdem der Embryo bis zu einem gewissen Grade entwickelt ist.

³⁾ So habe ich mich selbst einst ausgesprochen (Parasiten 1. Aufl. Bd. I. S. 492), und ebenso urtheilt auch heute noch Claus (Grundzüge der Zool. 4. Aufl. 1880. S. 397).

⁴⁾ Archiv für Anat. und Physiol. 1880. S. 768.

Weise aufzufassen sein. Dass der Fortpflanzung durch Keimzellen, die natürlich auch hier nichts Anderes sind, als Zellen, welche dem Embryonalkörper schon auf früher Entwicklungsstufe entfremdet wurden - G. Wagener ist geneigt, sie als übrig gebliebene Furchungskugeln zu betrachten - später eine geschlechtliche Vermehrung folgt. indem die auf ungeschlechtlichem Wege entstandenen Thiere succesive geschlechtsreif werden und nach dem Ablegen ihrer Keimlinge befruchtete Eier produciren, kann unser Urtheil über die Natur des betreffenden Vorganges nicht beeinflussen. Es wird durch diesen Umstand nur soviel bewiesen, dass die geschlechtliche und ungeschlechtliche Vermehrung — die Vermehrung durch befruchtete Eier und durch Keimzellen - bei Gyrodactylus nicht scharf aus einander gehalten und namentlich nicht, wie bei den Thieren mit Generationswechsel, über verschiedene Individuen vertheilt ist.

Die Unterschiede, welche in der zeitlichen Entwicklung der Keimzellen zwischen Monostomum mutabile einerseits und unserm Distomum hepaticum andererseits obwalten, werden übrigens dem Anscheine nach durch Zwischenformen ausgeglichen. Bei Amphistomum subclavatum wenigstens sah ich in den so eben ausgeschlüpften Embryonen an Stelle der früher vorhandenen Keimzellen bereits Ballen mit acht und zehn Furchungskugeln 1), Entwicklungsphasen also, welche bei unserm Leberegel immer erst nach der Einwanderung in den Zwischenwirth zur Beobachtung kommen. Und ähnlich mag es sich auch bei den Embryonen anderer Distomeen verhalten.

Ob die Redien übrigens in allen Fällen den hier behaupteten Ursprung aus Keimzellen haben, mit anderen Worten alle eine besondere Generation repräsentiren, lässt

¹⁾ Der Angabe v. Siebold's (vergl. Anat. S. 159), dass er in den Embryonen von Amphistomum subclavatum einen schlauchförmigen Körper habe hindurchschimmern sehen, der möglichenfalls ein Keimschlauch gewesen sei, wie bei Monostomum, liegt sonder Zweifel ein Irrthum (wahrscheinlich eine Verwechslung mit dem auf der Spitze des Kopfendes - des v. Siebold'schen Sangrüssels ausmündenden Darmes) zu Grunde.

sich natürlich nicht mit Bestimmtheit behaupten. Wagener macht darauf aufmerksam, dass der eben erwähnte Embryo von Amphistomum (Diplodiscus) bis auf das abfallende Wimperkleid und die Form des Schlundkopfes genau mit der zugehörigen Redie übereinstimme 1); er scheint demnach anzunchmen, dass sich der erstere direct in den Keimschlauch umbilde. Die Möglickeit eines solchen Verhaltens müssen wir allerdings zugeben, zumal wir im Laufe der Zeit zahlreiche Fälle kennen gelernt haben, in denen Metagenese und Metamorphose einander bei verwandten Formen vertreten, aber einstweilen, glaube ich, haben wir bis zum erbrachten Beweise dieser Möglichkeit nur einen theoretischen Werth zuzugestehen. Und das um so mehr, als nach Wagener's Untersuchungen auch der bewimperte Embryo von Distomum cygnoides, einer Form, die nicht aus Redien, sondern aus Sporocysten hervorgeht, welche darmlos sind, wie die zugehörigen Embryonen, statt sich direct (durch Abwerfen des Flimmerkleides) in den Keimschlauch zu verwandeln, diesen gleichfalls in mehrfacher Anzahl auf endogenem Wege, wie wir es für unsere Redien nachgewiesen haben, aus Keimzellen hervorbringt 2).

Uebrigens muss ich hierzu bemerken, dass Wagener nur für bewimperte Embryonen eine solche Zwischengeneration von Keimschläuchen annimmt. Die bei zahlreichen Distomeen vorkommenden unbewimperten Embryonen — denen ich als neu noch die von Dist. ovocaudatum hinzufügen kann — sollen nach ihm direct (durch Wachsthum, eventuell Verzweigung) zu dem späteren Keimschlauche werden.

Die freien Redien, die ich bei unserm Limnaeus pereger, und zwar zunächst in der Athemhöhle, auffand, besassen im mässig contrahirten Zustande gewöhnlich eine Länge von 0,4-0,7 mm. Einzelne waren auch grösser, bis zu 1 mm. Freilich geben diese Grössenunterschiede kein absolutes Maass für das Alter und den Entwicklungs-

¹⁾ Zeitschr. für wissensch. Zoologie. Bd. IX. S. 88.

