Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungen an Entwicklungsstadien von *Angiostrongylus cantonensis* und *Trichuris muris* (Nematodes)

I n a u g u r a l – D i s s e r t a t i o n

zur

Erlangung des Doktorgrades der

Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät

der Heinrich-Heine-Universität

Düsseldorf

vorgelegt von

Maria Hüttemann

aus Chirileni, Moldawien

Düsseldorf 2004

Gedruckt mit der Genehmigung der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Heinrich-Heine-Universität Düsseldorf

Referent(in) : Prof. Dr. H. Mehlhorn
Korreferent(in) : PD Dr. Dr. A. Harder
Tag(e) der mündlichen Prüfung :

Inhaltsverzeichnis

1. Einleitung 1

1.1 Lebensweise und Entwicklungszyklus von *Angiostrongylus cantonensis*..... 1

1.2 Verbreitungsgebiet..... 4

1.3 Lebensweise und Entwicklungszyklus von *Trichuris muris*..... 5

1.4 Strategien zur Bekämpfung der Infektion..... 6

2. Zielsetzung..... 7

3. Material und Methoden..... 8

3.1 Versuchstiere..... 8

3.2 Isolierung und Gewinnung der Stadien von *Angiostrongylus cantonenesis*..... 8

3.2.1 Infektion der Schnecke..... 8

3.2.2 Präparation der Schnecke..... 8

3.2.3 Gewinnung der Larve 2..... 9

3.2.4 Gewinnung der Larve 3..... 9

3.2.5 Infektion der Ratten..... 9

3.2.6 Gewinnung der Larve 1..... 9

3.2.7 Präparation der Lunge und des Gehirns aus Ratten..... 10

3.2.8 Gewinnung der Larve 4..... 10

3.2.9 Gewinnung der präadulten Würmer..... 10

3.2.10 Gewinnung adulter Würmer..... 10

3.3 Isolierung und Gewinnung der Stadien von *Trichuris muris*..... 11

3.3.1 Gewinnung der Eier..... 11

3.3.2 Präparation und Gewinnung der Larven und präadulten Würmer..... 11

3.3.3 Präparation und Gewinnung der adulten Wurmstadien..... 11

3.4 Fixierung und Einbettung..... 11

3.5 Anfertigung der Schnitte für Transmissionselektronenmikroskopie..... 12

3.6 Toluidinblau - Färbung..... 12

3.7 Präparation für die Transmissionselektronenmikroskopie..... 12

3.7.1 Ultradünnschnitte..... 12

3.7.2 Kontrastierung..... 13

3.8 Rasterelektronenmikroskopie..... 13

3.9 Erstellung von Totalpräparaten..... 14

4. Ergebnisse..... 15

4.1 Morphologie der adulten Weibchen und Männchen von *Angiostrongylus cantonensis*..15

4.1.1 Rasterelektronenmikroskopisches Befunde.....15

4.1.2 Licht- und Transmissionselektronenmikroskopische Befunde.....15

4.1.2.1 Totalpräparate.....15

4.1.2.2 Kutikula.....16

4.1.2.3 Kontraktile und nicht kontraktile Teile der Muskulatur.....17

4.1.2.4 Hypodermis und Hypodermisleisten.....18

4.1.2.5 Nervensystem.....19

4.1.2.6 Exkretionssystem.....19

4.1.2.7 Verdauungssystem.....20

4.1.2.8 Geschlechtsorgane adulter Weibchen.....22

4.1.2.9 Oogenese.....23

4.1.2.10 Embryogenese.....25

4.1.2.11 Geschlechtsorgane adulter Männchen und der Spermiogenese.....26

4.2 Morphologie der larvalen Stadien von *A. cantonensis*.....28

4.2.1 Rasterelektronenmikroskopisches Befunde.....28

4.2.2 Licht- und transmissionselektronenmikroskopische Befunde.....28

4.3 Morphologie der adulten Weibchen und Männchen von Trichuris muris.....30

4.3.1 Rasterelektronenmikroskopische Befunde.....30

4.3.2 Licht- und transmissionselektronenmikroskopische Befunde.....31

4.3.2.1 Totalpräparate.....31

4.3.2.2 Kutikula.....31

4.3.2.3 Hypodermisstränge mit Nervensystem.....32

4.3.2.4 kontraktile und plasmatische Teile der Muskulatur..... 32

4.3.2.5 Verdauungssystem.....33

4.3.2.6 Geschlechtsorgane des adulten Weibchens.....34

4.3.2.7 Oogenese.....35

4.3.2.8 Geschlechtsorgane adulter Männchen und der Spermiogenese.....36

4.4 Morphologie des Ei und der verschiedenen Larvalstadien.....37

4.4.1 Rasterelektronenmikroskopische Befunde an Larven.....37

4.4.2 Licht- und transmissionselektronenmikroskopische Befunde.....38

5. Diskussion.....40

6. Zusammenfassung.....54

7. Literaturverzeichnis.....57

8. Abkürzungsverzeichnis.....71

9. Schematische Darstellungen.....76

10. Abbildungen.....77

11. Danksagung

12. Erklärung

1. Einleitung

1.1 Lebensweise und Entwicklungszyklus von *Angiostrongylus cantonensis*

A. cantonensis, der Rattenlungenwurm, lebt überwiegend in den Lungenpulmonalarterien von Säugern und vereinzelt in der rechten Herzkammer des Endwirtes. Endwirte von *A. cantonensis* sind Säugetiere (Ratten und *Bandicota*-Arten). Im Lebenszyklus des Parasiten werden Zwischenwirte (zumeist Schnecken) genutzt (Prociv et al. 2000).

A. cantonensis wurde bei routinemäßigen Untersuchungen von *Rattus rattus* und *Rattus norvegicus* in Kanton (China) entdeckt und zunächst als *Pulmonema cantonensis* beschrieben (Chen 1935). Der Parasit wurde ebenfalls 1937 in Thailand gefunden, allerdings als *Haemostrongylus ratti* bezeichnet (Yokogowa 1937). Dougherty (1946) schlug schließlich die Bezeichnung *Angiostrongylus cantonensis* vor.

A. cantonensis gehört zur Ordnung Strongylida, Überfamilie Metastrongyloidea, Familie Angiostrongylidae. In dieser Familie sind fünf Gattungen bekannt, von denen aber nur *A. cantonensis* als humanpathogen in Erscheinung tritt. 1961 wurde *A. cantonensis* als Verursacher der sogenannten eosinophilen Meningoencephalitis erkannt (Rosen et al. 1962).
Systematisch lässt sich *A. cantonensis* folgendermaßen einordnen (Cross 1998):

Stamm :	Nematoda
Klasse :	Secernentia (Phasmidea)
Ordnung :	Strongylida
Überfamilie :	Metastrongylidae
Familie :	Angiostrongylidae
Gattung :	*Angiostrongylus*
Art :	*Angiostrongylus cantonensis*

Viele Studien über den Lebenszyklus von *A. cantonensis* wurden von Mackerras und Sandars (1954, 1955) durchgeführt. Im natürlichen Lebenszyklus von *A. cantonensis* wird das erste Larvalstadium (L1) von einem Zwischenwirt, zumeist einer Schnecke, aufgenommen. Je nach Verbreitungsgebiet können verschiedene Arten von Land- und Süßwasserschnecken unter den gegebenen Umständen als geeignete Zwischenwirte für *A. cantonensis* dienen (Otsuru 1979). In asiatischen Ländern und auf den pazifischen Inseln sind die Gartenschnecken (*Ampullarium canaliculatus*) die wesentlichen Zwischenwirte (Tsai et al.

2001). In den Schnecken entstehen die infektiösen Larven 3, die von Ratten oder anderen Wirten aufgenommen werden (Mackerras und Sandars 1955).

Entwicklung im Zwischenwirt

Die Infektion der Schnecken durch die Larve 1 findet durch Ingestion von Fäzes von Ratten oder durch kontaminierte Nahrung statt. Nach der oralen Aufnahme wandern die Larven 1 in die Muskulatur oder andere Organe der Schnecken (Richards und Merritt 1967). Innerhalb weniger Tage vergrößern sie sich in der Länge und Breite. Die Darmzellen füllen sich mit Nährstoffen und der Darm nimmt ein dunkles Erscheinungsbild an. Etwa eine Woche nach der Infektion häutet sich die Larve 1 das erste Mal, behält aber die alte Kutikula über der neugebildeten. Die doppelte Kutikula kennzeichnet nach Mackerras und Sandars (1955) die Larve 2. Im Larvalstadium 2 wächst die Larve nur relativ wenig. Etwa zwei Wochen nach der Infektion häuten sich die Larven 2 zum dritten Larvalstadium. Die Larve 3 wird infektiös für die Säugetierwirte. (Mackerras und Sandars 1955). Die Larve 3 soll nach Mackerras und Sandars von den Kutikulae der Larven 1 und 2 umhüllt sein und sich in der gesamten Schneckenmuskulatur verbreiten.

Durch Verzehr von rohen, infizierten Schnecken bzw. anderen infizierten, paratenischen Wirten (sie haben infizierte Schnecken gefressen) kann die Infektion auch auf den Menschen übertragen werden. Um die Infektion in endemischen Gebieten zu vermeiden, sollten daher Mollusken und Crustaceen nur gekocht gegessen werden (Alicata 1967).

Entwicklung in der Ratte

Ratten infizieren sich durch die orale Aufnahme infizierter Schnecken. Während des Verdauungsprozesses im Magen der Ratte befrein sich die Larven 3 von der Wirtsmuskulatur der Schnecke. Nachdem die Larven 3 den Dünndarm erreicht haben, penetrieren sie die Darmwand und gelangen in den Blutkreislauf. Durch den Blutstrom werden sie zunächst in das ZNS getragen und danach siedeln sie sich überwiegend im Kleinhirn der Ratte an.

Wenn die Larven 3 das ZNS erreicht haben, verlassen sie den Blutkreislauf und wandern durch das Gehirn (Mackerras und Sandars 1955). Eine Woche nach der Infektion vollziehen die meisten der Larven 3 ihre dritte Häutung und erreichen das vierte Larvalstadium (L4). Am 10. - 11. Tag nach der Infektion häutet sich die Larve 4 zu jungen Adulten. Diese wandern aus dem Gehirn in den subarachnoiden Raum. Hier wachsen sie bis zu einer Länge von etwa 11 - 12 mm heran. Etwa 26 Tage nach der Infektion dringen sie in die kranialen Blutgefäße ein. Über das Herz und die Lungen erreichen sie dann das venöse

Blutgefäßsystem. Die jungen Würmer bleiben in den Lungenpulmonalarterien, wo sie sich ansiedeln (Mackeras und Sandars 1955).

Hier ernähren sich die Würmer von Blut. Sie wachsen schnell und werden bereits nach einer Woche geschlechtsreif. Die Weibchen legen ovipar unembryonierte Eier im Blutstrom ab, und zwar etwa ab dem 35. Tag nach der Infektion. Die Eier werden vom Blutstrom zu den Kapillaren der Lungen getragen, wo sie Tromben bilden. Sie embryonieren in etwa sechs Tagen (Weinstein et al. 1963). Die Larven 1, die aus den dünnschaligen Eiern schlüpfen (etwa 40 - 42 Tage nach der Infektion), gelangen in die alveolaren Räume der Lunge, wandern die Luftröhre hinauf, werden dann in den Verdauungstrakt überführt und gelangen schließlich mit den Fäzes ins Freie.

Paratenische Wirte

Verschiedene Wirbellose können als paratenische Wirte für *Angiostrongylus cantonensis* dienen und sind oft für die geographische Ausbreitung des Parasiten verantwortlich. Landkrabben und Süßwassergarnelen wurden als paratenische Wirte auf den pazifischen Inseln beschrieben (Alicata 1966). In Neukaledonien wurden infizierte (L3) Frösche und Meerschlangen gefunden (Ash 1968). Auch Kälber und Schweine (Jindrak und Alicata 1968), Fledermäuse (Reddacliff et al. 1999) oder Vögel (Spratt, 1999) dienen als Zufallswirte für diesen Parasiten. Gelangt die Larve 3 in den Menschen als unspezifischen Wirt, so wandert sie umher und dringt ebenfalls ins Gehirn vor. Dort löst sie häufig entzündliche Reaktionen des subarachnoiden Raums aus, die sogenannte eosinophile Meningoenephalitis (Alicata, 1962, Beck et al. 1980; Sharma et al. 1981; Beaver et al. 1984; Sugaya und Yoshimura, 1988). Die Infektion des Menschen kann durch Verzehr infizierter Zwischen - und Transportwirte oder auch durch aktive Penetration der Larve 3 in die Haut erfolgen (etwa beim Kosten von bzw. Spielen mit infizierten Schnecken).

Klinische Symptome

Die klinischen Symptome erscheinen beim Menschen etwa 2 - 35 Tage nach der Ingestion von Larven 3 (Pien und Pien 1999). Die Patienten zeigen verschiedenartige Symptome wie Fieber, Kopfschmerzen, Gesichtslähmungen, Nackenversteifung, Schwindel und Schwäche in den Extremitäten. Gastrointestinale Symptome sind Bauchschmerzen, Übelkeit, Erbrechen und gastrointesinale Blutungen (Hulbert et al. 1992; Silvera et al. 1989). Augeninfektionen sind oft verbunden mit Komplikationen, wie z.B. intraokulare Blutungen und Netzhautabtrennungen (Beaver et al. 1984). Die Schwere der Krankheitssymptome richtet

sich nach der Anzahl der aufgenommenen Larven (Tsai et al. 2001). Schwere Infektionen können Geistesstörungen (Graber et al. 1997) oder sogar den Tod zur Folge haben (Pinyagupta et al. 1975).

1.2 Verbreitungsgebiet

Über Fälle von Angiostrongyliasis wurde in ungefähr 30 Ländern berichtet (Kliks und Palumbo, 1992). Nach ihrer Entdeckung in China (Chen, 1933) wurde als nächstes in Australien darüber berichtet (Mackerras und Sandars, 1954; Mackerras und Sandars, 1955), dann im Süd-West Pazifik und in Mikronesien (Wallace und Rosen 1965; Alicata und Jindrak, 1970), in Süd- und Südostasien (Wallace und Rosen, 1965; Alicata, 1965; Cross, 1979), auf Madagaskar (Brygoo und Chabaud, 1964; Alicata 1966) in Japan (Otsuru, 1979), in Ägypten (Yousif und Ibrahm, 1978), in der Elfenbeinküste (Nozais et al. 1980), in Indien (Sharma et al. 1981), Samoa (Kliks et al. 1982), auf den Fiji Inseln (Uchikawa et al. 1984), auf Kuba (Aguiar et al. 1981), in Puerto Rico (Anderson et al. 1986), im Süd-Osten der USA (Cambhell und Little, 1988) und auf Jamaica (Lindo et al. 2002). In Australien wurde der Wurm zuerst an der Nord- und Südostküste von Queensland identifiziert (Mackerras und Sandars, 1955) und schließlich auch im nördlichen New South Wales (Prociv et al. 1999).

Verbreitungsgebiet von *Angiostrongylus cantonensis* nach J. H. Cross 1987

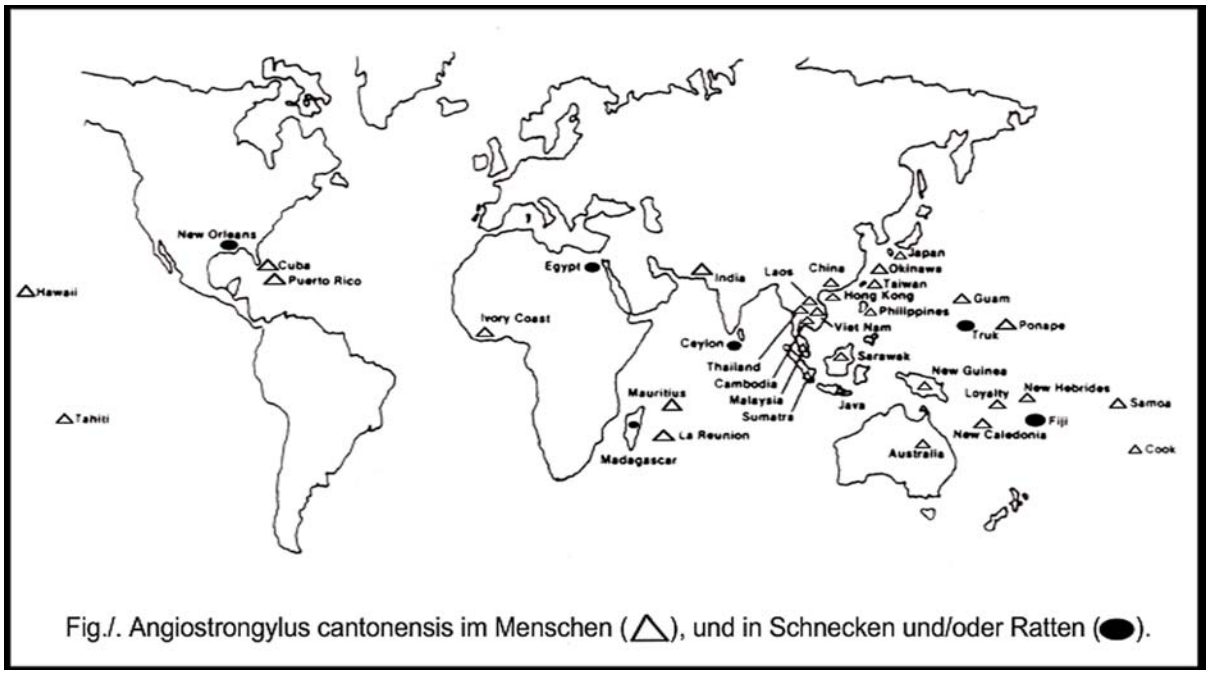


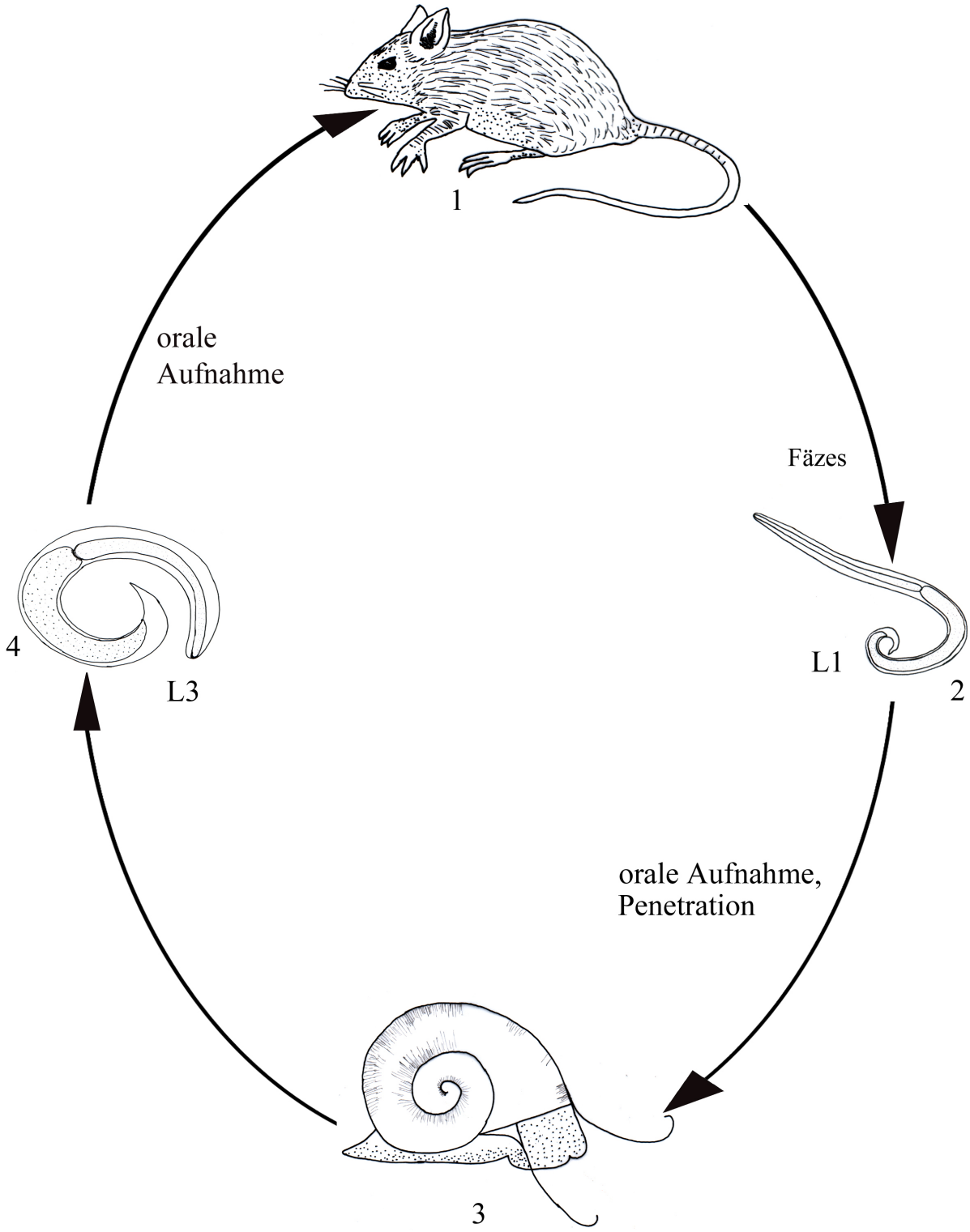
Fig./. Angiostrongylus cantonensis im Menschen (△), und in Schnecken und/oder Ratten (●).

Tafel 1 Entwicklungszyklus von *Angiostrongylus cantonensis*

1 Eier, Larve 1 und adulte Wurmstadien in den Lungen der Ratte.

2-3 Die über die Fäces abgesetzte Larve 1 wird oral oder durch Penetration von der Schnecke aufgenommen und entwickelt sich weiter über die larvalen Stadien L 2 in L 3.

4 Die von der Ratte oral aufgenommene L 3- Larve erreicht durch den Blutkreislauf das ZNS und entwickelt sich über das larvale Stadium L 4 zum präadulten Wurm.


1
Fäzes
L1
2
orale Aufnahme,
Penetration
3
4
L3
orale
Aufnahme

1.3 Lebensweise und Entwicklungszyklus von *Trichuris muris*

Systematisch lässt sich *Trichuris muris* folgendermaßen einordnen (Maggenti 1981):

Stamm: Nematoda
Klasse : Adenophorea (Asphasmida)
Ordnung : Trichocephalida
Überfamilie: Trichuroidea
Familie : Trichuridae
Gattung : *Trichuris*
Art: *Trichuris muris*

Der Lebenszyklus von *Trichuris muris* wurde im Zusammenhang mit den Besonderheiten des Wirtes Maus von zwei Autoren beschrieben (Shikhobalova 1937; Fahmy 1954). Die Entwicklung der früheren Larvalstadien und eine Immunantwort in den ersten sechs Tagen nach der Infektion wurde von Wakelin (1969; 1970) beschrieben.
Die Entwicklung von *T. muris* verläuft monoxen. Die getrenntgeschlechtlichen adulten Würmer werden im Übergangsbereich vom Dickdarm zum Caecum, vorwiegend im Caecum der Maus angetroffen. Ihre etwa 20 µm großen Eier geben sie über die Fäzes des Wirtstieres unembryoniert nach außen ab.

Das erste Larvalstadium (L1) entwickelt sich im Freien innerhalb des Eies. Dazu ist eine feuchte Umgebung und eine Temperatur von 18° C (±2° C) erforderlich. Innerhalb von 56 - 63 Tagen entwickeln sich dabei die dann infektiösen Larven. Innerhalb der Eier findet keine Häutung zum zweiten Larvalstadium (L2) statt (Wakelin 1969). Werden diese Eier mit den infektiösen Erstlarven von einem Wirtstier oral aufgenommen, so schlüpfen die Larven in dessen Dünndarm nach 30-60 Minuten aus der Hülle. Vom Dünndarm aus wandern sie innerhalb von 4-5 Stunden nach der Infektion in die Caecummukosa ein. Kurz danach dringen die Larven in das Caceumepithel ein.

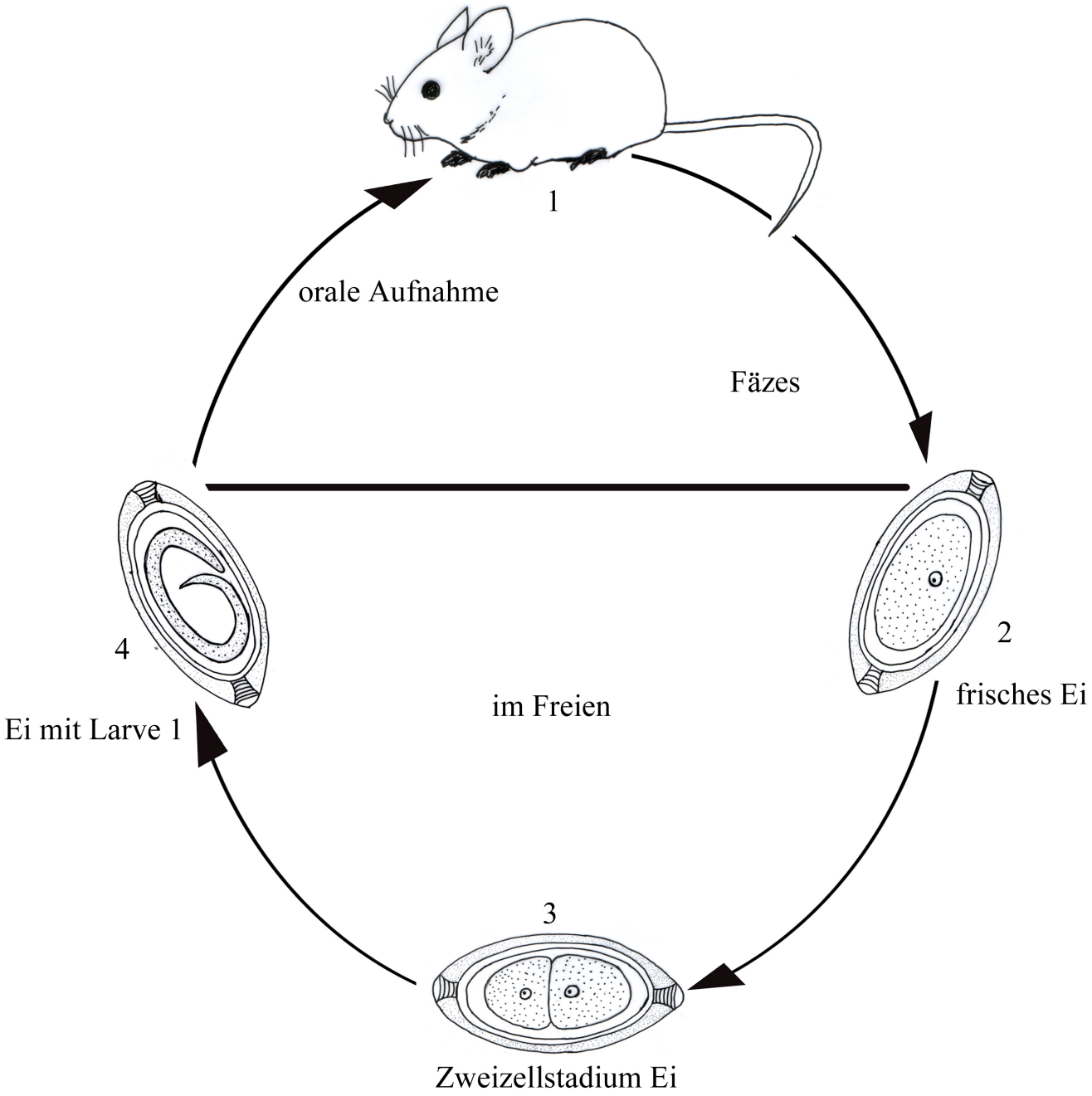
Spätestens nach dem vierten oder fünften Tag sollen sämtliche Larven das Epithel wieder verlassen und in das Lumen des Caecums wandern (Wakelin 1969). Neun bis elf Tage nach der Infektion häuten sich die L1-Larven zu L2-Larven. Zwischen dem 22. und 23. Tag häutet sich die Larve 2 dann zur Larve 3. Am 28. Tag nach der Infektion sind schon die präadulten Würmer zu erkennen. Erst in diesem Stadium sollen die reproduktiven Organe des Weibchens und des Männchens sichtbar werden (Fahmy 1954). Die Präpatenz beträgt ca. 35 Tage. Ab dem 35. Tag nach der Infektion sind somit Eier im Kot des Wirtes nachweisbar.

Tafel 2 Entwicklungszyklus von *Trichuris muris*

1 Adulte Würmer und Larvalstadien im Colon/Caecum der Maus.

2-4 Das über die Fäces abgesetzte unembryonierte Ei entwickelt sich im Freien unter bestimmten Bedingungen zur infektiösen Larve 1 (L1).

4 Die oral aufgenommenen Eier mit infektiösen Larven 1 schlüpfen im Dünndarm der Maus aus und wandern in den Caecum-Colon Bereich. Über die larvalen Stadien L 2, L 3 und L 4 entwickelt im Caecum/Colon das adulte Stadium.


1
orale Aufnahme
Fäzes
2
frisches Ei
im Freien
3
Zweizellstadium Ei
4
Ei mit Larve 1

1.4 Strategien zur Bekämpfung der Infektion

Einige der wichtigsten zur Zeit verwendeten Nematizide sind in Tab. 1 aufgelistet. Sie sind teilweise auch gegen andere Parasiten wirksam.

Tabelle 1 Breitband-Nematizide

Gruppe	Wichtige Beispiele	Quellen
Benzimidazole	Thiabendazol, Mebendazol Albendazol, Fenbendazol	Borgers et al.1975 Van den Bossche et al.1985 Bundy et al. 1985
Imidazothiazole	Levamisol	Atchison et al.1992
Tetrahydropyrimidine	Morantel, Pyrantel	Mackenstedt et al. 1993
Avermectine	Ivermectin	Ottesen und Campbel 1994
Kombinationspräparate	Fenbendazol, Pyrantel und Praziquantel	Mehlhorn und Harder 1997 Harder 2002
Cyclooctadepsipeptid	PF 1022A	Sasaki et al.1992

Im humanmedizinischen Bereich sind die Behandlungsmöglichkeiten bei Nematoden und Darmnematoden heute relativ zufriedenstellend. Zur Anwendung kommen vor allem Mebendazol und Albendazol, sowie Ivermectin (Mehlhorn und Harder, 2001). Die Effektivität der Behandlung mit Thiabendazol und Levamisol, um die eosinophile Menigoencephalitis zu therapieren, ist nach wie vor unsicher (Bowden, 1981). Um bessere Therapieergebnisse zu erreichen, wurde Mebendazol eingesetzt. Die Effektivität erwies sich viel höher als bei Thiabendazol und Levamisol (Maki et al. 1992). Nach Behandlung mit PF1022A *in vitro* wurden sowohl adulte als auch larvale Stadien von *Angiostrongylus cantonensis* getötet. *In vivo* wurden die larvalen Stadien von *Angiostrongylus cantonensis* im Gehirn des Wirtes aber nicht abgetötet, weil dass PF1022A nicht die Blut-Hirn-Schranke passieren kann (Kachi et al. 1997).

Die infektiösen Larven 3 von *Angiostrongylus cantonensis* können abgetötet werden durch Gefrieren bei –15° C für mindestens 12 Std. oder durch Kochen für 2-3 min. (Alicata 1967). Trotz dieser unterstützenden Maßnahmen wird - so lange es keine wirksamen, umfassenden Impfungen gibt - die Entwicklung immer neuer nematizider Substanzen notwendig sein.

2. Zielsetzung

Das Ziel der vorliegenden Untersuchung war es, möglichst alle Entwicklungstadien der beiden systematisch weit voneinander entfernten Nematoden *A. cantonensis* und *T. muris* Parasiten aus experimentell infizierten Wirten und Zwischenwirten zu gewinnen und sie licht- und elektronenmikroskopisch zu untersuchen. Es sollen neue Daten geliefert werden, um die Lücken in Entwicklungszyklus und Bauplan aller Entwicklungsstadien der beiden Parasiten zu füllen.

Mit Hilfe von REM-Untersuchungen soll die äußere Morphologie und die Kutikula der Parasiten untersucht werden. Semidünnschnitte und TEM-Aufnahmen sollen helfen, den inneren Körperbau der bearbeiteten Nematoden näher zu analysieren.

Von *A. cantonensis* sind kaum ausführliche oder gar vollständige Arbeiten per REM vorhanden; ledigleich zwei Arbeiten befassen sich mit den Körperoberflächenstrukturen verschiedener Larvalstadien und Adulten von *A. cantonensis* (Ding et al. 1990, Xu et al. 1989 und Lian-Yin et al. 1984). Über die inneren Strukturen der Entwicklungsstadien der beiden Parasiten liegen ebenfalls keine befriedigenden licht- und elektronenmikroskopischen Arbeiten vor.

Ein weiteres Ziel dieser Arbeit ist es, mit Hilfe des Elektronenmikroskops die Spermiogenese, Oogenese und Embryogenese bei *A. cantonensis* und die Spermiogenese und Oogenese bei *T. muris* zu klären. Es wird untersucht, inwieweit sich diese Nematoden voneinander unterscheiden und Ähnlichkeiten bzw. Unterschiede in der Entwicklung dieser Parasiten auftreten.

Die Befunde zum Ablauf der Lebenszyklen und zu den einzelnen Stadien der verschiedenen Entwicklungszyklen können unter Umständen Hinweise für Maßnamen zur Bekämpfung dieser wichtigen Parasiten liefer

3. Material und Methoden

3.1 Versuchstiere

Untersucht wurden Enwicklungsstadien von *Angiostrongylus cantonensis*, die in experimentell infizierten Ratten des Stammes Wistar gezüchtet wurden und als Zwischenwirte Schnecken der Art *Biomphalaria glabrata* hatten.

Die Darmnematoden der Art *Trichuris muri* wurden in Mäusen des Stammes NMRI gezüchtet. Zur Infektion wurden den Mäusen etwa 400 embryonierte Eier mit einer Schlundsonde appliziert.

Da das Immunsystem dieser nicht suszeptiblen Mäuse die Würmer abstoßen kann, wurde am 2., 4., 6. und 8. Tag nach der Infektion etwa 0,75 ml Cortison-21-acetat pro Maus zur Immunsupprimierung verabreicht. Etwa 35 Tage nach der Infektion sind adulte Würmer zu erwarten. Zur Sicherheit wurde die Entnahme der Würmer erst ab dem 40. Tag nach der Infektion durchgeführt.

3.2 Isolierung und Gewinnung der Stadien von *Angiostrongylus cantonensis*

3.2.1 Infektion der Schnecken

Zur Infektion wurden Schnecken *Biomphalaria glabrata* mit etwa 8 mm Schalendurchmesser genommen und einzeln in Schnappdeckelgläser gebracht. Die Deckelgläser wurden mit abgestandenem Wasser aufgefüllt und 1400 Larven 1 dazu gegeben. Die Schnecken wurden für mindestens 48 Stunden in den Deckelgläser gelassen, bevor sie in das 20 Liter Becken gebracht wurden.

3.2.2 Präparation der Schnecken

Die Schnecken wurden zur Gewinnung von Larve 2 und Larve 3 unter dem Stereomikroskop präpariert. Die häufig verwendete Methode, die Schneckenschale z.B. mit einer kleinen Schraubwinde zu zerdrücken, konnte nicht angewandt werden, da für die elektronenmikroskopischen Untersuchungen das Gewebe frei von Schalenbruchstücken sein muss. Daher wurde die erste Schalenwindung der Schnecke vorsichtig mit der Pinzette entfernt, der Columnarmuskel und der restliche Körper wurde dann aus den inneren Windungen heraus gezogen. Die weitere Präparation erfolgte in 0,9 % NaCl.

3.2.3 Gewinnung der Larve 2

Die Larven 2 konnten bei günstigen Bedingungen acht Tage nach Eindringen der Larven 1 in der Schnecke festgestellt werden. Die Larve 1 häutet sich nach acht Tagen einmal und wurde als Larve 2 am Kopf, im Fußsohlenbereich und in der Mantelwand gefunden. Aus zerkleinertem Schneckengewebe wurden acht Tage alte Larven 2 heraus präpariert und in 0,9 % igem NaCl bei etwa 37°C für mindestens vier Stunden inkubiert. Die auswandernden Larven 2 konnten schon nach vier Stunden vom Boden der Petrischale entnommen werden. Sie wurden unter dem Stereomikroskop beobachtet und anschließend in eine Fixierlösung verbracht. Für die elektronenmikroskopische Untersuchung wurde auch Schneckengewebe mit der Larve 2 in Fixierlösung eingelegt

3.2.4 Gewinnung der Larve 3

Die Larven 3 wurden vier Wochen nach der Infektion aus den Schnecken gewonnen. Die Gewinnung von Larven 3 erfolgte wie die der Larve 2.

3.2.5 Infektion der Ratte

Die Annzucht der Nematoden wurde in Ratten des Stammes Wistar durchgeführt.
Es wurden mit Hilfe einer Schlundsonde jeweils 60 Larven 3 in eine Ratte übertragen.

3.2.6 Gewinnung der Larve 1

Larven L1 wurden aus dem Kot infizierter Ratten gewonnen. Sechs Wochen nach der Infektion der Ratten mit den Larven 3 wurde der Kot entnommen und in einer Petrischale in destilliertem Wasser zerkleinert. Das Material wurde auf eine Gaze von etwa 100 µm Maschenweite gegeben und in einen Baermann-Trichter mit Wasser inkubiert. Die auswandernden Larven 1 wurden nach etwa sechs Stunden vom Boden des Trichters entnommen.

3.2.7 Präparation der Lunge und des Gehirns der Ratten

Die infizierten Ratten wurden mit Ether getötet. Zur Gewinnung der Larven 4 und 5 wurde der Schädel geöffnet und das Gehirn entnommen. Die adulten Würmer wurden aus den Lungengefäßen der Ratten gewonnen.

3.2.8 Gewinnung der Larve 4

Etwa neun Tage nach der Infektion der Ratte mit den Larven 3 wurden die Ratten getötet, der Schädel geöffnet und das Gehirn entnommen. Das Gehirn wird in 0,9 % iger NaCl-Lösung präpariert. Das Cerebellum wurde abgetrennt, in kleine Stücke zerteilt und bei einer Temperatur von 37° C für 4-6 Stunden im Brutschrank inkubiert. Die auswandernden Larven 4 wurden vom Boden der Petrischale gesammelt und in Fixierlösung eingelegt.

3.2.9 Gewinnung der präadulten Würmer

Die Ratte wurde zwanzig Tage nach der Infektion mit den infektiösen Larven 3 eingeschläfert und ihr Schädel geöffnet. Die Gewinnung der Larve 5 wurde nach der gleichen Methode wie die Gewinnung der Larve 4 durchgeführt - allerdings mit dem Unterschied, dass die Larven 5 aus den Partien des subarachnoiden Raums des Cerebellums eingesammelt wurden.

3.2.10 Gewinnung adulter Würmer

Zur Gewinnung adulter Würmer wurden die Ratten 6 bis 8 Wochen nach Infektion getötet und präpariert. Hierbei wurden die Lungen mit den Lungenpulmonalarterien entnommen und in 0,9%iges NaCl verbracht. Die adulten Würmer wurden aus den Lungenarterien heraus geholt, in mehrere Stücke geschnitten und in Fixierlösung eingelegt. Zur Untersuchung der Embryonalentwicklung wurden zudem kleine Lungenstücke mit Eiern fixiert.

3.3 Isolierung und Gewinnung der Stadien von *Trichuris muris*

3.3.1 Gewinnung der Eier

Vierzig Tage nach der Infektion der Maus wurden die Eier der Würmer gewonnen. Hierzu wurde der Kot der Mäuse gesammelt, mehrmals gewaschen und durch eine Gaze filtriert. Zur Embryonierung wurden die Eier in Schraubgläsern mit destilliertem Wasser bei 20°C gehalten. Um bakterielles Wachstum zu verhindern, zur Lagerung wurden ein paar Tropfen Kaliumbichromat hinzugefügt.

3.3.2 Präparation und Gewinnung der Larven und präadulten Würme

Nach dem Abtöten der Maus mit Diethylether wurde das Caecum entnommen. Das Caecum wurde mit einer feinen Schere längs aufgeschnitten. Die L1-Larven wurde nach 5 Tagen, die L2-Larven nach dem 12. Tag, die L3-Larven nach dem 23. Tag nach der Infektion der Maus gewonnen. Präadulte Würmer wurden am 28. Tag nach der Infektion entnommen. Für die L1-, L2- und L3-Gewinnung wurde das Caecum in kleine Stücke zerschnitten, diese in eine 0,9 % ige NaCl- Lösung verbracht und unmittelbar fixiert oder für zunächst 4 Stunden im Brutschrank bei 37° inkubiert. Die aus dem Gewebe freigesetzten Würmer wurden dann fixiert.

3.3.3 Präparation und Gewinnung der adulten Wurmstadien

Das Caecum infizierter Mäuse wurde längs aufgeschnitten und die etwa 3,0 cm langen Würmer konnten dann vorsichtig mit einer Pinzette von der Caecumwand abgezogen und fixiert werden.

3.4 Fixierung und Einbettung

Das gewonnene Material wurde für mindestens 24 Stunden in 5 % Glutaraldehyd in 0,1 M Natriumcacodylatpuffer (pH 7,3) bei 4°C fixiert, mehrmals mit 0,1M Cacodylatpuffer gewaschen und über eine Alkoholreihe bis in absolutes Ethanol überführt.

Danach wurden die Proben für zwei Stunden mit Propylenoxid infiltriert. Mischungsstufen 2:1- Propylenoxid : Epon (30 min.), 1:1 (1 Stunde) und 1:2 (über Nacht) Am

zweiten Tag wurde das Material für acht Stunden in reinem Epon belassen (im Exikator) und über Nacht in frischem Epon (im Exikator) inkubiert.

Für die Endeinbettung wurde frisch angesetztes Epon in Flacheinbettungsformen gefüllt. Die Präparate wurden in den Vertiefungen, die durch eingelegte Papierstückchen beschriftet wurden, mit einer Nadel ausgerichtet, so dass die Würmer exakt quer geschnitten werden konnten. Das Einbettungsmittel wurde für 24 Stunden bei 45° C und für 24 Stunden bei 60° C polymerisiert.

3.5 Anfertigung der Schnitte für die Lichtmikroskopie

Semidünnschnitte (0,5 µm dick) und Ultradünnschnitte (0,05 µm dick) wurden mit Hilfe eines Ultramikrotoms (Ultracut Om U3, Firma Reichert) hergestellt. Für die Semidünnschnitte wurden Glasmesser verwendet. Die Schnitte wurden von Wasser auf einen Objektträger übertragen und bei 80°C auf einer Wärmeplatte eingetrocknet

3.6 Toluidinblau - Färbung

Für die Färbung wurde eine 1%ige Lösung von Toluidinblau und 1 % Borax in Wasser verwendet. Nach der Färbung wurden die Farblösung mit destilliertem Wasser abgespült und die Schnitte bei 80° C auf der Wärmeplatte getrocknet. Die gefärbten Schnitte wurden mit Eukit/Cedax eingedekt, an einem Zeiss Fotomikroskop (3 RS) untersucht und mit einer Digitalkamera fotografiert. Die Bilder wurden mit dem Programm Photoshop 5.5 bearbeitet und mit Hilfe eines Tintenstrahldruckers ausgedruckt.

3.7 Präparationen für die Transmissionselektronenmikroskopie

3.7.1 Ultradünnschnitte

Die Ultradünnschnitte wurden ebenfalls mit einem Ultramikrotom (Ultracut Om U 3, Reichert), aber mit Diamantmessern angefertigt. Die etwa 50 bis 70 µm dicken Schnitte (Interferenzfarben silbrig bis gold) wurden mit Chloroform gestreckt und auf mit Formvar befilmten Kupfernetzen (75, 100 und 150 mesh) aufgebracht.

3.7.2 Kontrastierung

Für die Schnittkontrastierung wurde eine Doppelkontrastierung mit Uranylacetat und Bleicitrat (nach Reynolds 1963) durchgeführt. Die 5 %ige Uranylacetatlösung wurde mit 50 %igem unvergälltem Ethanol angesetzt und vor Gebrauch – ebenso wie die Bleicitratlösung – etwa zwei Minuten lang abzentrifugiert.
Durchführung:

Uranylacetatlösung	20 min.
50 % Ethanol	10x spülen
Aqua bidest.	20x spülen und abspritzen
Bleicitratlösung	20 min.
0,02 N Natriumhydroxidlösung	10x spülen
Aqua bidest.	20x spülen und abspritzen

Die elektronenmikroskopische Untersuchung der Schnitte erfolgte an einem Zeiss TEM 9S-2 und einem Zeiss EM 902A. Zur Fotografie wurden Planfilme von Agfa Scientia (7 x 7 cm) bzw. Kodak 4489 (8,3 x 10,2 cm) verwendet.

3.8 Rasterelektronenmikroskopie

Für die rasterelektronenmikroskopische Untersuchung wurden die verschiedenen Entwicklungsstadien von *Angiostrongylus cantonensis* und *Trichuris muris* herangezogen.
Vorbereitung der fixierten Proben für die Rasterelektronenmikroskopie:
1. Waschen
4x in 0,1 Na-Cacodylat-Puffer
2. Entwässern über eine aufsteigende Acetonreihe

in 50%	15 min.
in 70%	15 min.
in 80%	15 min.
in 90%	15 min.
in 100% (auf Molekularsieb)	15 min.
in 100% (auf Molekularsieb)	1 h

Anschließend wurden die Würmer mittels kritischer Punkt-Trocknung im (Critical Point Dryer, Balzers Union) getrocknet und auf heißen Probentellern mit Wachs aufgeklebt. Die Bedampfung der Proben mit Gold erfolgte mittels des Sputtering Device Verfahrens (Balzers Union). Die Bedampfung erfolgte für 8 Minuten bei 25 mA.
Die Präparate wurden in einem Rasterelektronenmikroskop (Leitz-AMR 1000) untersucht und auf Agfa-Film (APX 25) fotografiert.

3.9 Erstellung von Totalpräparaten

Für Übersichtsaufnahmen wurden einige Nematodenstadien aufgehellt und in einem Olympus BX 50 Lichtmikroskop fotografiert.
Die Aufhellung erfolgte nach folgendem Verfahren :

1. Fixierung in Glutaraldehyd, Cacodylatpuffer und Aqua bidest
   Fixative : 5 ml Glutaraldehyd (25 %)
   5 ml Cacodylatpuffer (1 M)
   40 ml Aqua bidest
   Fixierungsdauer mindestens 24 Stunden - unbegrenzt

2. Entwässerung in 50, 70 und 85% Ethanol für jeweils 10 Minuten,
   dann in 90% Ethanol für 20 Minuten und in 100% für 2 x 45 Minuten

3. Überführung in Glyzerin
   1 Teil Glyzerin und 2 Teile Ethanol (100 %) für 15 min.
   1 Teil Glyzerin und 1 Teil Ethanol (100 %) über Nacht
   2 Teile Glyzerin und 1 Teil Ethanol (100 %) für mindestens 2 Wochen in einem offenen Gefäß, bis zum vollständigen Abdampfen des Ethanols

4. Übertragen der Würmer in wasserfreies Glyzerin

4. Ergebnisse

4.1 Morphologie der adulten Weibchen und Männchen von *Angiostrongylus cantonensis*

4.1.1 Rasterelektronenmikroskopische Befunde

REM-Untersuchungen der adulten Nematoden von *A. cantonensis* wurden inbesondere im Hinblick auf die Kutikula sowie das Vorder- und Hinterende angelegt. Die Kutikula lässt bei stärkerer Vergrößerung bei beiden Geschlechtern eine regelmäßige, feine Ringelung erkennen (Abb. 10). Das Vorderende sieht bei beiden Geschlechtern gleich aus. Die Spitze des Kopfes von adulten Würmer ist glatt gerundet und mit eine Reihe von 6 sensorische Papillen umgeben. Ein paar Amphidialporen sind an der Außenseite der inneren Papillenreihe sichtbar. Die runde Mundöffnung gleicht einem Saugnapf. Im Gegensatz zu einer Mitteilung von Lian-Yin et al. (1984), in der zwei seitliche dreieckige Zähne erwähnt werden, war bei den hier untersuchten Individuen im buccalen Hohlraum nur ein Zahn und ihm gegenüber eine Schneidenplatte sichtbar (Abb. 9).

Beim Weibchen läuft das Hinterende spitz zu. Die Vulva liegt in der Nähe des Afters (Abb. 11). Das Hinterende der Männchen weist geschlechtsspezifische, bei der Paarung helfende Strukturen auf. Die Bursa copulatrix ist breitflächig und umschließt das gesamte Hinterende der subterminal-ventral liegenden Kloake (Abb. 12).

4.1.2 Licht- und transmissionselektronenmikroskopische Befunde

4.1.2.1 Totalpräparate

A. cantonensis lebt als adulter Wurm in der Lunge der Ratte. Die mit Glyzerin aufgehellten Präparate zeigen den fadenförmigen Körper von *A. cantonensis*. Ausgehend von der Mundöffnung zieht sich der gerade, unverzweigte Darm durch den Körper zum subterminal, ventral gelegenen After. Der Darm läßt sich in Mundhöhle, Pharynx mit Bulbus, Mitteldarm und Rectum unterteilen.

Die Würmer zeigen einen deutlichen Sexualdimorphismus. Das etwa 28 - 35 mm lange und 0,42 - 0,54 mm dicke Weibchen ist deutlich größer als das Männchen, welches 23 - 28 mm Länge und 0,36 - 0,42 mm Durchmesser erreicht (Abb. 1;2). Der Oesophagus ist sehr kurz und zweiteilig, der hintere Teil bildet einen schmalen Bulbus (Abb. 3). Die Weibchen unterscheiden sich von den Männchen nicht nur hinsichtlich der Größe, sondern auch im Erscheinungsbild des Darms, um den die opaken Ovarien spiralförmig gewunden sind (Abb. 4). Die Geschlechtsöffnung liegt, umgeben von Genitalpapillen, nahe dem After am

Hinterende des Körpers (Abb. 6). Beim Männchen mündet das Rectum gemeinsam mit dem unpaarigen Hoden in einer Kloake. Diese wird von den charakteristischen Begattungsstrukturen umgeben, einer Bursa copulatrix und den Kutikulastrahlen, die bei *A. cantonensis* gut entwickelt sind (Abb. 7). Die Männchen besitzen zwei Spicula, von denen das rechte etwa 1,3 mm länger ist als das linke (Abb. 8). Beim Männchen läuft der Hodenschlauch parallel zum Darm (Abb. 5).

4.1.2.2 Kutikula

Die Schichtung der Kutikula ist bereits lichtmikroskopisch erkennbar. Die männlichen und weiblichen Stadien von *A. cantonensis* sind im Querschnitt drehrund und erreichen beim Weibchen einen Durchmesser von etwa 73,3 µm und beim Männchen von etwa 65,3 µm (Abb. 56). Der gesamte Nematodenkörper ist von einer über die ganze Körperlänge hinweg gleichmäßig dicken Kutikula umhüllt. Die Dicke der Kutikula beträgt 3,7 µm.

Die transmissionselektronenmikroskopische Untersuchung zeigt, dass die Kutikula mehrschichtig ist und sich in drei Zonen gliedert, wobei von innen nach außen zunächst eine sogenannte lamelläre Schicht, dann die Matrix und schließlich der Cortex folgen, die beide ebenfalls mehr oder weniger Fibrillen enthalten. Beim adulten Wurm bestehen die drei Zonen aus sechs Schichten (Abb. 61). Dem Cortex ist außen die dünne Epikutikula aufgelagert. Diese ist aus übereinanderliegenden Vesikeln aufgebaut und enthält nur wenige Fasern (Abb. 62).

Die Schicht 1 misst 0,47µm im Durchmesser und liegt unter der Epikutikula. Sie erscheint im fixierten Zustand im TEM elektronenlicht und homogen. Schicht 2 ist 0,52 µm dick, erscheint amorph und viel kompakter als die Schicht 1, sie enthält nur wenige Kollagenfasern. Schicht 3 ist heller und 0,59 µm dick. Sie weist eine fibrilläre Struktur auf, wobei die Fibrillen schräg nebeneinander liegen. Schicht 4 ist dicker und dunkler als Schicht 5; sie ist 0,38 µm dick und ist von ihrem Inhalt ähnlich der Schicht 2. Schicht 5 ist die unterste Schicht und bildet den Kutikulaabschluss zur Hypodermis hin; sie besitzt eine Stärke von 0,21 µm. Von der Hypodermis ist diese Schicht durch die Hypodermismembran getrennt. Diese Schicht weist viele Einstülpungen in die äußere Hypodermisschicht auf.

4.1.2.3 Kontraktile und nicht-kontraktile Teile der Längsmuskulatur

Die schräggestreiften Muskelzellen liegen in den durch die lateralen, dorsalen bzw. ventralen Seiten vorgegebenen Quadranten. Zwischen den Hypodermissträngen liegen die schräggestreiften Muskelzellen der Längsmuskulatur (Abb. 56). Die Muskelzellen, die voneinander durch einen schmalen interstitiellen, dem Pseudocoel angehörenden Raum getrennt sind, bestehen aus einem kontraktilen und einem nicht-kontraktilen cytoplasmatischen Anteil. Der kontraktile Bereich liegt direkt unterhalb der Hypodermis. In ihm sind die kontraktilen Fibrillen schon bei schwacher Vergrößerung erkennbar (Abb. 57); sie sind bei *A. cantonensis* nach dem coelomyar-polymyar Typ angeordnet. Die klar geordneten Fibrillen liegen nahezu lückenlos aneinander. Nur selten wird ein kleiner heller Bereich sichtbar, der das sarkoplasmatische Retikulum bzw. das sarkotubuläre System repräsentiert. An den Zellgrenzen liegen die kontraktilen Bereiche benachbarter Zellen sehr eng zusammen. Der nicht-kontraktile Anteil enthält einige dunkle Granula, einige Vesikel und andere Organelle.

Die TEM-Untersuchungen der Muskulatur des *A. cantonensis* erbrachten folgende Ergebnisse: Die Muskelzellen sind im Sarkolemma eingeschlossen, das unter der umgebenden Basallamina liegt. Die Basallamina bildet eine relativ dünne Schicht zwischen den Muskelzellen und der Hypodermis. Die Basallamina dringt in den kontraktilen Teil an den Seiten der Muskelzellen ein und bildet dünne helle Septen zwischen den elektronendichten kontraktilen Bereichen der Nachbarzellen. Im kontraktilen Bereich der Muskelzellen liegen die kontraktilen Elemente nahezu lückenlos nebeinander und bilden einen nach innen hin geöffneten U-Bogen (Abb. 73). In den Fibrillen sind die Filamente in geordneter Formation sichtbar. Meist sind sie im Schnitt quer getroffen und erscheinen somit punktförmig. Es sind die I-, A- und H-Banden, sowie die Z-Bereiche der Sarkomeren zu unterscheiden (Abb. 74; 75).

Die Sarkomere enthalten außer Myofibrillen und Z-Zonen auch kleine ovale Mitochondrien, die besonders an der Übergangsebene des kontraktilen zum nicht-kontraktilen Teil liegen (Abb. 76). Die Basalmembranen wölben sich bis in den nichtkontraktilen Anteil. Dazwischen liegen viele Mitochondrien, Ribosomen und feingranulierte Glykogenpartikel. In diesen Bereichen wurden Lipidvesikel, Golgizisternen sowie endoplasmatisches Retikulum nicht angetroffen. Durch eine dünne dreischichtige Basallamina wird die Längsmuskulatur von der Leibeshöhle (Pseudocoel) getrennt (Abb. 77).

4.1.2.4 Hypodermis und Hypodermisleisten

Die Kutikula wird von der darunterliegenden Hypodermis ausgeschieden und bei allen Häutungsvorgängen neu gebildet. Die Hypodermis ist synzytial aufgebaut und liegt zwischen der Kutikula und der Längsmuskulatur (Abb. 63). Sie bildet vier längs verlaufende Leisten aus, die schmalen dorsalen und ventralen Hypodermisleisten und die beiden breiten Lateralleisten; sie teilen den Körperquerschnitt des Wurms in vier Quadranten auf (Abb. 56). Die Hypodermis ist 2,8 µm dick, wird aber zu den beiden breiten Lateralleisten hin noch etwas dicker.

Die dünne, einschichtige synzytiale Hypodermis im Bereich der Quadranten weist zahlreiche Organellen auf (Abb. 63). Die Feinstrukturen in den Hypodermisleisten deuten auf einen intensiven Stoffwechsel hin. Ihre Organellen sind vorrangig für die Ausbildung der Kutikula zuständig. Vor allem sind erkennbar Mitochondrien, Vesikel, Lipidvakuolen, Glykogen-Ablagerungen, glattes endoplasmatisches Retikulum, multivesikuläre Körper und freie Ribosomen. Zwischen Muskulatur und Hypodermis liegt eine Basallamina (BM). Die Verbindung zwischen Hypodermis und Muskulatur wird durch Desmosomen (DS) hergestellt. Die Hypodermis in den Bereichen der Lateralleisten bildet zahlreiche Lamellen aus.

Im Unterschied zu anderen Nematoden besitzt *A. cantonensis* außer der dorsalen und der ventralen Leiste, in denen je ein Nervenstrang verläuft, noch jeweils zwei weitere parallel zu diesen Strängen verlaufende Leisten (Abb. 66; 67). Zu den Nervensträngen ziehen die nicht-kontraktilen Ausläufer der Längsmuskelzellen. Die angeschnittenen Nervenaxone erscheinen elektronlichter als die zu ihnen hinführenden Muskelzellfortsätze. Sie enthalten postsynaptische und präsynaptische Neurotransmittervesikel, Mitochondrien und Golgi-Zisternen (Abb. 64; 65).

Im Plasma der anderen zwei längs verlaufenden Leisten liegen Lakunen des glatten endoplasmatischen Retikulums und Zisternen des rauhen endoplasmatischen Retikulums, Vesikel, Sekretvesikel und freie Ribosomen.

Die 2,8 µm dicken, zur Hypodermis gehörenden Lateralleisten enthalten außerdem Lamellen, die aus Hypodermismembranen entstehen, sowie Zellkerne, große Zellen mit Lamellenbündeln und Sekretvesikeln, viele kugelige Mitochondrien, Lipidkörper, Vesikel, freie Ribosomen, rauhes endoplasmatisches Retikulum und Golgi-Zisternen (Abb. 68-71). In jeder Lateralleiste ist ein Exkretionskanal vorhanden, der den Wurm in Längsrichtung durchzieht (Abb. 72). Die dicke Basallamina grenzt die Lateralleisten zum Pseudocoel hin ab.

4.1.2.5 Nervensystem

Der Nervenring umschließt den hinteren Bereich des Oesophagus. Der Nervenring entsendet zahlreiche Axone in den Kopf- bzw. Schwanzbereich für die Innervation des Kopfes, der Amphiden und der Caudalpapillen. In jeder der beiden dorsalen und ventralen Hypodermisleisten verläuft ein Nervenstrang, mit dem die Muskelausläufer verbunden sind. Die Axone verlaufen parallel in der Längsachse des Wurmkörpers. Die Basallamina durchzieht den Nervenring und umgibt die einzelnen Axone, die von einer Zellmembran umhüllt sind (Abb. 64-65). An den Kontaktstellen des Nervenrings zu den Hypodermisleisten liegen die Zellkerne (Abb. 59), zahlreiche Vesikel und Mitochondrien. Die Axone besitzen im Plasma Mitochondrien, Neurofilamente, neurosekretorische Granula, Neurotubuli und Golgi-Apparate. Mehrere Axone wurden im Oesophagusepithel festgestellt. Die Anzahl der Mitochondrien ist im Nervenring besonders hoch (Abb. 80).

4.1.2.6 Exkretionssystem

Das Exkretionssystem von *A. cantonensis* wird als H-System (Tubulärtyp) bezeichnet, das sich in den beiden Lateralleisten befindet. Es besteht aus vier ungleichen Kanälen: zwei vordere Kanäle, die kürzer als die anderen zwei sind, beginnen im Nervenringbereich. Sie verlaufen in den beiden Lateralleisten bis etwa in die Übergangszone des Darmes zum Oesophagus, wo sie nach ventral abbiegen. Zwei andere längere Kanäle beginnen im Hinterbereich kurz vor der Vulva und verlaufen abwärts, um auf die beiden anderen Kanäle zu treffen. Die beide Gänge laufen einander entgegen und bilden an ihrem Treffpunkt den Hauptkanal. Von ihm aus führt ein kurzer Kanal, der in den Exretionsporus an der Lateralseite des Körpers mündet.

Die elektronenmikroskopischen Untersuchungen zeigen, dass die Exkretionsporen etwas unterhalb der Mitte der Lateralleisten liegen. Das Lumen der Poren ist rund und zeigt keine deutliche kutikuläre Auskleidung. In der Umgebung der Exkretionskanäle befinden sich viele Lakunen des glatten endoplasmatischen Retikulums und einige kleine kugelige Mitochondrien (Abb. 72).

4.1.2.7 Verdauungssystem

Das Verdauungssystem des adulten Wurms von *A. cantonensis* lässt sich in folgende Abschnitte unterteilen: Mundhöhle, Oesophagus, Mitteldarm und Rectum.

Der Mund ähnelt einem Saugnapf und ist mit einem einzigen rudimentären Zahn gegenüber einer Schneidenplatte bewehrt.

Der Oesophagus ist zweigeteilt und hat einen Durchmesser von 0,2µm. Der vordere Teil erstreckt sich bis zum Nervenring, dahinter folgt der zweite Teil, der sich zum schwach entwickelten Bulbus erweitert und bis zur Übergangszone des Darms reicht (Abb. 3). Der vordere Teil ist schmal, röhrenförmig und schließt sich an die Mundkapsel ohne irgendeine Erweiterung an. Dieser vordere ektodermale Darmabschnitt wird wahrscheinlich als Saugpumpe benutzt.

Der Oesophagusquerschnitt ist dreieckig, die Lumenzipfel sind kurz und schmal. Der Oeophagus ist von einer dünnen Kutikulaschicht ausgekleidet und begrenzt drei Sektoren: einen dorsalen und zwei ventrale (Abb. 78).

Die elektronenmikroskopischen Untersuchungen zeigen den Zellaufbau des Oesophagus; er ist von einer Basallamina umgeben und dadurch von den übrigenen Organen des Pseudocoels abgegrenzt. Die Oesophagus-Muskulatur ist bei *A. cantonensis* stark entwickelt, vor allem im Vorderbereich. Die Muskelzellen sind zu Muskelfasern gebündelt und liegen radial von der Basallamina bis nahe des Oesophaguslumens zwischen den Lumenzipfeln. Zwischen den Muskelfasern und zwischen den Muskelfaserbündeln treten in den nicht-kontraktilen Zellbereichen Mitochondrien auf. Die großen Zellkerne sind von einer Zellmembran umschlossen und liegen eingebettet zwischen den Muskelfasern am Rand des Oesophagus im direkten Kontakt mit der Basallamina. Am Ende jedes Zipfels sind Reihen von Tonofibrillen mit dazwischenliegenden kleinen Granula angeordnet. Zwischen den Muskelfibrillen sind Axone sichtbar.

Zwischen den Muskelpaketen der drei Sektoren befinden sich im Cytoplasma der Oesophaguszellen einige Organellen, wie Mitochondrien, freie Ribosomen, rauhes endoplasmatisches Retikulum, Sekretgranula und elektronendichte Einschlüsse. Golgi-Apparate wurden nicht festgestellt. Die Dorsaldrüsenzellen sind von einer zweischichtigen Membran umschlossen und enthalten Granula, die in zwei Typen unterteilt werden können: elektronendichte, homogene und elektronlichte, inhomogene Granula (Abb. 79). Zwischen der Oesophagusmuskulatur und der Dorsaldrüse gibt es Einstülpungen der Basallamina, die

dünner als die Basallamina an der Außenseite sind. Der Oesophagus mündet mit den drei lappenförmigen Drüsenanhängen (Appendizes) in den Darm.

Der Darm durchzieht den Wurm als gerades Rohr und füllt zum Teil die Leibeshöhle bei beiden Geschlechtern aus. Im hinteren Bereich verengt er sich und mündet ventral auf der Höhe des oberen Randes des Drüsenkomplexes. Gemeinsam mit den Drüsengängen endet der Darm bei den Weibchen mit dem After und bei den Männchen in der Kloake. Lichtmikroskopisch ist der Darm wegen seiner Breite und der dichten Mikrovillischicht sofort erkennbar. Bei *A. cantonensis* ist der Darm schlauchförmig und von einem einschichtigen Epithel ausgekleidet, dem eine Basalmembran aufliegt. An der Übergangzone von Oesophagus und Darm ist das Darmlumen stark verbreitert und mit Nahrungspartikeln (Blutzellen) gefüllt (Abb. 4-5). Dadurch besitzt der Darm eine dunkelbraune Farbe. Bei den Weibchen verjüngt sich der Darmdurchmesser von 0,6 mm (Keimzonenbereich) auf 0,4 mm (Uterusbereich) wird leicht elliptisch und vom Uterus an die Seite gedrängt (Abb. 86; 89). Ebenso wird das Darmepithel zum Uterusbereich hin fortlaufend dünner. Bei den Männchen ist der Darmdurchmesser im Vergleich zum Weibchen kleiner (0,4 mm) und fast bis zum Endabschnitt gleich (Abb. 106; 114).

