



5381.

Neue Studien über postembryonale Entwicklung und Wirtswechsel bei Bothriocephalen. II. Die Gattung *Ligula*.

Von Constantin Janicki, Chexbres (Vaud).

Nebst *Dibothriocephalus latus* beansprucht der Riemenwurm, *Ligula intestinalis* L., das meiste praktische Interesse unter den Bothriocephalen. Im geschlechtsreifen Zustande parasitiert er im Darm von Wasservögeln, welche, sei es ausschließlich, sei es teilweise, von Fischnahrung leben: *Colymbus*, *Larus*, *Ardea*, *Pelecanus*, *Mergus*, seltener *Anas*. Die zugehörige Larve schmarotzt in der Leibeshöhle von Fischen, speziell bei verschiedenen Cypriniden. Die Larve entspricht dem Plerocercoid von *D. latus*, sie ist aber dadurch ausgezeichnet, daß sie eine sehr beträchtliche Größe im Fischleibe erreicht und bereits mit den vollen Anlagen der Geschlechtsorgane versehen ist. Demgemäß erscheint der Bauch des Fisches, welcher ein ausgewachsenes Exemplar von *Ligula* beherbergt, aufgetrieben; die Fische leiden mehr oder weniger unter dem Besitz des Parasiten, welcher nach *Donnadieu* (2) zwei Jahre braucht, um zur Uebertragung reif zu werden, und, wird nicht der Bandwurm durch eine in der Nähe des Anus sich bildende Oeffnung nach außen entleert, so stirbt in der Regel der Fisch. So wurde u. a. ein massenhaftes Hinsterben von Schleien (*Tinca*) um das Jahr 1875 in den stagnierenden Gewässern bei Bresse in Frankreich beobachtet; auf Hundert Zentner von Schleien soll nach *Donnadieu* kein einziger Fisch von den Parasiten verschont gewesen sein. — Die weitgehende Entwicklung von Larven im Fischkörper bringt mit sich, daß der Parasit nach Uebertragung in den Vogel sehr rasch zur Eierproduktion schreitet und nach wenigen Tagen überhaupt durch Auflösung eingeht.

Die Frage nach der Infektion des Fisches durch die schon längst bekannten Flimmerembryonen war bis heute eine offene geblieben. Zwar hatte *Donnadieu* im Jahre 1877 Infektionsversuche an Schleien angestellt und behauptet, eine direkte Infektion konstatiert zu haben. Leider sind die Versuche *Donnadieu's* ohne Kritik und ohne die nötigen Vorsichtsmaßregeln durchgeführt worden.

Während *Donnadieu* zur Zeit einer *Ligula*-Epidemie gearbeitet hatte, was ihm sein Studium einerseits erleichterte, andererseits aber — bezüglich der falschen Versuchsergebnisse — auch zum Verhängnis wurde, habe ich bei meinen *Ligula*-Untersuchungen mit den größten Schwierigkeiten in Bezug auf Materialbeschaffung zu kämpfen gehabt. Nach mehrfachen Aussagen war vor ca. 15 bis 20 Jahren *Ligula* am Léman bei *Leuciscus rutilus* (Vangeron) und bei *Alburnus lucidus* (Ablette) durchaus nicht selten. Während meiner statistischen Beobachtungen an diesen Fischen im vergangenen Sommer in Ouchy mußte ich mich für die Jetztzeit vom Gegenteil überzeugen. Während einer eigens zu diesem Zweck von Herrn Dr. med. *Paul Narbel* (Lausanne) arrangierten Exkursion nach La Cerda (près Chavornay), einem stagnierenden, von Wasservögeln viel besuchten Gewässer, wurden Ende Mai über 30 Exemplare von *Scardinius erythrophthalmus* (la rauphe) von 17–20 cm Länge gefischt und

App. 80
S. 17854

sorgfältig von mir untersucht, ohne eine einzige *Ligula* zu finden. — Auch bei Wasservögeln mußte ich vielfach Enttäuschung erleben: unter 29 untersuchten Exemplaren (26 *Larus ridibundus* und 3 *Colymbus cristatus*) fand ich nur einmal, bei *Colymbus*, geschlechtsreife Strobilastücke von *Ligula*.¹⁾

