

# Protokoll Nemathelminthes

Till Biskup

Matrikelnummer: 155567

07. Januar 2000

## Einführung

Bezogen auf die Invertebrata dürften die phylogenetischen Verwandtschaftsverhältnisse der hier unter dem Taxon Nemathelminthes<sup>1</sup> zusammengefaßten Gruppen zu den umstrittensten Fragen der aktuellen Systematik zählen. Doch bevor wir tiefer in die Probleme der Systematiker einsteigen, ist es vielleicht ratsam, sich an einer allgemeinen Definition eines Taxons Nemathelminthes zu versuchen, zumindest einen Katalog von Merkmalen als einer größten gemeinsamen Basis aufzustellen.

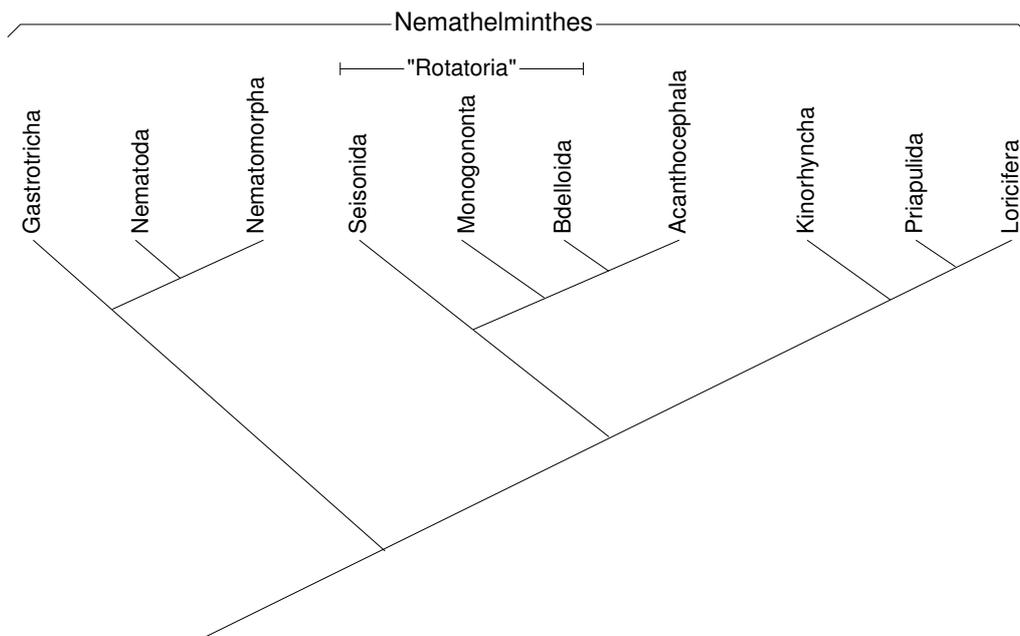


Abbildung 1: Hypothetisches Kladogramm der Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Nemathelminthes, nach LUNDBERG in [2]

Nach [7] haben wir es hier mit langgestreckten Metazoen zu tun, die einen Hautmuskelschlauch und eine flüssigkeitsgefüllte primäre Leibeshöhle, ein Pseudocoel, besitzen. [8] spricht von ungegliederten, bilateralsymmetrischen, in aller Regel wurmförmigen Tieren, die frei im Wasser oder auf dem Land, aber auch parasitär in Pflanzen und Tieren leben. Abschließend soll mit [4] auch die englischsprachige Welt zu Wort kommen: "Aschelminths have in common a body cavity, the pseudocoel, that arises in the embryo in a way different from that found in more advanced animals and that has no epithelial lining — i.e., it is not a true

<sup>1</sup>[gr. νῆμα, Faden; ἔλμυς, ἔλμυθος, Wurm] syn. Aschelminthes (Schlauchwürmer), Fadenwürmer (auch Rundwürmer genannt wegen ihres kreisrunden Querschnitts) [7]

coelom. Priapulids possess such an epithelial lining and are therefore coelomates. Aschelminths are bilaterally symmetrical, have a tough external covering, the cuticle, and, except for the kinorhynchs, lack segmentation.”

Wie schon angesprochen werden die phylogenetischen Beziehungen der einzelnen Gruppen unter- und zueinander kontrovers diskutiert, da, begründet durch die Einfachheit ihrer Organisation, nur wenige übereinstimmende Merkmale gefunden werden können und auch die Entwicklungsgeschichte nur wenige Indizien liefert. Vielfach sind daher die als Kriterien einer Verwandtschaftsanalyse verwendeten Merkmale zu allgemein oder aber wieder zu strikt. Infolge dessen fußt die Begründung des (unsicheren) Monophylums Nematelminthes hauptsächlich auf dem guten alten Ausschlußverfahren, konkret also der Benennung von Unterschieden zu anderen Taxa, die als solche den Nematelminthes gemeinsam sind, wenngleich sich ihre wirkliche Ausgestaltung innerhalb der Nematelminthes-Taxa nicht gleichen muß. Aber es gibt scheinbar auch positive Merkmale, so etwa die Neigung zur Bildung von Syncytien, eine ebensolche zu Wenigzelligkeit und Zellkonstanz, letzteres ein Phänomen, das genauer im Rahmen der Besprechung von *Caenorhabditis elegans* diskutiert wird, sowie die Differenzierung von Muskelementen innerhalb des Schlundepithels. [8]

Fast schon ein Widerspruch, der aber genau das eben angesprochene Problem der zu weit oder zu strikt gefaßten Kriterien illustriert, scheint die Aussage von FRANK zu sein: “auf Grund ihres weitgehend einheitlichen Körperbaues wird diese Gruppe von “Würmern” als Rund- oder Schlauchwürmer zusammengefaßt, obwohl nur die Klassen<sup>2</sup> Nematodes (Fadenwürmer) und Nematomorpha (Saitenwürmer) diesem Charakteristikum voll gerecht werden, die unbedeutenderen [...] Rotatoria, Kinorhyncha und Gastrotricha aber einen davon abweichenden Körperbau aufweisen.” [5, S. 286]

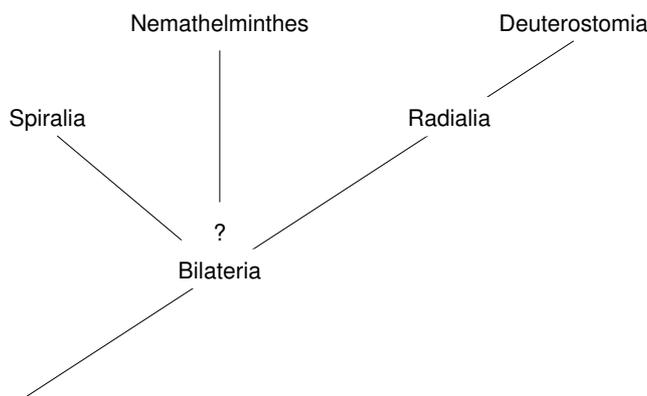


Abbildung 2: Diagramm der eventuellen Abstammung der Nematelminthes, nach LUNDBERG in [2]

In Ermangelung eigenen Wissens und damit verbunden einer eigenen Meinung bleibt mir diesbezüglich nur, an dieser Stelle einige m. E. prägnante Aussagen aus der Literatur zu zitieren, die im wesentlichen durch (Abb. 2) illustriert werden: “Wenn schon die monophyletische Abstammung der Nematelminthes außerordentlich fraglich erscheint, so ist es umso weniger möglich, konkrete Aussagen über die Herkunft dieses “Stammes” zu machen.” [8, Bd. I, 2, S. 464] “Aber selbst wenn es gelingen sollte, die Nematelminthes überzeugend als ein monophylum auszuweisen, so ist ihre Schwestergruppe innerhalb der Bilateria derzeit nicht hypothetisierbar. Es gibt kaum Argumente, um die Nematelminthes in eines der beiden großen Adelphotaxa Spiralia oder Radialia einzuordnen.” [1, S. 130f.]

