

Zur morphologischen und phylogenetischen Beurtheilung des Bandwurmkörpers.*)

Von

C. Claus.

Schon seit einer Reihe von Jahren vertrete ich in meinen Vorlesungen eine Auffassung des Bandwurmkörpers, welche von der durch Steenstrup aufgestellten und durch die Forschungen v. Siebold's, van Beneden's und Rud. Leuckart's tiefer begründeten Lehre nicht unerheblich abweicht, jedoch aus dem Zusammenhange der Thatsachen, sowie auf Grund zahlreicher Forschungsergebnisse jüngeren Datums als die allein richtige und zutreffende abgeleitet werden kann. Die Hauptgesichtspunkte dieser veränderten Auffassung, der übrigens Rud. Leuckart's¹⁾ neueste Bearbeitung der Helminthen in manchen Punkten nicht so ferne steht, finden sich bereits in den letzten Auflagen meiner Lehrbücher²⁾ in kurzen Umrissen markirt; eine präcisere, in zusammenhängendem Vergleiche versuchte Begründung derselben liegt jedoch meines Wissens bislang nicht vor und soll in nachfolgendem Aufsatze in kurzgedrängter Darstellung versucht werden.

Bekanntlich war es das vom Bandwurmleibe losgelöste, mit Eiern und Embryonen erfüllte Glied, die Proglottis, welche der Lehre des Generationswechsels entsprechend als das geschlechtsreife Individuum galt und den Ausgangspunkt beim Vergleiche mit den nahe verwandten, aber höher organisirten Trematoden abgab.

*) Gleichzeitig veröffentlicht in der Wiener klinischen Wochenschrift Nr. 36, 5. September und Nr. 37, 12. September 1889.

1) Rud. Leuckart, Die Parasiten des Menschen und die von ihnen herührenden Krankheiten. Ein Hand- und Lehrbuch für Naturforscher und Aerzte. Leipzig 1879—1886, Tom. I.

2) C. Claus, Grundzüge der Zoologie. Marburg 1879. IV. Aufl., Tom. I, II. Lieferung, pag. 388 etc. — Lehrbuch der Zoologie. Illustrierte Ausgaben. II., III. und IV. Aufl.

Man betrachtete die Proglottis als das Aequivalent des Saugwurms, welcher unter Ausfall von Mund, Darmcanal und Haftorganen mittelst terminaler Sprossung am Hinterende eines als Amme fungirenden, einer anderen Generation zugehörigen Individuums, des Bandwurmkopfes oder Scolex, entstanden, während des Verbandes mit der Gliederkette in dem Hakenkranz und Sauggruben des Scolex einen mit allen übrigen aufgeamnten Gliedern gemeinsamen Haftapparat besitze. Die Thatsache, dass es Cestoden gibt, welche wie der Nelkenwurm (*Caryophyllaeus*) jeglicher Gliederung entbehren und in ihrem einfachen trematodenähnlichen Leibe Scolex und Proglottis nicht zur Sonderung bringen, schien mit dieser Anschauungsweise recht gut im Einklange zu stehen und wurde als secundäres Gestaltungsverhältniss in der Weise erklärt, dass die bei dem gewöhnlichen Bandwurm auf zwei Generationen vertheilten Formen, ähnlich wie auch in anderen Fällen des Generationswechsels in Folge vereinfachter und abgekürzter Entwicklung wieder in ein Individuum zusammengezogen seien (Rud. Leuckart). Nun zeigt jedoch der ganze Zusammenhang der Erscheinungen, dass thatsächlich das gerade umgekehrte Verhältniss Geltung hat, dass der Generationswechsel der Cestoden nicht als primärer, sondern als secundärer Entwicklungsvorgang in Betracht kommt.

Nicht die Proglottis, sondern der gesammte Bandwurmeib, und zwar nicht als Gliederkette, sondern in seiner einfachsten Form als ungegliedeter, den darmlosen, als Verbindungsglieder von Trematoden und Cestoden zu betrachtenden Gattungen *Amphilina* und *Amphiptyches* ähnlicher Wurm, wie er durch die Gattung *Caryophyllaeus* vertreten wird, hat beim Vergleiche mit dem Organismus der Saugwürmer, von denen die Cestoden nach der übereinstimmenden Ansicht aller Autoren abzuleiten sind, den Ausgang zu bilden. Der ungegliederte Bandwurm mit einheitlichem Geschlechtsapparat ist der ursprüngliche Formzustand gewesen, von welchem aus sich durch weitere und vollkommene Anpassung an die günstigen Ernährungs- und Wachstumsbedingungen im Innern des Darmcanals erst secundär die gegliederten Bandwürmer mit fortschreitend vollkommener Individualisirung ihrer beim Wachsthum in der Längsaxe sich wiederholenden Theilabschnitte entwickelt haben. Den *Caryophylläen* schliessen sich zunächst die Riemenwürmer (*Liguliden*) an, in deren bandförmig gestrecktem Leibe sich zwar schon der Geschlechtsapparat metamerisch wiederholt, eine entsprechende äussere

Gliederung jedoch noch fehlt; diesen folgen die *Bothriocephaliden* mit kurzen, aber scharf ausgeprägten Gliedern, die aber noch nicht, jedes für sich als Einheit, zur Isolirung gelangen, sondern nach Eintritt der Geschlechtsreife in grösseren Abschnitten vom Bandwurmkörper frei werden. Eine höhere Stufe der Individualisirung wird bei den *Taeniaden*, von deren Leib sich die *Proglottiden* einzeln loslösen, die höchste endlich bei manchen *Phyllobothrien* erreicht, deren Glieder nach der Isolirung sich unter beträchtlicher Grössenzunahme noch weiter entwickeln und geraume Zeit selbstständig existiren (*Echinobothrium*).

