

Acanthocephala

von G. WÜLKER †, Frankfurt am Main, &
J. H. SCHUURMANS STEKHoven JR., Utrecht

Mit 54 Abbildungen

Charakteristik Die Acanthocephalen oder Kratzer sind eine Gruppe stets parasitischer Würmer, die in reifem Zustand den Verdauungskanal von Wirbeltieren bewohnen, während ihre frühe Larvenentwicklung in Arthropoden (im Meer- und Süßwasser vorwiegend in Krebsen, auf dem Land in Insekten) abzulaufen pflegt.

Ihr Körper ist länglich gestreckt und ± abgeplattet oder zylindrisch. Er ist besonders ausgezeichnet durch den am Vorderende befindlichen Rüssel, der mit Haken ausgestattet ist, die eine Befestigung in der Darmwand des Wirtes bewirken; er kann, durch Einstülpung in eine Tasche des Vorderkörpers eingezogen werden. Rüssel, Hals, Lemnissen (s. S. VI. e 8), Rüsseltasche und Ganglion werden als Praesoma zusammengefaßt und dem Rumpf gegenübergestellt. Ferner sind die völlige Rückbildung des Darmes und die osmotische Nahrungsaufnahme durch die Körperoberfläche als besondere Anpassung an den Endoparasitismus zu betonen (parenterale Ernährungsweise). Die Geschlechter sind stets getrennt.

Die Entwicklung nimmt ihren Ausgang von den meist spindelförmigen beschalten Embryonen, die mit den Exkrementen des Wirtes ins Freie gelangen, wo sie von einem Arthropoden (oder anderen Wirbellosen) aufgenommen werden müssen, in dessen Körper ein Teil der Larvenentwicklung abläuft. Das weitere Wachstum ist gekennzeichnet durch einen Wirtswechsel, der entweder ein einfacher (zwischen Arthropoden und einem Arthropoden-fressenden Wirbeltier) oder ein doppelter (zwischen 3 Wirten, z. B. Krebs → Fisch → Seehund bei *Corynosoma semerme* Forss.; s. S. VI. e 54) Wirtswechsel ist.

Untersuchungstechnik Da zur Charakterisierung der Kratzerarten der Rüssel besonders heranzuziehen ist, so ist darauf zu achten, daß er zur Untersuchung möglichst frei liegt. Daher muß er, wenn lebendes Material vorliegt, durch vorsichtigen, von hinten nach vorn fortschreitenden Druck auf den Körper herausgedrückt und in dieser Lage unter dem Deckglas festgelegt werden; auch die Fixierung (in 80%-igem Alkohol; für histologische Zwecke in Sublimatgemischen usw.) erfolgt zweckmäßig unter dem Deckglas. Nach oberflächlicher Härtung wird das Deckglas entfernt und das Objekt in derselben Lösung belassen.

Fixiertes Material (aus Museumssammlungen usw.) muß zur Beurteilung meist aufgehellt werden; dies geschieht entweder durch vorsichtigen Übergang in Glyzerin oder in Zedernöl bzw. Kanadabalsam. Der Druck unter dem Deckglas darf nicht übertrieben werden, da sonst die Haken des Rüssels, deren Anordnung für die Unterscheidung wichtig ist, verlagert werden. Zur Sichtbarmachung des Hauptgefäßsystems benutzt A. MEYER Speichel. Vor der Fixierung werden die Würmer gegebenenfalls durch Abspülen in Kochsalzlösung gereinigt. Bisweilen kommt eine Totalfärbung (in verdünnten Karmin- oder Hämatoxylinlösungen) in Betracht. Der Einschluß erfolgt in Kanadabalsam oder Glyzerin-Gelatine. Viele Kratzer sind mit dem Rüssel so tief in die Darmwand des Wirtes eingebohrt, daß sie vorsichtig aus dieser herauspräpariert werden müssen.

Eidonomie Die Kratzer sind vorwiegend kleine, gestreckte Würmer, deren Mehrzahl unter 50 mm Körperlänge hat; am kleinsten ist *Pandosentis* (1.5 mm); nur wenige, z. B. einige *Bolbosoma*-Arten aus Walen, erreichen 200 mm und mehr und nähern sich damit der Länge der größten, aus Landsäugetieren stammenden Kratzer, von denen der größte, *Gigantorhynchus*, etwa 400 mm mißt. Ihr Körper erscheint

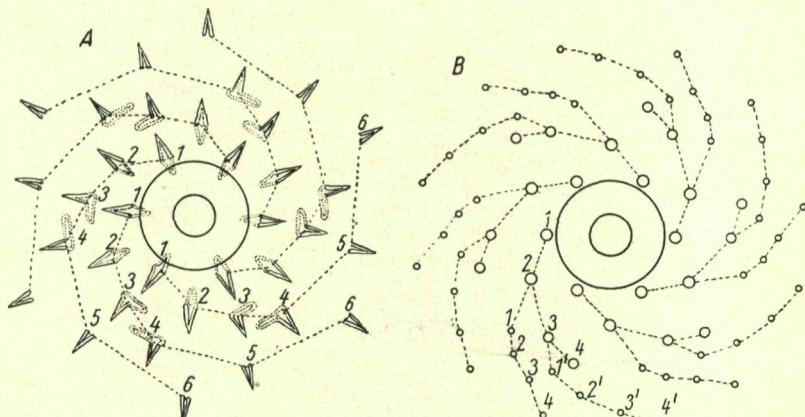


Fig. 1. Die spirale Anordnung der Proboscishaken bei den Archiakanthocephalen; A bei *Oncicola campanulata* (Diesing); 6 laetropische Spirallinien zu je 6 Haken; B bei *Pachysentis canicola* Meyer; von der primären Spirallinie 1, 2, 3, 4 (groß) zweigen sich zwei Spirallinien 1, 2, 3 und 1', 2', 3', 4' ab. — Nach A. MEYER.

im Wirtskörper (oft auch im fixierten Zustande) abgeplattet und quergeringelt, wird aber durch Einwirkung wässriger Lösungen, z. B. physiol. Kochsalzlösung, häufig walzenförmig. Im allgemeinen erscheint das Vorderende des Kratzers dicker als das Hinterende, namentlich dann, wenn der Rüssel eingezogen ist.

Sobald der Rüssel frei aus seiner Scheide (Tasche, Receptaculum proboscidis) herausgetreten ist, erkennt man an ihm die Anordnung und Form der Rüsselhaken, deren Bedeutung für die Artunterscheidung

aus der systematischen Übersicht hervorgeht (s. S. VI. e 44). Bei den *Palaeacanthocephala* sind die Haken der Proboscis in Längs- und Querreihen, bei den Vertretern der *Archiacanthocephala* spiralig angeordnet (A. MEYER 1931, 1932) (Fig. 1).

Die Färbung ist meist weißlich oder gelblich, bei einigen Arten aber auch lebhaft gelb oder rötlich, auch orangerot, und diesenfalls an die Eigenfarbe der Nahrungströpfchen in den Hautkanälen gebunden; bei längerer Fixierung blassen diese Farben ab. Da die Durchsichtigkeit auch am lebenden Tier ziemlich gering ist, so ist bei oberflächlicher Betrachtung die Abgrenzung des Rüssels vom übrigen Körper (Rumpf) eventuell nur durch einen deutlich abgesetzten Hals zu erkennen (s. Fig. 40, 43).

Die Geschlechter sind immer getrennt und dadurch zu unterscheiden, daß die ♂ am Hinterende eine glockenförmige, muskulöse „Bursa copulatrix“ tragen, die allerdings in die Genitalvorräume eingezogen werden kann (ausgestülpt in Fig. 20.2, eingezogen in Fig. 20.1). Im allgemeinen sind die ♂ innerhalb einer Art kürzer und gedrungener als die ♀. Die Genitalöffnung liegt in beiden Geschlechtern am Hinterende, oder etwas vor diesem auf die Ventralseite verschoben.

Endlich ist bei äußerer Betrachtung die Entwicklung von Stacheln auf der Außenseite, wie sie einigen Gattungen in typischer Weise zukommt (s. S. VI. e 47, 57), zu beachten.

Anatomie Die innere Organisation der Acanthocephalen ist, wie erwähnt, gekennzeichnet durch völlige Rückbildung des Darmes. In der geräumigen Leibeshöhle des Rumpfes (die von der innerhalb des Rüssels durch eine Scheidewand getrennt ist) findet man daher (bei der Präparation bzw. auf Schnitten) an größeren Organen nur die Geschlechtsorgane und die Rüsseltasche, sowie die wenig hervortretenden Teile des Nerven- und Exkretionssystems.

1. Die Leibeshöhle und ihre Entstehungsweise ist ungenügend erforscht (am besten noch sind die Verhältnisse bei den *Gigantorhynchidae* bekannt). Anscheinend stellt sie eine primäre Leibeshöhle dar, die durch die Wand der Rüsselscheide in zwei gesonderte Höhlen, den Binnenraum der Rüsselscheide und die Rumpfleibeshöhle, getrennt ist. Es fragt sich jedoch, als was man die beiden Ligamentsäcke aufzufassen hat. Sie füllen die Rumpfleibeshöhle bei der Larve größtenteils aus und zerlegen diesen Raum in einen dorsalen und ventralen Abschnitt. Später erleiden sie jedoch bestimmte Veränderungen, und bei den erwachsenen ♀ der Gigantorhynchiden kommuniziert der ventrale Ligamentsack kephal, nahe der Anheftungsstelle an der Rüsselscheide, durch einen Schlitz mit dem dorsalen; durch eine zweite Kommunikation steht der ventrale Ligamentsack auch mit der Höhle der Uterusglocke in Verbindung.

Bei der Betrachtung der Ligamentsäcke drängt sich der Gedanke an Gonozöle auf. Merkwürdig bleibt dann aber, daß die Geschlechtsorgane, Ovarien bzw. Testes, nur dem dorsalen Ligamentsack angehören, während man doch eine bilaterale Verteilung derselben erwarten sollte. Wenn man dagegen die Protonephridien als Segmentalorgane

(im Sinne der der Anneliden) auffaßt, so drängt sich der Gedanke an Zöllomsäcke auf, wogegen aber die ventrale Lage der Protonephridien spricht. Bei den *Archiakanthocephala* (*Gigantorhynchidae*, Fig. 2 B) verteilen sich die freiwerdenden Eiballen und Eier regelmäßig über die

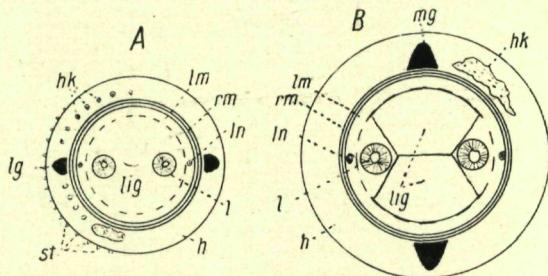


Fig. 2. Querschnitte, A durch einen Palaeakanthocephalen, B durch einen Archikanthocephalen. — h Hypodermis, hk Hypodermiskerne, l Lemmisen, lig Ligament (Ligamentsäcke), lg laterales Längsgefäß, lm Längsmuskelschicht, ln Längsnerven, mg medianes Längsgefäß, rm Ringmuskelschicht, st Stacheln des Rumpfes. — Nach A. MEYER.

beiden Ligamentsäcke. Bei den anderen Kratzern (*Palaeacanthocephala*, Fig. 2 A) bersten die Ligamentsäcke frühzeitig, und dann flottieren diese Ballen frei in der primären Leibeshöhle. In Übereinstimmung

hiermit sind bei diesen Vertretern die Ligamentsäcke zu bindegewebigen Strängen rückgebildet. Auch kann, z. B. beim ♂ von *Hannniella microcephala*, der ventrale Ligamentschlach in Reduktion begriffen sein. Bei *Gordiorhynchus clitorideus* (Fig. 3) ist der Leibeshohlraum gekammert, was von A. MEYER als Pseudosegmentierung aufgefaßt wird. Diese Kammerung, nur beim ♀ vorhanden, beginnt vorn hinter der Insertion des Rückziehmuskels des Halses und endet hinten, knapp vor dem Hinterende, ein wenig jenseits der Uterusglocke.

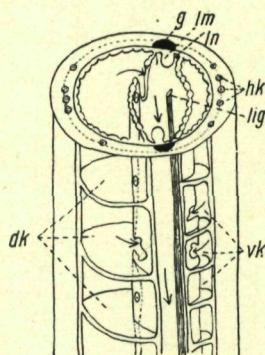


Fig. 3.
Gordiorhynchus clitorideus, ♀.
dk Dorsalkammern, g Längsgefäß, hk Hautkerne, lig Ligament, lm Längsmuskelbeutel, ln Längsnerven, vk Ventralkammern. Die Pfeile zeigen den Weg, auf dem die geburtsreifen Eier nach außen gelangen.
Nach A. MEYER.

und da sind die medianen Kammerwände gegen den axialen Raum durchbrochen. Die starke Vereinfachung der Struktur der Akanthocephalen, die wohl in Zusammenhang mit der parasitären Lebensweise entstanden gedacht werden muß, wird, auch wenn die Onto-

genese bekannt sein wird, überhaupt schwer den Schluß gestatten, ob echte reduzierte Segmentierung oder Pseudosegmentierung als Neubildung vorliegt, vor allem, wenn man als eins der Charactistica für echte Segmentierung die gleichzeitige Beteiligung verschiedener Organe hieran voraussetzt. Vorläufig möchten wir daher dieses Problem als unentschieden betrachten. Merkwürdig ist, daß das ♂ dem ♀ hierin nicht folgt.

2. Die Körpermwandung, von der die Leibeshöhle umschlossen ist, setzt sich aus einer äußeren Cuticula und einer darunter gelegenen Subcuticula zusammen.

Die letztere ist ein Syncytium, in dem Kerne verschiedener Form und Größe liegen. Bei *Hamanniella microcephala* (aus *Didelphys aurita*) fand KILIAN keine Kerne in der Proboscis, während die im Rumpf gelegenen Kerne immer in den sekundären Längskanälen zu finden sind, die Kerne daher in einem bestimmten Areal liegen. Diese können sowohl in der Entwicklung des Einzelindividuums

einer Art typische Veränderungen erfahren (Fragmentation; Fig. 4), als auch bei manchen Gattungen so deutlich unterschieden sein (Fig. 5), daß sie zur Darstellung einer Reihe fortschreitender Differenzierung, die als stammesgeschichtliche Reihe angesehen wird, dienen können (VAN CLEAVE 1928). Das Hautplasma, bei *Neoechinorhynchus rutili* von MEYER auf Zelle D des 4-Zellenstadiums zurückgeführt (Fig. 21), konnte von ihm ontogenetisch weiter verfolgt werden. Wenn die

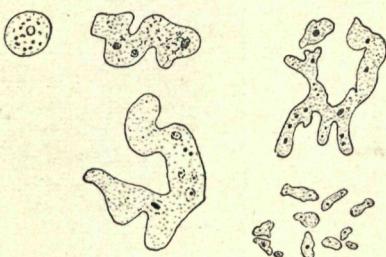


Fig. 4.
Pomphorhynchus laevis (Zoega); Kernfragmentation, fortschreitende Umbildung der Kerne. — Nach HAMANN.

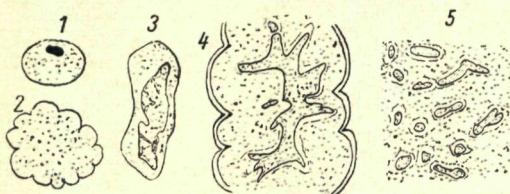


Fig. 5. Phylogenetische Reihe von Kernformen; 1 bei *Gracilisentis gracilisentis*, 2 bei *Pandosentis iracundus*, 3 bei *Neoechinorhynchus cylindratus*, 4 bei *Quadrigyrus torquatus*, 5 bei *Echinorhynchus coregoni*. — Nach VAN CLEAVE.

Hautbahn 4zellig geworden ist, verschwinden die Zellgrenzen; das Organ wird zum Syncytium, danach, wenn eine weitere Kernvermehrung stattgefunden hat, zum Plasmodium (Fig. 21). Besonders auffallende Kernformen sind schon für *Neoechinorhynchus* (wenige riesige Kerne; Fig. 7) verzeichnet (bei *Acanthocephalus* zahlreiche kleine Kerne, bei *Quadrigyrus* feine, baumförmig verästelte Kerne). Nach innen zu, von der Subcuticula aus, liegt eine doppelte Muskellage, deren innere Schicht

längsgerichtete, deren äußere ringförmig angeordnete Fasern trägt; sie begrenzen nach innen die Leibeshöhle (KILIAN; Fig. 6).

Weitaus die größte Masse der Körperwand wird von der Subcuticula gebildet. Sie besteht aus fibrillären Massen und enthält ein typisches, individuell konstantes Kanalsystem, das sich besonders in zwei größeren Längsrinnen, die durch Anastomosen miteinander verbunden sind, ausprägt (Fig. 7, 47); diese Querbrücken können bald regelmäßig

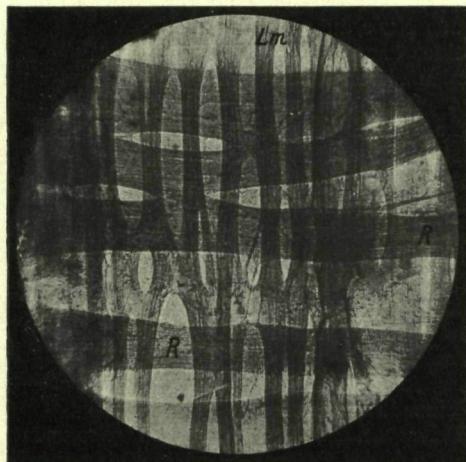


Fig. 6. Hautmuskelschlauch von *Hamanniella microcephala* Rudolphi.
lm Längsmuskeln, rm Ringsmuskeln. — Nach KILIAN.

(nach Art von Ringgefäßen), bald in Form eines unregelmäßigen Netzwerkes entwickelt sein.

Das Gefäßsystem (besonders schön zu sehen bei Larven von *Polytomorpha minutus* aus *Gammarus pulex*) ist intraplasmodial in der Haut gelegen, die Kanäle haben daher keine eigene Wand. Sie sind von den Radiärfibrillen der Haut eingeschlossen. Bei den Hauptlängsgefäßen findet man an einer Seite Bindesubstanz der die Haut unterlagernden Ringmuskelschicht. Die Körperhaut stellt sich also als ein Sammel- und Drainagesystem dar, das von der Peripherie her nach den Hauptlängsgefäßen herleitet. Die Hauptkanäle liegen median (Fig. 2 A) bzw. lateral (Fig. 2 B). Wahrscheinlich ist dieses System von Hohlräumen, das eine körnchenhaltige Flüssigkeit (nach MEYER größtenteils fettartige Körper und Glykogen) enthält, bei der Resorption der Nahrung von besonderer Bedeutung (s. S. VI. e 20). — Das Kanalsystem des Rüssels ist von dem des Rumpfes durchaus getrennt. Es besteht aus einem Ringkanal (Fig. 9) an der Basis des Halses, von dem sich nach vorn zu die longitudinalen, der Hakenreihen parallel verlaufenden Rüsselkanäle abzweigen, während hieraus nach hinten zu die Kanäle der Lemnisken entspringen.

Die longitudinalen Rüsselkanäle sind wie die longitudinalen Kanäle des Rumpfes durch Quergefäße untereinander verbunden. Auch die

beiden eigenartigen, oft anscheinend großen Lemnisken des Körperrückens werden als Fortsetzungen der Subcuticula angesehen, mit der sie oft gleichbeschaffene Kerne haben (Fig. 7, 10). Sie setzen an der

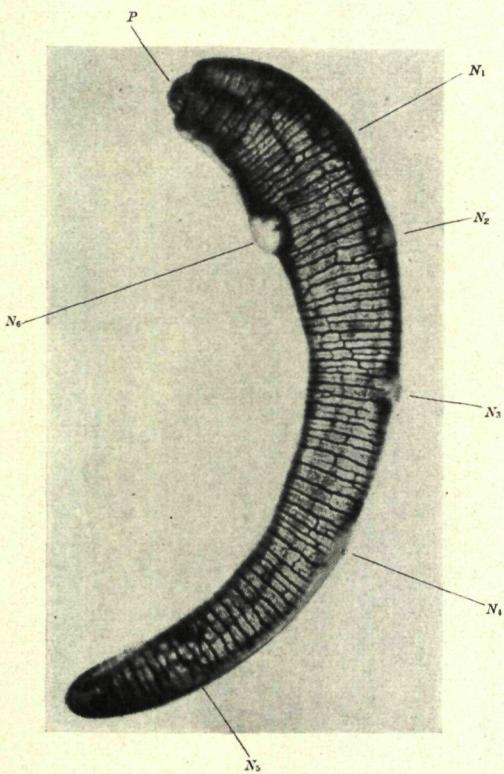


Fig. 7. Hautgefäßsystem (schwarz) von *Neoechinorhynchus rutili*.
N₁ bis N₆ die Riesenkerne der Haut, P die eingestülpte Proboscis. — Nach A. MEYER.

Grenze zwischen Hals und Rumpf an, die also auch durch diese Lagebeziehung markiert ist, sind im allgemeinen bandförmig und springen verschieden weit in die Leibeshöhle vor; ihre funktionelle Bedeutung ist unsicher.

RAUTHER meint, daß die sich im Innern der Lemnisken befindlichen Hohlräume beim Zurückziehen des Rüssels die in dessen Lakunen vorhandene Flüssigkeit aufnehmen und diese beim Herausstülpen wiederum an jene Lakunen abgeben. Die Flüssigkeitsbewegung ist aber eine Folge der Rüsselbewegung und keine aktive Tätigkeit, sondern eine Fluktuation (Fig. 8). Der Rüssel zeigt deshalb eine gewisse, nicht nur äußerliche Ähnlichkeit mit einem Schwellkörper,



Fig. 8.
Die Fluktuation im Hautgefäßsystem von
Neoechinorhynchus rutili.
Nach A. MEYER.

vor allem bei Formen, die eine blasenartige Auftreibung des Halses besitzen, wie z. B. *Pomphorhynchus laevis* (Fig. 29).

Beide Lemnisen (Fig. 9) liegen, wenigstens in ihrem Vorderteil, dicht der Rüsselscheide an, die ein sehr wichtiges Organ der Acanthocephalen ist und bei den meisten Arten einen geschlossenen Sack bildet, dessen Wand aus einer oder zwei Muskelschichten gebildet wird. Die Ausstülpung bzw. Zurückziehung des Rüssels (Proboscis)

erfolgt unter Mitwirkung paariger Rückziehmuskeln, die bei den allermeisten Arten von der Spitze des Rüssels bis zur Basis der Rüsselscheide und von hier aus in die Leibeshöhle hinein bis zu einem Ansatzpunkt auf der inneren Körperwand verlaufen (Fig. 9, 10). Bei den wenigsten greifen die Rückziehmuskeln an der Rüsselseite und nicht an der Spitze an. Bei

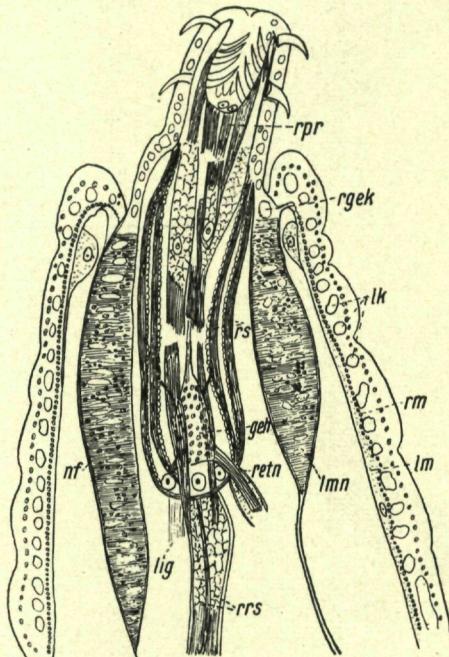


Fig. 9.
Längsschnitt durch den Vorderkörper von
Acanthocephalus ranae (Schrank).
geh Hirnganglien, lak Kanäle, lmn Lemnisen,
lig Ligament, lm Längsmuskulatur, nf Nerven-
fasern, retn Nerven des Retinaculum, rgek Ring-
kanal, rm Ringmuskulatur, rpr Rückziehmuskel des
Proboscis, rrs Retractor der Rüsselscheide, rs Rüsselscheide. — Nach HAMANN.

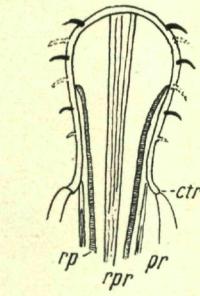


Fig. 10.
Proboscis von
Hamannella microcephala,
Längsschnitt.
ctr Cutikularring,
rp Protrusor receptaculi,
rpr Receptaculum proboscidis,
pr Protraktor.
Nach KILIAN.

diesen Arten ist der Rüssel nur teilweise vorstülpbar. Sie ziehen also nicht nur den Rüssel in seine Scheide, sondern dienen auch als Rückzieher dieser Scheide selbst. Die Ausstülpung erfolgt wohl beim Erschlaffen dieser Muskeln durch Verstärkung des inneren Druckes des Leibeshöhleninhalts in Richtung auf das Vorderende. Der Ansatz der Rüsselscheide an der Oberfläche des Rüssels selbst ist bei den einzelnen Gattungen verschieden; bei den meisten setzt sie am Hinterende des Rüssels an, so daß dieser in ganzer Länge handschuh-

fingerartig eingestülpt werden kann; bei anderen Arten inseriert die Scheide am Rüssel selbst (bei *Centrorhynchus* z. B. etwa in seiner Mitte), so daß er nur noch teilweise (bei einigen gar nicht mehr) eingestülpt wird (*Macracanthorhynchus*).

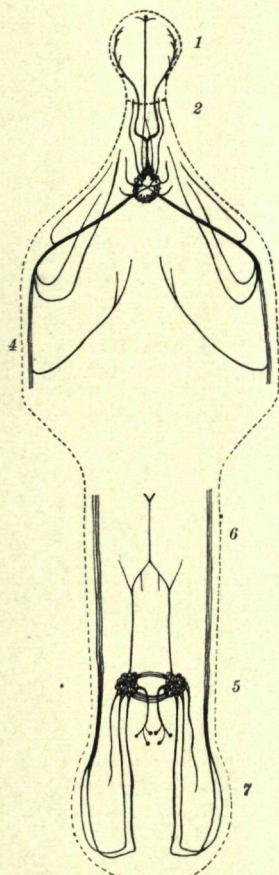


Fig. 12.

A Das Nervensystem der Rüsselscheide von *Bolbosoma turbinella* (Dies.), Dorsalsicht.
hg Gehirnganglien,
ndla Nervus dorsolateralis
rior, n vom N. lateralis
medialis anterior, nmp N.
medialis posterior, nsda N.
supradorsalis anterior,
nvla N. ventrolateralis ante-
rior, n^x vom N. lateralis
posterior herkommender
Zweig, stz Stützzelle.
B Genitalganglien des ♂
der gleichen Art.
como Ventralkommissur,
gomd Dorsalkommissur,
gz Ganglienzellen,
nbp Nervus bursalis poste-
rior, nla N. lateralis ante-
rior, hlp N. lateralis poste-
rior. — Nach HARADA.

Fig. 11. Gesamtübersicht über das Nervensystem von *Macracanthorhynchus hirudinaceus* (Pallas).
1 Papille, 2 Papillen an der Rüsselbasis, 3 Gehirnganglien,
4 die dicke schwarze Linie stellt den in den Retinacula
verlaufenden hinteren Seitennerven dar, 5 Genitalganglien
mit Ringkommissur, 6 hinterer Seitennerv, 7 Genitalpapillen.
Nach BRANDES.

In der Rüsselscheide liegt ferner das Nervensystem (Hirnganglion) mit den aus ihm ausstrahlenden Nerven (s. S. VI. e 10). Anderseits sitzt an der Rüsselscheide nach rückwärts ein bindegewebiger Strang an (Ligament; s. S. VI. e 3), der als Aufhängeband für die Geschlechtsorgane dient.

3. Das Muskelgewebe ist ein vielkerniges Syncytium, das wiederholt Anastomosen aufweist und bei den *Giganthorhynchidae* aus einer Ringmuskelschicht und einer innerhalb dieser gelegenen Längsmuskel-

schicht besteht (Fig. 6). Die Längsmuskelschicht ist einfach und lückenreich im Vorderkörper, wird auf der Höhe des Eintritts der Retinacula fester und dichter, bis sich noch weiter hinten die Fasern in zwei konzentrischen Kreisen anordnen. Die Ringmuskulatur bildet ein Rohr, das etwa vom vordersten Drittel der Proboscis bis ans Hinterende des Tieres reicht; in der Proboscis ist sie schwächer ausgebildet als sonst. Der Proboscis fehlt bei den *Gigantorhynchidae* die Längsmuskulatur.

Ihrer Struktur nach können die Muskeln — bei den *Gigantorhynchidae* die Längsmuskeln — aus einem zentralen Sarkoplasmazyylinder, der allseitig von einem kontraktilen Rande umgeben ist, bestehen oder — bei den kleineren Formen und den Ringmuskeln der *Gigantorhynchidae* — median Sarkoplasma (hier Markbeutel genannt), distal die kontraktile Substanz zeigen. Letzteres erinnert an den feineren Bau der Nematodenmuskeln. Bei der Besprechung von *Arhythmorhynchus brevis* weist jedoch VAN CLEAVE darauf hin, daß der Fibrillenverlauf anders ist als bei den Nematoden, so daß diesem Argument keine phylogenetische Bedeutung beigelegt werden darf.

4. Das Nervensystem der Kratzer — nur bei einigen *Gigantorhynchidae* (KAISER; Fig. 11) und bei *Bolbosoma* (HARADA; Fig. 12) etwas eingehender untersucht — kennzeichnet sich durch seinen Aufbau aus fast nur unipolaren Zellen, deren Körper sich auf 3 Zentren, ein Hirnganglion und 2 Genitalganglien (letztere nur beim ♂ vorhanden), konzentrieren. Den Nerven fehlt der Markstrangcharakter. Das Nervensystem als Ganzes (Fig. 11) nähert sich daher dem Typus eines diffus gebauten primitiven peripheren Nervensystems. Den Stellen größerer Aktivität entsprechend finden sich gangliöse Anhänge der Nervenzellen im Innern der hinteren Partie der Rüsselscheide, zwischen Rüsselretraktoren und am proximalen Ende der Bursa copulatrix, wo die Ganglien durch eine ringförmige Kommissur miteinander verbunden sind.