Ein recht interessanter Ansatz der Begründung, wenn auch nur speziell für das System der Nematoda, denen jedoch ohnehin in der Wissenschaft die größte Aufmerksamkeit unter

<sup>2</sup>Auch wenn die Einteilung des Systems in Klassen, Ordnungen und weitere benannte Hierarchieebenen in der Phylogenetischen Systematik keine Anwendung finden, wird davon der Inhalt dieser und weiterer Aussagen nicht geschmälert.

allen Nematelminthen-Taxa zukommt und die zugleich das artenreichste Taxon stellen [3], wie es zu so großen Schwierigkeiten der Systematik gekommen sein könnte, liefert [4], die hier abschließend zitiert sei: “With the Nematoda it is difficult to give a satisfactory classification. One reason for this is that those most concerned, marine biologists, plant pathologists, and animal parasitologists, have worked in isolation, each putting forward classifications that raise the ranks and increase the subdivisions of the nematode groups on which they work, while combining and reducing the importance of other groups. The leading authorities have proposed irreconcilable hypotheses on the evolutionary history of the nematodes, which underline the different classifications.”

## Aufgaben

1. Nennen Sie mindestens zwei Lebenszyklen parasitischer Nematoden und deren Wirkung!
2. Beschreiben Sie die Generationswechsel (die Heterogonie) bei Rotatoria!
3. Stellen Sie die Ontogenese von *Caenorhabditis elegans* dar! (Furchung etc.)
4. Erläutern Sie den Lebenszyklus von *Dracunculus medinensis*!

## 1 Lebenszyklen parasitischer Nematoden

Vor einer detaillierten Beschreibung der Eigenheiten und Unterschiede, die die Lebenszyklen der Nematoda aufweisen, möchte ich in einem ersten Teil allgemein die immer wiederkehrende Grundstruktur eines solchen Zyklus eingehen.

### 1.1 Lebenszyklen — eine Übersicht

Betrachten wir einmal ganz schematisch die **Entwicklung** eines Nematoden, beginnend mit dem ungefurchten Ei, so können wir schon hier eine erste Besonderheit feststellen, die die Unterscheidung der Nematodeneier gegenüber den Plathelmintheneiern ermöglicht: Das Ei enthält grundsätzlich nur eine Eizelle, aus der durch **Furchung** der Embryo hervorgeht. Nach der ersten Teilung liegen im Zwei-Zell-Stadium unterschiedlich große Blastomere vor, die kleinere Ursomazelle und die größere Urpropagationszelle<sup>3</sup>. Im Vier-Zell-Stadium kann die Mutterzelle der Urkeimzelle aufgrund ihrer die anderen drei Zellen überragenden Größe erkannt werden. Von hier geht die Entwicklung über die Blastula, bei der die Zellen noch zählbar sind, über die Morula weiter zu dem aufgrund der Form des sich entwickelnden Keimes so bezeichneten **Kaulquappenstadium**, das durch ein keulenartig verdicktes Vorderende ausgezeichnet ist und sich schrittweise durch Streckung in den wurmförmigen Embryo verwandelt. Der fertige **Embryo** macht sich daran, die Eihülle zu verlassen, ein bisweilen komplizierter Vorgang, der über unterschiedliche Mechanismen ablaufen kann: Entweder sprengt der Embryo durch ruckartige Bewegungen die Eihülle an der schwächsten Stelle oder er “schießt”, wie bei *Filaria* beobachtet wurde, mit Stilettapparaten ein Loch in die Eihülle, durch das er sich dann hindurchzwängt. Einen besonderen Weg gehen die Trichurida, die den ihren Eiern eigenen Polpfropfen auflösen, um durch die so frei werdende Öffnung hindurchzukriechen. Der nunmehr freie Embryo ist folgerichtig als Larve, genauer als **1. Larve** oder L1-Stadium zu bezeichnen. [5]

Meist kommen in der Ontogenese **vier Larvenstadien** vor, wovon das erste auch als rhabdiforme Larve bezeichnet wird. Dem dritten Larvenstadium oder L3 kommt eine gewisse Sonderbedeutung zu, handelt es sich doch bei dieser gescheideten oder filariformen Larve um das Invasionsstadium des Nematoden, das in den Endwirt eindringt, wo es sich dann noch

---

<sup>3</sup>lat. *propagare*, ausbreiten, fortpflanzen

einmal zur vierten Larve (L4) häutet, aus der schließlich die geschlechtlich differenzierten Adulti hervorgehen. [5]

Allgemein sind die Möglichkeiten der Entwicklung sehr vielgestaltig, eine Phase in der Außenwelt, die vor dem Heranwachsen zum Geschlechtstier eingeschaltet ist, kommt jedoch meistens vor, kann aber auch durch einen **Zwischenwirt** ersetzt sein. Prinzipiell gibt es für das Eindringen in den Zwischenwirt zwei Möglichkeiten, entweder die Aufnahme der Eier oder der schon geschlüpften Larven. Eine Sonderanpassung an ihren Lebensraum in Geweben und Gefäßen zeigen die Filaria, deren Vertreter *Wuchereria bancrofti* später noch etwas genauer betrachtet werden soll. Ihre Juvenilstadien werden von blutsaugenden Arthropoda mit der Blutmahrung aufgenommen und nach der Entwicklung auf demselben Weg wieder rückübertragen.

Die Existenz eines eingeschalteten Zwischenwirtes ist auch das Unterscheidungskriterium für die Einteilung in den direkten und indirekten Übertragungsweg, auch als **monoxene** und **heteroxene Entwicklung** [7] bezeichnet. Bei ersterem werden die Eier entweder oral aufgenommen, oder aber die Larven entwickeln sich in der Außenwelt zu infektiösen dritten Larven und werden dann ebenfalls über die Nahrung aufgenommen — hierzu gehören der noch näher zu betrachtende *Ascaris*, aber auch *Trichuris* und *Enterobius* [7] —, können aber teilweise auch aktiv perkutan<sup>4</sup> in den Wirt eindringen, so zum Beispiel *Ankylostoma*, *Necator* oder *Strongyloides* [7]. Auch bei der indirekten Übertragung über Zwischenwirte sind zwei Wege bekannt, zum einen durch blutsaugende Arthropoda — wie schon angesprochen der Sonderweg der Filaria —, zum anderen über die Aufnahme der Zwischenwirte vom Endwirt, in der Regel bei der Nahrungsaufnahme. [5] Hier wären mit [7] *Dracunculus* und *Angiostrongylus* als Beispiele zu nennen. Ebenfalls nach [7] kann die heteroxene Entwicklung noch weiter unterteilt werden, und zwar zum einen in den schon angesprochenen diheteroxenen Wirtswechsel (*Dracunculus*, Filaria) und eine triheteroxene Form, die bei *Gnathostoma* auftritt. Eine gewisse Zwischenstellung nimmt in diesem Zusammenhang *Trichinella* ein, deren Adultwürmer, die Darmtrichinen, Larven absetzen, die wiederum in die Muskulatur desselben Wirtes einwandern, diesen also überhaupt nicht verlassen.