Trotz der Aehnlichkeit, welche zwischen dem Generationswechsel der Cestoden und dem der *Acalephen* (*Scyphomedusen*) besteht und sich so vollständig erweist, dass man für das Stadium der gegliederten Kettenform in beiden Fällen den gleichen Namen „*Strobila*“ anwendet, haben wir doch die Entstehung desselben in beiden Fällen sehr verschieden zu erklären. Der Generationswechsel der Scheibenquallen, welche von einem sich gliedernden zur *Strobila* gestaltenden Polypen als dessen Theilstücke aufgeammt werden, erscheint gegenüber der einfachen directen Entwicklung einzelner Quallen (*Pelagia noctiluca*) als ursprünglicher Entwicklungsvorgang von palingenetischer Bedeutung. Dementsprechend repräsentirt auch die am Distalende der *Strobila* durch Trennung frei werdende *Ephyra* dem jugendlichen Polypen gegenüber den morphologisch höheren und vollkommener organisierten Formzustand. Der bei *Pelagia noctiluca* verwirklichte Ausnahmefall directer, mit Ueberspringung der *Strobila* erfolgter Entwicklung entspricht dagegen einem durchaus secundären Verhältniss und ist erst aus dem Generationswechsel durch Zusammenziehung und Abkürzung und Entwicklung hervorgegangen.

Im Gegensatze zu der am Distalende der *Acalephen-Strobila* losgetrennten Scheibenqualle vertritt die von der Cestoden-*Strobila* erzeugte *Proglottis* im Vergleiche zur Ausgangsform des Saugwurms einen tiefer stehenden, durch Ausfall des Haftapparates und des Darmcanales vereinfachten, gewissermassen rückgeschrittenen Formzustand, für dessen Individualisirung aber gerade die Reduction der Organe Bedingung war. Während dort der Generationswechsel der ursprüngliche und primäre, die an demselben Individuum sich vollziehende Metamorphose der erst secundär durch Zusammenziehung und Vereinfachung der Entwicklung entstandene spätere Vorgang ist, trifft für die Cestoden das gerade umgekehrte Verhältniss zu, und der Generationswechsel ist die

später entstandene Entwicklungsform, aus der Metamorphose, welche ein und dasselbe Individuum durchlief, im Zusammenhange mit der Vereinfachung der Organisation und der durch den Parasitismus im Darne begünstigten Ernährungs- und Wachstumsbedingungen erst secundär hervorgegangen. Demgemäss haben wir die Entwicklung der Acalephen als Generationswechsel ¹⁾ zu definiren, welcher sich in einzelnen Fällen durch Zusammenziehung und Abkürzung zur Metamorphose vereinfachen kann, die Entwicklung der Cestoden dagegen als Metamorphose aufzufassen, welche durch Individualisirung bestimmter Wachstumsproducte verschieden complicirte Formen des Generationswechsels entstehen lassen kann.

Indessen ist in unseren bisherigen Betrachtungen die erste überaus variable Reihe von Entwicklungsphasen, welche der Scolexbildung vorausgehen, unberücksichtigt geblieben, es ist der mannigfachen und complicirten Vorgänge nicht Rechnung getragen worden, durch welche sich der aus dem befruchteten Ei hervorgegangene Embryo zum Scolex gestaltet. Gerade dieser Theil der Ontogenie ist aber für unsere Aufgabe von ganz besonderer Bedeutung, nicht nur weil derselbe die Complication der als Generationswechsel gedeuteten Entwicklungsvorgänge durch das Auftreten eines zu ungeschlechtlicher Fortpflanzung befähigten und deshalb als Grosssamme bezeichneten Stadiums erhöht und somit die Berechtigung jener Deutung verstärkt, sondern auch weil gerade dieser Abschnitt der Entwicklung in erster Linie mit der Trematodenentwicklung in Vergleich zu bringen ist, die ja selbst lange Zeit allgemein als Generationswechsel in Geltung war und, falls die phylogenetische Ableitung der Bandwürmer von den Saugwürmern richtig ist, sich bei jenen, wenn auch in modificirter Form, wiederholen muss.

