

Zur Epithelfrage der Trematoden.

Von

Dr. W. Hein.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Tübingen.)

Mit Tafel XXIII—XXV.

Seit langem steht die Epithelfrage der Trematoden zur Diskussion und die Menge der in der Literatur zerstreuten Arbeiten lassen bis in die neueste Zeit hinein eine annähernd einheitliche Auffassung der Cuticula und Subcuticula vermissen. Da die Epithelzellen bislang mit den üblichen Färbemethoden nicht eklatant und zweifellos, wie es bei andern Tierklassen ohne weiteres geschehen kann, nachgewiesen werden konnten, blieb bei den Untersuchungen meist eine mehr oder minder große Lücke, welche dem subjektiven Ermessen des einzelnen Forschers sehr wohl den Weg zu einer teilweise spekulativen Lösung der Frage erleichterte.

Die Unterschiede in den einzelnen Ansichten der Autoren sind in den älteren Arbeiten meist ausgedehnt berücksichtigt und es würde eine Wiederholung bedeuten, hier sie nochmals genauer zu erläutern. Ich glaube mich hier darauf beschränken zu können, die verschiedenen Auffassungen der Körperoberfläche kurz nebeneinander zu stellen und zu gruppieren, soweit das im einzelnen bei der großen Divergenz derselben überhaupt möglich erscheint.

Ältere Autoren sehen in der Cuticula die Basalmembran eines im Laufe der Entwicklung verloren gegangenen Epithels (SCHNEIDER 44, KERBERT 24, FISCHER 12, MINOT 38, u. a. m.).

Nach ZIEGLER (60) ist die Cuticula als Produkt der Umwandlung eines Epithels aufzufassen. Die Cuticula ist ein »metamorphosiertes Epithel«. »Die Kerne sind verschwunden, das Protoplasma ist chemisch verändert, und von unten her wird eine mehr oder weniger dünne Lamelle in eine der Substanz der Stacheln sehr ähnliche Substanz umgebildet« (S. 546).

Unabhängig von ZIEGLER kam BIEHRINGER (3) zu einem ähnlichen Resultat: »Die ‚Cuticula‘ der Trematoden ist die Epidermis selbst, sie ist der Hypodermis der übrigen Würmer gleichzusetzen« (S. 6). Auch SCHWARZE (47) fand Kernrudimente in der nunmehr von ZIEGLER als »Hautschicht« bezeichneten Cuticula, und hält sie daher ebenfalls für ein metamorphosiertes Epithel. Nach ihm hat »die Hautschicht zwar einen zelligen Ursprung, doch gruppieren sich die Zellen nie zu einem eigentlichen Epithel« (S. 50). Ferner vertritt BRAUN (9) die ZIEGLERSche Auffassung, da es ihm gelang, bei völlig erwachsenen Tieren der Gattung *Monostomum* »Kerne in der Hautschicht« aufzufinden. Die ganze Lage wird »von zahlreichen, ovalen Kernen« durchsetzt (S. 590) (vgl. auch GOTTO 13, BUTTEL-REEPEN 11, MACLEAREN 36). Definitiv scheinen BRAUN jene Befunde jedoch nicht überzeugt zu haben, denn kurz zuvor gibt er zu, »daß diese Verhältnisse noch einer Untersuchung bedürfen«, und hält soviel für »sicher, daß die periphere Schicht der Cercarien zunächst aus einzelnen Zellen sich aufbaut, die bald miteinander verschmelzen und wenigstens zum Teil das liefern, was man bisher Cuticula oder Basalmembran genannt hat« (S. 590).

MONTICELLIS (40) Meinung ist die, »daß die Hautbekleidung der Trematoden nicht eine wirkliche Cuticula ist, sondern ein wahres Ektoderm von epithelialem Ursprung, umgewandelt in ein Syncytium von cuticulaähnlichem Aussehen, in welchem gewöhnlich die Kerne verschwunden sind«.

Eine Reihe anderer Autoren zieht Teile der subcuticularen Elemente zur Cuticula hinzu und sieht in ihr allein nur das Produkt des unter ihr gelagerten mehr oder weniger differenzierten Gewebes. Die Cuticula wird dann als wahre Cuticula betrachtet.

Es ist hier zuerst LEUCKART zu nennen, der in der ersten Auflage seines Parasitenwerks die Cuticula der Trematoden genetisch von einer darunterliegenden Körnerschicht mit zelliger Struktur ableitet. »In einzelnen Fällen hat die Subcuticularschicht eine entschieden zellige Beschaffenheit« (29, I. Aufl. Bd. I, S. 455). Später gab LEUCKART seine Auffassung von der zelligen Struktur der »Subcuticularschicht« auf, und berichtet nur von einer »unter der, das Licht stark brechenden Außenhaut sehr allgemeinen« sich befindenden »Substanzlage von hellerem Aussehen und geringerem Lichtbrechungsvermögen, die wohl dazu dient, die darüber hinziehende Schicht (Hautschicht oder Cuticula anderer Autoren, d. Verf.) zu

verdicken und der peripherischen Abnutzung das Gleichgewicht zu halten« (29, II. Aufl. Bd. I, Abt. II. S. 10).

SOMMER (48) hält die Cuticula von *Distomum hepaticum*, die »äußerste Hülle des Tierleibes«, für eine »vollkommen strukturlose pellucide Membran«, — »die der Cuticula nächste Gewebslage des Hautmuskelschlauchs ist die äußere Zellenlage; sie ist die Matrix der Cuticula und ungeschichtet«.

Es ist ferner noch die Auffassung von LOOS (34) zu erwähnen. Er sieht »das ‚gesamte‘ Körperparenchym, wenn auch hauptsächlich nur seine peripheren Schichten, als die Produzenten der Körperhaut« an (S. 132). An anderer Stelle heißt es: »Ich fasse die Trematodenhaut als ein Absonderungsprodukt auf. Auf die Frage nun, von welchem Teil des Körpers sie abgesondert wird, vermag ich freilich zunächst noch keine vollkommen objektive Antwort zu geben. Meine subjektive Überzeugung aber ist es, daß ihre Bildung in der Hauptsache von dem Körperparenchym ausgeht« (33, S. 33).

Einen weiteren Fortschritt in dem Erkennen der Oberflächenverhältnisse unserer Würmer hat dann die Untersuchung von BRANDES (7) gebracht. BRANDES fand »Drüsen«, welche innerhalb der Muskellagen des Hautmuskelschlauchs gelagert waren und teils durch die Muskeln, teils durch die außerhalb derselben sich ausdehnende Körnerschicht meist verdeckt und schwer zu verfolgen waren. Die Ausführungsgänge dieser »Subcuticulardrüsen« treten von innen an die Cuticula heran. Er »hält dafür, daß wir bei den Trematoden keine Subcuticula in dem gewöhnlichen Sinne des Wortes zu verzeichnen haben; was man bisher so zu nennen pflegte, ist nichts als ein Teil des parenchymatischen Bindegewebes; trotzdem ist aber die äußere Körperbedeckung eine wahre Cuticula und zwar das Produkt der bei allen Trematoden vorhandenen Hautdrüsen-schicht« (S. 562). KOWALEVSKY (26) schließt sich der Auffassung von BRANDES an.

Später hat WALTER (55) die von BRANDES als »Hautdrüsen« bezeichneten Zellen bei Monostomeen wiedergefunden und bezeichnet sie wegen ihres starken Aufnahmevermögens von Farbstoffen als »chromatophile Subcuticularzellen« (S. 209). Diese Zellen besitzen mehrere Fortsätze, welche »nach allen Richtungen des Körpers hin ausstrahlen«, aber er konnte selbst die Fortsätze, welche nach der Cuticula hin gerichtet waren, niemals bis zu derselben verfolgen; sie verlieren sich bald in der Subcuticula. WALTER kommt zu dem Schluß, daß »die Cuticula ein Produkt der darunterliegenden Subcuticula, und diese wieder ein Produkt der chromatophilen Subcuticularzellen ist« (S. 210).

Auf Grund seiner Untersuchungen konnte zuerst BLOCHMANN (4) für *Ligula* speziell und für die Cestoden im allgemeinen denselben den Besitz eines echten Epithels zusprechen. Infolge seiner Beobachtungen an Trematoden konnte er gleichzeitig den Satz aufstellen: »Wie die Cestoden, so besitzen auch die Trematoden ein äußeres Epithel, dessen Eigentümlichkeit, wie dort, darin besteht, daß die Epithelzellen durch die Basalmembran — die äußerste Schicht des Parenchyms — hindurch in die Tiefe gesunken sind. Die Epithelzellen stehen dann durch feine, die Basalmembran durchsetzende Fortsätze mit der Cuticula, welche sie abscheiden, im Zusammenhang« (S. 9).

BLOCHMANN'S Resultate an Cestoden fanden für *Triaenophorus* bald darauf durch ZERNECKE (59) und in neuerer Zeit durch mich (16) für *Amphilina* eine Bestätigung. Auch BRANDES (8) schloß sich in einer neueren Arbeit über *Gastrotylax* der Auffassung BLOCHMANN'S an, ebenso SCHUBERG, auf dessen Arbeiten ich an anderer Stelle zurückkommen haben werde. In neuester Zeit hat dann v. GRONKOWSKY (14) die Epithelzellen von Trematoden nachzuweisen gesucht. Auf die das Richtige nicht ganz treffende Arbeit komme ich ebenfalls zurück. Ebenso besitzen nach WACKE (54) die Temnocephalen ein Epithel.

Wenn auch der Auffassung BLOCHMANN'S, daß die Trematoden ein »wahres Epithel« besitzen, nichts im Wege stand, so schien es bis jetzt — abgesehen von den, wie ich zeigen werde, unrichtigen Abbildungen und Ausführungen v. GRONKOWSKY'S — aus farbtechnischen Gründen nicht möglich, die Epithelzellen als solche darzustellen, da ihre Lage unter den Muskelzügen des Hautmuskelschlauchs und inmitten des feinmaschigen Parenchyms eine distinkte Färbung mit bekannten Methoden und damit eine zuverlässige Interpretation nicht zuließ.

Ich gebe im folgenden zwei Methoden an, welche einen weiteren Einblick in die Oberflächenverhältnisse einiger Trematoden gewähren.

1) *Distomum lanceolatum* behandle ich sofort nach seiner Entnahme aus den Lebern mit Methylenblau in physiologischer Kochsalzlösung (im Verhältnis von 1 : 1250 gelöst). Die Tiere werden mit der Farblösung auf dem zuvor entsprechend erhitzten Wasserbad langsam erwärmt, bis zu 39—41° C., und in dieser Temperatur erhalten. Es ist darauf zu achten, daß die Tiere flach auf dem Boden der Schale liegen und nur eben von der Farbflüssigkeit bedeckt sind,

damit der Sauerstoff der Luft, welcher zum Gelingen der Färbung notwendig ist, möglichst an die Tiere ankommen kann. Allzu großen Wert lege ich jedoch dieser Vorsichtsmaßregel nicht bei, da die Behandlung auf besondere Schonung der Tiere, wie sie bei der üblichen Methylenblaumethode, wo es darauf ankommt, die Tiere stunden- und tagelang intakt zu erhalten, keine Rücksicht zu nehmen braucht. Durch das Erwärmen geht die vitale Färbung bedeutend rascher vor sich als unter Zimmertemperatur; die sonst sich meist zuerst färbenden Muskelstränge und Nerven bleiben dabei zum größten Teil ungefärbt, und es tritt nach $\frac{1}{2}$ —1 Stunde, häufig schon früher, eine Blaufärbung der Distomeen ein, welche nahezu gleichmäßig oder in Form großer Flecken den Körper bedeckt. Bei häufigem Kontrollieren wird man leicht den Zeitpunkt finden, in dem die Färbung unterbrochen werden muß, da sonst das Optimum der speziellen Tinktion überschritten wird und die Tiere bald unter Mitfärbung des Parenchyms zugrunde gehen. Der Augenblick zur Konservierung ist eingetreten, wenn die oberflächliche Färbung auf gewisse Strecken oder über das ganze Tier hin einen ausgesprochen blauen Ton annimmt, welcher aber heller ist, wie der, welchen die Distomeen nach dem Absterben annehmen.

Zur Konservierung behandle ich die Würmer, nachdem sie mit physiologischer Kochsalzlösung (0,6 %) vorsichtig abgespült sind, mit konzentrierter wässriger Lösung von Ammoniumpikrat. Es ist ratsam, um mechanische Reize zu vermeiden, die verschiedenen Flüssigkeiten behutsam abzusaugen und zuzusetzen, während die Tiere in demselben Gefäß verbleiben, da sonst die gute Konservierung verhindert werden kann; ebenso ist es empfehlenswert die Spülflüssigkeit auf etwa 39° C. anzuwärmen. Nach 8—10 Minuten — längeres Verweilen in Ammoniumpikrat ist wegen der macerierenden Wirkung desselben zu vermeiden — wird die Fixationsflüssigkeit ohne weitere Spülung durch eine 5%ige wässrige Ammoniummolybdänatlösung ersetzt, welcher kurz zuvor Spuren von Salzsäure und einige Tropfen Wasserstoffsuperoxyd zugesetzt wurden. Nach 1— $\frac{1}{4}$ Stunde wird das Material bei häufigem Wechseln des destillierten Wassers etwa $1\frac{1}{2}$ —2 Stunden ausgewaschen und dann zur Härtung in der üblichen Weise weiter behandelt, wobei eventuell Xylol durch Nelkenöl ersetzt werden kann.

Nach der angegebenen Methode zeigen die Distomeen schon bei schwachen Vergrößerungen eine Imprägnation, welche sich unter der Oberfläche in Form kleiner unregelmäßig über die gefärbten Stellen

oder über den ganzen Körper verteilter Klümpchen zu erkennen gibt. Neben Totalpräparaten sind Längsschnitte am übersichtlichsten, welche eventuell zur Kontrastfärbung mit Alaunkarmin behandelt werden können.

Durch die beschleunigte Behandlung mit erwärmter Methylenblaulösung erlangt man sehr wohl eine exakte Imprägnation der äußeren Schichten. Tiefer gelegene Gewebe, die Auskleidung der Saugnäpfe, des Darmes und der Geschlechtswege werden aber nicht tangiert, was bei der kurzen Behandlung mit Farblösung auch kaum zu erwarten wäre.

2) Eine bedeutend raschere und weniger komplizierte Methode, als die eben beschriebene, welche zugleich den Vorteil hat, daß sie neben den Regionen der äußeren Oberfläche auch die Saugnäpfe, den Darm und die Geschlechtswege in distinkter und elektiver Weise bei vorsichtiger Anwendung färbt, ist folgende.

ZENKER- oder auch Sublimatmaterial von *Distomum lanceolatum*, *Distomum isostomum* usw. wurde in dünne Längsschnitte zerlegt, mit Jod behandelt und mit konzentrierter wässriger Lösung von Thionin gefärbt. Die Färbung ist von Minute zu Minute nach Abspülen mit destilliertem Wasser zu kontrollieren und meist in 3—5 Minuten auf dem Optimum angelangt. Längeres Verweilen in Wasser zieht die Farbe aus, was bei Überfärbung eventuell unter Zusatz von Alkohol zur Abschwächung überfärbter Schnitte benutzt werden kann. Hat die Färbung genügende Intensität erlangt, wird mit Wasser abgespült und die Schnitte mit einer 5%igen wässrigen Ammoniummolybdäatlösung 15—20 Minuten behandelt. Nach Abspülen mit destilliertem Wasser ist die Weiterbehandlung wie gewöhnlich, der Alkohol greift nach der Fixation des Thionins durch Ammoniummolybdät die Färbung nur noch sehr schwach an.

Nahezu ebensogute Resultate wie Thionin gibt Toluidinblau und Methylenblau (in Wasser etwa 1 : 500) sowie wässrige Lösungen von Diäthylthioninchlorid (12—15 Minuten) und Tetraäthylthioninchlorid (30—40 Minuten), wobei jedoch eine längere Einwirkung des entwässernden Alkohols zu vermeiden ist, der die Farben bedeutend stärker als Thionin auszieht.

Bei Schnitten, welche die Dicke von 5μ nicht überschritten und bei vorsichtigem progressivem Färben nach der angegebenen Methode gelang es mir regelmäßig gewisse Zellen unter der Oberfläche und im Innern des Tierkörpers elektiv zu färben. ZENKER- und Sublimatmaterial von *Distomum lanceolatum* und *isostomum*,

sowie Sublimatmaterial von *Amphistomum conicum* lieferten sehr klare Präparate. Material aus MÜLLERScher Flüssigkeit und Kaliumbichromat mit 5% iger Essigsäure gab ebenfalls brauchbare Thioninfärbung, ließ aber im Vergleich zu den in ZENKERScher Flüssigkeit konservierten Tieren zu wünschen übrig.

Um bei *Distomum hepaticum*, welches nach der angegebenen Thioninfärbung sehr leicht eine diffuse Färbung zeigt, die sich dann auch auf das Parenchym erstreckt, eine gut differenzierte Färbung zu erlangen, empfiehlt es sich entweder vor oder bei schwächerer Tinktion auch nach der Fixation mit Ammoniummolybdänat den Farbstoff mit Alkohol so lange auszuziehen, bis das Parenchym ungefärbt oder nur schwach getönt erscheint. Zur Untersuchung von *Distomum hepaticum* wurde Formolmaterial verwandt.

Zur Bindegewebsfärbung wurde Tetrabromfluorescein oder Eosin mit nachfolgendem triphenilosanilintrisulfosaurem Kalk (wässrige schwache Lösung) in konzentrierter Pikrinsäure benutzt, während Eosin-Hämatoxylin zu Vergleichszwecken ebenfalls herangezogen wurde.