Als dritte Form neben monoxenem und heteroxenem Wirtswechsel ist noch die innerhalb der Nematoda nur bei *Strongyloides* anzutreffende **Heterogonie** zu nennen: Freilebende Generationen von Männchen und Weibchen produzieren Larven, die sich zu Drittlarven entwickeln und perkutan in den Wirt einwandern — das dadurch auftretende Krankheitsbild wird als Strongyloidiasis bezeichnet —, wo sie zu sich ontogenetisch fortpflanzenden Weibchen heranwachsen. [7]

## 1.2 *Ascaris lumbricoides*

Mit einer durchschnittlichen Länge der Männchen von 15–17 cm und der Weibchen zwischen 20 und 25 cm<sup>5</sup> gehört *Ascaris lumbricoides*<sup>6</sup>, der Spulwurm, nicht zu den größten Nematoden, die Weibchen von *Dracunculus medinensis* erreichen einen Meter Länge oder mehr, aber er ist auch wesentlich größer als etwa *Trichinella spiralis*, deren Körpergröße im Millimeterbereich liegt. [7] Er gehört zu den am längsten bekannten Nematoda, erste Erwähnungen im sogenannten Papyrus Ebers datieren auf ca. 1540 v. Chr., und wird als Zwillingsart des Scheinespulwurmes *A. suum* aufgefaßt, zumal da experimentelle Kreuzübertragungen möglich sind, natürliche molekularbiologisch nachgewiesen werden konnten. [9]

Seine **Entwicklung** vollzieht sich monoxen, also ohne Wirtswechsel, dafür aber über einen Organwechsel. Die geschlechtsreifen Formen befinden sich im Dünndarm des Menschen, von wo aus die durch begattete Weibchen produzierten Eier ins Freie gelangen. Die Entwicklung der Eier zu infektiösen Larven findet im Freien statt und ist daher von den Au-

<sup>4</sup>lat. *per* durch, hindurch; *cutis*, Haut

<sup>5</sup>nach [9] ♀ 20–35 cm, ♂ 15–31 cm

<sup>6</sup>gr. ἀσκαρίς, Spulwurm; lat. *lumbricus*, Regenwurm; gr. εἰδής, ähnlich sein, gleichen

ßentemperaturen abhängig, die die Entwicklungsdauer entscheidend beeinflussen. Unterhalb von +8°C kommt es zum Entwicklungsstillstand.

Eine **Infektion** des Menschen vollzieht sich per os durch larvenhaltige Eier, die zum Beispiel von mit Gartenerde verschmutzten Händen, verunreinigtem Trinkwasser oder Gemüse stammen können. Auch Fliegen dienen als Überträger der Eier vom Kot auf Lebensmittel, Autoinfektion des Wirtes kommt dagegen nicht vor. Im Dünndarm verlassen die Larven ihre Eihüllen und beginnen nach Durchbohren der Darmwand eine **Larvenwanderung**, die sie sozusagen auf einem Rundweg durch den ganzen Körper des Wirtes führt: Zunächst gelangen sie auf dem Blutweg durch die Leber in die Lunge, die als sogenanntes Zwischenorgan dient, und in der eosinophilen Infiltrate als Reaktion auf die Parasiten 10–15 Tage nach Infektion röntgenologisch nachweisbar sind. Anschließend dringen sie über Trachea und Pharynx in das Alveolarvolumen ein, um schließlich in den Dünndarm, das Hauptorgan, zurückzukehren. Hier angekommen wachsen sie nach mehreren Häutungen zum geschlechtsreifen Parasiten heran, seit der Infektion sind mittlerweile sechs bis acht Wochen vergangen. Die durchschnittliche Lebensdauer eines Individuums beträgt wenigstens ein Jahr. [7]

Der Wurmbefall des Menschen, als **Askariasis** bezeichnet, geht mit toxisch–allergischen Reaktionen besonders während der Lungenpassage der Parasiten, Magen–Darm–Störungen, mechanischen Störungen durch Verstopfung der Gallen– bzw. Pancreasgänge oder des Dünndarms und schließlich durch Einbohrung in die Darmmukosa hervorgerufene Vereiterungen, Abszessen, Pankreatitis<sup>7</sup> und Cholangitis<sup>8</sup> einher. Der **Diagnose** dienen zum einen der makroskopische Wurmnachweis oder mikroskopische Nachweis der Eier im Stuhl oder der selten gelingende Nachweis der Larven im Sputum<sup>9</sup>. [7]

### 1.3 *Trichinella spiralis*

Auch wenn *Trichinella spiralis*<sup>10</sup> heute in Deutschland dank der Anfang des 20. Jahrhunderts unter maßgeblichem Einfluß RUDOLF VIRCHOWS eingeführten obligaten **Fleischschau** [9] als Parasit des Menschen und Erreger der **Trichinose** keine Rolle mehr spielt, ist dieser bei Carnivoren kosmopolitisch auftretende Nematode als Trichine allgemein bekannt [7]. Auch wenn es auf den ersten Blick vielleicht nicht offensichtlich ist, finden wir auch hier den bei Nematoda weit verbreiteten, ausgeprägten Geschlechtsdimorphismus. Immerhin weist das Weibchen mit vier Millimetern mehr als die zweieinhalbfache Länge des Männchens (1.5 mm) auf.

Die **Entwicklung** vollzieht sich über einen Wirts– und Organwechsel, ist aber insofern ungewöhnlich, als daß der Endwirt, der die Adulti als Darmtrichinen beherbergt, gleichzeitig als Zwischenwirt für die erste Larvengeneration, die L1 dient. Eine **Infektion** vollzieht sich über die orale Aufnahme trichinösen Fleisches, das eingekapselte Formen des ersten Larvenstadiums enthält. Nach der Freisetzung durch enzymatischen Abbau der Muskelfasern und der Kapsel im Verdauungstrakt des Endwirtes bohren sich diese Larven im Dünndarm in Zellen des Schleimhautepithels und absolvieren binnen dreißig Stunden vier Häutungen, ein rasches Wachstum sowie als geschlechtsreife Adulti die Kopulation. Dieses **Inkubationsstadium** als Darmtrichine findet sich im Dünndarm von Mensch und Tier, insbesondere bei Haus– und Wildschweinen, bei Dachs und Fuchs, Ratte, Maus, Hund, Katze, Nerz und Bär [7].

