

# Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel

und

Dr. R. Hertwig

Professor der Botanik

Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

**Dr. J. Rosenthal**

Prof. der Physiologie in Erlangen.

---

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.  
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwicklungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut einsenden zu wollen.

---

**Bd. XXIX.**

**1. Juli 1909.**

**№ 13.**

---

Inhalt: Mordwilko, Über den Ursprung der Erscheinung von Zwischenwirten bei den tierischen Parasiten (Fortsetzung). — Becher, Die „Hörbläschen“ der *Leptosynapta bergensis*. — Schiefferdecker, Muskeln und Muskelkerne.

---

## Über den Ursprung der Erscheinung von Zwischenwirten bei den tierischen Parasiten.

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

(Fortsetzung.)

Bevor die Erscheinung der Zwischenwirte im Leben der Entoparasiten der Raubtiere begonnen hatte, die Rolle eines hauptsächlichen vorwiegenden Mittels der Infektion der definitiven Wirte zu spielen, musste die in den Eiern und zum Teile auch im Freien entwickelnde Brut sich auf einem solchen Stadium der Entwicklung befinden, welches es derselben gestattete, nach dem Eindringen in den Darm ihres Wirtes sich sofort an ihrem definitiven Wohnorte festzusetzen und mit der Nahrungsaufnahme zu beginnen, oder mit anderen Worten, die Brut musste mit allen Existenzmitteln ausgerüstet sein (wobei die Geschlechtsorgane natürlich noch nicht ihre Reife erlangt zu haben brauchten). Infolgedessen mussten entweder die von den Weibchen der betreffenden Formen von Parasiten abgelegten Eier die zu diesem Zwecke erforderliche Größe besitzen, oder aber die aus den Eiern ausschlüpfende Brut musste einen Teil ihrer Entwicklung, bevor sie ihren Wirt verlässt, durchlaufen, oder die Möglichkeit besitzen, sich auch im Freien bis zu

einem gewissen Grade weiter zu entwickeln<sup>11)</sup>. Und fast so verhält es sich auch in der Tat bei den Entoparasiten der phytophagen Tiere, welche ihre Entwicklung ohne Vermittlung von Zwischenwirten durchlaufen.

Hatte aber die Brut der Entoparasiten einmal den Weg in die inneren Organe der Zwischenwirte gefunden, wo sich derselben die Möglichkeit eines langen Verweilens eröffnete, so verlor der verhältnismäßig hohe Entwicklungszustand der Brut vor dem Eindringen in den Zwischenwirt, damit auch seine Bedeutung für dieselbe da diese Entwicklung leicht durch osmotische Ernährung im Körper des Zwischenwirtes erreicht werden kann. Da nun andererseits für alle Entoparasiten überhaupt eine möglichst große Fruchtbarkeit von Vorteil ist, zu deren Erzielung auch eine größtmögliche Verringerung der Eidimensionen eine Bedeutung hat, so konnte es späterhin dazu kommen, dass die sich mit Anteilnahme von Zwischenwirten entwickelnden Entoparasiten Eier von verhältnismäßig geringeren Dimensionen, aber diese dafür in größeren Mengen hervorzubringen begannen. Indem die Brut der Parasiten jedoch angefangen hatte, einen gewissen Teil ihrer Entwicklung im Körper von Zwischenwirten zu durchlaufen, verlor sie damit auch die Fähigkeit der unmittelbaren Infektion des definitiven Wirtes.

Bei einigen Entoparasiten können wir auch in gegenwärtiger Zeit noch beobachten, wie in gesetzmäßiger Weise zwei parallel verlaufende Infektionsweisen nebeneinander bestehen — die eine mit Zwischenwirt, die andere ohne einen solchen. So verhält es sich z. B. nach Walker<sup>12)</sup> in bezug auf *Syngamus trachealis* v. Sieb., welcher in der Trachea und in den großen Bronchien der Krähe, der Dohle, der Elster, der hühnerartigen Vögel, der Ente, des Storchs und anderer Vögel parasitiert. Nach Walker bildet der Regenwurm den natürlichen Zwischenwirt von *Syngamus trachealis*.

11) Von Interesse ist der Umstand, dass im Darne von Regenwürmern Jugendstadien gewisser Strongylyden phytophager Tiere angetroffen werden, so z. B. *Strongylus micrurus* Mehlis, *Str. elongatus*, *Str. filaria*, *Str. pergracilis*. Natürlich können die Regenwürmer aber nicht zu wahren Zwischenwirten für diese Parasiten werden, indem diese Würmer nur ganz zufälligerweise in seltenen Fällen in den Darm von Grasfressern unter den Säugetieren gelangen können. Die ausgewachsenen Larven von *Str. micrurus* verlassen den Darm der Regenwürmer mit den Exkrementen dieser letzteren und können dann zufällig in ihre wahren Wirte gelangen (Cobbold, vgl. Railliet, A. Traité de zoologie médicale et agricole. 2. éd. Paris, 1895, pp. 430—436).

12) Walker, H. D. The gape worm of fowls (*Syngamus trachealis*): the Garthworm (*Lumbricus terrestris*) is original host. Bull. Buffalo Soc. N. H. Vol. 5, 1886, pp. 47—71. — Vgl. auch: Railliet, A. Traité de zoologie médicale et agricole. 2. édit. Paris 1895, pp. 453—455. — Idem. Mode de propagation des syngames. Compt. rend. d. séances de la société de Biologie. Séance du 23 Fevr. 1901.

Die Embryonen des Parasiten verbleiben im Verlaufe eines ganzen Jahres in dem Darm dieses Zwischenwirtes. Von jungen Hühnern als Speise verzehrt, dienen die infizierten Regenwürmer als Mittel zur Ansiedlung der Parasiten in den ersteren. Die frei gewordenen Embryonen gelangen dabei längs den Wandungen des Ösophagus in die Luftwege. Hier befestigen sie sich an der Schleimhaut im unteren Abschnitt der Luftröhre oder an deren Übergang in die Bronchien und kopulieren bereits 7 Tage nach erfolgter Infektion. Am 7. Tage findet man im Uterus der Weibchen schon reife Eier, welche jedoch nur nach dem Zerplatzen der Leibeswand der Weibchen frei werden. Durch Husten werden die Parasiten nach außen befördert, worauf deren Eier infolge Zersetzung des Organismus der Mutter frei werden und in feuchte Erde oder eine Wasserpflanze gelangen. In infizierten Gegenden sind fast alle Regenwürmer angesteckt. — Andererseits wurde bereits von Ehlers nachgewiesen, dass *S. trachealis* sich auch ohne Vermittlung eines Zwischenwirtes entwickeln kann, indem er nach der Fütterung von Vögeln mit Eiern, welche Embryonen enthielten, bereits nach 12 Tagen die Anwesenheit von kopulationsreifen Parasiten konstatierte; nach 17 Tagen waren die Weibchen der Parasiten bereits mit völlig ausgebildeten Eiern angefüllt. Dasselbe wurde, ebenfalls auf experimentellem Wege, späterhin auch von Walker und anderen Autoren bestätigt. Auch Mequin gelang es, durch Verfütterung ganzer *Syngamus*-Würmer an einen Papagei, in diesem letzteren die Brut jener Würmer anzusiedeln. — Was nun *Ollulans tricuspis* betrifft, der in der Mucosa des Magens der Katze parasitiert und lebende Junge zur Welt bringt, so erfolgt dessen Entwicklung nach Leuckart wahrscheinlich schon normalerweise durch Vermittlung von Zwischenwirten, in diesem Falle von Mäusen. Indem Leuckart diese letzteren mit Brot fütterte, unter welches Speisebrei aus dem Magen von Katzen mit jungen Larven der Parasiten gemischt war, fand er nach 6 Wochen in den Mäusen Hunderte eingekapselter Muskelwürmer (den Kapseln fehlten die für die Trichinen so charakteristische innere Hülle)<sup>13)</sup>.