Der Versuch, die Methylenblau- und besonders die Thioninfärbung bei andern Trematoden zur Ausführung zu bringen, gelang mir bis jetzt noch nicht. *Distomum cygnoides* und *cylindraceum*, sowie *Polystomum integerrimum*, *Tristomum molae* und *papillosum*, zeigen sich für die Thionin-Methoden weniger zugänglich, wie die hier zu beschreibenden Species. Trotz mannigfachem Variieren der Versuche mit Beizen und Kontrastfärbungen, konnte ich die Details nicht so augenfällig demonstrieren, wie das *Distomum lanceolatum*, *isostomum* und *hepaticum* sowie *Amphistomum conicum* zuläßt. Nach Berücksichtigung der Thioninpräparate der günstigen Objekte zeigt aber auch das weniger geeignete Material nach der Thioninfärbung so große Andeutungen an die gefundenen Verhältnisse, daß man mit Sicherheit darauf schließen kann, daß in den Hauptzügen auch bei dem Gelingen einer distinkten elektiven Färbung die gleichen Resultate im wesentlichen zu erwarten sind.

Die technischen Schwierigkeiten, welche gerade die Trematoden einer Untersuchung entgegenstellen, sind auch von anderer Seite schon mehrfach betont worden. BRANDES (7) »will es vor allem nötig scheinen, daß man sein Augenmerk darauf richtet, für den jedesmaligen Zweck auch das passende Objekt zu finden. Wenn man dann an diesem günstigen Material die betreffenden Untersuchungen angestellt und sich Klarheit verschafft hat, wird man mit weniger

Schwierigkeit und mehr Sicherheit als sonst auch an unvorteilhaften Objekten die homologen Verhältnisse entziffern können« (S. 558).

Betrachtet man nun Schnitte von *Distomum lanceolatum*, welche nach der Thioninmethode behandelt sind, so fallen schon bei schwachen Vergrößerungen unter den kontraktile Elementen des Hautmuskelschlauchs stark gefärbte Zellen auf, welche in mehr oder minder großen Abständen die ganze Oberfläche des Tieres begleiten. Die dorsale Fläche des Körpers zeigt nur wenige dieser Körper, während die ventrale Seite dieselben in größerer Anzahl und dichter gedrängt aufweist. Am häufigsten und oft zu Komplexen von 2—3 vereinigt, finden sich die näher zu beschreibenden Gebilde an den Seiten, dort, wo die dorsale Körperbedeckung in die ventrale übergeht. Stärkere Vergrößerungen zeigen, daß diese gefärbten Elemente innerhalb der Muskellagen liegen, welche ihrerseits nach außen von einem kleinmaschigen Bindegewebe, der Basalmembran und der äußersten Körperbedeckung eingeschlossen sind. Ein hell sich von der Umgebung abhebender Kern im Innern der gefärbten Substanz läßt auf die Zellnatur dieser Gebilde schließen. Die Kerne sind rund bis oval, liegen meist zentral im Zellkörper und weisen eine größere Reihe kleiner zerstreut liegender Chromatinkörnchen auf (Fig. 1, 2, 4). Das Protoplasma der Zellen erscheint grobkörnig.

Die Form der Zellen ist sehr wechselnd, charakteristisch für sie sind nur die Zellfortsätze, welche in größerer Anzahl als dickere und dünnere Protoplasmaausläufer aus dem Zellkörper austreten. Die Fortsätze jeder Zelle verzweigen sich in unregelmäßiger Weise und stehen teils unter sich teils mit den Fortsätzen benachbarter Zellen in Verbindung, indem zwei oder mehrere, meist stärkere Protoplasmafortsätze sich vereinigen. Sind solche Fortsätze besonders kurz und stark, so kommen häufig und am meisten an den Seiten des Tieres, mehr oder weniger große Zellkomplexe zur Ausbildung, welche die Grenzen der einzelnen Zellen nur unvollständig erkennen lassen und deren Vielzelligkeit sich aus der Mehrzahl der in ihnen enthaltenen Kerne ergibt.

Andre Fortsätze, welche aus dem Zellkörper in der Richtung nach außen entspringen, teilen sich ebenfalls mehrfach, durchbrechen die Diagonal-, Längs- und Ringmuskellagen und treten unter weiterer Teilung in äußerst feinen, aber sich scharf von der Umgebung abhebenden Fäden oder Strängen an die äußerste cuticulare Körperschicht heran.

Ebensolche sich weiter verzweigende Zellausläufer treten auch aus den Protoplasmasträngen, welche von zwei benachbarten Zellen durch Zusammenschluß ihrer Protoplasmafortsätze gebildet sind, und stehen mit der Cuticula in Verbindung. Es läßt sich dann nicht entscheiden, welcher der beiden Zellen, die an dem gemeinsamen Plasmastrang sich beteiligen, die feinen Ausläufer nach der Oberfläche hin entstammen.

Durch die von den Fortsätzen der Zellkörper erster und höherer Ordnung gebildeten Anastomosen und die feineren die Muskellagen durchbrechenden fadenartigen Ausläufer dieser Zellen kommt ein Geflecht zustande, welches in der Tiefe, dort wo die Zellkörper liegen, einem grobkörnigen Netz gleicht; weiter nach außen nehmen die Maschen des Netzes an Größe ab, um endlich ganz aufzuhören, da nur feinste Protoplasmafäden, die Fortsätze letzter Ordnung, welche die Muskelsysteme durchbrechen, die äußeren oberflächlicheren Schichten bis zur Cuticula hin durchsetzen.

An der Hand der Abbildungen 1—4 wird man sich leichter eine Vorstellung der starken Verästelung dieser Zellen und der Anastomosen ihrer Fortsätze machen können. In Fig. 1 ist ein Teil eines Längsschnitts der ventralen Körperfläche wiedergegeben. Man sieht zwei einzelne Zellen und einen aus drei Zellen zusammengesetzten Zellkomplex. Die Kerne fallen durch ihre blasse Färbung innerhalb des stark gefärbten Protoplasmas und ihre feinkörnige Beschaffenheit ohne hervortretende Nucleolen auf. Die protoplasmatischen Fortsätze der Zellen stehen teilweise mit denen der Nachbarzellen in Verbindung, die meisten der auf dem Schnitt getroffenen ziehen in der Ebene des Schnitts nach außen und sind bis zur Cuticula hin, nach dem sie die Muskeln und die das Licht stärker als die Lamellen des Parenchyms brechende Basalmembran durchbrochen haben, verfolgbar. Ähnliche Bilder geben schräge Schnitte, denen Fig. 2 entnommen ist. Sie zeigen allerdings nicht mehr, wie die feinsten Fortsätze nach außen hin sich verzweigen und mit der Cuticula in Verbindung stehen, da die Ausläufer meist im schrägen Querschnitt getroffen sind, dafür treten aber die Anastomosen der Fortsätze mehr in den Vordergrund, welche sich in der Ebene inner- und unterhalb der Muskelsysteme horizontal ausbreiten. Geradezu elegante Präparate ergeben sich aus gut orientierten Flächenschnitten, in denen man mit der angeführten Thioninfärbung die Anastomosen allein darstellen kann. Solche Schnitte zeigen, wie stark die Verzweigung der einzelnen Zellen parallel der Oberfläche ist und wie ihre Fortsätze zu

einem netzartigen Gewebe sich verbinden. Bald unter den am tiefsten gelagerten Muskelzügen, den Diagonalmuskeln, ist die Verteilung der Maschen am feinsten, da dort die Protoplasmafortsätze, weiter von den Zellcentren entfernt, durch ihre fortschreitende Verästelung feiner sind als weiter nach innen, wo die Zellausläufer noch massiger und dicker sind. Ein Oberflächenschnitt der ventralen Seite ist in Fig. 3 dargestellt. In dem dunkel gehaltenen Protoplasma fehlen die tieferliegenden Zellkerne noch vollständig, während die netzartigen Maschen hier von dünnen und dünnsten Plasmafäden gebildet werden. Nach den Seiten hin ist der Schnitt oberflächlicher geführt und es treten hier wieder die schrägen Querschnitte der feineren peripheren, nach der Cuticula hinziehenden Fortsätze als unregelmäßig eckige, teilweise längliche Gebilde hervor. Die tiefer gelegenen Längsmuskeln sind in der Mitte des Schnittes längs und die Ringmuskeln im schrägen Tangentialschnitt an den Seiten des Schnittes stark schräg getroffen. Fig. 4 zeigt dann die Abbildung eines tiefer gelegenen Flächenschnitts, welcher in der Ebene geführt ist, in der die Kerne der Zellen liegen. Die Anastomosen werden von größeren Protoplasmasträngen gebildet und die Maschen sind bedeutend größer.

An günstigen Stellen dünner Schnitte läßt sich ferner noch feststellen, daß die feinsten Fortsätze, welche an die Cuticula herantreten, sich kurz vor der Cuticula kegelartig verdicken. Die breite Basis des Kegels sitzt der Cuticula unmittelbar auf. Daß aber in dem beschriebenen Verhalten der Zellen ihre feinste protoplasmatische Verteilung noch nicht erschöpft ist, läßt sich aus ganz oberflächlichen Schnitten ersehen, welche kaum mehr als die Cuticula von dem Tierkörper abgeschält haben. Es läßt sich an solchen Schnitten ein sehr enges Maschenwerk erkennen, wie es in Fig. 9 zur Abbildung gebracht ist. Die einzelnen Stränge sind spezifisch gefärbt, ebenso wie das Protoplasma der Zellen mit den Fortsätzen. An vielen Stellen lassen sich bei tieferer Einstellung des Mikroskops die Querschnitte der feinen Ausläufer, welche den Zellen oder ihren Anastomosen entspringen, erkennen und teilweise auch ihr direkter Zusammenhang mit dem äußeren subcuticularen Protoplasmanetz zweifellos feststellen.

Bevor ich zu den Befunden, welche ich an dem Verdauungstractus machte, übergehe, muß ich noch kurz auf das Parenchym hier eingehen. Wie aus der kurzen Literaturübersicht hervorgeht, haben frühere Autoren teilweise auch bindegewebige Elemente zur Erklärung der hier zu behandelnden strittigen Verhältnisse herangezogen und

in Anspruch genommen, ohne daß man bisher — abgesehen von theoretischen Gründen — präparativ diesen Auffassungen hätte entgegengetreten können.

In Fig. 1—4 ist das Parenchym nach Präparaten eingezeichnet, welche nach der im technischen Teil angeführten Bindegewebsfärbung hergestellt wurden. Man sieht ein nach der Oberfläche hin an Dichtigkeit bedeutend zunehmendes Maschenwerk von Balken und lamellosen Bälkchen, welche von Stelle zu Stelle relativ sparsam zerstreute Kerne in sich oder ihren gemeinsamen Kreuzungspunkten aufnehmen. Die Kerne sind länglich oval und lassen einen deutlichen meist zentral gelegenen Nucleolus und einige Chromatinkörnchen, welche um das Kernkörperchen unregelmäßig angeordnet sind, erkennen. Das Netzwerk des Parenchyms legt sich den beschriebenen Zellen, welche sich unter den Muskelsystemen des Hautmuskelschlauchs mit ihren Fortsätzen ausbreiten, innig an, so daß, wie das allgemein auch bei den Muskeln und sämtlichen eingelagerten Organen der Fall ist, diese Zellen in eine dünne Schicht parenchymatöser Grundsubstanz eingebettet sind. Ebenso werden auch die Anastomosen und Zellfortsätze von dem Parenchym umhüllt, letztere bis zu ihren Ansatzstellen an der äußersten Grenzschicht begleitet. Unter dieser Grenzschicht nimmt das Parenchym bei Verlust seiner maschigen Beschaffenheit einen strukturlosen Bau an und bildet die Basalmembran. Bei der Bindegewebsfärbung tritt die Basalmembran als besondere Schicht mit der intensiven Färbung des Parenchyms hervor (Fig. 1). Sie wird von den feinen Fortsätzen der Zellen, welche an die Cuticula herantreten, durchbrochen.

Kehren wir zu diesen Zellen zurück. Wie schon erwähnt, geben Thioninpräparate auch über die Beschaffenheit der Saugnäpfe und des Darmes weitere Aufschlüsse.

Wie bekannt, setzt sich die allgemeine Körperbedeckung der Trematoden auf die Höhlung der Saugnäpfe kontinuierlich fort. Dementsprechend muß man die beschriebenen Zellen mit ihren Ausläufern und Anastomosen, wenn dieselben, was von vornherein ihrer Lage an der Oberfläche des Tierkörpers nach plausibel erscheint, an die umkleidenden Hüllen gebunden sind, auch in den Saugnäpfen erwarten.

Zwischen den stark ausgebildeten Radiärmuskeln und in das enge Maschenwerk der parenchymatösen Grundsubstanz eingebettet, finden sich Zellen und Zellkomplexe in den Saugnäpfen, welche auf die Thioninmethode ebenso wie die submuskulären Zellen der

Körperoberfläche reagieren und sich intensiv färben. Die Kerne zeigen dieselbe körnige Struktur ohne ein Kernkörperchen deutlich hervortreten zu lassen. Auch die für die Zellen der Oberfläche charakteristischen Fortsätze mit ihren komplizierten größeren und feineren Anastomosen wiederholen sich, hier zwar mehr im Raum des dicken becherförmigen Saugnapfs, als wie bei jenen in der der Körperbedeckung parallelen Fläche. In gut median orientierten Schnitten sind weiterhin auch die Endfortsätze der weitverzweigten Zellausläufer zu demonstrieren, welche durch die Längs- und Zirkulärmuskeln des Mundsaugnapfs hindurchtreten und mit der äußersten Körperschicht, der Cuticula, in unmittelbare Verbindung treten. Die protoplasmatischen Fortsätze, welche von den Zellen oder den von ihnen gebildeten Anastomosen an die Cuticula herantreten, erscheinen in den Saugnäpfen bedeutend länger als an der Körperwandung, eine Erscheinung, welche sich auf die größere Entfernung der Zellzentren von der Oberfläche zurückführen läßt. In Fig. 5 ist ein Teil eines Sagittalschnitts durch die dorsale Lippe des Kopfsaugnapfs von *Distomum lanceolatum* wiedergegeben, und in Fig. 6 ein solcher der ventralen Kopfsaugnapfregion. Ein Übersichtsbild des ganzen vorderen Saugnapfs zeigt Fig. 7. An diesen Präparaten läßt sich ebenfalls und fast noch deutlicher als an der Oberfläche die kegelförmige Verdickung der Endfortsätze feststellen, mit denen die Ausläufer auf der Cuticula stumpf aufsitzen. Wenn in den Saugnäpfen — der Bauchsaugnapf zeigt dieselben Eigentümlichkeiten — die Verbindungsfortsätze zwischen Zellkörper und Cuticula seltener zu sein scheinen, als an der Körperoberfläche, so liegt der Grund darin, daß in einem Schnitt nur diejenigen Fortsätze bis zur Cuticula hin verfolgbar sind, welche in ihrer ganzen Länge in den Schnitt fallen, was bei der verhältnismäßig großen Entfernung von Zelle und Cuticula relativ selten gelingt.

Im Gegensatz zu den Zellfortsätzen der Körperoberfläche zeigen diejenigen der Saugnäpfe im allgemeinen auch eine Verästelung und Anastomosenbildung nach der der Cuticula entgegengesetzten Seite, der bindegewebigen äußeren Hülle des Saugnapfes, hin. Die verzweigten Fortsätze erreichen aber die dichtere parenchymatische Gewebslage nicht, sondern hören eine Strecke weit vor dieser auf.

Neben diesen Zellen, welche mit ihren Anastomosen und Fortsätzen mit parenchymatischer Grundsubstanz umkleidet sind, finden sich, ebenfalls zwischen den Radiärmuskeln gelegen, die für das Parenchym typischen ovalen Kerne mit Kernkörperchen und die sich

durch ihre Größe und durch die schaumige Beschaffenheit ihres Protoplasmas kennzeichnenden Myoblasten¹ der Saugnapfmuskulatur.

Bei der Besprechung der Körperoberfläche und der Saugnäpfe bleibt noch einer Region Erwähnung zu tun, welche sich kranzförmig um den Mundsaugnapf — in weniger hohem Maße um den Bauchsaugnapf — herumlegt. Die parenchymatische Gewebshülle, welche den Mundsaugnapf von dem Maschenwerk der Grundsubstanz abschließt, kommt hier den muskulösen Elementen des Hautmuskelschlauchs am vorderen Ende des Saugnapfes so nahe, daß kein Raum mehr für die submuskulären Zellen bleibt (Fig. 7). Da die in dem Saugnapf gelegenen Zellen nur mit der Cuticula der Saugnäpfe in Verbindung tritt, so sieht man, daß die Zellen der Körperoberfläche, welche am weitesten nach vorn liegen, mit langen und starken Ausläufern versehen sind, welche nach vorn in die zellenlose Region eindringen, um dort mit der Cuticula in Verbindung zu treten.

Was nun den Pharynx von *Distomum lanceolatum* anbelangt, so treffen wir hier ebenfalls auf eine homogene, strukturlose Schicht, welche als innere Auskleidung der Cuticula der Oberfläche und der Saugnäpfe vollständig gleichkommt. Es mußte zuerst befremden, daß der Pharynx neben der Radiärmuskulatur, welche in ihrer Bündelform der einzelnen Muskelzüge von der des Mundsaugnapfes stark abweicht (Fig. 17), und neben den Myoblasten keine Zellen aufweist, welche den an der Oberfläche und in den Saugnäpfen gefundenen gleichzustellen sind. Daß das Parenchym im Pharynx stark zurücktritt, wie schon BRAUN (9, S. 665) angibt, läßt sich für *Distomum lanceolatum* bestätigen.

¹ In früheren Berichten ist bei vielen Autoren von »großen Zellen« eine Beschreibung gegeben, und ihre häufig wechselnde Gestalt hat zu den verschiedensten Auffassungen Anlaß gegeben. LOOS (32) bringt sie mit dem Parenchym in Verbindung (vgl. 29) und WALTER (55) setzt sie mit den Subcuticularzellen in genetischen Zusammenhang. Er hält sie durch ihre »Gestaltmannigfaltigkeit« irrtümlich nicht für »Gebilde dauernder Art«, sondern für »Übergangsstadien«, eine Auffassung, welche auch LEUCKART vertritt. SCHWARZE (47) berichtet von »Blasenzellen«. SCHUBERG (45) hält sie für »periphere Ganglienzellen« (S. 170). Wie weit die Autoren sich über diese Zellen unklar waren, erhellt die Arbeit von VILLOT (53), welcher sie als Querschnitte von Gefäßen auffaßt. BETTENDORF (2) hat dann endgültig ihre Beziehungen zu den kontraktilen Faserzügen nachgewiesen und sie für Myoblasten erklärt. »Die großen Zellen sind die zu den Muskelfasern gehörigen Protoplasmakörper« (S. 324). Mit Hilfe der üblichen Methylenblaumethode *intra vitam* läßt sich diese Auffassung, wie ich selbst häufig Gelegenheit hatte zu beobachten, eklatant beweisen.