Die Genitalganglien der *Gigantorhynchidae* sind nach KAISER Verdickungen der vom Gehirn ausgehenden Ventralkonnektive, die im Rumpf in den Seitenlinien distad laufen, um eben vor dem Hinterende umzubiegen und über den Genitalganglien mit Hilfe der hinteren Bursalnerven den Genitalapparat zu versorgen. Von ihnen aus entspringen die vorderen Lateralnerven und die hinteren Bursalnerven, welche die Sinnespapillen der Bursa und das Sinnesorgan der Penismündung innervieren (Fig. 13, 14).

KILIAN fand bei *Hamanniella* 7 Genitalnerven. — Auch die Genitalganglien bestehen aus einer bestimmten Anzahl Zellen. Das Nervensystem des weiblichen Geschlechtsapparates ist sehr schwach entwickelt, entbehrt der Ganglien. Die lateralen Nerven spalten sich in je 2 Hauptäste zu dessen Versorgung. Nach HARADA sollen bei *Bolbosoma* (Fig. 12 A, B) Hirn- und Genitalganglien bei den erwachsenen Tieren vollständig voneinander getrennt sein. Das Hirnganglion innerviert Rüsselmuskulatur, Rüsselpapillen und Haken. Es besteht aus einer bestimmten Zahl Ganglienzellen (73 bei *Bolbosoma turbinella*, 80 bei *Hamanniella microcephala*), von denen einige zweikernig sein können. Im ganzen entspringen aus ihm 11 Nervenstämmе (bei *Bolbosoma*),

ein vorderer Dorsomedianerv, 2 vordere Dorsalateral-, 2 vordere Ventrolateral-, 2 hintere Lateral-, 2 hintere Median- und 2 vordere Supradorsalnerven. Die mächtigen hinteren Lateralnerven durchbohren die Rüsselscheide und dringen in die Muskelscheide der Retinacula ein. Bei *Hamanniella* gibt es nur einen Nerv. ventr. ant., einen N. med. ant., 2 N. lat. ant., 2 N. lat. med. und 2 N. lat. post., also im ganzen nur 7 Nerven.

5. Sinnesorgane. — Wie bei allen spezifischen obligatorischen Endoparasiten ist die Zahl der Sinnesorgane äußerst beschränkt. Als Sinnesorgane betrachtet man nur die am Rüssel befindlichen Hautpapillen (KAISER; Fig. 11) und die bursalen Tast-

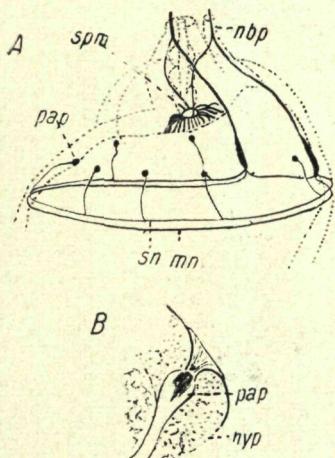


Fig. 13. Bursa des ♂ von *Bolbosoma turbinella* (Dies.), mit Innervation. — *hyp* Hypodermis, *nbp* Nervus bursalis posterior, *pap* Papille, *spm* Sinnesorgan der Penismündung, *sn mn* Sinnesorgan der Penismündung mit papillentragendem Ausläufer. — Nach HARADA.

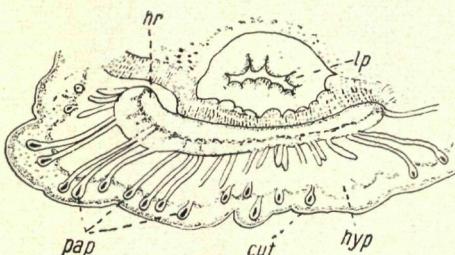
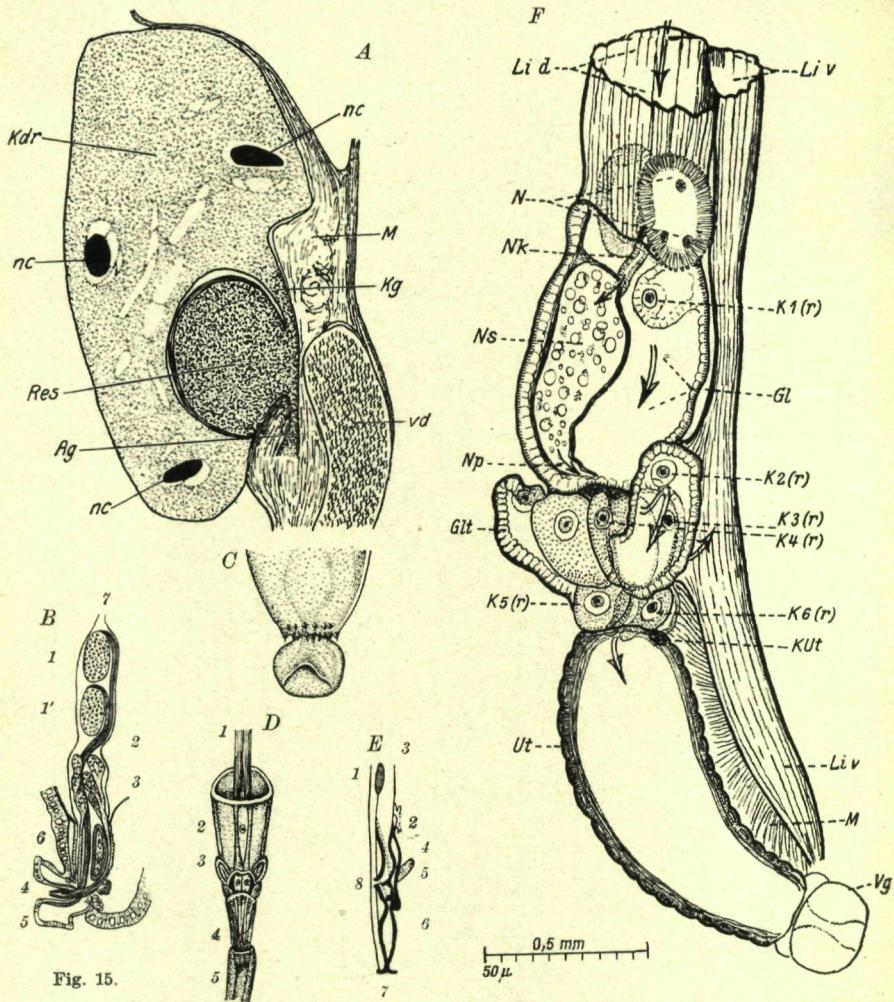


Fig. 14. Schnitt durch die Penisspitze von *Bolbosoma turbinella* (Dies.). *cut* Cuticula, *lp* Penistlumen, *hyp* Hypodermis, *nr* Nervenring, *pap* Papille. — Nach HARADA.

papillen, die nur den ♂ zukommen (Fig. 13, 14) (KAISER, HARADA, KILIAN), in der 8-Zahl vorhanden (festgestellt für *Macracanthorhynchus*, *Hamanniella*, *Bolbosoma*) und symmetrisch zur Sagittalebene angeordnet sind.

6. Geschlechtsorgane. — a) *Die männlichen Organe* (Fig. 15 A-C) bestehen aus einem Paar Hoden von kugeliger, eiförmiger oder langgestreckter Gestalt, sowie aus 2 Vasa efferentia und einer Anzahl (6 bei den *Echinorhynchidae*, 8 bei den *Gigantorhynchidae*, ein einheitlicher synzytialer Körper mit 8 Kernen bei den *Neoechinorhynchidae*; Fig. 15 A) »Zementdrüsen« (Kittdrüsen), deren dichte oder reihenförmige Anordnung als Gattungsmerkmal wichtig ist. Die Kittdrüsen stehen in Verbindung mit dem ausleitenden Ductus ejaculatorius und dem Begattungsglied (Penis, Cirrus), das seinerseits in der ausstülpbaren Bursa sitzt und bei deren Vorstülpung (Fig. 15 B) ventral in die glockenförmige Bildung zu liegen kommt. Pro- und Retraktoren besorgen die Bewegungen des Kopulationsapparates dadurch, daß in die Bursahöhle Flüssigkeit ein- oder ausgepreßt wird. Die Bursa ist also ein Schwellkörper. — b) *Die weiblichen Geschlechtsorgane* (Fig. 15 D-F)



A Synzytiale Kittdrüsen von *Neochinorhynchus rutili*. — ag Ausführungsgang, n Kerne des Syncytium, kdr Kittdrüse, kg Kittgang, m Muskulatur, res Kittreservoir, vd Vas deferens.

B Übersicht des männlichen Genitaltrakts von *Acanthocephalus ranae* (Schrank).

1, 1' Testes, 2 Vasa efferentia, 3 Kittdrüsen, 4 Penis, 5 Bursa, 6 Ductus ejaculatorius,
7 Ligamentblätter. — C ♂ von *Corynosoma spec.*, mit ausgestülpter Bursa.

D Uterusglocke von *Arhythmorrhynchus trichoccephalus* (Kais.). — 1 Ligament,
2 Uterusglocke, 3 Glockentasche, 4 Uterusgang, 5 Uterus.

E Schematischer Medianschnitt des Genitaltrakts des ♀ von *Macracanthorhynchus hirudinaceus* (Pall.). — 1 Ovarium, 2 Uterusglocke, 3 Ligamentblatt, 4 medianer Längskanal, 5 Glockentasche, 6 Uterus, 7 Vagina, 8 hintere Glockenöffnung.

F Urogenitalorgan von *Oligacanthorhynchus taenioides* (Dies.). — gl Uterusglocke,
gli Glockentasche, k. ut Uteruskern, k₁₋₆ Kerne des Uterusglockenapparates,
lid, liv dorsaler, ventraler Ligamentsack, m Membran, n Protonephridien, nk Nephridialkanal,
np Nephridialporus, ns Nephridialsack mit Exkretmaterial, ut Uterus, vg Vagina.

A nach BIELER, B nach HAMANN, C nach VAN CLEAVE, D nach KAISER,

E nach SCHEPOTIEFF, F nach A. MEYER.

sind dadurch besonders merkwürdig, daß hier die Geschlechtsdrüse (Eierstock) nicht dauernd besteht. Vielleicht werden im Ovarium, das von den der Rüsselscheide entspringenden Ligamentteilen umschlossen ist, schon frühzeitig Eimassen gebildet, die als Eiballen in der Leibeshöhle flottierend erst nach ihrer Befruchtung in Einzeleier zerfallen. Die bereits in Entwicklung befindlichen Embryonen werden dann mit 3 Hüllen umgeben und nehmen dabei, eventuell unter Erhärtung der Schale, eine eiförmige oder spindelförmige Gestalt an (Fig. 16).

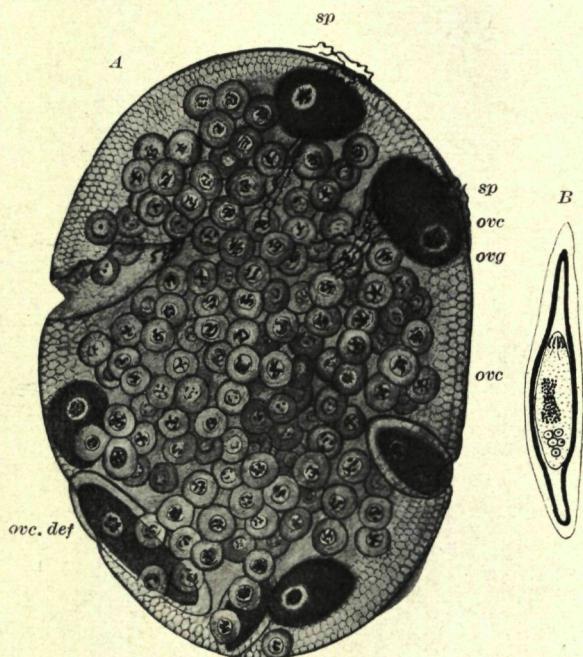


Fig. 16. *A* Eiballen mit Oogenien (*org*) ; *ovc* Oozyten in verschiedenen Stadien der Entwicklung, *ovc. def* definitive Oozyten von spindelförmiger Gestalt mit Eihäuten, *l* ein Loch, aus dem ein Ei herausgefallen ist, *sp* Spermien. — Nach A. MEYER.
B Ein fertiger Embryo innerhalb der Eihüllen. — Nach HAMANN.

Die Eier häufen sich mehr und mehr in der Leibeshöhle und werden schließlich durch einen besonders eigenartigen Leitungsapparat entleert. Dieser ist durch das Ligament in der Leibeshöhle befestigt und besteht vor allem aus der sogen. Uterusglocke (Fig. 15 D), einem glockenförmigen Gebilde, das durch regelmäßige Kontraktionen die Eier aufschluckt und an den schlauchförmigen, gerade verlaufenden Uterus weiterleitet. Es besteht eine Art Auslesevorrichtung, die wie ein Sieb wirkt, indem unreife Eier durch die hintere Glockenöffnung wieder in die Leibeshöhle zurückkehren, während die reifen entsprechend der Anpassung ihrer Form an die der Uterusöffnung in die

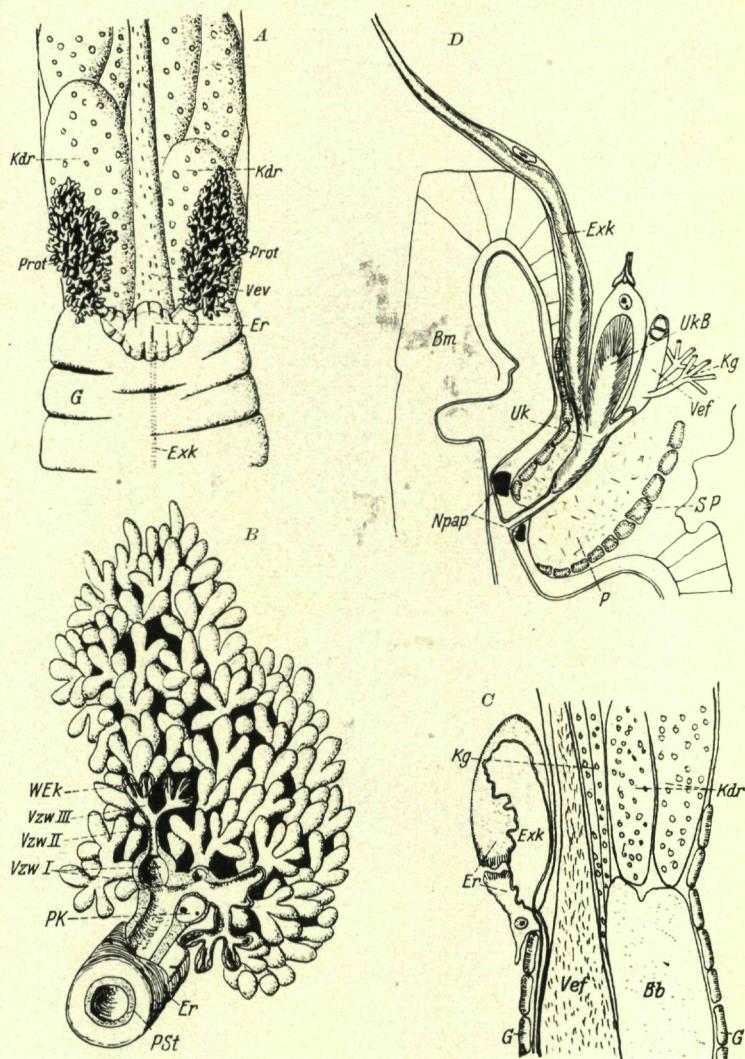


Fig. 17. *Hamanniella microcephala*, ♂.

A Lage des Exkretionsapparates in Beziehung zum Genitalapparat; B Protonephridiales Organ, zum Teil geöffnet; C Exkretionskanal (*exk*) mit Ringmuskel (*er*), längs geschnitten; D Endabschnitt des männlichen Urogenitalsystems, mit Penispapillen (*n pap*). — Nach KILIAN.

bb Bursa, *bm* Bursalmuskel, *g* Genitalscheide, *kdr* Kittdrüsen, *kg* Kittgänge, *p* Penis, *pk* Protonephridialkerne, *prot* Protonephridien, *pst* Polsterstiel, *sp* Sphincter penis, *uk* urogenitaler Endkanal, *ukb* vordere Blase des Urogenitalkanals, *vef* (*rev*) Vas efferens; *vzw* I, II, III Verzweigungen 1. bis 3. Ordnung; *wek* Wimperenkörbchen.

paarigen Glockenschlundgänge und in den Uterus hinein gelangen. Dieser wird durch einen Sphincter gegen die Geschlechtsöffnung abgeschlossen.

7. Exkretionsorgane besitzen nur die Archiakanthocephalen. Man hat sie gefunden bei Vertretern der *Gigantorhynchidae*, *Oligacanthorhynchidae* und *Pachysentidae*. Man unterscheidet zwei verschiedene Bautypen. Beim ersten (KAISER, SCHEPOTIEFF, KILIAN) bestehen sie aus einem in die dorsale Wand der Uterusglocke eingebetteten Rohr, dem Polsterstiel, der beim ♂ von einem Ringmuskelkragen umgeben ist (Fig. 17 A). Letzterer fehlt den ♀. Das erwähnte Rohr wird kaudal 2-ästig; beide Äste verzweigen sich mehrfach und tragen eine größere Zahl Flimmertrichter. Im Leben läßt

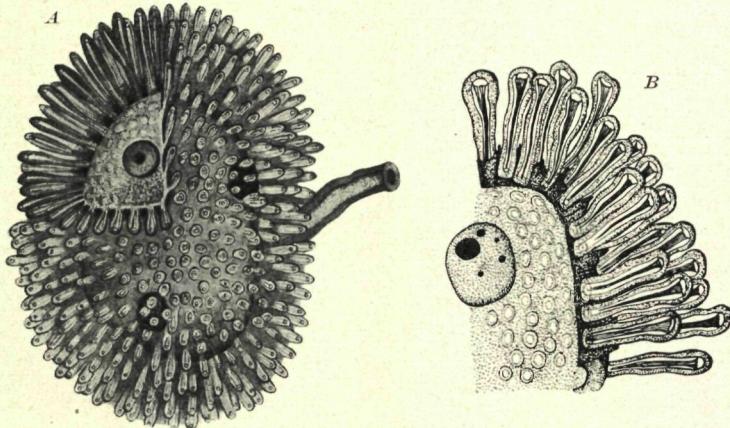


Fig. 18. A Nephridialkapsel mit Flimmertrichtern und medianer Kammer von *Oligacanthorhynchus taenioides* Diesing; die drei Wandkerne sind deutlich zu sehen.
B Ausschnitt aus A. — Nach A. MEYER.

sich (KAISER 1892) die Undulation der Wimperflammen schön beobachten. — Der Exkretionskanal mündet in den gleichfalls bewimperten Urogenitalkanal, den Endabschnitt des Leitungsweges, ein (Fig. 17 D).

Von der feineren Struktur der Flimmertrichter ist zu erwähnen, daß ihnen eine Scheitelkappe, wie sie für die Turbellarien typisch ist, fehlt. In dem Verästelungen tragenden Stiel kommen jederseits 3 Kerne vor, woraus die synzytiale Natur dieser Gebilde, die man als Protonephridien (prinzipiell den Protonephridien der Priapuliden durchaus ähnlich gebaut) aufzufassen hat. Dieser Bautyp ist z. B. bei *Hamanniella*, *Nephridiorhynchus* und *Macracanthorhynchus* verwirklicht (A. MEYER). Der zweite Nephridientypus (Fig. 18 A, 15 F) besteht aus 2 symmetrisch zur Medianfläche gelegenen Nephridialkapseln, jede aus einer zentralen Nephridialkammer mit 3 Wandkernen bestehend, während in der zentralen Kammer die Röhren der zahlreichen protonephridialen Kölben ausmünden. Jede Kapsel ist mittels eines mit Zilien bekleideten

Nephridialkanals mit dem von vakuoligem und granulärem Material dicht angefüllten Nephridialsack verbunden. Ein Nephridialporus setzt den Sack mit der Außenwelt in Verbindung. Dieser Nephridialtypus ist bei *Oligacanthorhynchus*, *Nephridiacanthus*, *Pachysentis* und *Echinopardalis* anzutreffen.

A. MEYER faßt das protonephridiale Organ als einen typischen und zwar ancestralen Bestandteil der Akanthokephalenorganisation auf. Das Nephridialorgan gehört nach ihm in die Kategorie der Segmentalorgane. Nach KAISER sollen Protonephridien nur dort vorkommen, wo keine direkte Kommunikation zwischen der Uterusglockenhöhle und der Leibeshöhle besteht; wo die Uterusglocke nicht gegen die Leibeshöhle abgeschlossen ist, fehlen Protonephridien. Dem ist die Tatsache entgegenzustellen (KILIAN 1932), daß es Formen gibt, wo beim ♀ zwischen Uterusglocke und Leibeshöhle eine offene Verbindung besteht, die dem ♂ fehlt, ohne daß hier Protonephridien vorhanden sind; anderseits fehlen bei einigen Gigantorhynchiden Protonephridien, obwohl die Verbindung zwischen Uterusglocke und Leibeshöhle unterbrochen ist.

Geweblicher Aufbau Der histologische Aufbau der Akanthokephalen ist an dieser Stelle nicht eingehend darzustellen; ausführliche Angaben mit Hinsicht auf marine Vertreter finden sich u. a. in den Arbeiten von KAISER (1893), BORGSTRÖM (1895) und LÜHE (1912).

Eine Ausnahme wollen wir jedoch für die Zellkonstanz machen, die von VAN CLEAVE für *Eorhynchus*-Arten näher untersucht ist. VAN CLEAVE fand eine konstante Zahl Kerne in der Subcuticula aller *Eorhynchus*-Arten (6), in den Lemnisken (3), den Retraktormuskeln der Haken (4), der Wand der Proboscistasche (6), in den Retraktoren der Proboscis (4), den Retraktoren der Proboscisscheide (2 dorsal, 2 ventral), den Zementdrüsen (8 bei 4 Arten, 16 bei einer Art), der Vagina (11 bei einer Art, 8 bei 4 Arten), der Uteruswand (2), im Sphincter vaginae (2), im Hirnganglion 108 bzw. 94 Kerne (2 Arten), im Genitalganglion (18 Kerne, eine Art), in der Körpermuskulatur (30 bei einer Art) usw.

Zellkonstanz ist bei diesen Tieren nicht identisch mit gleicher Zellgröße. Bei kleineren bzw. jüngeren Tieren einer Art und bei Repräsentanten anderer Arten derselben Gattung kann die Zellgröße stark variieren. Besonders zu betonen ist in dieser Hinsicht der synzytiale Aufbau der Kratzer, der an sich schon den Zellenreichtum des Körpers beschränkt. Zellkonstanz, von MARTINI „Eutelie“ genannt, geht parallel mit frühzeitiger Differenzierung und Determinierung der Organanlagen. Einschränkung oder gänzliches Fehlen des Regenerationsvermögens ist eine weitere Folge bzw. Begleiterscheinung der Zellkonstanz. Eutelie stellt der Entwicklungsmöglichkeit einer Gruppe Grenzen. Evolutionistisch gesprochen führt sie die Entwicklung in eine Sackgasse. Bei den Metazoen trifft man Eutelie bei Rota-torien, Kinorhynchen, Nematoden, Akanthokephalen und Aszidien, alles Gruppen, die der Plastizität entbehren und von denen man den Eindruck hat, daß sie Seitenzweige einer Entwicklungsreihe darstellen

und wohl immer, als sekundäre Erscheinung, den Abschluß einer Reihe bilden. Zellkonstanz bestimmter Organe bei Tieren, die als Ganzes nicht zellkonstant sind und daher auch ein gewisses Regenerationsvermögen beibehalten, kommt bei Metazoen häufig vor, kann hier aber ruhig unbesprochen bleiben.

Bei der Zellkonstanz, um die es sich hier handelt, hat jede Kern- und Zellteilung aufgehört, sobald das Tier die Form des erwachsenen Individuums erreicht hat. Das individuelle Leben nimmt bei diesen Tieren ein Ende mit dem Aufhören der reproduktiven Aktivität.

Wieweit Parasitismus bei dem Zustandekommen der Zellkonstanz der Kratzer einen Einfluß ausgeübt hat, entgeht jeder Analyse. Parasitismus führt oft zur Vereinfachung, Reduktion der Körperform, und Zellkonstanz darf man ebenfalls als eine sekundär entstandene Vereinfachung, Fixierung, auffassen, da sie regelmäßig mit Zellarmut verknüpft ist.

Eine andere Folge der Zellkonstanz ist Uniformität der Körperform bei den Vertretern der Gruppe, was natürlich auch der Vereinfachung und Nivellierung durch Parasitismus zu verdanken sein kann.

Mit Zellkonstanz kann ausgeprägte syncytiale Beschaffenheit der Gewebe verknüpft sein. Diese ist dem sich parenteral ernährenden Tier von besonderem Nutzen, da die Nährsubstanzen, wenn einmal vom Körpergewebe aufgenommen, innerhalb dieses Syncytium keinen Zellgrenzen begegnen und daher baldigst an Ort und Stelle, wo sie gebraucht werden sollen, gelangen. Das Wegschaffen von Stoffwechselabfällen und der Gasaustausch werden auf demselben Wege gefördert.

Vorkommen, Geographische Verbreitung Da die Akanthocephalen ausgeprägte Schmarotzer sind, so ist ihre Ausbreitung von den Lebensbedingungen ihrer Wirte und Zwischenwirte abhängig. Nur der beschalte Embryo gelangt für kurze Zeit aus dem Wirtskörper heraus und muß dann wieder vom (1.) Zwischenwirt, im Meer vorwiegend Amphipodenarten, verzehrt werden. Da diese im allgemeinen am Meeresgrund und in mäßigen Tiefen leben, ist auch die Übertragung auf Fische (als Zwischen- oder als Endwirte) nur in dieser Region gegeben. Im einzelnen läßt sich heute noch nicht sagen, bis in welche Tiefen Fische mit Kratzern infiziert sein können. Neuerdings fand DOLFFUSS in dem Zoarziden *Pachycara obesa* Zugmayer aus einer Tiefe von 4785 m (Fundort: 45° 27' N 6° 5' W) eine neue Form, *Echinorhynchus abyssicola* Dollf. Daß viele Kratzer sowohl in bezug auf die Wahl ihrer Wirte als auch ihrer Zwischenwirte keine strenge Spezifität zeigen, ermöglicht ihnen eine kosmopolitische Verbreitung (Beispiel *Macracanthorhynchus hirudinaceus*, *Echinorhynchus gadi*). Jedenfalls aber trägt die Wanderfähigkeit der Fische dazu bei, daß Kratzer auch vielfach weit entfernt von der Stelle der Infektionsgelegenheit gefunden werden. So gelangen typische marine Echinorhynchen mit Lachs und Maifisch hoch hinauf ins Süßwassergebiet; anderseits kommen Parasiten von Süßwasserfischen, die auch durch Süßwasser bewohnende Krebse übertragen werden, mit den Endwirten ins Meer, besonders in die östlichen Teile der Ostsee. Ent-

sprechendes ist natürlich auch über die Parasiten der am Meer lebenden, zeitweise über weite Strecken wandernden Vogelarten zu sagen.

GUIDO SCHNEIDER (1902) weist darauf hin, daß Akanthokephalen in Brackwasserfischen offenbar nicht die besten Bedingungen für ihre Existenz finden. Mit Ausnahme von *E. globulosus* (= *A. anguillae* [Müller]) und *E. proteus* (= *Pomphorhynchus laevis* [Zoega]) zeichnen sich, so sagt er, „alle von mir gesammelten Akanthokephalen durch ihre Kleinheit aus. Besonders auffallend ist diese Erscheinung bei *E. acus* (= *A. gadi* Müller), der in den Dorschen des Ozeans länger und viel dicker wird als in den Dorschen des Finnischen Meerbusens“. Bestimmend für die Frage, ob ein Parasit im See- und im Süßwasser gediehen kann, ist anscheinend, ob es ihm gelingt, für seine Embryonen dort einen passenden Wirt bzw. Zwischenwirt zu finden oder jedenfalls dort so lange außerhalb des Wirts bzw. Zwischenwirts am Leben zu bleiben, bis eine Aufnahme in einen solchen erfolgt.

VON IHERING (1902) hat als erster darauf hingewiesen, daß sich die Verbreitung der Helminthen (als Beispiele nennt er mehrere Akanthokephale) zur Analyse tiergeographischer Probleme verwenden läßt. So soll vor dem Pliozän, ehe die mittelamerikanische Landbrücke zustandekam, die Landwirbeltierfauna S-Amerikas von der N-Amerikas isoliert gewesen sein. Merkwürdig und vielbezeichnend ist es, daß diese Annahme im Vorkommen eigentümlicher Kratzergattungen, deren Mehrzahl den Archiakanthokephalen angehört, wie *Gigantorhynchus*, *Prosthenorchis*, *Hamanniella* und *Oligacanthorhynchus*, bei autochthonen Säugern und Vögeln, sowie ferner im Vorkommen von *Echinopardalis* und *Oncicola* bei heterochthonen Feliden, eine wichtige Stütze findet; es beweist nicht nur, daß die Akanthokephale eine Klasse hohen Alters sind, sondern könnte auch einen Hinweis liefern für die Behauptung, daß die Archiakanthokephale älter sind als die Paläakanthokephale, eine Meinung, die sich auch aus morphologischen Gründen verteidigen läßt. Zur Ausbildung charakteristischer neuer Helminthentypen ist es in der Tertiärzeit, wenigstens in S-Amerika, nicht gekommen.

Lebensweise Von der Physiologie dieser Tiere wissen wir fast gar nichts. Unsere Kenntnis beschränkt sich hier fast nur auf gelegentliche Beobachtungen gesonderter Einzeldaten.

1. Bewegung. — Ausgiebige Bewegungen werden von den erwachsenen Akanthokephalen nicht ausgeführt, höchstens solche zum Eingraben in das Wirtsgewebe. Deshalb ist der Rüssel, mit dem sie sich bekanntlich in die Darmwand einbohren, gleichzeitig Befestigungs- und Bewegungsapparat und hat als solcher eine Reihe von Muskeln zur Verfügung. Sobald sich die Tiere an bestimmter Stelle fixiert haben, finden lebhafte Bewegungen nicht mehr statt. Auch Platzwechsel ist dann ausgeschlossen, vor allem bei Tieren, wie *Pomphorhynchus laevis* und den Corynosomen, bei denen der kugelförmig geschwollene Rüsselteil, der ins Wirtsgewebe versenkt ist, einer rückziehenden Bewegung der Tiere entgegenwirkt. Gelegentlich durchbohren

sie selbst die Darmwand, dringen bis in die Leibeshöhle ihrer Wirte vor und führen dabei lebhaftere Bewegungen aus. Sie durchqueren die Darmwand des Zwischen- wie die des Endwirts und machen bis in die 3. Woche Wanderungen in die Leibeshöhle des ersteren.