Es ist wohl möglich, dass *Ascaris lumbricoides*, vor allem aber *A. canis* u. *felis* ihre Wirte nicht nur auf direktem Wege zufällig infizieren können, sondern auch durch Vermittlung irgendwelcher Zwischenwirte, welche aus Zufall die Beute der definitiven Wirte werden. *Ascaris depressa* dagegen, ein Parasit von Raubvögeln, entwickelt sich normalerweise nur durch Vermittlung von Zwischenwirten (Maulwürfen und Erdmäusen); dasselbe bezieht sich wahrscheinlich auch auf *A. acus*, einen Parasiten von Raubfischen, welcher nach Leuckart *Leuciscus alburnus* zum Zwischenwirt hat, ebenso auf einige *Heterakis*, einige *Oxyuris* (auch aus Raubkäfern) u. a. m.

13) Leuckart, R. Die menschlichen Parasiten, Bd. 2, 1876, pp. 102—106.  
25\*

Beispiele von Infektion auf zweierlei Wegen lassen sich auch für die Parasiten unter den Protozoen anführen, wie dies von Schaudinn für *Coccidium schubergi* Schaud. nachgewiesen wurde, einen Parasiten aus den Zellen des Darmepithels von *Lithobius forficatus*, welcher eine räuberische Lebensweise führt<sup>14)</sup>. Die Sporen enthaltenden Oozysten von *C. schubergi* gelangen mit den Fäkalien nach außen und können zu einer direkten Infektion der Myriapoden führen, wenn sie zufällig von diesen letzteren verschluckt werden, indem Versuche der Fütterung von Myriapoden mit Oozysten, welche dem Fleische von Mehlwürmern beigemischt wurden, positive Resultate ergeben haben. Die Myriapoden können sich auch dadurch infizieren, dass sie sich untereinander auffressen. Die normalere Infektionsweise der Myriapoden erblickte Schaudinn jedoch in dem Vorhandensein von Zwischenwirten, wie z. B. von Kellerasseln und einigen kleinen Arthropoden, welche an den gleichen Orten wie die Myriapoden lebend, mit den Exkrementen dieser letzteren auch die Oozysten der Coccidie verschlucken können. Die Oozysten erleiden zwar in dem Darne dieser Tiere keine Veränderung, doch unterliegt es keinem Zweifel, dass auch durch solche Zwischenwirte leicht eine Infektion der Myriapoden erfolgen kann. Dasselbe bezieht sich offenbar auch auf die Coccidie *Adelea orata*, welche in den gleichen Myriapoden parasitiert. Ebenso liegt die Möglichkeit vor, dass die Hausmaus und die Ratte mit *Coccidium faleiforme* Eimer nicht nur auf direktem Wege, sondern auch durch Vermittlung von Mehlwürmern u. dgl. m. infiziert werden können. Allein es liegen bis jetzt noch keine Hinweise darauf vor, dass die Infektion durch Zwischenwirte bei irgendwelchen Coccidien und Gregarinen zu einer gesetzmäßigen Erscheinung geworden wäre.

Wir wollen hier auch die gegenwärtige Infektionsweise bei der Trichine, *Trichinella spiralis* Owen, auf ihren Ursprung hin betrachten. Es unterliegt keinem Zweifel, dass die Infektion ihrer jetzigen Wirte (der Ratten, Mäuse, Schweine und des Menschen) durch die Trichine ursprünglich einfach durch Verschlucken von deren Eiern oder Larven mit der Nahrung oder mit Wasser erfolgte, worauf diese letzteren mit den Exkrementen nach außen befördert werden mussten, wie dies auch jetzt noch bei anderen im Darne parasitierenden Trichotracheliden der Fall ist<sup>15)</sup>. Als jedoch die Trichinenweibchen anfangen, in das Innere der Schleimhaut der Darmzotten in den Lieberkühn'schen Drüsen einzudringen und dort ihre Jungen abzulegen, so konnten vorerst zwei

14) Schaudinn, Fr. Untersuchungen über den Generationswechsel bei Coccidien. Zool. Jahrb. Anat. Abt., Bd. 13, 1900, p. 197 ff.

15) Vgl. Railliet, A. Traité de Zoologie médicale et agricole. 2. édit. Paris 1895, pp. 477—499. — Braun, M. Die tierischen Parasiten des Menschen. 4. Aufl., 1908, pp. 311—323.



Arten von Infektion stattfinden: direkt durch Verschlucken der in das Freie gelangten Eier oder Jugendstadien der Trichine durch die Wirte, oder aber durch das Verzehren von lebenden oder toten trichinösen Tieren. Auch jetzt noch kann die Infektion mit Trichinen nach Höyberg sozusagen auf dem ursprünglichen Wege vor sich gehen, z. B. indem man der Nahrung nicht infizierter Ratten Fäkalien infizierter Ratten beimischt<sup>16</sup>). Vielleicht kann auch die Infektion mit *Trichosoma contorta* Crepl. auf zweierlei Art — ohne Zwischenwirt und mit einem solchen — vor sich gehen, welche in der Speiseröhre der Stelzenfüßler, der Palmipeden, der Sperlingsvögel und der Raubvögel lebt, bisweilen aber auch in die Schleimschicht, unter dieselbe oder in die Anschwellungen der Speiseröhren-Submucosa eindringt<sup>17</sup>).

Wir wollen nunmehr versuchen, die Wege anzudeuten, wie die Art und Weise der Infektion entstanden ist, gemäß welcher die Wirbeltiere heutigen Tages mit den Blutparasiten (den sogen. Haematozoa) angesteckt werden, zu denen verschiedene Filariiden mit ihren im Blute schwimmenden Larven, die Blutflagellaten und die *Haemosporidia* gehören.

Alle diese Blutparasiten waren ursprünglich Darmparasiten und sind erst im Laufe der Zeit zu Blutparasiten geworden.

So sehen wir unter den *Filariidae* ganze Gattungen, welche Parasiten des Darmtrakts von Wirbeltieren sind: *Dispharagus* Duj., *Gongylonema* Molin., z. T. *Spiroptera* Rud., ferner *Cucullanus* Müll., *Dacnitis* Duj. u. a. m. Obgleich die Art und Weise der Infektion für viele Formen der Filariiden noch nicht festgestellt ist, so wird man doch annehmen können, dass die Infektion phytophager Tiere auf direktem Wege erfolgt, d. h. ohne Zwischenwirte; für einige Filariiden der Raubtiere oder anderer Fleischfresser dagegen ist festgestellt worden, dass letztere durch Zwischenwirte mit ihren Parasiten angesteckt werden. So besitzt *Cucullanus elegans*, welcher im Magen, im Darne und in den pylorischen Schläuchen des Barsches, des Sandarts und des Kaulbarsches, im Darne des Stichlings, des Hechtes und anderer Fische parasitiert, als Zwischenwirte kleine Crustaceen, wie *Cyclops*,

16) Vgl. Höyberg, H. M. Fütterungsversuche mit trichinösen Fäkalien. Centrallbl. f. Bakter., Parasitenk. und Infektionskrankh., I. Orig., Bd. 41, 1906, pp. 210–211.

17) Es ist von großem Interesse, dass auch bei der Strongylide *Ollulanus tricuspis*, welche im Magen der Katze parasitiert, ein Teil der neugeborenen Larven ebenfalls in die inneren Organe (Pleura, Diaphragma, Leber und Lungen) der Katze eindringt, in welcher sie zur Welt gekommen sind; hier kapseln sie sich ein, gehen aber doch nach einiger Zeit zugrunde (Leuckart, R., 1876, pp. 102–106). Allein bei *Ollulanus tricuspis* konnte eine Infektionsweise wie bei *Trichinella spiralis* nicht zustande kommen, indem die Katzen die Leichname ihrer Genossen nicht aufessen.

sowie Insekten, z. B. *Agrion*-Larven, in deren Inneres die freilebenden Larven von *Cucullanus* durch den Mund der Zwischenwirte eindringen<sup>18)</sup>; *Spiroptera obtusa*, aus dem Magen der Ratte (*Mus decumanus*) hat als Zwischenwirt die Mehlwürmer, welche die Eier der Parasiten in sich aufnehmen, indem sie die Kotballen der Ratten benagen<sup>19)</sup>; *Dispharagus uncinatus* Rud., ein Parasit in den Knötchen des Oesophagus und im Vormagen der Hausgans und der Ente hat Daphnien zu Zwischenwirten<sup>20)</sup>.

