

Beiträge zur Histogenese von *Cercariaeum helicis*.

Von

Carl-Friedrich Roewer, Neustrelitz i. Mecklbg.

Hierzu Tafel XIV u. XV und 5 Figuren im Text.

Bei einer zoologischen Exkursion im Juli 1904 wurde unweit Jena, bei Porstendorf auf einer Saaleinsel, auf der sich eine Nistkolonie von Saatkrähen befindet, ein Igel gefangen, dessen Darm, wie sich bei der Zergliederung zeigte, drei Saugwürmer der Species *Distomum caudatum* (LINSTOW, 1873) = *Distomum leptostomum* (OLSSON, 1876) enthielt. Die Arbeit von HOFFMANN (1899) wies darauf hin, daß die Cercariengeneration jener Distomeen in *Helix*-arten zu suchen ist und von BRAUN zuerst als *Cercariaeum helicis* bezeichnet wurde. In der Tat fand ich in den dort zahllos vorkommenden Schnecken (*Helix arbustorum*) und zwar fast ausschließlich in der Niere bei jedem einzelnen der untersuchten Individuen zahlreiche, ziemlich ausgebildete, junge Distomeen, ebenso wie ihre jüngeren Entwicklungsstadien von der Flimmerlarve (dem *Miracidium*) bis zum fast geschlechtsreifen Tiere.

Durch Herrn Prof. H. E. ZIEGLER auf die vielen Fragen, die in der Histologie der Trematoden noch zu beantworten und klarzustellen sind, aufmerksam gemacht, verdanke ich ihm besonders die Anregung, die Epithelfrage zu untersuchen, und deshalb versäume ich nicht, meinem verehrten Lehrer auch an dieser Stelle zu danken für die vielseitige Aufmerksamkeit, die er mir zu teil werden ließ, und für die mannigfachen Aufklärungen, die er mir in Bezug auf die Deutung der histologischen Verhältnisse des Trematodenkörpers gab.

Da die Arbeit von HOFFMANN (1899) die wesentlichen biologischen und morphologischen Tatsachen und Verhältnisse des *Cercariaeum helicis* (der Cercarienform von *Distomum leptostomum*), klarlegt, so konnte ich mich hauptsächlich auf histologische Studien beschränken. Doch möchte ich auf einige Einzelheiten und

weitere Beobachtungen, die ich in biologischer Hinsicht während des Verlaufes meiner Untersuchungen zu machen Gelegenheit hatte, noch im späteren zurückkommen, da sie in einigen Punkten die HOFFMANNschen Angaben weiter vervollständigen dürften.

Material und Methoden.

Was nun das Material, welches mir zu meinen Untersuchungen zur Verfügung stand, betrifft, so konnte ich es mir glücklicherweise immer frisch und in ausreichender Menge verschaffen, und die Untersuchung der histologischen Verhältnisse gestaltete sich verhältnismäßig leicht aus folgenden zwei Gründen: Erstens ist die Entwicklungsgeschichte des *Cercariaeum helicis* bzw. *Distomum leptostomum* in der Weise vereinfacht, daß die Keimballen der Sporocyste sich direkt zum *Cercariaeum* entwickeln, welches dem geschlechtsreifen *Distomum* in höchstem Maße ähnlich wird. Der zweite Grund liegt darin, daß das Material zu allen Jahreszeiten und zwar sehr reichlich zu haben ist. Ich habe in jeder Schnecke zahlreiche Cercariäen in mehr oder minder entwickelten Stadien gefunden ebenso wie Sporocysten mit den ganz jugendlichen Formen. Daneben fand ich in der Atemhöhle und der nächsten Nachbarschaft der Niere, weniger aber im Darm, selbst während des ganzen Winters fast in jeder Schnecke neben Sporocysten und entwickelten Cercariäen mehrere oder auch viele Flimmerlarven, die ziemlich lebhaft umherschwammen und so zuerst Infusorien vortäuschten.

Besonders sind aber zu jeder Zeit des Jahres die Cercariäen und jungen Distomen reichlichst zu entnehmen und zwar fast immer aus der Niere der Schnecken und höchst selten aus der Leber oder aus anderen Organen, wogegen die Sporocysten mit den Keimballen fast ausschließlich ihre Verbreitung im Lebergewebe haben und erst darüber hinausgehen, wenn die Leber vollständig durchsetzt erscheint und kein Raum für weitere Wucherungen mehr vorhanden ist.

Die Nieren mit den Cercariäen wurden stets ganz den Schnecken entnommen und in RABLScher Flüssigkeit (Sublimat und Platinchlorid) oder heißem Sublimat fixiert, wodurch größere Verzerrungen resp. Kontraktionen vermieden wurden. Um die jüngeren, mithin kleineren Cercariäen in Serien schneiden zu können, mußten die ganzen Nieren mit ihrem Inhalt eingebettet

werden. Die ausgebildeten, zum Wirtswechsel reifen Cercariäen wurden dagegen aus der in physiologischer Kochsalzlösung zerzupften Schneckeniere in heißem Sublimat einerseits oder Osmiumsäure andererseits fixiert. Die Osmiumsäurefixierung mit nachfolgender Silbernitrat-Imprägnation wurde nach einem Verfahren angewendet, das COE (1896) für das Miracidium von *Distomum hepaticum* speziell für den Exkretionsapparat angibt. Das in Sublimat fixierte Material wurde entweder erst, nachdem es geschnitten war, gefärbt oder mit Borax-Karmin oder karminsauerm Natrium in toto vorgefärbt. Letzteres geschah, um eine rote Kernfärbung zu haben, wenn mit dem Gemisch nach CALLEJA (Indigkarmin-Pikrinsäure) oder einem Gemisch von Bleu de Lyon und Ammoniumpikrat¹⁾ die Schnitte nachgefärbt werden sollten.

Besonders die letztangegebene Färbung gibt vorzügliche Bilder in Bezug auf den Genitalapparat, worauf ich bei Besprechung desselben noch kommen werde. Neben Färbungen mit Hämatein und Hämalan und der Plasmafärbung mit Ammoniumrubinpikrat (nach APÁTHY), was auch gute Resultate ergab, habe ich auch die von HEIN (1904) für die Cuticulafrage benutzten elektiven Färbemethoden angewendet, und sowohl in der Lebendfärbung mit Methylenblau in physiologischer Kochsalzlösung (mit nachfolgender Ammonium-Molybdatfixierung) als auch mittels der Thioninmethode (mit derselben Fixierung) dieselben Resultate er-

1) Um die Histogenese der Trematoden an Schnitten zu studieren, eignet sich besonders nach vorhergegangener Stückfärbung mit Borax-Karmin eine Schnittfärbung mit Bleu de Lyon-Ammoniumpikrat. Ich verwendete ein Gemisch von folgender Zusammensetzung:

25	ccm	Bleu de Lyon (1 Proz. in Aq. dest.),
65	„	Ammoniumpikrat (konz. in Aq. dest.),
10	„	Pikrinsäure (konz. in Aq. dest.),
75	„	Aq. dest.,
50	„	Alkohol absol.

Die Färbung geschieht aus destilliertem Wasser durch kurzes Eintauchen in das Gemisch augenblicklich, und es ist dann nur ein Abspülen des überflüssigen Farbgemisches mit destilliertem Wasser nötig. Auch der Alkohol der aufsteigenden Reihe extrahiert nicht mehr viel, differenziert vielmehr noch, was zur scharfen Färbung sehr viel beiträgt. Zu beachten ist nur, daß die Schnitte nicht durch zu langes Eintauchen in die Farblösung überfärbt werden, da die Farbe sich sehr schwer und langsam nur wenig in Alkohol geringer Konzentration extrahieren läßt. Die Kerne bleiben überall vom Boraxkarmin distinkt rot gefärbt. Die Einbettung geschieht, wie gewöhnlich, durch Xylol in Canadabalsam.

zielt wie HEIN. Für die allgemeine Histologie in den verschiedenen Entwicklungsstadien ist aber neben CALLEJAS Gemisch besonders die Bleu de Lyon-Ammoniumpikratfärbung nach vorhergegangener Borax-Karmin-Stückfärbung zu empfehlen. Es werden hier alle Plasmakörper der Epithelien und des Parenchyms zart blau, worin sich dann die rotgefärbten Kerne prächtig und distinkt abheben. Gelb wird dagegen die Cuticula gefärbt ebenso die Zellen, welche sie absondern. Alle Sekrete, die etwa in Zellen auftreten, werden ebenso gelb gefärbt, wie die Konkremente in bestimmten Zellen und die Speicheldrüsen am Vorderdarm. Diese Färbemethode gibt also bei den Trematoden sehr schöne elektive Resultate.

Für die allgemeine Morphologie des Cercariaeums erwiesen sich Querschnitte am vorteilhaftesten, während für histologische Zwecke Längsschnittserien mehr zu empfehlen sind. Dies gilt besonders für die Gegend des Genitalporus und der Geschlechtsdrüsen und auch für die Region des Mundsaugnapfes und Pharynx; auch HEIN hat (1904) seine Hauptbefunde an Längsschnittserien gemacht.

Jetzt will ich der Reihe nach die Befunde mitteilen, die ich in Bezug auf die Histogenese machte, und will zunächst die Frage nach der äußeren Körperdecke erörtern.

Die Epithelfrage.

Historische Uebersicht.

Die ältesten Angaben über die Cuticula der Trematoden finden sich in dem Parasitenwerke LEUCKARTS (1863), der unter der Cuticula „eine undeutlich begrenzte Körnerschicht“ hinziehen sah. Er war geneigt, in ihr die die Cuticula absondernde Zellenschicht zu erblicken, „denn in einzelnen Fällen hat diese Subcuticularschicht eine entschieden zellige Beschaffenheit“. Es schienen hier also ähnliche Verhältnisse vorzuliegen wie bei der Hypodermis der Articulaten mit der darüberliegenden Chitinschicht. Jedoch mußte diese Ansicht aufgegeben werden, als H. E. ZIEGLER (1883) darlegte, daß keine Kerne oder Zellen zwischen der sogenannten Cuticula und den Muskelschichten des Hautmuskelschlauches vorhanden sind.

Die Auffassung des letzteren geht dahin, daß die Cuticula der Trematoden ein metamorphosiertes Epithel ist. „Die Kerne sind verschwunden, das Protoplasma ist chemisch verändert, und

von unten her wird eine mehr oder weniger dünne Lamelle in eine der Substanz der Stacheln sehr ähnliche Substanz umgebildet.“ Diese Auffassung stützt sich auf Befunde, die an jungen Stadien der von ihm untersuchten Trematoden gemacht wurden. Er fand in der Haut der jungen Tiere deutliche, eingelagerte Kerne, wie aus den betreffenden Abbildungen zu ersehen ist.

Aehnliche, ja die gleichen Befunde, wenn auch an den Jugendstadien anderer Trematoden, führten BIEHRINGER (1884) dazu, sich der Theorie ZIEGLERS im wesentlichen anzuschließen. „Durch den Nachweis von Kernen in der Cuticula der Trematoden ist für diese eine Entstehung aus Zellen, welche untereinander verschmelzen, in Anspruch zu nehmen.“ „Die Cuticula der Trematoden ist die Epidermis selbst.“ — Vor allem schließt sich aber SCHWARZE (1885) durchaus den Ausführungen H. E. ZIEGLERS an und spricht sich in der Auffassung der Trematodencuticula für die ZIEGLERSche Ansicht aus, da er ebenfalls Kerne in der Hautschicht fand. Wie BIEHRINGER und SCHWARZE, so beobachtete auch HECKERT (1889) Zellkerne in der äußeren Cuticula, besonders in der Cuticula der Saugnäpfe (a. a. O. Taf. IV, Fig. 57). Spätere Beobachtungen von MONTICELLI (1893) und BRAUN (1893), die von einem Syncytium von echten Ektodermzellen mit cuticulaartigem Aussehen sprechen, fügen sich ohne Zwang den Auffassungen obiger Autoren an.

Der Ansicht, daß die Hautschicht der Trematoden ein „metamorphisiertes Epithel“ sei, treten aber andere Autoren entgegen, welche die in Rede stehende Schicht als ein Absonderungsprodukt betrachten. So erklärt LOOSS (1893) die Cuticula für ein Produkt des gesamten Parenchyms, besonders dessen peripherer Schichten. Dieselbe Auffassung äußert im wesentlichen WALTER (1893), dahin, „daß die Cuticula ein Produkt der darunter liegenden Subcuticula und diese wieder ein Produkt der chromatophilen Subcuticularzellen sei.“ Echte Drüsenzellen, die die Masse der Cuticula absondern, werden dagegen von BRANDES (1892) beschrieben, und seine Abbildungen lassen deutlich diese Drüsenzellen, die er als zum Parenchym gehörig anspricht, erkennen. Auch BLOCHMANN (1896) konstatierte dieselbe Art von Zellen bei den Cestoden, wie sie BRANDES bereits für die Trematoden nachgewiesen hatte. Es gelang BLOCHMANN die feinen Fortsätze, die diese Drüsenzellen mit der Cuticula verbinden und ihren Inhalt an die Cuticula heraufführen, nachzuweisen, was BRANDES seinerzeit noch nicht möglich gewesen war.

Die Untersuchungen von BLOCHMANN bezogen sich hauptsächlich auf einen Cestoden, auf Ligula. BLOCHMANN faßt aber die Haut der Trematoden ganz ebenso auf wie die der Cestoden, obgleich seine Untersuchungen bei den Trematoden nur mehr „orientierende“ gewesen sind; er bezeichnet die unter den Muskeln liegende Zellschicht, welche die äußere Cuticula absondert, als „äußeres Epithel“. Die Kerne, welche von früheren Autoren in der „Cuticula“ gesehen worden sind, werden von ihm unberücksichtigt gelassen und kaum erwähnt.

Aus neuerer Zeit sind die Arbeiten von BUTTEL-REEPEN (1902) und MACLAREN (1903) zu erwähnen, die beide in dem zoologischen Institut zu Jena entstanden sind. BUTTEL-REEPEN (1902) fand zwar keine Kerne in der äußeren Hautschicht, sah aber die von BRANDES beschriebenen Drüsenzellen; er ist aber doch nicht geneigt, die Cuticulafrage zu Gunsten der BLOCHMANNschen Theorie zu entscheiden, und spricht von den Jugendstadien der Trematoden, die erst untersucht werden müßten, um die Frage der Cuticula und ihrer Herkunft zu entscheiden. Auch macht er darauf aufmerksam, daß wohl die Untersuchung der Geschlechtsorgane, die im erwachsenen Zustand auch eine cuticulare Auskleidung besitzen, viel zur definitiven Klärung der Cuticulafrage beitragen würde.

Num fand aber MACLAREN (1903) wieder Kernreste in der Cuticula sogar bei ausgebildeten Formen, während die früheren Kernfunde nur an jüngeren, noch nicht vollkommen entwickelten und geschlechtsreifen Tieren gemacht worden waren. Er bemühte sich, die Funde der Kerne in der äußeren Körperbedeckung der Saugwürmer in Einklang zu bringen mit der erwiesenen Absonderung der Cuticula von unter dem Hautmuskelschlauch liegenden Drüsenzellen, und so BLOCHMANNs Theorie in der Art abzuändern, wie er durch eben jenes Vorhandensein von Kernen in der Hautschicht gezwungen war. „Die Drüsenzellen der ursprünglichen Epidermis sinken durch die Basalmembran hindurch unter die Muskelschichten hinab. Das Sekret dieser Drüsenzellen, in Verbindung mit einer Abscheidung des Ektoparenchyms, treibt die ursprüngliche Epidermis aufwärts, und letztere geht schließlich verloren.“

Diese Auffassung wird aber energisch bestritten in einer Arbeit von HEIN (1904), einem Schüler BLOCHMANNs, der die Ansicht MACLARENS eine „gewundene Zusammenstellung aller Ansichten“ zu nennen beliebt. Er leugnet, wie BLOCHMANN, alle

früher beobachteten Kernfunde anderer Autoren ab und ist geneigt, diese Kerne, die nicht in seine exklusive Theorie passen, unter die Cuticula, in die äußerste Schicht des Parenchyms zu verweisen. Seine Auffassung vom Epithel der Trematoden, die sich in allen Einzelheiten mit der von BLOCHMANN (1896) aufgestellten deckt, geht darauf hinaus, daß jene schon von BRANDES beschriebenen und als Drüsenzellen bezeichneten Zellen das alleinige Epithel bilden. Um diese Ansicht zu stützen, hat er elektive Färbemethoden angewendet, die aber doch weiter nichts erweisen, als daß man es mit Zellen von besonderer Funktion zu tun hat. Das Sekret dieser Zellen bildet die Cuticula, hat also eine besondere chemische Beschaffenheit, und die Folge ist, daß diese Zellen sich unter besonderen Umständen, d. h. nach bestimmten Färbemethoden, elektiv färben müssen. HEIN geht offenbar darauf aus, die Ansicht BLOCHMANN'S zu bestätigen, daß jene drüsenartigen Zellen, welche die definitive Körperbekleidung bei Trematoden absondern, das alleinige Epithel wären. Er sucht daher alle die Befunde früherer Autoren als unrichtig hinzustellen, welche bei Cercarien oder ausgebildeten Trematoden Kerne in der Hautschicht gesehen haben. Von ihnen meint HEIN, „daß die Kerne nicht in der Cuticula, sondern unter derselben zwischen der Basalmembran und den Muskelsystemen liegen“. Sie einfach als Parenchymkerne aufzufassen, die durch schlechte Fixierung oder sogar Mazeration in ihrer Lage verändert erscheinen, ist doch zu weit gegangen, zumal HEIN seine Untersuchungen nur an ausgebildeten Tieren vornahm, und die Befunde bei den Jugendstadien nicht aus eigener Erfahrung beurteilen konnte.

