

20 Stunden fand ich noch lebende Töpfchen in 3,45% NaCl-Lösung. Sie hatten fast alle in die Lösung mit übergegangenen roten Blutkörperchen gesammelt. Nach 24 Stunden standen viele mit noch anklebenden Klumpen still. Nach Zusatz von etwas  $\text{Na}_2\text{CO}_3$  sah ich manchmal die Cilienbewegung wieder anfangen. Ein Übermaß von  $\text{Na}_2\text{CO}_3$  gab wieder Stillstand.

Wie schon gesagt, sind die Urnen ziemlich wenig empfindlich für ein Übermaß von  $\text{CaCl}_2$  oder KCl. In Lösungen mit Seewasser, isotonisch und auf ein Drittel oder weniger damit verdünnt, sieht man bei  $\text{CaCl}_2$  bei KCl auch in noch größerer Verdünnung Störungen eintreten.

---

## Über den Ursprung der Erscheinung von Zwischenwirten bei den tierischen Parasiten<sup>1)</sup>.

Von A. Mordwilko, Privatdozent a. d. Universität St. Petersburg.

Die Frage über den Ursprung der Zwischenwirte, oder, mit anderen Worten, des Wirtswechsels im Leben vieler Entoparasiten, war bis in die allerletzte Zeit hinein eine offene geblieben, wenngleich auch schon früher, angefangen von Leuckart (1879), Versuche zu ihrer Lösung unternommen worden sind. So spricht sich u. a. Prof. M. Braun, indem er die Ansichten von R. Leuckart und R. Moniez über die Entstehung des Wirtswechsels anführt, in folgender Weise aus: „aus dem Bestehen dieser diametral entgegengesetzten Anschauungen erkennt man ohne weiteres die große Schwierigkeit der Frage. An und für sich erscheint es natürlicher, anzunehmen, dass der Parasitismus allmählich entstanden ist und das gleiche dürfte auch für den Wirtswechsel gelten<sup>2)</sup>).

Die übliche Einteilung der Parasiten in Ektoparasiten und Entoparasiten findet ihre Begründung, so lange wir die Lebensbedingungen der Parasiten während ihres Parasitierens in Betracht ziehen. Allein diese Einteilung umfasst nicht die verschiedenen Arten der Infektionen der Wirtstiere sowie verschiedene andere, mit der Infektion verbundene Eigentümlichkeiten im Leben der Parasiten. In dieser letzteren Hinsicht können nur solche Parasiten als typische Entoparasiten bezeichnet werden, mit welchen die Wirtstiere durch die Mundöffnung infiziert werden oder doch wenigstens früher auf diese Weise infiziert worden sind, indem solche

---

1) Der nachstehende Aufsatz ist eine verkürzte Umarbeitung meiner in russischer Sprache unter dem gleichen Titel im „Annuaire du Musée Zoologique de l'Académie Impériale des Sciences“, Tom. XIII, 1908, Juni, pp. 129—222 erschienenen Arbeit. Ein kurzes Résumé dieser Arbeit ist in den „Bulletins de l'Académie Impériale des Sciences, St. Pétersbourg, 1908, Februar, pp. 359—362 enthalten.

2) Braun, M. Die tierischen Parasiten des Menschen. 4. Aufl., Würzburg, 1908, p. 24.

Entoparasiten Darmparasiten sind, oder doch wenigstens ursprünglich solche waren und erst später einem Leben in anderen Organen ihres Wirtstieres übergingen. Wenn dagegen irgendwelche Parasiten durch die äußere Haut hindurch in die Leibeshöhle oder in innere Organe gelangen, so schließen sich solche „Entoparasiten“ in bezug auf die verschiedenen Eigenheiten ihres Lebens unmittelbar an die Ektoparasiten an.

Der Darm mit seinen verschiedenen Anhängen erscheint überhaupt als der ursprüngliche Wohnort aller typischen Entoparasiten und aus diesem Grunde wird als die ursprüngliche Infektionsweise das unmittelbare Verschlucken von Jugend- oder Larvenstadien, resp. von Eiern, welche Embryonen der Parasiten enthalten (in bezug auf verschiedene parasitische Protozoen — von deren Zysten) während der Nahrungsaufnahme oder beim Trinken, zu betrachten sein.

Es unterliegt keinem Zweifel, dass auch der Darmparasitismus selbst durch das Verschlucken ursprünglich freilebender Lebewesen (der zukünftigen Parasiten) bei der Nahrungsaufnahme oder beim Trinken der Tiere (der zukünftigen Wirte) entstanden ist, wobei es gleichgültig erscheint, ob die zukünftigen Parasiten in Gestalt von Embryonen enthaltenden Eiern oder aber in Gestalt freilebender Jugendstadien verschluckt wurden, welche letztere bisweilen, wie z. B. bei den *Rhabditidae* unter den Nematoden, sich in eingekapseltem Zustande befinden können (bei den parasitischen Protozoen erfolgte das Verschlucktwerden im Stadium der Zyste). Selbstverständlich handelt es sich im gegebenen Falle nicht darum, welche Stadien von Tieren (der zukünftigen Parasiten) von den Wirtstieren verschluckt wurden, indem zweifelsohne alle möglichen Stadien diesem Schicksal unterlagen, sondern darum, welche von diesen Stadien, bei sonst gleichen Bedingungen, die meisten Aussichten hatten, die erste Einwirkung der Magen- und Darmsäfte des Wirtes und, namentlich bei den Vertebraten, die Wirkung des anaëroben Mediums zu überstehen.