Die Muskulatur des Rüssels (Fig. 9) setzt sich aus einer großen Anzahl von Muskeln zusammen, von denen 3 bei allen Acanthocephalen vorkommen und daher als typisch und grundlegend für den Rüsselbewegungsmechanismus betrachtet werden müssen. Es sind dies:

Der aus Längsmuskeln bestehende Retractor proboscidis, auch Invaginator rostelli genannt, der die Einstülpung des Rüssels, mit den vordersten Hakenreihen beginnend, bewirkt; das Receptaculum proboscidis, eine doppelte (*Echinorhynchidae*) oder einfache (*Neoechinorhynchidae*) Ringmuskelschicht, die durch ihre Kontraktion den eingezogenen Rüssel wieder hervortreibt; die Retractores receptaculi, die das Hinterende des Retractor proboscidis bei dessen Kontraktion zurückhalten und gleichzeitig durch Vermittlung der Rüsselscheide das ganze Haftorgan rückwärtsbewegen; sie fungieren daher als Retractores proboscidis und Invigatorones colli. Die Retinacula, die vom Hinterende des Rüssels ausstrahlenden, von einer Muskelschicht umhüllten Nerven, unterstützen die Wirkung der Retraktoren, indem sie mitwirken, das Receptaculum innitunt der Leibeshöhle des Tieres festzuhalten. Weitere Muskeln werden unten erwähnt.

Beim Einbohren in die Darmwand muß der Rüssel geneigt werden, was durch Krümmung des Vorderkörpers geschieht. Das Vordringen ins Wirtsgewebe findet unter wiederholten Protusionen des Wurmes statt. Dabei versucht das Tier eine der äquatorialen Hakenreihen ins Darmepithel einzuschlagen; dann stülpt sich das Vorderende des Rüssels wiederhol ein und aus, so daß sich eine Hakenreihe nach der anderen in den Darm eingräßt. Dadurch gerät der Rüssel bis zur Hälfte ins Epithel.

Die rücklaufenden Retraktoren bewirken jetzt eine Verkürzung des Rüssels bis auf $\frac{1}{2}$ der Gesamtlänge. Dabei werden die Haken des hinteren Rüsselseils, die anders als die des Vorderdeils gestaltet sind, herausgehoben und vorwärts bewegt. Erschaffen dann die rücklaufenden Retraktoren, so dringen die jetzt als Widerhaken funktionierenden Stacheln in die umliegenden Gewebspartien ein. Zwischen Vorder- und Hinterrüssel bestehen also morphologische und funktionelle Unterschiede, die bei manchen Formen durch die kugelige Anscheinung des Rüssels noch stärker betont sind.

Die Tätigkeit der rücklaufenden Retraktoren wird durch das Ringfasernetz, das zwischen den rücklaufenden Retraktoren und der Rüsselhaut sich ausbreitet, unterstützt. Bei *Echinorhynchus gigas* sind die rücklaufenden Retraktoren hinfällig; hier inseriert aber das Receptaculum an der dritten Hakenreihe, so daß auch bei diesen Tieren der Rüssel in zwei Abschnitte zerfällt, einen vorderen, der als Bohrwerkzeug, und einen hinteren, der als Befestigungsapparat dient.

Die *Echinorhynchidae*, die nicht nur mit dem Rüssel, sondern auch mit Hals und Vorderkörper in die Darmwand eindringen, besitzen überdies noch Retractores colli, die den Hals zurückziehen und den Vorderkörper von der Halsbasis aus einstülpen.

Kugelige Erweiterungen des Körpers, wie solche bei verschiedenen Kratzern vorkommen, werden während des Eingrabens durch die Kontraktionen des Ringfasernetzes ausgeglichen. Bei den Echinorhynchen, die ein Receptaculum proboscidis mit doppelter Ringmuskelschicht besitzen, wird das Hervortreiben des Rüssels durch Einpressen der Lemmisenflüssigkeit in das große Ringgefäß des Halses gefordert. Aus diesem Ringkanal strömt sie in die Lakunen des Halses und des Rüssels und bewirkt so das Auseinanderweichen der beiden Wandungen, soweit dies die eingefügten Haken oder die Radiärfibrillen gestatten. — Die primäre Ursache für diese Flüssigkeitsbewegungen ist der seitens der Leibeshöhlenflüssigkeit auf die Lemmisen ausgeübte Druck. Der Vorstulpung des Rüssels und Halses geht eine Kontraktion der Ringmuskulatur der Leibeswand voraus; der dadurch auf den Leibeshöhleninhalt ausgeübte Druck pflanzt sich in apikaler Richtung fort und bringt den Rüsselapparat zur Entfaltung. Diese Flüssigkeitssäule dient offenbar den Retractores receptaculi und Retractores colli als Antagonist; sie erhöht anscheinend den Turgor dieser Körperteile. An lebendfrischen Acanthocephalen läßt sich leicht feststellen, daß sie immer turgeszent sind. Um aber den gesamten Mechanismus der Muskelkontraktionen und der Flüssigkeitsbewegungen richtig verstehen zu können, müßte man nicht nur die feinere Struktur der Muskeln, sondern auch ihre Physiologie, ihren Tonus und ähnliches mehr kennen.

2. Ernährung und Stoffwechsel. — Über die Ernährung und Verdauung der Acanthocephalen liegen nur spärliche Angaben vor. Von einer Physiologie der Verdauung und Ernährung sind wir bei dieser Tiergruppe noch weit entfernt. Angenommen wird nur, daß die Nahrung durch die Haut aus dem Darm des Wirtes aufgenommen

wird. KOBERT zeigte, daß Extrakte von in Formalin aufbewahrten Echinorhynchus Fibrin auflösen, d. h. Proteasen vorhanden sind, während WEINLAND eine Amylase vorfand. Es würde von wissenschaftlichem Interesse sein, den Anteil, den Rüssel und Hals mit dem zugehörigen Gefäßsystem, die bekanntlich im Wirtsgewebe eingebettet sind, haben, zu erforschen. HAMANN vermutet, daß das Lakunensystem des Rüssels und Halses der eigentliche Ernährungsapparat der Akanthocephalen sei und aus dem umgebenden Gewebe auf endosmotischem Wege Nahrung aufnähme; und SZIDAT meint, daß die Tiere durch extra-intestinale Verdauung die wirtlichen Gewebe auflösen und macht dies für *Filicollis anatis* wahrscheinlich. Er fand, daß die gesamte Umgebung des Parasiten sowohl in der Schleimhaut als in der Muscularis des Entendarms stark nekrotisch verändert ist; alles, was der Bulla und dem Halse anliegt, erscheint erweicht. Ähnliches sah PORTA (1905) bei *Bolbosoma capitatum* aus *Globicephalus melas* (Fig. 25 B) und G. SCHNEIDER bei *Pomphorhynchus laevis* (Zoega) aus *Leuciscus idus* L.

A. MEYER, der dem Gefäßsystem von *Neoechinorhynchus rutili* besondere Aufmerksamkeit geschenkt hat, fand in den Gefäßen eine grobe Emulsion; nach ihm stellen die emulgierten Tropfen fettartige Körper und Glykogen dar. Beim lebenden Tier beobachtet man eine fortwährende fluktuiierende Bewegung des Gefäßinhaltes. Die Strömung vikariert und kann in beiden Richtungen stattfinden. Diese Fluktuationen stehen mit sichtbaren Kontraktionen des Hautmuskelschlauches oder mit mikroskopisch nicht nachweisbaren Änderungen im Spannungszustande dieses Organsystems in ursächlichem Zusammenhange.

3. Atmung. — Atmungsversuche wurden bei Akanthocephalen bisher nicht vorgenommen. Im Hinblick auf das, was man bei Nematoden, die denselben Lebensraum bewohnen, findet, würde es jedoch der Mühe wert sein, einmal auch mit Kratzern entsprechende Versuche zu machen (s. hierzu ADAM 1932).

4. Exkretion. — Auch die Physiologie der Exkretion ist bei den Akanthocephalen ein unbearbeitetes Forschungsgebiet. Offenbar wird diese Funktion eine Osmoregulation sein und der Erhaltung des Turgors im Innern der Tiere dienen. Da viele Akanthocephalen (MEYER) ein dem Protonephridium der Anneliden ähnliches Exkretionssystem besitzen, so läßt sich vermuten, daß auch funktionell zwischen den Nephridien beider Tiergruppen weitgehende Übereinstimmung herrscht. MEYER findet im Nephridialkanal und -sack von *Oligacanthorhynchus taenioides* ein Material, das sonst nirgends im Körper zu finden war; das weist auf einen spezifischen Stoffwechsel hin; neben Gerinsel kommen sowohl im Nephridialkanal als auch im -sack eigenartige Blasen vor (Fig. 15 F).

Bei Injektion von Farbstoffen (Indigokarmin, karminsaurem Ammonium und Methylenblau) in die Leibeshöhle lebendfrischer Makrakanthorhynchen fand eine spezifische Anreicherung dieser Stoffe im Nephridialorgan nicht statt. Auf Grund der Tatsache, daß sich die Gesamtoberfläche der Flimmertrichter bei *Oligacanthorhynchus taenioides*

zur Körperoberfläche verhält wie 1:598, meint MEYER, daß die osmoregulatorische Funktion gegenüber der exkretorischen jedenfalls sehr zurücktritt. Von einigen Forschern (PAGENSTECHER, GREEFF) wird den Lemnisken eine exkretorische Funktion zugemutet, für welche Meinung übrigens zwingende Argumente nicht beigebracht werden konnten.

5. Sinnesleben. — Vom Sinnesleben der Kratzer wissen wir gar nichts, nicht einmal, ob spezielle Reize den Larven beim Eindringen in die Gewebe ihrer Zwischenwirte behilflich sind.

Fortpflanzung

1. Geschlechtsdimorphismus. — Die ♀ sind im allgemeinen bedeutend größer als die zugehörigen ♂. Extreme sind *Macracanthorhynchus hirudinaceus*, wo das ♀ 65 cm, das ♂ nur 10 cm mißt, und *Heteroplus grandis* (Fig. 19), wo das ♀ 5mal so lang ist wie das ♂. Ausnahmsweise besitzen ♂ und ♀ dieselben Maße (*Plagiorhynchus formosus*). VAN CLEAVE hat gezeigt, daß männliche und weibliche Akanthocephalen gleiche Zellenzahl besitzen, also im gleichen Sinne eutelisch sind, während die Größenunterschiede erst dann auftreten, wenn sich die Geschlechtszellen gebildet haben und die Eiproduktion aufgehört hat, so daß sich hieraus auf eine direkte Beeinflussung der Körpergröße durch die Geschlechtsdrüse schließen läßt; in dem Grade, als der Überschuß an Nährsubstanzen während der Eiproduktion durch die Geschlechtsdrüse verbraucht wird und nach vollendetem Eierbildung dieselben Nährstoffe für Vergrößerung des Körpers verwendet werden. Hiergegen erhob A. MEYER (1932) den Einwand, daß beim ♀ nach Abschluß der Befruchtung die Embryonalentwicklung den Stoffwechsel noch erheblich steigert, so daß nachher im Soma sowie in den Keimprodukten der gesamte Stoffwechsel noch gesteigert ist. Überdies ist es keineswegs sicher, daß schon die jungfräulichen ♀ größer sind als die ♂.

Beim ♂ findet im Gegensatz zum ♀, wo die Eibildung nur einen bestimmten Zeitraum beansprucht, kontinuierliche Spermaproduktion statt, bleiben die Testes also zeitlebens funktionell tätig. Hierdurch würde sich das Kleinerbleiben der ♂ den ♀ gegenüber ungezwungen erklären lassen (VAN CLEAVE). Die Unterschiede, die es in dieser Hinsicht zwischen den verschiedenen Arten und Gattungen gibt, sind offenbar spezifisch.

Weitere Beispiele von Geschlechtsdimorphismus gibt es bei *Neochinorhynchus cylindratus* und *N. agilis*, wo der Körperteil, welcher die Eier enthält, deutlich angeschwollen erscheint. Bei *Filicollis anatis* (Fig. 61) unterscheiden sich ♀ und ♂ durch Gestalt und Bestachelung der Proboscis. Im Gegensatz zum üblichen sind hier die Stacheln der männlichen Proboscis bedeutend größer als die der weiblichen. Bei

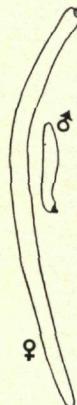


Fig. 19.
Heteroplus grandis
van Cleave, links ♀,
rechts ♂.
Nach VAN CLEAVE.

den Corynosomen sieht der Stachelbesatz des kaudalen Teiles der Körperfahrt bei vollen ♀ anders als bei ♂ aus (Fig. 20). Wie VAN CLEAVE für *Corynosoma constrictum* gezeigt hat, ist das jedoch ein Zeichen stattgefunder wiederholter Kopulation, da ganz junge ♀, die noch nicht kopuliert haben, genau so wie ♂ bestachelt sind. Äußer-

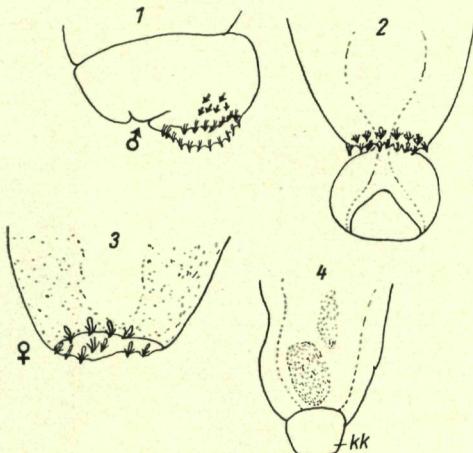


Fig. 20. *Corynosoma constrictum* van Cleave. — 1, 2 Hinterende des ♂, 1 mit eingezogener, 2 mit ausgestülpter Bursa copulatrix; 3, 4 Hinterende des ♀, 3 junges ♀ mit Stachelbesatz um die Genitalöffnung herum, 4 trächtiges ♀ mit Kopulationszeichen (kk). — Nach VAN CLEAVE.

lich erscheinen ♀ und ♂ übrigens gewöhnlich sehr ähnlich, nicht aber dann, wenn der Begattungsapparat bei den ♂ in Gestalt einer Hafttasche ausgestülpzt ist. Weiter sei darauf hingewiesen, daß die Pseudosegmentierung nur beim ♀ vorkommt (s. S. VI. e 4).

2. Kopulation. — Die Begattung geht folgendermaßen vor sich. Die mit mächtiger gebogener Muskelplatte ausgestattete Bursa copulatrix wird zuerst zum aboralen Leibespolle herabgezogen durch einen aus Längsfasern zusammengesetzten Muskelmantel, der den ganzen Kopulationsapparat samt den sich daran anschließenden Bursalschlauch allseitig umhüllt. Die Struktur dieses Muskels und die Richtung der ihn aufbauenden Fasern bewirkt, daß er als Depressor bursae und zugleich als Dilatator der Genitalöffnung wirkt. Mit dem Depressor bursae bewirken die Protrusores bursae (zwei kräftige Muskeln, die in der Mitte des Genitalschlauches angreifen) die Ausstülpung, während von den Muskeln der Körperwand auf die in der Leibeshöhle befindliche Flüssigkeit ein Druck ausgeübt wird, der sich kaudad fortpflanzend die Bursa entfaltet. Das Zurückziehen der Bursa geschieht durch die Retractores bursae. Ausgestülpzt erscheint sie als ein glockenförmiger Haftapparat, an dessen Grunde der Cirrus vorragt. Die Höhlung zeigt Längswülste, die in glänzenden Knöpfchen, Verdickungen der Sar-

kolemmahülle der Bursalmuskelfibrillen enden (KAISER). Dazu gesellt sich ein zweiter Kranz papillöser Erhebungen. Diese Leisten mit den zwischen ihnen liegenden Papillen umfassen das weibliche Hinterende, drücken sich in dessen weiche Haut ein und verhindern dadurch ein Abrutschen der Bursa copulatrix.

Nach erfolgter Kopulation schließt das ♂ die weibliche Geschlechtsöffnung durch eine dem Hinterende aufsitzende bräunliche, kappenförmige Masse ab (Fig. 204); diese verhindert ein Ausfließen des Sperma aus der weiblichen Genitalöffnung und sichert gleichzeitig die Befruchtung. Besonders deutlich lässt sich das an *Corynosoma constrictum* und *C. strulosum* (vgl. G. BALL 1930) beobachten.

3. E i a b l a g e. — Die eigentliche Befruchtung geht in der Leibeshöhle vor sich, wo die dort flottierenden Eiballen erst nach erfolgter Befruchtung in Einzeleier zerfallen; dann setzt die Embryonalentwicklung sofort ein (s. S. VI. e 24). — Die Eiablage wird von der Uterusglocke besorgt, die die unreifen Eier von den reifen scheidet und nur die reifen Eier passieren lässt (s. S. VI. e 13).

4. P ä d o g e n e s i s. — *Echinorhynchus clavaecephalus* ist nach HAMANN ein Tier, daß bereits als Larve geschlechtsreif wird. Larvale Charaktere zeigt die Haut mit ihren 6 bis 10 großen Kernen; die larvale fibrilläre Hautmuskulatur (vgl. S. VI. e 6) bleibt zeitlebens erhalten. Zur larvalen Ringmuskulatur gesellt sich eine schwach entwickelte Längsmuskulatur. Die Rüsselscheide ist dazu sehr einfach gebildet (vgl. dagegen die gleichen Organe bei anderen Acanthocephalen); am Rüssel findet man nur wenige Haken. Das alles würde, nach HAMANN, auf Pädogenesis hinweisen. — Man muß sich jedoch fragen, ob ähnliches nicht ± für alle Vertreter der Klasse gilt. Diese Frage ist von besonderer Bedeutung im Hinblick auf das Problem der Verwandtschaftsbeziehungen der Kratzer zu anderen Tiergruppen, namentlich zu den Priapuliden, deren Larven mit erwachsenen Kratzern in mehreren Punkten Übereinstimmung zeigen.

Entwicklungsgeschichte Über die Ontogenie der Acanthocephalen hat besonders A. MEYER gearbeitet; seine Studien betreffen vor allem *Macracanthorhynchus hirudinaceus* (= *Gigantorhynchus gigas*) und *Neoechinorhynchus rutili*; am genauesten ist *Macracanthorhynchus hirudinaceus* untersucht worden, erst von KAISER, später von NOÉ und von MEYER.

1. Reduktionsteilung und Besamung. — Die Reduktionsteilungen bei Eiern und Spermien sind leider in keinem Falle vom gleichen Autor untersucht worden. So haben KAISER und NOÉ sich mit der Spermiogenese beschäftigt, während A. MEYER die Eireifung ziemlich eingehend untersucht hat. Die Literaturangaben widersprechen einander jedoch in vielen Punkten, und deshalb lassen sich die Resultate der verschiedenen Forscher keineswegs in Einklang bringen.

KAISER findet (1893) in den Körperzellen des ♂ 8 Chromosomen, die Spermatogonien enthalten deren 4, während jedes Spermium an-

scheinend nur 2 Chromosomen mitbekommt. Der Reduktionsvorgang würde damit der Bildung der 4 Spermatiden aus der Spermatozyte parallel gehen. KAISERs Figuren sind im allgemeinen sehr klar, so daß es schwer fällt, an Beobachtungsfehler zu denken, wie er später selbst (1913) tut, als er eine männliche Larve untersuchte, bei der er in den Körperzellen 6 Chromosomen fand. Dies verträgt sich aber schlecht mit der Zahl 4 in den Spermatozyten. NOÉ (1910) gibt an, in den Spermatogonen 6 Chromosomen gefunden zu haben. KAISER (1913) sah in einem Reifeteilungsstadium eines Eies 3 Chromosomen von gedrungener Schleifenform und ein viertes, das querüber lag und fast die doppelte Länge der anderen aufwies; MEYER (1928) deutete letzteres als den Spermakern.

A. MEYER (1928) findet beim Studium der Oogenen in den Teilungsfiguren meist 4, seltsamerweise zuweilen auch 5 Chromosomen und weist darauf hin, daß diese Zahl zwischen der unreduzierten (diploiden, ohne Nachuntersuchung zu 6 in den Körperzellen angenommen) und der reduzierten (3) gelegen ist. Nach MEYER „findet die zahlenmäßige Reduktion nicht für alle Chromosomen gleichzeitig statt, sondern bei den Oogenenteilungen würden meist 2 Paare, seltener ein Paar schon konjugiert sein, während das andere bzw. die beiden anderen Paare noch in getrenntem Zustande verharren würden“. SCHUURMANS STEKHOVEN möchte aber die Möglichkeit des Vorhandenseins von 2 Sorten Geschlechtszellen, solchen mit und solchen ohne Heterochromosom, nicht außer Betracht lassen. MEYER fand jedoch nur Eier mit 3 Chromosomen in den Reifeteilungen, nicht auch solche mit 2 und andere mit 3, die es nach dieser Annahme geben müßte. Überdies bleibt ungeklärt, warum (vorausgesetzt, daß es 2 verschiedene Sorten Eier gibt, von denen die mit 5 Chromosomen viel seltener sind) geschlechtsreife ♂ und ♀ gleich häufig sind (MEYER 1928). Erst eine Nachprüfung würde endgültig diese Widersprüche beseitigen können. Die Fig. 27, aus der MEYER schließt, daß der männliche Kern 3 Chromosomen enthält, erlaubt ebensogut die Annahme von 4 Chromosomen. Dann ergeben sich jedoch von neuem Widersprüche zu den Befunden KAISERS (1893; 2 Chromosomen im Spermium).

Eine weitere Frage, die beim Vergleich der Resultate KAISERS (1893, 1913) und MEYERS (1928) auftaucht, ist, ob nicht vielleicht bei ein und derselben Art neben diploiden auch tetraploide Formen vorkommen. H. von Voss hat 1910 die Reifeteilung des Eis von *Pomphorhynchus laevis* (*Echinorhynchus proteus*) aus *Perca fluviatilis* verfolgt und dabei in der Äquatorialplatte der Oogenen 8 Chromosomen gefunden, während das Ei, dessen 1. Richtungskörper sich schon gebildet hatte, deutlich 4 Chromosomen enthielt, abgesehen vom Spermakern, den von Voss als solchen übersehen hat. Eine Nachuntersuchung der verschiedenen strittigen Punkte an bekanntem, aus experimentell infiziertem Zwischenwirt stammendem Material und Vergleichung der gewonnenen Befunde mit auf gleiche Weise gezüchteten Geschlechtstieren aus experimentell infiziertem Endwirt könnte vielleicht die bestehenden Widersprüche beseitigen.

2. Ei fürichung, Embryonalentwicklung. — Die Embryonalentwicklung wurde von KAISER und letzthin vor allem von MEYER, und zwar an *Macracanthorhynchus hirudinaceus* und *Neoechinorhynchus rutili*, zwei Archikanthokephalen, untersucht. Die bei Vertretern dieser Tierklasse bestehende Eutelie setzt frühzeitige Determinierung der verschiedenen Körperbezirke voraus. Die Eizelle ist von einer, bzw. 2 Eihüllen umgeben, von denen die innere immer die Befruchtungsmembran ist. Die große Achse des Ei-Ellipsoids und die primäre Polaritätsachse, kenntlich an der Bildung der Richtungskörper, fallen zusammen (Fig. 21.1, 2). Der animale Eipol kennzeichnet sich bei *Neoechinorhynchus rutili* durch größere Plasmadichte (Fig. 21.2); bei *Macracanthorhynchus hirudinaceus* gilt dies für den gegenüberliegenden Pol (Fig. 21.1).

Auf dem 4-Zellenstadium von *Neoechinorhynchus rutili* (einem Schmarotzer verschiedener einheimischer Fische) fällt eine Zelle, die D-Zelle, durch Plasmareichtum besonders auf; diese ist die Urhautzelle (Fig. 21). Die übrigen 3 Quadranten bestehen aus plasmaarmen Zellen. Alle 4 bilden zunächst Makro- und Mikromeren; die 3 vegetativen gehen alsbald unter stetiger Kernvermehrung zur Syncytium-Bildung über, während die Zelle d 5.2, ein Derivat des D-Quadranten, ihre Individualität bis zum

Stadium mit 16 Kernen beibehält. Später entsteht auch am animalen Pol ein Syncytium, welches das des vegetativen Pols, das zum Embryonalkern wird, einhüllt (epibolische Gastrulation). Die Teilungsrichtungen in der Hautbahnh sind abwechselnd dextrotrop-lätorp; man erkennt in den 3 ersten Hautbahnteilungen den Charakter der Spiralfurchung.

Nach A. MEYER ist die plasmatische Epibolie auf einen erworbenen Gastrulationsmechanismus der Vorfahren zurückzuführen. Gegen Ende der Larvenentwicklung beschränkt sich die Hautbahnh auf eine Hautplasmabahnh; die Hautbahnhkerne degenerieren und werden durch Abkömmlinge des Embryonalkerns ersetzt. Die Haut der Larve geht dann direkt in die des erwachsenen Tieres über. Die Schale entsteht als ein Sekret der Larve außerhalb der Eihülle.

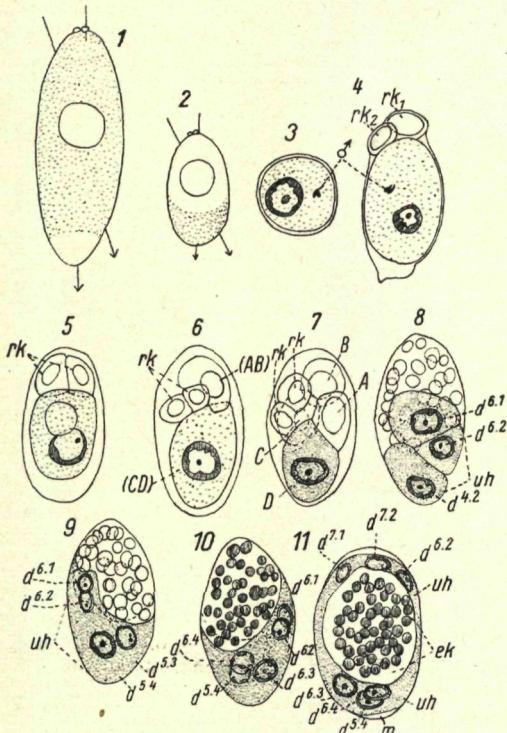


Fig. 21. 1 Verteilung des Plasmas verschiedener Dichte im Ei von *Macracanthorhynchus hirudinaceus*; 2 Dasselbe im Ei von *Neoechinorhynchus rutili*; 3 bis 11 die Hautbahnh bei *Neoechinorhynchus rutili*. — rk Embryonalkern, mh Urhaut, rk Richtungskörper.

Nach A. MEYER.

Bei *Macracanthorhynchus hirudinaceus*, einem Parasiten von Warmblütern, fehlt der auffallende Unterschied zwischen dem D- und den anderen Quadranten. Kein Organ oder Teil der Larve zeigt gebaute Entwicklung. Typisch für die Furchung sind hier die spiraligen Teilungen im B-Quadranten, sowie bei der Bildung der vegetativen Mikromeren-Quartette und der weitgehende Asynchronismus der Teilungen, der sich aus Raumbeziehungen der Blastomeren zueinander und aus dem engen Anliegen der Eihülle verstehen lässt. Das 34-Zellen-Stadium hat den Charakter einer Stereoblastula. Später verwischen sich die Größenunterschiede zwischen Makro- und Mikromeren, verschwinden die Zellgrenzen und werden am vegetativen Pol durch Makromeren Mikromeren von der Oberfläche verdrängt, was man als eine Art Gastrulationsvorgang auffassen könnte. Mit dem Verschwinden der Zellgrenzen ordnen sich die

Kerne gruppenweise an, und es entstehen die Organanlagen. Frühzeitig bildet sich eine vordere Gruppe aus, die, aus dem 3. Mikromerenquartett hervorgehend, später den axialen Zellstrang bildet, auf den wiederum der Ligamentzapfen (von A. MEYER als Darmrudiment aufgefaßt) zurückzuführen ist. Schließlich entsteht auch hier ein Embryonalkern in der axialen Zone des Keimes, der vom Hautsyneytum mit seinem voluminösen Kernen eingeschlossen ist. An der Larve unterscheidet man jetzt einen mit dolchartigen Haken besetzten Kopfkegel und einen von feinen Stacheln bedeckten Rumpfteil (Fig. 22). Nach Verlassen der Schale und Festsetzung im Zwischenwirf geht die provisorische Bestachelung verloren.



Fig. 22. Larve von *Macracanthorhynchus hirudinaceus* aus der Darmwand von *Cetonia aurata*.
Nach KAISER.

A. MEYER weist beim Vergleich der Entwicklung von *Macracanthorhynchus hirudinaceus* mit der von *Neoechinorhynchus rutili* darauf hin, daß man die bei diesem vorhandene Hautbahn als Konzentrationserscheinung aufzufassen hat. Diese Konzentration kann sich, wie hier, auf die Haut (Hautbahn) oder bei anderen Tieren auf die Gonade (Keimbahn) beziehen; in beiden Fällen ist hierbei der D-Quadrant besonders beteiligt. So würde nach MEYER zwischen der gebahnten Entwicklung der Gonade und der der Haut keine kausal-morphologische, sondern nur eine entwicklungsphysiologische Analogieähnlichkeit bestehen.

3. Die Postembryonalentwicklung. — Der Lebenszyklus der Akanthokephalen ist mit ein- oder zweimaligem Wirtswechsel verbunden. Im ersten Falle beteiligen sich daran also zwei Wirte, meist ein Arthropode (Krebs, bzw. Insekt) und ein Wirbeltier (Fisch, bzw. Säugetier); im zweiten Falle wird der Lebenszyklus mit dem Erreichen der Geschlechtsreife und der Produktion von Geschlechtsprodukten erst im dritten Wirt (Vogel, bzw. Säugetier) abgeschlossen, während sich die beiden Zwischenwirte unter Krebsen und Fischen finden lassen.