Ich komme nun zu meinen eigenen Beobachtungen in Bezug auf die Cuticula, deren Herkunft und Auffassung. Meine Befunde, welche auf diese Frage Bezug haben, betreffen mehrere Organsysteme, sowohl die äußere Körperbedeckung, wie auch die cuticulare Auskleidung des Mundsaugnapfes und Pharynx, der Genitalgänge und des Exkretionsgefäßsystems.

Außere Körperdecke.

Um die Verhältnisse der äußeren Körperoberfläche zu studieren, habe ich bei *Cercariaeum heliciis* die verschiedenen Stufen der Entwicklung bis zu den älteren Stadien hin verfolgt. Gerade bei diesem *Cercariaeum* muß ja die Genese der Cuticula am deut-

lichsten zu beobachten sein, da Zwischengenerationen und jegliche Encystierungen hier fortfallen.

Ich habe alle jene Färbemethoden, wie sie v. BUTTEL-REEPEN (1902) und HEIN (1904) angeben, bei jüngeren, noch mit einer ganz dünnen und zarten Hautschicht bedeckten Cercariäen anzuwenden versucht und keine im Sinne HEINS günstigen Ergebnisse erzielt. Soweit es die Keimballen, also die jüngsten Stufen der Entwicklung des Cercariaeums in der Sporocyste betrifft, habe ich mit der elektiven Färbung mit Methylenblau oder Thionin, wie HEIN sie anführt, keine Resultate erhalten, was sich ja sehr leicht begreifen läßt. Jene Zellen, von denen beim ausgebildeten Distomum oder Cercariaeum die Cuticula abgeschieden wird, — sind sie nun Epithelzellen im BLOCHMANN-HEINSchen Sinne oder Drüsenzellen von parenchymatösem Charakter nach anderen Autoren — erwerben natürlich ihre elektive Färbbarkeit erst dadurch, daß sie in Funktion treten und das die Cuticula bildende Sekret absondern, können sich also so lange nicht elektiv färben, als ihre Funktion noch nicht begonnen hat.

Dagegen habe ich bei den erwachsenen Cercariäen (den größten und reifsten, die ich in den Nieren der Schnecken finden konnte) mit der Methylenblau- sowohl als auch mit der Thioninmethode (nach HEIN) sehr gute Resultate erzielt. Es dürfte von Wichtigkeit sein, daß Befunde, wie sie HEIN in Fig. 7 seiner Arbeit von *Distomum lanceolatum* zeichnet, in gleicher Weise auch bei *Cercariaeum helicis* zu konstatieren sind. Die Anastomosen und Ausläufer, die bis an die Cuticula heranlaufen, sind ebenso vorhanden, wie sie bei *Distomum lanceolatum* nachgewiesen wurden. Diese Befunde beschränken sich aber auf Cercariäen, die ihren ausgebildetsten Zustand bereits erreicht hatten und zum Wirtswechsel von der Schnecke zum Igel bereit waren, also auf die größten in der Schneckeniere vorhandenen. Von der mit Methylenblau gleichmäßig tingierten Cuticula führen durch die Subcuticularschicht und den Hautmuskelschlauch hindurch jene Fortsätze, die zu Zellen gehen, die den von HEIN beschriebenen gleich zu achten sind (Taf. XV, Fig. 10 *cz*).

Doch jetzt zurück zu den jüngeren Entwicklungsstufen von *Cercariaeum helicis*. Im Gegensatz zum Versagen der elektiven Färbemethoden (HEIN) ist durch andere Färbungen (wie z. B. die mit dem Gemisch von BIONDI und EHRlich oder HEIDENHAINS Hämatoxylin-Eisen eine Tatsache erhellt worden durch Unter-

suchungen am jungen, noch weniger differenzierten *Cercariaeum*, die den Ansichten BLOCHMANN'S (1896) und HEINS (1904) in einer wichtigen Hinsicht entgegensteht und die sich direkt anschließt an Befunde, welche SCHWARZE (1885) festgestellt hatte.

Schon bei den Keimballen treten einige peripher gelegene Zellen aus der Masse der Zellen des Ballens hervor und nehmen das Aussehen flacher Epithelzellen an, ganz in der Art, wie SCHWARZE seinerzeit beschrieb. Dieses Epithel läßt sich am besten an den jüngsten Cercariäenstadien feststellen. Taf. I, Fig. 1 zeigt ein Entwicklungsstadium, welches auf diesem Schnitt deutliche Epithelkerne (k_1) aufweist; auf den zugehörigen anderen Schnitten ist bereits die Differenzierung eines Saugnapfes von den übrigen Zellen zu konstatieren. Gerade diese Entwicklungsstufe läßt am Körper am besten nicht zahlreiche, aber deutliche große Epithelkerne erkennen, welche nach dem Oralpole des Körpers zu häufiger sind als am Aboralpole und dort auch länger bestehen bleiben als hier. Ihre Gesamtzahl dürfte nicht allzu hoch sein, obgleich es mir nie gelungen ist, ihre genaue Zählung durchzuführen. Ich habe mich auch bemüht, diese Zellen, die ja unbedingt mit dem Epithel in Verbindung zu bringen sind, durch alle weiteren Entwicklungsstufen hindurch mit vielen Färb- und Imprägnierungsmethoden zu verfolgen, und konnte ihr Vorhandensein immer feststellen. Diese an der Oberfläche jener jungen Cercarien häufig noch Plasmabelag und Kerne zeigende Schicht wird im Laufe der Weiterentwicklung abgestoßen oder abgenutzt, und Plasma sowohl wie Kerne degenerieren, so daß nur eine äußerst zarte Hülle oder Hautschicht zurückbleibt. Dann setzt plötzlich die Entwicklung der Cuticula ein, und jetzt zeigt auch die elektive Färbemethode dieselben Resultate, wie HEIN (1904) sie bei *Dist. lanceolatum* hatte. Die elektiv färbbaren Zellen treten auf im Parenchym, sobald die anfangs nur recht dünne Cuticula erscheint.

Die Cuticularmasse, die zum Aufbau der Cuticula dient, wird von Zellen geliefert, die sich aus den peripher liegenden Zellen des Keimballens differenzieren. Sie sondern mit zunehmendem Wachstum des *Cercariaeum*s eine immer dickere Cuticula ab, die Reste des ursprünglichen Plasmabelags mit seinen Kernen vor sich her treibend. — An etwas älteren Entwicklungsstufen ist dies zu erkennen, und zwar mit der Färbemethode: Borax-Karmin, Indigkarmin-Pikrat, denn außerhalb der sich distinkt gelb färbenden Cuticula sieht man eine ganz zarte, rosa gefärbte Schicht,

die sich in älteren Stadien immer mehr und schließlich ganz verliert.

In einem Falle hat sogar ein ausgebildetes Cercariaeum noch jene außerhalb der Cuticula liegenden Kernrudimente an einer Stelle erhalten (Taf. XV, Fig. 10 k_1). Dieses Tier wurde nach sorgfältiger Abspülung in physiologischer Kochsalzlösung, um alle anhaftenden Nierenpartikelchen zu entfernen, in der angegebenen Weise mit Borax-Karmin, Indigkarmin-Pikrat gefärbt und zeigt auf Schnitten ganz dieselben Kernreste in der äußeren Schicht der Cuticula, wie sie MACLAREN (1903) im Saugnapf eines Distomum abgebildet hat. Die Kernnatur dieser extracuticularen Gebilde ist deutlich zu erkennen, und diese Kerne liegen, wie der Augenschein lehrt, nicht unter, sondern über der Cuticula, die von im Parenchym liegenden Zellen abgesondert wird.

Es sind also außer diesen im Parenchym liegenden drüsigen Zellen, die BLOCHMANN und HEIN für das alleinige Epithel halten, noch andere Zellen mit Kernen nachgewiesen, die außerhalb der definitiven Cuticula liegen.

Auf die theoretische Bedeutung dieser Tatsachen will ich aber erst eingehen, nachdem die cuticularen Auskleidungen anderer Organe besprochen sind, von denen zunächst die Saugnäpfe etc. betrachtet werden sollen.

Saugnäpfe, Pharyngealtasche, Pharynx.

Bevor ich auf die Verhältnisse der Hautschicht dieser Organe näher eingehe, möchte ich noch darauf hinweisen, daß der Bauchsaugnapf hier nicht so in Frage kommt wie der Mundsaugnapf, der im Grunde durchbohrt ist und durch den Pharynx in den eigentlichen Darm führt. Der Bauchsaugnapf, der nicht durchbohrt ist, kann nach Analogie der äußeren Hautschicht betrachtet werden, da er nur eine mit Cuticula bekleidete Muskelpartie der Ventralseite ist ¹⁾.

Der Mundsaugnapf hingegen bildet zusammen mit der Pharyngealtasche und dem Pharynx selbst den vorderen Teil des Darmes, ein sogenanntes Stomodaeum und führt bei Cercariaeum helicis direkt in den entodermalen Gabeldarm des Tieres. Diese

1) In der Entwicklung findet man oft Stadien des Bauchsaugnapfes, wo gerade seine flache Einbuchtung mit einem deutlichen Epithelkern belegt und ausgefüllt wird.

drei Organe des Darmsystems tragen im erwachsenen Zustand des Distomum eine deutlich ausgeprägte Cuticula, die klar als Fortsetzung der äußeren Cuticula erkannt ist und dann vom entodermalen Darmepithel am Grunde des Pharynx plötzlich abgelöst wird.

Zuerst ist am Keimballen die geschlossene Anlage des Mundsaugnapfes erkennbar (Taf. XIV, Fig. 2 *epks*). Wie schon SCHWARZE (1885) angibt, sondert sich aus den Zellen des Keimballens eine Zellengruppe ab, die von einer bindegewebigen Hülle des Parenchyms alsbald umgeben wird. Dann treten nach der Gegend zu, wo die definitive Mundöffnung entstehen wird, Zellen auf, die einen durchaus epithelialen Charakter aufweisen, während die Zellen, die später Muskeln und Cuticula des Saugnapfes bilden sollen, auseinander weichen, so daß in späteren Stadien ein Lumen entsteht. Ebenso ist es mit der Anlage des Pharynx, und die Bildung des Lumens schreitet von vorn nach hinten fort in der Weise, daß meist vorn im Saugnapf schon ein Lumen vorhanden ist, während es im Pharynx noch fehlt, der dann aber auch schon eine Zellenreihe von Epithelzellen zeigt (Taf. XV, Fig. 8). In allen Fällen ist der epithelartige Belag des Mundsaugnapfes bei *Cercariaeum helcis* immer festzustellen, und zwar schon in Stadien, in denen er angelegt wird und seine Muskeln sich ausbilden.

Wie die Figg. 2, 3, 4 auf Taf. XIV zeigen, ist die äußere Öffnung noch in verhältnismäßig späten Stadien durch Epithelzellen, von denen hier 2—4 vorhanden sind, verschlossen, während innen schon ein beträchtliches Lumen zu konstatieren ist. Dieser Innenraum wird durch ein deutliches Epithel ausgekleidet, ebenso wie die sich daran anschließende Pharyngealtasche (Taf. XV, Fig. 8). Nachdem die Bildung des Lumens bis in die Pharyngealtasche vorgeschritten ist und sich auch hier ein Epithel deutlich er-

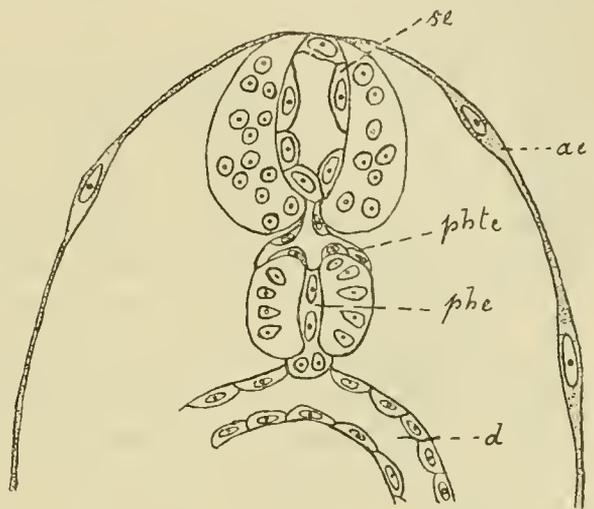


Fig. 1. Schema eines Frontalschnittes durch die vordere Hälfte von *Cercariaeum helcis* (zusammengestellt nach Taf. I, Fig. 3 u. 5 und Taf. II, Fig. 8 u. 9). *ae* äußeres Epithel, *se* Saugnapfepithel, *phte* Pharyngealtaschenepithel, *phe* Pharynxepithel, *d* Darm.

kennen läßt (Taf. XV, Fig. 9), erfolgt dann die Bildung des Pharynxlumens ebenso durch Auseinanderweichen wie bei dem Mundsaugnapf. Auch hier tritt das Epithel auf und zeigt ganz denselben Habitus wie im vorderen Saugnapf und an der äußeren Körperoberfläche.

Erfolgt nun die Oeffnung des Mundsaugnapfes, so degeneriert dieses Epithel der beschriebenen 3 Organe sehr rasch. Die Zellen desselben nehmen einen blasigen Charakter an, erscheinen aufgetrieben und werden immer heller und durchsichtiger, ebenso die Kerne, die sich dann infolge der Degeneration des Chromatins immer weniger tingieren. Auch dieser Prozeß schreitet von vorn nach hinten fort, und die letzten Epithelzellen, die noch zu beobachten sind, sind die des Pharynx. Hier bilden 2 Zellen mit deutlichen Kernen (Taf. XV, Fig. 8, 9) den Abschluß gegen den Darm. Doch auch sie degenerieren mit ihren Kernen, und so entsteht die Verbindung des Pharynx mit dem eigentlichen Gabeldarm. Als Rest bleibt von diesem degenerierten Epithel nur eine dünne Haut bestehen, die in diesem Stadium die Oberfläche vom Mundsaugnapf bis zum Grunde des Pharynx bedeckt.

Jetzt tritt auch hier die Bildung der eigentlichen Cuticula ein, und alsbald hatte ich auch wieder Erfolg mit den von HEIN (1904) angegebenen elektiven Färbungen mit Methylenblau und Thionin. Im Gewebe des Saugnapfes sowohl wie auch im Parenchym, das die Pharyngealtasche und den Pharynx begrenzt, treten jetzt Zellen auf, die analog denen unter der äußeren Körperoberfläche die Cuticula absondern und sich elektiv färben. Ich habe bei diesen ziemlich vollständig erwachsenen und bald geschlechtsreifen Entwicklungsstufen des *Cercariaeum* ganz dieselben Befunde gehabt, wie sie HEIN (1904) ja auch bei erwachsenen Exemplaren von *Distomum lanceolatum* hatte.