Für unsere Zwecke ist es außerordentlich wichtig, den Bildungsprozess der darmparasitierenden Formen zu verfolgen. Zu diesem Zwecke wenden wir uns am besten den *Nematodes* und *Protozoa* zu, bei welchen wir einerseits die meisten und verschiedensten Arten des Parasitismus, andererseits dagegen auch die verschiedensten Infektionsweisen ihrer Wirtstiere antreffen. Im nachstehenden werde ich hauptsächlich über die Nematoden sprechen, doch lässt sich das gleiche sehr leicht auch auf die Protozoen übertragen.

Indem verschiedene Arten und verschiedene Individuen irgendwelcher *Rhabditidae*, z. B. zufällig in den Darm irgendwelcher Tiere geraten waren, verhielten sie sich den für sie ungewohnten Lebensbedingungen gegenüber auch in verschiedener Weise: die einen Individuen wurden ohne weiteres verdaut oder starben einfach ab

und wurden mit den Exkrementen des Wirtes nach außen befördert; andere gingen durch den Darm des Wirtes hindurch, ohne irgendwelche Veränderungen zu erleiden und ohne in demselben zu verweilen; wiederum andere blieben im Darne zurück und verblieben hier eine mehr oder weniger lange Zeit hindurch am Leben. Diese letzteren Individuen legten den neuen Lebensbedingungen gegenüber wiederum ein verschiedenes Verhalten an den Tag: die einen Individuen entwickelten sich noch etwas weiter, verließen aber den Darm des Wirtes mit dessen Exkrementen noch vor Eintritt ihrer Geschlechtsreife; andere dagegen erreichten im Darne des Wirtes ihre Geschlechtsreife und brachten eine Nachkommenschaft hervor, in Gestalt von Eiern oder von Larven oder überhaupt von Jugendstadien, je nachdem, zu welcher Art die betreffenden elterlichen Individuen gehörten. Sehr häufig hatten sich die soeben aus Eiern ausgeschlüpften Larven wohl einfach nicht im Darne des Wirtes festhalten können, weshalb sie mit den Exkrementen nach außen gelangten. Allein einmal ins Freie gelangt, unterlagen die Eier und Larven solcher zufälliger Parasiten fernerhin der gleichen Weiterentwicklung, wie wenn sie im Freien entstanden wären, ausgenommen diejenigen Fälle, wo sie ihrerseits wiederum in den Darm von Wirtstieren der gleichen oder einer nahestehenden Art gelangen konnten.

Da es keinem Zweifel unterliegen darf, dass die Würmer in dem Darne ihres zufälligen Wirtes bessere Ernährungsbedingungen antreffen konnten, als im Freien, so war es ihnen schon aus diesem Grunde möglich, hier eine etwas erhöhte Fruchtbarkeit zu erreichen, und zwar den einen Individuen eine etwas größere, den anderen eine etwas geringere, was natürlich von ihrer individuellen Eigenart abhing. Dabei wurde die erhöhte Fruchtbarkeit nicht selten auf Kosten einer Verringerung der Dimensionen eines jeden einzelnen Eies erzielt, wobei aber eine gewisse Grenze der Befähigung zum parasitischen Leben seitens der aus den Eiern ausschöpfenden kleineren Larven nicht überschritten werden darf. Indem in Anbetracht dieses Umstandes die Zahl der Nachkommen der zum Parasitismus geeigneten Individuenformen zunahm, so wurden gleichzeitig auch die Aussichten größer, dass wenigstens ein Teil derselben in den Darm des entsprechenden Wirtstieres gelangen konnte. Im Laufe der Zeit wuchs dann die Menge der parasitischen Individuenformen einer gegebenen Art von Würmern immer mehr und mehr an.

Da sich indessen von solchen zur parasitischen Lebensweise befähigten Individuenformen im Laufe der Zeit hauptsächlich diejenigen unter ihnen vermehrten, welche, indem sie zu Parasiten wurden, die größte Nachkommenschaft hervorbrachten, d. h. mit anderen Worten diejenigen, welche in Anbetracht irgendwelcher individueller Eigenschaften den Bedingungen der parasitischen

Lebensweise zufällig am besten angepasst erschienen, so mussten offenbar diese selben Individuenformen eben dadurch mit der Zeit auch immer weniger für das freie Leben geeignet werden. Wenn sich nun deren Brut anfänglich auch noch im Freien entwickeln konnte, gleich den Nachkommen der Individuen, welche zufällig nicht zu Parasiten wurden, oder aber der Fähigkeit ermangelten, zu solchen zu werden, so konnte diese Brut späterhin, bei größerer Anpassung an die Bedingungen des parasitischen Lebens, im Freien schon nicht mehr eine so vollständige Entwicklung erreichen wie früher, indem sie z. B. schon nicht mehr imstande war, sich selbst bei Vorhandensein der früheren Nahrung in normaler Weise zu ernähren — entweder weil es ihr schwerer wurde, diese Nahrung zu erlangen, oder aber, weil ihre Verdauungsorgane weniger geeignet wurden, diese Nahrung zu assimilieren.

