

Berichte
aus dem
INSTITUT FÜR MEERESKUNDE
an der
Christian-Albrechts-Universität Kiel

Nr. 275

Untersuchungen zur Systematik von
Rüsselbandwürmern (Cestoda: Trypanorhyncha)
aus atlantischen Fischen

DOI 10.3289/IFM_BER_275

von
Harry W. Palm

1995

Dissertation an der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Christian-Albrechts-Universität Kiel

1995

Kopien dieser Arbeit können bezogen werden von:

Institut für Meereskunde an der Universität Kiel
Bibliothek
Düsternbrooker Weg 20
D-24105 Kiel
Germany

ISSN 0341-8561

Vorwort

"Der Bandwurm ist für uns Menschen ein ärgerlicher Geselle. Er zählt zu den bösesten Ausbeutern unseres Körpers, und seine Lebensweise im Dunkeln des Darmkanals macht ihn obenein zum wahren Typus des Unappetitlichen. [...] Vom Standpunkt der naiven Naturbetrachtung, die sich um keinen Kriegszustand kümmert, ist der Bandwurm eines der lehrreichsten Geschöpfe der Erde und ein wahres Naturwunder. Forschern wie Philosophen hat er unendlichen Stoff zur heißesten Arbeit gegeben.

[...] In der Tiefe deines Leibes, nehmen wir an, ruht vergnüglich der Bandwurm. Wir müssen die Sache ja jetzt von seinem Standpunkt angehen, und so setze ich von dir voraus, daß du nicht ein Mensch bist, der im Bandwurmsinne "seinen Beruf verfehlt" hat, sondern du sollst normal sein und ihn haben. [...] Wie in die Wurst, die sich selbst verschlingt, mußt du in diesen Körper dich aber einmal hineindenken. In deinen Darm, während er verdaut. [...] Du wandelst in einer riesigen Galerie, in der es von intensiver Arbeit strotzt. Eine chemische Fabrik größten Stiles umgibt dich. Laboratorien, wo Stoffe verwandelt werden, wo es rauscht und dröhnt und sich ergießt, sich verformt und verschiebt. Pumpwerke, wo kostbare Flüssigkeiten aufgesaugt, fortgeleitet, in den ungeheuren strömenden Kreislauf anderer Maschinenbetriebe übergeleitet werden. Aus einer weiten Halle (dem Magen) kommen die betreffenden Chemikalien, schon zum Betriebe mehr oder minder verarbeitet, stoßweise wie durch einen Etagenaufzug herab. Als bald faßt sie das große Werk mit seinen Retorten und Pumpen, sondert, wandelt und leitet sie. Ein Rest wird als unbrauchbar abgeschieden und in einen tiefsten Schacht wüst hinabgespült.

[...] Nun aber: in dieses Prachtgetriebe hinein hat sich für unseren Fall jetzt der Bandwurm eingeschmuggelt. Der große Betrieb in der Halle da, mit seiner kolossalen Umwandlungsarbeit für die Nährzwecke einer großartigen Maschinenanlage, ist ihm völlig gleichgültig. Er befindet sich in der Lage eines kleinen Fabrikanten, dem es gelungen ist, durch raffinierteste Freibeuterei in unbewachter Stunde seine eigene winzige Maschine mit ihren Privatzwecken an einen großen Motor so anzuschließen, daß ihm einfach Kraft von drüben zufließt, ohne daß er selbst zu heizen und durch kostbare Werke Kraft zu erzeugen braucht: ein Recht hat er nicht, aber die Gelegenheit gab sich: so macht er's einfach und lacht sich ins Fäustchen. Ganz so der Bandwurm in deinem Darm. [...] Spielend hat dieser schlaue Kunde unter dem Tisch das große soziale Problem gelöst: wie der Kleinbetrieb sich neben dem zermalmenden Großbetriebe halten soll - indem er sich einfach in den Großbetrieb eingeschmuggelt hat, wie ein Organ von seinem Einkommen mitzehrt und doch dabei unentwegt er selbst mit kleinem Eigenbetrieb bleibt.

Sein Sitz im innersten Heiligtum der fremden Fabrik ermöglicht ihm den Verzicht auf die sonst wichtigen Dinge. [...]: er braucht keinen Mund [...]. Er braucht keinen eigenen Magen und Darm [...]. Mundlos und magenlos, wie er ist, schwitzt er die fremde menschliche Nährflüssigkeit einfach direkt mit der ganzen Körperoberfläche in sich hinein. Ein Idealtypus arbeitsfreier Schlemmerei, pfeift er auf den Satz, daß wer nicht arbeitet, auch nicht essen soll, und wird fett in seiner hingeräkeltten Faulheit inmitten des intensivsten Arbeitsbetriebes. Und, dunkel und verborgen, wie diese inneren Hallen der Menschenfabrik sind, bleibt er in zahllosen Fällen dauernd unbemerkt, und die Leiter der Fabrik droben im Gehirn verzeichnen bloß gelegentlich ein unbegreifliches Defizit im Kontoausgleich von Kraftzufuhr und wirklichem Gewinn an

Blutkraft: sie rechnen den Mitesser gleichsam in Ziffern heraus, ohne ihn als realen blinden Raffgier unter dem Laboratoriumstisch zu erkennen. Er aber, randvoll gegessen wie er ist, und höchst gemütlich in seiner genialen Lösung des Sozialen Problems, aller anderen Sorgen baar, schreitet zur Erfüllung des Lebens durch die - Liebe."

Auszug aus: Bölsche, W. (1898)

Der vorangestellte Auszug aus Bölsches "Liebesleben in der Natur" ist eine ganz besondere Naturbeschreibung. Der Bandwurm, das unförmige, glibberige und ekelerregende Etwas, wird zum kleinen Fabrikanten, raffinierten Freibeuter und schlaunen Kunden einer Menschenfabrik, welche den Betrug dieses Mitessers nicht einmal zu erkennen vermag. Die unterschiedlichsten Tiergruppen haben parasitäre Lebensformen hervorgebracht, die Bandwürmer mit ihren unzähligen speziellen Anpassungen an den Parasitismus gehören sicher zu den unästhetischsten aber auch faszinierendsten Vertretern. Über meine Arbeit an Rüsselbandwürmern bekam ich nicht nur einen Einblick in ihre parasitäre Lebensweise, die Rasterelektronenmikroskopie ermöglichte es mir zudem, auch die verborgene Schönheit des zweckmäßig und kunstvollen Aufbaus dieser Tiere kennenzulernen. Vielleicht ist dieses eine Antwort auf die vielfach gestellte Frage: Warum beschäftigst Du Dich mit Bandwürmern ?!

Harry W. Palm

Inhaltsverzeichnis

Danksagung	7
Kurzfassung	9
Abstract	11
1 Einleitung	13
1.1 Aufbau eines biologischen Systems	15
1.2 Morphologie der Trypanorhyncha	16
1.3 Historische Entwicklung der Systematik der Trypanorhyncha	22
1.4 Systematik nach Campbell & Beveridge (1994)	27
1.5 Neue Ansätze zur Verbesserung der Systematik der Trypanorhyncha	29
2 Material und Methoden	33
2.1 Materialbeschaffung	33
2.2 Mikroskopiermethoden	38
2.3 Die Behakung der Tentakel und ihre Charakterisierung	39
3 Beschreibungen von Rüsselbandwürmern	47
3.1 Artcharakterisierungen (atlantische Arten)	48
3.2 Artcharakterisierungen (pazifische Arten)	110
3.3 Fototafeln	116
3.4 Bestimmungsschlüssel für atlantische Arten	184
4 Darstellung der Einzelergebnisse	189
4.1 Charakterisierung der Oberflächenstrukturen	189
4.1.1 Mikrotrichen und Oberflächenhaken	189
4.1.2 Rüsselhaken	190
4.1.3 Andere Oberflächenstrukturen	192

4.2	Funktionsmorphologie von Mikrotrichen, Rüsseln und Haken	192
4.2.1	Mikrotrichen	192
4.2.2	Rüssel und Haken	193
4.3	Bedeutung der Oberflächenstrukturen als systematische Merkmale	196
4.3.1	Mikrotrichen	196
4.3.2	Rüsselhaken und Hakenanordnungen	197
4.3.3	Andere Strukturen	206
5	Neue systematische Gliederung der Trypanorhyncha	209
5.1	Darstellung als enkaptisches System	209
5.2	Phylogenetische Darstellung	215
5.3	Vor- und Nachteile dieser systematischen Einordnung	220
6	Schlußfolgerungen und Ausblick	223
7	Literatur	225

Danksagung

Ich danke meinem Doktorvater Herrn Prof. Dr. H. Möller für die Betreuung dieser Arbeit sowie für sein Engagement auf dem Gebiet der Marinen Parasitologie, das mir die Wahl dieses Themas erst ermöglichte. Desweiteren gilt mein Dank Frau Prof. Dr. K. Andersen vom Zoologischen Museum der Universität Oslo (Norwegen) und Dr. R. Overstreet vom Gulf Coast Research Laboratory in Ocean Springs (USA), die mir mit Rat und Tat zur Seite standen. Ihre konstruktive Kritik an meinen Ergebnissen, insbesondere in der Schlußphase der Arbeit, wurde zu einer sehr wertvollen Hilfe.

Besonderer Dank gilt all denen, die mich auf meiner Suche nach geeignetem Probenmaterial gastfreundschaftlich und kollegial unterstützten:

Dr. A. Obiekezie und A. Ekanem, University of Calabar, Calabar (Nigeria)
Prof. Dr. S. Macedo und C. Lemos, Universidade Federal de Pernambuco, Recife (Brasilien)
Dr. R. Bray, Dr. D. Gibson und E. Harris, The Natural History Museum, London (England)
Prof. Dr. A. Kovaleva und Dr. C. Nigmatullin, AtlantNIRO, Kaliningrad (Russland)
Dr. S. Poynton, Johns Hopkins University, Baltimore (USA)
Dr. E. Hoberg und Dr. R. Lichtenfels, National Animal Parasite Collection, Beltsville (USA)
Dr. R. Overstreet, Gulf Coast Research Laboratory, Ocean Springs (USA)
Prof. Dr. A. Rego, Fundacao Oswaldo Cruz, Rio de Janeiro (Brasilien)

Den Navigationskünsten unseres Skippers, James "Nate" Jordan, in der Mitte eines Wirbelsturmes auf dem Golf von Mexico habe ich es zu verdanken, daß diese Arbeit einen glücklichen Abschluß fand. Für das Überlassen von Rüsselbandwürmern und Bildmaterial sowie ihre Diskussionsbereitschaft möchte ich den folgenden Personen ganz herzlich danken:

Frau Prof. Dr. K. Andersen, Zoologisches Museum der Universität Oslo, Oslo (Norwegen)
Dr. I. Beveridge, University of Melbourne, Melbourne (Australien)
Dr. R. Bray, The Natural History Museum, London (England)
Dr. D. Gibson, The Natural History Museum, London (England)
Prof. Dr. A. Kovaleva, AtlantNIRO, Kaliningrad (Russland)
Dr. T. Mattis, Knoxville (USA)
Prof. Dr. H. Möller, Institut für Meereskunde, Kiel (Deutschland)
Dr. C. Nigmatullin, AtlantNIRO, Kaliningrad (Russland)
Dr. R. Overstreet, Gulf Coast Research Laboratory, Ocean Springs (USA)
Prof. Dr. A. Rego, Fundacao Oswaldo Cruz, Rio de Janeiro (Brasilien)
Dipl. Biol. F. Stein, Institut für Meereskunde, Kiel (Deutschland)

Den Mitgliedern der Arbeitsgruppe "Marine Pathologie" am IFM Kiel, ganz besonders Herrn Dipl. Biol. H. Seilert, danke ich für ihre vielfältige Unterstützung und Diskussionsbereitschaft. Weiterer Dank gilt Frau Oelrichs aus dem IFM Kiel für ihre Hilfe bei den Fotoabzügen.

Meiner Freundin G. Kröger danke ich für ihre Geduld und ihr Verständnis für die durch diese Arbeit bedingten Entbehrungen. Ihre Hilfe bei den Bildtafeln und Zeichnungen sowie ihr Verzicht auf zahllose Wochenenden und Urlaube führte zur rechtzeitigen Fertigstellung dieser Arbeit.

Allen voran gebührt mein Dank meinen Eltern, die mich fortwährend motivierten und deren Unterstützung mein Studium und diese Arbeit erst ermöglicht haben.

Finanzielle Unterstützung wurde gewährt durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft (DFG Mo 395/3-1).

Kurzfassung

Palm, H.W. 1995. Untersuchungen zur Systematik von Rüsselbandwürmern (Cestoda: Trypanorhyncha) aus atlantischen Fischen. Ber. Inst. Meeresk. Kiel 275, 238 S.

Trypanorhynchide Cestoden sind weltweit verbreitet und zeichnen sich durch einen Scolex mit 4 ausstülpbaren, behakten Rüsseln und 2 oder 4 Saugnäpfen aus. Mit diesen Organen können sie sich im Verdauungstrakt ihrer Endwirte, den Knorpelfischen, fortbewegen oder festheften. In ihrem Lebenszyklus befallen Rüsselbandwürmer kleine Evertrebraten als erste Zwischenwirte, Knochenfische und weitere Evertrebraten dienen als zweite oder parathenische Zwischenwirte. Das Vorkommen der Metacestoden in der Muskulatur von Knochenfischen kann zu Wertverlusten bei wirtschaftlich genutzten Fischbeständen führen. Zielsetzung dieser Arbeit war, eine neue Systematik der Trypanorhyncha als Grundlage für den Aufbau eines natürlichen Systems zu entwickeln. Dieses wurde notwendig, da Schwächen in den bereits existierenden Systematiken zu Bestimmungsschwierigkeiten bei vielen der ca. 200-250 gültigen Arten führen. Derzeit wird die Rüsselbehakung bei Metacestoden und Adultstadien als wichtigstes Merkmal für die Einteilung der Trypanorhynchiden in die 4 Überfamilien Homeacanthoidea, Heteracanthoidea, Obothrioidea und Poecilacanthoidea verwendet. Diese Vorgehensweise bewirkt, daß einige Familien mit sonst wenigen morphologischen Übereinstimmungen alleine aufgrund einer ähnlichen Rüsselbehakung zusammengruppiert werden. Mit Hilfe der Licht- und Rasterelektronenmikroskopie wurden Habitus, Rüssel und Scolexoberflächen von 29 Arten aus dem Atlantik und 2 Arten aus dem Pazifik mit Vertretern aus den 4 Überfamilien untersucht. Frisches Material aus Knochen- und Knorpelfischen wurde auf eigenen Sammelreisen an den Küsten Brasiliens, Nigerias und der südlichen Golfküste der USA gesammelt. fixiertes Material stammte aus verschiedenen Sammlungen in Brasilien, England, Russland und den USA. Die Artbeschreibungen erfolgten nach bekanntem Schema, die Orientierung der Tentakeloberflächen und die Nummerierung der Rüsselhaken wurden jedoch neu interpretiert. Es wurde eine Behakungsformel entwickelt, welche die Behakung der einzelnen Rüsselbandwurmartarten beschreibt. Die Behakungsformel sowie die rasterelektronenmikroskopischen Aufnahmen wurden zur Grundlage eines Bestimmungsschlüssels über die beschriebenen atlantischen Arten. Bei 17 Rüsselbandwurmartarten erfolgte erstmalig eine rasterelektronenmikroskopische Dokumentation. Derzeit ist diese Arbeit die zusammenfassendste Übersicht über die Oberflächenstrukturen von Rüsselbandwürmern, welche die mögliche Bedeutung der Mikrotrichen als systematisches Merkmal erneut unterstreicht. Die folgenden Strukturen konnten erstmalig beschrieben werden: 1. mikrotrichenfreie Scolexoberfläche von *Pterobothrium heteracanthum*; 2. runde, mikrotrichenfreie Felder an der Scolexspitze von *Poecilancistrum caryophyllum*; 3. regelmäßig angeordnete Büschel von cilienähnlichen Mikrotrichen auf den Saugnäpfoberflächen von *Patellobothrium quinquecatenatum*; 4. Oberflächenhaken auf den Saugnäpfen der Tentaculidae. Erstmalig konnte die Reduktion von einzelnen Rüsselhaken fotografisch dargestellt werden. Die beiden Arten *Pterobothrium acanthotruncatum* Escalante & Carvajal, 1984 und *Obothrium crenacolle* Linton, 1890 wurden mit den Arten *P. heteracanthum* bzw. *O. cysticum* Mayer, 1842 synonymisiert. 4 neue Arten und 2 neue Gattungen wurden erstmalig beschrieben: *Grillotia kovalevae* sp. nov. zeichnet sich aus

durch das Vorkommen von 2 Saugnäpfen ohne Sinnesgruben auf den Rändern sowie einer Metabasalbehakung mit 7 Haupt- und 2 Zwischenhaken. *Pseudogrillotia zerbiae* sp. nov. zeichnet sich aus durch das Vorkommen von 2 Saugnäpfen ohne Sinnesgruben auf den Rändern sowie einer Metabasalbehakung mit 7 Haupthaken und einem durchgehenden Hakenband auf der äußeren Tentakeloberfläche. Die wichtigsten Merkmale der Gattung *Poeciloacanthum* mit der Art *Poeciloacanthum oweni* gen. et sp. nov. sind Sinnesgruben auf den Rändern von 2 Saugnäpfen und das Vorkommen einer einfachen Hakenkette auf der äußeren Tentakeloberfläche, die Gattung *Pseudolacistorhynchus* mit der Art *Pseudolacistorhynchus noodti* gen. et sp. nov. wird charakterisiert durch eine einfache Hakenkette auf der äußeren Tentakeloberfläche, welche Reihen aus 5 Haupt- und 3 Zwischenhaken abschließt. Ein weiteres Ergebnis war die offensichtliche Beziehung zwischen der Hakenform und -anordnung sowie der Tentakellänge zu dem Aufenthaltsort der Parasiten im Verdauungstrakt der Endwirte. Die vorliegende Untersuchung zeigt, daß sich die Rüsselbehakung nicht für die Charakterisierung von Überfamilien eignet, falls über ein empirisches System hinaus phylogenetische Ableitungen vorgenommen werden sollen. Bei den modernen Behakungstypen wie beispielsweise der poeciloacanthen Behakungsanordnung handelt es sich vermutlich um analoge Entwicklungen innerhalb der Rüsselbandwürmer. Deshalb wird eine neue Systematik samt phylogenetischer Interpretation vorgeschlagen, welche auf Merkmalen beruht, die sich jeweils in einen ursprünglichen und einen abgeleiteten Zustand trennen lassen. Für die Unterscheidung der Überfamilien Eutetrarhynchoidea nov., Obothrioidea Beveridge & Campbell, 1994 sensu nov. und Tentacularioidea nov. wurde die Kombination der Merkmale mit oder ohne Sinnesgruben auf den Saugnapfrändern und das Vorkommen oder Fehlen von Präbulbularorganen gewählt. Auf dem Familienniveau wurden die folgenden Merkmale festgelegt: Metacestode ohne / mit Blastocyste, 4 / 2 Saugnäpfe und vollständige Hakenreihen (homeoacanth oder heteroacanth typica) / Hakenreihen teilweise reduziert (heteroacanth atypica oder poeciloacanth). Von den 19 bei Campbell & Beveridge (1994) anerkannten Familien wurden 10 beibehalten (Eutetrarhynchidae, Gilquiniidae, Gymnorhynchidae, Hepatoxylidae, Lacistorhynchidae, Mixodigmatidae, Obothriidae, Paranybeliniidae, Shirleyrhynchidae, Tentaculariidae, alle sensu nov.), eine weitere erneut benannt (Aporhynchidae) und eine erstmalig aufgestellt (Pseudotobothriidae fam. nov.). Vorteile dieser neuen Systematik der Trypanorhyncha sind: 1. diese Systematik ist näher an einem natürlichen System als die bisher existierenden, da die Unterscheidung von Überfamilien nicht mehr auf der charakteristischen Behakungsanordnung beruht; 2. alle gültigen Gattungen können sehr einfach in die neuen Überfamilien und Familien eingeordnet werden; 3. dadurch wird die Artbestimmung der untersuchten Arten vereinfacht; 4. die Kriterien für die Aufstellung von neuen Überfamilien und Familien werden erstmalig eindeutig festgelegt.

Abstract

Palm, H.W. 1995. [Systematic investigations of trypanorhynch cestodes from Atlantic fishes.] (In German). Ber. Inst. Meeresk. Kiel 275, 238 pp.

Trypanorhynch cestodes are characterized by the possession of a scolex bearing 4 evertible hooked tentacles and 2 or 4 suckers, by which the cestodes move through and attach to the digestive tract of their elasmobranch final hosts. In their life cycles, these cestodes use invertebrates as first intermediate hosts, plus teleosts and some invertebrates as second and parathenic hosts. The presence of the metacestode stage in the musculature of fishes can decrease the commercial value of affected stocks world wide. The purpose of the present study was to develop a new classification of trypanorhynch cestodes as a basis for a natural system. This was necessary because of weaknesses in existing systems that cause identification of many of the approximately 200-250 valid species to be difficult. Currently, the armature of the tentacles in the metacestodes and adults is used as the major character in all the superfamilies: Homeacanthoidea, Heteracanthoidea, Otobothrioidea and Poecilacanthoidea. This system has grouped some families together that share similar tentacle arrangements but have few other morphological similarities in common. Light- and scanning electron microscopy were used to assess the morphology, the tentacles and the surface of the scolices of 29 trypanorhynchs from the Atlantic Ocean and 2 species from the Pacific Ocean from all four superfamilies. Fresh material was collected from teleosts and elasmobranchs along the coasts of Brazil, Nigeria and the southern Gulf of Mexico coast of the USA; preserved material was obtained from collections in Brazil, England, Russia and USA. Species descriptions mostly followed existing standards; however, the orientation of tentacle surfaces and numbering of hooks were reinterpreted. Arising from this was the development of a hook formula which summarizes the characteristic armature of a trypanorhynch species. The hook formula as well as the SEM micrographs were fundamental in the development of an identification key for the described Atlantic species. For 17 of these species the first SEM documentation is presented. At present, this study is the most comprehensive compilation of trypanorhynch surface ultrastructure, and it has demonstrated again the potential of microtriche morphology as a systematic character. The following features are reported for the first time: 1. absence of microtriches from *Pterobothrium heteracanthum*; 2. circular fields of microtriche-free surface on the apex of the scolex of *Poecilancistrum caryophyllum*; 3. regularly arranged clumps of cilia-like microtriches on the bothridia of *Patellobothrium quinquecatenatum*; and 4. surface hooks on the bothridia of Tentaculariidae. For the first time, the reduction of tentacular hooks was demonstrated. The two species *Pterobothrium acanthotruncatum* Escalante & Carvajal, 1984 and *Otobothrium crenacolle* Linton, 1890 are proposed as junior subjective synonyms of *P. heteracanthum* Diesing, 1850 and *O. cysticum* Mayer, 1842, respectively. Four new species and two new genera are reported: *Grillotia kovalevae* sp. nov. distinguished by having 2 bothridia without ciliated pits and a metabasal armature with 7 calary and 2 intercalary hooks, and *Pseudogrillotia zerbiae* sp. nov., distinguished by the presence of 2 bothridia without ciliated pits and a metabasal armature with 7 calary hooks and a band of hooks on the external surface. The new genus

Poeciloacanthum with the species *Poeciloacanthum oweni* gen. et sp. nov. is characterized by having ciliated pits on the borders of 2 bothridia and a single chainette on the external tentacle surface. The other new genus *Pseudolacistorhynchus* with the species *Pseudolacistorhynchus noodti* gen. et sp. nov. has 2 bothridia without ciliated pits and a single chainette on the external surface, completing the rows of 5 calary and 3 intercalary hooks. An additional result of the study of the tentacular armature was the evident relationship between the hook shape, hook arrangement and length of the tentacle with the location of the parasite in the digestive tract of the final host. The present investigation shows that the tentacular armature is only useful to describe superfamilies in an empirical system of trypanorhynch. It is unlikely to reflect their phylogeny because the present day armatures, as in the poeciloacanthous species, are believed to be analogous developments within the trypanorhynch. On the basis of new evidence, a new classification containing a phylogenetic interpretation is presented using the following characters each of which could be divided into one original and one modern state. Ciliated pits on the bothridia and praebulbular organs are used to distinguish the superfamilies Eutetrarhynchoidea nov., Ootobothrioidea Campbell & Beveridge, 1994 sensu nov. and Tentacularioidea nov.. The following characteristics were chosen to represent the families: without / with blastocyst, 4 / 2 bothridia, and complete rows of hooks (homeoacanthous or heteroacanthous typica) / rows of hooks partly reduced (heteroacanthous atypica or poeciloacanthous). Of the 19 families previously accepted by Campbell & Beveridge (1994), 10 were retained (Eutetrarhynchidae, Gilquiniidae, Gymnorhynchidae, Hepatoxylidae, Lacistorhynchidae, Mixodigmatidae, Ootobothriidae, Paranybeliniidae, Shirleyrhynchidae, Tentaculariidae, all sensu nov.); one family is reinstated (Aporhynchidae) and a new one is erected (*Pseudotobothriidae* fam. nov.). Advantages of the new classification of trypanorhynch cestodes are 1. it is closer to a natural system than those currently existing as it does not use the hook arrangement on the tentacles to distinguish superfamilies; 2. existing genera are easily reassigned to the families and superfamilies; 3. the identification of the examined species is simplified; 4. criteria for erection of families and superfamilies are clearly defined.

1 Einleitung

Die Systematik beschäftigt sich mit der wissenschaftlichen Untersuchung der Arten und der Vielgestaltigkeit der Organismen und sämtlichen Beziehungen zwischen ihnen (Mayr 1975). Dabei werden Organismengruppen in nachvollziehbaren systematischen Einheiten zusammengefaßt. Diese systematische Erfassung von Tier- und Pflanzenarten hilft nicht nur bei der übersichtlicheren Beschreibung der Artenvielfalt auf dieser Erde, sie ist zugleich die Voraussetzung für eine eindeutige Bestimmung der einzelnen Organismen. Damit ist die Systematik auch die Grundlage aller anderen biologischen Disziplinen, für die sie die organische Vielgestaltigkeit erst zugänglich macht (Mayr 1975). Insbesondere in bislang nur wenig erforschten Tiergruppen sind daher systematische Arbeiten weiterhin unentbehrlich.

Die Tiergruppe der Rüsselbandwürmer (Cestoda: Trypanorhyncha Diesing, 1863) ist weltweit verbreitet und stellt neben den Tetrphyllidea die artenreichste in Meeresfischen vorkommende Bandwurmart dar. Während ihre Adultstadien nur im Verdauungstrakt von Elasmobranchiern vorkommen, befällt das dritte Larvenstadium die verschiedensten Organe von marinen Knochenfischen, u. a. auch die Muskulatur. Gerade die Parasitierung der Muskulatur von Nutzfischen stellte die Fischwirtschaft schon mehrfach vor schwerwiegende Probleme. So verursachte eine Reportage des Nachrichtenmagazins MONITOR am 28.07.1987 über lebende Fadenwürmer (Nematoden) der humanpathogenen Art *Anisakis simplex* in verzehrfähigen Fischereiprodukten einen lebensmittelhygienischen Skandal, durch den starke Umsatzeinbußen in der gesamten Branche hingenommen werden mußten (Kerstan 1992). Auch die Rüsselbandwürmer rücken somit als Muskulaturparasiten von Nutzfischen immer wieder in das öffentliche Interesse (Arthur *et al.* 1982, Deardorff *et al.* 1984, Grabda 1977, Mehl 1970, Seyda 1976).

Der derzeitige Kenntnisstand über trypanorhynchide Cestoden mit über 200 beschriebenen Arten ist höchst lückenhaft. Obwohl diese Tiergruppe schon 1684 erstmalig erwähnt wurde, konnte erst 1989 der Lebenszyklus einer Art experimentell nachvollzogen werden (Sakanari & Moser 1989). Neben den vielen offenen Fragen bezüglich der Biologie, des Verhaltens sowie der Funktion verschiedener morphologischer Strukturen ist bis heute auch die Systematik innerhalb der Ordnung Trypanorhyncha nur unbefriedigend gelöst. So gibt es Merkmale, welche gleichzeitig auf Gattungs- und Familienniveau ein jeweiliges Taxon definieren. Es gibt immer noch keine eindeutigen Merkmalsdefinitionen, nach denen neue Gattungen und Familien in einer einheitlichen Systematik zu beschreiben sind. Dieses ist der Grund für die zur Zeit bestehende schwierige und unübersichtliche Systematik und somit auch für die Probleme, die bei der Bestimmung von Rüsselbandwürmern sowohl für den Fachmann als auch für den Laien entstehen.

Ende 1994 veröffentlichten Campbell & Beveridge eine neue Systematik der Trypanorhyncha, in der die ordnungstypischen Haken und Behakungsanordnungen auf den vier Tentakeln der Rüsselbandwürmer als das wichtigste systematische Kriterium verwendet werden. Die Autoren bauten mit diesem System auf einer Arbeit

von Dollfus (1942) auf, wobei sie jedoch einige sich daraus ergebende Fragen nicht weiter berücksichtigten. So wurden nach der Veröffentlichung von Dollfus (1942) verschiedene Trypanorhyncha-Arten neu beschrieben, deren Morphologie ihnen eine Ausnahmestellung in dem Dollfusschen Schema zuwies. Beispiele hierfür sind die Familien Hornelliidae, Mixodigmatidae und Tetrarhynchobothriidae. Die Behakung als wichtigstes Einordnungskriterium wies einerseits Arten mit einer völlig unterschiedlichen Morphologie einer gemeinsamen Gattung zu, andererseits mußten morphologisch sehr ähnliche Arten in unterschiedlichen Familien oder auch Überfamilien systematisiert werden. Die Ursache für diese Verwirrung liegt vermutlich darin, daß die tatsächliche Eignung des Merkmals Behakungsanordnung als übergeordnetes systematisches Merkmal bisher nicht endgültig geklärt werden konnte. Obwohl die Oncotaxie sehr gut als taxonomisches Merkmal zu verwenden ist, blieb ihre Bedeutung als systematisches Merkmal unklar. Sowohl Dollfus (1942) als auch Campbell & Beveridge (1994) unterließen es, diesen Punkt hinreichend zu diskutieren.

Besonders die mittlerweile größere Artenanzahl sowie eine unsichere Einordnung vieler dieser Arten machen eine Überarbeitung der Trypanorhynchidensystematik notwendig. Hauptziel dieser Arbeit ist, die derzeitige Systematik der Ordnung Trypanorhyncha zu überprüfen, um Schwachstellen aufzuzeigen. Anschließend wird eine neue Systematik vorgeschlagen, welche die Grundlage für die Entwicklung eines natürlichen Systems der Trypanorhyncha darstellt.

Nach Voge (1969) läßt sich jedes stabile Merkmal, idealerweise mit monophyletischer Abstammung, als ein nützliches, systematisches Kriterium verwenden. Aus diesem Grund werden in dieser Arbeit sowohl die unterschiedlichen Ausprägungen als auch die möglichen Entwicklungsstufen der einzelnen Merkmale besprochen. Diese Vorgehensweise soll eine Einteilung in wichtige und weniger wichtige systematische Merkmale ermöglichen. Es werden insbesondere die unterschiedlichen Haken und Hakenanordnungen auf den Rüsseln der Rüsselbandwürmer erneut diskutiert. Darüber hinaus sollen auch andere Oberflächenstrukturen wie beispielsweise die Mikrotrichen auf ihre Eignung als systematische Merkmale untersucht werden.

Dazu werden die untersuchten Trypanorhynchiden exemplarisch detailliert beschrieben. Da bisher viele Artbeschreibungen nur unzureichend vorliegen, soll das in dieser Arbeit entwickelte Schema der Artencharakterisierung zukünftig eine Vereinheitlichung von alten und neuen Beschreibungen ermöglichen. Als dritter Punkt werden die Merkmale von den in dieser Arbeit vorgestellten atlantischen Rüsselbandwürmern miteinander verglichen und in einem Bestimmungsschlüssel zusammengefaßt. Diese Übersicht soll es zukünftigen Bearbeitern ermöglichen, die Tiere einfacher zu bestimmen. Sowohl bei der Artencharakterisierung als auch in dem Bestimmungsschlüssel erfolgt die systematische Einordnung der einzelnen Rüsselbandwurmartens bereits nach der neu entwickelten Systematik.

Die vorliegende Arbeit wird als Diskussionsansatz für weitergehende systematische Untersuchungen an Rüsselbandwürmern angesehen. Es sei darauf hingewiesen, daß es sich auch bei dieser Systematik nur um ein

vorläufiges System handeln kann, welches einer Verifizierung durch zukünftige Untersuchungen noch bedarf. Diese Aufgabe könnte möglicherweise schon bald mit Hilfe der Polymerase-Chain-Reaction gelöst werden.

1.1 Aufbau eines biologischen Systems

Verschiedene Organismen lassen sich aufgrund ihrer Merkmalsausprägungen miteinander vergleichen (vergleichende Anatomie), um ihre möglichen Verwandtschaftsbeziehungen aufzuklären (Remane 1952, Rieger & Tyler 1979). Mit dem Versuch, sich einen Überblick über die Formenvielfalt im Tierreich zu verschaffen, stellte Carl von Linné (Linnaeus 1758) die ihm bis dahin bekannten Arten zum ersten Mal übersichtlich in seinem *Systema naturae* zusammen. Die einzelnen Arten ließen sich anhand ihrer unterschiedlichen Merkmalsausprägungen eindeutig bestimmten Organismengruppen oder auch Taxa zuordnen. Tierklassen wurden als Stufenfolge dargestellt und in hierarchische Untergruppen bis zu Gattungen und Arten eingeteilt. Bis heute ist die auf Linné zurückzuführende binäre Nomenklatur, bestehend aus einem Gattungsnamen und einem Artnamen für jede Tierart, die Grundlage für alle systematischen Arbeiten geblieben. Linné wählte ein enkaptisches System. Unter einem enkaptischen System versteht man die Darstellung von miteinander verwandten Taxa in einer Ebene. Das bedeutet, daß ähnliche Arten aufgrund ihrer gemeinsamen Merkmale zusammengruppiert werden, ohne die einzelnen Gruppen hierarchisch anzuordnen. Erst nach der Veröffentlichung von Darwins *On the origin of species* (Darwin 1859) setzte sich der Evolutionsgedanke durch, der zu der Aufstellung von Stammbäumen in der Form von natürlichen Systemen führte.

Nach Siewing (1985) läßt sich die biologische Systematik als eigenständige Disziplin in drei Aspekte unterscheiden, welche die Einordnung verschiedener Taxa in ein System ermöglichen. Die Systematik im engeren Sinne ermöglicht das Erkennen von Verwandtschaftsbeziehungen, welche in dem schon erwähnten enkaptischen System dargestellt werden. Die Methode dieses Verfahrens ist die Homologieforschung. Eine Übersicht über die 3 Homologiekriterien mit ihren 3 Hilfskriterien wird in Remane *et al.* (1989) gegeben. Der phylogenetische Aspekt berücksichtigt die zeitliche Abfolge in der Entstehung von mehr oder weniger miteinander verwandten Arten, welche auf gemeinsame Stammformen zurückzuführen sind. Darstellungsform ist der Stammbaum, in dem die im enkaptischen System dargestellten Taxa hierarchisch angeordnet werden. Der dritte Aspekt ist die Frage nach der Stammform selbst, jener Ahnenform, von der die divergierenden Linien der Evolution zu den Taxa ihren Ausgang nahmen.