²⁾ Beiträge zur Entwicklungsgesch. der Eingeweidewürmer, in den Harlemer Naturkund. Verhandlingen Deel XIII pag. 29-45.

grad der Parasiten, denn die Würmchen besitzen Anfangs ein ansehnliches Contractionsvermögen, in Folge dessen sie bald beträchtlich sich strecken, bald auch stark sich zusammenziehen, und kriechend sowohl, wie schlängelnd mit unerwarteter Schnelligkeit sich bewegen. Wo kleinere Redien mir entgegentraten — und ich habe Schnecken, welche erst 16 - 20 Tage vorher inficirt waren, und zum Theil kaum die Grösse von 2-3 mm besassen, nicht selten mit mehreren Dutzend Redien verschiedener Grösse angetroffen - da waren dieselben meist wohl erst bei der Präparation frei geworden. Jedenfalls werden die Keimschläuche mit der Zeit so leicht verletzlich, dass es nur einer geringen Zerrung bedarf, sie zum Reissen zu bringen. Eine besondere Oeffnung zum Austritte der reifen Redien giebt es nicht; dieselben werden sonder Zweifel einzeln durch die Leibeswand ihrer Mutterthiere hindurchbrechen.

Der walzenförmige Leib zeigt, wie bei der grössern Menge der Redien, drei auf einander folgende Abschnitte, einen Kopftheil, ein Mittelstück und ein Schwanzende (Fig. 6). Die ersten zwei Theile sind durch einen vorspringenden Ringwulst, der den Körper kragenartig umgiebt, scharf gegen einander abgesetzt, während das Mittelstück hinten durch zwei kurze und stumpfe Zapfen begrenzt wird, die sich auf eine Ausstülpung der Leibeswand zurückführen lassen, aber nicht seitlich stehen, wie das meist dargestellt wird, sondern der einen - sagen wir ventralen - Körperfläche angehören. Das hintere Leibesende, der schlankeste und in der Regel auch kürzeste Abschnitt des Wurmkörpers, besitzt eine stumpfe Kegelform. Auch der Kopftheil präsentirt sich gewöhnlich als ein kegelförmiger Aufsatz, aber Länge, Dicke und Haltung desselben zeigen viele Verschiedenheiten, die um so auffallender sind, als die übrigen Körperabschnitte eine grosse Formbeständigkeit besitzen. Es hängt das damit zusammen, dass der Kopftheil der bei Weitem beweglichste Abschnitt des gesammten Leihes ist, der nicht bloss bei der Nahrungsaufnahme, sondern auch bei der Ortsbewegung eine wichtige Rolle spielt. Er besitzt für diese Leistungen sogar einen eignen Fixationsapparat, denn die Lippen, welche die Mundöffnung umgeben und das vordere Segment des Schlundkopfes in Form eines Ringwulstes bedecken, haben die Fähigkeit, sich nach aussen hervorzuwölben und scheibenartig auszubreiten, so dass das Vorderende des Wurmes dann einen förmlichen Saugnapf darstellt, der eine um so grössere Brauchbarkeit besitzt, als seine Aussenfläche dicht mit microscopischen Wärzehen und Höckerchen besetzt ist. Man trifft nicht selten auf Würmer, welche mit Hülfe dieses Mundnapfes den Organen ihres Wirthes, namentlich dem Darme, anhängen, und die Pumpkraft ihres Pharynx so direct auf die Gewebselemente wirken lassen, dass diese zerreissen und in Gestalt eines feinkörnigen Detritus in den Darmkanal übertreten. In anderen Fällen fixiren sich die Würmer mit dem Mundnapfe, nachdem sie vorher den Kopftheil möglichst gestreckt haben, um dann den übrigen Leib nachzuziehen und sich kriechend zu bewegen. Die zapfenartigen Auswüchse der Schwanzbasis erweisen sich dabei als Einrichtungen, welche, den Fussstummeln gewisser Insectenlarven vergleichbar, das Ausgleiten nach hinten verhindern.

Die Organisation unserer Redien zeigt in anatomischer sowohl, wie histologischer Hinsicht eine grosse Aehnlichkeit mit jener der Embryonen, nur dass die einzelnen Züge weit schärfer und charakteristischer hervortreten. Die Beschaffenheit der Leibeswand und der den Innenraum erfüllenden Organe, die Muskulatur, das Wassergefässsystem mit seinen Flimmertrichtern, Darm und Keimstock — das Alles erinnert an die Verhältnisse, welche wir oben beschrieben haben. Die stärkere Individualisirung der Organe und die bessere Ausprägung der Elementartheile entspricht der beträchtlichen Körpergrösse und einer gesteigerten Leistung.

Nach Aussen wird die Leibeswand von einer Cuticula begrenzt, an die auch hier wieder zunächst ein System von muskulösen Längs- und Ringsfasern in einfacher Schicht sich anschliesst. Auf diese folgt nach innen sodann, die Leibeswände vervollständigend, eine Lage grosser Kernzellen, die für gewöhnlich eine feinkörnige Beschaffenheit haben, unter Umständen aber auch mehr blasenartig

Zur Entwicklungsgesch. des Leberegels (Distomum hepaticum). 107

sich auftreiben. Sie vertreten offenbar die anscheinend structurlose Substanzlage, welche wir in der Körperwand der Embryonen vorfanden, und stehen mit den aufliegenden Fibrillen vielleicht in einer ähnlichen Beziehung, wie wir das durch die Gebrüder Hertwig u. A. für die Ausläufer der sog. Neuromuskelzellen kennen gelernt haben.