Die nächsten ein bis sechs Wochen verbringt das Weibchen mit der Geburt von 1000 bis 2000 [7], nach [9] etwa 1500 **Larven** (L1) — *Trichinella* gehört zu den viviparen Nematoda —, die sich in das subepitheliale Bindegewebe einbohren [9] und von hier mit dem Lymphstrom

<sup>7</sup>Entzündung des Pancreas

<sup>8</sup>Entzündung der Gallenwege

<sup>9</sup>Auswurf, Expektorat; ekpektoriertes Bronchialsekret, enthält normalerweise Leukozyten, Epithelzellen, Staubteilchen, Rauchpartikel u. evtl. Mikroorganismen

<sup>10</sup>Diminutivum zu *θρίξ, θριχός*, Haar; *σπείρα*, Windung

oder aber hämatogen<sup>11</sup> über Herz und Lungenkreislauf in den Körperkreislauf gelangen, von wo aus sie quergestreifte Muskelfasern mit Ausnahme des Herzmuskels befallen und sich unter Längenzunahme und Einkapselung zu **Muskeltrichinen** zusammenrollen. [7]

Diese Bildung der Muskeltrichine ist ein komplizierter Prozeß, der mit einer Vergrößerung des Larvenumfanges binnen fünfzehn Tagen, gerechnet ab der Einwanderung in den Muskel, um das zehnfache und die gleichzeitige Bildung eines “**Ammenzell–Erstlarven–Komplexes**”, dem Umspinnen der befallenen Muskelzelle mit einem dichten Netz von Blutkapillaren sowie die Ausbildung einer dicken Bindegewebskapsel, einhergeht. Nach etwa zwei Monaten hat diese Kapsel eine Länge von einem Millimeter erreicht, die in ihr enthaltene Trichine ist mit dem Eintritt in dieses Stadium infektiös. [9] Beim Menschen setzt ab dem vierten [7] oder fünften [9] Monat eine **Verkalkung** der Trichinenkapsel ein, die nach [7] ein bis zwei Jahre dauert. Unklarheit scheint ob der Tatsache zu herrschen, ob die Trichine diesen Prozeß überlebt oder nicht. Spricht [7] von einer Lebensdauer der Trichinen von 10–30 Jahren, “auch in verkalkten Kapseln”, lesen wir bei [9]: “Larve und Ammenzelle sterben in solchen Fällen [der Verkalkung der Kapsel] ab.”

Die **Trichinose** als das von *Trichinella spiralis* hervorgerufene Krankheitsbild beginnt mit allergischen Symptomen, die von Lid- und Gesichtsoedemen, später auch Hand- und Fußrückenödemen, hohem Fieber, extremer Eosinophilie sowie Muskelverhärtung, Muskelschmerzen und Muskelschwellungen einhergeht. [7] Liegt nicht schon beim Befall eine Schwächung des Wirtsorganismus vor, können die Symptome bis zu einem Jahr anhalten, verschwinden dann allerdings ohne bleibende Folgen [9]. Ein lethaler Verlauf folgt insbesondere aus der schon angesprochenen primären Schwächung des Befallenen sowie dem Befall der Zwerchfell- und Interkostalmuskulatur<sup>12</sup>. [7]. Eine **Diagnose** kann entweder über die Trichinen oder aber spezifische Antikörper gestellt werden, bei letzterer Methode ab der dritten Krankheitswoche. Eine direkte Diagnose der Trichinen im Blut in der zweiten bis vierten Woche der Infektion gelingt selten, frühestens ab dem zehnten Tag können Trichinen jedoch im Muskelgewebe auftreten, eine Tatsache, die die Grundlage der Fleischschau liefert. Als letzte Möglichkeit wäre noch der, wohl allerdings eher seltene, Tierversuch zu nennen. [7]

#### 1.4 *Wuchereria bancrofti*

Als ein letztes Beispiel sei im Rahmen dieser Darstellung der unterschiedlichen Lebenszyklen bei Nematoda kurz auf die Ontogenese von *Wuchereria bancrofti* eingegangen, einer nach ihren Entdeckern, den Ärzten OTTO WUCHERER (1820–1873, Brasilien) und JOSEPH BANCROFT (1836–1894, Australien) benannten Filarie, daher auch das Synonym *Filaria bancrofti*, die im Lymphsystem des Menschen vorkommt.

Generell handelt es sich bei **Filaria** um hochspezialisierte Nematoda, die sich über einen aufgrund seines Zwischenwirtes und der Art der Übertragung in diesem Taxon einzigartigen Wirtswechsel entwickeln. Die **Adulti** leben im Lymphsystem oder im im subkutanen bzw. peritonealen<sup>13</sup> Bindegewebe, die Weibchen sind, wie auch bei *Trichinella*, vivipar und gebären sogenannte **Mikrofilarien**, gescheidete<sup>14</sup> oder ungescheidete Larven, die entweder in das Blut gelangen oder in das Korium<sup>15</sup> einwandern. [7]

Für die **Weiterentwicklung der Larven** ist es notwendig, daß sie von blutsaugenden Insekten, genauer Vertretern des Taxons Diptera, bei deren Kontakt mit dem Wirt aufgenommen werden. Die Insekten dienen dabei als Zwischenwirte und Überträger, in denen sich die infektiösen dritten Larvenstadien heranbilden und durch den bei einem weiteren Kontakt des Insektes mit einem Warmblüter entstandenen Stichkanal aktiv in den Endwirt

<sup>11</sup> αἷμα, αἷματος, Blut; γενής, durch etwas hervorgebracht, aus etwas entstanden

<sup>12</sup> lat. *inter*, dazwischen; *costa*, Rippe

<sup>13</sup> περιτόναιον, das Herumgespannte, Bauchfell

<sup>14</sup> nicht abgestreifte Eihülle mit Scheide (?)

<sup>15</sup> [lat. *corium*] Lederhaut; zwischen Epidermis und Subcutis gelegener bindegewebiger Anteil der Haut

eindringen. Eine Entwicklung zu adulten Filarien vollzieht sich innerhalb der spezifischen Organsysteme binnen Monaten oder Jahren. [7]

Nach dieser mehr allgemeinen Beschreibung des Entwicklungsgeschehens bei *Filaria* noch einige Worte zu *Wuchereria bancrofti* im speziellen: Auch hier ist der Sexualdimorphismus deutlich ausgeprägt, die Männchen werden maximal vierzig Millimeter lang und messen nur 0.1 Millimeter im Querschnitt, Weibchen werden immerhin fünf bis zehn Zentimeter lang und erreichen den doppelten bis dreifachen Durchmesser. Als Überträger und Zwischenwirt fungieren bei *W. bancrofti* Mücken der Gattungen *Culex*, *Aedes* und *Anopheles*, die Infektion erfolgt wie oben beschrieben durch den Stich des Insektes und sich anschließendes aktives Eindringen der Larven in die Haut des Endwirtes durch den Stichkanal. Die Lebensdauer eines adulten Tieres kann mehrere Jahre betragen. Der **Nachweis** gelingt entweder über die Mikrofilarien, einerseits im Kapillarblut, hier werden maximale Ergebnisse zwischen 22 und 2 Uhr erzielt (die gescheideten Mikrofilarien befinden sich nachts im peripheren Blut, werden daher als *Microfilaria nocturna* angesprochen), aber auch im venösen Blut, oder aber über verkalkte Filarien, die röntgenologisch als einige Millimeter große Schatten darstellbar sind. [7]

## 2 Generationswechsel (Heterogonie) bei Rotatoria

Unter dem Taxon Rotatoria werden allgemein die drei Gruppen Seisonida, Monogononta und Bdelloida vereinigt, es handelt sich hierbei aber wahrscheinlich um ein Paraphylum, zumindest wenn dem in (Abb. 1) einige Richtigkeit zukommt. Rein zweigeschlechtliche Fortpflanzung findet sich nur bei den Seisonida, alle anderen Gruppen vermehren sich entweder kontinuierlich parthenogenetisch oder aber durch Heterogonie.