Bei der Rekonstruktion von natürlichen Systemen müssen diese drei Aspekte ihrer Reihenfolge nach behandelt werden. Im ersten Schritt werden die Verwandtschaftsverhältnisse gleichartiger Taxa zueinander ermittelt. Dabei ist eine der schwierigsten Aufgaben des Systematikers, die unterschiedlichen Merkmale und Merkmalskombinationen der Organismen entweder als homologe oder als analoge Strukturen zu erkennen.

Die verwandten Taxa werden in dem in einer Ebene ausgebreiteten, enkapsischen System dargestellt. Die Erstellung eines Stammbaumes als zweiter Schritt ordnet die Taxa übereinander an, zeigt also die Richtung der Evolution. Die einzelnen Gruppen können anhand der Ausprägung ihrer Merkmale in ursprüngliche und phylogenetisch abgeleitete Taxa eingeteilt werden. Das Ergebnis aus diesen beiden Schritten ermöglicht die Rekonstruktion der gemeinsamen Stammformen jeweils an den Verzweigungspunkten des Stammbaumes. Diese theoretischen Formen ("missing links") sollten wenn möglich durch fossile Funde abgesichert werden. Ein solches Vorgehen ermöglicht die Konstruktion eines natürlichen Systems, welches dem empirischen System, der Ordnung nach reinen Merkmalskriterien ohne jegliche Abstammungsaussage, gegenübersteht.

1.2 Morphologie der Trypanorhyncha

Habitus: Adulte Trypanorhynchiden bestehen ähnlich den meisten Eucestoda immer aus einem Bandwurmkopf (Scolex (S)) mit einer Wachstumszone (Proliferationszone (Prz)), aus der eine Bandwurmkette (Strobila (St)) mit mehreren Kettengliedern (Proglottiden (Pr)) hervorgeht (Abb. 1). In den Proglottiden befinden sich ein oder zwei Paare zwitterige Geschlechtsorgane. Da in der vorliegenden Arbeit eine Systematik verwendet wird, in der der typische innere Aufbau der Geschlechtsorgane keine wichtige Rolle spielt, wird bezüglich des Proglottidenaufbaus auf die Arbeit von Campbell & Beveridge (1994) verwiesen.

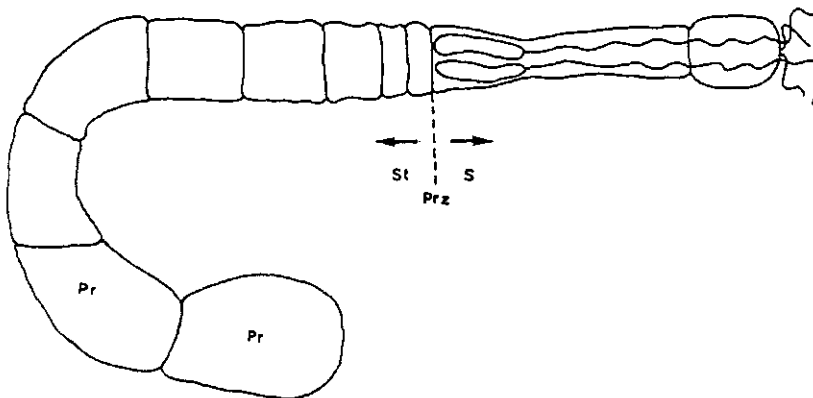


Abb. 1: Schematische Zeichnung eines adulten Rüsselbandwurmes (Scolex (S), Proliferationszone (Prz), Strobila (St), Proglottiden (Pr)).

Der Scolex besteht aus einem vorderen Abschnitt, in dem 2 oder 4 Saugnapfe (Bothridien (Bo)) inserieren, sowie einem hinteren Abschnitt, der als Kopfstiel oder postbothridialer Kopfabschnitt bezeichnet wird (Abb. 2) (Pintner 1913). Neben den Saugnapfpaaren weisen die Scolices von Rüsselbandwürmern einen Tentakelapparat auf, der aus 4 muskulären Bulben (B) innerhalb des Scolex, 4 von den Bulben bis an die Scolexspitze verlaufenden Tentakelscheiden (Ts) sowie 4 aus den Tentakelscheiden ausstülpbaren Tentakeln oder Rüsseln (T) besteht (Abb. 2). Der gesamte Tentakelapparat wird auch als rhynchales System bezeichnet.

Der Scolex läßt sich anhand dieser Strukturen in eine Reihe systematisch wichtige Abschnitte unterteilen (Abb. 2), wie sie nach Pintner (1913) und Dollfus (1942) festgelegt wurden:

Pars bothridialis scolecis (Pbo): Der Teil des Scolex zwischen dem Scheitel und der hinteren Ansatzstelle der Bothridien. Pintner (1913) bemerkte, daß aus praktischen Gründen bei der Arbeit mit konserviertem Material die größte Länge vom Scheitel des Scolex bis zu den hinteren Rändern des Saugnapfes gemessen werden sollte, ohne Rücksicht auf die Gestaltung der Saugnapfflächen. Daher beziehen sich auch in dieser Arbeit die Maßangaben für die Pars bothridialis auf die Länge zwischen Scolexscheitel und hinterem Saugnapfrand.

Pars vaginalis scolecis (Pv): Der Teil des Scolex, der die Tentakelscheiden birgt.

Pars bulbosa scolecis (Pbulb): Der Teil des Scolex mit den muskulären Bulben.

Pars postbulbosa scolecis (Ppb): Der Teil des Scolex zwischen dem Ende der muskulären Bulben und dem Ende des Scolex.

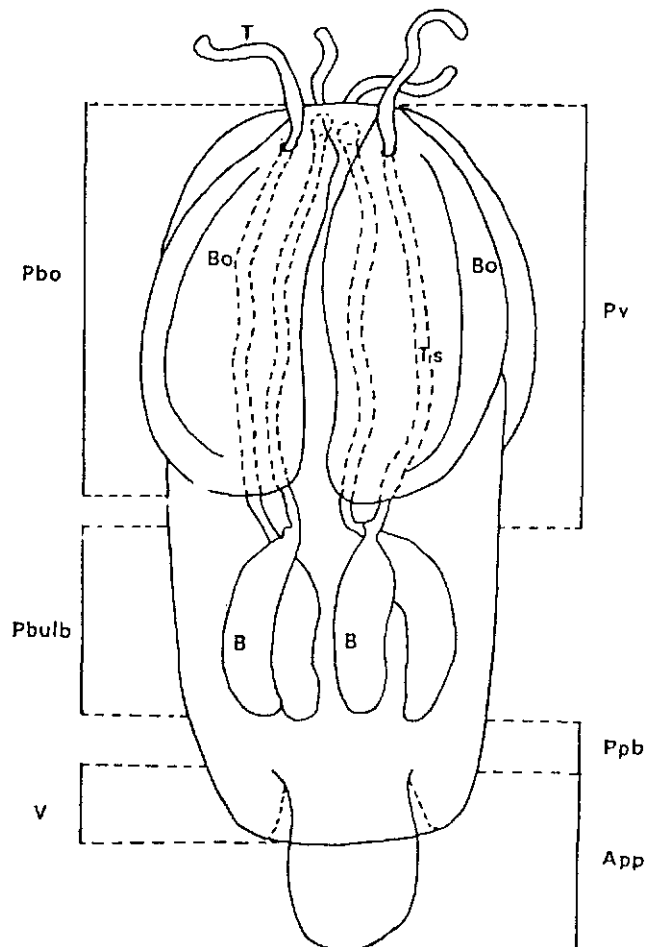


Abb. 2: Schematischer Scolexaufbau eines Rüsselbandwurmes (Bothridien (Bo), Bulben (B), Tentakelscheide (Ts), Tentakel (T), Pars bothridialis (Pbo), Pars vaginalis (Pv), Pars bulbosa (Pbulb), Pars postbulbosa (Ppb), Velum (V), Appendix (App)).

1 Einleitung

Bei Larven von Rüsselbandwürmern läßt sich bei einigen Arten mit dem Appendix (App) ein Kopfstielanhang erkennen, welcher aus der Pars postbulbosa hervorgeht (Abb. 2). Dieser Anhang entspricht der zukünftigen Strobila des adulten Rüsselbandwurmes und kann von einer umhangähnlichen Struktur, dem Velum (V), überlappt werden (Abb. 2). Derart gestaltete Scolices sind *craspedot*, Scolices ohne ein Velum werden als *acraspedot* bezeichnet.

Bothridien: Auf dem Scolex von Rüsselbandwürmern befinden sich entweder 2 oder 4 Bothridien (Saugnäpfe), welche als Anheftungs- und insbesondere als Lokomotionsorgan fungieren. Sämtliche Saugnäpfe inserieren großflächig auf dem Vorderteil des Scolex, sie sind sessil (Diesing 1863). Die einzelnen Saugnäpfe bestehen aus einer Bothridieninnenfläche, einem Bothridienrand sowie aus einer Bothridienaußenfläche, der Übergangszone zwischen dem Bothridienrand und dem umgebenden Teil der übrigen Körperoberfläche. Auf dem Bothridienrand können sich charakteristische Sinnesgruben befinden, wie sie Pintner (1934) für die Art *Poecilancistrum caryophyllum* detailliert beschrieb.

Die Form der Bothridien ist je nach Rüsselbandwurmart sehr variabel. Viele Arten weisen ovale bzw. patelliforme Bothridien mit freien lateralen und posterioren Rändern auf. Insbesondere bei Arten mit nur 2 Saugnäpfen können diese Ränder deutlich vom restlichen Scolex abstehen. Innerhalb der Gattung *Pterobothrium* lassen sich Bothridien nachweisen, die auf einer stielähnlichen Verlängerung fast vollständig frei von dem Scolex abstehen. Diese Saugnäpfe können als gestielte Bothridien bezeichnet werden. Andere Arten weisen großflächige, sich kaum von der Scolexoberfläche abhebende Bothridien auf, in diesen Fällen sind die Bothridienränder wulstförmig ausgebildet.

Tentakel: Die röhrenförmigen Tentakel der Rüsselbandwürmer sind mit Haken besetzt, und sind sowohl in ihrer Länge als auch in ihrer Breite je nach Art ebenfalls sehr variabel. Während bei *Hepatoxylon trichiuri* kurze Rüssel im ausgestülpten Zustand eine rundliche bis ovale Form annehmen, sind die Tentakel von Arten innerhalb der Gattung *Eutetrarhynchus* extrem lang und fadenförmig. Bei einigen Arten läßt sich in der Nähe vom Ansatz des Tentakels an den Scolex eine Verdickung erkennen. In dem Lumen innerhalb der Tentakel verläuft ein Retraktormuskel, der für das Zurückziehen der Tentakel in die Tentakelscheiden mitverantwortlich ist.

Auf den Rüsseln der Trypanorhyncha lassen sich nach Dollfus (1942) aufgrund der Position ihrer Austrittsstelle aus dem Scolex in Relation zu den Saugnäpfen verschiedene Oberflächen definieren (Abb. 3). Die innere Tentakeloberfläche (i) zeigt in Richtung des Zentrums zwischen zwei der Tentakel (T), die äußere Tentakeloberfläche (ä) liegt auf der ihr gegenüberliegenden Seite. Die bothridiale (b) Tentakeloberfläche liegt zwischen der inneren und äußeren Tentakeloberfläche auf der saugnapfzugewandten Seite, die antibothridiale (an) Tentakeloberfläche auf der saugnapfabgewandten Seite (seitliche Tentakeloberflächen).

Diese Definitionen, die eine einheitliche Numerierung der Haken auf den Tentakeln von Rüsselbandwürmern ermöglichen sollten, sind jedoch ungeeignet für eine eindeutige Beschreibung der einzelnen Tentakel. Einerseits können bei Arten mit nur zwei Saugnapfen jeweils verschiedene Saugnapfpaaire miteinander verwachsen sein, sodaß die Ausrichtung der Achse innere/äußere Tentakeloberfläche in Relation zu der Bothridienstellung nicht bei allen Trypanorhyncha-Arten übereinstimmt (vergleiche Bild 139 mit Bild 174 in dieser Arbeit). Andererseits stimmt die Orientierung der bothridialen bzw. antibothridialen Tentakeloberflächen immer nur bei 2 Tentakeln überein, bei den übrigen beiden Tentakeln sind diese beiden Tentakeloberflächen vertauscht (Campbell & Beveridge 1994). Zudem sprach Dollfus (1960) bei den homeocanth behakten Rüsselbandwürmern nur von bothridialen und antibothridialen Tentakeloberflächen. Aus diesen Gründen werden für die Charakterisierung von einzelnen Tentakeln der Rüsselbandwürmer die Tentakeloberflächen in dieser Arbeit neu definiert (Kapitel 2.3).

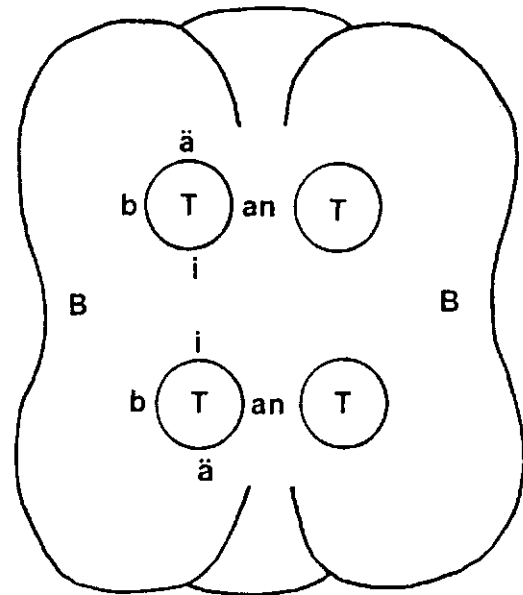


Abb. 3: Frontansicht des Scolex mit der Position der 4 Tentakel und der Bothridien (B). Die inneren (i), äußeren (ä), bothridialen (b) und antibothridialen (an) Tentakeloberflächen zweier Tentakel (T) sind eingezeichnet.

Tentakelbehakung: Bei der Charakterisierung der Behakung wird grundsätzlich zwischen einer Distal- (an der Tentakelspitze), Metabasal- (in der Tentakelmitte) und einer Basalbehakung (am Ansatz der Tentakel an den Scolex) unterschieden. Die distale Behakungsanordnung ist bei vielen Präparaten nicht zu erkennen, da die Tentakel vielfach nicht vollständig ausgestülpt sind. Aus diesem Grunde findet die distale Behakung trypanorhynchider Cestoden für systematische Fragestellungen keine Berücksichtigung. Die Metabasalbehakung befindet sich im mittleren Teil des ausgestülpten Tentakels. Bei den meisten Arten ist in diesem Bereich die Hakenanzahl sowie deren Anordnung höchst konstant und somit eindeutig zu beschreiben. Daher ist der Metabasalteil der Tentakel für die Charakterisierung der Behakung von Rüsselbandwürmern besonders wichtig. Die Basalbehakung am Tentakelansatz entspricht entweder der Metabasalbehakung oder unterscheidet sich anhand der Hakenformen und Hakenanordnungen deutlich von denen im Metabasalteil der Tentakel. Die Haken in diesem Bereich helfen insbesondere bei der Unterscheidung von Arten innerhalb einer Gattung.

Nach Dollfus (1942) und Campbell & Beveridge (1994) wurden insgesamt 4 verschiedene Hakenanordnungsmuster definiert, welche sich insbesondere im Metabasalteil der Tentakel von Rüsselbandwürmern erkennen lassen.

Behakungstyp homeoacanth: Die Haken sind spiralgig um die Tentakel positioniert.

Typ I: Die Haken sind homeomorph und bilden ein Fünfermuster (Abb. 4) (gleiche Hakenform und Hakengröße auf allen Seiten des Tentakels).

Typ II: Die Haken sind heteromorph, ein Fünfermuster ist weiterhin ersichtlich (ungleiche Hakenform oder Hakengröße auf 2 gegenüberliegenden Seiten des Tentakels).

Behakungstyp heteroacanth typica: Die Haken formen halbspiralige Reihen, die spiegelbildlich von der inneren über die seitlichen (bothridiale und antibothridiale)

auf die äußere Tentakeloberfläche verlaufen. Die Hakenanzahl auf der inneren und äußeren Tentakeloberfläche bleibt konstant.

Behakungstyp heteroacanth atypica: Die Haken formen halbspiralige Reihen, die spiegelbildlich von der inneren über die seitlichen (bothridiale und antibothridiale) auf die äußere Tentakeloberfläche verlaufen. Auf der äußeren Tentakeloberfläche sind zwischen diesen Hakenreihen weitere einzelne Haken, Hakenreihen oder Hakenbänder (viele kleine dicht nebeneinanderstehende Haken) angeordnet.

Behakungstyp poecilacanth: Die Haken formen halbspiralige Reihen, die spiegelbildlich von der inneren über die seitlichen (bothridiale und antibothridiale) auf die äußere Tentakeloberfläche verlaufen. Auf der äußeren Tentakeloberfläche bilden ein oder mehrere charakteristische Haken eine oder mehrere Hakenketten (eine Reihe von Haken entlang der Tentakellängsachse).

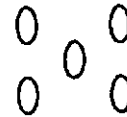


Abb. 4:
Fünfermuster.

Diese 4 Behakungsanordnungen werden in dieser Arbeit erstmalig unter zwei Überbegriffen zusammengefaßt (Kapitel 2.3).

Tentakelscheide: Die Rüssel oder Tentakel trypanorhynchider Cestoden setzen sich über vier Tentakelscheiden innerhalb des Scolex fort (Abb. 2). In diese röhrenförmigen Gebilde lassen sich die Tentakel mit Hilfe des durch die Tentakel verlaufenden und ebenfalls in den Tentakelscheiden liegenden Retraktormuskels zurückziehen.

Bulben und Retraktormuskel: Die Tentakelscheiden als Verlängerung der Tentakel gehen in muskuläre Bulben (kolbenförmige Strukturen im Scolex) über (Abb. 2). Die Bulben bestehen aus mehreren Schichten diagonal verlaufender Muskelbänder, welche einen Hohlraum als Fortsetzung des Lumens der Tentakelscheiden und des Tentakels umgeben. Der Retraktormuskel als ein durch das rhynchale System verlaufendes Muskelband inseriert entweder an der Bulbenspitze oder verläuft weiter durch den Bulbenhohlraum bis an das Bulbenende, wo er an der Bulbenmuskulatur ansetzt.

Das Lumen des rhynchalen Systems ist mit einer Flüssigkeit gefüllt, über die sich der hydrostatische Druck innerhalb des Systems verändern läßt. Indem sich die Muskulatur der Bulben kontrahiert und somit die Flüssigkeit aus den Bulben in die Tentakelscheiden gepreßt wird, lassen sich die Tentakel aus den Tentakelscheiden ausstülpen. Bei einem Erschlaffen der Bulbenmuskulatur und der Kontraktion des Retraktormuskels werden die Tentakel wieder in die Tentakelscheiden zurückgezogen. In den Hohlraum der Bulben können spezifische Drüsenzellen eingelagert sein, welche ebenfalls eine Rolle bei dem Ausfahren der Rüssel haben könnten (Dollfus 1942). Ihre genaue Aufgabe bei diesem Vorgang ist jedoch bisher nicht bekannt.

Präbulbularorgan: Pintner (1880) beschrieb bei *Tetrarhynchus longicollis* van Beneden erstmalig ein Organ am Ansatz der Tentakelscheiden an die Bulben, welches als Präbulbularorgan bezeichnet wird. Dieses Organ mit unklarer Funktion besteht aus zwei Teilen, deren einer im Inneren der Tentakelscheidenwand gelegen ist, während der zweite äußerlich die Tentakelscheide umgibt. Dieser letztere wird von einem breiten, schief um die häutige Tentakelscheide herum gelegten Ring gebildet, der aus groben, hauptsächlich in Längsrichtung des Rüssels verlaufenden, wirt angeordneten und verfilzten homogenen Fasern besteht (Pintner 1880). Auf der Höhe dieses fibrillären Ringes liegt ein sich mit Carmin intensiv rot färbender halbkugeliger Knopf, der mit einer mit der Scheidenwand übereinstimmenden hellen Membran umschlossen ist (Dollfus 1942). Dieser Knopf besteht nach Beveridge & Smith (1988) aus einer elektronendichten, skleroproteinähnlichen homogenen Substanz. In der Umgebung des Gebildes finden sich in das Parenchym eingebettet mehrere große, spindelförmige Zellen mit großem Zellkern, die sich ebenfalls leicht dunkelrot anfärben lassen.

Deutlich davon trennen lassen sich die bei einigen Arten nachweisbaren präbulbularorganähnlichen Strukturen in der Übergangszone zwischen den Tentakelscheiden und den Bulben. In diesen Fällen handelt es sich um einfache Muskelringe, die einen Teil der Tentakelscheiden umgeben, bzw. um Ringstrukturen, die den untersten Teil der Tentakelscheiden versteifen.

Über die Funktion des Präbulbularorgans sowie der Muskelringe und Ringstrukturen ist bisher nichts bekannt. Es wird jedoch vermutet, daß die Präbulbularorgane eine rein mechanische Funktion ausüben, indem sie die Lumen der Tentakelscheiden und Bulben voneinander trennen (Beveridge & Smith 1988). Die Ringstrukturen bewirken vermutlich, daß die Tentakelscheiden am Ansatz zu den Bulben nicht kollabieren können (Rees 1988).

Lebenszyklus und Larvenformen: Trypanorhynchide Cestoden durchlaufen einen Lebenszyklus mit mehreren Wirtswechseln. In den Eiern entwickeln sich entweder infektiöse Oncosphären, welche noch im Ei von einem ersten Zwischenwirt aufgenommen werden (*Parachristianella monomegacantha*), oder es schlüpfen allseits bewimperte Coracidien, die selbständig durch die Wassersäule schwimmen, bis sie ihren geeigneten Zwischenwirt erreichen (*Poecilancistrum caryophyllum*) (Mattis 1986). Gelangt die Oncosphäre oder das

Coracidium in den ersten Zwischenwirt, zumeist ein kleiner Krebs, entwickelt sich in dem Haemocoel des Krebses eine weitere Larvenform, das Proceroid oder nach Mattis (1986) der erste Metacestode. Wird das Wirtstier zusammen mit dieser Larve von einem zweiten Zwischenwirt (Krebs, Fisch) aufgenommen, entwickelt sich dort in den unterschiedlichsten Organen erneut eine Larvenform, der zweite Metacestode (nach Mattis 1986). Bildet diese Larvenform eine Blastocyste (Larvenhülle) aus, so wird sie als Plerocercoid bezeichnet, ohne Blastocyste heißt sie Postlarve (Campbell & Beveridge 1994). Werden die zweiten Zwischenwirte mit den zweiten Metacestoden von Elasmobranchiern als Endwirt aufgenommen, so entwickeln sich dort die adulten Bandwürmer.

1.3 Historische Entwicklung der Systematik der Trypanorhyncha

Die Suche nach Merkmalen für eine Systematik der Trypanorhyncha ist generell schwierig. Ein Grund dafür ist, daß diese Tiergruppe nur wenige Hartstrukturen aufweist, welche sich ähnlich den Knochen von Wirbeltieren als deutlich erkennbare systematische Merkmale verwenden lassen. Zudem ist der Aufbau und die Anordnung der inneren Körperstrukturen von Rüsselbandwürmern hoch variabel. Eine weitere Schwierigkeit liegt in den komplizierten Lebenszyklen mit mehrfachem Wirtswechsel, bei denen diese Bandwürmer extreme Gestaltsänderungen vornehmen können. Von vielen Arten sind zudem entweder nur die Adultstadien oder nur die Larven bekannt. In dem folgenden Kapitel wird die historische Entwicklung der Trypanorhynchiden-Systematik bis zu dem derzeit gültigen System von Campbell & Beveridge (1994) zusammenfassend dargestellt. Dieses Kapitel gibt einen Überblick über die verschiedenen Merkmale und Merkmalskombinationen, die von früheren Autoren bisher verwendet wurden.

Rüsselbandwürmer wurden zum ersten Mal von Redi (1684) erwähnt, der eine Larvenform dieser Parasiten aus dem Magen, Darm, der Leber und den männlichen Geschlechtsorganen von *Argentina sphyraena* isolierte. Diese Bandwurmlarven erhielten 1790, also über 100 Jahre später, von Gmelin den Namen *Echinorhynchus argentiniae* (Southwell 1929 a). Auf Grundlage der Klassifizierung von Eingeweidewürmern durch Zeder (1800, 1802) stellte Rudolphi (1809) eine erste Systematik parasitischer Würmer vor, die auch die Rüsselbandwürmer mit beinhaltete. Die zweite von 5 Ordnungen, Acanthocephalorum, umfaßte die beiden Gattungen *Echinorhynchus* (die heutigen Kratzer) und *Tetrahynchus* (die heutigen Rüsselbandwürmer). Das wichtigste Ordnungsmerkmal waren ein oder vier vorstülpbare Rüssel (Proboscis) mit in Reihen angeordneten Haken. Innerhalb der Gattung *Tetrahynchus* mit 4 Rüsseln unterschied Rudolphi 4 verschiedene Arten (aus Southwell 1929 a):

- *T. appendiculatus* für *Echinorhynchus quadrirostris* Goeze, 1782 aus *Salmonis salaris hepate*. Die Art ähnelt den Rüsselbandwürmern der heutigen Gattung *Nybelinia*.

- *T. papillosus* für die von Bosc (1797) als *Tentacularia coryphaenae* beschriebene Bandwurmlarve aus *Coryphaenae hippuridis scombri-que pelamidis*. Diese Art hat den Namen bis heute behalten.
- *T. elongatus* für die von Redi (1684) beschriebene Art, ihre genaue Identität ist aufgrund der schlechten Originalbeschreibung weiterhin unbekannt
- *T. morhua* für eine von Viborg und Abildgaard als *Echinorhynchus quadrirostris* bezeichnete Larvenform aus *Gadus morhua*.

Es waren nur Rüsselbandwurmlarven beschrieben worden, welche sich frei in den Eingeweiden von Knochenfischen fortbewegten und die keine Blastocyste aufwiesen. Trotzdem verursachten schon zu diesem Zeitpunkt mangelnde optische Hilfsmittel und die daraus resultierenden ungenauen Originalbeschreibungen sowie die Ähnlichkeit der Arten untereinander ein Durcheinander mit mehreren Synonymen für die wenigen bekannten Formen. Ein Jahr später, 1810, erschwerte Rudolphi die Situation, indem er mit *Bothriocephalus corollatus* und *B. paleaceus* zwei geschlechtsreife Rüsselbandwürmer beschrieb und diese einer eigenen Gattung zuordnete. Die beiden Arten unterschieden sich aufgrund ihrer Geschlechtsreife mit ihrem segmentierten Körperaufbau von den Larvenstadien. In seiner zweiten im Jahr 1819 veröffentlichten Systematik stellte Rudolphi diese Gattung *Bothriocephalus* neben die beiden Gattungen *Gymnorhynchus* Rudolphi, 1819 und *Tetrarhynchus* Rudolphi, 1809 in die Ordnung Cestoidea Rudolphi, 1819. Die Rüsselbandwurmlarve *Anthocephalus elongatus* Rudolphi, 1819 aus *Orthogoriscorum molarum* (*Mola mola*), welche eine Blastocyste aufwies und sich somit sowohl von den frei beweglichen Larven sowie den geschlechtsreifen Stadien unterschied, wurde von Rudolphi als *Cystica* Rudolphi, 1819 in einer anderen Ordnung positioniert. So wurden Larvenformen mit Blastocyste von denen ohne Blastocyste und von erwachsenen Würmern getrennt.

Es folgte auf die beiden Systematiken von Rudolphi das System von Blainville (1828), der erkannte, daß es sich bei den unterschiedlichen Rüsselbandwurmformen um eine einheitliche Gruppe handelte. Er gab diesen Bandwürmern den Rang einer Familie, in der er zwischen Arten mit zwei oder vier Saugnäpfen unterschied. Dujardin (1845) behielt diese einheitliche Gruppeneinteilung bei, er unterdrückte jedoch die Einteilung nach der Anzahl der Saugnäpfe, indem er sämtliche Gattungen gleichrangig aufführte. Van Beneden (1849) führte nur noch eine Gattung auf und ordnete diese erstmalig in die Gruppe der Tetraphylliden ein. Diesing (1850) nahm den Gedanken von Blainville (1828) erneut auf und unterschied wieder die Gattungen mit zwei bzw. vier Saugnäpfen. Darüber hinaus ordnete er im Gegensatz zu van Beneden (1849) die bis dahin bekannten Arten wieder in unterschiedliche Gattungen ein, von denen er außer *Tetrarhynchus* Rudolphi, 1809, *Anthocephalus* Rudolphi, 1819 und *Rhynchobothrium* Rudolphi, 1819 sieben weitere erstmalig beschrieb. Dabei trennte er die drei Gattungen *Anthocephalus*, *Acanthorhynchus* und *Pterobothrium* als Thecaphora (= *Cystica* Rudolphi) von den anderen Gruppen ab. Mit dieser Einteilung berücksichtigte Diesing die Bildung der eigentümlichen Blastocyste mit einem verdickten Ende und einem stark verlängerten Anhang, die den eigentlichen Bandwurmkopf beinhaltet. Im Jahr 1863 erneuerte der gleiche Autor sein System der Cestoda.

1 Einleitung

reduzierte jedoch die Zahl der gültigen Gattungen. Übrig blieben die Familie Dibothriorhynchus (zwei Saugnäpfe) mit der Gattung *Rhynchobothrium* sowie die Familie Tetrabothriorhynchus (vier Saugnäpfe) mit den Gattungen *Tetrarhynchobothrium* und *Syndesmobothrium*. Für diese drei Gattungen, welche sich durch sessile Saugnäpfe und vorstülpbare, bewaffnete Tentakel auszeichneten, kreierte Diesing (1863) den Begriff Trypanorhyncha aus den beiden griechischen Worten *trypanos* (=Bohrer) und *rhynchos* (=Rüssel). Die Trypanorhyncha standen den Atrypanorhyncha mit sieben weiteren Familien gegenüber. Seine Einteilung bekräftigte die Anzahl der Bothridien als wichtigstes Ordnungskriterium, die Blastocyste als Merkmal wurde von ihm jedoch erneut verworfen. Die beiden Gattungen *Tetrarhynchobothrium* und *Syndesmobothrium* unterschieden sich aufgrund der Position der Saugnäpfe, lateral bzw. terminal in der Gestalt eines Kreuzes. Während Carus & Gerstäcker (1863) sämtliche Rüsselbandwürmer wieder zusammen in eine Gattung *Tetrarhynchus* Cuvier der Familie Tetraphyllidae van Beneden stellten, erhielt die Gruppe schon ein Jahr später bei Cobbold (1864) unter dem Namen Tetrarhynchidae wieder Familiencharakter. Linton (1889) unterteilte diese Familie nach dem Schema von Diesing (1863) wieder in zwei Unterfamilien und fügte bei der Unterfamilie Dibothriorhynchinae Monticelli, 1892 die Gattung *Otobothrium* hinzu. Lönnberg (1889) ergänzte dieses System mit einer dritten Unterfamilie Coenomorphinae, welche sich mit einem doppelten Satz Geschlechtsorgane in jedem Segment sowie einer typischen Körperform von den anderen Gruppen unterschied.

Bei einer erneuten Revision der Trypanorhyncha veröffentlichte Vaulleopard (1899), daß die Trypanorhyncha als eine sehr homogene Gruppe nicht in verschiedene Gattungen aufgetrennt werden sollten. Daher ordnete er alle Arten der einen Gattung *Tetrarhynchus* zu. Gleichzeitig erkannte der Autor, daß sich innerhalb der Rüsselbandwürmer unterschiedliche Typen manifestierten. So unterschied er zwischen 3 Sektionen. Die Sektion *Tetrarhynchus lingualis* (7 Arten) enthielt all jene Arten, die ohne Blastocyste vorkamen und an deren Körperende eine kleine Papille zu erkennen war (heute: Appendix). Weitere Merkmale waren das Vorhandensein einer umhangähnlichen Struktur, welche die vordersten Segmente umgab, sowie eine große Anzahl von kleinen, gleichgroßen und gleichförmigen Häkchen auf den Tentakeln. Die Sektion *T. erinaceus* beinhaltete alle Arten, die sich in einer Blastocyste entwickelten. Sie unterteilte sich in 4 weitere Gruppen, *T. tenuis* (5 Arten), *T. erinaceus* (2 Arten), *T. ruficollis* (3 Arten) und *T. minutus* (13 Arten). Für 5 weitere Arten bildete Vaulleopard eine zusätzliche Zwischengruppe, 24 Arten konnte er in keine dieser Gruppen einordnen. Trotz dieser Schwierigkeiten war eine solche Einteilung nur dadurch vorzunehmen, daß Vaulleopard die unterschiedlichen Behakungstypen der einzelnen Arten mit berücksichtigte. Allen Arten, die nicht in die Gruppe *Tetrarhynchus lingualis* eingeordnet werden konnten, war gemeinsam, daß ihre Behakung unterschiedliche Haken aufwies, bei denen sich sowohl die Form als auch die Hakengrößen unterschieden. Demnach war Vaulleopard der erste Autor, der dieses Kriterium für eine systematische Einordnung der Trypanorhyncha heranzog. Vaulleopard äußerte sich ebenfalls erstmalig zu dem möglichen Ablauf der Stammesgeschichte innerhalb dieser Tiergruppe. Er glaubte, daß die phylogenetisch ältesten Larvenformen 4 Saugnäpfe aufwiesen und keine Blastocyste. Desweiteren bemerkte er, daß die Bothridien als Saugorgane

ineffektiv bzw. degeneriert sind, und ihre Aufgabe zur Anheftung der Parasiten im Wirtsdarm von den hakenbewehrten Tentakeln übernommen wurde. Er deutete dieses als einen Hinweis auf die hohe Organisationsform der Rüsselbandwürmer.

Braun (1894-1900) stellte die Tiergruppe erneut um, definierte die Ordnung Trypanorhyncha Diesing, 1863 neu und führte wieder Gattungen auf. Diese ordnete er jedoch nicht weiter aufgrund einer unterschiedlichen Anzahl von Saugnäpfen oder dem Vorhandensein einer Blastocyste in mehreren Gruppen an. Erst Lühe (1910) unterschied wieder zwei Familien innerhalb der Ordnung Trypanorhyncha, die auch er neu definierte. Die Tetrarhynchidae zeichneten sich durch eingekapselte Larven, lange, schlanke und mobile Tentakel und einen nicht massiven Körper aus. Die geschlechtsreifen Tiere befielen den Spiraldarm von Knorpelfischen. Die Coenomorphidae hatten freie, nicht eingekapselte Larvalstadien in den Zwischenwirten, kurze Tentakel sowie einen muskulären und robusten Körper. Sie wurden im Magen von Haien geschlechtsreif. Er fügte hinzu, daß nichts über die systematische Einteilung innerhalb der Familie bekannt sei.