Am 2. Dezember erhielt ich aus einer Gegend der Zentralschweiz, wo *Ligula* offenbar nicht selten ist, ein mächtiges Exemplar von *Abramis brama* (35 cm lang), das in der Leibeshöhle, um den Darm mannigfach verschlungen und mit den Mesenterien verwachsen, eine überaus stattliche *Ligula* beherbergte (105 cm lang, 10 mm breit).²⁾ Am Nachmittag gleichen Tages (2¹/₂ Uhr) verfütterte ich den Parasiten an eine Ente; gierig und rasch verschlang die Ente den langen Bandwurm. Am 4. Dezember, um 4 Uhr nachmittags, konstatierte ich das erste Auftreten von Eiern in den Faeces der Ente. Somit kann der Beginn der Eierproduktion auf 48 Stunden nach Verfütterung der Larve festgestellt werden (das Plerocercoid von *D. latus* braucht dazu im Menschendarm 24 Tage und mehr). Die Eierproduktion hält bis zum 7. Dezember unverändert an, worauf sie abzunehmen beginnt; am 9. Dezember sind die Eier nur in geringer Anzahl vorhanden und der Versuch wird unterbrochen.³⁾

Während der maximalen Eierproduktion ist die Zahl der Eier in den Exkrementen der Ente in einer mikroskopischen Probe sicher nicht kleiner, als bei einer gleichen Probe von menschlichen Faeces mit *D. latus*. In Anbetracht des Umstandes aber, daß die Masse der Faeces bei der Ente ja unverhältnismäßig kleiner ist, muß die Gesamtzahl der produzierten Eier als eine relativ geringe bezeichnet werden. — Die Eier sehen denjenigen von *D. latus* durchaus ähnlich. Sofort nach der Ablage erscheint die Eischale durchaus farblos; in wenigen Stunden wird sie gelblich bis bräunlich. Zur Herstellung von Eierkulturen habe ich mich der von mir schon bei *D. latus* angewandten Methode des Auswaschens von Exkrementen bedient.

Eine erste Serie von Kulturen wurde am 5. Dezember in Petrischalen angesetzt. Am 14. Januar konstatierte ich, daß viele Eier Embryonen enthalten. Am Nachmittag des gleichen Tages habe ich Plankton vor Ouchy gefischt; es bestand fast ausschließlich aus Copepoden, vornehmlich *Diaptomus*. Am 15. Januar finde ich in der Kultur viele ausgeschlüpfte Flimmerembryonen. Die ganze Kultur wird in das Einmachglas mit Plankton entleert. — Die ersten Flimmerembryonen traten somit am 40. Tage auf; noch aber nach weiteren drei Wochen waren viele Eier embryoniert, andere nicht einmal so weit gediehen.⁴⁾

¹⁾ In meinen Bestrebungen Wasservögel, speziell Möven, zu erbeuten, war ich tatkräftig unterstützt worden von den Herren: Dr. med. *Paul Narbel*, Prof. *H. Blanc* sowie Mr. *W. Morton*. Allen diesen Herren für ihre freundliche Hilfe — meinen herzlichsten Dank.

²⁾ Durch liebenswürdige Vermittlung von Herrn Dr. *Ed. Rudin* in Basel, dem ich hiermit bestens danke.

³⁾ Dieses Experiment beansprucht keine Originalität, es wurde schon vielfach von verschiedenen Autoren vor mir ausgeführt. Hingegen hing von seinem Gelingen der weitere, durch mich erzielte Fortschritt ab. — Uebrigens habe ich aus der gleichen Quelle schon am 20. Juli eine *Abramis brama* mit *Ligula*, die etwas kleiner war als die obige, erhalten und sofort an eine Ente verfüttert; der Erfolg ist ausgeblieben. Aehnliche Erfahrungen hatte *Schauinsland* mit während des Sommers unternommenen Versuchen gemacht, und dieser Autor gelangt zum Schluß, daß der Zeitpunkt der Reife von *Ligula* in Fischen nur in den Herbst fällt. (3.)

Abgesehen von stark verminderter Freßlust, leidet der Vogel, wie es scheint, in keiner Weise unter dem Experiment. Von einsichtsvollen Besitzern ist mir die Ente auf acht Tage geliehen worden, und ich konnte sie nach gelungenem Experiment in gutem Zustande wieder zurückerstatten.

⁴⁾ Die lange Dauer der Entwicklung hängt ohne Zweifel damit zusammen, daß es mir nicht möglich war, die Kulturen in einem, Tag und Nacht gleichmäßig gewärmten, Raume zu halten.

Seit der Infektion am 15. Januar überließ ich das Plankton des Experiments sich selbst. Erst vom 4. bis 6. Februar machte ich mich an die Untersuchung der Resultate.

Diaptomus gracilis, ein großer Copepode, der in enormen Mengen im Winterplankton des Léman zu finden ist, erweist sich als der erste Zwischenträger für *Ligula intestinalis*.