*Spiroptera sanguinolenta* Rud., welche in den Anschwellungen des Magens und des Oesophagus der Hunde und Wölfe parasitiert, verdient insofern besonderes Interesse, als dieser Parasit augenscheinlich seine Wirte auf zweierlei Weise infizieren kann.

Grassi stellte fest, dass die Hunde sich infizieren können, indem sie Küchenschaben fressen, denen sie gerne nachstellen und in deren Bauchhöhle sich die Larven von *Sp. sanguinolenta* einzystieren<sup>21)</sup>. In die Schaben konnten wiederum nur die Larven solcher Filariidenweibchen gelangt sein, welche im Oesophagus und Magen ihrer Wirte gelebt hatten.

Allein *Sp. sanguinolenta* wurde auch in verschiedenen anderen Organen des Hundes angetroffen: freilebend im Oesophagus, an der äußeren Oberfläche des Zwölffingerdarmes, in den Auftreibungen der Aortenwand, in einer Geschwulst unterhalb der Nierengefäße, ferner in den lymphatischen Ganglien, in den Lungen, Bronchien, der Trachea und den Nasenhöhlen des Hundes. Da diese Filariide lebendig gebärend ist und selbst in solchen Organen gefunden wurde, wie die Aorta (in den Knötchen ihrer Wandungen), so erscheint es sehr wahrscheinlich, dass die Larven des Parasiten häufig in den Blutstrom gelangen, wo sie denn in der Tat auch schon aufgefunden worden sind. Nach Leuckart steht die Höhlung der Knötchen, in denen die Würmer eingeschlossen sind, sogar nicht selten in offener Verbindung „mit dem anliegenden Gefäß (auch dem Darne)“<sup>22)</sup>. Es unterliegt keinem Zweifel, dass wenn die Larven von *Sp. sanguinolenta* im Blute der Hunde zirkulieren können, dieselben auch zusammen mit diesem Blute von verschiedenen stechenden und saugenden Insekten verschluckt werden können, wie dies u. a. für die Embryonen von *Filaria immitis* Leid. und *F. bankrofti* Cobb.

18) Leuckart, R. Die menschlichen Parasiten. II. Bd., 1876, pp. 109—112.

19) Ibid. pp. 113—115.

20) Hamann, O. Die Filarienseuche der Enten und der Zwischenwirt von *Filaria uncinata* R. Centralbl. f. Bakter. u. Parasitenkunde, I., Bd. 14, 1893, pp. 555—557.

21) Grassi, B. Beiträge zur Kenntnis des Entwicklungszyklus von fünf Parasiten des Hundes. Ibid. Bd. 4, 1888, pp. 609—620.

22) Leuckart, R. Die menschlichen Parasiten. Bd. II, 1876, p. 613. — Railliet, A. Traité de Zoologie médicale et agricole. 2-ème éd. Paris 1895, pp. 536—538.

nachgewiesen worden ist. In der Leibeshöhle der Hundeflöhe fand Grassi die Embryonen von Nematoden, welche jedoch keine Ähnlichkeit mit denen von *Sp. sanguinolenta* besaßen (vielleicht aus dem Grunde, weil sie im Körper der Flöhe bereits gewisse Metamorphosen durchgemacht hatten). Selbstverständlich könnten diese oder auch andere, das Blut von Hunden saugende Insekten, wenigstens zu zufälligen Zwischenwirten der Filariide werden und wiederum zu einer Infektion der Hunde führen.

Wenn die Larven von *Sp. sanguinolenta* eher zufällig als normalerweise in das Blut der Hunde gelangen, so gibt es doch andere Filariiden, bei denen gerade das umgekehrte Verhalten beobachtet wird. Einige Leibeshöhlenfilariiden wurden gleichzeitig sowohl in der Leibeshöhle wie auch im Darme der Hunde aufgefunden. So wurde *Filaria cygni* Gmd. von Redi in einer Anzahl von etwa 200 Exemplaren in der Bauchhöhle eines sehr mageren Schwanes angetroffen, gleichzeitig aber auch in ziemlich beträchtlicher Anzahl im Darme und in den Blinddärmen<sup>23</sup>). Selbst für die hauptsächlich in der Bauchhöhle von Ochsen und Hirschen parasitierende *Filaria labiato-papillosa* Alldr. sind Fälle bekannt, wo dieser Parasit im Lumen des Darmes aufgefunden wurde<sup>24</sup>). Ebenso ist auch die beim Pferde in der Leibeshöhle und deren Divertikeln parasitierende *Filaria equina* Abilg. von Rudolphi auch im Darme des Pferdes gefunden worden<sup>25</sup>). Die Embryonen dieser beiden einander sehr nahestehenden Filariidenarten dringen normalerweise in die Blutbahnen ihrer Wirtstiere ein. Wenigstens haben Wedl (1848) und Sonsino (1876) Filariidenlarven (*Filaria sanguinis equi*) im Blute des Pferdes beobachtet, wobei Sonsino bei der Sektion eines Pferdes auch die Filariide selbst entdeckte. Deupser fand im Blute eines mit *F. equina* infizierten Pferdes Larven, welche mit frisch ausgeschlüpften Filariidenlarven große Ähnlichkeit besaßen (allein im Mageninhalt und in der Blase fand der genannte Autor keine Spur von diesen Parasiten<sup>26</sup>). Für *F. labiato-papillosa* konnte Noë fast zweifellos feststellen, dass dieselbe die Fliege *Stomoxys calcitrans* zum Zwischenwirt hat. Die mit dem Blut des Hornviehs in den Darm der Fliege übergegangenen Filariidenlarven dringen durch die Darmwand in die Leibeshöhle der Fliege ein, hierauf in deren Kopf, wo sie zwischen dessen Muskeln ihre larvale Entwicklung

23) Railliet, A. Ibid. p. 533.

24) Diesing, C. M. Systema helminthum. Vindobonae. Vol. II, 1851, pp. 272—274. — Cholodkovsky, N. Helminthologische Notizen. Arch. f. Bakter. u. Parasitenkunde, Bd. 18, 1893, pp. 11.

25) Vgl. Railliet, A. loc. cit., pp. 524—526.

26) Deupser, C. Experimentelle Untersuchungen über die Lebensgeschichte der *Filaria papillosa*. Inaug.-Dissert. Breslau 1894. Vgl. Railliet, loc. cit., pp. 525—526.

beendigen und von hier endlich, bei neuen Stichen durch *St. calcutrae*, zweifellos in das Blut des Hornviehs gelangen<sup>27)</sup>.

Wenn nun die hier erwähnten Filariiden im Darne ihrer Wirte angetroffen werden können, so liegt für dieselben — einerlei ob sie sich von allem Anfang an im Darne entwickelt haben oder aus der Leibeshöhle in denselben eingedrungen sind — doch die Möglichkeit vor, ihre Wirte durch den Mund dieser letzteren zu infizieren, und zwar direkt, wie dies bei *Filaria equina* und *F. labiato-papillosa* der Fall sein kann, oder durch Vermittelung irgendwelcher anderer Tiere, was wahrscheinlich bei *F. cygni* zutrifft. Es wäre von Interesse, wenn Versuche auch in dieser Richtung angestellt werden würden.