Pintner (1913) schrieb in der Einleitung zu seiner Arbeit *Vorarbeiten zu einer Monographie der Tetrarhynchoideen*, daß diese notwendig wurde, da "[...] die bisher vorliegenden Diagnosen und Abbildungen der Tetrarhynchoideen sowohl der Scolices wie der Ketten, zu einer sicheren und unzweifelhaften Bestimmung absolut nicht ausreichen, ja oft eine auch nur annähernde Identifizierung nicht zulassen. Manche selbst in letzter Zeit vorgenommenen Artbeschreibungen haben nur dazu gedient, das Chaos, das auf diesem Gebiete herrscht, zu vermehren und eine Reihe von Artnamen in die Literatur einzuführen, denen heute oder bezogen auf Grund der gegenwärtigen Anschauungen und Regeln auf dem Gebiete der Nomenklatur im Falle des Verlustes der Typen die sichere Ausmerzung vorhergesagt werden darf." Aus diesem Grunde definierte er für die systematisch wichtigen Charakteristika eines *Tetrarhynchus* neue Termini. Den Scolex teilte er in die 4 verschiedenen Abschnitte *Pars bothridialis*, *Pars vaginalis*, *Pars bulbosa* und *Pars postbulbosa* ein, deren Verhältniszahlen neben Zahl, Form und Größe der Bothridien sowie der Gestaltung der ausgestreckten Rüssel mit der exakten Anzahl und Form der Haken den typischen Habitus der Rüsselbandwurmart bestimmen (siehe Kapitel 1.2). Wichtige Merkmale waren zudem die Form der Muskelkolben, deren Muskulatur, die Histologie des Retraktors sowie seine hintere Befestigungsstelle, die Art des Übergangs zwischen Scolex und Proglottiden (*craspedot*, *acraspedot*) und weitere Charakteristika wie z. B. Färbung. Für geschlechtsreife Rüsselbandwürmer waren zudem der Habitus der Kette (Strobila) sowie die Form und Topographie der reifen Glieder (Proglottiden) und die Art der Trennung von der Kette (*anapolytisch*, *apolytisch*, *euapolytisch*, *hyperapolytisch*) zu bestimmen. Darüber hinaus trennte er bei den Rhynchobothrien aufgrund des Vorhanden- oder Nichtvorhandenseins einer Uterinöffnung drei unterschiedliche Gruppen und unterschied innerhalb der Ordnung Trypanorhyncha sieben Gattungen. Mit dieser Arbeit stellte Pintner die Systematik der Trypanorhyncha, 104 Jahre nach der Veröffentlichung des Systems über parasitische Würmer von Rudolphi (1809), erstmalig auf eine feste Grundlage.

1 Einleitung

Bei Poche (1926) wurden schon 17 Gattungen aufgelistet, 15 davon innerhalb der Familie Tentaculariidae. Nur ein Jahr später veröffentlichte Guiart (1927) ein neues System für die Rüsselbandwürmer. Er benannte zwei Unterordnungen Acystidea und Cystidea, in denen die Larven der Acystidea denen der Gattung *Tentacularia* Bosc, 1797 (heute: *Tentacularia coryphaenae*) und die der Cystidea denen von *Anthocephalus* Rudolphi, 1819 (heute: *Molicola horridus*) entsprachen. Sie unterschieden sich in dem Vorkommen einer Blastocyste, ihrer Körperform, der Länge der Tentakel sowie einer unterschiedlichen Behakung. Mit dieser Gegenüberstellung folgte er dem Gedanken von Diesing (1850), der drei Gattungen (*Anthocephalus*, *Acanthorhynchus*, *Pterobothrium*) als Thecaphora (= Cystica Rudolphi) von den anderen Gruppen abtrennte. Darüberhinaus beschrieb er insgesamt 5 neue Familien und 7 weitere Gattungen. Es folgte eine Arbeit von Woodland (1927), in der der Autor die Ordnungen Trypanorhyncha, Tetraphyllidea und die Familie Proteocephalidea in der Ordnung Tetraphyllidea (*sens. nov.*) vereinigte. Dieser Systematik wurde nur ein Jahr später durch Pintner (1928) erneut widersprochen. Pintner führte die Tetrarhynchidae erneut als Familie in seiner Ordnung Cestodes, den polyzootischen Bandwürmern.

Aus einer Übersicht von 45 bis zu diesem Zeitpunkt beschriebenen Gattungen erkannte Southwell (1929 a) nur noch 6 in seinem System der Rüsselbandwürmer an. Die Einteilung von Guiart (1927) verwerfend unterteilte er seine Familie Tentaculariidae, welche die meisten Gattungen beinhaltete, erneut anhand der Gestalt und Anzahl der Saugnäpfe. Die unterschiedlichen Gattungen charakterisierte er durch die Merkmale 2 Saugnäpfe (*Tentacularia*), 4 laterale Saugnäpfe (*Tetrarhynchus*), 4 Saugnäpfe entweder im rechten Winkel zur Strobila oder nach vorne gerichtet (*Gymnorhynchus*) sowie über mit Cilien besetzte Gruben auf den Außenrändern der Saugnäpfe (*Otobothrium*).

Dollfus (1930) erkannte im Gegensatz zu Southwell (1929 a) insgesamt 19 verschiedene Gattungen an und wies darauf hin, daß selbst diese noch nicht ausreichen, um sämtliche bekannten Arten der Rüsselbandwürmer in ein solches System einzuordnen. Er bemerkte, daß die Benennung neuer Gattungen unvermeidlich ist. Guiart (1935) bekräftigte die von ihm im Jahr 1927 durchgeführte Einteilung der Trypanorhyncha in die beiden Unterordnungen Thecaphora Diesing (Cystidea Guiart, 1927) und Atheca Diesing (Acystidea Guiart, 1927) und beschrieb neue Gattungen. Guiart widersprach somit wiederum einer Klassifizierung der Rüsselbandwürmer allein aufgrund ihrer Saugnäpfanordnungen. Die Ansichten dieser beiden Autoren wurden zu der Grundlage für die bis 1994 verwendete Systematik der Trypanorhyncha. Joyeux & Baer (1936) listeten in der Ordnung Tetrarhynchea Olsson, 1893 mit 5 Familien mit 16 Gattungen ebenfalls eine größere Anzahl an Taxa auf. sie unterließen aber wiederum eine Eingruppierung in die beiden Unterordnungen nach Guiart (1927, 1935).

Erst Dollfus (1942) beendete dieses Hin und Her der unterschiedlichen Auffassungen, indem er in seinem Standardwerk *Études critiques sur les Tétrarhynques du museum de Paris* eine große Anzahl Arten detailliert studierte und die bis zu diesem Zeitpunkt erhältlichen Informationen über diese Tiergruppe zusammenfaßte.

Dollfus entwickelte ein System, in dem die Hakenformationen einheitlich systematisiert werden konnten. Er unterschied zwischen verschiedenen Tentakeloberflächen und Behakungstypen (siehe Kapitel 1.2). Gleichzeitig wurden die einzelnen Haken nach einem Schema durchnummeriert, um die Arten anhand ihrer Oncotaxie eindeutiger zuordnen zu können. Dollfus folgte der Ansicht von Guiart (1927, 1935), indem er dessen Unterscheidung der Trypanorhyncha in die beiden Unterordnungen Atheca und Thecaphora erneut in seiner Übersicht zur Klassifizierung von Rüsselbandwürmern einfügte. Dabei hatten sämtliche Atheca eine homeocanthe Behakung, die beiden anderen Behakungstypen kamen nur bei den Thecaphora vor. Dollfus nannte insgesamt 10 Familien mit 19 Gattungen sowie 6 weitere Gruppen, die er nicht in sein System einordnen konnte. In einer Reihe von Arbeiten fügte Dollfus diesen Taxa bis 1969 weitere Arten und Gattungen hinzu (Dollfus 1946, 1960, 1966, 1969 a, 1969 b).

In der moderneren Literatur nach Dollfus (1942) wurde dieses Klassifizierungsschema übernommen (Wardle & McLeod 1952, Yamaguti 1959, Schmidt 1970, Wardle *et al.* 1974, Schmidt 1986). Schmidt (1986) nannte in seinem Bestimmungsschlüssel über Rüsselbandwürmer die zwei Unterordnungen Acystidea Guiart, 1927 und Cystidea Guiart, 1927, 14 Familien, 32 Gattungen und 170 Arten. Acht Arten konnte er in keine der bestehenden Gattungen einfügen, die Identität von 125 Artbeschreibungen ließ er offen. In einer Reihe von Veröffentlichungen bearbeiten seit 1987 R. A. Campbell an der Universität of Massachusetts (USA) und I. Beveridge an der Universität von Melbourne (Australien) die Gruppe der Trypanorhyncha, wodurch viele Arten und Gattungen neu beschrieben wurden (Beveridge 1990 a, 1990 b, Beveridge & Campbell 1987, 1988 a, 1988 b, 1989, 1993, Campbell & Beveridge 1987, 1988, 1990, 1993, 1994). Auch diese beiden Autoren wichen nicht von der durch Dollfus eingeführten Klassifizierung ab.

1.4 Systematik nach Campbell & Beveridge (1994)

Aufbauend auf dem Klassifizierungsschema von Dollfus (1942) veröffentlichten Campbell & Beveridge (1994) eine neue Systematik der Trypanorhyncha. Sie gruppierten 46 Gattungen in 19 Familien und 4 Überfamilien (Tab. 1). Die bisherige Einteilung in die 2 Unterordnungen Cystidea und Acystidea wurde von ihnen abgelehnt.

Tab. 1: Aufstellung der Überfamilien und Familien der Trypanorhyncha nach Campbell & Beveridge (1994).

Überfamilie	Homeacanthoidea	Heteracanthoidea	Otobothrioidea	Poecilacanthoidea
Familie	Sphyriocephalidae Hepatoxylidae Tentaculariidae Paranybeliniidae Tetrarhynchobothriidae	Eutetrarhynchidae Gilquiniidae Shirleyrhynchidae	Otobothriidae Grillotiidae Molicolidae Rhinoptericolidae Pterobothriidae	Gymnorhynchidae Mixodigmatidae Dasyrhynchidae Lacistorhynchidae Mustelicolidae Hornelliellidae

Campbell & Beveridge (1994) analysierten insbesondere die unterschiedliche Oncotaxie der einzelnen Rüsselbandwurmart und fanden heraus, daß sich alle einzelnen Hakenanordnungsmuster von einer ursprünglichen, homeoacanthen Behakung ableiten lassen. Aus diesem Grunde folgten sie dem Konzept von Dollfus (1942), der Überfamilien aufgrund des Merkmals Behakungsanordnung erstmalig vorgeschlagen hatte, dieses jedoch nicht verbindlich nach den Nomenklaturregeln festlegte (siehe folgendes Kapitel 1.5).

Neben den Homeacanthoidea (für *Homeacantha* Dollfus, 1942) und den Poecilacanthoidea (für *Poecilacantha* Dollfus, 1942) unterteilten Campbell & Beveridge (1994) die heteroacanthen Trypanorhyncha in die zwei Überfamilien Heteracanthoidea (für *Heteracantha typica* Dollfus, 1942) und Otobothrioidea (für *Heteracantha atypica* Dollfus, 1942). Als weitere Neuerung versuchten die Autoren, die phylogenetische Abstammung der vier Überfamilien sowie der 19 Familien aufzuzeigen und stellten diese in der Form eines Kladogramms übersichtlich dar (Abb. 5). Dafür verwendeten die Autoren insgesamt 13 verschiedene Merkmale, von denen sie jeweils ursprüngliche (plesiomorphe) und abgeleitete (apomorphe) Formen charakterisierten (Tab. 2).

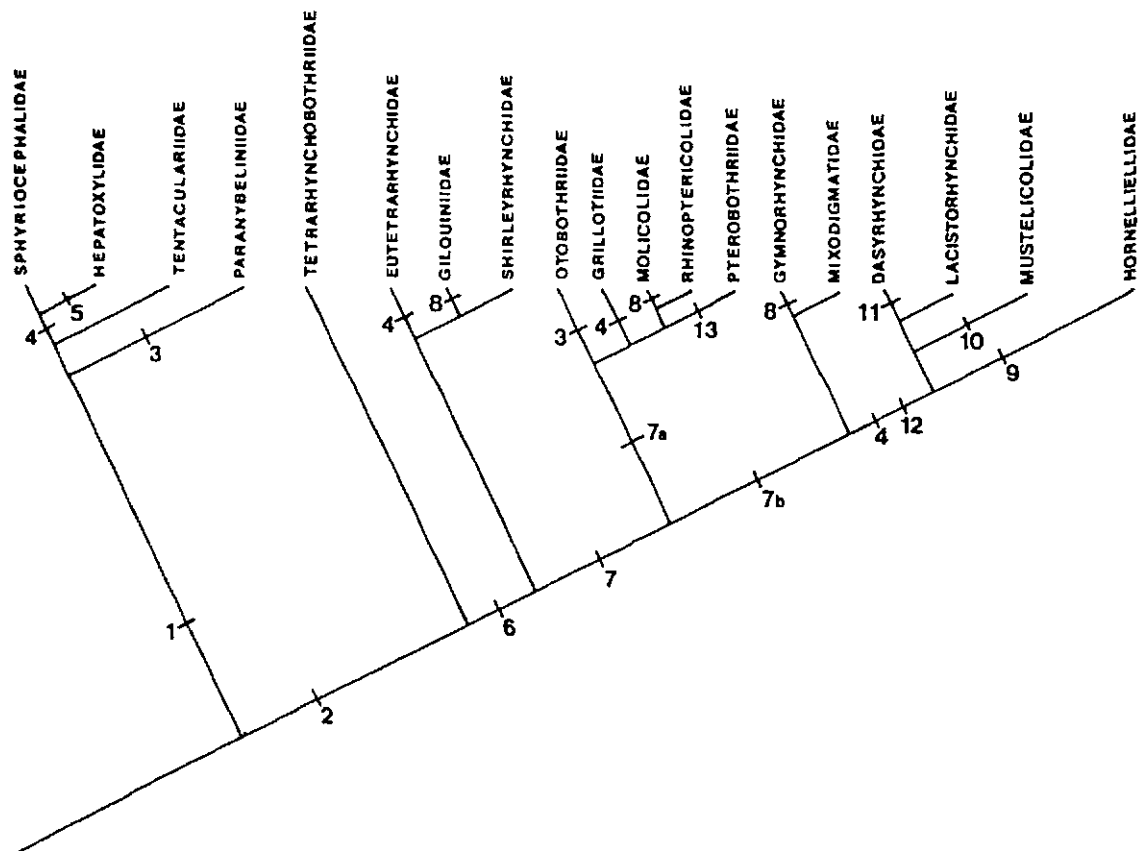


Abb. 5: Kladogramm der möglichen phylogenetischen Beziehungen unter den Familien der Ordnung Trypanorhyncha (Abgedruckt mit Erlaubnis von CAB International, Wallingford, aus: Keys to the Cestode Parasites of Vertebrates, Khalil, I. F., Jones, A., Bray, R.A. (Hsg.), 1994) (Merkmalshierarchie siehe Tab. 2).

Tab. 2: Merkmals-hierarchie für das Kladogramm auf der vorhergehenden Seite (Abb. 5) (Campbell & Beveridge 1994).

	Plesiomorphes Merkmal	Apomorphes Merkmal
1.	Uterus linear	Uterus als transverser Sack
2.	Postlarve	Plerocercoid
3.	Sinnesgruben auf den Bothridienrändern vorhanden	Keine Sinnesgruben auf den Bothridienrändern
4.	Vier Bothridien	Zwei Bothridien
5.	Ein Paar Geschlechtsorgane je Proglottis	Zwei Paar Geschlechtsorgane je Proglottis
6.	Behakung homeoacanth	Behakung heteroacanth
7.	Behakung heteroacanth typica	7a. Behakung heteroacanth atypica 7b. Behakung poeciloacanth
8.	Accessorisches seminales Vesikel vorhanden	Kein accessorisches seminales Vesikel
9.	Hakenkette einfach oder doppelt	Hakenkette zusammengesetzt
10.	Eine Hakenkette	Mehrere Hakenketten
11.	Keine Zwischenhaken	Zwischenhaken vorhanden
12.	Hermaphroditischer Leiter vorhanden	Kein hermaphroditischer Leiter
13.	Bothridien ungestielt	Bothridien gestielt

1.5 Neue Ansätze zur Verbesserung der Systematik der Trypanorhyncha

In der Systematik nach Campbell & Beveridge (1994) gilt die Behakung der Tentakel als wichtigstes Merkmal für die Einordnung der Trypanorhyncha in Überfamilien und Familien. Weitere Merkmale, mit denen sich Gruppen wie beispielsweise die Otobothriidae (Sinnesgruben auf den Saugnapfrändern) deutlich abgrenzen lassen, haben dabei nur eine untergeordnete Bedeutung. Wie schon bei der systematischen Einordnung von Dollfus (1942) hat auch diese Systematik den Vorteil, daß sie auf der Ausprägung von Hartstrukturen beruht, die sowohl bei unterschiedlichen Individuen als auch bei den Adult- und Larvalformen einer Art weitestgehend übereinstimmen. Ein weiterer Fortschritt gegenüber älteren Systematiken ist der Versuch, die phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den von Campbell & Beveridge (1994) anerkannten Familien zu belegen. Die Autoren interpretierten also ihr enkaptisches System der Trypanorhyncha, um einen Stammbaum aufzustellen (siehe Kapitel 1.4). Gerade hier zeigen sich jedoch auch die Schwächen einer derartigen systematischen Einteilung.

Im Folgenden werden Problemfälle beschrieben, welche sich bei der Verwendung der Hakenanordnung als übergeordnetes Merkmal in einer Systematik der Trypanorhyncha ergeben:

1. Innerhalb der Gattung *Nybelinia* beschrieb Dollfus (1960) insgesamt 16 Arten, von denen sich die Rüsselhakengrößen der meisten Arten auf zwei Tentakeloberflächen unterschieden, die Haken waren also heteromorph (siehe Kapitel 1.2). Gleichzeitig wiesen einige dieser Arten eine spezielle Basalbehakung auf.

wie sie für heteroacanth und poeciloacanth Rüsselbandwürmer typisch ist. *Kotorella pronosoma* (Stossich, 1901) Euzet & Radujkovic, 1989 gleicht morphologisch den Arten der Gattung *Nybelinia* (*Kotorella* und *Nybelinia* sind Gattungen innerhalb der Familie Tentaculariidae, Überfamilie Homeacanthoidea), die Behakung auf den Tentakeln ähnelt jedoch der charakteristischen Metabasalbehakung einiger eutetrarhynchider Arten (Überfamilie Heteracanthoidea) (Tab. 1). Die Behakung dieser Art kann somit nicht nur als homeoacanth sondern auch als heteroacanth typica interpretiert werden (Abb. 6).

Eine durchaus zulässige Interpretation der Behakung von *Kotorella pronosoma* als heteroacanth typica bedeutet, daß mit dieser Art parallel zu anderen Arten der Heteracanthoidea der Behakungstyp erneut entstanden ist, sofern diese Gattung weiterhin in die Familie der Tentaculariidae eingeordnet würde. Die Behakungsanordnung wäre somit in dieser Systematik polyphyletisch (analoge Entwicklung). Im Gegensatz dazu könnte *K. pronosoma* auch in die Überfamilie der Heteracanthoidea eingeordnet werden, wodurch die Monophylie innerhalb der Überfamilie bewahrt bliebe (Abb. 5). Dadurch würde jedoch die Gattung *Kotorella* zu den eutetrarhynchiden Bandwürmern gestellt, obwohl sie bis auf die Behakungsanordnung absolut keine weiteren übereinstimmenden Merkmale mit dieser Familie hat. Eine systematische Ordnung anhand der Behakungstypen auf Überfamilienniveau, wie sie von Campbell & Beveridge (1994) vorgeschlagen wurde, wäre in beiden Fällen abzulehnen, insbesondere bei Darstellung der phylogenetischen Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der Trypanorhyncha.

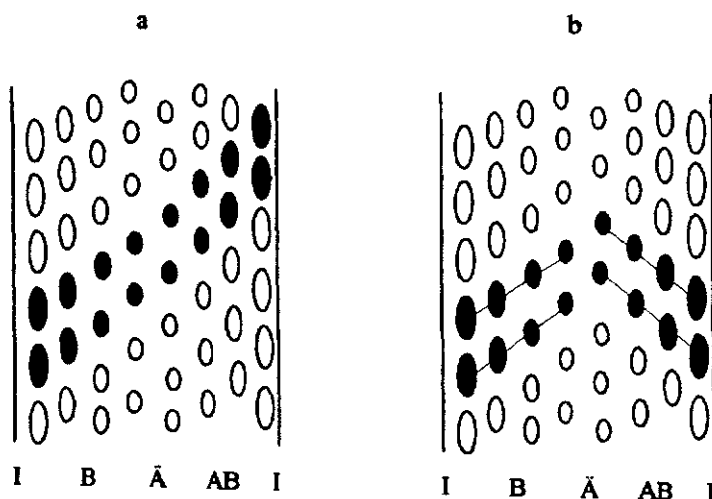


Abb. 6: Schematische Darstellung der beiden Interpretationsmöglichkeiten bei der Behakung von *Kotorella pronosoma*: a. Homeoacanth heteromorph; b. Heteroacanth typica (Haken als Ovale dargestellt, die geschwärzten Ovale zeigen die Leserichtung der Behakungsanordnung. Innere (I), bothridiale (B), äußere (Ä) und antibothridiale (AB) Tentakeloberflächen). Weitere Erklärungen zu der Darstellungsart sind dem Kapitel 2.3 zu entnehmen.

2. Nach Campbell & Beveridge (1994) werden unter der Überfamilie Homeacanthoidea auch die Arten der Familie Tetrarhynchobothriidae eingeordnet (Tab. 1, Abb. 5), die abgesehen von der Behakungsanordnung keine weiteren Gemeinsamkeiten mit dieser Gruppe aufweisen. Das Vorkommen einer Blastocyste, eines Präbulbularorgans, die zwei Saugnäpfe sowie generell ihr Habitus würden diese Familie den Eutetrarhynchidae zuordnen. Zu diesen werden sie folglich auch in dem Kladogramm (Abb. 5), im Widerspruch zu der systematischen Einordnung, gestellt. Im Vergleich zu der erwähnten Merkmalskombination erscheint das Merkmal Behakungsanordnung stark überbewertet zu sein. In diesem Punkt ist sowohl die Systematik nach Campbell & Beveridge als auch ihre phylogenetische Ableitung nicht eindeutig.

3. Ein weiterer fraglicher Punkt ist die Stellung der Paranybeliniidae als Familie der Homeacanthoidea (Tab. 1, Abb. 5). Obwohl sie aufgrund ihrer homeoacanthen Behakung und dem vermutlichen Fehlen einer Blastocyste beim Plerocercoid dieser Überfamilie zuzuordnen sind, weisen sie mit ihren Sinnesgruben auf den Bothridienrändern das sonst einzigartige Merkmal einer heteroacanthen Familie, den Obothriidae, auf. Diese Organe müßten demnach analog entstanden sein. Auch hier ist es fraglich, ob die Oncotaxie als übergeordnetes Merkmal zu verwenden ist, zumal die beiden Arten in der Familie Paranybeliniidae denen der Obothriidae ebenfalls ähneln und wie diese nur zwei Saugnäpfe aufweisen.

4. Ebenfalls nicht zweifelsfrei für die Verwendung in einer Systematik der Trypanorhyncha ist die Merkmalskombination einer hetero- und poeciloacanthen Behakung an einem Tentakel, wie sie für die Familie Mixodigmatidae Dailey & Vogelbein, 1982 definiert wurde (Poecilacanthoidea). Insbesondere die Gattung *Mixodigma* mit der Art *Mixodigma leptaleum* sollte aufgrund von Habitus, der Metabasal- und Basalbehakung (abgesehen von der basalen Hakenkette auf der äußeren Tentakeloberfläche) und dem Vorkommen eines Präbulbularorgans in die Nähe der Eutetrarhynchidae (Heteracanthoidea) gestellt werden (Abb. 5). Diese Gattung weist zudem keine Ähnlichkeiten zu den aufgrund ihrer Stellung am nächsten verwandten Gymnorhynchidae (nach Campbell & Beveridge 1994) auf. Auch hier ist das Vorkommen einer Hakenkette, welche nicht über den gesamten Tentakel verläuft, stark überbewertet. Hakenketten, welche nur in dem basalen Teil der Tentakel vorkommen, gibt es auch in anderen Gattungen (beispielsweise *Dasyrhynchus*). Diese Tatsache könnte zudem darauf hindeuten, daß nicht nur die heteroacanthen Behakungsanordnungen mindestens zweimal entstanden sind (Heteracanthoidea, *Kotorella*), sondern daß sich auch poeciloacanthen Behakungstypen mehrfach parallel und unabhängig voneinander entwickelt haben. In diesem Fall wäre eine Einteilung der Trypanorhyncha aufgrund ihrer Behakungsanordnungen in höhere Taxa wie Überfamilien und vermutlich auch Familien abzulehnen.

5. Innerhalb der Gattung *Gymnorhynchus* kommt sowohl eine Art mit einer poeciloacanthen Behakung (*Gymnorhynchus gigas*) als auch eine Art mit dem Behakungstyp heteroacanth atypica (*Gymnorhynchus thyrstiae*) vor. Nach Campbell & Beveridge (1994) wurde die Familie Gymnorhynchidae in die Überfamilie

Poecilacanthoidea eingeordnet, die Eingruppierung von *G. thyrstae* in eine gemeinsame Gattung mit *G. gigas* wäre somit trotz fast identischem Scolexaufbau der beiden Arten abzulehnen. Auch in diesem Fall ist die Systematisierung anhand der Behakungsanordnung zweifelhaft.

6. Schon Dollfus (1942) hatte die große Bedeutung der unterschiedlichen Behakungsanordnungen als taxonomisches Merkmal erkannt. Obwohl er die Einteilung der Trypanorhyncha in die Überfamilien Homeacanthides, Heteracanthides und Poecilacanthides vorschlug, verwendete er diese jedoch nicht für eine neue Systematik. Im Vorwort zu seiner Doktorarbeit warnte er sogar den Leser davor, in seiner Promotionsarbeit ein neues System der Trypanorhynchiden zu sehen: "Le présent ouvrage [...]; ce n'est ni un ouvrage de systematique, ni un <<Conspectus>> de l'ensemble des Tétrarhynques. Je tiens essentiellement à en avertir le lecteur, pour qu'il n'y cherche pas un nouveau système des Tétrarhynques.". Zudem wies er ausdrücklich darauf hin, daß er für die Beschreibung der Trypanorhynchiden aus dem Museum von Paris mit nur geringfügigen Änderungen die alten Systematiken aus den Schulen von Diesing und Pintner verwendet hatte, unter Berücksichtigung der Arbeiten von Vaulleopard, Guiart und Joyeux & Baer. Dollfus war vermutlich bewußt, daß ihm mit den Haken und Hakenanordnungen ein wertvolles taxonomisches Merkmal zur Verfügung stand, sich dessen Eignung als systematisches Merkmal für höhere Taxa jedoch erst noch beweisen mußte.

Die obigen Ausführungen deuten darauf hin, daß das taxonomische Merkmal Hakenanordnung nicht für höhere Taxa verwendet werden sollte. Dieses gilt insbesondere, wenn in einer solchen Systematik über eine enkaptische Darstellung hinaus phylogenetische Verwandtschaftsverhältnisse aufgezeigt werden sollen (siehe Kapitel 1.1). Aus diesem Grund wird in der vorliegenden Arbeit die Eignung des Merkmales Behakungsanordnung für ein natürliches System der Trypanorhyncha kritisch überprüft. Anschließend werden weitere Merkmale diskutiert, um eine eventuelle Einordnung der Rüsselbandwürmer in ein natürliches System zu ermöglichen. Als Ergebnis wird eine neue Systematik der Trypanorhyncha vorgestellt, welche die Behakungsanordnung in abgewandelter Form nur auf dem Familien- und Gattungsniveau verwendet und somit die in diesem Kapitel beschriebenen Problemfälle löst.

2 Material und Methoden

2.1 Materialbeschaffung

Es wurde frisches Untersuchungsmaterial auf 4 Sammelreisen beschafft (Tab. 3). Eine weitere Reise ging an das AtlantNIRO, Kaliningrad (Russland), deren Wissenschaftler auf verschiedenen Forschungsreisen Trypanorhynchiden gesammelt haben. Darüber hinaus wurden die in den Museen Natural History Museum (NHM), London (England), National Animal Parasite Collection (NAPC), Beltsville (USA) und Colecao Helmentologica do Instituto Oswaldo Cruz (CHIOC), Rio de Janeiro (Brasilien) hinterlegten Trypanorhynchiden studiert, um einen besseren Überblick über die Artenvielfalt in dieser Tiergruppe zu erhalten. Weiteres Untersuchungsmaterial (8 Arten) wurde von Fachkollegen zur Verfügung gestellt.

Tab. 3: Materialbeschaffung.

Datum	Reiseziel	Tätigkeit	Verwendete Arten *
16.08.-21.09.1990	Calabar, Nigeria (Golf von Guinea)	Sammelreise	2
15.07.-19.08.1991	Recife, Brasilien (SW-Atlantik)	Sammelreise	2
15.03.-26.03.1993	London, England (NHM)	Sichtung von Museumsmaterial	6
13.05.-23.05.1993	Kaliningrad, Russland	Sichtung von konserviertem Material	5
14.06.-20.06.1993	Beltsville, USA (NAPC)	Sichtung von Museumsmaterial	1
21.06.-14.07.1993	Ocean Springs, USA (Golf von Mexico)	Sammelreise	10
31.07.-02.10.1993	Recife, Brasilien (SW-Atlantik)	Sammelreise	6
03.10.-15.10.1993	Rio de Janeiro, Brasilien (CHIOC)	Sichtung von Museumsmaterial	5

* Einige Arten wurden auf mehreren Reisen gewonnen

Die in dieser Arbeit dokumentierten Originalbefunde gehen zurück auf insgesamt 26 licht- und rasterelektronenmikroskopisch sowie 5 nur lichtmikroskopisch untersuchte Rüsselbandwurmartarten (Tab. 4). Die Aufnahmen 75, 76, 79, 80, 82, 125, 127, 147-149, 155-157 im Bildteil (Kapitel 3.3) wurden der Arbeit von Palm (1992) entnommen. Für 2 der nur lichtmikroskopisch untersuchten Arten wurden rasterelektronenmikroskopische Aufnahmen von Fachkollegen zur Verfügung gestellt. Die Herkunft der Aufnahmen ist in den Fototafeln vermerkt. Es wurden 1 Familie, 2 Gattungen und 4 Arten neu beschrieben, das Typen-Material wurde in der Parasitensammlung am Natural History Museum (NHM), London (England) hinterlegt. Die Benennung der Arten und neuen Taxa erfolgte auf Grundlage der Richtlinien des *International Code of Zoological Nomenclature* nach Ride *et al.* (1985).

Es war nicht Gegenstand dieser systematischen Arbeit, eigene Untersuchungen über die Häufigkeit von trypanorhynchiden Cestoden in den untersuchten Fischarten durchzuführen. Deshalb erfolgt die Zusammenstellung von Befallshäufigkeiten im Rahmen von Einzelpublikationen (bisher veröffentlicht: Palm *et al.* 1993; Palm *et al.* 1994; Petersen *et al.* 1993).

2 Material und Methoden

Tab. 4: Übersicht der in dieser Arbeit dokumentierten Rüsselbandwürmer sowie ihres Entwicklungsstadiums und der Untersuchungsmethode (LM = Lichtmikroskopie, REM = Rasterelektronenmikroskopie).

Rüsselbandwurmart	Entwicklungsstadium	Mikroskopiermethode
1 <i>Callitetrarhynchus gracilis</i>	Plerocercoid	LM/REM
2 <i>C. speciosus</i>	Plerocercoid	LM/REM
3 <i>Dasyrhynchus giganteus</i>	Plerocercoid	LM/REM
4 <i>Floriceps saccatus</i>	Plerocercoid	LM
5 <i>Grillotia erinaceus</i>	Plerocercoid	LM/REM
6 <i>G. heptanchi</i>	Plerocercoid	LM/REM
7 <i>G. kovalevae</i> sp. nov.	Plerocercoid	LM
8 <i>G. perelica</i>	Plerocercoid	LM/REM
9 <i>G. rowei</i>	Plerocercoid	LM/REM
10 <i>Gymnorhynchus thyrstitae</i>	Plerocercoid	LM/REM
11 <i>Hepatoxylon trichiuri</i>	Postlarve	LM/REM
12 <i>Nybelinia alloiatica</i> mihi var.	Adultus	LM/REM
13 <i>N. edwinlintoni</i>	Postlarve	LM/REM
14 <i>Nybelinia</i> sp. (<i>N. lingualis</i>)	Postlarve	LM/REM
15 <i>Nybelinia</i> sp. (<i>N. senegalensis</i>)	Postlarve	LM/REM
16 <i>Oncomegas wagneri</i>	Plerocercoid	LM/REM
17 <i>Otobothrium cysticum</i>	Adultus/Plerocercoid	LM/REM
18 <i>O. insigne</i>	Adultus/Plerocercoid	LM/REM
19 <i>O. penetrans</i>	Plerocercoid	LM/REM
20 <i>Patellobothrium quinquecatenatum</i>	Plerocercoid	LM/REM
21 <i>Poecilancistrum caryophyllum</i>	Adultus/Plerocercoid	LM/REM
22 <i>Poeciloacanthum oweni</i> gen. et sp. nov.	Plerocercoid	LM/REM
23 <i>Progrillotia dollfusi</i>	Plerocercoid	LM
24 <i>Pseudogrillotia pleistacantha</i>	Plerocercoid	LM
25 <i>P. zerbiae</i> sp. nov.	Plerocercoid	LM/REM
26 <i>Pseudolacistorhynchus noodti</i> gen. et sp. nov.	Plerocercoid	LM/REM
27 <i>Pseudotobothrium (Otobothrium) dipsacum</i> nov. comb.	Plerocercoid	LM/REM
28 <i>Pterobothrium crassicolle</i>	Plerocercoid	LM
29 <i>P. heteracanthum</i>	Plerocercoid	LM/REM
30 <i>P. kingstoni</i>	Plerocercoid	LM/REM
31 <i>Tentacularia coryphaenae</i>	Postlarve	LM/REM

Herkunft der Trypanorhynchiden: Im Folgenden werden die in dieser Arbeit dokumentierten Arten nach den Angaben ihres jeweiligen Herkunftsortes aufgelistet. Es folgen die Informationen über die vorgenommenen Arbeitsschritte an dem jeweiligen Material (L = Lichtmikroskopie für die Maßreihen, Z = Zeichnerische Dokumentation, R = Rasterelektronenmikroskopie). Zuletzt werden soweit bekannt die Fischart, Fischlänge und der Befallsort sowie das Sammeldatum angegeben. Bei dem nicht selbst gesammelten Material wird der Sammler oder die Sammlung benannt, bei Museumsmaterial erfolgt die Nennung der Registriernummer.