Die dicht gepackten Mikrovilli der Darmepithelzellen sind kürzer als bei anderen Nematoden und liegen extrazellulär der amorphen Glykokalyxschicht senkrecht auf. Sie zeigen eine regelmäßige Anordnung (Abb. 83). Der Markbereich der Mikrovilli steht mit dem Terminalnetz in Verbindung. Der Bereich des Terminalnetzes ist, abgesehen von einigen Zisternen des rauhen endoplasmatischen Retikulums, freien Ribosomen und zahlreichen Verdaungsvesikeln, weitgehend organellenfrei. Im apikalen Bereich des Terminalnetzes liegen zentral große Zellkerne (Abb. 82), Vesikel, Mitochondrien und rauhes endoplasmatisches Retiukulum. Überall sind Anschnitte des Basallabyrinths des glatten endoplasmatischen Retikulums sichtbar. Bei den vielen kleinen, im gesamten Cytoplasma verteilten Granula handelt sich wahrscheinlich um freie Ribosomen (Abb. 81).

Die Mikrovilli enthalten Aktinfilamente. Diese intrazellulären Filamente bilden eine netzartige Struktur aus und durchziehen die Mikrovilli bis zu ihren Spitzen. Sie sorgen für die Stabilität der Mikrovilli. Die Oberfläche der Mikrovilli scheint mit amorphem Material überzogen zu sein. Die Basalmembran der Darmepithelzellen ist glatt.

4.1.2.8 Geschlechtsorgane adulter Weibchen

A. cantonensis-Würmer sind getrenntgeschlechtlich. Die beiden Geschlechter können meist schon nach äußeren Kriterien unterschieden werden. Das weibliche Geschlechtssystem von adulten *A. cantonensis* ist in Form von zwei Ovarien vorhanden (didelphische und telogonische Form), die über je einem unmittelbar anschließenden Ovidukt und Uterus in die unpaare Vagina münden.

Der vordere Abschnitt des Ovars, der als Ort der Eibildung fungiert, ist durch einen zentralen Nährstrang, die sog. Rhachis, charakterisiert. Der nächste Abschnitt wird als Ovidukt bezeichnet, dann folgt der Uterus (Abb. 86-92). Durch seinen Aufbau ist der Ovidukt lichmtikroskopisch erkennbar. Im Ovidukt befinden sich immer noch die Oozyten im Stadium der Prophase I der Reifeteilung und wachsen stark. In der Oviduktwand liegen Zellkerne mit Nukleoli (Abb. 56).

Der vordere Abschnitt des Uterus ist sackartig angeschwollen und wird als Receptaculum seminis bezeichnet, er enthält kugelige Oozyten II. Ordnung und viele Spermien. Hier findet die Befruchtung der Eizellen (Polyoogamie und Karyogamie) statt (Abb. 88). Der Endabschnitt ist der eigentliche Uterus, wo sich die Sektrete für die Eischalenbildung befinden. Das Receptaculum seminis ist vom Uterus durch einen Schließmuskel abgetrennt. Der nächste Abschnitt ist die Vagina, die mit einer amorphen Kutikula ausgekleidet ist. Die Vagina steht mit dem Genitalporus in Verbindung und befindet sich medianventral im dritten Körperdrittel in der Nähe des Afters (Abb. 11).

TEM-Untersuchungen der Ovarwand zeigen, dass das Epithel von einer äußeren kompakten Basallamina und einer innen liegenden Basalmembran ausgekleidet ist. Die Basallamina der Ovarwand ist dicker und vielfach eingefaltet. Diese basalen Labyrinthe haben wahrscheinlich einen oberflächenvergrößernden Effekt, der die Stofftransportvorgänge beschleunigt. Unter der Basallamina liegt eine Schicht Ringmuskulatur auf (Abb. 95).

In der Epithelwand liegen viele Lakunen des glatten endoplasmatischen Retikulums, freie Ribosomen, Mitochondrien und einige elektronendichte Einschlüsse. Die Begrenzungsmembran des Ovarepithels zum Lumen besitzt keine Mikrovilli. Der erste Abschnitt des Ovars wird als Keimzone oder Vermehrungsphase bezeichnet. In diesem Bereich befinden sich viele kleine, elliptische und später kugelige Oogonien. Der nachfolgende Abschnitt wird Wachstumszone genannt; er enthält längliche primäre Oozyten, die rosettenförmig an die Rhachis angeheftet sind (Abb. 97) .

Die Uteruswand zeigt sich in den elektronenmikroskopischen Untersuchungen zweischichtig und ist von einer Basallamina umgeben. Die beiden Schichten sind jeweils von einer Zellmembran abgegrenzt (Abb. 104). Die obere Schicht enthält Zisternen des rauhen endoplasmatischen Retikulums, einige Golgi-Apparate und freie Ribosomen. Die Basalschicht des Uterusepithels ist durch einen Mikrovillisaum vom Lumen abgegrenzt. Im Epithel dieser Schicht erkennbar sind elektronendichte Einschlüsse, rauhes endoplasmatisches Reticulum, Mitochondrien, Golgiapparate, Zellkerne mit Nukleolus, freie Ribosomen und Proteinvesikel (Vitellogenine), die für die Eischalenbildung erforderlich sind und durch Pinozytose aufgenomen werden (Abb. 99).

Die Vagina erscheint dickwandig und muskulös und ist mit einer dünnen Basallamina ausgekleidet (Abb. 105). Das Vaginaepithel schließt einige Organellen ein: Mitochondrien, Zisternen des rauhen endoplasmatischen Retikulums, freie Ribosomen, Vesikel und Zellkerne. Das Lumen der Vagina ist von einer amorphen Kutikula ausgekleidet. Die dickwandige Vagina stülpt sich dorsalwärts in Form von sechs Muskellappen in die Vagina-Uterina ein. Diese Lappen dienen wahrscheinlich als Schließmuskulatur der Vagina.

4.1.2.9 Oogenese

Während der Oogenese werden spezielle Funktionsstrukturen angelegt und neben Dottersubstanzen eine Vielzahl verschiedener Verbindungen gespeichert. In den weiblichen keimzellbildenden Bereichen (Ovarien) entstehen aus Urgeschlechtszellen durch Mitosen diploide, unregelmäßig geformte Oogonien. Diese haben einen Länge von 4,8 µm und einen Durchmesser von 3,3 µm, einen großen Kern mit doppelter Kernmembran und Nukleolus. Die Zellmembranen sind sehr dünn, das Cytoplasma enthält Mitochondrien, freie Ribosomen und rauhes endoplasmatisches Retikulum. In Form und Struktur sind Oogonien und Spermatogonien ähnlich (Abb. 93; 96).

Die Oogonien durchlaufen eine mitotische Vermehrungsphase, ehe sie als Oozyten I. Ordnung mit einem diploiden Chromosomensatz in die Meiose und eigentliche Eibildungsphase eintreten (Abb. 97). Im Gegensatz zur Spermatogenese werden die Reifeteilungen nun nicht rasch hintereneinander vollzogen, vielmehr bleiben die Oozyten bis zur Ovulationsreife im Abschnitt der Prophase der I. Reifeteilung und machen unter Einlagerung von Reservestoffen ein Größenwachstum durch (Wachstumsphase). Die kugeligen Oogonien werden später in der Wachstumzone zu länglichen Zellen von 6,6 µm Länge und 2,2 µm Breite. Sie besitzen einen großen Zellkern mit dem elektronendichten

Nukleolus in der Mitte und sind zum Zentrum des Ovarlumens hin an der Rhachis angeordnet. Zwischen den Oozyten sind Zellausläufer der Rhachis zu sehen, dort befinden sich viele Mitochondrien, Vesikel und elektronendichte Einschlüsse (Abb. 98). Die primären Oozyten heben sich von der Ovarwand ab und dadurch enstehen enge Hohlräume zwischen ihnen. Im Cytoplasma befinden sich Mitochondrien, Vesikel, freie Ribosomen, rauhes endoplasmatisches Retikulum und elektronendichte Einschlüsse. Die elektronendichten Einschlüsse lagern sich im Zentrum, die elektronenlichten Granula am Rand der primären Oozyte. Danach entwickeln sich die Oozyten I. Ordung durch eine meiotische Teilung zur Oozyte II. Ordnung mit haploidem Chromosomensatz. Die Entwicklung schließt weitere Veränderungenen ein, z.B. bekommen die Ränder unregelmäßige Ausstülpungen, die abgelösten elektronendichten Einschlüsse steigen in ihrer Anzahl.

Die sekundären Oozyten verlassen das Ovarlumen und erreichen den Ovidukt; sie bleiben dort einige Zeit für das weitere Wachstum. Sie haben eine ovale Form und werden etwas größer als vorher (Länge 11 µm und Breite 5,1 µm). Die Organellen, die im Cytoplasma der primären Oozyte vorhanden waren, sind verschwunden. In ihrem Cytoplasma befinden sich nun elektronendichte Einschlüsse und einige Lipidkörper; der vorher ovale Kern zeigt sich jetzt kugelig und klein.

Für die Befruchtung gelangen die sekundären Oocyten in das Receptaculum seminis, das nach der Kopulation mit Spermien gefüllt ist. Hier wird die zweite meiotische Teilung der sekundären Oozyten durchgeführt, die aber erst nach dem Eindringen der Samenzelle stattfindet (Abb. 100). Zunächst verschmelzen die Zellmembranenen von Oocyte und Spermium (Plasmogamie), dann wird der ganze Inhalt des Spermiums in der Vorstufe der Eizelle freigesetzt (Abb. 103). Vor der Befruchtung ist keine Veränderung an der Membranoberfläche der Eizelle zu sehen. Dann kommt es zur Reifeteilung und somit zur Ausbildung der fertilen Eizellen. Danach findet die eigentliche Befruchtung (Kernverschmelzung = Karyogamie) statt. Dicht unter der Befruchtungsmembran lagert sich die abgeschiedene Schalensubstanz an. Die Eischale wird durch vitellogene Proteine ausgehärtet (Sklerotisierung) (Abb. 99). Die Eizellen werden kurz vor der Befruchtung erneut umgebaut. Die elektronenlichten Granula werden exocytiert und entlassen ihren Inhalt ins Lumen des Uterus. Die homogenen, elektronendichten Einschlüsse werden ins Innere der Zelle verlagert. Wichtig im Zusammenhang mit dem Befruchtungsvorgang ist die Ausbildung von Vesikeln, die als Cortikalgranula in die besonders ausgeprägte Schicht des Rindenplasmas eingelagert werden (Abb. 101). Nach der Befruchtung erreichen die Oozyten bzw. Eizellen den Uterusabschnitt für die weitere Umstrukturierung (Abb. 89).

4.1.2.10 Embryogenese

Nach der Befruchtung des Eies sind einige Veränderungen erkennbar: zuerst an der Eihülle und dann in Inneren des Eies. Nach Berichten von Weinstein (1969) embryoniert das befruchtete Ei erst in den Lungenalveolen des Wirtes innerhalb von sechs Tagen zur Larve 1 (L1). Alicata und Jindrak (1970) behaupteten, daß die Eier sich bis zur ersten Larve im Uterus entwickeln. In der vorliegenden Untersuchung wurde festgestellt, dass die Embryonierung nur bis zum Zweizellkernstadium im Uterus stattfindet. Diese Initialembryonen werden mit dem Blutstrom in die Alveolen gebracht, wo die weitere Embryonierung erfolgt (Abb. 136).

Die Initialembryonen besitzen zwei dicke, kugelige Kerne mit Nukleoli. Der Cytoplasmasaum ist breit, der Kerninhalt wirkt zunächst homogen bis feingranuliert. An der inneren Oberfläche lagern sich viele Granula in der Nähe der sehr dünnen Zellmembran ab (Abb. 137). Sie stellen wahrscheinlich das Material für das weitere Membranwachstum bereit. Im inneren Bereich des Embryos ist eine starke Zellteilung zu beobachten.

Die Membran, die den vielzelligen Embryo umhüllt, wird kurz danach nach außen abgehoben und an ihrer Stelle entsteht eine neue Hülle. Damit beginnt der Bildung der Kutikula (Abb. 139-140). Die dünne Embryoschicht wird später, nach Ausbildung der Larve, wieder aufgelöst.

Parallel zum Bildungsvorgang der Kutikula verläuft im inneren Bereich die Gastrulation. Die Zellkerne sind größer geworden und befinden sich in aktiver Teilungsphase (Abb. 138). Die Entwicklung der Larve 1 ist im Gang. Die elektronenlichten Granula, die sich nach der Befruchtung in der Peripherie der Zelle befanden, sind größtenteils verschwunden. Die homogenen, elektronendichten Granula, die sich im inneren Bereich gesammelt hatten, sind dispers verstreut und verschmolzen. Einige Lipidvakuolen sind vorhanden. Die Zellen organisieren sich für die weitere Organentwicklung (Abb. 139-140).

Am Rand des Embryos entstehen Muskelfasern, die den somatischen Teil der Muskelzellen darstellen. Die entsprechenden Median- bzw. Lateralleisten enthalten Vesikel und freie Ribosomen. In der Mitte organisieren sich Zellen mit auffälligen Zellkernen für die Ausbildung des Verdauungstrakts (Abb. 140). Damit ist die Form und die Entstehung der Larve 1 bereits vorbereitet (Abb. 141).

4.1.2.11 Geschlechtsorgane adulter Männchen und Spermiogenese

Das männliche Geschlechtssystem ist monorchisch und telogonisch angelegt. Das Genitalsystem besteht aus einem einzigen Schlauch, der in drei Abschnitte unterteilt werden kann, Hoden, Samenblase und Vas deferens, die mit den verschiedenen Enwicklungsstadien der Spermien angefüllt sind. Die reifen Spermien haben einen Durchmesser von 1,9 µm, sind geißellos, ohne Kernmembran, aber mit Nucleolus. Sie haben eine amöboide Form und bewegen sich mit Hilfe kontraktiler Mikrofilamente. Das Wandepithel des Hodens ist nach den elektronenmikroskopischen Untersuchungen zellulär aufgebaut und von einer Ringmuskulaturschicht umgeben, die durch eine Basallamina von der Leibeshöhle getrennt ist. Im Cytoplasma befinden sich Mitochondrien, Vesikel, freie Ribosomen, Lakunen des glatten endoplasmatischen Retikulums sowie elektronendichte Einschlüsse (Abb. 119; 125).

Die Wand der Samenblase ist deutlich muskulös und dicker als die Wand der Hodens. In Richtung des Lumens enthält sie feine längliche Mikrovilli. Die Epithelwand enthält Zellkerne mit Nukleolus, Mitochondrien, freie Ribosomen, elektronendichte Einschlüsse und Zisternen von rauhem endoplasmatischem Retikulum. Eine Ringmuskulatur umschließt die Wand der Samenblase mit einer darüber liegenden Basallamina (Abb. 128).

Die Spermiogenese findet in den entsprechenden Abschnitten des Hodenschlauches statt. Im Hodengewebe entstehen aus sich mitotisch teilenden Urgeschlechszellen Spermatogonien, die sich wiederum mitotisch vermehren (Vermehrungsphase). Die Spermatogonien haben eine längliche und später eine kugelige Form mit einem Durchmesser von 4,3 µm und einen diploiden Chromosomensatz. Sie besitzen einen großen Zellkern mit Nukleolus. Außerdem enthalten sie in ihrem Cytoplasma Mitochondrien, freie Ribosomen, Vesikel und rauhes endoplasmatisches Retikulum.

Die diploiden Spermatogonien verlassen schließlich den Mitosenzyklus und treten in die Phase der Reduktionsteilungen ein (Meiose I.), wobei sie in die noch diploiden Spermatocyten I. Ordnung überführt werden (Abb. 120). Die Spermatocyten I. Ordnung haben eine Durchmesser von 4,7 µm. Die Zellkerne nehmen eine kugelige Form an, danach lösen sich zuerst der Nukleolus und dann später die Kernmembran auf. Das Cytoplasma der primären Spermatocyten enthält Mitochondrien, membranöse Organellen und freie Ribosomen. Die nachfolgende 1. meiotische Teilung wird häufig als Reduktionsteilung bezeichnet. Sie bringt zwei haploide Spermatocyten II. Ordnung hervor.

Die sekundären Spermatocyten besitzen keine Kernhülle, das granulierte Chromatin häuft sich in der Mitte des Cytoplasmas an. Sie messen 5,5 µm im Durchmesser (Abb. 122-

123). Die Anzahl der membranösen Organellen nimmt zu. Zusammen mit den Mitochondrien ordnen sie sich in der Peripherie der Zelle an. Im Cytoplasma lassen sich einige Mikrofilamente erkennen. Die sekundären Spermatocyten erscheinen blattartig verlängert und die Mikrofilamente erstrecken sich längs durch die ganze Zelle hindurch. Aus den sekundären Spermatocyten entstehen nach der II. Reifungsteilung ohne vorherige Chromosomenverdoppelung vier gleichwertige, haploide Spermatiden mit Cytophoren (Abb. 124). Sie sind 11 µm lang und 8,1 µm breit. Die Cytophore besitzen Stachelvesikel (coated vesicles), Dictyosomen und freie Ribosomen. Gegenüber der cytophoren Brücke befindet sich der randständige Nukleolus. Das Cytoplasma der Spermatiden enthält Mitochondrien, die in der Nähe des Nukleolus lokalisiert sind. Zwischen Nukleolus und Cytophorbrücke befinden sich Bündel von Mikrofilamenten und am Rand der Spermatiden liegen membranöse Organellen.

Die jungen Spermatiden besitzen eine kugelige Form mit einem Nukleolus in der Mitte (Abb. 126). Die Cytophoren sind aufgelöst, die Organellen sind im Cytoplasma komplett vorhanden; die membranösen Organellen enthalten kleinere Vesikel und liegen an der Peripherie der jungen Spermatiden. Die Mitochondrien liegen nahe des Nukleolus, dazwischen befinden sich Mikrofilamente. Die Ausdifferenzierung der Spermatiden zu funktionsfähigen Spermien (6,7 µm Durchmesser) erfolgt während der Spermiogenese. Während der Umwandlung von jungen Spermatiden in reife Spermien sind die Mikrofilamente im Cytoplasma nur schwer erkennbar, die membranösen Organellen werden größer und reicher an Zisternen. Es können exocytoseähnliche Vorgänge beobachtet werden (Abb. 128). Die voll ausgebildeten Spermien ändern nochmals ihre Form und ihre Struktur, nachdem sie den weiblichen Genitaltrakt erreicht haben. Die Organellen und der Nukleolus wandern an einen Pol. Die Spermien bilden Pseudopodien aus und nehmen eine amöboide Form an (Abb. 129). Die membranösen Organellen häufen sich in der Nähe der Plasmamembran. Es entsteht ein Porus, durch den der Inhalt der Vesikel in das Uteruslumen abgegeben wird. Im reifen Spermium sind außer membranösen Organellen auch Mitochondrien, viele freie Ribosomen und Mikrofilamente erkennbar. Dies bedeutet, dass in diesem Zustand die Spermien befruchtungsfähig sind.

4.2 Morphologie der Larvalstadien von *A. cantonensis*

4.2.1 Rasterelektronenmikroskopische Befunde

Die Larven haben eine zylindrische Form. Der Mund öffnet sich in Form eines „Y". Auf dem Kopf befinden sich 6 sensorische Papillen, verteilt in zwei Reihen, und ein paar Amphidenporen gegenüber der äußeren Seite der seitlichen Papillen (Ding et al. 1984). Die Kutikula der Larven ist fein geringelt und an den lateralen Seiten der Körper befinden sich die Longitudinalalae (Abb. 26;30). Bei der Larve 2 sind sie unsichtbar, weil die Kutikula der Larve 1 die Larve 2 noch umhüllt (Abb. 28). Die seitlichen Alae sind bei der Larve 3 dicker als bei der Larve 1 (Abb. 29). Die Larven 1, 2 und 3 sind gleichförmig und von annähernd gleicher Größe. Die Larve 4 ist im Vergleich mit anderen Larvalstadien länger und im Gegensatz zu den Beobachtungen von Lian-Yin et al. (1984) ist die Kutikula-Ringelung gut erkennbar (Abb. 32;33).

4.2.2 Licht- und elektronenmikroskopische Befunde

Die Larven schlüpfen noch in der Lunge aus und werden 45 Tage nach der Infektion in der Fäzes als Larven 1 angetroffen. Die Larvalformen umfassen die Entwicklungsstadien vom ersten Larvalstadium (L1) bis zum präadulten Wurm. Das zweite (L2) und das dritte Larvalstadium (L3) entwickeln sich im Zwischenwirt (Schnecke), das erste (L1) und das vierte Larvalstadium (L4) und die präadulten Würmer im Endwirt (Ratte). Alle Larven besitzen bereits Mund, Oesophagus, Darm mit After.

Larve 1

Die Larve 1 wurde in der Lunge und in den Fäzes der Ratten gefunden. Sie ist etwa 0,24-0,26 mm lang und 0,01 mm dick. Der Oesophagus ist fadenförmig und erstreckt sich etwa über die halbe Länge des Körpers der Larve. Das Darmlumen ist frei von Nahrungspartikeln. Der Schwanz ist 0,02-0,03 mm lang und besitzt eine auffallende Kerbe an der dorsalen Oberfläche. Die Larve 1 wächst im Zwischenwirt (Schnecke) nur wenig. Während der ersten Tage in der Schnecke wird der Darmtrakt deutlich dunkel aufgrund der Aufnahme von Nahrungspartikeln (Abb. 13). Am 7. bis 8. Tag häutet sich die Larve 1 zur Larve 2.

Larve 2

Die Larve 2 bleibt von der Kutikula der Larve 1 umhüllt (Abb. 20). In diesem Stadium wächst die Larve sehr wenig. Ihre Länge beträgt etwa 0,43-0,46 mm und ihr Durchmesser 0,04 mm. Der Oesophagus umfasst ein Drittel der Körperlänge. Der Darm erscheint dunkler als bei der Larve 1. Die Schwanz ist 0,05 mm lang und läuft spitz zu (Abb. 14;15). Nach etwa 4-5 Tagen häutet sich die Larve 2 zur Larve 3.

Larve 3

Die Larve 3 bleibt von der Kutikula der Larve 2 umhüllt (Abb. 21), sie ist etwa 0,45-0,50 mm lang und 0,026 mm dick. Im Mundbereich besitzt die Larve 3 zwei gut entwickelte kutikularisierte Zähne (Abb. 18). Der Oesophagus weist eine leichte Dilatation vor dem Nervenring auf (Abb. 17). Das Lumen des Darmtraktes erscheint hell, Nahrungspartikel sind lichtmikroskopisch nicht zu erkennen. Der Schwanzbereich ist kegelförmig gestaltet und mäßig gekrümmt (Abb. 16). Sobald die Larve 3 aus der Schnecken präpariert wird, wirft sie die Kutikula der Larve 2 ab. Nachdem die Larve 3 von einem Säugetier-Wirt ingestiert wurde und das ZNS erreicht, wächst sie in geringem Maße und häutet sich am fünften Tag zur Larve 4 (L 4).

Transmissionselektronenmikroskopische Befunde zeigen, daß die Larven eine mehrschichtige Kutikula haben; sie weist drei Unterschichten auf. Der dünnen Epikutikula folgt die geringelte Unterschicht der Exokutikula. Die äußere Exokutikula ist dünn, aber deutlich erkennbar. Die darunter liegende Mesokutikula erscheint amorph-fibrillär, die Endokutikula wirkt lamellar (Abb. 35).

Die Hypodermis der Larven 1 ist sehr dünn; dort sammeln sich Kanäle, die wahrscheinlich zu den Hauptkanälen der Lateralexkretionkanäle ausleiten. Zwischen diesen Kanälen liegen viele Ribosomen (Abb. 37). Der fibrilläre Teil der Muskelzellen ist als breite Schicht ausgebildet. Im plasmatischen Bereich befinden sich Zellkerne in Teilung. Das Plasma jeder Zelle enthält außerdem Mitochondrien, einige multivesikuläre Körper, Vesikel und Ribosomen (Abb. 34).

Die Kutikula der Larve 2 ist im Vergleich zur Larve 1 stark gefaltet (Abb.39). Im plasmatischen Teil der Larve 2 sind im Vergleich zur Larve 1 sehr viele multivesikuläre Körper vorhanden. Viele der Zellkerne befinden sich in Teilung. Das hochprismatische Darmepithel enthält viele Lipidvesikel (Abb. 36). Die Larve 2 besitzt kurze und breite Mikrovilli. Der Darminhalt besteht aus angedautem Zellmaterial der Schnecke (Abb. 38).

Die Kutikula der Larve 3 ist dicker als bei der Larve 1 und der Larve 2 und glatter als bei der Larve 2 (Abb. 49). Die Hypodermisleiste ist gegenüber der Larve 1 und der Larve 2 breiter geworden, und die Muskulatur ist gut entwickelt (Abb. 41). Der Oesophagus zeigt bei allen Larvalstadien eine dreieckige Form wie bei der Larve 3 und ist von einer dünnen Kutikula ausgekleidet. In den Lateralleisten sind die Vorstufen der Exkretionsporen erkennbar (Abb. 40). Im plasmatischen Teil der Larve des dritten Entwicklungsstadiums befinden sich einigen Zellkerne in Teilung, dazu einige Lipidkörper und im Vergleich zur Larve 1 weniger multivesikuläre Körper (Abb. 44).

Bei der Larve 4 lassen sich alle vier Hypodermisleisten gut erkennen. In den Lateralleisten sind die Zellkerne enthalten (Abb. 54). Im Darmepithel sind viele Lipidvesikel vorhanden wie auch elektronendichte Einschlüsse und Zellkerne (Abb. 46). Der Darminhalt besteht aus angedautem Zellmaterial des Gehirns der Rattes (Abb. 47;48). Die Ovarien mit den Keimzellen befinden sich in der Entwicklung (Abb. 50).

Der Darminhalt von präadulten Würmern enthält Reste von Blutzellen (Abb. 49). In den Lateralleisten werden die Exkretionsporen und Zellkerne erkennbar. Die Muskulatur ist als dicke Lage entwickelt. Die schmalen dorsalen und ventralen Hypodermisleisten bilden sechs längsverlaufende Leisten aus. Zwei davon enthalten die Nervenzellen (Abb. 55). Bei den präadulten Weibchen sind die Ovarien, Keimzellen und frühe Oozyten, bei den präadulten Männchen ist der Hodenschlauch mit den entsprechenden Zellen vorhanden (Abb. 51-53).

4.3 Morphologie der adulten Weibchen und Männchen von *Trichuris muris*

4.3.1 Rasterelektronenmikroskopische Befunde

Das Vorderende der adulten Weibchen von *T. muris* ist klein und zeigt eine kleine Mundöffnung (Abb. 145). Entlang des Vorderendes der ventralen Oberfläche liegen in zwei parallelen Reihen trichterförmige Papillen. Dazwischen liegen Poren, welche die Öffnungen der Kolumnalzellen (Bacillary Cells) darstellen (Abb. 146).

Die Oberfläche der Kutikula von adulten Würmer ist glatt, aber fein quergeringelt. Die Ringe verlaufen im gesamten Bereich in gleichen Abständen (Abb. 147). Seitliche Alae sind nicht vorhanden, an ihrer Stelle haben sich furchenartige Laterallinien ausgebildet (Abb. 146).

Die Geschlechtsöffnung des Weibchens liegt ventral in der Mitte des Wurms auf der Höhe des Überganges zwischen Oesophagus und Darm. Sie ist umgeben von drei Genitallippen (Abb. 150). Der After, der warscheinlich nicht als Auscheidungsorgan genutzt wird, liegt kurz vor der Spitze des Hinterendes (Abb. 149). Bei den Männchen mündet das

Rektum gemeinsam mit dem unpaaren Hoden in der Kloake. Das kurze Hinterende mit dem unpaaren Spikulum, das von der Spikulumscheide umgeben ist, ist nach innen eingerollt (Abb. 143).

4.3.2 Licht-und transmissionselektronenmikroskopische Befunde

4.3.2.1 Totalpräparate

T. muris lebt als adulter Wurm im Caecum der Maus. Das etwa 26-30 mm lange Männchen und das 32-38 mm lange Weibchen weisen ein peitschenartiges, fadenförmig verdünntes Vorderende auf, mit einer wesentlich dickeren hinteren Körperhälfte, die die Intestinal- und Genitalorgane enthält, die bei männlichen Adulten spiralförmig verflochten sind. Die Würmer zeigen keinen deutlichen Sexualdimorphismus (Abb. 142-144). Das Weibchen ist hier nur wenig dicker als das Männchen und hat im Hinterbereich einen Durchmesser von 67 µm. Der Durchmesser des Männchens beträgt 48 µm und das peitschenartigeVorderende mißt etwa 32 µm im Durchmesser.

Der kontraktile Teil der Muskulatur ist gut ausgebildet, seine Breite beträgt 4,6 µm. Die Muskelzellen liegen lückenlos nebeneinander. Die Muskelzellausläufer, die den plasmatischen Teil der Muskulatur ausmachen, haben eine Breite von 3,5 µm. Sie besitzen Ausläufer zu den Nervensträngen hin (Abb. 157).

4.3.2.2 Kutikula

Im elektronmikroskopischen Bild erscheint die Epikutikula sehr dünn und glatt; sie liegt der Wurmoberfläche auf (Abb. 182). Die Kutikula ist dünn; ihre Breite beträgt 3,4 µm. Die drei Lagen der Kutikula (basale, mediane und kortikale Schicht) lassen sich bei starker Vergrößerung in vier Schichten unterteilen (Abb. 178).

Die äußere Schicht 1 ist amorph, elektrondicht feingranuliert und enthält wenige Kollagenfibrillen. Zusammen mit der Epikutikulaschicht bildet sie die wellenförmige Wurmoberfläche und bildet Widerhaken aus. Die Matrix von Schicht 2 erscheint hell, ist amorph und homogen ausgebaut; darin befinden sich einige faserige Strukturen. Schicht 3 weist Fibrillensstruktur auf, wobei die Striationen schräg zur Schicht 2 und zur basalen Schicht liegen. Schicht 4 ist die innerste Schicht, die den Kutikulaabschluß zur Hypodermis hin bildet. Sie ist die dickste Schicht und enthält dunkle Fibrillenbündel, die in der hellen Matrix verstreut liegen. Die Fibrillenbündel zeigen sich aber nur bei starker Vergrößerung. Von der Hypodermis ist diese Schicht durch die Hypodermismembran getrennt.

4.3.2.3 Hypodermis und Hypodermisstränge mit Nervensystem

Die darunter liegende Hypodermis mit den beiden zwischen den Muskelzellen verlaufenden Hypodermisnervensträngen besitzt eine Breite von 1,2 µm. In den elektronenmikroskopischen Aufnahmen bildet sich die Hypodermis zwischen der Basalschicht der Kutikula und der Muskulatur als ein dünner dunkler Streifen aus, der zellulär aufgebaut ist. Die Zellabgrenzungen sind jedoch nicht klar zu erkennen. Die Hypodermis bildet vier durch den Körper verlaufende Leisten: eine ventrale, eine dorsale und zwei nur schwach entwickelte, schmale laterale Leisten. Im Cytoplasma der Hypodernis befinden sich feine Strukturen, wie freie Ribosomen, Zisternen des rauhen endoplasmatischen Retikulums und helle Mitochondrien. Als Besonderheiten dieser Hypodermis sind vor allem große Anzahlen von verbreiterten Zisternen des rauhen endoplasmatischen Retikulums und von elektronenlichten Vakuolen zu nennen. (Abb. 179).

Im Bereich des Vorderendes liegt ventral (entlang der Hypodermisleiste) ein Band von besonderen Kolumellarzellen, die im Englischen „bacillary cells“ genannt werden (Abb. 183; 184). Dabei handelt sich um Zellen, die über einen Porus mit der Außenwelt in Verbindung stehen. Jede Zelle bestehen aus drei Bereichen. Von außen nach innen kann man einen Mikrofibrillenbereich, einen Bereich der Lamellen und einen cytoplasmatischen Bereich unterscheiden, der angefüllt ist mit Vesikeln, rauhem endoplasmatischem Retikulum, freien Ribosomen und vielen Mitochondrien, die sich im Basalteil häufen. Die Kolumnalzellen liegen stets neben den im REM sichtbaren trichterförmigen Strukturen (Abb. 145). Die TEM-Untersuchungen weisen diese Gebilde als Drüsenzellen aus (Abb. 186).

In jeder der dorsalen bzw. ventralen Hypodermisleisten verläuft ein Nervenstrang, mit dem die Muskelausläufer verbunden sind (Abb. 181). Das Nervensystem ist relativ einheitlich aufgebaut. Es existiert ein einfaches ZNS, das aus mehreren apikalen Ganglien sowie Nervenzellen und -fasern besteht. Im ventralen Markstrang liegen die Ausläufer von Interneuronen und einige Nervenzellen.

4.3.2.4 Kontraktile und plasmatische Teile der Muskulatur

Vier Muskelfelder, die von zwei kurzen Lateral- und zwei langen Medianleisten (ventrale und dorsale) unterbrochen sind, bilden die Muskulatur des Wurms. Die beiden Medianleisten sind gut entwickelt und ragen in die Leibeshöhle hinein. In jedem Muskelfeld befinden sich mehrere Muskelzellen vom Polymeartyp (Abb.187). Die Muskelfasern sind von dem Sarkolem umhüllt, das unter der umgebenden Basallamina liegt. Die Hauptmasse der

Muskelfasern wird von den Myofibrillen gebildet, die wiederum aus den Myofilamenten Aktin und Myosin bestehen. An den Schnittflächen der Myofibrillen erscheinen sie punktförmig. Die regelmäßige Anordnung der Aktin- und Myosinfilamente wird auch am Querschnitt einer Myofibrille deutlich: die dicken Myosinfilamente bilden jeweils die Eckpunkte eines regelmäßigen Sechsecks (Kreise, Abb. 188). Bereiche der Hypodermis ragen in den kontraktilen Teil der Muskelzellen hinein. In den Muskelzellen sind Glykogenansammlungen zu sehen.

Die Basalmembran der Hypodermis ragt in den kontraktilen Teil der Muskulatur in Form von breiten Septen hinein, die die Muskelpakete gegeneinander und gegenüber dem Pseudocoel abgrenzen. In diesen Taschen liegen die Sarkomere, die unmittelbar über der Hypodermis senkrecht zu ihr stehen. Diese Sarkomere bilden in ihren Gesamtheit flache und breite Muskelzellen. Die Z-Zonen erscheinen im TEM als elektronendichte Strukturen.
An den kontraktilen Teil schließt sich der plasmatische Anteil der Muskelzellen an (Abb. 189). Der plasmatische Teil enthält in der Regel einen großen Zellkern mit Nukleolus. Der Kern befindet sich gewöhnlich entweder in der Mitte des plasmatischen Teils oder unmittelbar im Übergangsbereich zwischen den beiden Teilen. In der Nähe der Septen liegen große, helle ellipsoide Mitochondrien und der ganze Bereich des plasmatisches Teils bis zur Leibeshöhle hin ist angefüllt mit Glykogenpartikeln. Die Muskelzellen senden ihre Plasmaausläufer zu den Axonen der Nerven in den Medianleisten.

4.3.2.5 Verdauungssystem

Das Verdauungssystem der adulten Würmer von *T. muris* setzt sich aus einer kleinen Mundöffnung, einem langen Oesophagus, Mitteldarm, Rektum und After zusammen, der sich beim Weibchen in der Nähe des zugespitzte Hinterendes befindet und beim Männchen gemeinsam mit dem Genitalapparat in der Kloake mündet.

T. muris besitzt einen ovalen, kleinlumigen Oesophagus, der in sog. Stichozyten eingebettet ist; diese drängen den Oesophagus an die dorso-ventrale Seite (Abb. 156). Der innere Hohlraum des Oesophagus ist so klein, daß es manchmal schwierig ist, ihn in den Querschnitten zu lokalisieren. Die Stichozyten besitzen eine Durchmesser von 0,7 mm, und können auch als Oesophagealdrüsen dienen. Diese großen Zellen füllen im Oesophagusabschnitt die ganze Leibeshöhle aus. Schon in den lichtmikroskopischen Aufnahmen wirken die Stichozyten granulär; der Zellkern und ein großer, elektronendichter Nukleolus sind in der Zellmitte sichtbar (Abb. 154).

In TEM-Untersuchungen ist die Zellmembran der Stichozyten sichtbar, im Cytoplasma sind außer dem Zellkern und dem Nukleolus auch die anderen üblichen Organellen vorhanden, wie etwa elektronendichte Einschlüsse, rauhes endoplasmatisches Retikulum, freie Ribosomen, Kanäle und Vesikel verschiedener Größe, die meistens in der Nähe des Oesophagus lokalisiert sind (Abb. 195).

Das Oesophaguslumen ist mit flüssig verdautem Material angefüllt. Der Oesophagus ist außen von einer Basallamina umgeben und dadurch von den Stichozyten abgegrenzt. Darunter liegt eine schwach ausgebildete Ringmuskulatur. Innen ist er von einer gewellten kutikulären Schicht ausgekleidet. In seinem Epithel befinden sich Mitochondrien, freie Ribosomen, rauhes endoplasmatisches Retikulum und Vesikel.

Der Darm mit seinem breiten Epithel besitzt einen Durchmesser von etwa 0,5 mm. Schon in den lichtmikroskopischen Aufnahmen erkennt man die breite Basallamina, die ihn außen umgibt. Das Darmepithel ist von Vesikeln durchsetzt. Der Darm ist umgeben von einer dicke Basallamina. Die Mikrovillischicht der Darmepithelzellen ist lichtmikroskopisch gut erkennbar (Abb. 1559. Im Gegensatz zum röhrenförmigen Darm von *A. cantonensis* zeigt der Darm hier ein mercedessternförmiges Lumen und ist frei von Nahrungspartikeln (Abb. 193). Der äußere Darmdurchmesser nimmt im hinteren Bereich ab und scheint blind in der Körperwand zu enden.

In TEM- Untersuchungen zeigt sich das Darmepithel aus radial langgestreckten Zellen aufgebaut und von einer breiten Basallamina umgeben (Abb 190, 191). In den Darmepithel-Zellen erkennbar sind Glykogenansammlungen, freie Ribosomen, Zisternen des rauhen endoplasmatischen Retikulums, multivesikuläre Körper, Vesikel, Lipidkörper und viele elektronenlichte Vesikel. Die dicht senkrecht zum Terminalnetz der Epithelzellen stehenden Mikrovillen sind dünn und lang. An ihrer Basis sind sie durch Darmsekret kompakt zusammengefasst.

4.3.2.6 Geschlechtsorgane des adulten Weibchens

Die Geschlechtsorgane des Weibchens (monodelphisch und hologonisch) folgen aufeinander in dieser Anordnung: Ovarien, Ovidukt, Receptaculum seminis und Uterus. Der Schlauch verläuft in einer Schleife durch den gesamten Körper und endet mit der Vulva. Deswegen trifft man im Querschnitt den Genitalschlauch immer zwei mal in zwei verschiedenen Bereichen.

Die Ovarwand ist dünn und frei von Zellkernen. Im Schlauchlumen des langen Ovars trifft man die Geschlechtszellen in verschiedenen Entwicklungsstadien an. Die nahe der Muskulatur liegenden stark gefärbten Zellen sind die Oogonien, dann folgen die primären Oozyten, danach die sekundären Oozyten. Im Ovidukt befinden sich die Oozyten I. Ordnung für die weitere Entwicklung.

Der geschwollene Uterusbereich, das Receptaculum seminis, hat einen Durchmesser von 0,5 mm; es ist gefüllt mit reifen Spermien und sekundären Oozyten. Der Uterus hat einen Durchmesser von 0,4 mm; er ist angefüllt mit befruchteten unembryonierten Eiern. Die dickwandige, muskulöse Vulva hat einen Durchmesser von 0,4 mm und ist innen von einer Kutikula ausgekleidet, die sich lappenformig weit in das Vulvalumen hinein erstreckt. Diese Lappen dienen wahrscheinlich dem Transport der Eier aus der Vulva nach außen (Abb. 208;209). Der Geschlechtsporus öffnet sich in der Mitte des Körpers an der Übergangszone des Oesophagus zum Darm und ist umgeben von drei Genitalpapillen.

Die elektronenmikroskopischen Aufnahmen zeigen, daß die Ovarwand synzytial aufgebaut und von einer dünnen Basallamina umgeben ist. Die Begrenzungsmembran der Ovarwand zum Lumen hin besitzt keine Mikrovilli. In der Mitte des Ovars wurde keine Rhachis festgestelt. Der Ovarschlauch ist angefüllt mit Geschlechtszellen in verschiedenen Entwicklungsphasen (Abb. 169). Zwischen den Oozyten befinden sich Mikrovilli.

4.3.2.7 Oogenese

Die Oogenese beginnt im Blindbereich des Ovars; dort entstehen aus undifferenzierten Keimzellen unregelmäßig geformte Oogonien (6 µm lang, 3 µm breit), die einen Kern mit Nukleolus besitzen. Die Oogonien befinden sich in aktiver mitotischer Vermehrung.

Die primären Oozyten haben eine längliche Form; ihre Länge beträgt 15 µm, ihre Breite 6 µm. Am Rand der primären Oocyte liegen kleine Mikrovilli an der Außenseite der Plasmamembran. In der Mitte der primären Oozyte liegt ein großer Zellkern mit dem Nukleolus (Abb. 201). In seinem Cytoplasma befinden sich freie Ribosomen, kugelige Mitochondrien und Vesikel. Die Fortsetzung der Entwicklung von primären Oozyten schließt weitere Veränderungen ein, z.B. bekommen die Ränder unregelmäßige Ausstülpungen. Ferner steigt die Anzahl der homogen elektronendichten und elektronenlichten Einschlüsse an. Im Cytoplasma wurden außerdem am Rande Zisternen des rauhen endoplasmatischen Retikulums festgestellt (Abb. 202). Warscheinlich findet hier hauptsächlich die Synthese der Proteine statt, die für den Aufbau der späteren Schichten der Eihülle gebraucht werden.

In der fortgeschrittenen Reifungsphase besitzen die sekundären Oozyten eine Länge von 50 µm und eine Breite von 23 µm. Die elektronendichten Einschlüsse sammeln sich in der Mitte der Oozyte, die elektronlichten Einschlüsse und die Lipidvesikel ordnen sich am Rand der Oozyte an; freie Ribosomen sind gleichmäßig über die Zelle verteilt. Es gibt zwei Typen von Lipidvesikeln, längliche und ovale (Abb. 206). Sie wurden in den primären Oocyten nicht festgestellt und haben sich daher wahrscheinlich später entwickelt. Später trennen sich die vorher zusammenhängenden sekundären Oozyten voneinander und betreten den Ovidukt, wo sie heranwachsen.

Die sekundären Oozyten verlassen den Ovidukt und sammeln sich im Receptakulum seminis, wo sich bereits die reifen Spermien befinden (Abb. 198). Hier findet die Befruchtung statt. Nach der Befruchtung verschwinden die Zisternen des rauhen endoplasmatischen Retikulums und die elektronlichten Granula, die vor der Befruchtung im Ei vorhanden waren. Das befruchtete unembryonierte Ei hat einen Querschnittsdurchmesser von 50 µm und ist von einer dreizehnschichtigen Eihülle umgeben (Abb. 207). Das unembryonierte Ei wird in den Fäzes der Maus gefunden (Abb. 205). Für die weitere Embryonierung brauchen die Eier feuchte Umgebung, Wärme und Sauerstoff. Durch die Wärme wird der Embryonierungsprozeß beschleunigt. Die oral applizierten embryonierten Eier schlüpfen im Verdaungstrakt der Maus, wo die Larven ihre weitere Entwicklung erfahren.

4.3.2.8 Geschlechtsorgane adulter Männchen und Spermiogenese

Das männliche hologonische Geschlechtssystem von *T. muris* besteht aus einem einzigen Schlauch, der von vorn nach hinten die Abschnitte Hodenschlauch, Samenblase und Vas deferens beinhaltet und spiralförmig eingerollt ist.

Die Hodenschlauchwand ist dünner und von einer dünnen Basallamina umgeben. Die Wand der Samenblase ist deutlich stärker als die Wand des Hodens. Eine Ringmuskulatur umschließt die Wand der Samenblase mit einer darüber liegenden Basallamina. Im Epithel befinden sich Ansammlungen von Glykogengranula, rauhem endoplasmatischem Retikulum, Proteinkristalle und freie Ribosomen. Nach innen zum Lumen hin ist ein Saum von kurzen Mikrovilli vorhanden (Abb. 192).

Die Spermiogenese findet im Hodenschlauch statt. Die undifferenzierten Zellen (Keimzellen) liegen an der Wand des Hodenschlauchs in direkter Verbindung mit ihm. Die Entwicklung der Spermatogonien bis zu den reifen Spermien verläuft vom Rand zur Mitte hin

(Abb. 200). Die Spermien werden von dort allmählich in die Samenblase verlagert (Abb. 201).

Am blinden Ende des Hodens liegen undifferenzierte Keimzellen, aus denen die Spermatogonien gebildet werden (8,3 µm läng, 5,4 µm breit). Während der Spermatogonien-Reifung werden die Zellen breit und länglich, die Mitochondrien werden ellipsoid und die Zellgrenzen werden deutlicher als vorher (Abb. 212). Danach verlassen sie schließlich als noch diploide Spermatozyten I. Ordnung den Mitosezyklus und treten in die Phase der Reduktionsteilungen ein (Meiose I). Sie sind oval, groß und besitzen einen dicken Zellkern, der von eine doppelten Kernmembran umhüllt ist und in der Mitte einen Nukleolus aufweist. Im Cytoplasma erkennbar sind dicke, helle Mitochondrien, rauhes endoplasmatisches Retikulum und freie Ribosomen.

Aus der Reduktionsteilung resultieren zwei haploide Spermatozyten II. Ordnung (Abb. 213). In der weiteren Entwicklung löst sich zunächst der Nukleolus auf, dann auch die Kernmembran. Aus den sekundären Spermatozyten enstehen nach der zweiten meiotischen Teilung ohne vorherige Chromosomenverdoppelung vier gleichwertige haploide Spermatiden mit Cytophoren (12 µm lang, 5 µm breit). Die Cytophoren sind frei von Vesikeln (Abb. 214). Das Cytoplasma der Spermatiden enthält helle Mitochondrien, die in der Nähe des Nukleolus lokalisiert sind. Der Nukleolus ist von einem elektronenlichten Ring umgeben. Eine größere Menge von Mikrofilamentbündeln hat sich im Apikalbereich der Spermatiden angesammelt. Membranöse Organellen lassen sich je nach Schnittebene erkennen; freie Ribosomen und Mitochondrien sind ebenfalls vorhanden. Die Spermatiden differenzieren sich zu reifen Spermien (5,1µm lang, 1,8 µm breit) aus.

Die reifen Spermien haben eine amöboide Gestalt ohne richtigen Zellkern (Abb. 215). Der elektronendichte Nukleolus liegt apikal und die übrigen Organellen sind im Cytoplasma verteilt.

4.4 Morphologie des Eies und der verschiedenen Larvalstadien

4.4.1 Rasterelektronenmikroskopische Befunde an Larven

Das Vorderende der Larve 1 ist verjüngt, während das Hinterende stumpf zuläuft (Abb. 167). Die Kutikula ist grob geringelt, die Querringe liegen parallel und nicht sehr dicht beieinander und besitzen Längsrillen (Abb. 168).

Das Vorderende der Larve 2 ist im Vergleich zur Larve 1 etwas mehr zugespitzt. Auf der „Kopfoberfläche“ der Larve 2 sind drei Reihen von je sechs relativ gut entwickelten sensorischen Papillen sichtbar (Abb. 170).

Die Larve 3 ist dicker, und die Kutikula-Oberfläche ist im Vergleich mit den ersten beiden Larvenstadien unverändert (Abb. 171). Seitlich erkennbar sind bei allen Larvalstadien die Alae. Die Larve 3 ist dicker, und die Kutikula-Oberfläche ist im Vergleich mit den ersten beiden Larvenstadien unverändert (Abb. 172).

Bei der weiteren Entwicklung bleibt die Ringelung erhalten, beim Übergang zu den präadulten Würmern verschwinden allerdings die Längsrillen. Bei dem jungen adulten Weibchen ist die Vulvaöffnung erkennbar, beim Männchen ist das unpaarige Spikulum mit Spikulumscheide gut entwickelt (Abb. 151;152).

4.4.2 Licht- und transmissionselektronenmikroskopische Befunde

Von jedem weiblichen Wurm werden ovipar jeden Tag mehrere tausend unembryonierte Eier abgelegt. Dabei nimmt die Eiproduktion pro Wurm mit zunehmender Befallstärke ab. Die ovalen 18,7 µm langen und 8,2 µm breiten Eier besitzen zwei typische pfropfartige Eipole, die dem Ei ein charakteristisches Aussehen verleihen. Vor allem die äußere Schicht der dreizehnschichtigen Eischale ist durch Gallenfarbstoffe gelbbraun bis dunkelbraun gefärbt (Abb. 158). Nach 63 Tagen ist innerhalb der Eischale bereits die Larve 1 zu erkennen (Abb. 159).

Nach der Infektion der Maus schlüpfen die Larven 1 innerhalb von 30-60 min. im Dünndarm aus den Eiern und sind nach vier Stunden in der Caecumepithel der Maus zu erkennen. Die Larven 1 sind noch nicht völlig entwickelt und besitzen eine Länge von etwa 0,4 mm. Das Innere der Larve erscheint in lichtmikroskopischen Aufnahmen granuliert, ist aber sonst wenig strukturiert. Der Oesophagus erstreckt sich über zwei Drittel der gesamten Körperlänge (Abb.160).

12-13 Tage nach der Infektion häutet sich die Larve 1 zum ersten Mal und wird zur Larve 2. Die Larve 2 von *T. muris* behält die Kutikula der Larve 1 nicht und hat eine Länge von etwa 0,9 mm (Abb. 163). Sie befindet sich auch im Caecumepithel. Die Organstrukturierung erscheint viel klarer, die Regionen des Oesophagus, des Darms und der Geschlechtsorgane sowie der Spikulumbereich sind gut unterscheidbar (Abb. 162).

Die Larven 2 vollziehen die dritte Häutung etwa 22-23 Tage nach der Infektion der Maus und werden zur Larve 3. Sie befinden sich ebenfalls im Caecumepithel der Maus. Sie

besitzt eine Länge von etwa 1,1 mm, und das Vorderende ist viel dünner. Die Entwicklung der inneren Organe ist weiter fortgeschritten. Im Vorderbereich gut zu beobachten sind die einzelnen hufeisenförmigen Stichozyten. In den Ovarien hat die Bildung von Geschlechtszellen (Abb. 165) begonnen. Etwa 27-28 Tage nach der Infektion sind die jungen adulten Würmer fertig entwickelt und ähneln der Form nach den adulten Würmern.

Nach den TEM-Untersuchungen besitzen die Larven eine mehrschichtig ausgebildete Kutikula. Muskulatur und Hypodermisleisten sind vorhanden (Abb. 173;174), die kontraktilen Elemente sichtbar. In den Larven 2 befinden sich die Stichozytenzellen in der Entwicklung. Im Cytoplasma der Zellen sind Vesikel, elektronendichte Einschlüsse, freie Ribosomen und raues endoplasmatisches Retikulum sichtbar.

5. Diskussion

Im Folgenden sollen die oben beschriebenen Resultate zu Morphologie, Histologie, Cytologie und Entwicklung der beiden Nematoden *A. canonensis* und *T. muris* vergleichend gegenübergestellt, Gemeinsamkeiten und Verschiedenheiten herausgearbeitet und im Zusammenhang mit Literaturergebnissen diskutiert werden.

Die beiden Arten sind systematisch weit voneinander entfernt, *A. cantonensis* gehört zur Klasse Secernetia, *T. muris* zur Klasse Adenophorea. Beide Nematoden sind Säugetierparasiten, *A. cantonensis* benutzt als Hauptwirt die Ratte, *T. muris* die Maus. Doch während im Entwicklungszyklus von *A. cantonensis* eine Schnecke als Zwischenwirt fungiert, findet bei *T. muris* nur ein Entwicklungsschritt, die Embryonierung des Eies, außerhalb eines Wirtes, die gesamte übrige Entwicklung aber monoxen innerhalb der Maus statt. *A. cantonensis* wandert während seiner Entwicklung mit dem Blutstrom durch verschiedene Organe des Wirtes (Darm, Kleinhirn, Lunge), während *T. muris* ausschließlich im Darm, vorwiegend im Caecum, der Maus lebt. *A. cantonensis* ernährt sich von Blut- und Nervenzellen des Endwirtes bzw. von Gewebezellen des Zwischenwirtes; alle diese Zellen sind im Darmtrakt nachzuweisen. Im Darm von *T. muris* sind überhaupt keine partikulären Nahrungsbestandteile nachzuweisen, was für eine andere Ernährungsweise spricht. Diese wird weiter unten noch ausführlicher zu diskutieren sein. Sexualdimorphismus ist bei *A. cantonensis* ausgeprägt. Das Männchen von *A. cantonensis* erreicht nur 23-28 mm in der Länge, während das Weibchen bis 28-35 mm lang ist. Das Männchen besitzt zwei Spikula. Der Geschlechtsdimorphismus bei *T. muris* ist relativ schwach ausgeprägt. Während die Weibchen zwischen 32-38 mm lang sind, haben die Männchen einen Länge von 26-30 mm. Die Männchen besitzen ein unpaariges Spikulum.

Als wichtige äußere Merkmale von *A. cantonensis* erkannten Alicata et al. (1970) die Form und Länge des Körpers und andere Eigenschaften, wie die Struktur der Kutikula-Oberfläche von Adulten und Larven in verschiedenen Entwicklungsstadien, bei den Larven auch die Form und Länge des Oesophagus und die Form des Schwanzes (zugespitzt oder stumpf). Nach Alicata ist bei *A. cantonensis* der Schwanz nur bei der Larve 2 spitz und nur bei der Larve 3 mäßig gekrümmt, und die Larve 1 soll eine auffallende Kerbe an der dorsalen Oberfläche besitzen. Die eigenen Untersuchungen zeigen, daß die Hinterenden aller Larven mäßig gekrümmt sind und spitz auslaufen; außerdem besitzt auch die Larve 3 eine Kerbe auf der Dorsalseite. (Bei der Larve 2 war dies nicht deutlich zu erkennen).

In Alicatas Untersuchungen wurde festgestellt, daß die Kutikula von adulten und präadulten Würmern sowie der Larve 4 glatt ist, bei den Larven in den anderen

Entwicklungsstadien soll es dagegen zarte Querringelungen geben. Xu et al. (1989) dagegen fanden in REM-Untersuchungen, daß die Kutikula von adulten Würmern quergeringelt ist und kurze longitudinale Rillen zwischen den Querringeln besitzt. In den eigenen Untersuchungen wurde gezeigt, daß die Kutikula der adulten und präadulten Würmer fein quergeringelt ist und keine Longitudinalrillen aufweist. Ebenso ist Larve 4 geringelt - im Gegensatz zu den Berichten von Lian-Yin et al. (1984), die in REM-Untersuchungen keine Querringelungen fanden. Die unterschiedlichen Resultate bedeuten, daß die Struktur der Kutikulaoberfläche offenbar kein geeignetes taxonomisches Merkmal ist, da es in dieser Hinsicht eine beträchtliche Variabilität zu geben scheint.

Beide Arbeitsgruppen sehen als weitere wichtige äußere Merkmale die Anzahl und die Anordnung von Kopfpapillen sowie das Aussehen der Mundhöhle von Adulten und Larven an. Xu et al. (1989) und Ding et al. (1990) finden auf dem Kopfbereich zwei parallele Reihen von sechs sensorischen Papillen (eine davon ist rudimentär) und ein Paar Amphidialporen an der Außenseite der inneren Lateralpapillenreihe. In den eigenen REM-Aufnahmen wurde dies bestätigt. Lian-Yin et al. (1984) finden in der Mundhöhle des adulten Wurms zwei seitliche dreieckige Zähne. Im Gegensatz dazu sind bei den hier untersuchten Individuen sowohl der präadulten als auch der adulten Würmer im buccalen Hohlraum nur ein Zahn und eine Schneidenplatte, die dem Zahn gegenüber liegt, sichtbar. Alicata (1963) beschrieb bei der Larve 3 zwei chitinöse Zähne. Die eigenen LM-Untersuchungen bestätigen das Vorhandensein von zwei gut entwickelten kutikularisierten Zähnen in diesem Larvenstadium.

Das Vorderende der adulten Würmer von *T. muris* ist spitz und zeigt eine nur sehr kleine Mundöffnung. Um die Mundöffnung herum befinden sich drei Lippen und eine Reihe von sensorischen Papillen. Entlang des Vorderendes der ventralen Oberfläche liegen in zwei parallelen Reihen trichterförmige Papillen. Dazwischen liegen Poren, welche die Öffnungen der Kolumnalzellen darstellen.

Die Oberfläche der Kutikula von adulten Würmer ist glatt, aber fein quergeringelt. Die Ringe verlaufen in allen Bereichen in gleichen Abständen. Seitliche Alae sind nicht vorhanden, an ihrer Stelle haben sich furchenartige Laterallinien ausgebildet.

Bei den Larven von *T. muris* wurden im Kopfbereich drei Reihen von sensorischen Papillen nachgewiesen, die Kutikulae sind grob quergeringelt, enthalten aber außerdem zwischen den Querringen noch Longitudinalrillen.

Die Larvalformen umfassen die Entwickungsstadien vom ersten Larvalstadium (L1) bis zum präadulten Wurm. Das erste (L1) und vierte Larvalstadium (L4) und der präadulte Wurm befinden sich in der Ratte (Endwirt), das zweite (L2) und das dritte Larvalstadium (L3)

im Schneckengewebe (Zwischenwirt). Im Verlauf der Entwicklung zum adulten Wurm häutet sich *A. cantonensis* vier Male. *T. muris* häutet sich drei Male. Rogers und Sommerville (1963) vermuten, daß der Häutungsprozeß der Nematoden dem der Insekten insofern entspricht, als beispielsweise neurosekretorische Zellen stimuliert werden und die Sekrete ihrerseits die Produktion von Häutungshormonen und -enzymen in den entsprechenden Drüsen aktivieren. Die kleinen Vesikel, die zwischen den Kutikulae während der Häutung von Larve 1 zu Larve 2 gefunden werden (Abb. 39), könnten solche enthalten.

Nach Alicata und Jindrak (1970) soll Larve 2 in der Hülle von Larve 1 und Larve 3 in der Hülle von Larve 2 bleiben. Die eigenen LM-Untersuchungen von gefärbten Schnecken-Gewebeschnitten und EM-Untersuchungen bestätigen, daß die Larve 2 von der Kutikula der Larve 1 und die Larve 3 von Kutikula der Larve 2 umhüllt ist. Bei den Häutungen ist die jeweils neu gebildete Kutikula sowohl bei den Secernentia als auch den Adenophorea stark gefaltet, was ein schnelles Wachstum ermöglichen würde (Bird 1977, Howells und Blainey 1983). Das gleiche wurde für *A. cantonensis* nachgewiesen, obwohl das Wachstum der aufeinander folgenden Larvenstadien nur geringfügig ist. Larven 2 und 3 von *T. muris* behalten die jeweils vorhergehende Kutikula nicht.

Die TM-Untersuchungen der Larven von *A. cantonensis* und *T. muris* zeigen eine mehrschichtig ausgebildete Kutikula; der außen aufliegenden Epikutikula folgen Cortex- und Basalschicht. Bei Larven von *Ascaris suum* ist zwischen Cortex- und Basalzone noch eine Medianzone vorhanden (Bird und Bird, 1991), die bei *A. cantonensis*- und *T. muris*–Larven offenbar fehlt oder mit der Cortexzone verschmolzen ist. Ähnliches wurde bereits früher bei der Larve 1 von *Trichostrongylus colubriformis* festgestellt (Wharton und Bone, 1988).

Die Kutikula, die Hypodermis und die somatische Muskulatur des adulten Wurms sind wichtige Merkmale für die Differenzierung der Spezies (Muller 1979; Bain 1981). Eine einschichtige lamellare Epikutikula fand Wright (1967) beim adulten Wurm von *Capilaria hepatica* (Klasse Adenophora). Eine solche wurde auch bei *Trichuris muris* gefunden. Hier bildet die Epicuticula mit der Cortexschicht durch Einfaltung Grate, die vielleicht bei der Fortbewegung des Wurms von Bedeutung sind. Eine mehrschichtige und aufgefaltete Epikutikula wurde bei *Onchocerca volvolus* (Spirurida-Filaroidea) gefunden. Sie ist ebenfalls lamellar, und diese Lamellen bilden Einstülpungen in der Oberfläche des Wurmes, unabhängig von den darunterliegenden Schichten (Franz und Buttner 1983). Die Epikutikula von *A. cantonensis* zeigt eine besondere Struktur, sie erscheint von vielen Vesikeln durchsetzt und bildet einen schützenden Oberflächenmantel („surface coat“) aus, möglicherweise eine

Glykokalyx. Ähnliche Strukturen wurden auch bei anderen Nematoden beschrieben (Wright, 1987). Inglis (1964), Lee (1966, 1977) und Johnson (1970) unterteilen die Kutikula der adulten Nematoden generell in basale, mediane und kortikale Schichten mit der darüber liegenden Epikutikula. Diese Einteilung konnte bei den beiden von mir untersuchten Arten nachvollzogen werden, doch bei *A. cantonensis* ist die Basalschicht weiter in drei Zonen, bei *T. muris* in zwei Zonen unterteilt. Durch diese Unterteilung besteht die Kutikula bei *A. cantonensis* aus fünf und bei *T. muris* aus vier Kutikulaschichten zusätzlich zur Epikutikula. Die Dicke der Kutikula beträgt 3,6 µm bei *A. cantonensis* und 3,4 µm bei *T. muris.*

Die Hypodermis von adultem *A. cantonensis* entspricht dem synzytialen Typ, der bei vielen sezernenten Nematoden vorkommt (Bird, 1971). Eine zelluläre Hypodermis existiert noch bei den Larvalformen von *Ascaris suum* (Thust, 1968) und *Nippostrongylus brasiliensis* (Lee, 1966). Die gleiche zelluläre Hypodermis wurde auch bei den Larvalformen von *A. cantonensis* nachgewiesen.

Im Vergleich zur stark entwickelten Hypodermis bei *A. cantonensis* (ungefähr 2,8 µm Breite) erscheint die Hypodermis bei der *T. muris* relativ dünn (1,2 µm Breite). Adulte aus der Klasse der Adenophorea haben eine zelluläre Hypodermis (Magente, 1981), deren Ultrastruktur bei mehreren Spezies untersucht wurde, z.B. *Euchromadora vulgaris* (Watson, 1965), *Trichuris miocastorus* (Wright, 1968), *Gastromermis boophthorae* (Batson, 1987) und *Trichinella spiralis* (Wright et al. 1987). Bei adulten *T. muris* wurde ebenfalls eine zelluläre Hypodermis gefunden; die Untrastruktur unterscheidet sich nicht von der Ultrastruktur der anderen untersuchten Adenophorea. So wurden unter der Kutikula von *T. muris* elektronentransparente Vakuolen gefunden, die vorher auch bei anderen Adenophorea schon gesehen wurden (Van de Velde und Coomans, 1989). Die Autoren vermuten, daß diese offenbar mit Flüsigkeit gefüllten Vakuolen eine Bedeutung für die Stabilität des Wurmkörpers haben. Das Hydroskelett soll auch für die Bewegung des Wurms wichtig sein (Harris und Crofton, 1957; O'Grady, 1983; Wharton, 1986).

Die Hypodermis der Nematoden trennt die Muskulatur von der Kutikula und ist dorsal, ventral und lateral charakteristisch verdickt. Diese vier nach innen ragenden Hypodermishauptleisten teilen den Wurmkörper in vier Quadranten. Nach diesem Typ ist *T. muris* gebaut. Bei *A. cantonensis* wurden zusätzlich an der Dorsal- und der Ventralseite jeweils vier Hilfsleisten gefunden. Die gleiche Anzahl von Leisten wurde beim adulten Weibchen von *Onchocerca volvulus* beschrieben (Franz und Büttner 1983); das Vorhandensein von acht Leisten wird als primitives Merkmale aufgefaßt (Maggenti, 1981).

Die zusätzlichen Leisten besitzen viele Lakunen des glatten endoplasmatischen Retikulums, was auf einen intensiven Lipidstoftwechsel hinweist.

Die bedeutendste Besonderheit in der Struktur der Hypodermis von *A. cantonensis* ist das Vorkommen zahlreicher Basallabyrinthe, die durch Einstülpungen der äußeren Membran der Hypodermis im Bereich der Lateralleisten gebildet werden. Dies gibt einen Hinweis auf intensiven Stoffaustausch zwischen den Körperbereichen. Bei anderen Nematoden, die sich durch ihren Darm und zusätzlich durch die Körperoberfläche ernähren und auch Gewebeparasiten sind, werden solche Einstülpungen bisher nur in den Lateralleisten beobachtet. Franz (1987) berichtete bei Filarien über das Vorkommen von Basallabyrinthen in der Hypodermis, die in vielfachen Einstülpungen in die Muskelfelder hineinragen.

An der Basis der Basallabyrinthe befinden sich Lamellen, die im Kontakt mit den Lakunen des glatten endoplasmatischen Retikulums stehen, was bedeuten könnte, daß hier der Lipidaustausch zwischen Hypodermis und Kutikula intensiv ist; die Lipide spielen eine Rolle als Schutzoberfläche auf der Kutikula. Schon bei den Larven von *Steinernema carpocapsae* wurden Lipide auf der Kutikulaoberfläche nachgewiesen (Dunphy und Webster, 1987).

Bei adulten Würmern, nicht aber bei den Larvenstadien und präadulten Würmern von *A. cantonensis* kommen im Bereich der Mitte der Lateralleisten über die gesamte Körperlänge vereinzelt große Zellen mit Lamellenbündeln und Sekretvesikeln vor, die sich nach außen zu öffnen scheinen; sie haben möglicherweise eine Funktion bei der Sekretion. Solche Zellen wurden bisher nicht beschrieben. Eine Bedeutung bei der Abscheidung von Kutikulabausteinen kann ausgeschlossen werden, da diese Zellen nur bei adulten, nicht aber bei präadulten Würmern und Larven vorkommen.