Von anderen Blutfilariiden, d. h. von solchen, deren Embryonen im Blute ihrer Wirte herumschwimmen, können nachstehende Arten erwähnt werden: *Filaria bankrofti* Cobb., *F. immitis* Leidy, *F. tricuspis* Linst., *F. attenuata* Rud., *F. loa* u. a. m. Die Zwischenwirte von *F. bankrofti* und *immitis* sind Mücken der Gattungen *Anopheles* und *Culex*, in deren Körper die Filarienlarven gewisse Veränderungen durchmachen und schließlich in die Höhlung der Unterlippe (des Rüssels) eindringen<sup>28)</sup>. Es ist von Interesse, dass für *F. bankrofti* noch eine andere Art der Infektion des Menschen durch dieselbe nachgewiesen worden ist. Die Larven dieser Filarie können zwar aus der Mücke auch direkt bei dem Stich in das Blut des Menschen übergehen, allein sie können auch zuvor in Gemüse und Obst übergehen, an welchen die Mücken ebenfalls saugen, und dann erst von hier aus (mit dem Gemüse oder dem Obst) in den Menschen, demnach auf dem Umwege über den Darm in die inneren Organe<sup>29)</sup>.

Es drängt sich nun die Frage auf, wie die eben erwähnte Art der Infektion mit Blutfilariiden durch die Vermittlung von blut-saugenden Insekten zustande kommen konnte?

Indem die Filariiden, welche in der Leibeshöhle oder in verschiedenen inneren Organen ihrer Wirtstiere unter den Vertebraten leben, anfänglich zweifellos Parasiten des Darmes waren, so müssen in den ersten Zeiten des Übergangs solcher Filariiden von Parasiten des Darmes zu Parasiten der Leibeshöhle u. s. w. sehr häufig Fälle eingetreten sein, wo ein und dieselbe Filariidenart sich bald im Darne, bald in anderen inneren Organen der Wirte entwickelte,

27) Noè, G. Studi sul ciclo evolutivo della *Filaria labiato-papillosa* Aldr. Rendic. Acad. Lincei. Vol. XII, Sem. 2, pp. 387—394.

28) Vgl. Braun, M. Die tierischen Parasiten des Menschen. 4. Aufl., 1908, pp. 295 ff.

29) Taniguchi, N. Beiträge zur biologischen und klinischen Forschung der *Filaria bankrofti* Cobb. Chiusei Tho. 1905 (Ref. v. K. Miura [Tokio]) im Centrabl. f. Bakt., Parasitenk. u. Inf., I. Abt., Refer., Bd. 37, 1906.



wie wir dies auch heute noch bei *Spiroptera sanguinolenta* beobachten können. Es ist sogar sehr wohl möglich, dass in allem Anfang der Parasitismus in der Leibeshöhle oder in irgendwelchen inneren Organen eine nur zufällige Erscheinung war. In solchen Fällen ereignete es sich naturgemäß, dass die Brut dieser Filariiden entweder mit den Exkrementen nach außen gelangte, wenn sie im Darne des Wirtes abgelegt worden war, oder aber in das Blut dieser letzteren geriet, wenn sie in der Leibeshöhle und in anderen inneren Organen entstanden war. In den Blutbahnen konnten die Larven längere Zeit hindurch am Leben bleiben, als die in das Freie gelangte Brut. War nun in den ersten Zeiten die Infektion der Wirtes durch deren Mund die mehr normale Erscheinung gewesen (mochte diese Infektion nun direkt oder durch Vermittlung von Zwischenwirten erfolgt sein), so konnten natürlich solche Fälle möglich sein, wo lange im Blute ihrer Wirtes verbliebene Filariidenlarven von blutsaugenden Insekten verschluckt wurden. Innerhalb dieser letzteren konnten sie nun ein verschiedenes Schicksal erleiden: sie konnten verdaut oder mit den Exkrementen nach außen befördert werden, oder aber sie konnten in die Leibeshöhle der Wirtes eindringen. In letzterem Falle konnten die Larven auf ihren Wanderungen in der Leibeshöhle in die Unterlippe der Mücken gelangen, und von hier, wenn diese Insekten von neuem verschiedene Wirbeltiere stachen, in das Blut dieser letzteren übergehen.

Diese zweite Art der Infektion bot den Filariiden sehr bedeutende Vorteile gegenüber der erstgenannten Art. Nachdem nämlich die Brut der Filariiden in das Blut des Wirtstieres gelangt war, besaß sie die Möglichkeit, hier sehr lange Zeit hindurch am Leben zu bleiben, vielleicht selbst Jahre hindurch, während es für die in das Freie gelangte Brut unbedingt nötig wurde, möglichst rasch in den definitiven oder den Zwischenwirt überzugehen, wobei eine Menge von Individuen, ohne ihr Ziel zu erreichen, zugrunde ging. Hieraus ist schon leicht zu ersehen, woher die Infektionsweise durch blutsaugende Insekten aus einer ursprünglich nur zufälligen mit der Zeit zu einer gesetzmäßigen Erscheinung wurde. Konnte diese Infektionsweise aber die anfänglich vorherrschende Infektion durch den Mund des Wirtes gänzlich verdrängen? Man wird offenbar annehmen müssen, dass, während ein Teil der Darmfilariiden aus dem Darne in andere innere Organe übergehen konnte, ein anderer Teil nicht zu einem solchen Übergang befähigt war und daher fortfuhr, sich auf die alte Weise fortzupflanzen, d. h. dass demnach auch hier wahrscheinlich nur von einer Spaltung von Formen (einer Divergenz von Merkmalen) die Rede sein konnte.

Wir wollen nunmehr zu den Haematozoen unter den Protozoen übergehen, d. h. zu den Blutflagellaten (den Parasiten des Blut-

plasmas) und den Haemosporidien (den Parasiten der roten Blutkörperchen).

Ohne allen Zweifel waren sowohl diese wie jene anfänglich Parasiten des Darmes derselben Wirte oder ihnen nahestehender Tiere. Was die Blutflagellaten betrifft, so wird deren Ursprung aus Darmparasitenformen schon einfach dadurch erwiesen, dass in ein und denselben oder in einander nahestehenden Gattungen derselben die einen Arten im Darne ihrer Wirte wohnen, andere dagegen in dem Blutplasma. So lebt z. B. *Trypanoplasma ventriculi* Keysseltz (1905) im Darne von *Cyclopterus lumpus*, andere Arten der gleichen Gattung dagegen in der Blutflüssigkeit ihrer Wirte, u. zwar *Tr. borreli* Lav. et Mesn. im Blute der Karpfen und anderer Cypriniden, *Trypanosoma eberthi* im Darne und namentlich in den Lieberkühn'schen Drüsen von Vögeln, *Tr. noctuae* Celli et San Felice dagegen im Blute der Eule (Schaudinn, 1904) u. s. w. Von großem Interesse ist die Angabe von Danilewsky bezüglich *Hexamitus intestinalis* Duj., wonach diese im Darne von *Rana esculenta* und *Bufo vulgaris* parasitierende Flagellate bei eintretenden Verschlechterungen der Ernährungsbedingungen ihres Wirtes in die Lymphe, das Blut, die Galle oder den Harn dieses letzteren übergeht und sich hier fortpflanzt. Doflein zweifelt zwar an der Richtigkeit dieser Angabe, allein die Befähigung der Blutflagellaten durch die Darmwandungen in das Blut überzugehen, steht gegenwärtig außer allem Zweifel (vgl. namentlich Jakimoff u. N. Schiller, 1907). Was dagegen die *Haemosporidia* betrifft, so gilt für sie die Angabe von Doflein: „Für sämtliche Formen ist jedoch festzustellen, dass sie eine nahe Verwandtschaft mit den Coccidien nicht verleugnen können. Man kann sie direkt als an den Blutparasitismus angepasste Coccidien bezeichnen<sup>30)</sup>.“ Mit anderen Worten, die Vorfahren der Haemosporidien waren anfänglich ebenfalls Parasiten des Darmes (d. h. des Darmepithels) ihrer Wirte und wurden erst im Laufe der Zeit zu Parasiten des Blutes.