Die Postembryonalentwicklung ist nur an dem Archiakanthokephalen *Macracanthorhynchus hirudinaceus* eingehender untersucht (KAISER, A. MEYER), während wir in bezug auf die Paläakanthokephalen nur über wenige, fragmentarische Angaben verfügen. Die Larve von *M. hirudinaceus*, eingeschlossen in mehrere Hüllen, darunter 2 Schalendecken, wird vom Muttertier ausgestoßen und gelangt mit den Faeces des Wirtes (Schwein) in den Erdboden. Zwischenwirte (Larven von Lamellikörnern, u. a. *Orycles nasicornis*, *Melolontha vulgaris* und *Cetonia aurata*) nehmen die Eier auf, und in ihnen erfolgt die weitere Entwicklung. Die von den Käferlarven aufgenommenen Eier bleiben etwa noch 14 Tage nach Aufnahme im Darmlumen liegen, ohne zu schlüpfen. Das geschieht später, hauptsächlich durch Quellung der Membran, welche innerhalb der Schale die embryonale Larve unmittelbar umhüllt.

Der Besitz eines mit kutikularen Häkchen versehenen Rostellum, das durch einen Retractor eingestülpt werden kann, befähigt die Larve, die Darmwand ihres Wirtes zu durchbohren. Die Wirkung der Häkchen wird durch Kontraktionen spiralig unter der Cuticula verlaufender muskulöser Fibrillen, die den Larvenrumpf komprimieren und dadurch das Rostellum vorschieben, unterstützt (Fig. 23); ein Ringmuskel befindet sich hinter dem Rostellum. Diese Muskeln sind einfache fibrilläre Differenzierungen des Protoplasma, die Häkchen und ihre Muskeln larvale Gebilde.

Nachdem die Larven die Darmwand passiert haben und in die Leibeshöhle eingedrungen sind, siedeln sie sich außer im Fettkörper hauptsächlich in dem von Tracheen durchsetzten Bindegewebe an. Vor der 5. bis zur 9. Woche nach stattgefundenner Infektion machen die Larven eine Ruheperiode durch, während der weder Bewegungen noch Wachstum stattfinden. Dann verlieren sie ihren larvalen Charakter und wachsen heran. Am Ende der 11. Woche ist von den Kutikularstacheln und muskulösen Hautstrukturen nichts mehr zu sehen.

Von nun an nimmt das Wachstum an Geschwindigkeit zu. In der 14. Woche, bei einer Länge von 0.5 mm, hat sich eine den Keim einhüllende, nichtzelluläre Membran

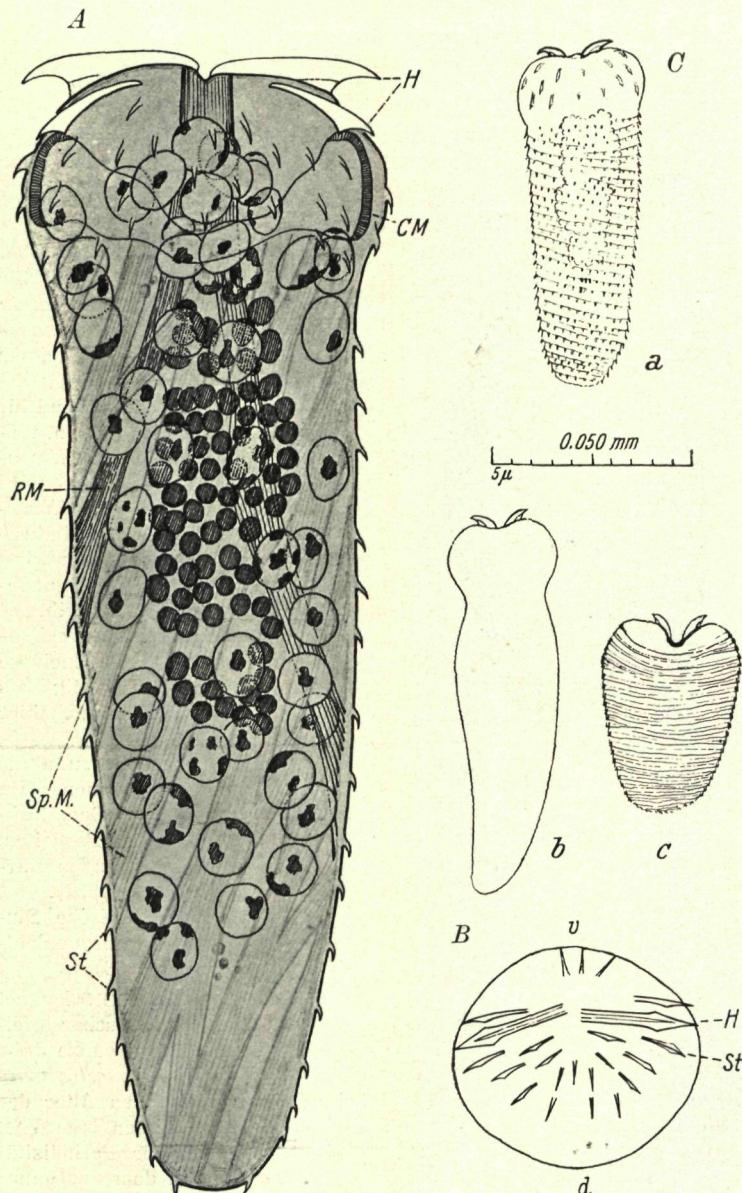


Fig. 23. *A Macracanthorhynchus hirudinaceus* (Pall.) ; Larve aus der Leibeshöhle des Egerlings. — *cm* Ringmuskeln, *h* Häkchen, *rm* Retractor des Rostellum, *spm* spirales (dextiotropes) subkutikulares Fasernetz, *st* Kutikularstacheln. — *B* Aufsicht auf das Rostellum. — *C* Drei Bewegungszustände der bohrenden Larven. — Nach A. MEYER.

gebildet. Die Häkchen des Rostellum sind auseinandergesetzt und verlagert. Nach der 15. Woche (Länge 1.5 mm) hat sich die Halsregion mit ihren 12 Hautkernen ausgebildet. Am Ende der 18. Woche (2.07 mm) unterscheidet man die Anlage der Proboscis und der definitiven Hakenanlagen, die in 6 spiralen lätotropen Reihen zu je 6 Haken angeordnet sind. Nach der 19. Woche (Länge 4.60 mm) hat sich die Halsregion eingeschränkt und bilden sich die Lemmisen unter Einwanderung von Hautkernen.

Diese Juvenilstadien können nach WOLFFHÜGEL in die Imago übergehen. Von jetzt, also vom 5. Monat, an verlangsamt sich der Wachstum; sie verharren in einem Zustand relativer Ruhe im Zwischenwirt bis zur Aufnahme in den Endwirt, in dessen Darmkanal sie zu Geschlechtstieren heranreifen.

Bei den Paläakanthokephalen begegnet man Formen mit nur einem Zwischenwirt, meist einem Amphipoden (*Amphithoe rubricata*, *Callopis rathkei*, *Gammarus locusta* und *Pontoporeia femorata*, für *Echinorhynchus gadi*, *Pontoporeia affinis* für *E. salmonis*, *Gammarus pulex* für *E. clavula*) oder einem Isopoden (*Asellus aquaticus*, für *Acanthocephalus anguillae* und für *A. ranae*). — Für die Formen, welche einen fischfressenden Warmblüter als Endwirt haben, wird allgemein ein doppelter Wirtswechsel über Krebs (Zwischenwirt) und Fisch (Transportwirt) nach Säugetier (Endwirt) angenommen. — Schließlich gibt es noch Formen, wie *Pomphorhynchus laevis*, bei denen kleinere Süßwasserfische gleichzeitig als Transport- (dann haben sich hier die unreifen Akanthokephalen in der Leber angesammelt) und als Endwirt auftreten können. Im letzteren Falle ist der Darmtraktus der Wohnsitz der Parasiten. Vergl. auch die eingehenden Darlegungen A. MEYERs (1932).

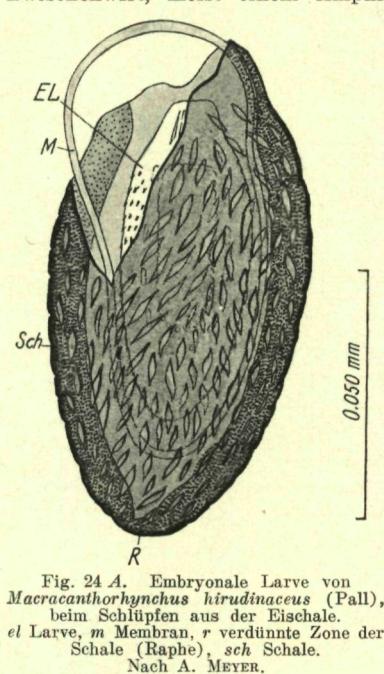
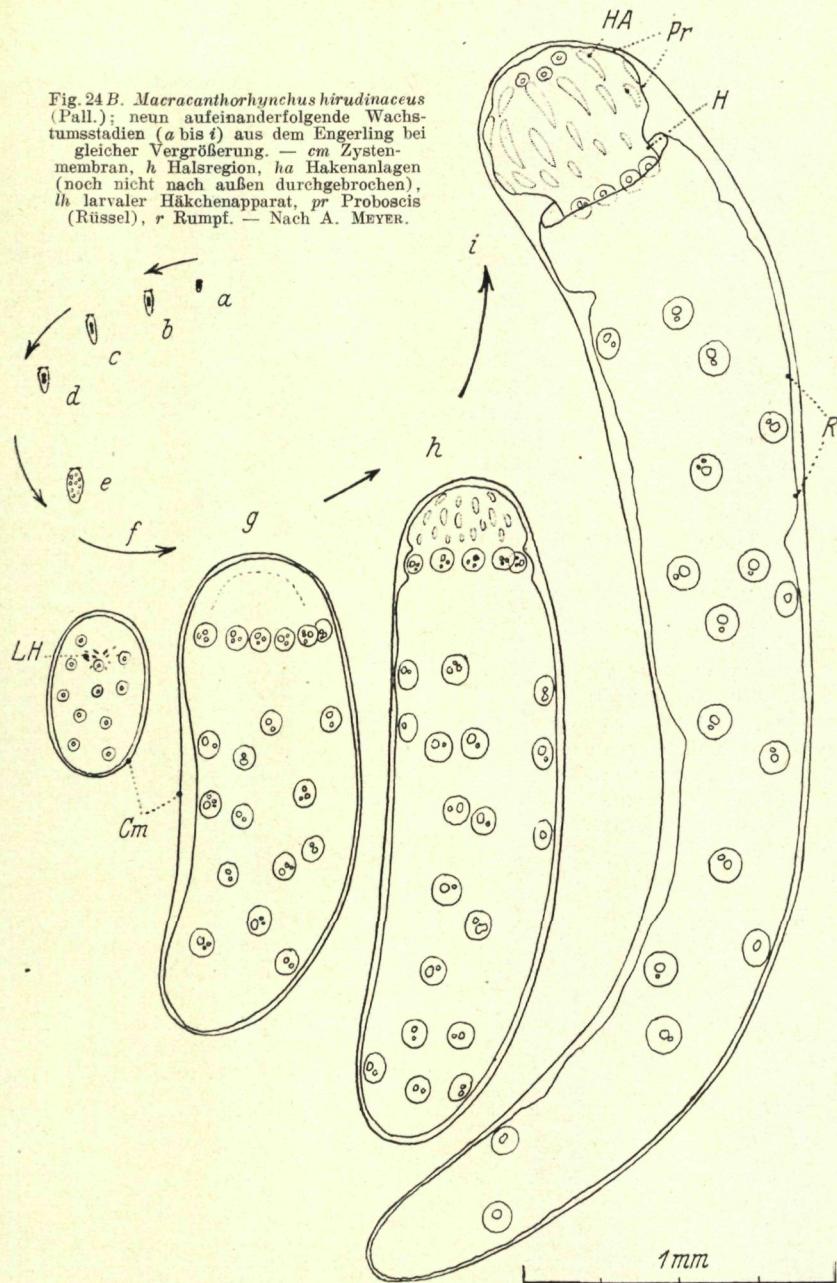


Fig. 24 A. Embryonale Larve von *Macracanthorhynchus hirudinaceus* (Pall.), beim Schlüpfen aus der Eischale.
el Larve, m Membran, r verdünnte Zone der Schale (Raphe), sch Schale.
Nach A. MEYER.

wicklung liegen nicht vor (doch s. weiter unten, S. VI. e 33).

4. Periodizität und Lebensdauer. — LINTON leugnet jede jahreszeitliche Periodizität im Vorkommen parasitärer Helminthen in Seefischen. *Echinorhynchus gadi* fand er das ganze Jahr hindurch in nahezu gleich großen Mengen in *Pseudopleuronectes americanus*; er vernachlässigte jedoch bei seinen Studien, das Alter der Parasiten zu verzeichnen. — Zu ganz anderen Ergebnissen kam VAN CLEAVE. Zwar fand auch er, daß jedes Zeichen einer Periodizität fehlen kann (Beispiel: *Neoechinorhynchus emydis*, von dem das ganze Jahr über in Süßwasserschildkröten jüngere und ältere Exemplare nebeneinander angetroffen wurden, woraus hervorgeht, daß eine Infektion in jedem Monat des Jahres stattfinden kann). Anders bei

Fig. 24 B. *Macracanthorhynchus hirudinaceus* (Pall.); neun aufeinanderfolgende Wachstumstadien (*a* bis *i*) aus dem Eingerling bei gleicher Vergrößerung. — *cm* Zystenmembran, *h* Halsregion, *ha* Hakenanlagen (noch nicht nach außen durchbrochen), *lh* larvaler Hähkchenapparat, *pr* Proboscis (Rüssel), *r* Rumpf. — Nach A. MEYER.



Gracilisentis gracilisentis, einem Parasiten des Darms und der Pylorusanhänge von *Dorosoma cepedianum*, wo neue Infektionen immer nur im X. stattfinden. Dann trifft man viele kleine und unreife Parasiten, und dann ist der Infektionsprozentsatz hoch. Im XI. erreichen die Jungtiere ihre Sexualreife; die Parasiten sind dann vollreif und ganz erwachsen. Im folgenden IV. beträgt aber der Infektionsprozentsatz nur mehr die Hälfte des im X. festgestellten, während im VI., VII. und VIII. beim gleichen Wirt keine Parasiten gefunden werden. Hier ließ sich also ein bestimmter Jahreszyklus feststellen. Vermutlich besteht ein Zusammenhang der Nahrungsgewohnheiten des Wirtes, der ein Schlammfresser ist und dabei auch Rhizopoden und Kruster aufnimmt, mit der erwähnten Periodizität.

Eine ähnliche Periodizität weist der Entwicklungsgang des *Neoechinorhynchus longirostris*, eines Parasiten desselben Wirts, auf. Hier findet die Infektion im Sommer statt; unreife Kratzer trifft man im VI. und VII. an, während die reproduktive Periode vom VIII. bis XII. dauert. Vom Spätwinter bis Mitte Sommer bleiben die Würte parasitenfrei. Die Infektionszeit dauert nur kurze Zeit, was sich aus der Tatsache, daß die Jungtiere alle die gleiche Länge aufweisen, schließen läßt.

Die Periodizität hängt nach diesen Beobachtungen von verschiedenen Faktoren ab, und zwar 1) von der Lebensdauer im definitiven Wirt; 2) von der Länge der Periode, während der eine Infektion stattfinden kann (*N. longirostris*); 3) von der Dauer der Postembryonalperiode im Zwischenwirt; 4) von den eventuellen periodischen Schwankungen in der Häufigkeit der Zwischenwirte; 5) von periodischen Änderungen der Ernährungsgewohnheiten des definitiven Wirtes oder von dessen aktiven Wanderungen von und zum infizierten Wohnorte.

Zu denken ist auch an die Möglichkeit, daß sich bei den definitiven und den Zwischenwirten eine mit dem Alter zunehmende Resistenz gegen eine Immunität für eine Infektion ausbildet. Letzteres steht offenbar in engem Zusammenhang mit den Faktoren, die unter 1 und 2 genannt wurden.

Ökologie 1. Parasitismus. — Auf bzw. in Akanthokephalen hat man bisher keine Parasiten angetroffen. Die parasitäre Natur dieser Tiere läßt sich außer am Fehlen von Mundöffnung, Darmkanal und Anus (damit verbunden parenteraler Ernährung) am Besitz eines Haftapparates, an der fortschreitenden Rückbildung der Exkretionsorgane (die bei vielen Archiakanthokephalen vorhanden sind, den Paläoakanthokephalen aber fehlen), an besonderen Einrichtungen der Fortpflanzungsorgane, an der großen Zahl der Eier (viele Millionen bei *Macracanthorhynchus hirudinaceus*), somit an der relativen allgemeinen Vereinfachung der ganzen Struktur und am Verlust der Eigenbewegung erkennen.

Über den Wirtswechsel haben wir schon S. VI. e 28 einiges bemerkt. Hier ist ergänzend zu bemerken, daß es sich weder beim End- noch beim Zwischen- oder Transportwirt um strenge Spezifität handelt. Wohl gehören die Zwischenwirte eines bestimmten Akantho-

kephalen meist zu einer bestimmten Arthropodengruppe, aber die Art kann wechseln. So kommen die Larven von *Macracanthorhynchus hirudinaceus* in Europa sowohl in Engerlingen von *Cetonia* als auch in denen von *Oryctes* und *Melolontha* vor, vielleicht auch in Larven der Koprofagen *Aphodius* und *Geotrupes*, in S-Amerika treten die Koprofagen-Genera *Phaenaeus* und *Gromphas* an deren Stelle, in N-Amerika sind es *Lachnesterina*-Arten. Alle genannten Käfer gehören jedoch zur Gruppe der Lamellikornier.

Dasselbe gilt im allgemeinen für den definitiven Wirt, obwohl Ausnahmen vorkommen. Man beachte z. B., daß *Acanthocephalus ranae* nicht nur in Fröschen und anderen Amphibien, sondern auch in der Ringelnatter parasitiert, und daß *Corynosoma strulosum* sowohl in Robben als auch in *Phalacrocorax*-Arten geschlechtsreif wird.

Ein Irrlauf der Parasiten (*Xenoparasitismus*), der gleichzeitig ein temporärer Parasitismus ist, kommt vor; so lebt *Corynosoma strulosum* in Vögeln (*Mergus* und *Columbus*), in der Hauskatze und anderen Säugern oder in Raubfischen, *Macracanthorhynchus hirudinaceus* auch im Menschen. In diesen Fällen bleibt der Parasit wohl am Leben, vollendet aber seine Entwicklung nicht, da er die Geschlechtsreife nicht erreicht. Ein solches Vorkommen von Parasiten in ungeeigneten Wirten ist wohl nur mit gelegentlicher, zufälliger Aufnahme derselben mit der Nahrung zu erklären. Das Überleben im fremden Milieu ist nicht verwunderlich, wenn man annimmt, daß die Akanthocephalen, wie das für viele in Kaltblütern lebende Parasiten gilt, poikilosmotisch sind und sich deshalb der ihnen fremden Umgebung ± anpassen können, jedenfalls dort nicht sofort einzugehen brauchen (s. SCHÖPFER).

In diesem Zusammenhang sei darauf hingewiesen, daß die Parasiten in ihren Wirtstieren durch größere (passive) Wanderungen von einer Örtlichkeit in eine andere gelangen können. Das gilt vor allem für Wirte, wie Lachs und Aal, die in verschiedenen Perioden ihres Lebens in verschiedenen Medien leben. Doch sei bemerkt, daß diese Wirte, wie der Lachs, auf ihren Wanderungen von einem Teile der Parasitenfauna befreit werden können (ZSCHOKKE 1891). Dazu gesellen sich Fische, die aus Flüssen ins Meer abzusteigen vermögen.

Was für die definitiven Wirte gilt, hat auch für die Zwischenwirte Geltung, namentlich für *Asellus aquaticus*, der öfter Süßwasser mit Brack- bzw. Seewasser tauscht und u. a. die Larven von *Acanthocephalus lucii* beherbergt, während die Larven von *Acanthocephalus salmonis* ihre Postembryonalentwicklung in *Pontoporeia affinis* durchmachen, die auch im Süß- und im Brackwasser vorkommt.

So erklärt sich dann auch, daß mehrere Kratzer nicht scharf an ökologische Marken gebunden sind und die Grenze Süßwasser-Meerwasser über das Brackwassergebiet nach beiden Richtungen hin überschreiten. Bei den Akanthocephalen des Lachses (HEITZ 1920) gibt es 2 marine, 5 marin-potamophile und eine rein potamophile Form. Die Vertreter der 2. Gruppe überwiegen; doch kommen 4 dieser Formen vorwiegend in Süßwasserfischen vor, während nur einer, *Echinorhynchus gadi*, als Schmarotzer hauptsächlich auch Seefische

aufsucht. Die Akanthokephalenfauna des Lachses ist daher vorwiegend eine potamophile und in viel geringerem Maße eine marine.

Falls doppelter Wirtswechsel vorliegt, spielt der zweite Wirt die Rolle eines Transportwirtes; in ihm machen die Larven, gewöhnlich in der Leibeshöhleenzystisiert, eine Ruheperiode durch. *Pomphorhynchus laevis* gibt hierfür ein gutes Beispiel. Erster Zwischenwirt, in dem sich die Postembryonalentwicklung abspielt, ist *Gammarus pulex*; Transportwirte sind kleinere Fische (Schleie, Elritze, Bartgrundel, Stichling u. a.), während man die Geschlechtstiere erst in Raubfischen als Endwirten antrifft.

3. Die Stärke der Infektion des Endwirtes steht mit der Stärke der Infektion des Zwischenwirtes bzw. des Transportwirtes in ursächlichem und mutuellem Zusammenhang. SZIDAT (1931) fand in der Umgebung von Rossitten nur etwa $\frac{1}{2}\%$ der Asseln mit Larven von *Fiticollis anatis* infiziert. Das genügte jedoch völlig für eine allgemeine Verbreitung der Infektion bei den Enten; ja, bisweilen begegnet man im Darm einer einzigen Ente vielen Hunderten von Parasiten. Gleichtes gilt für Infektionen von Süßwasserfischen mit *Pomphorhynchus laevis*. Hier sind die Darmzotten nicht selten ganz mit darin haftenden Parasiten überdeckt (s. auch PORTA [1906], der im Darm eines *Globicephalus melas* nicht weniger als 25 305 Exemplare von *Bolbosoma capitatum* antraf; Fig. 25). NYBELIN (1924) stellte in der Ostseebuch von Gamlebyviken (bei Västervik, Schweden) für *Pontoporeia affinis* einen natürlichen Infektionsindex von 11.6% (7 von 60 Exemplaren), und im Schärenarchipel einen solchen von 8% (8 von 100) für *Echinorhynchus salmonis* fest; bei *Gammarus pulex* (Fluß Ansjöan) waren einmal 6% (18 von 300), ein anderes Mal 9% mit *Echinorhynchus*

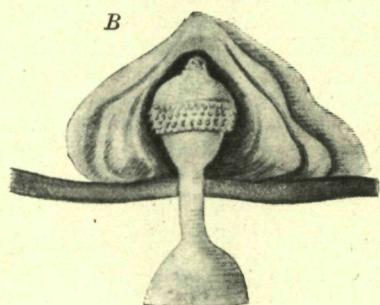
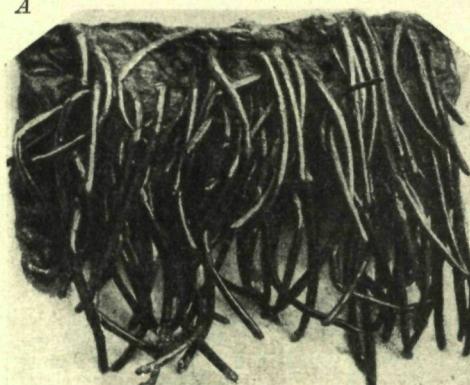


Fig. 25.

A Darmwand von *Globicephalus melas*, besetzt mit *Bolbosoma capitatum* (von Linstow). — B Festheftung eines Tieres.
Nach PORTA.

clavula infiziert. In letzterem Falle wurden bis 4 oder 5 ausgewachsene Larven in einem *Gammarus* angetroffen, während bei künstlicher In-

fektion der Arthropoden (*Amphithoë rubricata*) mit *E. gadi* das eine Mal, als reichlich Eimaterial verabreicht wurde, ein Infektionsprozentsatz von etwa 43 (9 von 21; zwischen 1 und 14 Larven im Stück), ein anderes Mal (spärliches Eimaterial) 36.3 (8 von 22; in diesen 8 Exemplaren zusammen 12 Larven) erzielt wurde.

Für *Corynosoma strulosum* fand MÜHLING einen Infektionsprozentsatz von 12½ bei *Pleuronectes flesus* und von 5 bei *Lampetra fluviatilis*, beides in O-Preußen; GUIDO SCHNEIDER fand im Finnischen Busen *Neoechinorhynchus rutili* bei 10.8% der untersuchten Exemplare von *Leuciscus idus*, bei 11.4% von *Leuciscus erythrophthalmus*, bei 25% von *Abramis brama*, 25% von *Phoxinus phoxinus*, 25% von *Anguilla vulgaris*, 5.9% von *Acerina cernua*, 4.8% von *Perca fluviatilis* (s. für die Infektionsprozentsätze von *Echinorhynchus gadi*, *A. lucii*, *Pomphorhynchus laevis* und *Corynosoma strulosum*: G. SCHNEIDER 1902).

Obwohl sich die wirtschaftliche Schädigung aus solchen Infektionszahlen schwer berechnen läßt, so steht doch fest, daß die Fische mit stärkerem Befall merkliche Gewichtsverluste erleiden und daher der Fang geringer und im Werte niedriger bleibt, als es sonst der Fall wäre. Über Verluste infolge Darmperforationen bei Infektion mit *Pomphorhynchus laevis* u. a. liegen keine zahlenmäßigen Daten vor.

4. Die Wirte als ökologisches Milieu. — Obwohl viele Entoparasiten eine ansehnliche Anpassungsfähigkeit an verschiedene Wirte zeigen, besonders die Akanthocephalen in bezug auf ihre Werte selten streng spezifisch sind, so besagt das keineswegs, daß alle Wirte eines Parasiten für jenen ein gleich gutes ökologisches Milieu darstellen. Dies läßt sich allein schon aus dem Umstand folgern, daß der Infektionsprozentsatz bei verschiedenen Wirten von der gleichen Lokalität verschieden groß ist, die Infektion artlich also verschieden stark ist, ferner aus der Tatsache, daß derselbe Parasit in verschiedenen Wirten verschieden groß wird. So erreicht, nach G. SCHNEIDER, *Echinorhynchus gadi* in *Gadus morrhua* aus dem Finnischen Busen 45 mm Länge, während er in *Clupea harengus*, *Cyclopterus lumpus* und *Pleuronectes flesus* höchstens 20 mm lang wird. Die 3 letztnannten Arten würden damit keine eigentlichen Werte oder nur Werte von sekundärer Bedeutung sein (vgl. auch ZSCHOKKE 1903).

Register der Wirtstiere In diesem Register, wie auch im Kapitel „Systematik“ werden alle die Parasiten und ihre Werte aufgeführt, die im Gebiete der Nord- und Ostsee gefunden wurden; doch sind in manchen Fällen die betreffenden Parasiten in den genannten Wirten bisher nur außerhalb des Gebietes angetroffen worden.