Als **Heterogonie**<sup>16</sup> versteht man dabei eine Form des Generationswechsels mit gesetzmäßigem Wechsel von geschlechtlicher und parthenogenetischer Fortpflanzung in der Generationenfolge [7]. Das heißt allerdings nicht, daß immer ein parthenogenetischer von einem geschlechtlichen Zyklus abgelöst wird, es werden vielmehr vor den Eintritt in eine Sexualperiode einige parthenogenetische Generationen durchlaufen. Daher stellen parthenogenetische (**amiktische** [10]) **Weibchen** auch in der Regel über die gesamte Lebensdauer einer Population deren Hauptanteil. Das Populationswachstum ist unter optimalen Bedingungen sehr hoch, wie Untersuchungen an *Brachionus*-Kulturen ergaben: So waren die Juvenilstadien bereits 24 Stunden nach dem Ausschlüpfen aus der Eihülle wieder legereif. Da sie über zwei bis drei Wochen je zwei bis drei Eier täglich produzierten, vergrößerte sich die Population in nur zehn Tagen auf mehr als das Hundertfache. [8]

Ausgehend von dieser parthenogenetischen Generation amiktischer Weibchen, die diploide, dünnschalige Eier, sogenannte **Subitaneier**<sup>17</sup> [10], produzieren, die bei der Reifung nur einen Richtungskörper<sup>18</sup> abgeben, demzufolge also keine Reduktionsteilung durchlaufen, und die sich alle auf gleiche Weise wieder zu Weibchen entwickeln, sei in folgenden kurz auf den weiteren Verlauf der Heterogonie eingegangen.

Sogenannte **miktische Weibchen**, die äußerlich von ihren amiktischen Artgenossinnen nicht zu unterscheiden sind, produzieren haploide, fakultativ parthenogenetische Eier, in deren Gametogenese eine Meiose stattfand, und leiten so die **Sexualperiode** ein. Als auslösende Faktoren kommen hier starkes Anwachsen der Populationen oder Temperaturveränderungen ebenso wie reichliches beziehungsweise qualitativ besseres Nahrungsangebot oder eine Verlängerung der Belichtungsdauer in Betracht. Sie alle bewirken im Muttertier eine reversible Änderung des Stoffwechselgeschehens, als dessen Folge das heranreifende Ei während

<sup>16</sup> ἕτερος, anders beschaffen, verschieden, entgegengesetzt; γονή, Abstammung, Erzeugung, Geschlecht

<sup>17</sup> lat. *subito*, plötzlich

<sup>18</sup> *Richtungskörperchen*, *Polkörper(chen)*, *Polocyten*, die bei den Reifeteilungen der ♀ Keimzellen (Eizellen) abgeschnürten, plasmaarmen Zellen, die i. d. R. degenerieren [6]

einer kurzen Labilitätsperiode determiniert wird, so daß aus ihm ein miktisches Tochterindividuum hervorgeht. [8]

Aufgrund des zunächst vorherrschenden Mangels männlicher Artgenossen entwickeln sich die von den miktischen Weibchen abgelegten Eier zunächst unbesamt und bilden **haploide Männchen**, die dann wiederum die miktischen Weibchen begatten können. Aus den nun besamten Eiern entwickeln sich dickschalige, diploide **Dauereier** — sie können, so etwa bei *Brachionus plicatilis*, über die Hälfte (fast 60%) des Volumens des Weibchens erreichen [10] —, die, da sie Trockenheit und Kälte problemlos überdauern können, der Population ein Weiterbestehen auch während ungünstiger Außenbedingungen, etwa dem für adulte Tiere tödlichen Austrocknen eines temporären Gewässers, ermöglichen. Aus diesen Dauerformen schlüpfen schließlich, nach einer gewissen Entwicklungszeit und eventuell nach einer Verbesserung der Umweltbedingungen, wieder amiktische Weibchen und der Zyklus beginnt von neuem. Der Zeitpunkt des Schlüpfens ist von Art zu Art stark unterschiedlich, er variiert zwischen vier Tagen, mehreren Wochen oder Monaten oder gar Jahren nach Legen des Dauereies. Bei manchen Arten finden wir regelmäßige, periodisch wiederkehrende Schübe schlüpfender Individuen, was zur Folge hat, daß mehrere, zeitlich voneinander abweichende Sexualzyklen innerhalb einer Population nebeneinander ablaufen. [8]

Die Heterogonie ermöglicht den Rotatoria also einerseits ein rasches Populationswachstum durch ungeschlechtliche, parthenogenetische Fortpflanzung, andererseits aber auch, über die durch Rekombination entstehenden Dauereier, ungünstige Bedingungen zu überstehen und so das Überleben der Population und damit des Genpools über die Zeiten zu sichern.

### 3 Ontogenese von *Caenorhabditis elegans*

*Caenorhabditis elegans* gehört, neben *Drosophila* und dem Krallenfrosch *Xenopus*, heute zu den Standardobjekten genetischer Untersuchungen. Diese Tatsache verdankt sie, neben ihrer geringen Größe von ca. einem Millimeter, ihrer schnellen Generationenfolge, der geringen Zellzahl des Körpers sowie ihrer geringen DNA-Menge insbesondere der Durchsichtigkeit all ihrer Entwicklungsstadien vom Ei bis zum Adultus sowie ihrer strikten Zellkonstanz (Eutelie). Letztere Tatsache ermöglichte auch, daß inzwischen bei *C. elegans* für jede Zelle zu jeder Zeit bekannt ist, wie sie sich bis hier entwickelt hat und ob und wie sie sich noch weiter differenzieren wird. [6]

Doch vor einer detaillierten Beschreibung der Entwicklungsvorgänge in *C. elegans* soll dieses Tier kurz charakterisiert werden. Es handelt sich um einen etwa einen Millimeter langen, zu den Rhabditia und damit zu den Nematoda gehörenden Fadenwurm [6], der nur 12 Tage lebt, in dieser Zeit aber immerhin etwa 240 Eier erzeugt [8]. Es ist saprobiotischer [13], im allgemeinen ein **selbstbefruchtender Hermaphrodit** mit einer Generationsdauer von nur drei Tagen [6]. Bei den nach [13] 1,3 Millimeter großen Hermaphroditen handelt es sich eigentlich um Weibchen, die als Erwachsene während einer kurzen Phase statt Eiern Spermien bilden. Die mit 0,9 Millimetern, wie für Nematelminthes üblich, kleineren Männchen treten selten auf. Sie können mit den Hermaphroditen kopulieren und deren Eier befruchten. [13]

**Genetik der Fortpflanzung** Als normale Chromosomenausstattung finden wir bei *Caenorhabditis elegans* zweimal fünf Autosomen + XX (diploider Chromosomensatz), das Individuum ist in diesem Falle ein proterandrischer Hermaphrodit, der in beiden Gonaden zunächst etwa je 150 Spermien bildet, gefolgt von ca. 1300 Oogonien. Bezüglich der Gameten ist es also ein echter Zwitter, wenn auch sonst rein weiblich! Da männliche Kopulationsorgane fehlen, kann *C. elegans* nicht mit seinesgleichen paaren, ein Merkmal, das im Gegensatz zu den meisten anderen Zwittern im Tierreich, hier sei nur auf Plathelminthes und Schnecken verwiesen, steht. Durch die dadurch notwendige Selbstbefruchtung entstehen zwangsläufig

ausschließlich Zwitter (Eizelle X + Spermium X = Zygote XX). Die Zahl befruchteter Eier wird durch die vorher produzierten Spermien, wie angesprochen pro Gonade etwa 150, limitiert.