In jenen Zeiten, als die Haemosporidien und die Blutflagellaten noch Darmparasiten waren, erfolgte die Infektion ihrer Wirte entweder durch Zysten, wie dies auch jetzt noch bei den Darmflagellaten der Fall ist, oder aber durch Oozysten (wie bei den *Coccidia*) und zwar in gewissen Fällen unmittelbar, in anderen dagegen vielleicht auch durch Vermittlung von Zwischenwirten. Selbstverständlich konnte die Verwandlung der Darmparasiten in Parasiten des Blutes nicht plötzlich erfolgen, sondern sie trat allmählich ein, und dabei konnte dieser Übergang nur unter der Bedingung stattfinden, wenn die in das Blut gelangten Parasiten auf irgendeine Weise zur In-

30) Doflein, R. Die Protozoen als Parasiten und Krankheitserreger. Jena 1901, p. 121.

fektion neuer Wirte führten. Dies konnte nun entweder auf die Weise der Fall sein, dass die Parasiten behufs Bildung der Zysten oder Oozysten wiederum durch die Wandungen des Darmes in dessen Höhlung übergingen, oder aber die Infektion erfolgte durch Vermittlung verschiedener blutsaugender Arthropoden und Hirudineen. Allein die Infektion durch blutsaugende Tiere bietet den Blutparasiten unleugbare Vorteile vor der Infektion (in Gestalt von Zysten oder Oozysten) durch den Mund und den Verdauungstraktus des Wirtes. Der Übergang der Darmparasiten zum Parasitismus im Blute erfolgte demnach gleichzeitig mit dem Auftreten einer neuen Infektionsweise durch blutsaugende Tiere. Man wird sich aber diesen Vorgang nicht etwa so vorstellen dürfen, als ob eine Art von Darmflagellaten mit der Zeit in der Gesamtheit ihrer Individuen zum Blutparasitismus übergegangen wäre. Im gegebenen Falle hat vielmehr, wie auch in vielen anderen Fällen, eine Spaltung der ursprünglichen Form in zwei neue Formen stattgefunden: einige Individuen bewahrten die Fähigkeit, durch die Darmwandung in das Blut überzugehen, andere besaßen diese Fähigkeit nicht mehr, so dass schließlich im Darne noch eine Form von Individuen zurückbleiben konnte, welche gar nicht mehr fähig war, durch die Darmwandung in das Blut des Wirtstieres überzugehen.

Gegenwärtig ist die Infektionsweise schon für eine genügende Zahl von Blutparasiten (*Trypanosoma*, *Trypanoplasma*) festgestellt worden, wobei nachstehende Tiere als Zwischenwirte funktionieren: bei den Parasiten warmblütiger Tiere die blutsaugenden Insekten *Glossina morsitans* und *Gl. pallidipes* (für *Trypanosoma brucei* und *Tr. gambiense*, vgl. Braun), *Stomoxys calcitrans* und *Tabanus* sp. (für *Tr. evansi*), *Haemotopinus spinulosus* und verschiedene Aphanipteren (für *Tr. lewisi*), bei den in Fischen parasitierenden Flagellaten dagegen — Hirudineen (*Hemiclespis marginata*, *Piscicola*)<sup>31)</sup>.

Dafür, ob in gegenwärtiger Zeit bei irgendwelchen Blutflagellaten eine Infektionsweise mittels Zysten existiert, wobei letztere mit den Exkrementen des Wirtes nach außen befördert werden, liegen einstweilen keine Beweise vor. Doch verdient schon der Umstand großes Interesse, dass wenigstens einige Arten von Flagellaten die Fähigkeit besitzen, die entsprechenden Wirte durch die Wandungen ihres Darmes zu infizieren, wenn an diese Wirte

31) Laveran, A. et Mesnil, F. Trypanosomes et trypanosomiasés. Paris 1904. — Schaudinn, Fr. Generations- und Wirtswechsel bei *Trypanosoma* und *Spirochaete*. Arb. a. d. Kaiserl. Gesundheitsamte. Bd. 20, H. 3, 1904. — Pro-wazek, S. Studien über Säugetiertrypanosomen. Ibid. Bd. 22, H. 2, 1905. — Keysselitz, G. Generations- und Wirtswechsel von *Trypanoplasma borreli* Laver. et Mesn. Berlin (Dissert.) 1905. — Brumpt, E. Trypanosomes et trypanosomose. Rev. scient., Sér. 5, T. IV, 1905, pp. 321—333. — Braun, M. Die tierischen Parasiten des Menschen. 4. Aufl., 1908, pp. 61—89.



weiche und zerkleinerte Teile von Organen mit Trypanosomen infizierter Tiere verfüttert werden, wie dies durch die Versuche von W. Jakimoff und N. Schiller an *Trypanosoma lewisi*, *Tr. brucei* u. a. m. nachgewiesen worden ist<sup>32)</sup>. Gleiche Resultate wird man auch in bezug auf die Blutflagellaten der Fische erwarten können. Für die Ratten, welche die Leichen ihrer Artgenossen fressen, kann die Infektion mit Trypanosomiasis durch den Darm sogar eine beträchtliche Rolle neben der Infektion durch Flöhe oder Läuse spielen. Jedenfalls kann die Fähigkeit der Trypanosomen, durch die Darmwandungen in das Blut ihrer Wirte einzudringen, als ein Hinweis auf die ursprünglichen Verhältnisse dienen, wo die betreffenden Flagellaten noch die Fähigkeit besaßen, sowohl im Darm ihrer Wirte als auch in deren Blutplasma zu leben und sich fortzupflanzen.

Die gleiche Entstehungsweise der Infektion vermittelt blutsaugender Tiere werden wir auch für die *Haemosporidia* annehmen müssen. Besonderes Interesse für die Aufklärung dieser Entstehungsweise verdienen die Untersuchungen von R. Hinze, eines Schülers von Fr. Schaudinn, über *Lankasterella minima* Chaussat (= *Drepanidium ranarum* Lankester), eines Parasiten der roten Blutkörperchen des Frosches, *Rana esculenta*<sup>33)</sup>.

Die Parasiten entwickeln sich in den roten Blutkörperchen des Frosches, werden indessen später häufig in dem Blutplasma oder in den Zellen der Milz, des Darmes u. s. w. angetroffen. Zuerst runden sich die anfangs sichelförmigen Haemosporidien ab (Schizontenstadium), ihr Kern teilt sich und der Schizont zerfällt in eine verschiedene Anzahl von Teilstücken, die Merozoite, welche mit dem Blute zerstreut werden und einen neuen Entwicklungszyklus beginnen u. s. w. Allein im Körper der Frösche „kommt neben der Schizogonie, der ungeschlechtlichen Vermehrung, auch bei *Lankasterella* eine zweite Art der Vermehrung vor, die den Zweck hat, die Haemosporidie auf andere, bis dahin nicht infizierte Frösche zu übertragen“. Einige Merozoite wachsen zu Makrogameten aus, andere dagegen verwandeln sich zu Mikrogametozyten, aus denen nach multipler Teilung des Kernes und Zerfall des Körpers die Mikrogameten hervorgehen. Diese letzteren kopulieren mit den Makrogameten. Die befruchtete Gamete, die „Kopula“ des Autors, verlässt das Blut, dringt in eine Darmepithelzelle ein, umgibt sich hier mit einer Membran (Oozyste), innerhalb welcher sie in Sporozoite zerfällt (Schizogonie) und mit dem Darminhalt des Frosches ihren früheren Wirt verlässt.

32) Jakimoff, W. L. u. Schiller, N. Zur Trypanosomeninfektion durch die Schleimhaut des Verdauungstraktes. Centralbl. f. Bakter., Parasitenk. u. Infektionskrankh., I. Abt. Orig., Bd. 43, 1907, p. 694—702.