Der den Kopfzapfen hinten umfassende Ringwulst ist trotz seiner feinkörnigen Beschaffenheit ausschliesslich euticularen Ursprungs. Er repräsentirt eine Art Skeletgürtel, der den durch zahlreiche und kräftige Muskelfasern vertretenen Retractoren des Kopfes und Pharynx zum festen Ansatzpuncte dient (Fig. 6). Diese mechanische Bedeutung erklärt auch die sonst kaum motivirte Consistenz, in welcher das betreffende Gebilde bei den Redien gefunden wird 1). Von einer Geburtsöffnung, wie sie nach de la Valette bei zahlreichen Arten unterhalb des Skeletgürtels existirt und nach Wagener sogar bisweilen schon den Embryonen zukommt 2), habe ich bei unserm Dist. hepaticum niemals eine Spur gefunden.

In Betreff des excretorischen Apparates kann ich mich kurz fassen, da das, was ich darüber beobachten konnte, mit dem oben beschriebenen Verhalten der Embryonen vollständig übereinstimmt. Die Flimmertrichter, die auch hier für gewöhnlich in zweifacher Anzahl sich vorfinden, aber nur selten in voller Schärfe sich präsentiren, liegen (Fig. 6) in kurzer Entfernung vor den zwei Fussstummeln, mit ihrer Endöffnung, wie früher, nach hinten gerichtet. Der Verlauf der secretorischen Kanäle ist nur selten eine längere Strecke zu verfolgen — in vielen Fällen sucht man nach ihnen überhaupt vergebens — und die Ausmündung entzieht sich der Beobachtung.

Wenn wir für unsere Redien oben im Gegensatze zu den Embryonen eine stärkere Individualisirung der Organe

¹⁾ Nach de la Valette giebt es übrigens auch Redien, bei denen dieser Apparat durch vier kreuzweise gestellte Hervorragungen vertreten ist. Symbolae ad Trematodum evolutionis historiam 1855. Tab. I Fig. 12.

²⁾ Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. IX. S. 88. Tab. V. Fig. 40".

in Anspruch genommen haben, so passt das wohl für kein Gebilde in höherem Grade, als für den Darmapparat. Bei den Embryonen verkümmert, besitzt derselbe bei unsern Redien, wenigstens den jugendlichen Redien, eine so ansehnliche Entwicklung, dass er schon bei oberflächlichster Betrachtung in die Augen fällt (Fig. 6). Ein gerader und weiter Canal von gelblicher Farbe durchzieht er den bei Weitem grössten Theil der Leibeshöhle bis zur Basis des Schwanzanhanges, in der er, bald früher, bald später — ich habe einzelne Exemplare gesehen, in denen derselbe fast bis zur Schwanzspitze hinreichte — mit abgerundetem blinden Ende aufhört. Nach vorn lässt sich der Darm bis in den Kopfanhang hinein verfolgen, bis zum Schlundkopf, der die Form eines kugligen Körpers (von 0,04 mm, bei grösseren Exemplaren auch mehr) besitzt und seiner Hauptmasse nach aus radiär verlaufenden Muskelfasern besteht (Fig. 6). Unter dem Zuge dieser Fasern sieht man den canalförmigen Innenraum von Zeit zu Zeit sich erweitern und mit einer Inhaltsmasse sich füllen, die dann nach hinten in das Darmlumen übertritt. Der Füllungsgrad dieses letzteren zeigt manche Verschiedenheiten: man beobachtet den Darm bald stark geweitet, bald auch zusammengefallen, so dass die Wandungen sich berühren. ersterm Falle ist die Inhaltsmasse gewöhnlich mehr flüssig, aber reich an feinern und gröbern, zum Theil stark lichtbrechenden Körnern. Die Wand wird von ziemlich ansehnlichen Kernzellen gebildet, die, mehr oder minder stark abgeflacht, in einfacher Schicht einer dünnen und structurlosen Tunica propria aufliegen.

An der Verbindungsstelle mit dem Schlundkopfe ist der Darm halsartig eingeschnürt und jederseits von einer Zellenmasse umgeben, die sich deutlich gegen die übrigen Körpertheile absetzt und wohl mit vollem Rechte als ein Ganglienapparat in Anspruch genommen werden darf.

Der übrige Inhalt des Kopfzapfens wird von dem schon oben erwähnten Retractor gebildet, der mit seinen Fasern den vorderen Darmabschnitt schirmartig umfasst und schliesslich sich an die gürtelförmige Cuticularverdickung ansetzt (Fig. 6).

Ganz anders aber verhält sich in dieser Hinsicht der tibrige Wurmleib, dessen Innenraum in ganzer Ausdehnung, soweit der Darm ihn nicht für sich in Anspruch nimmt, mit Keimzellen und Keimballen gefüllt ist (Fig. 6), die vollständig mit jenen übereinstimmen, welche wir in den Embryonen und Sporocysten oben kennen gelernt haben. Schon die kleinsten Redien enthalten diese Gebilde in reichlicher Menge, so dass die Annahme einer nachträglichen Bildung von der Körperwand aus, wie man sie früher annahm und auch direct beobachtet zu haben glaubte, in keiner Weise gerechtfertigt ist. Man findet dieselben je nach den Contractionszuständen der Leibeswand bald hier, bald dort in grosser Masse zusammengehäuft, bald mehr im Schwanzanhange, bald mehr im Mittelkörper, nicht selten auch in den Fussstummeln, die desshalb denn auch in ihren Grössenverhältnissen manche Verschiedenheiten darbieten. Selbst unter den Augen des Beobachters verändern die Ballen in Folge einer localen Zusammenziehung nicht selten ihre Lage, indem sie bald hierhin, bald dorthin abfliessen und die in wechselnder Menge zwischen ihnen eingelagerten fettartig glänzenden Körner mit sich fortreissen.