Mit Hilfe gut orientierter Schnittserien läßt sich nachweisen, daß der Pharynx dieser Zellen nicht entbehrt.

Die zum Pharynx gehörigen Zellen, welche mit dessen innerster, ihn auskleidenden cuticularer Schicht in Verbindung stehen, liegen nicht in dem Pharynx selbst, sondern sie sind mit ihren Körpern zwischen Pharynx und Kopfsaugnapf in die Maschen des Parenchyms eingelagert. Neben den für diese Zellart typischen Kernen zeigt der Zellkörper einige kürzere und längere Fortsätze; die kürzeren liegen in den Grundgewebsslammellen, während ein — oder mehrere — Fortsätze sich lang ausziehen und zwischen Pharynx und Saugnapf sich hindurchziehen, um am vorderen Ende des Pharynx an die cuticulare Auskleidung desselben heranzutreten (Fig. 7 und 8). Die Verbindung dieser Fortsätze mit der Cuticula wird auch hier mit einer kegelförmigen Anschwellung ersterer hergestellt. In Fig. 8 ist ein Schnitt teilweise wiedergegeben, der den Übergang des Saugnapfes in den Pharynx teilweise tangential getroffen hat. Während die beschriebenen Zellen des Saugnapfes im Grunde desselben mit ihren Ausläufern und Verästelungen angeschnitten sind, liegt eine der pharyngealen Zellen links unter dem Saugnapf. Der Fortsatz schiebt sich zwischen Saugnapf und Pharynx hindurch und reicht bis zu der stark tangential getroffenen Cuticula, welche die schon für die allgemeine Körperbedeckung näher beschriebene netzartige Struktur an ihrer Basis aufweist.

Die pharyngealen Zellen liegen immer nach vorn, dem Saugnapf zugewandt. Hinter dem Pharynx habe ich dieselben niemals beobachtet.

Wenn nicht die elektive Thioninmethode zur Genüge beweisen würde, daß wir es hier mit den entsprechenden Gebilden zu tun haben, wie wir sie schon an der Körperoberfläche fanden, so würden, neben dem charakteristischen Verhalten der Zellen selbst, diese feinen Details, welche nur mit starken Systemen deutlich sichtbar gemacht werden können, den Beweis vollends erbringen. Fig. 8 zeigt gleichzeitig, daß das äußerste feine Protoplasmanetz unter der Cuticula, ebenso wie diese selbst, sich unverändert vom Saugnapf in den Pharynx fortsetzt.

Die eigentümliche Lage der pharyngealen Zellen läßt sich bei Untersuchungen an ausgewachsenen Exemplaren nicht ohne weiteres erklären. Die geringe Ausbildung des Parenchyms in dem Pharynx läßt denselben als ein nahezu rein muskulöses Organ erscheinen, dessen Entwicklung vielleicht an der Verschiebung und Verlagerung der Zellen aktiven Anteil nimmt.

Die Lage der pharyngealen Zellen läßt sich verstehen, wenn man eine Anlage von Muskelsystemen in jugendlichen Stadien annimmt, welche sich um den vorderen Abschnitt des Darmes gruppieren; durch starkes Wachstum gelegentlich der weiteren Entwicklung des Tieres und durch die Entfaltung der pharyngealen Muskulatur könnten sehr wohl die zuerst, nach Art derjenigen der Körperoberfläche, in der Nähe der inneren pharyngealen Auskleidung gelegenen Zellen sukzessive verdrängt und an ihren definitiven Platz zwischen Pharynx und Saugnapf verlagert worden sein. Ähnlichen, wenn auch weniger komplizierten, Verhältnissen begegneten wir an der Körperoberfläche, dort wo der Saugnapf zu nahe dem Hautmuskelschlauch sich nähert, um genug Platz für die submuskulären Zellen zu lassen. Wenn auch hier rein topographische Verhältnisse maßgebend sein mögen, so läßt sich doch dieselbe Erscheinung feststellen, daß die Fortsätze sich lang ausziehen und mit der Cuticula in relativ häufiger Verbindung bleiben.

Verfolgt man den Darmkanal von dem Pharynx abwärts, so treten unter der Auskleidung des Oesophagus, welche der äußersten Schicht des Saugnapfes und des Pharynx vollständig ähnlich ist, einzelne Zellen auf, die hier ebenso mit ihren Zellkörpern im Parenchym eingebettet liegen, wie die Zellen der äußeren Körperoberfläche. Ebenso wie diese entsenden die neben dem Oesophagus gelegenen Zellen protoplasmatische Ausläufer, welche zwar bedeutend kürzer sind als die der bis jetzt beschriebenen Zellen, aber gleichfalls teilweise anastomosieren, teilweise an die innere Darmwand herantreten. Die innere Auskleidung des Oesophagus ist von einer Substanzlage gebildet, die dieselbe homogene Beschaffenheit wie die der Anfangsabschnitte des Verdauungstractus aufweist. Weiter nach hinten bleiben die Verhältnisse bis zu dem Anfangsstücke der paarigen Darmschenkel dieselben. In Fig. 7 ist der Oesophagus längs getroffen und die stark tingierten Zellen heben sich mit ihren Ausläufern scharf von dem Parenchym ab. Fig. 10 bringt dann eine Abbildung eines Querschnitts von *Distomum lanceolatum*, welcher die Teilungsregion des Darmes von rechts nach links längs getroffen hat. Die folgenden tiefergelegenen Querschnitte der einzelnen Darmschenkel zeigen zuerst noch eine kurze Strecke weit — Fig. 11 — dieselben Verhältnisse wie der unpaare Anfangsdarm, dann aber vollzieht sich sehr bald eine Änderung, indem die vorher im Parenchym gelegenen Zellen sich unter Verlust ihrer Fortsätze dem Darmlumen nähern und mit ihrem Protoplasma der Darmauskleidung anlegen und sie umgreifen

(Fig. 12). Gemeinsam mit dieser Erscheinung verliert die innere, bis dahin strukturlose Schicht, welche an das Darmlumen grenzt, ihre homogene Beschaffenheit und zeigt einen feinen sehr dichten Stäbchenbesatz, welcher die ganze Darmwand besetzt und das Lumen bedeutend einengt (Fig. 12 und 13).

Die Querwülste des unpaaren Darmabschnitts, sowie die Längswülste der paarigen Darmschenkel (Fig. 7, 10—13) sind zum größten Teil auf Kontraktionen zurückzuführen, welche infolge der Konservierung eingetreten sind, bei der großen Beweglichkeit des Tieres aber auch häufig im Leben eintreten.

Außer der Körperoberfläche und dem Darmtractus finden sich die mit der Thioninfärbung elektiv gefärbten Zellen auch an den andern Stellen, an welchen die äußeren Schichten in das Innere des Tieres einbiegen.

Es ist hier zuerst der Exkretionsporus und die Blase zu nennen. An der Öffnung biegt, wie auf dünnen Schnitten leicht zu demonstrieren ist, die äußere homogene cuticulare Schicht um und zieht sich eine Strecke weit in die Exkretionsblase hinein, wo sie dann von den ungefärbt bleibenden Wandungen des Exkretionssystems abgelöst wird. Neben den von der cuticulaähnlichen Schicht ausgekleideten Teilen der Exkretionsblase liegen Zellen, die denen der Oberfläche durchaus gleichen. Dieselben Verhältnisse findet man auf Schnitten durch die Vagina, von welcher in Fig. 14 und 15 Quer- und Längsschnitte abgebildet sind. Die Zellen haben hier die langen Fortsätze allerdings mehr oder weniger eingebüßt, zeigen aber die allgemein zu konstatierenden Anastomosen und Fortsätze nach der Oberfläche, oder in diesem Falle, der Auskleidung des Lumens hin. Nur im Vas efferens treten, wie in den tieferen Abschnitten des Darmes, die Zellen an die Oberfläche und liegen hier in einreihiger Schicht in direkter Berührung mit der Höhlung des Samenleiters. Auf der Außenseite zeigen sie einen zottenartigen Besatz, der vielleicht auf eine besondere Beschaffenheit der Gefäßwand im Leben des Tieres zurückzuführen ist.

Bevor ich auf die Beurteilung dieser Zellgruppe eingehe, sei noch auf Befunde an einigen andern Distomeen hingewiesen, welche dieselben oder ganz ähnliche Resultate wie *Distomum lanceolatum* liefern. Fig. 19 zeigt einen Teil eines Längsschnitts von *Distomum isostomum*, welches ich in *Astacus leptodactylus* fand. Ein flüchtiger Vergleich mit Fig. 1 und 2 wird sofort die Vorstellung erwecken, daß wir es hier mit homologen Gebilden zu tun haben.

Die Merkmale der Kerne, die Protoplasmafortsätze und ihre gröberen und feineren Anastomosen, die Ausläufer nach der Oberfläche hin, welche teils von den Zellkörpern, teils von den Anastomosen ausgehen, alles kehrt bei *Distomum isostomum* wieder. Andererseits sind auch Unterschiede zwischen den Zellen beider Formen zu bemerken, die aber erst in zweiter Linie bemerkenswert erscheinen. So sind die Protoplasmaengen, welche um die Kerne der Zellen gruppiert sind, bei *Distomum lanceolatum* geringer als bei *Distomum isostomum*, und ersteres zeichnet sich durch die auffallend starke Verästelung der Zellfortsätze und deren häufige Anastomosenbildung aus. *Distomum isostomum* dagegen weist nur wenige Protoplasmaausläufer der spezifisch gefärbten Zellen auf, welche, sich einigemal nur teilend und mit denen benachbarter Zellen verschmelzend, die relativ schwach ausgebildeten Muskelsysteme durchbrechen und an die äußere cuticulare Grenzschicht herantreten.

Ein anderer Typus der Subcuticularzellen findet sich bei *Amphistomum conicum* (Fig. 20). Die Zellen sind hier zu größeren und kleineren Gruppen und Bündeln zusammen in die Grundsubstanz verpackt und gleichen auf den ersten Blick Drüsenzellen. Wie aus der Abbildung ersichtlich, ziehen von den Zellkomplexen lange, teilweise recht derbe Stränge nach außen, durchsetzen die Diagonal-, Längs- und Ringmuskulatur und treten an die äußere cuticulare Schicht heran. Die Stränge teilen sich häufig in mehrere feinere Protoplasmazüge, von denen jeder für sich die äußerste subcuticulare Gewebslage bis zur Verbindung mit der Cuticula durchsetzt. Anastomosen dieser Fortsätze der Zellkomplexe fehlen im Gegensatz zu den bei *Distomum lanceolatum* und *isostomum* gefundenen Verhältnissen bei *Amphistomum* ganz. Auch ließen sich Vereinigungen der einzelnen Zellkörper im Innern der Zellkomplexe, wo die einzelnen Zellen deutliche Zellgrenzen zeigen, nicht auffinden. Die Fortsätze zeigen eine feine längsgestreifte Struktur, ihre Verzweigung scheint auf einer einfachen Zersplitterung des ursprünglichen Stammes zu beruhen, indem ein Teil des faserartigen Fortsatzes sich von dem andern trennt und beide getrennt nach außen ziehen. Die einzelnen Stränge scheinen auch nach der letzten Teilung bei stärksten Vergrößerungen aus einer Reihe einzelner nebeneinander verlaufender fadenartiger Gebilde zu bestehen. Protoplasmaansammlungen, wie sie die Fortsätze von *Distomum lanceolatum* und *isostomum* aufweisen, fehlen ganz; ebenso lassen die Fortsätze bei *Amphistomum conicum* die feinkörnige Struktur vermissen.

Die Cuticula besitzt an ihrer inneren Umgrenzung zahlreiche kleine kegelartige Erhöhungen, an deren Spitze je ein Fortsatz der subcuticularen Zellkomplexe sich anheftet. Sie zeigt ferner auf gut radiär orientierten Schnitten eine feine radiäre Streifung, deren einzelne fein punktierte Querstriche sich in den kegelartigen stumpfen Zapfen der inneren Cuticularseite einander nähern und sich an deren Spitze vereinen, um augenscheinlich in die Fortsätze der subcuticularen Zellhaufen überzugehen. Die cuticulare Querstreifung ist in den unteren Lagen der Cuticula regelmäßig anzutreffen, sie zieht sich durch die ganze Außenschicht hindurch und verschwindet fast vollständig in der Nähe ihres äußeren scharf sich absetzenden Umrisses, der durch das ihm eigentümliche Lichtbrechungsvermögen häufig doppelt konturiert erscheint.

Distomum hepaticum (Fig. 21) schließt sich den Verhältnissen, wie sie *Amphistomum conicum* erkennen läßt, ungezwungen an. Die färbaren Subcuticularzellen liegen unter den kontraktile Fasern des Hautmuskelschlauchs, teilweise in den von den Diagonalfasern gebildeten Maschen, zu kleineren und größeren Komplexen vereinigt. Wie bei *Amphistomum*, so sind es auch hier die zahlreichen Kerne in den protoplasmatischen Körpern, welche die Zahl (3—12) der zu einem Komplex vereinigten Zellen erkennen lassen. Protoplasmatische Strukturen innerhalb dieser Komplexe, welche sich durch dunklere und hellere Färbung voneinander abheben, lassen, da Grenzen der einzelnen Zellen nicht nachzuweisen sind, die Umrisse der zu einem Komplex gehörigen Zellen andeutungsweise erkennen. Die einzelnen Zellen sind in Ausläufer ausgezogen, welche sich — vielleicht mit Ausläufern anderer Zellen desselben Komplexes verbindend — durch die Längsmuskellagen quer hindurchziehen. In der Region der Ringmuskeln teilen sich die Ausläufer einige wenige Male gabelförmig, bevor sie an die äußerste Körperschicht herantreten. Während bei *Amphistomum* die Teilung der Fortsätze aus den submuskulären Zellkomplexen einer Auffaserung derselben in die einzelnen Plasmastränge gleichzukommen schien, zeigt *Distomum hepaticum* wie die beiden vorher beschriebenen Species eine echte Teilung der Zellfortsätze.

Bei der kräftigen Entwicklung der Hautmuskulatur, wie sie *Distomum hepaticum* im Gegensatz zu andern hier beschriebenen Distomeen zeigt, ist der direkte Verlauf der Protoplasmaausläufer nach der Oberfläche hin häufig gestört, und die protoplasmatischen Fortsätze sind gezwungen, zwischen den Muskelfibrillen sich hindurchwindend nach außen zu gelangen. In der Abbildung Fig. 21 ist

dieses Verhalten in der quergetroffenen Ringmuskelschicht anzutreffen, während der Durchtritt der Fortsätze durch die längsgetroffene Längsmuskulatur auf dem scheinbar kürzesten Wege erfolgt. Auf Querschnitten läßt sich aber feststellen, daß auch innerhalb der Längsmuskeln die Fortsätze der submuskulären Zellkomplexe durch die einzelnen Muskelfasern der Längsstränge von ihrer geraden Richtung nach der Oberfläche abgeleitet werden und sich je nach den Umständen zwischen den kontraktilen Fasern hindurchwinden, um in die Region der Ringmuskeln einzudringen. Je nach der Orientierung des Schnittes wird man daher das scheinbar direkte Durchsetzen der Protoplasmaausläufer durch die Muskellagen beobachten können: auf Längsschnitten in den Längssträngen des Hautmuskelschlauchs, auf Querschnitten in der Region der Ringmuskulatur.

Soviel zu ermitteln war, kommen Anastomosen der Zellen oder Zellkomplexe bei *Distomum hepaticum* innerhalb der Ausläufer derselben nicht vor.

Außerhalb der Ringmuskellage fällt eine fast vollständig homogene Schicht, die Basalmembran, auf, welche von den Zellfortsätzen durchbrochen und von außen von der cuticularen Bekleidung des Tieres begrenzt wird. Letztere zeigt, abgesehen von den Stacheln, eine radiäre Struktur, welche nach außen von einem scharf abgesetzten Kontur umgeben wird. Nach innen sieht man an der cuticularen Körperbekleidung kleine Erhöhungen, an welchen die feinen Ausläufer der Zellkomplexe sich anheften. An Stellen, wo Stacheln in die Körperbedeckung eingelassen sind, münden die protoplasmatischen Zellfortsätze an den vorderen und hinteren Enden der Stachelbasis, das Zentrum der Stachelbasis bleibt von Anheftungspunkten der Ausläufer frei.

Die Stacheln selbst zeigen auf Längsschnitten eine spärliche aber distinkt färbare Längsstreifung, die, in ihrer Ausbildung allerdings bedeutend hinter der Radiärstreifung der cuticularen Oberflächenbekleidung zurückbleibend, in chemischer wie physikalischer Beziehung ein ähnliches Verhalten wie die Cuticula aufweist.

Nach der Beschreibung der mit Thionin sich spezifisch färbenden Zellen wird es darauf ankommen, ihren morphologischen Wert zu beurteilen, wobei im Auge behalten werden muß, daß dieselben in ihrem Vorkommen im Tierkörper ausschließlich an die Oberfläche oder die Auskleidung von Hohlräumen gebunden sind, welche mit der Oberfläche in direkter Berührung stehen.

Zieht man zuerst die Befunde an *Distomum lanceolatum* in Betracht, so wird sich die Auffassung, daß man es in den spezifisch gefärbten Zellen mit Epithelzellen zu tun hat, unschwer festhalten lassen, wenn auch ihre in die Tiefe verschobene Lage und die Anstomosenbildung ihrer Fortsätze sowie ihre feinen Ausläufer nach der Cuticula hin Eigentümlichkeiten sind, welche in solchem Maße bei keiner andern Tierklasse, selbst bei Cestoden, bisher nicht aufgefunden sind.