33) Hinze, R. Lebensweise und Entwicklung von *Lankasterella minima* (Chaussat). Zool. Jahrb. Anat. Abt., Bd. 15, 1902, pp. 693—730.



Die Schizogonie erfolgt demnach bei *Lankasterella* neben der Sporogonie, wie dies auch bei den in Darmepithelzellen verschiedener Tiere (bei einigen Insekten auch in der Leibeshöhle) parasitierender *Coicidia* der Fall ist.

Das Füttern von dritten Fröschen mit der Milz, Leber und dem größten Teil des Darmes eines infizierten Frosches führte zu deren Infektion mit der Haemosporidie, während das Füttern eines besonderen Frosches mit den Muskeln keine Infektion zur Folge hatte. In dem zum Füttern verwendeten Froschdarm hatten sich bei der vorangegangenen Untersuchung Oozysten der Haemosporidien erwiesen. Es erscheint daher sehr wahrscheinlich, dass es gerade diese Oozysten mit den darin enthaltenen Sporozoiten gewesen sind, durch welche die Infektion der Frösche erfolgt war. Ist dem aber so, dann erfolgt die Infektion auch in der Natur wenigstens teilweise durch Oozysten. Es muss bemerkt werden, dass bei ganz jungen Fröschen keine Haemosporidien beobachtet worden sind.

Es ist sehr wohl möglich, dass bei *Lankasterella minima* auch noch andere Infektionsweisen vorkommen, nämlich durch Vermittlung von Blutegeln, wie dies später auch für die Haemosporidien der Schildkröten nachgewiesen worden ist. Wenn aber Schaudinn darauf (1903) nur diese zweite Infektionsweise für die Haemosporidien des Frosches zuzulassen begann, annehmend, dass Hinze bezüglich der Darmzysten bei dem Frosche in einen Irrtum verfallen war, so ist ein derartiges aprioristisches Leugnen der direkten Infektion des Frosches mit Haemosporidien natürlich durchaus unbegründet, indem auf Grund des von uns dargelegten Gesichtspunktes bei beliebigen Haemosporidien im Gegenteil das Vorhandensein von zweierlei Art und Weise der Infektion ihrer Wirte angenommen werden muss. Jedenfalls wird durch die Versuche von Hinze unzweifelhaft nachgewiesen, dass *L. minima*, sei es in Gestalt von Sporozoiten oder aber in Gestalt von Merozoiten, durch die Darmwandungen des Wirtes in dessen Blut gelangen kann. Gibt man aber zu, dass die Frösche sich direkt mit den Oozysten von *Lankasterella* infizieren können, so werden sich auch Fälle von Infektion durch Vermittlung irgendwelcher kleiner Tiere, welche den Fröschen zur Nahrung dienen, als möglich erweisen können.

Die Infektion der Schildkröte *Emys lutaria* mit der Haemosporidie *Haemogregarina stepanowi* erfolgt durch Vermittlung von Blutegeln, welche diese Schildkröte angreifen. In dem Darne dieser Blutegel verwandeln sich die schlangenförmigen Haemosporidien teils in Makro-, teils in Mikrogameten und hier findet auch die Kopulation statt; sodann dringen die Produkte der Befruchtung, die Ookineten, in die Bluträume ein, welche die Darmdivertikel der Blutegel umgeben, hierauf in das Herz und schließlich in die Zellen der sogen. Pharyngealdrüsen, welche gleich hinter dem Rüssel

in einer gemeinsamen Öffnung nach außen münden. Gleichzeitig hiermit erfolgt die allmähliche Verwandlung der Ookineten in Sporozoitoblasten. Die reifen Sporozoite werden frei und dringen in das Lumen der Drüse ein, von wo sie bei einem neuen Angriff des Blutegels auf eine Schildkröte in das Blut dieser letzteren übergehen. Von Interesse ist auch noch der Umstand, dass die Sporozoiten auch in den Speicheldrüsen noch unreifer, sich von Dotter ernährenden Blutegelembryonen aufgefunden wurden; es kann demnach außer den Blutegehn, welche das Blut infizierter Schildkröten getrunken haben, auch noch deren Brut zur Infektion von Schildkröten dienen<sup>34)</sup>.

Die Haemosporidien der Eidechsen infizieren ihre Wirte nach den Beobachtungen von Schaudinn durch Vermittlung der Larven von *Ixodes ricinus*, in deren Darm die Kopulation zwischen den Mikro- und Makrogameten sowie die Bildung der Ookineten vor sich geht. Dabei fand Schaudinn, „dass die Übertragung sowohl durch dieselbe Generation der sich infizierenden Zeckenlarven erfolgen kann, als durch ihre Tochtergeneration“<sup>35)</sup>. Ähnliche Beobachtungen wurden später (1906) von R. Koch auch für *Piroplasma* Koch mitgeteilt, einen Parasiten der roten Blutkörperchen des Hornviehs, der Pferde und der Hunde in heißen und zum Teil auch in warmen Landstrichen; für diesen Parasiten dienen ebenfalls Zecken als Zwischenwirte.

*Proteosoma* (oder *Haemoproteus*) *danilewskyi* Kruse endlich<sup>36)</sup>, ein Parasit der roten Blutkörperchen verschiedener Vögel, hat zum Zwischenwirt die Mücken der Gattung *Culex*, während den Arten der Gattung *Plasmodium*, Parasiten der roten Blutkörperchen des Menschen, vorzugsweise die Gattung *Anopheles*<sup>37)</sup> als Zwischenwirt dient.

Einige Autoren bezeichnen die blutsaugenden Insekten irrlicherweise als die eigentlichen Wirte der Blutflagellaten und der Haemosporidien, weil in dem Darne dieser Wirte die Bildung der geschlechtlichen Individuen und deren Kopulation vor sich geht,

34) Siegel. Die geschlechtliche Entwicklung von *Haemogregarina stepanovi* im Rüsselegel *Placobdella catenigera* (vorl. Mitt.). Arch. f. Protistenk., 2. Bd., 1903, pp. 339—342.

35) Schaudinn, Fr. Anm. auf S. 340 des Arch. f. Protistenk. 2. Bd.

36) Doflein, Fr. Die Protozoen als Parasiten etc. 1901, pp. 150—158. — Koch, R. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Piroplasmen. Zeitschr. f. Hyg. u. Infektionskrankh., Bd. 44, 1906. — Braun, M. Die tierischen Parasiten. 4. Aufl., 1908, pp. 110—132 und andere Autoren.

37) Vgl. Doflein, F. Die Protozoen als Parasiten etc. 1901, pp. 241—249. — Braun, M. Die tierischen Parasiten des Menschen. 4. Aufl., 1908, pp. 116—131. — Grassi, B. Die Malaria-Studien eines Zoologen. 2. Aufl., Jena 1901. — Schaudinn, Fr. Studien über krankheitserregende Protozoen. II. *Plasmodium vivax*. Arb. a. d. Kais. Gesundheitsamte Berlin. Bd. 19, 1902, pp. 169—250 und andere Autoren.

verschiedene Wirbeltiere dagegen als deren Zwischenwirte. Allein dies ist schon eine spätere Erscheinung. Als die Vorfahren dieser Blutparasiten noch Parasiten des Darmes waren, so erfolgte die Bildung von geschlechtlichen Individuen sowie die Kopulation im Darne der Wirbeltiere, worauf die von einer Zyste umschlossenen „Copulae“ (die Zysten der Flagellaten und die Oocysten der Coccidien) mit den Exkrementen der Wirte nach außen geschafft wurden. Als jedoch diese Parasiten zum Teil auch zu Blutparasiten geworden waren, so konnten sie sich im Blute nur auf ungeschlechtliche Weise fortpflanzen, während zur Zeit der geschlechtlichen Fortpflanzung einige der Blutindividuen wieder in den Darm des Wirtes eindringen mussten. Bei *Lankasterella minima* sind dies bewegliche „Copulae“ (Ookyneten), welche sich hauptsächlich in dem Darmepithel mit einer Zyste umhüllen und erst dann nach außen geschafft werden. Von verschiedenen blutsaugenden Tieren konnten mit anderen auch derartige Stadien der Parasiten zufälligerweise verschluckt werden, welche im Darne dieser Tiere zur geschlechtlichen Fortpflanzung und zur Bildung von „Copulae“ gelangten; allein diese letzteren hörten mit der Zeit auf, sich hier mit Zysten zu umhüllen und wurden somit zu sogen. Ookyneten. Die geschlechtliche Fortpflanzung der Blutparasiten wurde auf diese Weise aus dem Darne von Wirbeltieren in den Darm blutsaugender Tiere übertragen, d. h. in den Darm provisorischer Wirte.