Die Grösse und Entwicklung dieser Keime richtet sich nach dem Alter oder, wenn man lieber will, den Grössenverhältnissen der Redien. Nur in den seltensten Fällen trifft man (ausserhalb der Sporocysten) auf Exemplare, deren Keime sämmtlich noch als einfache Zellen erscheinen. Einzelne derselben, vornehmlich wiederum solche, die der vorderen Körperhälfte angehören, sind gewöhnlich schon in Zellenballen verwandelt und zu einer ansehnlichen Grösse herangewachsen. Natürlich, dass unter dem wachsenden Drucke dieser Inhaltsmassen auch das Mutterthier an Grösse zunimmt. Ein so auffallender und unregelmässiger Formenwechsel freilich, wie er bei den Sporocysten in Folge der Keimentwicklung stattfindet, lässt sich bei unsern Redien nicht beobachten. Der kräftige Bau der Körperwände bietet dem Andrange der Keime einen hinreichenden Widerstand, und macht es möglich, dass unsere Parasiten die frühere Form im Wesentlichen behalten. Nur der Darm verändert sich unter dem

Drucke der ihn umgebenden Ballen. Nicht bloss, dass er an dem Grössenwachsthum des Körpers keinen Antheil nimmt und desshalb denn auch dem Anscheine nach immer mehr sich verkürzt, je länger die Redie auswächst, auch die Weite desselben wird geringer und der Darminhalt immer spärlicher.

In der hier kurz geschilderten Weise sind die Redien bereits zu einer Zeit organisirt, in der sie nicht mehr als 0,2 mm messen (Fig. 5). Leibeswand, Darmapparat und Keimzellen, das Alles trägt im Wesentlichen schon die spätere Bildung, nur dass die letztern an Grösse zurückstehen, der Darm aber dafür um so mehr hervortritt. Die äussere Gestalt des Keimes ist um diese Zeit freilich einfacher, als später, denn der gesammte Leib erscheint unter der Form eines ziemlich gedrungenen Ovoids, dessen beide Enden ziemlich gleichmässig gerundet sind. Erst bei näherer Betrachtung erkennt man in einiger Entfernung vor der Körpermitte eine schmale Cuticularerhebung, die ringförmig den an dieser Stelle gewöhnlich etwas eingeschnürten Leib umfasst, die Anlage also des späteren Kopfgürtels, und hinten, kurz vor dem schwach conisch zugespitzten Schwanzende zwei leichte buckelförmige Auftreibungen, die später in die Fussstummel auswachsen. Die hintere Hälfte des Wurmkörpers ist hiernach also diejenige, die am spätesten - vielleicht gleichfalls erst in Folge der immer stärker schwellenden Keimzellen — zu ihrer definitiven Grösse und Gestaltung auswächst.

Die eigentliche Embryonalentwicklung der Redien ist bisher nicht eingehend von mir verfolgt worden. Aber so viel glaube ich behaupten zu dürfen, dass auch bei unsern Trematoden ein gastrulaartiges Stadium vorkommt. Keimballen, die etwa 0,09 mm lang sind (0,08 mm breit), und auf den ersten Blick einen völlig homogenen Zellenhaufen darstellen, zeigen bei näherer Untersuchung eine regelmässige Anordnung ihrer Zellen, in Folge deren sich die scheinbar ungeordnete Masse in zwei über einander liegende einfache Schichten auflöst (Fig. 5). In der Achse des Ballens, im Innern also der innern Zellenlage, verläuft ein fadenartig dünner Hohlraum, der an dem einen Pole sich

öffnet. Es ist die erste Andeutung des späteren Darmlumens, falls anders die Deutung, welche ich dem Bilde gebe, die richtge ist. Die innere Zellenlage würde somit als Endoderm, die äussere als Ectoderm zu betrachten sein. Aussehen und Beschaffenheit der Zellen zeigt freilich in beiden Schichten kaum merkliche Unterschiede, allein solches darf doch kaum ohne Weiteres gegen meine Auffassung geltend gemacht werden. Später bemerkt man zwischen diesen beiden Lagen noch weitere Zellen, die sich ziemlich rasch vermehren, und schliesslich, während der Ausbildung der Leibeswand und des Darmes, die Keimzellen liefern. Ich brauche kaum hervorzuheben, dass diese Zellen das Mesoderm unserer Würmer darstellen, die Deutung also, welche wir den Keimzellen bei den Embryonen gegeben haben, völlig zutrifft. Der Schlundkopf entwickelt sich erst später, wenn die Würmchen etwa 0,15 mm messen (Fig. 5) und zwar unter der Form eines Zellenringes, der dem Anscheine nach von dem Ectoderm nach innen einwächst.