Bei adulten *T. muris* wurde im vorderen Bereich ein ventrales Band von Kolumnalzellen (bacillary cells) gefunden. Das gleiche wurde früher bereits bei *T. suis* beschrieben (Jenkins, 1969). Das bacillare Band stellt nach Sheffield (1963) einen modifizierte Hypodermisstrang aus hypodermalen Drüsenzellen, die sich nach außen mit einem Porus öffnen, dar. Der Vergleich mit den Ultrastrukturen von Malpighischen Gefäßen von Insekten und den Nierentubuli von Säugern veranlaßte Sheffield (1963) zu vermuten, daß die Kolumnarzellen Exkretionszellen darstellen. Dazu wird weiter unten in anderem Zusammenhang noch einmal Stellung genommen.

Die somatische Muskulatur gruppiert sich in Längsreihen zwischen den Hypodermissträngen. Diese Muskelpakete werden durch Septen, die senkrecht zur Hypodermis stehen, weiter in Sarkomere unterteilt. Eine Muskelzelle besteht aus zwei Teilen, den kontraktilen Filamenten und dem nicht-kontraktilen Zellkörper mit Zellkern und

Cytoplasma. Die Gesamtzahl der Muskelzellen steigt z.B. bei *Ascaris suum* von 83 bei Larve 2 auf 50000 beim adulten Wurm an (Stretton, 1976). Die somatischen Muskelzellen gruppieren sich in Längsreihen zwischen den Hypodermissträngen und werden nach der Anzahl der Zellreihen klassifiziert (Schneider, 1866). Wenn die Anzahl der Reihen zwei nicht übersteigt, ist der Muskulaturtyp holomyar. Bei zwei bis fünf Zellreihen zwischen den Leisten wird der Muskulaturtyp meromyar genannt, bei einer großen Anzahl von Zellreihen heißt der Typ polymyar. Die Muskulatur von adulten *A. cantonensis* ist polymyar, die von *T. muris* meromyar. Dies korreliert mit der aktiv mobilen Lebensweise von *A. cantonensis* bzw. der eher trägen Lebensweise von *T. muris.* Eine weiterer Unterschied besteht in der Form der Muskelzellen. *A. cantonensis* bildet U-förmige kontraktile Bereiche, die z.T. von Sarcoplasma umgeben sind. Sie heißen coelomyare Zellen. Die kontraktilen Teile der Muskelzellen bei *T. muris* sind flach und liegen nahe der Hypodermis; sie werden platymyar genannt.

Im Verlauf der Entwicklung kann der Muskulaturtyp sich ändern (Thust, 1968; Stretton, 1976), bei *A. cantonensis* von platymyar-meromyar früher Larvalstadien zu coelomyar-polymyar. Dieser Typ ist charakteristisch für den höher entwickelten Muskulaturtyp. Die Muskelzellen von *T. muris* ändern sich im Verlauf der Entwicklung nicht und gehören zum primitiven Typ. Die Septen stehen nur senkrecht zur Hypodermis. Die wenigen Muskelzellen in den Muskelfelder haben breite und flache Formen. Diesen Muskeltyp bezeichnete Schneider (1860, 1866) als platymyar-meromyaren Typ.

Der kontraktile Teil der Muskelzellen ist bei *A. cantonensis* als breite Schicht ausgebildet, der nicht-kontraktile Bereich ist viel schmaler. Bei *T. muris* enthält der nicht-kontraktile Teil große Mengen an Glykogen, was auf eine gute Ernährungslage hinweist. Bei *Ascaris suum* wird unter Hungerbedingungen der Glykogenvorrat innerhalb von 24 Stunden zu 95% abgebaut (Donahue et al. 1981). Der große Glykogenvorrat kann auch mit dem weitgehend anaeroben Lebensraum von *T. muris* im Zusammenhang stehen, da die anaerobe Energiegewinnung (Adenosintriphosphat) für die Muskelbewegung fast zwanzig Mal mehr Zucker verbraucht als die aerobe Energiegewinnung durch oxidative Phosphorylierung (Karlson et al. 1994).

Der Verdauungstrakt der Nematoden besteht aus der Mundhöhle, dem Oesphagus, dem Darm und dem Rektum. Der Mund besitzt im allgemeinen Lippen; diese sind entweder bedeckt von der Kutikula, die sich von der Oberflächen-Kutikula ausgehend in den Buccalraum hineinzieht (stomatisch), oder nicht bedeckt (astomatisch) (Wright, 1976). Zu den Nematoden mit stomatischen Lippen gehören die Tylenchiden, Dorylaimiden,

Trichuriden und Mermithiden, zu den astomatischen Nematoden die Trichonstrongyliden, Oxyuriden, Heterakiden und Ascariden. Demnach würde *T. muris* zum stomatischen und *A. cantonensis* zum astomatischen Typ gehören. Grundsätzlich sind sechs Lippen vorhanden, ein dorsales Paar und zwei ventrale Paare; diese können zu einer einzelnen dorsalen und zwei ventralen Lippen oder zu einem einzigen Ring umgestaltet werden (Bird und Bird, 1991). Zu diesem letzteren Typ gehört *A. cantonensis* (Abb. 9). Bei *T. muris* scheint die Mundöffnung sehr klein zu sein. Eine Mundöffnung konnte in den REM-Untersuchungen nicht sicher nachgewiesen werden; wenn sie überhaupt vorhanden ist, muß sie sehr klein sein. Die drei Lippen sind allerdings sichtbar.

Die Mundhöhle ist in den verschiedenen Nematodengattungen sehr variabel gestaltet. Gut ausgebildete Zähne sind bei räuberischen adenophoreischen Nematoden vorhanden, sie besitzen einen dorsalen und zwei ventrale Zähne. Der Buccalraum sezernentischer Tierparasiten enthält nur einen Dorsalzahn (Bird und Bird, 1991). *Bunostomum trigonocephalum* besitzt einen dorsalen Zahn, der über einen Kanal Verbindung mit der Dorsaloesophagaldrüse hat, sowie eine aus Kutikulamaterial gebildete Schneidenplatte. Ähnliches wurde bei *A. cantonensis* gesehen (Abb. 9). Ein Sekretkanal konnte hier allerdings nicht nachgewiesen werden.

Die Larven 3 von Nematoden wie *Panagrellus silusiae* und *Nippostrongylus brasiliensis* penetrieren durch die Haut in den Wirt (Ratte). Die Lippen dieser Larven sind zu einem circumoralen Kutikularing modifiziert. In dem Moment, in dem Penetrierung durch die Haut stattfindet, scheiden die Larven durch den Mund ein bestimmtes Sekret (Polipeptid) aus, das das Eindringen in den Wirt erleichtert. Auf diese Art können warscheinlich auch die Larven 3 von *A. cantonensis* penetrieren. Zwar wird die Larve üblicherweise durch Fressen des Zwischenwirtes aufgenommen, doch vor allem bei paratenischen Wirten ist auch die aktive Penetration der aus dem Zwischenwirt freigesetzten Larve möglich (Alicata und Brown, 1962).

Der Bau des Oesophagus ist eines der wichtigsten Merkmale für die Taxonomie der Nematoden-Gattungen. Daß in der Oesphaguswand Oesophagaldrüsen vorhanden sind, wurde bei mehreren Nematoden von Chitwood und Chitwood (1950) beschrieben. Bei *Necator americanus* wurden drei Drüsen gefunden, die elektronendichte Granula produzieren (McLaren, 1974). Eine Drüsenzelle mit elektronendichten und elektronenlichten Granula wurde mit Hilfe der TEM bei *A. cantonensis* nachgewiesen (Abb. 78).

Der Oesophagus von adulten Nematoden wurde in drei Typen klassifiziert: in den einteiligen, den zweiteiligen und den dreiteiligen Typ (Maggenti, 1981). Der Oesophagus von

A. cantonensis ist zweigeteilt, der vordere Teil ist schmal, stark muskulös und erstreckt sich bis zum Nervenring, der zweite Teil erweitert sich zu einem schwach entwickelten Bulbus und reicht bis zur Übergangszone zum Darm hin. Der Querschnitt ist dreieckig mit kurzen und schmalen Lumenzipfeln. Der Oesophagus ist innen von einer dünnen Kutikula ausgekleidet. Mit der Struktur des Oesophagus von *C. elegans* haben sich Albertson und Thomson (1976) beschäftigt; ihre Resultate entsprechen denen, die bei *A. cantonensis* gefunden wurden.

Dieser vordere ektodermale Darmabschnitt wird als Saugpumpe benutzt, wie die Beobachtungen von Kuwahara (1974) nahelegen. Er beobachtete bei einem Fischnematoden, der in den Kapillaren der Schwimmblasenwand lebt, wie sich der hintere Teil der Oesophagus bei der Blutaufnahme ausdehnte und anschließend durch Kontraktion das Blut in den Darm gepumpt wurde. Der Pumpmechanismus wurde auch von anderen Arbeitsgruppen untersucht (Mapes, 1965, 1966; Roggen, 1973, 1982; Bennet-Clark, 1976; Seymur, 1983). Das Pumpen des muskulösen Bulbus ist koordiniert mit dem Öffnen und Schließen von Ventilklappen (Valven).

Der Oesophagus von *T. muris* ist anders aufgebaut. Er gehört zwar auch dem zweiteiligen Typ an, ist aber aus einer langen Kolonne von einzelnen Stichozytenzellen zusammengesetzt. Der Oesophagus von adulten *T. muris* hat strukturelle und möglicherweise auch funktionelle Beziehungen zu den Kolumnarzellen im sogenannten Bacillarband („bacillary band“). Diese Strukturen, die sich bei der Gattung *Trichuris* auf die laterale Pharynxregion beschränken, stellen nach Meinung verschiedener Autoren modifizierte hypodermale Drüsenzellen dar, die sich nach außen hin durch eine Pore in der Kutikula öffnen (Sheffield, 1963; Wright, 1963, 1968; Jenkins, 1969; Wright und Chan, 1973). Im Gegensatz dazu meinte Jägerskiöld (1901), daß sie eine Funktion bei der Exkretion haben, da *T. muris* keinen Exkretionsporus besitzt. Müller (1929) hingegen sah in den bacillaren Zellen und den Stichozytenzellen wichtige Strukturen für die Ernährung der Würmer, da der Oesophagus keine Muskelfibrillen besitze. Chitwood (1930, 1935) fand dagegen Muskelfibrilen im Oesophagusepithel. Er vermutete, da jede Stichozytenzelle eine Öffnung in das Oesophaglumen habe, daß die Stychocyten Oesophagialdrüsen seien. Sheffield (1963) fand, daß der Oesophagus komplett in einer Reihe von Stichosomenzellen eingebettet ist. Eine Verbindung, die in der vorliegenden Untersuchung zwischen einer der Bacillarienzellen und einer Stichosomenzellen gefunden wurde, könnte darauf hinweisen, dass die Stichocyte in Wirklichkeit primär eine Ausstülpung der Bacillarienzelle darstellt, sich abschnürt und ihre Funktion ändert.

Da weder Mundöffnung noch After gut ausgebildet sind und das Darmlumen sehr klein ist und keine partikulären Nahrungsbestandteile enthält, ist es wahrscheinlich, daß *T. muris* sich mit niedermolekularen Nahrungsstoffen aus dem Wirtdarm, die durch die Körperoberfläche aufgenommen werden, ernährt. Dies wird auch dadurch unterstützt, daß der kleinlumige Oesophagus eine kaum entwickelte Muskulatur besitzt und anscheinend flüssiges Material enthält.

Mehlhorn und Piekarski (1998) fanden bei *Trichuriden* neben den Bacillarienzellen auch große Drüsenzellen. In den eigenen Untersuchungen konnten diese ebenfalls nachgewiesen werden. Die trichterförmigen Drüsenzellen besitzen in ihrem Innern Polysomen, die für eine intensive Proteinbiosynthese sprechen, außerdem sind zahlreiche Sekretvesikel vorhanden. In TEM-Aufnahmen wurde klar nachgewiesen, daß diese Drüsenzellen Sekret nach außen abgeben (Abb. 186). Vermutlich stehen die sekretorischen Drüsenzellen und die Bacillarzellen im Zusammenhang mit der spezifischen Ernährungsweise von *T. muris*. Der erste Zelltyp könnte lytische Enzyme ausscheiden, und die Bacillarzellen könnten die extern vorverdauten Nährstoffe resorbieren. Die resorbierten Nährstoffe könnten dann durch vesikulären Transport in das Pseudocoel abgegeben und von dort aus über die Stichocyten in den Oesophagus weiter transportiert werden. Die ganz ähnliche Struktur des Vesikelinhaltes der Stichocyten und der Inhalte von Pseudocoel und Oesophagus sprechen für diese Annahme.

Der Darm der Nematoden ist ein aus Epithelzellen aufgebautes Rohr, dessen Pseudocoelseite von einer Basallamina oder Basalmembran abgeschlossen wird und dessen Lumenseite mit Mikrovilli besetzt ist. Die Mikrovilli stehen senkrecht auf dem Terminalnetz des Darmepithels; bei *T. muris* ist die Grenze als dünne elektronendichte Schicht gut sichtbar, bei *A. cantonensis* ist eine solche nicht nachzuweisen. Mikrovilli sind fingerartige Fortsätze der Zellmembran, die bei den meisten Nematoden einen Durchmesser von 0,1 µm und eine Länge von 0,4 bis 2 µm haben. Bei *A. cantonensis* sind die Mikrovilli etwa 1,5 µm lang. Im Vergleich dazu sind die Mikrovilli von *T. muris* länger und dünner.

Beim adulten *A.cantonensis* ist das Darmepithel kräftig gebaut, das Lumen breit und mit Blutzellen angefüllt. Beim Weibchen ist das Darmepithel breiter als beim Männchen, dies steht vermutlich im Zusammenhang mit der aufwendigen Eiproduktion, für die mehr Nahrung gebraucht wird als für die Spermienproduktion. Unterhalb der Mikrovillischicht sind viele Sekretvesikel vorhanden, deren Ausschleusung in das Darmlumen beobachtet werden kann; diese Vesikel enthalten wahrscheinlich Verdauungsenzyme. Bei *T. muris* besteht kein Unterschied in der Struktur des Darmes zwischen Weibchen und Männchen, und im praktisch

nicht vorhadenen Darmlumen werden keine Nahrungspartikel gefunden. Dies spricht, ebenso wie die schon bereits erwähnte sehr kleine Mundöffnung dafür, daß sich T. muris durch Aufnahme niedermolekularer Nahrungsstoffe mit Hilfe anderer Strukturen der Körperoberfläche, wie den Bacillarzellen, ernährt. Die radialen Darmepithelzellen von *T. muris* besitzen keine Mitochondrien, aber viel Glykogen und sehr viele elektronenlichte Granula. Jenkins et al. (1976) untersuchten die chemische Zusammensetzung dieser Granula mit Hilfe der Röntgenanalyse und fanden vorwiegend wasserunlösliches Calciumphosphat. Die Bedeutung der Calciumphosphatablagerungen ist unklar, möglicherweise handelt es sich um Stoffwechselprodukte. Wenn der Wurm beispielsweise hauptsächlich Zuckerphosphate oder andere organische Phosphatverbindungen aufnehmen würde, könnten Calciumionen als Gegenionen mit aufgenommen werden. Beim Aufbau von Glykogen aus den organischen Phosphaten in den Darmepithelzellen des Wurms würden dann anorganische Phosphationen und Calciumionen übrig bleiben, woraus sich unlösliches Calciumphosphat bildet. Die Tatsache, daß keine Mitochondrien vorhanden sind, spricht dafür, daß das Darmepithel von *T. muris* einen anaeroben Energiestoffwechsel besitzt.

In der Ratte ist der Darm der Larve 4 von *A. cantonensis* mit Kleinhirnmaterial, der vom präadulten Wurm aber wieder mit Resten von Blutzellen angefüllt. Das besagt, daß die Larve 3, sobald sie das Kleinhirn betritt, die Blutgefäße verläßt und in der Gehirnsubstanz weiterlebt. Anders als bei einem paratenischen Wirt, wie z.B. dem Menschen, sterben die präadulten Würmer im originären Wirt nicht ab, sondern wandern nach eigenen Beobachtungen in die Blutgefäße des subarachnoidalen Raumes des Kleinhirns. Dies widerspricht den Angaben von Alicata und Jindrak (1970), die die präadulten Würmer im subarachnoidalen Raum des gesamten Gehirns fanden. Wenn die Larve 3 in den Menschen aufgenommen wurde, migriert sie ebenfalls bis zum Kleinhirn. Nach zwei Häutungen entsteht der präadulte Wurm und stirbt. Während dieser Zeit zeigt der infizierte Mensch eine schwere eosinophile Meningoenzephalitis mit Eosinophilie im peripheren Blut und in der Cerebralflüssigkeit (Yoshimura et al. 1994).

Theorien zur Entstehung der Parasit-Wirt-Beziehung stellen Llewellyn (1965) sowie Wright und Southgate (1981) auf. Je weiter die Parasit-Zwischenwirt-Beziehung fortschreitet, desto geringer ist die Schädigung des Wirtes. In den Schnecken scheint ein Regulationsmechanismus zu existieren, der die Parasitenlast in der Schnecke auf ein bestimmtes Maß begrenzt (Christie und Prentice 1978, Theron 1985). In der infizierten Schnecke treten trotz des massiven Entzugs von Nährstoffen kaum pathologische Veränderungen des Gewebes auf. Statt dessen reagiert das Schneckengewebe mit

fortschreitender Einkapselung der Larven im Gewebe. Die Parasiten entgehen dem Immunsystem der Schnecke, indem sie sich durch schneckentypische Antigene maskieren bzw. das Immunsystem stören (Lie, 1982). Außerdem könnte die Kutikula der jeweils vorhergehenden Larve als Schutzmantel dienen.

Die männlichen Geschlechtsorgane aller Nematoden stellen sich als langer gewundener Hodenschlauch dar, der mit verschiedenen Entwicklungsstadien der Spermien angefüllt ist und über ein Vas deferens in der Kloake mündet. Ursprünglich dürfte dieses System paarig angelegt sein; in der Evolution der parasitischen Arten wurde einer der beiden Schläuche reduziert (Mehlhorn und Piekarski, 1998). Im allgemeinen haben die männlichen Nematoden eine Anzahl von sekundären Geschlechtsorganen: Kloake, Bursa copulatrix, Spikula, Gubernaculum, Kopulatormuskeln.

Die Bursa copulatrix ist am stärksten ausgeprägt bei strongiloiden Tierparasiten, wo sie sich auch als nützliches taxonomisches Merkmal erweist. Beispiel einer strongyloiden Bursa copulatrix ist die von *Heligmosomoides polygyrus* (Bird, 1971). Eine ähnlich gut ausgebildete Bursa copulatrix mit zwei Spikula wurde bei *A. cantonensis* nachgewiesen. Querschnitte durch die Bursa copulatrix von *Heterodera rostochinensis* zeigten im Transmissions-Elektronenmikroskop, daß jedes Spiculum einen dicken Nerv besitzt, der sich zur Spitze hin verjüngt. Dort sind zwei dentritische Elemente mit den Poren assoziiert. Die Form der Spikulablätter mit ihren nach innen gebogenen, ineinandergreifenden Flügeln gewährleistet die Bildung einer röhrenartigen Struktur, durch die die Spermien übertragen werden können, wenn die Spikula herausgeschoben und in das weibliche Genitalsystem eingeführt wird. Möglicherweise haben die Spikula bei der Paarung eine sensorische Funktion (Clark et al. 1973). Dies gilt in gleicher Weise auch für *A. cantonensis*. Dagegen besitzt *T. muris* keine Bursa copulatrix, sondern nur ein einziges Spikulum mit Spikulumscheide. Hier ist das Spikulum tubulär mit einem zellulären Kern und mehreren sensorischen Rezeptoren an der Spitze. Bei *Capillaria hepatica* und *T. muris* besteht das Spikulum nach Wright (1978) aus einem inneren Kern von schwammartigem Material, der von einer dicken Kutikula umgeben ist und von einer Spikulumscheide eingeschlossen wird.

Die Keimzellenbildung ist bei Nematoden entweder auf das Hinterende des Hodens beschränkt (telogonisch) oder erfolgt auf der gesamten Länge des Hodens (hologonisch). *A. cantonensis* gehört zum telegonischen Typ, der bei vielen anderen Nematoden beschrieben wurde (Bird 1971; Hope 1974 und Anya 1977), *T. muris* gehört zum hologonischen Typ. Bei *A. cantonensis* und *T. muris* wurde in dieser Arbeit die Spermiogenese erstmals mit Hilfe der TEM vergleichend untersucht. Dabei stellte sich heraus, daß sie voneinander verschieden

sind, aber den Spermiogenesen anderer Nematoden entsprechen (Favard 1959, 1961; Foor 1970; Lee 1971; McLaren 1973 und Anya 1977).

Die Spermatogonien beider Arten sind ähnlich, sie besitzen beide große Zellkerne mit Nukleolus und andere Organellen, wie rauhes endoplasmatisches Retikulum, freie Ribosomen und Mitochondrien; diese sind jedoch bei *T. muris* heller und größer als bei *A. cantonensis*. Die Spermatogonien sind bei *A. cantonensis* traubenartig an einer syncytialen Rhachis gebunden, bei *T. muris* ist keine Rhachis vorhanden. Die sekundären Spermatocyten sind bei *A. cantonensis* blattförmig und besitzen außer Mitochondrien und freien Ribosomen membranöse Organellen und Mikrofilamente. Bei *T. muris* haben die sekundären Spermatocyten ovale Form, besitzen kontrastarme Mitochondrien, auch membranöse Organellen, die nach Foor (1970) modifizierte Mitochondrien sein sollen, freie Ribosomen und rauhes endoplasmatisches Retikulum; Mikrofilamente fehlen.

Die Spermatiden von *A. cantonensis* und von *T. muris* weisen Cytophore auf. Bei *A. cantonensis* liegt der Zellkern am Rande der Spermatiden gegenüber dem Cytophor. In der Nähe des Zellkerns befinden sich die Mitochondrien, es folgen nach innen hin Mikrofilamente und membranöse Organellen. Bei *T. muris* liegt der Zellkern fast zentral, Mikrofilamente und Mikrotubuli liegen randständig hauptsächlich an einem Pol der Zelle, am anderen Pol sind vorwiegend die Mitochondrien lokalisiert.

Die Spermien von Adenophorea-Arten und Spermien von Secernentia-Arten wurden bei vielen Arten untersucht, und es wurden viele Unterschiede gefunden. Es gibt keinen Zusammenhang zwischen der Größe des Nematoden und der Größe der Spermien (Foor, 1968), jedoch Unterschiede in der Form und Feinstruktur der Spermien. Foor (1970) teilte die Spermien von Nematoden in vier Kategorien: ascaroid, strongyloid, dioktophymoid und oxyuroid. Beim Askaroid-Typ z.B. *Ascaris megalocephala* und *Ascaris lumbricoides* (Favard, 1961), ist der vordere Teil des reifen Spermiums ein Pseudopodium und der hintere Teil enthält alle Organellen und das Chromatin. Die Spermien von *A. cantonensis* zeigen einige morphologische Ähnlichkeiten zu den Spermien dieses Typs, nachdem sie in das Receptaculum seminis übertragen wurden. An einem Pol sammeln sich die membranösen Organellen, Mitochondrien, das Chromatin und Mikrofilamente, während der andere Pol sich elektronenlicht zeigt (Abb. 121, 122). Solche Veränderungen in der Form der Spermien wurde bei vielen Nematoden beobachtet, z.B. bei *Nippostrongilus battus* (Martin und Lee, 1980), *Brugia pahangi* (Foor, 1974). Wahrscheinlich sind sie für die Befruchtung des Eies notwendig.

Die Spermien von *T. muris* sind länglich, das Chromatin ist an einem Pol versammelt, und die Organellen sind gleichmäßig verteilt; sie verändern jedoch nach der Übertragung in das Receptaculum seminis des Weibchens ihre Form nicht. Anya (1976) unterscheidet bei Nematoden einige Besonderheiten der Spermien: die Spermien einiger Adenophorea-Gattungen besitzen Mikrotubuli und Stoffreserven in ihrem Cytoplasma. Zu dieser Gruppe könnte *T. muris* gehören; dann wären diese Spermien vom primitiven Typ.

Die Organisation der weiblichen Geschlechtsorgane kann sehr unterschiedlich sein. Der monodelphische Typ besteht aus einem Genitalschlauch, der didelphische aus zwei Genitalschläuchen; beim amphidelphischen Typ sind die beiden Uteri am Ursprung verwachsen, beim prodelphischen sind sie parallel und nach vorne gerichtet, beim opistodelphischen Typ parallel und nach hinten gerichtet (Seurat, 1929). Das weibliche Genitalsystem besteht aus Ovar und Gonodukt, der sich in Ovidukt, Uterus und Receptaculum seminis unterteilt. Das weibliche Reproduktionssystem kann, wie das männliche (s.o.), hologonisch oder telogonisch organisiert sein. Die telogonischen Ovarien haben drei funktionelle Zonen, die Keimzone, die Wachstumszone und die Reifungszone. Die weiblichen Geschlechtsorgane von *A. cantonensis* sind didelphisch und telogonisch, während die von *T. muris* monodelphisch und hologonisch sind. Eine hologonische Organisation wurde bei *T. muris* schon von Preston und Jenkins (1982) festgestellt. Bei den Weibchen beider Arten wurden Genitalporen gefunden. Bei *A. cantonensis* liegt der Porus am Hinterende kurz vor dem After. Untersuchungen an philaroiden Nematoden, z.B. *Dirofilaria immitis* (Delves et al. 1986), ergaben einen didelphisch-opistodelphischen Typ, der in aufeinander folgenden Abschnitten aus einem verknäuelten nach hinten gerichteten Ovar ohne Kappenzelle, dem kurzen Ovidukt, dem distalen Teil des Uterus mit dem Receptaculum seminis, der Vagina, die sich zu einer Vulva vor der pharyngal-intestinalen Übergangszone öffnet. Nach den eigenen Untersuchungen gehört *T. muris* diesem didelphischen Typ an.

Die Feinstruktur der weiblichen Reproduktionsorgane von secernentischen Arten wurde u.a. bei *Ascaris suum* von Foor (1967) und bei *Meloidoginia javanica* von McClure und Bird (1976) untersucht. Die adenophorischen Arten wurden in dieser Hinsicht mit Ausnahme von Pflanzenparasiten der Gattung *Xiphinema* (Bleve-Zacheo, 1976; Van de Velde und Coomans, 1988; Van de Velde et al. 1990) bearbeitet.

In dem telogonisch-didelphischen Reproduktionssystem von *Dipetalonema viteae* teilen die Oogonien sich in primäre Oocyten, die radial um eine zentrale kernlose Rachis angeordnet und mit dieser über eine cytoplasmatische Brücke verbunden sind (McLaren, 1972). Eine ähnliche Situation wurde bei *A. cantonensis* festgestellt. Die reifen Oozyten

wachsen, lösen sich von der Rachis und verschwinden einzeln in den Ovidukt (McClure und Bird, 1976). Bei *T. muris* ist eine distale Keimzone vorhanden, in der mitotische Teilungen der Keimzellen geschehen, ehe in der Reifungs- und Wachstumszone meiotische Teilungen erfolgen. Dies wurde auch bei den filaroiden Nematoden *Dirofilaria immitis* nachgewiesen (Delves et al. 1986).

Die Oogonien und Oozyten von *A. cantonensis* und *T. muris* besitzen einen großen Zellkern mit Nukleolus, viele Ribosomen und Mitochondrien. Die primären Oocyten von beiden Arten besitzen Zisternen des rauhen endoplasmatischen Retikulums und Lipidvesikel. Golgi-Apparate wurden nicht gefunden. Dies widerspricht den Angaben von Preston und Jenkins (1982), die bei *T. muris* Oocyten Golgi-Vesikel zu sehen glaubten. Die sekundären Oozyten von *A. cantonensis* besitzen zwei Typen von Granula, die als elektronendichte Einschlüsse und Lipidvesikel identifiziert wurden. Bei *T. muris* sind außerdem retikuläre Granula vorhanden, die auch schon Preston und Jenkins (1982) beschrieben. Nach ihrer Ansicht soll das Vorkommen der elektronendichten Einschlüsse und der retikulären Granula im Zusammenhang mit der Vitellogenese stehen.

Ein weiterer auffälliger Unterschied besteht darin, daß die Oberfläche der Oocyten von *T. muris* mit Mikrovilli besetzt ist, während dieser Besatz bei *A. cantonensis* fehlt. Die Dauer der Embryogenese von der Eiablage bis zur ersten Häutung variiert von Art zu Art. Meist werden die Eier im Ein- oder Zweizellstadium abgelegt, aber bei *C. elegans* erfolgt die Ablage erst im Gastrula-Zustand. Die Eier von *A. cantonensis* werden im Zweizellzustand in die Lunge der Ratte übertragen, bei *T. muris* erfolgt die Eiablage im unembryonierten Einzellstadium über die Fäzes der Maus nach außen; die Weiterentwicklung außerhalb des Wirtes benötigt Feuchtigkeit und erhöhte Temperatur (Wakelin, 1969). Der Schlüpfvorgang der Larve 1 aus dem Ei wurde im Detail von Panesar und Croll (1980) untersucht. Die Freisetzung der Larve 1 geschieht normalerweise erst nach Ingestion in den Wirt; die Warmblüterparasiten, wie z.B *T. suis* (Fairbairn, 1957) oder *Ascaris suum* (Beer, 1973), sind in dieser Hinsicht an die Körpertemperatur angepaßt.

Lee und Wright (1978) behaupteten, dass sich die frühen Larven von *T. muris* in der Mukosa des Caecums befinden und erst der präadulte Wurm in das Caecumepithel eindringt. In der vorliegenden Arbeit wurde dagegen gezeigt, dass sowohl die Larven 1 bis 3 als auch die präadulten und die adulten Würmer mit ihrem vorderen Ende im Caecumepithel der Maus eingebettet sind.

6. Zusammenfassung

In der vorliegenden Arbeit wurden die Larven und adulten Würmer der systematisch weit voneinander entfernten parasitischen Nematoden *Angiostrongylus cantonensis* (Klasse Secernentia) und *Trichuris muris* (Klasse Adenophorea) morphologisch, histologisch und cytologisch mit Hilfe der Licht-, Raster- und Transmissionselektronenmikrokopie untersucht, nachdem die kompletten Entwicklungszyklen im Labor etabliert wurden. Die Spermiogenese, Oogenese und Embryogenese von *A. cantonensis* und die Spermiogenese und Oogenese von *T. muris* wurden licht- und elektronenmikroskopisch dargestellt. Ferner wurden die Larven beider Nematoden in unterschiedlichen Entwicklungsstadien untersucht.

Die Kutikula der Larven beider Arten besitzt Querringelungen, Kutikula der *T. muris*-Larven besitzt außerdem Längsrillen. Bei beiden untersuchten adulten Würmern ist die Kutikula mehrschichtig. Bei *A. cantonensis* besteht sie außer der Epikutikula aus fünf Schichten, bei *T. muris* aus vier Schichten. Die oberste Schicht der Kutikula bildet bei *T. muris* zusammen mit der Epikutikula Wülste bzw. Grate aus, die vermutlich eine Funktion bei der Fortbewegung haben.

Bei adulten *A. cantonensis* ist die Hypodermis syncytial, bei *T. muris* zellulär aufgebaut. *A. cantonensis* besitzt vier Hypodermisleisten und vier zusätzliche Hilfsleisten, *T. muris* besitzt nur vier Hauptleisten.

Die Muskulatur von *A. cantonensis* ist hoch entwickelt und entspricht dem coelomyaren-polymyaren Typ. Bei *T. muris* ist die Muskulatur von primitiver Bauart und gehört zum meromyar-platymyaren Typ.

Bei *A. cantonensis* besitzt der Mund einen einzelnen Zahn und diesem gegenüber eine sog. Schneideplatte. Die Lippen sind zu einem Ring verschmolzen. Die Mundöffnung von *T. muris* ist sehr klein, der Mund besitzt keine Zähne, drei Lippen sind vorhanden. Der Oesophagus ist bei beiden Arten zweigeteilt. Er ist bei *A. cantonensis* muskulös, das Lumen ist „mercedessternförmig“. Bei *T. muris* ist das Oesophaguslumen oval und sehr klein, der Oesophagus besitzt hier keine Muskulatur und ist in Stichocytenzellen eingebettet. Entlang des Oesophagus befinden sich quer liegende Bänder von Bacillarzellen sowie zwei longitudinale Reihen von ventral liegenden, trichterförmigen Papillen (Drüsenzellen), die nach außen Sekrete ausscheiden.

Das Darmlumen von adulten *A. cantonensis* ist breit und mit Blutzellen angefüllt. Das Darmepithel enthält viele Verdauungsvesikel und ist mit kurzen und breiten Mikrovilli besetzt. Das Darmlumen von *T. muris* ist sehr klein und erscheint im leeren Zustand

„mercedessternförmig“. Das Darmepithel besitzt Vesikel, die offenbar unlösliches Calciumphosphat enthalten, und ist mit langen und dünnen Mikrovilli besetzt. Das Darmlumen ist frei von partikulärer Nahrung. Wahrscheinlich ernähren sich die adulten *T. muris* über die Kutikulaoberfläche von niedermolekularen organischen Verbindungen aus dem Wirtscaecum, wobei die Bacillarzellen als Resorptionsorgane fungieren könnten.

Die Geschlechtsorgane des adulten Weibchens von *A. cantonensis* sind didelphisch und telogonisch, bei *T. muris* monodelphisch und hologonisch aufgebaut. Die Vaginen von *A. cantonensis* und *T. muris* sind dick und muskulös; bei der ersten Art sind sieben Schließmuskellappen, bei letzterer lange und breite kutikuläre Lappen vorhanden. Beide Weibchen besitzen eine Vulva: bei *A. cantonensis* öffnet sie sich am Hinterende in der Nähe des Afters, bei *T. muris* im Bereich der Übergangszone des Oesophagus zum Darm.

Der Verlauf der Oogenese bei *A. cantonensis* ist telogonisch, bei *T. muris* hologonisch. Die Oogonien bilden die primären Oocyten durch Mitose, diese bilden die sekundären Oocyten durch Meiose I. Die sekundären Oocyten werden durch Befruchtung zur Zygote, die sich dann weiter entwickelt.

Die Embryonen von *A. cantonensis* werden von den in der Lungenarterie befindlichen Weibchen im Zweikernzustand abgelegt und in die Lunge der Ratte übertragen, wo sie sich bis zur Larve 1 entwickeln (ovovivipar). Die Weiterentwicklung verläuft dixen mit einer Schnecke als Zwischenwirt. Bei *T. muris* erfolgt dagegen die Eiablage im unembryonierten Einzellstadium über die Fäces der Maus nach außen (ovipar). Die Embryoentwicklung erfolgt dort bei geeigneter Feuchtigkeit und Temperatur innerhalb von maximal 63 Tagen. Die weitere Entwicklung verläuft monoxen, indem eine Maus die in der Eihülle verbliebene Larve 1 aufnimmt. Die im Dünndarm geschlüpfte Larve wandert für die Weiterentwicklung bis zum adulten Wurm in das Caecum (Blinddarm).

Der männliche Genitalschlauch umfasst die Bereiche Hoden, Samenblase und Vas deferens. Bei *A. cantonensis* ist er monorchisch und telogonisch gebaut, bei *T. muris* monorchisch und hologonisch. Aus den Spermatogonien bilden sich Spermatozyten, die sich weiter über Spermatiden zu den Spermien entwickeln. Bei *A. cantonensis* sind die Spermien kugelig und geißellos, bei *T. muris* haben sie amöboide Gestalt. Die Spermien von *A. cantonensis* besitzen neben dem Chromatinmaterial, Mitochondrien, membranöse Organellen und Mikrofilamente, die von *T. muris* zusätzlich Vesikel mit Reservestoffen und Mikrotubuli.

Die Präpatenz von *A. cantonensis* - die Dauer von der Infektion bis zum Auftreten der Larve 1 in den Fäzes der Ratte - beträgt 42 Tage. Die Patenz hängt von der Lebenszeit des Wirtes ab, beträgt daher maximal drei Jahre. Die Präpatenz von *T. muris* beträgt etwa 35

Tage. Von dem 35. Tag nach der Infektion an sind Eier im Kot des Wirtes nachweisbar. Die Patenz hängt wiederum von der Lebensdauer der Maus ab - beträgt also 2,5 bis 3 Jahre.

Die Ergebnisse der vergleichenden Untersuchungen zeigen, dass diese beiden Parasiten nur sehr wenige Gemeinsamkeiten aber sehr viele Unterschiede im äußern und inneren Aufbau aufweisen, so daß naturgemäß große Unterschiede auch in der Reaktion auf alte und in der Entwicklung befindliche Medikamente bestehen.

7. Literaturverzeichnis

Aguiar PH, Morera P, Pascual J (1981) First record of *Angiostrongylus cantonensis* in Cuba. Amer J Trop Med Hyg 30: 963-965.

Albertson DG, Thomson JN (1974) The pharynx of *Caenorhabditis elegans*. Philos Trans R Soc Lond B 275: 299-325.

Alicata JE (1962) *Angiostrongylus cantonensis* (Nematoda: Metastrongylidae) as a causative agent of eosinophilic meningoencephalitis of man in Hawaii and Tahiti. Can J Zool 40: 5-8.

Alicata JE (1963) Morphological and biological differences between the infective larvae of *Angiostrongylus cantonensis* and those of *Anafilaroides rostratus*. Can J Zool 41: 1179-1183.

Alicata JE (1965) Notes and observations on murine angiostrongylosis and eosinophilic meningoencephalitis in Micronesia. Can J Zool 43: 667-672.

Alicata JE (1966) The presence of *Angiostrongylus cantonensis* in islands of the Indian Ocean and probable role of the giant African snail, *Achatina fulica*, in dispersal of the parasite to the Pacific Islands. Can J Zool 44: 1041-1049.

Alicata JE (1967) Absence of *Angiostrongylus cantonensis* among rodents in parts of Central and South America. J Parasitol 53: 1118.

Alicata JE, Brown RW (1962) Observations on the method of human infection with *Angiostrongylus cantonensis* in Tahiti. Canad J Zool 40: 755-760.

Alicata JE, Jindrak K (1970) Angiostrongylosis in the Pacific and Southeast Asia. In: Angiostrongylosis in the Pacific and Southeast Asia. (Anderson HH, ed.), Thomas CC, Springfield, Illinois, pp. 63-65.

Alicata JE, Jindrak K (1970) Morphology of the adult parasites and larval stages. In: Angiostrongylosis in the Pacific and Southeast Asia (Anderson HH, ed.), Thomas CC, Springfield, Illinois, pp. 8-16.

Anderson E, Gubler DJ, Sorensen K, Beddard J, Ash LR (1986) First report of *Angiostrongylus cantonensis* in Puerto Rico. Am J Trop Med Hyg 35: 319-322.

Anya AG (1976) Physiological aspects of reproduction in nematodes. Adv Parasitol 14: 267-351.

Ash LR (1968) The occurrence of *Angiostrongylus cantonensis* in frogs of New Caledonia with observations on paratenic of metastrongyles. J Parasitol 54: 432-436.

Atchinson WD, Geary TG, Manning B, Van de Waa EA, Thompson DP (1992) Comparative neuromuscular bloking of levamisole and pyrantel-type antihelmintics on rat and gastrointestinal nematode somatic muscle. Toxicol Appl Pharmacol 112: 133-143.

Batson BS (1979) Ultrastructure of the troposome, a food-storage organ in *Gastromermis boophthorae* (Nematoda: Mermithidae). Int J Parasitol 9: 505-514.

Beaver PC, Jung RC, Cupp EW (1984) Helminths and helminthic infections. In: Clinical Parasitology, Lea and Febiger, Philadelphia, pp. 292-294.

Beck MJ, Cardina TM, Alicata JE (1980) Eosinophilic meningitis due to *Angiostrongylus cantonensis* in American Samoa. Havaiian Med J 39: 254-257.

Beer RYS (1973) Studies on the biology of the life cycle of *Trichuris suis.* Parasitol 67: 253-262.

Bennet-Clark HC (1976) Mechanics of nematode feeding. In: The organization of nematodes (Croll NA, ed.), Acad Press, London, New York, San Francisco, pp. 212-233.

Bird AF (1971) The structure of nematodes. Academic Press, New York London.

Bird AF (1976) The development and organisation of skeletal structures in nematodes. In: The organization of nematodes (Croll NA, ed.), Academic Press, New York, pp. 107-137.

Bird AF, Bird J (1991) The structure of nematodes. Academic Press, New York, London.

Borgers M, De Nollin S, De Brabander M, Thienpont D (1975) Influence of the anthelmintic mebendazole on microtubules and intracellular organelle movement in nematode intestinal cells. Am J Vet Res 36: 1153-1166.

Bowden DK (1981) Eosinophilic meningitis in the New Hebrides: two out breaks and two deaths. J Trop Med Hyg 30: 1141-1143.

Brygoo ER, Chabaud AG (1964) Presence d'*Angiostrongylus cantonensis* (Chen) a Madagascar. AnnParasitol Hum Comp 39: 793-802.

Bundy DAP, Thomson DE, Cooper ES, Blanchard J (1985) Rate of expulsion of *Trichuris trichiura* with multiple and single dose regimes of albendazole. Trans Roy Soc Trop Med Hyg 79: 641-644.

Cambhell BG, Little MD (1988) The finding of *Angiostrongylus cantonensis* in rats in New Orleans. Am J Trop Med Hyg 38: 568-573.

Chen HT (1933) A preliminary report on a survey of animal parasites of Canton. Chinese Lingnan Science 12: 65-74.

Chen HT (1935) Un nouveau nematode pulmonaire, *Pulmonema cantonensis* n.g. n. sp., des rats de Canton. Ann Parasitol Hum Comp 13: 312-317.

Chitwood BG (1930) The structure of the oesophagus in the Trichuroidea. J Parasitol 17: 35-42.

Chitwood BG (1935) The oesophagus of *Metastrongylus elongatus*. J Parasitol 25: 230-237.

Chitwood BG, Chitwood MB (1950) An introduction to nematodology. Sect. 1. Rev. ed. Monumental Printing Co., Baltimore, Md.

Christie JD, Prentice HA (1978) The relationship between numbers of *Schistosoma mansoni* daughter sporocysts and miracidia. Ann Trop Med Parasitol 72: 197-198.

Clark SA, Shepherd M, Kempton A (1973) Spicule structure in some *Heterodera* spp. Nematodol 19: 242-247.

Cross JH (1979) ed. Studies on angiostrongyliasis in Eastern Asia and Australia. Special Publication No. 2 (NAMRU-2-SP-44). US Naval Medical Research Unit, Taipei.

Cross JH (1987) Public health importance of *Angiostrongylus cantonensis* and its relatives. Parasitol Today 3: 367-369.

Cross JH (1998) Angiostrongylosis. In: Zoonoses (Palmer SR, Soulsby L, Simpson DIH, eds.), Oxford University Press, Oxford, pp. 773-781.

Delves CJ, Howells RE (1986) Development of *Dirofilaria immitis* third stage larvae (Nematoda: Filarioidea) in micropore chambers implanted into surrogate hosts. Trop Med Parasitol 36: 29-31.

Ding BL, Xu SE, Shen HX, Lu XY, Zhang DP (1990) Scanning electron microscopic observations on larvae and young adults of *Angiostrongylus cantonensis*. Zhongguo Ji Sheng Chong Xue Yu Ji Sheng Chong Bing Za Zhi 8: 291-294.

Donahue MJ, Yacoub NJ, Kaeini MR, Masaraccia RA, Harris BG (1981) Glycogen metabolizing enzymes during starvation and feeding of *Ascaris suum* maintained in a perfusion chamber. J Parasitol 67: 505-510.

Dougherty EC (1946) The genus *Aelurostrongylus* Cameron 1927 (Nematoda: Metastrongylidae), and its relatives; with descriptions of *Parafilaroides* gen. nov., and *Angiostrongylus gubernaculatus,* sp. nov. Proc Helminth Soc Wash 13: 16-26.

Dunphy GB, Webster JM (1987) Partially characterized components of the epicuticle of juvenile *Steinernema feltiae* and their influence on hemocyte activity in *Galleria mellonella*. J Parasitol 73: 584-588.

Fahmy MAM (1954) An investigation on the life cycle of *Trichuris muris*. Parasitol 44 : 50-57.

Fairbairn D (1957) The biochemistry of *Ascaris*. Exptl Parasitol 6: 491-554.

Favard P (1959) Development of ergastoplasm in the spermatids of *Ascaris*. CR Hebd Seances Acad Sci 248: 3344-3346.

Favard P (1961) Evolution de ultrastructures cellulaires au cours de la spermatogenese de l'*Ascaris*. Ann Sciences Naturelles. Zoologie 12: 53-152.

Foor EJ (1974) Morphological changes of spermatozoa in the uterus and glandular vas deferens of *Brugia pahangi*. J Parasitol 60: 125-133.

Foor W E (1967) Ultrastructural aspects of oocyte development and shell formation in *Ascaris lumbricoides.* J Parasitol 53: 1245-1261.

Foor WE (1968) Zygote formation in *Ascaris lumbricoides.* J Cell Biol 39: 119-134.

Foor WE (1970) Spermatozoon morphology and zygote formation in nematodes. Biol Repro Suppl. No 2: 177-202.

Franz M (1988) The morphology of adult *Onchocerca volvulus* based on electron microscopy. Trop Med Parasitol. 39 Suppl. 4: 359-366.

Franz M, Büttner DW (1983) The fine structure of adult *Onchocerca volvulus*. IV. The hypodermal chords of the female worm. Trop Med Parasitol 33: 17-22.

Graber D, Jaffar-Bandjee MC, Attali T, Poisson J, Renouil M, Alessandri JL, Combes JC (1997) Eosinophilic meningitis in Reunion and Mayotte islands caused by *Angiostrongylus cantonensis* : three cases in infancy including one with fatal radiculomyeloencephalitis and hydrocephalus. Arch Pediat 4: 424-429.

Harder A (2002) Chemotherapeutic approaches to nematodes: Current knowledge and outlook. Parasitol Res 88: 272-277.

Harris JE, Crofton HD (1957) Structure and function in the nematodes: Internal pressure and cuticular structure in *Ascaris*. J Exp Biol 34: 116-130.

Hope WD (1974) *Deontostoma timmerchioi* n. sp., a new marine nematode (Leptosomatidae) from Antarctica, with a note on the structure and possible function of the ventromedian supplement. Trans Am Micr Soc Lond 93: 314-324.

Howells RE, Blainey LJ (1983) The moulting process and the phenomenon of intermoult growth in the filarial nematode *Brugia pahangi*. Parasitol 87: 493-505.

Hulbert TV, Larson RA, Chandrasoma PT (1992) Abdominal angiostrongyliasis mimicking acute appendicitis and Meckel's diverticulum: report of a case in the United States and review. Clin Infect Diseases 14: 836-840.

Inglis WG (1964) The structure of the nematode cuticle. Proc Zool Soc Lond 143: 465-502.

Jägerskiöld TA (1901) Weitere Beiträge zur Kenntnis der Nematoden. Kgl. Svenska Vetenskaps-Academiens Handlingar 32: 3-80.

Jenkins T, Erasmus DA, Davies TW (1976) *Trichuris suis* and *Trichuris muris*: Elemental analysis of intestinal inclusions. Exp Parasitol 41: 464-471.

Jenkins T (1969) Electron microscope observations of the body wall of *Trichuris suis* (Nematoda: Trichuroidea). I. The cuticle and bacillary band. Z Parasitenkd 32: 374-387.

Jindrak K, Alicata JE (1970) Experimentally induced *Angiostrongylus cantonensis* in dogs. Am J Vet Res 31: 449-456.

Jindrak K, Alikata JE (1968) Early migration and pathogenicity of *Angiostrongylus cantonensis* in laboratory rats. Ann Trop Med Parasitol 62: 506-517.

Johnson P, Van Gundu SD, Thonson WW (1970) Cuticle formation in *Hemicycliophora arenaria, Aphelenchus avenae* and *Hirschmanniella gracilis*. J Nematol 2: 59-79.

Kachi S, Terada M, Hashimoto H (1997) Influence of PF 1022A on the motility of *Angiostrongylus cantonensis* in - vitro. Parasitol Res 83: 578-582.

Karlson P, Doenecke D, Koolman J (1994) Biochemie für Mediziner und Naturwissenschaftler. Georg Thieme Verlag Stuttgart, New York.

Kliks MM, Kroenke K, Hardman JM (1982) Eosinophilic radiculomyeloencephalitis: an angiostrongyliasis outbreak in American Samoa related to ingestion of *Achatina fulica* snails. Am J Trop Med Hyg 31: 1114-1122.

Kliks MM, Palumbo NE (1992) Eosiniphilic meningitis beyond the Pacific Basin: the nematode lungworm of rats. Soc Sci Med 4: 199-212.

Kuwahara A, Akio N (1974) Studies on a nematode parasitic in the air bladder of the eel. I Description of *Anguillicola crassa*. sp. (Philometridea, Anguillicolidae). Jpn J Parasitol 23: 275-279.

Lee DL (1971) The structure and development of the spermatozoon of *Heterakis gallinarum* (Nematoda). J Zool 164: 181-187.

Lee DL (1966) An electron microscope study of the body wall of the third stage larva of *Nippostrongylus brasiliensis*. Parasitol 56: 127-135.

Lee DL (1977) The nematode epidermis and collageneous cuticle, its formation and ecdysis. Symp Zool Soc Lond 39: 145-170.

Lee DL, Wright KA (1978), The morphology of the attachment and probable feeding site of the nematode *Trichuris muris* (Schrank, 1788) Hall, (1916) Can J Zool 56: 1889-1905.

Lian-Yin H, Ash LR, Voge M (1984) Scanning electron microscope studies of adults, first- and third-stage larvae of *Angiostrongylus cantonensis* (Nematoda: Metastrongyloidea). Proc Helminthol Soc Wash 51: 85.

Lie KJ (1982) Swellengrebel lecture. Survival of *Schistosoma mansoni* and other trematode larvae in the snail *Biomphalaria glabrata*. A discussion of the interference theory. Trop Georg Med 34: 111-112.

Llewellyn J (1965) The evolution of parasitic plathyhelminths. In: evolution of parasites (Taylor AER, ed.), Blackwell Oxford, pp. 47-78.

Lindo JF, Waugh C, Hall J, Cunningham-Myrie C, Scley D, Eberhard ML, Sullivan JJ, Bishop HS, Robinson DG, Holtz T, Robinson RD (2002) Enzootic *Angiostrongylus cantonensis* in rats and snails after an outbreak of human eosinophilic meningitis, Jamaica. Emerg Infect Diseases 8: 324-326.

Mackenstedt U, Schmidt S, Mehlhorn H, Stoe M, Traeder W (1993) Effects of pyrantel pamoate on adult and preadult *Toxocara canis* worms: an electron microscope and autoradiography study. Parasitol Res 60: 315-320.

Mackerras MJ, Sandars DF (1954) Life-history of the rat lungworm and its migration through the brain of its host. Nature 173: 956-957.

Mackerras MJ, Sandars DF (1955) The life history of the rat lungworm, *Angiostrongylus cantonensis* (Chen) (Nematoda: Metastrongylidae). Aust J Zool 3: 1-25.

Maggenty A (1981) General nematodology. Springer-Verlag New York.

Maki J, Kanda S (1992) Higher sensitivity of the developing larvae of *Angiostrongylus cantonensis* than the adult worms to flubendazole and mebendazole. Kitasato Arch Exp Med 65: 131-136.

Mapes CJ (1965) Structure and function in the nematode pharynx. I. The structure of the pharynges of *Ascaris lumbricoides*, *Oxyuris equi*, *Aplectana brevicaudata* and *Panagrellus silusiae*. Parasitol 55: 269-284.

Mapes CJ (1966) Structure and function in the nematode pharynx. III. The pharyngeal pump of *Ascaris lumbricoides*. Parasitol 56: 137-149.

Martin J, Lee DL (1980) Observation on the structure of the male reproductive system and spermatogenesis of *Nematodirus battus.* Parasitol 81: 579-586.

McClure MA, Bird AF (1976) The tylenchid (Nematoda) egg shell: formation of the egg shell in *Meloidogyne javanica.* Parasitol 72: 29-39.

McLaren DJ (1972) The structure and development of the spermatozoon of *Dipetalonema viteae* (Nematoda: Filariodea). Parasitol 66: 447-463.

McLaren DJ (1974) The anterior glands of adult *Necator americanus* (Nematoda-Strongyloidea), I. Ultrastructural studies. Int J Parasitol 4: 25-37.

Mehlhorn H, Harder A (1997) Effects of the synergistic action of febantel and pyrantel on the nematode *Heterakis spumosa*: a light and transmission electron microscopy study. Parasitol Res 83: 419- 434.

Mehlhorn H, Piekarski G (2001) Grundriß der Parasitenkunde. 6. Auflage, Gustav Fischer, Stuttgart.

Mehlhorn, H (ed) (2001) Encyclopedic reference of parasitology. Springer, Berlin Heidelberg, New York.

Müller GW (1929) Die Ernährung einiger Trichuroiden. Z Morph 15: 192-212.

Muller R (1979) Guineaworm diseases: epidemiology, control and treatment. Bull WHO 57: 903-910.

Nozais JP, Moreau J, Morlier G, Kouame J, Doucet J (1980) Premier cas de meningite a eosinophiles en Cote-d'Ivoire avec presence d'un *Parastrongylus* sp. dans le liquide cephalo-rachiden. Bull Soc Pat Exot 3: 179-182.

O'Grady RT (1983) Cuticular changes and structural dynamics in the fourth-stage larvae and adult of *Ascaris suum* Goeze, 1782 (Nematoda: Ascaroidea) developing in swine. Can J Zool 61: 1293-1303.

Otsuru M (1979) *Angiostrongylus cantonensis* and angiostrongyliasis in Japan. Studies on angiostrongyliasis in Eastern Asia and Australia. Special Publication No. 2 (NAMRU-2-SP-44), Cross J H, US Naval Medical Research Unit, Taipei 74-117.

Ottesen EA, Campbel WC (1994) Ivermectin in human medicine. J Antimicrob Chemother 34: 195-203.

Panesar TS, Croll N (1980) The hatching process in *Trichuris muris* (Nematoda: Trichuroidea). Can J Zool 59: 621-628.

Pien FD, Pien BC (1999*) Angiostrongylus cantonensis* eosinophilic meningitis. Int J Inf Diseases 3: 161-163.

Pinyagupta S, Juttijudata P, Bunnag T (1975) Eosinophilic meningitis in Thailand: clinical studies of 484 typical cases probably caused by *Angiostrongylus cantonensis*. Am J Trop Med Hyg 83: 10-15.

Preston CM, Jenkins T (1982) Ultrastructural studies of early stages of oogenesis in a trichuroid nematode, *Trichuris muris*. Int J Invertebr Repro 6: 77-91.

Prociv P, Spratt DM, Carlisle MS (2000) Neuro-angiostrongyliasis: unresolved issues. Int J Parasitol 30: 1295-1303.

Prosiv P (1999) Parasitic meningitis: crossing paths with the rat lungworm (*Angiostrongylus cantonensis*). Med J Aust 170: 517-518.

Reddacliff LA, Bellamy TA, Hartley WJ (1999) *Angiostrongylus cantonensis* infection in grey-headed fruit bats (*Pteropus poliocephalus*). Aust Vet J 77: 466-468.

Reynolds ES (1963) The use of lead citrate at high pH as an electron-opaque stain in electron microscopy. J Cell Biol 17: 208-212.

Richard CS, Merritt JW (1967) Studies on *Angiostrongylus cantonensis* in molluscan intermediate hosts. J Parasitol 53: 382-388.

Rogers WP, Sommerville RI (1963) The infective stage of nematode parasites and its significance in parasitism. Adv Parasitol 1: 109-177.

Roggen DR (1973) Functional morphology of the nematode pharynx. III. Which model fits? Nematol 28: 326-332.

Roggen DR (1982) Functional morphology of the nematode pharynx. I. Theory of the soft-walled cylindrical pharynx. Nematol 19: 349-365.

Rosen L, Chappell R, Laqueur, GL, Wallace GD, Weinstein PP (1962) Eosinophilic meningoencephalitis caused by a metastrongylid lungworm of rats. J Am Med Assoc 179: 620-624.

Sasaki T, Tagaki M, Yaguchy T, Miyadoh S, Okada T, Koyamy M (1992) A new anthelmintic cyclodepsipeptide, PF 1022A. J Antibiot 45: 692-697.

Schneider A (1860) Über die Muskeln und Nerven der Nematoden. Arch Physiol Wiss Med Leipzig 5: 224-242.

Schneider A (1866) Monographie der Nematoden. Berlin: Reimer. Reprinted (1968). Farnborough, Hants, England : Gregg International.

Seurat LG (1920) Histoire naturelle de nematodes de la Berberie. Universite d'Algier. Algerie.

Seymour MK (1983) Action of the feeding pump in *Longidorus caespiticola* Hooper. Nematolog 29: 65-77.

Sharma KD, Renapurkar DM, Bophale MK, Nathan J, Boraskar A, Chotani S (1981) Study of a focus of *Angiostrongylus cantonensis* in greater Bombay. Bull Haffkine Institute 9: 38-46.

Sheffield HG (1963) Electron microscopy of the bacillary band and stichosome of *Trichuris muris* and *T. vulpis*. J Parasitol 49: 998-1009.

Shikhobalova NP (1937) Experimental study of the chemotherapy of trichocephalosis. I. Trichocephalosis of white mice. Medskya Parazit 6: 389-400.

Silvera CT, Ghali VS, Roven S (1989) Angiostrongyliasis: a rare gastrointestinal haemorrhage. Am J Gastroenter 84: 329-332.

Spratt DM (1999) *Angiostrongylus cantonensis* (Nematoda), a problem in domestic and zoo animals, wildlife and humans in Eastern Australia. In: Proceedings of the Wildlife Diseases Association (Australia section), 4-9 July 1999, University of Canberra Field Station, Jervis Bay, pp. 4-5.

Stretton AO (1976) Anatomy and development of the somatic musculature of the nematode *Ascaris.* J Parasitol 43: 599-612.

Sugaya H, Yoschimura K (1988) T-cell-dependent eosinophilia in the cerebrospinal fluid of the mouse infected with *Angiostrongylus cantonensis*. Parasite Imunolog 10: 127-138.

Theron A, Mone H (1985) Chronobiological aspects of the host-parasite relationships between *Biomphalaria glabrata* and *Schistosoma mansoni*: Cercarial production and infectivity, and growth kinetics of the host. J Invertebr Pathol 34: 138-144.

Thust R (1968) Untersuchungen über die Morphogenese des Integumentes des *Ascaris lumbricoides*. Z wiss Zool A178: 1-39.

Tsai HC, Liu YC, Kunin CM, Lee SSJ, Chen YS, Lin HH, Tsai TH, Lin WR, Huang CK, Yen MY, Yen CM 2001 Eosinophilic meningitis caused by *Angiostrongylus cantonensis:* report of 17 cases. Am J Med 111: 109-114.

Uchikawa R, Tagaki M, Matayoshi S, Sato A (1984) The presence of *Angiostrongylus cantonensis* in Viti Levu. J Helminthol 58: 231-234.

Van de Velde MC, Coomans A (1988) Ultrastructure of the photoreceptor of *Diplolaimella* sp. (Nematoda). Tiss Cell 20: 421-429.

Van de Velde MC, Coomans A (1989) A putative new hydrostatic skeletal function for the epidermis in monhysterids (Nematoda). Tiss Cell 21: 525-533.

Van de Velde MC, Coomans A (1990) A putative new hydrostatic skeletal function for the epidermis in monhysterids (Nematoda). Tiss Cell 21: 525-533.

Van den Bossche H, Thienpont D, Janssens PG (ed.) (1985) Chemotherapy of gastrointestinal helminths. Springer, Berlin, Heidelberg, New York.

Wakelin D (1969) The development of the early larval stages of *Trichuris muris* in the albino laboratory mouse. J Helminthol 43: 427-436.

Wakelin D (1970) Studies on the immunity of albino mice to *Trichuris muris*: suppression of immunity by cortisone acetate. Parasitol 60: 229-237.

Wallace CD, Rosen L (1965**)** Studies on eosinophilic meningitis. I. Observations on the geographic distribution of *Angiostrongylus cantonensis* in the Pacific area and its prevalence in wild rats. Am J Epidemiol 81: 52-62.

Watson BD (1965) The fine structure of the body wall in a free-living nematode *Euchromadora vulgaris*. Quart J micr Sci 106: 75-81.

Weinstein PP, Rosen L, Laquer GL, Sawyer TK (1963) *Angiostrongylus cantonensis* infection in rats and rhesus monkeys, and observations on the survival of the parasite in vitro. Am J Trop Med Hyg 12: 358-377.

Wharton DA (1986) The structure of the cuticle and sheath of the infective juvenile of *Trichostrongylus colubriformis.* Z Parasitenk 72: 779-787.

Wharton DA, Bone LW (1988) The formation of the first-stage cuticle within the egg of *Trichostrongylus colubriformis*. Parasitol 97: 459-467.

Wright CA, Southgate VR (1981) Coevolution of digeneans and molluscs, with special reference to schistosomes and their intermediate hosts. In: The evolving biosphere (Chance, Change, Challenge) (Forey PL, ed.), Cambridge University Press, pp. 191-205.

Wright KA (1963) The cytology of the intestine of the parasitic nematode *Capillaria hepatica* (Bancroft, 1893). J Ultrastruc Res 9 : 143-155.

Wright KA (1967) The fine structure of the cuticule and interchordal hypodermis of the parasitic nematodes *Capillaria hepatica* and *Trichuris myocastoris.* Canad J Zool 46: 173-179.

Wright KA (1968) The fine structure of bacillary band of *Trichuris myocastoris.* J Parasit 54: 1106-1110.

Wright KA (1976) Cephalic sense organs of the parasitic nematode *Capillaria hepatica* (Bancrofti, 1983). Canad J Zool 10: 1207-1213.

Wright KA (1987) The nematode's cuticle - its surface and the epidermis: function, homology, analogy - a current consensus. J Parasitol 73: 1077-1083.

Wright KA, Chan J (1973) Sense receptors in the bacillary band of trichuroid nematodes. Tiss Cell 5: 373-380.

Xu S, Ding BL, Lu XJ, Shen HX, Zhang DP, Xiao YK (1989) Scanning electron microscopic observations on adults of *Angiostrongylus cantonensis.* Parasitol Today 7: 32-34.

Yokogowa S (1937) A new species of nematode found in the lungs of rats, *Haemostrongylus ratti* sp. nov., Trans Nat Hist Soc Formosa 27: 247-250.

Yoshimura K, Sugaya H, Ishida K (1994) The role of eosinophils in *Angiostrongylus cantonensis* infection. Parasitol Today 10: 231-233.

Yousif F, Ibrahim A (1978) The first record of *Angiostrongylus cantonensis* from Egypt. Z Parasitenkd 56: 73-80.