Bekanntlich durchlaufen sowohl die Distomeen — und nur diese, nicht die Polystomeen können bei dem Vergleiche in Frage kommen — als auch die Cestoden ihre Jugendstadien in anderen Trägern als in denen der Geschlechtsthier und haben somit

¹⁾ Die überraschende Aehnlichkeit, welche in den Wachstums- und Theilungserscheinungen der Acalephen- und Cestoden-Strobila, sowie in der Bildung der Ephyren und Proglottiden besteht, hat es verschuldet, dass man den phylogenetischen Gegensatz übersehen und den morphologischen Werth der Geschlechtsgenerationen in beiden Fällen identificiren konnte und alsdann (Götte) in den Irrthum verfiel, auch die Acalephen-Entwicklung nicht als Generationswechsel gelten zu lassen und für eine Metamorphose zu erklären.

einen Wirthswechsel zu erfahren Für jene sind es vornehmlich Schnecken und verschiedene Wirbellose, in deren Organismus sich die Jugendformen als sogenannte Keimschläuche (Sporocysten ohne Mund und Darm — Redien mit Mund und Darmschlauch) nebst ihrer Brut, den Cercarien oder Distomeen-Larven, entwickeln; für die Cestoden sind zwar auch Wirbellose, vorwiegend aber Wirbelthiere die Träger der Jugendstände, welche hier als Cysticercoide oder Cysticerceen (Blasenwürmer, Finnen), letztere meist in parenchymatösen Organen encystirt, angetroffen werden. Es kann demnach keine Frage sein, dass wir die Blasenwürmer oder Cysticerceen sowohl als die Cysticercoiden auf die bruterzeugenden Keimschläuche oder auf deren Brut, die Cercarien, zurückzuführen haben, wenn anders die Ableitung der Cestoden von den Trematoden begründet sein soll.

Die Wahl zwischen beiden Eventualitäten scheint auf den ersten Blick keine so leichte zu sein und zumal im Hinblick auf die Analogie der Prolifcation der Blasenwürmer eher zu Gunsten der Keimschläuche als Aequivalente der Blasenwürmer auszufallen. Indessen zeigt ein näherer Vergleich, dass es sich bei der Prolifcation nur um analoge, nicht um homologe Vorgänge handelt, da die von den Sporocysten und Redien erzeugten Keimballen, die man früher als Sporen, beziehungsweise als innere Knospen auffasste, mit den Knospen an der Blasenwand der Cysticerceen nicht in Parallele gestellt werden können, vielmehr als Bildungen ganz anderer Art zu betrachten sind. Lange Zeit freilich galten dieselben, solange eben die Deutung der Distomeen-Entwicklung als Generationswechsel unangefochten war, als Producte einer ungeschlechtlichen Fortpflanzung, als Sporen oder Keimkörner, bis die Entdeckung der Paedogenese bei Dipterenlarven und die frühzeitige, zuweilen schon während der Eifurchung¹⁾ eintretende Sonderung der ersten Sexualzellen zu einer ganz anderen Auffassung hinführte, einer Auffassung, welche durch das an und für sich schon höchst unwahrscheinliche Vorkommen von Sporenbildung bei Metazoën bekräftigt, gegenwärtig wohl die allgemein herrschende geworden ist. Demgemäss hält man die sogenannten Keimzellen im Körper der Sporocysten und Redien für frühzeitig gesonderte und im Larvenkörper zur Entwicklung gelangte Zellen der Ovarialanlage,

¹⁾ Vergl. C. Grobben, Die Entwicklungsgeschichte der *Moina rectirostris*. Arbeiten aus dem zoologischen Institute in Wien und der zoologischen Station in Triest. Wien 1879, Tom. II.

für parthenogenetisch sich entwickelnde Eier¹⁾ und fasst die Distomeen-Entwicklung nicht mehr als Generationswechsel, sondern als eine Form von heterogener Fortpflanzung oder Heterogonie auf. Den Sporocysten und Redien würde alsdann lediglich die Bedeutung von rückgebildeten oder zu Gunsten einer raschen und reichlichen Brutproduction in ihrer Ausgestaltung gehemmten Larvenformen zukommen, sie würden auf verschiedenen Stufen der Entwicklung zurückgebliebenen Larvenformen entsprechen und morphologisch als vereinfachte, bruterzeugende Cercarien zu betrachten sein. Demnach würde also lediglich die Cercarie als Aequivalent des Cysticercoids oder Cysticercus in Frage kommen. Nun gestattet diese Larve in der That einen unmittelbaren und ungezwungenen Vergleich mit denjenigen Entwicklungsformen des Scolex, welche wir auch aus einer Reihe anderer Gründe als die primären und ursprünglichen zu betrachten haben. Es sind dies die kleinen, erst verhältnissmässig spät bekannt gewordenen, im Körper von Wirbellosen lebenden Cysticercoiden. Während man früher geneigt war, das Cysticercoid auf eine vereinfachte und der Grösse nach reducirte Finne zurückzuführen, als einen Cysticercus anzusehen, dessen Blase in Zusammenhang mit dem ungünstigeren Nährboden geschrumpft und zu einem kleinen, kaum den Leib des Scolex in sich aufnehmenden Anhang rückgebildet sei, wird man nunmehr umgekehrt den Blasenkörper der Finne aus dem vergrößerten und durch Ansammlung einer wässerigen Flüssigkeit blasig aufgetriebenen Schwanzanhang des Cysticercoids abzuleiten und als von diesem aus entstandene, dem parasitischen Aufenthalt im Vertebratenleibe angepasste secundäre Modification zu beurtheilen haben. Dass thatsächlich diese Auffassung die zutreffende ist und nicht der Cysticercus, sondern das Cysticercoid den primären Zustand repräsentirt, von dem aus wir erst jenen abzuleiten haben, wird nicht nur von vornherein aus dem einfacheren Bau und der geringeren Grösse, sowie aus dem Aufenthalt im Körper der phyletisch ältern Wirbellosen wahrscheinlich, sondern durch die überraschende Aehnlichkeit in der Formerscheinung, welche zwischen gewissen Cysticercoiden und Cercarien besteht und eine unmittelbare Homologisirung beider möglich macht, erhärtet und bestätigt.