NO-Atlantik

- 1 *Grillotia erinaceus* (LZR): Aus *Merlangius merlangus* (Sammler: R. Bray; Sammeldatum: 08.06.1993).
Position: Von 60°00' N/00°16,42' W bis 60°04,28' N/00°21,12' W.

- 2 *Grillotia heptanchi* (Z): Aus *Lophius piscatorius* (Sammeldatum: 09.06.1982).
Position: 68°25' N/02°51' W. NHM 1989.3.3.15.
Grillotia heptanchi (R): Aus *Merlangius merlangus* (Sammler: R. Bray; Sammeldatum: 08.06.1993).
Position: Von 60°00' N/00°16,42' W bis 60°04,28' N/00°21,12' W.
- 3 *Grillotia rowei* (L): Aus *Coryphaenoides armatus* (Sammler: R. Bray; Sammeldatum: 12.09.1989).
Position: 48°52' N/16°24,1' W.
Grillotia rowei (L): Aus *Coryphaenoides armatus* (Sammler: R. Bray; Sammeldatum: 04.09.1989).
Position: 48°47,6' N/16°35,9' W.
Grillotia rowei (Z): Leber von *Coelorhynchus fasciatus*/*Coryphaenoides brevibarbis*/*Trachyrhynchus murrayi* (Sammler: R. Bray; Sammeldatum: 24.03.1992). NHM 1992.6.25.81.1-2 (Herkunft nicht gesichert)
Grillotia rowei (R): Aus *Coryphaenoides armatus* (Sammler: R. Bray).
- 4 *Hepatoxylon trichiuri* (R): Leibeshöhle von *Pollachius virens* (Sammler: F. Stein).
Gewässer nördlich von Schottland.
- 5 *Nybelinia* sp. (*N. lingualis*) (LR): Darmwand von *Pagusa lascaris* (Sammler: R. Bray; Sammeldatum: Okt. 1986). Position: 49°50,5' N/03°44,3' W. NHM 1987.4.23.18-32.

O-Atlantik (Zentral)

- 1 *Floriceps saccatus* (LZ): Aus *Mola mola* (Sammlung: A. Kovaleva)
- 2 *Hepatoxylon trichiuri* (LZ): Leibeshöhle von *Merluccius polli*
(Sammlung: A. Kovaleva; Sammeldatum: 26.02.1974).
- 3 *Tentacularia coryphaenae* (LZ): Geschlechtshöhle von *Sthenotheutis pteropus* (Cephalopoda)
(Sammlung: A. Kovaleva; Sammeldatum: 05-06.01.1974). Position: 04°19' N/39°51' W.

O-Atlantik, Golf von Guinea, Gewässer vor der Cross River Mündung, Nigeria

- 1 *Callitetrarhynchus gracilis* (L): Leibeshöhle von *Epinephelus aeneus*
(Länge: 40 cm; Sammler: H. Möller; Sammeldatum: Nov. 1988)
- 2 *Grillotia perelica* (LZR): Schwimmblase von *Caranx senegalensis*
(Länge: 26 cm; Sammeldatum: 05.09.1990).
- 3 *Otobothrium cysticum* (LZR): Mesenterien von *Pseudotolithus elongatus*
(Länge: 49 cm; Sammeldatum: 23.08.1990).
- 4 *Poecilancistrum caryophyllum* (LZ): Muskulatur von *Pseudotolithus senegalensis*
(Länge: 35 cm; Sammler: H. Möller; Sammeldatum: Nov. 1988).

SO-Atlantik

- 1 *Grillotia kovalevae* sp. nov. (LZ): Mesenterien von *Coelorhynchus karrerae*
(Sammlung: A. Kovaleva). Position: 30°13,4' S/03°10,23' O. NHM 1995.4.13.1.

W-Atlantik, Golf von Mexiko, Gewässer vor Ocean Springs, Mississippi, USA

- 1 *Callitetrarhynchus gracilis* (R): Spiraldarm von *Sphyrna lewini* (Sammeldatum: 03.07.1993).
- 2 *Dasyrhynchus giganteus* (LZR): Kopfmuskulatur/Gehirn von *Caranx hippos* (Sammeldatum: 04.07.1993).
- 3 *Nybelinia alloiatica* mihi var. (LZR): Endabschnitt des Magens von *Carcharhinus limbatus* (Länge: 98 cm; Sammeldatum: 01.07.1993).
- 4 *Otobothrium cysticum* (LR): Spiraldarm von *Rhizoprionodon terraenovae* (Länge: 89 cm; Sammeldatum: 28.06.1993).
- 5 *Otobothrium insigne* (LR): Spiraldarm von *Carcharhinus leucas* (Länge: 117 cm; Sammeldatum: 02.07.1993).
Otobothrium insigne (Z): Muskulatur von *Arius felis* (Sammler: M. Hildreth; Sammeldatum: Aug. 1982). NAPC 78166.
- 6 *Poecilancistrum caryophyllum* (R): Vorderer Darmabschnitt von *Carcharhinus leucas* (Sammeldatum: 03.07.1993).
- 7 *Pseudogrillotia pleistacantha* (LZ): Muskulatur von *Pogonias cromis* (Sammlung: R. Overstreet; Sammeldatum: Jul. 1974).
- 8 *Pseudogrillotia zerbiae* sp. nov. (LZR): Muskulatur von *Seriola dumerili* (Sammeldatum: 04.07.1993). NHM 1995.3.20.1-2.
- 9 *Pterobothrium heteracanthum* (Z): Aus *Micropogonias undulatus* (Sammlung: R. Overstreet; Sammeldatum: 05.11.1985).
- 10 *Tentacularia coryphaenae* (R): Leibeshöhle und Magenwand von *Coryphaena hippurus* (Länge: 131 cm; Sammeldatum: 04.07.1993).

W-Atlantik, Golf von Mexiko, Gewässer vor Empire, Louisiana, USA

- 1 *Oncomegas wagneri* (LZR): Aus *Ophidion* sp. (Sammlung: R. Overstreet; Sammeldatum: 1969).

SW-Atlantik, Gewässer vor der Insel Itamaraca (nördlich von Recife), Brasilien

- 1 *Callitetrarhynchus gracilis* (LZ): Mesenterien von *Chloroscombrus chrysurus* (Länge: 22 cm; Sammeldatum: 31.08.1993).
- 2 *Nybelinia edwinlintoni* (LZR): Aus Kapseln in den Mesenterien oder frei aus der Leibeshöhle von *Pseudupeneus maculatus* (Länge: 25 cm; Sammeldatum: 19.08.1993).
- 3 *Nybelinia* sp. (*N. senegalensis*) (LR): Leibeshöhle von *Haemulon plumieri* (Länge: 17 cm; Sammeldatum: 26.07.1991).
- 4 *Pseudolacistorhynchus noodti* gen. et sp. nov. (LZ): Leibeshöhle von *Pseudupeneus maculatus* (Länge: 24 cm; Sammeldatum: 19.08.1993). NHM 1994.2.2.1-8.
Pseudolacistorhynchus noodti gen. et sp. nov. (R): Leibeshöhle von *Pseudupeneus maculatus* (Länge: 27 cm; Sammeldatum: 31.08.1993).

- 5 *Pseudotobothrium (Otobothrium) dipsacum* **nov. comb. (LR)**: Leibeshöhle von *Haemulon plumieri* (Länge: 24 cm; Sammeldatum: 10.09.1993).
Pseudotobothrium (Otobothrium) dipsacum **nov. comb. (Z)**: Leibeshöhle von *Pseudupeneus maculatus* (Länge: 19 cm; Sammeldatum: 23.07.1991).
- 6 *Pterobothrium kingstoni* **(LZR)**: Leibeshöhle und Muskulatur von *Citharichthys spilopterus* (Länge: 16 cm; Sammeldatum: 13.09.1993).

SW-Atlantik, Gewässer vor Cabo Frio, Brasilien

- 1 *Callitetrarhynchus speciosus* **(LZ)**: Leibeshöhle von *Pomatomus saltatrix* (Sammler: Com., Inst. Oswaldo Cruz; Sammeldatum: 22.06.1963). CHIOC 29728.

SW-Atlantik, Gewässer vor Rio de Janeiro, Brasilien

- 1 *Callitetrarhynchus speciosus* **(R)**: Leibeshöhle (Sammler: Travassos). CHIOC 489.
- 2 *Progrillotia dollfusi* **(Z)**: Leibeshöhle von *Cynoscion striatus* (Sammler: A. Rego). CHIOC 32018 a.
- 3 *Pterobothrium crassicolle* **(LZ)**: Leibeshöhle von *Scorpaena* sp. (Sammler: Travassos; Sammeldatum: 12.11.1916). CHIOC 1329.
- 4 *Pterobothrium heteracanthum* **(LR)**: Aus *Micropogonias furnieri* (Sammler: Fario; Sammeldatum: 1909). CHIOC 2386.

SO-Pazifik

- 1 *Gymnorhynchus thyrstitae* **(L)**: Muskulatur von *Thyrstites atun* (Sammlung: A. Kovaleva; Sammeldatum: 08.01.1984). Position: 41°02' S/88°48' W.
Gymnorhynchus thyrstitae **(ZR)**: Muskulatur von *Allothunnus fallai* (Länge: 46 cm; Sammlung: A. Kovaleva; Sammeldatum: 29.11.1983). Position: 41°29,2' S/82°42,5' W.

SW-Pazifik

- 1 *Otobothrium penetrans* **(LZR)**: Muskulatur und Leibeshöhle von *Tylosurus acus* (Sammler: F. Petersen; Sammeldatum: Apr. 1990). Visaya-See, Philippinen.
- 2 *Patellobothrium quinquecatenatum* **(LZR)**: Am Darm und den Gonaden von *Lates calcarifer* (Sammler: I. Owen). Papua Neuguinea, NHM 1980.7.11.31-35.
- 3 *Poecilacanthum oweni* **gen. et sp. nov. (LZR)**: Muskulatur eines Catfish (Sammler: I. Owen). Papua Neuguinea, NHM 1995.2.23.1-3.

Indischer Ozean

- 1 *Grillotia perelica* **(Z)**: Muskulatur von Mugiliden (Sammler: M. Schramm). NHM 1988.7.25.5-20.

Fixiermethoden: Das selbst gesammelte Material (Tab. 3) wurde noch lebend in sauberer Kochsalzlösung (0,4%ig) gespült, mit 10%igem gepufferten Formalin fixiert und anschließend bis zur Weiterverwendung in 70%igen Alkohol bzw. 70% Alkohol/5% Glycerin eingelagert. Zusätzlich wurden einige Exemplare für die Rasterelektronenmikroskopie in 2,5%igem Glutaraldehyd fixiert. Vor der Fixierung mit der Formalinlösung wurden die Rüsselbandwürmer unter einem Deckglas auf einem Objektträger leicht gequetscht, wodurch die Tiere ihre Rüssel vor der Fixierung ausstülpten. Nach der Zugabe der Fixierflüssigkeit unter das Deckglas wurde dieses noch vor dem endgültigen Absterben des Trypanorhynchiden entfernt, um eine möglichst natürliche Körperform für die Rasterelektronenmikroskopie zu erhalten. Über das aus Museen stammende oder von Kollegen gesammelte Material lagen bezüglich der Fixiermethodik keine genauen Angaben vor.

2.2 Mikroskopiermethoden

Für die Lichtmikroskopie wurde das aus den verschiedenen Fixierungsmitteln stammende Untersuchungsmaterial wie folgt behandelt: Zuerst erfolgte eine Überführung der Rüsselbandwürmer in 70%igen Alkohol, anschließend wurden die Würmer in einer Alkohol/Carmin-Lösung gefärbt. Die Verweildauer in der roten Färbelösung schwankte je nach Größe und Präparatdicke zwischen 30 Sekunden und 4 Minuten. Bei zu dunkler Färbung des Präparates wurde mit einem Gemisch aus 70%igem Alkohol und einigen Tropfen konzentrierter Salzsäure wieder entfärbt. Die gefärbten Rüsselbandwürmer wurden anschließend in 70%igem Alkohol gewaschen und über eine Alkoholreihe (80, 90, 100%) in eine Alkohol (100%ig)/Eugenol-Lösung (Mischungsverhältnis 1:1) und danach in reines Eugenol überführt. Die auf diese Weise behandelten Trypanorhynchiden wurden auf einem Objektträger als Dauerpräparate in Kanadabalsam eingebettet.

Die zeichnerische Dokumentation der Präparate erfolgte mit einem Mikroskop der Marke LEITZ Wetzlar Orthoplan in einem Vergrößerungsbereich zwischen 32 und 800fach. Die Meßreihen und Zeichnungen des Untersuchungsmaterials aus den Museen in London, Beltsville und Rio de Janeiro entstanden an Labormikroskopen unterschiedlichen Fabrikats.

Die Lichtmikroskopie wurde dazu verwendet, die Artzugehörigkeit des vorliegenden Untersuchungsmaterials eindeutig zu bestimmen und für die untersuchten Arten ein Exemplar zeichnerisch zu dokumentieren. Zudem wurden die in Kapitel 1.2 aufgeführten Standardmaße exemplarisch ermittelt. Bei sämtlichen Arten bis auf *Dasyrhynchus giganteus*, *Grillotia heptanchi* und *Progrillotia dollfusi* wurden komplette Meßreihen der Körpermaße und Hakengrößen durchgeführt.

Der Schwerpunkt dieser Untersuchungen an Rüsselbandwürmern lag auf der rasterelektronenmikroskopischen Dokumentation verschiedener Rüsselbandwurmartent. Dabei wurden unterschiedliche Verfahren angewendet.

Die Aufnahmen von *Grillotia perelica* und *Otobothrium cysticum* von der nigerianischen Küste, *Pseudotobothrium (Otobothrium) dipsacum* von der nordostbrasilianischen Küste sowie *Otobothrium penetrans* von den philippinischen Gewässern entstanden wie folgt: Die Bandwurmlarven wurden in einer Alkoholreihe (s. o.) entwässert, in Äther überführt, an der Luft getrocknet und mit Silberfarbe oder Graphitklebetape auf Elektronenmikroskophalter montiert. Anschließend wurden die Halter und die darauf fixierten Tiere mit einer dünnen Gold-Palladium-Schicht in einer Argon-Atmosphäre bei 1,2 kV/40 mA/0,1 Torr überzogen und in einem Jeol JSM-35C bzw. JSM 6400 Elektronenmikroskop zwischen 10 und 15 kV untersucht und fotografiert. Die anderen Rüsselbandwurmart wurden nach der Entwässerung über eine Alkoholreihe in einem Kritischer-Punkt-Trockner der Marke BALZERS CPD 030 getrocknet, mit Hilfe von Graphitklebetape auf die Elektronenmikroskophalter aufgeklebt und in einem Sputter-Coater der Marke BALZERS SCD 004 bei 25 mA in einer Argon-Atmosphäre mit einer Gold-Palladium-Schicht überzogen. Diese Rüsselbandwürmer wurden in einem ZEISS DSM 940 zwischen 4 und 15 kV untersucht und fotografiert.

2.3 Die Behakung der Tentakel und ihre Charakterisierung

Für eine eindeutige Artbestimmung der Rüsselbandwürmer ist es notwendig, die artcharakteristische Tentakelbehakung zu erkennen und sie richtig zu interpretieren. Die hier vorgestellte Art der Charakterisierung bildet die methodische Grundlage für die eindeutige Beschreibung und damit für die systematische Einordnung der Trypanorhyncha-Arten sowie für einen Bestimmungsschlüssel über atlantische Rüsselbandwürmer.

Tentakel

Die Hakenformen sowie ihre Anordnung stimmen auf allen 4 Tentakeln überein, wobei sich die Hakenanordnung bei jeweils 2 Tentakeln exakt gleicht, bei den beiden anderen Tentakeln ist sie spiegelbildlich vertauscht. Aus diesem Grund kann für eine Charakterisierung der Tentakeloberflächen jeder Tentakel unabhängig von der Lage zu den Bothridien einzeln betrachtet werden. Die Rüssel der meisten Arten sind heteromorph behakt und lassen sich dadurch in zwei spiegelbildliche, jedoch leicht voneinander versetzte Hälften mit gleicher Behakung teilen (Abb. 7). Man erhält 2 Rüsselhälften entlang der Schnittebene, die linke (bothridiale (B)) und die rechte (antibothridiale (AB)) Tentakeloberfläche. Die innere Tentakeloberfläche (I) befindet sich dort, wo die

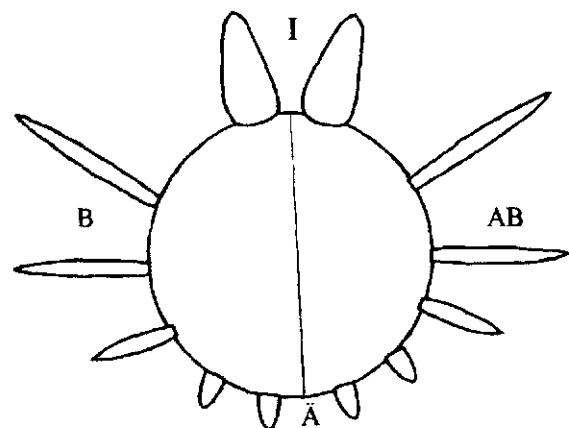


Abb. 7: Schematischer Tentakelquerschnitt (Blickrichtung von metabasal nach basal) mit der bothridialen (B), antibothridialen (AB), inneren (I) und äußeren (A) Tentakeloberfläche.

größeren Haken spiegelbildlich zueinanderstehen. Die äußere Tentakeloberfläche (\bar{A}) liegt auf der gegenüberliegenden Seite und ist mit kleineren, zumeist anders geformten Haken besetzt. Entsprechend dieser Betrachtung lassen sich bei Rüsselbandwurmarten, welche nur gleichmäßig geformte und gleichgroße Haken aufweisen, diese verschiedenen Tentakeloberflächen nicht erkennen.

Hakenform

Hakenaufbau: Bei trypanorhynchiden Cestoden setzen sich die Rüsselhaken aus einer Hakenbasis (B), einem Hakenschaft (S) und einer Hakenspitze (SP) zusammen (Abb. 8). Je nach Ausrichtung der Hakenspitze wird zwischen einem vorderen (V) und hinteren (H) Hakenteil sowie einer inneren (I) und äußeren (\bar{A}) Hakenkante unterschieden. Desweiteren lassen sich massive oder hohle Haken unterscheiden.

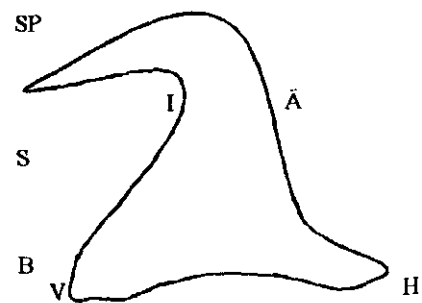


Abb. 8: Schemazeichnung eines Hakens.

Hakengröße: In dieser Arbeit werden die Totallänge L als größte Ausdehnung, teilweise auch die Basislänge B (Ansatzfläche des Hakens am Tentakel) sowie die Hakenhöhen H (Distanz vom Scheitelpunkt bis zur Hakenbasis) und H' (von der freien Spitze lotrecht zur Basis des Hakens) angegeben (Abb. 9).

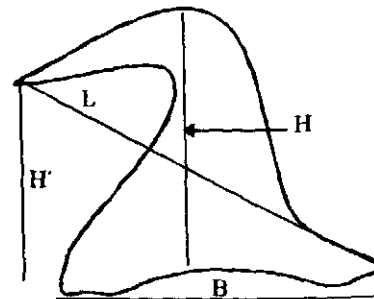


Abb. 9: Messstrecken eines Hakens.

Haupt- und Zwischenhaken: Haupthaken oder Makrohaken sind große und auffällige Haken, die in auffälligen diagonalen Reihen von der inneren zur äußeren Tentakeloberfläche um den Tentakel herum angeordnet sind. Ihre Größe nimmt normalerweise in Richtung der äußeren Tentakeloberfläche ab. Zwischen zwei Reihen solcher Haupthaken können interpolierte Zwischenhaken positioniert sein. Diese zumeist deutlich kleineren Haken befinden sich auf den seitlichen oder äußeren Tentakeloberflächen und sind häufig ebenfalls in Reihen angeordnet.

Hakenbänder und Hakenfelder: Im Metabasalteil der Tentakel stehen auf der äußeren Tentakeloberfläche einiger Arten viele kleine Haken sehr eng zusammen und bilden die sogenannten Hakenbänder. Die einzelnen Haken stehen diagonal auf Lücke zusammen. Im Basalteil der Tentakel verbreitern sich vielfach die Hakenbänder zu Hakenfeldern, in denen die Anzahl an kleinen Haken stark vermehrt ist. Bei vielen Arten gehen die Hakenbänder oder Hakenfelder in die Haupt- und Zwischenhakenreihen über.

Hakenkette: Auf der äußeren Tentakeloberfläche ist entlang der Tentakellängsachse eine Reihe von einzeln stehenden Haken erkennbar. Diese Haken werden als Hakenkette bezeichnet. Sie gehen aus den Haupt- und Zwischenhakenreihen hervor, können jedoch deutlich durch ihre Form und Anordnung als Hakenkette von den Hakenreihen abgegrenzt werden.

Hakenanordnung

Die Haken auf den Tentakeln von Rüsselbandwürmern sind nach einem bestimmten Schema angeordnet, sie bilden ein artcharakteristisches Muster (Kapitel 1.2). In dieser Arbeit wurden für die Darstellung der Hakenanordnung Schemazeichnungen angefertigt, in denen der einzelne Haken als Oval dargestellt ist (Abb. 10). Je nach Größe des Hakens ist auch das Oval in unterschiedlicher Größe dargestellt. Zur Verdeutlichung des artcharakteristischen Behakungsmusters sind einige der Ovale schwarz eingefärbt. Bei homeoacanth behakten Rüsselbandwürmern ist jeweils ein halber Tentakelumlauf dargestellt (Abb. 10 a), bei hetero- und poeciloacanthen Trypanorhynchiden wird ein vollständiger Tentakelumlauf dargestellt (Abb. 10 b). In diesem Fall trennen die beiden Begrenzungslinien die bothridiale (B) und antibothridiale (AB) Rüsseloberfläche auf der Tentakelinnenseite (I). Die Haken in der Mitte der Zeichnung sind auf der äußeren Tentakeloberfläche (Ä) positioniert.

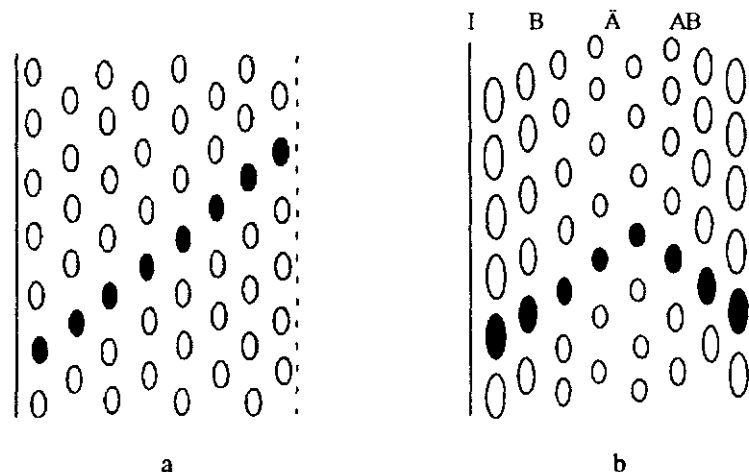


Abb. 10: Schematische Darstellungsart von homeo- (a) sowie hetero- und poeciloacanthen (b) Behakungstypen (Innere (I), bothridiale (B), äußere (Ä) und antibothridiale (AB) Tentakeloberflächen).

Behakungsanordnungen: Die von Dollfus (1942) beschriebenen 4 Behakungstypen werden für diese Arbeit erstmalig unter zwei neuen Überbegriffen zusammengefasst:

1. Behakungstyp Hakenreihen vollständig: In der Metabasalbehakung finden sich nur vollständige Haupthakenreihen. Es laufen entweder etwa gleichgroße und gleichförmige Haken spiralig um die Tentakel

herum (*homeoacanth*), oder geschlossene Haupthakenreihen treffen sich V-förmig auf den inneren und äußeren Tentakeloberflächen (*heteroacanth typica*).

I. Homeoacanth Behakungstyp: Etwa gleichgroße und gleichförmige Haken sind spiralg um die Tentakel herum positioniert (Abb. 10 a, 11 a). Die Haken sind massiv (vereinzelt hohl).

a) Typ I: Haken homeomorph, bilden ein Fünfermuster (Abb. 4).

b) Typ II: Haken heteromorph, ein Fünfermuster ist weiterhin ersichtlich (Abb. 4).

II. Behakungstyp heteroacanth typica: Es kommen nur komplette Haupthakenreihen vor, Zwischenhaken sind nicht vorhanden (Abb. 10 b). Die Hakenreihen bilden zwei spiegelbildliche, jedoch voneinander versetzte Halbspiralen auf den seitlichen Tentakeloberflächen. Die Haken sind hohl (vereinzelt massiv).

2. Behakungstyp Hakenreihen teilweise reduziert: In der Metabasalbehakung finden sich Hakenbänder, Hakenfelder, Hakenketten und/oder Zwischenhakenreihen. Zwischenhaken sind vorhanden oder sekundär reduziert. Unter dem Behakungstyp Hakenreihen teilweise reduziert werden also die Behakungstypen *heteroacanth atypica* und *poeciloacanth* zusammengefasst.

I. Behakungstyp heteroacanth atypica: Die Haken lassen sich in Haupt- und Zwischenhaken unterscheiden und sind in Reihen diagonal entlang den Tentakelseiten angeordnet. Die einzelnen Halbspiralen auf den beiden seitlichen Tentakeloberflächen sind spiegelbildlich, jedoch voneinander versetzt, angeordnet (Abb. 11 b). Die Haken sind zumeist hohl. Bei einigen Arten sind auf der äußeren Tentakeloberfläche Hakenbänder bzw. Hakenfelder zu erkennen. Diese können die Haupt- oder Zwischenhakenreihen überlappen, wodurch die kleinen Haken die eigentliche Anzahl an Haupt- und Zwischenhaken je Reihe stark vergrößern können (Abb. 11 c). Diese Rüsselbandwurmgruppe wurde von Dollfus (1942) unter die *poeciloacanth* Trypanorhynchiden eingeordnet, erst Campbell & Beveridge (1994) ordneten diese Gruppe zu den *Heteracantha atypica*.

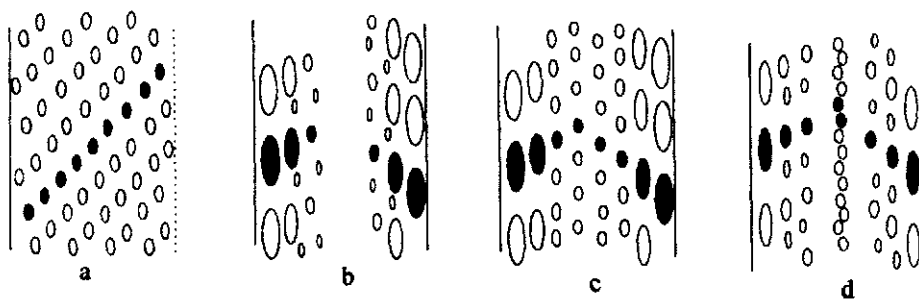


Abb. 11: Schematische Zeichnungen der homeoacanthen (a), heteroacanthen atypica (b, c) und poeciloacanthen (d) Behakungstypen.

II. Poeciloacanthher Behakungstyp: Auf der äußeren Tentakeloberfläche ist zumindest im Basalteil der Tentakel eine Hakenkette zu erkennen (Abb. 11 d). Wie bei der heteroacanthen Behakung lassen sich die Haken in Haupt- oder Zwischenhaken einteilen und sind in Reihen diagonal um den Tentakel herum angeordnet. Auch hier sind die einzelnen Halbspiralen auf den beiden seitlichen Tentakeloberflächen spiegelbildlich, jedoch voneinander versetzt, angeordnet. Die Haken sind zumeist hohl.

Darstellung der artspezifischen Behakungstypen

Die unterschiedlichen Behakungstypen erlauben es nicht, für die Auswertung ein völlig einheitliches Schema zu verwenden. Dementsprechend wird zwischen homeoacanthen und hetero- bzw. poeciloacanthen Rüsselbandwürmern unterschieden.

Homeoacanthher Behakungstyp: Nach Angabe der folgenden Charakteristika erfolgt eine Schemazeichnung der einzelnen Arten, um die Stellung der Haken zueinander besser darstellen zu können.

- a. Hakenanzahl in der Metabasalbehakung bei einer halben Umdrehung um den Tentakel (Abb. 12 a).
- b. Messung der Haken in der Metabasalbehakung (bei heteromorpher Behakung sowohl auf der inneren als auch auf der äußeren Tentakeloberfläche): Totallänge L, Basislänge B.
- c. Messung und Dokumentation der Haken einer eventuell vorhandenen, besonderen Basalbehakung.

Bei den Arten mit einer vollständig homeomorphen Behakung lassen sich die verschiedenen Tentakeloberflächen nicht erkennen, bei Arten mit einer heteromorphen Behakung ist nur zwischen der inneren und der äußeren Tentakeloberfläche zu unterscheiden. In beiden Fällen läßt sich aufgrund der spiraligen Hakenanordnung keine eindeutige Symmetrieebene ausmachen. Aus diesem Grund erfolgt bei der Beschreibung beider Behakungstypen die Bestimmung der Hakenanzahl je halber Umdrehung um den Tentakel ohne Berücksichtigung einer besonderen Symmetrieebene (Abb. 10 a).

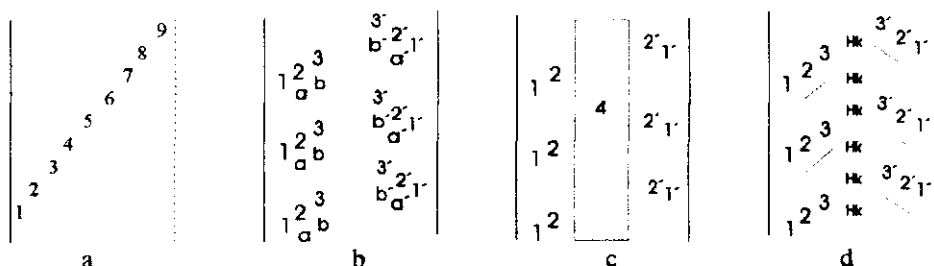


Abb. 12: Kennzeichnung der in Abb. 11 dargestellten homeoacanthen (a), heteroacanthen atypica (b, c) und poeciloacanthen (d) Behakungstypen (Hk = Haken der Hakenkette).

Hetero- und Poeciloacanth Behakungstyp: Im Gegensatz zu beiden homeoacanthen Rüsselbandwurmtypen sind die Behakungen von hetero- und poeciloacanthen Rüsselbandwürmern je nach Art sehr unterschiedlich. Sie können jedoch nach einem gemeinsamen Schema charakterisiert werden. Für die Beschreibung der Arten ist insbesondere die Charakterisierung der Metabasalbehakung wichtig, die wie folgt vorgenommen wird:

a. Nach der Bestimmung der bothridialen und antibothridialen Tentakeloberfläche erfolgt von der inneren Tentakeloberfläche beginnend die Numerierung der Haupthaken (1, 2, 3, 4, ...) entlang der bothridialen Oberfläche. Es ist darauf zu achten, daß die Hakenreihen der bothridialen Tentakeloberfläche immer von links unten (innere) nach rechts oben (äußere Tentakeloberfläche) zu lesen sind (Abb. 12 b-d). Anschließend werden die Haupthaken der antibothridialen Tentakeloberfläche von rechts unten (innere) nach links oben (äußere Tentakeloberfläche) durchnummeriert (1', 2', 3', 4', ...). Falls die Anzahl an Haken je Haupthakenreihe die Zahl 10 übersteigt, so wird der Übersicht halber eine solche Hakenreihe in der Form eines einzelnen Balkens dargestellt, die Hakenanzahl wird im beistehenden Text vermerkt. Es ist anzumerken, daß sich bothridiale und antibothridiale Haupt- bzw. Zwischenhakenreihen auf der äußeren Tentakeloberfläche überlappen können.

b. Haupthaken lassen sich zumeist aufgrund ihrer Größe eindeutig von den Zwischenhaken unterscheiden. Insbesondere bei den Behakungstypen heteroacanth atypica ohne Hakenbänder lassen sich jedoch auch kleine und einzeln stehende Haken ausmachen, die in der Nähe des letzten Haupthakens in direkter Verlängerung der Haupthakenreihe positioniert sind. Sie werden in diesen Fällen trotz ihrer geringen Größe ebenfalls als Haupthaken gezählt. Ausschlaggebend in diesem Fall ist nicht ihre Größe, welche sich von dem letzten Haupthaken unterscheidet, sondern ihre Position.

c. Stehen zwischen den Haupthakenreihen einzelne Zwischenhaken, so werden diese mit kleinen Buchstaben (a, b, c, d, ...; a', b', c', d', ...) gekennzeichnet. Dabei wird mit a (a') bei dem am meisten in Richtung der inneren Tentakeloberfläche stehenden Haken angefangen (Abb. 12 b). Bei einigen Arten ist die genaue Anzahl an Zwischenhaken nicht eindeutig zu bestimmen, sie schwankt zum Teil entlang eines Tentakels. In diesen Fällen werden die einzelnen Hakenreihen als Balken in das Schema eingezeichnet (Abb. 12 d). Bei dem Auftreten von mehreren Zwischenhakenreihen muß eine solche mindestens zwei parallel zu den Haupthakenreihen stehende Haken aufweisen.

d. Bei poeciloacanthen Trypanorhynchiden werden die Haken der Hakenkette mit einem Hk gekennzeichnet (Abb. 12 d). Falls die Hakenkette sich nicht über den gesamten Metabasalteil des Tentakels erstreckt, wird diese nur in dem unteren Teil der Schemazeichnung eingezeichnet.

e. Bei den heteroacanthen Arten mit Hakenbändern oder Hakenfeldern ist die genaue Anzahl an Haupt- und Zwischenhaken nicht eindeutig zu bestimmen, da die Haupt- und Zwischenhakenreihen die Hakenbänder überlappen. Dadurch ist es fast unmöglich, den Anfang der Hakenreihe oder des Hakenfeldes festzulegen. In diesen Fällen wird als letzter Haupthaken der größte, eindeutig zu bestimmende Haupthaken festgelegt. Die Hakenbänder werden anschließend als Rechteck dargestellt, die Anzahl der auf der äußeren Tentakeloberfläche diagonal nebeneinanderstehenden Haken wird darin vermerkt (Abb. 12 c, 13).