Crustacea

<i>Ostracoda</i>	.	.	.	<i>Neoechinorhynchus rutili</i> (Müller)
<i>Amphipoda</i>	{	<i>Amphithoë rubricata</i> (Montagu) <i>Calliopius rathkei</i> (Zaddach) <i>Gammaurus locusta</i> L.	:	<i>Echinorhynchus gadi</i> Müller, Larve
		<i>Gammaurus pulex</i> L.	:	{ <i>Echinorhynchus clavula</i> Dujardin, Larve <i>Polymorphus mirutus</i> (Goeze), Larve <i>Pomphorhynchus laevis</i> (Zoega), Larve

<i>A m p h i p o d a</i>	$\left\{ \begin{array}{l} \text{Pontoporeia femorata Kröyer} \\ \text{Pontoporeia hoyi} \\ \text{Pontoporeia affinis Lindström} \\ \text{Hyalella knickerbockeri} \\ \text{Asellus aquaticus L.} \\ \text{Potamobius astacus L.} \end{array} \right.$	<i>Echinorhynchus gadi</i> Müller, Larve
<i>I s o p o d a</i>		<i>Echinorhynchus coregoni</i> Linkins, Larve
		<i>Corynosoma semerme</i> (Forssell), Larve
<i>D e c a p o d a</i>		<i>Echinorhynchus salmonis</i> Müller, Larve
		<i>Leptorhynchoides thecatus</i> (Linton), Larve
		<i>Acanthocephalus anguillae</i> (Müller), Larve
		<i>Acanthocephalus lucii</i> (Müller), Larve
		<i>Acanthocephalus ranae</i> (Schrank), Larve
		<i>Filicollis anatis</i> (Schrank), Larve
		<i>Polymorphus minutus</i> (Goeze), Larve

Insecta

<i>Sialis</i> sp.	$\cdot \cdot \cdot \cdot \cdot$	$\left\{ \begin{array}{l} \text{Neoechinorhynchus cylindratus} \text{ Villot,} \\ \text{Larve} \end{array} \right.$
-------------------	---------------------------------	---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------

Pisces**a) Chondrichthyes**

<i>C y c l o s t o m i</i>	$\left\{ \begin{array}{l} \text{Lampetra fluviatilis L.} \\ \text{Mustelus laevis Risso} \\ \text{Acandrias vulgaris L.} \\ \text{Raja batis L.} \end{array} \right.$	<i>Corynosoma strumosum</i> (Rudolphi), Larve, Infektions-% 5 (MÜHLING)
<i>S e l a c h i t</i>		<i>Corynosoma semerme</i> (Forssell), Larve
		<i>Bolbosoma vasculosum</i> (Rudolphi), Larve

b) Chondrostei

<i>A c i p e n s e r i d a e</i>	$\left\{ \begin{array}{l} \text{Acipenser sturio L.} \end{array} \right.$	<i>Echinorhynchus gadi</i> Zoega
		<i>Pomphorhynchus laevis</i> (Zoega)

c) Teleostei

<i>C l u p e i d a e</i>	$\left\{ \begin{array}{l} \text{Clupea harengus L.} \\ \text{Clupea alosa L.} \\ \text{Clupea finta C. V.} \\ \text{Clupea sprattus L.} \end{array} \right.$	<i>Corynosoma semerme</i> (Forssell), Larve
		<i>Corynosoma strumosum</i> (Rudolphi), Larve
		<i>Echinorhynchus gadi</i> Müller
		<i>Acanthocephalus lucii</i> (Müller)
		<i>Echinorhynchus salmonis</i> Müller
<i>S a l m o n i d a e</i>	$\left\{ \begin{array}{l} \text{Coregonus lavaretus L.} \\ \text{Coregonus oxyrinchus L.} \\ \text{Coregonus albula L.} \\ \text{Osmerus eperlanus L.} \\ \text{Salmo trutta L.} \end{array} \right.$	<i>Rhadinorhynchus alosae</i> (Hermann)
		<i>Rhadinorhynchus pristis</i> (Rudolphi)
		<i>Pomphorhynchus laevis</i> (Zoega)
		<i>Acanthocephalus lucii</i> (Müller)
		<i>Acanthocephalus anguillae</i> (Müller)
	$\left\{ \begin{array}{l} \text{Salmo salar L.} \\ \text{Thymallus vulgaris Nilsson} \\ \text{Anguilla vulgaris L.} \\ \text{Conger vulgaris C. V.} \end{array} \right.$	<i>Acanthocephalus lucii</i> (Müller)
		<i>Corynosoma strumosum</i> (Rudolphi), juv.
		<i>Echinorhynchus salmonis</i> Müller
		<i>Acanthocephalus lucii</i> (Müller) ?
		<i>Echinorhynchus salmonis</i> Müller
	$\left\{ \begin{array}{l} \text{Pomphorhynchus laevis} \text{ (Zoega), Larve} \\ \text{Corynosoma strumosum Rudolphi, Larve} \\ \text{Pomphorhynchus laevis} \text{ (Zoega)} \\ \text{Echinorhynchus truttae} \text{ Schrank} \\ \text{Echinorhynchus salmonis} \text{ Müller} \end{array} \right.$	<i>Pomphorhynchus laevis</i> (Zoega), Larve
		<i>Echinorhynchus salmonis</i> Müller
		<i>Acanthocephalus lucii</i> (Müller)
		<i>Echinorhynchus salmonis</i> Müller
		<i>Echinorhynchus gadi</i> Müller
	$\left\{ \begin{array}{l} \text{Neoechinorhynchus agilis} \text{ (Risso)} \\ \text{Pomphorhynchus laevis} \text{ (Zoega)} \\ \text{Polymorphus heteracanthus Heitz, Larve} \\ \text{Pomphorhynchus laevis} \text{ (Zoega)} \\ \text{Acanthocephalus lucii} \text{ (Müller)} \end{array} \right.$	<i>Neoechinorhynchus agilis</i> (Risso)
		<i>Pomphorhynchus laevis</i> (Zoega)
		<i>Polymorphus heteracanthus</i> Heitz, Larve
		<i>Pomphorhynchus laevis</i> (Zoega)
		<i>Acanthocephalus lucii</i> (Müller)
	$\left\{ \begin{array}{l} \text{Acanthocephalus} \{ \text{ anguillae} \text{ (Müller)} \\ \text{ lucii} \text{ (Müller)} \\ \text{ Echinorhynchus} \{ \text{ salmonis} \text{ Müller} \\ \text{ gadi} \text{ Müller} \\ \text{ clavula Dujardin} \\ \text{ Pomphorhynchus laevis} \text{ (Zoega)} \\ \text{ Neoechinorhynchus rutili} \text{ (Müller)} \\ \text{ Corynosoma sp. (strumosum [Rudolphi])} \\ \text{ Polymorphus minutus} \text{ (Goeze), Larve} \\ \text{ Bolbosoma vasculosum} \text{ (Rudolphi), Larve} \end{array} \right.$	<i>Acanthocephalus anguillae</i> (Müller)
		<i>Acanthocephalus lucii</i> (Müller)
		<i>Echinorhynchus salmonis</i> Müller
		<i>Echinorhynchus gadi</i> Müller
		<i>Echinorhynchus clavula</i> Dujardin

E s o c i d a e

<i>Esox lucius</i> L.	<i>Acanthocephalus lucii</i> (Müller)
	<i>Echinorhynchus salmonis</i> Müller
<i>Silurus glanis</i> L.	<i>Echinorhynchus clavula</i> Dujardin
	<i>Pomphorhynchus laevis</i> (Zoega)
<i>Cobitis barbatula</i> L.	<i>Neoechinorhynchus rutili</i> (Müller)
	<i>Corynosoma strulosum</i> (Rudolphi) ?
<i>Cobitis taenia</i> L.	<i>Acanthocephalus anguillae</i> (Müller)
	<i>Pomphorhynchus laevis</i> (Zoega)
<i>Alburnus alburnus</i> (L.)	<i>Acanthocephalus anguillae</i> (Müller)
	<i>Pomphorhynchus laevis</i> (Zoega)
<i>Abramis vimba</i> (L.)	<i>Neoechinorhynchus rutili</i> (Müller)
	<i>Acanthocephalus anguillae</i> (Müller) ?
<i>Abramis ballerus</i> (L.)	<i>Acanthocephalus lucii</i> (Müller)
	<i>Echinorhynchus salmonis</i> (Müller)
<i>Abramis brama</i> L.	<i>Pomphorhynchus laevis</i> (Zoega)
	<i>Acanthocephalus anguillae</i> (Müller)
<i>Abramis blicca</i> (Bloch)	<i>Acanthocephalus anguillae</i> (Müller)
	<i>Echinorhynchus salmonis</i> (Müller) ?
<i>Tinca vulgaris</i> C. V.	<i>Echinorhynchus clavula</i> Dujardin
	<i>Pomphorhynchus laevis</i> (Zoega)
<i>Leuciscus phoxinus</i> L.	<i>Neoechinorhynchus rutili</i> (Müller)
	<i>Acanthocephalus anguillae</i> (Müller)
<i>Leuciscus erythrophthalmus</i> L.	<i>Pomphorhynchus laevis</i> (Zoega) ?
	<i>Neoechinorhynchus rutili</i> (Müller)
<i>Leuciscus idus</i> (L.)	<i>Acanthocephalus anguillae</i> (Müller), Larve
	<i>Echinorhynchus salmonis</i> (Müller)
<i>Leuciscus rutilus</i> (L.)	<i>Neoechinorhynchus rutili</i> (Müller), im Finnischen Meerbusen Infektions-%:
	11.4
<i>Leuciscus cephalus</i> (L.)	<i>Acanthocephalus anguillae</i> (Müller)
	<i>Echinorhynchus salmonis</i> (Müller)
<i>Leuciscus vulgaris</i> Flemming	<i>Echinorhynchus gadi</i> Müller
	<i>Neoechinorhynchus rutili</i> (Müller)
<i>Leuciscus agassizii</i> Val.	<i>Neoechinorhynchus rutili</i> (Müller)
	<i>Acanthocephalus anguillae</i> (Müller)
<i>Gobio fluviatilis</i> Flemming	<i>Acanthocephalus lucii</i> (Müller)
	<i>Pomphorhynchus laevis</i> (Zoega), Larve
<i>Carassius vulgaris</i> Nordmann	<i>Neoechinorhynchus rutili</i> (Müller)
	<i>Acanthocephalus anguillae</i> (Müller) ?
<i>Chondrostoma nasus</i> (L.)	<i>Acanthocephalus lucii</i> (Müller) ?
	<i>Echinorhynchus clavula</i> Dujardin
<i>Cyprinus carpio</i> L.	<i>Pomphorhynchus laevis</i> (Zoega), Larve
	<i>Neoechinorhynchus rutili</i> (Müller)
	<i>Acanthocephalus anguillae</i> (Müller)
	<i>Echinorhynchus clavula</i> Dujardin
	<i>Pomphorhynchus laevis</i> (Zoega), Larve
	und Geschlechtstier

<i>Cyprinidae</i>	{	<i>Barbus barbus</i> L.	{ <i>Acanthocephalus anguillae</i> (Müller) ? <i>Acanthocephalus lucii</i> (Müller) ? <i>Pomphorhynchus laevis</i> (Zoega) <i>Neoechinorhynchus rutili</i> (Müller)
<i>Belonidae</i>	{	<i>Belone acus</i> Risso	{ <i>Echinorhynchus gadi</i> Müller <i>Rhadinorhynchus pristis</i> (Rudolphi) <i>Acanthocephalus lucii</i> (Müller)
<i>Gasterosteidae</i>	{	<i>Gastrosteus aculeatus</i> L.	{ <i>Acanthocephalus lucii</i> (Müller) <i>Pomphorhynchus laevis</i> (Zoega), Larve <i>Neoechinorhynchus rutili</i> (Müller) <i>Pomphorhynchus laevis</i> (Zoega), Larve <i>Neoechinorhynchus rutili</i> (Müller)
	{	<i>Pygosteus pungitius</i> L.	
	{	<i>Gadus aeglefinus</i> L.	{ <i>Echinorhynchus gadi</i> Müller <i>Echinorhynchus gadi</i> Müller, Larve in der Leber
	{	<i>Gadus morrhua</i> L.	{ <i>Echinorhynchus salmonis</i> (Müller) <i>Echinorhynchus clavula</i> Dujardin (?) <i>Pomphorhynchus laevis</i> (Zoega) <i>Bolbosoma capitatum</i> (v. Linstow) ?, Larve
	{	<i>Gadus virens</i> L.	<i>Bolbosoma vasculosum</i> (Rudolphi)
	{	<i>Gadus merlangus</i> L.	{ <i>Echinorhynchus gadi</i> Müller <i>Echinorhynchus gadi</i> Müller
	{	<i>Gadus minutus</i> L.	{ <i>Pomphorhynchus laevis</i> (Zoega) <i>Acanthocephalus lucii</i> (Müller)
	{	<i>Gadus pollachius</i> L.	{ <i>Echinorhynchus gadi</i> Müller <i>Bolbosoma vasculosum</i> (Rudolphi), Larve
<i>Gadidae</i>	{	<i>Merluccius vulgaris</i> Flemming	{ <i>Echinorhynchus gadi</i> Müller <i>Echinorhynchus gadi</i> Müller
	{	<i>Microgadus proximus</i> Gérard	{ <i>Acanthocephalus anguillae</i> (Müller) <i>Acanthocephalus lucii</i> (Müller), auch als Larve
	{	<i>Lota vulgaris</i> C. V.	{ <i>Echinorhynchus gadi</i> Müller <i>Echinorhynchus clavula</i> Dujardin <i>Echinorhynchus borealis</i> v. Linstow <i>Pomphorhynchus laevis</i> (Zoega) <i>Neoechinorhynchus rutili</i> (Müller) <i>Corynosoma strulosum</i> (Rudolphi), Larve
	{	<i>Molva vulgaris</i> Flemming	<i>Echinorhynchus gadi</i> Müller
	{	<i>Raniceps raninus</i> L.	<i>Echinorhynchus gadi</i> Müller
<i>Anarrhichadidae</i>	{	<i>Anarrhichas lupus</i> L.	{ <i>Echinorhynchus gadi</i> Müller <i>Acanthocephalus anguillae</i> (Müller)
<i>Zoarcidae</i>	{	<i>Zoarces viviparus</i> L.	{ <i>Echinorhynchus salmonis</i> (Müller) <i>Pomphorhynchus laevis</i> (Zoega)
<i>Trachypteridae</i>	{	<i>Trachypterus falx</i> C. V.	{ <i>Bolbosoma vasculosum</i> (Rudolphi), Larve
	{	<i>Regalecus glesne</i> Ascanius	{ <i>Corynosoma strulosum</i> (Rudolphi), Larve <i>Polymorphus minutus</i> (Goeze)
<i>Trachinidae</i>	{	<i>Trachinus draco</i> L.	{ <i>Corynosoma semerme</i> (Forssell), Larve <i>Polymorphus minutus</i> (Goeze), Larve
	{	<i>Trachinus vipera</i> C. V.	{ <i>Corynosoma strulosum</i> (Rudolphi), Larve <i>Polymorphus minutus</i> (Goeze), Larve
<i>Gobiocardiidae</i>	{	<i>Lepidogaster gouani</i> Lacépède	<i>Echinorhynchus clavula</i> Dujardin
<i>Lophiidae</i>	{	<i>Lophius piscatorius</i> L.	{ <i>Corynosoma strulosum</i> Rudolphi, Larve <i>Echinorhynchus gadi</i> Müller <i>Bolbosoma vasculosum</i> (Rudolphi)
<i>Gobiidae</i>	{	<i>Gobius niger</i> L.	{ <i>Acanthocephalus anguillae</i> Müller <i>Echinorhynchus clavula</i> Dujardin <i>Echinorhynchus gadi</i> Müller <i>Acanthocephalus lucii</i> (Müller)
<i>Hippoglossidae</i>	{	<i>Drepanopsetta platessoides</i> O. Fabr.	<i>Acanthocephalus lucii</i> Müller
	{	<i>Hippoglossus vulgaris</i> Flem.	<i>Echinorhynchus gadi</i> Müller

Pleuronectidae

<i>Pleuronectes flesus</i> C. V.	<i>Acanthocephalus anguillae</i> (Müller) <i>Echinorhynchus lucii</i> (Müller) <i>Echinorhynchus salmonis</i> Müller <i>Echinorhynchus gadi</i> Müller <i>Pomphorhynchus laevis</i> (Zoega) <i>Corynosoma strumosum</i> Rudolphi, Larve Infektions-%: bis 12% (MÜHLING) <i>Corynosoma semerme</i> Forssell, Larve <i>Polymorphus minutus</i> (Goeze), Larve <i>Echinorhynchus gadi</i> Müller
<i>Pleuronectes limanda</i> L.	
<i>Pleuronectes microcephalus</i> Donovan	<i>Echinorhynchus gadi</i> Müller <i>Echinorhynchus salmonis</i> Müller
<i>Rhombus maximus</i> L.	<i>Acanthocephalus lucii</i> Müller <i>Corynosoma strumosum</i> Rudolphi, Larve <i>Corynosoma semerme</i> Forssell, Larve
<i>Rhombus laevis</i> L.	<i>Echinorhynchus gadi</i> Müller

Cottidae

<i>Cottus scorpius</i> L.	<i>Echinorhynchus gadi</i> Müller <i>Pomphorhynchus laevis</i> (Zoega) <i>Corynosoma strumosum</i> (Rudolphi)
<i>Cottus quadricornis</i> L.	<i>Corynosoma semerme</i> (Forssell), Larve <i>Corynosoma strumosum</i> (Rudolphi), Larve
<i>Cottus gobio</i> L.	<i>Pomphorhynchus laevis</i> (Zoega) <i>Acanthocephalus lucii</i> (Müller)
<i>Cottus bubalis</i> Euphrasen	<i>Corynosoma strumosum</i> (Rudolphi), Larve
<i>Cottus poecilops</i> Heckel	<i>Echinorhynchus clavula</i> Dujardin ? <i>Acanthocephalus lucii</i> (Müller) <i>Acanthocephalus lucii</i> (Müller) <i>Polymorphus minutus</i> (Goeze), Larve

Cycloppteridae

<i>Cyclopterus lumpus</i> L.	<i>Corynosoma strumosum</i> (Rudolphi), Larve <i>Corynosoma semerme</i> (Forssell) Larve <i>Echinorhynchus gadi</i> Müller
------------------------------	----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------

Agonidae

<i>Agonus cataphractus</i> L.	<i>Acanthocephalus lucii</i> (Müller)
-------------------------------	---------------------------------------

Labridae

<i>Ctenilabrus rupestris</i> L.	
<i>Crenilabrus melops</i> L.	
<i>Grenilabrus bergylta</i> Ascanius	<i>Acanthocephalus lucii</i> (Müller)
<i>Labrus mixtus</i> Kröyer	

Carangidae

<i>Caranx trachurus</i> L.	<i>Bolbosoma vasculosum</i> (Rudolphi) <i>Echinorhynchus clavula</i> Dujardin
----------------------------	----------------------------------------------------------------------------------

Zeidae

<i>Zeus faber</i> L.	<i>Acanthocephalus propinquus</i> Dujardin
----------------------	--------------------------------------------

<i>Perca fluviatilis</i> L.	<i>Acanthocephalus anguillae</i> (Müller) <i>Echinorhynchus salmonis</i> (Müller) <i>Echinorhynchus clavula</i> Dujardin <i>Pomphorhynchus laevis</i> (Zoega) <i>Neoechinorhynchus rutili</i> (Müller) <i>Corynosoma strumosum</i> Rudolphi, Larve
-----------------------------	-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------

Percidae

<i>Acerina cernua</i> L.	<i>Acanthocephalus lucii</i> (Müller) <i>Pomphorhynchus laevis</i> (Zoega) <i>Neoechinorhynchus rutili</i> (Müller) <i>Corynosoma semerme</i> (Forssell), Larve
--------------------------	--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------

<i>Acerina schraetser</i> (L.)	<i>Pomphorhynchus laevis</i> (Zoega)
<i>Lucioperca lucioperca</i> (L.)	<i>Acanthocephalus anguillae</i> (Müller) ? <i>Acanthocephalus lucii</i> (Müller) ? <i>Pomphorhynchus laevis</i> (Zoega)

Serranidae

<i>Serranus atrarius</i> J. G.	<i>Bolbosoma vasculosum</i> (Rudolphi), Larve
--------------------------------	-----------------------------------------------

Trichiuridae

<i>Lepidopus caudatus</i> White	<i>Bolbosoma vasculosum</i> (Rudolphi), Larve
---------------------------------	-----------------------------------------------

Scombridae

<i>Orcynus thynnus</i> L.	<i>Rhadinorhynchus pristis</i> Rudolphi
<i>Ruvettus pretiosus</i> Cocco	<i>Bolbosoma vasculosum</i> (Rudolphi), Larve

Aves

<i>Ardidae</i>	<i>Nycticorax nycticorax</i> (L.) . . .	<i>Filicollis anatis</i> (Schrank) ?
<i>Aquilidae</i>	<i>Circus aeruginosus</i> (L.) . . .	<i>Centrorhynchus aluconis</i> (Müller)
	<i>Haliaetus albicilla</i> (L.) . . .	<i>Centrorhynchus aluconis</i> (Müller) <i>Polymorphus striatus</i> Goeze
	<i>Cygnus cygnus</i> (L.) . . .	<i>Polymorphus minutus</i> (Goeze) <i>Filicollis anatis</i> (Schrank)
	<i>Cygnus olor</i> (Gmelin) . . .	<i>Polymorphus minutus</i> (Goeze) <i>Filicollis anatis</i> (Schrank)
	<i>Anser anser domesticus</i> L. . .	<i>Polymorphus minutus</i> (Goeze) ? <i>Filicollis anatis</i> (Schrank)
	<i>Tadorna tadorna</i> (L.) . . .	<i>Polymorphus minutus</i> (Goeze) <i>Filicollis anatis</i> (Schrank)
	<i>Anas platyrhyncha</i> L. . .	<i>Polymorphus minutus</i> (Goeze) <i>Filicollis anatis</i> (Schrank)
	<i>Anas crecca</i> L. . .	<i>Polymorphus minutus</i> (Goeze) ? <i>Filicollis anatis</i> (Schrank)
	<i>Anas penelope</i> L. . .	<i>Polymorphus minutus</i> (Goeze) <i>Filicollis anatis</i> (Schrank)
	<i>Anas acuta</i> L. . .	<i>Polymorphus minutus</i> (Goeze) <i>Filicollis anatis</i> (Schrank)
	<i>Spatula clypeata</i> (L.) . . .	<i>Filicollis anatis</i> (Schrank)
	<i>Netta rufina</i> (Pallas) . . .	<i>Polymorphus magnus</i> Skrjabin <i>Filicollis anatis</i> (Schrank)
	<i>Nyroca ferina</i> (L.) . . .	<i>Polymorphus minutus</i> (Goeze) <i>Filicollis anatis</i> (Schrank)
	<i>Nyroca nyroca</i> (Güldenstädt)	<i>Polymorphus minutus</i> (Goeze) ?
	<i>Nyroca fuligula</i> (L.) . . .	<i>Filicollis anatis</i> (Schrank)
	<i>Nyroca marila</i> L. . .	<i>Polymorphus minutus</i> (Goeze) <i>Filicollis anatis</i> (Schrank)
	<i>Bucephala clangula</i> (L.) . . .	<i>Polymorphus magnus</i> Skrjabin <i>Polymorphus minutus</i> (Goeze) <i>Filicollis anatis</i> (Schrank)
	<i>Clangula hyemalis</i> (L.) . . .	<i>Filicollis anatis</i> (Schrank) <i>Corynosoma semerme</i> (Forssell) <i>Corynosoma strulosum</i> (Rudolphi)
	<i>Somateria mollissima</i> L. . .	<i>Polymorphus minutus</i> (Goeze) <i>Polymorphus phippsi</i> Kostylew <i>Filicollis anatis</i> (Schrank) <i>Profilicollis botulus</i> (Van Cleave)
	<i>Oidemia nigra</i> (L.) . . .	<i>Filicollis anatis</i> (Schrank)
	<i>Oidemia fusca</i> (L.) . . .	<i>Polymorphus minutus</i> (Goeze) <i>Filicollis anatis</i> (Schrank)
	<i>Merganser merganser</i> (L.) . . .	<i>Polymorphus minutus</i> (Goeze) ? <i>Filicollis anatis</i> (Schrank) ? <i>Corynosoma strulosum</i> (Rudolphi) ? <i>Corynosoma semerme</i> (Forssell)
	<i>Merganser serrator</i> (L.) . . .	<i>Polymorphus minutus</i> (Goeze) <i>Filicollis anatis</i> (Schrank) ? <i>Corynosoma strulosum</i> (Rudolphi) <i>Corynosoma semerme</i> (Forssell) <i>Polymorphus striatus</i> (Goeze) <i>Arhythmorrhynchus frassoni</i> (Molin)
	<i>Mergus albellus</i> L. . .	<i>Centrorhynchus aluconis</i> (Müller), im Darm verirrt
<i>Phalacroco-</i> <i>raccidae</i>	<i>Phalacrocorax carbo</i> L. . .	<i>Corynosoma strulosum</i> (Rudolphi), nicht geschlechtsreif
	<i>Phalacrocorax graculus</i> L. . .	<i>Corynosoma semerme</i> (Forssell) <i>Corynosoma semerme</i> (Forssell)
<i>Podicipidae</i>	<i>Podiceps griseigena</i> Boddaert	<i>Corynosoma strulosum</i> (Rudolphi) <i>Corynosoma semerme</i> (Forssell), an <i>C. strulosum</i> (Rudolphi) ?
	<i>Podiceps ruficollis</i> Pallas . .	<i>Corynosoma semerme</i> (Forssell)
<i>Charadriformes</i>	<i>Burhinus oedicenemus</i> (L.) . .	<i>Centrorhynchus lancea</i> (Westrumb)

<i>Charadriidae</i>	<i>Haematopus ostralegus</i> L.	<i>Plagiorhynchus lanceolatus</i> (v. Linstow)
	<i>Charadrius morinellus</i> L.	<i>Centrorhynchus lancea</i> (Westrumb)
	<i>Charadrius alexandrinus</i> L.	<i>Plagiorhynchus lanceolatus</i> (v. Linstow)
	<i>Charadrius hiaticula</i> L.	<i>Plagiorhynchus lanceolatus</i> (v. Linstow)
	<i>Charadrius dubius</i> Gmelin	<i>Centrorhynchus lancea</i> (Westrumb)
	<i>Squatarola squatarola</i> L.	<i>Polymorphus minutus</i> (Goeze)
	<i>Vanellus vanellus</i> (L.)	<i>Centrorhynchus lancea</i> (Westrumb)
	<i>Arenaria interpres</i> (L.)	<i>Polymorphus longicollis</i> (Villot)
	<i>Philomachus pugnax</i> (L.)	<i>Centrorhynchus lancea</i> (Westrumb)
	<i>Crocethia alba</i> (Pallas)	<i>Plagiorhynchus lanceolatus</i> (v. Linstow)
<i>Laridae</i>	<i>Calidris alpina</i> L.	<i>Filicollis anatis</i> (Schrank) ?
	<i>Tringa stagnatilis</i> (Bechstein)	<i>Centrorhynchus lancea</i> (Westrumb)
	<i>Himantopus himantopus</i>	<i>Arhythmorhynchus frassoni</i> (Molin) <i>Arhythmorhynchus invaginabilis</i> (v. Linstow)
<i>Alcididae</i>	<i>Numenius arquatus</i> (L.)	<i>Polymorphus minutus</i> (Goeze) ?
	<i>Sterna albifrons</i> Pallas	<i>Filicollis anatis</i> (Schrank)
	<i>Larus ridibundus</i> L.	<i>Polymorphus longicollis</i> (Villot)
<i>Rallidae</i>	<i>Larus canus</i> L.	<i>Oligoterorhynchus campylurus</i> (Nitzsch)
	<i>Stercorarius skua</i> (Brünnig)	
	<i>Uria grylle</i> (L.)	<i>Corynosoma semerme</i> (Forssell)
	<i>Porzana porzana</i> (L.)	<i>Polymorphus minutus</i> (Goeze)
<i>Gallinulidae</i>	<i>Rallus aquaticus</i> L.	<i>Filicollis anatis</i> (Schrank)
	<i>Gallinula chloropus</i> (L.)	<i>Polymorphus minutus</i> (Goeze)
	<i>Fulica atra</i> L.	<i>Filicollis anatis</i> (Schrank) <i>Polymorphus spec.?</i>
Mammalia		
<i>Delphinidae</i>	<i>Delphinus delphis</i> L.	<i>Bolbosoma vasculosum</i> (Rudolphi)
	<i>Globicephalus melas</i> Traill	<i>Pomphorhynchus laevis</i> (Zoega)
	<i>Pseudorca crassidens</i> Owen	<i>Bolbosoma capitatum</i> (v. Linstow)
	<i>Phocaena communis</i> Cuvier	<i>Bolbosoma capitatum</i> (v. Linstow)
	<i>Mesoplodon bidens</i> Sowerby	<i>Corynosoma strulosum</i> (Rudolphi)
<i>Physeteridae</i>	<i>Hyperoodon rostratum</i> (Müller)	<i>Corynosoma semerme</i> (Forssell)
		<i>Bolbosoma vasculosum</i> (Rudolphi)
<i>Balaenidae</i>	<i>Balaena mysticetus</i> L.	<i>Bolbosoma turbinella</i> (Diesing)
	<i>Balaenoptera acutorostrata</i> Lacépède	<i>Bolbosoma capitatum</i> (v. Linstow)
		<i>Bolbosoma balaevae</i> (Gmelin)
	<i>Balaenoptera borealis</i> Lesson	<i>Bolbosoma balaevae</i> (Gmelin)
<i>Odobenidae</i>	<i>Balaenoptera musculus</i> L.	<i>Bolbosoma balaevae</i> (Gmelin)
	<i>Balaenoptera physalus</i> L.	<i>Bolbosoma brevicolle</i> (Malm)
	<i>Megaptera boops</i> L.	<i>Bolbosoma brevicolle</i> (Malm)
		<i>Bolbosoma turbinella</i> (Diesing)
<i>Phocidae</i>	<i>Odobenus rosmarus</i> L.	<i>Corynosoma semerme</i> (Forssell)
	<i>Cystophora cristata</i> Erxleb.	<i>Corynosoma strulosum</i> (Rudolphi)
	<i>Halichoerus grypus</i> Fabr.	<i>Corynosoma strulosum</i> (Rudolphi)
	<i>Phoca vitulina</i> L.	<i>Corynosoma semerme</i> (Forssell)
<i>Phocidae</i>	<i>Phoca annelata</i> Nilsson	<i>Corynosoma strulosum</i> (Rudolphi)
	<i>Phoca groenlandica</i> Müller	<i>Corynosoma semerme</i> (Forssell)

Register der Lebenszyklen

Im Gegensatz zum Register der Wirtstiere sind im Register der Lebenszyklen nur die sicheren Daten betriffs Zwischen- und Endwirten aufgenommen und die fraglichen weggelassen. Die Wirtsnamen sind alphabetisch geordnet.

I. Akanthokephalen mit nur einem Zwischenwirt

1. *Acanthocephalus anguillae* Müller. — Zwischenwirt: *Asellus aquaticus* L. — Endwirte: *Aramis ballerus* L., *A. blicca* (Bloch), *A. brama* L., *Anguilla vulgaris* L., *Coregonus lavaretus* L., *Esox lucius* L., *Gobio fluviatilis* Flemming, *Gobius niger* L., *Leuciscus erythrophthalmus* L., *L. idus* (L.), *L. rutilus* (L.), *Lota vulgaris* C. V., *Perca fluviatilis* L., *Pleuronectes flesus* C. V., *Salmo (salvelinus) fontinalis* Mitchell, *Tinca vulgaris* C. V., *Zoarces viviparus* L.

2. *Acanthocephalus lucii* (Müller). — Zwischenwirt: *Asellus aquaticus* L. — Endwirte: *Aramis vimba* (L.), *Acerina cernua* L., *Agonus cataphractus* L., *Anguilla vulgaris* L., *Clupea harengus* L., *C. sprattus* L., *Coregonus albula* L., *C. marena* (Bloch), *C. lavaretus* L., *Cottus bubalis* Euphrasen, *C. gobio* L., *C. poecilops* Heckel, *Crenilabrus melops* L., *Ctenolabrus rupestris* L., *Drepanopsetta platessoides* O. Fabr., *Esox lucius* L., *Gadus minutus* L., *Gasterosteus aculeatus* L., *Gobio fluviatilis* Flemming, *Labrus bergylta* Ascanius, *L. mixtus* Kröyer, *Leuciscus grislagine* L., *L. phoxinus* L., *L. rutilus* L., *Rhombus maximus* L., *Salmo fario* L., *Silurus glanis* L., *Thymallus vulgaris* Nilsson, *Tinca vulgaris* C. V., *Trutta trutta* L.

3. *Echinorhynchus clavula* Dujardin. — Zwischenwirt: *Gammarus pulex* L. — Endwirte: *Aramis brama* L., *Anguilla vulgaris* L., *Cottus bubalis* Euphrasen, *C. gobio* L., *Cyprinus carpio* L., *Esox lucius* L., *Gadus morrhua* L., *Gobius niger* L., *Lepadogaster gouraudii* Lacépède, *Lota vulgaris* C. V., *Pleuronectes flesus* C. V.

4. *Echinorhynchus gadi* Müller. — Zwischenwirte: *Amphithoe rubricata* (Montagu), *Asellus aquatinus* L., *Calliopius rathkei* (Zadach), *Gammarus locusta* L., *Pontoporeia femorata* Kröyer. — Endwirte: *Acanthias vulgaris* L., *Acipenser sturio* L., *Anguilla vulgaris* L., *Anarrhichthys lupus* L., *Belone acus* Risso, *Caranx trachurus* L., *Clupea harengus* L., *Cottus scorpius* L., *Cyclopterus lumpus* L., *Gadus aeglefinus* L., *G. merlangus* L., *G. morrhua* L., *G. pollachius* L., *G. virens* L., *Gobius niger* L., *Hippoglossus maximus* L., *H. vulgaris* Flemming, *Leuciscus vulgaris* Flemming, *Lophius piscatorius* L., *Lota vulgaris* C. V., *Merluccius vulgaris* L., *Microgadus proximus* L., *Molva vulgaris* L., *Pleuronectes flesus* C. V., *P. limanda* L., *P. microcephalus* Donovan, *Raja batis* L., *Raniceps raninus* L., *Rhombus laevis* L., *R. maximus* L., *Salmo salar* L.