8. Abkürzungverzeichnis

A	After
AK	Aktinfilament
AL	Alae
AP	Amphidialpore
AS	amorphe Schicht
AX	Axon
B	Bulbus
BA	Basallamina
BC	Bursa copulatrix
BCL	Bacillarzelle (bacillary cell)
BL	Basallabyrinth
BM	Basalmembran
BZ	Blutzelle
CD	caudale Drüse
CH	Chromatin
CM	Caecumepithel
CV	Stachelsaumvesikel (coated vesicle)
CY	Cytophor
D	Darm
DD	Dendrit
DE	Darmepithel
DE	Desmosom
DF	dorsaler Flügel
DH	Dorsalleiste
DL	Darmlumen
DT	Dictyosom
DZ	Drüsenzelle
EDM	elektronendichtes Material
EE	elektronendichte Einschlüsse
EEI	embryoniertes Ei
EG	elektronenlichten Granula
EI	Ei

EP	Epikutikula
ES	Eischale
EVA	elektronenlichte Vakuole
EX	Exkretionsporus
EZ	Eizelle
F	Mikrofilamente
GA	Golgi-Apparat
GER	glattes endoplasmatisches Retikulum
GL	Genitallippen
GM	granuläres Material
GY	Glykogen
HE	Hinterende
HS	Hodenschlauch
HY	Hypodermis
K	Kloake
KE	Kerbe
KL	Kutikularlappen
KM	Kernmembran
KTM	kontraktiler Teil der Muskulatur
KU	Kutikula
LB	Lamellenbündel
LI	Lippe
LL	Lateralleiste
LLi	Laterallinien
LP	Lipidvakuole
LS	Lysosom
M	Mund
MB	Membran
MF	Muskelfilament
MI	Mitochondrien
MK	Mikrotubuli
MÖ	Mundöffnung
MO	membranöse Organelle
MS	Myelinscheide

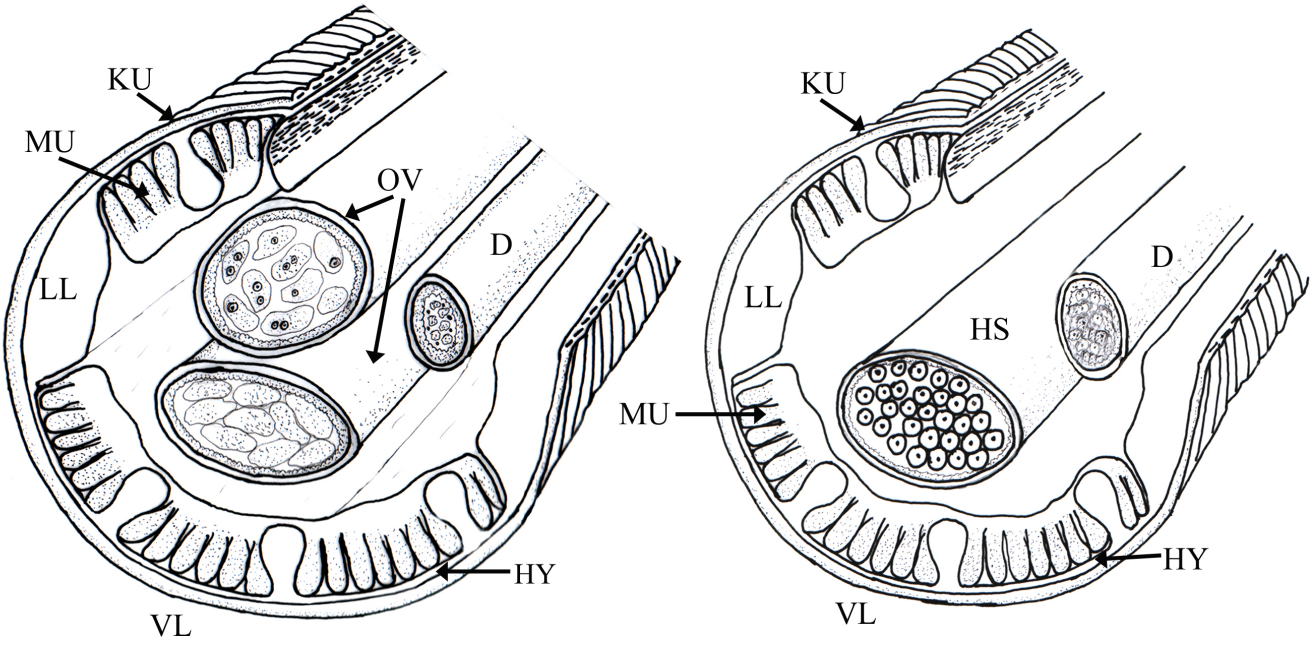
MU	Längsmuskulatur
MV	Mikrovilli
MVK	multivesikuläre Körper
MY	Myosinfilamente
MZ	Muskelzelle
NF	Neurofilament
NKT	nicht-kontraktiler Teil der Muskulatur
NR	Nervenring
NS	Nervenstrang
NU	Nukleolus
NZ	Nervenzelle
OG	Oogonium
OT	Ovidukt
OV	Ovar
OVB	Ovarienbereich
OW	Ovarwand
OZ	Oozyt
PO	Pore
PoSE	postsynaptisches Neurotransmittervesikel
PP	Pseudopodium
PrSE	presynaptisches Neurotransmittervesikel
PS	Polysom
PTM	Protractormuskulatur
QR	Querringelung
QS	Querschnitt
RER	rauhes endoplasmatisches Retikulum
RG	retikuläre Granula
RH	Rhachis
RI	Ribosomen
RL	Rillen
RM	Ringmuskulatur
RTM	Retractormuskulatur
S	Schicht
SA	Spikulumsack

SB	Samenblase
SD	Spermatide
SE	Schneckengewebe
SK	Sekret
SM	Sarkomer
SP	Spermium
SPA	sensorische Papille
SPI	Spikulum
SPIB	Spikulumbereich
SPK	Skleroprotein
SPL	Schneideplatte
SR	Sekretgranula
SR	Stoffreserven
SS	Spikulumscheide
ST	Spermatozyte
STA	Kutikulastrahlen
STI	Stichozytenzelle
SV	Sekretvesikel
TN	terminales Netz
TP	Trichterpapille
UEI	unembryoniertes Ei
UT	Uterus
V	Vulvaöffnung
VA	Vakuole
VE	Vorderende
VF	ventraler Flügel
VG	Vagina
VH	Ventralleiste
VKS	verkalkte Vesikel
VN	Vitellogenin
VS	Vesikel
VT	Vitellinschicht
VVS	Verdauungsvesikel
W	Wand

WH	Widerhaken
WQ	Wurmquerschnitt
Z	Zahn
ZA	Zellausläufer
ZA	Zonula adhaerens
ZG	Zygote
ZK	Zellkern
ZO	Zonula occludens
ZM	Zellmembran
ZT	Zellmaterial
ZV	Zellverbindung
ZZ	Z-Zone

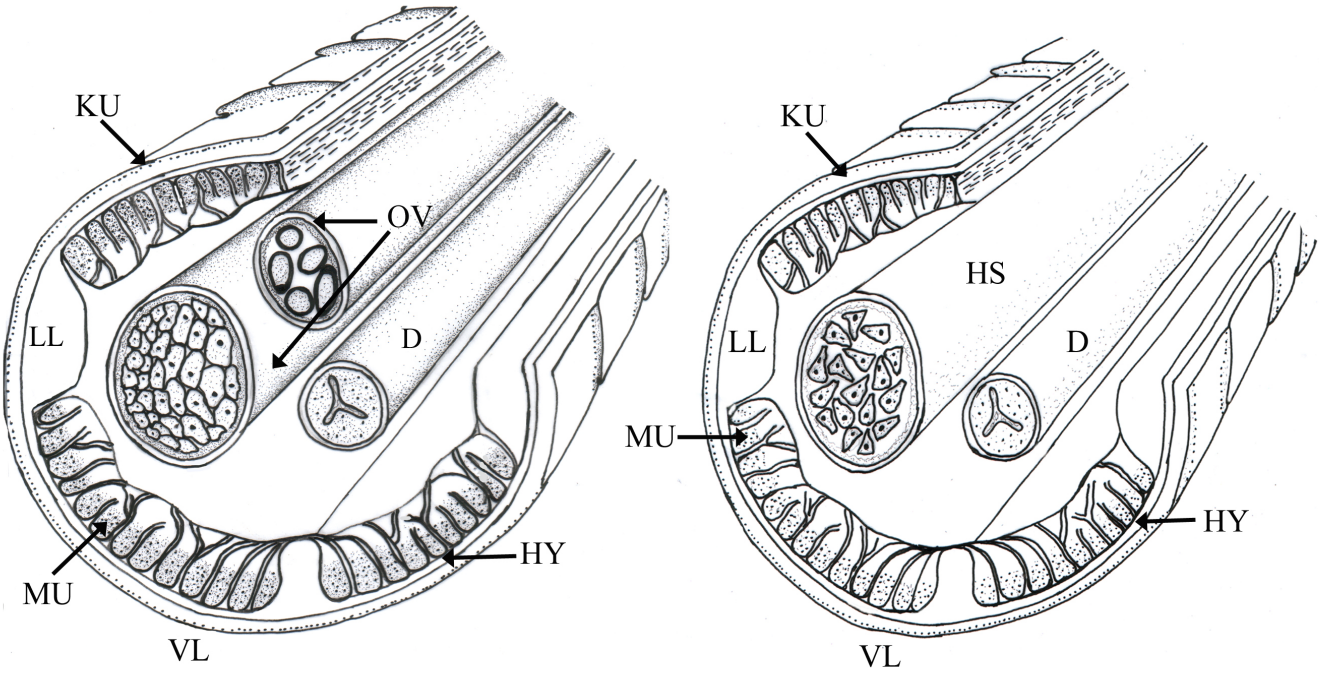
9. Schematische Darstellungen

1. Schematischer Querschnitt durch adulte Würmer von *Angiostrongylus cantonensis*



W. M.

2. Schematischer Querschnitt durch adulte Würmer von *Trichuris muris*



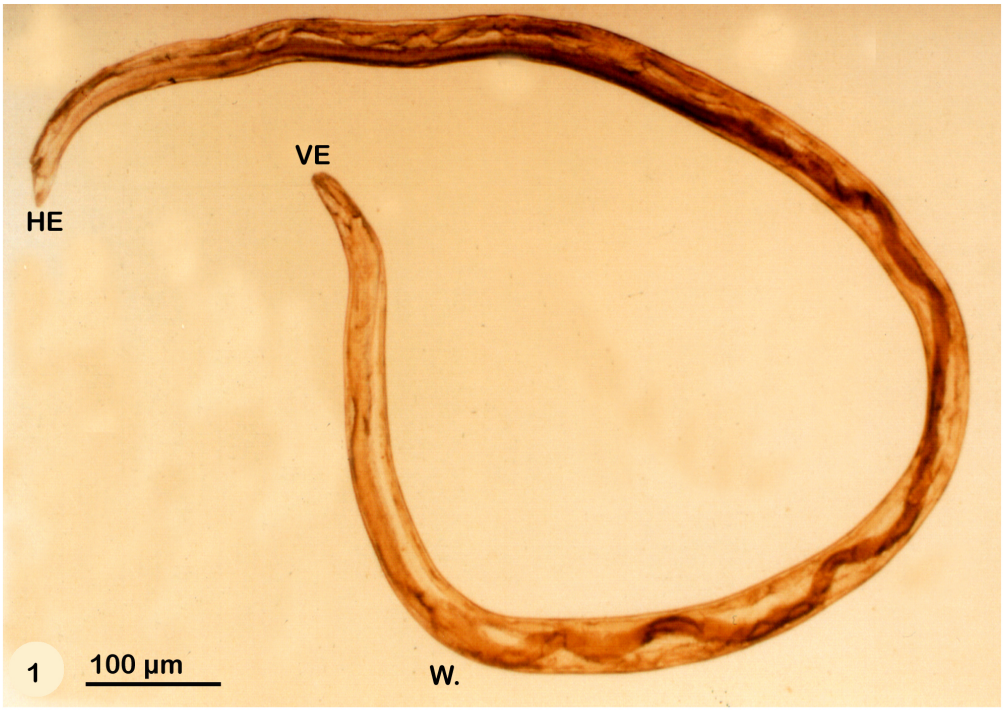
W. M.

10. Abbildungen

Abb. 1-2 Lichtmikroskopische Aufnahmen von aufgehellten adulten Würmern von *Angiostrongylus cantonensis*

Abb. 1 Das Weibchen (W) von *A. cantonensis.*

Abb. 2 Das Männchen (M) von *A. cantonensis*. Das Männchen ist kleiner als das Weibchen.


VE
HE
1
100 µm
W.

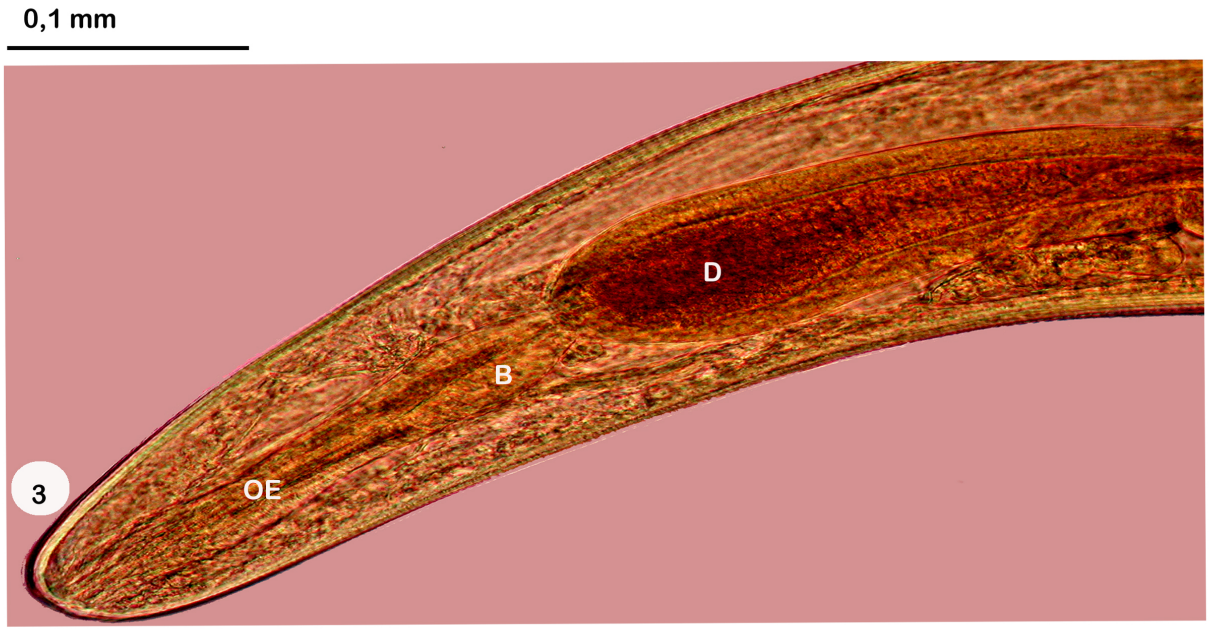

HE
2
100 µm
M.
VE

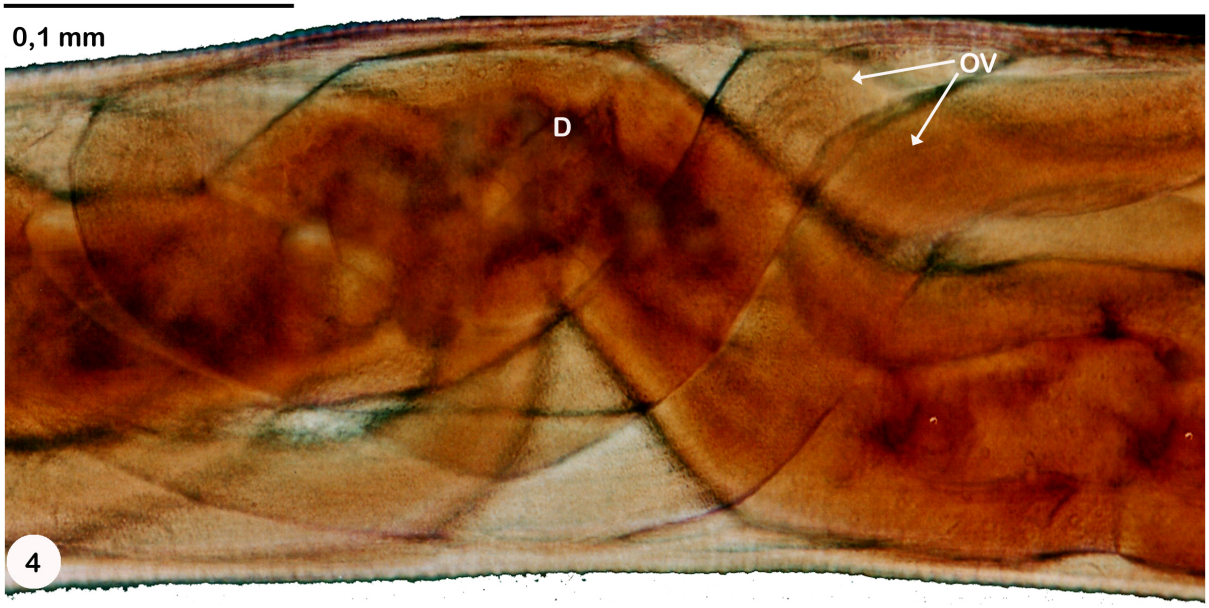
Abb. 3-5 Lichtmikroskopische Aufnahmen von adulten Weibchen und Männchen von *A. cantonensis*

Abb. 3 Die Abbildung zeigt das Vorderende in starker Vergrößerung. Das Vorderende ist bei beiden Geschlechtern abgerundet. Der Oesophagus (OE) hat keinen muskulösen Bulbus (B).

Abb. 4 Ausschnitt eines adulten Weibchens. Sichtbar sind die aufgeknäulten Ovarien (OV) und der blutgefüllte Darm (D).

Abb. 5 Körperausschnitt aus der Mitte eines adulten Männchens. Der Hodenschlauch (HS) verläuft parallel zum Darm (D).


0,1 mm
D
B
OE
3


0,1 mm
OV
D
4

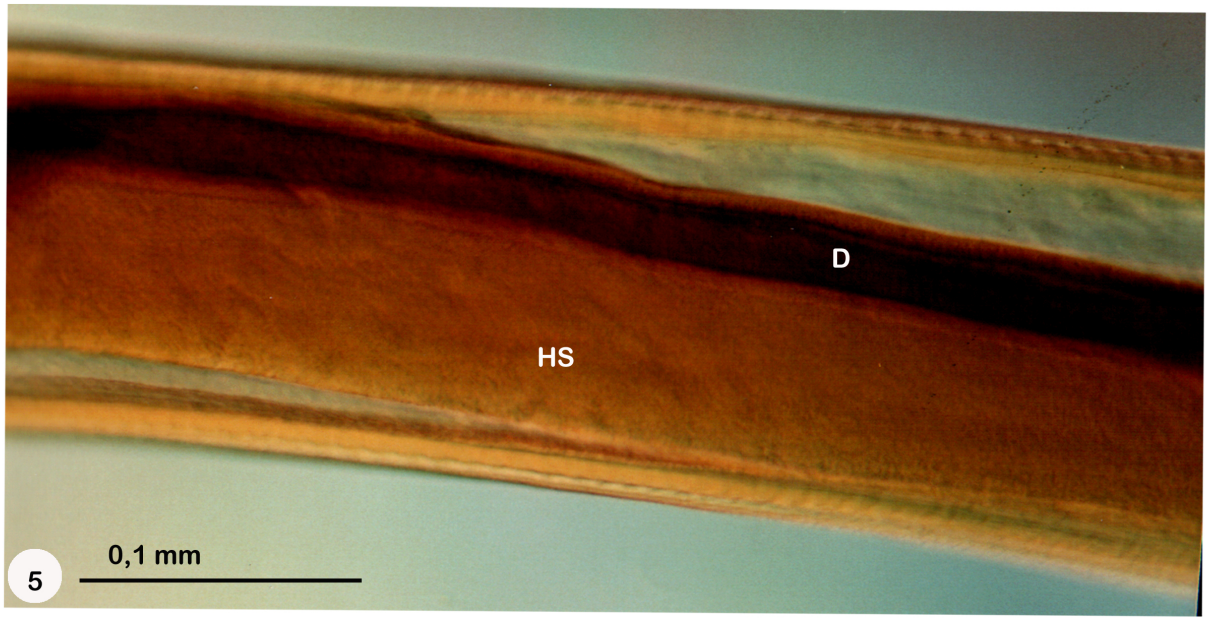

D
HS
0,1 mm
5

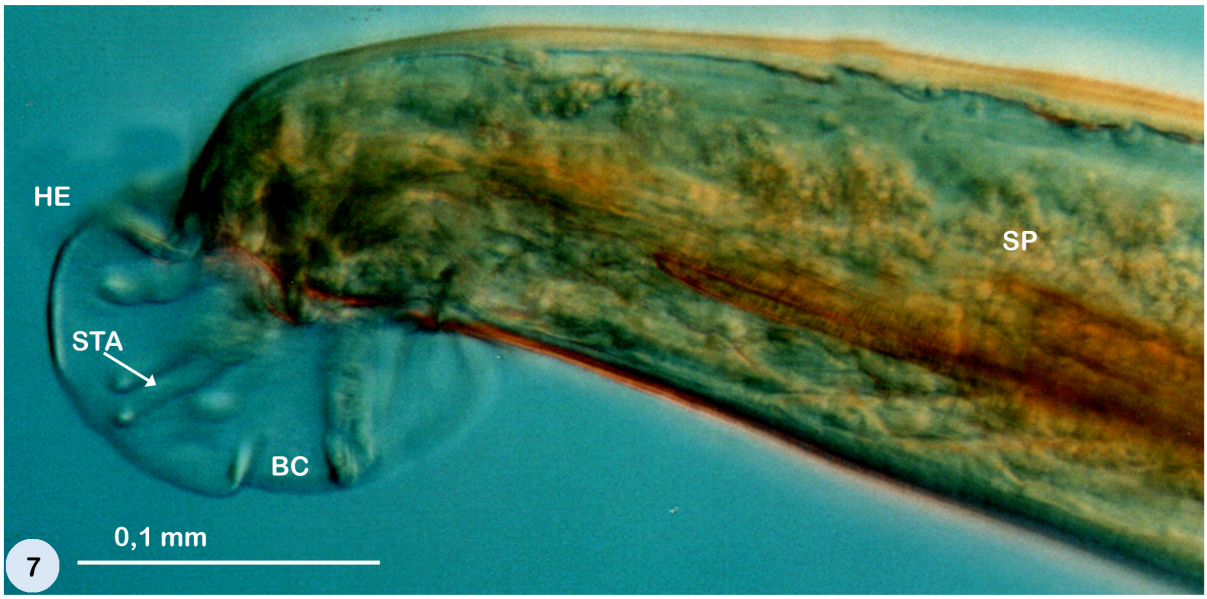
Abb. 6-8 Lichtmikroskopische Aufnahmen des Hinterendes der adulten Männchen und Weibchen von *A. cantonensis*

Abb. 6 Am Hinterende des Weibchen ist der Uterus (UT) mit Eizellen (EZ) erkennbar.

Abb. 7 Am Hinterende des Männchens ist die entwickelte Bursa copulatrix (BC) mit den Kutikulastrahlen (STA) gut zu sehen.

Abb. 8 Unterhalb der Bursa copulatrix sind die zwei paarigen Spikula (SPI) zu erkennen. Das rechte Spikulum erweist sich länger als das linke.


HE
UT
EZ
0,1 mm
6


HE
SP
STA
BC
0,1 mm
7

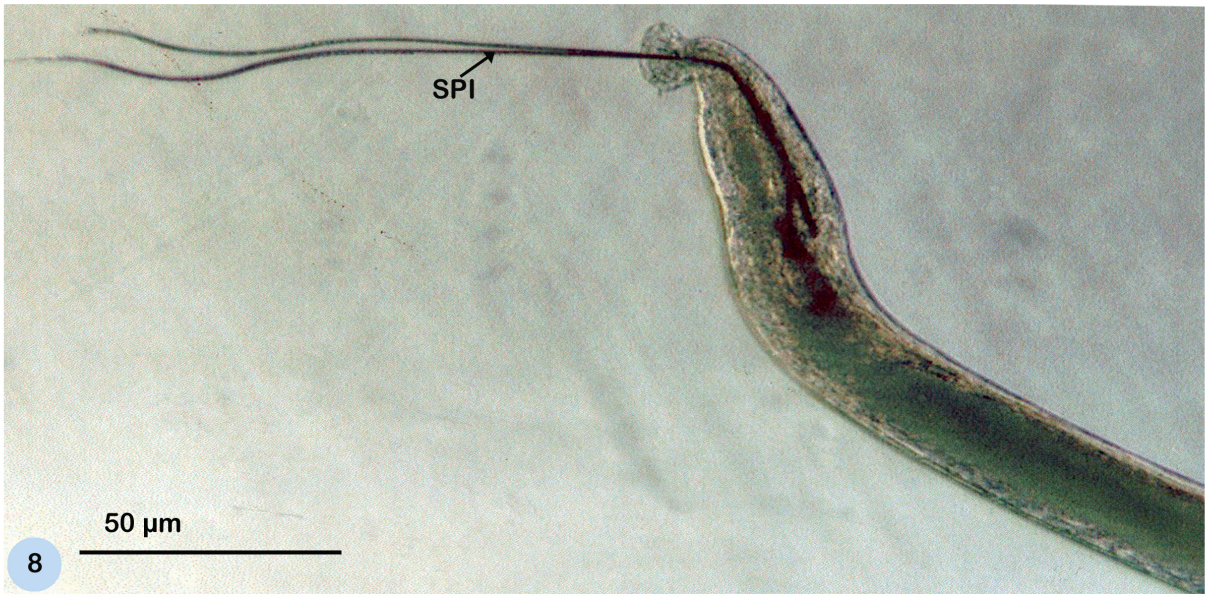

SPI
50 µm
8

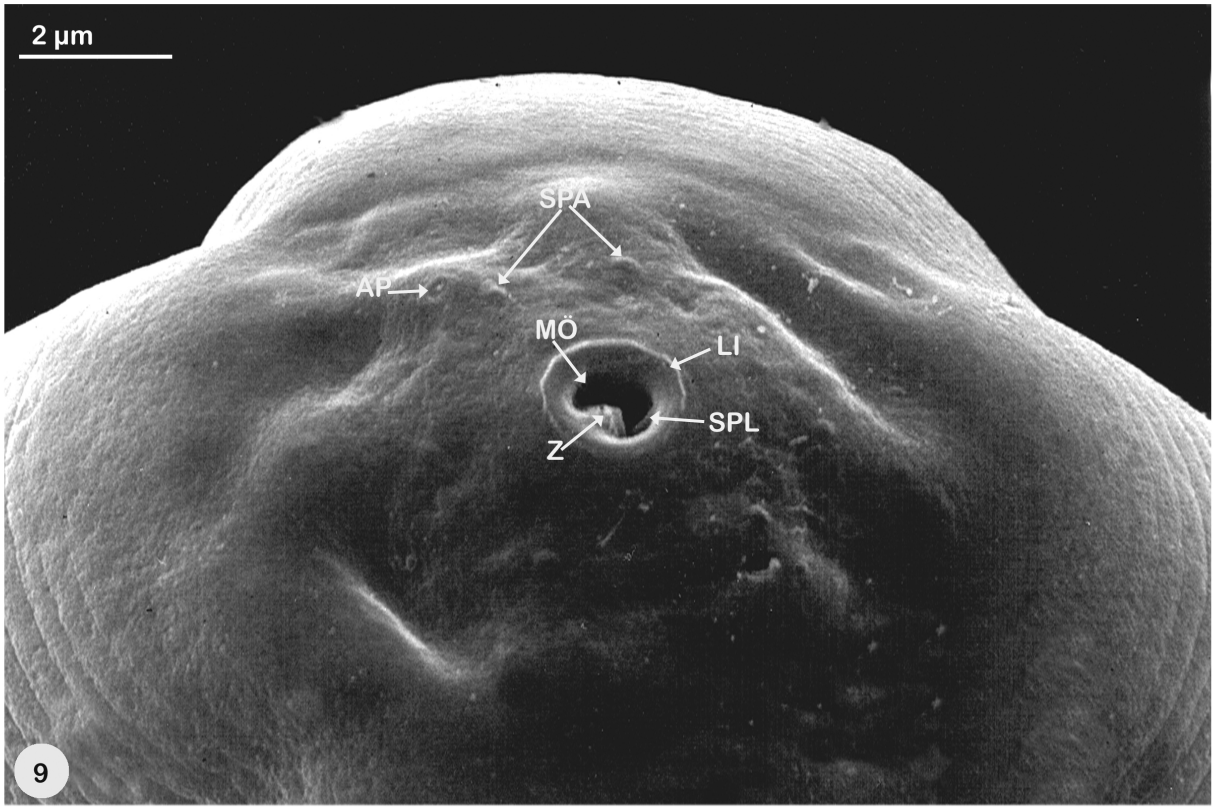
Abb. 9-12 Rasterelektronenmikroskopische Aufnahmen von adulten *A. cantonensis*

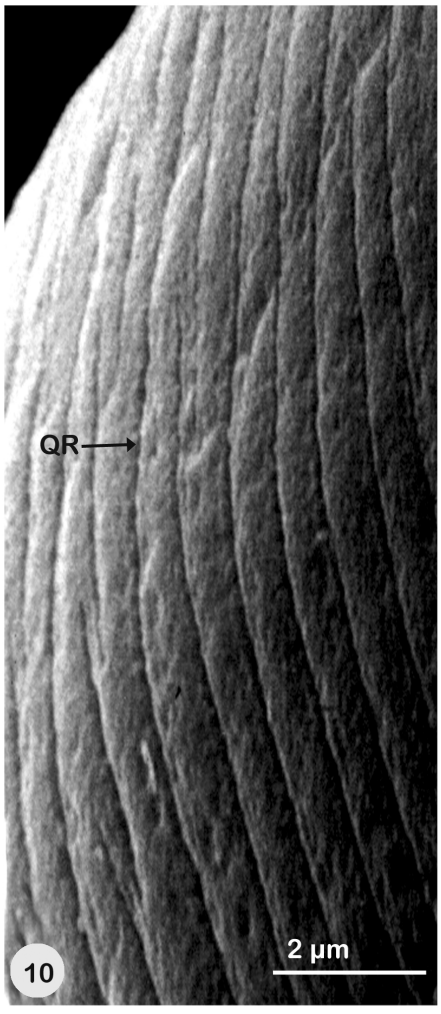
Abb. 9 Aufsicht auf eine stark vergrößerte Mundöffnung (MÖ). Das Vorderende ist glatt, und die Mundöffnung zeigt einen dreieckigen, rudimentären Zahn (Z) und ihm gegenüber eine Schneidenplatte (SPL) im buccalen Hohlraum. Am Vorderende sind die sensorischen Papillen (SPA) und Amphidialporen erkennbar (AP).

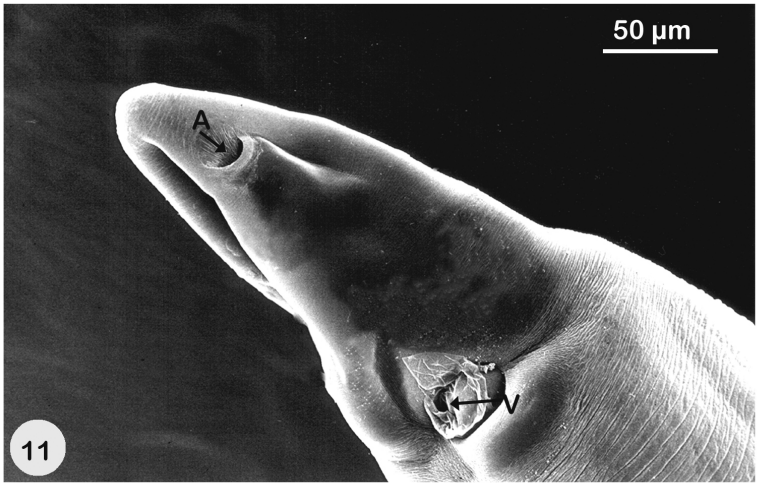
Abb. 10 Aufsicht auf die Kutikula (KU). Die Querringelungen (QR) sind fein, sie liegen nicht dicht beieinander.

Abb. 11 Aufnahme des Hinterendes des Weibchens. In der Vulvaöffnung (V) sind Reste der Epikutikula zu sehen. Der After (A) befindet sich an der Spitze des Hinterendes hinter der Vulvaöffnung.

Abb. 12 Aufsicht auf das Hinterende des Männchens. Sichtbar sind die gut entwickelte Bursa copulatrix (BC) und die Kloake (K).


2 µm
SPA
AP
MÖ
LI
SPL
Z
9


QR
2 µm
10


50 µm
A
V
11

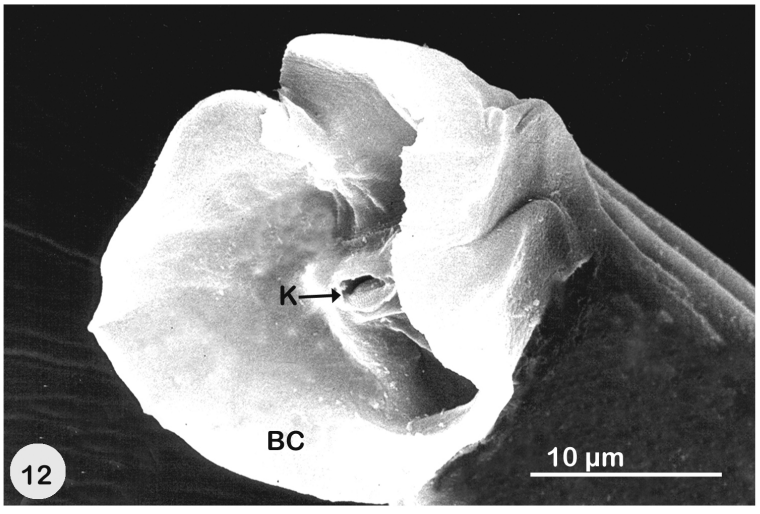

K
BC
10 µm
12

Abb. 13-18 Lichtmikroskopische Aufnahme von verschiedenen Larvalstadien von *A. cantonensis*

Abb. 13 Aufsicht auf eine Larve 1. Das Hinterende (HE) läuft spitz zu; der Oesophagus (OE) erstreckt sich über die gesamte vordere Hälfte des Körperlänge.

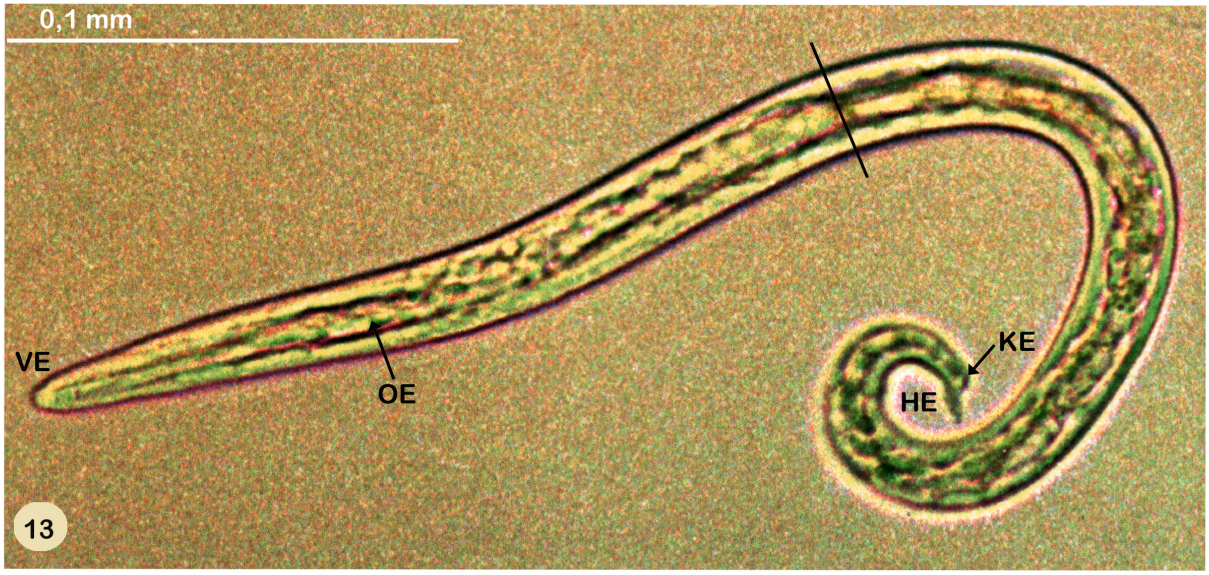
Abb. 14 Übersichtsaufnahme einer Larve im zweiten Entwicklungsstadium. Der Oesophagus wird in der Nähe des Nervenrings (NR) etwas breiter als bei der Larve 1. Der Darm (D) ist mit Nahrungspartikeln angefüllt.

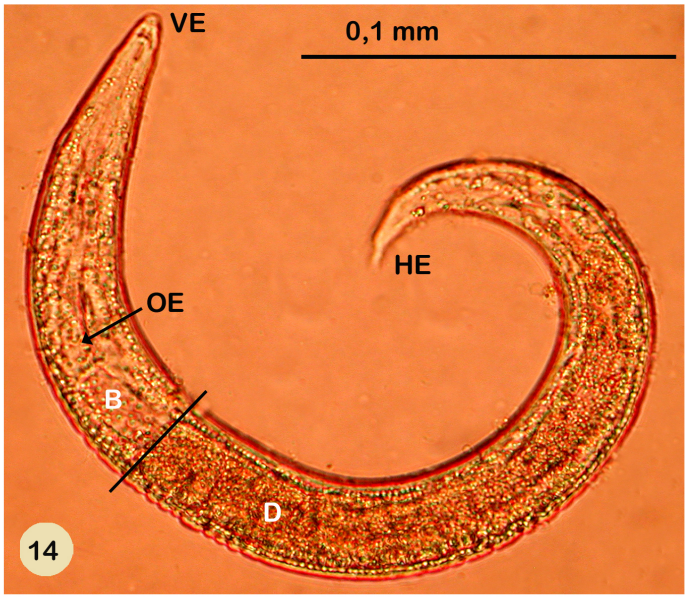
Abb. 15 Querschnitt durch Schneckengewebe aus dem Fußbereich. Zu sehen sind eingerollte Larven 2 (L2) in der Schleimhaut der Schnecke.

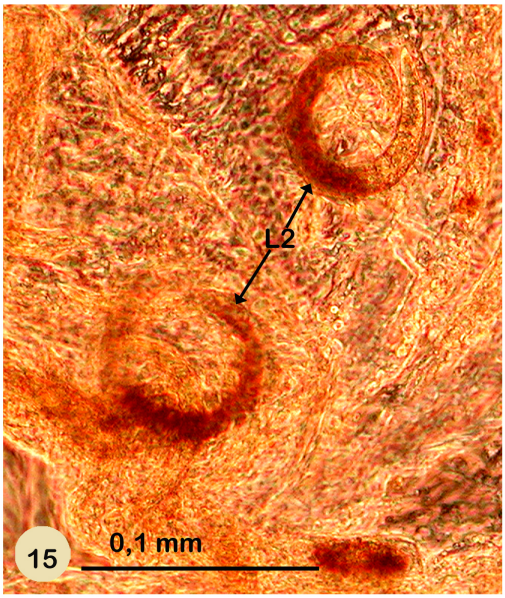
Abb. 16 Aufnahme einer Larve 3. Das Hinterende (HE) läuft spitz zu und besitzt eine auffallende Kerbe (KE) an der dorsalen Oberfläche.

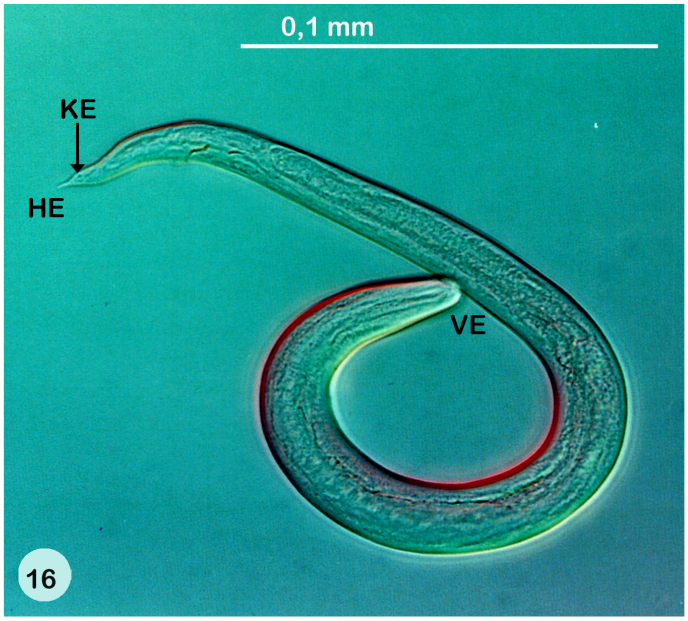
Abb. 17 Der Oesophagus (OE) der Larve 3 erstreckt sich über ein Drittel der gesamten Körperlänge, und der Bulbus (B) wird wesentlich breiter.

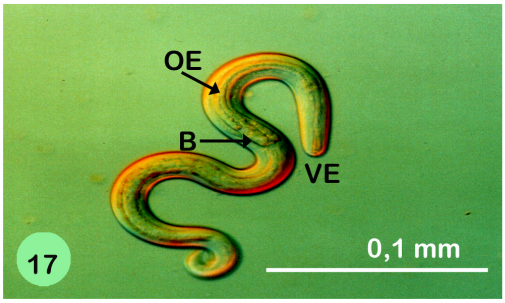
Abb. 18 Am Vorderende sind die zwei gut entwickelten kutikularisierten Zähne (Z) gut erkennbar.


0,1 mm
VE
OE
KE
HE
13


VE
0,1 mm
HE
OE
B
D
14


L2
15
0,1 mm


0,1 mm
KE
HE
VE
16


OE
B
VE
17
0,1 mm

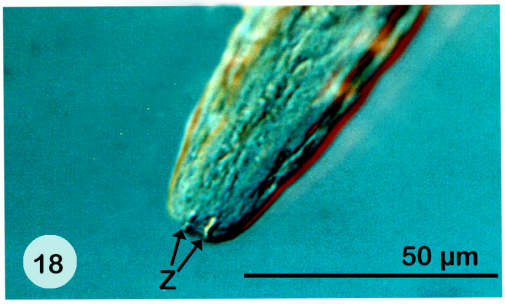

18
Z
50 µm

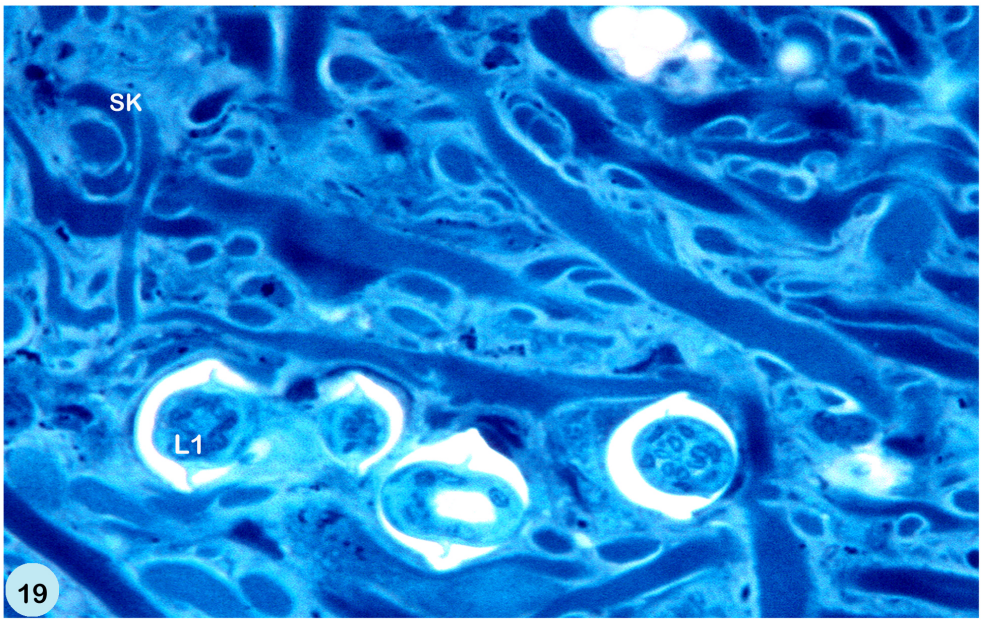
Abb. 19-21 Lichtmikroskopische Aufnahmen von Methylenblau-gefärbten Schnitten des Schneckengewebes mit den Larven 1, 2 und 3

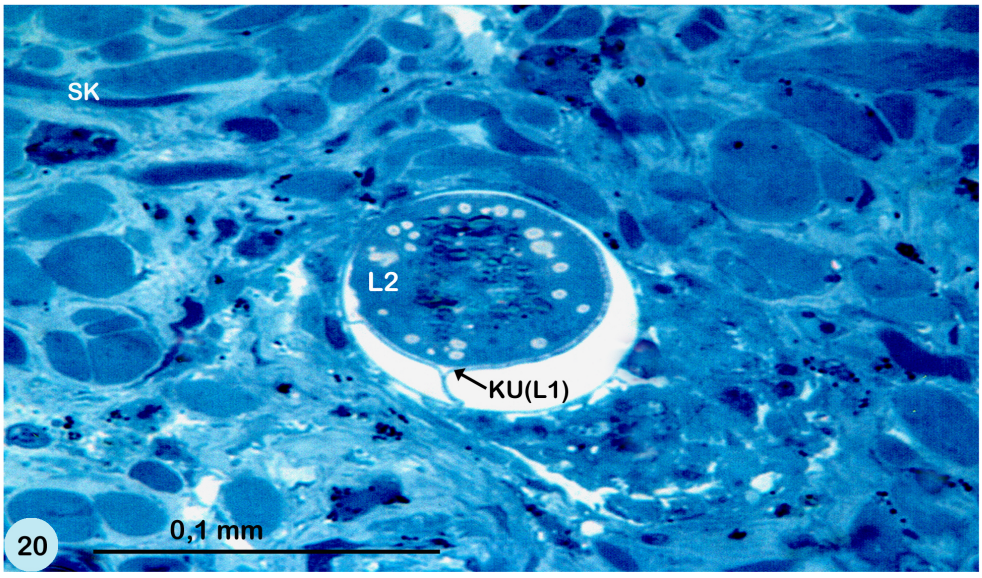
Abb. 19 Querschnitt durch die Larve 1.

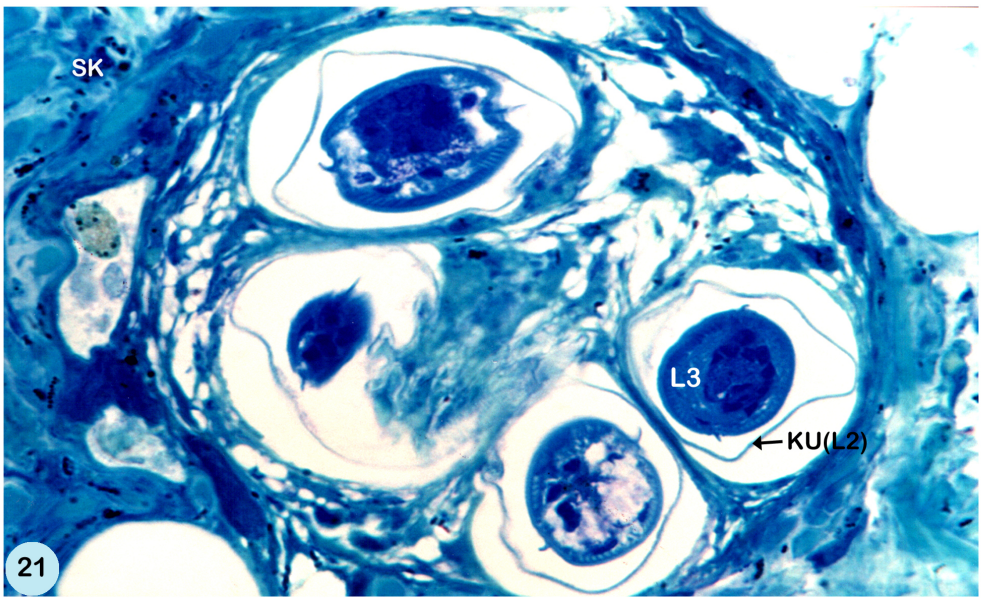
Abb. 20 Querschnitt durch die Larve im zweiten Entwicklungsstadium (L2). Die Kutikula (KU) der Larve 1 umhüllt die Larve 2.

Abb. 21 Querschnitt durch die Larve 3. Gut zu sehen ist die Kutikula (KU) der Larve 2, welche die Larve 3 während ihres Aufenthaltes im Schneckengewebe umhüllt.

0,1 mm







0,1 mm

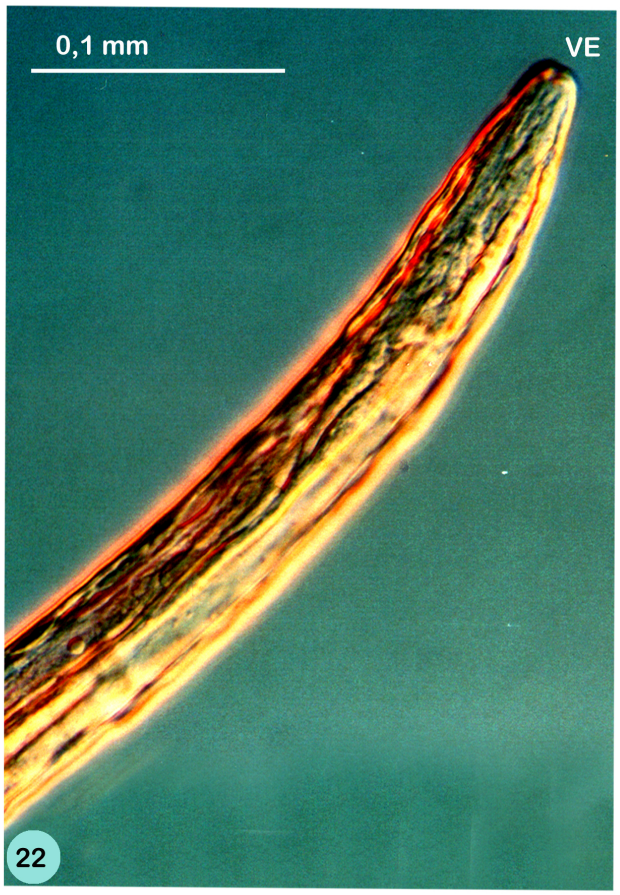
Abb. 22-25 Lichtmikroskopische Aufnahmen der Larve 4 und des präadulten Wurms von *A. cantonensis*

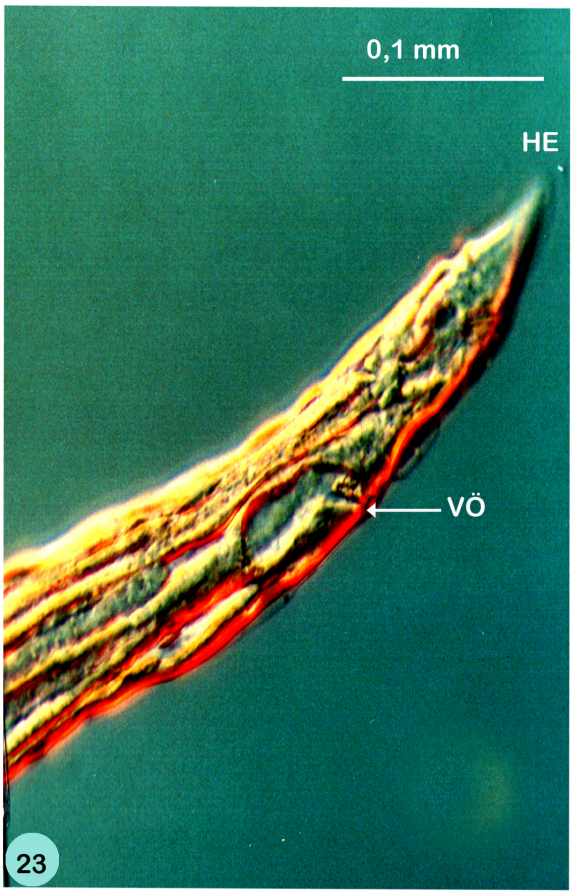
Abb. 22 Übersicht über das Vorderende der Larve 4. Der Mundbereich läuft rund zu. Der Oesophagus ist kürzer als bei der Larve 3.

Abb. 23 Das Hinterende (HE) der Larve 4 läuft spitz zu; die Vulva (V) ist gut entwickelt.

Abb. 24 Aufsicht auf das Hinterende eines präadulten Weibchens.
Gut erkennbar ist die Vulvaöffnung (VÖ). Die Form des Hinterendes ist ähnlich wie beim adulten Weibchen.

Abb. 25 Zu beobachten ist die gut entwickelte Bursa copulatrix (BC) des präadulten Männchens.









0,1 mm

0,1 mm

Abb. 26-32 REM-Aufnahmen aller Larvalentwicklungsstadien von *A. cantonensis*

Abb. 26 Übersicht einer Larve 1. Erkennbar sind die dünnen Longitudinalalae (AL). Das Hinterende (HE) läuft spitz zu.

Abb. 27 Ausschnitt von Abbildung 26. Zu sehen ist ein Teil der Larve 1 mit fein geringelter Kutikula (KU) und die Alae (AL).

Abb. 28 Übersicht über eine Larve des zweiten Entwicklungsstadiums (L2). Erkennbar sind das spitze Hinterende (HE) und die noch vorhandene gefaltete Kutikula (KU) der Larve 1, in der sich die Larve 2 befindet.

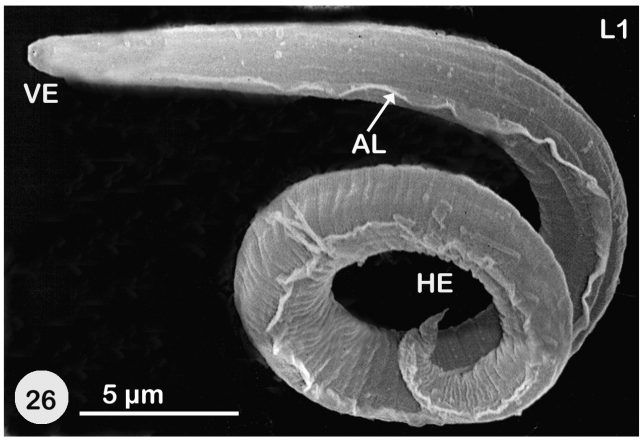
Abb. 29 Ausschnitt von der Larve 3. Die Kutikula (KU) ist ähnlich geringelt wie bei der Larve 1.

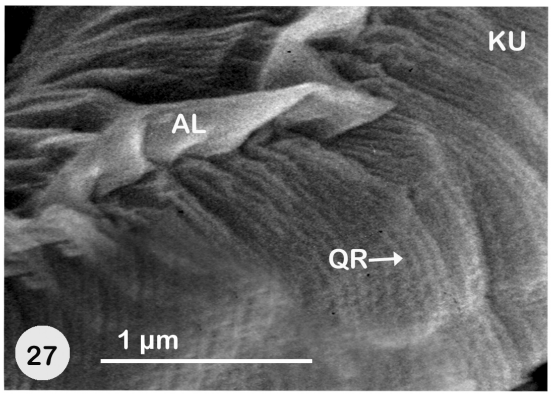
Abb. 30 Aufnahme der Larve 3. Zu erkennen sind die im Vergleich zur Larve 1 etwas breiteren und dickeren Alae (AL) und das spitze Hinterende (HE).

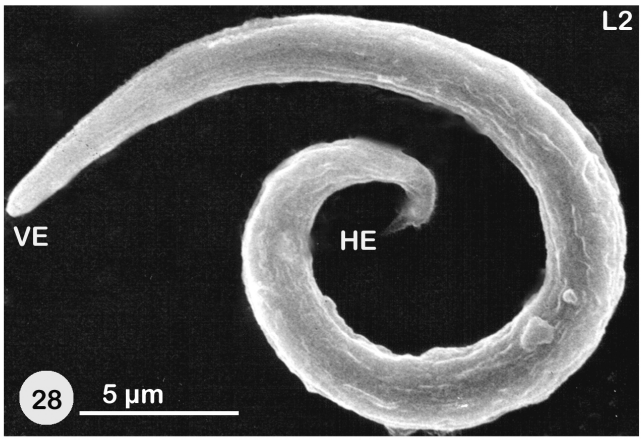
Abb. 31 Übersicht über die Larve 4. Im Vergleich mit anderen Larvalstadien ist sie länger.

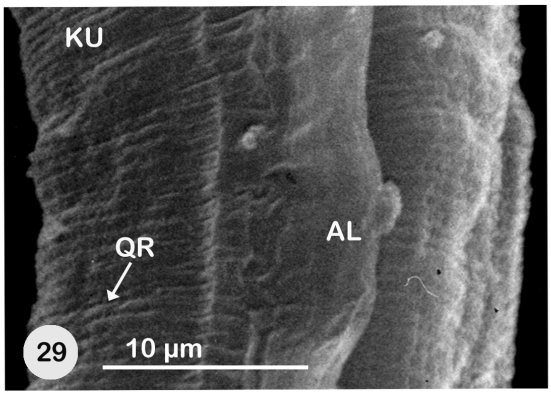
Abb. 31a Aufsicht auf die Kutikula der Larve 4. Die Querringelung (QR) ist gut erkennbar.

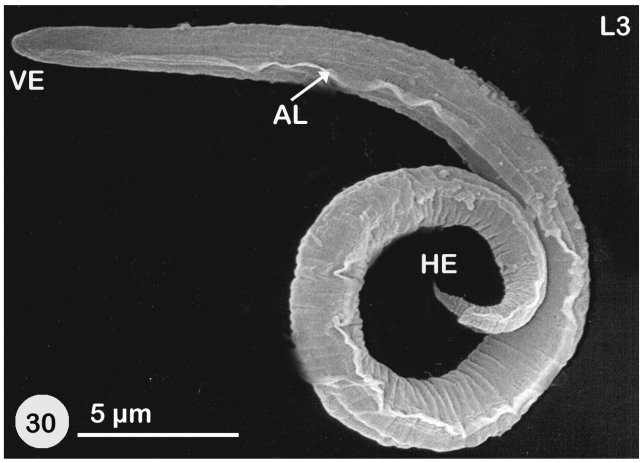
Abb. 32 Längsansicht der Larve 4 im Häutungsvorgang. Der Vulvabereich (V) ist etwas geschwollen.

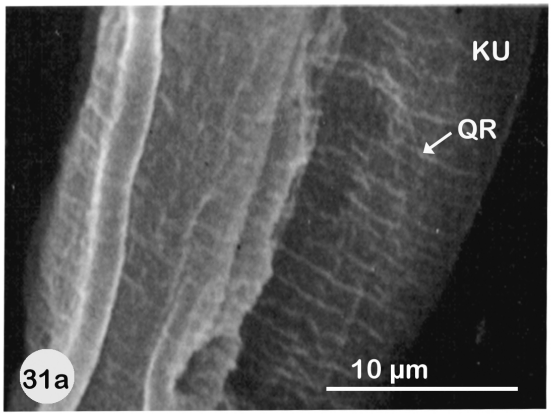

L1
VE
AL
HE
26
5 µm

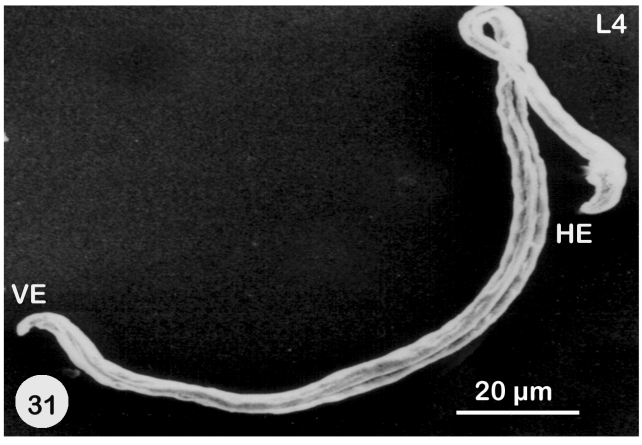

KU
AL
QR
27
1 µm


L2
VE
HE
28
5 µm


KU
QR
AL
29
10 µm


L3
VE
AL
HE
30
5 µm


KU
QR
31a
10 µm


L4
HE
VE
31
20 µm

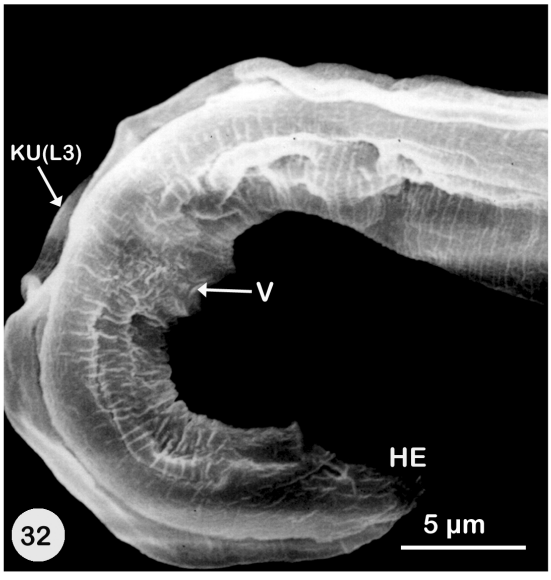

KU(L3)
V
HE
32
5 µm

Abb. 33-38 TEM-Aufnahme von Larvalstadien von *A. cantonensis*

Abb. 33 Querschnitt durch eine Larve im ersten Entwicklungsstadium. Sie besitzt eine dünne Kutikula (KU) und zwei laterale Alae (AL) Der Oesophagus (OE) erscheint mercedessternförmig. Weiter erkennbar sind zahlreiche Zellkerne (ZK), Lipidvakuolen (LP), der Exkretionsporus (EX) und die Muskulatur (MU)

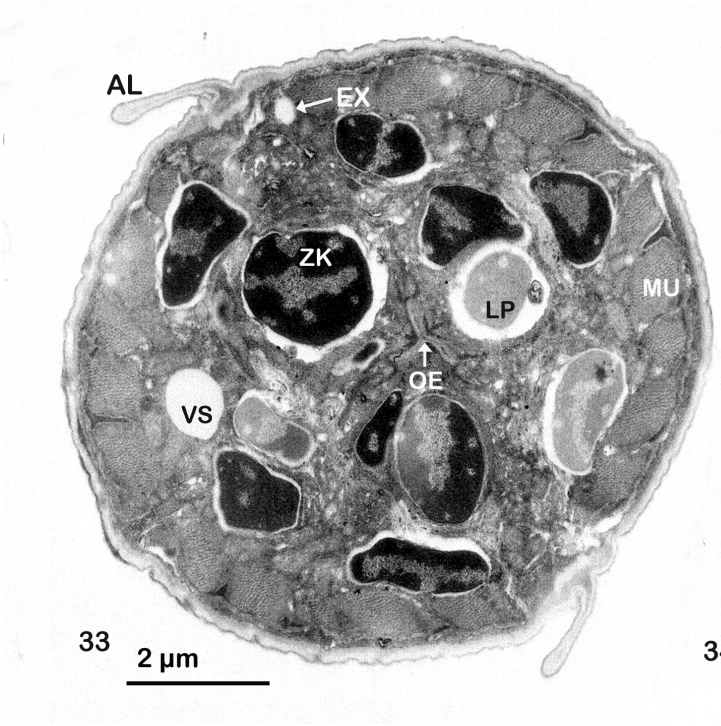
Abb. 34 Kutikula der Larve 1 im Längsschnitt. Zu erkennen sind die drei Schichten der geringelten Kutikula (KU) mit der darunterliegenden dünnen Hypodermis (HY) und der Muskulatur.

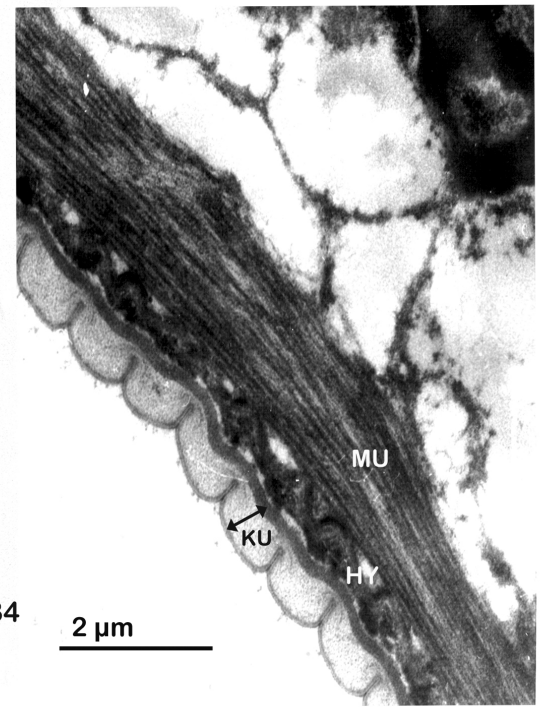
Abb. 35 Querschnitt durch die Mitte einer Larve 2. Das Darmepithel (DE) ist breit und granulär. Im cytoplasmatischen Teil der Muskulatur (NKT) liegen viele multivesikuläre Körper (MVK) und Zellkerne (ZK), darunter einer mit Nukleolus (NU).

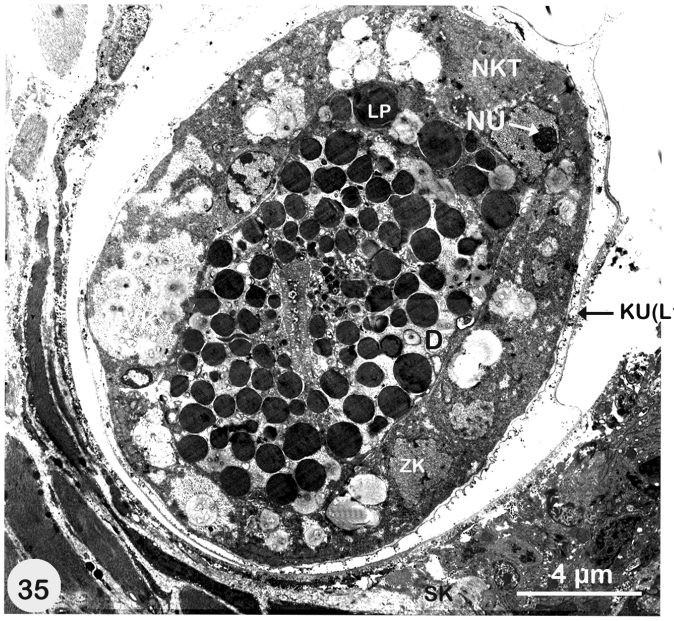
Abb. 36 Querschnitt aus dem Bereich der kontraktilen Elemente der Längsmuskulatur (MU) und der Kutikula (KU) der Larve 1. In der Hypodermis (HY) sind viele freie Ribosomen (RI) erkennbar.

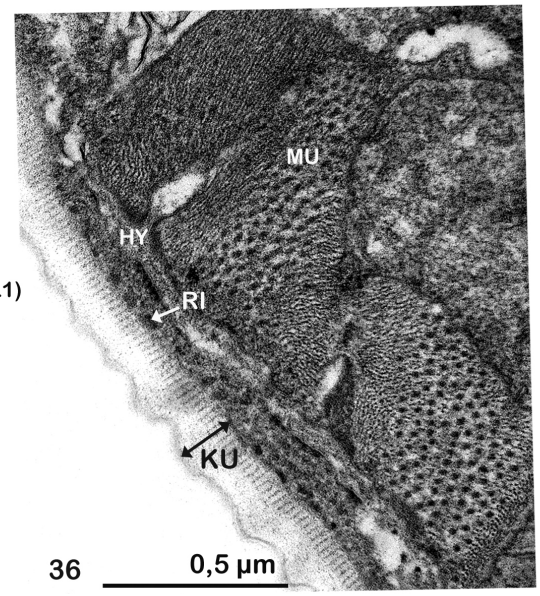
Abb. 37 Die Abbildung zeigt einen Querschnitt durch den Darm der Larve 2. Im Darmlumen (DL) befinden sich Nahrungspartikel. Der Besatz von kurzen und dicken Mikrovilli (MV) ist gut erkennbar.