### Trematoden und Cestoden.

Die größten Schwierigkeiten für das richtige Verständnis ihres Entstehungsganges bieten zweifelsohne die jetzt geltenden Verhältnisse bei den entoparasitischen Trematoden.

Die in der Jetztzeit vorliegenden Verhältnisse bei den entoparasitischen *Trematodes*, mit deren zwei aufeinanderfolgenden Zwischenwirten und dem Generationswechsel (Heterogonie), welcher letzterer im gegebenen Falle mit dem Wirtswechsel im Zusammenhang steht, bieten zweifellos die größten Schwierigkeiten für eine richtige Auffassung derselben und für die Beantwortung der Frage über die Wege und die Ursachen ihrer Entstehung.

Bei der Beantwortung der Frage von dem Ursprung der gegenwärtigen Verhältnisse bei den entoparasitischen Trematoden werden wir von dem nicht anzuzweifelnden Satze ausgehen müssen, dass die *Trematodes* in innigster Verwandtschaft mit den *Turbellaria* stehen und zwar als *Turbellaria* anzusehen sind, welche entsprechend den Bedingungen des parasitischen Lebens gewisse Veränderungen erlitten haben.

Auch die jetzt lebenden Rhabdocoelen und Tricladen haben eine gewisse Anzahl parasitischer Formen entstehen lassen, und zwar sowohl Ektoparasiten als auch Entoparasiten (letztere sind bis



jetzt nur unter den *Rhabdocoela* bekannt)<sup>38)</sup>. Und bereits bei diesen parasitischen Turbellarien finden wir einige mehr oder weniger angedeutete oder ausgesprochene Merkmale der Trematoden: die Bildung von Saugnäpfen, den Verlust des Wimpernkleides, die Verlagerung des Pharynx nach dem vorderen Körperende. Bei den rezenten Trematoden hat sich die ventrale Lage des Mundes nur bei *Gasterostomum* v. Sieb. erhalten<sup>39)</sup>.

Der Entoparasitismus entwickelte sich bei den Trematoden in den meisten Fällen aus dem Ektoparasitismus, nicht aber unmittelbar aus dem freilebenden Zustande. Zugunsten dieser Annahme spricht u. a. schon die Erhaltung der Filamente der Eier bei vielen entoparasitischen Trematoden u. a. m. Wir müssen uns dabei aber gänzlich von dem Prinzip lossagen, welches von van Beneden der Einteilung der *Trematodes* in die *Monogenea* und die *Digenea* zugrunde gelegt worden ist<sup>40)</sup>, d. h. je nachdem, ob die betreffenden Trematoden sich direkt, ohne Generationswechsel, oder mit einem solchen entwickeln; denn der Parasitismus der Trematoden musste, wie wir später sehen werden, notwendigerweise zu einer komplizierteren Entwicklungsweise mit Wirtswechsel und Generationswechsel (Heterogonie) führen, und zwar unabhängig von ihrem Ursprunge, einerlei ob sie von den *Triclada* oder den *Rhabdocoela* abstammen<sup>41)</sup>.

Berücksichtigt man, dass freibewegliche ektoparasitische Trematoden bei sich dazu bietender Gelegenheit sehr leicht von einem Wirt auf einen anderen übergehen können — und dass unter den Vertebraten ursprünglich nur die Fische solche Wirte abgaben — so liegt es auf der Hand, dass die anfänglich freischwimmenden Larven ihre frühere Bedeutung als Verbreiter der Spezies eingebüßt haben. Bei diesen neuen Bedingungen des Lebens erwies es sich sogar als vorteilhaft, eine wenn auch quantitativ geringe, aber von vornherein zum selbständigen parasitischen Leben befähigte Nachkommenschaft hervor-

38) Braun, M. Über parasitische Strudelwürmer. Centralbl. f. Bakt. u. Parasitenk., Bd. 2, 1887, pp. 452, 478; Bd. 5, 1889, p. 41. — Graff, L. von. Die Turbellarien als Parasiten und Wirte. Graz 1903 (Autoreferat im Centralbl. f. Bakt. u. Parasitenk. u. Inf., I., Ref., Bd. 34, 1904, pp. 456—460).

39) Vgl. Ziegler, Ernst. *Bucephalus* und *Gasterostomum*. Zeitsch. f. wiss. Zool., Bd. 43, 1883, pp. 538—571.

40) In ähnlichem Sinne spricht sich u. a. auch Monticelli aus (*Cotylogaster Michaelis* n. g. n. sp. c Revisione degli *Aspidobothridae*. Festschr. z. 70. Geburtstage Leuckart's, 1892, pp. 168—214).

41) Von bedeutendem Interesse ist die von Th. Odner beschriebene ektoparasitische Trematode *Aporocotyle simplex* (auf den Kiemen von *Pleuronectes limanda* und *Pl. flesus*), welche durch ihre unpaare Öffnung der Exkretionsorgane und die Ausführgänge ihrer Geschlechtsorgane an die sogen. *Digenea* erinnert. Vgl. *Aporocotyle simplex* n. g. n. sp., ein neuer Typus von ektoparasitischen Trematoden. Centralbl. f. Bakt., Par. u. Inf., I., Bd. 27, Orig., 1900, pp. 62—66.



zubringen; auf diese Weise hat auch das Wimperkleid der das Ei verlassenden Brut seine Bedeutung fast vollständig eingebüßt und ist nur bei einigen wenigen Arten, wie z. B. bei *Diplozoon paradoxum* erhalten geblieben und auch das nur in unvollständigem Grade. Die Eier wurden am Wohnort der erwachsenen Individuen abgelegt und mittelst der sogen. Filamente (Fortsätze der verschmälerten Einden) am Körper der Wirtstiere befestigt, worauf aus diesen Eiern eine in der Entwicklung ziemlich weit fortgeschrittene, zum parasitischen Leben fast völlig angepasste Brut hervorging.

Ganz besonderes Interesse verdient der Umstand, dass einige ursprünglich zweifellos ektoparasitische Formen mit der Zeit zu Entoparasiten wurden, wobei sie jedoch stark entwickelte Anheftungsorgane oder andere Organe beibehielten, deren die Entoparasiten schon nicht mehr in gleichem Maße bedürfen. So ist z. B. die Gattung *Polystomum* Zeder fast durchwegs zur entoparasitischen Lebensweise übergegangen, obgleich andere Gattungen der gleichen Familie der *Polystomidae* van Beneden auf den Kiemen von Seefischen leben — nur *Sphyrnoura olseri* Wr. auf der Haut und in der Mundhöhle von *Necturus* (*Menobranthus*) *lateralis* (Amerika)<sup>42)</sup>.