Ähnliche Verhältnisse, bei denen ebenfalls eine gegenseitige Verlagerung und Durchdringung von Epithelzellen und parenchymatischen Elementen stattfindet, sind bei Plathelminthen (4, 5, 16, 54, 59) bekannt. Eine Verlagerung der Epithelzellen in die Tiefe scheint bei den Hirudineen ebenfalls vorzukommen, Cestoden und Trematoden zeigen sie in weiter fortgeschrittenem Maß, bei letzteren treten dann, wie das vorliegende Beispiel zeigt, bei gewissen Arten auch protoplasmatische Brücken von Zelle zu Zelle auf.

Auch die mehr oder weniger stark ausgebildeten Fortsätze der Zellen des epithelialen Verbandes, welcher hier aufgelockert durch intercellulare Einlagerungen auf den ersten Blick nicht kontinuierlich erscheint, ist eine Erscheinung, die nicht vereinzelt dasteht. SCHUBERG (46) hat im Hodenepithel von *Hirudo* gezeigt, wie die Zellen eines einschichtigen Epithels eine kontinuierliche Formreihe von echten Epithelzellen bis zu solchen bilden, welche fast völlig den Zellen eines gallertigen Bindegewebes gleichen. Auch bei Echinodermen findet teilweise weitgehende Durchdringung von Epithel und Bindegewebe statt.

Ebenso lassen sich bei Geweben von Vertebraten Beispiele heranziehen, welche die Formveränderung der Epithelzellen und die Auflockerung ihres Verbandes dartun, obwohl die Zellen häufig den Typus eines Gallertgewebes zeigen. Ich erinnere hier an die Schmelzpulpa der Säugetiere und die Gewebsverhältnisse in der Schutzkappe des Flossenstachels von *Spinax niger* (25) und an die Hornzähne von *Myxine glutinosa*. Ferner sollen Epithelzellen in stark verästelte Zellen sich umbilden in der Nickhaut des Frosches (37) und im Follikel-epithel nicht ausgestoßener Eierstockseier zu beobachten sein¹.

Wie hier die Epithelzellen sich in ihrer Ausbildung den bindegewebigen Zellen nähern und den Charakter derselben annehmen können, so finden sich auch umgekehrt ausgesprochene Mesenchymzellen, welche ein Epithel bilden, so in den Blutgefäßen und Lymphräumen.

¹ A. v. BRUNN, Die Rückbildung nicht ausgestoßener Eierstockseier bei den Vögeln. Beiträge zur Anat. u. Embryol. Festschrift für HENLE. Bonn 1882.

Aus diesen Beispielen wird die Variationsfähigkeit der Epithelzellen sich erläutern lassen, und die Epithelzellformen, wie sie *Distomum lanceolatum* und andre zeigen, werden weniger aberrant erscheinen, wie es im ersten Augenblick erscheinen möchte.

Distomum lanceolatum zeigt die Epithelzellen submuskulär in das Bindegewebe verlagert. Die Zellen stehen mit protoplasmatischen Ausläufern, die häufig Anastomosen bilden und sich unregelmäßig verzweigen, mit der äußersten Körperschicht in Verbindung und breiten sich, ein feines Maschenwerk bildend, unter derselben aus. Die homogene, vollständig kern- und hier auch strukturlose Schicht erscheint als Produkt dieser Zellen und ist als wahre »Cuticula« aufzufassen. Durch die netzartige Ausbreitung der letzten und feinsten Protoplasmafortsätze, welche ihr unmittelbar aufliegen, steht sie in innigem Konnex mit den sie abscheidenden Zellen (vgl. auch 4, Fig. 1, 5, 6).

Die Auflockerung des epithelialen Verbandes der Zellen scheint auf den Umstand zurückzuführen zu sein, daß die Epithelzellen wahrscheinlich in einer begrenzten Zahl angelegt, bei dem weiteren Wachstum des Tieres sukzessive auseinanderrücken, wodurch bei vorheriger Bildung der Anastomosen das weite Maschenwerk der Epithelzellenausläufer in der der Oberfläche parallelen Fläche zustande kommt. Daß eine »begrenzte« Anlage von Epithelzellen keine vollständig isoliert dastehende Erscheinung ist, läßt sich an den Muskelzellen, welche ebenfalls im jugendlichen Alter angelegt, später relativ große Gebiete mit ihren kontraktiven Fasern überspannen, ohne an Zahl zuzunehmen — und wahrscheinlich auch an den Terminalzellen des Exkretionsorgans — feststellen.

Daß den Trematoden, wie noch in neuerer Zeit teilweise behauptet wird, ein Epithel vollkommen fehlt, wurde schon durch die Untersuchungen BETTENDORFS (2) widerlegt, der Sinneszellen im Hautmuskelschlauch nachwies. Ganz allgemein sind Sinneszellen bei Wirbellosen als Derivate eines Epithels aufzufassen, darum muß man aus dem Vorhandensein der Sinneszellen auch auf die Existenz eines Epithels schließen.

Selbstverständlich haben frühere Beobachter die Zellen und Zellkomplexe, welche ich als Epithelzellen anspreche, häufig beobachtet und beschrieben, aber es gelang ihnen nicht die regelmäßig vorhandenen Verbindungen mit dem subcuticularen Protoplasmanetz nachzuweisen.

Neben andern ist es besonders BRANDES (7), welcher in den subcuticularen Zellen »Hautdrüsen« sieht, deren Absonderungsprodukt die Cuticula sein soll; er nennt sie »Mutterzellen der Cuticula« (S. 563). »Mutterzellen« der Cuticula sind die Epithelzellen in gewissem Sinne nach meiner Auffassung natürlich auch, nur daß die Cuticula im Verhältnis zur Epithelzelle nicht das repräsentiert, was das Sekret der Drüsenzelle gegenüber darstellt. Den Beweis für die »Drüsen«-Natur dieser Zellen bleibt BRANDES denn auch schuldig.

Nach den vorliegenden Untersuchungen können die Subcuticularzellen als Drüsen nicht mehr in Anspruch genommen werden. Abgesehen davon, daß von früheren Autoren Ausführungsgänge mit ihren Öffnungen an der Oberfläche niemals beobachtet wurden, widersprechen die bei *Distomum lanceolatum* bis an die Cuticula und nicht durch diese hindurch zu verfolgenden Protoplasmafortsätze dieser Auffassung. Weitere unüberwindliche Schwierigkeiten dürfte den Anhängern der Drüsentheorie die verhältnismäßig große Zahl der Zellausläufer, ihre starke Verzweigung, und nicht zuletzt die beobachteten Anastomosen machen, Erscheinungen, welche mit dem bekannten histologischen Bau von Drüsen unvereinbar sind. In Drüsenzellen müßte man auch charakteristische Körner und Körnchen finden, die als Vorstufen des Sekrets zu betrachten sind. Sie fehlen in den beschriebenen Zellen der Trematoden vollständig.

Ein Vergleich der einzelnen diesbezüglichen Abbildungen mit meinen Figg. 1, 19, 20, 21 zeigt, daß unzulängliche Farbemethoden, wie sie, bevor man eine elektive Färbung kannte, angewandt wurden, die Interpretation erschweren, wenn nicht irre führen mußten.

Während die »Hautdrüsen« in solcher Ausdehnung und Verbreitung nicht bestehen, finden sich, wie auch bei *Distomum lanceolatum*, bei einigen Species dennoch Drüsen (29, 20, 57). Für *Distomum lanceolatum* erwähnt sie schon WALTER (56, S. 198) und bildet sie später (57, S. 282, Fig. 12) ab. Nach ihm münden diese Drüsen allerdings, nachdem sie die Wandung des Mundsaugnapfs durchbrochen haben, in die Höhlung desselben aus. LEUCKART (29 I, S. 470) berichtete dann diese Angabe dahin, daß die Kopfdrüse oberhalb vom Saugnapf nach außen mündet. Er sah sogar das drüsige Sekret aus den Öffnungen nach außen treten. In Fig. 17 ist ein seitlicher Schnitt dieses Drüsenkomplexes mit zur Abbildung gekommen. Es leuchtet ein, daß diese, auch als »Speicheldrüsen« oder »Kopfdrüsen« von einigen Autoren angesprochenen Komplexe

mit den irrtümlich als »Hautdrüsen« gedeuteten Epithelzellen, außer vielleicht rein genetischen Beziehungen, im ausgebildeten Tier nichts gemein haben.

Neben der Auffassung von »Hautdrüsen« vertritt eine Reihe anderer Autoren die Ansicht, daß die subcuticularen Zellkomplexe dem Parenchym angehören. So berichtet ZIEGLER (60) »von einer Reihe von Parenchymzellen unter der Muskelschicht der Körperwand«, auch LEUCKART, der in der ersten Auflage seines Parasitenwerks die Subcuticularzellen als Drüsenzellen in Anspruch nimmt, stellt sie in der zweiten Auflage den Parenchymzellen der Cercarien zur Seite und ist »geneigt«, sie »als Gebilde zu betrachten, die ihre Entwicklungsgeschichte noch nicht zum vollen Abschluß gebracht haben« (29 II., S. 188). LOOS (34) sieht in dem »subcuticularen Zellenlager« »einen integrierenden Bestandteil des Parenchyms« und »in den Zellen Parenchymzellen« (S. 131).

Ein parenchymatischer Ursprung der hier als Epithelzellen gedeuteten Zellen, läßt sich nach den angewandten elektiven Färbemethoden für Parenchym einerseits und Protoplasma andererseits von vornherein ausschalten. Außerdem verhalten sich die von mir als Epithelzellen aufgefaßten Gebilde und das sie umgebende Parenchym in ihren Eigentümlichkeiten, in Kernen und Kernkörperchen sowie in ihrem ganzen Habitus und ihrem Vermögen, die Farbflüssigkeit zurückzuhalten, so verschieden, daß man kaum über ihre histologische Verschiedenheit bei ausgewachsenen Tieren im Zweifel sein kann. Durch den Umstand, daß man bei meinen Objekten und verwandten Formen die Parenchymkerne nach vorsichtiger Anwendung der Thioninmethode immer ohne sichtbaren Protoplasmaablag findet, und es nicht gelungen ist, Ausläufer der Parenchymzellen zu finden, ist eine genetische Beziehung der Epithelzellen zu dem Parenchym unmöglich.

Am wenigsten wird sich die Auffassung der Cuticula als »metamorphosiertes Epithel«, welche nach ZIEGLER (60) Kerne und Kernreste in der oberflächlichsten »Hautschicht« (Cuticula des Verf.) behauptet, mit den hier beschriebenen Epithelzellen in Einklang bringen lassen. Bei gewöhnlichen und für den Zweck des elektiven Epithelnachweises unvorteilhaften Schnittfärbungen konnte auch ich Kerne bei *Tristomum molae* und *papillosum* auffinden, welche außerhalb der Muskellagen, und auf den ersten Blick scheinbar in der Cuticula lagen. Bei gut konserviertem und distinkt gefärbtem Material läßt sich aber feststellen, daß die Kerne nicht in der Cuticula, sondern

unter derselben zwischen der Basalmembran und den Muskelsystemen liegen. Sie sind Parenchymkerne, welche bei Formen, bei denen die Muskelsysteme von der Cuticula weiter abgerückt sind, als bei *Distomum lanceolatum*, mit der Grundsubstanz zwischen Epithelzellen und Cuticula verlagert wurden.

Das Verhalten dieser Tiere kommt dann einer Cestodarie, der *Amphilina foliacea* (16) gleich, bei welcher nicht nur Grundsubstanz zwischen die Epithelzellen und Muskelstränge einerseits und die Cuticula anderseits sich einschieben, sondern mit dem Bindegewebe sich auch Bindegewebskerne in der äußeren subcuticularen Schicht vorfinden. Naturgemäß können nur solche Arten zu dieser Täuschung Anlaß geben, bei welchen die Muskellagen so weit nach innen gerückt sind, daß eine größere parenchymatische Bindegewebszone zwischen ihnen und der Cuticula sich ausbreiten kann.

Noch in neuester Zeit haben einige Arbeiten (11, 36) die Auffassung des metamorphosierten Epithels zu stützen gesucht, und MACLEAREN hat es sogar in einer gewundenen Zusammenfassung seiner Ansichten dazu gebracht, nahezu alle verschiedenen Meinungen der früheren Autoren in der seinen zu vereinigen, ohne auch irgendwie neue Gesichtspunkte oder Zeichnungen für seine Ansicht beizubringen¹.

¹ MACLEAREN sagt: »Ich fasse die sogenannte Hautschicht der Trematoden als das Produkt eines Epithels auf, dessen äußere Zellkerne verloren gehen, während die zugehörigen Drüsenzellen, welche in das Parenchym eingesunken sind, durch ihr Sekret die Dicke der betreffenden Schicht bedingen« (S. 519). MACLEAREN gibt dann eine Zeichnung von »*Distomum spec.*« aus dem Magen von *Mustelus laevis* (Fig. 2, Querschnitt) durch die Cuticula, aus welcher einige kernähnliche Körnchen in derselben ersichtlich sind, welche in der äußersten Lage derselben zerstreut liegen, und die Reste ehemaliger Epithelzellen darstellen sollen. Nach der Oberfläche dieses Schnittes zu schließen scheint das Material, welchem dieser Schnitt entstammt, doch recht bedenklich für histologische Zwecke gewesen zu sein, wenigstens ist der in ausgebogten Kurven und überhängenden Zacken und Lappen gezeichnete äußere Kontur unverständlich, und kann nur auf künstlichem Wege oder durch Maceration des Materials hervorgerufen sein.

Der Bildungsvorgang der Cuticula oder Hautschicht ist nach MACLEAREN »wahrscheinlich« folgender: »Die Drüsenzellen der ursprünglichen Epidermis sinken durch die Basalmembran hindurch unter die Muskelschichten hinab. Das Sekret dieser Drüsenzellen, in Verbindung mit einer Abscheidung des Parenchyms, treibt die ursprüngliche Epidermis aufwärts, und letztere geht schließlich verloren. Die Absonderung kann schichtenweise erfolgen, und die innerste Schicht bildet in diesem Falle die Hautschicht des erwachsenen Tieres, während die übrigen Schichten zusammen

Als letzte Möglichkeit könnte man bei den hier in Betracht kommenden Zellen an Myoblasten denken, wie denn auch einige Autoren von »Blasenzellen unter der Cuticula berichten«.

Mit Hilfe der Methylenblaufärbung läßt sich sehr wohl feststellen, daß die Myoblasten bedeutend größer und weniger zahlreich sind als die subcuticularen Epithelzellen. Außer diesem Unterschied zeigen die Myoblasten fast keine Reaktion auf die Thioninfärbung, haben einen aus schaumartigem Protoplasma gebildeten Zellkörper mit großem, bläschenförmigem Kern. Eine Verwechslung mit Epithelzellen ist schon dadurch vollkommen ausgeschlossen, daß die Epithelzellenfortsätze nachweislich niemals mit den kontraktile Fasern des Hautmuskelschlauches und ebenso den Muskeln des Saugnapfes usw. in Verbindung treten. Ferner zeigen die Kerne, abgesehen von ihren verschiedenen Größenverhältnissen, bei Myoblasten regelmäßig einen deutlich und scharf abgesetzten Nucleolus, welcher den Epithelzellen fehlt.

Daß die verschiedenen Zellformen der Saugnapfe des Darmtractus, der Geschlechtsöffnungen und der Exkretionsblase ebenfalls Epithelzellen sind, welche der cuticularen Auskleidung folgend in das zentrale Körperparenchym verlagert sind, erscheint nach den Resultaten, welche die Untersuchung der Oberfläche ergibt, durchaus naheliegend. Die langgestreckten Fortsätze der Epithelzellen innerhalb den Saugnapfen und ihre Lage neben dem Pharynx erscheinen als sekundäre Veränderungen, welche im ersten Fall sich sehr wohl auf den von kontraktile Elementen sehr beschränkten Raum, im zweiten Fall, wie ich schon oben bemerkte, auf die Eigenartigkeit des Pharynx als muskulösen Organs zurückführen lassen. Im Oesophagus, dem Gabelteil und den oberen Anfängen des Darmes finden wir dann wieder den an der Oberfläche befindlichen ähnliche Verhältnisse. Die Fortsätze sind hier wie bei der Vagina und der Exkretionsblase weniger

mit den Resten der ursprünglichen Epidermis eine Schutzhülle um den Wurm bilden, solange er in der Cyste liegt und zurückbleiben, wenn er diese verläßt. Von den Drüsenzellen verlieren die meisten oder alle ihre Ausführungsgänge, nachdem die definitive Schicht gebildet ist« (S. 523). MACLEAREN will mit seiner Auffassung eine »Hypothese«, die BUTTEL-REEPEN (11), auf den Untersuchungen ZIEGLERS fußend, aufgestellt hatte, ergänzen. Er gibt also die hypothetische Natur seiner Meinung zu. SCHUBERG (45) schrieb schon acht Jahre vor MACLEAREN über diesen Punkt: »Die Zahl der Hypothesen, die gegenwärtig hierüber existieren, ist so vollkommen ausreichend, daß mir einstweilen kein Bedürfnis vorhanden zu sein scheint, dieselben zu vermehren« (S. 186).

lang und weniger verästelt, damit in Verbindung läßt auch die Bildung von Anastomosen nach, ohne jedoch vollständig aufzuhören. Der Unterschied in den einzelnen Zellformen erscheint verständlich, wenn man die starken Muskelsysteme beachtet, welche an der Oberfläche entlang ziehen und die Zellen zwingen, ihre Fortsätze durch die Muskellagen hindurch bis zur Cuticula zu senden. In den Saugnäpfen und am Pharynx sind die Entfernungen noch beträchtlicher, sie sind bei den andern Ausführungswegen infolge der geringen Muskulatur dagegen auf geringe Strecken reduziert.