Bei den parasitisch lebenden Individuenformen trat auf diese Weise statt einer durchaus normalen, freilebenden Generation zuerst eine Generation auf, welche nicht imstande war, sich im Freien gut zu entwickeln und daher einen nur geringen Entwicklungsgrad erreichte und eine nur geringe Nachkommenschaft hervorbrachte, die das Mutterindividuum mit einem noch geringeren Vorrat an Nährsubstanzen verließ und noch weniger dazu befähigt war, sich im Freien zu entwickeln; für diese Nachkommen war die Übertragung in das Wirtstier, zur Ermöglichung eines weiteren Lebens und einer weiteren Entwicklung, bereits zur unbedingten Notwendigkeit geworden. Noch später kam es dazu, dass die Brut außerhalb des Wirtstieres ihre Reife überhaupt nicht mehr erlangen konnte, sondern nach einigem Verbleiben im Freien, womit gewisse Veränderungen des Baues verknüpft waren, behufs ihrer ferneren Entwicklung unbedingt in den Darm ihres Wirtstieres gelangen musste.

Auf diesem Wege entstanden die parasitischen Individuenformen, die parasitischen Arten.

Wir haben vorausgesetzt, dass die Brut der Darmparasiten in irgendwelcher Gestalt nach außen verbracht wurde. In Wirklichkeit konnte aber von Anfang an diese Brut sich auch in Gesellschaft ihrer Eltern weiterentwickeln und sogar die Geschlechtsreife erlangen. Allein die übermäßige Vermehrung der Parasiten im Darne des Wirtes musste diesen letzteren unausbleiblich dem Untergange entgegenführen, wobei gleichzeitig auch die Parasiten selbst zugrunde gingen, welche demnach ihre Eigenschaften nicht mehr auf ihre Nachkommen übertragen konnten (denn hatte die Brut solcher Parasiten einmal die Fähigkeit erlangt, sich im Darne ihres Wirtstieres gut zu entwickeln, so besaß sie natürlich schon keine besondere Befähigung mehr zur Entwicklung im Leichnam oder im Freien, d. h. unter sehr veränderten Lebensbedingungen). Was

nun den Umstand anbetrifft, dass die Larven oder Eier der Parasiten, bevor sie die Fähigkeit erlangen, sich im Darne des Wirtes weiter zu entwickeln, im Freien gewisse Veränderungen erleiden müssen, so kann dies ein Ergebnis des Überlebens derjenigen parasitischen Individuen darstellen, welche zur Entwicklung neben ihren Eltern nicht befähigt sind. Auf diese Weise ist nun, als das Ergebnis einer Wirkung der natürlichen Auslese, jene bemerkenswerte Eigentümlichkeit der Parasiten hervorgegangen, dass deren Brut, um die Befähigung zur weiteren Entwicklung zu erlangen, unbedingt in das Freie gelangen musste<sup>3)</sup>.

Allein die Befähigung der Brut vieler Entoparasiten, im Freien einen gewissen Grad der Entwicklung zu erreichen, hat eine ganz andere Bedeutung. Indem in vielen Fällen die Erhöhung der Fruchtbarkeit der Entoparasiten nur auf Kosten einer Verminderung der Dimensionen der Eier erfolgen konnte, demnach auch auf Kosten einer Verkürzung der Grenzen der Embryonalentwicklung, so würden sehr wenig entwickelte Larven der Parasiten vielleicht nicht zu einer Ansiedelung und Entwicklung im Darne ihrer Wirte befähigt gewesen sein, wo sie mit allen Mitteln zur Befestigung sowie zur Nahrungsaufnahme und Assimilierung ausgerüstet auftreten müssen. In solchen Fällen erlangen kleine und wenig entwickelte Larven gewissermaßen ihre etwas vollere Entwicklung im Freien, außerhalb des Körpers ihres Wirtes, wie dies z. B. bei verschiedenen Darmstrongyliden der Fall ist. Allein in vielen der Fälle, wo die Fruchtbarkeit der Parasiten einfach auf Kosten der Vergrößerung der Körperdimensionen erhöht wird, wo demnach eine Verminderung der Dimensionen der Eier nicht notwendig erscheint, konnte es sich sogar als vorteilhaft erweisen, wenn die Larven oder Embryonen überhaupt kein freies Leben führten, sondern in der Eihülle verblieben; unter deren Schutze konnten die Embryonen im Freien natürlich viel länger am Leben bleiben und demnach auch eine viel längere Zeit hindurch die Befähigung zur weiteren Entwicklung bewahren, bis sie endlich durch einen glücklichen Zufall in den Darm des betreffenden Wirtstieres gerieten. Ein solches Verhalten finden wir z. B. bei vielen *Asecaridae* und *Trichotrachelidae*.

Im allgemeinen kam es jedoch auf ganz natürlichem Wege dazu, dass vorwiegend nur solche parasitische Individuenformen andere überlebten und sich verbreiteten, deren Larven sich entweder im Freien einigermaßen entwickelten und veränderten, oder aber solche, deren Larven im Freien überhaupt nicht ausschlüpften, sondern in der Eihülle verblieben, welche mit der Zeit eine be-

3) Vgl. Leuckart, R. Die Parasiten des Menschen. 2. Aufl., 1. Bd., Lief. 1, 1879, pp. 63—64, 68. — Looss, A. Schmarotzertum in der Tierwelt. Leipzig 1892, p. 92. — Keller, C. u. a. m.

deutende Dauerhaftigkeit und Elastizität erlangte. Diese Eigenschaften konnten natürlich auch von freilebenden Vorfahren auf die Parasiten übertragen worden und erst während des parasitischen Lebens dauerhaft geworden sein.