5. *Echinorhynchus salmonis* Müller. — Zwischenwirt: *Pontoporeia affinis* Lindström. — Endwirte: *Aramis brama* L., *Anguilla vulgaris* L., *Clupea harengus* L., *Coregonus albula* L., *C. lavaretus* L., *Esox lucius* L., *Gadus morrhua* L., *Leuciscus erythrophthalmus* L., *L. idus* (L.), *Perca fluviatilis* L., *Pleuronectes flesus* C. V., *Salmo salar* L., *Trutta trutta* L., *Zoarces viviparus* L.

6. *Felicollis anatidis* Schrank. — Zwischenwirt: *Asellus aquaticus* L. — Endwirte: *Anas acuta* L., *A. crecca* L., *A. penelope* L., *A. platyrhyncha* L., *Anser anser domesticus* L., *Bucephala clangula* (L.), *Clangula hyemalis* (L.), *Cygnus cygnus* (L.), *C. olor* (Gmelin), *Fulica atra* L., *Gallinula chloropus* (L.), *Netta rufina* (Pallas), *Nyroca*

ferina (L.), *N. fuligula* (L.), *N. marila* L., *N. nyroca* (Güldenstädt), *Oidemia fusca* (L.), *O. nigra* (L.), *Porzana porzana* (L.), *Somateria mollissima* L., *Spatula clypeata* (L.), *Sterna albifrons* Pallas, *Tadorna tadorna* (L.).

7. *Polyomorphus minutus* (Goeze). — Zwischenwirte: *Gammarus pulex* L., *Potamobius astacus* L. — Endwirte: *Anas acuta* L., *A. penelope* L., *A. platyrhyncha* L., *Clangula hyemalis* (L.), *Cygnus cygnus* L., *C. olor* (Gmelin), *Gallinula chloropus* L., *Mergus serrator* L., *Nyroca ferina* (L.), *N. fuligula* (L.), *N. marila* L., *Oidemia fusca* L., *Rallus aquaticus* L., *Somateria mollissima* L., *Squatarola squatarola* L., *Uria grylle* (L.).

II. Akanthocephalen mit zwei Zwischenwirten

1. *Pomphorhynchus laevis* (Zoega). — I. Zwischenwirt: *Gammarus pulex* L. — II. Zwischenwirte¹⁾: *Cobitis barbatula* L., *Cottus gobio* L., *Gasterosteus aculeatus* L., *Gobio fluviatilis* Flemming, *Leuciscus phoxinus* L., *Osmerus eperlanus* L., *Pygosteus pungitius* L., *Salmo fario* L., *Tinca vulgaris* C. V. — Endwirte: *Abramis blicca* (Bloch), *A. vimba* (L.), *Acipenser sturio* L., *Alburnus alburnus* (L.), *Anguilla vulgaris* L., *Barbus barbus* L., *Clupea finta* C. V., *Cobitis barbatula* L., *Coregonus wartmanni* (Bloch), *Cottus gobio* L., *C. scorpius* L., *Cyprinus carpio* L., *Esox lucius*, *Gadus merlangus* L., *G. morrhua* L., *Leuciscus agassizii* Val., *L. cephalus* (L.), *L. idus* (L.), *L. vulgaris* Flemming, *Lota vulgaris* C. V., *Lucioperca lucioperca* (L.), *Perca fluviatilis* L., *Pleuronectes flesus* G.V., *Salmo fario* L., *S. salar* L., *Thymallus vulgaris* Nilsson.

2. *Corynosoma semerme* (Forssell). — I. Zwischenwirt: *Pontoporeia affinis* Lindström. — II. Zwischenwirte: *Acicera cernua* L., *Clupea harengus* L., *Cottus quadricornis* L., *Cyclopterus lumpus* L., *Lampetra fluviatilis* L., *Lophius piscatorius* L., *Osmerus eperlanus* L., *Pleuronectes flesus* C. V., *Rhombus maximus* L., *Trachinus draco* L., *T. vipera* C. V. — Endwirte: *Clangula hyemalis* (L.), *Felis catus domesticus* Brünnig, *Halichoerus grypus* Fabricius, *Mergus merganser* L., *M. serrator* L., *Phalacrocorax carbo* L., *Ph. graculus* L., *Phoca annelata* Nilsson, *Ph. vitulina* L., *Ph. groenlandica* Mitch., *Phocaena communis* C. V., *Podiceps ruficollis* Pallas, *Putorius putorius* L., *Rana esculenta* L., *Uria grylle* L.

3. *Neoechinorhynchus rutili* Müller. — I. Zwischenwirt: *Sialis niger*. — II. Zwischenwirt: *Leuciscus phoxinus* L. — Endwirt: *Trutta trutta* L.

Teratologie | Ausnahmsweise begegnet man abnorm gebildeten Tieren. So wurden von *Acanthocephalus ranae*, *A. lucii* und *Neoechinorhynchus agilis* (LÜHE, BIELER) Tiere mit nur einem Hoden beschrieben. Dieser ist größer als normal und offenbar aus 2 miteinander verschmolzenen

¹⁾ Werden Eier aufgenommen, dann wird der zweite Wirt zum Transportwirt, bei der Aufnahme von Larven aber sofort zum Endwirt (HAMANN).

Anlagen entstanden. In allen Fällen waren 2 Vasa efferentia vorhanden.

Wirtschaftliche Bedeutung Gewöhnlich bemerkt man nicht viel von Schädigungen des Wirtes bei Befall mit Akanthokephalen. Anders wird das, wenn bei massenhafter Infektion Perforationen der Darmwände auftreten. Besonders verhängnisvoll wirkt in dieser Hinsicht *Filicollis anatis*, der bei Wild- und Hausenten parasitiert. Von SZIDAT wurden starke Abmagerung der Wirte und Verluste bei Infektionen mit diesem Schmarotzer festgestellt. Darmperforationen sind infolge der auflösenden Wirkung, die die Bulla der Parasiten auf die Darmwand ausübt, allgemein (Fig. 25 B). Abmagerung des Wirtes infolge massenhafter Infektion wurde auch von VAN CLEAVE (1919) bei Fischen beobachtet. Von *Macracanthorhynchus hirudinaceus* wissen wir, daß seine Leibeshöhlenflüssigkeit auf Erythrozyten von Schweinen und Rindern hämolytisch wirkt (SCHWARTZ).

Vorbeugungsmaßregeln und Bekämpfungsmethoden, die sich auf die Biologie der Parasiten und deren Werte stützen, sind für Fische bisher noch nicht ausprobiert. Für Schweine berichtet WOLFFHÜGEL über erfolgreiche Bekämpfung der zwischenwirtlichen Käferlarven durch Umflügen des Bodens und darauf folgendem Aufräumen der Larven durch Vögel. Den Schweinen verabreichte Abführmittel blieben erfolglos.

Phylogenetische Stellung Das Suchen nach phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen zwischen Akanthokephalen einerseits und sonstigen Helminthengruppen anderseits stößt auf erhebliche Schwierigkeiten, wie das eigentlich nicht anders zu erwarten ist bei einer Klasse, der nur parasitische Formen zugehören. Dazu kommt noch, daß die Gruppen, zu denen verwandtschaftliche Beziehungen zu bestehen scheinen, ungenügend erforscht sind, was eigentlich im allgemeinen auch für die Akanthokephalen gilt. Erst in jüngster Zeit haben sich verschiedene Forscher, vor allem A. MEYER und KILIAN, der Akanthokephalenforschung mit modernen Methoden wieder zugewandt. Am besten ist wohl, mit KILIAN die Akanthokephalen als eine Klasse für sich zu betrachten, deren Verwandtschaftsverhältnissen nachzuspüren künftigen Untersuchungen vorbehalten bleiben muß. Alle modernen Akanthokephalenforscher sind sich jedoch darin einig, daß eine Verwandtschaft mit den *Nemathelminthes*, zu denen früher meist anhangsweise die Akanthokephalen gestellt wurden, in Abrede zu stellen ist. Unter den Akanthokephalen stellen die Archiakanthokephalen in vieler Hinsicht den ursprünglicheren Typus dar.

Als ursprünglich werden die Charaktere betrachtet, von denen mit gewisser Sicherheit anzunehmen ist, daß sie auch den freilebenden Vorfahren der jetzigen Gruppe zukamen, wie z. B. die Protonephridien, ein Organsystem, das, wie wir von den Platoden her wissen, sehr konservativ ist. Dieses Merkmal ist weitaus das wichtigste; es verbindet die Kratzer entweder mit den Anneliden, wenn man die Flimmerröhren als Solenozyten mit vervielfachter Geißel auffaßt, oder mit den Protonephridien der Platoden. Wichtig ist dabei natürlich auch die Auffassung der Leibeshöhle, entweder als primärer Leibeshöhle oder als Zölom. KAISER äußert sich schon 1892 zugunsten einer Ableitung der Exkretionsröhren der Akanthokephalen von den Nephrostomen der

Annulaten, und SCHEPOTIEFF wies darauf hin, daß ähnliche Exkretionsorgane, wie sie sich bei den „Echinorhynchen“ finden, eigentlich nur bei den Priapuliden vorkommen und der allgemeine Bau der Protonephridien der Trematoden und Nemertinen wesentlich anders ist als bei den „Echinorhynchen“. Doch muß gleich gesagt werden, daß uns über den feineren Bau der Exkretionsorgane der Priapuliden keine derartig genauen Untersuchungen vorliegen, wie sie in neuerer Zeit über die strukturellen Verhältnisse der Akanthocephalen gemacht wurden. So ist die Frage nach der Zahl der Zellen (1 oder mehr), die am Aufbau der Priapulidennephridien beteiligt sind, noch offen. Zwischen Exkretions- und Geschlechtsorganen besteht bei Priapuliden eine enge Verbindung, Lagebeziehungen, die denen derselben Organe bei Akanthocephalen ähnlich sind.

Eine Bewimpierung, wie sie dem leitenden Abschnitt der Genitalorgane zukommt, trifft man auch bei den abführenden Wegen der Exkretionsorgane sowohl bei Polychäten, Oligochäten als auch bei Turbellarien, Trematoden und Nemertinen. Einen sicheren Schluß auf verwandtschaftliche Beziehungen zu anderen Ordnungen und Klassen der Würmer ermöglicht das also nicht (KILIAN). Als weitere Merkmale der Priapuliden, die für eine Verwandtschaft zwischen ihnen und den Akanthocephalen sprechen, werden von SCHEPOTIEFF, MEYER und RAUTHER hervorgehoben: der Rüssel der Priapuliden mit seiner Bewaffnung und seinem Hautkanalsystem, die Körpergliederung der Priapulidenlarven, die der der Akanthocephalen ähnlich ist (obwohl natürlich gefragt werden kann, inwieweit eine phylogenetische Auswertung larvaler Charaktere möglich und wieweit larvale Charaktere als Anpassungen an besondere Verhältnisse gewertet werden müssen). Große Verschiedenheiten bestehen dagegen zwischen den Nervensystemen beider Tiergruppen; bei den Priapuliden liegt es intraepithelial, während es bei den Akanthocephalen innerhalb des Hautmuskel-schlauches zu finden ist und dazu einen anderen Bau aufweist. Für nähere Verwandtschaft mit den Priapuliden spricht jedoch wieder die Zusammensetzung der Eischale aus zwei Deckeln, die der Panzerplatte der *Halicryptus*-Larve ähnlich ist (vgl. auch S. VI. d 44).

Der Spiraltypus der Furchung des Akanthocephalenes, ihr bilateraler Charakter und das Entstehen einer Stereoblastula bei *Macracanthorhynchus hirudinaceus* gibt einen Hinweis auf Beziehungen zu den Rotatorien (näheres s. bei A. MEYER). Von der Furchung der Priapuliden, die ihrerseits auch mit der der Rotatorien verglichen wurde, wissen wir zurzeit nichts. — Auch zwischen Priapuliden und Kinorhynchen (s. S. VII. d 78) hat man Verbindungsbrücken zu schlagen versucht. All das beweist, wie schwierig die Lösung des Problems der phylogenetischen Stellung der Akanthocephalen ist und wie sehr wir eingehenderer Untersuchungen aller in Betracht kommenden Gruppen bedürfen.

Systematik Die Akanthocephalen bilden eine Klasse für sich (von anderen als Ordnung aufgefaßt) und weisen namentlich zu den *Priapulidae* (s. S. VI. d 44) Verwandtschaftsbeziehungen auf. Die neueren

Einteilungsversuche (in Ordnungen oder Unterordnungen, bzw. Familien und Unterfamilien) stützen sich entweder auf die Kerne der Subcuticula und die sogenannten Lemnisken (WARD, VAN CLEAVE) oder auf die Natur der Prostatadrüsen (TRAVASSOS, SOUTHWELL & MACFIE, A. MEYER) oder auf Haken und Borstenbildungen des Körpers (THAPAR 1927). Ganz neuerdings hat A. MEYER (1931) als primär wichtigstes Einteilungsprinzip für die Trennung der Kratzer in 2 Ordnungen die Lagebeziehungen des Hautkanalsystems eingeführt. Auch An- oder Abwesenheit der Protonephridien ist systematisch wichtig (MEYER, KILIAN). Wir werden in der systematischen Anordnung der Kratzer A. MEYER folgen¹⁾. Von einem natürlichen System der Kratzer sind wir allerdings noch weit entfernt.

Schlüssel zur Bestimmung der Ordnungen
(Nach MEYER).

I. Hauptlängsgefäß der Haut median (dorsal und ventral oder nur dorsal (Fig. 2 B, 1); Hakenanordnung auf der Proboscis bei der Mehrzahl der Familien spiraling

Archiacanthocephala Meyer (s. unten).

II. Hauptlängsgefäß der Haut, wenn vorhanden, lateral gelegen; Hakenanordnung auf der Proboscis in Längs- und Querreihen (Fig. 2 A) . . . *Palaeacanthocephala* Meyer (s. S. VI. e 46).

I. Ordnung: *Archiacanthocephala* Meyer.

Hakenanordnung auf der Proboscis gewöhnlich spiraling; Hauptlängsgefäß der Haut median; Rumpfbestachelung durchweg fehlend; Haut meist mit primären amöboiden Riesenkernen in geringer Zahl; Ligamentsäcke meist vorhanden, die Eier umschließend; mehrere (wenn nicht alle) Familien mit protonephridialen Organen; Eier mit rundlichen (nicht exzessiv spindelförmigen) Hüllen. — Verbreitung auf fallend auf Landtiere (namentlich Vögel) konzentriert; Zwischenwirte anscheinend überwiegend Insekten (Larven und Imagines); Körpergröße durchschnittlich riesenhaft, vor allem bei den Parasiten von Warmblütern.

Schlüssel der Familien.

- a) Kittdrüsen; ein einziger, einheitlicher synzytialer Körper mit 8 Kernen; in Haut und Lemnisken eine kleine Zahl von Riesenkernen
Fam. *Neoechinorhynchidae* Van Cleave (s. S. VI. e 45).
- b) Kittdrüsen 8, nicht synzytial; in Haut und Lemnisken eine relative große Zahl kleiner Kerne
Fam. *Gigantorhynchidae* Hamann (nicht im Gebiet vorhanden).

Im ganzen gehören zu den Archiakanthocephalen 6 Familien, und zwar 1) *Neoechinorhynchidae* Van Cleave, 2) *Apororhynchidae* Shipley; 3) *Gigantorhynchidae* Hamann, 4) *Oligacanthorhynchidae* Meyer, 5) *Moniliformidae* Van Cleave, 6) *Pachysentidae* Meyer, von denen hier aber nur die erste besprochen werden muß, da Vertreter der anderen Familien als Parasiten von Meerestieren nicht in Betracht kommen.

¹⁾ Die Ausführungen WITENBERGS, das System der Akanthocephalen betreffend, konnten hier nicht mehr berücksichtigt werden.

Familie *Neoechinorhynchidae* Van Cleave.

Kleine bis mittelgroße Acanthocephalen, deren Hypodermis ein Syncytium mit 6 großen Kernen darstellt (äußerlich sichtbar), von denen 5 median in der Dorsal-, einer in der Ventrallinie liegt (in der fig. 26 von LÜHE offenbar falsch angegeben; vgl. Fig. 7). Von den beiden Lemnisen enthält der eine 2 Riesenkerne, der andere nur einen. Rüsselscheide mit nur einer einzigen Muskelschicht; Kittdrüsen ein einheitlicher kompakter synzytialer Körper (Fig. 15 A), Gefäßsystem mit einfachen kreisförmigen Verbindungen.

Nur ein Genus

Neoechinorhynchus

Hamann 1892.

Tiere sehr klein bis mittelgroß; Rüssel mit im ganzen 18 (3×6) Haken, von denen die vordersten 6 die kräftigsten sind und Wurzeln tragen; muskulöse Wand der Rüsselscheide einfach; Haut und Lemnisen mit auffallend großen Kernen in geringer Zahl; Zementdrüsen synzytial, mit 8 bis 12 großen Kernen. — Hierher vermutlich nur eine mitteleuropäische Art:

N. rutili (O. F. Müller 1776) (Fig. 26). — Länge des ♂ 2 bis 6 mm, des ♀ 5 bis 10 mm; Körper meist gekrümmmt, infolge des dicken Vorderendes kommaartig, besonders bei eingezogenem Rüssel; Lemnisen doppelt so lang wie die Rüsselscheide und mit je 1 bis 2 Riesenkernen; beim ♂ 12 große Kerne in der Kittdrüse.

In Süßwasserfischen und mit diesen auch in die östliche Ostsee eingedrungenen, besonders in *Lota vulgaris* und in Cypriniden; auch in *Anguilla vulgaris*; weiter als Pseudoparasit in Fröschen und in *Emys orbicularis*. — Vertikale Verbreitung vom Meer bis 1560 m (Davos), außerhalb Europas (Turkestan, Issyk-Kul-See) bis 1615 m.

Der verwandte *Neoechinorhynchus agilis* (Risso) (Fig. 26.4), kennlich am Besitz von Rüsselspitzenhaken von 94 bis 120 μ und beim ♂ mit nur 8 Riesenkernen in den Kittdrüsen, kommt hauptsächlich im Mittelmeergebiet in *Mugil*-Arten vor. Die von Scott (1909) in der Bucht von Nigg (Schottland) in *Mugil chelo* gefundenen und als *N. agilis* identifizierten Exemplare gehören nach VAN CLEAVE wohl zum Genus *Neoechinorhynchus*, aber die angegebenen Merkmale genügen nicht zur Sicherstellung der Art. Nach ZSCHOKKE (1891) kommt *N. agilis* auch in Nordsee- und Rheinlachsen vor.

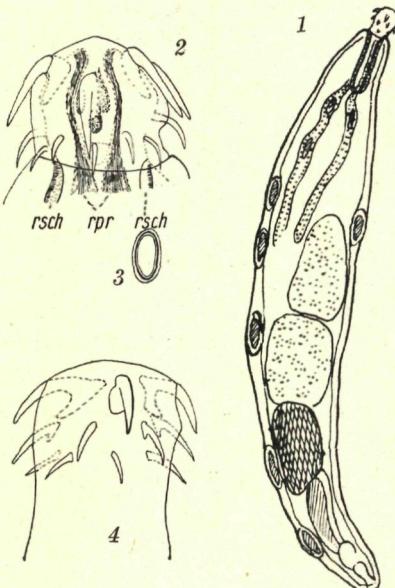


Fig. 26. *Neoechinorhynchus rutili* (Müll.);
1 Habitusbild des ♂; 2 Rüssel mit Retractor proboscidis (rpr) und Rüsselscheide (rsch);
3 Ei. — Nach LÜHE. — 4 *Neoechinorhynchus agilis* (Risso). — Nach VAN CLEAVE.

II. Ordnung: ***Palacanthocephala*** Meyer.

Hakenanordnung auf der Proboscis in Längs- und Querreihen; Hauptlängsgefäß der Haut, wenn vorhanden, lateral gelegen (Fig. 2 A); Rumpfbestachelung in den meisten Familien, wenigstens bei primitiveren Gattungen, vorhanden; Hautkerne durchweg klein und durch Fragmentierung aus größeren Kernen entstanden; Ligamentsäcke regelmäßig oder stets zerreibend, so daß die Eier frei im Leibesraum flottieren; niemals protonephridiale Organe; Eischalenform vorwiegend stark spindelförmig. — Verbreitung vorherrschend in Wassertieren: (See- und Süßwasser-) Fischen, Vögeln (Wasser- und sekundär in Landvögeln), selten in Amphibien und Reptilien, in Wassersäugern sekundär; Zwischenwirt: vorwiegend niedere Wassertiere (Krebse).

Schlüssel der Familien.

Von den 5 Familien, die MEYER (1931) nennt, kommen für uns nur 3 in Betracht.

- A. Rüssel besonders lang, ventral gebogen; Rüsselhaken bilateral-symmetrisch angeordnet, ventral kräftiger oder jedenfalls kräftiger scheinend als dorsal
1. Fam. *Rhadinorhynchidae* Travassos (s. unten).
 - B. Rüssel nicht besonders lang; Rüsselhaken radiärsymmetrisch angeordnet
 - a) Nur am Rüssel Haken vorhanden; Körper in beiden Geschlechtern ohne Stacheln; Prostatadrüsen rundlich, meist serial angeordnet
 2. Fam. *Echinorhynchidae* Cobbold (s. S. VI. e 47).
 - b) Mit oder sekundär ohne Rumpfbestachelung; mit länglich tubulösen Zementdrüsen
 3. Fam. *Polymorphidae* Meyer (s. S. VI. e 51).

★

1. Familie *Rhadinorhynchidae* Travassos.

Paläakanthocephalen aus Fischen, Reptilien und Vögeln; Vorderteil des Körpers mit zerstreuten, schuppenartigen Stacheln (nicht bei *Leptorhynchoides*); Proboscis lang (wenigstens 2× so lang wie breit, vielfach viel länger), gewöhnlich ventral gebogen, mit zahlreichen Haken, die ventral kräftiger sind als dorsal; basaler Teil des Rüssels ohne Haken; Zentralnervensystem nahe der Mitte der Rüsselscheide zu liegen.

Übersicht der Gattungen.

- 1) Vorderteil des Körpers mit zerstreuten Schuppen
Rhadinorhynchus Lühe (s. unten).
- 2) Vorderteil des Körpers ohne zerstreute Schuppen
Leptorhynchoides Kostylev (s. S. VI. e 47).

Gattung *Rhadinorhynchus* Lühe 1911.

Körper zylindrisch; große Stacheln über das Vorderende zerstreut; an der Bauchseite fehlen die Stachelquerreihen; Rüssel und dessen

Receptaculum sehr lang; Hakenform nur nach Krümmung und nach Ausbildung der Hakenwurzeln, nicht auch nach Größe wesentlich verschieden; Lemnisen sehr lang, $5 \times$ so lang wie die Rüsselscheide; ♂ mit langen Kittdrüsen. — Hierher nur

Rh. pristis Rudolphi 1802 (Fig. 27). — Länge: ♂ 20 mm, ♀ bis 75 mm; Rüssel mit etwa 14 Längsreihen zu je 26 Haken; Stacheln

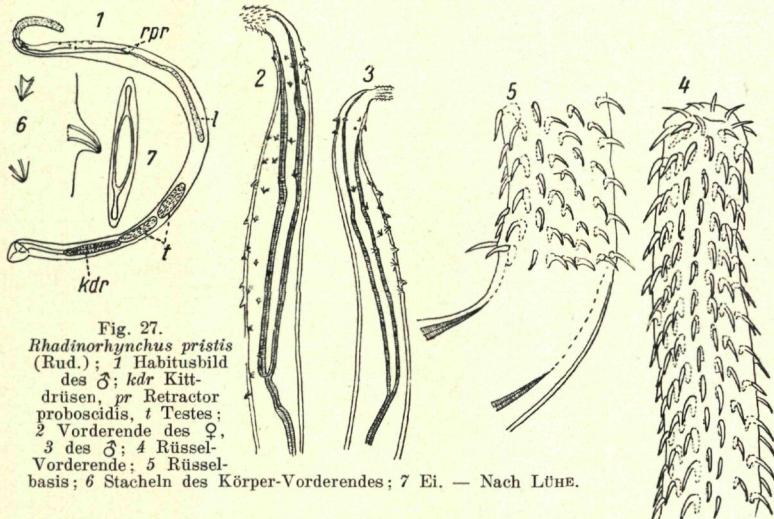


Fig. 27.
Rhadinorhynchus pristis (Rud.) ; 1 Habitusbild des ♂; kdr Kitt-drüsen, pr Retractor proboscidis, t Testes; 2 Vorderende des ♀, 3 des ♂; 4 Rüssel-Vorderende; 5 Rüsselbasis; 6 Stacheln des Körper-Vorderendes; 7 Ei. — Nach LÜHE.

am Vorderrumpf anfangs ringförmig, dann nach einem kurzen, stachelfreien Stück vorwiegend ventral sitzend; Entwicklung unbekannt.

In Meeresfischen, z. B. *Orcinus thynnus* und *Alosa* (mit dieser evtl. ins Süßwasser gelangend).

Gattung *Lepthynchoides* Kostylev 1924.

Lemnisen sehr lang, ebenso lang wie die lange Rüsselscheide; Rüssel sehr lang, keulenförmig; Haken ohne hinteren Wurzelast, ventral dicker und größer als dorsal; Kerne der Subcuticula baumförmig verzweigt. — Hierher nur

L. plagicephalus (Westrumb 1821) (Fig. 28). — Länge 12 bis 24 mm; Rüssel mit 14 Längsreihen zu je 20 Haken.

Aus *Acipenser*-Arten; Angaben aus der Ostsee noch strittig.

★

2. Familie *Echinorhynchidae* Cobbold.

Paläakanthokephalen aus Fischen, Vögeln, Amphibien, Reptilien und Säugetieren; Körper und Hals ohne Stacheln; Zentralnervensystem an oder nahe der Basis der Rüsselscheide.

Übersicht der Unterfamilien.

a) Mit verlängerten Hals und Halsbulbus

Subfam. *Pomphorhynchinae* Meyer (s. S. VI. e 48).

b) Ohne verlängerten Hals und ohne Halsbulbus

Subfam. *Echinorhynchinae* Meyer (s. S. VI. e 48).

Unterfamilie *Pomphorhynchinae* Meyer 1931.

Hierher nur die

Gattung *Pomphorhynchus* Monticelli 1905 (Lühe 1911 emend.).

Tiere klein bis mittelgroß; Hals sehr lang, beim geschlechtsreifen Tier (nicht regelmäßig beim jungen Tier) mit blasiger Aufreibung (Bulla; nicht zu verwechseln mit der blasenförmigen Verdickung des Rüssels bei den ♀ von *Filicollis* oder mit der Verdickung des Vorderrumpfes bei *Corynosoma* und *Bolbosoma*) versehen; diese wird gemeinsam mit dem nahezu zylindrischen Rüssel in die Darmwand des Wirtes eingebohrt; Zentralnervensystem am Hinterende der Rüsselscheide. — Hierher

P. laevis (O. F. Müller 1776) (= *Echinorhynchus proteus* Westrumb 1821) (Fig. 29). —

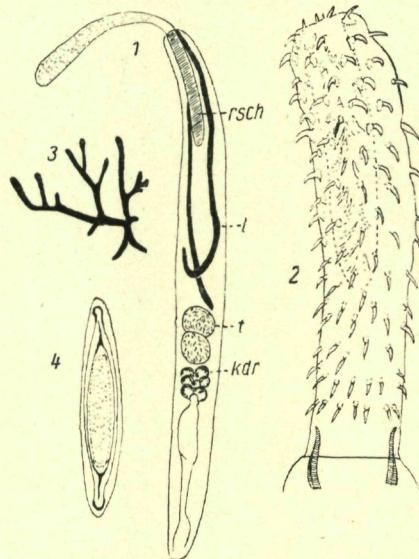


Fig. 28.

Leptorhynchoides plagicephalus (Westrumb);
1 Übersichtsbild des ♂; kdr Kittdrüsen, l Lemnisken,
rsch Rüsselscheide, t Testes. — Nach KOSTYLEV;
2 Rüssel teilweise eingestülpt. — Nach LÜHE;
3 Subcuticula-Kern; 4 Ei. — Nach KOSTYLEV.

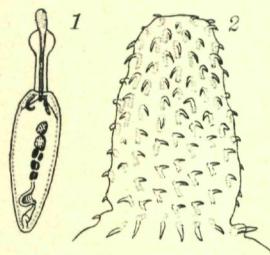


Fig. 29.

cheln; Entwicklung mit doppeltem Wirtswechsel (s. S. VI. e 41).

Im Darm von Gadiden (*Gadus morrhua*, *G. merlangus*), *Pleuronectidae*, *Zoarcidae*, *Cottus scorpius* usw., ferner in vielen Cypriniden und Perciden, die besonders im Finnischen Busen in die Ostsee einwandern; auch in Wanderfischen (Stör, Maifisch, Aal) und selten in Delphinen (mit Fischnahrung); erster Zwischenwirt: *Gammarus pulex* L.

Unterfamilie *Echinorhynchinae* Meyer 1932.

- 1) Zentralnervensystem am Grunde der Rüsselscheide gelegen; daher austretende Nerven (Retinacula) aus dem hinteren Ende der Rüssel-

scheide entspringend

Acanthocephalus Koelr. (Lühe emend.) (s. unten).

2) Zentralnervensystem vor dem Hinterende der Rüsselscheide gelegen; daher Retinacula auch aus den Seitenwänden hervortretend

Echinorhynchus Zoega (Lühe emend.) (s. S. VI. e 50).

Gattung *Acanthocephalus* Koelreuter 1771 (Lühe 1911 emend.).

Tiere klein bis groß; Subcuticula und Lemnissen mit vielen kleinen Kernen; Rüssel kurz, eiförmig bis zylindrisch; Hals sehr kurz; Zentralnervensystem am Grunde der Rüsselscheide. — Parasiten von Amphibien und Fischen.

Schlüssel der Arten.

a) Rüssel mit 10 Hakenreihen : : : : : : : : *A. anguillae* (O. F. Müll.).
b) 14 bis 16 Hakenreihen *A. lucii* (O. F. Müll.).