Es ist also das Vorhandensein eines Epithels im Stomadaeum erwiesen, welches in späteren Stadien der Entwicklung degeneriert und durch eine dicke Cuticula ersetzt wird, die durch tiefer liegende Zellen abgesondert wird.

Leitungswege des Genitalapparates.

Für die Cuticulafrage kommen auch diejenigen Abschnitte der Genitalleitungswege in Betracht, welche mit einer Cuticula ausgekleidet sind. Diese cuticulare Wandung der Leitungswege geht am Genitalporus unmittelbar in die Körpercuticula über, ohne daß

irgend eine Veränderung in der Struktur oder Färbbarkeit der Cuticula der Leitungswege im Vergleich mit derjenigen der äußeren Körperoberfläche zu beobachten wäre. Ebenso wie BUTTEL-REEPEN (1902) bei den von ihm beschriebenen Distomeen habe auch ich an erwachsenen *Cercariaeum helicis* diese Cuticula in den Leitungswegen gesehen, und zwar im Cirrusbeutel, besonders im vielgewundenen Uterus und im ganzen Verlauf des LAURER-Kanals, während das Vas deferens bei *Cercariaeum helicis* in seiner ganzen Länge ein unvergängliches Epithel aufweist.

Um die einzelnen Abschnitte des Genitalsystems in ihrer gegenseitigen Lage ganz klar zu zeigen, habe ich eine Kopie des Geschlechtsapparates von *Cercariaeum helicis* nach HOFFMANN (1899) wiedergegeben.

Ich wähle bei der Beschreibung der Cuticulabildung in den Genitalgängen den Uterus, welcher der Beobachtung wegen seiner ausgedehnten Länge verhältnismäßig am leichtesten zugänglich ist und die einzelnen Stadien der Entwicklung am klarsten zeigt.

In den Teilen des Leitungsapparates, die den Keimdrüsen zunächst und am weitesten von der Verbindung mit der Körperoberfläche entfernt liegen, hat schon LOOSS (1895) ein Epithel mit „buckelförmigen“ Kernen nachgewiesen und zwar bei *Distomum haematobium*. Dies ist auch bei *Cercariaeum helicis* zu finden und man beobachtet das Epithel, wie LOOSS in seinem Falle es beschreibt, auch im Keimgang, den Dottergängen des *Cercariaeum*, ebenso

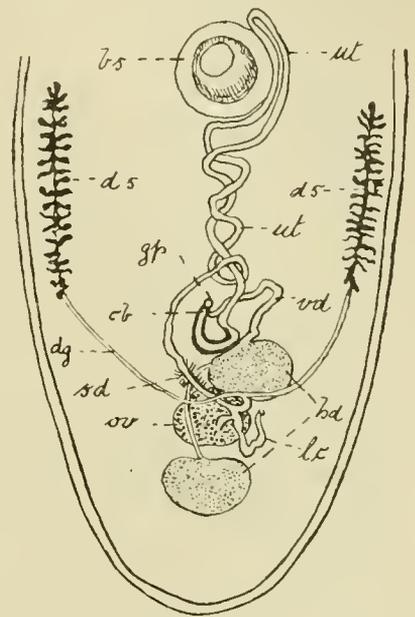


Fig. 2. Geschlechtsapparat von *Cercariaeum helicis* nach HOFFMANN. *bs* Bauchsaugnapf, *cb* Cirrusbeutel, *dg* Dottergänge, *ds* Dotterstöcke, *gp* Genitalporus, *hd* Hoden, *lc* Laurer-Kanal, *ov* Ovarium, *sd* Schalendrüse, *ut* Uterus, *vd* Vas deferens.

im Ootyp. Unter Ootyp versteht LOOSS den Anfangsteil des Uterus mit der Schalendrüse. Er geht alsbald in den Uterus mit cuticularer Wandung über, und hier treten die Verhältnisse ein, die für die Cuticulafrage von Wichtigkeit sind (Taf. XV, Fig. 17). Beide, LOOSS (1895) und BUTTEL-REEPEN (1902), haben in diesem Teil des Leitungsapparates kein Epithel, wohl aber die Cuticula, die sich in die der Körperoberfläche fortsetzt, beobachten können. LOOSS (1895) gibt an, daß „bezüglich der inneren Auskleidung

des Uterus von einem typischen Epithel keine Rede sein kann“. Ebenso hebt BUTTEL-REEPEN (1902) hervor, „wie sich die Körpercuticula in diese Ausführungsgänge ohne irgendwie bemerkbare Abgrenzung fortsetzt“, und daß „die cuticulaähnliche Ausscheidung im Uterus etc. von offenbaren Drüsenzellen hervorgebracht ist“. Aber schon LOOSS (1895) weist darauf hin, daß hier erst der „Verfolg der Entwicklungsgeschichte“ Klarheit schaffen könne. In der theoretischen Beleuchtung dieser Frage geht BUTTEL-REEPEN noch weiter und bemerkt ganz richtig: „Sollte es sich erweisen, daß bei jungen Tieren noch ein kernhaltiges Epithel in den in Betracht kommenden Organen resp. Organteilen vorhanden ist, so dürfte damit wahrscheinlich auch die Körpercuticulafrage gelöst erscheinen“.

Ich habe bei jungen Stadien von *Cercariaeum helices* nun diese Verhältnisse näher untersucht und gefunden, daß im ganzen Verlaufe des Uterus wie dem des LAURER-Kanals in den jüngsten Stufen der Entwicklung, d. h. da, wo der Uterus angelegt wird, immer ein vollständig einheitliches Epithel vorhanden ist. Fig. 14 auf Taf. XV zeigt diese Verhältnisse näher. Die Tiere wurden in toto mit Borax-Karmin vorgefärbt und mit Bleu de Lyon-Ammoniumpikrat als Schnitte nachbehandelt. Hier fanden sich deutliche, mit Borax-Karmin tingierte Kerne eines die Wandung des Uterus bekleidenden Epithels. Ebenso traten auch die Zellen, welche später auch hier die Cuticula absondern, im Parenchym nicht hervor, infolgedessen mich hier wieder die elektive Färbung nach HEIN (1904) im Stich lassen mußte.

Ebenso wie an der äußeren Körperoberfläche, wie am Mundsaugnapf, Pharynx etc., so gestalten sich die Verhältnisse auch hier. In etwas älteren, ebenso wie oben angegeben behandelten Entwicklungsstadien beginnt dieses Epithel zu degenerieren in dem Teile des Leitungsapparates, der eine spätere Cuticula trägt, während es in den übrigen Teilen des Genitalapparates, wo dies nicht eintritt, wie z. B. im Vas deferens, erhalten bleibt, wie ja bei anderen Trematoden, z. B. von LOOSS (1895), schon beobachtet wurde. Im weiteren beschränke ich mich auf den Teil des Uterus, der eine spätere Cuticula aufweist. In dem Stadium, wo noch ein gewöhnliches Epithel durch eine Basalmembran gegen das umgebende Parenchym abgegrenzt ist, ist auch von Drüsenzellen, welche die spätere Cuticula absondern, noch nichts zu bemerken; nur die Kerne der späteren Drüsenzellen sind in der Nähe des Uterusschlauches zu sehen. Die Drüsenzellen bilden sich erst aus,

wenn jenes Epithel anfängt zu degenerieren. Die Degeneration erfolgt auch hier in der Weise, daß die Zellen sich aus dem epithelialen Verbände lösen und blasig aufgetrieben werden. Das Plasma wird heller, glasiger, und die Kerne verlieren das Chromatin. So verschwindet dies Epithel allmählich und läßt nur eine zarte Hautschicht zurück (Taf. XV, Fig. 15).

Inzwischen setzt die Bildung der Cuticula ein und die Drüsenzellen im Parenchym treten in Funktion. In diesem Stadium der Entwicklung zeigt auch die elektive Färbung mit Methylenblau etc. wieder Ergebnisse, die sich den von HEIN (1904) an den Geschlechtswegen gemachten Beobachtungen durchaus anschließen; sie zeigt ganz dieselben Verhältnisse (Taf. XV, Fig. 16), wie man sie an der Körperoberfläche, den Saugnäpfen etc. findet. Die Cuticula wird auch hier unter jener zarten Haut abgeschieden, die als Rest des ehemaligen Epithels noch eine Zeitlang bestehen bleibt, bis sie vollständig degeneriert ist. Dies zeigt sich darin, daß in mit Bleu de Lyon-Ammoniumpikrat gefärbten Präparaten die Cuticula durchaus gelb erscheint, während der Rest jenes Epithels, dessen Plasma in den Stadien, wo es noch ganz vorhanden war, sich distinkt zart blau färbte, als schwach blaue Begrenzung nach dem Lumen hin sichtbar bleibt.

Ganz dieselben Verhältnisse wie im Uterus, der an dem Genitalporus in die sogenannte Vagina mit Cirrusbeutel übergeht, finden sich auch im Cirrusbeutel, wie man auf günstigen Schnitten (Taf. XV, Fig. 19) sehen kann. Hier ist der Cirrusbeutel angeschnitten, und erst auf dem nächsten Schnitt findet sich der Genitalporus. Ich habe diesen Schnitt gewählt, um den sich noch in der obersten Schicht der Cuticula zeigenden Kern abbilden zu können.

Außer Cirrusbeutel und Uterus ist beim erwachsenen *Cercariaeum* noch der LAURER-Kanal mit einer Cuticula ausgekleidet. Leider ist hier das Lumen so eng, daß ich nur ein Bild von diesem Kanal geben konnte, das die schon vollständig entwickelte Cuticula als Lumenauskleidung zeigt (Taf. XV, Fig. 20). Da man auf kleineren und jüngeren Entwicklungsstadien noch winzigere Verhältnisse findet, war es mir nicht möglich, ein deutliches Bild zu geben, welches im LAURER-Kanal noch ein Epithel aufweist. Bei längerem Studieren der Schnitte konnte ich mich aber der Ansicht, daß hier dieselben Verhältnisse wie im Uterus herrschen, nicht verschließen. Leider reichte aber die Klarkeit der Bilder wegen der großen Enge des Lumens nicht aus, auf einer Zeichnung

das ältere Epithel so deutlich und gewiß wiederzugeben, wie es zu wünschen wäre.

Das Vas deferens behält im Gegensatz zu Uterus, Cirrusbeutel und LAURER-Kanal immer sein ursprüngliches Epithel, und im benachbarten Parenchym finden sich durchaus keine Drüsenzellen, wie sie im Verlauf des ganzen Uterus, am LAURER-Kanal und besonders massig und zahlreich am Cirrusbeutel zu finden sind. Das Epithel des Vas deferens reicht bis an die Mündung desselben in die Vagina kurz vor dem Genitalporus heran (Taf. XV, Fig. 19 *vd*).

Auf die theoretischen Fragen und deren Beantwortung, die sich aus den Befunden am Genitalapparat ergibt, komme ich erst zu sprechen, nachdem ich noch die Verhältnisse beleuchtet habe, wie sie sich bei Betrachtung des Exkretionsapparates, der Exkretionsblase und des Exkretionsporus ergeben.

Exkretionsgefäßsystem.

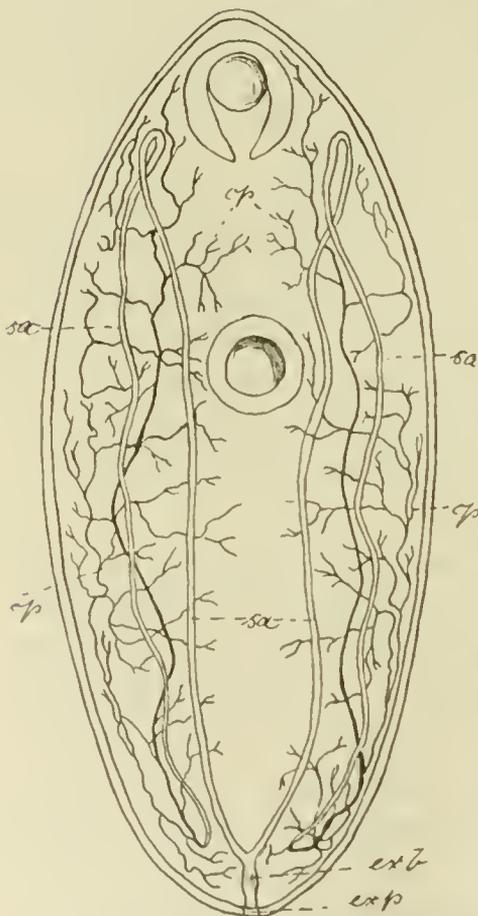


Fig. 3. Exkretionsgefäßsystem von *Cercariaeum helcis* (nach HOFFMANN). *exp* Exkretionsporus, *exb* Exkretionsblase, *sa* Sammelröhren, *cp* Kapillaren.

Wie bei allen Distomeen, so liegt auch bei *Cercariaeum helcis* der Exkretionsporus am aboralen Pole. Hier mündet die Sammelblase, welche von 2 starken Sammelröhren gefüllt wird und von Zeit zu Zeit entleert wird. Den Habitus des Exkretionsapparates hat bereits HOFFMANN (1899) im Gesamtbild von *Cercariaeum helcis* dargestellt (Textfig. 3).

Was die Histologie des Exkretionsapparates betrifft, fanden LEUCKART (1863) und WALTER (1893) in einer „glashellen Membran“ der Sammelröhren Kerne eingebettet und ebenso behauptet MONTICELLI (1893), daß die Wände der Sammelröhren mit einem Epithel ausgekleidet sind. WALTER (1893) gibt an, daß die Blase eine ebensolche Wandung hat wie die Sammelröhren. SCHWARZE (1885) leitet schon das Exkretionssystem

von einem „soliden Zapfen von Meristemzellen“ als Ursprung der Wassergefäße ab: „Ihr (jener Meristemzellen) Plasma verschwindet nach einiger Zeit durch Resorption oder Entleerung nach außen, und es bleibt nur die Wandschicht übrig. In dem Lumen beobachtet man noch häufig die in Zerfall begriffenen Kerne der axialen Zellen.“ LOOSS (1893) dagegen spricht sich dafür aus, daß das Exkretionssystem einen Lückenraum zwischen den Bindegewebszellen darstellt, und von einer eigenen Wandung desselben sieht er ab. BUTTEL-REEPEN (1902) gibt an, „es zeigt sich als neuer Befund ein feines Epithel mit großen vorspringenden Kernen“. In demselben Jahre ist in einer umfassenderen Arbeit BUGGE zu einer Ansicht gelangt, „daß zwischen der Sammelblase und den folgenden Gefäßen kein großer Unterschied besteht, sondern daß das ganze Exkretionsgefäßsystem von seiner Mündung am Hinterende des Körpers bis zu den Kapillaren von einer Wand umgeben wird, die sich aus einer dem Lumen benachbarten Membran und aus einem Plasmabelag mit Kernen zusammensetzt“; er stellt sich damit in Gegensatz zu LOOSS. BUGGE beschreibt auch genau den histologischen Bau der Kapillaren: „Die Kapillare, der Trichter und die Wimperflammen entwickeln sich aus einer Zelle und sind mit einer einzelligen Drüse zu vergleichen, die mit der Umgebung in keinem Falle durch Spalten kommuniziert.“ Die Kapillaren stellen Zelllumina dar, die von den Sammelröhren aus in das Parenchym einwucherten und deren Plasma als Wimperflamme die Funktion der Exkretion zu versehen hat.

Auf die Auffassung dieser Verhältnisse komme ich weiter unten bei der Gesamtbetrachtung des Exkretionssystems in Bezug auf die Cuticulafrage noch zurück. Was meine Befunde betrifft, so zeigen die Sammelröhren auch bei *Cercariaeum helcis* ein ausgeprägtes Epithel ohne Zellgrenzen, das aber buckelförmig aufgetrieben ist an den Stellen, wo die Epithelkerne liegen. Eben solches Epithel ist auch im größten Teil der Sammelblase vorhanden, wird aber im unteren Teil derselben plötzlich von einer Cuticula abgelöst (Taf. XV, Fig. 18). Es tritt hier ein ähnlicher scharfer Wechsel ein, wie man ihn bei dem Uebergang vom Pharynx zum eigentlichen Darm beobachten kann.

