

## Marine Schmarotzer in Süßwasserfischen.

Von

**F. Zschokke in Basel.**

---

Die Zusammensetzung der Parasitenfauna eines Tiers wird durch zwei Gruppen von Faktoren geregelt, Verhältnisse der umgebenden Aussenwelt und Bedingungen, die im bewohnten Wirt und im Parasiten selbst liegen. Von den äusseren Momenten wirkt besonders entscheidend auf den Schmarotzerbestand eines Organismus der Charakter der mit ihm lebenden Tier- und Pflanzenwelt. Zu ihr tritt der Parasitenträger in ununterbrochene, enge Wechselbeziehungen, von denen sich die parasitologisch wichtigsten, wenn auch nicht einzigen, in der gegenseitigen Lieferung und Abnahme von Nahrungsmaterial ausdrücken. Tier und Pflanze übertragen Schmarotzer auf Wirte und empfangen von ihnen selbst wieder auf mannigfach gewählten Wegen Parasitenbevölkerung. Die Wechselbeziehung von Wirt und Zwischenwirt, Träger und Überträger, Räuber und Beute prägt sich notwendigerweise im faunistischen Aufbau der Helminthenwelt jedes Lebewesens aus.

Charakter von Fauna und Flora hängt indessen in hohem Grade von äusseren lokalen Verhältnissen, von der Natur des bewohnten Mediums, seinen physikalischen und chemischen Eigenschaften ab. Mit ihnen wechselt von Ort zu Ort die Tier- und Pflanzenwelt und gleich-

zeitig die sie begleitende Schmarotzergesellschaft. Wie jedes Medium nur bestimmten Organismengruppen passende Heimat bietet, beherbergt auch seine Tierbevölkerung nur bestimmte, anderswo kaum vorkommende Helminthen. Die chemischen und physikalischen Bedingungen des Mediums üben so durch Ausschluss und Zulassung von Wirten und Zwischenwirten indirekt einen tiefen, auswählenden Einfluss auf den Stand der Schmarotzerfauna aus. Dieselben äusseren Verhältnisse beeinflussen die Parasitenwelt aber auch direkt in allen jenen so äusserst zahlreichen Fällen, in denen die Helminthen gewisse Entwicklungsstadien, Eier, Embryonen, Larven dem freien Medium anvertrauen. Von der Aussenwelt werden nunmehr unmittelbar bestimmte chemische und physikalische Bedingungen gefordert, unter denen allein die betreffende Helminthenspezies sich entwickeln kann und die sich oft weitgehend spezialisieren. So wurde früher gezeigt, dass Reichtum und Zusammensetzung der Helminthenfauna im stehenden und fliessenden Süsswasser nicht unbeträchtlich von einander abweicht. Die Differenz erklärt sich zum guten Teil dadurch, dass im ruhenden Wasser die Jugendstadien mancher parasitischen Würmer sich frei zu entwickeln vermögen, während sie im Fluss oder Strom nicht gedeihen (63).

Es wird somit jede Parasitenfauna gewissermassen zum Spiegelbild der Biologie des Wirts, seiner Lebensgewohnheiten und besonders seiner Beziehungen zu den Geschöpfen, die mit ihm den Wohnort teilen. Jeder Nahrungs- und Wohnungswechsel eines Tiers findet seinen Wiederhall in Veränderungen im Helminthenbestand. Die Parasitenbevölkerung stellt aber auch unter dem direkten und indirekten Einfluss von Physik und Chemie der umgebenden Aussenwelt.

Folgt so der Charakter parasitischer Gesellschaften äusserem Drucke, so wird er nicht minder durch innere, im Wirt und Parasiten selbst liegende Verhältnisse bestimmt. Jeder Schmarotzer passt sich im Bau und in der Lebensgeschichte bis zu einem gewissen Grade seiner Herberge, ihren anatomischen und physiologischen Bedingungen an und spezialisiert sich in Bezug auf dieselben. Er findet die zu seinem Gedeihen nötigen Voraussetzungen nur in einem, oder relativ wenigen Wirtskörpern realisiert.

Allerdings schwankt der Grad der Anpassungsfähigkeit an verschieden gebaute Wirte in weiten Grenzen.

Braun (3) erwähnt, dass oft nahe verwandte Tierarten von gleicher Ernährungs- und Lebensweise eine recht verschiedene Cestodenbevölkerung beherbergen. *Phalacrocorax graculus* und *Lestris parasitica* z. B., beides grosse Fischräuber, besitzen keine Bandwürmer, trotzdem sie derselben Beute nachgehen, wie die nahestehenden, an jenen Gästen reichen *Larus*- und *Sterna*-Arten. Dieser parasitologische Unterschied dürfte auf einer Verschiedenheit der Verdauungssekrete von *Phalacrocorax* und *Lestris* gegenüber *Larus* und *Sterna* beruhen. Im einen Fall würden die eingeführten Bandwurmlarven der Verdauung erliegen, im anderen nicht. Der physiologischen Differenz entspricht natürlich auch eine anatomische.

In anderen Fällen dagegen dehnt ein Parasit sein faunistisches Verbreitungsgebiet über Wirte sehr verschiedener systematischer Stellung, d. h. sehr abweichenden Baus aus. So bewohnt, um nur extreme Vorkommnisse zu nennen, das für Süßwasserfische typische Cestodengenus *Ichthyotaenia* auch Amphibien und Reptilien, besonders Schlangen, und gedeiht der Bandwurm von Gans und Ente, *Drepanidotaenia lanceolata*, auch im Menschen (63).

In *Echinorhynchus proteus* kennen wir einen Parasiten, der bereits seine Zwischenwirte aus sehr weitem Kreise wählt und erwachsen die verschiedensten Fische von Meer und Süßwasser besiedelt. Die Anoplocephalinen der Säuger kehren, nach Fuhrmann (6), in den Vögeln wieder.

Wie sehr übrigens die vom Wirt selbst gegebenen Bedingungen auf die Zusammensetzung einer Parasitenfauna entscheidend einwirken, wird uns bald der Süßwasserfisch *Lota vulgaris* zeigen. Er beherbergt eine Reihe rein mariner, hauptsächlich den Gadiden zukommender Helminthen. Trotzdem Stockfische und Trübschen in einem ganz verschiedenen Medium, Meer und Süßwasser, sich aufhalten, trotzdem für sie die äusseren Bedingungen wesentlich verschiedene sind und ihre Lebensweise und Nahrung von einander abweicht, besitzen sie doch einen gemeinsamen Bestand durchaus typischer Helminthen. Die nahe systematische Verwandtschaft, der ähnliche anatomische Bau von *Lota* und *Gadus* drückt sich in entsprechenden, parasitologischen Verhältnissen aus.

Zwei Gruppen von Faktoren, äussere und innere, legen somit Grenzen für die Schmarotzerfauna biologischer und anatomischer Organismeneinheiten. Je ähnlicher im allgemeinen in Bau und Lebensgewohnheit die Wirte werden, desto ähnlicher wird auch ihre Schmarotzerwelt, desto häufiger treten ihnen gemeinsame Parasiten auf.

Es kann nicht auffallen, dass der Parasitenbestand der Vögel von demjenigen der Fische, die Helminthenwelt der Säugetiere von derjenigen der Reptilien wesentlich abweicht.

Sogar innerhalb der grösseren, systematischen Einheiten verbreiten sich gewisse parasitische Organismen nur über bestimmte durch gemeinsame Lebensweise und

ähnlichen Bau umgrenzte Wirtsgruppen. So lassen sich die schmarotzenden Würmer der Süßwasserfische im allgemeinen denjenigen der Meerfische entgegenstellen. Im Meer beherbergt wiederum Selachier und Teleosteer eine in mancher Hinsicht verschiedene Würmerbevölkerung. Bei einer parasitologischen Untersuchung von 257 marinen Fischen, die sich auf 72 Arten, 20 Selachier, 51 Teleosteer und 1 Ganoiden, verteilten, ergab sich ein bedeutend überwiegender Reichtum an Schmarotzern für Haifische und Rochen; besonders gehörten die Cestoden fast ausschliesslich den Knorpelfischen an. Im Ganzen waren 18 Selachier und 34 Teleosteer Parasitenträger; für sie gelten folgende Einzelzahlen:

Für jede Gruppe charakteristisch:

Infizierte Fischarten.	Cestoden.	Trematoden.	Nematoden.	Acanthocephalen.	Total.
20 Selachierarten	27	4	3	0	34
51 Teleosteerarten	6	12	17	1	36

Von 96 Exemplaren der Selachier waren 14, von 160 Teleosteern 60 parasitenfrei. Die Selachier erwiesen sich von einer relativ viel grösseren Arten- und Individuenzahl von Schmarotzern besetzt, als die Teleosteer. Sehr wenige Formen infizieren gleichzeitig beide Fischgruppen (58).

Zu ähnlichen Resultaten gelangte Lönnerberg (24).

Die biologisch und anatomisch verschieden gestellten Fischfamilien des Süßwassers, wie Cypriniden, Salmoniden, Barsche, Hechte, werden von durchaus typischen Helminthen bewohnt. Oft charakterisieren die Schma-

rotzer sogar Genus und Spezies des Wirts. Aus dem Reichtum und der Zusammensetzung der Parasitenfauna eines Süßwasserfisches lässt sich erkennen, ob der betreffende Helminthenträger herbivor oder carnivor ist; der Schmarotzerbestand verrät das Alter des Wirts, er lässt mit einer gewissen Sicherheit Schlüsse zu, über die Natur seines Standorts, Strom, Bach oder See und über die Jahreszeit, in welcher er gefangen wurde.

Im allgemeinen wird aber die Verbreitung der parasitischen Spezies, wie des einzelnen Individuums, im süßen Wasser wieder durch die beiden Faktorengruppen der Aussenwelt und der Innenwelt bedingt.

Gegenwart und Abwesenheit passender Wirte und Zwischenwirte, sowie Lebensgeschichte und Organisation des Schmarotzers selbst und des Wirts sprechen ihr entscheidendes Wort mit. Die Notwendigkeit Eier oder freie Jugendstadien dem Wasser anzuvertrauen, bedeutet für manchen Helminthen Einschränkung seines Verbreitungsbezirks.

Dass innerhalb der Klasse der Fische gewisse parasitische Würmer ihr durch Lebensweise und Bau der Wirte begrenztes Verbreitungsgebiet wenigstens scheinbar überschreiten können, fand bereits kurze Erwähnung. Einige Fälle auffälligen Vorkommens von Schmarotzern in fremden Wirten und ungewohnten Medien sollen auch in den folgenden Zeilen erwähnt und faunistisch-biologisch gewürdigt werden.