Die *Rhabditidae* unter den Nematoden umfassen sowohl freilebende Vertreter als auch parasitische, welche im Darne von Evertbraten und Vertebraten schmarnoten<sup>4)</sup>. Denselben schließen sich ihrem Ursprunge nach einerseits die *Strongyloidae*, andererseits die *Ascaridae* unmittelbar an. Diese Familien bilden eine natürliche Gruppe, welche als *Rhabditidea* bezeichnet werden könnten.

Fassen wir die *Rhabditidae* (*Rhabditidae* Oerley und *Rhabdonemidae* Oerley oder *Angiostomidae*) ins Auge, welche im Darne oder in den Atmungsorganen von Vertebraten parasitieren, so werden wir dieselben je nach dem Grade der Entwicklung ihres Parasitismus in folgender Weise anordnen müssen:

*Angiostomum* Duj. (= *Rhabdonema* Leuck.) *nigrovenosum* Rud. Die hermaphroditische Generation (die sogen. „hermaphroditischen Weibchen“, Claus, 1869) parasitieren in den Lungen von Fröschen, besonders von *Rana temporaria*. Die Jungen entwickeln sich im Freien, allein nur schwach, wobei sie ihre rhabditisartige Gestalt beibehalten; die Weibchen bringen meist nur 4 Junge hervor. Die filarienartigen Larven der neuen Generation erreichen ihre vollständige Entwicklung erst in den Lungen des Frosches (Heterogonie)<sup>5)</sup>. — *Strongyloides intestinalis* (= *stercoralis* Bavay). Die hermaphroditischen Weibchen parasitieren im Darne des Menschen in heißen und warmen Erdstrichen. Ihre Brut entwickelt sich im Freien zu einer rhabditisähnlichen getrenntgeschlechtlichen Generation (*Rhabditis stercoralis* Bav.), während die filarienähnliche Brut dieser letzteren für ihre weitere Entwicklung zu Parasiten werden muss. Allein in warmen Ländern, wie z. B. in Italien, entwickelt sich die von den hermaphroditischen Weibchen herstammende Brut im Freien meist unmittelbar zu filarienähnlichen Larven, d. h. die freilebende getrenntgeschlechtliche Generation wird übergangen<sup>6)</sup>. — Bei *Strongyloides longus* Grassi endlich, welcher im Dünndarm des Kaninchens, des Schafes, des Schweines und noch einiger anderer Säugetiere parasitiert, entwickelt sich die Brut bereits normalerweise im Freien zu filarienähnlichen Larven<sup>7)</sup>.

Bei der den *Rhabditidae* sehr nahestehenden Gattung *Oxyuris* Rud. (Fam. *Ascaridae*), schlüpfen die Larven der Parasiten landbewohnender Wirte schon nicht mehr im Freien aus den Eiern aus, obgleich ihre Embryonen noch nicht sehr lebensfähig sind. Allein bereits bei einigen Arten der Gattung *Ascaris* L., so z. B. bei *Ascaris lumbricoides* L., bewahren die Eier ihre Lebensfähigkeit während einer Zeit von bis zu 4 Jahren.

Wenn von einer beliebigen freilebenden Art von Würmern eine oder mehrere parasitische Arten abstammen, so bedeutet dies

4) Über die Lebensweise der Rhabditiden vgl. Schneider, „Monographie etc.“, 1866, R. Leuckart, „Die menschlichen Parasiten“, 1876 (Bd. II), L. Oerley, „Die Rhabditiden“, 1886, E. Maupas, 1899 u. 1900 u. a. m.

5) Mecznikoff, E. Über die Entwicklung von *Ascaris nigrovenosa*. Arch. f. Anat., Phys. und wiss. Medizin. Jahrg. 1865, pp. 409—420. — Leuckart, R. Zur Entwicklungsgeschichte der *Ascaris nigrovenosa*. Ibid. pp. 641—658. — Oerley, L. Die Rhabditiden u. a.

6) Vgl. Braun, M. Die tierischen Parasiten des Menschen. 4. Aufl., 1908, pp. 288—291; 442—443.

7) Grassi, B. et R. Segré. Nuove osservazioni sull'eterogonia del *Rhabdonema* (*Anguillula*) *intestinale*. — Considerazioni sull'eterogonia. Rendic. Accad. Lincei 49, Vol. 31, 1887. pp. 100—108. — Rovelli, D. Ricerce sugli organi genitali degli *Strongyloides* (*Anguillula*, *Rhabdonema*), Come 1888.

natürlich noch nicht, dass die Art, aus welcher die parasitischen Formen hervorgegangen sind, als freilebende Form zu existieren aufhört. Ein solches Verhalten könnte nur in dem Falle eintreffen, wenn alle freilebenden Individuen einer gegebenen Art durch den Darm irgendwelcher anderer Tiere hindurchgehen würden. Allein dies kann überhaupt niemals der Fall sein. Es geraten ja wohl ohne allen Zweifel viele Individuen kleiner freilebender Tierformen recht häufig zufällig mit der Nahrung oder dem Wasser in den Darm irgendwelcher größerer Tiere, wobei die Mehrzahl derselben hier auch zugrunde geht; allein solche Zufälligkeiten bedrohen das Weiterbestehen der betreffenden Spezies von kleinen Tieren, wie leicht zu ersehen ist, in keiner Weise.