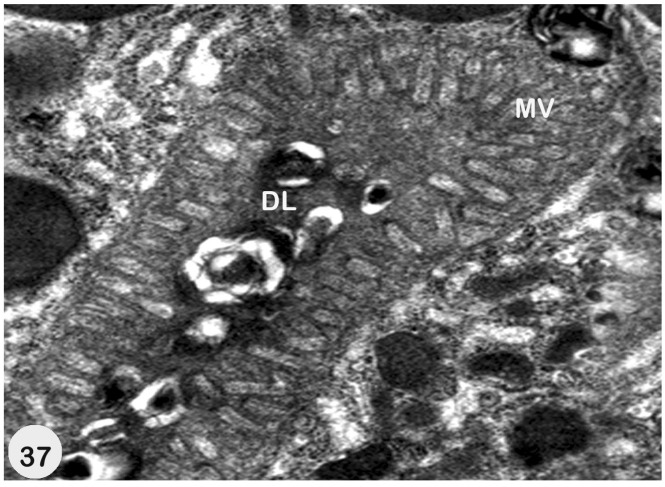
Abb. 38 Ausschnitt von Abbildung 36. Zu erkennen ist die Kutikula der Larve 1 (KU(L1)) und die gefaltete Kutikula der Larve 2 (KU(L2)) mit dazwischen liegenden Vesikeln (VS).


AL
EX
ZK
LP
MU
OE
VS
33
2 µm


MU
KU
HY
34
2 µm


NKT
LP
NU
KU(L1)
D
ZK
SK
35
4 µm


MU
HY
RI
KU
36
0,5 µm


MV
DL
37
0,5 µm

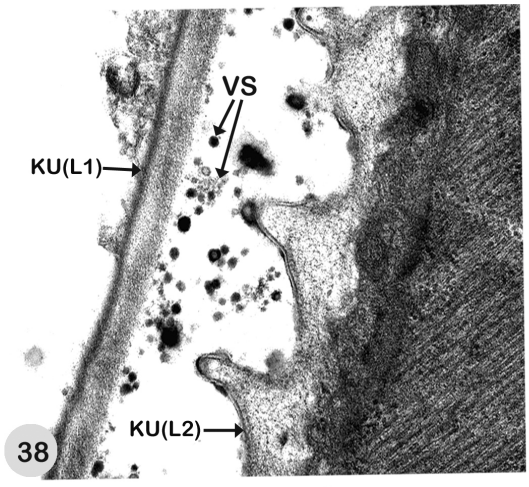

VS
KU(L1)
KU(L2)
38
1 µm

Abb. 39-45 TEM-Aufnahme der Larve von *A. cantonenensis* im dritten Entwicklungsstadium

Abb. 39 Querschnitt durch das Vorderende der Larve im dritten Entwicklungsstadium. Deutlich erkennbar sind die beiden Lateralleisten (LL), die Dorsal- (DL) und die Ventralleiste (VL), die Vorstufen der Exkretionsporen (EX) an den Lateralleisten (LL) und der Nervenring (NR) mit Nervenzellen (NZ) und vielen Mitochondrien (MI). Die Kutikula (KU) des Oesophagus (OE) ist dünn.

Abb. 40 Die Abbildung zeigt einen Querschnitt durch die Längsmuskukatur (MU) der Larve 3. In dem nicht - kontraktilen Teil der Muskulatur befinden sich viele Mitochondrien (MI).

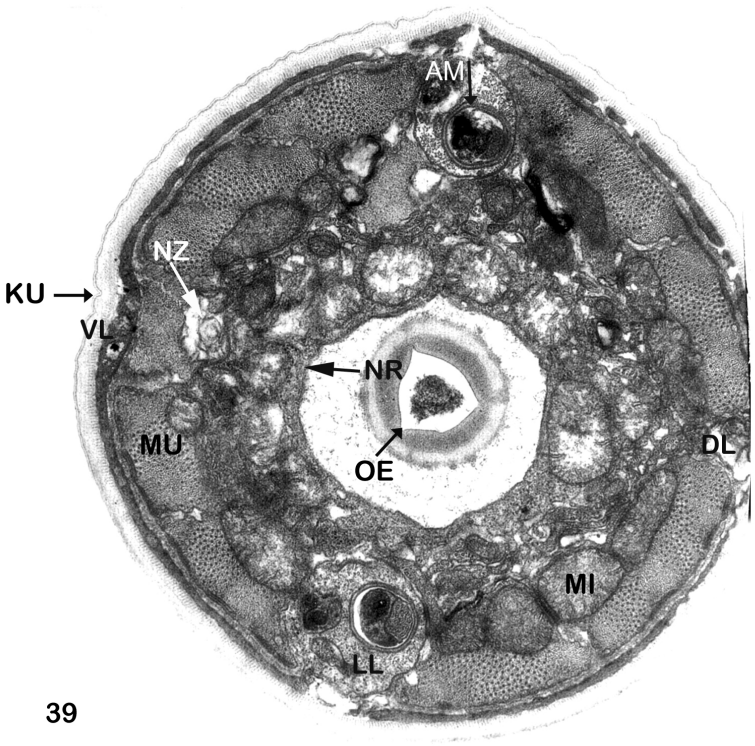
Abb. 41 Die Abbildung zeigt einen Ausschnitt der Abbildung 39. Im kontraktilen Teil der Muskulatur (KTM) sind die Muskelzellen unregelmäßig angeordnet. Die Hypodermis (HY) ist gegenüber den Larven 1 und 2 breiter geworden.

Abb. 42 Aufnahme von Schneckengewebe (SE) und von der Kutikula der Larve 2 (KU(L2)), die die Larve 3 umhüllt.

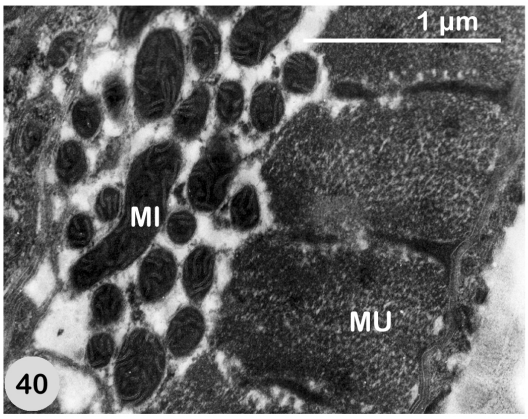
Abb. 43 Querschnitt durch die Larve 3. Die Abbildung zeigt den Oesophagus (OE) und eine gut entwickelte Muskulatur (MU); Zellkerne (ZK) in Teilung sowie viele Mitochondrien (MI). Die Alae (AL) sind ebenfalls gut erkennbar.

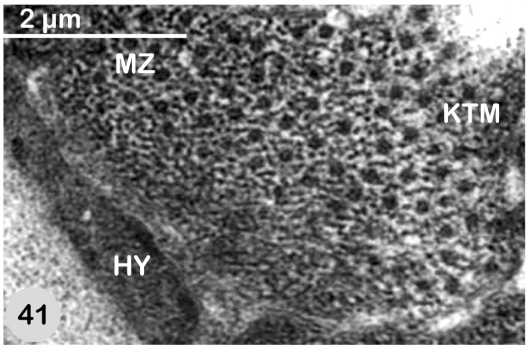
Abb. 44 Die Kutikula (KU) der Larve 3 ist glatt und dicker als bei den Larven 1 und 2. Die drei Kutikulaschichten sind gut erkennbar.

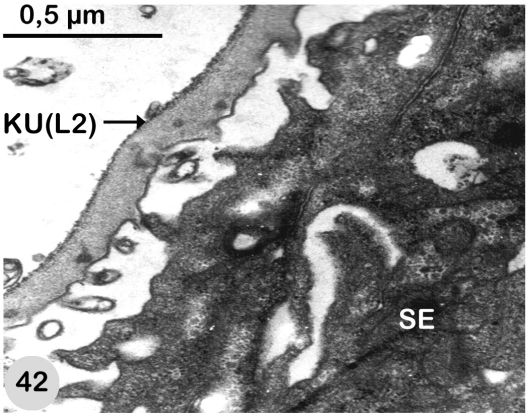
Abb. 45 Die Kutikula (KU) der Larve 2, die die Larve 3 umhüllt. Man erkennt sie im Elektronenmikroskop an Hand der zahlreichen Ausstülpungen und Falten an der Außenseite (s. auch Abbildung 42).

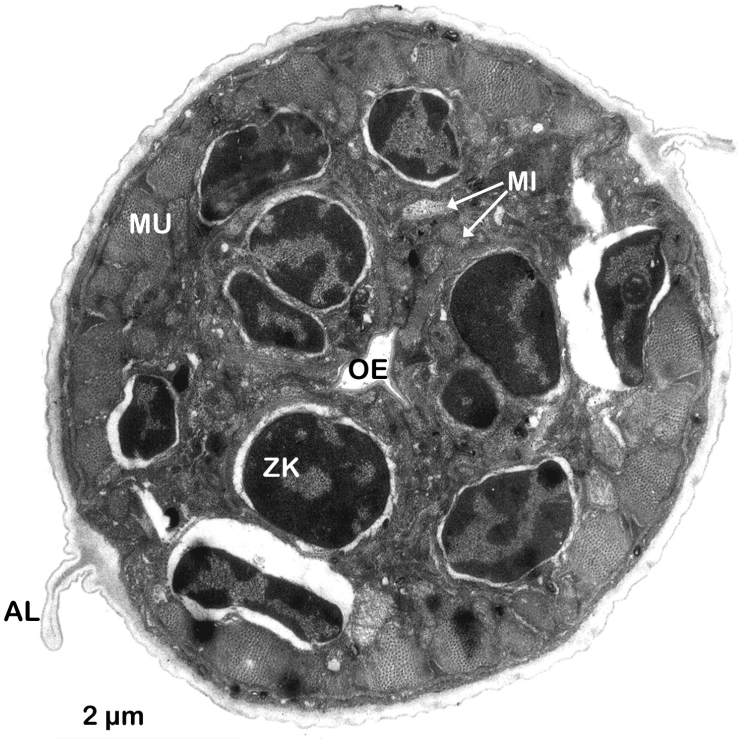

1 µm
AM
NZ
KU
VL
NR
MU
OE
DL
MI
LL

39

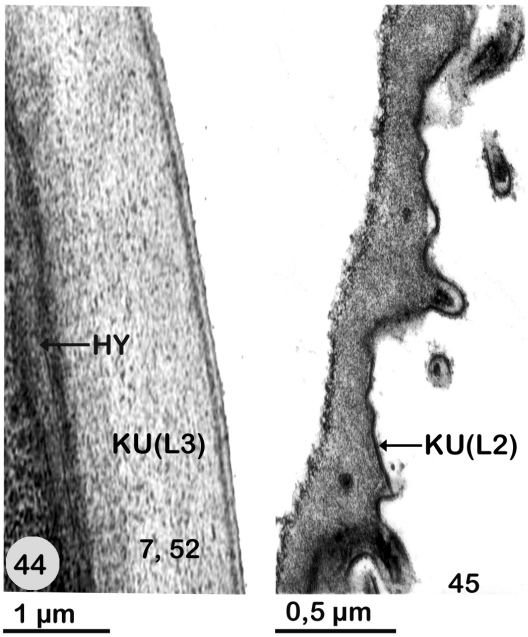

1 µm
MI
MU
40


2 µm
MZ
KTM
HY
41


0,5 µm
KU(L2)
SE
42


MI
MU
OE
ZK
AL
2 µm

43


HY
KU(L3)
7, 52
44
1 µm
KU(L2)
0,5 µm

45

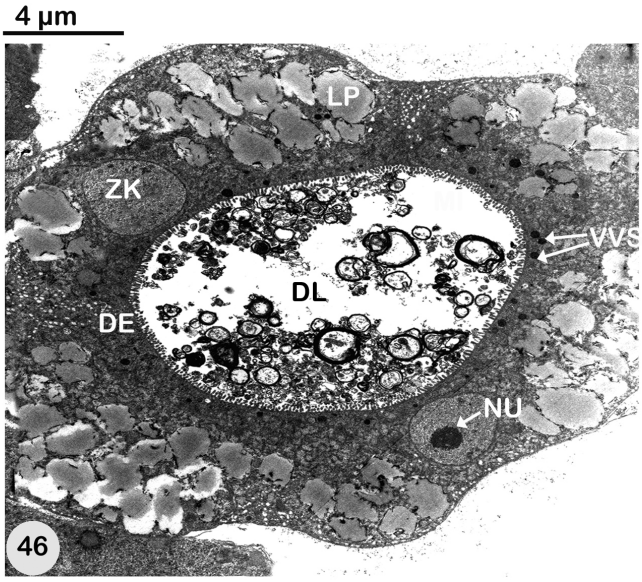
Abb. 46-49 TEM-Aufnahmen des Darminhalts der Larve 4 und des präadulten Wurms von *A. cantonensis*

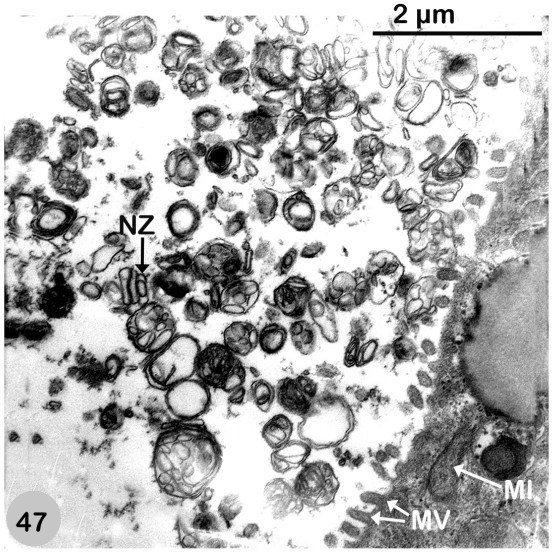
Abb. 46 Querschnitt durch den Darm. Im Darmepithel (DE) befinden sich Zellkerne (ZK) mit Nukleolus (NU), viele Lipidvakuolen (LP) und Verdauungsvesikel (VVS).

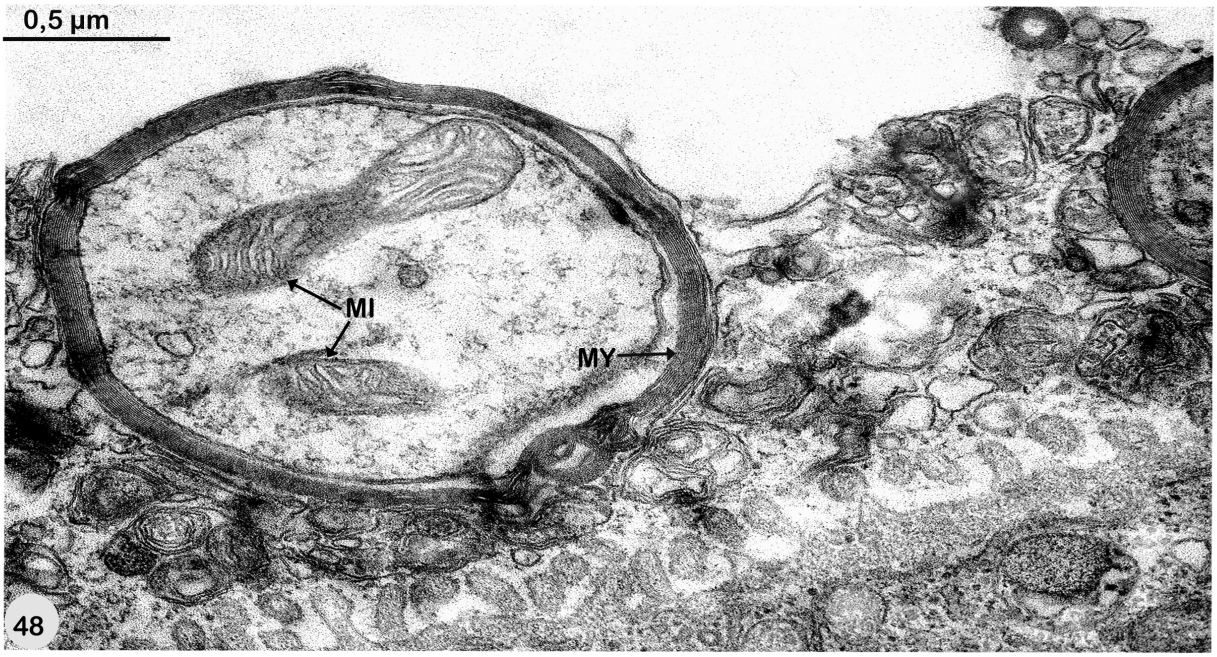
Abb. 47 Ausschnitt aus Abbildung 46. Im Darmlumen befinden sich zahlreiche Reste von Nervenzelle (NZ). Zu erkennen sind weiterhin kurze Mikrovilli (MV), sowie die Mitochondrien (MI) des Darmepithels.

Abb. 48 Stark vergrößerter Ausschnitt vom Darminhalt der Larve 4. Erkennbar ist eine quergeschnittene Nervenzelle (NZ) mit Mitochondrien, umgeben von einer Myelinscheide (MS) aus dem Kleinhirn der Ratte.

Abb. 49 Aufnahme des Darminhalts eines präadulten Wurms. Zu sehen sind die Reste von Nerven- (NZ) und Blutzellen (BZ), sowie die Mikrovilli (MV).


4 µm
LP
ZK
VVS
DL
DE
NU
46


2 µm
NZ
MI
MV
47


0,5 µm
MI
MY
48

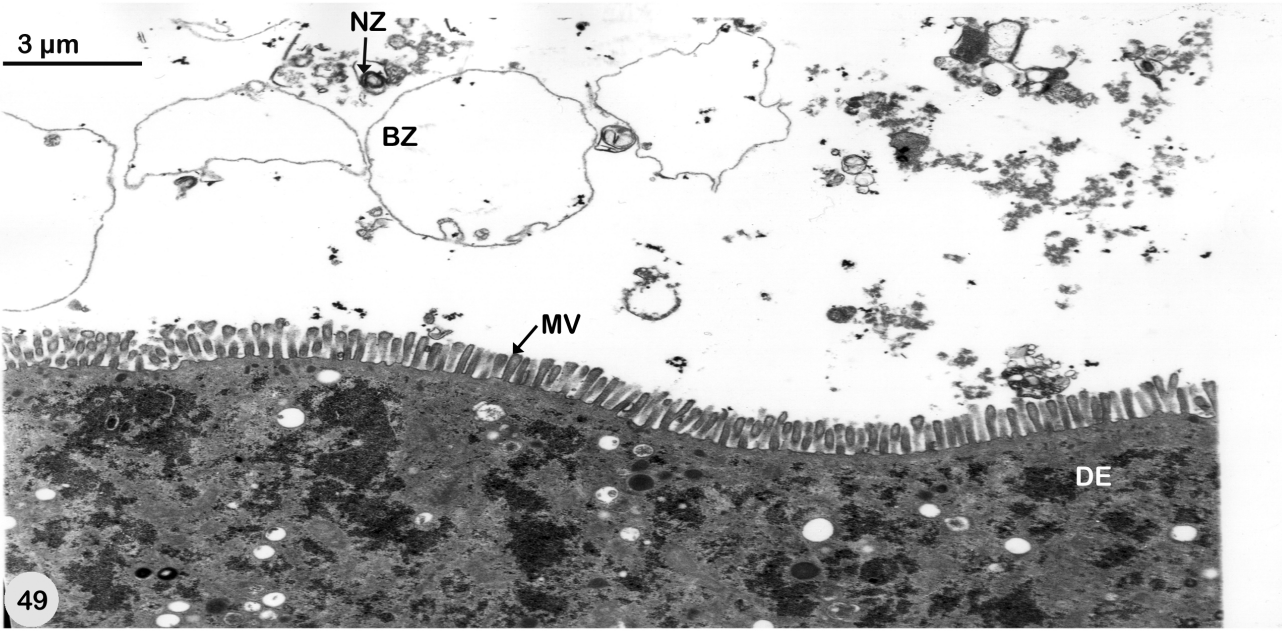

3 µm
NZ
BZ
MV
DE
49

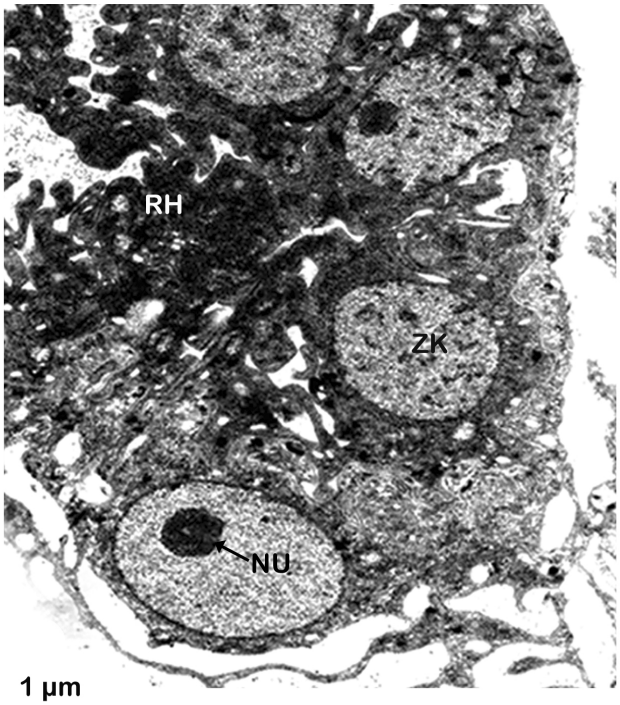
Abb. 50-53 TEM-Aufnahmen der Larve 4 und des präadulten Wurms von *A. cantonensis*

Abb. 50 Querschnitt durch ein Ovar der Larve im vierten Entwicklungsstadium. Die Zellkerne (ZK) mit Nukleolus (NU) und das nicht strukturierte Gewebe der Rachis (RH) sind erkennbar.

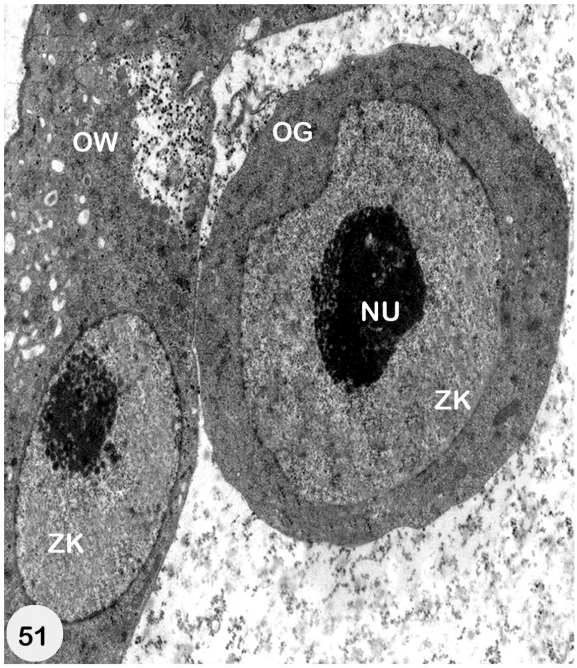
Abb. 51 Ovar und frühes Oogonium (OG) mit Zellkern (ZK) und Nukleolus (NU). In der Ovarwand (OW) links im Bild befindet sich ein Oogonium in der Enstehung.

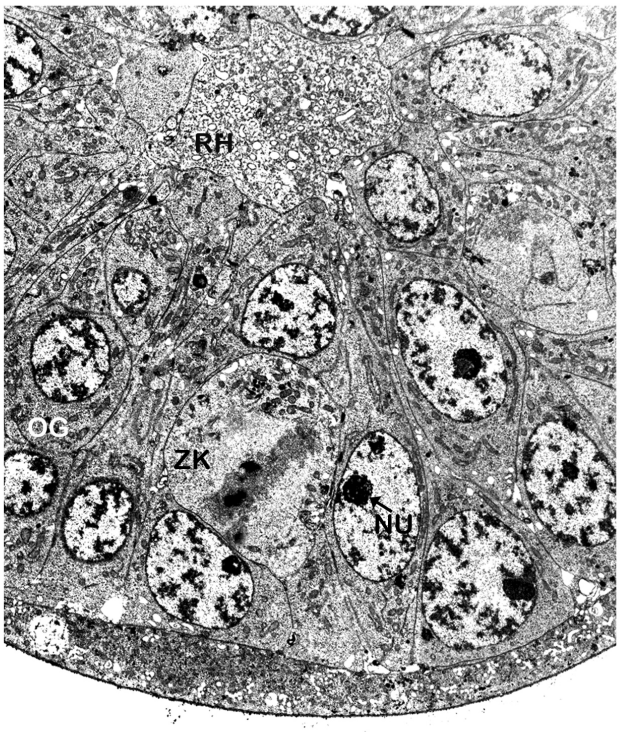
Abb. 52 Die Abbildung zeigt die Keimzone mit den sich entwickelnden Oogonien (OG) eines präadulten Weibchens. Einer der Zellkerne (ZK) befindet sich im Zustand der Metaphase. Die Rhachis (RH) organisiert sich für die Weiterentwicklung der früheren Oozyten (OZ).

Abb. 53 Querschnitt durch den Hodenschlauch eines präadulten Männchens. Die Spermatogonien (SG) besitzen einen großen Zellkern (ZK) und befinden sich in aktiver Vermehrung. Auch die Spermatogonien sind an eine Rhachis (RH) gebunden.



50





52

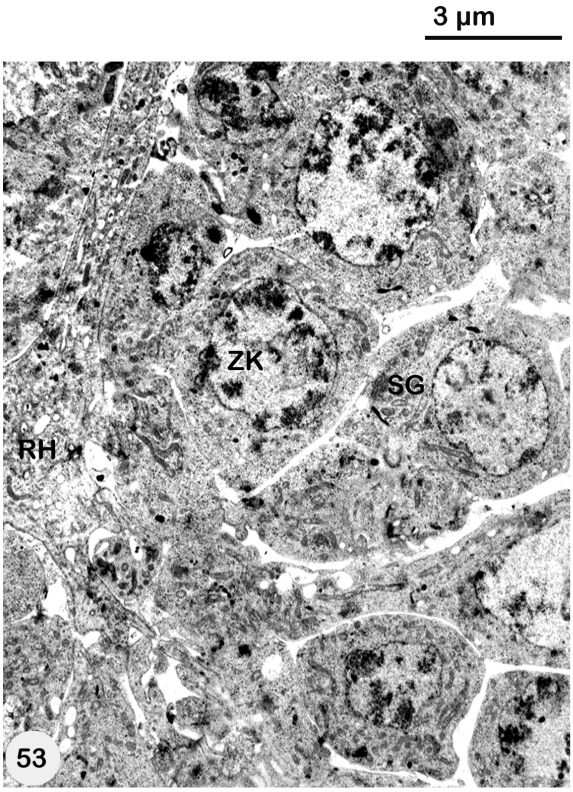


Abb. 54-60 Lichtmikroskopische Bilder Toluidinblau-gefärbter Semidünnschnitte von *A. cantonensis*

Abb. 54 Übersichtsaufnahme eines Querschnitts durch ein Weibchen im vierten Larvalstadium. Sichtbar sind die verdickten Lateralleisten (LL), der Darm (D) und die Ovarien (OV).

Abb. 55 Querschnitt durch ein präadultes Weibchen. In der dorsalen und in der ventralen Hypodermisleiste sind die je drei längsverlaufenden Leisten (1-3) schon erkennbar. In den Lateralleisten (LL) sind die Zellkerne (ZK) und die Exkretionsporen (EX) erkennbar.

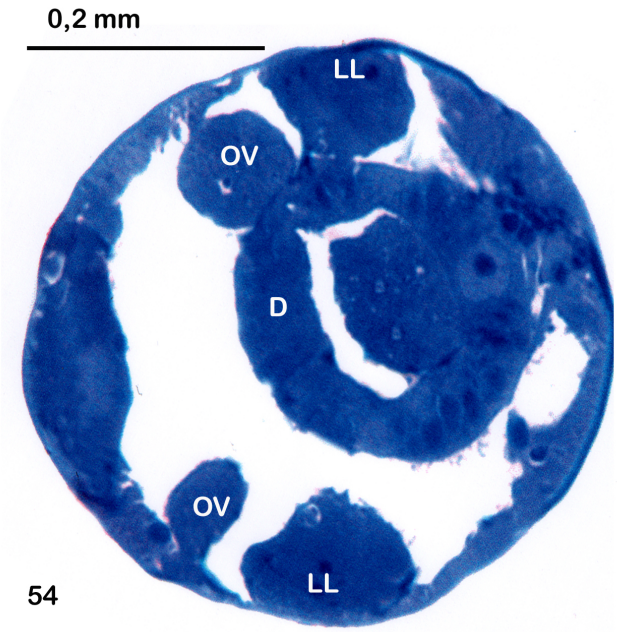
Abb. 56 Querschnitt durch ein adultes Weibchen. Die Kutikula (KU) und die Lateralleisten (LL) sind breiter geworden, die Dorsalleiste (DL) und die Ventralleiste (VL) sind gut sichtbar. Der Ovidukt (OT) mit primären Oocyten (OC) ist im Schnitt mehrfach getroffen.

Abb. 57 Veregrößerter Ausschnitt aus einem Querschnitt durch ein präadultes Weibchen. Die Längsmuskulatur (MU) zeigt die typische Schrägstreifung. Die kontraktilen Elemente benachbarter Muskelzellen liegen lückenlos aneinander. Erkennbar ist der Exkretionskanal (EX) in der Lateralleiste.

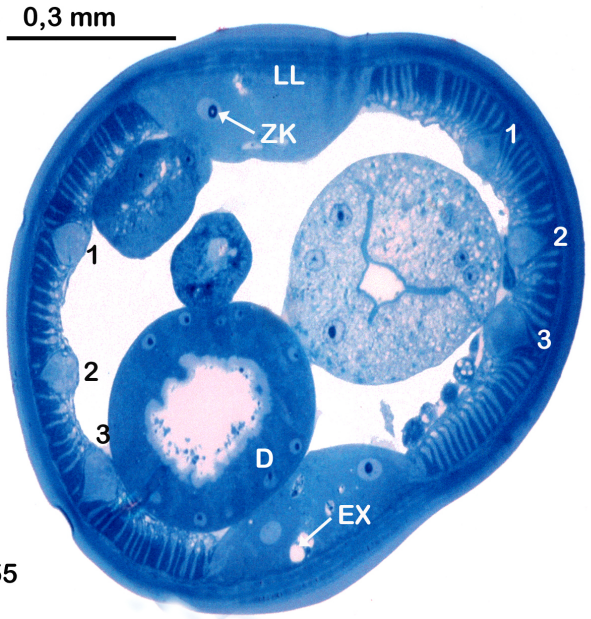
Abb. 58 Die Mehrschichtigkeit der Kutikula (KU) ist bereits in der lichtmikroskopischen Aufnahme erkennbar (s. auch Abb. 61).

Abb. 59 Querschnitt durch das Vorderende eines Männchens. Erkennbar sind der Oesophagus (OE), der Nervenring (NR) und Zellkerne.

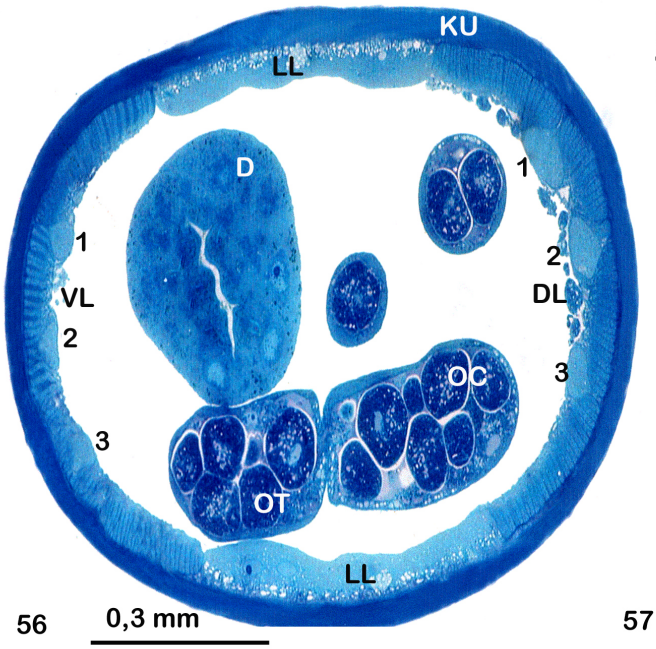
Abb. 60 Querschnitt durch den Darm. Das Darmepithel (DE) ist breit; im Darmlumen (DL) und im Darmepithel erkennbar sind vielen Verdaungsvesikel (VVS).



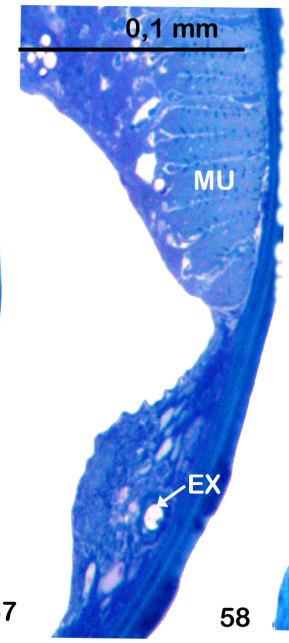
54



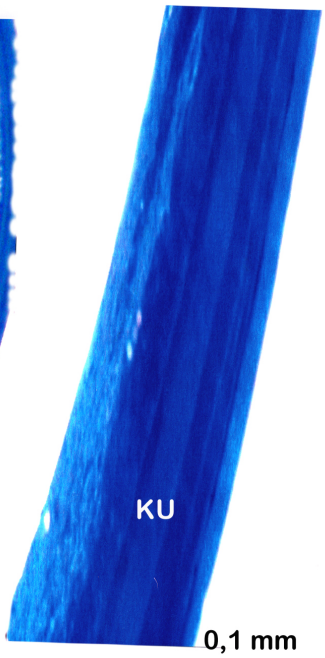
55



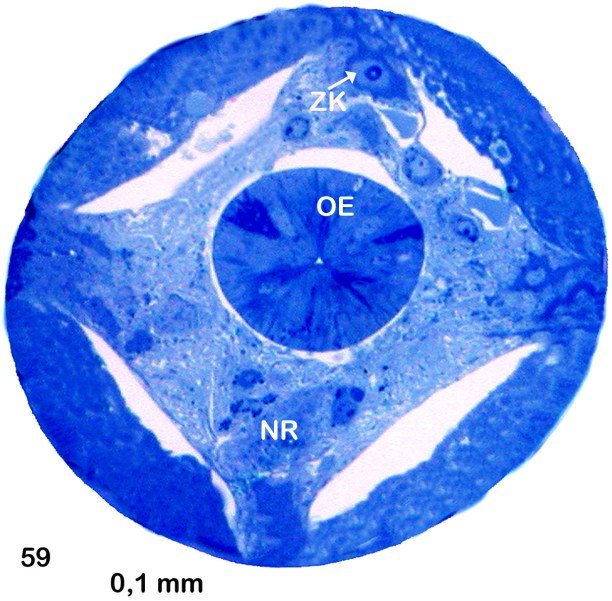
56 0,3 mm



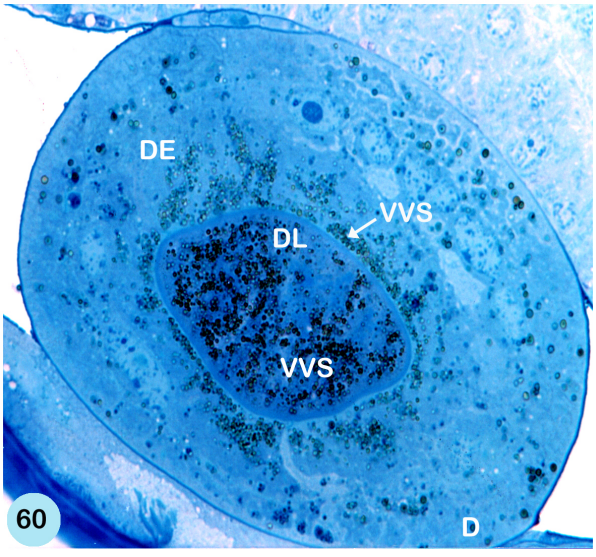
57



58 0,1 mm



59 0,1 mm



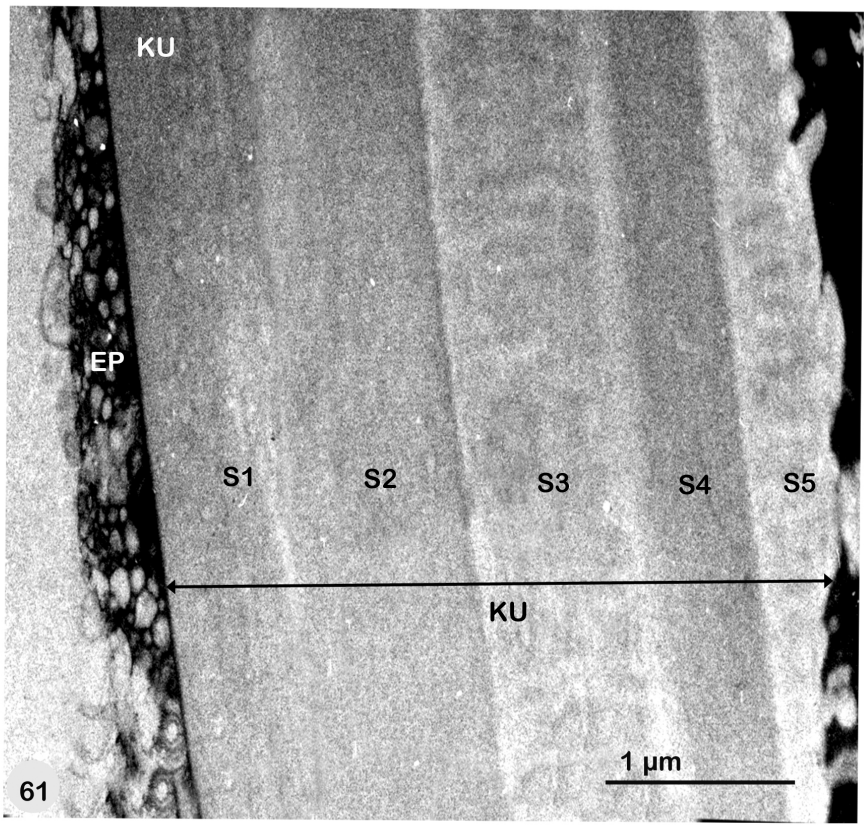
60 0,1 mm

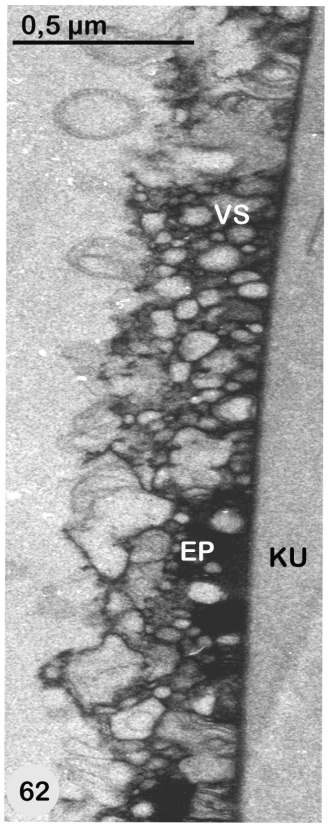
Abb. 61-63 TEM-Aufnahmen der Epikutikula, Kutikula und Hypodermis des adulten Wurms von *A. cantonensis*

Abb. 61 Querschnitt durch die Kutikula (KU), deren Aufbau aus fünf Schichten (S1 bis S5) gut erkennbar ist, und durch die darüber liegende Epikutikula (EP).

Abb. 62 Die Epikutikula (EP) ist aus einem Verband von Vesikeln (VS) aufgebaut.

Abb. 63 Übersicht über die Hypodermis (HY) im Muskelbereich (KTM). In dieser Schicht befinden sich rauhes endoplasmatisches Retikulum (RER), längliche Mitochondrien (MI), in der Nähe der Muskulatur abgelagerte Granula (GR), multivesikuläre Körper (MVK), Vesikel (VS), Desmosomen (DE) und freie Ribosomen (RI).


KU
EP
S1
S2
S3
S4
S5
KU
1 µm
61


0,5 µm
VS
EP
KU
62

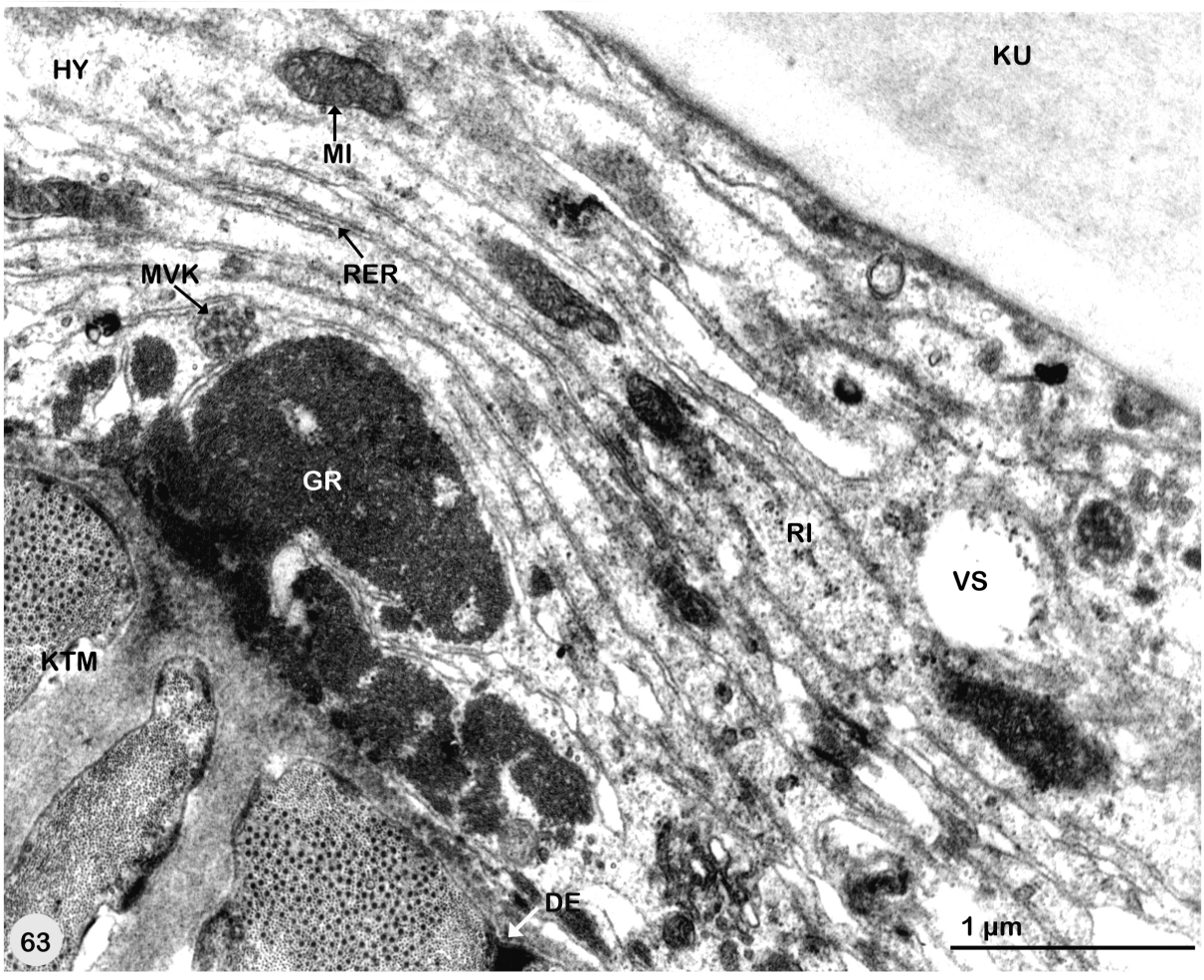
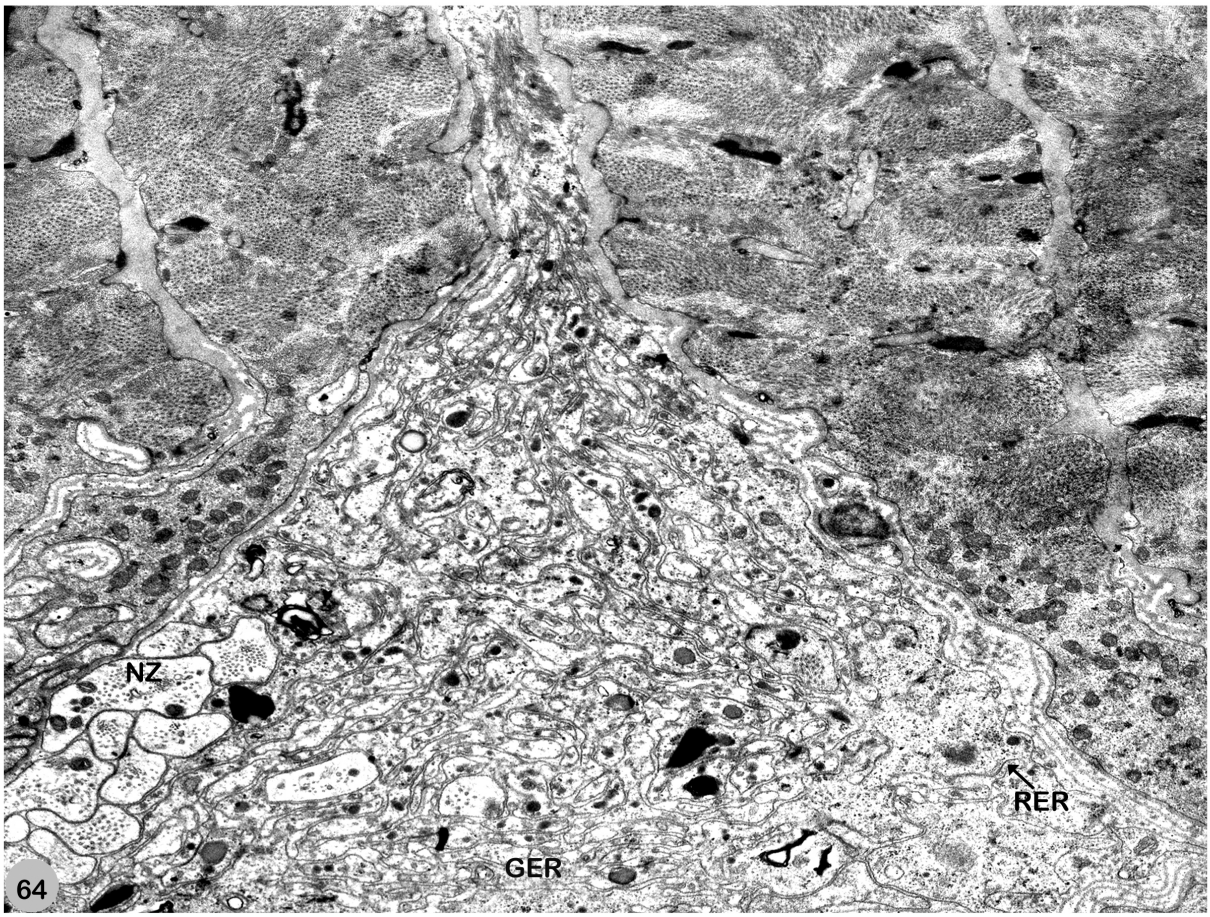

HY
KU
MI
MVK
RER
GR
RI
VS
KTM
DE
1 µm
63

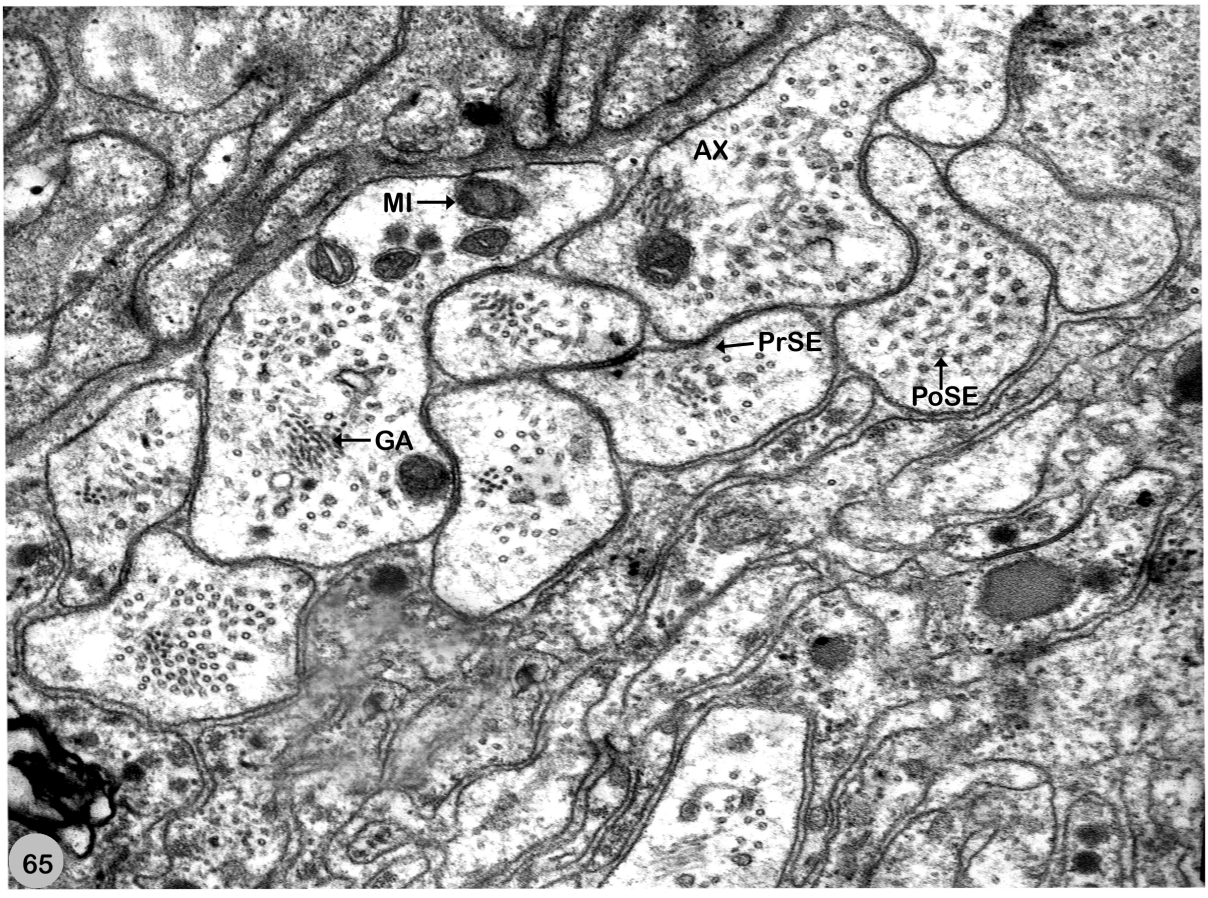
Abb. 64-65 TEM-Aufnahmen des dorsalen und ventralen Hauptnervenstranges von adulten *A. cantonensis*

Abb. 64 Querschnitt durch die Fasermasse des dorsalen Nervenstrangs. Erkennbar sind Nervenzellen (NZ) und rauhes endoplasmatisches Retikulum (RER).

Abb. 65 Ausschnitt aus Abbildung 61. Sichtbar sind Axone (AX) mit Mitochondrien (MI), Golgi-Apparat (GA), postsynaptische (PoSE) und präsynaptische (PrSE) Neurotransmittervesikel.

2 µm



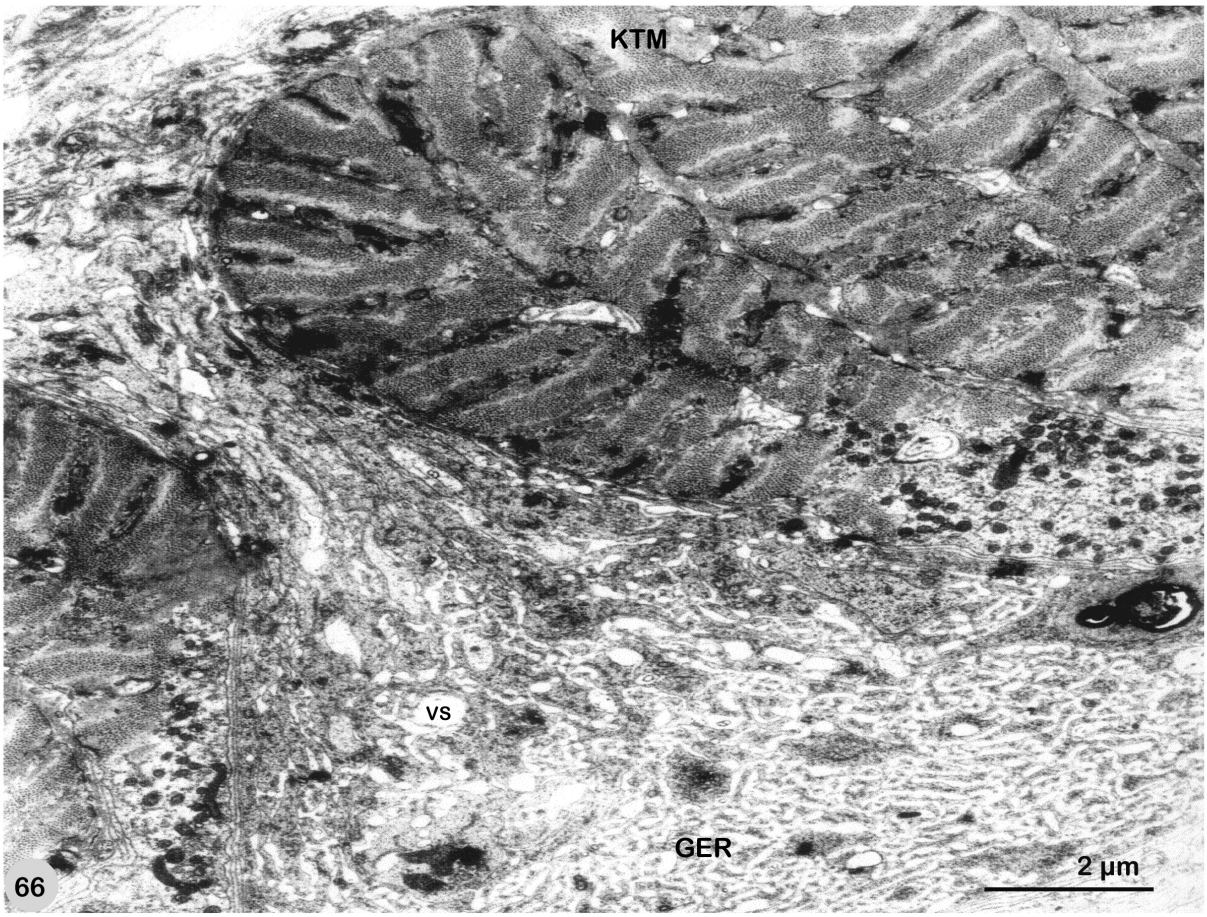


0,5 µm

Abb. 66-67 TEM-Aufnahmen der in die Muskulatur hineinragenden jeweils links und rechts vom Hauptnervenstrang befindlichen Hypodermisleisten von *A. cantonensis*

Abb. 66 Übersicht über die links liegende dorsale Leiste. Erkennbar sind die Lakunen des glatten endoplasmatischen Retikulums (GER) und Vesikel (VS).

Abb. 67 Übersicht über die rechts liegende dorsale Leiste. Gut zu sehen sind die Lakunen des glatten endoplasmatischen Retikulums (GER), der Zellkern (ZK), elektronendichte Einschlüsse (EE) und gehäuftes elektronendichtes Material an der Basis der Leiste (EDM).


KTM
VS
GER
2 µm
66

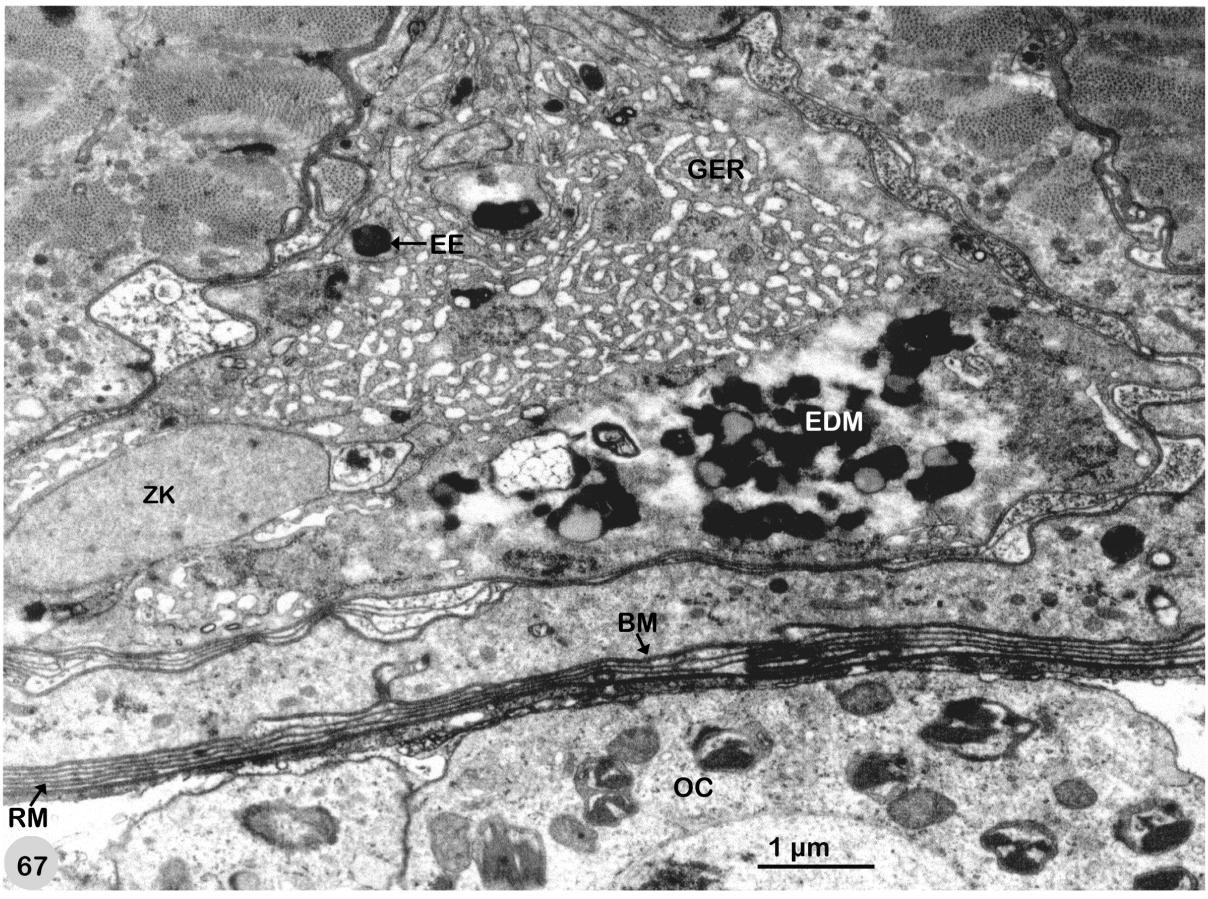

GER
EE
EDM
ZK
BM
OC
RM
1 µm
67

Abb. 68-72 TEM-Aufname der Lateralhypodermisleiste von *Angiostrongylus cantonensis*

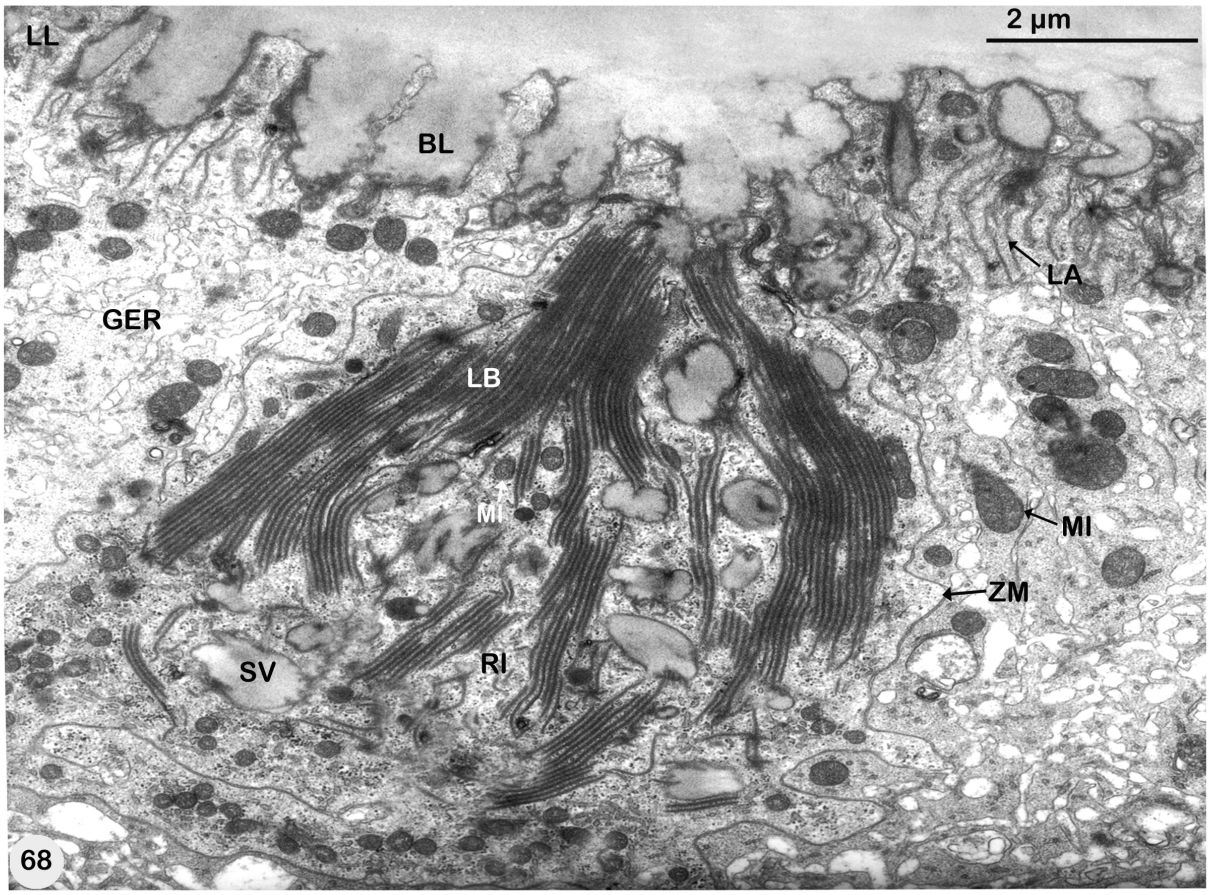
Abb. 68 In der Lateralleiste (LL) befindet sich eine Zelle mit stark gehäuften Lamellenbündeln (LB), die sich in Richtung der Basalschicht der Kutikula konzentrieren. Sie enthält außerdem Sekretvesikeln (SV), kleine runde Mitochondrien (MI) und freie Ribosomen (RI). Auch in der Lateralleiste befinden sich Basallabyrinthe (BL), Lamellen (LA), Lakunen des glatten endoplasmatischen Retikulums (GER) und viele größere Mitochondrien (MI).

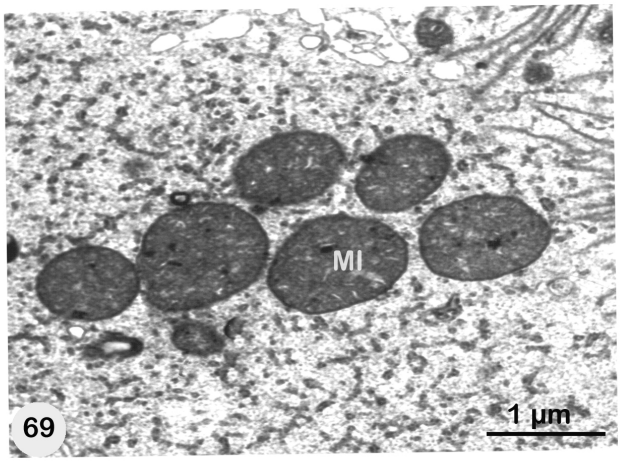
Abb. 69 Vergrößerter Ausschnitt aus der Lateralleiste. Erkennbar sind die stark kontrastierten kugeligen Mitochondrien (MI).

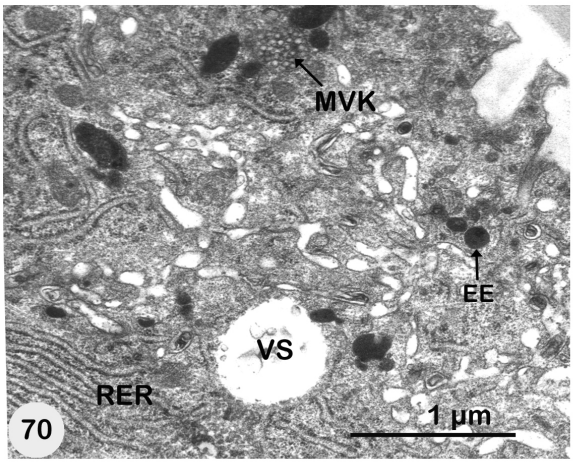
Abb. 70 Ausschnitt aus einer der Lateralleisten. Hier erkennt man einen multivesikulären Körper (MVK), Zisternen des rauhen endoplasmatischen Retikulums (RER), Vesikel (VS) und elektronendichte Einschlüsse (EE).

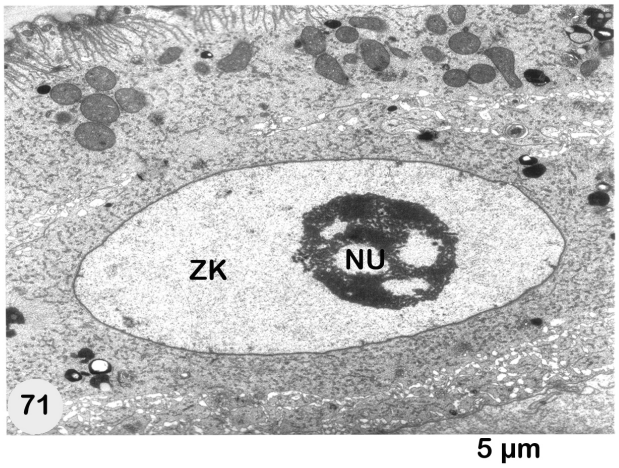
Abb. 71 Querschnitt durch eine Lateralleiste, in der ein länglicher Zellkern (ZK) mit Nukleolus (NU) sichtbar ist.