Die Procercoide aus meinem Experiment sind ca. 21 Tage alt. In der Regel führt ein *Diaptomus*-exemplar ein einziges Procercoid, ausnahmsweise noch ein zweites, jüngerer.¹⁾ Das Procercoid liegt im ventralen Teil der Leibeshöhle von Cephalothorax, der Schwanzanhang meist nach hinten gerichtet.

Der wesentliche Bau des Procercoids entspricht demjenigen von *D. latus* und von *Triaenophorus*. Spezifische Eigenschaften sind folgende: 1. Gedrungene, birnförmige Gestalt und namentlich der stark aufgeblähte hintere Körperteil; im Gegensatz zu den schlanken Procercoiden der zwei genannten Gattungen ist infolgedessen die Länge des Würmchens eine geringere, sie beträgt, ohne Schwanzanhang, 0,315 mm. 2. Das Vorhandensein einer Gallerthülle, welche — mit scharfem Kontour ausgezeichnet — das Procercoid cystenartig umschließt; die Hülle zeigt die größte Dicke von 0,016 mm im vorderen Körperteil, an der vorderen Körperspitze verläuft der Kontour der Hülle gleichmäßig, ohne die terminale Einsenkung mitzumachen; am hinteren Körperteil, sowie am Schwanzanhang, ist die Hülle auf ein Minimum beschränkt, aber vorhanden; durch die Gegenwart der Gallerthülle sind die Bewegungen des Procercoids, wenn nicht gänzlich sistiert, so doch sichtlich eingeschränkt. 3. Mächtige Entfaltung von Frontaldrüsen im gesamten hinteren Teil des Körpers; die langen, dünnen, granulierten Ausführungsgänge ziehen nach vorn, um an der terminalen Einsenkung auszumünden. 4. Sphärische Gestalt des häkchentragenden Schwanzanhangs beim unreifen Procercoid und deren Umwandlung in länglich-ovale oder zungenförmige Gestalt mit unregelmäßigen Protuberanzen im reifen Zustand des Procercoids.

Außer diesen durchaus spezifischen Eigenschaften des Procercoids von *Ligula* trage ich noch Folgendes nach. Die Beborstung der Cuticula ist schwächer entwickelt, als bei *Triaenophorus* oder *D. latus*. Wimperflammen des Exkretionssystems sind sehr reichlich im Körper verteilt; Gefäße konnte ich aber keine beobachten. In manchen Fällen kann man sehen, daß ein englumiges Gefäß auf den Schwanzanhang übergeht und sich daselbst dichotomisch teilt. Kalkkörperchen sind in der Zahl von über 30 vorhanden; sie sind kleiner als bei *Triaenophorus*.

Die Bedeutung der cystenartigen Gallerthülle, welche sonst keinem der bis heute bekannten Procercoide zukommt, ist zunächst nicht ersichtlich. Ich möchte hier unter allem Vorbehalt die Vermutung aussprechen, daß das Procercoid von *Ligula* nicht vom Magen des Fisches aus (wie bei *D. latus*), sondern vom Darm aus seine Aktivität beginnt und den Magen eben in eingehülltem Zustande unverändert zu passieren hat.

Die Dauer meines Gesamtexperiments — von der Verfütterung an die Ente bis zum reifen Procercoid im *Diaptomus* — beträgt 65 Tage (von Anfang Dezember bis Anfang Februar).

¹⁾ Es war von vornherein meine Absicht gewesen, keine so starke Infektion zu erzielen, wie ich es im Sommer bei *Triaenophorus* getan habe. Damals habe ich bis zu 10 Procercoiden in einem *Cyclops* erreicht, ein Zustand, der kaum jemals in der Natur seine Realisierung findet.

In Anbetracht von technischen Schwierigkeiten, welche mit der Saison zusammenhängen, ist mir jetzt nicht möglich, eine Infektion der Fische vorzunehmen; ich gedenke das zu einer geeigneten Jahreszeit nachzuholen.¹⁾

Es sei mir erlaubt noch Einiges in allgemeiner Hinsicht zum Zyklus von *Ligula* zu sagen.