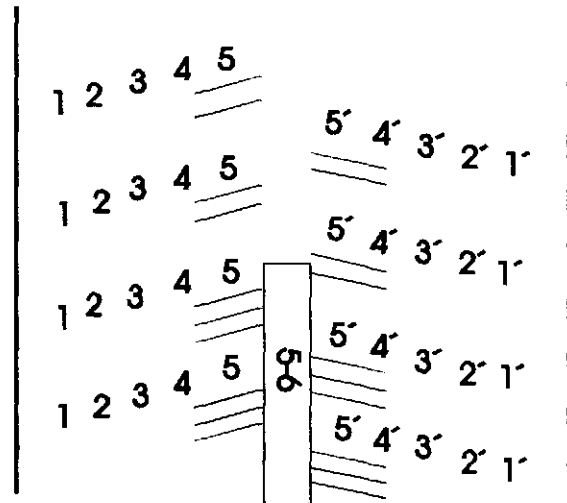


Abb. 13: Behakungstyp heteroacanth atypica.

Falls sich diese Hakenbänder nicht entlang der gesamten Tentakellängsachse erstrecken, wird dieses Rechteck nur in der unteren Hälfte der Zeichnung dargestellt. Vielfach auftretende Zwischenhaken werden wiederum als Zwischenhakenreihen in Balkenform in das Schema eingezeichnet (siehe Abb. 13).

f. Messung der Haken: Totallänge L , eventuell auch die Höhe H oder H' sowie die Basislänge B

g. Die charakteristische Basalbehakung von hetero- und poeciloacanthen Trypanorhynchiden wird entweder zeichnerisch oder fotografisch dokumentiert. Anschließend erfolgt die Messung der speziell geformten Hakentypen. Entsprechende Angaben sind dem begleitenden Text in dem Kapitel Beschreibungen von Rüsselbandwürmern zu entnehmen.

Bestimmung der Behakungsformel

Die Behakungsformel besteht aus 3 (homeoacanth Behakung) bzw. 5 (hetero- und poeciloacanth Behakung) Angaben. Bei einem homeoacanth behakten Rüsselbandwurm wird zuerst die Anzahl der Haken bei einer halben Umdrehung um den Tentakel angegeben, bevor die Form der Haken in der Metabasalbehakung (homeomorph oder heteromorph) angeführt wird. Als dritte Information folgt, ob eine charakteristische Basalbehakung vorkommt oder nicht. Ein Beispiel dieser Behakungsformel mit den verwendeten Symbolen wird in der Tab. 5 gegeben.

Bei heteroacanth und poeciloacanth Arten beinhaltet die Behakungsformel die folgenden 5 Informationen:

- Anzahl der Haupthaken
- Hakenketten vorhanden oder fehlend

2 Material und Methoden

- Anzahl der Zwischenhaken bzw. der Zwischenhakenreihen
- Anzahl der Haken im Hakenband
- Vorkommen einer charakteristischen Basalbehakung

Eine Übersicht über die verwendeten Symbole gibt die folgende Tabelle.

Tab. 5: Symbole der Behakungsformeln am Beispiel der unter Abb. 12 dargestellten Behakungstypen (n.v. = nicht vorhanden).

Behakungstyp	Homeoacanth	Heteroacanth atypica	Heteroacanth atypica	Poeciloacanth
Abbildung 12	a	b	c	d
Haken je halbem Tentakelumlauf (n)	9	n.v.	n.v.	n.v.
Haken homeo- (ho) bzw. heteromorph (he)	ho	n.v.	n.v.	n.v.
Anzahl der Haupthaken (n)	n.v.	3	2	3
Mit/ohne Hakenketten (+/-)	n.v.	-	-	+
Anzahl der Zwischenhaken (n(H)) bzw. Zwischenhakenreihen (n(R))	n.v.	2 (H)	-	1 (R)
Anzahl der Haken im Hakenband (n(Hb))	n.v.	-	4 (Hb)	-
Mit/ohne besondere Basalbehakung (+/-)	+/-	+/-	+/-	+/-
Behakungsformel	9/ho/+	3/-/2(H)/-/-	2/-/4(Hb)/+	3/+/1(R)/-/-

Bei einigen Arten verändert sich die Metabasalbehakung mit zunehmender Entfernung vom Tentakelansatz, insbesondere auf der äußeren Tentakeloberfläche. Ein solches Beispiel ist auf der Abb. 13 wiedergegeben. In diesem Fall erfolgt zuerst die Beschreibung der in Richtung Tentakelansatz vorhandenen Metabasalbehakung, die Veränderung der Behakung in Richtung Tentakelspitze wird anschließend in eckigen Klammern genannt. Die Behakungsformel lautet wie folgt: 5/-/3(R)/5-6(Hb)/+ [5/-/2(R)/-/+].

3 Beschreibungen von Rüsselbandwürmern

Die Artbeschreibungen der Rüsselbandwürmer erfolgen nach einem einheitlichen Schema. Zuerst wird die systematische Einordnung der Art nach der in dieser Arbeit erstellten Systematik vorgenommen (Kapitel 5). Dabei werden die Taxa **Überfamilie**, **Familie**, **Gattung** und **Art** aufgeführt. Anschließend folgt eine Auflistung von **Synonymen**. Ein Großteil der Synonyme wurde bereits in der Arbeit von Dollfus (1942) benannt. Bei der Benennung der **ähnlichen Arten** wurden nur im Atlantik vorkommende Trypanorhyncha-Arten berücksichtigt. Zusätzlich erfolgt bei Familien und Gattungen, welche in dieser Arbeit erstmalig benannt werden, eine **Familien-** bzw. **Gattungsdiagnose**.

Die Artbeschreibungen beginnen mit einer Beschreibung des **Habitus** mit den Körperstrukturen wie den Tentakelscheiden und Bulben sowie den wichtigsten Scolexproportionen. Es folgt eine Charakterisierung der Oberflächenstrukturen anhand von rasterelektronenmikroskopischen Aufnahmen (Kapitel 3.3). Für jede Art werden in einer Tabelle die charakteristischen **Scolexmaße** angegeben. Bei einigen Artcharakterisierungen mußte über die eigenen Beschreibungen hinaus auf Messungen in der zur Verfügung stehenden Literatur zurückgegriffen werden. Diese Vorgehensweise wurde notwendig, da bei der erfolgten Materialsammlung teilweise nur Einzelexemplare der Rüsselbandwurmart gefunden werden konnten, die für die rasterelektronenmikroskopischen Untersuchungen verwendet wurden. In diesen Fällen sind die Originalzitate im Text der Artcharakterisierungen vermerkt.

Die Charakterisierung der **Behakungsanordnung** sowie die Messung einzelner Haken erfolgt nach dem im Kapitel 2.3 vorgestellten Schema. Dabei erfolgt zuerst eine Beschreibung der Metabasalbehakung, bevor auf besondere Formen der Basalbehakung eingegangen wird. Die Metabasalbehakung wird für die meisten Arten in einer schematischen Form dargestellt. Der Abschluß der Charakterisierung der Tentakelbehakung erfolgt mit der Nennung der **Behakungsformel**.

Es folgen die Angaben zu dem **Verbreitungsgebiet** sowie die Nennung von bisher beschriebenen Wirtsfischen aus diesen Gewässern. Dabei wird gesondert zwischen den **Wirtsfischarten** aus der Gruppe der Knochenfische und den **Endwirten** unterschieden. Ein Großteil dieser Angaben wurden den Arbeiten von Dollfus (1942) und Bates (1990) entnommen. Nach einer Auflistung der **Lokalisation im Knochenfisch** erfolgt unter der Überschrift **Bemerkungen** eine Anmerkung zu der systematischen Stellung der vorgestellten Art, wie sie sich aus der vorgestellten Artcharakterisierung ergibt, bzw. der Hinweis auf weitere Besonderheiten.

Die Artcharakterisierung wird abgeschlossen mit dem Hinweis auf wichtige **Literatur** über die vorgestellte Art. Bei neuen Artbeschreibungen erfolgt nach der Behakungsformel zusätzlich eine **taxonomische Zusammenfassung**.

Die Zeichnungen, Meßreihen sowie die rasterelektronenmikroskopischen Aufnahmen der einzelnen Arten wurden anhand der in Kapitel 2.1 aufgelisteten Exemplare angefertigt.

3.1 Artcharakterisierungen (atlantische Arten)

In diesem Kapitel werden 29 verschiedene Rüsselbandwurmartarten charakterisiert, welche entweder im Atlantischen Ozean gesammelt oder von anderen Autoren im Atlantik nachgewiesen wurden. Die Arten werden in der folgenden Reihenfolge charakterisiert:

1. *Tentacularia coryphaenae*, 2. *Nybelinia edwinlintoni*, 3. *Nybelinia alloiotica* mihi var., 4. *Nybelinia* sp. (*N. lingualis*), 5. *Nybelinia* sp. (*N. senegalensis*), 6. *Hepatoxylon trichiuri*, 7. *Gymnorhynchus thyrstatae*, 8. *Pterobothrium crassicolle*, 9. *Pterobothrium heteracanthum*, 10. *Pterobothrium kingstoni*, 11. *Grillotia erinaceus*, 12. *Grillotia heptanchi*, 13. *Grillotia kovalevae* sp. nov., 14. *Grillotia perelica*, 15. *Grillotia rowei*, 16. *Progrillotia dollfusi*, 17. *Pseudogrillotia pleistacantha*, 18. *Pseudogrillotia zerbiae* sp. nov., 19. *Dasyrhynchus giganteus*, 20. *Floriceps saccatus*, 21. *Callitetrarhynchus gracilis*, 22. *Callitetrarhynchus speciosus*, 23. *Pseudolacistorhynchus noodti* gen. et sp. nov., 24. *Oncomegas wagneri*, 25. *Otobothrium cysticum*, 26. *Pseudotobothrium* (*Otobothrium*) *dipsacum* nov. comb., 27. *Otobothrium insigne*, 28. *Otobothrium penetrans*, 29. *Poecilancistrum caryophyllum*.

Die systematische Gliederung der einzelnen Artcharakterisierungen entspricht der in Kapitel 5 durchgeführten systematischen Einteilung der Trypanorhyncha. Die Bildverweise beziehen sich auf die Fototafeln in Kapitel 3.3.

Überfamilie: Tentacularioidea nov.
Familie: Tentaculariidae Poche, 1926 sensu nov.
Gattung: *Tentacularia* Bosc, 1797

Art: *Tentacularia coryphaenae* Bosc, 1797
Synonymie: *Echinorhynchus quadrirostris* Goeze, 1782; *E. quadricornis* Goeze (Bosc 1797); *E. conicus* Zeder, 1803; *E. hippuris* Zeder, 1803; *Tetrarhynchus papillosus* Rudolphi, 1809; *T. appendiculatus* Rudolphi, 1809; *T. macrobothrius* Rudolphi, 1819; *Tentacularia doradis* Bosc (de Blainville, 1828); *Tetrarhynchus megabothrius* Rudolphi (de Blainville 1828); *Bothriocephalus bicolor* Bartels (Nordmann 1832); *Tentacularia boscii* Cuvier (Guérin-Méneville 1829-1844); *Rhynchobothrius bicolor* Bartels (Dujardin 1845); *Stenobothrium macrobothrium* Diesing, 1850; *S. appendiculatum* Diesing, 1850; *Rhynchobothrius rugosus* Leuckart, 1850; *Tetrarhynchus bicolor* Wagener, 1854; *Tetrarhynchobothrium rugosum* Diesing, 1854; *T. bicolor* Diesing, 1854; *T. rugosum* Diesing, 1863; *T. bicolor* Diesing, 1863; *Abothros carcharias* Welch, 1876; *Abothrium carchariae* von Linstow, 1878; *Tetrabothriorhynchus rugosum* Leuckart (Monticelli 1893); *Tetrarhynchus coryphaenae* Bosc (Vaulleopard 1899); *Tetrarhynchus quadrirostris* Goeze (Vaulleopard 1899); *Tetrarhynchus migratorius* Rudolphi (Pintner 1913) [Dollfus 1942]; *Pierretia carchariae* (von Linstow, 1878) (Guiart 1927); *Tentacularia rugosa* Leuckart, 1850 (Guiart 1935)

Ähnliche Arten: Keine

Habitus (Abbildung 14-15; Bild 1-7): Der Scolex ist craspedot und zwischen 0,5-1 cm lang. Seine Form kann je nach Kontraktionszustand stark variieren, zumeist ist sie jedoch nach der Fixierung länglich bis oval. Am auffälligsten sind die vier extrem langen, sich über fast den gesamten Scolex erstreckenden Bothridien (Abb. 14). Sinnesgruben auf den Bothridienrändern kommen nicht vor. Die Pars vaginalis ist kurz und es folgen die im Verhältnis zum Körper ebenfalls kurzen Bulben (Pars bulbosa). Die Tentakelscheiden sind gerade und der Retraktormuskel inseriert an der Bulbenbasis. Ein Präbulbularorgan ist nicht vorhanden. Obwohl ein um die Tentakelscheidenbasis verlaufender Muskelring gut sichtbar ist, fehlt der charakteristische, leicht anzufräbende halbkreisförmige Kern in der Tentakelscheidenwand. Sowohl ein Appendix als auch ein fast den gesamten Appendix überlappendes Velum sind vorhanden.

Die Bothridieninnenfläche sowie der Bothridienrand sind mit Oberflächenhaken, mit stachelähnlich geformten (Länge: 8-10 µm) sowie mit deutlich kürzeren, fadenförmigen Mikrotrichen bedeckt (Bild 5-7). Besonders deutlich sind die Oberflächenhaken auf den Bothridienrändern zu erkennen. Über die Oberflächenstrukturen der übrigen Scolexteile liegen keine weiteren Informationen vor.

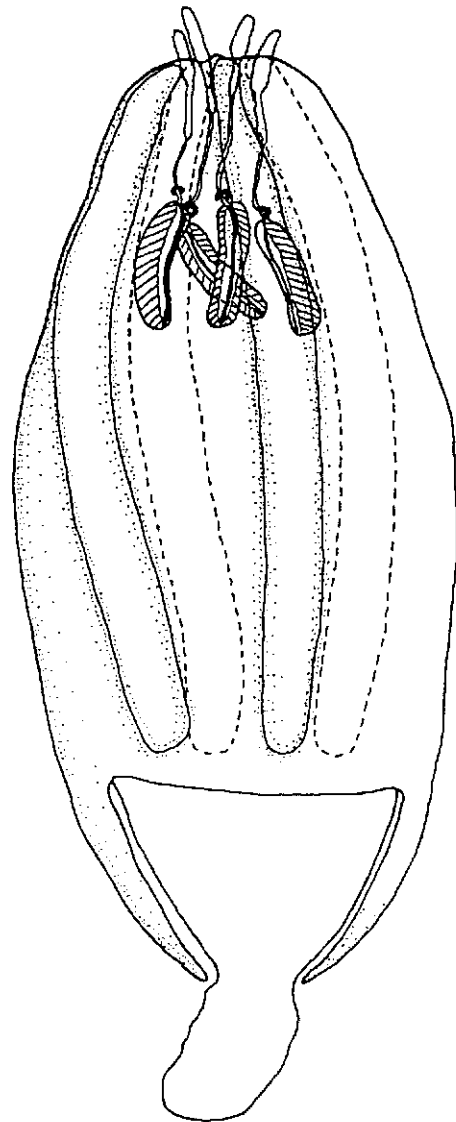


Abb. 14: Scolex von *Tentacularia coryphaenae*
 (Balken = 1 mm).

Scolexmaße: In der nebenstehenden Tabelle sind die Scolexmaße von *Tentacularia coryphaenae* (3 Individuen) aus *Sthenotheutis pteropus* angegeben.

Tab. 6: Scolexmaße von *Tentacularia coryphaenae* (Maße in µm).

Körperteil	Mittel	Bereich
Scolexlänge	8500	6560-9860
Pars bothridialis	5460	4290-6080
Pars vaginalis	1070	864-1220
Pars bulbosa	930	740-1250
Scolexbreite	2560	2460-2720
Appendixlänge	2680	1760-3580
Velumlänge	1640	1120-2110
Bulbenlänge/Bulbenbreite	5,1:1	-
Pars both./Pars vag./Pars bulbosa	5,9:1,2:1	-

3 Beschreibungen von Rüsselbandwürmern

Hakenanordnung basierend auf 3 Postlarven (Abbildung 15; Bild 1-4): Die Behakung ist homeoacanth, sämtliche Haken sind homeomorph. Die Metabasalbehakung besteht aus 7 Haken bei jeder halben Umdrehung um den Tentakel (Abb. 15; Bild 1), in Richtung Tentakelbasis nimmt ihre Anzahl jedoch zu. Die Größe der Haken schwankt, die Maße liegen zwischen 20-35 µm (Länge) und 20-26 µm (Basallänge).

Es ist eine typische Basalbehakung vorhanden, welche aus in einem Fünfermuster angeordneten und charakteristisch geformten Haken besteht (Bild 2-4). Die Hakenform mit einer zentralen und mit zwei seitlichen Spitzen erinnert an dreifingerige Mikrotrichen. Die Hakengröße nimmt vom Tentakelansatz bis hin zu der Metabasalbehakung zu (Länge: 6-15 µm), wobei sich die zentrale Spitze verlängert bzw. die seitlichen Spitzen reduzieren (Bild 2).

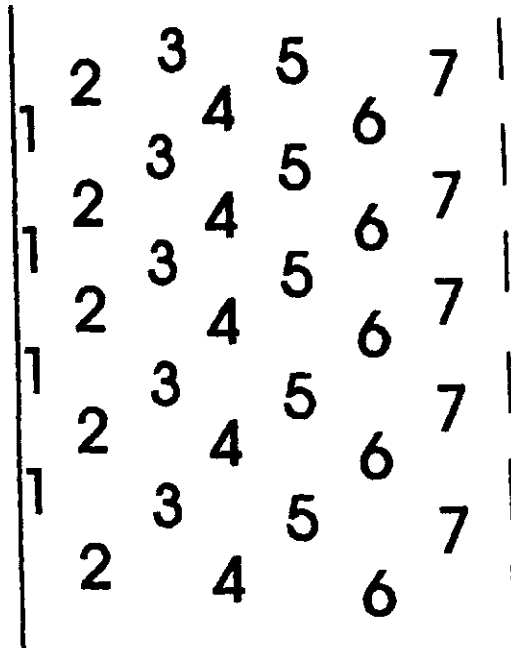


Abb. 15: Metabasalbehakung von *Tentacularia coryphaenae*.

Behakungsformel: 7/ho/+

Verbreitung: *Tentacularia coryphaenae* ist eine weltweit verbreitete Art. Besonders häufig werden große und pelagisch lebende Fische in den tropischen Meeren befallen. Im Atlantik gibt es Artnachweise von den Küsten Europas, Nord- und Südamerikas und Westafrikas (Appy & Burt 1982, Baudin-Laurencin 1971, Dollfus 1960, Gaevskaya & Nigmatullin 1978, Rego 1977).

Wirtsfischarten: *Acanthocybium solanderi*, *Brama rayi*, *Centropomus nigrescens*, *Chauliodus sloani*, *Chelone mydas*, *Coryphaena hippurus*, *C. equisetis*, *Cybium guttatum*, *Echneis naucrates*, *Euthynnus affinis*, *E. alleteratus*, *E. yaito*, *Gadus morhua*, *Gymnosarda pelamys*, *Halichelys atra*, *Hippoglossus* sp., *Katsuwonus pelamys*, *Lampris guttatus*, *Lophius piscatorius*, *Merluccius gayi*, *Oncorhynchus tshawytscha*, *Orcynopsis unicolor*, *Otolithus aequidens*, *Paralichthys dentatus*, *Pelamys bonapartei*, *Polyprion oxygeneios*, *Ruvettus tydemani*, *Salmo salar*, *Sarda sarda*, *Scomber japonicus*, *Scomberomorus cavalla*, *Sternoptyx diaphana*, *Stomias boa ferox*, *Tetrapturus lessonae*, *Thunnus albacores*, *T. thynnus*, *Thyrstites atun*, *Trachurus murphyi*, *Xiphias gladius* (Bates 1990, Baudin-Laurencin 1971, Chandra 1983, Dollfus 1942, El-Naffar et al. 1992, Escalante & Carvajal 1984, Gartner & Zwerner 1989, Moser 1986, Schmidt 1986)

Endwirte: *Carcharias* sp., *Carcharinus commersoni*, *C. galapagensis*, *C. limbatus*, *C. longimanus*, *C. melanopterus*, *C. milberti*, *C. obscurus*, *Carcharodon carcharias*, *Galeocerdo tigrinus*, *Prionace glauca*, *Scoliodon walbeehmi*, *Sphyrna zygaena* (Bates 1990, Dollfus 1942)

Lokalisation im Knochenfisch: Die Postlarven von *Tentacularia coryphaenae* befinden sich überwiegend in der Fischmuskulatur. Sie bewegen sich jedoch häufig auch frei in der Leibeshöhle bzw. befallen die Magenwand. Sie sind sehr beweglich und können das Wirtsgewebe in kurzer Zeit durchdringen.

Bemerkungen: Keine

Wichtige Literatur: Bates (1990), Dollfus (1942)

Überfamilie: Tentacularioidea nov.
Familie: Tentaculariidae Poche, 1926 *sensu nov.*
Gattung: *Nybelinia* Poche, 1926

Art: *Nybelinia edwinlintoni* Dollfus, 1960
Synonyme: Keine
Ähnliche Arten: *Nybelinia bisulcata* (Linton, 1889); *N. goreensis* Dollfus, 1960; *N. eureia* Dollfus, 1960

Habitus (Abbildung 16-17; Bild 8-14): Der Scolex ist craspedot, ca. 2,5 mm lang und seine Form ist eiförmig (Abb. 16; Bild 8). Die vier Saugnäpfe sind dreieckig geformt und haben keine Sinnesgruben auf den Rändern. Die Pars bothridialis erstreckt sich mit ca. 1,5 mm Länge über mehr als die Hälfte des Scolex. Die Pars vaginalis ist kurz und doppelt so lang wie die Pars bulbosa. Die Tentakelscheiden sind gerade oder leicht gewunden und der Retraktormuskel inseriert an der Bulbenbasis. Ein Präbulbularorgan ist nicht vorhanden. Stattdessen ist ein schwach ausgeprägter und um einen Teil der Tentakelscheidenbasis verlaufender Muskelring zu erkennen. Sowohl ein Appendix als auch ein den Appendix überlappendes Velum sind vorhanden.

Die Bothridienaußenfläche sowie der Bothridienrand sind mit Oberflächenhaken (Länge: 5-7 µm) bzw. mit stachelähnlich geformten Mikrotrichen (Länge: 4-5 µm) bedeckt (Bild 11-12). Besonders deutlich sind die Oberflächenhaken auf den Bothridienrändern zu erkennen (Bild 11). Auf der zentralen Bothridieninnenfläche finden sich nur noch kurze, fadenförmige (Länge: ca. 500 nm) Mikrotrichen. Die gesamte restliche Körperoberfläche ist mit fadenförmigen, 2-3 µm langen Mikrotrichen bedeckt (Bild 14).

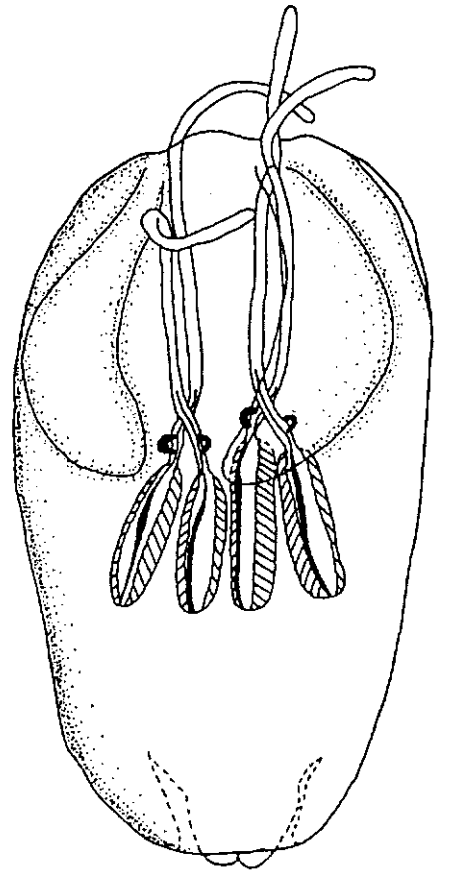


Abb. 16: Scolex von *Nybelinia edwinlintoni* (Balken = 500 µm).

Scolexmaße: In der nebenstehenden Tabelle sind die Scolexmaße von *Nybelinia edwinlintoni* (4 Exemplare) aus *Pseudupeneus maculatus* angegeben.

Tab. 7: Scolexmaße von *Nybelinia edwinlintoni* (Maße in µm).

Körperteil	Mittel	Bereich
Scolexlänge	2608	2432-2752
Pars bothridialis	1511	1456-1599
Pars vaginalis	1063	780-1209
Pars bulbosa	534	481-607
Bulbenbreite	186	164-204
Scolexbreite auf Höhe der Pars bothridialis	1744	1728-1760
Appendixlänge	491	364-585
Velumlänge	325	169-455
Bulbenlänge/Bulbenbreite	2,9:1	-
Pars both./Pars vag./Pars bulbosa	2,8:2:1	-

Hakenanordnung basierend auf 4 Postlarven (Abbildung 17; Bild 9-10): Die Behakung der breiten Tentakel ist homeoacanth, sämtliche Haken sind homeomorph. Die einzelnen Haken haben einen verlängerten Hakenschaft (Bild 10). Die Metabasalbehakung besteht aus 8 Haken bei jeder halben Umdrehung um den Tentakel (Abb. 17; Bild 9). Die Größe der Haken schwankt leicht je nach Entfernung vom Tentakelansatz, die Maße liegen zwischen 20-24 µm (Länge) und 10-13 µm (Basallänge).

Es ist keine typische Basalbehakung vorhanden, die Haken im Basalteil der Tentakel sind jedoch etwas verkleinert. Ihre Form ähnelt der Form im Metabasalteil der Tentakel.

Behakungsformel: 8/ho/-

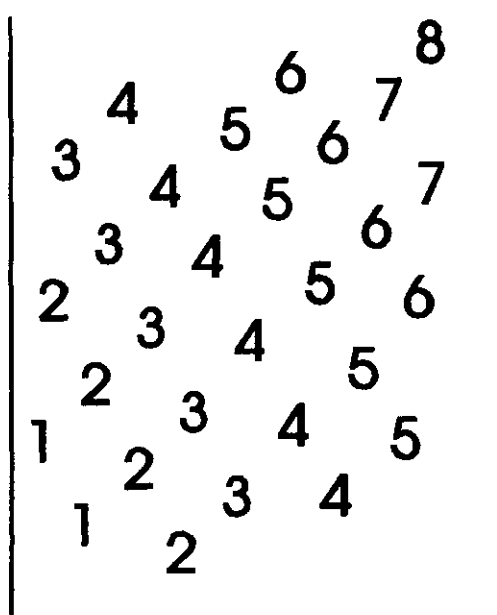


Abb. 17: Metabasalbehakung von *Nybelinia edwinlintoni*.

Verbreitung: *Nybelinia edwinlintoni* konnte bisher nur in den Gewässern um Dakar (NW-Afrika) und im SW-Atlantik (Gewässer vor Recife, Brasilien) nachgewiesen werden (Dollfus 1960, diese Arbeit).

Wirtsfischarten: *Pseudupeneus maculatus* (diese Arbeit)

Endwirte: *Sphyrna diplana* (Dollfus 1960)

Lokalisation im Knochenfisch: Die Postlarven von *Nybelinia edwinlintoni* befinden sich überwiegend frei in der Leibeshöhle, sie sind jedoch auch eingekapselt in der Magenwand oder in den Mesenterien zu finden.

Bemerkungen: Die morphologischen Charakteristika der hier erstmalig beschriebenen Postlarven aus *Pseudupeneus maculatus* ähneln denen aus der Originalbeschreibung. Obwohl der Scolex von dem dort beschriebenen Exemplar etwas kleiner ist, stimmen die Verhältnisse Bulbenlänge zu Bulbenbreite, Gesamtlänge zu Breite, Gesamtlänge zu Bothridien- und Bulbenlänge sowie die Größen der Haken überein.

Die eindeutige Bestimmung dieser *Nybelinia*-Art nach dem Schema von Dollfus (1960) verdeutlicht die sinnvolle Einteilung der Gattung *Nybelinia* in Artengruppen mit den Merkmalen mit oder ohne charakteristische Basalbehakung sowie mit gleichgroßen oder unterschiedlich großen Haken (homeo-/heteromorph) in der Metabasalbehakung.

Wichtige Literatur: Dollfus (1960)

Überfamilie: Tentacularioidea nov.
Familie: Tentaculariidae Poche, 1926 *sensu nov.*
Gattung: *Nybelinia* Poche, 1926

Art: *Nybelinia alloiotica* mihi var. Dollfus, 1960
Synonyme: Keine
Ähnliche Arten: *Nybelinia senegalensis* Dollfus, 1960

Habitus (Abbildung 18-19; Bild 15-22): Der Scolex ist craspedot, ca. 1,1 mm lang und seine Form ist länglich bis gestreckt (Abb. 18; Bild 15). Die Pars bothridialis mit den vier Bothridien ohne Sinnesgruben auf den Rändern erstreckt sich über die Hälfte des Körpers. Die Pars vaginalis ist fast so lang wie die Pars bothridialis und etwas länger als die Pars bulbosa. Die Tentakelscheiden sind gerade oder leicht sinusförmig gewunden und der Retraktormuskel inseriert an der Bulbenbasis. Ein Präbulbularorgan ist nicht vorhanden. Statt dessen ist ein schwach ausgeprägter und um einen Teil der Tentakelscheidenbasis verlaufender Muskelring zu erkennen. Sowohl ein Appendix als auch ein Velum sind vorhanden.

Die Bothridieninnen- und außenflächen entlang des Bothridienrandes sind mit 2 unterschiedlichen Mikrotrichentypen bedeckt. Am auffälligsten sind die vielen kleinen, ca. 1 µm langen, fadenförmigen Mikrotrichen (Bild 19; Bild 21). Dazwischen stehen in unregelmäßigen Abständen blattartig geformte, ca. 3 µm lange und 500 nm breite Mikrotrichen. Direkt auf dem Bothridienrand finden sich wieder die typischen Oberflächenhaken (Bild 20), welche mit ca. 5 µm Länge eine ähnliche Größe aufweisen wie die Haken entlang der Tentakel.

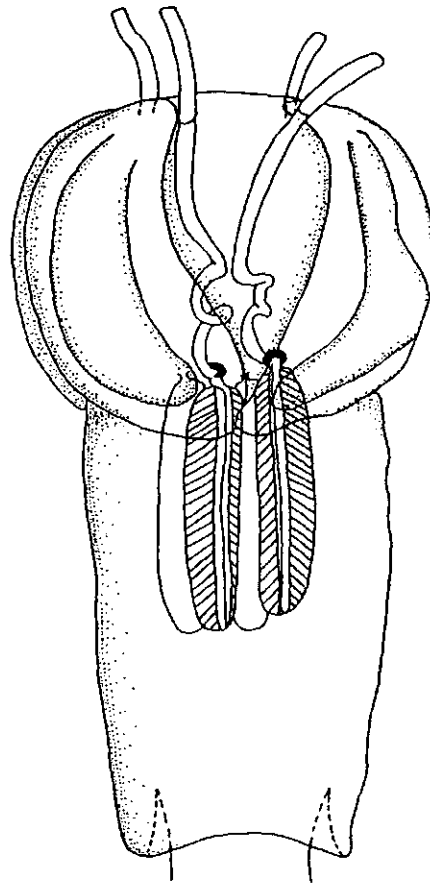


Abb. 18: Scolex von *Nybelinia alloiotica* (Balken = 200 µm).

Scolexmaße: In der nebenstehenden Tabelle sind die Scolexmaße von *Nybelinia alloiotica* (3 Exemplare) aus *Carcharhinus limbatus* angegeben.

Tab. 8: Scolexmaße von *Nybelinia alloiotica* (Maße in µm).

Körperteil	Mittel	Bereich
Scolexlänge	1153	1118-1170
Pars bothridialis	550	520-611
Pars vaginalis	503	468-546
Pars bulbosa	390	377-416
Bulbenbreite	97,5	91-104
Scolexbreite auf Höhe der Pars bothridialis	659	650-676
Velumlänge	208	156-234
Bulbenlänge/Bulbenbreite	4:1	-
Pars both./Pars vag./Pars bulbosa	1,4:1,1:1	-



Hakenanordnung basierend auf 3 adulten Exemplaren (Abbildung 19; Bild 16-18): Die Behakung der zwischen 27 und 28 μm breiten Tentakel ist homeoacanth, die Haken sind heteromorph. Die Metabasalbehakung besteht aus 7 Haken bei jeder halben Umdrehung um den Tentakel (Abb. 19; Bild 16-18). Die Haken auf der bothridialen Tentakeloberfläche sind mit einer Länge von 9-9,5 μm etwas größer als die Haken auf der antibothridialen Tentakeloberfläche (5-6,5 μm).

Es ist keine typische Basalbehakung vorhanden, die Haken im Basalteil der Tentakel sind nur etwas verkleinert. Ihre Form ähnelt jedoch der Form im Metabasalteil der Tentakel.

Behakungsformel: 7/hc/-

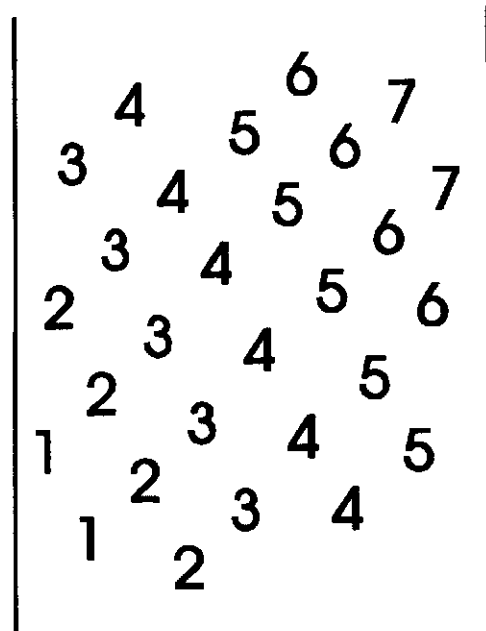


Abb. 19: Metabasalbehakung von *Nybelinia alloiotica*.

Verbreitung: *Nybelinia alloiotica* konnte bisher nur in den nordwestafrikanischen Gewässern und im Golf von Mexiko nachgewiesen werden (Dollfus 1960, diese Arbeit).

Wirtsfischarten: *Coryphaena equisetis*, *Sphyræna guachancho* (Dollfus 1960)

Endwirte: *Carcharhinus limbatus* (diese Arbeit)

Lokalisation im Knochenfisch: Die Postlarven von *Nybelinia alloiotica* wurden in den Kiemenhöhlen der Zwischenwirte gefunden.

Bemerkungen: In dieser Arbeit wurden erstmalig die Adultstadien von *Nybelinia alloiotica* nachgewiesen. Die morphologischen Charakteristika der hier beschriebenen Adultstadien aus *Carcharhinus limbatus* gleichen den Angaben über die als *N. alloiotica* mihi var. Dollfus, 1960 beschriebene Postlarve, sie unterscheiden sich jedoch etwas von der leicht abweichenden Beschreibung für *N. alloiotica* forma typica. Dollfus (1960) bezweifelte, daß es sich bei diesen beiden Varianten um zwei verschiedene Arten handelt. Eine endgültige Klärung dieser Frage steht noch aus.