An den Sammelröhren finden sich keinerlei Drüsenzellen, wie z. B. am Uterus und unter der Hautschicht des ganzen Körpers. Diese treten erst auf, dann aber auch plötzlich und zahlreich, sobald der Wechsel der Auskleidung in der Blase eintritt und die Bildung der Cuticula einsetzt. Diese cuticulare Auskleidung der

Blase haben BUTTEL-REEPEN (1902) und HEIN (1904) auch beobachtet, und letzterer berichtet, am Exkretionsporus „biegt die äußere homogene cuticulare Schicht um und zieht sich eine Strecke weit in die Exkretionsblase hinein, wo sie dann von den ungefärbt bleibenden Wandungen des Exkretionssystems abgelöst wird“. Ich habe mit den von HEIN angegebenen Färbemethoden am untersten Teil an der Blase dieselben Befunde gehabt, wie unter der Hautschicht, und kann die seinigen nur bestätigen. Jedenfalls ist bemerkenswert, daß diese Drüsenzellen am ganzen übrigen Teil des Exkretionsapparates fehlen. Vielleicht läßt sich dies durch folgende theoretische Betrachtung erklären.

BLOCHMANN bemerkt 1896: „Erinnern wir uns daran, daß die ersten Wimperflammen bei Cercarien ganz in der Nähe des Hinterendes in der Zweizahl auftreten und ihre Ausführungsgänge nach der Oberfläche senden, so wird die Vermutung nahe gelegt, daß sie ursprünglich dem äußeren Epithel angehören.“ Schon LANG (1894) und HAECKEL (1896) wiesen darauf hin, daß bei den Platoniden, die ja ein Pronephros besitzen, dieses ektodermaler Natur sei; LANG sagt: „Wegen der starken Entwicklung des Parenchyms und überhaupt der mittleren Körperschicht, und bei dem Fehlen einer Leibeshöhle ist die Drüse genötigt, die Exkretionsprodukte überall im Körper aufzusuchen, und daher ist ihre starke Verästelung zu erklären.“ Wir hätten also das Exkretionsgefäßsystem gewissermaßen als Einstülpung des Ektoderms in das Parenchym anzusehen. Das ektodermale Epithel enthält nun aber neben den gewöhnlichen Zellen noch andere, die einer exkretorischen Funktion angepaßt erscheinen. Es wäre also anzunehmen, daß (bei Keimballen, Cercarien etc.) einige der ursprünglich flimmernden Ektodermzellen die Funktion der Exkretion übernehmen und allmählich in das Parenchym einsänken oder einwucherten, um bei steigendem Wachstum des Organismus an Stellen im ganzen Körper zu gelangen und zu bleiben, wo ihre Funktion erforderlich, ja notwendig ist (LANG 1894, HAECKEL 1896), und zwar so einsänken, daß sie (ihrer Funktion gemäß) mit der Außenwelt immer doch noch in offener Verbindung blieben, andere Epithelzellen mitnehmend, die ihren ursprünglichen epithelialen Charakter behielten und als Plasmabelag mit Kernen in den Sammelröhren erhalten blieben. Die Zellen, welche die exkretorische Funktion versahen, wanderten weiter aus und wurden zu den Kapillaren mit ihren Wimperflammen und Trichtern. Die Untersuchungen BUGGES (1902), nach denen „sich jede Flamme für sich allein vom Stamme

abtrennt“, lassen jenen Vorgang äußerst wahrscheinlich erscheinen, und BUGGE stimmt in Bezug „auf die Entwicklung dieser Organe LANG (1894) völlig bei, wenn er das Wassergefäßsystem mit einer Drüse vergleicht, die sich vom Ektoderm ableitet und die spezielle Funktion der Exkretion übernommen hat“.

Also können wir im Verlauf der Sammelröhren keine solche Drüsenzellen des alten Turbellarienepithels erwarten, denn hier sind sie zu den Wimperflammen und Kapillaren geworden. Es blieb daher nur das Epithel mit seinen gewöhnlichen Zellen als Auskleidung der Sammelröhren bestehen. Doch in der Region, wo keine Wimperflammen und Kapillaren mehr einmünden, wo das Epithel der Gänge in die Cuticula übergeht, wie es in der Blase der Fall ist, treten auch jene im Parenchym liegenden Drüsenzellen, die jetzt hier die Funktion der Abscheidung der Cuticula versehen, wieder auf und sind durch viele Färbemethoden, wie z. B. durch die von HEIN (1904) angegebenen, nachzuweisen. Es wäre dann so zu denken, daß das von den versenkten Wimperzellen mitgezogene Epithel die Eigenschaften des ursprünglichen Epithels einigermaßen bewahrt. So findet sich bei *Cercariaeum helici*s in den Sammelröhren ein ausgeprägtes Epithel, das morphologisch dem alten Epithel der Körperoberfläche gleich zu erachten ist, wenn man an der theoretischen Auffassung des Exkretionsapparates als eines ektodermalen Pronephridiums (LANG 1894, HAECKEL 1896) festhalten will. Dieses Epithel der Sammelröhren wird bei den Trematoden, wie *Cercariaeum helici*s (Taf. XV, Fig. 18) zeigt, an einer bestimmten Stelle in der Blase abgelöst von der Cuticula, und hier treten dann auch die entsprechenden Drüsenzellen auf.

Zusammenfassung und theoretische Betrachtung der für die Cuticulafrage wichtigen Befunde.

Aus den in den vier vorhergehenden Abschnitten angegebenen Befunden geht unzweifelhaft hervor, daß überall da, wo beim erwachsenen *Cercariaeum* eine Cuticula auftritt, in den jugendlichen Entwicklungsstufen, bei denen die Cuticula noch nicht vorhanden ist, sich ein einfaches, zelliges Epithel vorfindet. Dieses ist sowohl an der äußeren Körperoberfläche, wie an den Saugnäpfen, an der Pharyngealtasche und dem Pharynx einerseits, und

ferner an dem Cirrusbeutel, Uterus und LAURER-Kanal andererseits, wie auch an einem Teil der Exkretionsblase zu beobachten.

Es ist also bei *Cercariaeum helicis* ein ursprüngliches Epithel erwiesen, und diese epithelialen Bildungen treten genau so auf, wie BRESSLAU (1899) sie bei den rhabdocölen Turbellarien sowohl bei der Bildung des äußeren Epithels als auch der Bildung des Pharynx mit einem Epithel beschreibt.

Erst wenn bei den Trematoden dieses ursprüngliche, zellige Epithel dem Untergang entgegengeht, treten im Parenchym jene elektiv färbbaren Zellen in Funktion, welche die Cuticula absondern.

In der ganzen von mir beobachteten und auf vielen Schnittserien kontrollierten Embryologie des *Cercariaeum helicis* ist von mir nie ein Einsinken von Epithelzellen in das Parenchym resp. ein Umwuchertwerden derselben seitens des Parenchyms beobachtet worden. Die die Cuticulasubstanz absondernden Zellen treten vielmehr auf einmal in Funktion in dem Zeitpunkt der Entwicklung, wo das ursprüngliche Epithel fast ganz degeneriert ist und die Kerne nur noch helle, zarte Bläschen darstellen. Der Rest des Epithels wird nun von der abgesonderten Cuticularsubstanz nach außen getrieben und noch weiter abgenutzt, bis er endlich ganz verschwindet, wie es beim ausgewachsenen Tier der Fall ist.

Will man diese im Parenchym liegenden, absondernden Zellen mit HEIN und BLOCHMANN als das „äußere Epithel“ auffassen, so stehen dem doch einige Bedenken gegenüber. BLOCHMANN (1896) sowohl wie HEIN (1904) haben ihre Untersuchungen immer nur an ausgewachsenen Tieren vorgenommen und konnten daher wohl zu ihren Resultaten und den daran angeschlossenen Theorien kommen.

Da aber in Jugendstadien ein ursprüngliches, aus einfachen Zellen bestehendes Epithel zu konstatieren ist, so dürfte die Auffassung von BLOCHMANN und HEIN von vornherein eine Einschränkung erfahren. Jedenfalls sind jene absondernden Zellen nicht das „äußere Epithel“, hervorgegangen aus sämtlichen Zellelementen eines ursprünglichen Turbellarienepithels. Höchstens könnte geltend gemacht werden, daß jene Zellen die drüsigen Elemente des alten, einfachen Epithels bildeten und übrig geblieben sind, um die Cuticula abzusondern. Um diesen Vorgang

vielleicht phyletisch zu verstehen, ist hervorzuheben, daß bei endoparasitischer Lebensweise das alte Flimmerepithel gegen die Angriffe der Verdauungssäfte etc. des Wirtes den Parasiten nicht genügend schützte, somit einer Degeneration unterliegen und schließlich abgestoßen werden mußte. Dagegen gewannen aber diejenigen Zellen des Epithels, welche die Funktion der Abscheidung einer Cuticula übernahmen, eine um so größere Bedeutung, indem sie eine Substanz absonderten, die den Parasiten gegen die angreifenden Säfte des Wirtes schützte. Diese Zellen können sehr wohl in der Theorie als eingesunkene Teile des Ekto-derms aufgefaßt werden (MACLAREN 1903), und so können BLOCHMANN'S (1896) und HEINS (1904) Behauptungen eines epithelialen Charakters dieser Zellen bestehen bleiben, nur sollten jene Zellen weder als das „äußere Epithel“ noch als das „wahre Epithel“ bezeichnet werden. Jene Zellen bleiben mit der Cuticula nur durch Fortsätze in dauernder Verbindung, durch welche die Masse der Cuticularsubstanz weiter abgesondert wird, dieselbe nach Bedarf ergänzend, den Rest der Hautschicht aber nach außen schiebend, der mit seinen Kernen und Kernresten also in der Tat abgenutzt wird.

Andererseits steht bei der elektiven Färbbarkeit jener Zellen dem durchaus nichts im Wege, sie nach wie vor als Parenchymzellen zu betrachten, welche die Absonderung der cuticularen Substanz übernommen haben, und sich infolge dieser Funktion natürlich besonders färben müssen, denn ontogenetisch sieht man sie sich allmählich von den Parenchymzellen differenzieren. Jedenfalls hat bis jetzt die Auffassung jener absondernden Zellen als Parenchymzellen mit abgeänderter Funktion dieselbe Berechtigung, denn Form der Zellen, ihre Anastomosen etc. stimmen ganz mit den Parenchymzellen überein, die denselben Habitus tragen, wie an anderer Stelle angeführt wurde (s. p. 212).

Es bleibt daher immer nur eine theoretische Frage, wie diese absondernden Zellen morphologisch aufzufassen sind. Gehören sie als drüsiger Teil dem alten Epithel an (was auf BLOCHMANN'S Theorie hinauslaufen würde), oder sind sie parenchymatösen Ursprungs (BRANDES), das würde nur dann entschieden sein, wenn man auf irgend einer Entwicklungsstufe einige solcher Zellen aus dem Verband des ursprünglichen, nachgewiesenen Epithels hätte einsinken resp. vom Parenchym umwuchert werden sehen. Dies letztere ist mir nicht gelungen, es kann aber in Anbetracht der überhaupt wenigen Epithelzellen, die sich später im Verlauf der weiteren Entwicklung des Organismus nicht mehr vermehren,

wohl möglich sein, daß das Einsinken jener Zellen schon in so jugendlichen Stadien vor sich geht, daß ein direktes Beobachten dieses Umwuchertwerdens kaum möglich erscheint.

Ich selbst möchte mich der Auffassung anschließen, daß in jenen, die Cuticula absondernden Zellen ein Teil, und zwar der drüsige Teil des alten Epithels, übrig geblieben ist, um die Cuticula absondern zu können¹⁾. Diese Zellen mußten natürlich vom Parenchym umwuchert werden, da sie nicht sehr zahlreich waren und keine besondere Schicht an der Oberfläche unter der Cuticula, welche den ganzen Körper bedecken sollte, bilden konnten. Jedenfalls muß nach den angegebenen Befunden die Theorie BLOCHMANN'S und HEINS, die in diesen Zellen das ganze ursprüngliche Epithel zu erkennen meinen, die angeführte Einschränkung erfahren. Sicher ist ein ursprüngliches, einfaches, zelliges Epithel vorhanden in den jugendlichen Entwicklungsstadien von *Cercariaeum helicis*.

Um jetzt in phyletischer Hinsicht die Epithelverhältnisse bei den Turbellarien, Temnocephalen, Trematoden und Cestoden vergleichend zu betrachten, ließe sich folgendes bemerken. Schon das Wimperepithel der Turbellarien ist differenziert. Die Hauptmasse der Zellen trägt den gewöhnlichen Charakter eines Flimmerepithels, doch sind auch schon zahlreiche Drüsenzellen vorhanden. Die Drüsenzellen liegen zum Teil innerhalb des Epithels, zum Teil sind sie in das Parenchym versenkt, wie z. B. die Stäbchenzellen.

Sehr wichtig für die vorliegende Frage sind auch die Beobachtungen von Prof. L. v. GRAFF (1903) an parasitischen Turbellarien. Es gibt Turbellarien, welche infolge parasitischer Lebensweise an einem Teil des Körpers die Cilien verloren haben oder am ganzen Körper überhaupt keine Cilien mehr besitzen. Es findet sich in diesen Fällen als Körperbedeckung entweder noch ein Epithel aus regelmäßig nebeneinander stehenden Zellen (a. a. O., bei *Graffilla buccinicola*, Taf. I, Fig. 14) oder ein Syncytium mit eingestrenten Kernen (a. a. O. bei *Genostoma marsiliense*, Taf. III, Fig. 17, 23 u. 24) oder eine kernlose Schicht (a. a. O. bei *Syncoelidium*), welches vielleicht früher Kerne enthalten hat. Daraus

1) Diese meine Ansicht über die „Cuticula“ und ihre Herkunft vertrat auch Herr Prof. H. E. ZIEGLER, fußend auf meinen Befunden, in einem Vortrage: Das Ektoderm der Plathelminthen, gehalten auf der Zoologen-Versammlung zu Breslau 1905 (Verhandlg. d. Deutsch. Zool. Gesellschaft, 1905, p. 35—42).

geht klar hervor, daß das echte Epithel der Turbellarien unter dem Einfluß der parasitischen Lebensweise eine Degeneration erfährt, ganz ähnlich, wie ich sie bei dem ursprünglichen Epithel des *Cercariaeums* nachgewiesen habe. Es ist daraus mit größter Wahrscheinlichkeit zu schließen, daß die Trematoden, als sie aus Turbellarien hervorgingen, ihr ursprüngliches äußeres Epithel verloren haben; demnach hat sich das Epithel in der Phylogenie in ganz ähnlicher Weise verändert, wie wir es jetzt noch in ihrer Ontogenie der Trematoden sehen — eine neue Bestätigung des biogenetischen Grundgesetzes.

An die parasitischen Turbellarien lassen sich die *Temnocephalen* anschließen, die WACKE (1903) genauer beschreibt, und die auch in Bezug auf die Epithelverhältnisse eine Uebergangsgruppe von den Turbellarien zu den Trematoden bilden. Auch in dieser Gruppe von Platoniden sind beide Elemente des Epithels, sowohl gewöhnliche Zellen des alten Epithels, wie auch Drüsenzellen vorhanden.

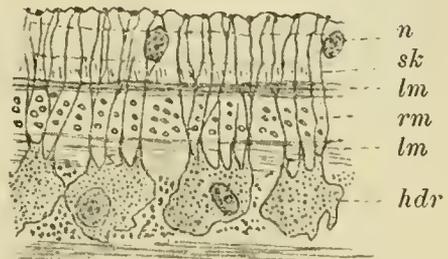


Fig. 4. Sagittalschnitt durch *Temnocephala* (nach WACKE). *hdr* Hautdrüsen, *lm* Längsmuskeln, *n* Nucleus, *rm* Ringmuskeln, *sk* Sekretkanal.