Leider hat es mir nicht gelingen wollen, in ähnlicher Weise auch die Entwicklung der in den Redien vorhandenen Keimballen zu verfolgen. Selbst die von ihnen aufgeammten Distomeen sind mir unbekannt geblieben, denn die Hunderte von Schnecken, die ich in meinen Aquarien inficirt habe, und zu verschiedenen Zeiten inficirt habe, sind zu meinem grossen Leidwesen sämmtlich zu Grunde gegangen, bevor ihre Keimballen zur weiteren Ausbildung kamen. Wohl fand ich gelegentlich Redien mit 0,06—0,08 mm grossen Keimballen im Innern, die schon anfingen, ihre Kugelform zu verlieren — aber keine einzige, die mir ein weiteres Stadium gezeigt hat. Schon in der zweiten Woche nach der Infection begannen meine Schnecken zu sterben, und die vierte Woche hat keine überlebt, wenigstens keine der inficirten. Die Frage nach den Ursachen dieser Erscheinung muss ich unbeantwortet lassen, obwohl die Vermuthung nahe liegt, dass die Masseneinwanderung der Embryonen, die in meinen Aquarien stattfand, auf den Gesundheitszustand der Versuchsthiere einen verhängnissvollen Einfluss ausübte. Andererseits muss ich übrigens

hinzufügen, dass die Aufzucht des Limn. pereger in künstlich hergerichteten Aquarien keineswegs so leicht ist, als es den Anschein hat. Die Jugendformen desselben sind nach meinen Erfahrungen vornehmlich auf den Genuss mikroscopischer Algen angewiesen — die Thiere fressen auch massenhaft Distomumeier, freilich ohne sie zu verdauen und die Embryonen freizugeben — und diese sind in den ad hoc hergerichteten Aquarien nur schwer in hinreichender Menge zu beschaffen. Einen Theil der Schuld mag freilich auch der Umstand haben, dass ich durch eine Badereise meine Untersuchungen gerade zu einer Zeit unterbrechen musste, in der meine Zuchtversuche die grösste Ausdehnung erreicht hatten. Die Aquarien wurden fremder Pflege anvertraut und erwiesen sich bei meiner Rückkehr als verödet.

Wenn ich im nächsten Jahre Gelegenheit finde, meine Versuche wieder aufzunehmen, dann werde ich mich bemühen, die Missstände, mit denen ich dieses Mal zu kämpfen hatte, zu beseitigen. Hoffentlich werde ich dann auch in die Lage kommen, die Lücken zu füllen, die ich einstweilen noch lassen musste.

Uebrigens glaube ich schon jetzt die Redien unseres Leberegels in brutgefülltem, völlig entwickeltem Zustande aufgefunden zu haben, allerdings nicht bei dem Limn. pereger, sondern dem nahe verwandten Limn. truncatulus.

Es ist schon oben erwähnt worden, dass ich meine Versuchsthiere Anfangs für diese letztere Art gehalten habe. Auch später, als ich eines Besseren belehrt wurde, habe ich die Vermuthung nicht aufgegeben, dass dieselbe in gleicher und vielleicht selbst grösserer Häufigkeit, als Limn. pereger, die Jugendformen unseres Leberegels beherberge.

Leider aber sind meine Bemühungen, den Limn. truncatulus lebend zum Zwecke der Untersuchung und des Experiments mir zu verschaffen, lange Zeit ohne Erfolg gewesen. Hier um Leipzig ist derselbe nicht zu finden, und die mehrfach in Aussicht gestellte Beihülfe befreundeter Fachgenossen blieb aus. Erst durch die Freundlichkeit des Herrn Clessin, dem ich dafür auch an diesem Orte

meinen besten Dank sage, kam ich in den Besitz von etwa drei Dutzenden ausgewachsener Exemplare. Sie waren am Ufer des Mains, nahe bei Ochsenfurt, dem Wohnorte des Herrn Clessin, bei niedrigem Wasserstande gesammelt. Obwohl die Schnecke, wie derselbe schreibt, im Mainthale überall verbreitet ist, hängt ihr Auffinden vielfach vom Zufall ab, so dass dieselbe von allen Limnaeen am schwierigsten in grösserer Menge zu beschaffen ist.

Da die Thiere, den Erfahrungen an Limnaeus pereger zufolge, für Infectionsversuche wenig geeignet schienen, auch der Antritt der vorhin erwähnten Reise in Kürze bevorstand, fasste ich, in der Hoffnung, dabei möglichenfalls den weiteren Entwicklungszuständen unseres Distomum zu begegnen, den Entschluss, die Schnecken einfach auf etwa vorhandene Parasiten hin zu untersuchen.