¹⁾ Diese zuerst von C. Grobben in der citirten Arbeit ausgesprochene Deutung wurde seither auch von anderen Forschern in ganz ähnlicher Weise wiederholt und dürfte gegenwärtig wohl ziemlich allgemein als die richtige aufgenommen sein. Vergl. auch H. Schauinsland's Beitrag zur Kenntniss der Embryonalentwicklung der Trematoden. Jena 1883.

Schon das zuerst von Stein beschriebene Cysticercoïd der Wegeschnecke erinnert durch seine in Körper und Schwanzanhang abgeschnürte Gestalt an die Trematodencercarie. In ungleich höherem Grade tritt diese Uebereinstimmung an dem in Naideen lebenden *Archigetes Sieboldii* hervor, einem schon im Larvenzustande geschlechtsreif werdenden, dem Nelkenwurme verwandten Caryophyllaeiden. Nach Rud. Leuckart's¹⁾ Worten besteht derselbe „gleich der Cercarie aus einem abgeflachten ovalen Körper und einem cylindrischen Schwanztheile, der in eine grubenförmige Vertiefung des hinteren Leibesendes eingeführt ist“, so dass man ohne genaue Untersuchung eine Cercarie vermuthen würde. Nicht minder gross ist die Aehnlichkeit des in der Hundelaus und im Floh sich entwickelnden Cysticercoïds der auch im Darm des Menschen auftretenden *Taenia elliptica=cucumerina*, von dessen vollständiger Körperform nebst Schwanzanhang wir erst jüngst durch die Beobachtungen von Grassi²⁾ und Rovelli Kenntniss erhalten haben. Zutreffend erkannten beide die Homologie von Körper und Schwanzanhang mit den gleichen Theilen der Cercarie, wenn sie auch darin vielleicht zu weit gingen, die vordere Einstülpung des Cysticercoïds als Aequivalent der Mundhöhle, das Rostellum als den vorgestülpten Bulbus und die Höhlung des Körpers ohne ausreichende Anhaltspunkte als die Anlage des Mitteldarmes zu bestimmen.

Dieser Gleichstellung entspricht auch die mit dem Cercarienschwanz anseheinend übereinstimmende Entwicklung des Schwanzanhanges, welchen man auch mit Rücksicht auf die Lage der Embryonalhäkchen für den vergrösserten Leib des sechshakigen Embryo gehalten und demgemäss als „Kopfbildner“ bezeichnet und als Amme des vermuthlich erst später entstehenden Scolex gedeutet hatte. In Wahrheit aber repräsentirt derselbe keineswegs den gesammten Embryonalkörper, sondern nur den verschmälerten Theil desselben, an welchem sich ähnlich wie an dem sich zur Cercarie entwickelnden Zellenballen der Keimschläuche ein verbreiteter Abschnitt als Körper und ein verjüngter als Schwanzanhang³⁾ abheben. Damit aber wird auch die Bedeutung des Cysti-

¹⁾ Rud. Leuckart, *Archigetes Sieboldii*, eine geschlechtsreife Cestodenamme. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Supplementband. 1878, Tom. XXX.

²⁾ Embryologische Forschungen von Prof. Battista Grassi und Dr. Giuseppe Rovelli. Centralblatt für Bacteriologie und Parasitenkunde. Cassel 1889, V. Band, Nr. 11.

³⁾ In vollem Gegensatz zu dieser durch Grassi's Beobachtungen über die Entwicklung der Cysticercoide von *Taenia elliptica* und *murina* wohlbe-

cercoids und des von diesem abzuleitenden Blasenwurms als Individuum ausser Zweifel gestellt, jener Anschauung gegenüber, welche in dem Blasenwurm einen aus wenigstens zwei Individuen zusammengesetzten Thierstock zu erkennen glaubte, gebildet aus dem zum Schwanzanhange, beziehungsweise Blasenwand des *Cysticercus* umgestalteten Embryo und dem von diesem erst durch Knospung erzeugten Scolex oder Bandwurmkopf.