Wichtige Literatur: Dollfus (1960)

Überfamilie: Tentacularioidea nov.
Familie: Tentaculariidae Poche, 1926 *sensu nov.*
Gattung: *Nybelinia* Poche, 1926

Art: *Nybelinia* sp. (*N. lingualis* (Cuvier, 1817))

Habitus (Bild 23-25): In dieser Arbeit wurde mit *Nybelinia* sp. (*N. lingualis* (Cuvier, 1817)) eine Postlarve aus *Pagusa lascaris* dokumentiert, welche nicht mit Sicherheit auf die Art bestimmt werden konnte. Die folgenden Scolexmaße wurden an dem vorliegenden Exemplar gemessen: Scolexlänge (2061 µm), Scolexbreite (1339 µm), Pars bothridialis (1209 µm), Pars vaginalis (1079 µm), Pars postbulbosa (78 µm), Appendixlänge (520 µm) und Velumlänge (416 µm). Die Bulben haben eine Länge von 384 µm und eine Breite von 140 µm (Verhältnis 2,7:1). Die metabasale Tentakelbehakung der schlanken Tentakel besteht aus gleichförmigen massiven Haken mit einer stark gebogenen Spitze (Bild 23). Die Größe der rosendornartigen Haken liegt zwischen 16-18 µm (Länge).

Auf der Saugnapfinnenfläche sowie am Bothridienrand befinden sich charakteristische Oberflächenhaken sowie fadenförmige Mikrotrichen (Bild 24-25). Die Oberflächenhaken erreichen eine Größe von ca. 9 µm, ungefähr die Hälfte der Hakengrößen auf den Tentakeln. Die Oberflächenstrukturen auf den übrigen Scolexteilen sind nicht bekannt.

Behakungsformel: 6/ho/-

Wichtige Literatur: Dollfus (1942, 1960)

Überfamilie: Tentacularioidea nov.
Familie: Tentaculariidae Poche, 1926 *sensu nov.*
Gattung: *Nybelinia* Poche, 1926

Art: *Nybelinia* sp. (*N. senegalensis* Dollfus, 1960)

Habitus (Bild 26-27): Die Postlarve aus der Leibeshöhle eines *Haemulon plumieri* hatte die folgenden Scolexmaße: Scolexlänge (600-700 µm), Scolexbreite (350 µm) und Pars bothridialis (300 µm). Die Haken entlang der Tentakel sind etwas heteromorph, ihre Länge liegt zwischen 8-9 µm (innere Tentakeloberfläche) und 7-8 µm (äußere Tentakeloberfläche) (Bild 26).

Die Bothridieninnen- und außenflächen entlang dem Bothridienrand sind ähnlich der Art *Nybelinia alloiotica* mit vielen kleinen, ca. 1 µm langen und fadenförmigen Mikrotrichen bedeckt. Dazwischen stehen in unregelmäßigen Abständen blattartig geformte Mikrotrichen, bei denen es sich auch um die Spitzen von Oberflächenhaken handeln könnte (Bild 27).

Behakungsformel: 6/hc/-

Wichtige Literatur: Dollfus (1960)

Überfamilie: Tentacularioidea nov.
Familie: Hepatoxylidae Dollfus, 1940 sensu nov.
Gattung: *Hepatoxylon* Bosc, 1811

Art: *Hepatoxylon trichiuri* (Holten, 1802)

Synonyme: *Echinorhynchus trichiuri* Holten, 1802; *Hepatoxylon squali* Bosc, 1811; *Tetrarhynchus grossus* Rudolphi, 1819; *T. attenuatus* Rudolphi, 1819; *T. discophorus* Rudolphi, 1819; *T. squali* Rudolphi, 1819; *Bothriocephalus claviger* Leuckart, 1820; *Dibothriorhynchus lepidopteri* de Blainville, 1828; *Tetrarhynchus claviger* Leuckart (de Blainville 1828); *Tetrantaris truttae* Templeton, 1836; *Dibothriorhynchus lepidopi* de Blainville (Guérin-Méneville 1829-1844); *Tetrarhynchus solidus* Drummond, 1838; *Tetrarhynchus megacephalus* Rudolphi (Dujardin 1845); *Tetrarhynchus linguatula* van Beneden, 1853; *Tetrarhynchus rugosus* Baird, 1853; *Tetrarhynchus strangulatus* Baird, 1853; *Dibothriorhynchus linguatula* Diesing, 1854; *Tetrarhynchus carcharias* Welch, 1876; *Tetrarhynchus wardii* Garman, 1885; *Coenomorphus linguatula* van Beneden (Lönnerberg 1889); *Dibothriorhynchus wagneri* Monticelli, 1893; *Tetrarhynchus macrobothrius* v. Sieb. (Fritsch 1894); *Rhynchobothrium attenuatum* Rudolphi (Linton 1897); *Coenomorphus grossus* Lönnerberg, 1899; *Tentacularia squali* Raillet, 1899; *Dibothriorhynchus trichiuri* Holten (Lühe 1905); *Diplogonimus lönnbergi* Guiart, 1931; *Dibothriorhynchus carchariae* Welch (Guiart, 1935); *Dibothriorhynchus stenocephala* Guiart, 1935

Ähnliche Arten: *Hepatoxylon megacephalum* (Rudolphi, 1819)

Habitus (Abbildung 20; Bild 28-32): Der acraspedote Scolex ist mehrere cm lang, wobei seine Form je nach Kontraktionszustand stark variiert. *Hepatoxylon trichiuri* hat zwei Bothridien ohne Sinnesgruben auf den Rändern (Abb. 20). Dabei ist anhand eines Septums in der Mitte zu erkennen, daß es sich ursprünglich um jeweils zwei fusionierte Bothridien handelt. Die Pars vaginalis ist im Vergleich zur Pars bothridialis und Pars bulbosa ungefähr gleichlang, die Tentakelscheiden verlaufen gerade durch diesen Scolexabschnitt. Ein Präbulbularorgan ist nicht vorhanden und der Retraktormuskel inseriert an der Bulbenbasis. Es ist eine ausgeprägte Pars postbulbosa vorhanden, ihre Länge ist extrem größenvariabel.

Sowohl die Bothridieninnenfläche als auch der Bothridienrand und die Körperoberfläche von *Hepatoxylon trichiuri* sind mit relativ kurzen (Länge: 1,5 µm), fadenförmigen Mikrotrichen bedeckt (Bild 30-32). Diese stehen in einem Abstand zueinander, zwischen ihnen lassen sich einzelne Poren auf der Körperoberfläche erkennen. Andere Oberflächenstrukturen konnten nicht nachgewiesen werden.

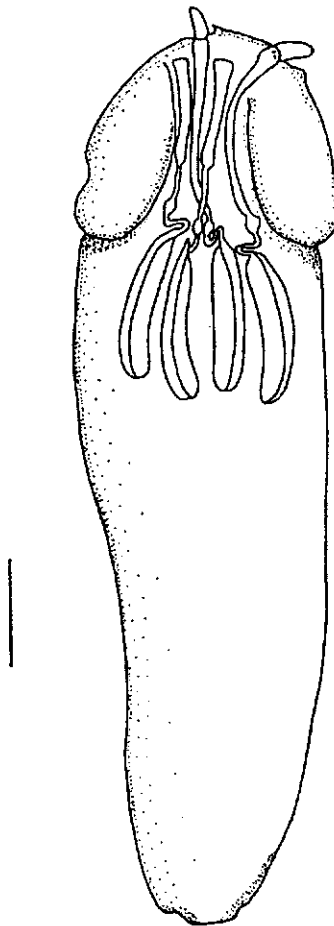


Abb. 20: Scolex von *Hepatoxylon trichiuri* (Balken = 2,5 mm).

Scolexmaße: In der nebenstehenden Tabelle sind die Scolexmaße von einem *Hepatoxylon trichiuri* aus *Merluccius polli* angegeben.

Tab. 9: Scolexmaße von *Hepatoxylon trichiuri* (Maße wenn nicht anders angegeben in µm).

Körperteil	Mittel
Scolexlänge [cm]	2,02
Pars bothridialis	5440
Pars vaginalis	5120
Pars bulbosa	3520
Scolexbreite	5890
Bulbenlänge/Bulbenbreite	3,9:1
Pars both./Pars vag./Pars bulbosa	1,54:1,45:1

Hakenanordnung basierend auf 2 Postlarven (Bild 28-29): Die Behakung auf den rundlich bis oval geformten Tentakeln ist homeoacanth, die Haken sind homeomorph. Die Metabasalbehakung besteht aus ca. 11 Haken bei jeder halben Umdrehung um den Tentakel, wobei sich dieser Wert jedoch mit zunehmender Entfernung vom Tentakelansatz verkleinert (Bild 28-29). Die Größe der Haken schwankt, die Maße liegen zwischen 50-230 µm (Länge) und 30-180 µm (Basallänge).

Es ist keine typische Basalbehakung vorhanden, abgesehen von dem deutlichen Größenunterschied zwischen den Haken am Tentakelansatz und auf dem übrigen Tentakel (Bild 28).

Behakungsformel: 11-5/ho/-

Verbreitung: *Hepatoxylon trichiuri* ist eine weltweit verbreitete Art der borealen Zonen, deren Verbreitungsgebiet sich bis in antarktische Gewässer erstreckt (Rodjuk 1988). Im Atlantik gibt es Nachweise von den Küsten Europas, Nord- und Südamerikas sowie West- und Südafrikas (Botha 1986, Chubb *et al.* 1987, Dollfus 1953, Pippy & Aldrich 1969, Rodjuk 1988, Vassiliades 1982, Wysokinski *et al.* 1987).

Wirtsfischarten: *Anarhichas lupus*, *Anthias pulchellus*, *Argentina elongata*, *Beryx splendens*, *Brama rayi*, *Caesioperca lepidoptera*, *Cheilodactylus macropterus*, *Coryphaena hippuris*, *Cyttus novaezealandiae*, *C. traversi*, *Gadus morhua*, *Genypterus blacodes*, *G. capensis*, *G. chilensis*, *Geotria australis*, *Germo alalonga*, *Hippoglossus hippoglossus*, *Hoplichthys haswelli*, *Hoplostethus atlanticus*, *Hyperglyphe antarctica*, *Katsuwonus pelamis*, *Lepidopus argenteus*, *L. caudatus*, *L. lex*, *Lepidorhynchus denticulatus*, *Macruronus magellanicus*, *M. novaezealandiae*, *Macrurus australis*, *Melanogrammus aeglefinus*, *Merluccius australis*, *M. capensis*, *M. gayi*, *M. hubbsi*, *M. merluccius*, *M. paradoxus*, *M. polli*, *Micromesistius australis*, *Molva sp.*, *Mora moro*, *Oncorhynchus tshawytscha*, *Ostorhynchus conwarii*, *Pollachius virens*, *Polyprion oxygeneios*, *Pristipoma conceptionis*, *Pseudophycis bachus*, *Rexea solandri*, *Saliota australis*, *Salmo carpio*, *S. salar*, *S. trutta*, *Scomber japonicus*, *Thynnus albacores*, *Thyrsites atun*, *Trachypterus arcticus*, *Xiphias gladius* (Bates 1990, Bray 1987, Cattán *et al.* 1979, Dollfus 1942, Lester *et al.* 1988, Sin *et al.* 1992, Szidat 1958, Waterman & Sin 1991, Wysokinski *et al.* 1987, diese Arbeit)

Endwirte: *Alopias vulpinus*, *Carcharias sp.*, *Carcharodon carcharias*, *Centroscyms owstonii*, *Chlamydoselachus anguineus*, *Daenia calcea*, *D. kiakourae*, *Dalatias licha*, *Galeorhinus mustelus*, *G. galeus*, *Hexanchus griseus*, *Isuropsis glauca*, *Isurus cornubicus*, *I. glaucus*, *I. nasus*, *I. oxyrhynchus*, *Lamna cornubica*, *Prionace glauca*, *Pristiurus catulus*, *Squalus acanthias*, *S. lebruni*, *S. fernandinus*, *Somniosus microcephalus*, *S. pacificus*, *Torpedo marmorata*, *T. fairchildi* (Bates 1990, Dollfus 1942, Sin *et al.* 1992, Waterman & Sin 1991)

Lokalisation im Knochenfisch: Die Postlarven von *Hepatoxylon trichiuri* kommen überwiegend in der Leibeshöhle ihrer Wirtsfische vor, sie befallen jedoch auch Organe wie die Gonaden oder die Muskulatur.

Bemerkungen: Keine

Wichtige Literatur: Dollfus (1942)

Überfamilie: Tentacularioidea nov.
Familie: Gymnorhynchidae Dollfus, 1935 sensu nov.
Gattung: *Gymnorhynchus* Rudolphi, 1819

Art: *Gymnorhynchus thyrstitae* Robinson, 1959

Synonyme: Keine

Ähnliche Arten: *Gymnorhynchus gigas* Cuvier, 1817

Habitus (Abbildung 21-22; Bild 33-38): Charakteristisch für die Arten innerhalb der Gattung *Gymnorhynchus* ist eine sehr große Blastocyste mit einem blasenförmigen Ende und einem schwanzförmigen Anhang. Der aus der Blase isolierte acraspedote Scolex hat 4 Bothridien ohne Sinnesgruben auf den Rändern. Von den Bothridienspitzen gehen schlauchähnliche Verlängerungen aus, an denen die Tentakel inserieren (Abb. 21; Bild 35). Die Pars vaginalis ist deutlich länger als die in etwa gleichlangen Pars bothridialis und Pars bulbosa. Die Tentakelscheiden sind gerade oder leicht sinusförmig gewunden, der Retraktormuskel inseriert am hinteren Ende der Bulben. Präbulbularorgane kommen nicht vor, eine Pars postbulbosa ist vorhanden (siehe Abb. 21).

Die Position und die Art der Mikrotrichen auf Bothridien- und Körperoberflächen ist nicht bekannt. Es läßt sich jedoch vermuten, daß die innere Bothridienoberfläche nicht mit den sonst typischen fingerförmigen Mikrotrichen besetzt ist (Bild 38).

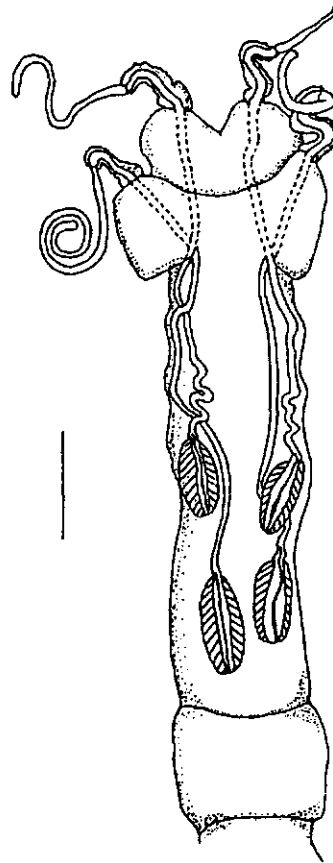


Abb. 21: *Gymnorhynchus thyrstitae* (Balken = 1 mm).

Scolexmaße: Die Scolexmaße von *Gymnorhynchus thyrstitae* (2 Exemplare) aus *Thyrstites atun* sind in der nebenstehenden Tabelle angegeben.

Tab. 10: Scolexmaße von *Gymnorhynchus thyrstitae* (Maße in μm).

Körperteil	Mittel	Bereich
Scolexlänge	4750	4730-4770
Pars bothridialis	1635	1350-1920
Pars vaginalis	2910	2750-3070
Pars bulbosa	1390	1340-1440
Scolexbreite auf Höhe der		
Pars bothridialis	2130	2080-2180
Pars vaginalis	1390	1340-1440
Pars bulbosa	1470	1280-1660
Pars postbulbosa	450	260-640
Bulbenlänge/Bulbenbreite	1,8:1	-
Pars both./Pars vag./Pars bulb.	1,2-2,1:1	-

Hakenanordnung basierend auf 3 Plerocercoiden (Abbildung 22; Bild 33-37): Die metabasale Behakung der Tentakel von *Gymnorhynchus thyrstitae* besteht aus 9 Haupthaken und einem Hakenband mit 5-6 Hakenreihen (Abb. 22). Die Haken sind schlank mit einem verlängerten Hakenschaft. Auf der inneren Tentakeloberfläche beginnend stehen die Haken 1 (1'): L. 40-45 µm, B. 20-25 µm, 2 (2'): L. 30-40 µm und 3 (3'): L. 47-53 µm. Es schließen sich 4 schlanke, sichelförmige Haken auf den beiden seitlichen Tentakeloberflächen an (4-5 (4'-5'): L. 70-75 µm; 6-7 (6'-7'): L. 60-70 µm Länge). Die Größe der Haken 8-9 nimmt weiter ab (8 (8'): L. 60-65 µm; 9 (9'): L. 40-50 µm). Auf der äußeren Tentakeloberfläche ist ein durchgehendes Hakenband vorhanden, welches aus kleinen und schlanken Haken besteht (L. 13-20 µm) (Bild 33-34, 37).

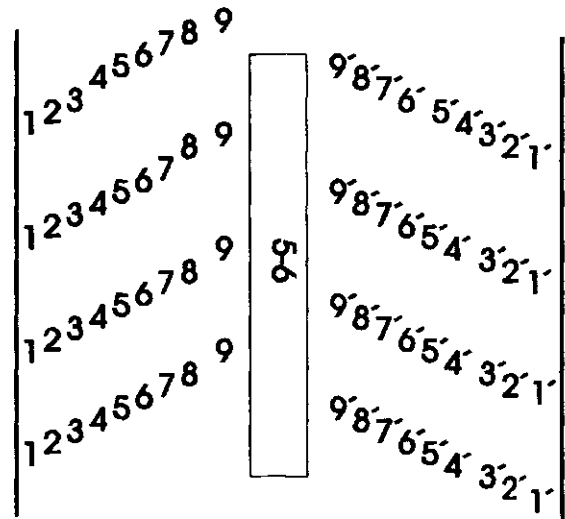


Abb. 22: Behakung von *Gymnorhynchus thyrstitae*.

Es ist eine typische Basalbehakung vorhanden. Direkt am Ansatz der Tentakel an der schlauchähnlichen Verlängerung sind auf der inneren Tentakeloberfläche stark vergrößerte Haken zu erkennen (L. 125-135 µm), von denen sich ein durchgehendes Hakenfeld bis an den Beginn der Metabasalbehakung erstreckt (Bild 35-36). Dieses Hakenfeld besteht aus kleinen, massiven Haken (L. 10-15 µm), die ähnlich einer homeoacanthen Behakung angeordnet sind.

Behakungsformel: 9/-/-5-6 (Hb)/+

Verbreitung: *Gymnorhynchus thyrstitae* wurde von Robinson (1959) in Fischen von der Küste Neuseelands nachgewiesen, es gibt jedoch auch Nachweise aus dem SW-Atlantik und SO-Atlantik (Reimer 1989, Rodjuk 1988).

Wirtsfischarten: *Allothunnus fallai*, *Thyrstites atun* (Robinson 1959, diese Arbeit)

Endwirte: Unbekannt

Lokalisation im Knochenfisch: Die Blastocysten von *Gymnorhynchus thyrstitae* befallen hauptsächlich die Muskulatur der Wirtsfische.

Bemerkungen: Im Gegensatz zu der Art *Gymnorhynchus gigas* mit einer poeciloacanthen Behakungsanordnung (2 Hakenketten auf der äußeren Tentakeloberfläche) ist die Behakung von *G. thyrstitae* heteroacanth atypica (mit einem Hakenband). Diese Gattung läßt sich somit innerhalb der Systematik von Campbell & Beveridge (1994) nicht eindeutig einordnen. In dieser Arbeit wurden keine neuen Gattungsdefinitionen allein aufgrund der Oncolaxie vorgenommen, wodurch *G. thyrstitae* weiterhin in der Gattung *Gymnorhynchus* verbleibt. Nach den Ausführungen in Kapitel 6 müßte jedoch bei der hier vorgestellten Merkmalskombination auf Gattungsniveau für diese Art eine neue Gattung aufgestellt werden.

Wichtige Literatur: Robinson (1959)

Überfamilie: Tentacularioidea nov.
Familie: Gymnorhynchidae Dollfus, 1935 sensu nov.
Gattung: *Pterobothrium* Diesing, 1850

Art: *Pterobothrium crassicolle* Diesing, 1850
Synonyme: Keine
Ähnliche Arten: *Pterobothrium lintoni* (Mac Callum, 1916); *P. kingstoni* Beveridge & Campbell, unveröff.

Habitus (Abbildung 23-24; Bild 39-43): Die Blastocysten von *Pterobothrium crassicolle* haben ein oval verdicktes Ende mit einer schlanken, schlauchförmigen Verlängerung. Ihre Länge beträgt wenige cm. In der Verdickung befindet sich ein massiver, acraspedoter Scolex mit vier gestielten Bothridien ohne Sinnesgruben auf den Rändern (Abb. 23). Die vier Tentakel inserieren an der Spitze der Bothridien, die Tentakelscheiden sind etwas gewunden. Die Pars bothridialis ist in etwa halb so lang wie die Pars bulbosa, beide sind im Vergleich zur Pars vaginalis kurz. Die Retraktormuskeln inserieren im oberen Drittel der Bulben, Präbulbularorgane kommen nicht vor. Eine Pars postbulbosa mit einer ähnlichen Länge wie bei der Pars bulbosa ist vorhanden.

Die Ausbildung der Scolexoberfläche ist nicht bekannt.

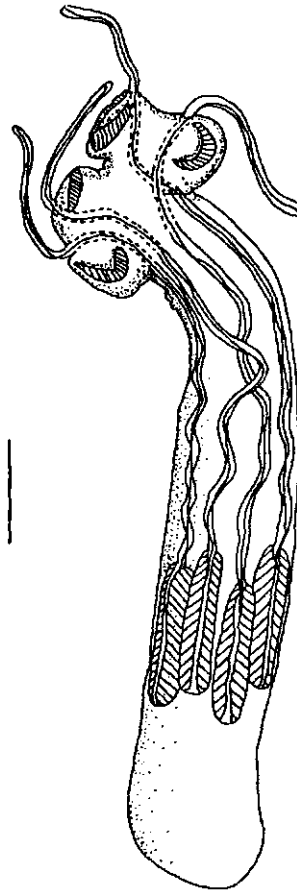


Abb. 23: Scolex von *Pterobothrium crassicolle* (Balken = 1 mm).

Scolexmaße: Die Scolexmaße von einem *Pterobothrium crassicolle* aus *Scorpaena* sp. sind in der nebenstehenden Tabelle aufgelistet.

Tab. 11: Scolexmaße von *Pterobothrium crassicolle* (Maße in μm).

Körperteil	Maße
Scolexlänge	7520
Pars bothridialis	1050
Pars vaginalis	4510
Pars bulbosa	1730
Scolexbreite auf Höhe der	
Pars bothridialis	1820
Pars vaginalis	900
Pars bulbosa	1250
Pars postbulbosa	1280
Bulbenlänge/Bulbenbreite	4,4:1
Pars both./Pars vag./Pars bulb.	1,4,3:2,6

Hakenanordnung basierend auf einem Plerocercoid (Abbildung 24; Bild 39-43): Die Behakung von *Pterobothrium crassicolle* verändert sich kontinuierlich vom Basalteil über den Metabasalteil bis zur Tentakelspitze. Nur die Anzahl von 5 rosendornähnlichen Haupthaken bleibt über den gesamten Tentakel gleich (1 (1'): L. 75-85 µm, B. 50-60 µm; 2 (2'): L. 85-95 µm; 3-5 (3'-5'): L. 95-105 µm). Besonders auffällig ist, daß die Haken 5 und 5' oberhalb der Basalbehakung eine schaufelähnlich verbreiterte Spitze aufweisen. Die Anzahl an Zwischenhakenreihen beträgt 2-3, je nach Abstand von der Basalbehakung. Die Zwischenhakenengrößen schwanken zwischen 15 und 25 µm (Länge). Auf der äußeren Tentakeloberfläche befinden sich oberhalb der Basalbehakung 5-6 Reihen aus kleinen Häkchen (ca. 10 µm), die zunehmend in Richtung Tentakelspitze reduziert werden, bis keine dieser Haken mehr zu erkennen sind.

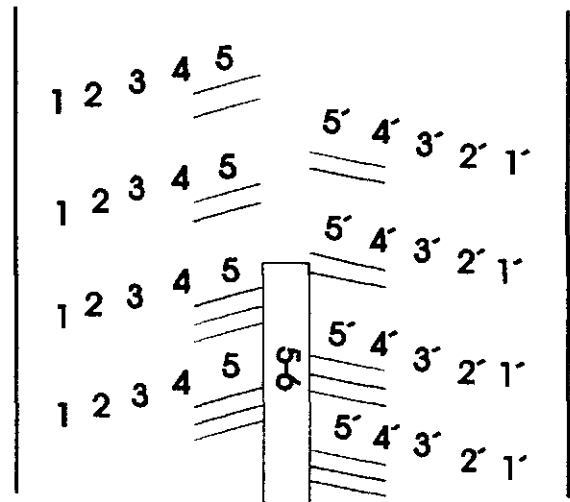


Abb. 24: Behakung von *Pterobothrium crassicolle*.

Es ist eine typische Basalbehakung vorhanden. Während die 5 Haupthaken etwas schlanker und kleiner werden und auf der inneren Tentakeloberfläche ein großer, massiver Haken zu erkennen ist, sind auf der äußeren Tentakeloberfläche zuerst viele massive Häkchen mit stark gebogener Spitze (H. 30-60 µm) und anschließend unregelmäßig angeordnete, schlanke und spitze Haken (H. 30-60 µm) zu erkennen (Bild 39, 43).

Behakungsformel: 5/-/3(R)/5-6(Hb)/+ [5/-/2(R)/-/+]

Verbreitung: *Pterobothrium crassicolle* wurde bisher nur von der Küste vor Rio de Janeiro (Brasilien) und aus dem Amazonasgebiet beschrieben (Rego 1987).

Wirtsfischarten: *Bagrus marinus*, *Brachyplatystoma flavicans*, *B. vaillanti*, *Cynoscion leiarchus*, *Micropogonias furnieri*, *Netuma* sp., *Pimelodus* sp., *Scorpaena* sp. (Dollfus 1942, Rego 1987, Sao Clemente et al. 1991, diese Arbeit)

Endwirte: Unbekannt

Lokalisation im Knochenfisch: Die Blastocysten befinden sich in der Leibeshöhle zwischen den Organen der Fische.

Bemerkungen: Die tatsächliche Artenanzahl innerhalb der Gattung *Pterobothrium* ist weiterhin unbekannt, da für die meisten Arten nur schlechte Originalbeschreibungen vorliegen und zumeist Abbildungen fehlen.

Wichtige Literatur: Rego (1987)

Überfamilie: Tentacularioidea nov.
Familie: Gymnorhynchidae Dollfus, 1935 *sensu nov.*
Gattung: *Pterobothrium* Diesing, 1850

Art: *Pterobothrium heteracanthum* Diesing, 1850
Synonyme: *Syndesmobothrium filicolle* Linton, 1890; *Synbothrium filicolle* Linton, 1897; *S. hemuloni* Mac Callum, 1921; *Pterobothrium heteracantha* Dollfus, 1929; *Gymnorhynchus gigas* Southwell, 1929; *Pterobothrium acanthotruncatum* Escalante & Carvajal, 1984
Ähnliche Arten: *Pterobothrium fragile* (Diesing, 1850)

Habitus (Abbildung 25-26; Bild 44-54): Die craspedoten Scolices von *Pterobothrium heteracanthum* befinden sich in mehreren cm langen Blastocysten mit einem ovalen, flachen Ende und einem langen, schwanzähnlichen Fortsatz. Der isolierte Scolex ist lang und extrem schlank (Abb. 25). Die Pars bothridialis mit den vier gestielten Saugnäpfen (Bild 44) ist im Vergleich zu der extrem verlängerten Pars vaginalis und einer langen Pars bulbosa sehr kurz. Die vier Tentakel inserieren an der Spitze der Bothridien ohne Sinnesgruben, die Tentakelscheiden sind spiralig aufgewunden. Ein Präbulbularorgan ist nicht vorhanden. Die Ansatzstelle der Retraktormuskeln war in den Präparaten nicht ersichtlich. Eine Pars postbulbosa ist vorhanden.

Die gesamte Körperoberfläche von *Pterobothrium heteracanthum* ist mit zumeist 200-700 nm großen Poren bedeckt (Bild 54). An der Saugnäpfaußenfläche lassen sich zudem charakteristische Tegumentfalten erkennen (Bild 53). Mikrotrichen fehlen. Diese Oberflächengestaltung wird hiermit erstmalig beschrieben. Da in dieser Arbeit konserviertes Material untersucht wurde, ist zu überprüfen, ob es sich bei dieser Beobachtung um ein Artefakt handelt.

Scolexmaße: Die Scolexmaße von 2 ausgemessenen *Pterobothrium heteracanthum* aus *Micropogonias furnieri* sind in der nebenstehenden Tabelle aufgelistet.

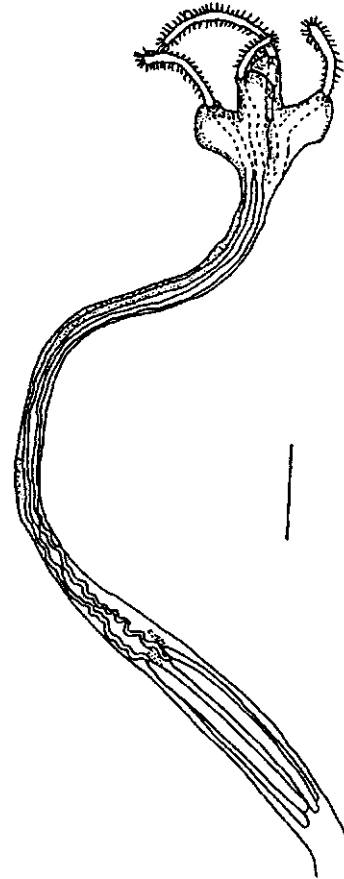


Abb. 25: Scolex von *Pterobothrium heteracanthum* (Balken = 500 µm).

Tab. 12: Scolexmaße von *Pterobothrium heteracanthum* (Maße in µm).

Körperteil	Mittel	Bereich
Scolexlänge	5825	5250-6400
Pars bothridialis	310	295-325
Pars vaginalis	3340	3010-3670
Pars bulbosa	1210	1120-1300
Scolexbreite auf Höhe der		
Pars bothridialis	480	480 *
Pars vaginalis	145	130-160
Pars bulbosa	485	420-550
Pars postbulbosa	1275	1120-1430
Bulbenlänge/Bulbenbreite	10:1 *	-
Pars both./Pars vag./Pars bulb.	1:10,8:2,8	-

* nur ein Meßwert

Hakenanordnung basierend auf 2 Plerocercoiden (Abbildung 26; Bild 44-52): Die Tentakel von *Pterobothrium heteracanthum* sind mit 5 charakteristischen, stilettartigen Haupthaken bewehrt. Auffällig sind die verbreiterten und geteilten Hakenspitzen der Haken 3-5 (Bild 46-48). Die Länge der einzelnen Haken ähnelt sich, sie schwankt zwischen 65-90 µm. Im Metabasalteil der Tentakel lassen sich keine weiteren Haken erkennen. In Richtung des Tentakelansatzes können zwischen einem und vier kleine Zwischenhäkchen ausgebildet sein. Ihre Anzahl schwankte bei den zwei elektronenmikroskopisch untersuchten Exemplaren.

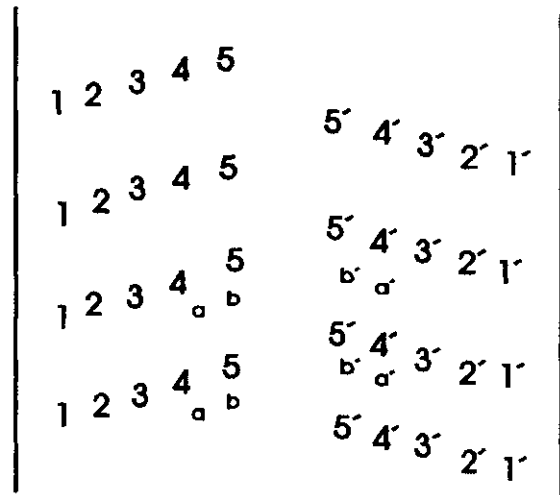


Abb. 26: Behakung von *Pterobothrium heteracanthum*.

Es ist eine speziell ausgebildete Basalbehakung vorhanden. Sie besteht aus mehreren rudimentären Zwischenhaken sowie rudimentären Häkchen auf der äußeren Tentakeloberfläche (Bild 49-52).

Behakungsformel: 5/-/2(H)/-/(+) [5/-/1-/(+)] (Diese Behakungsformel bezieht sich auf die hier beschriebenen Exemplare (siehe Bemerkungen).)

Verbreitung: *Pterobothrium heteracanthum* ist vermutlich weltweit verbreitet. Im Atlantik wurde diese Art bisher von den Küsten Brasiliens und der USA nachgewiesen (Dollfus 1942).

Wirtsfischarten: *Arius gogora*, *Balistes* sp., *Brevoortia tyrannus*, *Calamus calamus*, *Carcharinus commersoni*, *C. limbatus*, *C. milberti*, *C. obscurus*, *Chirocentrus dorab*, *Chorinemus lysan*, *C. tolooo*, *Clupea ilisha*, *Coryphaena hippurus*, *Cybius guttatum*, *Cynoscion regalis*, *Galeichthys felis*, *Galeocерdo arcticus*, *G. tigrinus*, *Haemulon plumieri*, *Harpodon nehereus*, *Hemigaleus balfouri*, *Hilsa ilisha*, *Lutjanus* sp., *Lobotes surinamensis*, *Lophopsetta maculata*, *Micropogonias furnieri*, *M. undulatus*, *Mustelus canis*, *Paralichthys albigutta*, *P. dentatus*, *Pomatomus saltatrix*, *Pomolobus mediocris*, *Poronotus triacanthus*, *Pristipoma coro*, *Pristis cuspidatus*, *Pteroplatea maclura*, *Sciaena aquila*, *Scoliodon terrae-novae*, *Scomberomorus cavalla*, *S. maculatus*, *S. regalis*, *Seriola dumerili*, *Trachinotus botla*, *Trichiurus savala*, *Trygon centroura*, *Serranus* sp. (Bates 1990, Dollfus 1942, Escalante & Carvajal 1984, Linton 1897, 1924)

Endwirte: *Carcharinus milberti*, *Dasybatis centrurus*, *D. sabina*, *Pteroplatea maclura* (Chandler 1954, Dollfus 1942)

Lokalisation im Knochenfisch: Häufige Befallsorte sind die Mesenterien, Magenwand und die Muskulatur.