Abb. 72 Exkretionsporus (EX) in der Hypodermislateralleiste.


LL
2 µm
BL
LA
GER
LB
MI
MI
ZM
SV
RI
68


MI
1 µm
69


MVK
EE
VS
RER
1 µm
70


ZK
NU
71
5 µm

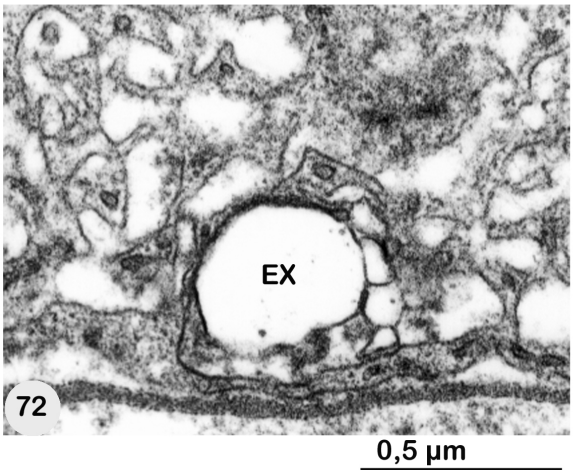

EX
72
0,5 µm

Abb. 73-77 TEM-Aufnahmen des kontraktilen und des nicht - kontraktilen Teils der Muskulatur von *A. cantonensis*

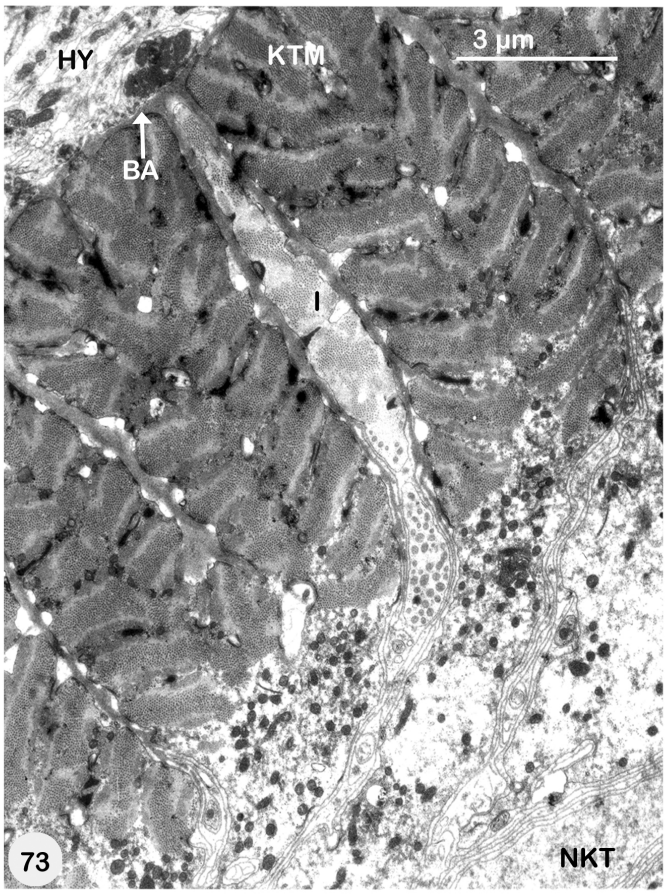
Abb. 73 Übersicht über die Muskulatur mit darüber liegender Hypodermis (HY). Die Basallamina (BA) befindet sich in Form eines hellen Septums (I) zwischen den elektronendichten kontraktilen Bereichen (KTM) zweier benachbarter Muskelzellen. Darunter liegt der nicht-kontraktile Teil der Muskulatur (NKT).

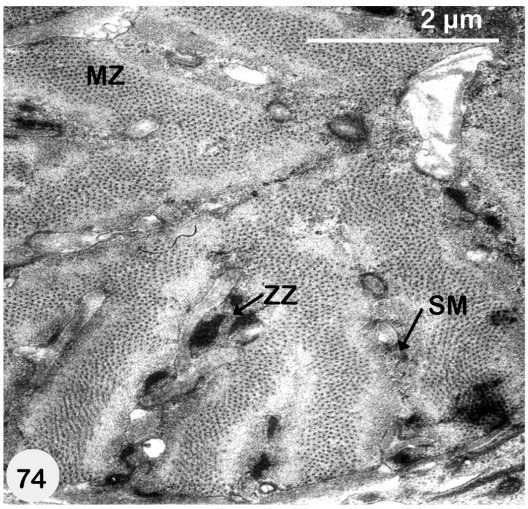
Abb. 74 Vergrößerter Ausschnitt aus dem kontraktilen Teil der Muskulatur. In den Fibrillen liegen die Filamente in geordneten Formationen. Außerdem sind die Z-Zonen (ZZ) und Bereiche der Sarkomere (SM) sichtbar.

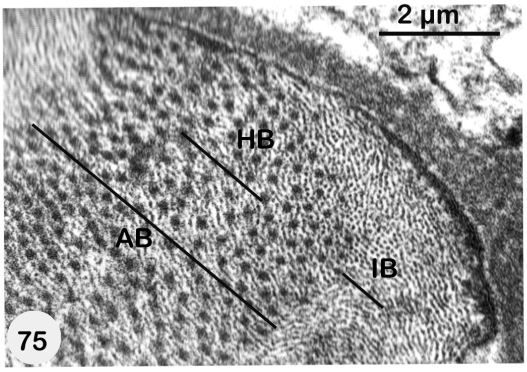
Abb. 75 Quergeschnittene Muskelzellen. Sie erscheinen gepunktet; die I-, A- und H-Banden (IB, AB, HB) sind unterscheidbar.

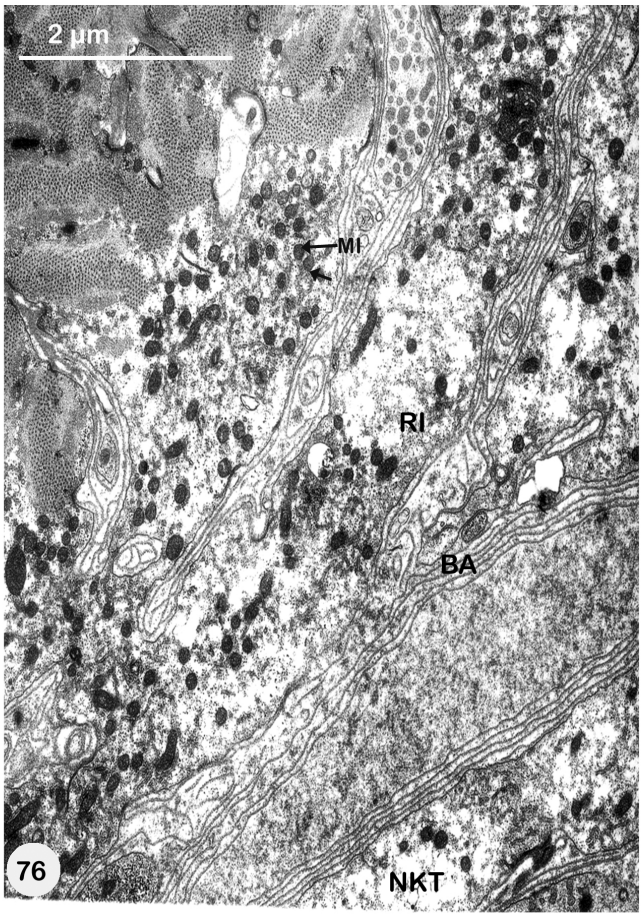
Abb. 76 Schnitt durch den nicht-kontraktilen Teil der Muskulatur (NKT). Die Mitochondrien (MI) sind in diesem Bereich sehr zahlreich und klein. Sie befinden sich in den Nähe der Begrenzungsmembran der Muskelzellen. Die Basallamina (BA) läuft im nicht-kontraktilen Bereich des Muskels in Form von 5-6 gestapelten Filamenten; außerdem sichtbar sind viele freie Ribosomen (RI).

Abb. 77 Vergrößerte Ansicht des nicht-kontraktilen Teils der Muskelzellen. Erkennbar sind zahlreiche Mitochondrien, freie Ribosomen (RI) und Vesikel (VS).


HY
KTM
3 µm
BA
I
NKT
73


2 µm
MZ
ZZ
SM
74


2 µm
HB
AB
IB
75


2 µm
MI
RI
BA
NKT
76

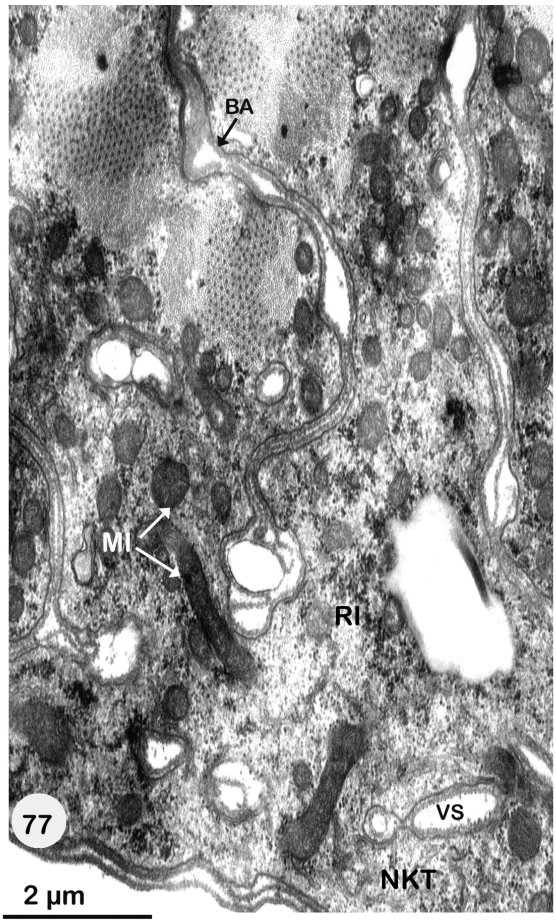
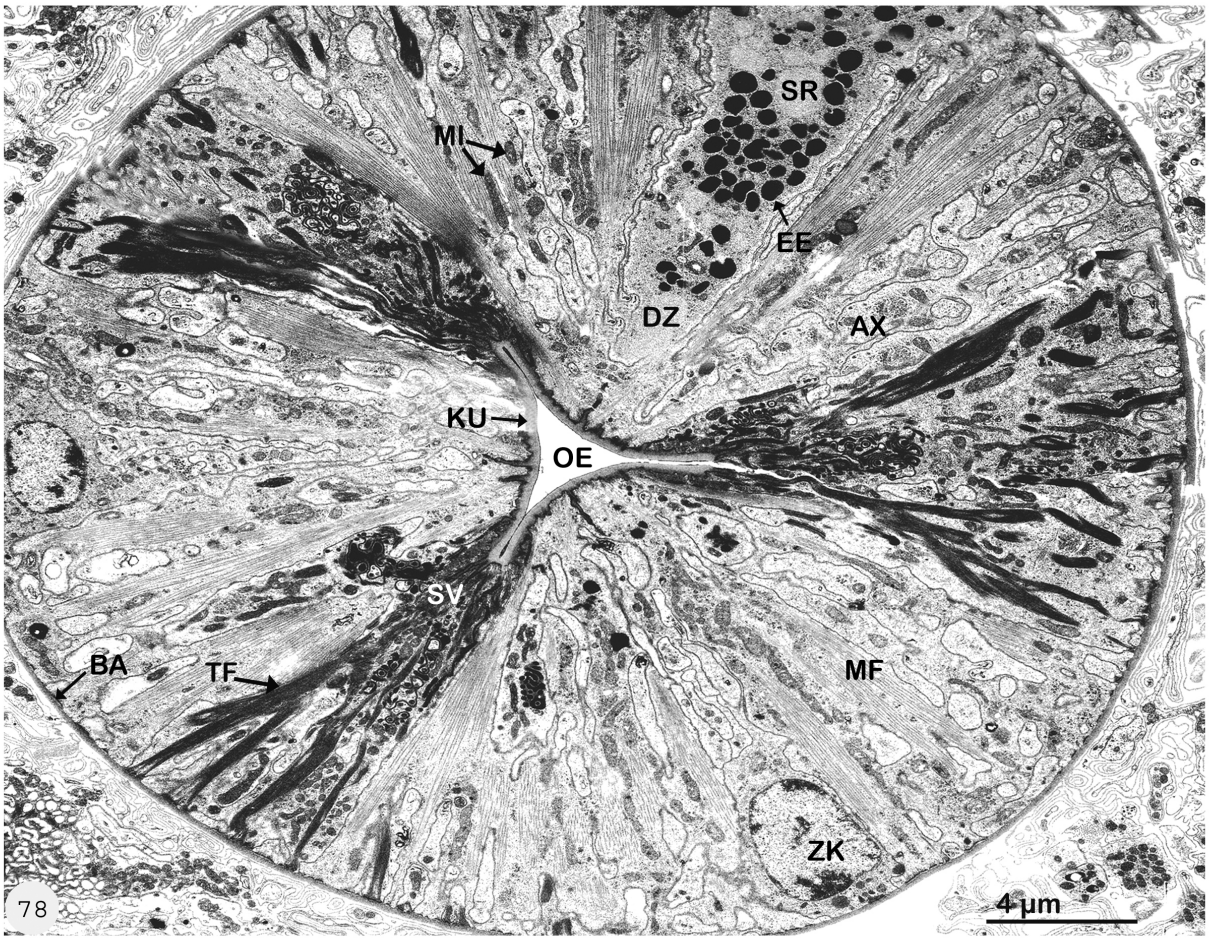

BA
MI
RI
VS
NKT
77
2 µm

Abb. 78-80 TEM-Aufnahmen des Oesophagus von adulten *A. cantonensis*

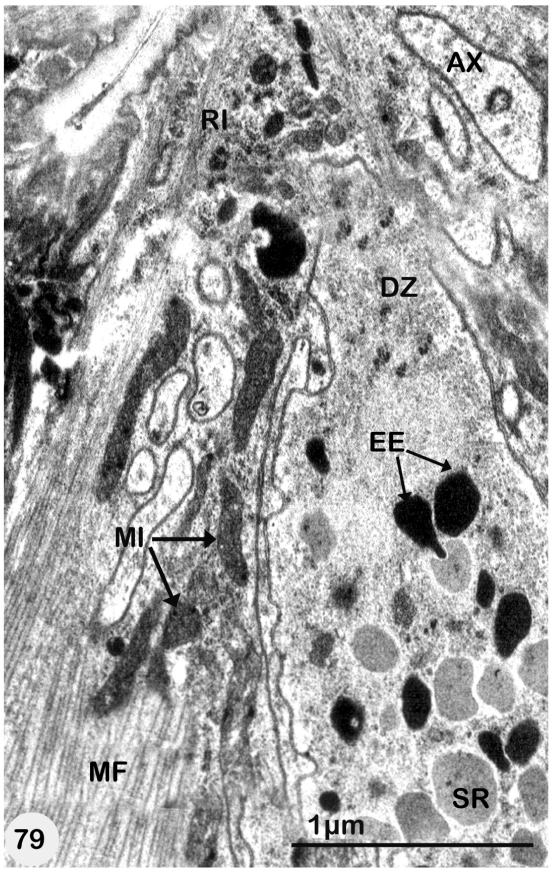
Abb. 78 Querschnitt durch den Oesophagusbereich. Das Lumen des Oesophagus (OE) ist von einer dünnen Kutikula (KU) ausgekleidet. Erkennbar sind die Muskelfilamente (MF), viele Axone (AX), Tonofilamente (TF), Mitochondrien (MI) und Zellkerne (ZK). Zwischen den Muskelfilamenten befindet sich eine Drüsenzelle (DZ) mit elektronendichten Einschlüssen (EE) und elektronenlichten Einschlüssen (SR).

Abb. 79 Vergrößerter Ausschnitt aus dem Oesophagusbereich. Zu sehen ist eine Drüsenzelle (DZ) mit zwei Typen von Einschlüssen, elektronendichten (EE) und elektronenlichten (SR), die wahrscheinlich Sekretgranula darstellen. Zwischen den umgebenden Muskelfilamenten sind Mitochondrien (MI), Axone (AX) und freie Ribosomen (RI) sichtbar.

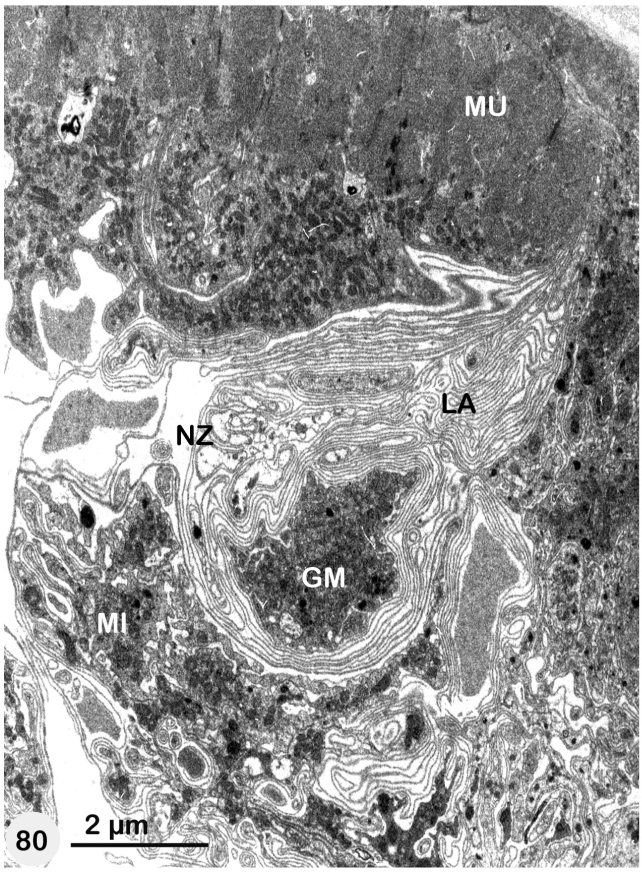
Abb. 80 Ausschnitt aus dem Nervenring (NR) mit darüber liegender Muskulatur (MU). Im Bereich des Nervenrings sind Lamellenbündel, Nervenzellen (NZ) und granuläres Material (GM) und viele kleine Mitochondrien (MI) zu erkennen.


SR
MI
EE
DZ
AX
KU
OE
SV
BA
TF
MF
ZK
4 µm

78


AX
RI
DZ
EE
MI
MF
SR
1µm

79


MU
LA
NZ
GM
MI
2 µm

80

Abb. 81-85 TEM-Aufnahmen des Darmes von adulten *A. cantonensis*

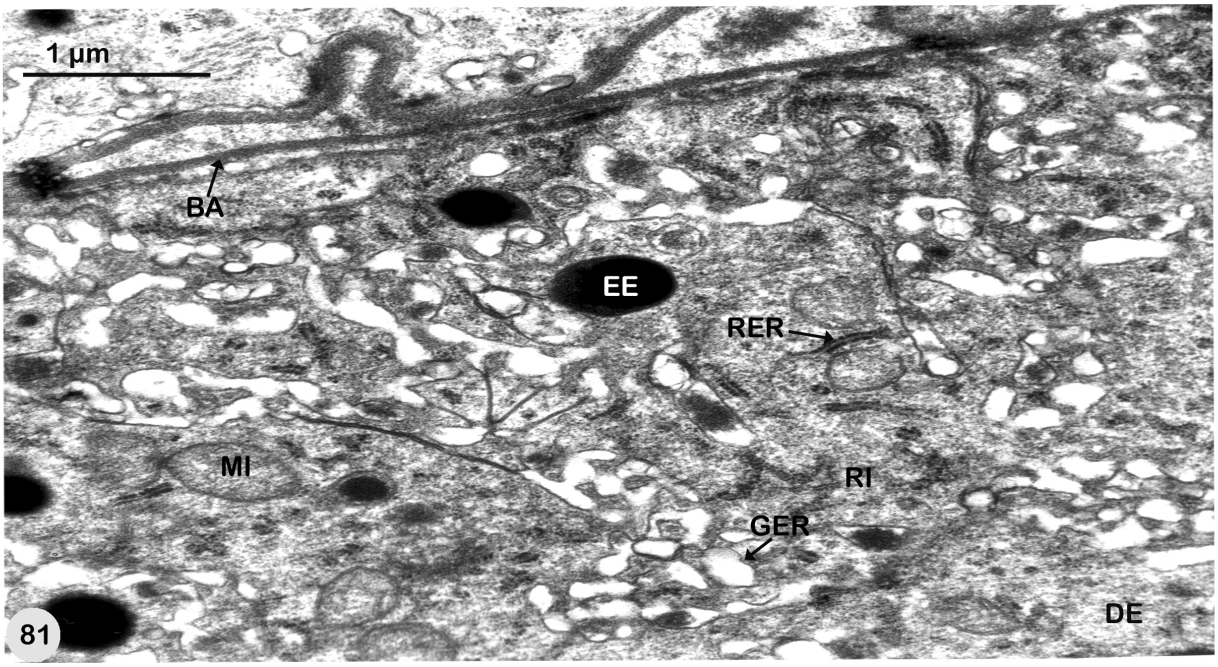
Abb. 81 Querschnitt durch das Darmepithel (DE). Der Darm wird zum Pseudocoel hin von einer dünnen Basallamina (BA) getrennt. In den Darmepithelzellen sind Lakunen des glatten endoplasmatischen Retikulums (GER), Mitochondrien (MI), freie Ribosomen (RI), rauhes endoplasmatisches Retikulum (RER) und elektronendichte Einschlüsse (EE) vorhanden.

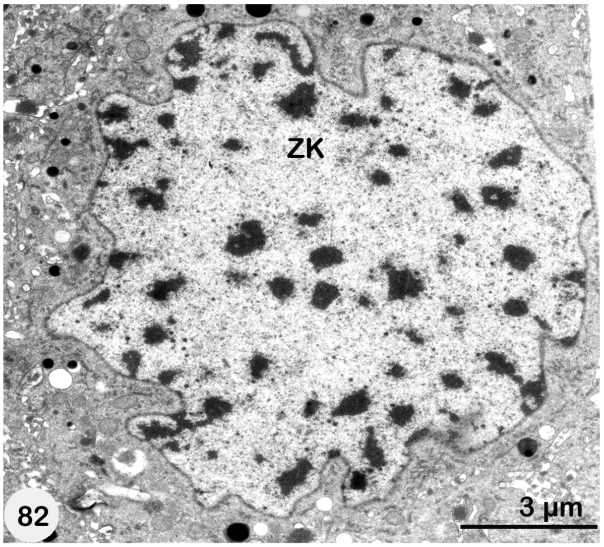
Abb. 82 Die Darmepithelzellen besitzen große Zellkerne (ZK); in dem hier gezeigten Zellkern ist der Nukleolus degeneriert.

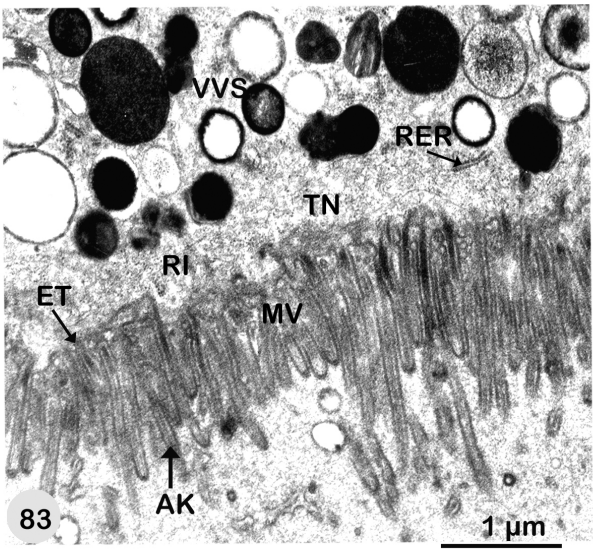
Abb. 83 Das Darmepithel ist mit Mikrovilli (MV) besetzt, die senkrecht auf ihm stehen. In den Mikrovilli sind Aktinfilamente (AK) sichtbar. In den Zellen des Terminalnetzes (TN) sind zahlreiche Verdauungsvesikel (VVS), rauhes endoplasmatisches Retikulum (RER) und einige freie Ribosomen (RI) zu sehen.

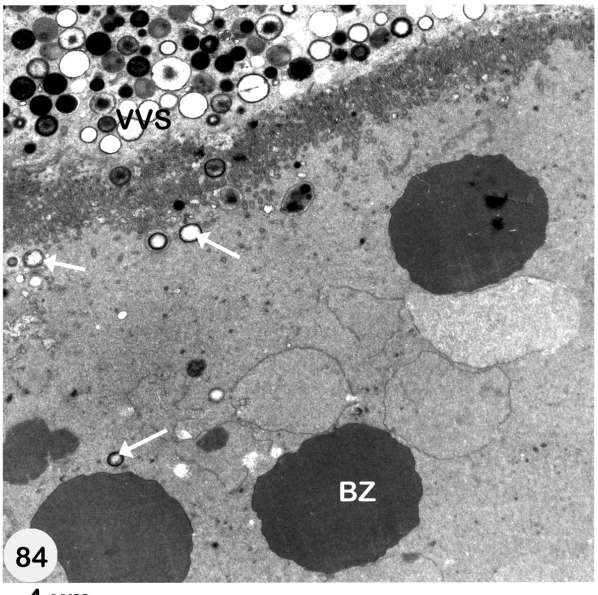
Abb. 84 Im Darmlumen (DL) sind Blutzellen (BZ) und Reste von Blutzellen der Ratte und einige Verdaungsvesikel (Pfeile) erkennbar. Viele Verdauungsvesikel (VVS) befinden sich im Darmepithel.

Abb. 85 Erythrozyt (BZ) aus dem Darmlumen mit vielen innen befindlichen Verdauungsvesikeln (VVS) und einige verdaute Reste von Erythrozyten.


1 µm
BA
EE
RER
MI
RI
GER
DE
81


ZK
82
3 µm


VVS
RER
TN
RI
ET
MV
AK
83
1 µm


VVS
BZ
84
4 µm

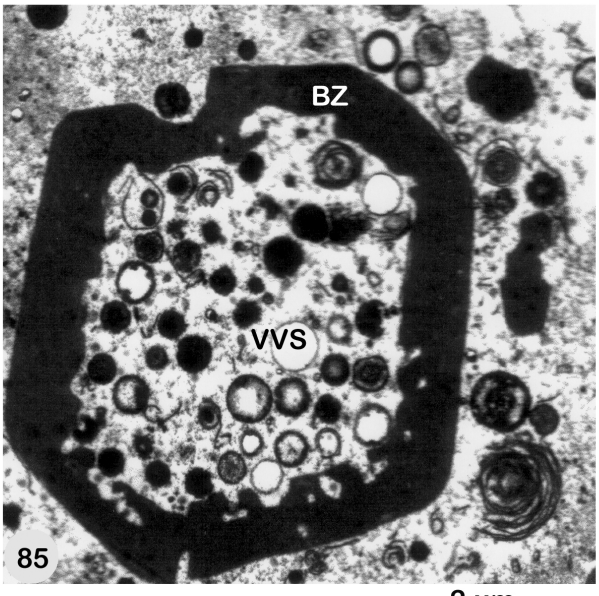

BZ
VVS
85
2 µm

Abb. 86-92 LM-Aufnahme des Genitalsystems des adulten Weibchens von *A. cantonensis*

Abb. 86 Querschnitt durch den Keimzonenbereich. Zu beobachten sind der große Darm (D) mit breitem Darmepithel und zwei Ovarienquerschnitte (OV) mit kleinen kugeligen Oogonien.

Abb. 87 Querschnitt durch den Wachstumszonenbereich. Erkennbar sind der kleiner gewordene Darm (D) und vier Querschnitte der Ovarien (OV) mit primären länglichen Oozyten (OZ), die rosettenförmig an die zentrale Rhachis (RH) gebunden sind.

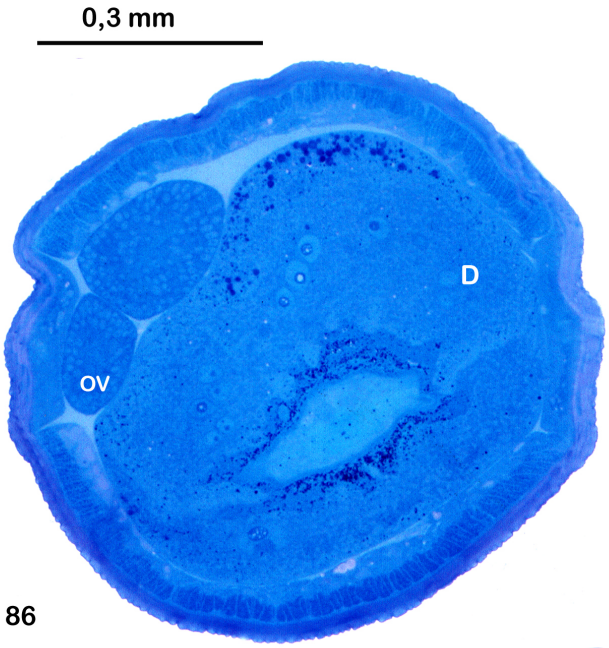
Abb. 88 Querschnitt durch den unteren Abschnitt des Uterus, der sackartig angeschwollen ist und das Receptaculum seminis (RS) mit vielen Spermien (SP) und Oozyten II. Ordnung (OZ) bildet.

Abb. 89 Querschnitt durch den hinteren Abschnitt des adulten Weibchens. Die Abbildung zeigt den kleinen elliptischen Darm (D), der von den beiden Uterusschläuchen, die je zweimal geschnitten sind, an die Seite gedrängt wird. Der Uterusbereich ist angefüllt mit Eizellen (EZ).

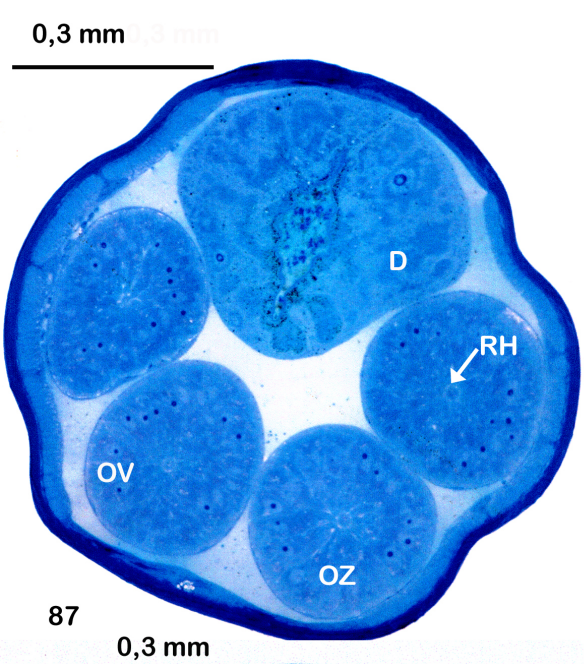
Abb. 90 Querschnitt durch den Hinterbereich eines adulten Weibchens. Getroffen wurde die Vagina (VG) mit Eizellen (EZ).

Abb. 91 Ausschnitt von Abbildung 90. Nochmals stark vergrößerte Vagina (VG) mit Eizellen (EZ); sie ist ausgekleidet mit einer amorphen Kutikulaschicht (KU).

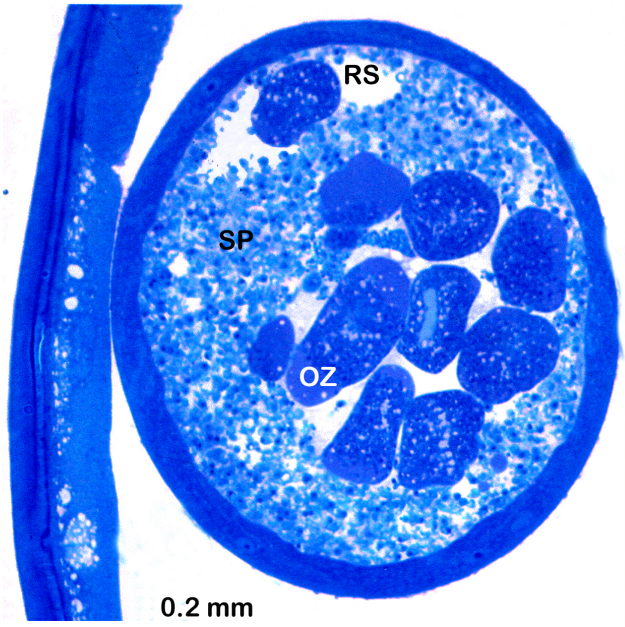
Abb. 92 Querschnitt aus dem hintersten Bereich der Vagina (VG). Die muskulöse Vagina besitzt ein dickes Epithel. Zu sehen sind Vesikel (VS), Zellkerne (ZK) mit Nukleolus. Die Pfeile zeigen auf die Muskellappen bzw. die Schließmuskulatur der Vagina.



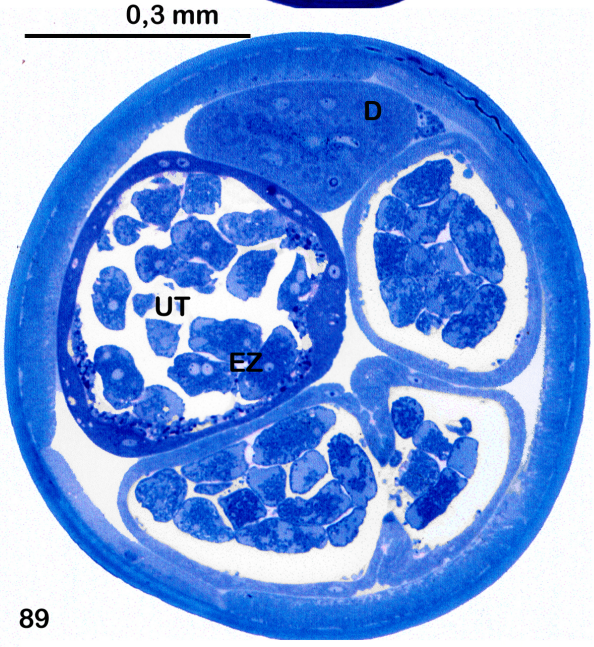
86



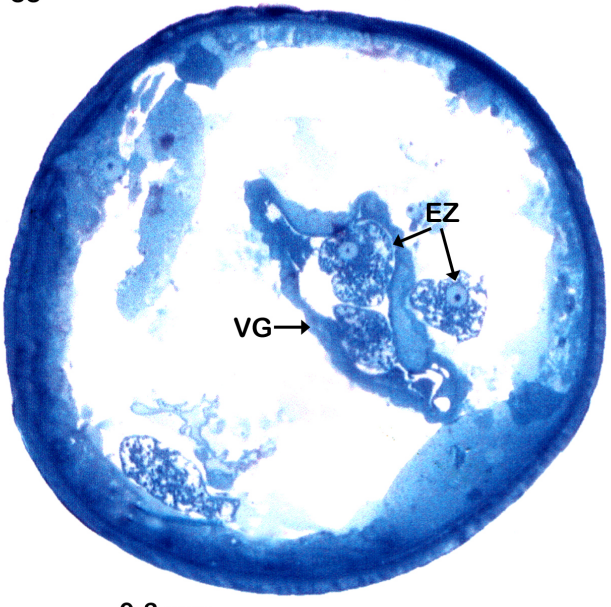
87



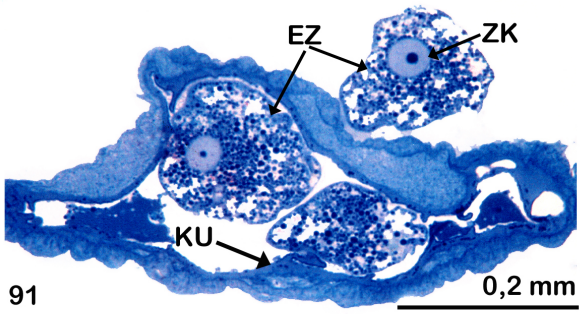
88



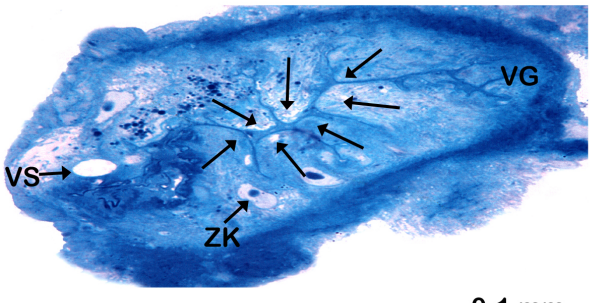
89



90



91



92

Abb. 93-98 TEM-Aufnahmen von weiblichen Geschlechtszellen adulter *A. cantonensis*

Abb. 93 Querschnitt durch das Ovar. Erkennbar sind die frühen Oogonien (OG) mit großen Zellkernen (ZK) mit Nukleolus (NU) und die dünnen Zellmembranen (ZM).

Abb. 94 Zu sehen ist die Nährstrang (Rhachis (RH) und ein Zellkern (ZK).

Abb. 95 Ovarwand (OW) mit Lakunen des glatten endoplasmatischen Retikulums (GER), Vesikeln (VS), freien Ribosomen (RI), elektronendichten Einschlüssen (EE) und Ringmuskulatur (RM), umgeben von einer dünnen Basallamina (BA).

Abb. 96 Die Aufnahme zeigt ein späteres rundes Oogonium mit einem großen Zellkern und Nukleolus (NU); die doppelte Kernmembran (KM) ist zu erkennen. Ferner sind Mitochondrien (MI), rauhes endoplasmatisches Retikulum (RER) und freie Ribosomen (RI) zu sehen.

Abb. 97 Querschnitt durch die Wachstumszone des Ovars eines adulten Weibchens. Die primären Oozyten (OZ) enthalten einen länglichen Zellkern (ZK) mit Nukleolus (NU), Mitochondrien (MI), elektronendichte Einschlüsse (EE), Vesikeln (VS) und rauhen endoplasmatischen Retikulum (RER). Erkennbar sind die Ausstülpungen der Rhachis (RH) mit dicht gepackten Vesikeln (VS), die die Verbindungen zu den Oocyten herstellen.

Abb. 98 Vergrößerter Ausschnitt von Abbildung 97 im Bereich der Rhachis.

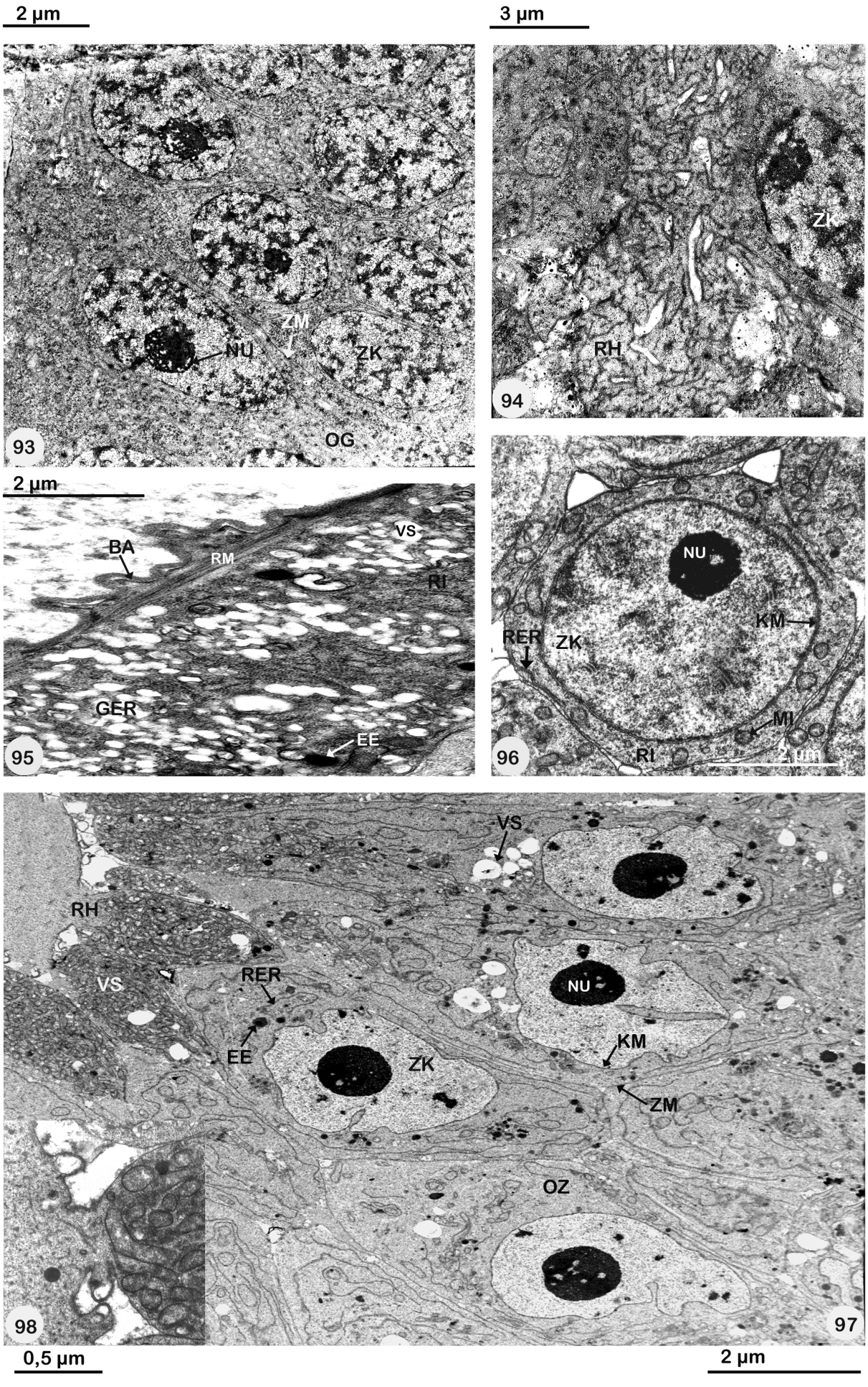

2 µm
3 µm
93
NU
ZM
ZK
OG
94
ZK
RH
2 µm
95
BA
RM
VS
RI
GER
EE
96
NU
KM
RER
ZK
MI
RI
2 µm
98
97
VS
RH
VS
RER
EE
NU
KM
ZK
ZM
OZ
0,5 µm
2 µm

Abb. 99-105 TEM-Aufnahmen der Geschlechtszellen von adulten Weibchen von *A. cantonensis*

Abb. 99 Querschnitt im Uterusbereich. Die Uteruswand enthält Proteinvesikel (Vitellogenine) (VG), die in die Räume zwischen den Zellen abgegeben werden und später eine homogene Schicht um die Oozyte, die Vitellinschicht (VT), bilden.

Abb. 100 Spermium, das mit der Eizelle Kontakt aufgenommen hat. Der Inhalt des Spermiums ist bereits in die Eizelle abgegeben. Erkennbar sind die aufgebrochene Vitellinschicht (VT), membranöse Organellen (MO), Mitochondrien (MI) und freie Ribosomen (RI). Am Rand der Zelle liegen elektronendichte Einschlüsse (EE).

Abb. 101 Für die Bildung der Vitellinschicht (VT) werden einige elektronenlichte Granula (GR) nach außen ausgeleert und außerhalb der Zelle abgelagert. Die elektronendichten Einschlüse (EE) sind in der Mitte der Zelle angeordnet. Die Vitellinschicht (VT) der Eizelle ist dünn und besitzt einen gefalteten Rand.

Abb. 102 Vergrößerter Ausschnitt aus Abbildung 101. Erkennbar ist der Inhalt des Spermiums: membranösen Organellen (MO) und Mitochondrien (MI).

Abb. 103 Zweizellkernstadium nach Befruchtung der Eizelle. Erkennbar sind die beiden Zellkerne (ZK) mit Nukleoli (NU) nach der ersten Kernteilung, elektronendichte Einschlüsse (EE) und Lipidtropfen (LP).

Abb. 104 Zweischichtige Uteruswand, die außen von einer dünnen Basallamina (BA) umhüllt ist. Zu beobachten sind die Zellmembranen (ZM) mit Zonula occludens (ZO) und Zonula adhaerens (ZA), Golgi-Apparat (GA), elektronendichte Einschlüsse, freie Ribosomen (RI) und Zisternen des rauhen endoplasmatischen Retikulums (RER). Zum Lumen hin erkennbar sind Anschnitte von Mikrovilli (MV).

Abb. 105 Die Wand der Vagina zeigt die Schließmuskulatur (MU), die von einer Basallamina (BA) umgeben ist. In der Epithelwand erkennbar sind die Zellkerne (ZK) und Vesikel (VS). Das Vagina-Epithel wird vom Vagina-Lumen durch eine doppelschichtige amorphe Kutikula (KU) mit dazwischen liegenden freien Räumen getrennt.

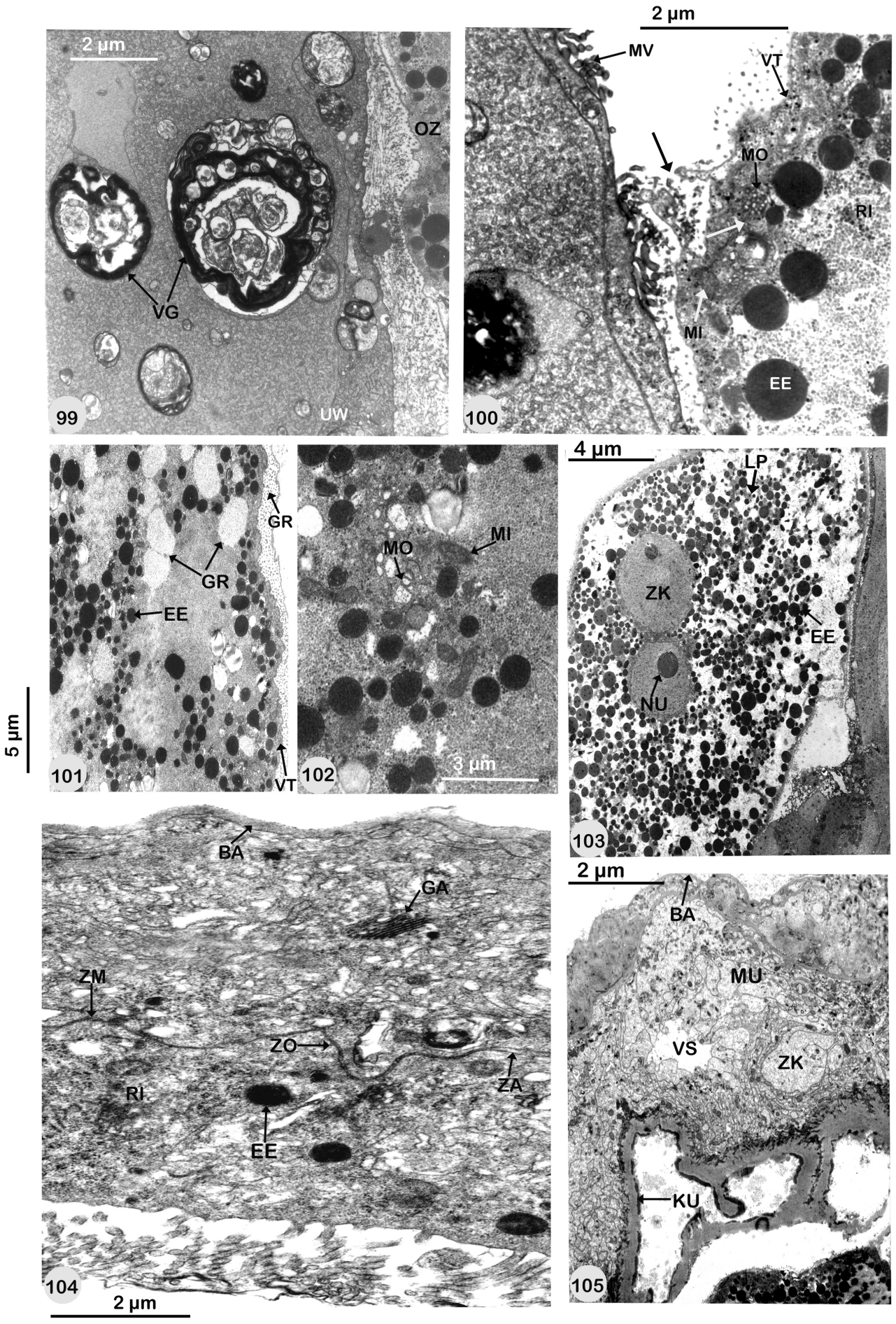

2 µm
OZ
VG
UW
99
2 µm
MV
VT
MO
RI
MI
EE
100
GR
GR
EE
VT
101
MI
MO
3 µm
102
5 µm
4 µm
LP
ZK
EE
NU
103
BA
GA
ZM
ZO
ZA
RI
EE
104
2 µm
2 µm
BA
MU
VS
ZK
KU
105

Abb. 106-111 LM-Aufnahmen der männlichen Geschlechtsorgane adulter *A. cantonensis*

Abb. 106 Querschnitt durch einen männlichen Wurm im Bereich des vorderen Hodenschlauchs, der mit Spermatogonien (SG) angefüllt ist, und durch den kleinlumigen Darm (D).

Abb. 107 Vergrößerter Ausschnitt aus der Abbildung 106. Zu beobachten sind die am Rhachisstrang (RH) traubenartig angeordneten Spermatogonien (SG). Die Hodenwand (W) erscheint sehr dünn.

Abb. 108 Querschnitt durch den Hodenschlauch im Bereich der Bildung der Spermatozyten I. Ordnung (ST).

Abb. 109 Vergrößerter Ausschnitt der Abbildung 108. Die primären Spermatozyten (STI) haben sich vom Rhachisstrang abgelöst und eine kugelige Form angenommen. An Hand der sich auflösenden Nukleoli kann auf eine aktive Zellteilung geschlossen werden.

Abb. 110 Querschnitt durch den Hodenschlauch im Bereich der Spermatozyten II. Ordnung (STII). Die Wand des Hodenschlauches ist dicker geworden.

Abb. 111 Vergrößerter Ausschnitt aus der Abbildung 110. Einige sekundäre Spermatozyten (STII) haben eine blattartige Form angenommen.

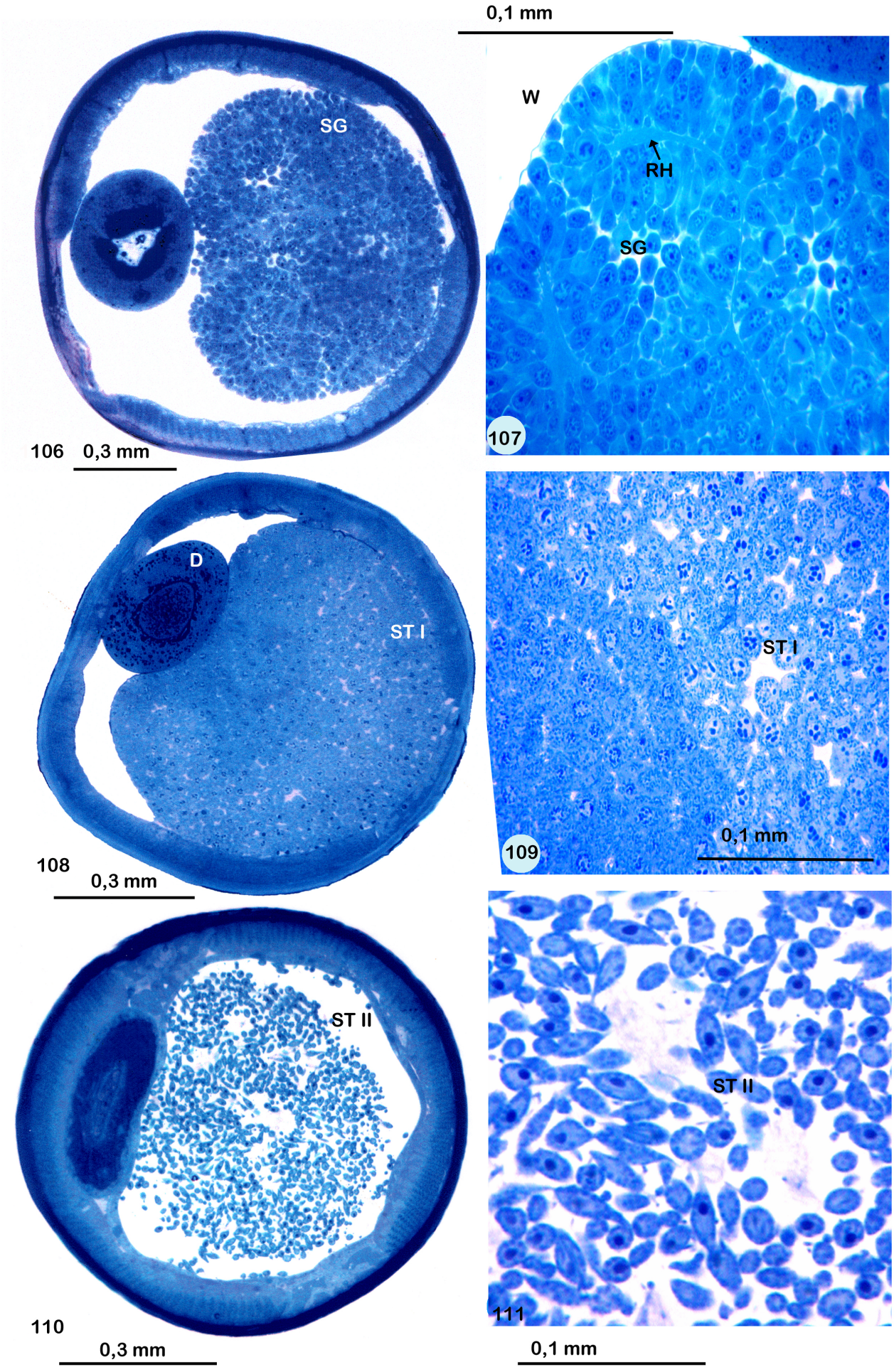

0,1 mm
SG
W
RH
SG
106
0,3 mm
107
D
ST I
108
0,3 mm
ST I
109
0,1 mm
ST II
110
0,3 mm
ST II
111
0,1 mm

Abb. 112-117 LM-Aufnahmen der Geschlechtsorgane des Männchens von *A. cantonensis* und Spermiogenese

Abb. 112 Querschnitt durch ein adultes Männchen im Bereich des letzten Drittels des Hodenschlauchs, der hier mit Spermatiden (SD) angefüllt ist. Der Darm (D) wird vom Hodenschlauch an die Körperwand gedrängt.

Abb. 113 Vergrößerter Ausschnitt der Abbildung 112. Der Inhalt der Spermatiden (SD) sieht granulär aus, und der Nukleolus (NU) hat sich in den Apikalbereich (Pfeil) eingeordnet.

Abb. 114 Querschnitt durch die Samenblase (SB), in der sich reife Spermien (SP) befinden. Der kleine Darm (D) ist elliptisch geformt und an die Seite gedrängt. Neben dem Darm erkennbar sind sechs caudale Drüsen (CD).

Abb. 115 Ausschnitt aus Abbildung 114. Erkennbar sind die reifen Spermien (SP) mit einem granulierten Cytoplasma und Nukleolus (NU).

Abb. 116 Querschnitt durch das Hinterende des Männchens. Getroffen wurden die caudalen Drüsen (CD), die Spicula (SPI) mit ihren Scheiden (SS) und die Muskulatur (MU). Außen sind einige reife Spermien (SP) und die Bursa copulatrix (BC) zu sehen.

Abb. 117 Zu sehen ist die Bursa copulatrix (BC) mit den dorsalen (DF) und den ventralen Flügeln (VF). Auf den Flügeln sichtbar sind die Dendriten (DD).

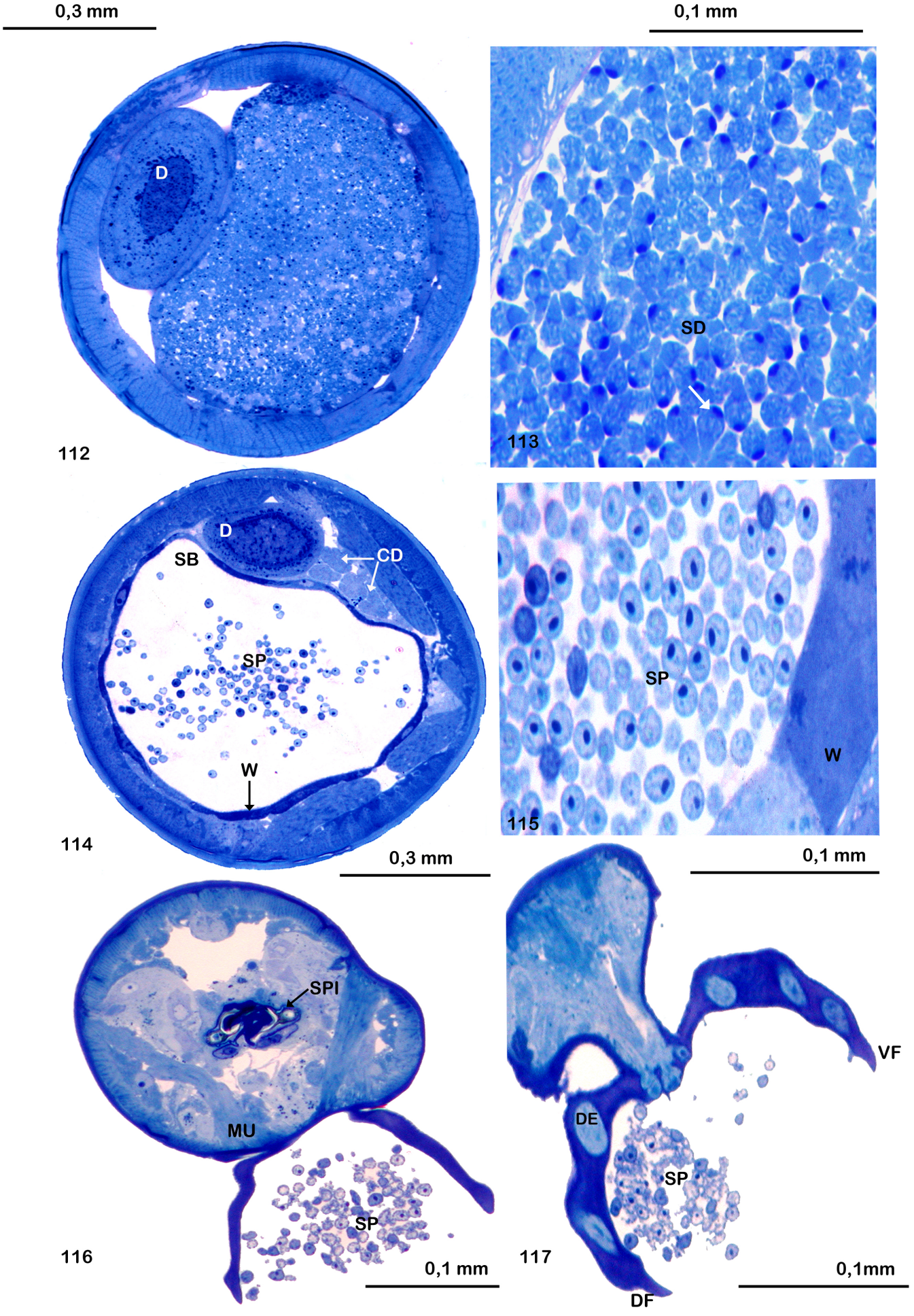

0,3 mm
0,1 mm
D
SD
112
113
D
SB
CD
SP
W
SP
W
114
115
0,3 mm
0,1 mm
SPI
MU
SP
VF
DE
SP
DF
116
117
0,1 mm
0,1mm

Abb. 118-123 TEM-Aufnahmen von Geschlechtszellen des adulten Männchens von *A. cantonensis* und der Spermiogenese

Abb. 118 Spermatogonien, gebunden an die Rhachis (RH), mit einem großen Zellkern (ZK) und kleinem Nukleolus (NU). In ihrem Cytoplasma erkennbar sind längliche Mitochondrien (MI), freie Ribosomen (RI) und rauhes endoplasmatisches Retikulum (RER).

Abb. 119 Aufnahme der Hodenschlauchwand. Erkennbar sind die Zellmembranen (ZM) und die apikale elektronendichtere Schicht mit einigen Zisternen des glatten endoplasmatischen Retikulums (GER), Mitochondrien (MI) und Vesikeln (VS). In der terminalen Schicht (unten) sind elektronendichte Einschlüsse (EE), Mitochondrien (MI) und zu Haufen versammelte sowie einzelne freie Ribosomen (RI) zu erkennen.

Abb. 120 Spermatozyten I. Ordnung (ST) mit runder Form, in denen sich die Zellkerne (ZK) in Teilungsphasen befinden. Die Kernmembran (KM) ist noch vorhanden und der Nukleolus ist in Auflösung (CH) begriffen. Erkennbar sind Mitochondrien (MI), freie Ribosomen (RI) und membranöse Organellen (MO).

Abb. 121 Die Abbildung zeigt eine primäre Spermatozyte in der Prophase der Meiose. Das Chromatin (CH) hat sich in der Äquatorialebene angeordnet. Zu erkennen sind die Centriolen (CE), Golgi-Apparat (GA), Mitochondrien (MI), membranöse Organellen (MO) und freie Ribosomen (RI).

Abb. 122 Querschnitt durch die Hodenwand mit Spermatozyten II. Ordnung (ST). In der Wand sind die Zellmembranen (ZM), Zellkerne (ZK), Mitochondrien (MI), freie Ribosomen (RI) und ein großes Vesikel (VS) sichtbar.

Abb. 123 Im Längsschnitt sind die sekundären Spermatozyten blattförmig. Die Mikrofilamente (F) ziehen sich längs durch die ganze Spermatozyte (GA). Mitochondrien (MI), Nukleolus (NU), freie Ribosomen (RI) und membranöse Organellen (MO) mit Zisternen sind vorhanden.

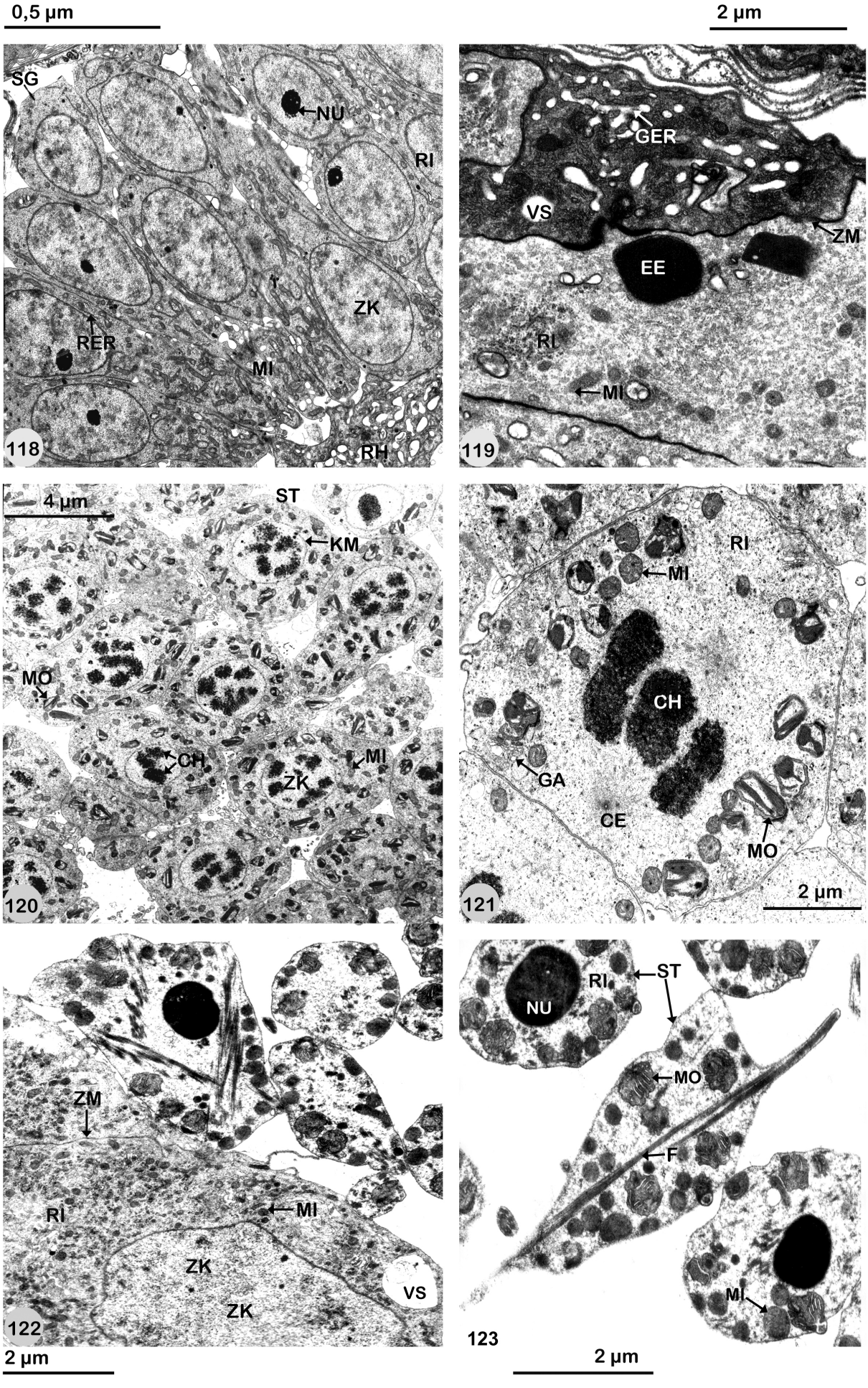

0,5 µm
SG
NU
RI
ZK
RER
MI
RH
118
2 µm
GER
VS
ZM
EE
RI
MI
119
4 µm
ST
KM
MO
CH
MI
ZK
120
RI
MI
CH
GA
CE
MO
2 µm
121
ZM
RI
MI
ZK
ZK
VS
122
2 µm
NU
RI
ST
MO
F
MI
123
2 µm

Abb. 124-129 TEM-Aufnahmen der Geschlechtzellen von adulten Männchen von *A. cantonensis*

Abb. 124 Die Aufnahme zeigt die haploiden Spermatiden (SD) mit Cytophoren (CY). In ihrem Cytoplasma erkennbar sind der elektronendichte Nukleolus (NU), der sich im apikalen Bereich eingeordnet hat; dann folgen die Mitochondrien (MI), die Mikrofilamente (F), freie Ribosomen (RI) und am Rand die membranösen Organellen (MO). Die Cytophoren enthalten Stachelsaumvesikel (coated vesicles) (CV), freie Ribosomen (RI) und Vesikel (VS).