Bei freilebenden Lebewesen (Protozoen, Würmern od. dgl. m.) kann sich der Parasitismus nur in bezug auf diejenigen Wirtstiere entwickeln, welche ihren zufälligen Parasiten sehr beträchtliche Vorteile des parasitischen Lebens vor dem Leben im Freien zu bieten imstande sind, z. B. durch ihre Langlebigkeit und durch guten Schutz gegen verschiedene äußere Einflüsse des Lebens. Zu solchen Wirten konnten vorzugsweise nur Wirbeltiere werden, aus welchem Grunde man auch annehmen muss, dass erst mit dem Auftreten und der Entwicklung der Wirbeltiere auch deren zahlreiche Parasiten entstanden sind; zum Parasitismus in den Wirbellosen dagegen konnten wiederum nur Organismen mit kurzer Lebensperiode und sehr geringem Schutz gegen äußere Einflüsse übergehen, wie z. B. die *Protozoa*, die *Rhabditidae* unter den Nematoden, die *Rhabdocoela* unter den Turbellarien.

Es wird hier am Platze sein, auch die Frage über die Divergenz der Merkmale und die Bildung neuer Arten sowie anderer taxonomischer Einheiten bei den tierischen Entoparasiten zu erörtern.

Anfänglich geriet irgendeine Art freilebender Würmer oder anderer Tiere zufällig in den Darm nicht etwa einer bestimmten Art von Wirtstieren, sondern überhaupt verschiedener Tiere, welche an ähnlichen Wohnorten lebten. Natürlich konnte in dieser Anfangsperiode nicht die Rede davon sein, dass irgendeine freilebende Art von Würmern, welche späterhin parasitische Formen abgeben sollte, imstande gewesen wäre, sich ausschließlich nur in einigen wenigen bestimmten Arten von zukünftigen Wirtstieren einzuleben; im Gegenteil konnte dieselbe aller Wahrscheinlichkeit nach mit gleichem oder fast gleichem Erfolge im Darne sehr verschiedener Tiere heimisch werden und dazu noch in sehr verschiedenen Abschnitten des Darmes. Musste sich doch in diesen ersten Zeiten der Unterschied zwischen dem Leben im Freien und dem parasitischen Leben als zu beträchtlich erweisen, als dass die verschiedenen Eigenschaften der Lebensbedingungen eines bestimmten

Wirtstieres und in einem bestimmten Abschnitte seines Darmes eine besondere Wirkung auf die anfänglich zufälligen Parasiten hätte ausüben können. Diese Unterschiede konnten sich erst später als beträchtlich für die Parasiten herausstellen, als die parasitische Form anfing, sich immer mehr und mehr an den Entoparasitismus anzupassen und ihren Zusammenhang mit ihren freilebenden Verwandten immer mehr und mehr einbüßte. Der Grund hierfür liegt darin, dass die Lebensbedingungen im Darne verschiedener Wirte und in den verschiedenen Abschnitten des Darmes ein und desselben Wirtes in Wirklichkeit sehr voneinander verschiedene sind, und dass es natürlich nicht der Fall sein kann, dass eine Form von Würmern oder anderen Tieren, welche sich an die Bedingungen des parasitischen Lebens anpasst, sich unter so wesentlich verschiedenen Lebensbedingungen gleich gut fühlen würde. In diesem Unterschied der Lebensbedingungen und in dem Bestreben der Lebewesen nach Möglichkeit alle unbesetzten Plätze in dem Haushalt der Natur auszufüllen, ist nun eben die Ursache für die Divergenz der Merkmale bei der Bildung neuer taxonomischer Einheiten von Lebewesen enthalten<sup>8</sup>).

Bei dem Übergang irgendwelcher freilebender Organismen zum Entoparasitismus konnte es sich stets ereignen, dass einige Individuen der Parasiten infolge zufälliger Eigenheiten ihrer Organisation sich als besser an das Leben im Darne eben dieser und nicht anderer Wirtstiere und dabei in einem ganz bestimmten Teile ihres Darmes angepasst erwiesen, andere Individuen dagegen an das Leben im Darne anderer Wirtstiere u. s. w. Natürlich konnten alle solchen Individuen auch im Darne nicht ganz für sie passender Wirtstiere oder in ihnen nicht ganz passenden Abschnitten des Darmes ein und desselben Wirtstieres am Leben bleiben. Allein in letzteren Fällen waren einzelne Individuen der Parasiten nicht imstande, eine besonders zahlreiche Nachkommenschaft hervorzubringen, so dass die Aussichten für ihre Brut, in bestimmte Wirtstiere zu gelangen, überhaupt nicht sehr groß waren. Gerieten jedoch irgendwelche Individuen der Parasiten in dasjenige Wirtstier, an welches sie sozusagen am besten angepasst erschienen, so konnten dieselben eine zahlreichere Nachkommenschaft hervorbringen, welche in Anbetracht ihrer Anzahl jetzt schon gewisse Aussichten besaß, sowohl in nicht passende als auch in passende Wirtstiere zu gelangen. In diesem letzteren Falle konnte die Brut nach erlangter Reife ebenfalls eine mehr oder weniger zahlreiche Nachkommenschaft hervorbringen u. s. w. Im Laufe der Zeit musste aber die Zahl

8) Darwin, Ch. Über die Entstehung der Arten. Übers. von J. V. Carus, 8. Aufl., 1899, IV. Kap. . . . Divergenz des Charakters, p. 129 ff. — Wallace, A. Darwinism, an exposition of the Theory of Natural Selection. London 1889, Ch. V, pp. 102 ff.