Der einschneidende Gegensatz in den Lebensbedingungen von Meer und Süßwasser, die Verschiedenartigkeit der die beiden flüssigen Medien belebenden Fauna, der abweichende Bau und die verschiedene Lebensweise potamophiler und mariner Fische lässt tiefgehende Unterschiede in der ichthyophilen Parasitenfauna beider Bezirke mit Recht erwarten.

In der Fischparasitenfauna des Süßwassers treten, um nur die markantesten Erscheinungen zu nennen, durchaus typisch und dominierend die Cestodengenera *Ichthyotaenia*, *Cyathocephalus*, *Caryophyllaeus*, *Corallobothrium*, *Trienophorus* hervor; in den Salmoniden lebt *Abothrium infundibuliforme*, in den Karpfen regelmässig die Larve von *Ligula*, in den Stichlingen diejenige von *Schistocephalus*; der breite Bandwurm des Menschen, *Dibolhriocephalus latus*, benützt ebenfalls Süßwasserfische als Zwischenträger. Die Trematoden liefern, neben zahlreichen charakteristischen Distomeen, wie *Distomum globiporum* und *D. isoporum* für die Cypriniden, die Kiemenschmarotzer *Diplozoon* und *Gyrodactylus*, die Nematoden stellen *Cucullanus* und viele Ascariden, die Acanthocephalen mehrere Echinorhynchen. Letztere sind wieder besonders häufig in der rein potamophilen Gruppe karpfenartiger Fische.

Dagegen umfasst die Schmarotzerfauna mariner Fische, abgesehen von charakteristischen Acanthocephalen und Nematoden, eine Fülle nur ihr eigener ektoparasitischer Trematoden. Auch die Distomeen finden reiche Vertretung. Ganz besonders bestimmend und faunistisch umschreibend aber stellen sich die Cestoden ein. Ihre Repräsentanten im Meer sind viele typische Bothriocephaliden; die grosse Majorität der Ordnung der Tetraphylliden mit den umfangreichen Familien der Onchobothriiden, Phyllobothriiden und Lecanicephaliden. Sie alle fehlen im Süßwasser vollkommen. Dasselbe gilt von der Ordnung der Diphyllideen und Trypanorhynchen.

Die letzteren spielen in der Parasitenwelt der marinen Fische durch weite Verbreitung, massenhaftes Auftreten und weitgehende Spezialisierung des Haftapparats eine überaus wichtige Rolle. Ihr Scolex

zerfällt in Kopf- und Kopfstiel und trägt neben zwei oder vier Bothridien, vier mit Hacken stark bewehrte, rückziehbare Rüssel.

Im Larvenzustand leben die Trypanorhynchen als „*Tetrarhynchus*“ eingekapselt in sehr verschiedenen marinen Tieren. Bevorzugt werden die Knochenfische, doch sind die Parasiten auch in Cephalopoden nicht selten. Sie finden sich ferner in dekapoden Krebsen, in Meerschildkröten und sogar in Polychaeten. Auch die Selachier beherbergen hin und wieder Larven von Trypanorhynchen, doch scheint es sich in diesen Fällen um verirrte, auf den unrichtigen Zwischenwirt geratene Exemplare zu handeln. Manche Tetrarhynchen bewohnen gleichzeitig die verschiedensten Fische; *F. bisulcatus* Linton parasitiert sogar gleichzeitig in Teleostern und Cephalopoden. Oft erweist sich derselbe Fisch von mehreren — bis 6 — Tetrarhynchen-Arten besetzt. Die angedeuteten Verhältnisse mögen durch einige Zahlen näher beleuchtet werden.

v. Linstow's Compendium nennt als Herberge von Tetrarhynchen in der Larvengestalt 82 Knochenfische, 14 Selachier, 5 Cephalopoden, eine Schildkröte, die Schnecke *Tethys fimbriata* und den Polychaeten *Aphrodite aculeata*. In dem letztgenannten Tier erwähnt bereits Redi den Schmarotzer im Jahr 1684.

Nach der grossen Arbeit Vaullegeards (56) verteilen sich 59 Spezies von *Tetrarhynchus* auf 53 Teleosteer, 15 Selachier, 2 Cephalopoden, *Chelonia midas* und *Aphrodite*. Ausserdem entdeckte Vaullegeard den meistens in *Mustelus vulgaris* zur Strobila auswachsenden *Tetrarhynchus ruficollis* Eisenhardt in der Leber und Leibeshöhle von 9 kurzschwänzigen Dekapoden (55). Die Neapler Fische lieferten mir 11 Wirte — ausschliesslich Selachier — und 12 Zwischenwirte von Tetrarhynchen (58).

Im reifen Strobilazustand bevölkern die Trypanorhynchen massenhaft den Darm der Plagiostomen, viel seltener und wahrscheinlich wieder nur verirrt, denjenigen der Teleosteer.

Vaullegeard nennt als Hauptwirte 32 Rochen und Haifische neben nur 2 Knochenfischen. v. Linstow 33 Selachier, 5 Teleosteer und den Cephalopoden *Loligo vulgaris* (11, 12). *Raja clavata* allein besitzt unter seinen Parasiten acht Arten von Trypanorhynchen als Strobilae. Im Kettenzustand sind die Würmer auf eine Reihe von Gattungen — *Rhynchobothrium*, *Dibothriorhynchus*, *Tetrarhynchobothrium*, *Synbothrium* etc. — verteilt worden.

Die Wichtigkeit der Trypanorhynchen für die marine Parasitologie hat sich aus den angeführten Daten sofort ergeben.

Im süßen Wasser werden diese Schmarotzer bedeutungslos. Sie gelangen etwa in die Ströme durch den Transport in Wanderfischen. Erst in neuester Zeit aber konnte ich ihr freilich überaus seltenes Vorkommen in reinen Süßwasserfischen feststellen. Es handelt sich dabei in allen Fällen, bei wanderndem und stationärem Fisch des Süßwassers, um eingekapselte Larven, also Tetrarhynchen. Reife Strobilae, Rhynchobothrien, sind im Strom und See bis heute unbekannt geblieben.

Van Beneden (54) führt zuerst die Trüsche, *Lota vulgaris*, unter den Wirten von *Tetrarhynchus* an. In demselben Fisch aus dem Genfersee traf ich später ebenfalls Tetrarhynchencysten; als weiteren Wirt von *Tetrarhynchus* kann ich den rein potamophilen Wels, *Silurus glanis*, des Bielersees nennen. Die Fälle vom Vorkommen der betreffenden Parasiten in Süßwasserfischen sollen weiter unten eingehende Würdigung finden.

Unter den Wanderfischen, die zwischen Meer und Süßwasser regelmässig wechseln, bieten besonders Lachs und Aal mehreren Arten von Tetrarhynchen Herberge.

Lässt sich somit die Parasitenwelt mariner und potamophiler Fische durch eine faunistische Schranke ziemlich scharf von einander trennen, so fehlt es doch nicht an Wirten, welche die Elemente beider Helminthenfaunen in ihrem Körper vereinigen. Als solche parasitologische Bindeglieder zwischen Meer und Süßwasser dokumentieren sich die Wanderfische. Sie schleppen marine Parasiten in Fluss und See und tragen Schmarotzer der Süßwasserfische in das Meer hinaus.

Stör, Maifisch und Finte besitzen in ihrem Helmintheninventar deutliche marine Beimengungen. Im Aal mischen sich parasitische Würmer aus dem Meer und dem Süßwasser mit Elementen, die nur dem Wanderfisch angehören. Von seinen 48 Helminthen verbreiten sich 17 ganz oder vorzugsweise in meerbewohnenden Fischen. Allerdings wechselt der Charakter des Parasitenbestands je nach dem momentanen Aufenthaltsort des Fische. So fand Linton (20) im Meer erbeutete Exemplare von *Anguilla* hauptsächlich mit marinen Parasiten besetzt. Sie beherbergten folgende für Meerfische typische Schmarotzer: *Agamonema capsularia*, *Echinorhynchus agilis*, *Rhyachobothrium heterospine*, *R. imparispine*, *R. bulbifer*, *R. spec.*, *Scolex polymorphus*, *Distomum grandiporum* und *D. vitellosum*. Mitten in dieser marinen Gesellschaft aber erscheint ein Vertreter des für Süßwasserfische so ungemein bezeichnenden Genus *Ichthyotaenia*, *I. dilatata*, und *Echinorhynchus globulosus*, der im Süßwasser 24, im Meer keinen einzigen Wirt zählt. Beide Würmer stellen sich offenbar als sekundärer Import in das Salzwasser dar.

Parasitologisch ganz besonders lehrreich verhält sich, nach früheren, ausführlichen Darstellungen (59, 60), der grosse und kräftige Raub- und Wanderfisch *Salmo salar*. In der lokal und temporal sich verändernden Zusammensetzung seiner Parasitenfauna spiegelt sich nicht nur die Gewohnheit weiter Wanderungen wieder, sie spricht auch deutlich für den Umstand, dass der Lachs in den verschiedenen Strömen ein recht verschiedenes Nahrungsregime befolgt. Mit Schmarotzern reich beladen tritt *Salmo salar* seine Reise in das süsse Wasser an. Er verliert im Laufe seiner Wanderung mehr und mehr diejenigen Parasiten, welche den offenen Darmkanal unterhalb des Pylorus bewohnen. Immerhin hat der Rheinlachs auch bei Basel noch als eine ungemein reiche Helminthenherberge zu gelten. Er und der Maifisch, die grossen Wanderer, führen eine ganz fremde Schmarotzerwelt in den Rhein; von ihren 20 Helminthen sind den Fischen des genannten Stroms sonst 17 fremd. Die im fliessenden Wasser aus schon angedeuteten Gründen wenig reich entfaltete Fauna parasitischer Würmer erfährt im Oberlauf des Rheins durch das Eintreffen von *Alosa* und *Salmo* eine Steigerung von  $\frac{2}{3}$  der Spezieszahl.

Die faunistische Wichtigkeit dieses Helminthenimports wird ganz besonders dadurch erhöht, dass der Rheinlachs eine ausschliesslich marine Parasitenwelt trägt. Der Charakter seiner gesamten Wurmbevölkerung deckt sich mit demjenigen der Helminthengesellschaft irgend eines grösseren Meerfisches. Marine Vertreter der Gattungen *Ascaris*, *Echinorhynchus* und *Distomum*, daneben besonders aber auch zahlreiche Tetrarhynchen, drücken der Rheinlachsfauna durch massenhaftes und weitverbreitetes Auftreten den charakteristischen Stempel auf; reine Süsswasserparasiten fehlen

ihr ganz. So erhält die Schmarotzergesellschaft der Rheinfische überhaupt einen eigenthümlichen Anstrich. In diesen parasitologischen Verhältnissen spricht sich die biologische Thatsache aus, dass der im Rhein aufsteigende Lachs fastet. Mit dem Wegfall der Nahrung schliesst sich im Süßwasser auch die Invasionspforte für parasitische Würmer.