In der That bin ich dabei denn auch auf dreierlei verschiedene Redien gestossen, die sämmtlich mit reifer Trematodenbrut gefüllt waren. Zwei derselben enthielten Cercarien, die dritte aber ein schwanzloses Distomum mit Eigenschaften, die in so vielfacher Hinsicht auf unser Dist. hepaticum hinweisen, dass ich es für erlaubt halte, dasselbe bis auf Weiteres als die vermuthliche Jugendform dieses letzteren in Anspruch zu nehmen. Mein Ausspruch würde noch bestimmter lauten, wenn es mir möglich gewesen wäre, an den zugehörigen Redien Fussstummel aufzufinden, wie solche doch an den von mir gezogenen Jugendformen vorkommen. Doch die Abwesenheit dieser Gebilde ist kein zwingender Grund, die betreffenden Parasiten für eine andere Art zu halten, denn ich habe an dem hinteren Ende derselben oftmals die deutlichsten Spuren einer früher hier stattgefundenen Ablösung aufgefunden und mitunter auch Redien ohne Kopf gesehen, die doch kaum etwas Anderes, als derartige abgetrennte Stücke gewesen sind. Auf Grund dieser Beobachtungen glaube ich annehmen zu dürfen, dass die fragliche Redie vielleicht in Zusammenhang damit, dass ihre Distomumbrut nicht ausschwärmt — beträchtlich in die Länge wächst und in eine Anzahl einzelner Stücke aus einander bricht.

Die Frage nach der Zusammengehörigkeit mit Dist.

hepaticum hätte sich vielleicht durch einen Verfütterungsversuch ausser Zweifel stellen lassen. Aber leider fand ich unter den mir vorliegenden Schnecken nur eine einzige, welche mit unserer Redie besetzt war. Und dieses eine Exemplar musste natürlich für die Untersuchung reservirt bleiben.

Die Keimschläuche, welche die Leber der Schnecke in grösserer Ausdehnung durchwachsen hatten, besassen eine Länge von 1—1,6 mm und eine ziemlich gleichmässige Dicke (0,2 mm). Ihr Inhalt bestand (Fig. 7), von dem Darme abgesehen, ausschliesslich aus jungen Distomeen von 0,42 mm, die dicht verpackt, mit dem Kopfende bald nach vorne, bald nach hinten, meist zu zweien neben einander lagen. Bei der ansehnlichen Grösse der Würmer ist ihre Zahl in den einzelnen Keimschläuchen eine nur beschränkte, so dass ich selten deren mehr als ein Dutzend gezählt habe. Keimballen und Keimzellen waren hirgends mehr nachweisbar. Die Keime hatten sämmtlich — ein Umstand, der offenbar auf das Alter unserer Parasiten hinwies — ihre Metamorphose durchlaufen.

Da die junge Brut den Innenraum der Redien völlig für sich in Anspruch nahm, war der Darm unserer Thiere auf das vorderste Leibesende beschränkt. Früher schlank und lang gestreckt, ist derselbe allmählich zu einem kurzen und gedrungenen Sacke von ovaler Form (0,2 mm lang) geworden, der, mit einer breiigen Körnersubstanz gefüllt, dem Anscheine nach seine frühere functionelle Bedeutung vollständig eingebüsst hatte, obwohl der ihm vorausgehende Schlundkopf, ein Bulbus von 0,7 mm, kaum merklich verändert erscheint. Ein eigentlicher Kopf ist an den Redien nicht mehr vorhanden. Wohl erkennt man am Vorderende noch einen zapfenförmigen Vorsprung, der hinten durch einen cuticularen Ringwulst begrenzt wird, aber derselbe ist von so unbedeutender Grösse, dass er kaum einmal zur Aufnahme des Schlundkopfes ausreicht (Fig. 7).

Doch es ist, wie gesagt, weniger die Beschaffenheit des Keimschlauches, als die der eingeschlossenen Distomumbrut, welche mich an einen Zusammenhang mit dem Dist. hepaticum denken lässt.

Zunächst fällt hier der Mangel eines Ruderschwanzes

in's Gewicht, ein Umstand, welcher zur Genüge kundgiebt, dass unsere Würmchen bis zur Uebertragung in den definitiven Wirth ihren Keimschlauch nicht verlassen, in dieser Beziehung also den Voraussetzungen entsprechen, welche wir von vorn herein an die Jugendformen des Leberegels zu stellen hatten.

Daneben aber giebt es noch Anderes, was sich für meine Vermuthung geltend machen lässt. In Körperform und anatomischer Bildung ist unser junges Distomum (Fig. 8, 9) freilich weit von den erwachsenen Leberegeln verschieden, allein daran können wir bei dem ungleichen Entwicklungs-Zustande der betreffenden Thiere um so weniger Anstoss nehmen, als ähnliche Unterschiede überall zwischen den Jugendformen und den ausgebildeten Distomeen obwalten. Wissen wir doch zur Genüge, dass die definitive Gestaltung der letzteren sehr wesentlich auf dem Auswachsen des Hinterleibes beruht, dieses aber erst dann beginnt, wenn die Geschlechtsorgane, die bei den Jugendformen zunächst nur in kümmerlicher Anlage vorhanden sind, zu ihrer weiteren Entwicklung kommen. Auch auf die Abwesenheit der für den Darm des Leberegels so characteristischen Verästelung können wir kein Gewicht legen, da diese gleichfalls erst anhebt, wenn die Würmer in ihren späteren Wirth übertragen sind. Hat sich Joseph doch erst noch jüngst durch seine Untersuchungen davon überzeugen müssen, dass die Leberegel, so lange sie von geringer Grösse sind und die Gallengänge noch nicht aufgetrieben haben, selbst in ihrem definitiven Wirthe einen einfachen Gabeldarm besitzen, und diesen erst allmählich durch Anbildung der Seitenzweige in die spätere Form verwandeln¹).