Ferner erscheint das Verhalten der Epithelzellen an den paarigen Darmschenkeln, wo die Zellen die Ausläufer und Anastomosen einziehen und sich der stäbchenbesetzten Darmwandung anlegen, bemerkenswert. Bisher glaubte man die äußere Einstülpung des Ectoderms bis zum Pharynx oder Oesophagus annehmen zu können. Die auffallende Veränderung der Epithelzellen in den oberen Teilen der paarigen Darmschenkel scheint die Auffassung jedoch naheulegen, daß das Stomodäum bis auf den Gabeldarm und die angrenzenden Stücke der Darmschenkel sich erstreckt. Das Resultat scheint sich im wesentlichen mit demjenigen der Untersuchungen von SCHWARZE (47, S. 56 ff.) zu decken, welche er über die Entwicklung des Darmes anstellte. Er sah zuerst und in frühen Stadien den unpaaren Darmabschnitt aus einem »soliden Zapfen« von Meristemzellen sich bilden. Erst später entstehen die paarigen Darmschenkel aus Zellsträngen, welche das Lumen des Vorderdarmes sukzessive von vorn nach hinten in sich aufnehmen und so den paarigen Teil des Darmes fertig stellen. Nach seinen Darstellungen wäre also auch eine histologische Differenzierung des Vorderdarmes einerseits und der paarigen Darmschenkel andererseits begründet, wenn auch nach SCHWARZE das Vordringen des Vorderdarmes in der angegebenen Ausdehnung noch nicht anzunehmen war (vgl. auch 20, S. 445 und 43, S. 502).

Im Anschluß an *Distomum lanceolatum* muß ich hier noch etwas näher auf eine Arbeit von GRONKOWSKI (14) hinweisen, welche vor kurzem erschienen ist. Der sehr knapp gehaltene Bericht über *Distomum lanceolatum* zeigt, daß zwischen meinen Resultaten und denen von GRONKOWSKIS Widersprüche bestehen, die bei der Kürze des Autors nicht zu lösen sind. Der Bericht lautet: »Bei *Distomum lanceolatum* zeigt das versenkte Epithel einige eigenartige Abweichungen von dem Epithel der vorhin untersuchten Trematoden« (*Distomum hepaticum*, *variegatum*, *Amphistomum conicum*). »Charakteristisch ist der große Zwischenraum von einer Epithelzelle zur andern. Die

Zellen liegen meist vereinzelt, Zellkomplexe trifft man hier nie. Sie liegen dicht unter der Cuticula, welche so fein und dünn ist, daß sie sehr leicht verletzt wird. Die Zellen haben ein länglich-ovales Aussehen, ihr Fortsatz ist kurz und beim Übergang in die Basalmembran verzweigt. Große und zahlreiche Myoblasten erschweren das Auffinden der Epithelzellen, außerdem ist die Basalmembran entsprechend der feinen Struktur des Tieres, auffallend dünn« (14, Sep. S. 12). Von der äußerst feinen Verästelung der Fortsätze, ihren teilweise mächtigen Anastomosen, ihrer eigenartigen Verbindung mit der Cuticula ist nichts erwähnt, ebenso dürfte das Auffinden der Epithelzellen kaum von Myoblasten erschwert werden, da diese, wie Methylenblaufärbung *intra vitam* zeigt, unverhältnismäßig seltener vorkommen, als Epithelzellen.

Distomum isostomum reiht sich im wesentlichen, soweit die Epithelien der Körperoberfläche hier in Betracht kommen, *Distomum lanceolatum* eng an. Auf die individuellen Unterschiede untergeordneter Bedeutung ist an früherer Stelle näher eingegangen. Ob allerdings *Distomum isostomum* das feine von den Zellfortsätzen unmittelbar unter der Cuticula gebildete Plasmanetz ebenso wie *Distomum lanceolatum* aufweist, muß der Kleinheit des Objekts wegen dahingestellt bleiben. Soweit ich sehe, fehlt dasselbe dort, und die Protoplasmaausläufer sitzen der Cuticula stumpf auf. Mit dem Nachweis, daß die Fortsätze überhaupt mit der Cuticula in unmittelbarer Berührung stehen, ist auch meines Erachtens die erste Forderung, welche man an den Begriff eines Epithels knüpft, gelöst.

Übrigens hat auch WARREN (58) in neuester Zeit bei Cercarien (*Distomum cirrigerum*) unter der Oberfläche Zellen gefunden, welche schwach verästelt, ihre Fortsätze nach der Oberfläche hin entsenden. Er spricht sie, ohne allerdings auf die vorhandene Literatur und die Frage nach einem Epithel einzugehen, als Epidermalzellen an.

Nach seiner Beschreibung und den beigegebenen Zeichnungen sind — wie ein Vergleich mit meinen Abbildungen zeigt — die von ihm aufgefundenen Zellen dieselben Gebilde, welche ich an erwachsenen Tieren fand. Wenn dort die Zellen mit ihren Fortsätzen weniger kompliziert gebaut sind und primitivere Formen zeigen, als bei vollentwickelten Individuen, so liegt dieser Unterschied naturgemäß in den verschiedenen Entwicklungsstadien des Materials, welches zur Untersuchung kam. WARREN schreibt: »The outermost cells of the cercaria never form an epithelium« (im gewöhnlichen Sinn, d. Verf.), »for they are quite irregularly disposed, and are indistinguishable

from the cells below. The outermost cells, however, now fuse together, and produce a thick outer layer of substance that stains like protoplasm. The nuclei of the cells are not included in this outer layer of protoplasm lie either just on the inner side of it or are connected with it by strands of protoplasm (Fig. 14). This outer layer of modified protoplasm may be called cortex, and it is from this that the future cuticle and spinelets produced (Fig. 15). The remainder of the cortical substance (Fig. 15), after the cuticle is formed, would appear to persist as the thin layer of protoplasm which may be observed in the adult immediately below the cuticle (Fig. 16) and connected with the cortical cells by means of branching strands of protoplasm. These cortical cells are the so-called epidermal cells« (S. 286). »The cortex is produced simply by the outermost undifferentiated cells of the embryo which persist in the adult as the ‚epidermal‘ cells« (S. 297). Da WARREN die oberflächlichen Zellen »undifferentiated« antraf, so glaube ich aus diesem Befund schließen zu können, daß die Anastomosen der Epithelzellenfortsätze, wie sie *Distomum lanceolatum* und *isostomum* aufweisen, relativ frühzeitig auftreten, und in ihrem embryonalen Charakter sehr wohl von den sie umgebenden Zellen sich nur teilweise und unvollständig abheben. WARREN bleibt allerdings in der morphologischen Beurteilung dieser Zellen als »Epidermalzellen« stehen, und vereint die Existenz eines »Epithels«, da die Zellen unregelmäßig zerstreut sind, und sich von den unter ihnen liegenden Zellen nicht unterscheiden. Daß diese Kriterien aber nicht stichhaltig sind, zeigen uns die Resultate an Cestoden und Trematoden, wo allgemein die »Epithel«zellen das normale Verhalten zwischen Cuticula und Basalmembran aufgegeben haben und in die Tiefe gewandert sind, ohne jedoch des unmittelbaren Konnexes mit der Cuticula zu entbehren¹.

¹ Nachträglicher Zusatz: Nach Fertigstellung des Manuskripts bekam ich eine »vorläufige Mitteilung« von v. GRONKOWSKI (»Zur Frage des histologischen Baues der Cercarien« in: Beilagen der Sitzungsprotokolle der naturw. Gesellschaft zu Kasan Nr. 223, 1903) zur Hand, welche, in russischer Sprache verfaßt, mir durch die Freundlichkeit von Herrn W. B. v. BAEHR verständlich wird. Der Verfasser hat *Rhopalocera tardigrada* untersucht und findet im Cercarienschwanz sehr große Zellen, welche nach auswärts und oben Fortsätze bilden, die sich um so mehr spalten, je weiter die Zellen in die Tiefe rücken (vgl. seine Fig. 1). Durch den Umstand, daß der Schwanz der Cercarie erst zur Ausbildung kommt, wenn die Cercarie schon in ihrer Entwicklung vorgeschritten ist, kann man an einem Tier sowohl das in die Tiefe gesunkene Epithel als auch die allmähliche Versenkung der Epithelzellen beobachten. Man sieht hier neben in die Tiefe gesunkenen Zellen auch solche, welche im Begriff stehen ins Parenchym

Daß in der Form der Zellen und ihrer Fortsätze, sowie in der Verbindung der Protoplasmaausläufer und der Cuticula große Variationen aufzufinden sind, zeigt *Amphistomum conicum*. Nach den Untersuchungen an Cestoden zu schließen, war diese Veränderlichkeit in den einzelnen Gruppen zu erwarten. So hat *Ligula* (4) lange kolbenförmige Zellen mit langem Hals, *Trienophorus* (59) bedeutend kürzere sackartige mit einigen wenigen kurzen Fortsätzen, *Amphilina* (16) recht kompliziert geformte Epithelzellen, welche jedoch alle — wenn auch in verschiedener Form — mit der durch Parenchym von ihnen getrennten Cuticula mittels ihrer Protoplasmafäden in Verbindung stehen.

Nach den Untersuchungen von WACKE (54) sind aber auch die Verhältnisse, wie wir sie bei andern Tierklassen regelmäßig anzutreffen gewohnt sind, bei den Temnocephalen aufzufinden, welche von WACKE zu den Trematoden gerechnet werden. Er betrachtet sie als »Übergangsformen von den rhabdocölen Turbellarien zu den monogenetischen Trematoden« (S. 87). Die Epithelzellelage erscheint hier einheitlich zwischen der Cuticula einerseits und der Basalmembran andererseits, eine Verlagerung hat also noch nicht stattgefunden oder begonnen¹.

Amphistomum conicum weicht von *Distomum lanceolatum* und

gelagert zu werden und schließlich am weitesten nach hinten solche, welche noch keulenförmig der Cuticula anhaften. GRONKOWSKI glaubt in diesen Zellen die in die Tiefe gerückten Epithelzellen des ausgewachsenen Tieres aufgefunden zu haben.

¹ Auffallend erscheint in der Mitteilung WACKES die Beschreibung der Muskelfasern des Hautmuskelschlauchs und der Parenchymmuskeln. Erstere sollen »kernlose fibrilläre Schläuche« (S. 19) sein und die Parenchymmuskeln »besitzen niemals Kerne« (S. 20). Nach den Untersuchungen BETTENDORFS (2) erscheint die Behauptung kernloser Muskelfasern, wie man sich sehr leicht auch an Methylenblaufärbung anderer Trematoden *intra vitam* überzeugen kann, zum mindesten unwahrscheinlich. Die »Muskelzellen« bei Temnocephalen bildet WACKE auch ab, interpretiert sie aber als »Drüsenzellen« (vgl. Fig. 19, 21, 24 und für die Dorsoventralmuskeln Fig. 25 usw.). Die Verästelung der Protoplasmaausläufer derselben und die »völlig amöboide Form« (S. 22) der Zellen erinnert durchaus an den von BETTENDORF beschriebenen Typus von Myoblasten, welchen ich bei *Amphilina* nur wenig modifiziert wiederfand (16). Wenn WACKE die »Drüsenzellen« auch im Pharynx (Fig. 33), am Cirrus (Fig. 55), im Saugnapf (Fig. 32) und an dem Genitalporus (Fig. 51) wiederfand, so sind das Stellen, an denen die Muskulatur besonders stark ausgebildet ist. Gerade mit diesem Befund, der durchaus für die Auffassung von Myoblasten spricht, bleibt auch die physiologische Seite dieser »Drüsenzellen« unvereinbar, deren Sekret (S. 23) »offenbar zur Anheftung der Tierchen« dienen soll.

isostomum nicht unbedeutend ab, was jedoch nicht hindert, die eine Form von der andern abzuleiten oder zu ihr zurückzuführen. Die Epithelzellen liegen hier zu Komplexen vereinigt und die nahezu einheitlich erscheinenden — den Protoplasmaausläufern von *Distomum lanceolatum* und *isostomum* homologen — Plasmastränge stellen die Fortsätze der einzelnen Zellen dar. Diese Fortsätze streichen erst gemeinsam und zu Bündeln vereinigt nach der Cuticula hin, teilen sich einige wenige Male in kleinere Bündel, welche nur einigen Zellen — oder nur einer einzigen — angehören und treten nach Durchbrechung der hier mächtig ausgebildeten Basalmembran an die stumpfen kegelförmigen Erhöhungen der Cuticula. Ob hier jede Zelle nur einen Protoplasmafortsatz, welcher im gemeinsamen Strang eingeschlossen ist, oder mehrere, dann aber parallel verlaufende aussendet, muß dahingestellt bleiben, da sich diese Verhältnisse, soviel ich ermitteln konnte, durch ihre Kleinheit der Beobachtung zur Zeit entziehen. Auf alle Fälle bleibt die Ausbildung der Fortsätze hinter derjenigen der vorher beschriebenen Formen bedeutend zurück und Anastomosen der Fortsätze fehlen hier gänzlich.

Mögen die Fortsätze der Zellen aber auch unter und in sich beschaffen sein, wie es in ihrer Natur un eben liegt, das eine ist mit der Thioninmethode zweifellos zu demonstrieren, daß die Fortsätze den einzelnen Zellen der Komplexe entspringen und in einzelnen Bündeln aus ihnen heraustreten, ferner daß je ein Teil dieser Protoplasmastränge an die Erhöhungen der Cuticula herantritt. Von der Spitze dieser Kegel an lösen sich die Stränge pinselartig auf und treten in Form feiner gekörnter Fäden in die Cuticula ein. Allerdings in Einzelheiten bedeutend abweichend, zeigt *Amphistomum* dieselben Eigentümlichkeiten wie die beiden vorher besprochenen Distomeen: die in die Tiefe gerückten Epithelzellen, welche mit langen Ausläufern mit der Cuticula in engem Konnex stehen. Die Zellkomplexe, sowie die äußerst feine Struktur der Fortsätze erscheinen im Gegensatz zu den andern Distomeen als Eigentümlichkeiten, welche in zweiter Linie beachtenswert sind, besonders da in bezug auf die feinsten Details der Zellfortsätze unsre Hilfsmittel bisher unzureichend sind und die Lücke nur mit mehr oder minder subjektiver Spekulation auszufüllen ist. Die äußerst feine Verteilung der letzten peripheren Plasmafortsätze in der Cuticula bis in die Nähe ihres äußeren Umrisses scheint dagegen von mehr Interesse zu sein.

Man hat häufig von einer Radiärstreifung der Trematodencuticula berichtet, ohne greifbare Gründe für sie ins Feld führen zu können.

Auffallend blieb auch, daß die Cuticula der einen vollständig homogen, die der andern Species — ich sehe von dem Häkchenbesatz usw. ab — quergestrichelt war. An den diesbezüglichen Erklärungen für diese Erscheinung fehlt es denn auch in der Literatur nicht. Die radiären Streifen sind »Ausführungsgänge von subcuticularen Drüsen« oder sie sind, wie BRANDES (7) meint, durch die »prismatische Sekretabscheidung« veranlaßt. Bei *Amphistomum* läßt sich nachweisen, daß die Streifung auf den feinen Endigungen der Epithelzellen beruhen, welche die Cuticula radiär durchziehen. Sie sind dem protoplasmatischen Netzwerk unter der Cuticula, wie es *Distomum lanceolatum* (mit homogen erscheinender Cuticula) aufweist, homolog zu setzen.

Die Epithelzellenkomplexe hat schon BLUMBERG (6) gesehen und sie als Drüsenzellen bei *Amphistomum conicum* gedeutet, deren »Ausführgänge in gekrümmten Linien zwischen den über ihnen liegenden Hautmuskeln zur Haut hinaufziehen . . . , um auf der Oberfläche zu münden« (S. 16). In neuester Zeit hat GRONKOWSKI (14) dasselbe Tier untersucht und mit »ganzen Reihen von seinen Präparaten«¹ die Beschreibung BLUMBERGS bis auf ganz unwesentliche Details bestätigt. Gemäß seiner Auffassung, daß man es hier jedoch mit »Epithel«zellen und nicht mit Drüsen zu tun hat, läßt er die Fortsätze jedoch an der inneren Seite der Cuticula aufhören. Auch scheint er die auffallende Radiärstreifung der mächtig ausgebildeten Cuticula nicht bemerkt zu haben (vgl. Fig. 2). Die Cuticula ist nach ihm »mehr homogen« und zeigt »nicht die ausgesprochene Schichtung wie bei *Distomum hepaticum*« (14, Separat S. 11).

Bei *Distomum hepaticum* finden wir ähnliche Epithelverhältnisse, welche sich denen von *Amphistomum conicum* und den beiden andern vorher beschriebenen Distomeen ungezwungen angliedern lassen. Wie aus dem beschreibenden Teil dieser Mitteilung ersichtlich, liegen auch hier die Epithelzellen submuskulär zu Komplexen vereinigt. Sie entsenden Fortsätze, welche sich in der Region der Ringmuskellage einige wenige Male teilen und an kleine Erhöhungen der inneren Seite der Cuticula herantreten. Ohne bei *Distomum hepaticum* allerdings den direkten Beweis eines Zusammenhangs zwischen allen Querstreifen der Cuticula mit den Fortsätzen der Epithelzellen präparativ beibringen zu können, glaube ich dennoch, daß die Radiärstreifung der Cuticula — in Homologie mit *Amphistomum* — auf eine weitere fadenartige, äußerst feine, Verteilung der letzten Epithelzellenausläufer

¹ Von mir gesperrt.

zurückzuführen ist. An günstigen Stellen der Schnitte läßt sich sehr wohl feststellen, daß die Epithelzellenausläufer mit einigen letzten Fortsätzen von dem Eintrittskegel der Cuticula in äußerst feinen Strängen in die Cuticula selbst eindringen. Von einigen Querstreifen läßt sich also der epitheliale Charakter derselben direkt beobachten, wenn auch die andern Streifen sich präparativ nicht unmittelbar auf die Epithelzellenfortsätze zurückführen lassen. Ein Vergleich mit den bei *Amphistomum* angetroffenen Verhältnissen wird die Auffassung, daß die andern Querstreifen der Cuticula ebenfalls auf epithelialen Ausläufern beruhen, näher legen.

Ähnliche Zustände scheinen es auch zu sein, welche in den Stacheln die einzelnen Längsstreifen und fadenartigen Gebilde bewirken; daß die Stacheln mit Epithelzellenfortsätzen in unmittelbarer Verbindung stehen, läßt sich direkt beobachten. Ich komme auf die Cuticula und ihre Struktur sowie den Bau der Stacheln noch zurück.