Durch das Auftreten einer Cuticula sind aber beide Elemente schon in ihrer Lage stark verändert. Während die Drüsenzellen in das Parenchym eingesunken sind und die Funktion der Absonderung einer Cuticula übernommen haben, bleiben die anderen Zellen noch an der Oberfläche. Sie bilden hier zeitlebens noch eine besondere Schicht. Es treten aber schon Anzeichen auf, daß sie im weiteren Verlauf der Entwicklung des Stammes überflüssig werden. So gehen die Zellgrenzen verloren, und WACKE spricht dieser Zellenlage einen syncytialen Charakter zu. Die Drüsenzellen, welche die Cuticula hervorbringen, zeigen denselben Charakter wie die der Trematoden. Wie bei diesen, treten auch bei den *Temnocephalen* Anastomosen und Verbindungen dieser multipolaren Zellen auf.

Bei den Trematoden wird das alte Flimmerepithel aber nur noch durch ein vorübergehendes, in der Embryonalentwicklung angelegtes Epithel repräsentiert, und dieses degeneriert später, wie wir oben gesehen haben. Es geht verloren, wo die parasitische Lebensweise der Trematoden einen größeren Schutz gegen angreifende Säfte des Wirtes nötig macht, der nur durch Ent-

wickelung einer Cuticula gewährt werden kann. Etwas Aehnliches vollzieht sich ja auch bei der Flimmerlarve, welche sich in die Sporocyste verwandelt.

Was schließlich die Cestoden betrifft, so sind die Verhältnisse hier ganz ähnlich wie bei den geschlechtsreifen Trematoden. Das sogenannte Epithel der Cestoden entspricht der Drüsenzellschicht der Trematoden. Aber bei der morphologischen Vergleichung ist zu bedenken, daß in der Embryonalentwicklung noch ein äußeres Epithel vorhanden ist. Ich erinnere an das Flimmerepithel der Larve von *Bothriocephalus* und an das embryonale Epithel, welche die Embryonalschale der Tänien erzeugt (*couche chitinogène*). Allerdings schwindet dieses Epithel bei dem Uebergang zur parasitischen Lebensweise und fehlt also schon den Finnen. So sind bei den Cestoden nur jene tiefer liegenden Zellen übrig geblieben und bilden in der Tat das alleinige Epithel, welches die Cuticula absondert, die hier bei der ausgeprägtesten parasitischen Lebensweise unbedingt nötig geworden ist.

Andere Organsysteme.

Nervensystem.

Nächst der Oberhautbildung tritt als erste Differenzierung an den Keimballen die Bildung des Nervenzentrums auf. Bald, nachdem der Keimballen seine gewöhnliche Größe erreicht hat, lassen sich von den mit Kernfarbstoffen stark gefärbten Zellen andere schwach tingierbare unterscheiden, welche die Anlage des Nervenzentrums sind, wie aus einer Vergleichung mit älteren Entwicklungsstadien hervorgeht. An der Stelle des Keimballens, wo später das Acroganglion zu liegen kommt, ordnen sich die Zellen kalottenförmig und scheiden eine Fasermasse aus, die das spätere Ganglion bildet (Taf. XIV, Fig. 1—3 u. 5 *na* und Taf. XV, Fig. 8. u. 9 *na*).

In manchen Fällen habe ich gesehen, wie die frühzeitige Anlage des Nervenzentrums dicht an der Oberfläche erfolgt (Taf. XIV, Fig. 1 *na*), analog den Befunden, wie sie BRESSLAU (1899) für rhabdocöle Turbellarien angibt. Ist im Keimballen der Mundsaugnapf angelegt, was sehr früh erfolgt, so tritt alsbald auch das auf Schnitten nur schwach gefärbte Nervenzentrum auf als faserige Masse über dem hinteren Teil des Mundsaugnapfes, welche von den zugehörigen Zellkernen regelmäßig unlagert wird (Taf. XV, Fig. 8 u. 9 *na*).

In der weiteren Entwicklung habe ich das Nervensystem nicht mehr verfolgt, da dieselbe von BETTENDORF (1897) vollständig klargestellt und in allen Einzelheiten erörtert worden ist. Auch auf spezielle Nervenfärbungen und deren Beobachtung habe ich mich des näheren nicht eingelassen, sondern an den Präparaten, wie ich sie für meine anderen Untersuchungen nötig hatte, BETTENDORFS Befunde nach Möglichkeit zu bestätigen mich bemüht.

Muskulatur.

Wie bei der Trematodenmuskulatur im allgemeinen, so kann man auch bei *Cercariaeum helicis* zwei große Gruppen von Muskeln unterscheiden. Erstens sind es die Muskeln des Hautmuskelschlauches mit seinen 3 Schichten von Ring-, Längs- und Diagonalmuskeln, deren Anordnung in Schichten bereits WALTER (1858) richtig feststellte. Die zweite Gruppe ist die der von LEUCKART (1863) zuerst beschriebenen Parenchymmuskeln. Ueber die eigentliche Entstehungsweise und histologische Beschaffenheit herrschte unter den Autoren eine große Meinungsverschiedenheit. Hier waren die Ansichten dahin geteilt, ob Kerne in den Fasern vorhanden seien (LEUCKART, WALTER, HECKERT), oder ob solche Kerne in den Fasern fehlen, wie andere Forscher geltend machten (ZIEGLER, LOOSS). In einer neueren Arbeit hat jetzt BETTENDORF (1897) klargelegt, wie die Verhältnisse sich gestalten. „Obwohl nun die kontraktile Faser für sich allein keine Zelle ist, da sie in der Tat kernlos ist und ihrem morphologischen Werte nach also nur als Fibrille anzusehen ist, so kann man dem Element der Muskulatur doch die Zellnatur nicht absprechen, da alle Muskelfasern noch im Zusammenhange stehen mit ihrer Bildungszelle, von der sie ja abgeschieden sind“. BETTENDORF hat die einzelnen Myoblasten oder Muskelbildungszellen durch die Methylenblau- und GOLGI-Methode vollkommen nachgewiesen und in ihnen die von anderen Autoren verschieden aufgefaßten sogen. „großen Zellen im Körperparenchym“ wiedergefunden. Er hat die Form der Myoblasten, von denen einer immer zu 3 bis 4 Fasern gehört, genau erkannt und auch den Grund für die multipolare Beschaffenheit des Myoblasten angegeben. Ebenso hat er in histogenetischer Hinsicht die Bildung der Muskelfasern verfolgt, deren Entwicklung ja das *Cercariaeum helicis* in schönster Weise beobachten läßt, da sich das geschlechtsreife, also ausgebildete Distomum direkt (ohne Zwischenstufen, Encystierungen etc.) aus dem Keimballen der Spor-

cyste entwickelt, wie dies durch die Untersuchungen von HOFFMANN (1899) festgestellt wurde.

Ich habe mit Methylenblaufärbungen dieselben Resultate gehabt wie BETTENDORF, aber naturgemäß in so überwiegender Weise das Auftreten multipolarer Myoblasten nicht beobachten können, da es sich bei meinen Untersuchungen immer um jüngere Cercariäen handelte, deren Muskelfasern erst im Entstehen begriffen waren. Daher kommt es auch, daß ich verhältnismäßig oft noch Muskelfasern fand, welche in der spindelförmigen Muskelsubstanz die Kerne noch enthielten und andere Stadien, wo der Myoblast sich gerade aus den Fasern der Muskeln zu sondern im Begriff stand, um später in die von der betreffenden Faser recht weit entfernte Lage überzugehen und die multipolare Beschaffenheit zu gewinnen.

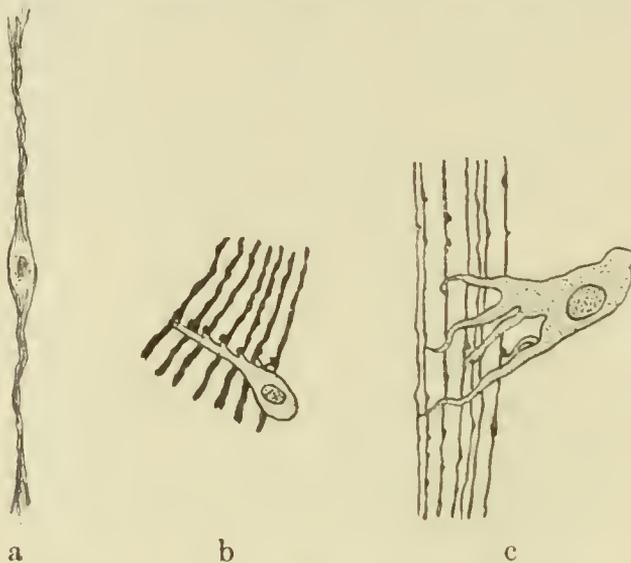


Fig. 5 a—c. a Parenchymmuskelfaser (dorso-ventral), der Myoblast ist aus seiner Faser noch nicht herausgerückt. b Radiärmuskelfasern des Mundsaugnäpfes mit einem Myoblasten (nach BETTENDORF). c Ringmuskulatur mit zugehörigem Myoblasten (nach BETTENDORF).

BLOCHMANN). Diese Muskelbildungszellen können dann in eine tiefere Lage im Parenchym verlagert werden und bleiben mit ihren Fasern nur durch lange Brücken in Verbindung.

So finden wir sowohl in der Längsmuskel- als auch Ringmuskelschicht des Wurmes keine Myoblasten, sondern letztere liegen innerhalb des submuskulären Parenchyms.

Anders sind aber die Verhältnisse bei den Saugnäpfen (Taf. XV, Fig. 11 *my*). Hier liegen die einzelnen Bündel der Radiärmuskelfasern weiter auseinander, so daß zwischen den einzelnen Bündeln noch andere Gewebelemente Raum haben. Die Folge davon ist,

Allem Anscheine nach rücken auch nur diejenigen Myoblasten so weit von den Fasern, die sie gebildet haben, fort, welche zum Hautmuskelschlauch gehören. Hier liegen die einzelnen Muskelfasern sehr dicht, so daß kein Raum mehr bleibt für die Zellkörper, die sie abgesondert haben. Die Myoblasten liegen jedoch ursprünglich zwischen den submuskulären Zellen (sogen. „Epithelzellen“ nach

daß die Myoblasten noch immer an ihren Muskelfasern liegen und nicht soweit fortgerückt sind wie bei den Fasern des Hautmuskelschlauches.

Hier ist die Histologie des Saugnapfes von *Cercariaeum helici* noch näher zu berühren. Die Anlage im erwachsenen Keimballen der Sporocyste erfolgt aus einem sich von den übrigen Zellen des Keimballens heraus absondernden Zellenkomplex und zwar geschlossen. Die Lumenbildung habe ich oben bei der Frage nach der Cuticulabildung schon beschrieben (p. 195 u. 196). Die Kerne, die zuerst einen einfachen Haufen bilden, rücken allmählich nach der Peripherie der Anlage, wo sich aus den Parenchymzellen hervorgehend auch eine dichtere Bindegewebshülle um den späteren Saugnapf ausbildet. Nur in der Mitte bleiben die Zellen zurück, welche das spätere Epithel liefern, das schließlich wieder abgeworfen wird, wie oben ausgeführt wurde. Nach weiteren Differenzierungen, wenn sich z. B. die Muskelfasern ausbilden und die Cuticula beginnt abgesondert zu werden, sind neben den oben beschriebenen Myoblasten mit ihren Muskelfasern auch die Zellen, welche die Cuticula absondern, deutlich nachzuweisen. Auch die Sinneskölbchen, welche BETTENDORF (1897) (Fig. 22 seiner Taf. XXX) im Saugnapf abbildet, habe ich beobachten können. Sie liegen immer (Fig. 11, Taf. XV) zwischen den einzelnen Muskelbündeln direkt an der Cuticula und treten durch feine Fortsätze mit ihren Zellen, die weiter nach innen liegen, in Verbindung. Außer den Radiärmuskeln im Saugnapf findet sich an seiner Peripherie noch eine Diagonal- oder Oberflächenmuskelschicht (Taf. XV, Fig. 11 *dmsk*), die den Saugnapf in tangentialer Richtung kontrahiert. Da ich diese Muskeln meist nur im Querschnitt vor mir hatte, habe ich ihre Myoblasten nicht gesehen, die ja im wesentlichen nicht von denen der anderen Muskelfasern abweichen dürften.

Die einfachste und ursprünglichste Form der Muskelfasern findet man bei den sogen. Parenchymmuskeln. Hier liegt der Kern noch an der Spindel, welche beiderseits in die Muskelfasern ausläuft (Textfig. 5a).

Wir haben also im Verhältnis der Myoblasten zu den Muskelfasern bei *Cercariaeum helici* alle drei Möglichkeiten verwirklicht, die einfache Spindelzelle, die Muskelbildungszelle mit tangentialer Lage der Faser (wie im Saugnapf) und den isolierten Myoblasten, der nur noch durch Plasmabrücken mit seinen Fasern in Verbindung steht (wie am Hautmuskelschlauch). Alle 3 Formen

finden ihre Erklärung in der Lage der Muskeln zueinander und in ihrer Anordnung im Körper.

Parenchym.

Auch in Bezug auf das Bindegewebe oder Parenchym der Trematoden gingen und gehen zum Teil noch heute die Ansichten der Forscher weit auseinander. Wenn ich auch nur eine Species der Trematoden untersucht habe, so muß ich doch mitteilen, wie ich die Verhältnisse hier gefunden habe. Ich will zuerst über das Bindegewebe im allgemeinen sprechen, dann daran anschließend die Subcuticularschicht betrachten und darauf die Einlagerungen, welche in besonderen Parenchymzellen vorhanden sind.

Der Teil der Gewebe des Trematodenkörpers, der den Raum zwischen Darm und Hautschicht einnimmt, wird Parenchym genannt. Dieses füllt alle Räume, die nicht von besonderen Organ-systemen eingenommen werden, aus, umschließt mit einer deutlich abgesetzten Hülle Saugnäpfe, Pharynx und Darm, begleitet auch die Muskelfasern des Körpers und umhüllt ebenso Genitalorgane wie Exkretionssystem.

Ueber seinen Habitus hat man sich viel gestritten. Viele der älteren Autoren wollen zweierlei Arten von Bindegewebszellen beobachtet haben, wie LOOSS (1893) und SCHWARZE (1885), besonders WALTER (1893); der letztere beschreibt „vier Typen“ von Parenchym. Alle diese Autoren kommen darin überein, ein Maschenwerk beobachtet zu haben, welches „große Zellen“ oder „Blasenzellen“ umschließt. Die Auffassung dieser „großen Zellen“ hat nun aber BETTENDORF (1897) in einer größeren Arbeit dahin berichtet, daß dies die Myoblasten oder Muskelbildungszellen sind. Mit dieser Tatsache fällt wohl der größte Teil jener Behauptungen von verschiedenen Typen des Bindegewebes der Trematoden und es bleibt zu erörtern nur übrig der „faserige Teil“.

Auch hier gehen die Ansichten der Forscher auseinander und stehen sich darin gegenüber, ob die größeren Hohlräume, die zwischen den Fasern zu beobachten sind, intercellulär und intracellulär seien. Nach WALTER (1893) u. a. ist das letztere der Fall, und diese Hohlräume würden also große mit glasheller Flüssigkeit gefüllte Vakuolen der Bindegewebszellen darbieten. Diese Ansicht spricht auch LOOSS (1895) für Bilharzia aus. Doch stehen dieser Auffassung entgegen die Ansichten neuerer Autoren, von denen BUTTEL-REEPEN (1902) „blasig aufgetriebene Paren-

chymzellen nicht gefunden“ hat. Auch geht die neuere Auffassung dahin, die Hohlräume, die unter dem Mikroskop glashell erscheinen und ungefärbt bleiben, als intercellulär zu erachten, gefüllt mit einer Flüssigkeit, die aus den faserigen, multipolaren Parenchymzellen stammt. Man kann dieses System von feinen Spalträumen als ein Schizocöl oder als primäre Leibeshöhle auffassen.