der höher spezialisierten Individuenformen immer mehr und mehr zunehmen, indem der gleiche Prozess auch bei anderen Individuenformen vor sich ging, d. h. bei Formen mit anderen individuellen Eigentümlichkeiten in bezug auf andere Wirtstiere. Auf diese Weise geschah es, dass im Laufe der Zeit vorwiegend solche Individuenformen der Parasiten überlebten und sich weiter verbreiteten, welche an bestimmte Wirte oder bestimmte Teile des Darmes ein und desselben Wirtes am besten angepasst erschienen. Es versteht sich von selbst, dass, wenn irgendeine Form parasitischer Individuen sich an irgendwelche bestimmte Bedingungen des Lebens, d. h. an das Leben in bestimmten Wirten oder in bestimmten Teilen des Darmes der Wirte gut angepasst hat, diese Form dann nicht mehr gut an andere Lebensbedingungen angepasst erscheinen kann; und wenn eine solche Form zufällig in nicht für sie passende Wirte gerät, so wird sie dann höchstens viel weniger zahlreiche Nachkommen hervorbringen können als die ursprünglich parasitische Form, welche sich verschiedenen Wirten gegenüber noch ziemlich indifferent verhalten konnte. Und je geringer die Zahl der Nachkommen war, um so geringer waren natürlich auch deren Aussichten, in den Darm eines halbwegs passenden Wirtstieres zu gelangen. Es konnte sich aber auch ereignen, dass irgendeine spezialisierte Form parasitischer Individuen, indem sie in einen für sie nicht passenden Wirt geriet, überhaupt keine Nachkommenschaft hervorbrachte. Das zufällige Geraten in nicht passende Wirtstiere konnte demnach keine Einwirkung auf den Verlauf des Prozesses ausüben.

Natürlicherweise blieb in den ersten Stadien des erwähnten Prozesses der Divergenz der Merkmale stets eine gewisse Anzahl von Individuenformen übrig, welche in Anbetracht von besonderen Eigenschaften ihrer Organisation weder an diese noch an jene speziellen Lebensbedingungen wohl angepasst erschienen, wohl aber gleich schlecht an alle Lebensbedingungen (natürlich nur im Vergleich mit den mehr spezialisierten Individuenformen). Allein von solchen nicht spezialisierten Individuenformen bleiben nach Ausscheidung einer beträchtlichen Anzahl von spezialisierten Formen überhaupt nur wenige zurück; mit der Zeit wurde ihre Zahl dann immer geringer: indem sie in irgendein Wirtstier gerieten, ergaben sie jedesmal eine im allgemeinen nur geringe Nachkommenschaft; außerdem konnten unter den Nachkommen solcher Individuen zufällig aber auch solche Individuen auftreten, welche an bestimmte Wirte mehr oder weniger wohl angepasst erschienen.

Im Laufe der Zeit wird denn irgendeine ursprünglich parasitische Form (Spezies) in mehrere neue Formen von Individuen zerfallen, welche jedoch nunmehr schon an mehr bestimmte, mehr spezialisierte Lebensbedingungen angepasst sind, d. h. im Laufe der Zeit werden mehrere neue parasitische Arten entstehen. Der gleiche

Vorgang der Anpassung an immer mehr spezialisierte Lebensbedingungen wird auch noch weiter andauern und zu einem neuen Zerfall der systematischen Einheiten der Parasiten führen, welche sich im Laufe der Zeit immer mehr und mehr voneinander unterscheiden werden.

Die Bedeutung des Prozesses der Divergenz der Merkmale ist darin enthalten, dass dank diesem Vorgang in ein und derselben gemeinsamen Ökonomie der Natur im Laufe der Zeit eine immer größer werdende Zahl von Individuen der Lebewesen ihren Platz finden wird: da, wo eine ursprüngliche, noch wenig an gewisse spezielle Lebensbedingungen angepasste Individuenform annähernd in einer gewissen Anzahl von Individuen existieren konnte, wird nach ihrem Zerfall in mehrere spezialisierte Formen nunmehr schon eine viel größere Anzahl von Individuen, wenn auch in verschiedenen Formen, leben können. In Anbetracht einer derartigen Bedeutung im Leben der tierischen Organismen, erweist sich der Prozess einer Divergenz der Merkmale als so mächtig, dass, um sein Vorhandensein zu ermöglichen, weder eine lokale (räumliche), noch eine sogen. physiologische Isolation für irgendwelche gegebene Individuenformen notwendig erscheint. Im Gegenteil, insofern die sogen. physiologische Isolation zur Festigung der Resultate des Prozesses einer Divergenz von Merkmalen dient, unterliegt sie sogar selbst der Wirkung der natürlichen Auslese<sup>9)</sup>.

In bezug auf Parasiten führt das Prinzip der Divergenz von Merkmalen dazu, dass im Laufe der Zeit einzelne parasitische Formen sich als besonders streng an bestimmte Lebensbedingungen, d. h. an bestimmte Wirte und an bestimmte Körperteile ein und desselben Wirtes, angepasst erweisen mussten. Dem entspricht denn auch das Bestreben der zeitgenössischen Parasitologen zur Spaltung der früheren taxonomischen Einheiten der Parasiten und zur Feststellung der geringfügigen Unterscheidungsmerkmale zwischen denselben. Allein man wird bei der Aufstellung einiger benachbarter Formen mit gleichem Wohnorte große Vorsicht walten lassen müssen, indem nur eine einzige Art an irgendwelche bestimmten Lebensbedingungen durchaus angepasst sein kann, und weil in keinem Falle, als das Ergebnis des Prozesses der Divergenz von Merkmalen, mehrere sich nahestehende, an dieselben Lebensbedingungen in gleicher Weise angepassten Arten nebeneinander auftreten können.