Zuvor kann ich es nicht unterlassen, auf die Resultate v. GROXKOWSKIS hier noch näher einzugehen, welcher auch für *Distomum hepaticum* Angaben über die Epithelverhältnisse macht, die mit den meinen nicht übereinstimmen. Er berichtet von Zellen oder Zellkomplexen von »birnförmigem Aussehen«, »sie stehen fast in gar keinem näheren Zusammenhang mit andern, sie umgebenden Gebilden, sind somit vollkommen selbständig und entsenden Ausläufer einzig und allein zur Basalmembran, in der sie sich verästelt ausbreiten und deren Grenzen sie niemals verlassen« (S. 9). Die Ausläufer, welche in der Basalmembran »völlig selbständig zum Vorschein kommen«, stehen nach ihm »mit der Streifung der Cuticula in keinem Zusammenhang«. Die »Basalmembran ist durch einen scharfen Saum von der Cuticula getrennt, deren Streifung ein von den Ausläufern der Basalmembran verschiedenes Bild darbieten«. Die Ausläufer »gehen genau bis an die Cuticula« (S. 10). Nach seiner Zeichnung (Fig. 1) liegen die Epithelzellen in kleinen Komplexen zusammen und ihre Ausläufer zeigen eine bedeutend geringere Verästelung als ich sie sehe und sind als relativ grobe Stränge im Verhältnis zu den Zellen selbst eingezeichnet. Von der Verästelung der Ausläufer in der »Basalmembran«, welche im Bericht angeführt ist, läßt die Zeichnung Belege vermessen, vielmehr scheinen sich hier die Fortsätze zum größten Teil schon innerhalb der Längsmuskellagen zu teilen und dann auf kürzestem Wege »genau bis an die Cuticula zu gehen«.

Faßt man mit BLOCHMANN (4) die Cuticula als eine »an der

Oberfläche des Epithels liegende, von diesem erzeugte und von dem Protoplasma chemisch mehr oder weniger differente, strukturierte oder unstrukturierte Membran« (S. 4) auf, so lassen sich die Verhältnisse der hier beschriebenen Cuticularschichten der einzelnen Tiere zwanglos dieser Auffassung anreihen. Während bei *Distomum lanceolatum* und *isostomum* die Cuticula als homogene Schicht von dem peripheren subcuticularen Protoplasmanetz (*Distomum lanceolatum*), resp. von den feinen protoplasmatischen Ausläufern der Epithelzellenfortsätze, welche bis an die Cuticula herantreten (*Distomum isostomum*) gebildet wird, geht die Cuticula bei *Amphistomum conicum* und *Distomum hepaticum* aus feinsten Protoplasmasträngen hervor, welche sich nicht subcuticular ausbreiten oder enden, sondern in der von ihnen gebildeten Cuticularsubstanz, quer zur Oberfläche, eingelagert sind und die Cuticula durchsetzend eine mehr oder minder stark ausgeprägte Radiärstreifung derselben veranlassen. Auf ebensolche feinste Protoplasmaausläufer lassen sich auch die Längsstreifen der Stacheln von *Distomum hepaticum* zurückführen, welche färberisch wie das Protoplasma reagieren, wenn es mir auch nicht unzweifelhaft gelingen wollte, die Streifen der Stacheln in direkter Verbindung mit den Epithelzellenfortsätzen zu finden. Daß die Fortsätze bis an die Wülste der Stachelbasen zu beobachten sind, ist schon erwähnt.

Schon BÜTSCHLI (10) hat die Cuticula und die Stacheln von *Distomum hepaticum* gelegentlich untersucht (56, S. 89) und mit Hilfe einer Eisenhämatoxylinmethode in den unteren Teilen der Cuticula ein »radiärfaseriges« Maschengestüt aufgefunden, welches nach der Peripherie hin unregelmäßig wird. In der tieferen Hälfte der Cuticula lagern sich stark tingierte Granula in die Knotenpunkte des Gerüstwerks ein. »Da diese Knotenpunkte und daher auch die Granula wegen der fibrillären Anordnung des Maschenwerks in mehr oder weniger deutlichen Reihen hintereinander liegen, so tritt die Faserstruktur der tieferen Schichten recht deutlich hervor. Auch die Haken zeigen die Maschenstruktur sehr deutlich und zwar in ganzer Ausdehnung längsfaserig modifiziert, worauf ihre längsstreifige Beschaffenheit beruht« (S. 89). BÜTSCHLI berichtet dann weiter, daß zwischen der Ring- und Längsmuskulatur sich ein »plasmatisches Gerüstwerk« — die von mir als Epithelzellenfortsätze aufgefaßten Plasmastränge — ausbreitet. Er fährt dann fort: »Obgleich ich nicht hinreichend ermittelte, welchen zelligen Elementen dieses Gerüstwerk eigentlich zugehört, namentlich ob nicht etwa die sogenannten Drüsenzellen« (Epithelzellen nach der hier vertretenen Auffassung), »welche

so reichlich unter der Muskulatur auftreten, dazu gehören, möchte ich doch erwähnen, daß sich die faserigen Gerüstbalken der Cuticula ganz deutlich in die jenes plasmatischen Gerüsts zwischen der Muskulatur fortsetzen« (S. 90)¹. Es war nach BÜTSCHLI, wie man sieht, nur noch der Nachweis zu erbringen, daß das »protoplasmatische Gerüstwerk« als Bestandteil der submuskulären Epithelzellen anzusehen sei, wie das zweifellos aus Thioninpräparaten zu ersehen ist, um die ganze Ausdehnung der Epithelzellen bis in die Cuticula hinein bei *Distomum hepaticum* zu übersehen.

Auf die Befunde BÜTSCHLIS zurückgreifend, daß die Gerüstbälkchen der Cuticula (Thioninpräparate zeigen keine Maschen) sich ganz deutlich in das plasmatische intermuskuläre Gerüst fortsetzen, was mir mit der angeführten Färbemethode nur teilweise gelang, erscheint mir der Unterschied, welcher sich zwischen der Cuticula von *Distomum hepaticum* und *Amphistomum conicum* an meinen Präparaten (vgl. Fig. 20 und 26), soweit die Cuticula in Betracht kommt, geltend machte, hinfällig.

Nach den Untersuchungen, welche ich an den vier Vertretern der Trematoden anstellte, fällt die Tatsache auf, daß bei *Distomum lanceolatum* und *isostomum* eine homogene Cuticula und starke Verästelung der Epithelzellenausläufer mit reichlicher Anastomosenbildung, bei *Distomum hepaticum* und *Amphistomum conicum*, Epithelzellkomplexe mit etwas weniger verzweigten Fortsätzen, ohne beobachtete Anastomosenbildung, aber mit Radiärstreifung der Cuticula, welche auf feinste Ausläufer der Epithelzellen zurückzuführen sind, beobachtet wurden.

In erster Linie und allen untersuchten Formen gemeinsam ist die Versenkung der Epithelzellen beachtenswert, welche mit Ausläufern mit der cuticularen Substanz in Verbindung stehen. Ob die Zellen einzeln oder in Gruppen, oder wie bei den beiden letzten Repräsentanten zu ausgesprochenen, unter sich unabhängigen, Komplexen im Parenchym zusammengelagert werden, sind Erscheinungen untergeordneter Art. Die Anastomosen sind ontogenetisch — so sehr sie auch für die betreffenden Tiere charakteristisch sind — sekundäre Bildungen, welche erst nach oder kurz vor beendeter Versenkung der Epithelzellen in das bindegewebige Maschenwerk zur Ausbildung gelangen. Die Abscheidung der Cuticula von den Epithelzellen erfolgt auf verschiedene Weise; entweder breitet sich die subcuticulare

¹ Von mir gesperrt.

Substanz flächenhaft über einem feinen außerhalb der Basalmembran gelegenen Protoplasmanetz (*Distomum lanceolatum*) oder über den Endigungspunkten der Epithelfortsätze (*Distomum isostomum*) aus, — die Cuticula erscheint dann homogen —, oder die feinsten Ausläufer der Epithelzellen stehen quer zur Oberfläche und scheiden zwischen sich die cuticulare Masse aus — die Cuticula zeigt Querstreifung — (*Distomum hepaticum* und *Amphistomum conicum*).

Distomum lanceolatum zeigt außerdem, daß die Saugnapfe, der Pharynx mit dem unpaaren Vorderdarm bis auf die Anfangsstücke der Darmschenkel hin, sowie die Vagina und teilweise die Exkretionsblase mit Epithelien oder ihren cuticularen Produkten ausgekleidet sind, welche im wesentlichen sich nicht von den Epithelzellen der Körperoberfläche unterscheiden, sondern je nach ihrer Lage und Zugehörigkeit zu den einzelnen Organen lokalen Veränderungen unterliegen.

Die vier hier genauer untersuchten Formen zeigen ein wahres Epithel und eine echte Cuticula.

Tübingen, im Februar 1904.

Literaturverzeichnis.

1. J. ANGLAS et E. DE RIBOU COURT, Étude anatomique et histologique du *Distomum lanceolatum*. Annal. d. Sciences naturelles Zool. Bd. XV. Paris 1902.
2. H. BETTENDORF, Über Muskulatur und Sinneszellen der Trematoden. Zool. Jahrbücher. Abt. für Anat. u. Ontog. Bd. IX, Heft 3. 1897.
3. J. BIEHRINGER, Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Trematoden. Arbeiten a. d. zool.-zoot. Inst. Würzburg. Bd. VII. 1884.
4. F. BLOCHMANN, Die Epithelfrage bei Cestoden und Trematoden. Hamburg 1896.
5. — Zur Epithelfrage der Cestoden. Zool. Anz. Bd. XX. 1897.
6. C. BLUMBERG, Über den Bau des *Amphistoma conicum*. Inaug.-Dissert. Dorpat 1871.
7. G. BRANDES, Zum feineren Bau der Trematoden. Diese Zeitschr. Bd. LIII, Heft 4. 1892.
8. — Die Gattung *Gastrotylax*. Abhandl. der naturf. Gesellsch. zu Halle. Bd. XXI. 1897.
9. M. BRAUN, BRONNS Klassen und Ordnungen des Thierreichs. Bd. IV. Vermes. Abt. Trematoden. 1893.
10. O. BÜTSCHLI, Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma. Leipzig 1892.

11. H. v. BUTTEL-REEPEN, Zur Kenntnis der Gruppe des *Distomum clavatum*. Zool. Jahrbücher. Bd. XVII, Heft 2. 1902.
12. P. M. FISCHER, Über den Bau von *Opisthotrema cochleare*, ein Beitrag zur Kenntnis der Trematoden. Diese Zeitschr. Bd. XL, Heft 1. 1884.
13. S. GOTTO, Studies on the Ectoparasitic Trematodes of Japan. Journ. Coll. Sc. Imp. Univ. Japan. Bd. VIII. 1894.
14. C. v. GRONKOWSKI, Zum feineren Bau der Trematoden. Polnisches Archiv für biologische u. medizinische Wissenschaften. Bd. I. Lemberg 1902.
15. A. HECKERT, Untersuchungen über die Entwicklungs- und Lebensgeschichte des *Distomum macrostomum*. Bibliotheca zoologica. Heft 4. 1889.
16. W. HEIN, Beiträge zur Kenntnis von *Amphilina foliacea*. Diese Zeitschr. Bd. LXXVI, Heft 3. 1904.
17. S. JÄGERSKIÖLD, Über den Bau des *Osmogaster plicatus*. Kongl. Svenska Vetensk. Acad. Handl. Bd. XXIV. Nr. 7. 1891.
18. L. JAMMES, Sur la structure de l'ectoderme et du système nerveux des Plathelminthes parasites. Compt. rend. Ac. Sc. Paris. Bd. CXXI. 1895. Auszug von BRAUN in: Zool. Centralblatt. III. 1896. S. 7.
19. R. JANDER, Die Epithelverhältnisse des *Tricladenpharynx*. Zool. Jahrbücher. Abt. f. Anat. u. Ontog. Bd. X. 1897.
20. I. IJIMA, Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung von Süßwasserendocysten. Diese Zeitschr. Bd. XL, Heft 3. 1884.
21. ——— *Distoma endemicum*. Journ. Coll. Imp. Univ. Japan. Bd. I. 1886.
22. H. JUEL, Beiträge zur Anatomie der Trematodengattung *Apoblema*. Bihang till Kongl. Svenska Vetensk. Acad. Handl. Bd. XV. Nr. 6. 1889.
23. E. JOURDAN, Note sur l'anatomie du *Distomum clavatum*. Revue d. scienc. natur. Montpellier. Bd. II. 1881.
24. C. KERBERT, Beiträge zur Kenntnis der Trematoden. Archiv für mikr. Anat. Bd. XIX. 1881.
25. H. KOPPEN, Über Epithelien mit netzförmig angeordneten Zellen und über die Flossenstachel von *Spinax niger*. Zool. Jahrbücher. Abt. f. Anat. u. Ontog. Bd. XIV, Heft 3. 1901.
26. M. KOWALEVSKY, Helminthologische Studien. Anz. d. Akad. Wiss. Krakau. 1894—1898.
27. F. KÜCHENMEISTER u. F. A. ZÜRN, Die Parasiten des Menschen. 2. Aufl. Leipzig, ohne Jahreszahl (1882).
28. C. v. LEJTÉNJI, Über den Bau des *Gastrodiscus polymastos* Leuck. Abh. der SENCKENBERG. naturf. Gesellsch. Bd. XII. Frankfurt a. M. 1881.
29. R. LEUCKART, Die Parasiten des Menschen. I. Aufl. 1863. II. Aufl. 1886.
30. O. v. LINSTOW, Helminthologische Beobachtungen. Archiv für Naturgesch. Jahrg. 52. Bd. I. 1886.
31. A. LOOSS, Beiträge zur Kenntnis der Trematoden. Diese Zeitschr. Bd. XLI, Heft 3. 1885.
32. ——— Über *Amphistomum subclavatum* und seine Entwicklung. Festschrift zum 70. Geburtstag LEUCKARTS. Leipzig 1892.
33. ——— Zur Frage nach der Natur des Körperparenchyms bei den Trematoden. Bericht d. k. sächs. Gesellsch. d. Wiss. Math.-phys. Klasse. Leipzig 1893.
34. ——— Die Distomeen unserer Fische und Frösche. Bibliotheca zoologica. Heft 16. 1894.
35. E. MACÉ, Recherches anatomiques sur la grande douve du foie. Paris 1881.

36. N. MACLEAREN, Über die Haut der Trematoden. Zool. Anz. Bd. XXVI. 1903. S. 516.
37. S. MAYER, Beiträge zur Histologie und Physiologie des Epithels. Lotos, Jahrb. Naturw. Prag. 1883.
38. CH. MINOT, On *Distomum crassicolle*. Memoir. Boston soc. nat. hist. Bd. III. 1878.
39. R. MONIEZ, Description du *Distoma ingens* n. sp. et remarques sur quelques points de l'anatomie et d'histologie comparées des Trematodes. Bull. de la soc. zoolog. de France. Bd. XI. 1886.
40. F. S. MONTICELLI, Studii sui Trematodi endoparassiti. Zool. Jahrbücher. III. Supl. 1893.
41. OTTO, Beiträge zur Anatomie und Histologie der Amphistomeen. Inaug.-Dissert. Leipzig 1896.
42. J. POIRIER, Contributions à l'histoire des Trematodes. Archives de Zool. exper. et général. 2 sér. vol. III. 1885.
43. H. SCHAUINSLAND, Beiträge zur Kenntnis der Embryonalentwicklung der Trematoden. Jenaische Zeitschr. für Naturwissensch. Bd. XVI. 1883.
44. A. SCHNEIDER, Untersuchungen über Plathelminthen. 14. Bericht d. Oberhess. Gesellsch. für Natur- und Heilkunde. Gießen 1873.
45. A. SCHUBERG, Zur Histologie der Trematoden. Arbeiten a. d. zool.-zoot. Inst. Würzburg. Bd. X. 1895.
46. — Beiträge zur Histologie der männlichen Geschlechtsorgane von *Hirudo* und *Aulastomum*, nebst einigen Bemerkungen zur Epithelfrage bei den Plattwürmern. Diese Zeitschr. Bd. LXVI, Heft 1. 1899.
47. W. SCHWARZE, Die postembryonale Entwicklung der Trematoden. Diese Zeitschr. Bd. XLIII, Heft 1. 1885.
48. E. SOMMER, Die Anatomie des Leberegels *Distomum hepaticum* L. Diese Zeitschr. Bd. XXXIV, Heft 4. 1880.
49. L. STIEDA, Beiträge zur Anatomie der Plattwürmer. Archiv für Anatomie u. Physiologie. Jahrg. 1867. S. 52.
50. — Über den Bau von *Polystomum integerrimum*. Ibid. Jahrg. 1870. S. 660.
51. E. O. TASCHENBERG, Beiträge zur Kenntnis ectoparasitischer mariner Trematoden. Abhandl. d. naturforsch. Gesellschaft in Halle. Bd. XIV. 1879.
52. — Weitere Beiträge zur Kenntnis ectoparasitischer mariner Trematoden. Festschrift der naturforsch. Gesellsch. zu Halle. 1879.
53. A. VILLOT, Organisation et développement de quelques espèces des trématodes endoparasites marins. Ann. des scienc. sér. 6. Zool. Tom VIII. 1878.
54. R. WACKE, Beiträge zur Kenntnis der Temnocephalen. Fauna Chilensis. Bd. III, Heft 1. 1903.
55. E. WALTER, Untersuchungen über den Bau der Trematoden. Diese Zeitschr. Bd. LVI, Heft 2. 1893.
56. G. WALTER, Beiträge zur Anatomie und Physiologie von *Oxyuris ornata*. Diese Zeitschr. Bd. VIII, Heft 2. 1856.
57. — Beiträge zur Anatomie und Histologie einzelner Trematoden. Archiv für Naturgesch. Jahrg. 24. Bd. I. 1858.
58. E. WARREN, On the Anatomy and Development of *Distomum cirrigerum* v. B. Quart. Journ. Microsc. Science. Vol. XLVII. Part 3. London 1903.

59. E. ZERNECKE, Untersuchungen über den feineren Bau der Cestoden. Zool. Jahrbücher. Abt. f. Anat. u. Ontog. Bd. IX, Heft 1. 1895.
 60. H. E. ZIEGLER, Bucephalus und Gasterostomum. Diese Zeitschr. Bd. XXXIX, Heft 4. 1883.