Bei dem Versuche, die Jugendformen der Distomeen auf bestimmte Arten zurückzuführen, muss man also von gar Vielem abstrahiren, was auf den ersten Blick in die Augen fällt, trotzdem aber nur von vorübergehender Dauer ist. Bloss die bleibenden Charaktere können dabei in's Gewicht fallen, und diese finden wir, wenn auch nicht ausschliesslich, so doch vorzugsweise in den relativen

¹⁾ Der Landwirth. Breslau 1881. Nr. 57.

Grössenverhältnissen der Saugnäpfe und in der Beschaffenheit der Cuticula. Und hierin zeigt nun die Distomumbrut unserer Redien in der That eine grosse Aehnlichkeit mit dem Leberegel. Wie bei letzterem, so ist auch bei unserer Jugendform der hintere Saugnapf nur wenig grösser, als der vordere (0,08:0,07 mm), und die Haut mit Stacheln besetzt, die nicht bloss im Ganzen eine ungewöhnliche Entwicklung besitzen, sondern auch auf der Rückseite des Vorderkörpers, wo sie am grössten sind (Fig. 9); bereits deutlich eine Schuppenform erkennen lassen.

Unter solchen Umständen scheint mir die Vermuthung, dass es in Wirklichkeit die Jugendform des berüchtigten Leberegels sei, die ich hier beschrieben habe, bis auf Weiteres durchaus gerechtfertigt.

Die bei Limnaeus truncatulus weiter von mir aufgefundenen zwei Redienformen können bei der Frage nach den Jugendzuständen des Dist. hepaticum kaum in gleicher Weise in Betracht kommen. Allerdings ist die eine derselben vermuthlich mit jener identisch, welche Weinland einst dem Entwicklungskreise des Leberegels einzufügen geneigt war 1), allein ich finde bei näherer Prüfung und Ueberlegung doch nur entfernte Beziehungen zu unserm Parasiten, jedenfalls weit fernere, als das bei der erstbeschriebenen Art der Fall war. Schon der Umstand, dass die Redie Cercarien erzeugt, lässt diese Beziehungen zweifelhaft erscheinen. Dazu kommt, dass die Redie, die bis zu 2 mm heranwächst und eine Dicke von 0,3 mm erreicht, mit den Producten meiner Züchtungsversuche nicht recht zusammenpasst, indem ihre Fussstummel nicht bloss

¹⁾ Es ist das, wie ich beiläufig bemerke, nicht bloss die einzige Redie, sondern sogar der einzige Helminth, welcher bisher bei Limn. truncatulus beobachtet wurde. Auch Limn. pereger ist den bisherigen Angaben zufolge sehr arm an Parasiten. De Filippi (trois. mém. sur les Trématodes p. 6, Tab. I. Fig. 7) berichtet über eine Sporocyste mit unentwickelten Keimen, die er in demselben aufgefunden habe. Mit den oben beschriebenen Entwicklungsformen unseres Dist. hepaticum scheint dieselbe kaum identificirt werden zu können.

beträchtlich grösser sind, sondern weiter nach vorne stehen, so weit, dass der Schwanztheil meist länger erscheint, als der gesammte übrige Körper. In Bezug auf die Bildung des Kopfes hat dieselbe freilich eine grössere Aehnlichkeit mit den Sprösslingen des Leberegels, als wir das für die vorhin beschriebene Form hervorheben konnten, allein der geringere Grad der Schrumpfung, auf den dieser Umstand sich zurückführen lässt, rührt allem Anscheine nach daher, dass unsere Redien jüngern Datums sind, wie das auch durch die noch in ziemlicher Menge zwischen den Cercarien befindlichen Keimballen zur Genüge bewiesen wird. Die Cercarien, deren ich in einem Falle über 50 zählte, sind kleiner und schlanker, als die muthmasslichen Jugendformen des Dist. hepaticum (0,31 mm lang, 0,14 mm breit), und mit Saugnäpfen versehen, die vorn, wie hinten genau von derselben Grösse (0,052 mm) sind. Das Stachelkleid ist nur schwach entwickelt, so dass die Spitzchen, welche in dichten Reihen neben einander stehen, kaum irgendwo über die Cuticula hervorragen. Der Ruderschwanz misst 0,21 mm, steht an Länge also nicht unbeträchtlich hinter dem eigentlichen Körper zurück.

Ich will übrigens zugeben, dass die Charaktere der hier beschriebenen Cercarie die Möglichkeit einer Rückführung auf unseren Leberegel nicht völlig ausschliessen, obwohl die Wahrscheinlichkeit eines genetischen Zusammenhanges meines Erachtens weit geringer ist, als bei der schwanzlosen Form. Von der noch übrig gebliebenen dritten Art lässt sich solches in keiner Weise behaupten, da sie nicht bloss durch die Abwesenheit eines Stachelkleides, sondern auch sonst durch ihre Beschaffenheit nach einer anderen Richtung hinweist. Die auffallendste Auszeichnung derselben besteht in einem lappigen Organ von grobkörnigem Aussehen, das längs den Seitentheilen des Leibes hinläuft und eine so beträchtliche Entwicklung hat, dass der Körper bei völliger Ausbildung desselben eine ziemlich gleichmässige Scheibenform (von 0,28 mm Länge und 0,24 mm Breite) besitzt. Bei näherer Untersuchung löst sich das betreffende Gebilde in eine dichte Menge von Körnerzellen auf. Vor dem hintern Saugnapfe bilden dieselben auf der