Wir wenden uns nunmehr der Frage über die Entstehung der Zwischenwirte bei den tierischen Parasiten zu.

9) Gegen Guido Schneider, Die Ichthyotaenien des Finnischen Meerbusens. Festschr. f. Palmin. Helsingfors 1905. Auch *Biolog. Centrallbl.*, Bd. 25, 1905, pp. 349—352, und andere Autoren.

Der Entwicklungsweg des Parasitismus, wie wir ihn soeben dargestellt haben, wurde ohne jede Abänderungen und Komplikationen nur von den Parasiten der phytophagen Tiere durchlaufen. Bei den Parasiten der Raubtiere und anderer Fleischfresser dagegen konnten schon von allem Anfang an Komplikationen dieses Entwicklungslaufes eintreten, welche späterhin zu ganz speziellen Arten der Infektion der Wirte durch ihre Parasiten führten.

Nehmen wir an, es entwickle sich bei solchen Raubtieren oder Fleischfressern irgendeine Form von Darmparasiten. Ein Fleischfresser muss sich notgedrungenerweise an denselben Orten aufhalten, wo sich seine Beute aufhält — meist phytophage Vertebraten oder Evertebraten, je nach der Art des Fleischfressers oder Raubtieres. Wenn sich sogar noch in gegenwärtiger Zeit ein Raubtier unmittelbar mit der Brut seiner Parasiten infizieren kann, wie z. B. der Hund und die Katze mit den Eiern von *Ascaris canis* u. *A. felis*, welche Embryonen dieses Wurmes enthalten, so werden sich um so eher und häufiger auch verschiedene, an denselben Orten lebende phytophage Tiere mit der Brut derselben Parasiten infizieren können, und zwar sowohl solche Tiere, welche den Fleischfressern zur Beute dienen, als auch noch verschiedene andere. Genau in derselben Weise, wie die Brut der Parasiten die Wirkung des Darm- und Magensaftes ihres karnivoren Wirtes verträgt, ebensogut kann sie auch die Wirkung der verdauenden Säfte anderer, wenn auch nicht aller Tiere aushalten. Ihren neuen, zufälligen Wirtstieren gegenüber kann sich die Brut der Raubtierparasiten in verschiedener Weise verhalten: sie kann, ohne Veränderungen zu erleiden, durch den Darmkanal hindurchgehen, wobei nicht einmal die Eihülle, wenn eine solche vorhanden ist, aufgelöst wird; sie kann aber auch eine gewisse Zeit hindurch im Darne des neuen Wirtes am Leben bleiben, ohne jedoch ihre volle Entwicklung erreichen zu können<sup>10)</sup>; sie kann endlich das Bestreben an den Tag legen, irgendwohin, z. B. nach den inneren Organen auszuwandern, um den für sie wenig passenden Lebensbedingungen zu entgehen. Da nun eine beträchtliche Anzahl von Opfern des Raubtieres mit der Brut des Parasiten infiziert werden wird (außer verschiedenen anderen Tieren), so wird dieses Raubtier, indem es beständig seiner Beute nachstellt, häufig mit dieser letzteren auch die Brut seiner Parasiten verschlucken, welche nunmehr an dem ihr zukommenden Ort angelangt ist. Derartige Fälle kommen un-

---

10) Auf keine Weise konnten auf diesem Wege Darmparasitenformen dieser provisorischen Wirte zustande kommen, und zwar weil diese letzteren als definitive Wirte für die Parasiten von ganz geringem Werte waren, oder aber aus dem Grunde, weil — selbst wenn diese provisorischen Wirte phytophage Wirbeltiere gewesen wären — der Prozess der Divergenz von Merkmalen die betreffenden Parasiten anderen Wirtstieren zuführte.

zweifelhaft auch noch heutigen Tages vor. Für Raubtiere oder andere Fleischfresser werden demnach in der ersten Periode der Entstehung ihrer Parasiten stets zwei Wege der Infektion mit letzteren möglich sein: eine direkte Infektion, durch die Brut der Parasiten und eine solche durch Vermittelung jener Tiere, welche ihnen zur Nahrung dienen und in bezug auf die Parasiten der Raubtiere in zufälliger Weise zu Zwischenwirten derselben werden.

Die Infektion der karnivoren Wirtstiere durch Vermittelung von Zwischenwirten bietet den Entoparasiten beträchtliche Vorzüge gegen die unmittelbare Infektion ihrer Wirte. In der Tat besitzen diejenigen Tiere, welche sich von vegetabilischer Nahrung oder von in der Zersetzung begriffenen Stoffen ernähren und sich an den Wohnorten der Raubtiere aufhalten, denen sie zur Nahrung dienen, viel mehr Aussichten sich mit der Brut der Parasiten dieser letzteren zu infizieren. In diesem Falle suchen die Raubtiere, indem sie ihrer Brut nachspüren, gewissermaßen selbst ihre eigenen Parasiten auf, welche sie denn natürlich auch mit Erfolg auffinden. In Anbetracht dieses Umstandes war es von den zwei ursprünglichen Infektionsweisen — der direkten, ohne Zwischenwirte, und derjenigen durch diese letzteren — vorwiegend die zweite Infektionsweise, welche die Parasiten zu ihrem Ziele führte, weshalb die Zahl derjenigen Individuen der Parasiten von Raubtieren immer mehr und mehr zunahm, welche zusammen mit den Zwischenwirten in das Innere derselben gelangten.