1. *A. anguillae* (O. F. Müller 1780) (= *Echinorhynchus globulosus* Rudolphi 1809) (Fig. 30). — Länge: ♂ 5 bis 7 mm, ♀ 12 bis

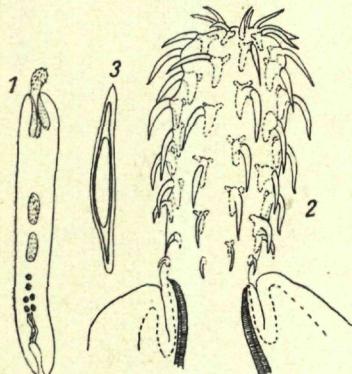


Fig. 30.
Acanthocephalus anguillae (Müll.);
1 Habitusbild (♂); 2 Rüssel; 3 Ei.
Nach LÜHE.

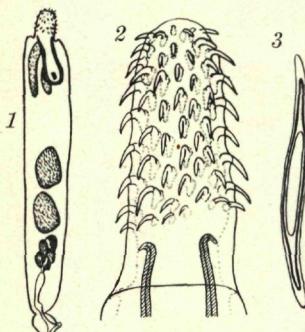


Fig. 31.
Acanthocephalus lucii (Müll.);
1 Habitusbild (♂); 2 Rüssel; 3 Ei.
Nach LÜHE.

20 mm; Haken in 10 bis 12 Längsreihen zu je 5 bis 7 Haken; Wurzel der Haken mit 2 schräaggerichteten, fingerförmigen Fortsätzen.

Wirtswechsel zwischen *Asellus aquaticus* L. und *Tinca tinca* Cuv. Mit Aal und Cypriniden in die Ostsee gelangend; auch in *Pleuronectes flesus*.

2. *A. lucii* O. F. Müller 1780 (= *Echinorhynchus angustatus* Rudolphi 1809) (Fig. 31). — Länge: ♂ 4 bis 5 mm, ♀ 8 bis 20 mm; Körper zylindrokonisch; Rüssel mit 12 bis 17 Längsreihen zu meist 8 (7 bis 9) Haken; Wurzel der Rüsselhaken jederseits mit stumpfwinkligem Vorsprung; alle Haken gleich stark; Lemnissen ebenso lang oder länger als die Rüsselscheide.

Besonders mit Raubfischen des Süßwassers (Hecht, Barsch, Aal usw.) in die Ostsee gelangend; hier und im Mittelmeer in Bodenfischen, z. B. *Pleuronectes flesus* und *Drepanopsetta platessoides*; ferner in *Clupea harengus*; Zwischenwirt: *Asellus aquaticus* L.

Gattung *Echinorhynchus* (Müller 1776) Lühe 1911.

Tiere klein bis groß; Subcuticula und Lemnisken mit zahlreichen kleinen oder wenig feinverzweigten Kernen; Rüssel lang, subzyndrisch, mit zahlreichen alternierenden Querreihen von Haken; diese mit einfach nach rückwärts gebogenen Wurzelfortsätzen, die in den letzten Querreihen bei gleichzeitiger Größenabnahme kürzer werden und dann völlig schwinden; Zentralnervensystem etwa in der Mitte der Rüsselscheide.

Schlüssel der Arten.

- a) Körper vorn verdickt, daher gedrungen birnförmig
 aa) Rüssel mit 14 Längsreihen zu je 9 bis 11 Haken . . . *E. salmonis* O. F. Müll.
 ββ) Rüssel mit 18 Längsreihen zu je 12 bis 13 Haken . . . *E. clavula* Duj.
 β) Körper langgestreckt, vorn nicht verdickt *E. gadi* O. F. Müll.

1. *E. salmonis* O. F. Müller 1776 (Fig. 32). — Länge: ♂ 3 bis 4 mm, ♀ 7 bis 8 mm; Farbe weiß, grau oder gelblich; Rüssel fast zylindrisch, an der Basis etwas verengert; Haken in 14 Längsreihen

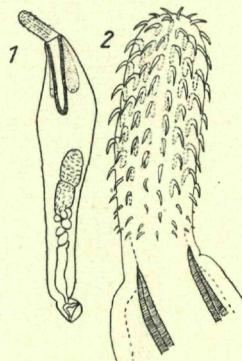


Fig. 32.
Echinorhynchus salmonis
 Müll.; 1 Habitusbild (♂),
 2 Rüssel. — Nach LÜHE.

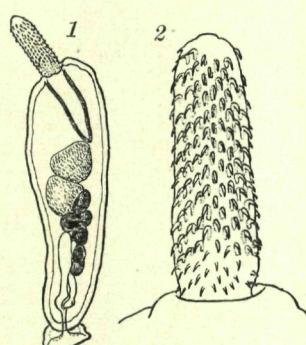


Fig. 33.
Echinorhynchus clavula Duj.;
 1 Habitusbild (♂); 2 Rüssel.
 Nach LÜHE.

mit je 9 bis 11 Haken; Lemnisken kürzer als die Rüsselscheide; Kittdrüsen dicht zusammengedrängt.

Vorwiegend in Süßwasserfischen, in solchen besonders auch im Finnischen Busen beobachtet; außerdem auch in Meeressfischen (*Rhombus*, *Pleuronectes*, *Zoarces*, *Gadus*) und in Wanderfischen (Lachs, Hecht, Aal); Zwischenwirt: *Pontoporeia affinis* Lindstr.

2. *E. clavula* Dujardin 1845 (Fig. 33). — Länge: ♂ bis 4 mm, ♀ bis 7 mm; Rüssel in der hinteren Hälfte erweitert. Haken in 18 Längsreihen zu je 12 bis 13 Haken; Zementdrüsen unmittelbar hinter dem hinteren Hoden.

In Europa nur in Süßwasserfischen (u. a. *Anguilla vulgaris*) und in solchen des Finnischen Busens nachgewiesen; weiter in *Sparus berda* von Townsville (Queensland, N-Australien) und in *Trachurus declivis* (Australien); Zwischenwirt: *Gammarus pulex* L.

3. *E. gadi* O. F. Müller 1776 (= *E. acus* Rudolphi 1802) (Fig. 34). — Länge: ♂ höchstens 20 mm, ♀ 45 bis 80 mm und länger; langgestreckt, zylindrisch, unverdickt am Vorderende; Rüssel stark ventral

geneigt, dick, mit 18 bis 22 Längsreihen zu je 10 bis 13 Haken, die an der Rüsselbasis kleiner werden; Lemnisen ebenso lang wie Rüsselscheide; Kittdrüsen (δ) hinter dem Hoden, in einer perlchnurartigen Reihe hintereinander (Fig. 34.1).

Die verbreitetste Art in nordeuropäischen Seefischen, besonders in Gadiden (*Gadus callarias*, *G. morrhua*, *G. aeglefinus*, *G. virens*, *Microgadus proximus*); in *Anguilla vulgaris*, in Wanderlachsen, auch in *Pleuronectes flesus*, *Hippoglossus vulgaris* und *H. maximus*, *Cottus scorpius*, weit in die Ostsee (Finnischer Busen) vordringend; hier auch in Hecht (*Esox*) und Quappe (*Lota*); als Juvenilform in der Leber von *Gadus morrhua* gefunden. An der atlantischen Küste N-Amerikas u. a. in *Gadus morrhua*, *G. callarias*, *Pleuronectes americanus*. Bekannt aus dem Eismeer, von Archangelsk und aus dem Weißen Meer, Bering-Insel, Grönland; auch in *Gadus aeglefinus* von Townsville (Queensland, N-Australien) und von Port Erin. Zwischenwirte: *Pontoporeia femorata*, *Callopis rathkei*, *Amphithoe rubricata* und *Gammarus locusta*.

Weitere Arten, so *E. triglae* Rudolphi, *E. simplex* Rudolphi, sind nicht ausreichend gekennzeichnet und fallen vielleicht in die Synonymie von *E. gadi*. — *E. simplex* kommt in *Trachinus draco*, *Trigla gurnardus* und *T. lineata* vor; *E. striatus* Goeze wird von MEYER zu *Polymorphus* gestellt, aber ungenügend charakterisiert.

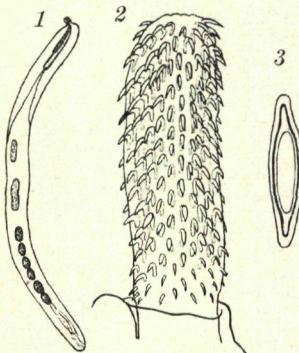


Fig. 34.
Echinorhynchus gadi Müll.;
1 Habitusbild (δ); 2 Rüssel.
Nach LÜHE.

★

3. Familie *Polymorphidae* Meyer

(Diagnose der Familie und Einteilung in Unterfamilien
nach MEYER 1932).

Paläakanthokephalen aus Wasservögeln, Wassersäugetieren (Robben und Walen) und Landvögeln; mit (oder sekundär ohne) Rumpfbestachelung; mit länglich-tubulösen bis länglich-ovalen Zementdrüsen (δ)

Schlüssel der Unterfamilien.

- a) Mit Rumpfbestachelung, wenigstens beim δ ; Insertion des Proboscis-Receptaculum am Hinterende des Rüssels; aus Wasservögeln und Wassersäugetieren Unterfam. *Polymorphinae* Meyer (s. unten).
- b) Ohne Rumpfbestachelung; mit Insertion des Proboscis-Receptaculum vor der Proboscisbasis, die Proboscis in einen vorderen und hinteren Abschnitt zerlegend; Proboscis vorn mit Haken, hinten mit Stacheln (= wurzellosen Haken)
Unterfam. *Centrorhynchinae* Meyer (s. S. VI. e 61).
- c) Ohne Rumpfbestachelung; mit Insertion des Proboscis-Receptaculum an der Basis der Proboscis
Unterfam. *Plagiorhynchinae* Meyer (s. S. VI. e 62).

Unterfamilie *Polymorphinae* Meyer 1932.

Schlüssel der Gattungen.

- 1) Haken des Rüssels auf Rücken- und Bauchseite deutlich verschieden
Arhythmorhynchus Lühe (s. S. VI. e 52).
- 2) Haken des Rüssels auf Rücken- und Bauchseite gleich

A) Körper am Vorderende keulen- oder blasenförmig verdickt; Parasiten mariner Säugetiere

*) Rumpf nach vorn keulenförmig verdickt, das Vorderende aber nicht stark abgesetzt vom übrigen Körper

Corynosoma Lühe (s. S. VI. e 53).

**) Rumpf nach vorn zwiebelförmig verdickt, Vorderteil abgesetzt, so daß ein Bulbus, ein fadenförmiges Zwischenstück und ein schmalzylindrischer Hinterkörper entstehen

Bolbosoma Porta (s. S. VI. e 54).

B) Körper hinter dem Rüssel nicht verdickt

°) Körper vorn und hinten gleichmäßig verjüngt; Vorderkörper fein bestachelt bis zu einer (gewöhnlich vorhandenen) ringförmigen Einschnürung; Rüssel weder verdickt noch angeschwollen; Kittdrüsen beim ♂ schlauchförmig

Polymorphus Lühe (s. S. VI. e 57).

°°) Körper sehr dick, überall ungefähr gleich dick, sackförmig, ohne Einschnürung; Rüssel beim ♂ verdickt, beim ♀ kugelig angeschwollen; Kittdrüsen voluminos, unregelmäßig eiförmig *Filicollis* Lühe (s. S. VI. e 60).

Gattung *Arhythromorhynchus* Lühe 1911¹⁾.

Körper sehr lang und schlank, mit einer dem Vorderkörper genäherten Anschwellung; Struktur des Vorderkörpers deutlich von der des Hinterkörpers verschieden; Subkutikularkeine nur im Vorderteil des Körpers vorhanden; Körperstacheln nur auf dem Vorderteil des Körpers, an Hals und Hinterteil fehlend; Ventralseite des Körpers unbestachelt; Rüssel lang, spindelförmig; Haken nicht radial, sondern bilateralsymmetrisch angeordnet;

Form der Rüsselhaken auch an Größe wesentlich verschieden; Zentralnervensystem nahe der Mitte der Rüsselscheide gelegen, letztere an der Basis des Rüssels inserierend; Hoden schräg hintereinander, beim ♂ entspricht die Hodenregion etwa dem Ort der Körperanschwellung; Kitt-

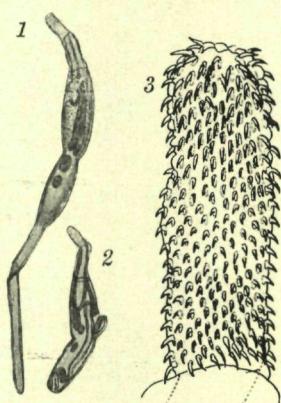


Fig. 35.
Arhythromorhynchus invaginabilis (v. Linst.)
1, 2 junge Tiere mit in-, bzw. evaginiertem
Hinterende; 3 Rüssel; 3 A eine Reihe Rüssel-
haken. — Nach LÜHE.

drüsen lang; Eier mit oder ohne polare Anschwellungen.

Schlüssel der Arten.

a) Rüssel mit 18 Längsreihen zu je etwa 20 Haken; in der Mitte des Rüssels ventral 3 mal 2 besonders mächtige Haken *A. frassoni* (Mol.).

¹⁾ Von TRAVASSOS wird auch *E. longicollis* Villot zu diesem Genus gezogen (s. S. VI. e 60).

β) Rüssel mit 22 bis 24 Längsreihen zu je 18 Haken; in der Mitte nur einige besonders winzige Häkchen *A. invaginabilis* (v. Linst.).

1. *A. invaginabilis* (v. Linstow 1890) (Fig. 35). — Bisher nur unreife Tiere gefunden; ♂-Larve mit völlig ausgestrecktem Hinterkörper 4.3 mm, mit eingezogenem Hinterkörper 3.5 mm lang; ♀-Larve mit eingezogenem Hinterkörper 3.60 mm lang; Rüssel ventrad geneigt, sehr lang, in der Mitte verdickt; Lemnisken sehr lang, $\frac{2}{3}$ der Körperlänge (ausschließl. Schwanzteil); Haken in 22 bis 27 Längsreihen zu je 18 bis 19 Haken; hintere Rüsselhaken mit kleinem Wurzelast; vordere Haken mit gleichlangem Wurzel- und Hakenast; Hinterkörper bei diesen larvalen Tieren gewöhnlich invaginiert; Haut dieses Körperteiles dünner als am Vorderkörper.

2. *A. frassoni* (Molin 1858) (Fig. 36). — Länge bis 80 mm; Farbe gelb; Rüssel in der Mitte etwas verdickt, spindelförmig, mit etwa

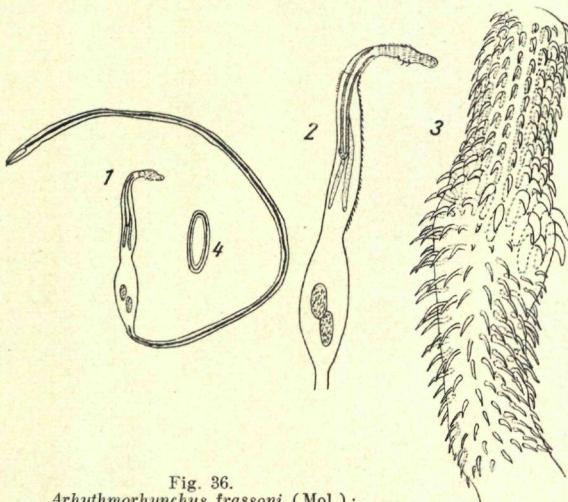


Fig. 36.
Arhythmorhynchus frassoni (Mol.);
1 Habitusbild (♂); 2 Vorderende des ♂, stärker
vergr.; 3 Rüssel; 4 Ei. — Nach LÜHE.

18 Längsreihen zu etwa 20 Haken in der Mitte des Rüssels, ventral 3mal 2 besonders mächtige Haken, diese mit sehr großen, einfach rücklaufenden Wurzeln; übrige Haken am Körper auf Rücken und Bauchseite ungefähr gleich und radiärsymmetrisch angeordnet; Hals kurz; Entwicklung unbekannt.

Im Darm von *Numenius arquatus* (L.), *N. tenuirostris* (Vieill.) und *Merganser serrator* (L.).

Gattung *Corynosoma* Lühe 1905.

Kleine bis mittelgroße Tiere; Vorderkörper ventral viel weiter nach hinten bestachelt als dorsal; außerdem gekennzeichnet durch keulenförmige Anschwellung des Vorderrumpfes hinter dem Rüsselansatz; Rüssel ventral geneigt und dadurch einen Winkel mit der Körperachse

bildend; Zentralnervensystem auf der Mitte der Rüsselscheide; Lemnisen kurz; Genitalöffnung des ♂ mit Haken bewaffnet.

Schlüssel der Arten.

- a) Körper schlank, mit lang-zylindrischem Hinterende; dieser Teil ventral vorn bestachelt *C. strumosum* (Rud.).
- β) Körper gedrungen, mit kurzem, verjüngtem Hinterkörper, dessen Bestachelung über die ganze Ventraleite bis zum Hinterende reicht *C. semerme* (Forss.).

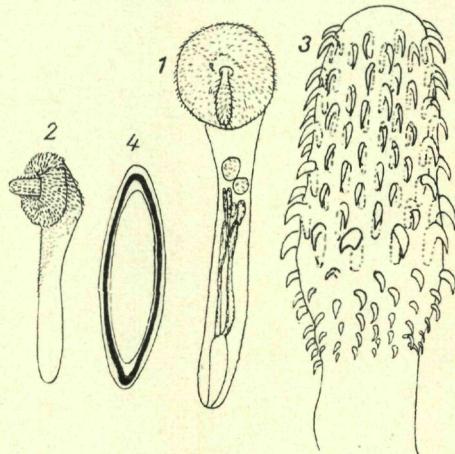


Fig. 37.
Corynosoma strumosum (Rud.): 1 Habitusbild (♂), Bauchsicht; 2 ♀ von der Seite; 3 Rüssel; 4 Ei.
Nach LÜHE.

Geschlechtsreif nur in Seehunden und Kormoranen (*Phalacrocorax*). Von nordischen Robbenarten liegen Daten vor für *Phoca foetida*, *Ph. vitulina*, *Ph. annulata*, *Ph. groenlandica*, *Cystophora cristata*, *Halichoerus grypus*, *Odobenus rosmarus*; gelegentlich auch in anderen fischartigfressenden Säugetieren (z. B. in Katzen, aber dort meist nicht geschlechtsreif werdend, in *Putorius putorius* und *Phocaena communis*) und in Vögeln (*Mergus*; dort als *C. [Echinorhynchus] hystric*, *E. ventricosus* usw. bezeichnet). Larven im Mesenterium von Meeresfischen (*Perca fluviatilis*, *Lota vulgaris*, *Pleuronectes flesus*, *Trachinus draco*, *T. vipera*, *Cyclopterus lumpus*, *Lophius piscatorius*, *Lampetra fluviatilis*, *Rhombus maximus*); viel in Fischen des Finnischen Büsens, der Wolga usw.; weiter bei Archangelsk, der Bering-Insel, bei Spitzbergen und Grönland.

2. *C. semerme* (Forssell 1904) (Fig. 38). — Länge: ♂ und ♀ je 3 bis 5 mm; Körper gedrungen, mit kurzem Hinterkörper; Rüssel mit Haken in 22 bis 26 Längsreihen zu je 12 bis 13 Haken; der 7. und 8. jeder Reihe am kräftigsten; gleichmäßige Bestachelung der Bauchseite, beim ♂ in die starke Bestachelung im Umkreis der Genitalöffnung übergehend; ♀ ohne Stacheln in dieser Region.

In Robben und Vögeln (*Merganser serrator*, *M. merganser*, *Podiceps ruficollis*, *P. grisegena*, *Uria grylle*, *Phalacrocorax cristatus* und *Ph. carbo*; Larven im Krebs *Pontoporeia affinis* als erstem Zwischenwirte, dann in Plattfischen (u. a. *Rhombus maximus*), im Hering, in *Osmerus eperlanus*, *Cottus quadricornis* usw. als zweiten Zwischenwirten).

Gattung *Bolbosoma* Porta 1908.

Mittelgroße bis große Tiere; Körper keulenförmig angeschwollen, in Bulbus, fadenförmiges Zwischenstück und schmalen, zylindrischen Hinterkörper gegliedert; Stacheln des Rumpfes am Hinterende in beiden Geschlechtern fehlend, im übrigen etwa dicht mantelartig um

den Vorderteil des eigentlichen Körpers angeordnet; Rüssel kurz, subzylindrisch, ohne Stacheln an dessen Basis; Zentralnervensystem in der Mitte der Rüsselscheide; Eier mit Polkapseln. Parasiten in Walen.

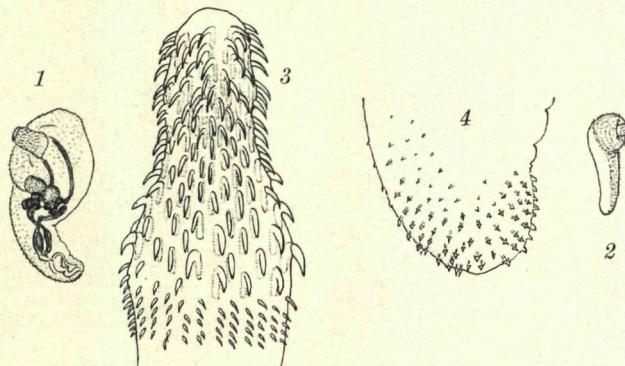


Fig. 38. *Corynosoma semerme* (Forss.); 1 Habitusbild (δ); 2 δ von der Seite (Stachelbesatz); 3 Rüssel; 4 Hinterende des δ . — Nach LÜHE.

Schlüsse der Arten.

- a) Große Formen von 50 bis 205 mm
 - $\alpha\alpha$) Bulbus haken beschränkt auf dessen abgeflachten Vorderteil . *B. balaenae* (Gm.).
 - $\beta\beta$) Bulbus haken auch im Bereich seines größten Durchmessers
- β) Kleinere Formen von 12 bis 40 mm Länge *B. capitatum* (v. Linst.).
- $\alpha\alpha'$) Ganze Oberfläche des Bulbus bestachelt; Bulbus kugelig . *B. turbinella* (Dies.).
- $\beta\beta'$) Bulbus abgeflacht, nur vorn bestachelt . *B. brevicolle* (Malm.).
- $\gamma\gamma'$) Bulbus mit zwei charakteristischen Bändern dreieckiger Schüppchen *B. vasculosum* (Rudolphi).

1. *B. balaenae* (Gmelin 1790) (Fig. 39). — Länge bis 205 mm; Breite 4 bis 6 mm; Farbe ziegelrot bis orangefärblich; Bulbus 4 bis 6 mm lang, mit 6 Querreihen von Haken auf seinem abgeflachten Vorderteil; Rumpfeinschnürung hinter dem Bulbus tief, ein fadenförmiges Zwischenstück zwischen Bulbus und übrigem Rumpf darstellend; Proboscis konisch, 1 bis $1\frac{1}{2}$ mm lang, mit 24 longitudinalen Reihen zu je 8 (bisweilen 6, 7) Haken oder mit 12 bis 18 transversalen Reihen Haken, von denen die vorderen ebenso lang wie die hinteren, aber viel kürzer sind als ihre Wurzeln; Hinterende des Rumpfes zylindrisch, etwas verjüngt, unbewaffnet.

N-Atlantisch; im Darm von *Balaenoptera borealis*, *B. acutorostrata*, *Megaptera boops*, *Balaena mysticetus* und *Hyperoodon rostratum* (vgl. Teil XII. k₁).

2. *B. capitatum* (v. Linstow 1880) (Fig. 40). — Länge: δ 50 bis

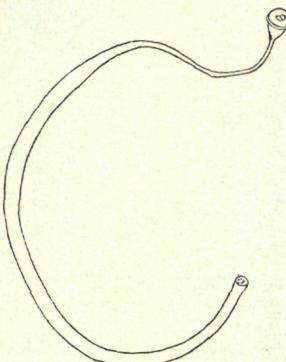


Fig. 39. *Bolbosoma balaenae* (Gmel.); Habitusbild.
Nach BREMSER.

55 mm, ♀ 60 bis 100 mm; Farbe beim ♂ weiß, beim ♀ gelblich oder bläulich; Proboscis subzylindrisch, 0.5 bis 0.7 mm lang, mit 12 bis 18 Reihen von Haken, von denen die vordersten nur wenig kürzer als

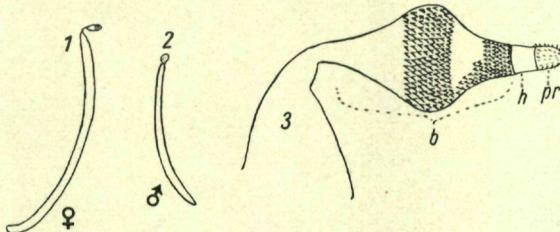


Fig. 40.
Bolbosoma capitatum (v. Linst.) ; 1 Habitusbild des ♀,
2 des ♂; 3 Vorderende. — b Bulla, h Hals, pr Proboscis.
Nach PORTA.

ihre Wurzeln sind; mittlere viel kräftiger; hintere fein, ihre Wurzel mit transversalem Absatz; Bulbus mit Haken auch im Bereich seines größten Durchmessers; Lemnisken beim ♂ kaum länger als das Receptaculum, beim ♀ beinahe doppelt so lang wie dieses.

In Darm von *Pseudorca crassidens* und *Globicephalus melas*; N-Atlantisch, Island, Färöer, Mittelmeer; nach BAYLISS auch im Magen von *Steno rostratus*, W-afrikanische Küste (Kapverden).

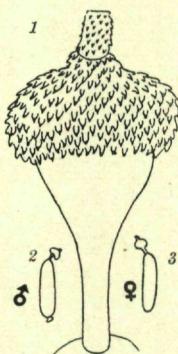


Fig. 41.
Bolbosoma turbinella
(Dies.) ; 1 Vorderende
des Körpers; 2 ♂; 3 ♀.
Nach SHIPLEY.

Subarkatisch, N-Atlantisch; im Dünndarm von *Balaenoptera*-Arten (Bulbus und Teil des Halses eingesenkt in die Darmwand): *B. borealis*, *B. physalus* und *Hyperoodon rostratus*; ferner in *B. borealis* bei Durban, Saldanka-Bai und S-Georgien (BAYLISS), bei Japan (HARADA); auch in *Megaptera boops* (antarktisch).

4. *B. brevicolle* (Malm 1867) (Fig. 42). — Länge: ♂, ♀ 26 mm; Farbe rot bis grün, gelb und weiß; Rüssel 0.4 bis 0.5 mm lang, mit 24 bis 25 Längsreihen zu je 8 Haken; die vorderen sehr kräftig, die hinteren viel feiner; Oberfläche des 2½ mm langen Bulbus vorn abgeflacht, dort mit 20 Querreihen dreieckiger Zähnchen, hinten unbewaffnet; Rumpfeinschnürung hinter dem Bulbus schwach und flach.

N-Atlantisch, nur in wenigen Fällen in *Balaenoptera acutorostrata*, *B. borealis* und *B. musculus* festgestellt; nach BAYLISS in *B. musculus* bei Durban (Saldanka-Bai, S-Afrika) und bei S-Georgien, auch in *B. physalus*.

5. *B. vasculosum* (Rudolphi 1819 [Risso 1826], = *B. pellucidum* [Leuckart MS]) (Fig. 43). — Länge 11 bis 15 mm, Breite 0.5 bis 0.8 mm; Farbe orangeröthlich; Rüssel oval, mit 18 Längsreihen zu je

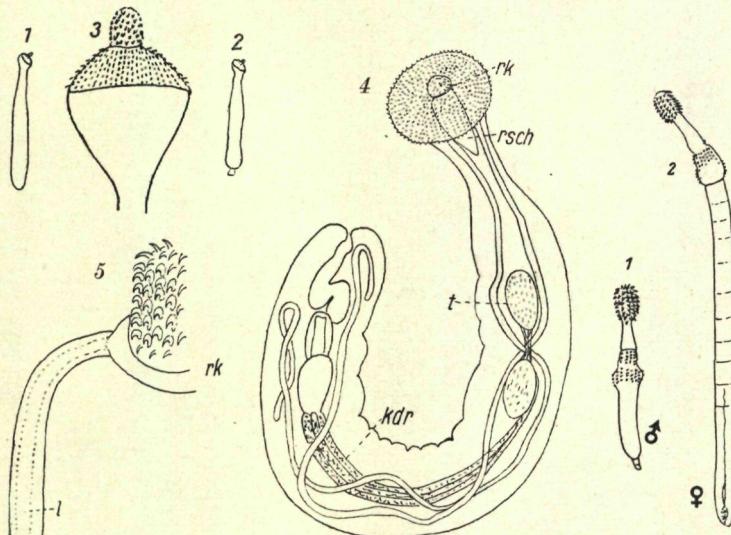


Fig. 42.
Bolbosoma brevicolle (Malm); 1 ♀; 2 ♂; 3 Körpervorderende.
Nach SHIPLEY.

4 Habitusbild des ♂; kdr Kidnidge, rk Ringkanal,
rsch Rübbelscheide, t Hoden;
5 Rüssel mit Ringkanal (rk) und Lemnisk (l). — Nach MEGNIN.

Fig. 43.
Bolbosoma
Risso;
vasculosum
1 ♂; 2 ♀.
Nach SHIPLEY.

8 Haken in 3 Typen; Bulbus mit 2 Schuppenbändern; Cuticula fein gestreift.

Larve in verschiedenen Knochenfischen; geschlechtsreif im Darm von *Delphinus delphis* (Mittelmeer); ferner in *Mesoplodon bidens* Sow. (amerikanische Küste).

Gattung *Polyomphalus* Lühe 1911.

Kleine Tiere; Vorderkörper fein bestachelt; Bestachelung bis zu einer ringförmigen Einschnürung ventral und dorsal ungefähr gleich weit nach hinten reichend; Hinterende des Körpers stumpf; Rüssel mit zahlreichen symmetrisch angeordneten Haken; die der vorderen Reihe größer als die der hinteren Reihe; Rüssel in ganzer Länge in die Rübbelscheide einstülpsbar; Halsteil lang, einstülpsbar; Genitalöffnung des ♂ unbewaffnet; Zentralnervensystem im hinteren Drittel der Rübbelscheide; Lemnisen mäßig lang; Eier mit Polkapseln. — Geschlechtsreif in Vögeln.

Schlüssel der Arten.

- a) Wurzelteil der vorderen Haken ebenso lang wie bzw. kürzer als der freie Teil; Proboscis mit 16 Längsreihen zu je 7 bis 10 Haken; Hoden hinter der Rübbelscheide
P. minutus (Goeze).
- β) Wurzelteil der vorderen Haken unbedeutend länger als der freie Teil
 - aa) Rüssel mit 10 Längsreihen zu je 10 bis 12 Haken; ♂ und ♀ gleich lang; Hoden lateral der Rübbelscheide
P. corynooides Skrj.