Erklärung der Abbildungen.

Buchstabenerklärung.

<i>AC</i> , äußere zirkuläre Muskulatur;	<i>KD</i> , Kopfdrüse;
<i>AL</i> , äußere Längsmuskulatur;	<i>LM</i> , Längsmuskulatur;
<i>B</i> , Basalmembran;	<i>M</i> , Myoblast;
<i>BH</i> , bindegewebige Hülle;	<i>PG</i> , parenchymatische Grundsubstanz;
<i>C</i> , Cuticula;	<i>Ph</i> , Pharynx;
<i>DM</i> , Diagonalmuskulatur;	<i>PK</i> , Kerne des Parenchyms;
<i>EA</i> , Anastomosen der Epithelzellen;	<i>RA</i> , Radiärmuskulatur;
<i>EF</i> , Fortsätze der Epithelzellen;	<i>RM</i> , Ringmuskulatur;
<i>EK</i> , Kerne der Epithelzellen;	<i>S</i> , Saugnapf;
<i>EZ</i> , Epithelzellen;	<i>St</i> , Stäbchenbesatz;
<i>IC</i> , innere zirkuläre Muskulatur;	<i>Stl</i> , Stachel.
<i>IL</i> , innere Längsmuskulatur;	

Tafel XXIII—XXV.

Die Zeichnungen sind sämtlich mit Hilfe der Camera lucida entworfen (Zeichentisch in Höhe des Objektisches). Th.-Am. bedeutet: Färbung mit Thionin-Ammoniummolybdänat, Tet.-Tri.: Färbung mit Tetrabromfluorescein-Triphenilrosanilintrisulphosaurer Kalk in Pikrinsäure.

Fig. 1. *Distomum lanceolatum*. Längsschnitt. Ventrale Seite. Die Epithelzellen mit ihren Anastomosen und verästelten Fortsätzen. Letztere durchbrechen die Muskelsysteme sowie die Basalmembran und treten an die Cuticula heran. Th.-Am. ZEISS, Apochr. hom. Öl-Immers. 2 mm, Comp.-Oc. 4.

Fig. 2. *Distomum lanceolatum*. Schräger Längsschnitt, ventrale Seite. Die Anastomosen der Epithelzellenfortsätze treten mehr hervor als in Fig. 1, und die nach der Cuticula hinziehenden Zellausläufer erscheinen in schrägen Querbez. Längsschnitten. Th.-Am. ZEISS, Apochr. hom. Öl-Immers. 2 mm, Comp.-Oc. 4.

Fig. 3. *Distomum lanceolatum*. Oberflächlicher Tangentialschnitt, welcher außerhalb der Ebene, in welcher die Epithelzellkerne liegen, geführt ist. Man sieht die feine Verteilung der Epithelzellfortsätze und ihre Anastomosen, wie sie sich kurz vor dem Durchtritt durch die peripheren Muskelsysteme verhalten. Die tiefer gelegenen Längs- (Mitte) und oberflächlicheren Ringmuskeln (Seite) sind auf dem Schnitt teilweise mitgetroffen. Weiter nach außen sind die peripheren Epithelzellfortsätze als kleine unregelmäßige Punkte schräg getroffen. Th.-Am. ZEISS, Apochr. hom. Öl-Immers. 2 mm, Comp.-Oc. 4.

Fig. 4. *Distomum lanceolatum*. Oberflächlicher Tangentialschnitt, etwas tiefer wie Fig. 3 geführt. Die Region der Epithelzellkerne ist getroffen. Die Anastomosen der Fortsätze sind wie diese spärlicher und von stärkeren Proto-plasmasträngen gebildet als in Fig. 3. Th.-Am. ZEISS, Apochr. hom. Öl-Immers. 2 mm, Comp.-Oc. 4.

Fig. 5. *Distomum lanceolatum*. Sagittalschnitt durch den dorsalen Teil des Kopfsaugnapfs. Die Epithelzellen liegen zwischen den Radiärmuskeln, ihre protoplasmatischen Fortsätze sind verästelt und treten Anastomosen bildend teilweise mit der Cuticula in Verbindung. Parenchymkerne und ein Myoblast sind auf dem Schnitt sichtbar. Th.-Am. ZEISS, Apochr. hom. Öl-Immers. 2 mm, Comp.-Oc. 4.

Fig. 6. *Distomum lanceolatum*. Sagittalschnitt durch den unteren ventralen Teil des Kopfsaugnapfs. Wie Fig. 5.

Fig. 7. *Distomum lanceolatum*. Sagittalschnitt durch den Kopfsaugnapf. Übersichtsbild, die Epithelzellen der Oberfläche des Saugnapfs, des Pharynx und des unpaaren Vorderdarmes darstellend. Th.-Am. ZEISS, Apochr. 4 mm, Comp.-Oc. 4.

Fig. 8. *Distomum lanceolatum*. Teil eines Schnittes, welcher den basalen Teil des Saugnapfs und den Pharynx schräg getroffen hat. Im unteren Teil des Saugnapfs liegen die Epithelzellen mit ihren anastomosierenden Fortsätzen, während die zum Pharynx gehörigen Epithelzellen in das Parenchym zwischen Saugnapf und Pharynx verlagert, neben einigen kürzeren Fortsätzen, einen längern zwischen Saugnapf und Pharynx hindurchsenden, um mit der Cuticula des Pharynx in Verbindung zu treten. Dort, wo der Schnitt die Höhlung des Saugnapfs und des Pharynx trifft, ist die Cuticula stark tangential getroffen. Es erscheint unter ihr ein sehr feines Netzwerk von protoplasmatischen Ausläufern, welches, unmittelbar der Cuticula von innen anliegend, die letzte und feinste Verteilung der Zellfortsätze ausmacht. Th.-Am. ZEISS, Apochr. hom. Öl-Immers. 2 mm, Comp.-Oc. 6.

Fig. 9. *Distomum lanceolatum*. Ganz oberflächlich geführter Schnitt, welcher kaum mehr als die Cuticula der Ventralseite abgehoben hat, die netzartige Ausbreitung der feinen Protoplasmafortsätze der Epithelzellen darstellend. Th.-Am. ZEISS, Apochr. hom. Öl-Immers. 2 mm, Comp.-Oc. 8.

Fig. 10. *Distomum lanceolatum*. Querschnitt, welcher den Gabelteil des Darmes getroffen hat. Die cuticulare Auskleidung wird von Epithelzellen geliefert, welche im Parenchym gelegen durch Protoplasmafortsätze mit dieser in Verbindung stehen. Th.-Am. ZEISS, Apochr. hom. Öl-Immers. 2 mm, Comp.-Oc. 4.

Fig. 11. *Distomum lanceolatum*. Querschnitt durch den vordersten Teil eines Darmschenkels. 20 μ tiefer wie Fig. 10. Th.-Am. ZEISS, Apochr. hom. Öl-Immers. 2 mm, Comp.-Oc. 4.

Fig. 12. *Distomum lanceolatum*. Querschnitt durch den vorderen Teil eines Darmschenkels. 30 μ tiefer wie Fig. 11. Die Epithelzellen haben ihre Fortsätze eingezogen und sich dem Darmlumen genähert. Es tritt an Stelle der bis hierher reichenden Cuticularauskleidung ein Stäbchenbesatz auf. Th.-Am. ZEISS, Apochr. hom. Öl-Immers. 2 mm, Comp.-Oc. 4.

Fig. 13. *Distomum lanceolatum*. Querschnitt durch den vorderen Teil eines Darmschenkels. 55 μ tiefer als Fig. 12. Die Epithelzellen haben sich der Darmwandung eng angelegt und umschließen dieselbe. Th.-Am. ZEISS, Apochr. hom. Öl-Immers. 2 mm, Comp.-Oc. 4.

Fig. 14. *Distomum lanceolatum*. Längsschnitt durch die Vagina. Die Epithelzellen liegen im Parenchym und treten mit einigen Fortsätzen, welche die engen Ringmuskellagen durchbrechen, mit der Cuticula des Uterus in Verbindung. Auch hier finden sich Anastomosen der Fortsätze. Th.-Am. ZEISS, Apochr. hom. Öl-Immers. 2 mm, Comp.-Oc. 6.

Fig. 15. *Distomum lanceolatum*. Querschnitt durch die Vagina. Wie Fig. 14.

Fig. 16. *Distomum lanceolatum*. Längsschnitt durch den Samenleiter kurz vor seinem Eintritt in den Cirrusbeutel. Die Epithelzellen finden sich zu einem einschichtigen Epithel zusammen, ähnlich wie es in den tieferen Teilen des Darmes sich findet, sie besitzen hier jedoch eine kubische Gestalt und eine Cuticula kommt nicht zur Ausbildung. Th.-Am. ZEISS, Apochr. hom. Öl-Immers. 2 mm, Comp.-Oc. 4.

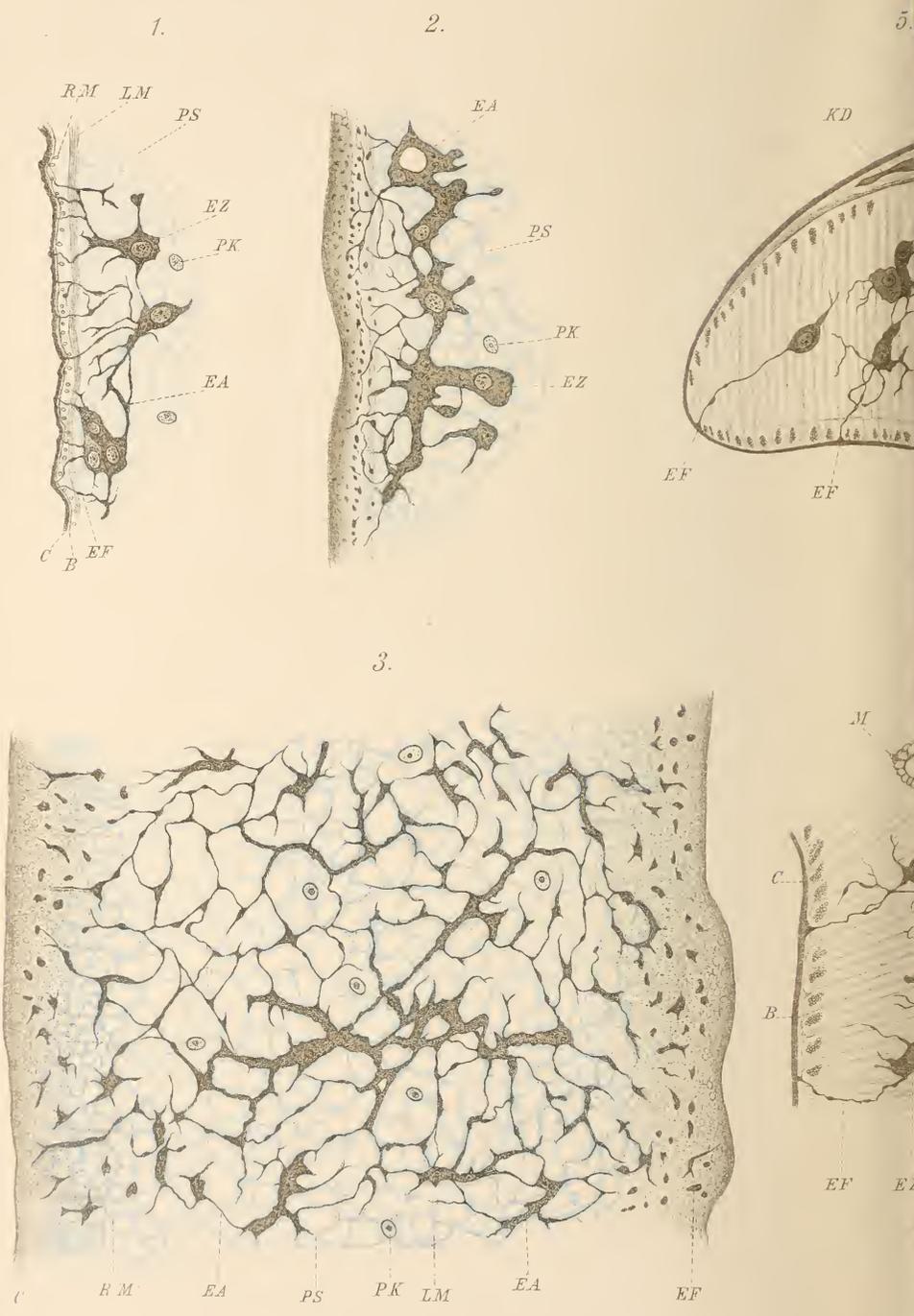
Fig. 17. *Distomum lanceolatum*. Medianer Sagittalschnitt. Die Epithelzellen treten durch die Färbung ihrer Zellkerne hervor, während das Protoplasma nur in seinen zentralen Teilen gefärbt ist. Das Bindegewebe ist mit seinen Maschen und Kernen sichtbar. Tet.-Tri. ZEISS, Apochr. 4 mm, Comp.-Oc. 4.

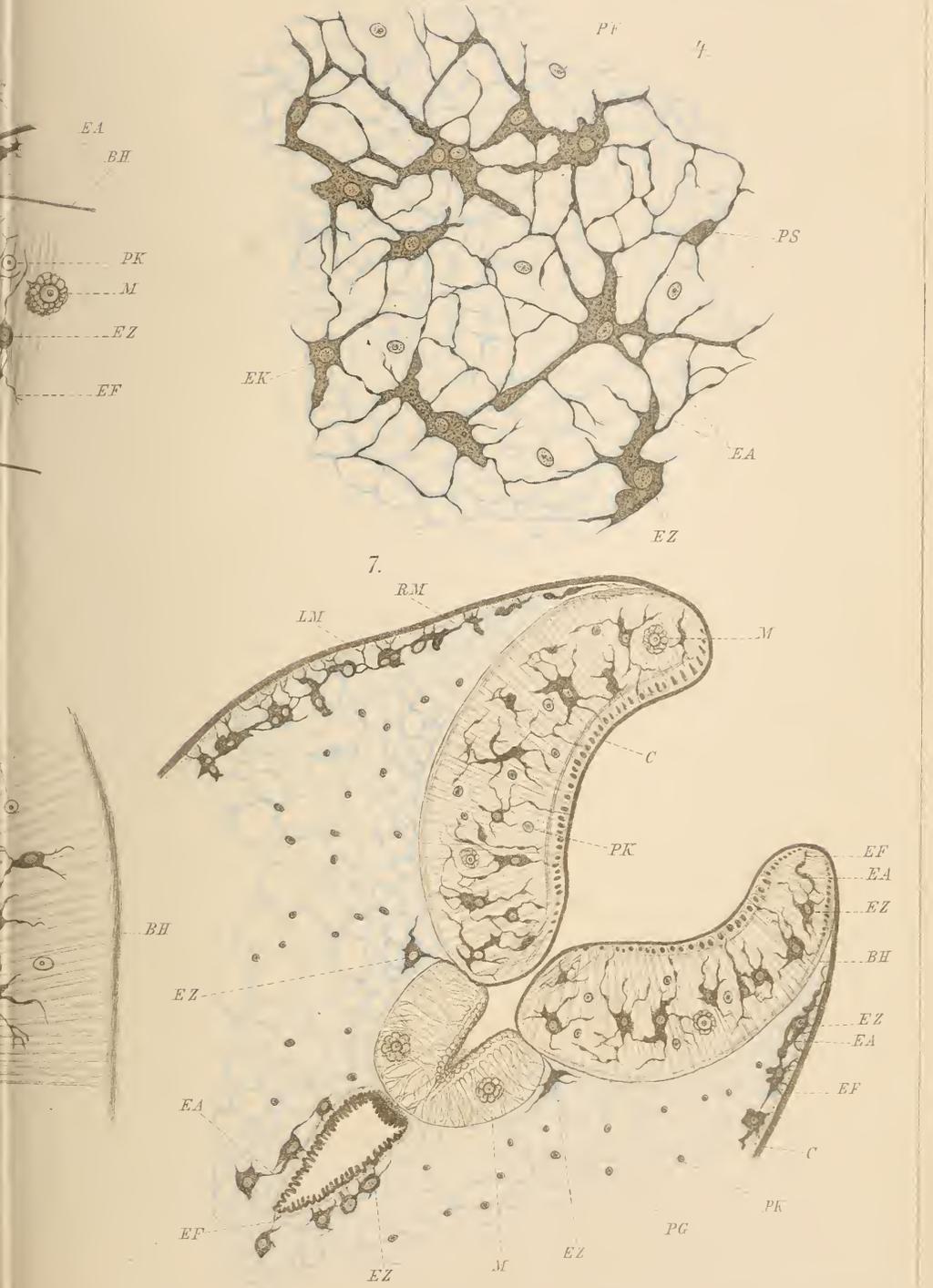
Fig. 18. *Distomum lanceolatum*. Teil eines Sagittalschnitts durch den dorsalen Teil des Kopfsaugnapfs, das parenchymatische Maschenwerk und die Muskelzüge zeigend. Tet.-Tri. ZEISS, Apochr. 2 mm, Comp.-Oc. 4.