Die Larve von *Ligula* im Fischleibe ist, da sie schon die späteren Geschlechtsorgane in vielfacher Wiederholung im Zustande der Anlage führt, als ein plurivalentes Plerocercoid mit neotenischer Tendenz zu bezeichnen. Das Streben nach Neotenie ist mit *Claus* (1) als ein sekundärer Zustand im Gegensatz zur Geschlechtsreife im Darmkanal des definitiven Trägers aufzufassen. Dem plurivalenten Plerocercoid von *Ligula* sind monovalente Plerocercocoe von *Caryophyllaeus*, *Amphilina* und *Gyrocotyle* mit realisierter Neotenie anzuschließen; Uebergang zwischen beiden Gruppen bildet *Cyathocephalus*; es sind sämtlich Fischparasiten, welche somit die Stufe des II. Zwischenträgers nie überschreiten. Dieses Sich-Behaupten auf dem Plerocercoidstadium trägt den Charakter einer sekundären Erscheinung an sich. — Inwiefern das Plerocercoid von *D. latus* mono- resp. plurivalent ist, dürften speziell in dieser Richtung anzustellende Experimente erweisen.

In hohem Grade interessant ist es, daß gerade Vogelbothriocephalen es sind (im Gegensatz zu Säugetierbothriocephalen), welche eine ausgesprochene neotenische Tendenz der Plerocercocoe zeigen: *Ligula* und *Schistocephalus*. Wenn wir bedenken, daß in der Organisation des Vogels das Prinzip der Ersparnis eine ausschlaggebende Rolle spielt, so neige ich ganz bestimmt jene neotenische Tendenz gleichfalls in feste Beziehung zu diesem Prinzip zu bringen: durch die besondere Ausbildung der Larve von *Ligula* wird der Vogel entlastet und der Schwerpunkt der Entwicklung in den Fisch zurückverlegt. Es handelt sich um eine höchst komplexe Anpassungserscheinung zwischen zwei sukzessiven Zuständen des Parasiten und den respektiven Wirten. Bei dem schwermfälligen Säugetier (den Menschen inbegriffen) fällt diese ganze spezielle Anpassung hinweg: das Plerocercoid von *D. latus* stellt den primitiven und typischen Zustand dieses Stadiums dar.

Nachtrag. Seit Abschluß der vorliegenden Experimentenserie habe ich meine Studien über Verbreitung von *Ligula* bis Ende April fortgesetzt. Zu besonderem Dank bin ich in dieser Richtung verpflichtet: Herrn *E. Muret*, Chef du service des forêts, chasse et pêche au Département de l'intérieur, Herrn Prof. *H. Blanc* in Lausanne, sowie Herrn Dr. med. *L. Raymond* in Chexbres. Im Ganzen habe ich Gelegenheit gehabt 92 Wasservögel zu untersuchen, und zwar: 57 *Larus ridibundus*, 25 *Colymbus cristatus* und 10 *Fulica atra*. Die respektiven Exemplare, welche *Ligula* beherbergten sind: 2, 6, 0. Demgemäß ist *Colymbus* der günstigste Fundort für *Ligula*.

Literatur.

Außer den im Corr.-Blatt 1918, Nr. 40 genannten Schriften, vgl.: 1. *Claus, C.*: „Zur morphologischen und phylogenetischen Beurteilung des Bandwurmkörpers“ (Wiener Klin. Wochenschrift, 1889). — 2. *Donnadieu, A. L.*: „Contribution à l'histoire de la Ligule“ (Journ. de l'anat. et de la physiol., 1877). — 3. *Schauinsland, H.*: „Die embryonale Entwicklung der Bothriocephalen“ (J. n. aische Zeitschr. f. Naturwiss., Bd. 19, 1886). — 4. *Rosen, F.*: „Recherches sur le développement des Cestodes I.“ (Bull. soc. neuchâteloise scienc. nat., T. XLIII, 1918). — 5. Vgl. überdies: *Janicki, C.*: Der Entwicklung-cyklus von *Dibothriocephalus latus* L. Offene Antwort an meinen früheren Mitarbeiter H. Dr. Rosen. Zugl. e. Beitr. z. Methodol. e. helminth. Probl. St.-Croix. 1919.

¹⁾ Es ist übrigens nicht ohne Interesse, den Mageninhalt von Schleien (*Tinca*) nach *Donnadieu* kennen zu lernen: „Dans toutes les tanches que j'ai examinées, je n'ai trouvé que des débris de Cypris, de Monocle (= Copepoden), de nombreuses frustules de Diatomacées. Les plus gros débris se rapporteraient à de très petits Gammarus. Quelques tanches d'Italie ne m'ont même montré absolument que des Monocles“ (2 p. 453). Ich selbst wollte den Mageninhalt bei jungen Schleien, bevor diese Untersuchungen abgeschlossen waren, studieren, es war mir aber nicht möglich, in Besitz von jungen Schleien zu kommen.