Männchen entstehen in der Natur nur selten als sogenannte **Residualmännchen**<sup>19</sup>, ihre spontane Entstehungshäufigkeit beträgt nur etwa 1:700. Genetisch kommt es nur dann zur ihrer Entwicklung, wenn ein Gamet ohne X-Chromosom zur Befruchtung kommt, dessen Entstehung ein Verlust des X-Chromosoms während der Meiose vorausging; Wir haben es also mit dem sogenannten **X0-Typ der Geschlechtsbestimmung** (im Gegensatz zum XY-Typ etwa beim Menschen) zu tun. Entscheidend ist hierbei das Verhältnis der Zahl der X-Chromosomen zu den Autosomen.

Befruchtet ein solches Männchen einen Zwitter, entstehen zunächst zu jeweils der Hälfte Männchen und Weibchen, da die **Allopermien**, also die Spermien des Kopulationspartners, bevorzugt werden. Erst nach deren Aufbrauch werden wieder ausschließlich Zwitter aus den durch Verschmelzung der eigenen Spermien (**Autospermien**) mit Eizellen entstandenen Zygoten gebildet. [6]

**Kopulation** Artspezifische Lockstoffe, von den Vulvadrüsen<sup>20</sup> der Weibchen ausgeschieden, werden von den Männchen über deren Seitenorgane wahrgenommen und dienen dem Finden der Geschlechter. Hat ein Männchen seine Partnerin erreicht, nimmt es mit dessen Hinterkörper Kontakt auf und gleitet anschließend an seiner Bauchseite entlang, bis diemännliche Kloake die Vulva gefunden hat. Daraufhin verankert es sich mit mit beiden stachelförmigen Spicula an der Vulva, öffnet dieselbe und preßt seine geißellosen Spermien — durch simultane Kontraktion der ventralen und dorsalen Körperlängsmuskeln — in den weiblichen Geschlechtstrakt. Die Spermien wandern daraufhin im Geschlechtstrakt des Weibchens durch amöboide Bewegungen zu den Eizellen und verschmelzen mit diesen zur Zygote. Die Eier, deren Größe unabhängig von der Körpergröße des Muttertieres fast immer 50–100  $\mu\text{m}$ , ihre Breite 20–50  $\mu\text{m}$  beträgt, sind von einer vom Ei selbst erzeugten chitinhaltigen Hülle umgeben. Eine oft auftretende zusätzliche, von der Uteruswand gebildete Hülle dient dem weiteren Schutz der sich meist außerhalb des mütterlichen Körpers entwickelnden Eier. [13]

**Furchung** Die Embryonal- und Postembryonalentwicklung von *C. elegans* ist streng determiniert [13] und folgt einem genau vorgegebenen Muster. Daher spricht man hier von Mosaikern im Gegensatz zu den Regulationseiern, deren Zellen noch nicht von anbeginn an auf ihre zukünftige Entwicklung festgelegt sind [6]. Diese Form der Furchung, es handelt sich um eine bilaterale Furchung, eine Gemeinsamkeit mit den Gastrotricha, führt zu dem als **Eutellie** bezeichneten Phänomen der Zellkonstanz, im englischen Sprachraum **cell lineages** genannt (vgl. Abb. 3). Das bedeutet konkret, daß für *jede* Zelle zu *jeder* Zeit genau bekannt ist, von welchem Vorläufer sie abstammt und ob und gegebenenfalls wie sie sich weiter differenzieren wird. Meist durchlaufen die Zellen feste Entwicklungsprogramme, die, wie man durch gezielte Elimination umliegender Zellen mittels Laserstrahlen experimentell ermittelt hat, unabhängig von der Existenz der im Normalfall umliegenden Nachbarzellen sind [6]. Eine insbesondere während der Embryogenese wichtige weitere Erscheinung ist der **programmierte Zelltod** [6], dem von insgesamt 1031 Zellen 131 “zum Opfer fallen”, immerhin knapp dreizehn Prozent. Hier gilt es, zwei Formen zu unterscheiden: einerseits das autonome Absterben einer Zelle ohne Einwirkungen von außen, gewissermaßen ein “Suizid”, die weitaus häufigste Variante, andererseits aber auch einen regelrechten “Mord”, wenn eine Zelle eine andere umbringt [12].

---

<sup>19</sup>lat. *residuum*, Rest

<sup>20</sup>[lat. *volva*, *vulva*, Gebärmutter], der Scheiden-Vorhof (Vestibulum vaginae), d. h. die mehr oder weniger schlitzförmige Umgebung der ♀ Geschlechtsöffnung. Bei Fadenwürmern ein Querschlitzz [6]

Zur verbesserten Übersicht sei hier noch angemerkt, daß man mit [12] grundsätzlich drei Typen der Zellteilung unterscheiden kann: Die symmetrische oder **proliferative**<sup>21</sup> **Teilung** — hier entstehen aus einer Mutterzelle nach dem Schema ( $A \rightarrow A + A$ ) zwei Tochterzellen des gleichen Typs —, die **Stammzellenteilung**, vergleichbar etwa der Teilung von Meristemzellen bei Pflanzen, hier teilt sich eine Stammzelle wiederholt asymmetrisch und bleibt selbst Stammzelle, während sich die neue Zelle differenziert ( $A \rightarrow A + B$ ), und schließlich die **diversifizierende Teilung**, eines asymmetrischen Teilungsmodus, der zwei untereinander und von der Mutterzelle verschiedene Tochterzellen hervorbringt ( $A \rightarrow B + C$ ), die sich dann weiter differenzieren.

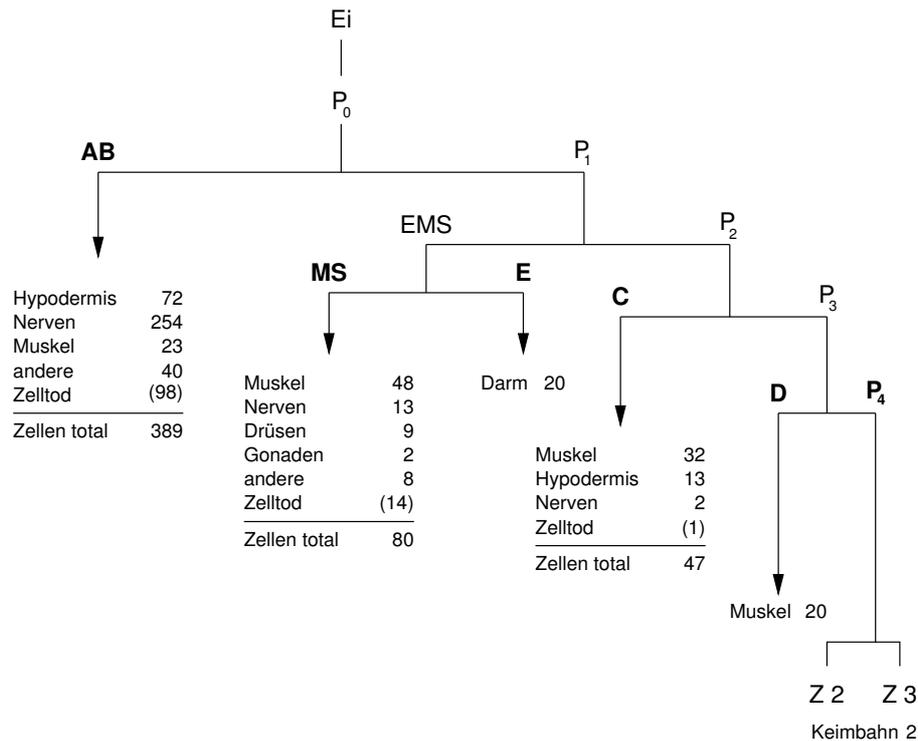


Abbildung 3: Zellstammbaum der frühen Entwicklung von *Caenorhabditis elegans*, aus [12], verändert