Abb. 125 Die Hodenwand im Bereich der Spermatiden (SD) ist reich an Mitochondrien (MI), Vesikeln (VS) und freien Ribosomen (RI); außerdem sind Golgy-Apparate sichtbar.

Abb. 126 Eine junge Spermatide (SD) ohne Cytophor. Sie hat eine runde Form mit zentral eingeordnetem Nukleolus (NU). Um den Nukleolus folgt ein Ring aus Mitochondrien (MI) mit dazwischen liegenden Mikrofilamenten (F), am Rand sichtbar sind membranöse Organellen (MO). Freie Ribosomen (RI) sind regelmäßig über das gesamte Cytoplasma verteilt.

Abb. 127 Schnitt durch eine junge Spermatidenwand. Im Wandepithel erkennbar sind viele kleine kugelige und längliche Mitochondrien (MI), elektronendichte Einschlüsse (EE), freie Ribosomen (RI) und Lakunen des glatten endoplasmatischen Retikulums (GER). Zwischen Basalmembran (BM) und Epithel liegt eine Ringmuskulatur (RM).

Abb. 128 Ein reifes Spermium (SP) in der Samenblase. Im Cytoplasma sind der Nukleolus (NU) und wenige Mikrofilamente (F) erkennbar. Die membranösen Organellen (MO) häufen sich in der Nähe der Zellmembran und bilden Poren (PO) in der Zellmembran. Erkennbar sind ferner viele freie Ribosomen (RI) und Mitochondrien (MI). Die Samemblasenwand besitzt auf der Innenseite kurze Mikrovilli (MV). Die Außenseite ist von einer Ringmuskulatur (RM) umgeben; darüber liegt eine Basallamina (BA). Im Wandepithel sind freie Ribosomen (RI) und rauhes endoplasmatisches Retikulum (RER) vorhanden.

Abb. 129 Zwei reife Spermien im Receptaculum seminis. Nukleolus (NU) und die übrigen Zellorganellen wandern an einen Pol. Die Spermien bilden Pseudopodien (PP) aus und nehmen eine amöboide Form an.

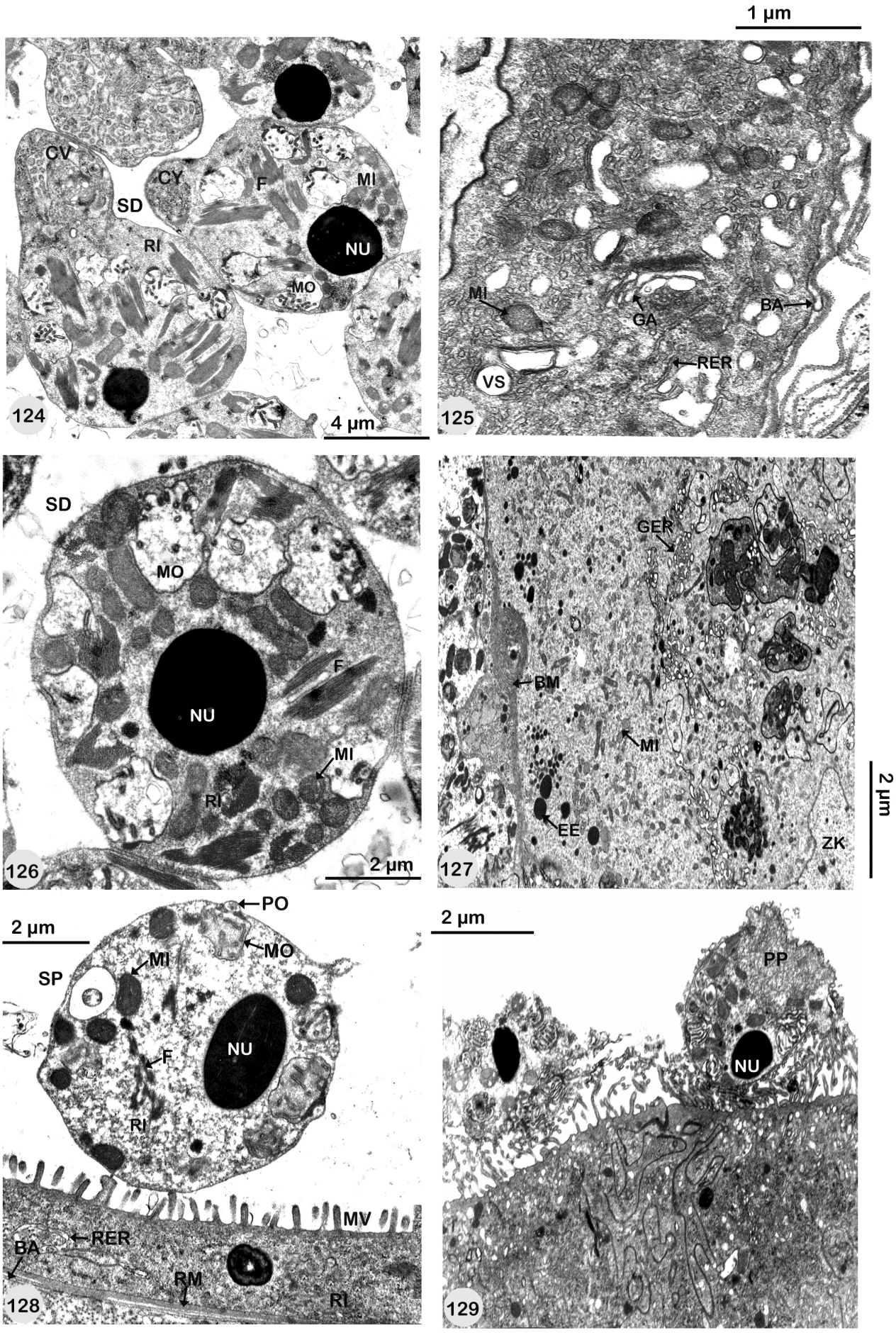

1 µm
CV
CY
F
MI
SD
RI
NU
MO
124
4 µm
MI
GA
BA
RER
VS
125
SD
MO
F
NU
MI
RI
126
2 µm
GER
BM
MI
EE
ZK
127
2 µm
2 µm
PO
MO
MI
SP
NU
F
RI
MV
RER
BA
RM
RI
128
2 µm
PP
NU
129

Abb. 130-135 TEM-Aufnahmen des caudalen Bereiches von *A. cantonensis*

Abb. 130 Querschnitt durch ein Spikulum (SPI), das in die Spikulum-Muskulatur eingebettet ist. Protraktor- (PM) und Retraktormuskeln (RM) sind erkennbar.

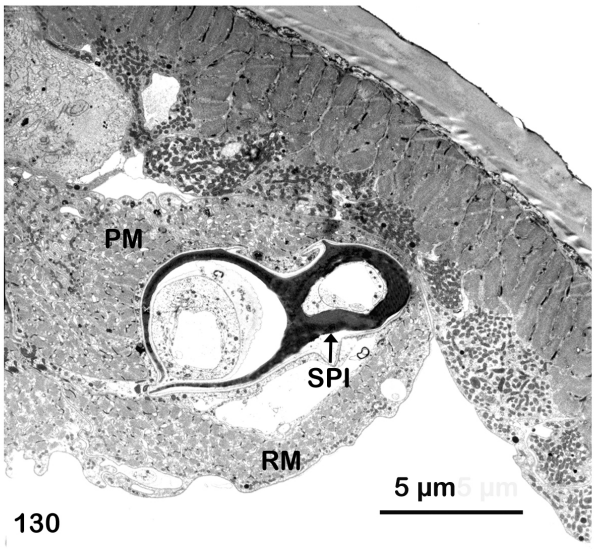
Abb. 131 Vergrößerter Ausschnitt der Abbildung 130. Zu sehen ist das Spiculum (SPI) mit Scheide, die Kutikulaschicht aus Skleroproteinen (SPR) und der Spiculumsack (SA) mit Nervenzellen (NZ).

Abb. 132 Querschnitt durch die Spikulum-Protraktormuskulatur (PM) mit einigen kleinen Mitochondrien (MI).

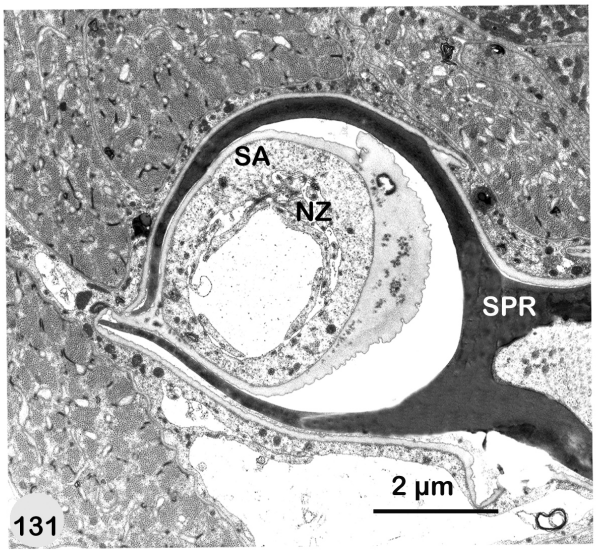
Abb. 133 Querschnitt durch die Spikulum-Retractormuskulatur (RM). Sie befindet sich an der Basis des Spiculums (SPI) und ist von einen Basallamina (BA) umgeben. Erkennbar sind die Muskelzellen (MZ) mit dazwischenliegenden Basallabyrinthen (BL) und kugelige Mitochondrien (MI).

Abb. 134 In der Lateralleiste (LL) lassen sich wie in der Mitte des Wurms auch, Lamellenbündel (LB) erkennen. In der Nähe der Basalschicht der Kutikula befinden sich andere Lamellen (LA) mit dazwischen liegenden Vesikeln (VS).

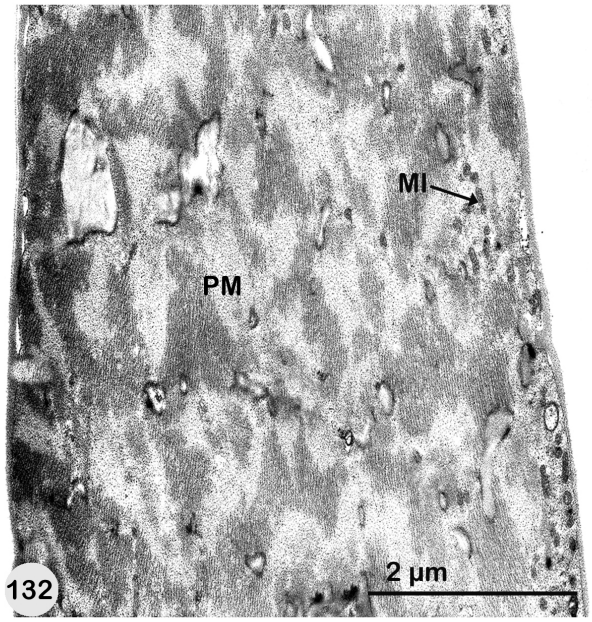
Abb. 135 In den plasmatischen Teilen der Muskelzellen (NKT) befinden sich viele kleine Mitochondrien (MI) und zwischen ihnen Axone (AX). Zwischen Lateralleiste und plasmatischem Anteil der Muskulatur befindet sich eine drüsenartige Zelle (DZ) mit elektronendichtem granulären Material.



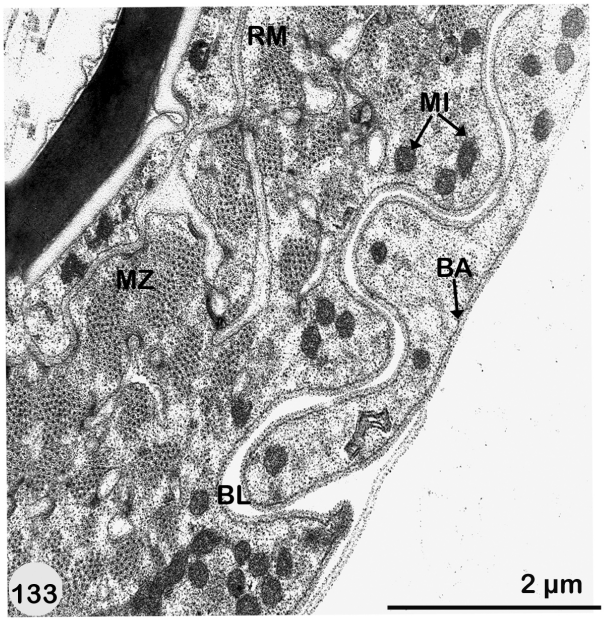
130



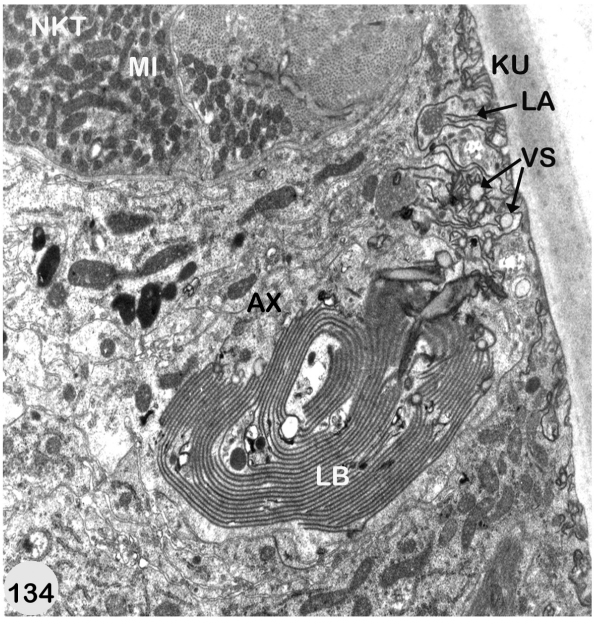
131



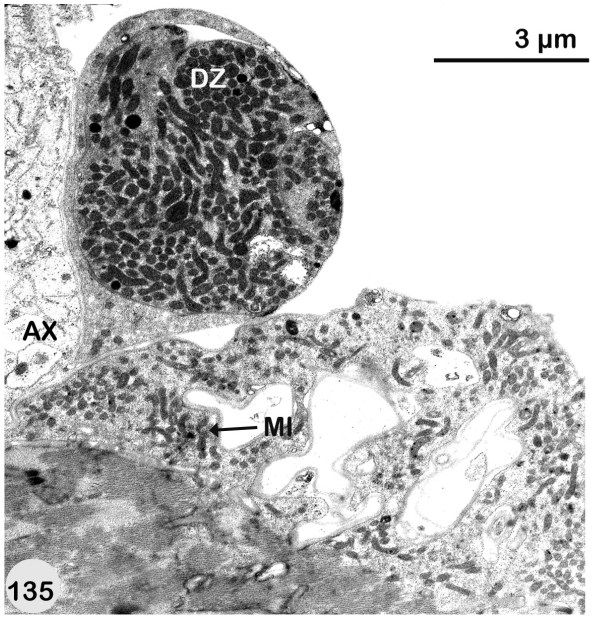
132



133



134



135

Abb.136-141 LM- und TEM-Untersuchungen der Embryogenese von *A. cantonensis*

Abb. 136 Lichtmikroskopische Aufnahme eines Schnittes durch die Rattenlunge. Darin sind verschiedene Entwicklungsstadien von *A. cantonensis*-Eiern und Larven 1 erkennbar.

Abb. 137 Embryo im Zweikernstadium. Erkennbar sind elektronendichte Granula (GR) und einigen Lipidtropfen (LP). In der Mitte liegen die zwei Zellkerne (ZK) mit den Nukleoli (NU).

Abb. 138 Blastocoel, das mit vielen Zellen ausgefüllt ist. Die großen Zellkerne (ZK) befinden sich in aktiver Teilung; elektronendichte Granula (GR) lassen sich erkennen. Außen wird die Eischale durch eine Vitellinschicht (VT) verstärkt.

Abb. 139 Parallel mit dem Bildungsvorgang der inneren Organe beginnt die Bildung der Kutikula. Die Eihülle (ES) wird nach außen geschoben und an ihrer Stelle entsteht die neue Kutikula (KU) der Larve. Elektronendichte Granula (GR), Lipidkörper (LP) und die Zellkerne (ZK) sind sichtbar.

Abb. 140 Die Entwicklung der Larve 1 ist im Gange. Die elektronendichten Granula (GR) verschwinden. Die Zellen ordnen sich für die Bildung der weiteren Organe.

Abb. 141 Querschnitt durch eine fast fertige Larve 1. Unter der Kutikula ensteht die Muskulatur (MU). In der darunter liegenden Zellschicht sind viele große Zellkerne, Lipidvesikel und elektronendichte Einschlüsse zu erkennen. Etwas dezentral entsteht aus ringförmig angeordneten Zellen der Oesophagus (OE).

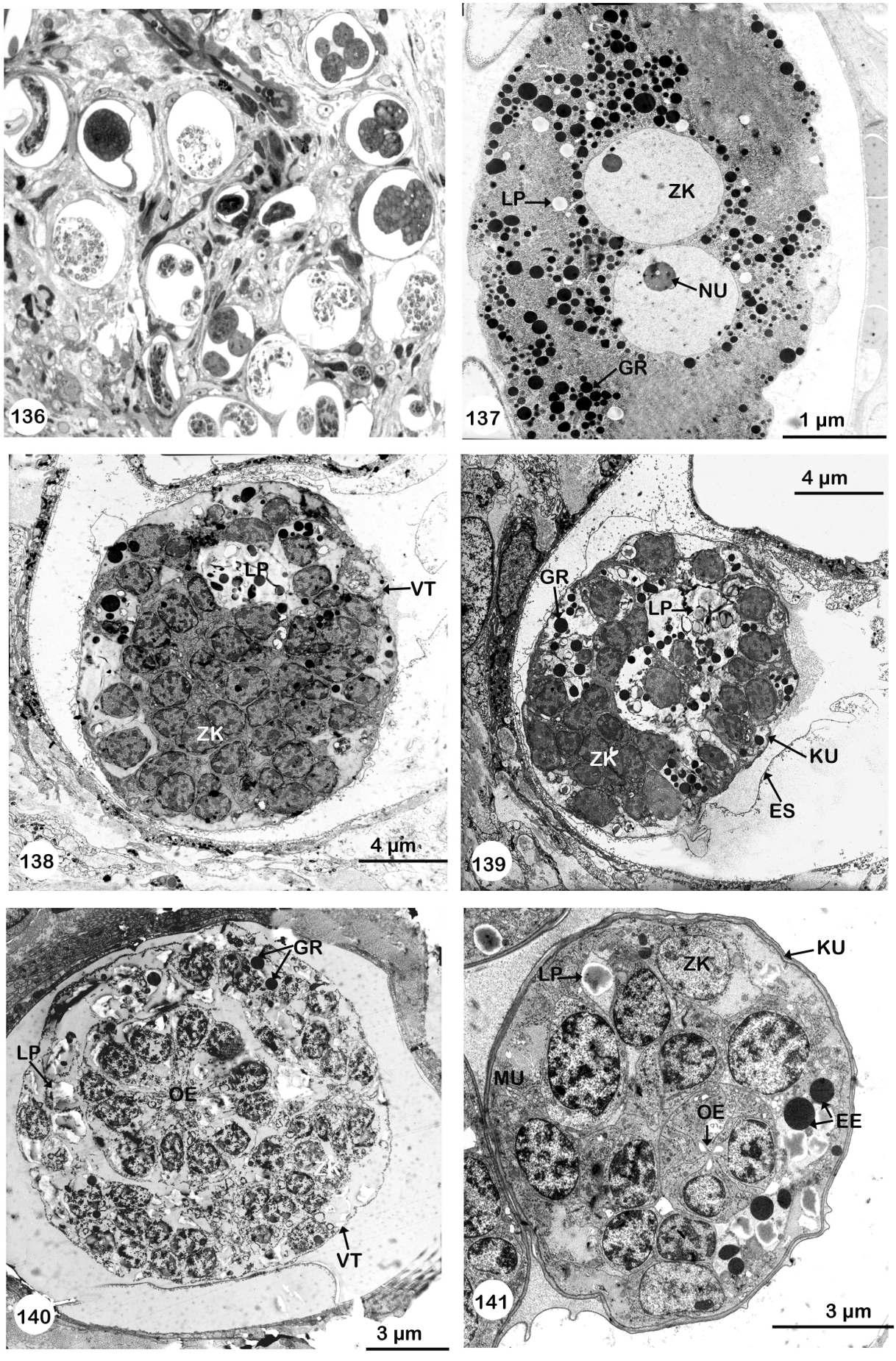
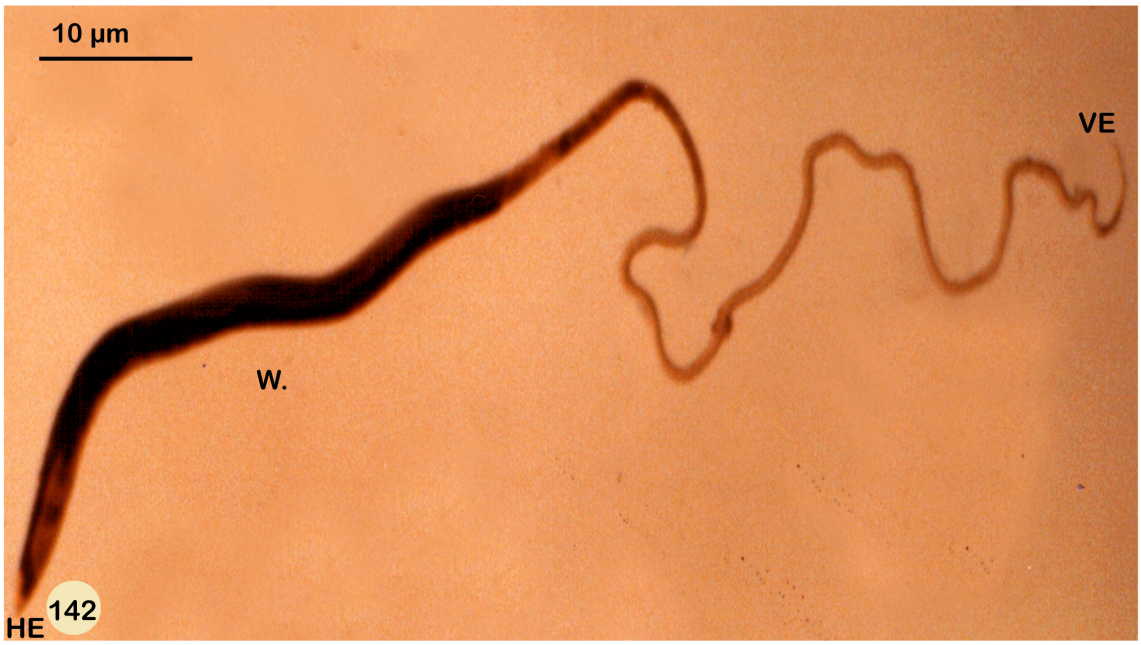

0,2 mm
136
137
LP
ZK
NU
GR
1 µm
138
LP
VT
ZK
4 µm
139
4 µm
GR
LP
ZK
KU
ES
140
GR
LP
OE
ZK
VT
3 µm
141
KU
ZK
LP
MU
OE
EE
3 µm

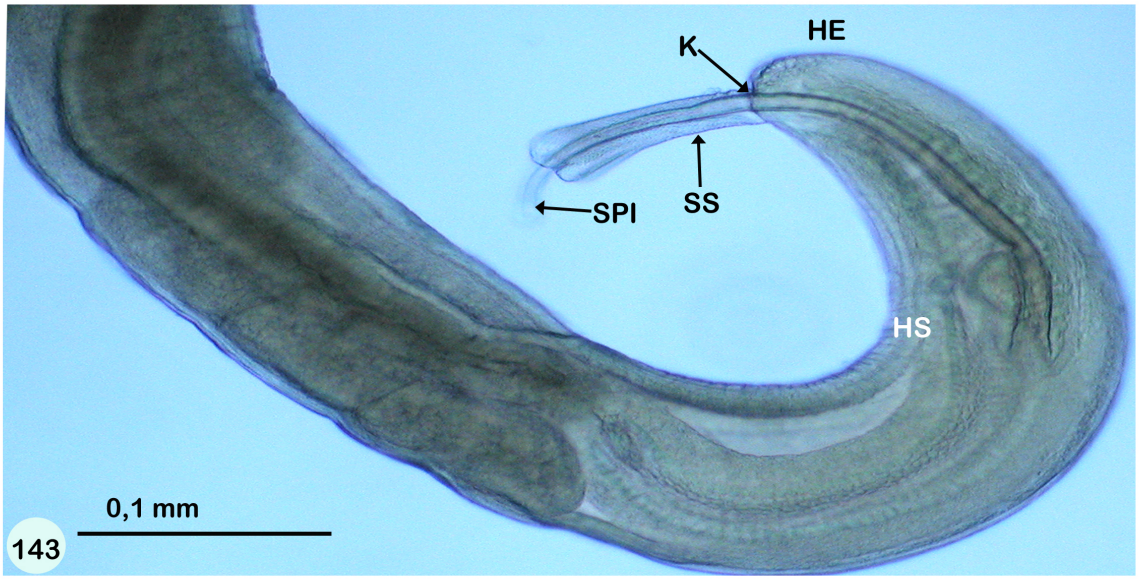
Abb. 142-144 Lichtmikroskopische Aufnahmen von aufgehellten adulten Würmern von *Trichuris muris*

Abb. 142 Aufsicht auf ein adultes Weibchen. Das Vorderende (VE) ist sehr lang und dünner als das Hinterende (HE).

Abb. 143 Das Hinterende (HE) eines adulten Männchens. Erkennbar sind die Kloake (K) und die vorgewölbte Spiculumscheide (SS) mit dem Spiculum (SPI) und dem spiralförmigen Hodenschlauch (HS), der mit reifen Spermien (SP) angefüllt ist.

Abb. 144 Beim Weibchen läuft das Hinterende (HE) konisch zu. Im Uterus (UT) sind Eizellen (EZ) gut erkennbar.


10 µm
VE
W.
HE
142


K
HE
SPI
SS
HS
0,1 mm
143

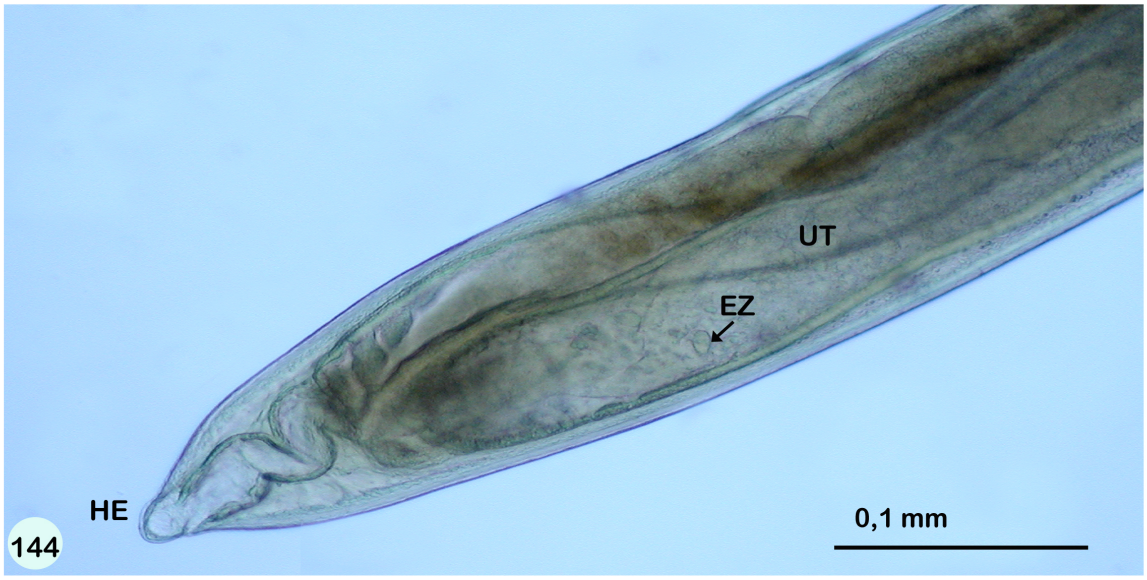

UT
EZ
HE
0,1 mm
144

Abb. 145-152 REM-Aufnahmen von adulten *T. muris*

Abb. 145 Aufnahme vom stark vergrößerten Mundbereich. Die Mundöffnung (MÖ) ist sehr klein. Drei Lippen (LP) umgeben den Mund. Außerdem sind sensorische Papillen (SPA) erkennbar.

Abb. 146 Aufsicht auf die Kutikula-Oberfläche des Vorderendes (VE). Ventral zwischen den beiden Laterallinien (LLi), entlang des Vorderendes, liegen parallel zwei Reihen von trichterförmigen Papillen (TP).

Abb. 147 Aufsicht auf die Kutikulaoberfläche (KU). Die parallelen Querringelungen (QR) sind fein und liegen ziemlich weit auseinander. Sie verlaufen regelmäßig über den gesamten Körper.

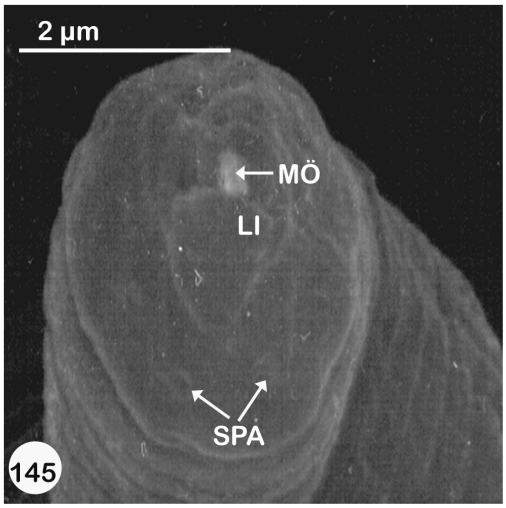
Abb. 148 Stark vergrößerte trichterförmige Papille (TP). Auf der Kutikulaoberfläche an der Basis der Papille sind die Poren der Bacillarzellen (BCL) erkennbar.

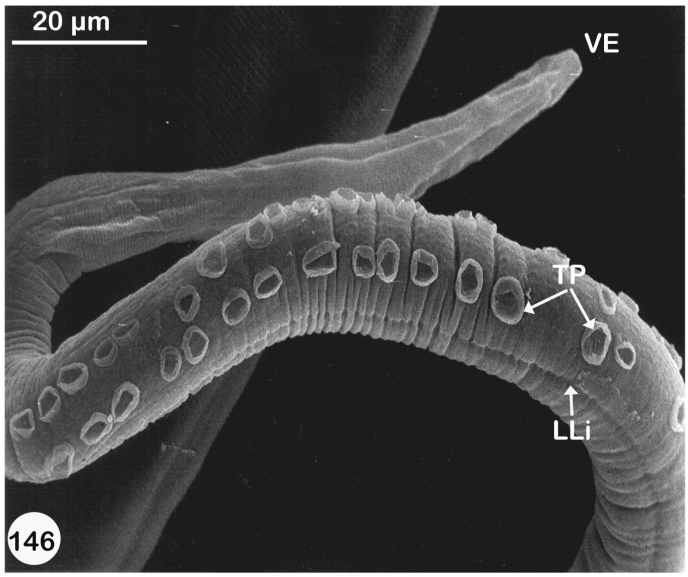
Abb. 149 Aufsicht auf das Hinterende des Weibchens. Sichtbar ist der After (A) in der Nähe des zugespitzen Hinterendes (HE).

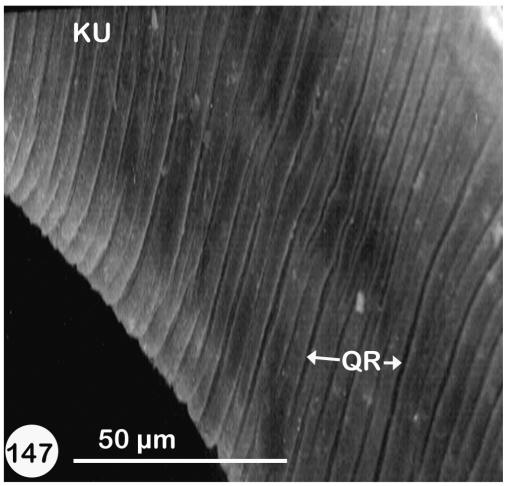
Abb. 150 Stark vergrößerte Vulvaöffnung (V) des Weibchens. Die Vulvaöffnung ist von drei Genitallippen (GL) umgeben.

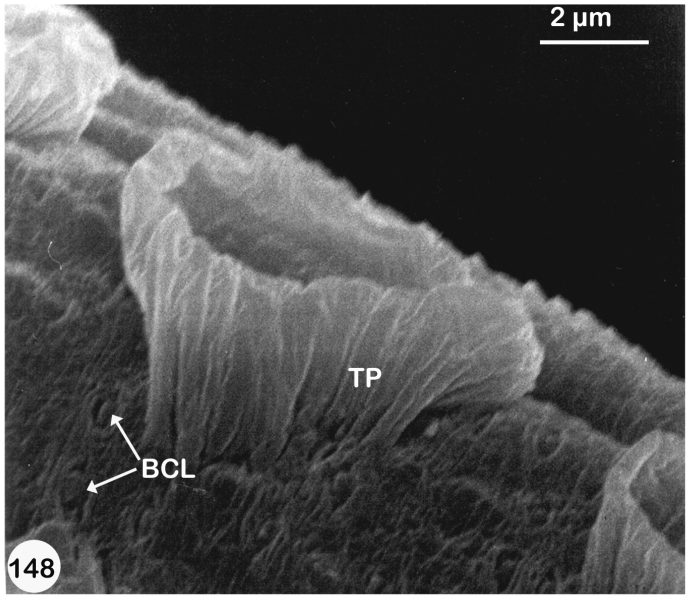
Abb. 151 Hinterer Bereich des präadulten Männchens mit dem unpaaren, nach innen eingerollten Spikulum (SPI), das von der Spikulumscheide (SS) umgeben ist. Das Spikulum endet in der Kloake (K).

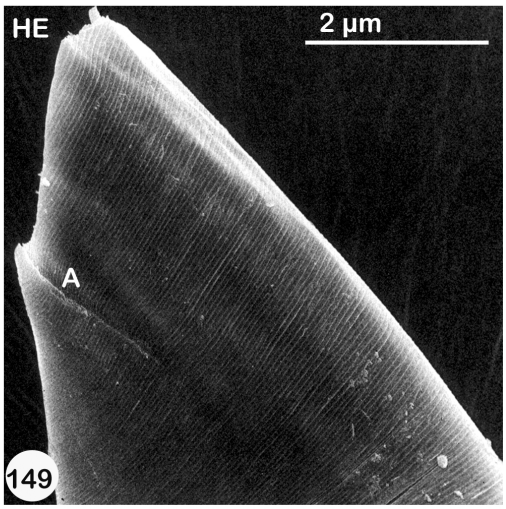
Abb. 152 Vulvaöffnung (V) eines präadulten Weibchens 28 Tage nach der Infektion.

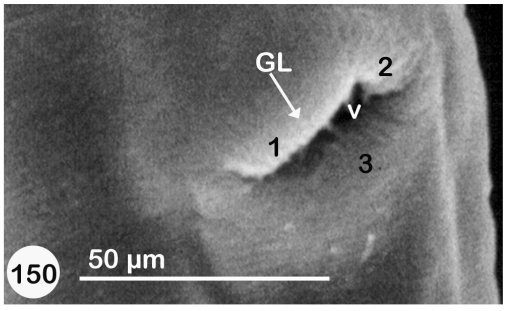

2 µm
MÖ
LI
SPA
145

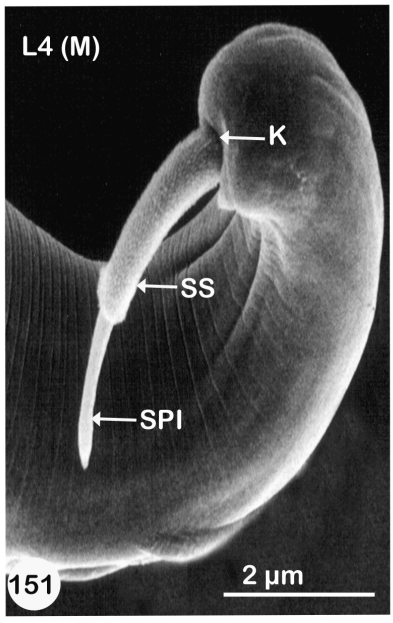

20 µm
VE
TP
LLi
146


KU
QR
147
50 µm


2 µm
TP
BCL
148


HE
2 µm
A
149


GL
2
v
1
3
150
50 µm


L4 (M)
K
SS
SPI
151
2 µm

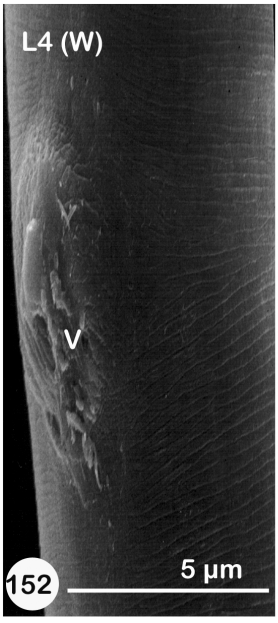

L4 (W)
V
152
5 µm

Abb. 153-157 LM-Aufnahmen Toluidinblau-gefärbter Semidünnschnitte von adulten Würmern und Larvalstadien von *T. muris*

Abb. 153 Vier Querschnitte (QS) durch das Vorderende des Wurmes in der Mukosa des Maus-Caecums (CM). Die Schnitte liegen im Epithel der Caecum-Mukosa.

Abb. 154 Querschnitt durch das Vorderende eines adulten Wurmes. Erkennbar ist eine Stichozyten- Zelle (STI) mit Zellkern (ZK) und dickem Nukleolus (NU) in der Mitte. Gut sichtbar sind das Bacillarzellband (BCL) und die Muskulatur (MU).

Abb. 155 Übersicht über den Darm mit breitem Epithel (DE), ausgekleidet von einer breiten Basallamina. Die amorphe Schicht (AS) des Epithel-Terminalnetzes ist gut erkennbar.

Abb. 156 Querschnitt durch das Vorderende des adulten Wurmes. Zu erkennen ist der kleinlumige von einer Stichozytenzelle (STI) an die Seite gedrängte Oesophagus (OE).

Abb. 157 Vergrößerter Ausschnitt aus der Abbildung 154. Erkennbar sind die dünne Kutikula (KU) und die dünne Hypodermisleiste (HY). Die Muskelzellen (MZ) liegen lückenlos beieinander, und die Zellausläufer (ZA) ziehen sich zum Nervenstrang (NS) hin.

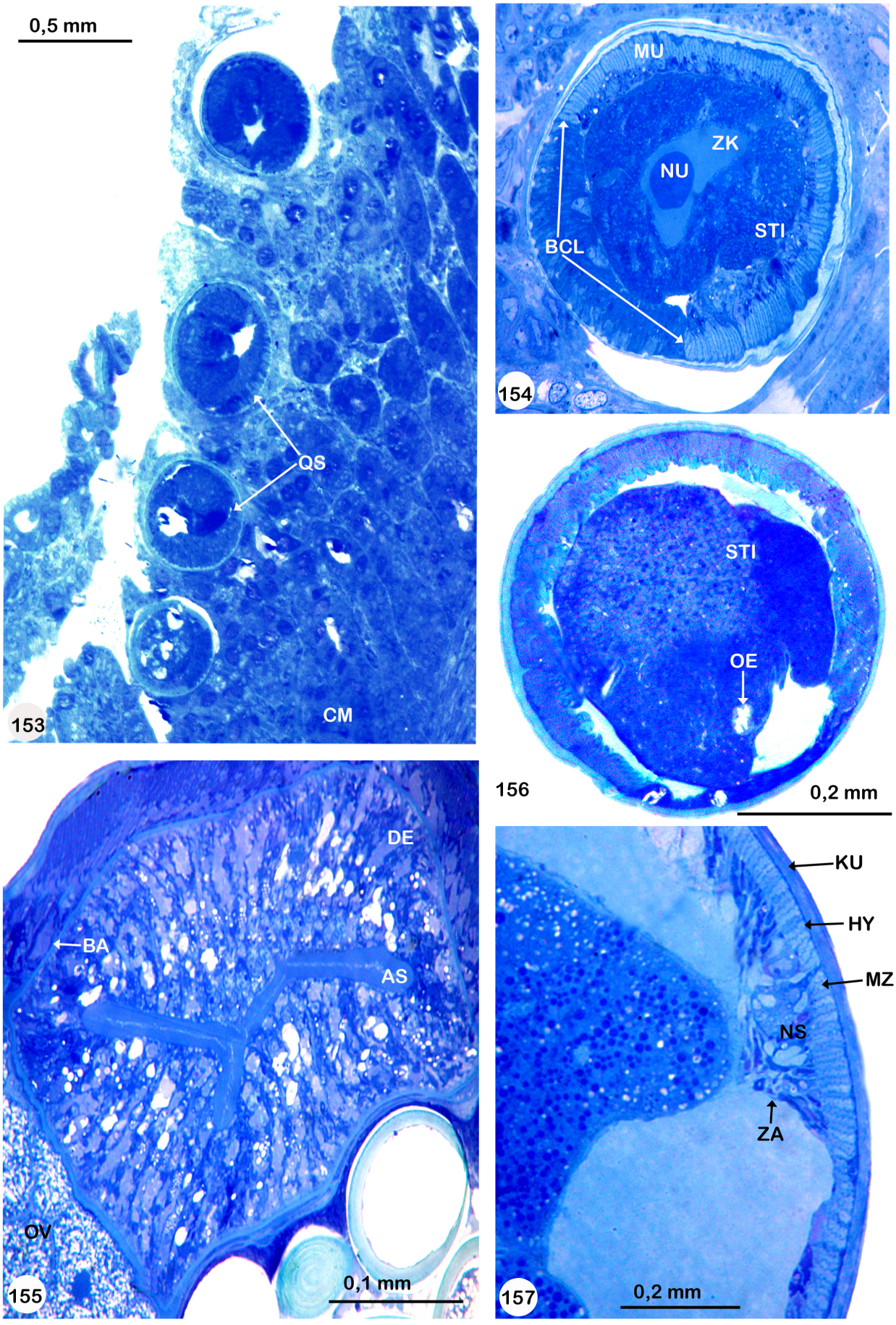

0,3 mm
0,5 mm
MU
ZK
NU
STI
BCL
154
QS
CM
153
STI
OE
156
0,2 mm
DE
BA
AS
OV
155
0,1 mm
KU
HY
MZ
NS
ZA
157
0,2 mm

Abb. 158-166 LM-Aufnahmen von Eiern und Larven in verschiedenen Entwicklungstadien von *T. muris*

Abb. 158 In der Abbildung ist ein unembryoniertes Ei (UEI) mit granuliertem Inhalt zu sehen.

Abb. 159 Ein embryoniertes Ei (EEI). Im Inneren ist die bereits entwickelte Larve 1 erkennbar.

Abb. 160 Aufsicht auf eine Larve im ersten Entwicklungstadium mit konischem Vorder- (VE) und Hinterende (HE). Das Innere erscheint granulär ohne genauere Strukturen.

Abb. 161 Ausschnitt aus der Abbildung 163. Die Aufnahme zeigt das stark vergrößerte stumpfe Vorderende (VE) der Larve 2.

Abb. 162 Ausschnitt aus der Abbildung 163. Zu sehen ist der hintere Bereich (HE) der Larve 2 mit gut erkennbarem Spikulumbereich (SPI).

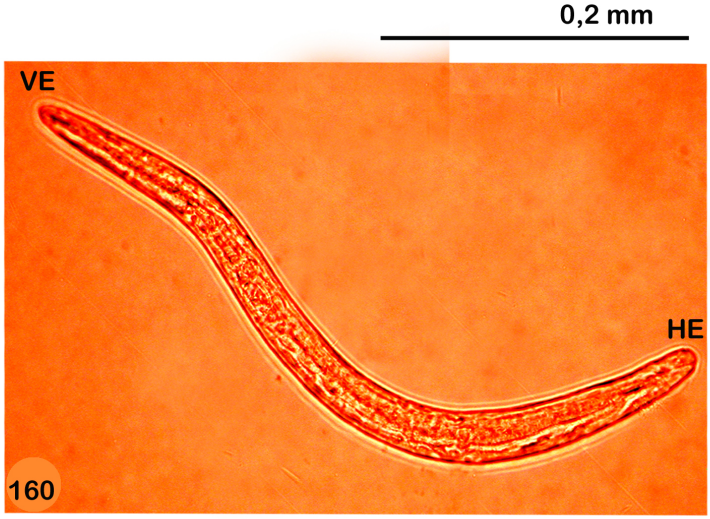
Abb. 163 Übersicht über eine Larve 2. Die Organstrukturierung ist fortgeschritten. Die Region des späteren Oesophagus (OE), die mehr als die Hälfte der Körperlänge ausmacht, der Bereich des Darms und der Geschlechtsorgane (GO) sowie der Spikulumbereich sind gut unterscheidbar.

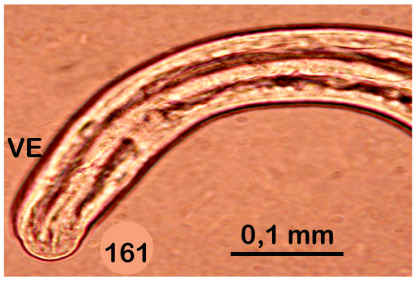
Abb. 164 Ausschnitt aus der Abbildung 166. Zu sehen ist das Vorderende (VE) der Larve 3, deren Mundbereich spitzer geworden ist.

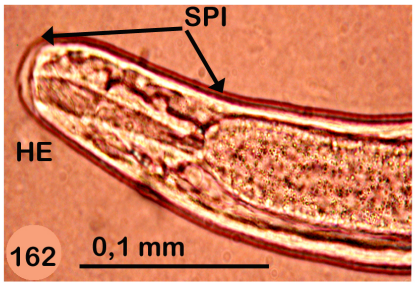
Abb. 165 Ausschnitt aus der Abbildung 166. Die Abbildung zeigt das Hinterende (HE) einer weiblichen Larve 3. Gut zu erkennen ist der Ovarbereich (OV) in Entwicklung.

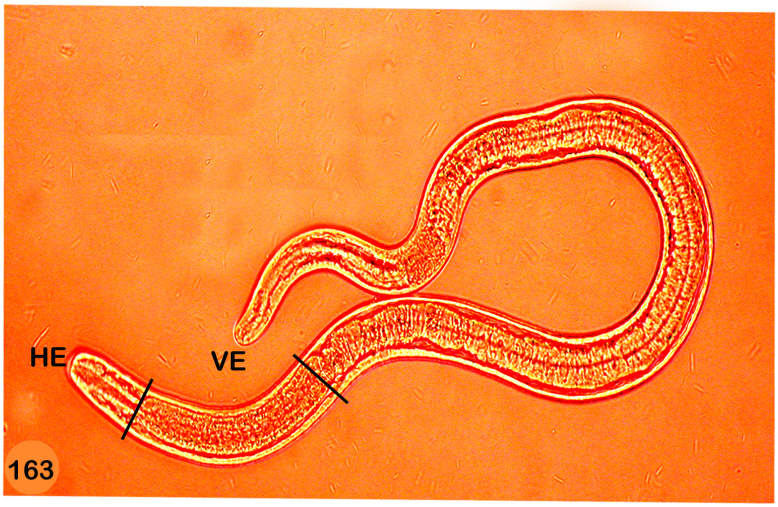
Abb. 166 Übersicht über eine weibliche Larve im dritten Entwicklungsstadium. Erkennbar sind die weiter entwickelten inneren Organe, wie z. B. die hufeisenförmigen Stichozyten (STI) und der Ovarbereich (OV).

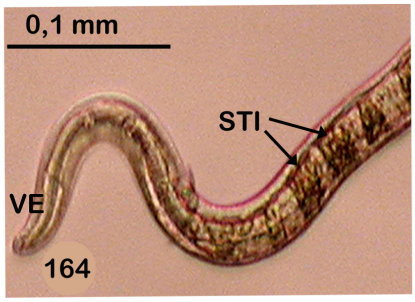

0,1 mm
UEI
EEI
158
159

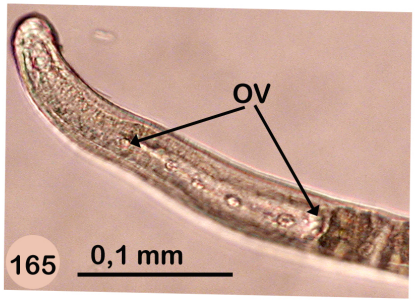

0,2 mm
VE
HE
160


VE
161
0,1 mm


SPI
HE
162
0,1 mm


0,3 mm
HE
VE
163


0,1 mm
STI
VE
164


OV
165
0,1 mm

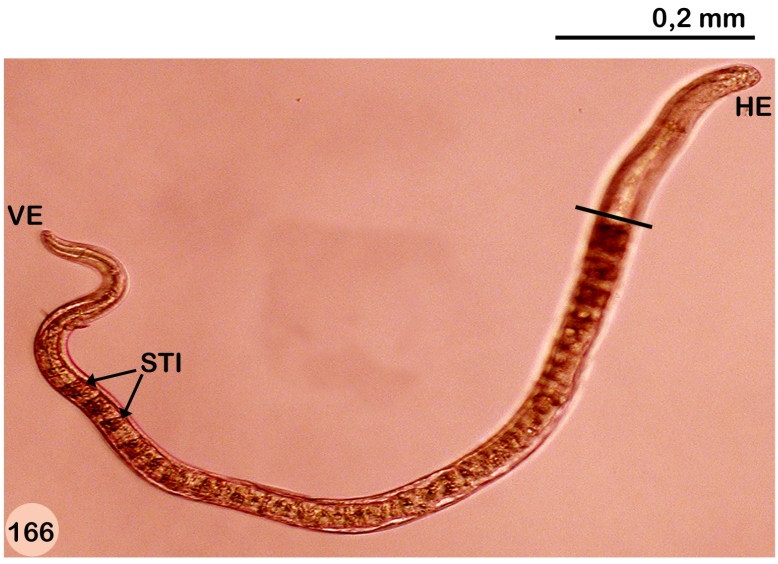

0,2 mm
HE
VE
STI
166

Abb. 167-172 REM-Aufnahmen von Larvalstadien des *T. muris*

Abb. 167 Aufnahme der Larve im ersten Entwicklungsstadium mit ihren seitlichen Alae (AL). Das Vorderende (VE) ist konisch, das Hinterende (HE) ist abgerundet.

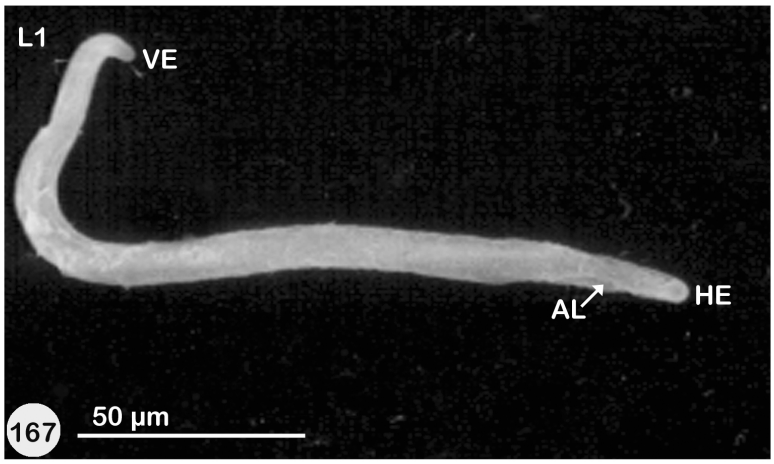
Abb. 168 Ausschnitt aus der Abbildung 167. Die Kutikula (KU) erscheint grob geringelt. Die Querringelungen (QR) liegen nicht sehr dicht beieinander, und auf den Ringeln befinden sich Rillen (RL), die meist parallel zur Körperachse verlaufen.

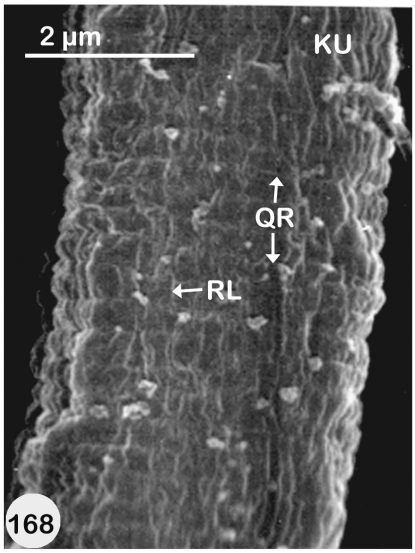
Abb. 169 Aufnahme einer Larve 2. Sie ist länger geworden und das Vorderende (VE) hat sich verjüngt, es endet spitz, das Hinterende (HE) ist stumpf.

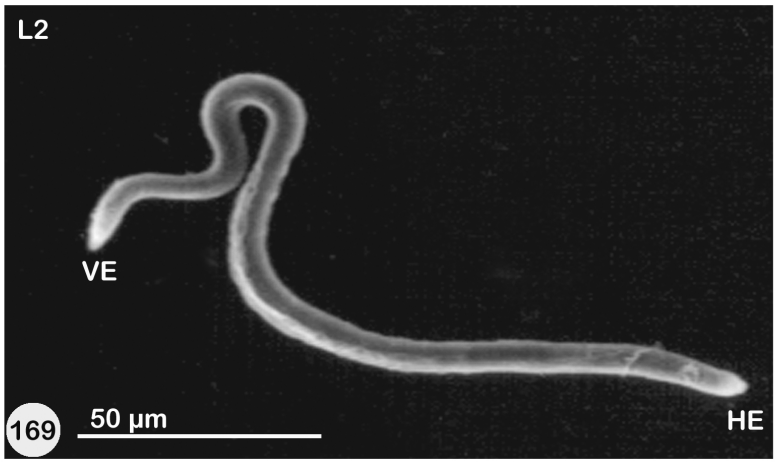
Abb. 170 Stark vergrößerter Ausschnitt vom Vorderende (VE) der Larve 2. Auf dem Kopfbereich befinden sich in drei Reihen gut entwickelte sensorische Papillen (SPA).

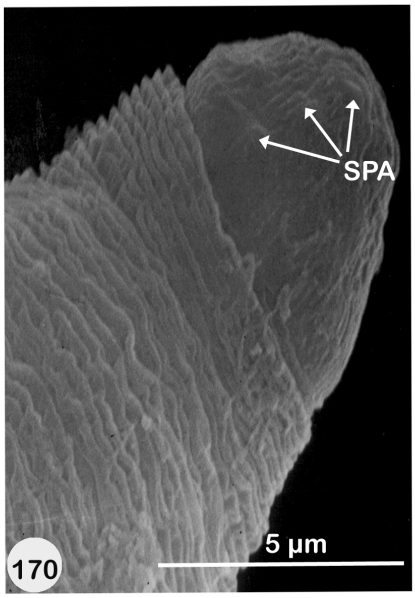
Abb. 171 Übersichtsaufnahme einer Larve im dritten Entwicklungsstadium. Sie ist größer geworden im Vergleich zu den Larven 1 und 2. Eine der Longitudinalalae (AL) ist gut sichtbar.

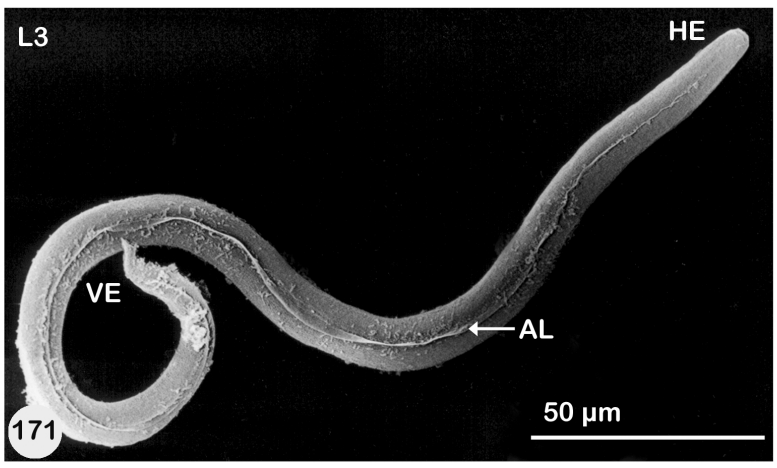
Abb. 172 Aufsicht auf die Kutikula der Larve 3. Die Kutikulaoberfläche (KU) ist tief geringelt. Auf den Querringelungen (QR) befinden sich Längsrillen (RL).


L1
VE
AL
HE
50 µm
167


2 µm
KU
QR
RL
168


L2
VE
HE
50 µm
169


SPA
5 µm
170


L3
HE
VE
AL
50 µm
171

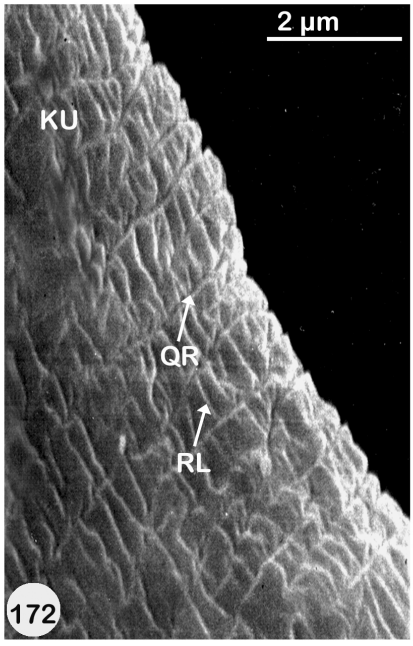

2 µm
KU
QR
RL
172

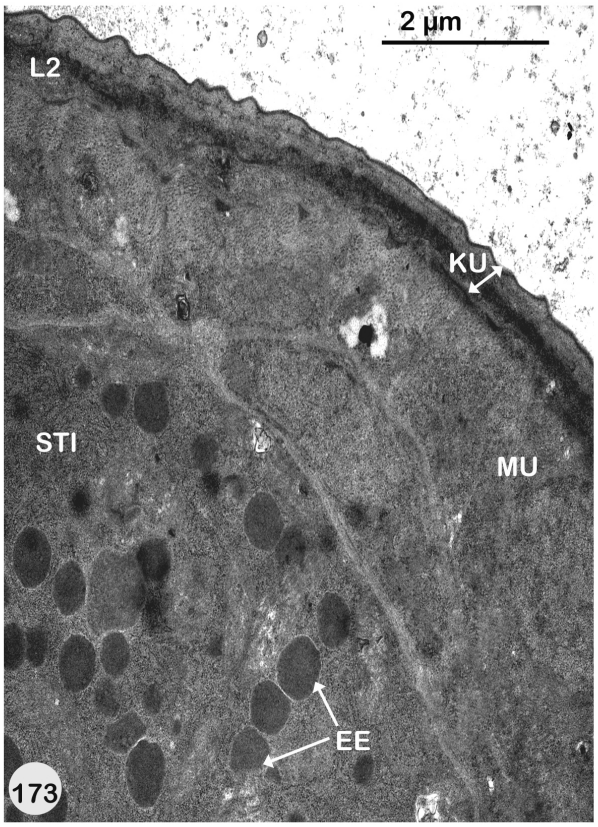
Abb. 173-176 TEM-Aufnahmen von Larvalsstadien von *T. muris*

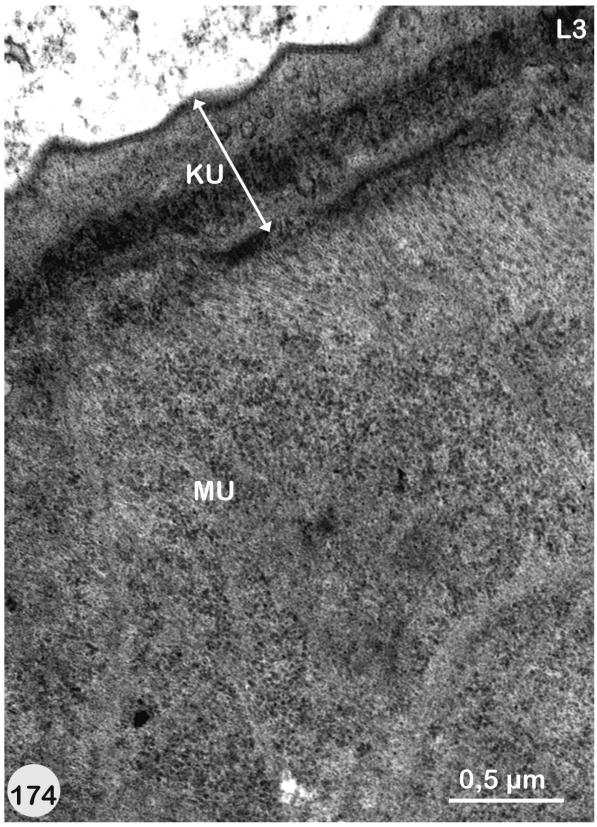
Abb. 173 Querschnitt durch des Larve 2 im vorderen Bereich. Erkennbar sind eine Stichcytenzelle (STI) und der Muskulaturbereich (MU) mit der darüber liegenden Kutikula (KU). In der Stichocytenzelle erkennbar sind elektronendichte Einschlüsse (EE).

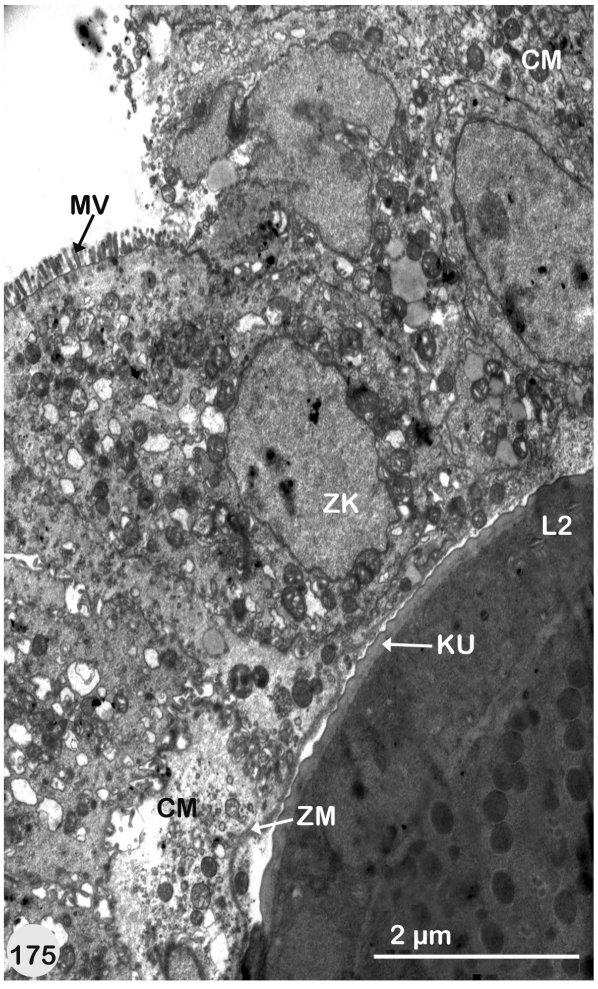
Abb. 174 Ausschnitt aus dem vergrößerten Querschnitt durch die Muskulatur (MU) der Larve 3. Erkennbar ist die dreischichtige Kutikula (KU). Im Muskulaturbereich befinden sich Aktin- und Myosinfilamente.

Abb. 175 Die Abbildung zeigt einen Teil eines Querschnittes der Larve 2, die interzellulär im Epithel des Caecums der Maus (CM) liegt. Die Zellmembran der Caecum-Epithelzellen an der Grenze zur Kutikula der Larve 2 (KU) ist gut erkennbar. In den Epithelzellen befinden sich große Zellkerne (ZK) und andere Organellen. Zum Darmlumen des Caecums hin sind Mikrovilli (MV) sichtbar.