Auch in Beziehung auf die biologischen Momente scheint mir die Auffassung der Hohlräume als intercellulär die richtige zu sein. Wie man leicht sehen kann, wenn man *Cercariaeum heliciis* in physiologischer Kochsalzlösung oder auch dem Nierensaft der Schnecke beobachtet, streckt und kontrahiert sich der Wurm sehr lebhaft und zwar in aller kürzester Frist. Dies geschieht so, daß der Wurm einerseits 3—4mal so lang ist als im kontrahierten Zustand, und dann nur fadenförmig erscheint, während er andererseits zusammengezogen nur 1—2 mm mißt. Diese schnellen Umwandlungen in der äußeren Form würden nicht nur auf Kontraktion der Muskeln beruhen können, wenn dieselben auch noch so dehnbar oder kontrahierbar wären. Obwohl sie diese Veränderung bedingen, so können sie dem Wurm doch nicht jene konträren Formen geben. Vielmehr muß eine Substanz vorhanden sein, die schnell durch die Gewebe hindurch gepreßt werden kann. Während bei etwa blasigen, die Flüssigkeit enthaltenden Parenchymzellen die Diosmose von benachbarten Zellen lange nicht so schnell wirken könnte, um diese Säfte im Körper des Wurmes der veränderten Gestalt gemäß zu verteilen, würden Säfte, welche die Intercellularräume im Bindegewebe ausfüllen, diesen Bedingungen sehr gut nachkommen, und was noch hinzugefügt werden muß, doch den Turgor des Körpers erhalten, der beim Mangel eines festen Skeletts ja vorhanden sein muß, wenn die Muskeln in einer so ausgesprochenen Weise wirken sollen.

Ich halte das Parenchym also für ein netzartiges Gerüst multipolarer Bindegewebszellen (Taf. XV, Fig. 12) mit nicht allzuhäufigen Kernen. Es umspinnt alle Organe und Organsysteme in gleicher Weise, ohne seinen Habitus in den verschiedenen Körperregionen zu ändern. Es umspinnt auch die dorso-ventralen Muskeln, ferner die Nerven, ebenso wie auch die Myoblasten oder Muskelmutterzellen (Taf. XV, Fig. 10 *my*). und die Drüsenzellen, sowie die Speicheldrüsen des Vorderdarms (Taf. XV, Fig. 10 *opdr*) werden von ihm eingeschlossen.

Nur nach der Oberfläche des Körpers zu ändert sich der Habitus des Parenchyms. Betrachtet man die subcuticuläre Schicht,

d. h. die Schicht des Körpers, die zwischen der Cuticula und den Muskelschichten des Hautmuskelschlauches liegt, so ist an der Grenze zwischen Cuticula und Subcuticularis bei *Cercariaeum helicis* eine eigentlich ausgeprägte Basalmembran nicht vorhanden, wie sie BLOCHMANN (1896) in seiner Theorie für die Trematoden angibt, wenn man nicht die äußerst schwache, aber scharfe Grenze zwischen Cuticula und Subcuticula dafür halten will. Direkt unter der Cuticula trifft man eine starke Verdichtung des netzartigen Parenchyms an. Auch die Kerne sind oft häufiger, während die Intercellularräume bei weitem nicht mehr die Ausdehnung, die sie im übrigen Körperbindegewebe haben, zeigen und nach dem Rande zu gänzlich verschwinden. Dies ist die von vielen Autoren beschriebene Subcuticula oder Subcuticularis. Wegen ihres besonderen Habitus schrieb ihr ein Teil der Autoren die Absonderung der Cuticula zu, wie WALTER (1893) und LOOSS (1893), deren Ansichten jetzt aber sich als unrichtig herausgestellt haben, wie schon BRANDES (1892) und ferner BLOCHMANN (1896), MACLAREN (1903) und HEIN (1904) durch die Befunde von submuskulären Zellen, die die Cuticula absondern, gezeigt haben.

Auch BUTTEL-REEPEN (1903) betrachtet die Subcuticularis als besondere Schicht, die „besteht aus wirr angeordneten elastischen Fasern“. Meiner Ansicht nach ist die Subcuticula ein verdichtetes Fasergewirr der Parenchymfasern, wie wir sie im Innern des Körpers finden. Sie haben gegen die Oberfläche des Körpers hin nicht mehr jene großen Intercellularräume und schließen das Parenchymgewebe in einer besonderen Schicht, die aber nach innen zu immer mehr auffasert, gegen die Cuticula ab, mit welcher zusammen die Subcuticularis eine elastische Hülle um das Tier bildet, damit die Muskeln eine festere, wenn auch nachgebende Ansatzstelle finden. Diese verdichtete Fasermasse der Subcuticula wird von den Fortsätzen der die Cuticula absondernden Zellen durchquert bis an die Unterseite der Cuticula heran. Nach innen zu nimmt die Dichte der Fasern ab, und Intercellularräume treten auf und werden auch allmählich größer, um zu dem Habitus des gesamten Körperparenchyms überzuleiten.

Unter der Subcuticularis finden sich zunächst die Muskelschichten, die den sogen. Hautmuskelschlauch bilden. Auch sie werden von Parenchymfasern umflochten. Noch weiter nach unten beobachtet man, abgesehen von den die Cuticula absondernden Zellen, die sich in dieser Zone des Körpers finden und deren theoretische Auffassung als Parenchymzellen oder versenkte Epithel-

zellen schon bei der Epithelfrage beleuchtet wurde, neben den gewöhnlichen, faserigen, multipolaren Parenchymzellen, wie sie sonst im ganzen Bindegewebe des Körpers zu finden sind, noch eine besondere Art von Zellen. Dies sind die Zellen, welche ein Konkrement enthalten, das durch Pikrinsäure gelb gefärbt wird. Diese Zellen mit ihren Konkrementen treten hauptsächlich an der dorsalen Region in der Gegend vom Mundsaugnapf bis zum mittleren Teil des Gabeldarms äußerst zahlreich auf, finden sich jedoch weiter nach dem Aboralpol zu auch noch, bleiben aber an der Dorsalseite bei weitem viel häufiger als an der Ventralseite, wo sie aber auch, wenn auch nur vereinzelter, zu finden sind.

Diese Zelleinlagerungen bei *Cercariaeum helicis* bestehen aus organischer Substanz, denn sie verschwinden weder mit Säuren, noch verändern sie sich wesentlich mit fällenden Reagentien, während sie mit wasserentziehenden schrumpfen. Mit Borax-Karmin-Bleu de Lyon-Ammoniumpikrat färben sie sich auf Schnittpräparaten mit Pikrinsäure gelb und bleiben immer sehr stark lichtbrechend. Zuerst meinte ich, diese Einlagerungen mit den Kalkkonkrementen, wie man sie bei Cestoden (BRAUN 1900, PINTNER 1880) findet, homologisieren zu können, denn sie verhalten sich gegen Farbstoffe sehr verschieden, wie dies PINTNER auch bei Cestoden für die organische Grundsubstanz angibt, die nach dem Fortlösen des Kalkes übrig bleibt. Doch besteht hinsichtlich ihrer Entstehungsweise eine Verschiedenheit im Vergleich zu den Kalkeinlagerungen der Cestoden (BRAUN 1903).

Schon HOFFMANN (1899) beschreibt diese Konkreme als „glänzende Kugeln“. Seine Befunde stimmen aber mit den meinen nicht überein, denn er will sie zerstreut im ganzen Körper, ja sogar im Darmepithel beobachtet haben, während ich sie nur in jener gewissen, submuskulären Randzone, und zwar besonders zahlreich an der Dorsalseite habe finden können. Die Konkreme zeigen ein helles Zentrum, um das herum konzentrisch immer neue Schichten abgelagert werden. HOFFMANN (1899) hielt diese „glänzenden Kugeln“ für Nukleolen der Zellen, eine Ansicht, der ich nicht beitreten kann. Betrachtet man die Parenchymzellen von gewöhnlichem Habitus, so fallen in eben jener Dorsalrandzone Zellen auf, die neben einem Nucleus noch Einlagerungen enthalten, welche im Entstehen zuerst nicht größer sind wie der Nucleus. Dieser ist stets, auch im ausgebildetsten Stadium dieser Einlagerungen vorhanden, und deshalb kann ich mich der Auffassung HOFFMANNs, der diese „glänzenden Kugeln“ für Nukleolen hält,

nicht anschließen. In diesen Zellen finden sich jene Konkreme nte nicht nur in der Einzahl; ich habe auch 2 oder 3 nebeneinander (Taf. XV, Fig. 22) in derselben Zelle beobachtet.

Bei ihrer Entstehung sind sie nicht größer als der immer erkennbare, neben ihnen liegende Nucleus. Bei dem Wachstum der Konkreme nte, also bei der weiteren Ablagerung, die konzentrisch um die zuerst angelegten Schichten erfolgt, wird der Nucleus immer mehr nach der Wandung der Zelle gedrängt. Das Chromatin des Nucleus wird immer spärlicher. Hat das Konkrement seine volle Größe erreicht, so liegt es in einem glashellen Hof, der neben der Einlagerung nur noch das Kernkörperchen erkennen läßt (Taf. XV, Fig. 21). Letzteres wird kleiner und kleiner, denn auch die Funktion oder Tätigkeit der Zelle geht gewissermaßen ihrem Ende entgegen in dem Grade, wie die Bildung des Konkrements beim ausgebildeten Tiere fortschreitet. Zuletzt bleibt ein (aber immer noch tingierbares) Kernkörperchen am Rande der das Konkrement bergenden Zelle bestehen (Taf. XV, Fig. 21). Es bleibt ein heller Plasmaring um Konkrement und Kernkörperchen, und rings um ihn herum sind dichtere Parenchymfasern vorhanden, als man sie sonst an anderen Stellen des Cercarienkörpers findet.

Wollte man versuchen, den vorliegenden Befund zu erklären, so könnte man vielleicht folgendes sagen. Da das Konkrement sich gegen Farbstoffe ähnlich verhält wie die Cuticula, so besteht es wahrscheinlich aus einer annähernd gleichartigen Substanz. Der Kern ist sicherlich an der Bereitung der abzusondernden Cuticularmasse beteiligt. Es können wohl schließlich auch Konkreme nte einer derartigen Substanz dort niedergelegt werden, wo uns ihr Vorhandensein für das Tier nicht ohne weiteres einleuchtend oder notwendig erscheint. Jedenfalls finden sich die Konkreme nte besonders angehäu ft in der vorderen Dorsalzone, und hier ist die Cuticula (vielleicht in Zusammenhang mit jener Konkrementanhäu fung?) besonders stark und mächtig ausgebildet.

Darmepithel.

Auf den Mundsaugnapf folgt der Pharynx nicht unmittelbar, vielmehr findet sich, wie oben bei der Epithelfrage schon hervorgehoben wurde, noch eine sogen. Pharyngealtasche, welche ebenso wie Saugnapf und Pharynx beim erwachsenen Cercariaeum mit einer Cuticula ausgekleidet ist. An diese schließt sich der Pharynx

an. Dann folgt der eigentliche Darm, ausgekleidet mit einem ausgeprägten Epithel. Was nun dessen Differenzierung und Bildung anbetrifft, so tritt dieselbe erst ein, nachdem bereits der ganze Pharyngealkomplex im wesentlichen gebildet ist. Muskulatur und Hautschicht haben im Mundsaugnapf und Pharynx schon einen hohen Grad der Ausbildung erlangt, bevor eine Entwicklung des Darmlumens eintritt.

Der eigentliche entodermale Darm legt sich an als ein kompakter Zellenzapfen (Taf. XIV, Fig. 5 *da*), der sein Lumen durch Auseinanderweichen der einzelnen Zellelemente bildet, ein Vorgang, den man als Fortsetzung der Bildungsweise der Lumina des Saugnapfes, der Pharyngealtasche und des Pharynx auffassen kann.

Wenn aber SCHWARZE (1885) mitteilt: „Die axialen Zellen dieses Haufens erfahren eine eigentümliche Metamorphose“, Plasma und Kerne sollen degenerieren, resorbiert oder nach außen entleert werden, so kann ich dem für die Entstehung des Darmlumens bei *Cercariaeum heliciis* nicht beipflichten. Von einem Untergang von Zellen habe ich keine Spur bemerkt. Das Lumen des Darmes entsteht zuerst in dem mittleren Teil des Darmes, welcher unmittelbar auf den Pharynx folgt. Hier weichen die Zellen der soliden Darmanlage auseinander (Taf. XV, Fig. 8 *da*), und das Lumen dringt von hier aus in die Darmschenkel ein, welche zu dieser Zeit noch viel kürzer sind als später (Taf. XIV, Fig. 5 *da*). Die Zellen des Darmepithels haben zu dieser Zeit einen blasigen Charakter, und die Flüssigkeit, welche das Darmlumen bildet, ist wahrscheinlich von ihnen ausgeschieden. Der Pharynx hat zu dieser Zeit noch kein Lumen. Ist dieses gebildet, so verschwinden auch die beiden letzten Epithelzellen, die sich (Taf. XV, Fig. 8, 9 *phep*₁) am Grunde desselben finden. Das Lumen, welches schon vorhanden war, bevor im Pharynx der Durchbruch erfolgte, erweitert sich. Je mehr aber der Hohlraum sich ausdehnt, um so mehr gehen die späteren Darmepithelzellen in ihrem Volumen zurück. Die Zellen platten sich etwas ab und bilden das definitive Darmepithel.

Das Auseinanderweichen der Zellen bei der Darmlumenbildung, welches SCHWARZE (1885) nur für den gegabelten Teil des Darmes annimmt, da er hier Zellreste oder degenerierende, etwa austoßende Zellen nie gefunden hat, gilt also bei *Cercariaeum heliciis* für den ganzen Darmkanal. Daß hier vom eigentlichen Darm gar keine Zellen ausgestoßen werden, wie es SCHWARZE (1885) bei der Bildung des unpaaren Vorderdarmes von *Cercaria armata* beschreibt, beruht wohl darauf, daß bei *Cercariaeum heliciis*

kein besonderer unpaarer Vorderdarm vorhanden ist (wo SCHWARZE die Degeneration von Zellen beobachtete), und daß die Gabelung des Darmes sofort unmittelbar hinter dem Pharynx eintritt, wodurch ja eine Uebereinstimmung mit der Lumenbildung, wie SCHWARZE sie in seinem Falle für den Gabeldarm angibt, erblickt werden kann.

Nachdem das Lumen entstanden ist, nehmen die Zellen den Charakter des definitiven Darmepithels an. Dies ist besonders schön an mit Borax-Karmin in toto vorgefärbten und mit Indigkarminpikrat oder Bleu de Lyon-Ammoniumpikrat nachgefärbten Präparaten zu verfolgen (Taf. XV, Fig. 10 *dep*). Je mehr die Darmepithelzellen im Laufe der Darmentwicklung den blasigen Charakter aufgeben, desto mehr verlieren sich die Zellgrenzen zwischen den einzelnen Zellen, und in gleicher Weise wird nach innen, d. h. nach dem Lumen zu eine besondere Schicht abgeschieden.

Die Zellen des definitiven Epithels bilden also ein Syncytium, das keine Zellgrenzen mehr erkennen läßt, und in dessen Plasma nur die regelmäßig gelagerten Kerne hervortreten. Wenn POIRIER (1885) bei Trematoden ein Cylinderepithel ohne Kerne im Darm konstatiert, so halte ich dies beides für unrichtig, denn von Zellgrenzen ist nichts zu erkennen, wohl aber sind zahlreiche und zwar ziemlich regelmäßig gelagerte Kerne vorhanden.

Dieser syncytiale Charakter des Darmepithels findet wohl auch seine Erklärung in der amöboiden Beschaffenheit der Zellen, die schon ZIEGLER (1883) und auch BUTTEL-REEPEN (1902) konstatiert haben. Wie letzterer, habe ich auch nur eine „feine streifige Differenzierung des Protoplasmas“ am Saum des Darmepithels beobachten können. Auch habe ich die Vakuolen, die BUTTEL-REEPEN (1902) als Chyluströpfchen betrachtet, bemerkt. Ferner sprechen sich auch SOMMER (1880) und LEUCKART (1889) für den amöboiden Charakter dieses Epithels aus, das nach dem Lumen zu „ohne feste Begrenzung“ ist.

HEIN (1904) beschreibt bei *Distomum lanceolatum* eine innere Schicht des Darmepithels, welche „einen feinen, sehr dichten Stäbchenbesatz zeigt“. Ich sehe bei *Cercariaeum helicis* eine Schicht, welche ein ähnliches Ansehen hat, aber ich muß sie in anderer Weise auffassen. Schon ZIEGLER (1883) und auch BUTTEL-REEPEN (1902) sprechen sich dafür aus, daß am Darmepithel „amöboide Fortsätze“ beobachtet werden. Ich halte diese angebliche Stäbchenschicht auch für amöboide Fortsätze der syncytialen Darmepithelzellen, die wohl dazu dienen, die Nahrung des Wurmes, die bei *Cercariaeum helicis* aus Nierenkonkrementen besteht, zu resorbieren,

zumal diese Fortsätze häufig, wie die Beobachtung lehrt, sich an die Nahrungspartikelchen im Darm anlegen und bei ihrer Verdauung eine hervorragende Rolle zu spielen scheinen.