Bei den ersten vier Teilungen im Stammbaum von *C. elegans* spaltet die stets als Stammzelle verbleibende P-Zelle vier **Gründerzellen** ab, als AB, EMS, C und D bezeichnet (vgl. Abb. 3) — es handelt sich hier demzufolge um Stammzellenteilungen —, bevor sie als Urkeimzelle der Entwicklung aller weiteren Keimzellen dient. Aus der EMS-Gründerzelle gehen durch eine weitere, diversifizierende Teilung die beiden Gründerzellen MS und E hervor, von denen letztere das einfachste Zellteilungsmuster aufweist: Sie produziert einen einheitlichen Klon von zwanzig Zellen, die sich ohne Ausnahme zu Darmzellen entwickeln — ein als **monoklonale Entwicklung** anzusprechender Prozeß. Das gegenteilige Extrem verkörpert die Gründerzelle C, deren mit Abstand kompliziertester Stammbaum sowohl symmetrische als auch diversifizierende Teilungen beinhaltet, wobei den Nachkommen der diversifizierenden Teilungen unterschiedliche Entwicklungsschicksale beschieden sind. [12]

Im 102-Zell-Stadium beginnt mit der Einwanderung der prospektiven<sup>22</sup> Entoderm-, Mesoderm- und den beiden Urkeimzellen ins innere des Keimes die **Gastrulation**, in deren Folge insgesamt 671 Zellen im Embryo entstehen, von denen allerdings, wie schon angespro-

<sup>21</sup>lat. *proles*, Nachkomme; *ferre*, bringen

<sup>22</sup>[lat. *prospectus*, Aussicht], prospektive Bedeutung: in der Entwicklungsbiologie die normale zukünftige Funktion eines Keimteils; prospektive Potenz: in der Entwicklungsbiologie die Summe der möglichen zukünftigen Funktion(en) eines Keimteiles (Entwicklungsfähigkeit). Beide Begriffe von H. DRIESCH geprägt [6]

chen, 113 Zellen absterben, ein besonders nahe Angehörige von Nervenzellen betreffendes Schicksal, so daß im schlüpfenden Wurm nur noch 558 Zellen vorliegen, deren überwiegende Mehrzahl keimblattabhängig differenziert ist. Ausnahmen stellen hier einige mesodermale Nervenzellen sowie im Gegenzug ektodermale Muskelzellen dar, der Darm ist hingegen eine rein entodermale Bildung. [13]

**Entwicklung** Wie bei allen Nematoda liegt auch bei *C. elegans* eine **direkte Entwicklung** der Juvenilstadien vor, weshalb sie alle den Adulti in Aussehen und Lebensweise ähneln. Während der vier als Larven bezeichneten Juvenilstadien entstehen weiterer 419 somatischer Zellen, von denen dieses Mal relativ wenige absterben, achtzehn an der Zahl. Mit Abschluß der letzten Häutung ist die Differenzierung somatischer Zellen abgeschlossen, weitere Teilungen sind ausschließlich auf Geschlechtszellen beschränkt, [13] was dem Regenerationsvermögen der Individuen nicht gerade zuträglich ist. Dies wird jedoch wohl durch die relativ geringe Lebensdauer der Adultformen von nur zwölf Tagen [8] kompensiert.

Das **Wachstum** zwischen den vier Häutungen erfolgt überwiegend durch Zellstreckung, nur zum geringen Teil durch Zellteilung. So kommt es im Exkretionssystem überhaupt zu keinen postembryonalen Zellteilungen, in Darm und Nervensystem nur vereinzelt. Das Männchen ist wie allgemein bei Nematoden kleiner als der Zwitter, besitzt nur eine Gonade, besteht aber aus mehr Zellen als selbiger. Diese Zellen finden sich vor allem im Nervensystem sowie in den der Kopulation dienenden Strukturen, insbesondere dem Spicularapparat mit komplizierter Muskulatur und vielen Sinnespapillen. Damit entspricht dieser Befund der aktiven Rolle des Männchens bei Partnersuche und Kopulation.

## 4 Lebenszyklus von *Dracunculus medinensis*

Der der Menschheit schon seit alterseher bekannte *Dracunculus medinensis*, auch synonym als *Filaria medinensis*, Medinawurm, Guineawurm oder Fadenwurm bezeichnet, ist ein zu den Nematoda zu zählender Endoparasit des Menschen, der als Adultus im subcutanen Bindegewebe lebt und hier das Krankheitsbild **Dracunculose** (Dracontiasis) hervorruft [7], das schon von PLUTARCH und anderen antiken Schriftstellern erwähnt wurde. Eine erste Beschreibung dieses Nematoden im Sinne einer Artbeschreibung der Systematik geht auf VELSH (1674) und ergänzend auf BASTIAN (1863) zurück, die Zwischenwirte und damit der Nachweis des gesamten Lebenszyklus von *Dracunculus medinensis* gelang schließlich FREDSCHENKO (1869) [5].

Ausgehend von einem **geschlechtsreifen Weibchen**, das im subkutanen Bindegewebe des Menschen, bevorzugt an solchen Stellen, die des öfteren Kontakt mit Wasser haben (bei Feldarbeitern etwa die Beine, bei Wäscherinnen die Arme und bei Wasserträgern der Rücken), lebt, sei auf den **Lebenszyklus** von *Dracunculus medinensis* eingegangen. Mit einer Größe von 70 bis 120 cm erreicht das Weibchen eine beachtliche Länge, sein Durchmesser beträgt dabei allerdings nur ein Millimeter. Im Bereich des Kopfendes des Wurmes kommt es zu einer entzündlichen Gewebereaktion [7], einer durch Ausscheidungen des Tieres hervorgerufenen blasenartigen Erhebung, deren Zentrum eine weichere Konsistenz aufweist und schließlich nekrotisch<sup>23</sup> wird, die leicht einreißt oder wegen des von ihr verursachten starken Juckreizes aufgekratzt wird. [5]

Hier streckt das Tier bei Kontakt mit Wasser oder allgemein bei Abkühlung seinen Uterus aus seinem rupturierten Vorderende heraus — adulte Weibchen von *Dracunculus medinensis* besitzen weder einen funktionstüchtigen Darmkanal, er ist durch die prall gefüllten Uteruschenkel beiseite gedrängt, noch einen After, auch die als Seitenlinienorgane bezeichneten Exkretionsorgane sind zurückgebildet, die ursprünglich kurz hinter dem Vorderende gelege-

<sup>23</sup>[gr. νεκρός, abgestorben, tot], intravitale morphologische Veränderungen einer Zelle oder eines Gewebes, die nach irreversiblen Ausfall der Zellfunktionen (sog. Zelltot) auftreten [7]

ne Vulva (die weibliche Geschlechtsöffnung) atrophiert<sup>24</sup> nach der Begattung; infolge dieses Mangels jeglicher Körperöffnung önnen die Larven also nur durch Ruptur des Vorderendes des adulten Tieres und anschließende Ausstülpung des Uterus in die Freiheit entlassen werden — und entläßt tausende Larven in das seröse Exsudat<sup>25</sup> des Abszesses, die als trübe Wolke in das Wasser abgehen. Nach vollzogener Larvenabgabe zieht sich der Wurm wieder in das Gewebe zurück, “in dem er wie in einer Röhre liegt, um bei abermaligem Kontakt mit Wasser [...] die Larvenausschüttung zu wiederholen.” [5, S. 355] Dieser Vorgang wiederholt sich während einiger Wochen, bis alle Larven freigesetzt wurden. Anschließend stirbt das adulte Tier ab und wird vom Gewebe nach und nach aufgelöst bzw. eingekapselt [5], in letzterem Fall sind seine Überreste als verkalkte Struktur auf einem Röntgenbild sichtbar und dienen der Diagnose [7].