Ähnlich wie im Rhein lebt der Lachs in der Elbe; er nimmt, nach Fritsch (5), auch in diesem Strom bis zur Laichablage absolut keine Nahrung auf. Dem entspricht wieder der rein marine Charakter der Parasitenbevölkerung des Elbelachs. Häufig tritt *Tetra-rhynchus macrobothrius* v. Sieb. auf, daneben erscheint die für Meerfische so charakteristische Cestodenlarve *Scolex polymorphus*.

Anders dagegen verhalten sich die aus der Ostsee in die Flüsse aufsteigenden Lachse. Sie ernähren sich im Süßwasser reichlich und fügen so zu ihren marinen Parasiten potamophile Formen. In der Ostsee bleiben dem Lachs wenigstens diejenigen auf der Reise in das süsse Wasser erworbenen Schmarotzer, die geschlossene Organe bewohnen. Verhält sich also der Rheinlachs in Bezug auf seine Schmarotzer wie ein Meerfisch, so beherbergt dagegen der Lachs aus der Ostsee eine aus marinen und potamophilen Elementen gemischte Helminthengesellschaft.

Im Tay überwiegt in der Parasitenfauna von *Salmo salar* an Menge und Häufigkeit der marine Bestandteil; doch weist die Gegenwart einiger Gäste von Süßwasserfischen darauf hin, dass der Lachs im schottischen Fluss die Nahrung nicht ganz verschmäht.

Die Wanderfische erscheinen uns somit als faunistische Vermittler zwischen Meer und Süßwasser. Sie tragen typische Parasiten von dem einen Medium in

das andere und sorgen besonders dafür, dass im fließenden Wasser, Strom und Fluss, dessen Bedingungen nur eine mässige Entfaltung der Helminthenwelt gestatten, die parasitischen Würmer reichere Vertretung finden.

Im neuen Medium, Meer oder Süßwasser, wird der eine oder andere durch die Wanderer importierte Schmarotzer günstige Entwicklungsbedingungen und besonders die nötigen neuen Wirte und Zwischenwirte finden. Das führt zu einer dauernden Bereicherung der marinen und potamophilen Fauna. Die Parasitenwelt von Meer und Süßwasser erweitert ihr Gebiet, indem sie sich gleichzeitig vermischt und durchdringt

Für diese Vermischung wurden in früheren Arbeiten (59, 60, 62) zahlreiche Beispiele angeführt. Reine Meerparasiten, wie *Ascaris clavata*, *Echinorhynchus acus*, *Distomum varicum*, *D. appendiculatum*, schmarotzen auch in einzelnen Süßwasserfischen, während *Echinorhynchus proteus*, *E. angustatus*, *E. tuberosus*, *Triaenophorus nodulosus* u. a. m. sekundär im Meer passende Herberge finden. Besonders auffallend ist die Angabe Rudolphis, dass der rein marine Schmarotzer *Scolex polymorphus* auch im Süßwasserfisch *Cottus gobio* vorkomme. Denselben Cestoden fand Fritsch, begleitet von *Distomum varicum* und *Ascaris clavata*, im Darm von jungen Lachsen, welche den Oberlauf der Elbe noch nie verlassen hatten. Es setzen diese Funde voraus, dass auch die ausgewachsene Kettenform von *Scolex polymorphus*, das in Selachiern parasitierende *Calliobothrium*, gelegentlich in die Flüsse verschleppt werde.

Über das gegenseitige Verhältnis der Parasitenfauna mariner und potamophiler Fische mag auch die folgende Betrachtung der Helminthen von zwei reinen

Süsswassertieren, Trüsche und Wels, *Lota vulgaris* und *Silurus glanis*, aufklären. Von ihnen zählt *Lota* noch nahe Verwandte, die Gadiden, im Meer, während *Silurus* auf stehende und seichte Süsswasser beschränkt ist ohne mit Meerfischen in verwandtschaftlichen Beziehungen zu stehen. Der engere oder weitere Zusammenhang mit marinen Angehörigen drückt sich auch in der faunistischen Zusammensetzung der Parasitenwelt beider in Betracht fallenden Fische aus. Daneben wird sich ergeben, dass das Vorkommen von Meerschmarotzern im Süsswasser nicht allein auf die Einschleppung durch die grossen Wanderer erklärt werden kann. Die Gegenwart dieser fremden Elemente in den Fischen von See und Fluss scheint, wenigstens in manchen Fällen, auf alte, direkte Einfuhr zurückzuführen zu sein, die sich vollzog, als der Wirt selbst aus dem Meer allmählich in das süsse Wasser übergang.

Zur Aufstellung des parasitologischen Inventars von *Lota* und *Silurus* diene, in Ergänzung des von Linstow'schen Compendiums der Helminthologie und des Nachtrags dazu (11, 12), die umfangreiche neuere Litteratur über Fischparasiten, besonders die Arbeiten von: Ariola (1), Braun (2), Hausmann (7), Jaquet (8), Kraemer (9), Largaiolli (10), v. Linstow (13—15), Linton (16—20), Lönnberg (21—24), Matz (25), Monticelli (26—28), Mühlhing (29), C. Parona (30, 31), Piesbergen (32), Pratt (35), Prenant (36), v. Ratz (37), Rigggenbach (38), G. Schneider (39), Srámek (40), Stiles (41), Stossich (42—53) und Zschokke (57—63). Für *Lota vulgaris* liess sich so die folgende, stattliche Parasitenliste gewinnen.

Parasitische Würmer von *Lota vulgaris*.

Name.	Zahl der Wirte.			
	Süßwasser- Fische.	Meer- Fische.	Wander- Fische.	Total.
<b>Nematodes.</b> 1. <i>Ascaris mucronata</i> Schrank, . . . . .	4	0	0	4
2. <i>Ascaris tenuissima</i> Rud., . . . . .	1	1	0	2
3. — <i>lotae</i> Linst., . . . . .	1	0	0	1
4. — <i>acus</i> Bloch, . . . . .	10	2	3	15
5. — <i>capsularia</i> Rud., . . . . .	2	55	3	60
6. <i>Cucullanus elegans</i> Zed., . . . . .	13	0	5	18
7. <i>Trichosoma brevispi- culum</i> Linst., . . . . .	2	0	0	2
8. <i>Agamonema bicolor</i> Dies, . . . . .	4	0	1	5
<b>Acanthocephala.</b> 9. <i>Echinorhynchus globu- losus</i> Rud., . . . . .	24	0	1	25
10. — <i>tuberosus</i> Zed., . . . . .	9	2	1	12
11. — <i>angustatus</i> Rud., . . . . .	20	8	2	30
12. — <i>proteus</i> Westrumb, . . . . .	37	19	8	64
13. — <i>acus</i> Rud., . . . . .	3	37	0	40
14. — <i>borealis</i> Linst., . . . . .	1	0	0	1
15. — <i>clavaiceps</i> Zed., . . . . .	17	0	2	19
16. — <i>spec.</i> Zschokke, . . . . .	1	0	0	1
<b>Trematodes.</b> 17. <i>Distomum tereticolle</i> Rud., . . . . .	10	0	3	13
18. — <i>simplex</i> Olss., . . . . .	1	10	1	12
19. <i>Apoblema appendicula- tum</i> Rud., . . . . .	5	60	8	73
20. <i>Gasterostomum fimbria- tum</i> v. Sieb., . . . . .	8	0	1	9
21. <i>Diplostomum volvens</i> v. Nordm., . . . . .	8	0	0	8
22. <i>Diplozoon paradoxum</i> v. Nordm., . . . . .	14	0	0	14
<b>Cestodes.</b> 23. <i>Abothrium rugosum</i> Rud., . . . . .	1	11	1	13
24. — <i>infundibuliforme</i> Rud., . . . . .	12	1	5	18
25. <i>Dibothriocephalus latus</i> L., . . . . .	7	0	1	8
26. <i>Triaenophorus nodulosus</i> Rud., . . . . .	16	3	3	22
27. <i>Cyathocephalus trunca- tus</i> Pallas, . . . . .	9	0	2	11
28. <i>Ichthyotaenia ocellata</i> Rud., . . . . .	12	1	0	13
29. — <i>torulosa</i> Batsch, . . . . .	15	0	0	15
30. <i>Tetrarhynchus erinaceus</i> van Ben., (Larva). . . . .	1	19	1	21
31. <i>Cysticercus fallax</i> Olss., . . . . .	1	0	0	1

*Lota vulgaris* bietet somit einer grossen Zahl parasitischer Würmer Herberge; aus ihren verschiedenen Organen sind acht Nematoden, acht Acanthocephalen, sechs Trematoden und neun Cestoden bekannt geworden.

Die faunistische Zusammensetzung der Schmarotzerwelt des Fisches, der im süssen Wasser allein eine grosse Gruppe rein mariner Verwandter vertritt, verdient in einiger Hinsicht nähere Beachtung. Die Helminthenfauna besteht aus recht verschiedenen Elementen. Eine erste Gruppe bilden die parasitischen Würmer, welche bis heute einzig in *Lota* gefunden worden sind, die also einstweilen als typische Gäste der Trüsche betrachtet werden können. Ihre Zahl ist gering; ausser *Ascaris lotae* Linst. gehören hieher nur zwei Kratzer, *Echinorhynchus borealis* Linst. und eine nicht näher benannte Art derselben Gattung, sowie die Cestodenlarve *Cysticercus fallax*.

An Artenzahl tritt weit bedeutungsvoller das zweite Element hervor, Parasiten, die ganz oder fast ganz auf Wirte aus dem süssen Wasser beschränkt bleiben. Sie stempeln *Lota* auch parasitologisch zum reinen Süsswasserbewohner. Einige schmarotzen auch in Wanderfischen, nur wenige suchen in durchaus vereinzelt Fällen marine Wirte auf.