In den vorderen Teil des Darmes münden ferner noch Drüsen, die im Parenchym eingelagert sind (Taf. XV, Fig. 10 *spdr*). Diese Drüsen bildet auch HOFFMANN (1899) auf dem Gesamthabitusbild von *Cercariaeum heliis* ab. Es sind dies einzellige Drüsen, die sich auf mit Borax-Karmin und Indigkarminpikrat gefärbten Präparaten mit rotem Kern und gelbem Plasma deutlich vom umgebenden Parenchym abheben. Auch auf Schnitten sind sie nur im vorderen Teil des Körpergewebes zu beobachten und begleiten den Darm als große einzellige Drüsen, die ihre Ausführungsgänge zum Darm senden. Ob diese Drüsen dem Entoderm des Darmes oder dem Mesoderm oder Parenchym angehören, konnte ich nicht feststellen, da sie erst in ganz späten Entwicklungsstadien auftreten und sich auch dann erst so elektiv färben, wenn sie in Funktion treten, d. h. wenn das *Cercariaeum* Nahrung aufnimmt und verdaut. Es ist aber wohl möglich, daß es sich um entodermale einzellige Drüsen handelt, die ihrer Größe wegen aus dem Verbande des Darmepithels in das angrenzende Parenchym verlagert wurden, gewissermaßen versenkt wurden, und nur mit ihren Ausführungsgängen mit dem Darmlumen in Verbindung blieben.

Inwieweit diese einzelligen Drüsen bei der Verdauung mitwirken, habe ich nicht feststellen können, nur so viel steht fest, daß ihre Ausführungsgänge bis an den Darm herau reichen, und es wird die Auffassung als Speicheldrüsen, wie HOFFMANN (1899) sie beschreibt, die richtige sein.

Anhang: Das *Miracidium*.

Der Gang der Embryonalentwicklung von *Cercariaeum heliis* ist schon von HOFFMANN (1899) aufgeklärt worden, und ich möchte nur noch einige vervollständigende Beobachtungen in dieser Hinsicht hinzufügen. Wie bekannt, schlüpfen die Flimmerlarven aus den Eiern aus, wenn sie in den Darm der Schnecke gekommen sind und der Deckel durch den Magensaft gelöst worden ist. Ich fand die *Miracidien* aber weniger zahlreich im Darm als in der Atemhöhle und Niere, wo sie oft massenweise zu finden waren. Auch habe ich sie häufig in den Genitalgängen der Schnecke gefunden. Wie die Flimmerlarven vom Darm, wo sie ja nach HOFF-

MANN ausschlüpfen, in all diese Organe des Schneckenkörpers kommen, ist schwer zu sagen, da sie jedes Werkzeuges anderer ähnlicher Miracidien entbehren. Höchstens könnte man für ihre Wanderung vom Darm in die anderen Organe die Blutbahn der Schnecke in Anspruch nehmen.

An diesen Miracidien, die von HOFFMANN nicht genau abgebildet wurden, läßt sich folgendes von Wichtigkeit unterscheiden. Die Larve gleicht einer Kugelcalotte mit etwas aufgebogenen Rändern, an denen die Flimmerung, die sich über den ganzen Körper erstreckt, besonders kräftig entwickelt ist. Die Larven haben einige Aehnlichkeit mit Infusorien und bewegen sich in den Säften der Schnecke oder auch in physiologischer Kochsalzlösung lebhaft flimmernd fort, indem sie sich langsam um ihre eigene Achse drehen.

Jetzt soll noch etwas über die innere Differenzierung des Miracidiums berichtet werden. Zum Verständnis des Baues des Miracidiums muß ich die Befunde von GOLDSCHMIDT (1905) an der Larve von *Zoogonus mirus* Lss. zum Vergleich beiziehen. Er fand, daß die Körperwand von einem großzelligen Epithel gebildet ist, unter welchem sehr wenige Parenchymzellen liegen, und welches die Germinalzellhaufen umschließt, die sich in einer geräumigen Leibeshöhle (einem Schizocöl) befinden.

Aehnliche Verhältnisse finden sich am Miracidium von *Cercariaeum helici*s. Hier findet sich auch ein ausgeprägtes Ektoderm, welches aber keine deutlichen Zellgrenzen mehr erkennen läßt. Nur bemerkt man mit der Borax-Karminfärbung einige Kerne, die unbedingt dem Ektoderm angehören müssen (Taf. XIV, Fig. 6 *ectk*). Dieses Vorhandensein jener Kerne in der äußeren, ziemlich kontinuierlichen Ektodermhülle ist besonders hervorzuheben, da nach HOFFMANN'S (1899) Meinung Kerne in dieser Körperschicht der Flimmerlarve völlig fehlen. Ferner beschreibt HOFFMANN „im Entoblasten regelmäßig 7 Zellen mit deutlichem Kern und Kernkörperchen“. Ich habe diese Siebenzahl auch in allen beobachteten Fällen feststellen können. Doch handelt es sich hier nicht um einzelne Zellen mit Kern und Kernkörperchen, sondern um dicht gedrängte Zellhaufen mit äußerst stark tingierbaren Kernen. Sowohl die Lage dieser 7 Zellhaufen (Taf. XIV, Fig. 6 u. 7 *kbl*), wie auch die starke Färbbarkeit ihrer Kerne weisen darauf hin, daß man es hier mit embryonalen Zellen zu tun hat. Ich bin der Ansicht, daß man hier die Mutterzellen der späteren Keimballen vor sich hat, die in der aus dem Miracidium hervorgegangenen Spor-

cyste die Cercariäen erzeugen. Im großen und ganzen finden wir also in diesem Miracidium dieselben Verhältnisse wieder, wie sie GOLDSCHMIDT (1905) bei *Zoogonus mirus* Lss. konstatiert. Hier wie dort ist ein Ektoderm mit deutlichen Kernen, darauffolgend eine Art Leibeshöhle oder Schizocöl vorhanden, in der sich dann hauptsächlich noch die Germinalzellen der späteren Generation finden. Im übrigen ist beim Miracidium von *Cercariaeum heliciis* die Siebenzahl dieser Keimzellenhaufen so konstant, daß sie als Typus für diese Species aufgefaßt werden kann.

Weiter habe ich am Miracidium noch einige blasenförmige Gebilde wahrnehmen können, über deren Bedeutung ich nichts sagen kann.

Zugegeben muß werden, daß die histologischen Verhältnisse am Miracidium sowohl, als auch die Veränderungen bei seinem Uebergang in die Sporocyste einer weiteren Aufklärung bedürfen. Ich konnte aber wegen der Ungunst der Jahreszeit, die mir zwar die für meine Zwecke geeigneten Entwicklungsstadien lieferte, die Histologie beim Miracidium nicht eingehend verfolgen, denke aber, daß es mir möglich sein wird, die hier noch fehlenden Beobachtungen nachholen zu können.

Literaturverzeichnis.

- 1) VAN BENEDEN, E., Recherches sur le développement embryonnaire de quelques Ténias. Arch. de Biol. VAN BENEDEN et BAMBEKE, Vol. II, 1881.
- 2) BETTENDORF, H., Ueber Muskulatur und Sinneszellen der Trematoden. Zool. Jahrb., Bd. X, Anat., 1897.
- 3) BIEHRINGER, J., Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Trematoden. Arb. a. d. zool.-zoot. Inst. Würzburg, Bd. VII, 1884.
- 4) BLOCHMANN, F., Ueber freie Nervenendigungen und Sinneszellen bei Bandwürmern. Biol. Centralbl., Bd. XV, 1895.
- 5) — Die Epithelfrage bei Cestoden und Trematoden, Hamburg 1896.
- 6) — Ueber die Entwicklung von Cercariaeum aus Helix hortensis zum geschlechtsreifen Distomum. Centralbl. f. Bakt. u. Paras., Bd. XII, No. 19, 1892.
- 7) BRANDES, G., Zum feineren Bau der Trematoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LIII, Tab. 22, 1892.
- 8) BRAUN, M., Verzeichnis von Eingeweidewürmern aus Mecklenburg. A. d. Arch. d. Freunde f. Naturgesch. in Mecklenburg, 1891.
- 9) — BRONNS Klassen und Ordnungen des Tierreiches, Bd. IV, Vermes, Abt. Trematoden, 1893; Bd. IV, Vermes, Abt. Cestoden, 1900.
- 10) — Die tierischen Parasiten des Menschen, 2. Aufl., Würzburg 1903.
- 11) BRESSLAU, E., Zur Entwicklungsgeschichte der Rhadocölen Turbellarien. Zool. Anz., Bd. XXII, No. 600, 1899.
- 12) — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Turbellarien (Rhadocölen). Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXXVI, Heft 2, 1904.
- 13) BUGGE, G., Zur Kenntnis des Exkretionsgefäßsystems der Cestoden und Trematoden. Zool. Jahrb., Anat. u. Ontog., Bd. XVI, Heft 2, 1902.
- 14) VON BUTTEL-REEPEN, H., Zur Kenntnis der Gruppe des Dist. clavatum, insbesondere des Dist. ampullaceum und des Dist. siemersi. Zool. Jahrb., Syst., Bd. XVII, Heft 1, 1902.
- 15) COE, W. R., Notizen über den Bau des Embryos von Dist. hepaticum. Zool. Jahrb., Anat. u. Ontog., Bd. IX, 1896.

- 16) FRAIPONT, J., Recherches sur l'appareil excréteur des Trématodes et des Cestodes. Extr. d. Arch. d. Zool., Vol. I, 1880.
- 17) GOLDSCHMIDT, R., Untersuchungen über die Eireifung, Befruchtung und Zellteilung bei *Polystomum integerrimum* Rud. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXXI, Heft 3, 1902.
- 18) — Ueber den Bau und die Embryonalentwicklung von *Zoogonus mirus* Lss. Centralbl. f. Bakteriol., Bd. XXXII, 1902
- 19) — Eireifung, Befruchtung und Embryonalentwicklung des *Zoogonus mirus* Lss. Zool. Jahrb., Anat. u. Ontog., Bd. XXI, Heft 4, 1905.
- 20) v. GRAFF, L., Die Turbellarien als Parasiten und Wirte. Festschrift für 1902, Graz 1903.
- 21) v. GRONKOWSKI, C., Zum feineren Bau der Trematoden. Poln. Arch. f. biol. u. med. Wissensch., Bd. I, Lemberg 1902.
- 22) HAECKEL, E., Systematische Phylogenie der wirbellosen Tiere, Bd. II, Berlin 1896.
- 23) HECKERT, A., Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte des *Dist. macrostomum*. Bibl. Zool., Heft 4, 1889.
- 24) HEIN, W., Zur Epithelfrage der Trematoden. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXXVII, 1904.
- 25) — Beiträge zur Kenntnis von *Amphilina foliacea*. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXXVI, 1904.
- 26) HOFFMANN, K., Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung von *Dist. leptostomum* OLSSON. Zool. Jahrb., Syst., Bd. XII, 1899.
- 27) KORSCHULT und HEIDER, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Spez. Teil, Bd. I, 1890.
- 28) KOWALEWSKI, M., Ein Beitrag zum histologischen Bau der Haut der Trematoden. Anz. d. Akad. d. Wissensch. Krakau, 1895.
- 29) LANG, A., Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere (Platoden), Jena 1888 (1894).
- 30) LANKESTER, E. R., A Treatise on Zoology. Part IV, the Platyhelminia, London 1901.
- 31) LEUCKART, R., Die menschlichen Parasiten, 2. Aufl., Leipzig u. Heidelberg, 1. Aufl. 1863, 2. Aufl. 1889.
- 32) v. LINSTOW, *Distomum caudatum* n. sp. Arch. f. Naturgesch., 39. Jahrg. Bd. I, 1873.
- 33) LOSS, A., Beiträge zur Kenntnis der Trematoden. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XLI, 1885.
- 34) — Zur Frage nach der Natur des Körperparenchyms der Trematoden. Sitzungsber. Sächs. Ges. d. Wiss., Math. u. Phys., Bd. IX, 1893.
- 35) — Zur Anatomie und Histologie von *Bilharzia haematobia* (COBBOLD). Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. XLVI, 1895.
- 36) MACLAREN, N., Ueber die Haut der Trematoden. Zool. Anz., Bd. XXVI, No. 702, 1903.
- 37) MECKEL, Mikrographie einiger Drüsenapparate der niederen Tiere. Arch. f. Anat. u. wiss. Med., 1846.

- 38) MONTICELLI, F. S., Studii sui Trematodi endoparassiti. Zool. Jahrb., III. Suppl., 1893.
 - 39) OLSSON, Bidrag till Skandinaviens Helminthfauna. Svenska Vetensk. Acad. Handl., 1876.
 - 40) PINTNER, TH., Untersuchungen über den Bau des Bandwurmkörpers, mit besonderer Berücksichtigung der Tetrabothrien und Tetrarhynchen, Wien 1880.
 - 41) POIRIER, J., Contribution à l'histoire des Trématodes. Arch. Zool. expér. (2.), V, 3, Paris 1885.
 - 42) SCHAUINSLAND, H., Beitrag zur Embryonalentwicklung der Trematoden. Zeitschr. f. Naturwiss., Bd. XVI, Neue Folge Bd. IX, 1883.
 - 43) — Ueber die Körperschichten und deren Entwicklung bei den Plattwürmern. Sitzungsber. d. Ges. f. Morphol. u. Physiol. München, Bd. II, 1886, München 1887.
 - 44) — Die embryonale Entwicklung der Bothriocephalen. Jena. Zeitschr. f. Naturwiss., Bd. XIX, Neue Folge Bd. XII.
 - 45) SCHMIDT, F., Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung der Geschlechtsorgane einiger Cestoden. Inaug.-Dissert. Rostock, 1888.
 - 46) SCHNEIDER, C., Lehrbuch der vergleichenden Histologie, Jen. 1902.
 - 47) SCHWARZE, W., Die postembryonale Entwicklung der Trematoden. Inaug.-Dissert. Leipzig, 1885.
 - 48) SOMMER, F., Zur Anatomie des Leberegels, Dist. hepaticum L. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXXIV, 1880.
 - 49) STIEDA, L., Beiträge zur Anatomie der Plattwürmer. I. Zur Anatomie des Dist. hepaticum. Arch. f. Anat. u. Physiol., 1867.
 - 50) WACKE, R., Beitrag zur Kenntnis der Temnocephalen. Fauna chilensis. Zool. Jahrb., Suppl. III, Heft 1, 1903.
 - 51) WALTER, G., Beiträge zur Anatomie und Histologie einzelner Trematoden. Arch. f. Naturg., 24. Jahrg., Bd. I, 1858.
 - 52) WALTER, E., Untersuchungen über den Bau der Trematoden. Inaug.-Dissert. Halle, 1893.
 - 53) WILL, Anatomie von Caryophyllaeus mutabilis RUD. (Ein Beitrag zur Kenntnis der Cestoden.) Inaug.-Dissert. Rostock, 1893.
 - 54) ZIEGLER, H. E., Bucephalus und Gasterostomum. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXXIX, 1883.
 - 55) — Das Ektoderm der Plathelminthen. Vortrag. Verhandl. d. Deutsch. Zool. Gesellschaft, 1905.
-

Erklärung der Abbildungen.

Allgemeine Bezeichnungen.