Abb. 176 Ausschnitt aus dem Caecumepithel der Maus (CM) mit einem adulten Wurm. Zu erkennen sind die Bacillarzellen (BCL) und eine Drüsenzelle (DZ), die ihren Inhalt gerade nach außen abgibt. Die Epithelzellen des Mauscaecums erscheinen degeneriert. Ein Zellkern (ZK) und die Mikrovilli (MV) sind noch erkennbar


2 µm
L2
KU
STI
MU
EE
173


L3
KU
MU
174
0,5 µm


CM
MV
ZK
L2
KU
CM
ZM
175
2 µm

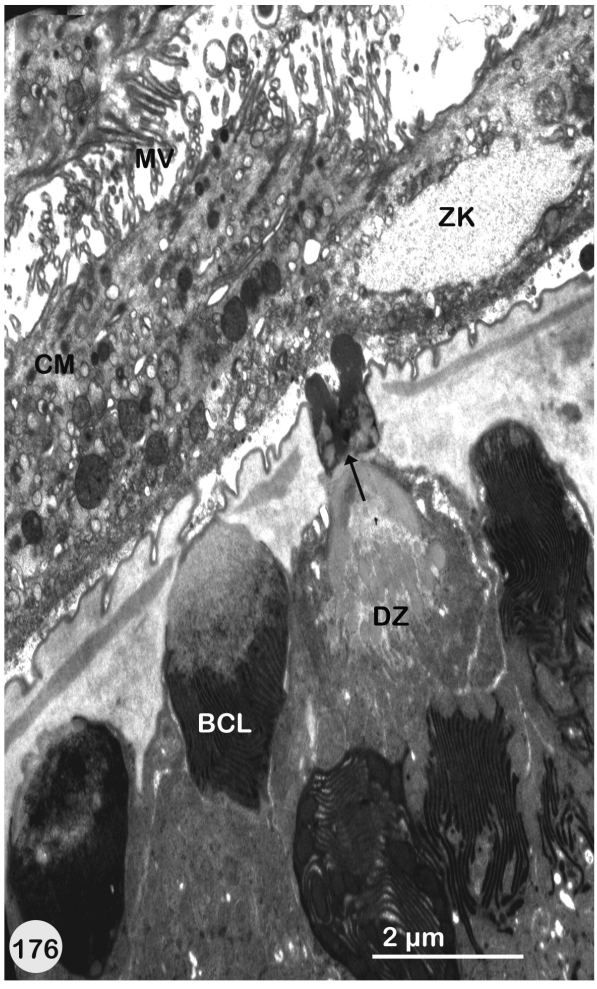

MV
ZK
CM
DZ
BCL
176
2 µm

Abb. 177-182 TEM-Aufnahmen der Epikutikula, der Kutikula und der Hypodermis mit Nervenstrang des adulten Wurms von *T. muris*

Abb. 177 Übersichtsaufnahme über Kutikula (KU), Hypodermis (HY), Muskulatur mit kontraktilem (KTM) und nicht-kontraktilem Teil (NKT), sowie Darmepithel (DE) mit darüber liegender Basallamina.

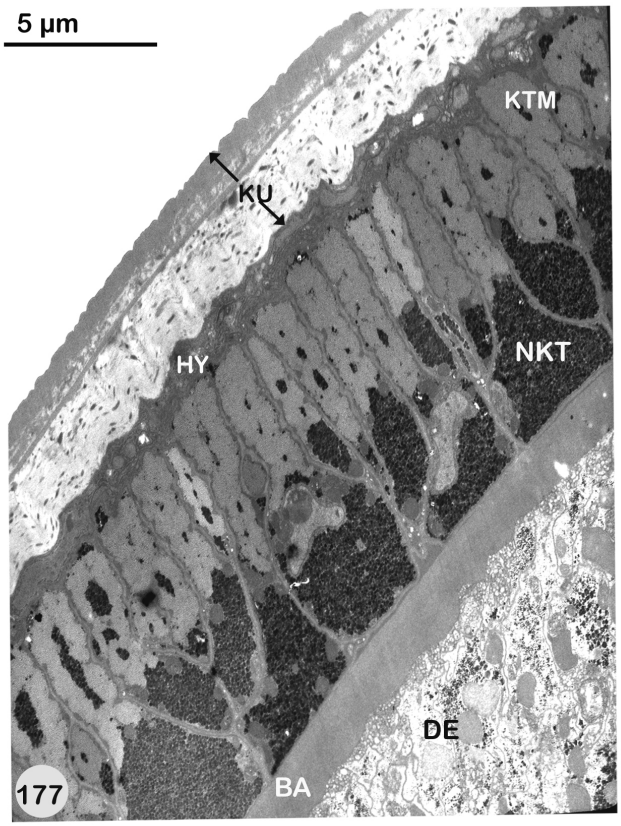
Abb. 178 Vergrößerter Ausschnitt des adulten Wurmes im Caecumepithel (CE). Auf der Hypodermis (HY) befindet sich die aus vier Schichten (S1 bis S4) bestehende Kutikula (KU). Die Epikutikula (EP) bildet zusammen mit der kortikalen Schicht Ausstülpungen (WH), die im Querschnitt wie Widerhaken aussehen.

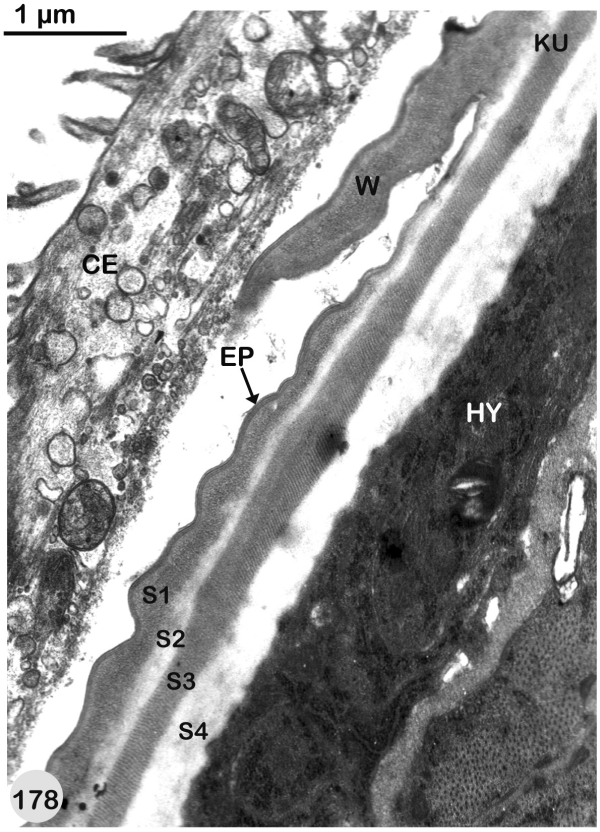
Abb. 179 Schnitt durch die Hypodermis (HY) mit der darüber liegenden Basalschicht der Kutikula. Zu erkennen sind große elektronenlichte Vacuolen (EVA), freie Ribosomen (RI) und Zisternen des rauhen endoplasmatischen Retikulums (RER).

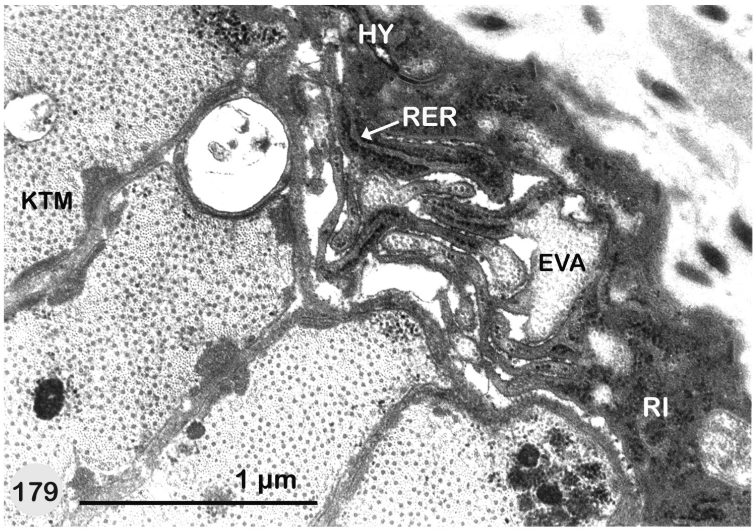
Abb. 180 Stark vergrößerte Aufnahme der dünnen Epikutikula (EP) mit der darunter liegenden Kutikula (KU).

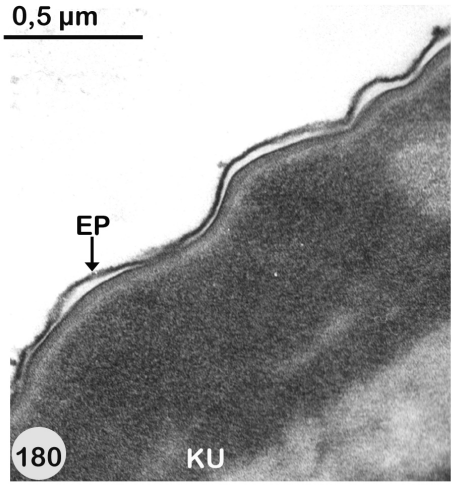
Abb. 181 Aufnahme des Hypodermis-Nervenstrangs. Zu erkennen sind Nervenzellen (NZ), Mitochondrien (MI) und Vesikel (VS). Die Zelle ist umgeben von einer Basallamina (BA).

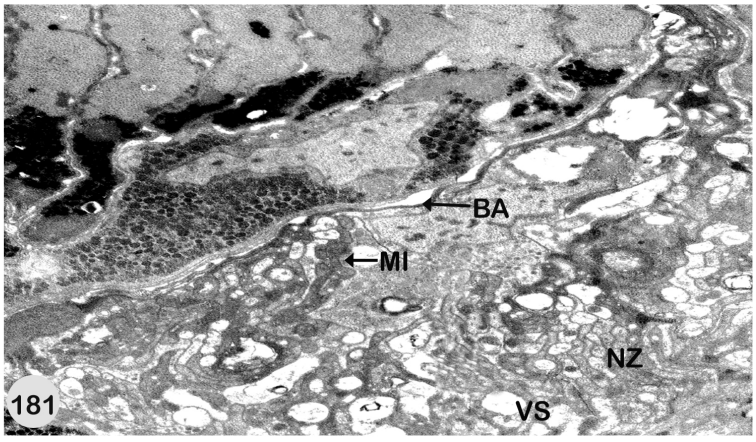
Abb. 182 Große, mit Material angefüllte Vakuole (VA), die von Zisternen des Golgi-Apparates (GA) umgeben ist.

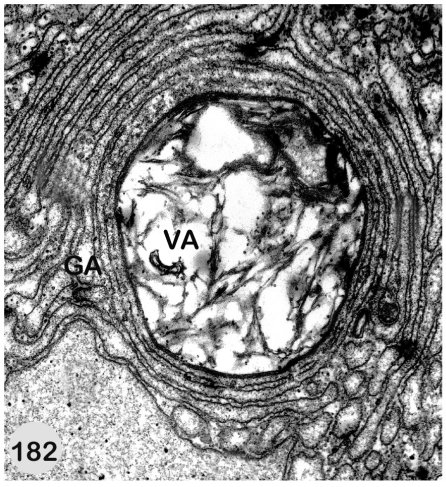

5 µm
KTM
KU
HY
NKT
DE
BA
177


1 µm
KU
W
CE
EP
HY
S1
S2
S3
S4
178


HY
RER
KTM
EVA
RI
179
1 µm


0,5 µm
EP
180
KU


BA
MI
NZ
181
VS


VA
GA
182

3 µm

1 µm

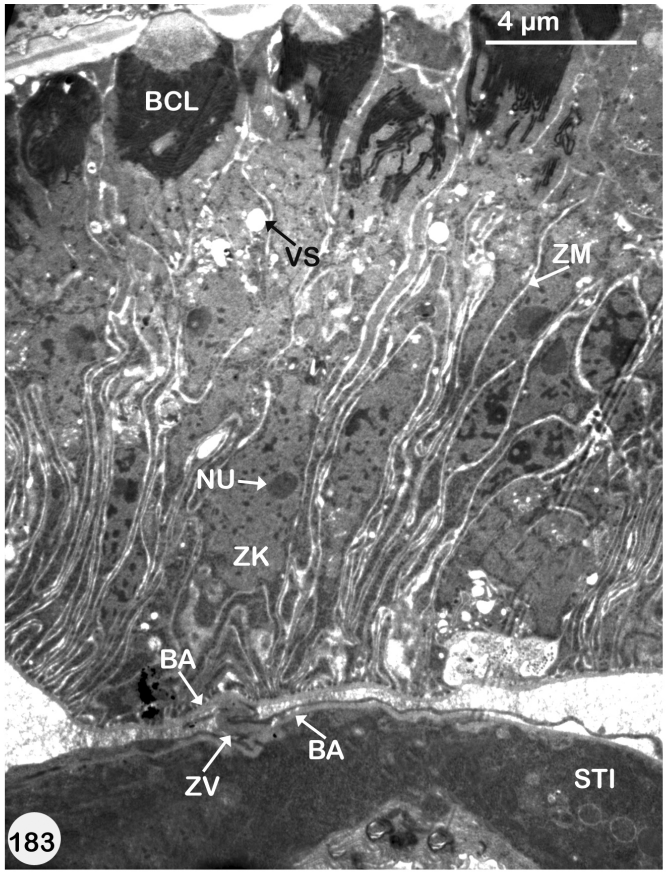
Abb. 183-186 TEM-Aufnahmen von Kolumellarzellen (Bacillarzellen), Drüsenzellen und einem Hypodermisnervenstrang von *T. muris*

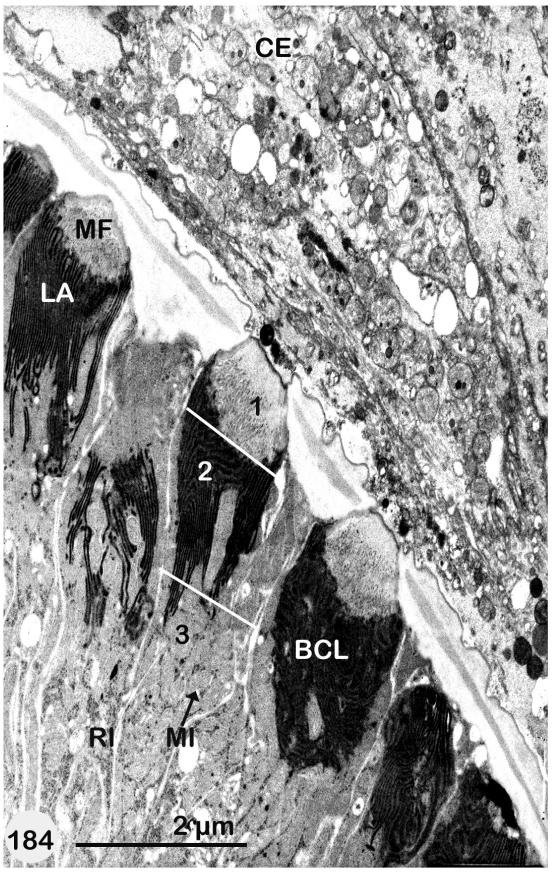
Abb. 183 Aufnahme von einer Reihe von Kolumellarzellen mit darüberliegendem Material der Caecum-Mukosa. Zwischen der die Bacillarzellen umgebenden Basallamina (BA) und der Basallamina einer Stichozytenzelle (STI) ist eine Zellverbindung (ZV) erkennbar.

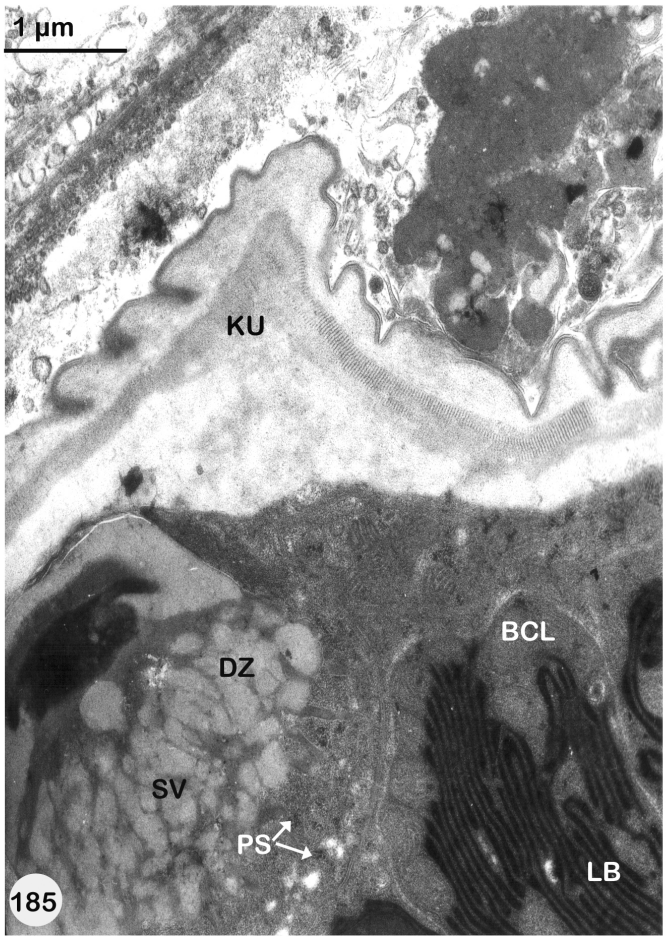
Abb. 184 Querschnitt aus dem Bereich des Bacillarbandes. Mehrere Bacillarzellen (BCL) sind erkennbar. Jede von ihnen besteht aus drei Bereichen, von außen nach innen: Mikrofibrillenbereich, Lamellarbereich und cytoplasmatischer Bereich mit Vesikeln (VS), freien Ribosomen (RI) und Mitochondrien (MI).

Abb. 185 Die Abbildung zeigt eine Drüsenzelle (DZ), die Polysomen (PS) und viele Sekretvesikel (SV) enthält, neben einer Bacillarzelle (BCL), in der sich Lamellenbündel (LB) befinden.

Abb. 186 Die Drüsenzelle (DZ), die ihr Sekret (SK) nach außen schleust.


4 µm
BCL
VS
ZM
NU
ZK
BA
BA
ZV
STI
183


CE
MF
LA
1
2
3
BCL
RI
MI
2 µm
184


1 µm
KU
BCL
DZ
SV
PS
LB
185

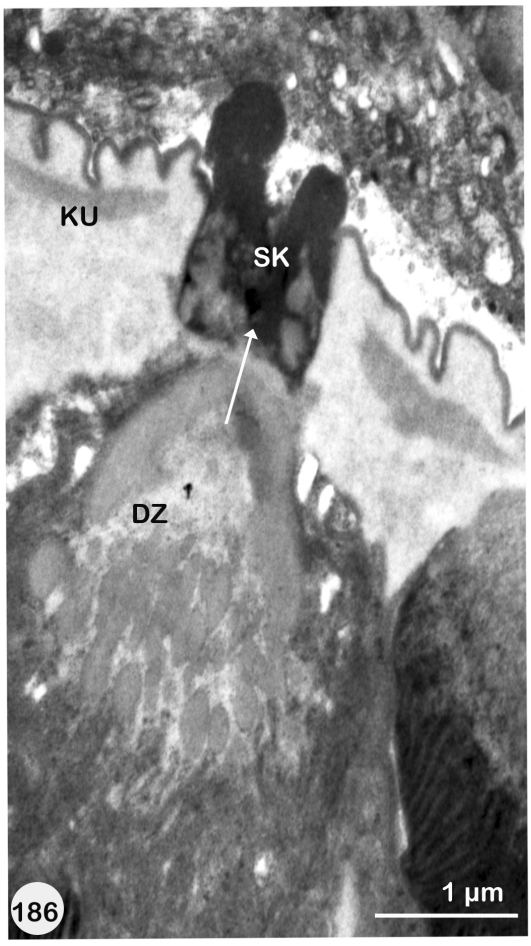

KU
SK
DZ
186
1 µm

Abb. 187-189 TEM-Aufnahmen des kontraktilen und des plasmatischen Teils der Muskulatur von *T. muris*

Abb. 187 Übersicht über die Muskulatur mit darüber liegender Hypodermis (HY). Die Basallamina (BL) zieht sich in Form von hellen Septen zwischen die Muskelpakete. Die Z-Zonen (ZZ) sind als elektronenlichte Bereiche zu erkennen. Zu sehen sind zahlreiche Glykogen-Ablagerungen (GY).

Abb. 188 Vergrößerter Ausschnitt aus der Abbildung 186. Erkennbar ist die regelmäßige Anordnung der quergeschnittenen Aktin- (AK) und Myosinfilamente (MY). Die dicken Myosinfilamente bilden jeweils das Zentrum und die Eckpunkte eines regelmäßigen Sechsecks (Kreis). Jedes Myosinfilament wird seinerseits von etwa zwölf Aktinfilamenten umgeben.

Abb. 189 Im plasmatischen Teil der Muskulatur (NKT) sind Mitochondrien (MI) und sehr viel Glykogen (GY) erkennbar. Die Mitochondrien befinden sich vorwiegend in der Nähe der auslaufenden Septen (I).

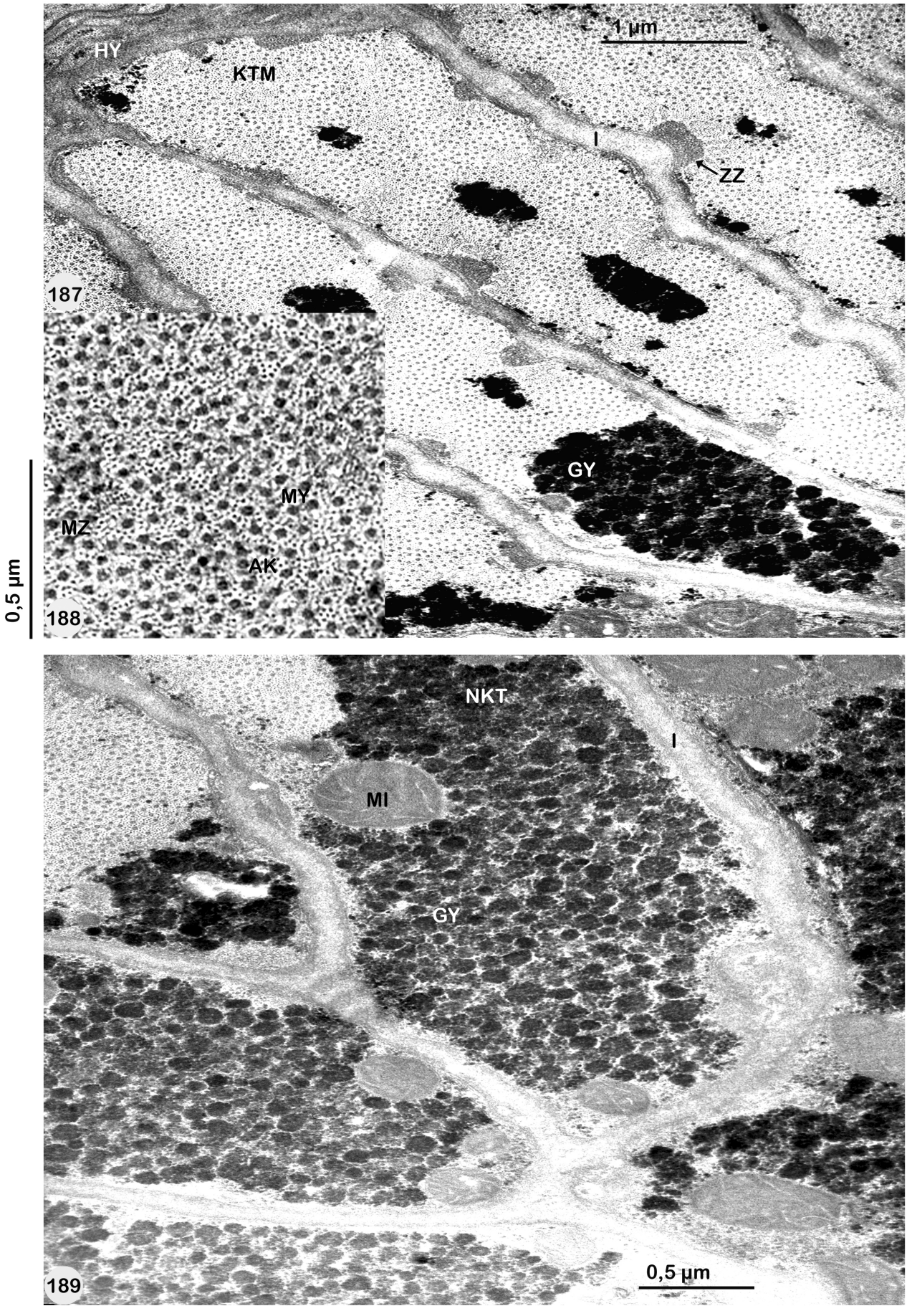

1 µm
HY
KTM
I
ZZ
187
GY
MY
MZ
AK
188
0,5 µm
NKT
I
MI
GY
189
0,5 µm

Abb. 190-195 TEM-Aufnahmen des Verdauungstrakts von adulten *T. muris*

Abb. 190 Übersichtsaufnahme des Darmepithels. Zu sehen sind die Zellmembranen, Glykogen (GY), viele Vesikel (VS), verkalkte Vesikel (VKS) multivesikuläre Körper (MVK), freie Ribosomen (RI), rauhes endoplasmatisches Retikulum (RER) und Lipidkörper (LP).

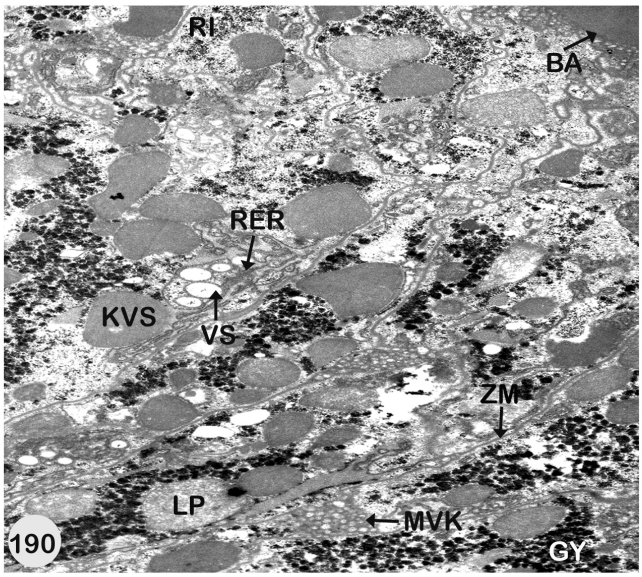
Abb. 191 Basallamina (BA), die den Darm umhüllt, in starker Vergrößerung.

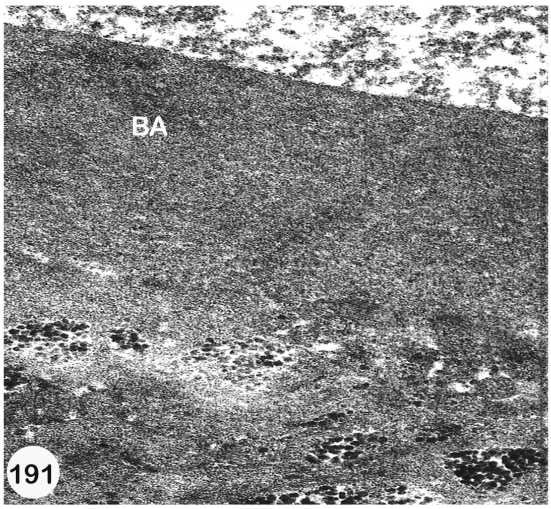
Abb. 192 Das Terminalnetz des Darmepithels ist mit Mikrovilli (MI) besetzt, die senkrecht zum Terminalnetz (TN) stehen. Im Terminalnetz zu beobachten sind Lipidvesikel (LP), freie Ribosomen (RI) und die Zellmembranen (ZM).

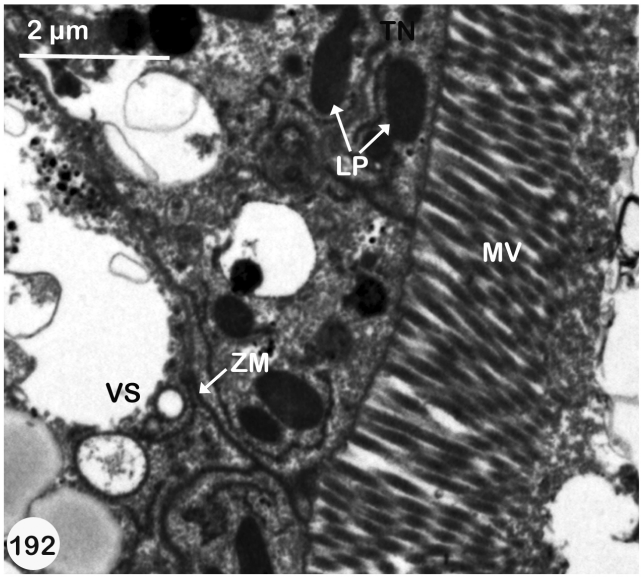
Abb. 193 Querschnitt durch den Darm. Im Darmlumen (DL) sind keine Nahrungspartikel erkennbar.

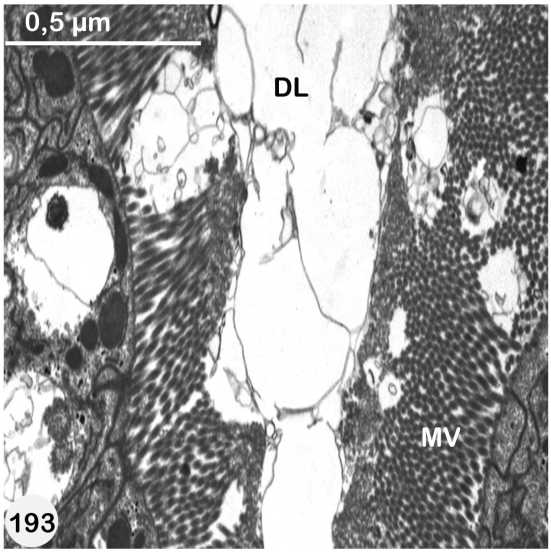
Abb. 194 Die Aufnahme zeigt eine Oesophagusepithelzelle, die das Oesophaguslumen umschließt. Sie ist in eine große Stichozytenzelle (STI) eingebettet. In der Stichocytenzelle befinden sich Vesikel (VS), deren Inhalt (c) ähnlich mit dem Inhalt (b) des Oesophagus und dem Inhalt (a) des Pseudocoels (PC) ist. Die weißen Pfeile zeigen einen möglichen Transportweg des Materials vom Pseudocoel in den Oesophagus.

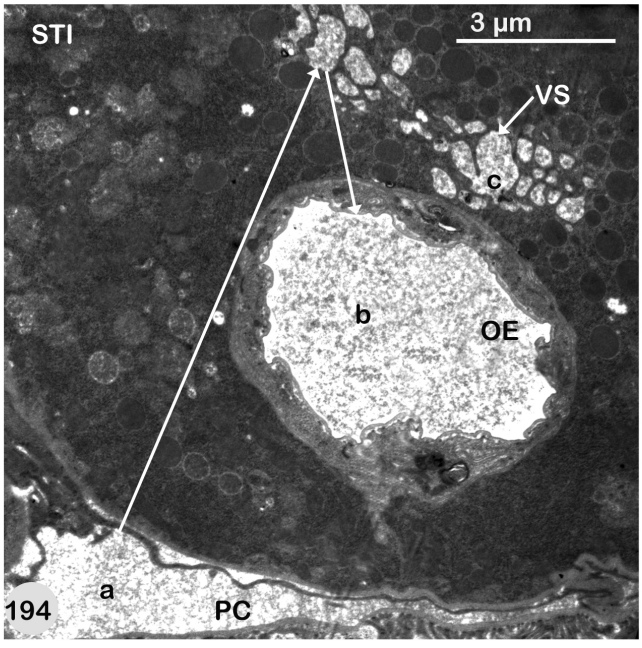
Abb. 195 Querschnitt durch den Oesophagus (OE). Innen ist der Oesophagus von einer dünnen amorphen Kutikula (KU) ausgekleidet. Nach außen folgen die Basallamina (BA) und eine dünne Ringmuskulatur (RM). Im Oesophagus-Epithel sind Basallabyrinthe (BL), freie Ribosomen (RI) und Lsysosomen (LS) erkennbar. In den Stichozytenzellen (STI) sind große Vesikel (VS), elektronendichte Einschlüsse (EE), Mitochondrien (MI) und freie Ribosomen (RI) vorhanden.


3 µm
RI
BA
RER
KVS
VS
ZM
LP
MVK
GY
190


1 µm
BA
191


2 µm
TN
LP
MV
ZM
VS
192


0,5 µm
DL
MV
193


STI
3 µm
VS
c
b
OE
a
PC
194

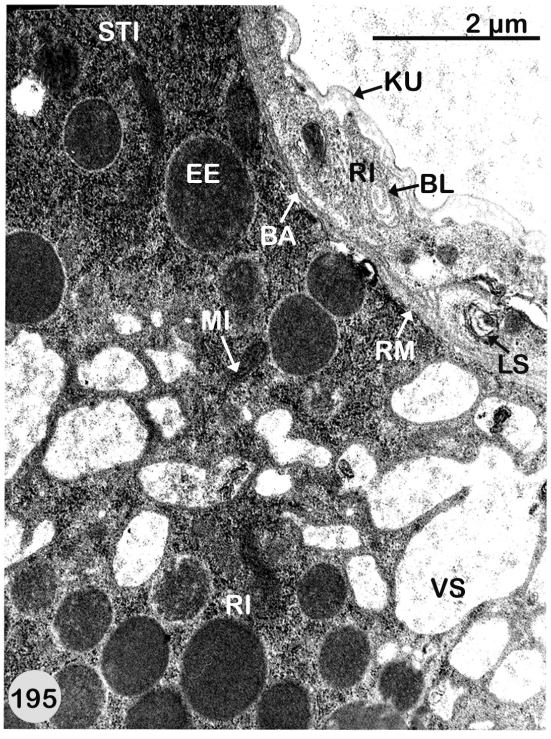

STI
2 µm
KU
EE
RI
BL
BA
MI
RM
LS
RI
VS
195

Abb. 196-200 LM-Aufnahmen des Genitalssystems der adulten Weibchen und Männchen von *T. muris*

Abb. 196 Querschnitt durch den Ovarbereich des adulten Weibchens. Das Ovar ist angefüllt mit Oogonien (OG), primären Oozyten (OZ I) und sekundären Oozyten (OZ II). Daneben sind auch Querschnitte durch reife Eier (EI) zu erkennen.

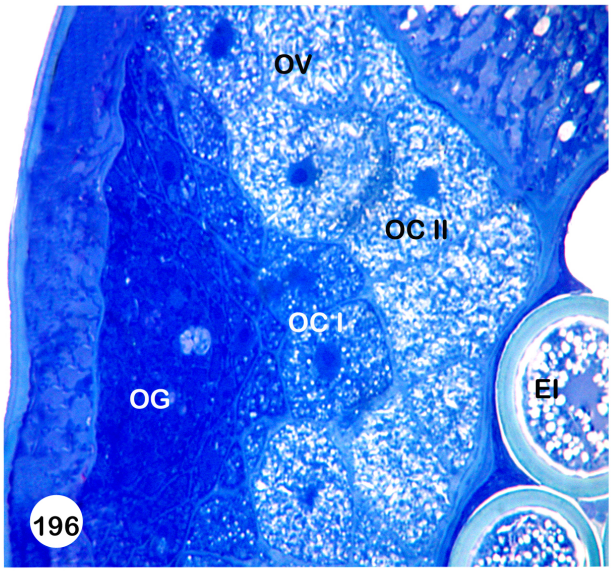
Abb. 197 Querschnitt durch den Uterus (UT) eines adulten Weibchens. Gut erkennbar sind der Darm (D), der Ovarienbereich (OV) und der Uterus (UT) mit reifen Eiern.

Abb. 198 Querschnitt durch ein adultes Weibchen. Zu sehen ist das Receptakulum seminis (RS) mit vielen Spermien (SP) und sekundären Oozyten (OZ).

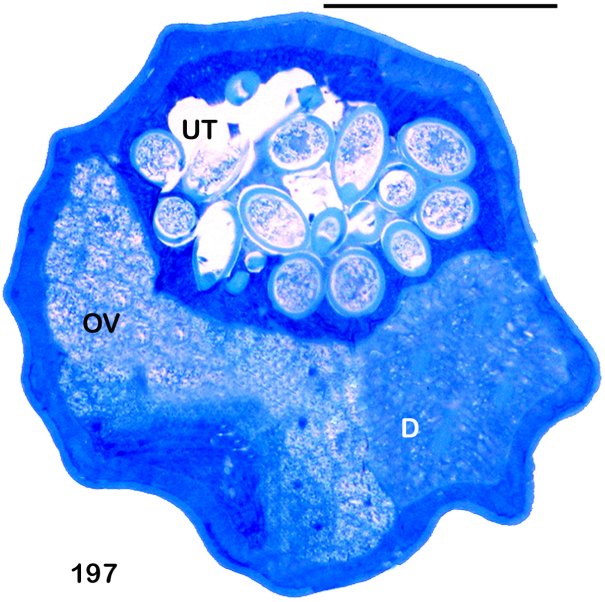
Abb. 199 Querschnitt durch ein adultes Weibchen. Erkennbar sind die muskulöse Vagina (VG) und nach innen hin die kutikulären Lappen (KL); der Darm und ein Stück Ovidukt (OT) mit zwei sekundären Oozyten (OZ) sind ebenfalls zu sehen.

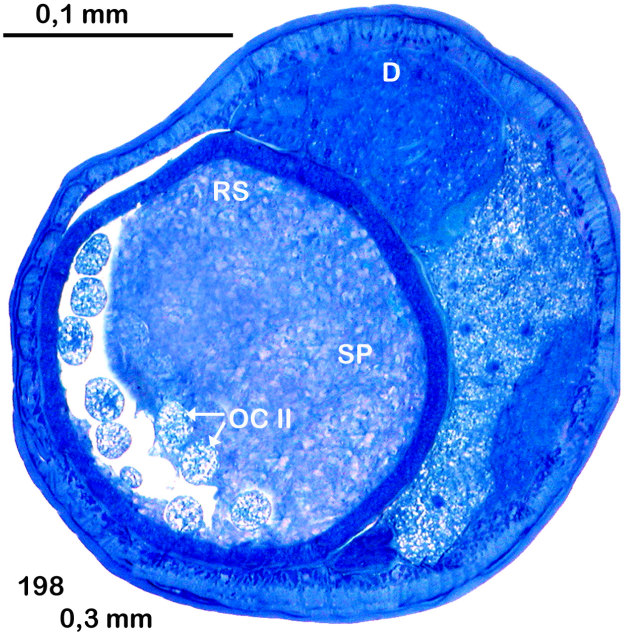
Abb. 200 Querschnitt durch den Hodenschlauch eines adulten Männchens, der mit Spermatogonien (SG), Spermatozyten (ST) I. und II. Ordnung, Spermatiden (SD) und reifen Spermien (SP) angefüllt ist. Die Pfeile zeigen die Entwicklung der Spermien aus den Spermatogonien im Hodenschlauch vom Rand zur Mitte.

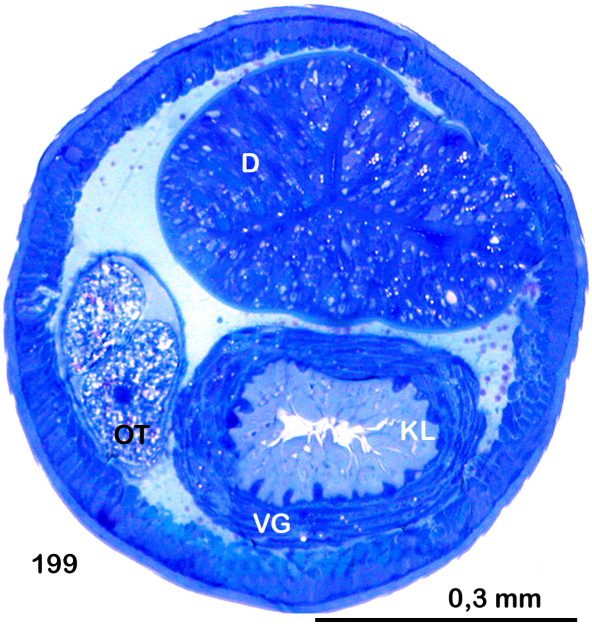
Abb. 201 Querschnitt durch den Samenblasenbereich (SB) eines adulten Männchens. Die Samenblase ist angefüllt mit reifen Spermien (SP).

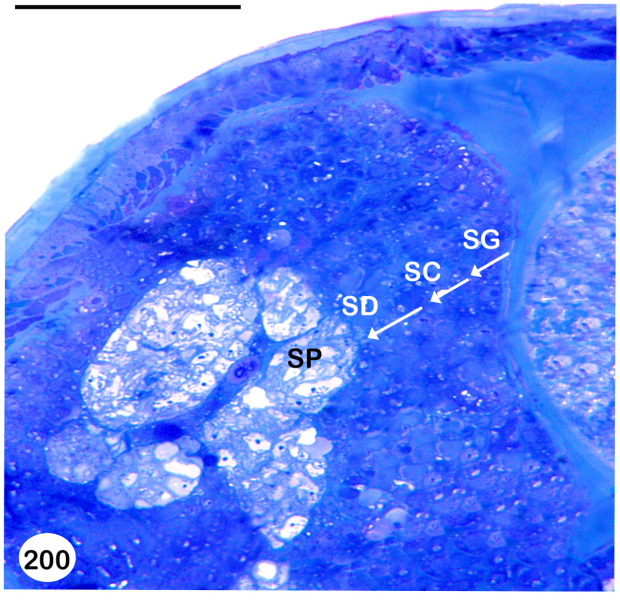

OV
OC II
OC I
OG
EI
196

0,1 mm


0,3 mm
UT
OV
D
197


D
RS
SP
OC II
198
0,3 mm


D
OT
KL
VG
199
0,3 mm


SG
SC
SD
SP
200
0,1 mnm

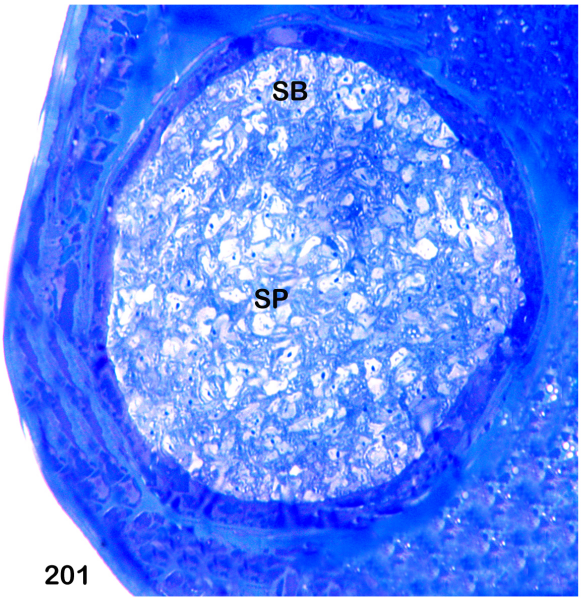

SB
SP
201
0,2 mm

Abb. 202-208 TEM-Aufnahme von Geschlechtszellen der adulten Weibchen von *T. muris*

Abb. 202 Aufnahme von Oogonien (OG) und primären Oozyten (OZ) mit dazwischenlegenden Mikrovilli (MV). In der Mitte der Oozyte liegt der Zellkern (ZK) mit großem elektronendichtem Nukleolus (NU).

Abb. 203 Die primäre Oocyte besitzt in ihrem Cytoplasma elektrondichte (EG) und retikuläre Granula (RG), Zisternen des rauhen endoplasmatischen Retikulums (RER) und am Rand die dünne Vitellinschicht (VT) mit darüber liegenden Mikrovilli (MV).

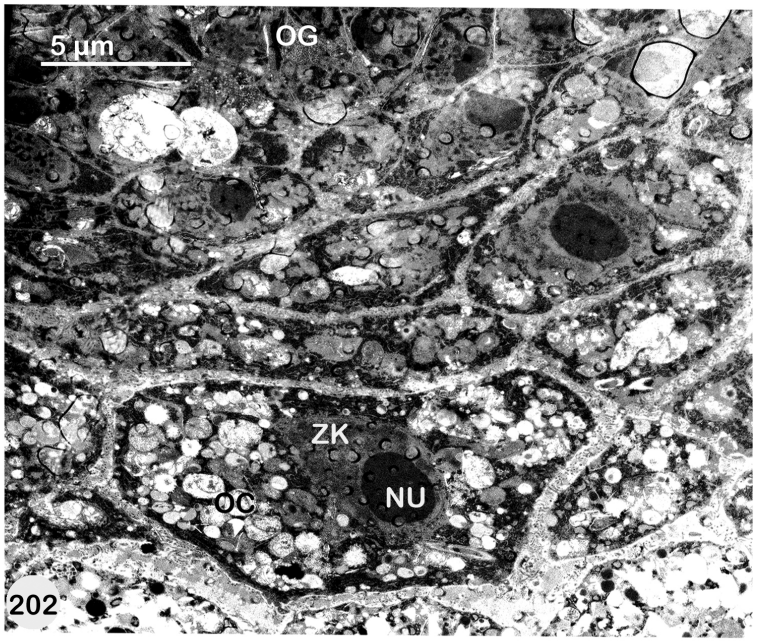
Abb. 204 Die Verbindung zwischen einer primären (OZ I) und einer sekundären Oocyte (OZ II) mit dazwischen liegenden Mikrovilli (MV). Die sekundäre Oozyte enthält zwei Formen von Lipidvesikeln (LP), längliche und ovale. Außerdem sind elektronendichte Einschlüsse (EE) vorhanden. Die primären Oozyten enthalten außer elektrondichten (EG) und retikulären Granula (RG) auch Lipidvesikel (LP).

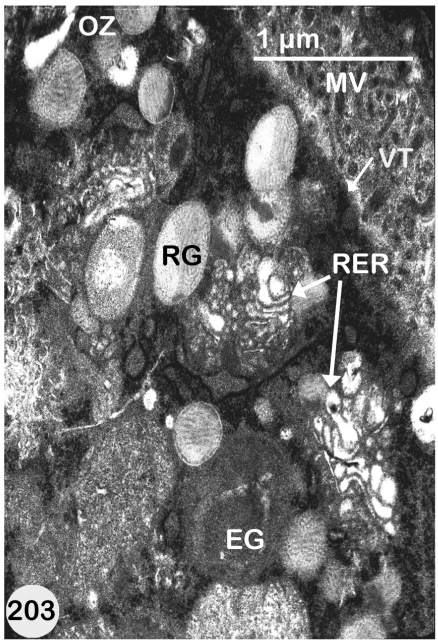
Abb. 205 Erkennbar ist die Ringmuskulatur (RM) des Uterus mit der darüber liegenden Basallamina (BA).

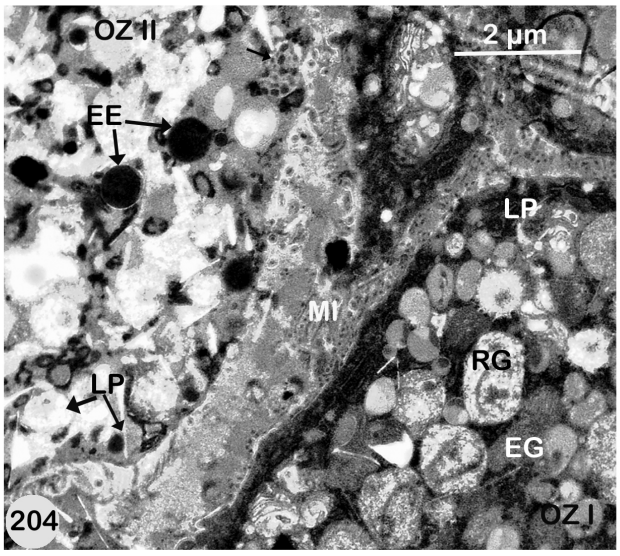
Abb. 206 Vergrößerter Ausschnitt aus einem unembryonierten befruchteten Ei; es ist angefüllt mit Lipidvesikeln (LP) sowie elektronendichten Einschlüssen (EE) und umgeben von einer mehrschichtigen Eihülle (ES).

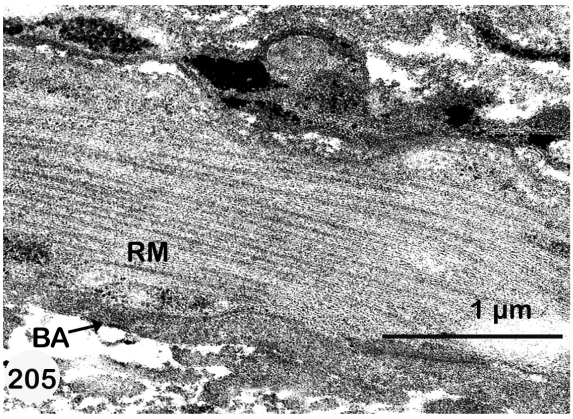
Abb. 207 Die Abbildung zeigt eine sekundäre Oozyte (OZ). Elektronendichte Granula (GR) haben sich in der Mitte angesammelt. Zu beobachten sind ferner freie Ribosomen (RI) und kleine Lipidvesikel (LP). Die Oozyte ist umgeben von einer dünnen Vitellinschicht (VT).

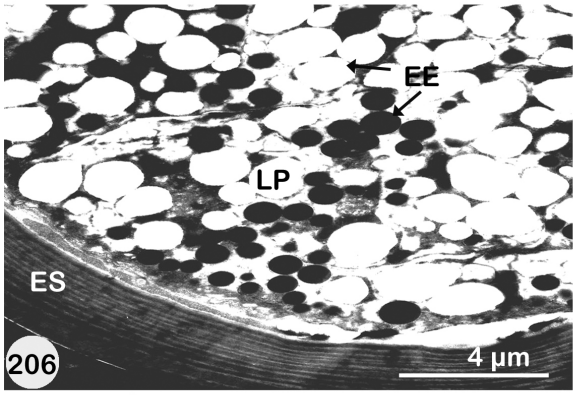
Abb. 208 Die dreizehnschichtige Chitin-Proteinhülle (ES) des reifen Eies.

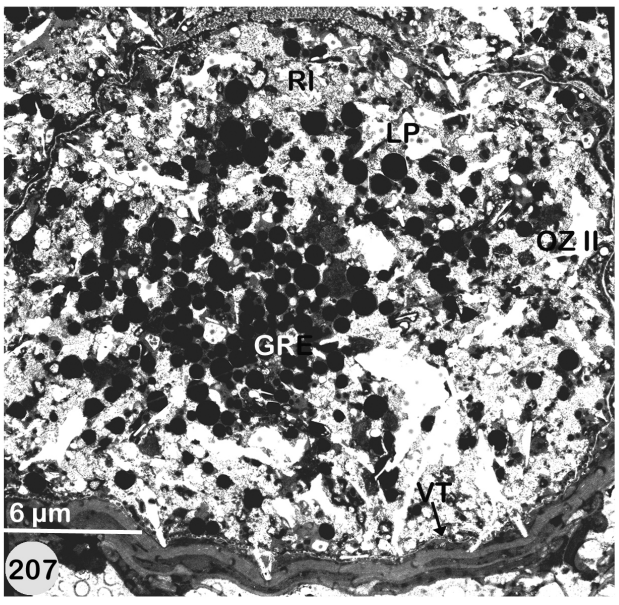

5 µm
OG
ZK
NU
OC
202


OZ
1 µm
MV
VT
RG
RER
EG
203


OZ II
2 µm
EE
LP
MI
RG
LP
EG
OZ I
204


RM
1 µm
BA
205


EE
LP
ES
206
4 µm


RI
LP
OZ II
GRE
VT
6 µm
207

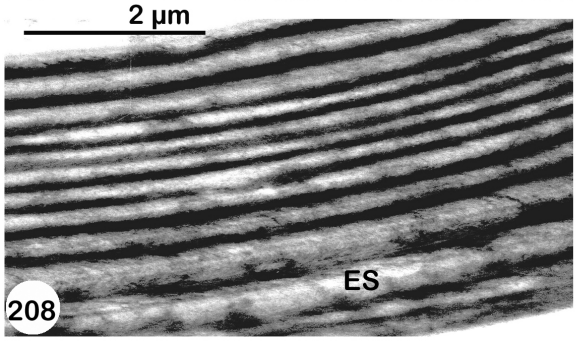
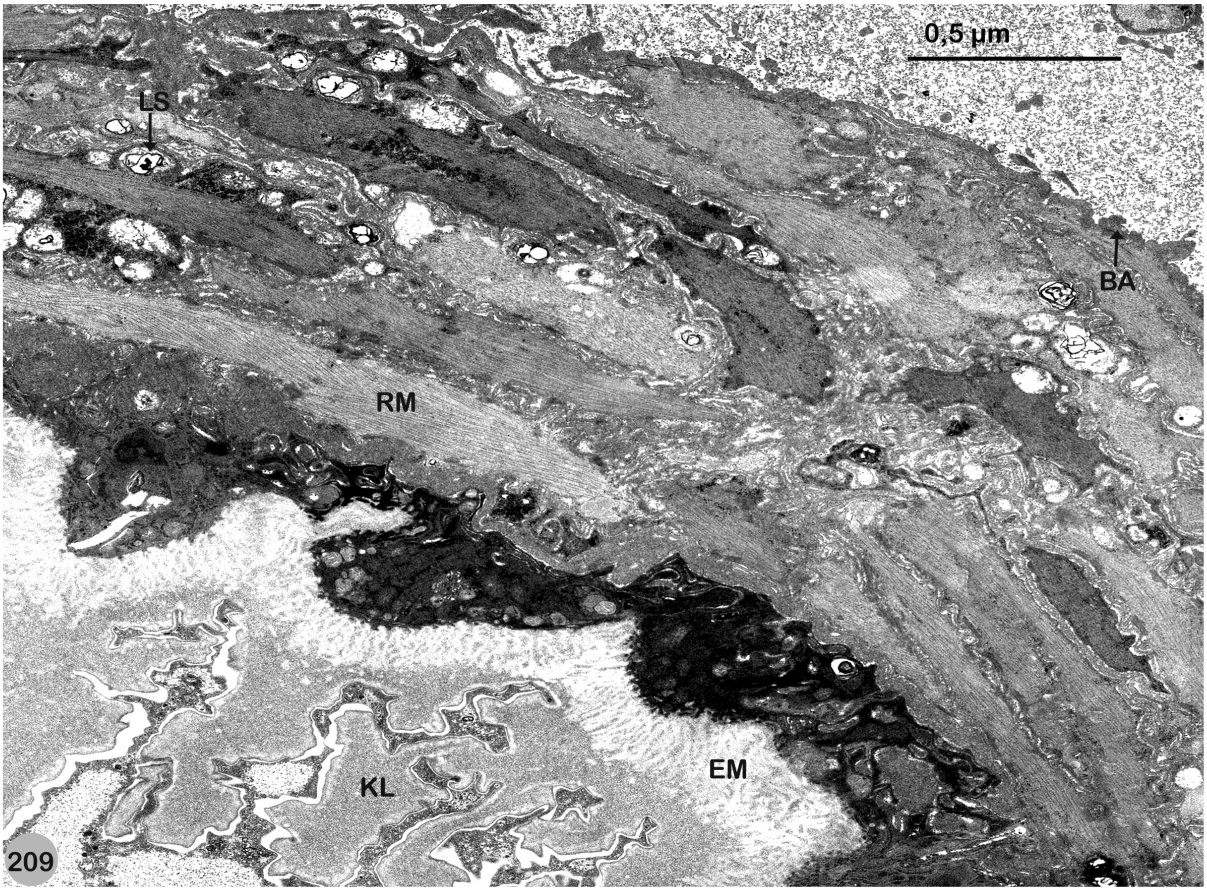

2 µm
ES
208

Abb. 209-210 TEM-Aufnahmen des Vulvaepithels des adulten Weibchens von *T. muris*

Abb. 209 Übersichtaufnahme des Vaginaepithels. Erkennbar sind dicke Bänder der Ringmuskulatur (RM) mit der darüber liegenden Basallamina (BA). Im Vulvalumen, senkrecht zur Schicht extrazellulären Materials (EM), sind dicke kutikuläre Lappen (KL) zu sehen.

Abb. 210 Vergrößerter Querschnitt durch das Vaginaepithel. Zwischen der Ringmuskulatur (RM) sind ein Zellkern (ZK) mit teilweise aufgelöstem Nukleolus (NU), lysosomenähnliche Vesikel (LS), Glykogen-Ansammlungen (GY) und Mitochondrien (MI) zu erkennen. An der Grenze zum Terminalnetz kommen gehäuft Mitochondrien (MI) vor.


0,5 µm
LS
BA
RM
EM
KL
209


BA
RM
MI
ZK
NU
GY
LS
MI
1 µm
210

Abb. 211-215 TEM-Aufnahmen der Geschlechtszellen des adulten männlichen Wurms von *T. muris*

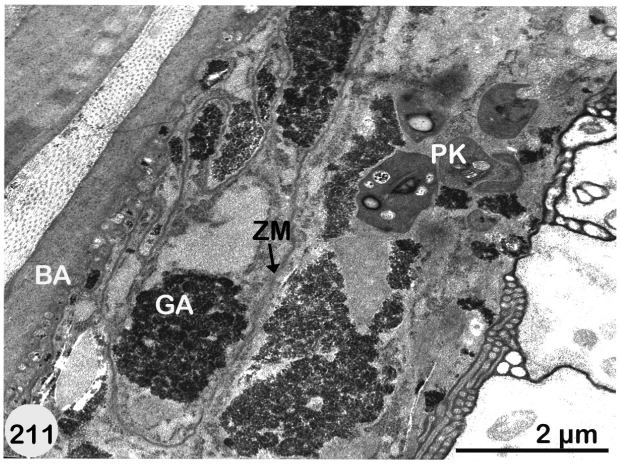
Abb. 211 Die Abbildung zeigt ein Stück der Samenblasenwand, umgeben von eine Basallamina (BA). Erkennbar sind die angehäuften Glykogengranula (GY), Proteinkristalle (PK) und Zellmembranen (ZM).

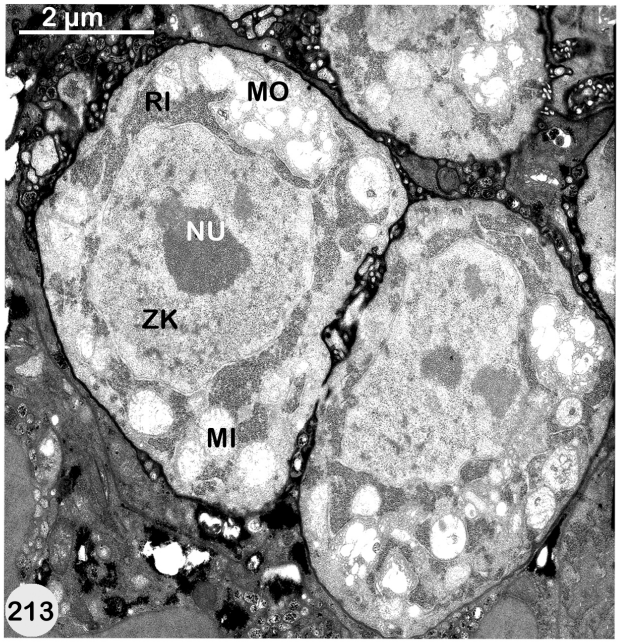
Abb. 212 Spermatogonium (SG) mit großem Zellkern (ZK), der von der gut erkennbaren doppelten Kernmembran (KM) umgeben ist, mit dem Nukleolus (NU). Im Cytoplasma befinden sich helle Mitochondrien (MI), rauhes endoplasmatisches Retikulum (RER) und freie Ribosomen (RI).

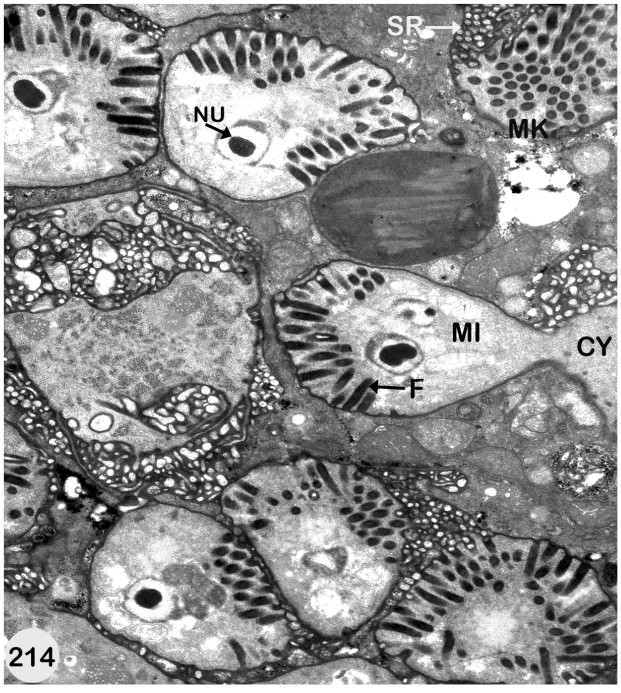
Abb. 213 Spermatozyten (ST) im Querschnitt. Erkennbar sind der große Zellkern (ZK) mit Nuleolus (NU), membranöse Organellen (MO) und freie Ribosomen (RI).

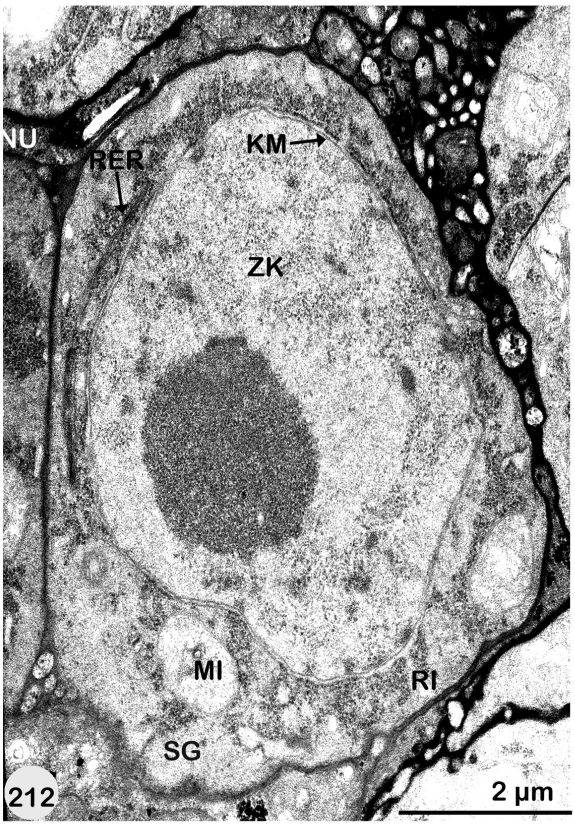
Abb. 214 Die Abbildung zeigt verschiedene Schnitte durch Spermatiden (SD). In einer Spermatide enthalten sind der kleine Nukleolus (NU), der von einem elektronendichten Ring umgeben ist, Stoffreserven (SR), Mikrofilamente (F), Mikrotubuli (MK) und kontrastarme helle Mitochondrien (MI). An einem Spermatid (rechts) ist der Cytophor (CY) zu erkennen.

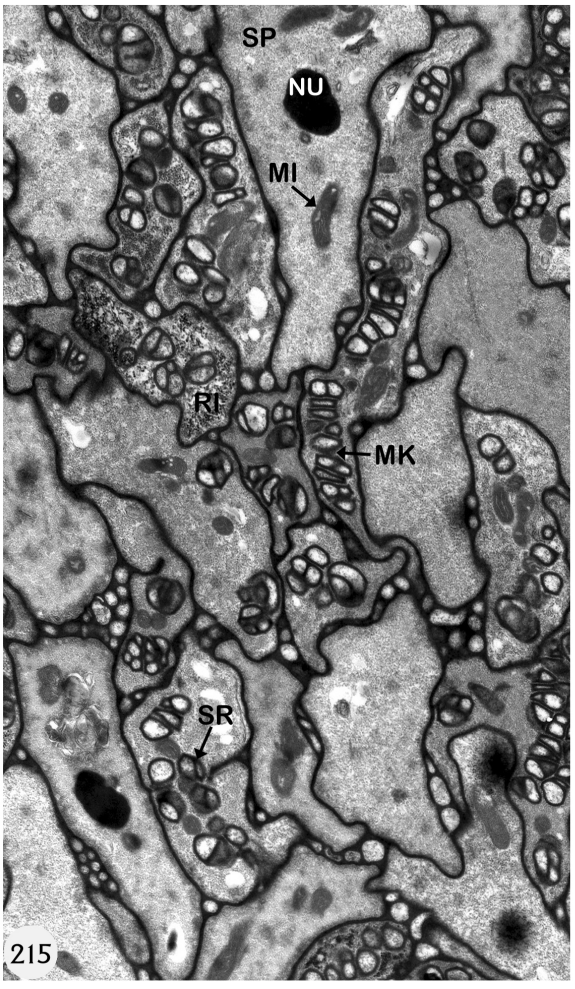
Abb. 215 Reife Spermien (SP) in der Samenblase. Erkennbar sind der dichte Nukleolus (NU), freie Ribosomen (RI), Mitochondrien (MI) und Mikrotubuli (MK), allerdings weniger als in Spermatiden. Die reifen Spermien haben keinen richtigen Kern.


PK
ZM
BA
GA
211
2 µm


2 µm
RI
MO
NU
ZK
MI
213


SR
NU
MK
MI
CY
F
214


NU
RER
KM
ZK
MI
RI
SG
212
2 µm


SP
NU
MI
RI
MK
SR
215

1.5 µm

2 µm

11. Danksagung

Ich danke hiermit

- Herrn Prof. Dr. H. Mehlhorn für die Vergabe des Themas, die gute Betreuung und die Möglichkeit, in seinem Institut promovieren zu dürfen,

- Herren PD Dr. G. Schmahl und Dr. J. Schmidt für ihre Anregungen und Hinweise sowie für ihre Unterstützung während der Erstellung dieser Arbeit,

- den technischen Assistentinnen Frau M. Nissen und Frau S. Kubinski für ihre kompetente technische Hilfe,

- Herrn S. Köhler und Frau H. Horn für ihre Hilfe bei der Erstellung der Photographien,

- Herrn Edgar Ruppenthal und meinem Ehemann Thomas Hüttemann für die Unterstützung bei der Computer-Bearbeitung,

- meiner Tochter Anisoara für ihre Geduld und moralische Unterstützung.

12. Erklärung

Hiermit erkläre ich an Eides statt, daß die vorliegende Dissertation - abgesehen von der Beratung meiner akademischen Lehrer – nach Inhalt und Form meine eigene Arbeit ist. Es wurden keine anderen als die angegebenen Hilfsmittel und Quellen verwendet.

Diese Arbeit wurde weder ganz noch zum Teil einer anderen Stelle im Rahmen eines Prüfungsverfahrens vorgelegt.

Maria Hüttemann
Düsseldorf, den