Die Veränderungen, welche die Trematodenlarve bei ihrem Uebergang zur Cestodenlarve erfuhr, betreffen im Anschluss an die Rückbildung des Darmkanals und der hiermit eingetretenen Vereinfachung der Organisation auch den vorderen, mit Sauggruben und Chitinhäkchen bewaffneten Körpertheil, welcher sich frühzeitig in den hintern einstülpte und von diesem wie von einer schützenden Hülle umschlossen wurde. Das offenbar vorhandene und durch diesen Vorgang einigermaßen befriedigte Schutzbedürfniss dürfte auch den Functionswechsel des Schwanzes bestimmt haben, welcher sich aus einem den Ortswechsel vermittelnden Bewegungsorgane zu einer grösseren oder kleineren, den gesammten Scolex in sich aufnehmenden Blase gestaltete, oder auch und zwar überall da, wo bereits die Invagination des Scolexkopfes in den Scolexleib einen ausreichenden Schutz gewährte, zu einem anscheinend functionslosen Rudimente rückbildete, um schliesslich auch ganz hinwegzufallen (*Bothriocephalus*). Im ersteren Falle, wo der Schwanz zu einer umfangreichen, mit wässriger Flüssigkeit sich füllenden Blase wurde, vermochte derselbe aber bei seiner mächtigen Grössenzunahme noch eine zweite bedeutungsvolle Function, die der Prolification, zu gewinnen und zahlreiche Scolices (*Coenurus*), beziehungsweise Brutkapseln mit Scolices, direct oder erst durch Vermittlung von Tochter- und Enkelblasen (*Echinococcus*) durch Knospung hervorzubringen. Während sich die Metamorphose nach der einen Richtung hin, im Falle von Rückbildung und Ausfall des Schwanzanhanges, zu einer mehr directen Entwicklung vereinfachte, complicirte sich dieselbe nach der anderen hin zu verschiedenen Formen des Generationswechsels, bei denen gewissermaßen als Ersatz für die durch den Ausfall der Pädogenese herabgesetzte Productivität dem Bedürfnisse der Brutvermehrung auf einem

gründeten Zurückführung betrachtet Villot den Schwanzanhang der *Cysticercoiden* als eine durch Knospung am Embryo entstandene Neubildung, ohne jedoch seine auch der älteren Auffassung des Schwanzanhanges als Embryonalkörper diametral gegenüberstehende Behauptung bewiesen zu haben. Villot, Mémoire sur les *Cysticercques des Ténias*. Annales de sc. nat. 1883, Tom. XV.

anderen neu erworbenen Wege — durch Knospung an der vergrößerten Blasenwand — Genüge geleistet wurde.

Das von gewissen Blasenwürmern (Coenuren und Echinococcen) erst secundär erworbene Prolificationsvermögen war mit Unrecht in gleicher Weise wie die Proglottidenbildung der Strobila für die Deutung der gesammten Bandwurmentwicklung massgebender Ausgangspunkt, indem man von demselben aus den Scolex als Knospungsproduct des Embryos, die Proglottis als solches vom Scolex beurtheilte und im Anschlusse an die Auffassung der individualisirten Theilstücke des Bandwurmleibes als Geschlechtsthier das complicirte fünfgliedrige Schema für die Cestoden-Metagenese aufstellte, in welchem der Embryo als Grossamme, der Scolex als Amme, die Proglottis als Geschlechtsthier und die den Verband von Grossamme und Amme, sowie von Amme und Geschlechtsthier vermittelnden *Cysticercus*- und *Strobila*-Formen als polymorphe Thierstöcke figurirten.

So hat denn die Metamorphose der parasitischen Platyhelminthen, welche in der Trematodengruppe durch die Pädogenese der als Sporocysten und Redien bezeichneten Jugendzustände zu einer lange Zeit für Generationswechsel gehaltenen Heterogonie führte, bei den Cestoden durch Individualisirung von Knospungs- und Theilungsproducten bestimmter Entwicklungszustände verschiedene mehr oder minder complicirte Formen des Generationswechsels entstehen lassen, deren Modificationen aus dem dargelegten Zusammenhange ungezwungen erklärt und verstanden werden.

Sowohl die Knospung an der Blasenwand der Cysticercen als die Abschnürung und Trennung von Theilstücken am Bandwurmkörper finden sich aber schon in der Distomeenentwicklung vorbereitet, jene in dem Sprossungsvermögen gewisser Sporocysten (*Leucochloridium*), diese sowohl in der regelmässigen Trennung zwischen Cercarienleib und Schwanz als in den Theilungsvorgängen, welche gewisse Sporocysten (z. B. die der *Cercaria minuta*) und Redien (die der *Cercaria echinata* und *fulvopunctata*) erfahren. Dass auch der in erster Linie als Bewegungsorgan fungirende Schwanzanhang als ein zur Individualisirung befähigtes Theilstück des Körpers aufzufassen ist, ergibt sich aus der überraschenden, schon vor mehreren Decennien von Alex. Pagenstecher¹⁾ für *Bucephalus* behaupteten und erst neuerdings