Im Gegensatz zum adulten Weibchen besitzen die freigesetzten, etwa einen halben Millimeter großen **Larven** einen voll entwickelten Darmkanal, der weit vor dem in eine haardünne Spitze auslaufenden Schwanzende mündet. Ihre Cuticula ist fein geringelt, außerdem sind sie zu aktiver Bewegung befähigt. Trotz dessen sinken sie zu Boden, wo sie innerhalb weniger Tage von ihren **Zwischenwirten**, Kleinkrebsen der Gattung *Cyclops*, mit der Nahrung aufgenommen werden müssen, um ihre weitere Entwicklung durchlaufen zu können. Einmal in ihren Zwischenwirten angelangt, durchbrechen die Larven von *Dracunculus medinensis* das Darmlumen und entwickeln sich binnen zwei bis fünf Wochen über zwei Häutungen in der Leibeshöhle der Krebse zu einem **dritten, infektiösen Larvenstadium**. Anfangs gut beweglich, kommen diese etwa einen viertel bis halben Millimeter messenden Larven mit der Zeit zur Ruhe, sterben jedoch nicht ab. Dies liegt darin begründet, daß sie sich nunmehr nur weiter entwickeln können, wenn sie zusammen mit ihren Zwischenwirten, etwa durch verunreinigtes oder ungenügend gefiltertes Trinkwasser, in ihren Endwirt gelangen.

Im **Endwirt** angelangt durchbrechen die Larven, ähnlich wie schon in den Zwischenwirten, die Darmwand und starten eine regelrechte Rundreise über das Lymphsystem, die sie in Brust- und Bauchfell, Thorax und Bauchhöhle bringt. Dabei häuten sie sich noch zweimal und begatten sich als junge Geschlechtstiere von wenigen Zentimetern Länge. Hier wird der bei *Dracunculus medinensis* extrem ausgeprägte **Sexualdimorphismus** sichtbar: Während die etwa zwei bis vier Zentimeter in der Länge messenden Männchen kurz nach der Begattung sterben, haben die Weibchen zu diesem Zeitpunkt erst einen Bruchteil ihrer endgültigen Größe von grob einem Meter erreicht. Letztere wachsen sehr langsam über Monate hinweg heran, wandern schließlich im lockeren Bindegewebe zur Körperoberfläche, wo sie etwa ein Jahr nach der Infektion erscheinen [7]. Hier kommt es zur Ausbildung der schon diskutierten blasenartigen Erhebung des Hautgewebes, die es dem adulten Weibchen schließlich ermöglicht, seine Larven freizusetzen, die den Entwicklungszyklus von neuem beginnen.

Weite **Verbreitung** findet *Dracunculus medinensis* besonders in Afrika, hierher rühren auch seine beiden Namen Medinawurm und Guineawurm<sup>26</sup>, Hauptverbreitungsgebiete sind neben dem Niltal Zentral, Nordwest- und Westafrika sowie der Nahe und Mittlere Osten, aber auch in Vorder- und Mittelasien sowie in Indien finden sich größere Verbreitungsgebiete, so in Südrußland, tatsächlich im gesamten Indien, in Indonesien und Neuguinea [5]. Zur **Diagnose** kann das makroskopisch erkennbare Vorderende des Wurmes in der Durchbruchstelle der Haut herangezogen werden, ein mikroskopischer Nachweis der Larven nach Provokation durch Wasserkontakt gelingt eher selten. Eine länger zurückliegende Infektion läßt sich, wie schon angesprochen, eventuell durch die auf Röntgenbildern sichtbare Verkalkung des abgestorbenen Adultus im Gewebe erkennen. Die **traditionelle Extraktionsmethode** besteht darin, das freiliegende Ende der Nematoden im Laufe mehrerer Tage auf ein Holzstäbchen aufzuwickeln [7], in Anlehnung hieran soll nach der allerdings nicht unumstrittenen Meinung einiger Autoren der Äskulapstab als Standessymbol der Ärzte entstanden sein [5] [6].

<sup>24</sup>[gr. *ατροφία*, Ernährungsmangel], in der Individualentwicklung Rückbildung eines Organs [6]

<sup>25</sup>[lat. *exsudare*, ausschwitzen], durch Entzündung bedingter Austritt von Flüssigkeit und Zellen aus den Blut- und Lymphgefäßen

<sup>26</sup>nach dem westafrikanischen Staat; im englischen Sprachraum übliche Bezeichnung

## Literatur

- [1] AX, PETER: *Das System der Metazoa I. Ein Lehrbuch der Phylogenetischen Systematik* (Gustav Fischer, 1995).
- [2] COLEMAN, HEJNOL, LANGE, LUNDBERG, OHL, RICHTER und SCHOLTZ: *VL Morphologie, Phylogenie und Systematik der Tiere, WS 1999/2000* (1999/2000).
- [3] CZIHAK, G., H. LANGER und H. ZIEGLER (Hg.): *Biologie. Ein Lehrbuch* (Springer, 1996), sechste Aufl.
- [4] ENCYCLOPÆDIA BRITANNICA INC. (Hg.): *Encyclopædia Britannica* (Britannica.com, 1999). Online-Version.
- [5] FRANK, WERNER: *Parasitologie* (Ulmer, 1976).
- [6] HERDER VERLAG (Hg.): *Lexikon der Biologie* (Herder und Spektrum Akad. Verl., 1983-92 und 1994/95).
- [7] HILDEBRANDT, H. und WÖRTERBUCH-REDAKTION (Hg.): *Pschyrembel Klinisches Wörterbuch* (Walter de Gruyter, 1998), 258. Aufl.
- [8] KAESTNER, A.: *Lehrbuch der Speziellen Zoologie* (Gustav Fischer, 1996).
- [9] LUCIUS, RICHARD und BRIGITTE LOOS-FRANKE: *Parasitologie* (Spektrum, 1997).
- [10] STORCH, VOLKER und ULRICH WELSCH: *Kükenthals Zoologisches Praktikum* (Gustav Fischer, 1996), 23. Aufl.
- [11] STORCH, VOLKER und ULRICH WELSCH: *Systematische Zoologie* (Gustav Fischer, 1997).
- [12] WEHNER, R. und W. GEHRING: *Zoologie* (Thieme, 1995), 23. Aufl.
- [13] WESTHEIDE, W. und R. RIEGER (Hg.): *Spezielle Zoologie Teil 1: Einzeller und Wirbellose* (Gustav Fischer, 1996).