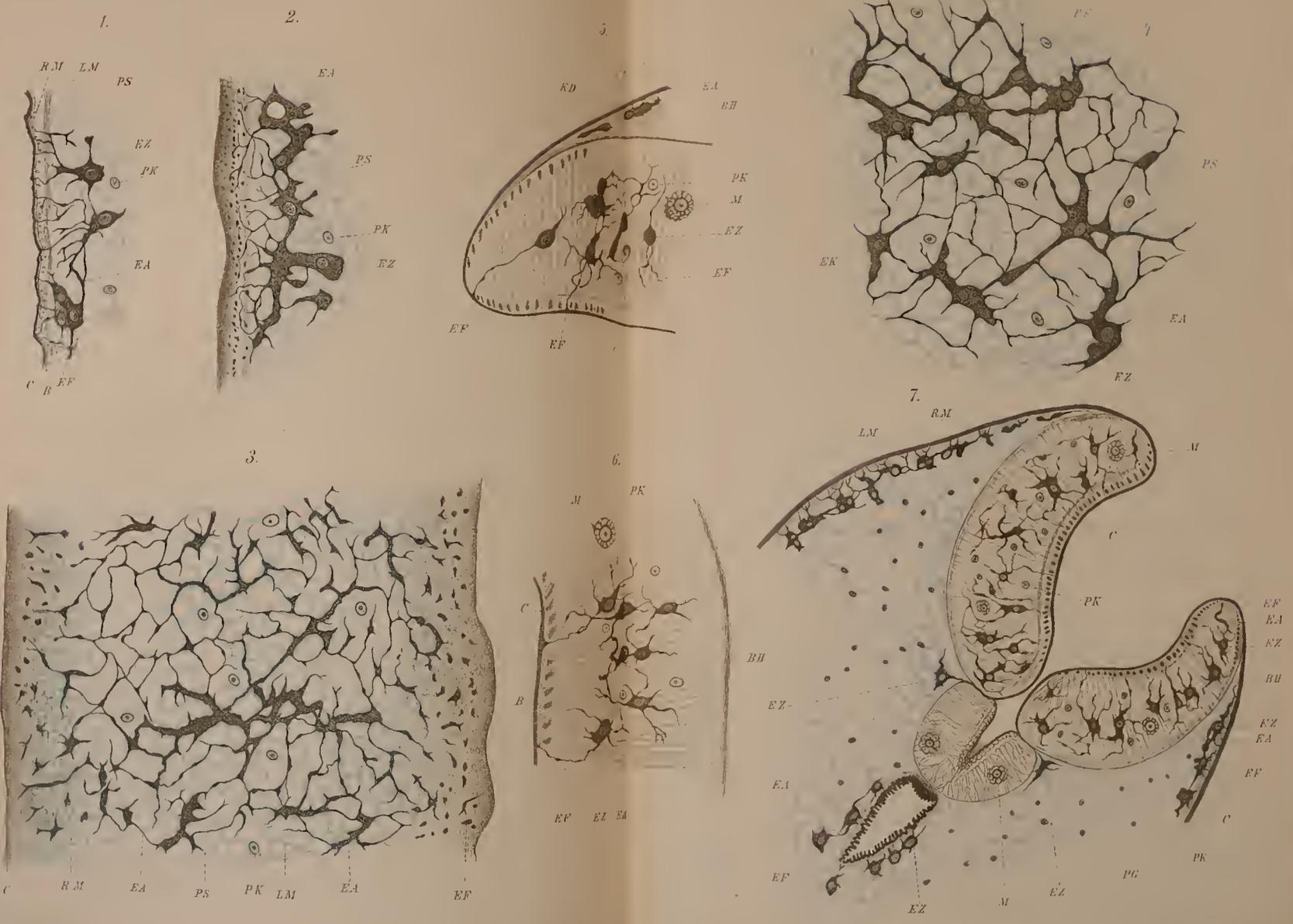
Fig. 19. *Distomum isostomum*. Längsschnitt durch die ventrale Körperoberfläche. Die Epithelzellen und ihre Ausläufer, welche einige Anastomosen bilden und nach spärlicher Teilung mit der Cuticula in Verbindung stehen. Th.-Am. ZEISS, Apochr. hom. Öl-Immers. 2 mm, Comp.-Oc. 6.

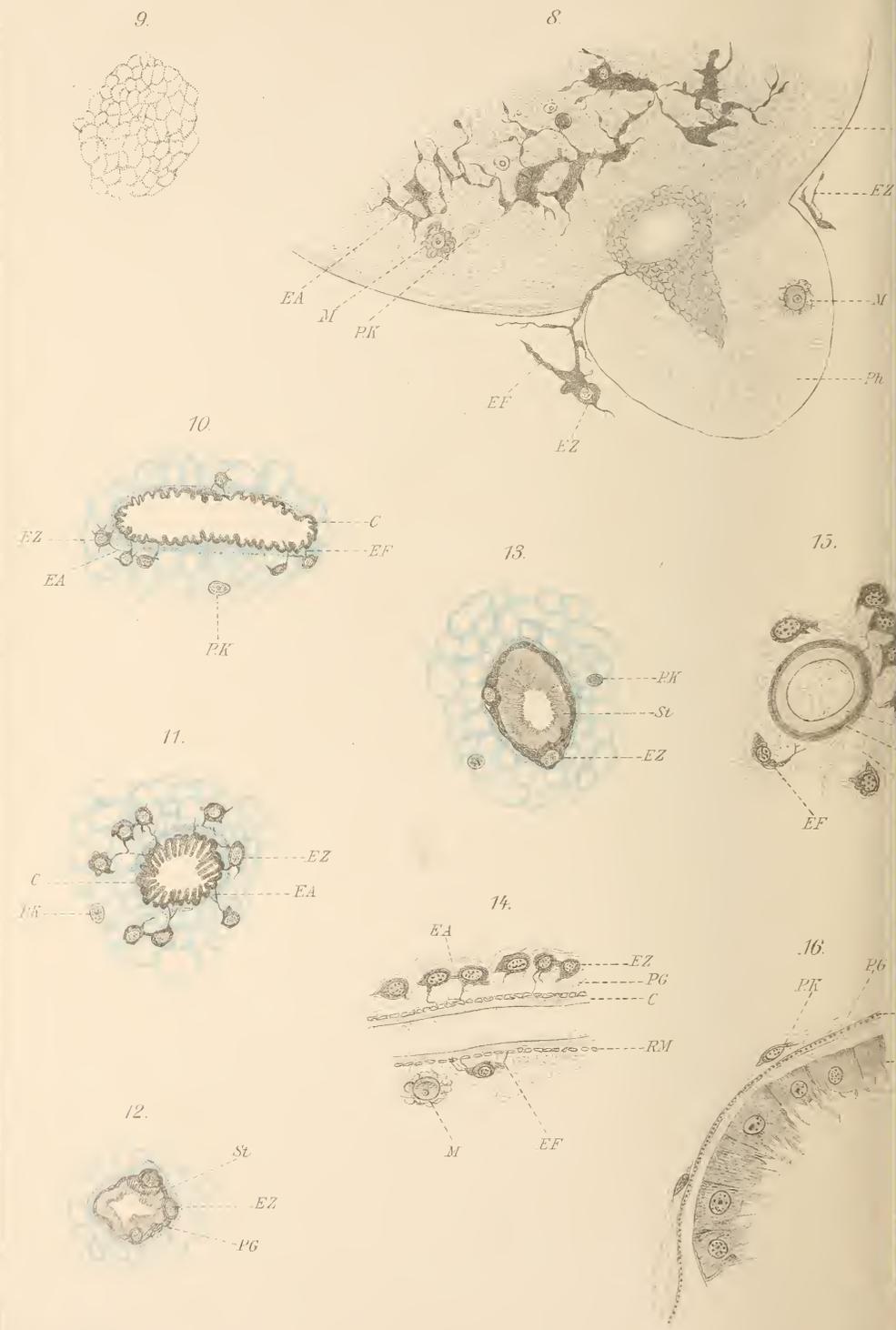
Fig. 20. *Amphistomum conicum*. Längsschnitt der ventralen Körperfläche. Die Epithelzellen liegen in Komplexen vereinigt im Parenchym. Sie entsenden gemeinsam Protoplasmastränge, welche, ohne Anastomosen zu bilden, sich teilen und an die Cuticula herantreten. Die Cuticula ist mit kegelartigen Erhöhungen an ihrer inneren Seite bedeckt, welche den Protoplasmafortsätzen als Eintrittsstellen in die Cuticula dienen. In der Cuticula teilen sich die Protoplasmafortsätze in besenartiger Form und durchsetzen dieselbe bis in die Nähe ihres äußeren Umrisses. Th.-Am. ZEISS, Apochr. hom. Öl-Immers. 2 mm, Comp.-Oc. 6.

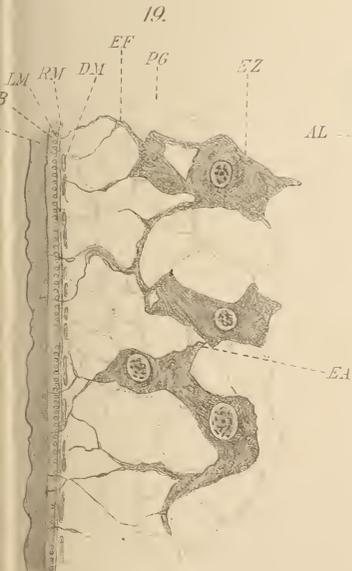
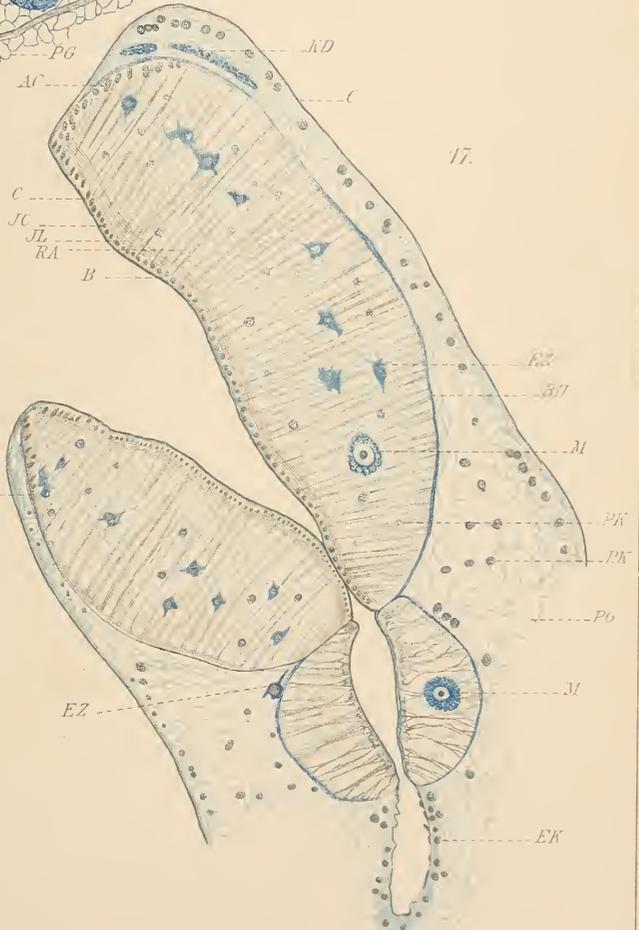
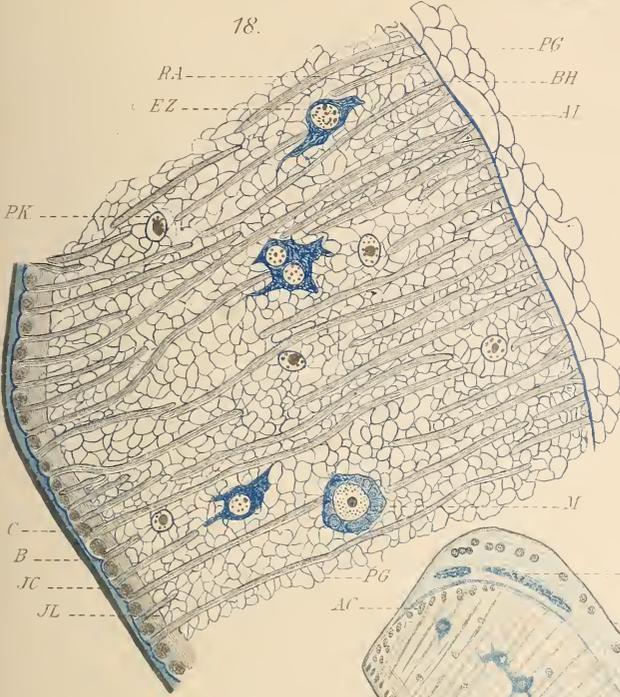
Fig. 21. *Distomum hepaticum*. Längsschnitt der ventralen Körperfläche. Die Epithelzellen liegen zu kleineren und größeren Komplexen vereinigt im Parenchym. Die Zellkomplexe entsenden Ausläufer nach der Cuticula, welche sich einigemal gabelartig teilen und mit der Cuticula in Verbindung treten. Der Stachel zeigt eine feine Längsstreifung. Th.-Am. ZEISS, Apochr. hom. Öl-Immers. 2 mm, Comp.-Oc. 6.

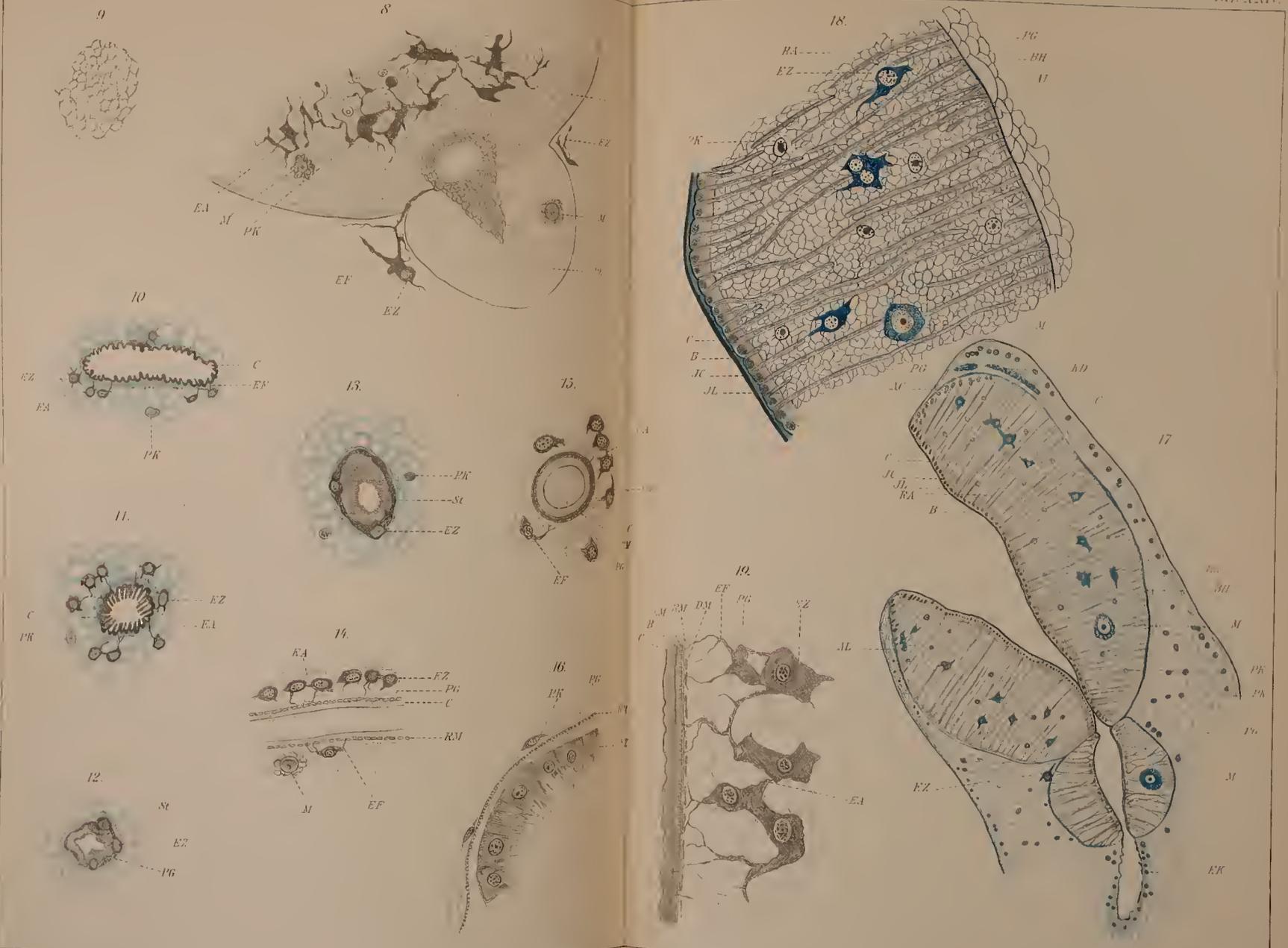




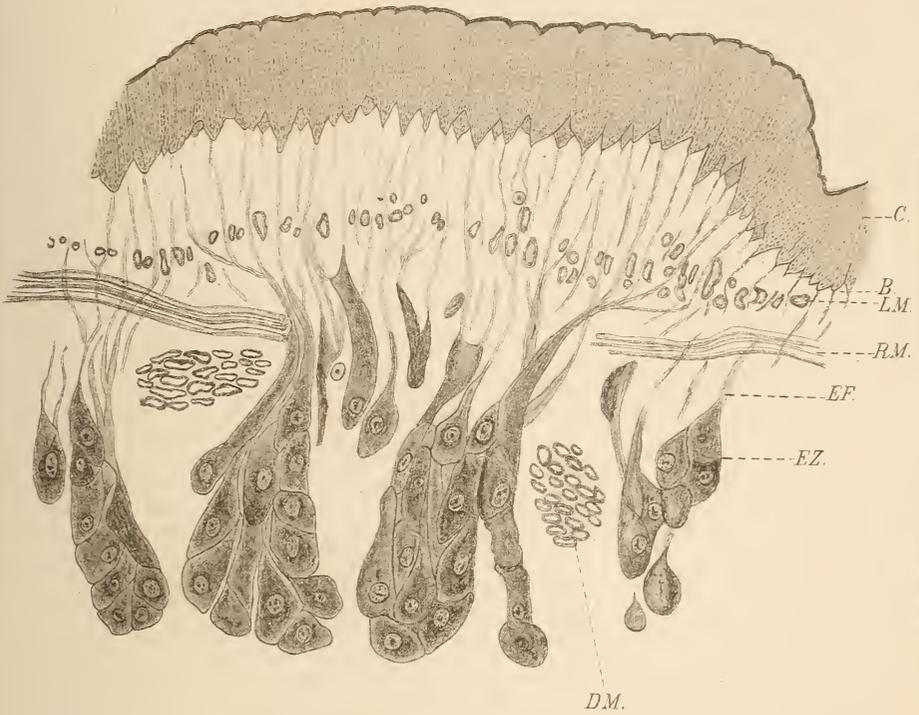








20.



21.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie](#)

Jahr/Year: 1904

Band/Volume: [77](#)

Autor(en)/Author(s): Hein Walter

Artikel/Article: [Zur Epithelfrage der Trematoden 546-585](#)