¹⁾ Alex. Pagenstecher, Trematodenlarven und Trematoden. Helminthologischer Beitrag. Mit 6 Tafeln. Heidelberg 1857.

von Ercolani¹⁾ bestätigten und noch in mehreren anderen Fällen constatirten Thatsache, dass sich derselbe zu einem bruterzeugenden Theilstücke wie zu einer Sporocyste gestalten kann, ein Verhalten, welches auch den Gegensatz von Schwanzanhang des Cysticercoids und Cysticercusblase zu dem invaginirten Halse oder Leibe des Scolex aufhellt und diesen als einen weiteren Theilabschnitt des Wurmkörpers erscheinen lässt, welcher sich vor Eintritt der Proglottidenbildung vielleicht regelmässig vom vordersten den eigentlichen Kopf repräsentirenden Abschnitt abtrennt und morphologisch dem Schwanztheil keineswegs so scharf gegenübersteht.

Wenn es eine wohl berechnete und durch den Zusammenhang der Thatsachen gut begründete Annahme ist, dass ähnlich, wie sich die zahllosen, in so mannigfachen Abänderungen variirenden und oft in so bizarren Formen auftretenden Schmarotzerkrebse aus freilebenden Crustaceen entwickelt haben, so auch die Eingeweidewürmer durch Anpassung an eine parasitische Lebensweise und an die durch dieselbe modificirten Existenzbedingungen aus freilebenden Wurmformen hervorgegangen sind, so wird für die Platyhelminthen darüber keine Meinungsverschiedenheit bestehen können, dass es die den Trematoden so nahe verwandten Planarien waren, denen sie ihren Ursprung verdanken. Indem dendrocöle Strudelwürmer des süßen und salzigen Wassers das freie Leben mit einem parasitischen vertauschten und den neuen Lebensbedingungen Form und Bau des Körpers anpassten, die äussere Wimperbekleidung (bis auf Ueberreste im Larvenalter) verloren, dagegen Sauggruben und Haftorgane mancherlei Art erwarben, wurden sie zu Trematoden, welche im Anschluss an die leichtere und günstigere Ernährung im Körper eines Wirthes eine weit grössere Nachkommenschaft zu erzeugen vermochten.

Complicirter und schwieriger wird die nähere Vorstellung von diesen Vorgängen durch die Thatsache, dass es bei so zahlreichen Trematoden und wohl durchweg bei den für uns in Frage kommenden Distomeen zwei verschiedene Träger sind, auf welche sich die Lebensgeschichte der Art vertheilt. Der eine Träger fungirt gewissermassen als Zwischenwirth und bringt den in ihn eingedrungenen Parasiten nur bis zu einem bestimmten Stadium der Entwicklung, er birgt in seinem Körper die, wenn auch in diesem Zustand bereits fortpflanzungsfähige Jugendform. Der zweite Träger nimmt die letztere, auf dem Wege activer

¹⁾ G. B. Ercolani, Nuove ricerche sulla storia genetica dei Trematodi. 1881, Tom. I und 1882 Tom. II.

oder passiver Wanderung zugeführt, in sich auf und bringt sie zur vollen Ausgestaltung und sexuellen Reife, er beherbergt das Geschlechtsthier. Sind nun, und diese Frage hat bereits Rud. Leuckart¹⁾ scharfsinnig aufgeworfen, „die Zwischenwirthe erst nachträglich in die Lebensgeschichte der Helminthen eingeschaltet“ oder sind dieselben „die ursprünglichen genuinen Träger, die Anfangs ihre Eingeweidewürmer auch zur Geschlechtsreife brachten, später aber dadurch zu Zwischenträgern degradirt wurden, dass die Entwicklungsgeschichte der Insassen durch Weiterbildung und Differenzirung über eine grössere Zahl von Stadien sich ausdehnte“. Der erstere Fall würde, um uns E. Haeckel's markanter Ausdrucksweise zu bedienen, einem cenogenetischen, der zweite einem palingenetischen Verhältnisse entsprechen, in jenem würden die Redien und Sporocysten erst später (als die Geschlechtsthiere) entstandene, durch Anpassung secundär und cenogenetisch veränderte Zustände sein, in diesem dagegen bereits früher vorhandene, phyletisch ältere und einstmals sexuell entwickelte Formen bedeuten. Wenn sich nun Rud. Leuckart sehr entschieden für die zweite Eventualität ausspricht und zur Begründung auf die Thatsache hinweist, dass gegenwärtig fast sämtliche Entozoen im geschlechtsreifen Alter im Organismus der Wirbelthiere leben, deren Ursprung doch zweifelsohne jüngeren Datums sei, so glaube ich nicht, dass er das Richtige getroffen haben dürfte. Abgesehen von dem Umstande, dass Fische und andere wasserlebende Vertebraten bereits zur paläozoischen Zeit existirten, und schon aus diesem Grunde das herangezogene Argument keine Beweiskraft besitzt, so scheint mir ein anderer Umstand zur Widerlegung seiner Anschauung wenigstens für die Platyhelminthen ausreichend, ich meine die grosse Uebereinstimmung, welche zwischen Trematoden und dendrocölen Strudelwürmern in der Organisation des ausgebildeten Geschlechtsthieres besteht, eine Uebereinstimmung, welche, falls jene Anschauung zutreffend wäre, nur durch eine zumal im Hinblick auf den Gegensatz der Lebensbedingungen höchst unwahrscheinliche Convergenz der Entwicklung erklärt werden könnte.