Bemerkungen: Die hier dokumentierten Exemplare stimmen mit den von Diesing (1855) beschriebenen Exemplaren von *Pterobothrium heteracanthum* überein. Es ist dabei jedoch auf die Variabilität der Zwischenhakenanzahl sowie der Häkchen auf der äußeren Tentakeloberfläche hinzuweisen. Die in dieser Arbeit untersuchten Exemplare weisen im Gegensatz zu den Beschreibungen von Brissette & Campbell (1994) kein ausgeprägtes Hakenband auf der äußeren Tentakeloberfläche auf. Von Individuum zu Individuum ist die Reduktion dieser beiden Hakentypen unterschiedlich weit fortgeschritten. Die Bilder 49-52 zeigen die verschiedenen Hakenvariationen von weiterhin ausgebildeten Zwischenhaken bis hin zu völlig rudimentären Haken in der Basalbehakung. Die Hakenspitzen und -schäfte spleißen aus, bis die Basalplatte der Haken vollständig reduziert wird. *P. heteracanthum* kann somit sowohl ein Hakenband auf der äußeren Tentakeloberfläche aufweisen als auch dieses fast vollständig reduziert haben.

Diese Tatsache wird insbesondere bei der Überprüfung der tatsächlichen *Pterobothrium*-Arten wichtig. So unterscheidet sich *P. acanthotruncatum* Escalante & Carvajal, 1984 hauptsächlich aufgrund der Hakenformen 4-5 (4'-5') sowie der Anzahl von Zwischenhaken von *P. heteracanthum*. Im Gegensatz zu den Erläuterungen von Brissette & Campbell (1994) scheint ein durchgehendes Hakenband auf der äußeren Tentakeloberfläche jedoch kein eindeutiges Arterkennungsmerkmal zu sein. Da sich auch die Körperverhältnisse zwischen den beiden Arten sehr ähneln, gilt in dieser Arbeit *P. acanthotruncatum* als ein Synonym von *P. heteracanthum*.

Wichtige Literatur: Brissette & Campbell (1994), Diesing (1855), Escalante & Carvajal (1984)

Überfamilie: Tentacularioidea nov.
Familie: Gymnorhynchidae Dollfus, 1935 sensu nov.
Gattung: *Pterobothrium* Diesing, 1850

Art: *Pterobothrium kingstoni* Beveridge & Campbell, unveröff.
Synonyme: Keine
Ähnliche Arten: *Pterobothrium crassicolle* Diesing, 1850; *P. lintoni* (Mac Callum, 1916)

Habitus (Abbildung 27-28; Bild 55-61): Die Blastocysten von *Pterobothrium kingstoni* sind zweigeteilt und bestehen aus einem ovalen, blasenförmigen Gebilde mit einem länglichen Schwanzanhang. Die Gesamtlänge beträgt 1,5-3 cm. Der isolierte acraspedote Scolex mit seinen vier gestielten Bothridien ist im lebenden Zustand sehr agil und schlank, nach der Fixierung wird er eher robust (Bild 55). Sinnesgruben auf den Bothridienrändern kommen nicht vor. Die Pars bothridialis ist kurz, die Pars vaginalis lang. Die Pars bothridialis ist etwa halb so lang wie die Pars bulbosa. Die Tentakelscheiden verlaufen spiralig, die Richtung der Spiralen wechselt 3 Windungen vor den Bulben. Präbulbularorgane fehlen, eine kurze Pars postbulbosa ist vorhanden.

Auf der Bothridienoberfläche stehen sechs- bis achtfingerige Mikrotrichen (Länge: 1,5 µm; Breite: 1 µm) (Bild 60). Die Körperoberfläche ist bedeckt mit sehr kurzen (Länge: 100-130 nm) papillenförmigen Mikrotrichen (Bild 61).

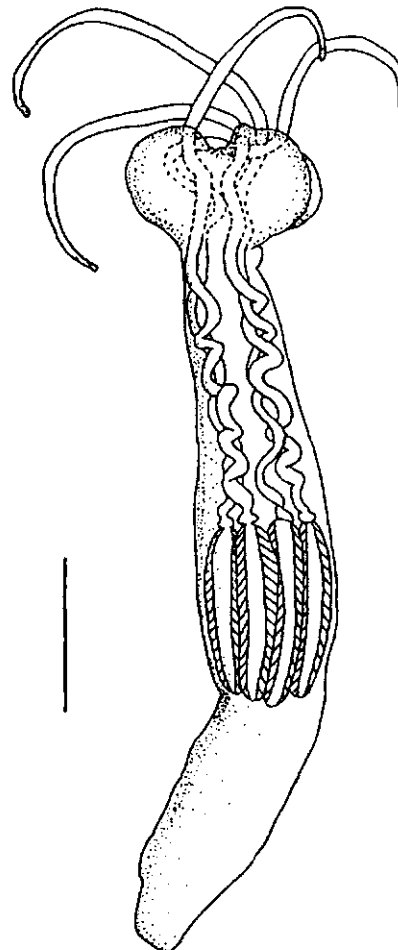


Abb. 27: Scolex von *Pterobothrium kingstoni* (Balken = 1 mm).

Scolexmaße: Die Scolexmaße von 2 ausgemessenen *Pterobothrium kingstoni* aus *Citharichthys spilopterus* sind in der nebenstehenden Tabelle angegeben.

Tab. 13: Scolexmaße von *Pterobothrium kingstoni* (Maße in µm).

Körperteil	Mittel	Bereich
Scolexlänge	5655	5500-5810
Pars bothridialis	685	670-700
Pars vaginalis	2700	2650-2750
Pars bulbosa	1660	1660
Scolexbreite auf Höhe der Pars bothridialis	1325	1250-1400
Pars vaginalis	817,5	770-865
Pars bulbosa	962,5	900-1025
Pars postbulbosa	1855	1790-1920
Bulbenlänge/Bulbenbreite	6,3:1	-
Pars both./Pars vag./Pars bulb.	1,3,9:1,6	-

Hakenanordnung basierend auf 2 Plerocercoiden (Abbildung 28; Bild 56-59): Die Behakung von *Pterobothrium kingstoni* besteht aus 5 Haupthaken, ein bis zwei Zwischenhakenreihen je nach Entfernung vom Tentakelansatz und einem durchgehenden Hakenband auf der äußeren Tentakeloberfläche (Abb. 28). Die Größen der 5 Haupthaken sind wie folgt: 1 (1'): L. 85-95 µm, B. 65-75 µm; 2 (2'): L. 70-80 µm; 3 (3'): L. 85-95 µm; 4 (4'): L. 75-85 µm; 5 (5'): L. 50-75 µm). Die Zwischenhakengrößen liegen bei 30-40 µm, die Häkchen des Hakenbandes erreichen zwischen 6-20 µm (Länge).

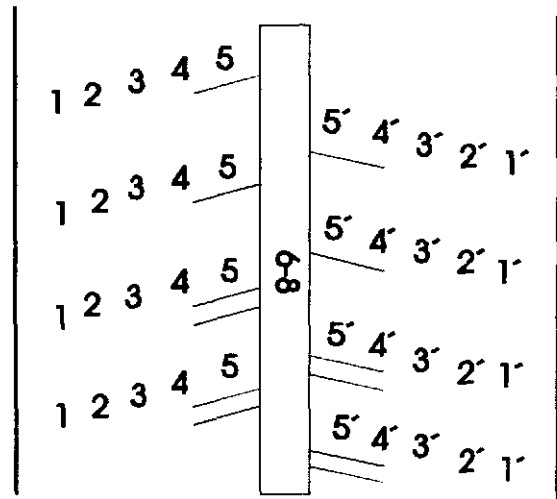


Abb. 28: Behakung von *Pterobothrium kingstoni*.

Es ist keine typische Basalbehakung vorhanden.

Behakungsformel: 5/-/2(R)/6-8(Hb)/-
 [5/-/1(R)/6-8(Hb)/-]

Verbreitung: In dieser Arbeit wurde *Pterobothrium kingstoni* von der Nordostküste Brasiliens nachgewiesen. Der Fundort der adulten Exemplare wurde bisher noch nicht publiziert.

Wirtsfischarten: *Citharichthys spilopterus* (diese Arbeit)

Endwirte: *Dasyatis americana* (Beveridge & Campbell unveröff.)

Lokalisation im Knochenfisch: Die Blastocysten befanden sich zwischen den inneren Organen eines Wirtsfisches, ein Exemplar wurde aus der Fischmuskulatur isoliert.

Bemerkungen: Bei den in dieser Arbeit beschriebenen Plerocercoiden handelt es sich um den ersten Nachweis der Larvenform von *Pterobothrium kingstoni*.

Wichtige Literatur: Keine

Überfamilie: Tentacularioidea nov.
Familie: Lacistorhynchidae Guiart, 1927 sensu nov.
Gattung: *Grillotia* Guiart, 1927

Art: *Grillotia erinaceus* (van Beneden, 1858)
Synonyme: *Anthocephalus gadi et merlangi* Bellingham (Diesing 1854); *Anthocephalus merlucii et triglae* Bellingham (Diesing 1854); *Tetrarhynchus erinaceus* van Beneden, 1858; *Rhynchobothrium erinaceus* Diesing, 1863; *Anthocephalus granulum* Rudolphi (Olsson 1868); *Tetrarhynchi merlangi* Olsson, 1869; *Tetrarhynchus lotae* Zschokke, 1884; *Rhynchobothrium erinaceum* Diesing (Parona 1887); *Rhynchobothrium imparispine* Linton, 1897; *Tetrarhynchus imparispinis* Linton (Vaulleuard 1899); *Grillotia erinacea* van Beneden (Baer 1934)

Ähnliche Arten: *Grillotia angeli* Dollfus, 1969; *G. bothridiopunctata* Dollfus, 1969; *G. microthrix* Dollfus, 1969; *G. musculara* (Hart, 1936); *G. pastinacae* Dollfus, 1946; *G. pseuderinaceus* Dollfus, 1969; *G. recurvispinus* Dollfus, 1969; *G. smaridis gora* (Wagener, 1854)

Habitus (Abbildung 29-30; Bild 62-68): Der acraspedote Scolex von *Grillotia erinaceus* hat 2 Saugnapfe ohne Sinnesgruben auf den Rändern und mit einer leichten Einschnürung am hinteren Ende (Abb. 29). Die Pars bothridialis ist etwa halb so lang wie die Pars bulbosa, diese ist wiederum halb so lang wie die Pars vaginalis. Die Tentakelscheiden sind spiralig, der Retraktormuskel inseriert am hinteren Ende der Bulben. Ein Präbulbularorgan kommt nicht vor, eine Pars postbulbosa ist vorhanden (Abb. 29).

Die Saugnapfinnenfläche ist mit neunfingerigen Mikrotrichen bedeckt (Länge: 2,5-3 µm; Breite: 1,5-2 µm) (Bild 67). Auf der Körperoberfläche stehen fadenförmige Mikrotrichen (Länge: 200-400 nm) (Bild 68).

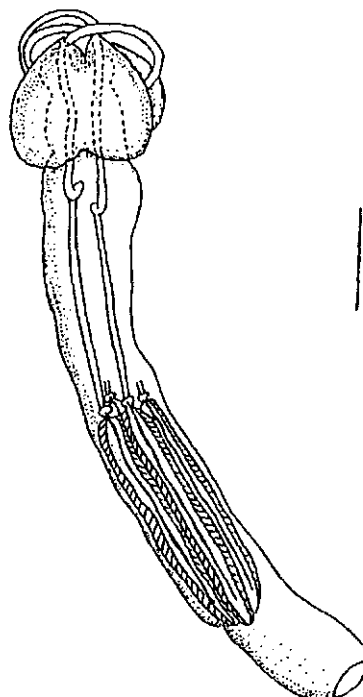


Abb. 29: Scolex von *Grillotia erinaceus* (Balken = 500 µm).

Scolexmaße: Die Scolexmaße von *Grillotia erinaceus* (3 Exemplare) aus *Merlangius merlangus* sind in der nebenstehenden Tabelle angegeben.

Tab. 14: Scolexmaße von *Grillotia erinaceus* (Maße in µm).

Körperteil	Mittel	Bereich
Scolexlänge	3830	2940-4510
Pars bothridialis	680	640-700
Pars vaginalis	2070	1860-2240
Pars bulbosa	1120	800-1410
Scolexbreite auf Höhe der		
Pars bothridialis	790	770-800
Pars vaginalis	400	320-450
Pars bulbosa	490	380-580
Pars postbulbosa	640	290-860
Bulbenlänge/Bulbenbreite	7,5:1	5,4:1-7,8:1
Pars both./Pars vag./Pars bulb.	1:3:1,6	-

Hakenanordnung basierend auf 3 Plerocercoiden (Abbildung 30; Bild 62-66): Die metabasale Behakung der Tentakel von *Grillotia erinaceus* besteht aus 4 Haupthaken, zwei Zwischenhakenreihen und einem Hakenband aus 3-4 Hakenreihen (Abb. 30). Auf der inneren Tentakeloberfläche beginnend stehen die rosendornartig geformten Haken 1 und 1' (L. 45-52 µm, B. 35-40 µm) (Bild 62). Die Haken 2 (2') bis 4 (4') sind schlanker mit einem deutlich verlängertem Hakenschaft (2 (2'): L. 40-48 µm, B. 13-20 µm; 3 (3'): L. 32-40 µm; 4 (4'): L. 50-55 µm). Die Größe der Zwischenhaken liegt zwischen 10-20 µm (Länge), die Haken auf der äußeren Tentakeloberfläche sind 7-15 µm lang (Bild 63-64).

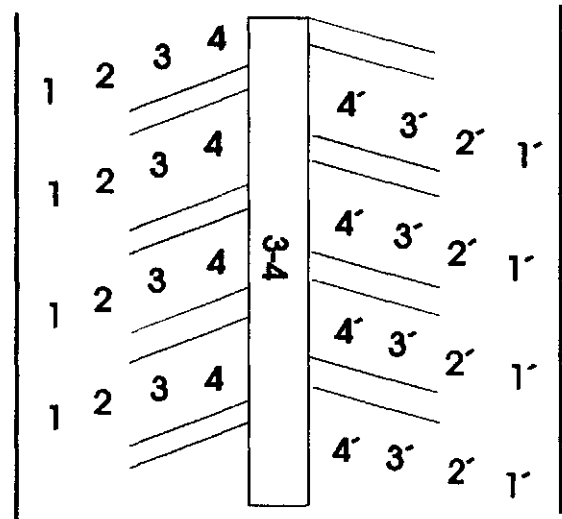


Abb. 30: Behakung von *Grillotia erinaceus*.

Es ist eine typische Basalbehakung vorhanden. Während auf der inneren Tentakeloberfläche drei Paar deutlich massivere Haupthaken 1 und 1' vorkommen (L. 65-75 µm), befindet sich auf der äußeren Tentakeloberfläche ein basales Hakenfeld (Hakengröße L. 2-5 µm) (Bild 65-66). Direkt am Tentakelansatz finden sich sehr schlanke und stilettartige Haken (L. ca. 10 µm).

Behakungsformel: 4/-/2(R)/3-4 (Hb)/+

Verbreitung: *Grillotia erinaceus* wurde bisher überwiegend im Nordatlantik nachgewiesen. Es gibt jedoch auch Nachweise vom Patagonischen Schelf bis in die antarktischen Gewässer sowie aus dem Nordpazifik (Arthur 1984, Gacvskaya *et al.* 1985, Rodjuk 1988).

Wirtsfischarten: *Acanthocottus aeneus*, *Ammodytes americanus*, *Anarhichas lupus*, *Anguilla chrysypa*, *Arnoglossus laterna*, *Belone belone*, *Bothus maculatus*, *Centropristes striatus*, *Clupea harengus*, *Conger conger*, *Cottus bubalis*, *C. scorpius*, *Gadus morhua*, *Glyptocephalus cynoglossus*, *Hemitripterus americanus*, *Hippoglossus hippoglossus*, *H. platessoides*, *Labrus mixtus*, *Leiostomus xanthurus*, *Limanda aspera*, *L. ferruginea*, *L. limanda*, *Lophius piscatorius*, *Lophopsetta maculata*, *Melanoglaea ventralis*, *Melanogrammus aeglefinus*, *Menidia notata*, *Menticirrhus saxatilis*, *Merlangius merlangus*, *Merluccius bilinearis*, *M. merluccius*, *Microgadus tomcod*, *Mullus surmuletus*, *Myxocephalus aeneus*, *M. octodecimspinosus*, *Nezumia bairdi*, *Odontogadus merlangus*, *Ophiodon elongatus*, *Osmerus eperlanus*, *O. mordax*, *Palinurichthys perciformis*, *Paralichthys dentatus*, *P. microcephalus*, *P. platessa*, *Pollachius pollachius*, *P. virens*, *Pomolobus pseudoharengus*, *Poronotus triacanthus*, *Prionotus carolinus*, *P. strigatus*, *Pseudopleuronectes americanus*, *Reinhardtius hippoglossoides*, *Salmo salar*, *Sarda sarda*, *Scomber scombrus*, *Scophthalmus rhombus*, *S. maximus*, *Sebastes marinus*, *S. mentella*, *S. norvegicus*, *Siphonostoma fuscum*, *Solea solea*, *Stenotomus chrysops*, *Tautoga onitis*, *Tautogalabrus adspersus*, *Theragra chalcogramma*, *Trachinus vipera*, *Trachurus trachurus*, *Trigla gurnardus*, *T. hirundo*, *T. pini*, *Trisopterus luscus*, *T. minutus*, *Urophycis chuss*, *U. tenuis*, *U. regius*, *Xiphias gladius* (Bates 1990, Bray 1987, Dollfus 1942, Heitz 1918, Johnstone 1912, Linton 1897, Zubchenko 1980, 1981, 1985, diese Arbeit)

Endwirte: *Centrophorus squamosus*, *Dasyatis centrura*, *Myliobatis freminvillei*, *Narcacion nobilianus*, *Raja batis*, *R. brachyura*, *R. circularis*, *R. clavata*, *R. eglanteria*, *R. erinaceus*, *R. fullonica*, *R. laevis*, *R. maculata*, *R. micro-ocellata*, *R. miraletus*, *R. microcellata*, *R. naevus*, *R. ocellata*, *R. oxyrhynchus*, *R. punctata*, *R. radiata*, *R. rubus*, *Squalus acanthias*, *Tetronarce occidentalis*, *Torpedo marmorata* (Bates 1990, Dollfus 1942)

Lokalisation im Knochenfisch: *Grillotia erinaceus* befindet sich zumeist eingekapselt in den Mesenterien oder in der Magen- und Darmwand der Wirtsfische, es wird jedoch auch die Muskulatur befallen.

Bemerkungen: Nach den Ausführungen in Kapitel 6 können 4 Haupthaken als charakteristisch für die Gattung *Grillotia* angesehen werden. Sakanari (1989) führte 9 weitere Arten auf, die der Art *G. erinaceus* insbesondere aufgrund ihrer Behakungsanordnungen sehr ähneln. Durch den Nachweis der hohen Variabilität der Zwischenhakenanzahl innerhalb der Gattung *Pterobothrium* läßt sich vermuten, daß es sich nicht bei allen dieser Arten um tatsächlich gültige Arten handelt.

Wichtige Literatur: Dollfus (1942), Sakanari (1989)

Überfamilie: Tentacularioidea nov.
Familie: Lacistorhynchidae Guiart, 1927 sensu nov.
Gattung: *Grillotia* Guiart, 1927

Art: *Grillotia heptanchi* (Vaullegeard, 1899)
Synonyme: *Bothriocephalus corollatus* Rudolphi (Miescher 1840); *Tetrarhynchus corollatus* Miescher (Wagener 1854); *Rhynchobothrium erinaceus* van Beneden (Orley 1885); *Tetrarhynchus heptanchi* Vaullegeard, 1899; *Heterotetrarhynchus institutum* Pintner, 1931; *Grillotia erinacea* van Beneden (Wardle 1933); *Otobothrium linstowi* Southwell (Tseng 1933); *Tentacularia megabothridia* Hart, 1936; *Grillotia instituta* Pintner (Joyeux & Baer 1936)

Ähnliche Arten: *Grillotia simmonsii* Dollfus, 1969

Habitus (Abbildung 31-32; Bild 69-74): Der acraspedote Scolex von *Grillotia heptanchi* ist mittelgroß und weist zwei ovale Bothridien ohne Sinnesgruben auf den Rändern auf (Abb. 31). Die Pars vaginalis ist etwas länger als die Pars bulbosa, die Pars bothridialis ist relativ kurz. Die Tentakelscheiden sind sinusförmig bis spiralig aufgewunden. Präbulbularorgane kommen nicht vor. Die Bulben sind länglich und die Retraktormuskeln inserieren in der vorderen Bulbenhälfte. Es ist eine deutlich ausgeprägte Pars postbulbosa vorhanden.

Die innere Bothridienoberfläche ist mit sieben- bis achtfingerigen Mikrotrichen bedeckt (Länge: 2,5-3 µm; Breite: 2 µm) (Bild 72). Auf der äußeren Bothridienoberfläche befinden sich vierfingerige Mikrotrichen (Länge: 2 µm; Breite: 1-1,5 µm) (Bild 73). Im Gegensatz dazu ist die Scolexoberfläche auf Höhe der Pars vaginalis mit kleinen, fadenförmigen Mikrotrichen besetzt (Länge: 400-500 nm) (Bild 74).

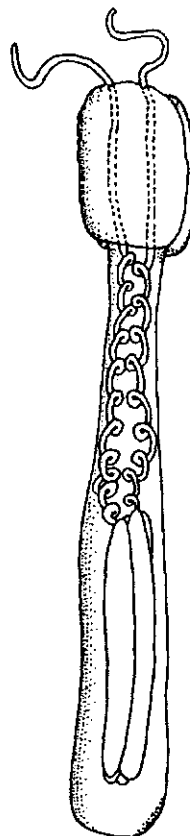


Abb. 31: Scolex von *Grillotia heptanchi* (Balken = 1 mm).

Scolexmaße: Die Scolexmaße von *Grillotia heptanchi* aus *Merluccius merluccius* nach den Angaben von Rees (1950) * und Dollfus (1942) lauten wie folgt: 0,9-1 mm Plerocercoidlänge *; 5,5-7 mm Scolexlänge; 1-1,3 mm Pars bothridialis; 2,7-4,5 mm Pars vaginalis; 2,2-2,34 mm Pars bulbosa; Bulbenlänge/Bulbenbreite: 5,1:1.

Hakenanordnung basierend auf einem Plerocercoid (Abbildung 32; Bild 69-71): Die Metabasalbehakung von *Grillotia heptanchi* besteht aus 6 Haupthaken, mehreren Zwischenhakenreihen und einem Hakenband mit 3 Hakenreihen auf der äußeren Tentakeloberfläche. Auf der inneren Tentakeloberfläche beginnend steht ein rosendornartig geformter Haken (1 (1'): L. 95-105 µm), es folgen die Haken 2-5 (2'-5') entlang den seitlichen Tentakeloberflächen (2 (2'): L. 90-100 µm; 3 (3'): L. 70-80 µm; 4 (4'): L. 40-45 µm; 5 (5'): L. 30-35 µm) (Bild 69-70). Zwischen den Haupthakenreihen stehen 25-50 µm lange Zwischenhaken in 3 bis 5 Zwischenhakenreihen. Auf der äußeren Tentakeloberfläche befinden sich 20-30 µm lange kleine Haken und der Haupthaken 6 (6') (L. 60-70 µm) (Bild 70). Dieser Haken ist nicht genau auf einer Linie mit den übrigen Haupthaken sondern ist etwas versetzt.

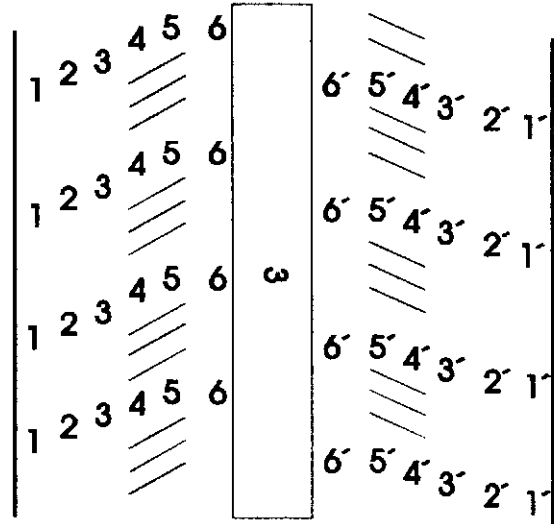


Abb. 32: Behakung von *Grillotia heptanchi*.

Eine charakteristische Basalbehakung ist nicht vorhanden.

Behakungsformel: 6/-/3-5(R)/3(Hb)/-

Verbreitung: *Grillotia heptanchi* wurde sowohl aus dem Nordatlantik als auch aus dem Pazifik beschrieben (Dollfus 1942, Kahl 1937, Rees 1950).

Wirtsfischarten: *Genypterus chilensis*, *Lepidopus argentatus*, *Lophius piscatorius*, *Macruronus magellanicus*, *Merlangius merlangus*, *Merluccius capensis*, *M. gayi*, *M. merluccius*, *M. paradoxus*, *M. polylepsis*, *Molva diptera*, *Ophiodon elongatus*, *Sciaena coiter*, *Sebastes marinus*, *Theragra chalcogramma* (Bates 1990, Botha 1986, Cattan *et al.* 1979, Dollfus 1942, Kahl 1937, Rees 1950, diese Arbeit)

Endwirte: *Heptanchus cinereus*, *Hexanchus corinus*, *H. griseus*, *Molva dipterygia*, *Notorhynchus cepedianus*, *N. pectorosus*, *N. platycephalus*, *Scymnorhinus lichia*, *Torpedo ocellata* (Bates 1990, Dollfus 1942, Hewitt & Hine 1972)

Lokalisation im Knochenfisch: *Grillotia heptanchi* befällt überwiegend die Muskulatur der Wirtsfische, es können jedoch auch die Leibeshöhle sowie verschiedene innere Organe befallen sein.

Bemerkungen: Nach den Ausführungen in Kapitel 6 sollte für die *Grillotia*-Arten mit 6 Haupthaken eine eigene Gattung beschrieben werden.

Wichtige Literatur: Dollfus (1942), Rees (1950)

Überfamilie: Tentacularioidea nov.
Familie: Lacistorhynchidae Guiart, 1927 sensu nov.
Gattung: *Grillotia* Guiart, 1927

Art: *Grillotia kovalevae* sp. nov.

Habitus basierend auf einem Plerocercoid (Abbildung 33-35): Merkmale der Gattung *Grillotia*. Der Scolex ist acraspedot, massiv und groß. Seine Gesamtlänge beträgt 1,28 cm (Abb. 33). Die beiden Bothridien sind groß und ihre Ränder heben sich deutlich vom Scolex ab. Die hinteren Bothridienränder überlappen einen größeren Teil der Pars vaginalis, sie sind am hinteren Rand nicht eingeschnürt (Abb. 33). Sinnesgruben an den Bothridienrändern fehlen. Die Länge der Pars bothridialis beträgt 4,01 mm und die Breite 3,2 mm. Die Länge der Pars vaginalis beträgt 8,16 mm, die Breite 1,76 mm. Die Tentakelscheiden sind nicht aufgewunden. Die Pars bulbosa ist 2,56 mm lang und 2,75 mm breit, die einzelnen Bulben sind 2,53 (2,43-2,69) mm lang und 640 (610-670) µm breit, das Verhältnis Länge zu Breite beträgt 4:1. Die Retraktormuskeln inserieren in dem oberen Drittel der Bulben nicht weit entfernt von der Bulbenmitte. Ein Präbulbularorgan ist nicht vorhanden. Das Verhältnis von Pars bothridialis zu Pars vaginalis zu Pars bulbosa beträgt 1,6:3,2:1. Es ist eine ausgeprägte Pars postbulbosa vorhanden (Länge: 2,08 mm), ein Velum und ein Appendix fehlen.

Die Ausbildung der Scolexoberfläche ist nicht bekannt.

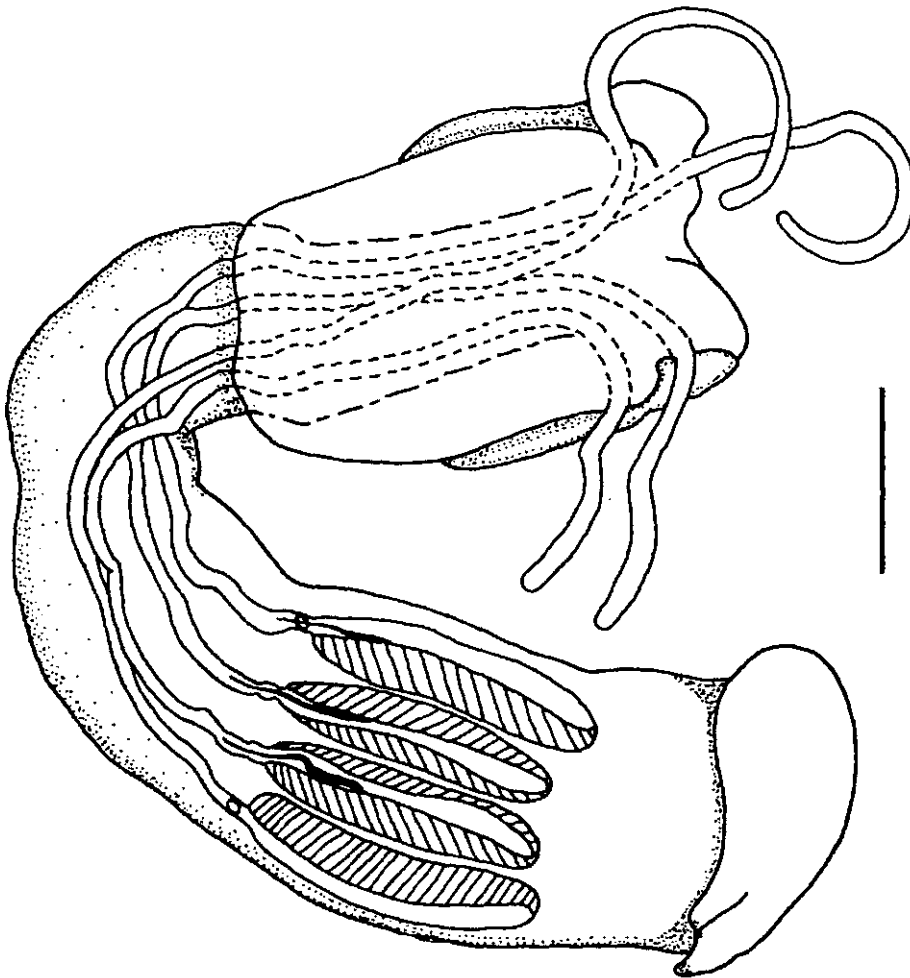


Abb. 33: Scolex von *Grillotia kovalevae* (Balken = 1,5 mm).

Hakenanordnung basierend auf einem Pterocercoid (Abbildung 34-35): Die Behakung ist heteroacanth atypica, sämtliche Haken sind hohl. Die Metabasalbehakung besteht aus Reihen von 7 Haupthaken und 2 Zwischenhaken (Abb. 34).

Auf der inneren Tentakeloberfläche befinden sich die größten Haken 1 (1') und 2 (2') (1 (1'): L. 85-100 µm, B. 75-85 µm, H. 45-50 µm; 2 (2'): L. 75-85 µm, B. 25-30 µm). Es folgen die Haupthaken 3 (3') bis 6 (6') entlang der seitlichen Tentakeloberflächen (3 (3'): L. 52-58 µm; 4 (4'): L. 60-65 µm; 5 (5'): L. 52-58 µm; 6 (6'): L. 52-58 µm) (Abb. 35 a). Dabei sind die Haken 4-6 (4'-6') schlank und spitz geformt (Abb. 35 a). Auf der äußeren Tentakeloberfläche befinden sich die langen Haupthaken 7 und 7' (L. 75-85 µm, B. 40-47 µm) (Abb. 35 b). Die beiden kleinen Zwischenhaken a (a') (L. 47-52 µm) und b (b') (L. 25-30 µm) stehen mit diesen Haupthaken in zwei entlang der Tentakellängsachse verlaufenden Hakenreihen (Abb. 34, 35 b).

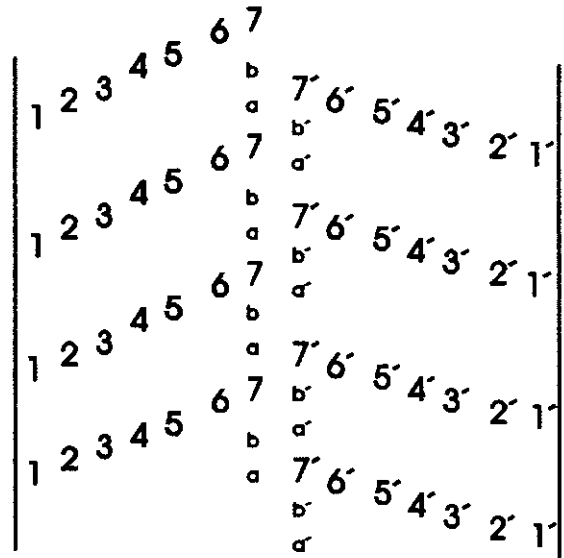


Abb. 34: Metabasalbehakung von *Grillotia kovalevae*.

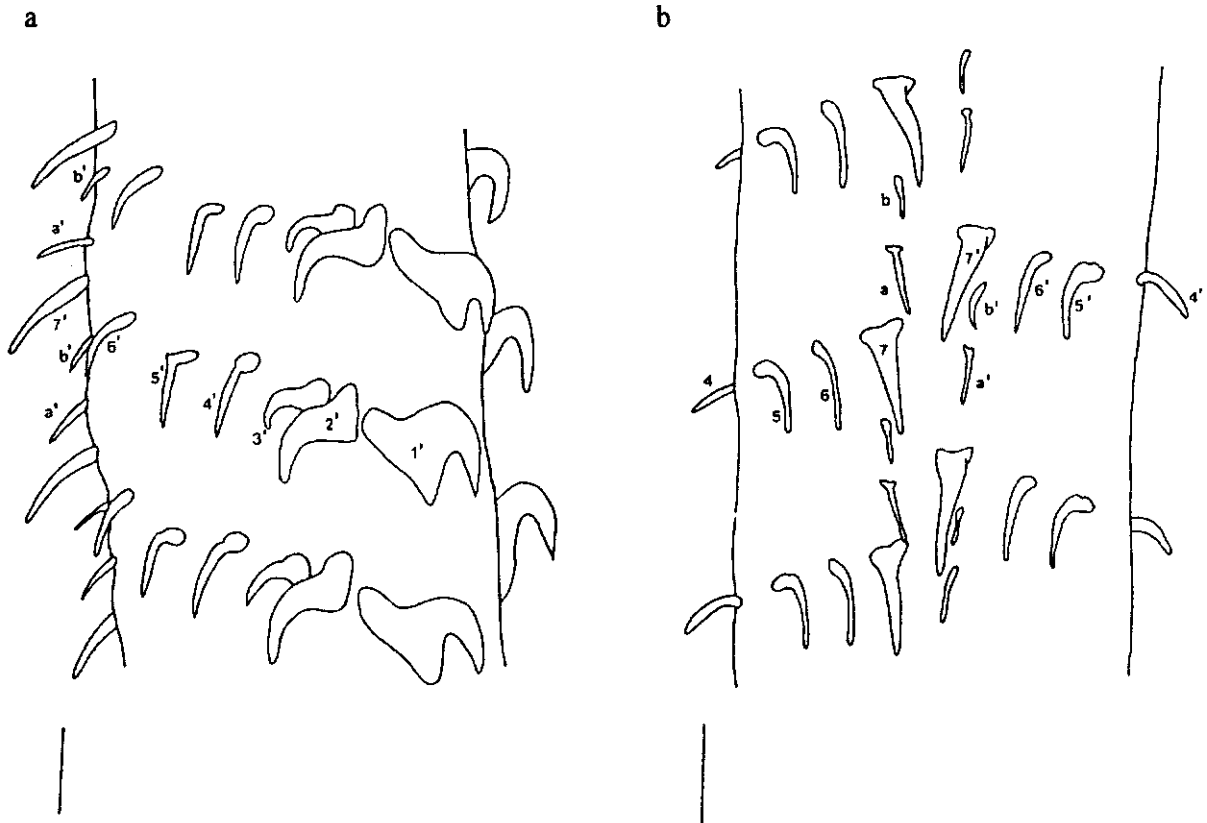


Abb. 35: Metabasalbehakung auf der antithridialen (a) und äußeren (b) Tentakeloberfläche (Balken = 50 µm).