Als ausschliessliche Süsswassertiere müssen unter den Vertretern der zweiten Gruppe *Ascaris mucronata*, *Trichosoma brevispiculum*, *Diplostomum volvens*, *Diplozoon paradoxum* und *Ichthyotaenia torulosa* betrachtet werden; ebenso rein potamophilen Charakter besitzen aber auch die Würmer, welche ihren Wohnbezirk auf Wanderfische wie Lachs, Stint, Schnäpel, Aal ausgedehnt haben. Es sind dies *Cucullanus elegans*, *Agamonema bicolor*, *Echinorhynchus globulosus*, *E. clavaiceps*, *Distomum terebicolle*, *Gasterostomum fimbriatum*,

*Cyathocephalus truncatus* und der breite Bandwurm, *Dibothriocephalus latus*, im Larvenzustand. Endlich zählen zur zweiten Abteilung zwei sehr charakteristische Schmarotzer zahlreicher Süßwasserfische, von denen jeder einmal in einem marinen Wirt angetroffen wurde: *Abothrium infundibuliforme* in *Motella mustela* und *Ichthyotaenia ocellata* in *Sebastes norvegicus*. Die zweite Kategorie von Schmarotzern aus *Lota* umfasst eine Grosszahl von Formen, die durch weite Verbreitung in zahlreichen Wirten und oft durch massenhaftes Auftreten die Parasitenfauna der Süßwasserfische geradezu charakterisieren. Es genüge in dieser Hinsicht folgende Namen zu nennen: *Cucullamus elegans*, *Echinorhynchus globulosus*, *E. clavaceps*, *Distomum terecticolle*, *Gasterostomum fimbriatum*, *Diplozoon paradoxum*, *Diplostomum volvens*, *Ichthyotaenia torulosa*, *I. ocellata*, *Abothrium infundibuliforme* und *Cyathocephalus truncatus*.

Erwähnenswert ist auch die Thatsache, dass in der Trübsche die parasitischen Würmer der verschiedensten Familien von Süßwasserfischen zusammentreffen. Die Cypriniden senden in den Darmkanal von *Lota* ihre typischen Gäste *Echinorhynchus globulosus*, *E. clavaceps* und *Ichthyotaenia torulosa*, auf die Kiemen *Diplozoon paradoxum*; die Salmoniden liefern *Cyathocephalus truncatus* und das für ihre Abteilung so charakteristische *Abothrium infundibuliforme*; dazu gesellt sich *Agammonema bicolor* aus den Barschen und *Distomum terecticolle* des Hechtes. Die Parasitenfauna von *Lota* umfasst so die wichtigsten Elemente der in Süßwasserfischen überhaupt lebenden Schmarotzerwelt.

Als dritter Bestandteil der in *Lota* parasitierenden Tiergesellschaft könnten Würmer betrachtet werden, die bei weiter Verbreitung in Wirten des Süßwassers gleichzeitig in mehreren Meerfischen zu Hause sind. Zu dieser

Kategorie wären zu rechnen: *Ascaris tenuissima*, *A. acus*, *Echinorhynchus angustatus*, *E. proteus*, *E. tuberosus* und *Triaenophorus nodulosus*. Alle genannten Formen machen faunistisch den Eindruck reiner Süßwassertiere, denen es gelungen ist, ihren Wirkkreis allmählich in mariner Richtung auszuweiten. Dabei spielten wohl die Wanderfische, in denen die fraglichen Parasiten ebenfalls nicht selten sind, eine vermittelnde Rolle. Eine Ausnahmestellung nimmt *Ascaris tenuissima* ein. Sie bewohnt einzig *Lota* und ihren marinen Verwandten *Mertaus vulgaris*. So dürfte es schwer sein zu entscheiden, ob die ursprüngliche Heimat des Nematoden im Meer oder Süßwasser liege.

*Ascaris acus* gehört dagegen zum typischen Parasitenbestand von Hecht und, als eingekapselte Larve, von zahlreichen Cypriniden; erst durch Lachs und Maifisch dürfte sie auf die marinen Wirte *Belone acus* und *Clupea harengus* übertragen worden sein. Ähnliches gilt wohl von dem in zahlreichen und verschiedenen Süßwasserfischen erwachsen und larvär schmarotzenden Bandwurm *Triaenophorus nodulosus*. Er bewohnt auch wandernde Salmoniden und verdankt ihnen den nur selten beobachteten Import in die Meerfische *Belone acus*, *Platessa flesus* und *Hippocampus guttatus*. Kaum anders liegen die Verhältnisse für die drei Acanthocephalen, *Echinorhynchus tuberosus*, *E. angustatus* und *E. proteus*. Besonders die beiden letztgenannten Arten genießen in den allerverschiedensten, rein potamophilen Fischen eine so weite Verbreitung, dass sie geradezu als charakteristische Bestandteile der Süßwasserfauna angesehen werden müssen. Sie stellen sich aber auch in Wanderfischen ein und haben eine weitere Heimat in einer nicht unbeträchtlichen Zahl von systematisch recht verschieden gestellten Meerfischen gefunden. *Echi-*

*norhynchus tuberosus* bewohnt neben seinen regelmässigen Wirten — Cypriniden, Hecht, Trüsche, Barsch, Stichling — den Wanderer Aal und selten die marinen Fische *Belone acus* und *Rhombus maximus*.

Die Parasitenfauna von *Lota vulgaris* fügt sich nach allem, was bis jetzt auseinandergesetzt wurde, aus zahlreichen Süsswassertieren zusammen, von denen manche eine mehr oder weniger weitreichende Expansionsfähigkeit in der Richtung des Meeres besitzen.

Dazu gesellt sich indessen ein weiteres, fremdes Element: Schmarotzer von marinem Habitus. Sie kommen in anderen Süsswassertieren entweder gar nicht vor — *Distomum simplex*, *Abothrium rugosum*, *Tetrarhynchus ecerinaceus* — oder schmarotzen, ausser in *Lota*, nur noch in ganz wenigen potamophilen Fischen — *Ascaris capsularia*, *Apoblemma appendiculatum*, *Echinorhynchus acus*. Alle diese dem Süsswasser so fremden Geschöpfe verbreiten sich dagegen sehr ausgiebig in marinen Wirten; sie sind somit wohl geeignet, der Parasitenfauna von *Lota vulgaris* ein durchaus eigenartiges Gepräge zu geben. Wichtig ist auch die Thatsache, dass mehrere der betreffenden marinen Schmarotzer in den zwischen Süsswasser und Meer faunistisch und biologisch vermittelnden Wanderfischen nicht, oder nur selten auftreten.

Über die Verbreitung der einzelnen Parasiten marinen Charakters von *Lota vulgaris* liegen folgende Daten vor. *Ascaris capsularia* lebt eingekapselt in den verschiedensten Meerfischen. Im Süsswasser parasitiert sie in Trüsche und Hecht, ausserdem ist der Parasit bekannt aus den Wanderfischen Stör, Lachs und Maifisch. Sehr wahrscheinlich werden indessen unter dem Namen *A. capsularia* die Larven verschiedener Nematoden zusammengefasst, so dass aus dem Vorkommen

dieser offenbar aus mehreren Formen zusammengesetzten Art faunistische Schlüsse kaum gezogen werden können.

*Echinorhynchus acus* gehört, neben zahlreichsten marinen Wirten, drei Süßwasserbewohnern, Hecht, Wels und Trüsche, an. Er fehlt den Wanderfischen.

*Distomum simplex* parasitiert im süßen Wasser nur in *Lota*; im Meer bewohnt der Trematode eine grössere Zahl systematisch ziemlich weit auseinanderliegender Teleosteer; er wurde auch in *Anguilla vulgaris* gefunden. Von *Apoblemma appendiculatum* bemerkt *Monticelli*, dass es häufig in sehr vielen und sehr verschiedenen Fischen lebe und von allen Angehörigen des alten Genus *Distomum* die weiteste zoologische Verbreitung besitze. Es werden für den Wurm etwa 60 marine Wirte aufgezählt; er besiedelt aber auch den Darm von acht Wanderfischen und ist vielleicht von ihnen aus in seine Wirte im süßen Wasser, Barsch, Trüsche, Forelle, Hecht, Stichling vorgedrungen. Unter allen Umständen erweist sich *A. appendiculatum* als sehr anpassungsfähig an Wirte heterogener Lebensweise und verschiedenen Wohnorts, wenn auch manche Angaben über sein Vorkommen der Nachprüfung bedürfen. *Abothrium rugosum* ist der typische Parasit der marinen Gadiden; er findet sich kaum in Fischen anderer Familien. So kann seine Gegenwart im Stockfisch des süßen Wassers, *Lota vulgaris*, kaum überraschen. Vereinzelt kommt *Abothrium* in *Salmo salar* vor.

Das auffallendste, faunistische Faktum indessen bildet das Vorkommen von *Tetrarhynchus erinaceus* im Süßwasser. Damit erhält eine grosse und relativ hoch spezialisierte Cestodengruppe, die *Trypanorhyncha*, die sonst durchaus auf marine Fische beschränkt bleibt, eine potamophile Vertretung. *Tetrarhynchus erinaceus* Van Ben. speziell findet sich als Larve in fünf oder sechs Teleo-

steern, die ausgewachsene Strobila lebt hauptsächlich im Darm verschiedener Rochen. Wenn nach Vaullegeards Annahme *Rhynchobothrium imparispine* Linton mit *Tetrarhynchus erinaceus* Van Ben. identisch ist, wächst die Zahl der für den Parasiten bekannten Wirte und Zwischenwirte bedeutend an. Der *Tetrarhynchus* findet sich dann in etwa zwanzig marinen Knochenfischen, die sich auf sehr verschiedene systematische Gruppen verteilen. Als Hauptwirte figurieren, neben den Angehörigen der Gattung *Raja*, *Tetronarce occidentalis*, *Myliobatis freminvillei*, *Scymnus lichia*, *Hexanchus griseus* und *Heptanchus cinereus*. Von besonderer Bedeutung ist es, dass Linton *Rhynchobothrium imparispine* (= *Tetrarhynchus erinaceus* Van Bened.), begleitet von mehreren anderen Vertretern der Trypanorhynchen, eingekapselt im Aal nachweisen konnte. Durch den Wanderfisch kann also auch in diesem Fall der marine Parasit in das süsse Wasser verschleppt werden.

Über das Vorkommen eingekapselter Tetrarhynchen in der Trüsche besitzen wir eine Notiz P. J. Van Benedens. Er zählt unter fünfzehn marinen Teleosteen, „qui nous ont montré des Tétrarhynques en voie de développement entourés de leur gaine“ ausdrücklich auch die potamophile *Lota vulgaris* auf (54). Später bezieht er sich auf das gegebene Verzeichnis mit den Worten: „J'ai dit plus haut, pag. 81, en parlant du développement des Tétrarhynques, quels sont les poissons sur lesquels ces vers se trouvent le plus communément.“ Wo Van Benedens *Tetrarhynchus* aus *Lota* systematisch unterzubringen ist und besonders ob er mit *T. erinaceus* zusammenfällt, lässt sich leider nicht entscheiden. Die durch Van Beneden auf ihre Parasiten untersuchten Exemplare von *Lota* stammten höchst wahrscheinlich aus dem Meer naheliegendem, mit dem-

selben in offener Verbindung stehendem Süßwasser des belgischen Küstengebiets. Gelegentliche Einfuhr mariner Schmarotzer, durch Wanderfische z. B. in jene süßen Gewässer scheint nicht ausgeschlossen.