Allein auch auf diesem zweiten Wege erreichten nicht alle Entoparasiten ihr Ziel mit gleichem Erfolge. Blieben z. B. die Jugendstadien der Parasiten nur kurze Zeit hindurch in dem Darne des Zwischenwirtes und wurden dann zusammen mit den Exkrementen nach außen befördert, so versteht es sich von selbst, dass eine solche Brut nur verhältnismäßig selten ihren definitiven Wirt erreichen konnte. Wenn es dagegen den Jugendstadien gelang, auf irgendeine Weise in die Leibeshöhle oder in das Innere irgendwelcher Organe oder Gewebe des Zwischenwirtes zu gelangen, wo sie eine mehr oder weniger beträchtliche Zeit hindurch am Leben bleiben konnten, so eröffneten sich ihnen in diesem Falle viel größere Aussichten in das definitive Wirtstier zu gelangen. Im Laufe der Zeit konnten sich Vorrichtungen zur Erhaltung im Zwischenwirts herausgebildet haben, wie die Bildung verschiedener Zysten und Kapseln, in welchen die Brut der Parasiten lange Zeit hindurch am Leben erhalten wird. Da nun eine große Anzahl, in gewissen Fällen vielleicht sogar die Mehrzahl der phytophagen Tiere früher oder später das Opfer irgendwelcher Raubtiere werden, so ist es offenbar, dass mit der Bildung von Zysten und Kapseln

in dem Zwischenwirt die Parasiten der Raubtiere die größte Aussicht auf die Erreichung ihrer wahren oder definitiven Werte erlangten.

(Fortsetzung folgt.)

## Über Kern und Kernteilung bei *Entamoeba blattae* Bütschli.

Von C. v. Janicki.

(Istituto di Anatomia Comparata della R. Università di Roma.)

Bei der großen, im Enddarm von *Periplaneta orientalis* parasitierenden *Entamoeba blattae*, welche zunächst ausführlich von Bütschli<sup>1)</sup>, später von Grassi<sup>2)</sup> und in neuerer Zeit eingehend von Schubotz<sup>3)</sup> bearbeitet worden ist, haben sich die Kernteilungsvorgänge stets der Untersuchung entzogen. Erst im vorigen Jahr konnten Mercier<sup>4)</sup> und ich<sup>5)</sup> unabhängig voneinander einige Angaben über Kernteilung machen. Es mögen hier in Kürze weitere eigene Beobachtungen mitgeteilt werden.

Der deutlich sichtbare ovale, seltener rundliche Kern ist durch seine Größe ausgezeichnet, indem er im längeren Durchmesser bis 0,025 mm erreicht. Seine zystenhautartige, doppelkonturierte Membran fällt durch ihre bedeutende Dicke auf<sup>6)</sup>. Charakteristisch für den Kern von *Entamoeba blattae* ist seine schon Bütschli bekannte Eigentümlichkeit, an einem Pol einen schnabelförmigen Aufsatz zu tragen, an dessen Bildung sich die an dieser Stelle dünner werdende Kernmembran beteiligt (Fig. 1 a). Der schnabelförmige Fortsatz ist ein Residuum des bei der Teilung die beiden Kernhälften verbindenden Stranges (vgl. weiter unten), worauf Mercier hingewiesen hatte, und kann in seltenen Ausnahmefällen schlauchförmige Gestalt und monströse Größe annehmen, in der Länge den größeren Kerndurchmesser erreichend. Gleichfalls ausnahmsweise zeigt der Kern an seinen beiden Polen des längeren Durchmessers einen normal entwickelten Fortsatz. Dass der Kern, nach Schubotz, während der Teilungsrufe aktive Formveränderlichkeit zeige<sup>7)</sup>, kann ich nicht

1) O. Bütschli, Beiträge zur Kenntnis der Flagellaten und einiger verwandter Organismen. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXX, 1878.

2) B. Grassi, Intorno ad alcuni protisti endoparassitici etc. Atti della Soc. Ital. scienc. nat., Vol. XXIV, 1882.

3) H. Schubotz, Beiträge zur Kenntnis der *Amoeba blattae* (Bütschli) und *Amoeba proteus* (Pall.). Arch. f. Protistenk., Bd. VI, 1905.

4) L. Mercier, La schizogonie simple chez *Amoeba blattae* Bütschli. C. R. Acad. Scienc., 1908, Nr. 18.

5) C. Janicki, Contribuzione alla conoscenza di alcuni protozoi parassiti della *Periplaneta orientalis*. Rendic. R. Accad. dei Lincei. Cl. sc. fis., mat. e nat., Vol. XVII, 1908.

6) Die Angabe von Schubotz, die von Mercier wiederholt wird, dass die Kernmembran bis 2  $\mu$  in der Dicke messen kann, muss ich allerdings als übertrieben betrachten.

7) Schubotz, l. c.

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1909

Band/Volume: [29](#)

Autor(en)/Author(s): Mordwilko A.

Artikel/Article: [Über den Ursprung der Erscheinung von Zwischenwirten bei den tierischen Parasiten. 369-381](#)