<i>afdep</i> amöboide Fortsätze des Darmepithels	<i>LC</i> LAURER-Kanal
<i>cbtl</i> Cirrusbeutel	<i>lcdr</i> Drüsenzellen am LAURER-Kanal
<i>con</i> Konkreme	<i>my</i> Myoblasten
<i>cut</i> Cuticula	<i>na</i> Anlage des Nervensystems
<i>cz</i> Cuticularsubstanz absondernde Zellen	<i>nl</i> Nucleus in den konkrementhaltigen Parenchymzellen
<i>da</i> Darmanlage	<i>pa</i> Parenchym
<i>dep</i> Darmepithel	<i>pafs</i> Parenchymfasern
<i>dmsk</i> Diagonalmuskeln des Saugnapfes	<i>pak</i> Parenchymkerne
<i>do</i> Dotterstockfollikel	<i>ph</i> Pharynx
<i>ectk</i> Kerne des Ektoderms am Miracidium	<i>phep</i> Pharynxepithel
<i>epks</i> Epithelkerne im Saugnapf	<i>phep₁</i> Pharynxepithel, das Darm-lumen verschließend
<i>epr</i> Reste des ursprünglichen Epithels	<i>pht</i> Pharyngealtasche
<i>exb</i> Exkretionsblase	<i>phtep</i> Pharyngealtaschenepithel
<i>exp</i> Exkretionsporus	<i>rdmsk</i> Radiärmuskeln des Saugnapfes
<i>exsa</i> Exkretions-Sammelröhren	<i>sag</i> Saugnapfanlage
<i>exsaep</i> Exkretions-Sammelröhren-epithel	<i>sk</i> Sinneskölbchen
<i>fl</i> Flimmerung des Miracidiums	<i>spdr</i> Speicheldrüsen am Vorderdarm
<i>gdr</i> Genitaldrüsen	<i>subc</i> Subcuticularis
<i>hl</i> blasenartige Hohlräume des Miracidiums	<i>ut</i> Uterus
<i>hms</i> Hautmuskelschlauch	<i>utdr</i> Drüsenzellen am Uterus
<i>intr</i> Intercellularräume zwischen den Parenchymfasern	<i>utep</i> Uterusepithel
<i>k₁</i> Kerne des äußeren Epithels	<i>utepr</i> Uterusepithelreste
<i>kbl</i> Keimzellenballen im Miracidium	<i>vd</i> Vas deferens
	<i>vdep</i> Epithel im Vas deferens
	<i>vk</i> Verschlusskerne des Saugnapfes

Tafel XIV.

Fig. 1. Querschnitt durch einen Keimballen, der neben einem inneren (späteren Darm-) Lumen das äußere Epithel mit 2 Kernen (k_1) zeigt. Auch die Anlage des Acroganglions (na) in Verbindung mit dem Ektoderm ist sichtbar. Hämatox.-Rubin. Hom. Imm. $\frac{1}{12}$, Ok. 8, Zeiß.

Fig. 2. Längsschnitt durch das jüngste Stadium der Saugnapfanlage. Der Saugnapf grenzt sich gegen das übrige Gewebe ab und zeigt im zukünftigen Lumen helle Epithelkerne ($epks$). Hämatox.-Rubin. Hom. Imm. $\frac{1}{12}$, Ok. 8, Zeiß.

Fig. 3. Längsschnitt wie in Fig. 2 (etwas älteres Stadium). Das Lumen schon in Ausbildung begriffen. Hämatox.-Rubin. Apochromat 4,0 mm, Ok. 8, Zeiß.

Fig. 4. Längsschnitt durch ein junges Cercariaeum. Das Epithel im Saugnapf degeneriert; nur der Verschluskern (vk) ist noch vorhanden. Hämatox.-Rubin. Apochromat 4,0 mm, Ok. 8, Zeiß.

Fig. 5. Frontalschnitt durch ein junges Cercariaeum. Mundsaugnapf dorsal angeschnitten, so daß zu beiden Seiten die Anlage des Acroganglions zu bemerken ist. Pharyngealtasche und Pharynx werden noch vom Epithel ausgefüllt. Solide, deutlich abgegrenzte Darmanlage in 2 Zapfen, deren Zellen größer sind als die des umgebenden Parenchyms und hier schon hell und blasig aufgetrieben erscheinen. Hämatox.-Eisenalaun (HEIDENH.). Hom. Imm. $\frac{1}{12}$, Ok. 8, Zeiß.

Fig. 6. Totalpräparat eines Miracidiums (Flächenansicht). Ein deutliches, kernhaltiges Ektoderm vorhanden und 7 große Germinalzellenhaufen. (Die gegebene Anordnung derselben ist typisch.) Deutliche Flimmerung. Borax-Karmin. Hom. Imm. $\frac{1}{12}$, Ok. 12, Zeiß.

Fig. 7. Totalpräparat eines Miracidiums (Seitenansicht). Das Miracidium ist calottenförmig mit etwas aufgebogenen Rändern. Das Uebrige wie in Fig. 21. Borax-Karmin. Hom. Imm. $\frac{1}{12}$, Ok. 12, Zeiß.

Tafel XV.

Fig. 8. Längsschnitt durch ein Cercariaeum (etwas älter als in Fig. 4). In der Pharyngealtasche und Pharynx ist ein Epithel vorhanden, das in der Pharyngealtasche schon die Anzeichen beginnender Degeneration aufweist. Hämatox.-Rubin. Hom. Imm. $\frac{1}{12}$, Ok. 8, Zeiß.

Fig. 9. Längsschnitt durch ein Cercariaeum (etwas älter als in Fig. 8). Das Lumen im Saugnapf schon vollständig vorhanden. In der Pharyngealtasche ist das Epithel auch bereits degeneriert. Im Pharynx noch ein Epithel vorhanden. Das Darmlumen (da) bildet sich weiter aus. HEIDENH. Eisenhämatox.-Rubin. Hom. Imm. $\frac{1}{12}$, Ok. 8, Zeiß.

Fig. 10. Etwas lateraler Längsschnitt durch ein ausgewachsenes Cercariaeum, so daß der eine Darmschenkel wiederholt getroffen ist. Es zeigt sich als Rest des alten Epithels noch eine zarte

Schicht mit Kernresten (k_1). Dann folgt die dicke Cuticula (*cut*), die von submuskulär liegenden Zellen (*cz*) abgesondert wird. Eine Subcuticularis (*subc*) ist vorhanden. Da die Figur die Dorsalhälfte des Schnittes zeigt, sind auch viele Konkremente (*con*) sichtbar. Am Vorderteil des Darmes Speicheldrüsen (*spdr*). Exkretionsröhren mit Epithel (*exsa*) häufig getroffen, ebenso Darm (*dep*) und Dotterstockfollikel (*do*). Borax-Karmin-Bleu de Lyon-Amm.-Pikrat. Hom. Imm. $\frac{1}{12}$, Ok. 8, Zeiß.

Fig. 11. Mundsaugnapf von *Cercariaeum* quer. Unter der Cuticula (*cut*) zwischen den Muskelbündeln (mit ihren tangential liegenden [*my*] Myoblasten) die absondernden Zellen (*cz*). Zwischen den Muskelbündeln unter der Cuticula treten Sinneskölbchen auf (*sk*), die Fortsätze zu tiefer liegenden Nervenzellen zeigen. Borax-Karmin-Bleu de Lyon-Amm.-Pikrat. Hom. Imm. $\frac{1}{12}$, Ok. 8, Zeiß.

Fig. 12. Teil eines Schnittes durch erwachsenes *Cercariaeum*, um den Habitus des Parenchyms in der mittleren Körperregion zu zeigen. Viele multipolare Parenchymzellen und große Interzellularräume. Borax-Karmin-Indigkarmin-Pikrat. Hom. Imm. $\frac{1}{12}$, Ok. 8, Zeiß.

Fig. 13. Teil eines Schnittes der Dorsalregion von *Cercariaeum*, um die konkrementhaltigen Zellen (*con*) in ihrer Lage zur Cuticula und den sie absondernden Zellen zu zeigen. Borax-Karmin-Bleu de Lyon-Amm.-Pikrat. Hom. Imm. $\frac{1}{12}$, Ok. 8, Zeiß.

Fig. 14. Querschnitt durch den Uterus eines noch nicht erwachsenen *Cercariaeums*. Neben jugendlichen, noch nicht ausgebildeten Drüsenzellen (*utdr*) im Parenchym ist ein ausgeprägtes Epithel (*utep*) im Uterus vorhanden. Borax-Karmin-Bleu de Lyon-Amm.-Pikrat. Hom. Imm. $\frac{1}{12}$, Ok. 8, Zeiß.

Fig. 15. Querschnitt durch den Uterus eines etwas älteren (als in Fig. 14) *Cercariaeums*. Beginn der Absonderung einer Cuticula (*cut*), zu gleicher Zeit Degeneration des alten Uterusepithels (*utep*), wo sich neben degenerierendem Plasma noch helle Kerne zeigen. Borax-Karmin-Bleu de Lyon-Amm.-Pikrat. Hom. Imm. $\frac{1}{12}$, Ok. 8, Zeiß.

Fig. 16. Querschnitt durch den Uterus eines völlig erwachsenen *Cercariaeums*. Hier ist eine dicke, mächtige Cuticula (*cut*) vorhanden. Vom ehemaligen Epithel nichts mehr zu beobachten. Dagegen starke Ausbildung der die Cuticularsubstanz absondernden Zellen (*cz*), analog denen unter der Körpercuticula (Taf. II, Fig. 10). Borax-Karmin-Bleu de Lyon-Amm.-Pikrat. Hom. Imm. $\frac{1}{12}$, Ok. 8, Zeiß.

Fig. 17. Längsschnitt durch ein junges *Cercariaeum*. Verschiedene Uterusquerschnitte mit Epithel und Längsschnitte durch Exkretionssammelröhren. (In Fig. 14 sind die Uterusquerschnitte vergrößert gezeichnet.) Borax-Karmin-Bleu de Lyon-Amm.-Pikrat. Apochromat 4,0 mm, Ok. 4, Zeiß.

Fig. 18. Längsschnitt durch die Exkretionsblase mit Porus von *Cercariaeum*. Die Cuticula (*cut*) kleidet die Blase aus und wird von absondernden Zellen (*cz*) begleitet. Im oberen Teile der

Blase wird die Cuticula abgelöst durch das Epithel der Sammelröhren (*ex sa ep*), und die absondernden Zellen (*cz*) fehlen jetzt. Borax-Karmin-Bleu de Lyon-Amm.-Pikrat. Hom. Imm. $\frac{1}{12}$, Ok. 8, Zeiß.

Fig. 19. Längsschnitt durch den Cirrusbeutel eines fast erwachsenen *Cercariaeums*. Cuticula und Drüsenzellen mächtig entwickelt. In der Cuticula des Cirrusbeutels noch ein Kern (k_1) vorhanden. Das Vas deferens (*vd*) zeigt zeitlebens das Epithel. Es ist am Cirrusbeutel kurz vor der Einmündung am Genitalporus quer getroffen und würde hinter dem Cirrusbeutel weiter gehen, zu dem auf der anderen Seite liegenden Längsschnitt (vergl. Textfigur 2 *vd*). Borax-Karmin-Bleu de Lyon-Amm.-Pikrat. Hom. Imm. $\frac{1}{12}$, Ok. 8, Zeiß.

Fig. 20. Längsschnitt durch den LAURER-Kanal eines erwachsenen *Cercariaeums*. Vollständige Cuticula (*cut*) mit den zugehörigen Drüsenzellen (*cz*) vorhanden. Die Oeffnung nach außen findet sich erst auf dem nächsten Schnitt, der aber das Lumen des Kanals der starken Windungen wegen nicht mehr zeigt. Borax-Karmin-Bleu de Lyon-Amm.-Pikrat. Hom. Imm. $\frac{1}{12}$, Ok. 8, Zeiß.

Fig. 21. Konkrementhaltige Zellen aus der dorsalen Körperregion in drei Entwicklungsstadien. Zuerst Nucleus und Konkrement gleich groß, dann letzteres immer größer werdend und den degenerierenden Nucleus zur Seite schiebend. Borax-Karmin-Indigkarmin-Pikrat. Hom. Imm. $\frac{1}{12}$, Ok. 12, Zeiß.

Fig. 22. Dasselbe wie in Fig. 21. Zwei bis drei Konkremente in einer Zelle zeigend. Borax-Karmin-Indigkarmin-Pikrat. Hom. Imm. $\frac{1}{12}$, Ok. 12, Zeiß.

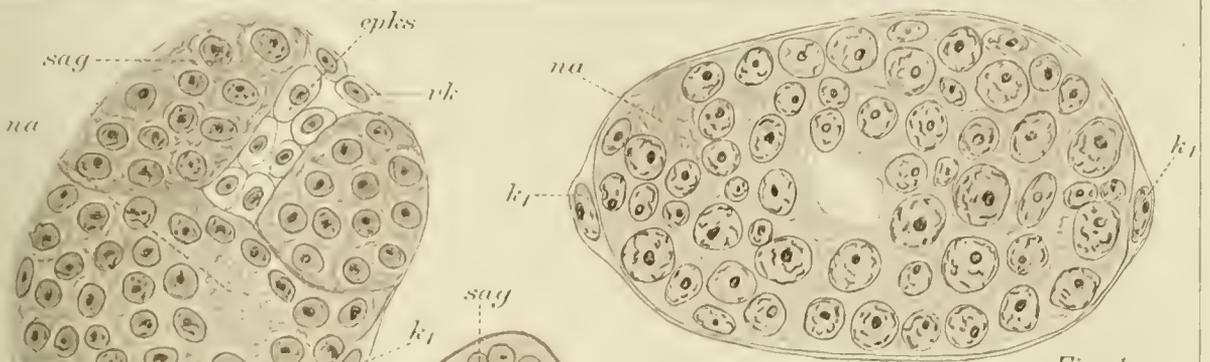


Fig. 1.

Fig. 2.

Fig. 3.



Fig. 5.

Fig. 4.

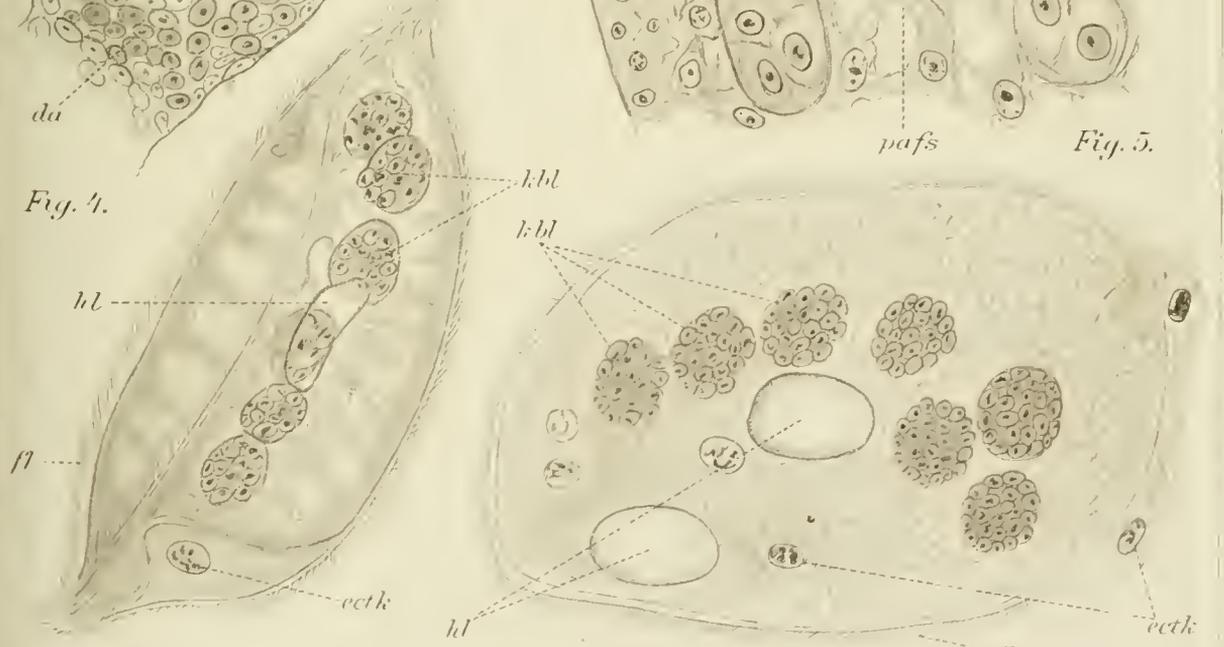


Fig. 6.

Fig. 7.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft](#)

Jahr/Year: 1906

Band/Volume: [NF_34](#)

Autor(en)/Author(s): Roewer Carl-Friedrich

Artikel/Article: [Beiträge zur Histogenese von Cercariaeum helicis. 185-228](#)