Viel verwickelter liegen die hydrographischen und damit die faunistischen und biologischen Verhältnisse im zweiten Fall, in welchem *Lota* als Zwischenwirt von Rhynchobothrien erkannt wurde. Das Exemplar der Trübsche, das auf der Aussenfläche des Magens Tetrarhynchencysten trug, wurde im Januar 1884 im Genfersee gefangen (57). Es stammt somit aus einem Wasserbecken, das seit sehr langer Zeit durch die Stromschnellen im Engpass der Perte du Rhône vom Meer vollkommen faunistisch abgeschlossen ist. An marinen Tierimport in den Genfersee durch die Rhone kann in der Jetztzeit oder in historischer Vergangenheit nicht gedacht werden. Derselbe datiert in entlegene geologische Epochen zurück. Besonders verhindert die Perte du Rhône Fisch- und damit auch Parasitenwanderungen vom Mittelmeer in den Léman.

Dem entspricht denn auch die Zusammensetzung der Schmarotzerfauna der Genferseefische. Über dieselbe konnte ich früher, im Gegensatz zu entsprechenden Verhältnissen im grossen, nach dem Meer offen stehenden Rheinstrom, mitteilen, dass ihr, mit Ausnahme des sehr seltenen *Tetrarhynchus* aus *Lota*, ganz marine Elemente vollkommen fehlen. Sie stellt in jeder Beziehung eine reine und durchaus typische Tierwelt des Süßwassers dar (62). Für *Lota vulgaris* des Genfersees speziell gilt folgende Liste schmarotzender Würmer:

*Ascaris capsularia*,

*A. acus*,

*A. tenuissima*,

*Cucullanus elegans*,

*Echinorhynchus angustatus*,  
*E. proteus*,  
*Distomum tereticolle*,  
*Diplozoon paradoxum*,  
*Ichthyotaenia ocellata*,  
*I. torulosa*,  
*Cyathocephalus truncatus*,  
*Abothrium infundibuliforme*.

Abgesehen von der systematisch durchaus unsicheren *Ascaris capsularia*, der daher bei unserer Betrachtung ein Wert nicht zuzuschreiben ist, umschliesst die Liste keine der von uns als marine Elemente gekennzeichneten Schmarotzer. Sie setzt sich, vielleicht mit Ausnahme der nur aus zwei Wirten bekannten *Ascaris tenuissima*, aus typischen, weitverbreiteten und oft massenhaft auftretenden Gästen von Süsswasserfischen zusammen.

Mitten in dieser ganz potamophilen Tierwelt taucht der rein marine *Tettrarhynchus erinaceus* auf, der als Larve zahlreiche Meerteleosteer, als geschlechtsreife Kette Haifische und Rochen bewohnt. Allerdings scheint sein Auftreten in *Lota* zu den grossen Seltenheiten zu gehören. Dem ersten bekannten Fall hat sich bis heute kein zweiter angereicht.

*Tettrarhynchus erinaceus* könnte in *Lota* als altes, marines Relikt gedeutet werden, aus der Zeit stammend, da der Fisch von den verwandten marinen Gadiden sich löste und sich an die neue Süsswasserheimat anpasste. Auf diesem Wege hätten *Lota vulgaris* auch die Meerparasiten begleitet und die Anpassung an das neue Medium erfolgreich mitgemacht. Der *Tettrarhynchus* des Genfersees würde so auf alte marine Beziehungen von Wirt und Gast hinweisen.

Lönnerberg äussert eine ähnliche Vermutung in Bezug auf das Vorkommen von *Abothrium rugosum* in *Lota*

aus skandinavischen Süßwasserseen. Die Spezies schmarotzt sonst nur in marinen *Gadus*-Arten, vielleicht, so bemerkt der schwedische Zoologe, lässt ihr Auftreten in *Lota* den Schluss zu, dass sie bereits spezifisch differenziert war, bevor die Gattungen *Lota* und *Gadus* sich trennten (22).

An die Thatsache vom Vorkommen des *Tetrarhynchus erinaceus* im Süßwasser und speziell im Genfersee, in den der Parasit nur vor langer Zeit eingeführt werden konnte, knüpft sich naturgemäss die Frage, in welchem Raubfisch die Bandwurmlarve zur geschlechtsreifen Strobila auswachse. In dieser Richtung bewegen wir uns auf dem Gebiet blosser Vermutungen. Reife Rhynchobothrien sind bis heute in keinem Süßwasserfisch entdeckt worden. Sie müssen aber in potamophilen Wirten leben, wenn anders die Spezies sich während langer Zeit in einem vom Meer vollkommen abgetrennten Becken, wie dem Lemán, halten soll. Am ehesten dürfte der zu *Tetrarhynchus erinaceus* gehörende Kettenwurm in Hecht oder Forelle zu Hause sein.

Die Einstreuung mariner Elemente in die Parasitenfauna von *Lota vulgaris* erklärt sich auf verschiedenem Wege. Zunächst mögen Wanderfische auch hier den Import von Meerparasiten in das süsse Wasser besorgen. Von den eingeführten Schmarotzern wird der eine oder andere im Strom oder See passende Zwischenwirte und Wirte finden und so neues Bürgerrecht erwerben. Auf diese Weise mag *Apobolema appendiculatum* seine sekundäre Heimat im Süßwasser erreicht haben. Das Tier und seine Verwandten schmarotzen erwachsen in zahlreichsten Meerfischen; es bewohnt aber auch nicht weniger als acht regelmässig zwischen Meer und Süßwasser hin- und herziehende Wanderer. Als seine Zwischenwirte giebt Pratt, neben anderen marinen,

pelagischen Organismen, hauptsächlich Copepoden an, die im Meer und Süßwasser reichlich zur Verfügung stehen (35). So mag *Apoblenia* von breiter mariner Basis ausgehend, sich allmählich in einer beschränkten Zahl von potamophilen Fischen eingebürgert haben.

Unter den Wirten von *Distomum simplex* und *Tetrarhynchus erinaceus* figuriert der Aal, unter denjenigen von *Abothrium rugosum* der Lachs; Maifisch, Lachs und Stör beherbergen *Ascaris capsularia*. Die genannten Wanderfische könnten etwa für die Verschleppung der betreffenden, sonst rein marinen Parasiten in das süße Wasser verantwortlich gemacht werden.

Für den Import gewisser Elemente in die Parasitenfauna der Trüsche vom Meer her spricht auch deutlich die Thatsache, dass die marinen Schmarotzer von *Lota* in dem Masse seltener werden, als die Entfernung vom Meeresufer wächst. Würmer von marinem Charakter fehlen den Trüschchen des Genfersees, mit Ausnahme jenes eigentümlichen, näher besprochenen Falls des Vorkommens von *Tetrarhynchus erinaceus*. Srámek (40) fand keine Meerparasiten in *Lota* aus der Elbe in Böhmen; ich vermisste dieselben in demselben Fisch aus dem Rhein bei Basel. Dagegen verzeichnet Van Beneden *Tetrarhynchus* in *Lota* aus Gewässern nahe der belgischen Küste; die Beobachtung, dass *Echinorhynchus acus* in demselben Wirt vorkomme, machte Lönnberg (24) an der Küste Skandiaviens; *Abothrium rugosum* und *Apoblenia appendiculatum* wurden von älteren und neueren Autoren in *Lota* aus süßen Gewässern längs der Ufer der Ostsee entdeckt. Für das Vorkommen von *Distomum simplex* in der Trüsche gilt ähnliches.

Alles zeigt deutlich, dass eine Infektion von *Lota* mit marinen Parasiten von der Meeresküste ausgeht und landeinwärts an Intensität progressiv abnimmt. Das deckt

sich, wie früher nachgewiesen wurde, mit dem Verhalten der marinen Schmarotzer in dem im Rhein aufsteigenden Lachs. Sie werden, soweit sie wenigstens den Darm des Wirts bewohnen, in dem Masse seltener, als der Wanderer sich vom Meer entfernt (60).

Die Verschleppung durch Wirte und Zwischenwirte in der Jetztzeit genügt indessen nicht, um die Gegenwart von Meerfischschmarotzern in *Lota* zu erklären. Das hat bereits das Vorkommen von *Tetrarhynchus erinaceus* in einem vom Meer längst abgeschnittenen Becken, wie dem Genfersee gezeigt. Ein anderer mariner Gast der Trüsche, *Echinorhynchus acus*, kommt in Wanderfischen überhaupt nicht vor, *Abothrium rugosum* und *Distomum simplex* sind in denselben sehr selten.

Es ergibt sich daraus die Notwendigkeit, für die ebengenannten Parasitenarten den Import in das süsse Wasser in weiter zurückliegenden Zeitabschnitten zu suchen. Für eine solche prähistorische Einfuhr öffnen sich zwei verschiedene Wege. Der Übergang in das neue Medium kann auch damals durch zwischen Meer und Süsswasser wandernde Wirte und Zwischenwirte vermittelt worden sein; oder aber es kann *Lota*, die aus dem marinen Stamm der Gadiden hervorgieng, bei ihrer allmählichen Anpassung an das süsse Wasser eine Reihe von Meerparasiten mitgebracht haben, von denen sich einige als anpassungsfähig an die neuen umgebenden Verhältnisse erwiesen. Für diese Auffassung der Herkunft der marinen Elemente in der Parasitenbevölkerung von *Lota* spricht die Thatsache, dass die betreffenden Würmer in weitester Ausdehnung die Gadiden des Meers bewohnen, im süssen Wasser dagegen sich fast ausschliesslich auf *Lota vulgaris* beschränken. Darüber mag die folgende Zusammenstellung dienen:

	Zahl der marinen Wirte	Davon Gadiden	Im Süßwasser
1. <i>Ascaris capsularia</i> .	55	16	In <i>Lota</i> und selten in <i>Esox</i> .
2. <i>Echinorhynchus acus</i> .	37	15	In <i>Lota</i> , <i>Esox</i> , viel- leicht <i>Silurus</i> .
3. <i>Apobolema appendicu- latum</i> . . . . .	60	20	<i>Lota</i> , <i>Perca</i> , <i>Trut- ta</i> , <i>Esox</i> , <i>Gas- terosteus</i> .
4. <i>Distomum simplex</i> . .	10	5	Nur in <i>Lota</i> .
5. <i>Abothrium rugosum</i> .	11	11	Nur in <i>Lota</i> .
6. <i>Tetrarhynchus erina- ceus</i> . . . . .	19	7	Nur in <i>Lota</i> .