Indem die Gattung *Polystomum* zum Entoparasitismus überging, veränderte sie sich im allgemeinen nur sehr wenig. Allein die Entwicklung und die Infektionsweise ist leider nur für *P. integerrimum* aus der Harnblase junger Frösche festgestellt worden<sup>43)</sup>. Dieser Parasit legt seine Eier im Frühjahr unmittelbar in das Wasser ab, ohne seinen Wohnort zu verlassen. Die Eier sinken auf den Boden nieder und nach einigen Wochen schlüpfen aus ihnen bereits weit vorgeschrittene, mit Wimpern und einer Saugscheibe am hinteren Körperende ausgerüstete Larven (von 0,30 mm Länge) aus, wobei die Saugscheibe jedoch noch nicht mit Saugnäpfen versehen ist. Im Wasser herumschwimmend, suchen diese Larven die Kaulquappen auf, durch deren Kiemenöffnung sie in das Innere der Kiemenhöhle gelangen. Hier wachsen sie noch ein wenig, wobei sie einige weitere Veränderungen ihres Baues erleiden und wandern dann (zur Zeit der Verwandlung der Kaulquappe zum Frosche) in Gestalt von jungen Trematoden längs des Darmes in die Blase des Frosches. Augenscheinlich gibt es keine andere regelmäßige Art der Infektion der Frösche durch die Trematoden, indem andernfalls der Aufenthaltsort von *P. integerrimum* nicht vorzugsweise auf die jungen Frösche beschränkt wäre. Allein ausnahmsweise kann vielleicht auch eine andere Infektionsweise vorkommen. Was die übrigen Arten

42) Vgl. Braun, M. in Bronn's Klass. u. Ordn. IV, Bd. 1, Abt. a.

43) Zeller, E. Untersuchungen über die Entwicklung etc. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 22, 1872, pp. 1—28. — Weiterer Beitrag: Ibid., Bd. 27, 1876, p. 238.

der Gattung *Polystomum* betrifft, welche in dem Schlunde und der Nasenhöhle, aber auch in der Harnblase (*P. oblongum*) von Schildkröten schmarotzen, so wird man in deren Entwicklung ganz naturgemäß das Auftreten von Zwischenwirten erwarten können, wenn auch nur von zufälligen.

Von der Gattung *Aspidogaster* v. Baer parasitiert *A. conchicola* v. Baer in dem rotbraunen Organ, der Perikardialhöhle und den Nieren der Unioniden. Die Entwicklung ist eine direkte<sup>44)</sup>. *A. limacoides* Dies. lebt im Darne von *Idus melanotus* und von *Squalius dobula*, — doch hat die Entwicklung und die Infektionsweise für diese Art leider noch nicht festgestellt werden können, was sich auch auf die übrigen *Aspidobothridae* bezieht, die im Darne resp. in der Gallenblase von Seefischen sowie im Darne von Schildkröten schmarotzen<sup>45)</sup>. Doch wird man bei diesen letzteren auch einen Wirtswechsel erwarten können.

Die Brut der Darmparasiten von Wassertieren wird überhaupt wohl kaum in Gestalt von zum Boden sinkenden Eiern in den Darm ihrer im Wasser schwimmenden Wirte gelangen können; eine Ausnahme machen vielleicht diejenigen Wirtstiere, welche ihre Nahrung eben im Schlamme aufsuchen. Normalerweise kann die Brut nur in Gestalt von frei im Wasser schwimmenden Larven in ihre Wirte (definitive und Zwischenwirte) gelangen und zwar passiv, indem sie hauptsächlich von kleineren Tieren als Beute erhascht wird, oder aber aktiv, indem sie selbständig ihre Wirte aufsucht und durch den Mund oder das Körperintegument in deren Inneres gelangt. Aus eben diesem Grunde mussten sich aus den in das Wasser gelangten Eiern die entoparasitischen Trematoden schwimmende Larven (resp. junge Individuen) entwickeln und zwar mussten die Larven von Anfang an von ziemlicher Größe sein und dabei selbständig die betreffenden Wirtstiere aufsuchen können, wie dies z. B. bei den Larven von *P. integerrimum* der Fall ist.

In Anbetracht des Umstandes, dass die Fische, diese ursprünglich vielleicht einzigen Wirte der entoparasitischen Trematoden, sich entweder ausschließlich von anderen Tieren nähren (z. B. von Mollusken, Arthropoden, Würmern)<sup>46)</sup>, von den Raubfischen gar nicht zu reden, oder aber neben vegetabilischer Nahrung auch noch gewisse Tiere verzehren, seltener von letzteren allein leben, kann es fast

44) Voelzkow, A. *Aspidogaster conchicola*. In.-Diss. Wiesbaden 1888, pp. 32—34.

45) Monticelli, S. *Cotylogaster Michaelis* n. g. n. sp. Festschr. z. 70. Geburtstag R. Leuckart's. 1892, pp. 168—214.

46) Vgl. z. B. Susta, J. Die Ernährung des Karpfens und seiner Teichgenossen. 2. Aufl., 1905. — Brehm's Tierleben. Bd. VIII. — Sabanejev. Die Fische Russlands. 2. Aufl. (russisch). Moskau 1892 u. a. m.

keinem Zweifel unterliegen, dass bei den entoparasitischen Trematoden schon vom ersten Auftreten dieser Parasiten angefangen, bereits zwei Arten der Infektion ihrer Wirte nebeneinander vorkamen: eine direkte Infektion durch die Trematodenlarven und eine Infektion durch Vermittlung verschiedener provisorischer Wirte, d. h. von Tieren, die den definitiven Wirten zur Nahrung dienen.

Ebenso wie in anderen Fällen, von denen oben die Rede war, hat sich auch hier von diesen beiden ursprünglichen Arten der Infektion mit der Zeit die zweite Art, d. h. die Infektion durch Vermittlung provisorischer Wirte, festgelegt, welche die Parasiten mit größerer Sicherheit zu ihrem Ziele führt. (Fortsetzung folgt.)

## Die „Hörbläschen“ der *Leptosynapta bergensis*. Ein Beitrag zur Kenntnis der statischen Organe.

Von Dr. Siegfried Becher,

Privatdozent an der Universität Gießen.

Seit der Zeit, als Johannes Müller (1850 und 1852) zum ersten Male von Synaptidenlarven die „Bläschen mit zitternden Doppelkörnern“ beschrieb, sind diese Organe vielfach Gegenstand der Untersuchung gewesen. Thomson (1862) beobachtete dieselben an Jugendstadien der *Leptosynapta inhaerens*, Keferstein — dessen Beobachtung jedoch von allen Forschern unberücksichtigt blieb — sah diese Organe (wenigstens ein Paar) bei *Rhabdomolgus ruber* (1862) und zwar am ausgewachsenen Tiere. Auch die „Kalkkonkretionen“ im Innern dieser Otolithenblasen waren ihm nicht entgangen. Demgegenüber konnten eine ganze Reihe anderer Forscher bei erwachsenen Tieren keinen Inhalt in den Bläschen finden, so Baur (1864), dem zu Ehren die in Rede stehenden Organe auch als Baur'sche Bläschen bezeichnet werden, so Théel, Danielssen und Koren und Hamann. Da auch das Vorhandensein einer nervösen Verbindung mit den Radiärnerven beim erwachsenen Tier in Abrede gestellt wurde, so schien Hamann's Ansicht (1884, S. 24), der die Bläschen als Larvenorgane erklärte, wohlbegründet. Indessen hatten inzwischen Théel und Danielssen und Koren an Tiefseeholothurien die Organe wiedergefunden und hier auch bei erwachsenen Tieren eine Menge (bis über 100) fester Otolithen angetroffen. R. Semon (1887, 2) fand dann die Inhaltskörper auch bei den Synaptiden, bei denen ihr Fehlen so bestimmt in Abrede gestellt worden war. Ihre Identität mit Joh. Müller's Doppelkörnern erklärte er dadurch in befriedigender Weise, dass er zeigte, dass die Inhaltskörper Zellen sind, deren Plasma durch einen Einschluss zu einer dünnwandigen Hohlkugel aufgetrieben ist. So lange der Einschluss bei Larven noch klein ist, liegt er neben dem runden

# 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. 395-413](#)