Rückseite des Körpers eine brückenartige Verbindung der beiden Seitenorgane. Ich weiss diese Gebilde kaum auf etwas Anderes zu deuten, als auf die späteren Dotterstöcke, die ebensowenig, wie die übrigen Geschlechtsorgane, erst dann ihren Ursprung nehmen, wenn unsere Distomeen in den definitiven Wirth gelangten, sondern schon im Cercarienzustande angelangt sind. Die Saugnäpfe haben eine nur unbedeutende Grösse (beide messen ziemlich gleichmässig 0,06 mm), während der Schwanz im gestreckten Zustande eine sehr ansehnliche Länge (0,6 mm) hat. Die Redien, in denen die in Kürze hier geschilderten Cercarien entstehen, sind schlanke Schläuche, die bis 2 mm lang werden (Dicke = 0,25 mm) und zwei kurze Fussstummel besitzen.

Sind meine Ansichten von der Entwicklungsgeschichte des Leberegels die richtigen, dann besitzt derselbe also zwei einander nahe verwandte Zwischenwirthe. Es sind die kleinen Limnaeen unserer Sümpfe und Wiesen, welche ihn aufziehen und an unser Hornvieh abliefern. Die Uebertragung geschieht um so leichter, als die betreffenden Schnecken mit besonderer Vorliebe an Gräsern und andern Pflanzen emporklettern.

Gegen diese Limnaeen also haben sich die Maassregeln zu wenden, die wir zum Schutze unserer Heerden zu ergreifen haben. Localitäten, welche von denselben bewohnt sind, müssen als Weideplätze gemieden, die Schnecken selbst nach Kräften beseitigt werden.

Es wird das auch die erste und wichtigste prophylactische Aufgabe dann bleiben, wenn es sich wider Erwarten herausstellen sollte, dass die junge Brut unseres Leberegels die Schnecken in Cercarienform verlässt und einen neuen Zwischenträger aufsucht. Nur dass sich unsere Schutzvorkehrungen in diesem Falle auch noch nach einer andern Richtung zu wenden haben. In welcher Weise das geschehen müsste, werden wir freilich erst dann beurtheilen können, wenn unsere Kenntnisse von der Lebensgeschichte des Wurmes zum vollen Abschlusse gekommen sind.

Nachdem einmal die richtige Spur gefunden, wird hoffentlich das Ziel in nicht allzuferner Zeit erreicht sein.

Sollten sich die Schwierigkeiten der Aufzucht der Helminthenbrut mit unsern dermaligen Mitteln nicht beseitigen lassen, dann müsste man durch eine methodische Untersuchung der an den Infectionsorten lebenden Limnaeen und durch Fütterungsversuche die Frage von einer anderen Seite angreifen 1). Solche Fütterungsversuche werden sich natürlich auch dann als nothwendig erweisen, wenn es gelingen sollte, wie ich immer noch hoffe, die Distomeen in ihren Keimschläuchen zur vollen Entwicklung zu bringen. Sie sind nicht bloss zur Feststellung der Chronologie und der definitiven Metamorphose nöthig, sondern auch zur Erledigung der Frage nach der Patho-genese der Leberfäule und der Verbreitung der Würmer im Thierkörper. Wissen wir doch schon heute mit Bestimmtheit, dass die Leberegel keineswegs immer auf die Leber sich beschränken, sondern in früher Entwicklungsstufe auch in die Blutgefässe und die Lunge übertreten.

Dabei abstrahire ich übrigens von den neuerdings bei den Schweinen im Fleisch aufgefundenen jugendlichen Distomeen 2), obwohl man dieselben mit unserm Distomum hepaticum mehrfach in Verbindung gebracht hat. Ich kenne den Wurm (durch die Freundlichkeit des Herrn Duncker in Berlin) aus eigener Anschauung und darf mit Bestimmtheit behaupten, dass er mit unserm Leberegel keine Gemeinschaft hat. Sein Vorkommen bei dem Schweine ist meines Erachtens nach ein beiläufiges und zufälliges, für die Beurtheilung seines Entwicklungscyclus eben so irrelevant, wie das Vorkommen jugendlicher Distomeen (des sog. Distomum ophthalmobium und Monostomum lentis) bei dem Menschen.

¹⁾ Ich darf bei dieser Gelegenheit wohl die Bitte aussprechen, mich durch Zusendung von Limnaeus truncatulus in lebenden (möglichst zahlreichen und auch jugendlichen) Exemplaren, sowie durch Mittheilungen über frisch ausgebrochene Egelseuchen und notorische Infectionsherde in meinen Untersuchungen freundlichst zu unterstützen.

²⁾ Ztschr. f. microsc. Fleischschau und populäre Microscopie 1881. Nr. 3.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Archiv für Naturgeschichte

Jahr/Year: 1882

Band/Volume: 48-1

Autor(en)/Author(s): Leuckart Rudolf Karl Georg Friedrich

Artikel/Article: Zur Entwicklungsgeschichte des Leberegels
(Dietemum benetieum), 20, 110

(Distomum hepaticum). 80-119