Die marinen Schmarotzer von *Lota vulgaris* erweisen sich so als weitverbreitete und, wie beigefügt werden mag, sehr häufige und typische Gäste der nächstverwandten Meerfische, der Gadiden. *Abothrium rugosum* beschränkt seinen Parasitismus auf die Stockfische. Die übrigen bewohnen noch andere Wirte, vorzugsweise die den Gadiden nahestehenden Pleuronectiden.

Im Süßwasser verlassen die in Frage stehenden Würmer *Lota vulgaris* nicht, oder nur selten. Sie bleiben an den Wirt gebunden der ihren marinen Gastgeber anatomisch und physiologisch am nächsten steht. Eigenschaften des Wirts und nicht nur der Aussenwelt bedingen somit auch hier die Verbreitung des Schmarotzers. Einzig *Apobolema appendiculatum*, das wir schon im Meer als anpassungsfähig an verschiedenste Fische kennen lernten, dehnt auch im Süßwasser den Kreis seiner Wirte etwas aus.

Alles aber lässt den Eindruck erwachen, dass *Lota vulgaris* beim Übergang vom Meer in Strom und See einen typischen Teil der Parasitenbevölkerung der marinen Stockfische mitgeschleppt habe. Der Süßwasserfisch beherbergt heute noch Schmarotzer, die als marine Relikte für seine frühere Heimat und seine Geschichte zeugen.

*Lota vulgaris* besitzt somit eine Parasitenbevölkerung, die zum grössten Teil aus reinen Süßwasserformen besteht. Von ihnen haben manche die Reise nach dem Meer angetreten, um dort in neuen Wirten eine mehr oder weniger ausgedehnte, sekundäre Heimat zu finden. Bei diesem Vordringen spielten wohl hauptsächlich Wanderfische die Rolle der Zwischenträger vom Fluss zum Meer. Daneben beherbergt aber *Lota* auch marine Schmarotzer, die sie entweder selbst aus dem Meer mitgebracht hat, oder die ihr von dort früher oder später zugeführt worden sind. Auch in diese Strömung vom Meer zum Fluss dürfte die Wanderung der Fische vermittelnd eingegriffen haben. Heute würde sich also die Helminthenfauna von *Lota* aus zwei Gruppen von Bestandteilen, primären und sekundären zusammensetzen. Die primären brachte der Fisch selbst mit aus dem Meer; es sind die Schmarotzer seiner marinen Stammesverwandten, der Gadiden.

Die sekundären Parasiten erwarb *Lota* später in Fluss und See; es sind die typischen Gäste der verschiedensten reinen Süßwasserfische und vielleicht auch Schmarotzer von mehr marinem Gepräge, die durch Wanderfische in jüngerer oder älterer Zeit in das Süßwasser importiert wurden.

Unter allen Umständen aber spiegelt die Zusammensetzung der Parasitenfauna von *Lota vulgaris* die äusseren Bedingungen des bewohnten Mediums, die Lebensweise und die Geschichte des Wirts wieder.

Viel einfacher als für *Lota* liegen die parasitologischen Verhältnisse für *Silurus glanis*. Die Schmarotzerliste des Wels umfasst fünfzehn Würmer. Ausserdem zählt Volz (8) nicht näher bestimmte Nematoden und Echinorhynchen aus demselben Wirt auf. v. Rätz (37) fand einen *Silurus* aus dem Balaton mit dem Blutegel *Ichthyobdella fasciata* Dies. besetzt.

### Parasitische Würmer von *Silurus glanis*.

Name.		Zahl der Wirte.			
		Süßwasser- Fische.	Meer- Fische.	Wander- Fische.	Total.
Nematodes.	1. <i>Ascaris glanidis</i> Linst., .	1	0	0	1
	2. — <i>siluri</i> Gmel., .	1	0	0	1
	3. — <i>siluri glanidis</i> Linst., . . .	1	0	0	1
	4. <i>Cucullanus elegans</i> Zed.,	13	0	5	18
	5. <i>Spiroptera bicolor</i> Linst.,	3	0	0	3
	6. <i>Nematoideum siluri glani-</i> <i>dis</i> Rud., . . .	1	0	0	1
Acanthocephala.	7. <i>Echinorhynchus globu-</i> <i>losus</i> Rud., .	24	0	1	25
	8. — <i>angustatus</i> Rud.,	20	8	2	30
	9. — <i>proteus</i> Westrumb,	37	19	8	64
	10. — <i>acus</i> Rud., . . .	3	37	0	40
Trematodes.	11. <i>Distomum torulosum</i> Rud., . . . .	1	0	0	1
	12. <i>Dactylogyrus siluri glani-</i> <i>dis</i> Wag., . . .	1	0	0	1
Cestodes.	13. <i>Ichthyotaenia osculata</i> Goeze, . . . .	1	0	0	1
	14. <i>Ligula digramina</i> Crepl.,	24	1	1	26
	15. <i>Tetrarhynchus spec.</i> , .	1	0	0	1

Von den fünfzehn Parasiten kommen nicht weniger als acht einzig im Wels vor; sie machen für den Fisch gewissermassen eine speciell nur ihm angepasste kleine Fauna aus. Das allgemeine Gepräge derselben ist rein

potamophil, wird sie doch vor allem charakterisiert durch die für Süßwasserfische geradezu typischen Genera *Dactylogyrus* und *Ichthyotaenia* und durch die in denselben Wirten weitverbreitete Gattung *Ascaris*. Zu der ersten Gruppe von Welsparasiten zählen: *Ascaris glanidis*, *A. siluri*, *A. siluris glanidis*, *Nematoideum siluri glanidis*, *Distomum torulosum*, *Dactylogyrus siluri glanidis*, *Ichthyotaenia osculata* und endlich als ganz fremdes, später zu besprechendes Element *Tetrarhynchus spec.*

Dazu gesellen sich eine Reihe überaus typischer Schmarotzer von Süßwasserfischen. Es sind *Spiroptera bicolor*, *Cucullanus elegans*, *Echinorhynchus globulosus* und *Ligula digramma*. Von ihnen ist nur die letztgenannte Form vereinzelt in einem marinen Wirt, *Clupea harengus*, angetroffen worden.

Aber auch zwei weitere Parasiten von *Silurus*, *Echinorhynchus proteus* und *E. angustatus*, haben wir bereits als Charaktertiere des Süßwassers kennen gelernt, wenn sie auch in der Wahl von Wirt und Zwischenwirt wenig beschränkt, sekundär in Wander- und Meerfische übergehen.

Von den genannten Süßwasserfisch-Schmarotzern leben *Ligula digramma* und *Echinorhynchus globulosus* vorwiegend in Cypriniden; *Filaria bicolor* scheint Wels und Hecht zu charakterisieren, die übrigen drei verteilen sich auf die verschiedensten potamophilen Fischgruppen. Mit *Lota vulgaris* besitzt *Silurus glanis* gemeinsam *Cucullanus elegans* und die drei bereits genannten Echinorhynchen. Vielleicht muss zum gemeinsamen Besitz auch *Echinorhynchus acus* gerechnet werden.

So trägt die Parasitenwelt von *Silurus glanis* sehr deutlich potamophilen Charakter. Es entspricht das durchaus dem Vorkommen und der Lebensweise ihres

Trägers, welcher der typische Bewohner stehender oder langsam fliessender, seichter Süswässer ist.

Das einfache Bild dieser Schmarotzerfauna wird indessen gestört durch das Auftreten von zwei fremden, marinen Zuthaten, *Echinorhynchus acus* und *Tetrarhynchus spec.*

*Echinorhynchus acus*, den Parasiten zahlreicher Meerfische, führt Mü h l i n g (29) in seiner ostpreussischen Helminthenfauna pag. 86 aus *Silurus glanis* an. Der genannte Autor erwähnt indessen den Fund in derselben Abhandlung weder bei der Zusammenstellung aller bis jetzt in den Wirbeltieren Ostpreussens gefundenen Helminthen, noch in der statistischen Tabelle über das zeitliche Vorkommen der ostpreussischen Parasiten (29 p. 54, 78). So liegt die Vermutung nahe, dass das Citat auf Seite 86 unrichtig sei. Sollte indessen *E. acus* wirklich die Welse Ostpreussens bewohnen, so würde die Nähe des Meeres den Übergang des Schmarotzers in einen Süswasserfisch hier ebenso erleichtern und erklären, wie in Skandinavien, wo der Acanthocephale nach L ö n n b e r g in *Lota vulgaris* parasitiert.

Sichergestellt und sehr auffallend ist die Thatsache, dass mitten im rein potamophilen Helminthenbestand des Wels eine im höchsten Grade marine Cestodenlarve, ein *Tetrarhynchus*, Platz findet. Merkwürdiger wird der Fund noch dadurch, dass der Träger des Parasiten, ein *Silurus* von beträchtlicher Grösse, dem Bielersee entstammt. Das Wasserbecken liegt im Herzen von Centraleuropa, fern vom Meer, mit dem es durch das Flusssystem der Aare und den langgezogenen Stromlauf des Rheins in nur indirekter und schwer passierbarer Verbindung steht. An einen Import mariner Parasiten in den Bielersee durch Wanderfische lässt sich kaum denken. Ebenso pflegen die Welse aus dem

See nicht durch die Aare thalabwärts zu ziehen. So weist das Vorkommen von Tetrarhynchen in stationären Fischen des Genfer- und Bielersees eine gewisse durch hydrographische Verhältnisse bedingte faunistische und biologische Analogie auf. Ein Fall bestätigt gewissermassen den anderen.

Wie im Lemán gehört auch im Bielersee *Tetrarhynchus* zu den seltensten Erscheinungen. Im Peritoneum des Wels, aussen an die Darmwand angeklebt, wurde ein einziges Exemplar des Parasiten gefunden. Wieder bleibt die Frage offen, in welchem Raubfisch des Süsswassers etwa die Cestodenlarve aus *Silurus* zur geschlechtsreifen Kette auswachsen könnte.

Besonders unaufgeklärt aber erscheint die Herkunft des Welsparasiten, da der Import von Meerhelminthen in den Bielersee wenn nicht unmöglich, so doch sehr schwierig ist, und da, im Gegensatz zu *Lota*, *Silurus* keine näheren marinen Verwandten besitzt, die ihm als Erbteil und Zeichen früherer Zusammengehörigkeit Parasiten überlassen konnten. Vielleicht ermöglichten hydrographische Verhältnisse vergangener Zeiten die Einfuhr von Schmarotzern marinen Charakters in die Seen am Südrand des Neuenburger Juras.