Damit ist nun aber noch keineswegs die Nöthigung gegeben, die Zwischenträger der Jugendzustände als erst nachträglich in die Lebensgeschichte der Helminthen eingeschaltet zu betrachten; vielmehr wird man recht gut die Vorstellung aufrecht erhalten

¹⁾ Rud. Leuckart, Die Parasiten des Menschen. 2. Heft, Tom. I, Cl. pag. 148.

können, dass die jugendlichen Würmer schon beim Beginne des phyletischen Vorganges in Wirbellose einwanderten, hier aber ihre volle Ausbildung und geschlechtliche Reife nicht zu erreichen vermochten, dagegen durch die veränderten Ernährungsbedingungen eine den Verhältnissen entsprechende zweckmässige Umgestaltung erfuhren, vermöge der sie selbst oder erst in ihren paedogenetisch erzeugten Nachkommen den Zwischenträger mittelst activer oder passiver Wanderung wieder verlassen konnten und nun unter günstigere Ernährungsbedingungen in den Organismus eines Vertebraten übergeführt, in ihrem neuen Wirth, als dem definitiven Träger des Geschlechtsthieres, ihre morphologische Ausgestaltung und digen-sexuelle Ausbildung erlangten. In dieser Weise dürfte der so regelmässig in der Lebensgeschichte der Helminthen auftretende Zwischenwirth und die Vertheilung der Entwicklungsphasen auf zwei (oder mehrere) Träger eine ungezwungene Erklärung finden. Auch wird es ganz begreiflich erscheinen, dass bei zahlreichen Eingeweidewürmern nicht eine einzige, sondern mehrere¹⁾, meist einander nahestehende Thierarten als Zwischenwirthe derselben Wurmart gefunden werden, und dass sich Gleiches auch für die Träger der geschlechtsreifen Helminthen wiederholt.

Wenn nun schon bei den ihrer Stammesentwicklung nach auf dendrocöle Turbellarien zurückzuführenden Trematoden die Zwischenwirthe nicht die ursprünglichen Träger der geschlechtsreifen Würmer gewesen sind, so kann dies Verhältniss umsoweniger bei den aus jenen hervorgegangenen Cestoden bestanden haben; weder Cysticercen noch Cysticercocoeide werden jemals in ihren Wohnthieren die ursprünglichen Endglieder mit digener Fortpflanzung in der Lebensgeschichte der Helminthenart repräsentirt haben. Wie die Larven der Trematoden gelangten auch die Jugendformen der ältesten

¹⁾ Für manche Eingeweidewürmer scheint eine besonders grosse Anpassungsfähigkeit an die Ernährungsbedingungen im Körper der Träger zu bestehen, durch welche das Vorkommen ein und derselben Entozoenart in verschiedenen, selbst entfernter stehenden Wohnthieren erklärlich wird. Beispielsweise wird das aus der *Cercaria echinata* verschiedener Schneckenarten hervorgehende *Distomum echinatum* nicht nur im Darm der Ente und anderer Wasservögel, sondern auch in dem des Hundes, der Ratten und Mäuse geschlechtsreif. Der zur *Taenia solium* gehörige *Cysticercus cellulosae* lebt nicht nur im Körper des Schweines, sondern auch in den verschiedensten Organen des Menschen, und ist auch in den Muskeln des Rehes, des Hundes und der Katze gefunden worden. *Taenia elliptica* kommt nicht nur im Darm der Katze, sondern auch (*cucumerina*) in dem des Stuben Hundes und des Menschen vor. Man denke ferner an die Verbreitung des *Echinococcus*, sowie zahlreicher Nematoden, insbesondere der *Trichina spiralis* im Körper der verschiedensten Säugethiere.

im Darm von Fischen und anderen wasserbewohnenden Vertebraten lebenden Cestoden in Wirbellose und gestalteten sich hier an Stelle der Redien und Cercarien zu Cysticercoiden.