ββ) Rüssel mit 14 bis 16 Längsreihen zu je 5 bis 8 (meist 6) Haken; Geschlechtsdimorphismus; Hoden caudad der Rüsselscheide; Körper in der Mitte am breitesten, nach vorn und hinten zu verjüngt *P. phippsi* Kost.
 γ) Wurzelteil der vorderen Haken deutlich länger als der freie Teil; hintere Haken mit kaum sichtbarem Wurzelteil; Hoden direkt caudad der Rüsselscheide; Geschlechtsdimorphismus ausgeprägt *P. magnus* Skrj.

Der Gattung *Polymorphus* angeschlossen werden hier 2 weitere Arten (*Echinorhynchus heteracanthis* Heitz und *E. longicollis* Villot), deren systematische Stellung noch nicht sicher feststeht.

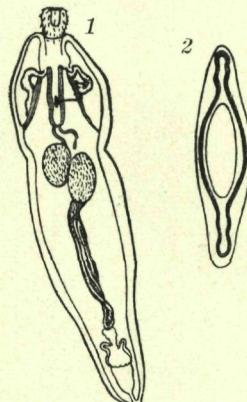


Fig. 44.
Polymorphus minutus
 (Goeze);
 1 Habitusbild (♂); 2 Ei.
 Nach LUHE.

1. *P. minutus* (Goeze 1782) (Fig. 44). — Länge: ♂ 3 mm, ♀ bis 10 mm; Farbe orangerot; Körper kurz und dick, nach hinten zu verjüngt; Hinterende stumpf; Vorderkörper fein bestachelt bis zu einer ringförmigen Einschnürung, die aber ± verstreichen kann; Wurzelteil der vorderen Haken nur ebenso lang oder sogar kürzer als der freie Teil; Rüssel mit 16 Längsreihen zu zu 7 bis 10 Haken; Lemnisken an der Basis der Rüsselscheide ansetzend, nur wenig länger als diese; Hoden hinter der Rüsselscheide gelegen; Eier: $110 \times 19 \mu$.

In Enten (*Somateria mollissima*, *Harelda glacialis*, *Oidemia fusca*, *Anas penelope*, *A. acuta*), in Merganser *serrator*, *Cygnus olor*, *C. musicus*, in *Uria grylle*, in Rallen und Mövenarten subarkatisch, Jan Mayen, Murmanküste, auch in Ägypten und Russisch-Turkestan (in *Anas platyrhyncha*) gefunden; Larven in *Gammaurus pulex* und *Potamobius astacus* nachgewiesen; erzeugt im Darm der Vögel an den Anheftungsstellen Knötchen.

2. *P. corynooides* Skrjabin 1913 (Fig. 45). — Länge: ♂, ♀ 1.2 bis 2 mm (mit aus-

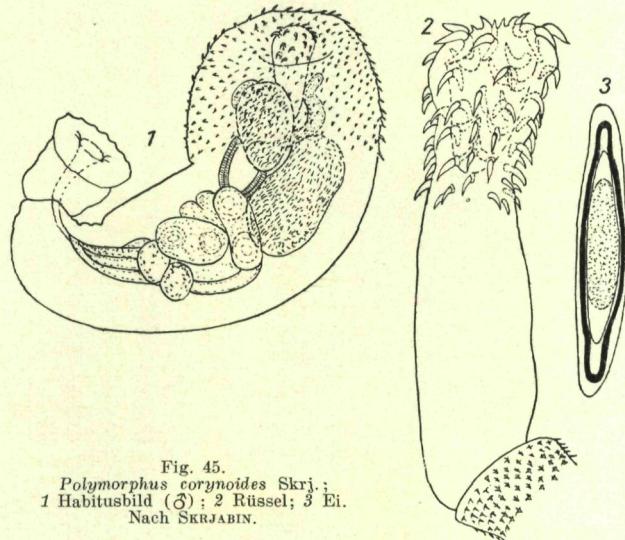


Fig. 45.
Polymorphus corynooides Skrj.;
 1 Habitusbild (♂); 2 Rüssel; 3 Ei.
 Nach SKRJABIN.

gestrecktem Rüssel 3 mm); Körper vorn stark aufgetrieben; Vorderkörper fein bestachelt, durch eine schwache Einschnürung gegen den Hinterkörper abgesetzt; Halstein samt Rüssel lang; dieser mit 10 Längsreihen zu je 10 bis 12 Haken; vordere am längsten, rücklaufender Wurzelast derselben nur unbedeutend länger als der freie Teil; hintere Haken mit kleinem Wurzelteil; Hoden unregelmäßig oval, lateral der Rüsselscheide.

Im Darm von *Anas platyrhyncha* (Russisch-Turkestan).

3. *P. philippi* Kostylev 1922 (Fig. 46). — Länge: ♂ 3 mm, ♀ bis

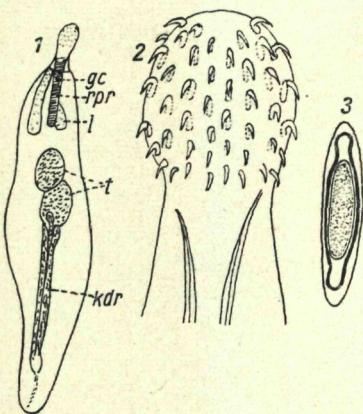


Fig. 46.
Polymorphus philippii Kost.:
1 Habitusbild (♂); 2 Rüssel; 3 Ei.
Nach KOSTYLEV.

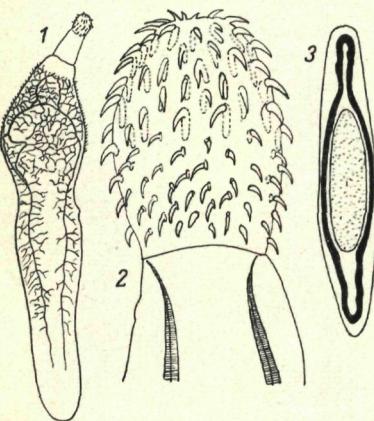


Fig. 47.
Polymorphus magnus Skrj.;
1 Habitusbild mit Hautkanalsystem (♀);
2 Rüssel; 3 Ei. — Nach SKRJABIN.

15 mm; Körper, wenn gestreckt, spindelförmig, vorn und hinten deutlich verjüngt, wenn kontrahiert, sackförmig; Vorderkörper bis zur ringförmigen Einschnürung fein bestachelt; diese Bestachelung kaudad weiter reichend als dorsal; Wurzelteil der vorderen Haken nur unbedeutend länger als der freie Teil; Proboscis mit 14 bis 16 Längsreihen zu je 5 bis 8 Haken; Lemnisen bis 2 mm lang; Testes oval; weit hinter der Rüsselscheide 4 Kittdrüsen.

In der Eiderente (*Somateria mollissima* L.); Beringstraße (Tschuktschenhalbinsel), Murmanküste.

4. *P. magnus* Skrjabin 1913 (Fig. 47). — Länge: ♂ 6 bis 11 mm, ♀ 13 bis 16 mm; Farbe orangegelb; Körper langgestreckt, nach vorn zu verjüngt, mittlerer Abschnitt am breitesten, durch eine scharf ausgeprägte Einschnürung vom schmalen, kaudal abgerundeten Hinterkörper deutlich abgesetzt; bisweilen Schwanzende durch nochmalige Einschnürung vom übrigen Körper getrennt; Rüssel mit 14 bis 18 (gewöhnlich 16) Längsreihen zu je 7 bis 9 Haken; Wurzelteil der vorderen, größeren Haken mit ziemlich langem, rücklaufendem Wurzelast; dieser länger als der freie Teil; hintere Haken mit kaum sichtbarem Wurzelteil; Hoden hinter der Rüsselscheide.

Im Darm von *Fuligula rufina* (Russisch-Turkestan); auch in *Bucephala clangula* (Pommern).

Hierher gehört anscheinend auch der von HEITZ als *Echinorhynchus heteracanthis* beschriebene Lachsparasit, der dann *Polymorphus heteracanthus* (Heitz) heißen muß. Seine Zugehörigkeit ist aber fraglich, da nur ein unreifes ♀ vorlag, das überdies ungünstig abgebildet worden ist.

5. *P. (?) heteracanthis* (Heitz 1920) (Fig. 48). — Nur ein einzelnes unreifes ♀ bekannt; Länge: 12 mm; Farbe gelblich-weiß; Körper langgestreckt; Rüssel kolbenförmig, vom unbewaffneten Halsteil gefolgt; Vorderkörper bestachelt, cephalad ± konisch zulaufend, kaudad wulstförmig verdickt, ohne daß eine ringförmige Einschnürung vorhanden ist; Stacheln des Vorderkörpers von variabler Form und Größe, haken- bzw. lappenförmig; Hinterkörper ganz unbestachelt, kaudad regelmäßig verjüngt; Rüssel mit 18 Längsreihen zu je 8 Haken; Wurzel der vor-

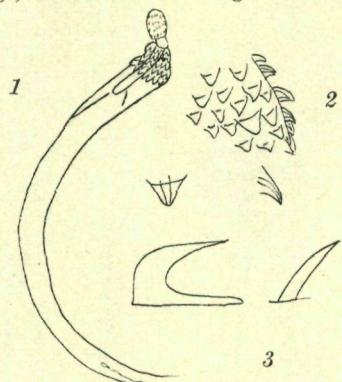


Fig. 48.
Polymorphus heteracanthis Heitz;
1 Habitusbild; 2, 3 Hakentypen: 2 Haken
aus der unteren Reihe des Rüssels;
3 Haken aus den oberen Reihen des
Körpers. — Nach HEITZ.

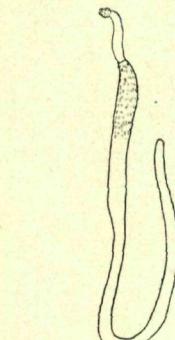


Fig. 49.
Polymorphus (?) longicollis
Vill.; Habitusbild.
Nach LÜHE.

deren ebenso lang bzw. länger wie der hervorragende Hakenteil; hintere wurzellos, in Länge von vorn nach hinten zunehmend; Retinaculum unpaar, ebenso der Retractor receptaculi; Lemnisken länger als die Rüsselscheide.

Von TRAVASSOS (1925) wird diese Art zu *Bolbosoma* gezogen.
Aus *Salmo salar* (Basel).

Eine andere unzulänglich bekannte Art, die Beziehungen zu den Gattungen *Polymorphus* und *Arhythmorhynchus* zeigt, sei hier vorläufig zu *Polymorphus* gestellt.

6. *P. (?) longicollis* (Villot 1875) (= *Echinorhynchus longicollis* Villot) (Fig. 49). — Länge: 30 mm; Körper sehr lang und schlank, zylindrisch, mit kaum verdicktem, bestacheltem Vorderkörper; Rüssel kurz zylindrisch, mit ziemlich kräftigen Stacheln; Hals sehr lang, zylindrisch, dünn.

In *Arenaria interpres* und *Larus ridibundus*.

Diese Art wurde von TRAVASSOS zu *Arhythmorhynchus* gestellt. BAYLISS (1922) meint aber, daß dem das Fehlen der Proboscisanschwellung und die charakteristische Schwelling des Vorderendes widerspricht.

Gattung *Filicollis* Lühe 1911.

Mäßig große Tiere; Vorderkörper nicht wesentlich verdickt, eine Bestachelung aufweisend, die dorsal wie ventral ungefähr gleich weit

kaudad vorrückt, beim ♂ deutlich ist, beim trächtigen ♀ jedoch ganz reduziert sein kann; Geschlechtsöffnung unbewaffnet; Rüssel kugelig oder eiförmig, beim ♀ stark angeschwollen, nur am Vorderende mit Haken; zwischen ihm und dem Körper ein langes, schmal zylindrisches,

einziehbares, unbewaffnetes Halsstück; Zentralnervensystem im hin-

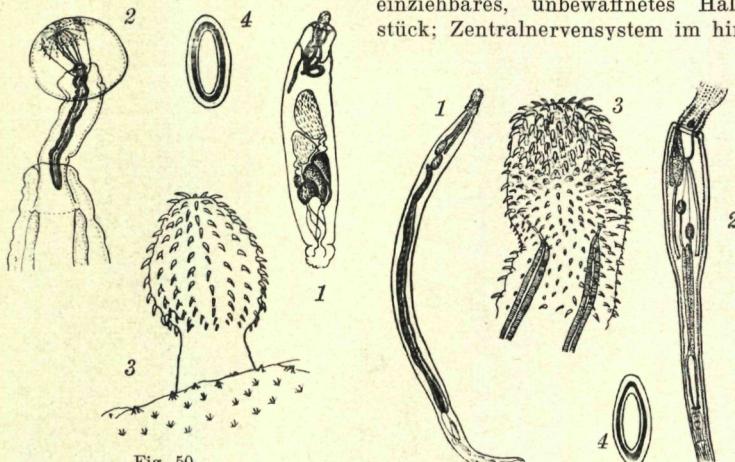


Fig. 50.

Filicollis anatis (Schrank);
1 Habitusbild (♂); 2 Vorderende des
♂; 3 Vorderende des ♂; 4 Ei.
Nach LÜHE.

Fig. 51. *Centrorhynchus aluconis* (Müll.);
1, 2 Habitusbild des ♂; 3 Rüssel; 4 Ei.
1, 3, 4 nach LÜHE; 2 nach DE MARVAL.

teren Drittel der Rüsselscheide; Kittdrüsen beim ♂ voluminos, unregelmäßig eiförmig; Eier mit oder ohne Polkapseln. — Einzige Art:

F. anatis (Schrank 1788) (Fig. 50). — Länge: ♂ 6 bis 8 mm, ♀ 10 bis 25 mm; Farbe: ♂ weiß, ♀ gelblichweiß; ♀ mit kugelig aufgetriebenem Rüssel, auf dessen Scheitel 18 Reihen zu je 12 bis 13 Haken; diese sind sternförmig angeordnet; beim ♂ Rüssel gedrungen eiförmig, mit meridional angeordneten Haken; Haut des Körpers beim ♂ ein Stück kurz hinter dem Hals mit kleinen Stacheln besetzt, sonst unbestachelt; Eier 62 bis 70 μ \times 19 bis 23 μ .

Hals und Rüssel meist tief in die Darmwand der Wirte (Enten, Seeschwalben, Taucher u. dgl.) eingesenkt, dort Knötchen bildend; Zwischenwirt: *Asellus aquaticus*.

Unterfamilie *Centrorhynchinae* Meyer 1932.

Hierher in unserem Gebiet nur die

Gattung *Centrorhynchus* Lühe 1911.

Tiere mit doppelwandiger Rüsselscheide; Rüssel von derem Ansatz in der Mitte des Rüssels (was sich äußerlich als Einschnürung markiert) mit kräftigen, nach hinten gebogenen Haken; hinter diesem mit einfachen, dornartigen Haken; Körper völlig unbestachelt; Halsstück vorhanden; Prostatadrüsen des ♂ 3 mm lang, schlauchförmig, in der Dreizahl vorhanden.

Schlüssel der Arten.

- | | |
|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------|
| a) Proximale Rüsselhaken dornartig, wurzellos | <i>C. aluconis</i> (Müll.). |
| β) Proximale Rüsselhaken mit rücklaufendem und aufsteigendem oder nur mit aufsteigendem Wurzelast | <i>C. lancea</i> (Westrum). |

1. *C. aluconis* (O. F. Müller 1780) (Fig. 51). — Länge: ♂ 6 bis 25 mm, ♀ 11 bis 45 mm. Mit den Merkmalen der Gattung: Rüssel mit etwa 30 Längsreihen zu je etwa 15 Haken; Lemnisken deutlich länger als die Rüsselscheide.

Vorwiegend in Raubvögeln und in *Strix aluco*, auch in *Mergus albellus*, also nur gelegentlich am Meer; vereinzelt auch in einer Katze gefunden, aber nur unreif (KOSTYLEV); Infektion durch Landtiere, die zufällig Larven aufnahmen: *Rana esculenta*, *Hyla arborea*, *Tropidonotus natrix*.

2. *C. lancea* (Westrumb 1821) (Fig. 52). — Länge: ♂ 6.3 mm, ♀ 12 bis 20 mm; Körper spindelförmig, hinten verjüngt, an den Enden abgerundet; Rüssel mit 30 Längsreihen zu je 11 bis 14 Haken; die der

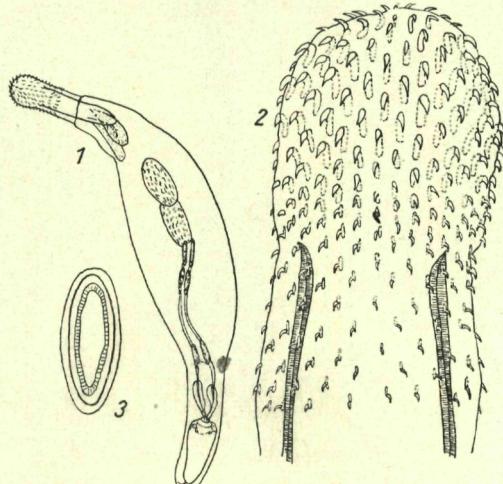


Fig. 52. *Centrorhynchus lancea* (Westr.). 1 Habitusbild (♂); 2 Rüssel; 3 Ei.
Nach SKRJABIN.

vorderen Reihen mit kräftigem, rücklaufendem Wurzelast; Wurzelteil der weiter hinten stehenden, kleineren Haken nicht nur kleiner, sondern auch in der Form abweichend (Hakenteil aus der Mitte der Wurzel entspringend, so daß man zwischen einem rücklaufenden und einem oberen aufsteigenden Wurzelast unterscheiden kann); letzte Reihe nur mit aufsteigendem Wurzelast; Hoden fast in der Mitte der Körperlänge; Kittdrüsen dahinter.

In *Vanellus cristatus*, *V. capella*, *Charadrius pluvialis*, *Pavoncella pugnax*, *Himantopus himantopus*, *H. plini*, *Eudromias morinelli*, *Aegialites cantianus*, *Oedicnemus oedicnemus*, *Cuculus canorus*; russisch-Turkestan.

Unterfamilie *Plagiorhynchinae* Meyer 1932.

Übersicht der Gattungen.

- a) ♂ mit 4 Prostatadrüsen *Oligoterorhynchus* Montic.
- b) ♂ mit 6 Prostatadrüsen *Plagiorhynchus* Lühe.

Gattung *Oligoterorhynchus* Monticelli 1914.

Tiere mittelgroß; Rüssel klein, ovoid, mit zahlreichen Haken; Hals

undeutlich; Lemnisken nur unwesentlich länger als die Rüsselscheide; ♂ mit 4 langen, sackförmigen Prostatadrüsen. — Nur eine Art:

O. campylurus (Nitzsch 1857) (Fig. 53). — ♂ bis 15 mm lang; Rüssel mit 14 Längsreihen zu je 6 Haken; seine Basis hakenlos; Hals nicht deutlich; Lemnisken etwas länger als die Rüsselscheide.

Aus der an der Grenze des Gebietes lebenden und gelegentlich eindringenden Riesenraubmöve (*Megalestris catarractas*) und in *Stercorarius skua*.

Gattung *Plagiorhynchus* Lühe 1911.

Lemnisken fingerförmig; Rüssel ventral geneigt, mit zahlreichen radiärsymmetrisch angeordneten Haken; ♂ mit 6 Prostatadrüsen, zu-

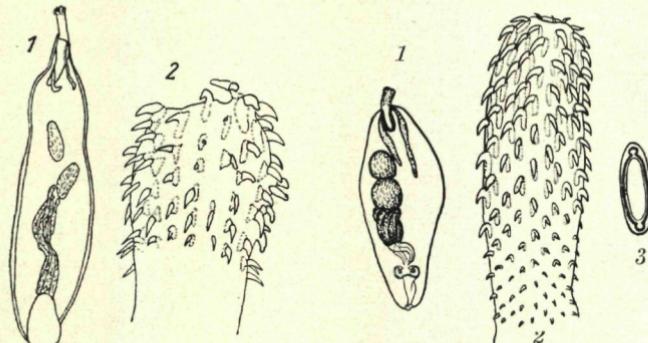


Fig. 53.

Oligoterorhynchus campylurus
(Nitzsch); 1 Habitusbild (♂);
2 Rüssel. — Nach LÜHE.

Fig. 54.

Plagiorhynchus lanceolatus
(v. Linst.) ; 1 Habitusbild (♂);
2 Rüssel; 3 Ei. — Nach LÜHE.

sammengedrängt, hinter den Hoden; Embryonen bei den europäischen Vertretern der Gattung ohne polare Auszackungen. Geschlechtsreif in Vögeln. — In Betracht kommt nur

P. lanceolatus (v. Linstow 1876) (= *P. crassicollis* Villot 1875) (Fig. 54). — Länge: ♂ bis 5 mm, ♀ bis 7 mm; größte Breite vor der Körpermitte; Rüssel mit 18 Längsreihen zu je 11 bis 12 Haken; diese am Hinterende des Rüssels klein und stachelartig.

Im Darm von Regenpfeifern (*Charadrius minor*, *Tringa alpina*, *Aegialites hiaticula*, *Calidris arenaria*, *Haematopus ostralegus*); Grönland.

Literatur

- ANDRES, A., in: Morphol. Jb., 4, p. 584—591; 1878.
- BALL, G. H., in: Univ. Califor. Publ., Zoology, 33, p. 301—305; 1930.
- BIELER, W., in: Zool. Anz., 41, p. 234—236; 1913; Zool. Jb. (Anat.), 36, p. 525; 1913.
- BORGSTRÖM, E., in: Bihang K. Svensk. Vet. Acad. Handl., 17, Afd. IV. 10; 1892.
- CHOLODOWSKY, W., in: Arb. Naturf. Ges. St. Petersburg, 1902.
- DOLPUSS, R. Ph.: Acanthocéphalide d'un poisson capturé par 4785 M. de profondeur; in: Annal. de Parasitol., 9, p. 185—187; 1931.
- DUJARDIN, M. F.: Histoire naturelle des helminthes ou vers intestinaux. — Paris 1845.
- FÖHLMANN, W., in: Fischerei-Ztg., 1912.
- GREEFF, R., in: Aech. f. Naturgesch., 30. 1, p. 98—140 und p. 361—375; 1864.
- HAMANN, O., in: Zool. Anz., 13, p. 210—212; 1890.
- in: Jena. Zs. f. Naturwiss., 25 (NF 18); 1891; 2, 1895.
- in: Ctrbl. f. Bact. usw., 10, p. 791; 1891.
- HARADA, I., in: Japan. Jl. of Zool., 3. 4; 1931.
- HEITZ, A., in: Arch. f. Hydrobiol., 12; 1920.
- VON HERING, H., in: Zool. Anz., 26; 1903.
- JÄGERSKÖLD, L. A., in: Forh. Biol. Foren. Stockholm, 3; 1891.
- KAISSER, J. E., in: Zool. Anz., 10, p. 414—419, 437—439; 1887.

- KAISER, J. E., in: Zs. f. Bakteriol., 11, p. 44—49; 1892. — in: Zoologica, 7; 1893.
— Die Acanthocephalen und ihre Entwicklung; Beiträge zur Kenntnis der Histologie, Ontogenie und Biologie einiger einheimischer Echinorhynchen. — Leipzig 1913.
- KILIAN, R., in: Zs. f. wiss. Zool., 141; 1932.
- KOSTYLEV, N. N., in: Bull. Acad. Sci. St. Petersburg; 1918. — in: Parasitol., 14; 1922.
— in: Ann. de la Parasitol. hum. et comparée, 2, p. 214—223; 1924. — in: Annaire Musée Zool. Leningrad, 26; 1925. — in: Zool. Anz., 68; 1926.
- LEUCKART, R.: Helminthologische Experimentaluntersuchungen; in: Quarterly Jl., 3; 1863.
— Über Embryo und Larve der Echinorhynchen. — Leipzig 1873 (Akad. Progr.).
— in: Arch. f. Naturgesch.; 1872.
— Über den Larvenstand und die Metamorphose der Echinorhynchen. Ibidem; 1873.
- LEVANDER, K. M., in: Finnländ. Hydrogr.-biol. Untersuch., 15; 1909.
- VON LINSTOW, O., in: Arch. f. Naturgesch., 38, p. 6—16; 1872.
- LINTON, E., in: Trans. Amer. Fish Soc., 44, p. 48—56; 1914.
- LUHE, MAX, in: Zool. Annal., 1; 1904. — in: Schr. Phys.-ökonom. Ges. Königsberg, 47, p. 88; 1907. — Acanthocephalen; in: BRAUERS Süßwasserfauna Deutschlands, 16, Jena 1911. — Zur Kenntnis der Acanthocephalen; in: Zool. Jb., Suppl. 15; 1912.
- DE MARVAL, L., in: Rev. Suisse Zool., 13; 1905.
- MEYER, A., in: Zool. Jb. (Anat.), 50; 1928. — in: Zs. wiss. Zool., 138; 1931 (1931a).
— in: Zool. Jb. (Anat.), 53; 1931 (1931b). — in: Zool. Anz., 93; 1931 (1931c).
— in: Fauna arctica, 6. 1; 1931 (1931d). — in: Zool. Anz., 94, p. 258—265; 1931 (1931e). — in: Zool. Jb. (Syst.), 60; 1931 (1931f); 62, p. 1—174; 1931 (1931g).
— in: Zs. f. Zellforsch., 14, p. 255—266; 1931 (1931h). — Acanthocephala; in: BRONNS Klass. Ordn., 4. II. 2; Leipzig 1932.
- MONTICELLI, T. S., in: Monit. Zool. Ital., 11, p. 36; 1901.
— in: Ann. Mus. Zool. Napoli, (NS), 1 (30), p. 1—3; 1905.
- MÜHLING, P., in: Arch. f. Naturgesch., 64. 1; 1898. — in: Zool. Anz., 21; 1899.
- NOE, G., in: Archs. Ital. de Biol., 53, p. 315—317; 1910.
- NYBELIN, O., in: Zool. Anz., 58; 1923. 61; 1924.
- PAGENSTECHER, H. A., in: Ber. 34. Vers. Deutsch. Naturf. u. Ärzte, p. 133—134; 1859.
— in: Zs. f. wiss. Zool., 13, p. 413—422; 1863.
- PORTA, A., in: Arch. Ital. Zool., 2, p. 149—214; 1905. 4, p. 239; 1909/10. — in: Zool. Anz., 30, p. 235—271; 1907. — in: Archs. de Parasitol., 12; 1908.
- RAUTHER, M.: Acanthocephalen; in: KÜENTHAL-KRUMBACHS Hdb. d. Zool., 2. 10; 1930.
- RUIQUER, G. C., in: Ctrbl. f. Bakteriol. usw., 52, p. 248—252; 1909.
- RUDOLPHI, C. A.: Entozoorum Synopsis. — Berlin 1819; 309—336.
— Entozoorum sive vermium intestinale, 1, 1809; 2, 1810.
- SABBATTINI, H., in: Atti Soc. Ligur. Sci. Nat. Genova, 6; 1895.
- SAEFTIGEN, A., in: Morphol. Jb., 16; 1885.
- SCHEPOTIEFF, A., in: Zool. Jb. (Anat.), 26; 1908.
- SCHEIDER, GUIDO, in: Acta Soc. Fauna Flora Fennica, 22; 1902; 26, p. 1—34; 1904.
- SCHWARTZ, B., in: Jl. of Parasitol., 7; 1920.
- SCOTT, TH., in: 26th Ann. Rep. Fish. Bd. f. Scotland, III; Sci. Invest., p. 73—92; 1909.
- SHIPLEY, A. E., in: Arch. of Parasitol., 2, p. 261—269; 1889.
- SKRJABIN, K. J., in: Zool. Jb. (Syst.), 35, p. 403—404; 1913.
- SOUTHWELL, H., & P. MACFIE, in: Ann. trop. Medicine Parasitol., 19; 1925.
- STILES, C. W., in: Zool. Anz., 15, p. 52—54; 1892.
- STILES, C. W., & HASSALL: Index Catalogue of Medical and Veterinary Zoology, Round-worms; in: U. S. Publ. Health Serv.; 1923.
- SZIDAT, L., in: Arch. f. Geffügelkde., 5; 1931.
- THAPAR, G. S., in: Jl. of Helminthol., 5. 2; 1927.
- TRAVASSOS, L., in: Mem. Inst. Oswaldo Cruz, 9, p. 5—62; 1917; 17. 2; 1925; 19; 1926.
- VAN CLEAVE, H. J., in: Jl. of Morphol., 25; 1914. — in: Biol. Bull. Woods Hole, 29; 1915. — in: Jl. of Parasitol., 2, p. 106—110; 1916. — in: Biol. Bull. Woods Hole, 29; 1920. — in: Trans. Illinois Acad. Sci., 9; 1916 (?) ; 12; 1919; 13, p. 280—292; 1920; 16, p. 136—139; 1924. — in: Trans. Amer. Micr. Soc., 37, p. 19—48; 1918; 40; 1921; 42; 1923. — in: Dept. Registr. Educ., Dir. Nat. Hist. Surv. Bull., 13. 8; 1919. — in: Rep. Canad. Arctic Exped. 1913—1918, 9. E; 1919/20. — in: Ctrbl. f. Parasitenkde., 14; 1925. — in: Zs. f. Zellforsch. Mikr. Anat., 7; 1928.
- VILLOT, F. C. A., in: Bull. Soc. Sci. Nat. du Sud-Est, 3; 1884. — in: Zool. Anz., 8; 1885.
- v. VOSS, H., in: Arch. f. Zellforsch., 5, p. 430; 1910.
- WARD, H. B., in: Bull. Bur. of Fish., 27; 1907. — in: Jl. of Parasitol., 4, p. 1—11; 1917.
- WESTRUMB, A. H. R.: De helminthibus acanthocephalis. — Hannover 1821.
- WITTENBERG, G., in: Boll. di Zool., 3, p. 243—252, 253—266; 1932.
- WOLFPFHÜGEL, K., in: Zs. f. Infekt.-Krankh. usw., 26, p. 177—207; 1924.
- ZSCHOKKE, F., in: Archs. de Biol., 5; 1884 (Thèse de Genève). — in: Mittb. Zool. Stat. Neapel, 7; 1886. — in: Ctrbl. f. Bakteriol. usw., 10, p. 694—699, 738—745, 792—801, 829—838; 1891. — in: Verh. Naturf. Ges. Basel, 10, p. 73—84; 1892; 16, p. 118—152; 1903.
- ZSCHOKKE, F., & A. HEITZ, in: Rev. Suisse Zool., 22, p. 196—256; 1914.