Die Tetrarhynchen von *Lota* und *Silurus* nehmen eine getrennte Stellung im System ein. Den Parasiten aus *Lota* konnte ich durch erneute eingehende Prüfung mit *Tetrarhynchus eriuaceus* Van Ben. identifizieren; der früher ausgeteilte, provisorische Name *T. lotae* fällt somit dahin. Dass sich der marine *Tetrarhynchus eriuaceus* im Genfersee, einem mit dem Meer seit sehr langer Zeit nicht mehr in Verbindung stehenden Becken unverändert erhalten konnte, spricht deutlich für die grosse Stabilität der Species.

*Tetrarhynchus erinaceus* ist wiederholt und zuletzt noch von *Vaulleard* ausführlich geschildert worden, so dass eine neue Beschreibung als unnötig erscheint (56). Immerhin bedürfen meine älteren Angaben und die frühere (57) Abbildung des Parasiten aus *Lota* der Ergänzung und Verbesserung. Auf *T. erinaceus* beziehen sich die Figuren 1—3.

Der in Fig. 1. dargestellte *Tetrarhynchus* lag eingekapselt an der Aussenfläche des Magens einer *Lota vulgaris*. Seine Länge beträgt fünf, seine grösste Breite etwa 2 mm. Der Wurm befindet sich in sogenanntem „*Anthocephaluszustand*“ d. h. sein Kopf und Kopfstiel sind in die Schwanzblase zurückgezogen. Letztere besitzt etwa birnförmige Gestalt; an ihrem verschmälerten Ende liegt die Einstülpungsöffnung, welche in den vom Scolex eingenommenen Hohlraum führt.

Der Scolex selbst rollt sich spiralg auf. Er trägt vier längliche, je zu zweien enger verbundene Bothridien. Typisch ist die Bewaffnung der vier Rüssel mit zweierlei Haken; sie wurde in der ersten Beschreibung unvollständig geschildert. Verteilung, Form und Grösse der beiden Hakenarten stellt *Vaulleard* durchaus richtig dar. Über die Gestalt der hohlen Haken mögen auch noch die Figuren 2 und 3 unterrichten.

Im cylindrischen, ziemlich gestreckten Hals liegen die vielfach geschlängelten Rüsselscheiden, weiter zurück die früher beschriebenen, kräftigen Rüsselbulbi.

Wesentlich anders gestaltet sich das Bild des *Tetrarhynchus* aus *Silurus glanis*. Der Parasit lässt sich mit keiner bekannten Art vereinigen. Er stammt aus einem grossen, im Bielersee gefangenen Wels, der ausserdem im Magen zahlreiche Exemplare von *Filaria bicolor* beherbergte. Ein zweiter, riesiger *Silurus* aus demselben See erwies sich als parasitenfrei.

Der Wurm lag im Peritoneum, aussen an die Darmwand angeschmiegt; er befand sich, wie dies Fig. 4. darstellt, in ausgestülptem „*Tetrarhynchus*zustand“, so dass Kopf, Hals und Schwanz in der Längsrichtung aufeinander folgen. Der vom Hals scharf abgesetzte Scolex trägt nur zwei mächtige Bothridien von bedeutender Breite. Ihre Seitenränder bleiben frei, der ebenfalls freie Hinterrand kerbt sich seicht ein. So erhält jedes Bothridium einen hohen Grad von Selbständigkeit. Nach vorn convergieren die beiden Haftorgane, so dass ihre Vorderränder an der Spitze des Scolex auf eine kurze Strecke verwachsen. Die Länge der Bothridien übertrifft ihre Breite nur unbedeutend.

Etwas hinter der Scolexspitze münden die vier langen und schlanken Rüssel, von denen je zwei einem Bothridium entsprechen, aus. In Fig. 4 sind dieselben in ihre vielfach geschlungenen und geknäuelten Scheiden, die bis gegen die Mitte des Halses reichen, zurückgezogen. Die Rüsselbewaffnung besteht aus relativ wenig zahlreichen, aber kräftigen, stark gebogenen, hohlen Haken. Alle Haken sind von derselben Gestalt und Grösse (siehe Fig. 5).

Der nach hinten allmählich breiter werdende Hals übertrifft den Scolex etwas an Länge. Er beherbergt in seinem hinteren Abschnitt die vier langgezogenen, walzenförmigen, dicht aneinander geschmiegteten Rüsselbulbi. An beiden Enden spitzen sich diese muskulösen Hohlschläuche etwas zu; in ihrem Innenraum verläuft je schräg von hinten nach vorn und von innen nach aussen der Rüsselretractor.

Vom Hals setzt sich recht deutlich der Schwanz als langeiförmig ausgezogene Blase ab. Ihre Länge übertrifft die eigene Breite und die Halslänge um das Doppelte. Am Hinterende des Schwanzes öffnet sich ein

Foramen caudale, das einer kanalartig gestreckten Excretionsblase als Ausgangsporus dient.

Besonders bezeichnend aber ist die Thatsache, dass die centrale Region der Schwanzblase von zahlreichen, gewundenen, da und dort plump verzweigten Drüsen-schläuchen eingenommen wird. Sie verlaufen im ganzen von hinten nach vorn; gleichzeitig nimmt ihre Zahl nach vorne gehend stetig zu, so dass besonders die vorderen Abschnitte des Schwanzes von einem dichten Drüsenkomplex erfüllt erscheinen. Die hinteren, freien Schlauchenden sind oft aufgetrieben; die Schläuche besitzen eine strukturlose, deutliche Begrenzung und einen fein granulierten Inhalt.

Am Hinterende der Rüsselkolben, d. h. etwa an der Grenze von Hals und Schwanz angelangt, gehen die Drüsen-schläuche in langgezogene, äusserst feine Ausführgänge über. Dieselben schliessen sich convergierend rechts und links von den Bulbi je zu einem dichtgedrängten Bündel oder Strang zusammen, dessen Verlauf sich durch den ganzen Hals bis in den hinteren Teil des Scolex längs und ausserhalb der Rüsselbulbi- und Scheiden verfolgen lässt. Im hinteren Scolexabschnitt scheinen sich die Drüsengänge in das Lumen der Rüsselscheiden zu öffnen.

Das einzige zur Verfügung stehende Präparat des *Tetrarhynchus* aus dem Wels gestattete eine nähere Untersuchung des Drüsenapparats nicht. Es wäre besonders die Frage aufzuwerfen, in welchen morphologischen Beziehungen der Drüsencomplex zu den Rhynchodaealdrüsen stehe, die Pintner für einen Vertreter der *Tetrarhynchus attenuatus*-Gruppe eingehend beschrieb (33).

---



Fig. 1

--- 0.

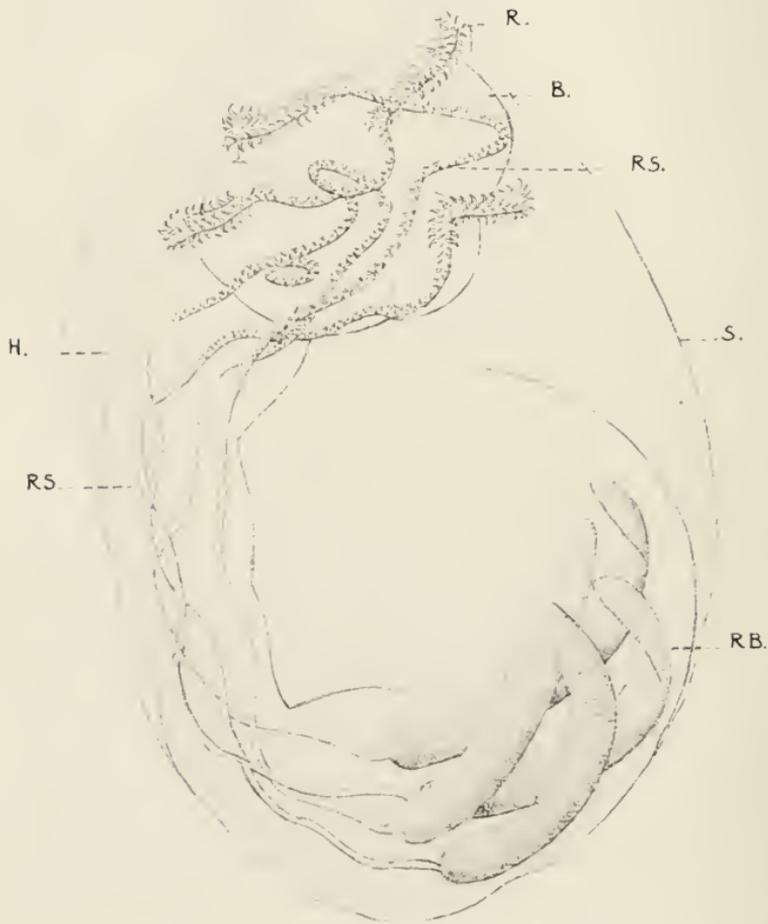
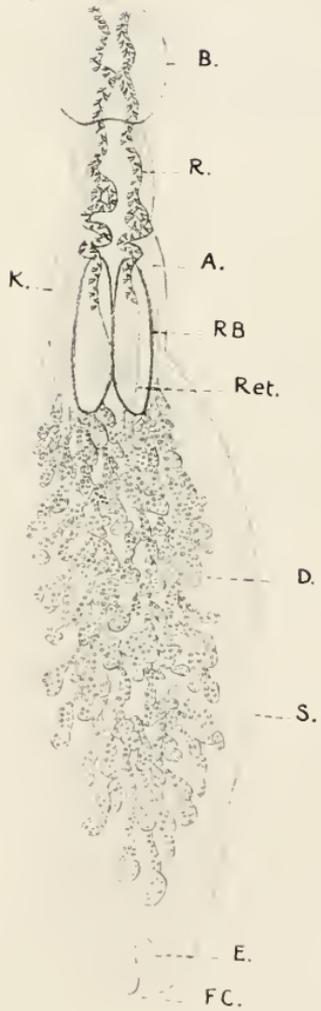


Fig. 2.

Fig. 3.

Fig. 5.

Fig. 4.





## Figurenerklärung zu Tafel I.

- Fig. 1.** *Tetrarhynchus erinaceus* von Ben. aus *Lota vulgaris*. Der Scolex in den verdickten Schwanz zurückgezogen. O. Einstülpungsöffnung. R. Rüssel. B. Bothridien. R. S. Rüsselscheiden, in die die Rüssel zum Teil eingestülpt sind. H. Hals. S. Schwanz. R. B. Rüsselbulbi.
- Fig. 2. und Fig. 3.** Die beiden Hakenformen von *Tetrarhynchus erinaceus* von Ben. Die Haken sind hohl. Fig. 2. grössere, gebogene, Fig. 3. kleinere, schlanke, gestreckte Haken.
- Fig. 4.** *Tetrarhynchus spec.* aus *Silurus glanis*. Scolex vollständig ausgestülpt, die Rüssel, R., in ihre Scheiden zurückgezogen. B. Bothridien. R. B. Rüsselbulbi. Ret. Retractor der Rüssel. D. Drüsen. S. Schwanz. E. Excretionsblase. F.C. Foramen caudale. K. Kopfstiel (Hals). A. Ausführgänge der Drüsen.
- Fig. 5.** Hohler Haken von *Tetrarhynchus spec.* aus *Silurus glanis*.