Erst später, mit dem Erscheinen der Vögel und Säugethiere, traten dann die Taeniaden zur Erscheinung, deren Jugendzustände nur theilweise noch in Wirbellosen verblieben, zum grössern Theile aber in Wirbelthiere überwanderten und sich im Körper derselben aus Cysticercoiden zu Blasenwürmern gestalteten. Man wird durch diese Betrachtungen an die Lehre von v. Siebold's erinnert, welcher die Blasenwürmer als in unrechte Thiere verirrte und hier in fremdem Wohnort hydropisch gewordene, entartete Bandwürmer auffasste und demgemäss lange Zeit die Bedeutung der Blasenwürmer als normale Jugendzustände der Cestoden leugnete. In der That würden wir in der stammesgeschichtlichen Entwicklung von Verirrungen mit demselben Rechte reden können, wie bei frei lebenden Thieren, von denen einzelne Individuen über den Verbreitungskreis der Art hinaus in fern gelegene, durch mächtige Schranken getrennte Wohngebiete verschlagen werden, und hier in Folge der völlig veränderten Ernährungsbedingungen zur Entstehung neuer Arten und Artengruppen Anlass geben. Selbst die Vorstellung der hydropischen Entartung würden wir, da bei physiologischen Vorgängen Normales und Pathologisches nicht scharf und nur insoweit dem Begriffe nach abzugrenzen ist, als die letzteren Vorgänge störende und dem Leben des Individuums nachtheilige Folgen mit sich bringen, für berechtigt halten¹⁾, freilich in einem ganz andern Sinne als in dem der Siebold'schen Lehre, welche der Transmutationsidee ganz und gar fern stand und den Ergebnissen von Küchenmeister's und R. Leuckart's Forschungen gegenüber lediglich einen Irrthum vertheidigte. Es ist daher eine arge, schwer begreifliche Uebertreibung, wenn E. Haeckel²⁾, welcher das phylogenetische Verhältniss der Cestoden in ähnlicher Weise beurtheilt, v. Siebold das Verdienst vindicirt, zuerst die wahre Erklärung gefunden und den Weg gezeigt zu haben, auf welchem wir zu einem causalen Verständnisse der ontogenetischen Erscheinungen gelangen können.

Nur ein einziger Ausnahmefall eines bereits im cysticercoiden Zustand geschlechtsreif gewordenen Bandwurmes ist bislang bekannt geworden, er betrifft den von seinem Entdecker, Ratzel,

¹⁾ C. Claus, Grundzüge der Zoologie. 4. Auflage, 2. Lieferung, 1879, pag. 389.

²⁾ E. Haeckel, Metagenesis und Hypogenesis von *Aurelia aurita*, Jena 1881, pag. 33.

als *Caryophyllaeus appendiculatus* beschriebenen, aber erst von Rud. Leuckart als vollkommen geschlechtsreifen und fortpflanzungsfähigen Wurm nachgewiesenen und zum Vertreter einer besonderen Gattung *Archigetes* erhobenen Parasiten aus der Leibeshöhle der Naideen. Wenn dieser Ausnahmefall der Annahme des berühmten Helminthologen, dass die in den Zwischenwirthen lebenden Jugendzustände ursprünglich die Geschlechtsthiere gewesen seien, eine noch festere Unterlage zu geben schien, so dürfte es dem gegenüber im Hinblick der erörterten Beziehungen weit natürlicher sein, in diesem Falle kein ursprüngliches und ausnahmsweise verbliebenes Verhältniss zu erkennen, sondern denselben im Sinne einer secundären Zurückverlegung des Reifezustandes der Sexualorgane in das Larvenstadium zu beurtheilen, ähnlich, wie auch encystirte Jugendstadien von Trematoden (*Gasterostomum gracilescens* in Cysten von *Gadus* und *Distomum agamos* der Gammarinen) geschlechtsreif werden können.

Die von Rud. Leuckart auf Grund seiner Deutung dem *Saenuris*-Parasiten beigelegte Bezeichnung *Archigetes* (Ahn-herr) würde auch unserer abweichenden Beurtheilung gegenüber insoweit eine zutreffende bleiben, als es sich in *Archigetes* um einen *Caryophyllaeiden* ohne Proglottidenbildung mit einfachem Geschlechtsapparat handelt, in diesem Sinne aber würde sie um so rückhaltloser unsere Zustimmung finden, als mit derselben nicht nur die Auffassung des ungegliederten Bandwurmes — im Gegensatze zur Proglottis — als Aequivalent des Trematoden erhärtet, sondern auch in weiterer Consequenz die in obiger Darlegung versuchte Zurückführung des Bandwurmkörpers überhaupt bestätigt sein dürfte. Uebrigens erscheint bei unserer zur Zeit noch unvollständigen Kenntniss der *Archigetes*-Entwicklung die Möglichkeit keineswegs ausgeschlossen, dass dieser interessante Parasit auch noch sein *Caryophyllaeus*stadium im Darm der Fische besitzt und nur unter bestimmten Bedingungen im Naideenleib zur digenen Reife gelangt, dass vielleicht hier ein ähnlicher Dimorphismus vorliegt, wie wir ihn durch Zeller's treffliche Arbeit für *Polystomum integerrimum* mit seinen zwei geschlechtsreifen Formen an den Kiemen der Froschlarve und in der Harnblase des Frosches kennen gelernt haben.

Aussee, im August 1889.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Arbeiten aus dem Zoologischen Institut der Universität Wien und der Zoologischen Station in Triest](#)

Jahr/Year: 1889

Band/Volume: [8_2](#)

Autor(en)/Author(s): Claus Carl [Karl] Friedrich Wilhelm

Artikel/Article: [Zur morphologischen und phylogenetischen Beurtheilung des Bandwurmkörpers. 313-326](#)