## Litteratur.

1. **Ariola, V.**, Revisione della famiglia **Bothriocephalidae** s. st. Archives de Parasitologie. Vol. 3, 1900.
2. **Braun, M.**, Verzeichniss von Eingeweidewürmern aus Mecklenburg. Arch. d. Fr. d. Naturg. i. Mecklenbg., Jahrg. 1891.
3. — **Vermes**, Abtlg. Ib. **Cestodes**, in: Bronn, H. G., Klassen und Ordnungen des Thierreichs, Bd. 4.
4. **Diesing, C. M.**, Systema Helminthum. Vindobonae 1850/51.
5. **Fritsch, A.**, Der Elbelachs, eine biologisch-anatomische Studie. Prag 1894.
6. **Fuhrmann, O.**, Die Anoplocephaliden der Vögel. Centralbl. Bakteriol. Parasitkde, Abtlg. I, Bd. 32, 1902.
7. **Hausmann, L.**, Über Trematoden der Süßwasserfische. Revue suisse de Zoologie, Bd. 5, 1897.
8. **Jaquet, M.**, Faune de la Roumanie. Helminthes trouvés par Mr. Jaquet et déterminés par Mr. Walter Volz. Bull. soc. sciences Bucarest. An. 8, 1899.
9. **Kraemer, A.**, Beiträge zur Anatomie und Histologie der Cestoden der Süßwasserfische. Zeitsehr. wiss. Zool. Bd. 53, 1892.
10. **Largaiolli, V.**, I parassiti esterni ed interni di alcune specie di pesci viventi nel Benaco. Ann. degli Alpin. Trid. 1898.
11. **Linstow, O. v.**, Compendium der Helminthologie. Hannover 1878.
12. — — Compendium der Helminthologie. Nachtrag. Die Litteratur der Jahre 1878—1889.
13. — — Nematelminthen. Hamburger Magalhaeusische Sammelreise, 1896.
14. — — Nematoden aus der Berliner zoologischen Sammlung. Mittlg. a. d. Zool. Sammlg. Mus. f. Naturkunde Berlin, Bd. 1, 1899.
15. — — **Entozoa** des Zoologischen Museums der K. Akademie der Wissenschaften zu St. Petersburg. Bull. Acad. Imp. sc. St. Pétersbourg. Série V. Vol. 15, 1901.
16. **Linton, E.**, Notes on **Entozoa** of marine fishes of New England. Part II. Annual Report of the Commissioner of fish and fisheries for 1887.
17. — — Notes on **Entozoa** of marine fishes with descriptions of new species. Part III. Report of the U. S. Commissioner of fish and fisheries for 1888.
18. — — Notes on Cestode parasites of fishes. Proceedings of U. S. National Museum. Vol. 20, 1897.

19. **Linton, E.**, Notes on Trematodes parasites of fishes. Proceedings of U. S. National Museum. Vol. 20, 1898.
20. — — Parasites of fishes of the Woods Hole region. U. S. Fish Commission Bulletin for 1899.
21. **Lönnberg, E.**, Bidrag till kännedomen om i Sverige förekommande Cestoder. Svenska Vet. Akad. Handlingar. Bd. 14, 1889.
22. — — Anatomische Studien über skandinavische Cestoden. Kgl. Svenska Vetenskaps. Akademiens Handlingar. Bd. 24, 1891.
23. — — Mitteilungen über einige Helminthen aus dem Zoologischen Museum der Universität zu Kristiania. Verhandlg. biolog. Ver. Stockholm. 1891.
24. — — Helminthologische Beobachtungen von der Westküste Norwegens. Svenska Vet. Akad. Handling. Bd. 16, 1890.
25. **Matz, F.**, Beiträge zur Kenntniss der Bothriocephalen. Archiv f. Naturg., Bd. I, 1892.
26. **Monticelli, F. S.**, Elenco degli Elminti raccolti dal Capitano G. Chierchia durante il viaggio di circumnavigazione della R. corvetta „Vettor Pisani“. Boll. Soc. Natural. Napoli, anno 3, 1889.
27. — — Elenco degli Elminti studiati à Wiméroux nella primavera di 1889. Bull. scient. France et Belgique. T. 22, 1890.
28. — — Osservazioni intorno ad alcune forme del genere **Apoblema** Duj. Atti R. Accad. Sc. Torino, Vol. 26. 1891.
29. **Mühling, P.**, Die Helminthenfauna der Wirbeltiere Ostpreussens. Archiv f. Naturg., Jahrg. 1898, Bd. I.
30. **Parona, C.**, Helminthum ex Conradi Paronae Museo Catalogus. Genuae 1896, 98.
31. — — Catalogo di Elminti raccolti in Vertebrati dell' isola d'Elba. Boll. Mus. Zool. Anat. Comp. R. Univ. Genova, No. 113, 1902.
32. **Piesbergen, F.**, Die Ekto- und Entoparasiten, von welchen die in der Umgegend von Tübingen lebenden Fische bewohnt werden. Jahreshfte. Ver. f. vaterld. Naturkde. Württemberg. Jahrg. XXII, 1886.
33. **Pintner, Th.**, Studien an Tetrarhynchen nebst Beobachtungen an anderen Bandwürmern. Mittheilung I u. II. Sitzgsber. k. Akad. Wiss. Wien, Mathem.-naturw. Klasse, Bd. 102 u. 105, 1893 u. 1896.
34. — — Die Rhynchodaealdrüsen der Tetrarhynchen. Arbeiten d. Zoolog. Institute, Wien. T. 12, 1899.

35. **Pratt, H. S.**, A contribution to the Life-history and anatomy of the appendiculate Distomes. Zoolog. Jahrb., Abt. Anat. Ontog. d. Tiere. Bd. 11, 1898.
36. **Prenant, A.**, Recherches sur les vers parasites des poissons. Bull. Soc. scienc. Nancy. Sér. II, T. 7, 1885.
37. **Rátz, St., v.**, Beiträge zur Parasitenfauna der Balatonfische. Centralbl. Bakteriol. Parasitkde. Abt. I, Bd. 22, 1897.
38. **Riggenbach, E.**, Das Genus *Ichthyotaenia*. Revue suisse de Zoologie, Bd. 4, 1896.
39. **Schneider, G.**, Några statistiska meddelanden angående parasiter i fiskar från Finlands södra skärgård. Fiskeritidskrift för Finland. Häft 10, 1901.
40. **Srámek, A.**, Helminthen der an der zoologischen Station in Podiebrad untersuchten Fische. Archiv der naturwiss. Landesdurchforschung Böhmens. Bd. 11, 1902.
41. **Stiles, C. W. and Hassall, A.**, A preliminary Catalogue of the Parasites contained in the collections of the U. S. Bureau of animal industry. Veterinary magazine, Philadelphia 1894.
42. **Stossich, M.**, Brani di Elmintologia tergestina. Boll. Soc. Adriat. Sc. nat. Trieste. Vol 8—12, 1883—1890.
43. — — I. Distomi dei pesci marini e d'acqua dolce. Lavoro monografico. Programma del Ginnasio comunale superiore di Trieste, 1886.
44. — — Appendice al mio lavoro „I Distomi dei pesci marini e d'acqua dolce“ *ibid.* 1887—88.
45. — — Elminti veneti raccolti dal Dr. Alessandro conte de Ninni. Boll. Soc. Adriat. Sc. nat. Trieste. Vol. 12, 1890.
46. — — Il genere *Trichosoma* Rud. Lavoro monografico. *Ibid.* Vol. 12, 1890.
47. — — Osservazioni elmintologiche. Soc. Historico-naturalis Croatica 1892.
48. — — Ricerche elmintologiche. Boll. Soc. Adriat. Sc. nat. Trieste. Vol. 17, 1896.
49. — — Il genere *Ascaris* L. Lavoro monografico. *Ibid.* Vol. 17, 1896.
50. — — Filarie e Spiroptere. Lavoro monografico. *Ibid.* Vol. 18, 1897.
51. — — Note parassitologiche. *Ibid.* Vol. 18, 1897.
52. — — Saggio di una fauna elmintologica di Trieste e provincie contermini. Programma della Cicica Scuola Reale Superiore, Trieste 1898.
53. — — Osservazioni elmintologiche. Boll. Soc. Adriat. Sc. nat., Trieste. Vol. 20, 1900.

54. **Van Beneden, P. J.**, Les vers cestoïdes ou acotyles considérés sous le rapport de leur classification, de leur anatomie et de leur développement. Mém. Acad. R. Belgique. T. 25, 1850.
55. **Vaullegeard, A.**, Sur les Helminthes des Crustacés décapodes brachyours et anomours. Assoc. franç. avancement des sciences, congrès de Bordeaux 1895.
56. — — Recherches sur les Tétrarhynques. Thèses présentées à la Faculté des Sciences de Paris. No. 987, 1899.
57. **Zschokke, F.**, Recherches sur l'organisation et la distribution zoologique des vers parasites des poissons d'eau douce. Archives de Biologie, T. 5, 1884.
58. — — Helminthologische Bemerkungen Mittlgn. Zoolog. Stat. Neapel. Bd. 7, 1886.
59. — — Erster Beitrag zur Parasitenfauna von **Trutta salar**. Verhandlg. Naturf. Ges. Basel. Bd. 8, 1889.
60. — — Die Parasitenfauna von **Trutta salar**. Centralbl. Bakteriol. Parasitkde., Bd. 10, 1891.
61. — — Zur Lebensgeschichte des **Echinorhynchus proteus** Westrumb. Ibid., Bd. 10, 1891.
62. — — Zur Faunistik. der parasitischen Würmer von Süßwasserfischen. Centralbl. Bakteriol Parasitkde. Abtlg. I, Bd. 19, 1896.
63. — — **Hymenolepis (Drepanidotaenia) lanceolata** Bloch als Schmarotzer im Menschen. Ibid. Bd. 21, 1902.

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen der Naturforschenden Gesellschaft zu Basel](#)

Jahr/Year: 1903

Band/Volume: [16\\_1903](#)

Autor(en)/Author(s): Zschokke Friedrich

Artikel/Article: [Marine Schmarotzer in Süßwasserfischen 118-157](#)