Eine typische Basalbehakung ist nicht vorhanden.

Behakungsformel: 7/-2(H)/-/-

Taxonomische Zusammenfassung:

Typen-Wirtstier: *Coelorhynchus karrerae*

Befallsort: Mesenterien

Fundort: SO-Atlantik, Position: 30°13,4' S/03°10,23' O

Typenmaterial: Holotyp aus den Mesenterien eines *Coelorhynchus karrerae* aus dem SO-Atlantik. Das Sammeldatum und der Sammler sind nicht bekannt. Der Holotyp wurde hinterlegt in der Abteilung "Parasitische Würmer" im Natural History Museum, London. Registriert unter der Nummer 1995.4.13.1 (Holotyp).

Ethymologie: Die neue Art wurde benannt nach Prof. Dr. A. Kovaleva, AtlantNIRO, Kaliningrad (Russland). Aus ihrer Sammlung stammten die hier beschriebene Art sowie weitere der in dieser Arbeit untersuchten Trypanorhynchiden.

Synonyme: Keine

Ähnliche Arten: Keine

Verbreitung: Das in dieser Arbeit untersuchte Material stammt aus dem SO-Atlantik.

Wirtsfischarten: *Coelorhynchus karrerae* (diese Arbeit)

Endwirte: Unbekannt

Lokalisation im Knochenfisch: *Grillotia kovalevae* wurde aus den Mesenterien des Wirtsfisches isoliert.

Bemerkungen: Ähnlich der Art *Grillotia rowei* wird *G. kovalevae* in dieser Arbeit aufgrund des allgemeinen Habitus sowie der Hakenformen im Metabasalteil der Tentakel mit dem Vorkommen von Haupt- und Zwischenhaken in die Gattung *Grillotia* eingeordnet, obwohl ein Hakenband auf der äußeren Tentakeloberfläche fehlt. Dabei handelt es sich bei *Grillotia kovalevae* um die erste Art in dieser Gattung, welche 7 Haupthaken aufweist (Sakanari 1989).

Aus den Ausführungen in Kapitel 6 ergibt sich, daß *Grillotia kovalevae* möglicherweise in eine neu zu beschreibende Gattung eingeordnet werden sollte. Auf der äußeren Tentakeloberfläche läßt sich zudem eine weitere Besonderheit der Metabasalbehakung erkennen. Die Anordnung der Haupthaken 7 (7') sowie der beiden Zwischenhaken a (a') und b (b') in der Form einer Reihe entlang der Tentakellängsachse ähnelt der poecilocanthen Behakung von *Gymnorhynchus gigas* (2 Hakenketten). Demnach könnte auch der Übergang einer Behakung mit einem Hakenband (*heteroacanth atypica*) in eine poecilocanthe Behakung mindestens zweimal (Gattung *Grillotia* und *Gymnorhynchus*) innerhalb der Trypanorhyncha stattgefunden haben.

Wichtige Literatur: Campbell & Beveridge (1993), Sakanari (1989)

Überfamilie Tentacularioidea nov.
Familie: Lacistorhynchidae Guiart, 1927 *sensu nov.*
Gattung: *Grillotia* Guiart, 1927

Art: *Grillotia perelica* (Shuler, 1938)
Synonyme: *Tentacularia perelica* Shuler, 1938
Ähnliche Arten: Keine

Habitus (Abbildung 36-39; Bild 75-82): Die aus den Schwimmblasen isolierten Plerocercocoeide von *Grillotia perelica* bestehen aus einem rundlichen Vorderteil, einem schwanzähnlichen Anhang und einer hyalinen Membran, die diese Strukturen umgibt (Bild 75-76). Der isolierte Scolex ist schlank (Abb. 36) und weist zwei herzförmige Bothridien auf (Bild 77), Sinnesgruben an den Bothridienrändern kommen nicht vor. Im Vergleich zu den ähnlich langen Pars bothridialis und Pars bulbosa ist die Pars vaginalis deutlich länger. Die Tentakelscheiden verlaufen spiralgewunden durch die Pars vaginalis, ein Präbulbularorgan ist nicht vorhanden. Nach Shuler (1938) wechselt die Richtung der Spiralen im mittleren Teil der Pars vaginalis. Die Retraktormuskeln inserieren im vorderen Teil der Bulben. Eine kleine Pars postbulbosa und ein Appendix sind vorhanden. Der Scolex ist acraspedot bzw. leicht craspedot, je nach Einbettung der Präparate (Abb. 37 a-b).

Die Ausbildung der Mikrotrichen auf der Scolexoberfläche ist nicht bekannt.

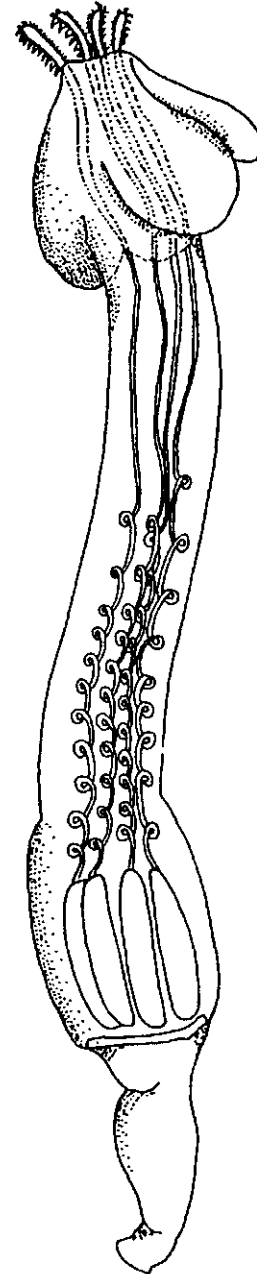


Abb. 36: Scolex von *Grillotia perelica* (Palm 1992)
(Balken = 1 mm).

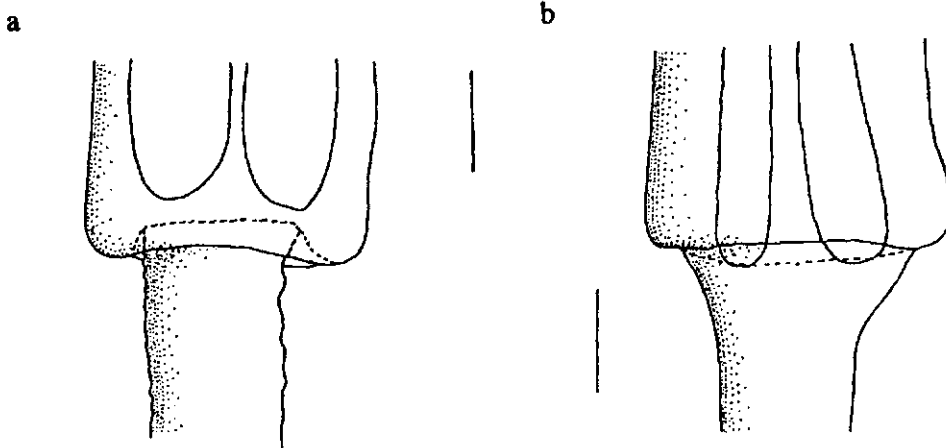


Abb. 37: Variation des Übergangs der Pars postbulbosa zum Appendix je nach Einbettung des Präparats (Balken = 100 µm).

Scolexmaße: Die Scolexmaße von einem *Grillotia perelica* aus *Caranx senegallus* sowie nach den Angaben von Shuler (1938) sind in der nebenstehenden Tabelle angegeben.

Tab. 15: Scolexmaße von *Grillotia perelica* (Maße in µm).

Körperteil	Shuler (1938)	diese Arbeit
Scolexlänge	2300	4150
Pars bothridialis	490	550
Pars vaginalis	1040	2650
Pars bulbosa	480	350
Pars postbulbosa	-	35
Scolexbreite auf Höhe der		
Pars bothridialis	410	715
Pars vaginalis	-	470
Pars bulbosa	500	680
Appendixlänge	-	1100
Bulbenlänge/Bulbenbreite	3:1	2,4:1
Pars both./Pars vag./Pars bulb.	1:2,2:1	1,6:7,6:1

Hakenanordnung basierend auf einem Pterocercoid (Abbildung 38-39, Bild 78-82): Die Metabasalbehakung von *Grillotia perelica* ist heteroacanth atypica. Sie besteht aus 10 Haupthaken, 6-7 Zwischenhaken in einer Zwischenhakenreihe sowie einem Hakenband, welches sich jedoch nicht über den gesamten Tentakel erstreckt (Abb. 38-39). Von der inneren zur äußeren Tentakeloberfläche nimmt die Größe der einzelnen Haken kontinuierlich ab. Während der erste Haupthaken rosen-dornartig geformt ist (1 (1'): L. 40 µm, H. 30 µm), folgen entlang den seitlichen Tentakeloberflächen schlanke Haken (2-8 (2'-8'): L. 40 bis L. 18 µm) (Bild 78-79). Sowohl die Haupthaken 9-10 (9'-10') als auch die Zwischenhaken sind stilettartig geformt (L. 15-25 µm) (Bild 80-81). Die Haken des Hakenbandes sind klein mit einer langen Hakenbasis und einer kurzen Hakenspitze (Bild 80).

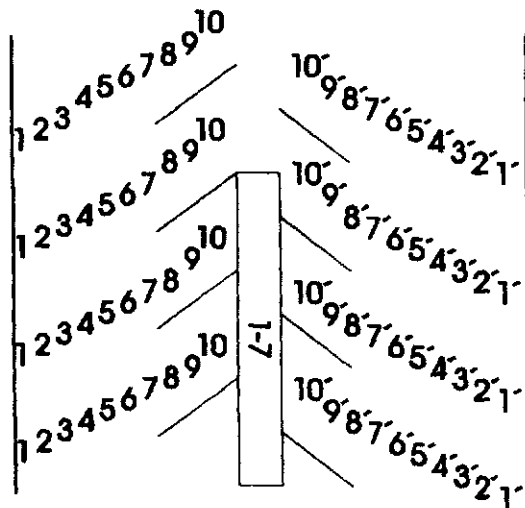


Abb. 38: Behakung von *Grillotia perelica*.

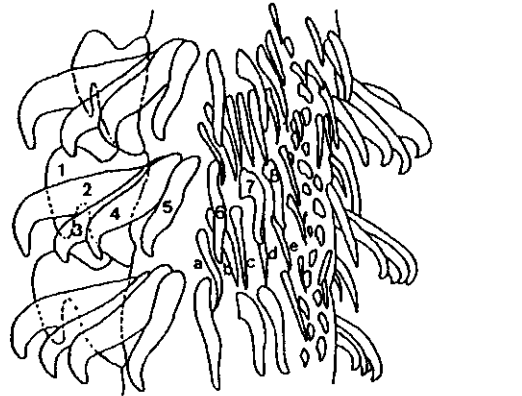


Abb. 39: Metabasalbehakung von *Grillotia perelica* (Palm 1992) (Balken = 30 µm).

Es ist eine typische Basalbehakung vorhanden. Das Hakenband auf der äußeren Tentakeloberfläche erweitert sich zu einem Hakenfeld aus vielen eng zusammenstehenden Haken (L. 4-6 µm) (Bild 82). Basal von diesem Hakenfeld direkt am Ansatz an den Scolex befinden sich einzelne Haken mit einer abgerundeten Spitze.

Behakungsformel: 10/-/1(R)/1-7(Hb)/+ [10/-/1(R)/-/+]

Verbreitung: *Grillotia perelica* wurde bisher im Atlantischen, Indischen und Pazifischen Ozean nachgewiesen. Im Atlantik ist diese Art von der Ostküste Nordamerikas, den Bermudas sowie von der Küste NW-Afrikas beschrieben worden (Palm *et al.* 1994, Rees 1969, Schramm 1991, Shuler 1938).

Wirtsfischarten: *Caranx senegallus*, *Liza dumerilii*, *L. richardsonii*, *L. tricuspidens*, *Mugil cephalus*, *Myxus capensis*, *Valamugil buehanani*, *V. cunnesius*, *V. robustus* (Palm *et al.* 1994, Schramm 1991)

Endwirte: *Carcharias* sp., *Carcharhinus leucas*, *C. platyodon*, *C. plumbeus*, *Hypoprion brevirostris* (Rees 1969, Schramm 1989, 1991, Shuler 1938, Subhadrappa 1955)

Lokalisation im Knochenfisch: *Grillotia perelica* befällt die Muskulatur sowie die Schwimmblase der Wirtsfische.

Bemerkungen: Dollfus (1969 b) stellte mit der Art *Pseudogrillotia pleistacantha* eine neue Gattung auf, die sich von der Gattung *Grillotia* aufgrund des craspedoten anstelle eines acraspedoten Scolex unterschied. Campbell & Beveridge (1993) unterschieden diese beiden Gattungen ebenfalls anhand dieses Merkmals (craspedot, acraspedot), sie nannten jedoch noch weitere Merkmale wie das Vorkommen von Präbulbularorganen, speziellen Basalbehakungen, die Bulbenlänge, die Tentakelbehakung sowie den Aufbau der Geschlechtsorgane. Die hier vorgestellte Art *Grillotia perelica* weist Merkmale von beiden Gattungen auf. bezüglich der Scolexform sowie der Behakungsanordnung stimmt *G. perelica* sogar weitgehend mit der Art *Pseudogrillotia spratti* Campbell & Beveridge, 1993 überein. Besonders auffällig ist, daß der Scolex sowohl als craspedot oder auch als acraspedot bezeichnet werden kann, abhängig von dem vorliegenden Untersuchungsmaterial. Nach den Ausführungen in dieser Arbeit erscheint es sinnvoll, die gesamte Gruppe der Gattungen *Grillotia*, *Pseudogrillotia* und *Progrillotia* dahingehend neu zu überarbeiten, daß Arten mit einer gleichen oder ähnlichen Haupthakenanzahl in eigenen Gattungen zusammengefaßt werden (Kapitel 6). Somit würden *Grillotia perelica* und *Pseudogrillotia spratti* in einer eigenen Gattung stehen (10 Haupthaken). Eine Unterscheidung der Gattungen *Grillotia* und *Pseudogrillotia* aufgrund der derzeit angewendeten Merkmale erscheint somit wenig sinnvoll.

Wichtige Literatur: Campbell & Beveridge (1993), Dollfus (1969 b), Palm *et al.* (1994), Schramm (1991), Shuler (1938)

Überfamilie: Tentacularioidea nov.
Familie: Lacistorhynchidae Guiart, 1927 sensu nov.
Gattung: *Grillotia* Guiart, 1927

Art: *Grillotia rowei* Campbell, 1977
Synonyme: Keine
Ähnliche Arten: Keine

Habitus (Abbildung 40-41; Bild 83-85): Der acraspedote Scolex von *Grillotia rowei* ist mittelgroß und weist zwei große lappige Bothridien ohne Sinnesgruben auf den Rändern auf (Abb. 40). Die Pars vaginalis ist ca. doppelt so lang wie die Pars bothridialis und die Pars bulbosa, die Tentakelscheiden sind leicht sinusförmig gewunden. Ein Präbulbularorgan fehlt, die Bulben sind länglich und die Retraktormuskeln inserieren an der Bulbenbasis. Es ist eine deutlich ausgeprägte Pars postbulbosa vorhanden.

Die Ausbildung der Mikrotrichen auf der Scolexoberfläche ist nicht bekannt.

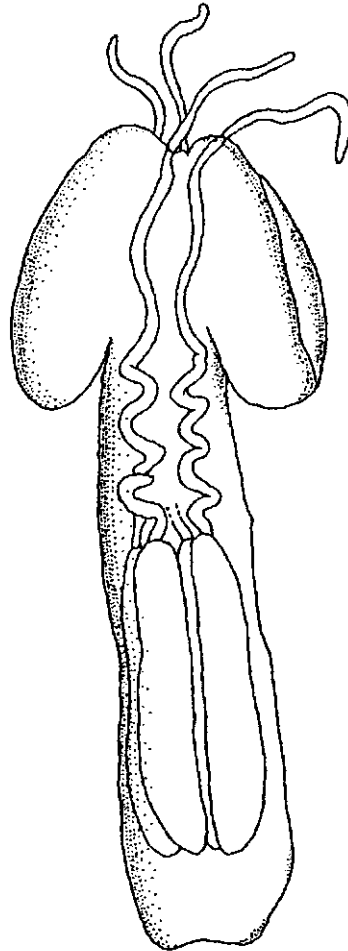


Abb. 40: Scolex von *Grillotia rowei* (Balken = 1 mm).

Scolexmaße: Die Scolexmaße von zwei Exemplaren der Art *Grillotia rowei* aus *Coryphaenoides armatus* sowie nach Campbell (1977) sind in der nebenstehenden Tabelle angegeben.

Tab. 16: Scolexmaße von *Grillotia rowei* (Maße wenn nicht anders angegeben in μm).

Körperteil	Campbell (1977)		diese Arbeit	
	Mittel	Bereich	Mittel	Bereich
Scolexlänge [mm]	7,9	6,1-10	3,4	-
Pars bothridialis	2200	1700-2700	1010	980-1040
Pars vaginalis	3700	2800-4600	1750	1500-2000
Pars bulbosa	1900	1700-2200	715	680-750
Pars postbulbosa	2100	1400-3500	910	730-1090
Scolexbreite auf Höhe der				
Pars bothridialis	-	-	1245	1090-1400
Pars vaginalis	-	-	520	480-560
Pars bulbosa	-	-	875	700-1050
Bulbenlänge/Bulbenbreite	4,4:1	-	3,6:1	3,1-4,2:1
Pars both./Pars vag./Pars bulb.	1,2:1,9:1	-	1,4:2,4:1	-

Hakenanordnung basierend auf 2 Plerocercoiden (Abbildung 41; Bild 83-85): Die Metabasalbehakung von *Grillotia rowei* besteht aus 6 Haupthaken und 3 Zwischenhaken. Auf der inneren Tentakeloberfläche beginnend steht ein rosendornartig geformter Hakentyp (1 (1'): L. 50-60 µm, B. 40-45 µm). Entlang der seitlichen Tentakeloberflächen stehen die Haken 2-5 (2'-5'), auf der äußeren Tentakeloberfläche wird ein hakenfreies Feld von den 6. Haupthaken umgrenzt (2 (2'): L. 55-65 µm; 3 (3'): L. 42-47 µm; 4 (4'): L. 40-45 µm; 5 (5'): L. 35-40 µm; 6 (6'): L. 30-35 µm) (Bild 83-85). In der Nähe zu den Haken 5 (5') und 6 (6') stehen ein (a (a')) bzw. zwei (b-c (b'-c')) Zwischenhaken, die Größe dieser Haken schwankt zwischen 20 und 25 µm.

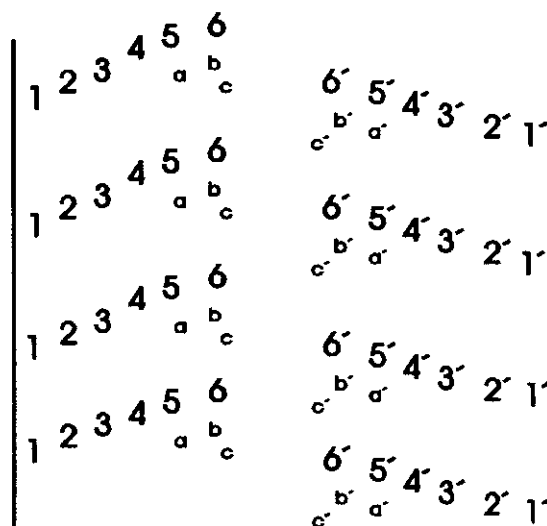


Abb. 41: Behakung von *Grillotia rowei*.

Eine charakteristische Basalbehakung ist nicht vorhanden.

Behakungsformel: 6/-/3(H)/-/-

Verbreitung: *Grillotia rowei* wurde bisher nur aus dem Nordatlantik beschrieben (Campbell 1977).

Wirtsfischarten: *Coryphaenoides armatus*, *C. carapinus*, *C. leptolepsis* (Campbell 1977)

Endwirte: *Bathyraja richardsoni* (Campbell 1977)

Lokalisation im Knochenfisch: Die Plerocercoiden von *Grillotia rowei* befallen die inneren Organe der Fische. Dabei finden sie sich eingekapselt in der Leber, den Mesenterien, der Magenwand, den Pylorusanhängen und dem Darm.

Bemerkungen: Nach den Ausführungen in Kapitel 6 sollte für die *Grillotia*-Arten mit 6 Haupthaken eine eigene Gattung beschrieben werden.

Wichtige Literatur: Campbell (1977)

Überfamilie: Tentacularioidea nov.
Familie: Lacistorhynchidae Guiart, 1927 sensu nov.
Gattung: *Progrillotia* Dollfus, 1946

Art: *Progrillotia dollfusi* Carvajal & Rego, 1983

Synonyme: Keine

Ähnliche Arten: *Progrillotia pastinacae* Dollfus, 1946

Habitus (Abbildung 42-44): Der Scolex von *Progrillotia dollfusi* ist acraspedot und hat zwei herzförmige Saugnäpfe mit einem deutlichen Einschnitt am hinteren Rand. Sinnesgruben auf den Saugnapfrändern fehlen. Die Pars vaginalis ist ungefähr dreimal, die Pars bulbosa zweimal länger als die Pars bothridialis. Die Tentakelscheiden sind sinusförmig gewunden bis gestreckt, der Retraktormuskel inseriert im vorderen Drittel der Bulben. Präbulbularorgane kommen nicht vor. Eine Pars postbulbosa ist bei dem Holotyp deutlich zu erkennen, obwohl dieses nicht in der Originalbeschreibung erwähnt wurde (siehe Abb. 42).

Die Position und die Art der Mikrotrichen auf Saugnapf- und Körperoberflächen ist nicht bekannt.

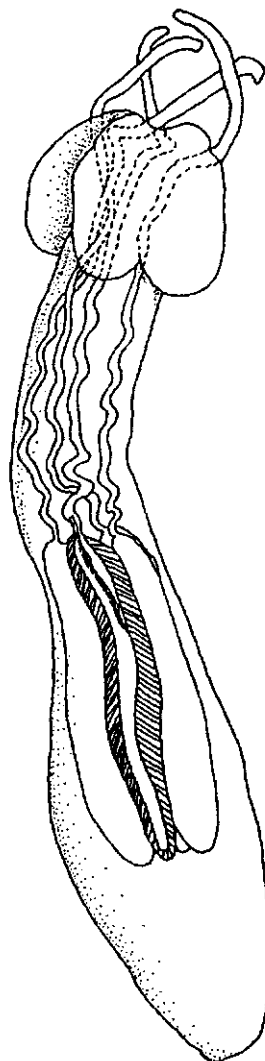


Abb. 42: *Progrillotia dollfusi* (Holotyp) (Balken = 500 µm).

Scolexmaße: Die Scolexmaße von *Progrillotia dollfusi* nach der Arbeit von Carvajal & Rego (1983) sind in der nebenstehenden Tabelle angegeben.

Tab. 17: Scolexmaße von *Progrillotia dollfusi* (Maße in µm).

Körperteil	Mittel	Bereich
Scolexlänge	1900	1200-2600
Pars bothridialis	400	320-480
Pars vaginalis	1150	900-1400
Pars bulbosa	700	600-800
Scolexbreite auf Höhe der Pars bothridialis	500	-
Bulbenlänge/Bulbenbreite	7:1	-
Pars both./Pars vag./Pars bulb.	1:2,9:1,6	-

Hakenanordnung (Größenangaben nach Carvajal & Rego 1983) (Abbildung 43-44): Die metabasale Behakung der Tentakel von *Progrillotia dollfusi* besteht aus 4 Haupthaken und 1-2 Zwischenhakenreihen (Abb. 43). Auf der inneren Tentakeloberfläche beginnend steht ein schlanker, rosendornartiger Haken (1 (1'): L. 36 (34-38) µm, B. 19 (17-21) µm, H. 24 (23-25) µm). Es schließen sich 3 schlanke, sichelförmige Haken auf den beiden seitlichen Tentakeloberflächen an (2 (2'): L. 38 (34-42) µm, B. 10,5 µm; 3 (3'): L. 14 µm; 4 (4'): L. 21 µm). Zwischen jeweils zwei Haupthakenreihen stehen eine (distal) bis zwei (metabasal) Zwischenhakenreihen mit 6-7 kleinen Haken (Länge: 10 µm) (Abb.44). Die Zwischenhaken der seitlichen Tentakeloberflächen gehen nicht ineinander über, ein durchgehendes Hakenband ist ebenfalls nicht vorhanden.

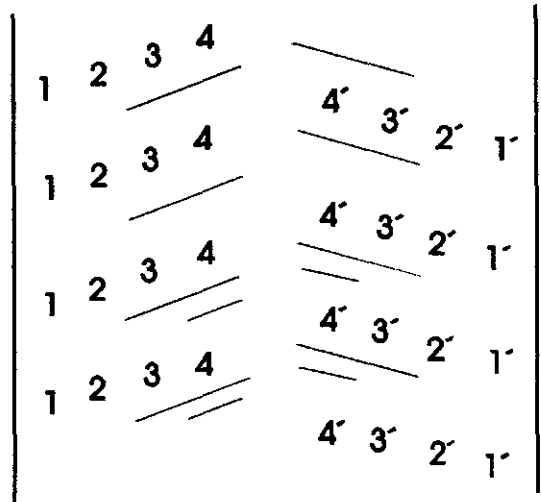


Abb. 43: Metabasalbehakung von *Progrillotia dollfusi*.

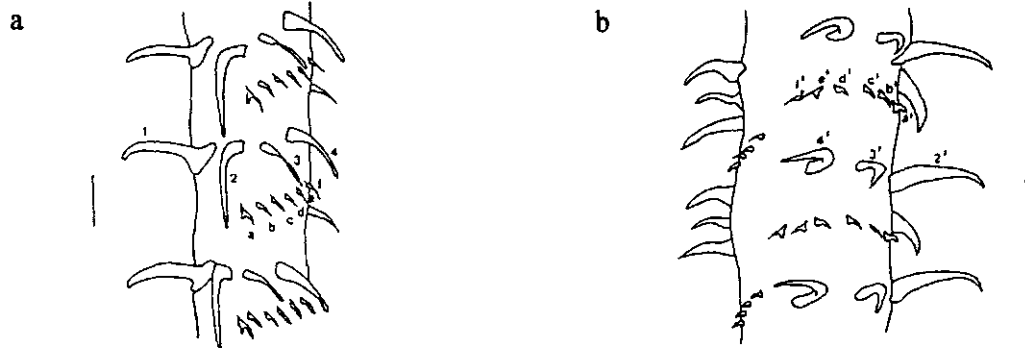


Abb. 44: Bothridiale (a) und äußere (b) Tentakeloberfläche von *Progrillotia dollfusi* (Balken = 20 µm).

Es ist eine typische Basalbehakung vorhanden. Auf der inneren Tentakeloberfläche befinden sich größere, trompetenförmige Haken (Länge: 21-34 µm). Auf der äußeren Tentakeloberfläche gehen die Zwischenhaken in ein durchgehendes, breiteres Hakenband mit Mikrohaken (Länge: ca. 3 µm) über.

Behakungsformel: 4/-/2(R)/-/+ [4/-/1(R)/-/+]

Verbreitung: *Progrillotia dollfusi* wurde bisher nur vor Rio de Janeiro (SO-Brasilien) nachgewiesen.

Wirtsfischarten: *Cynoscion striatus* (Carvajal & Rego 1983)

Endwirte: Unbekannt

Lokalisation im Knochenfisch: Die Blastocysten von *Progrillotia dollfusi* befanden sich in der Leibeshöhle.

Bemerkungen: Siehe Bemerkungen bei *Grillotia erinaceus*.

Wichtige Literatur: Carvajal & Rego (1983)

Überfamilie: Tentacularioidea nov.
Familie: Lacistorhynchidae Guiart, 1927 *sensu nov.*
Gattung: *Pseudogrillotia* Dollfus, 1969

Art: *Pseudogrillotia pleistacantha* Dollfus, 1969
Synonyme: Keine
Ähnliche Arten: *Grillotia perelica* (Shuler, 1938); *Pseudogrillotia zerbiae* sp. nov.

Habitus (Abbildung 45-46): Der craspedote Scolex von *Pseudogrillotia pleistacantha* ist groß und weist zwei herzförmige Bothridien ohne Sinnesgruben auf den Bothridienrändern auf (Abb. 45). Die Pars vaginalis ist mehrmals so lang wie die Pars bothridialis und die Pars bulbosa, die Tentakelscheiden sind spiralig und sinusförmig gewunden. Ein Präbulbularorgan ist nicht vorhanden. Die Bulben sind bananenförmig und die Retraktormuskeln inserieren an der Bulbenbasis. Es ist eine deutlich ausgeprägte Pars postbulbosa vorhanden.

Die Ausbildung der Mikrotrichen auf der Scolexoberfläche ist nicht bekannt.

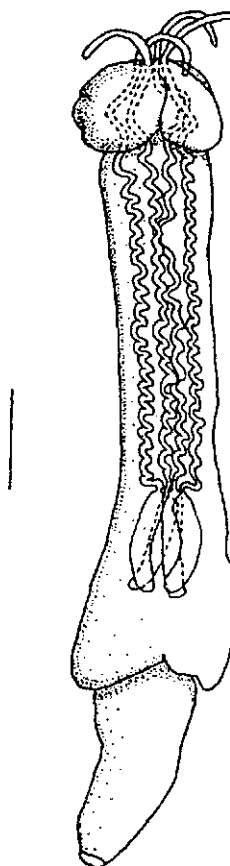


Abb. 45: Scolex von *Pseudogrillotia pleistacantha* (Balken = 3 mm).

Scolexmaße: Die Scolexmaße von einem Exemplar der Art *Pseudogrillotia pleistacantha* aus *Pogonias cromis* sowie von einem Exemplar nach den Angaben von Dollfus (1969 b) sind in der nebenstehenden Tabelle angegeben.

Tab. 18: Scolexmaße von *Pseudogrillotia pleistacantha* (Maße wenn nicht anders angegeben in μm).

Körperteil	Dollfus (1969 b)	diese Arbeit
Scolexlänge [mm]	23,00	21,49
Pars bothridialis	-	2110
Pars vaginalis [mm]	-	11,7
Pars bulbosa	-	2890
Scolexbreite auf Höhe der		
Pars bothridialis	-	3840
Pars vaginalis	-	2500
Pars bulbosa	3000	3260
Pars postbulbosa	-	1340
Appendixlänge	4000	5860
Bulbenlänge/Bulbenbreite	-	-
Pars both./Pars vag./Pars bulb.	-	1:5,5:1,4

Hakenanordnung basierend auf einem Plerocercoid (Abbildung 46): Die Metabasalbehakung von *Pseudogrillotia pleistacantha* besteht aus 10 Haupthaken und 2 Zwischenhakenreihen mit 6-8 bzw. 4 Zwischenhaken. Entlang der äußeren Tentakeloberfläche verläuft ein Hakenband (Abb. 46) aus 2-4 kleinen Haken. Auf der inneren Tentakeloberfläche beginnend steht ein rosendornartig geformter Hakentyp (1 (1'): L. 70-80 µm, B. 60-70 µm). Entlang der seitlichen Tentakeloberflächen stehen die Haken 2-8 (2'-8') (2 (2'): L. 90-95 µm; 3 (3'): L. 95-100 µm; 4 (4'): L. 85-90 µm; 5 (5'): L. 80-85 µm; 6 (6'): L. 65-70 µm; 7 (7'): L. 60-65 µm; 8 (8'): L. 50-55 µm), auf der äußeren Tentakeloberfläche folgen die Haupthaken 9-10 (9'-10') (9 (9'): L. 40-50 µm; 10 (10'): L. 30-40 µm). Zwischen den Haupthakenreihen stehen zwei weitere Reihen aus 6-8 (L. 30-40 µm) bzw. 4 (L. 20-25 µm) Zwischenhaken. Die Länge der Haken im Hakenband schwankt zwischen 15 und 20 µm.

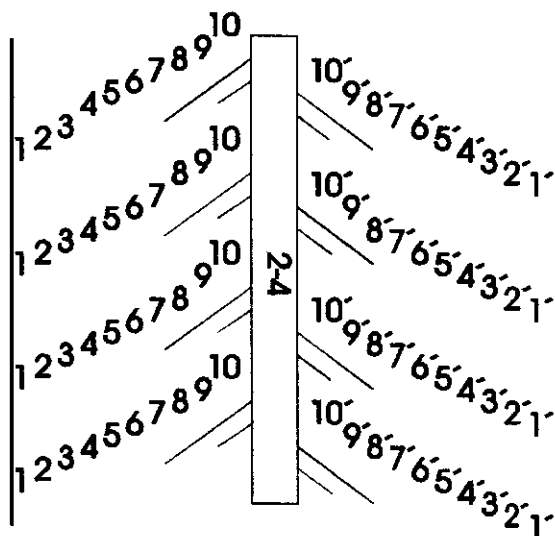


Abb. 46: Behakung von *Pseudogrillotia pleistacantha*.

Eine charakteristische Basalbehakung ist nicht vorhanden.

Behakungsformel: 10/-/2(R)/2-4(Hb)/-

Verbreitung: Nachgewiesen werden konnten die Plerocercoiden von *Pseudogrillotia pleistacantha* bisher nur im Golf von Mexiko (Dollfus 1969 b).

Wirtsfischarten: *Pogonias cromis* (Dollfus 1969 b)

Endwirte: Unbekannt

Lokalisation im Knochenfisch: Die Plerocercoiden von *Pseudogrillotia pleistacantha* befallen die Muskulatur ihrer Zwischenwirte.

Bemerkungen: Entsprechend den vorangegangenen Ausführungen (siehe Bemerkungen zu den Arten *Grillotia kovalevae* und *G. perelica*) stimmt *Pseudogrillotia pleistacantha* mit dem Merkmal 10 Haupthaken mit den beiden Arten *Grillotia perelica* und *Pseudogrillotia spratti* überein. Mit der Merkmalskombination Hakenband auf der äußeren Tentakeloberfläche und 10 Haupthaken könnten somit diese drei Arten zusammen in der Gattung *Pseudogrillotia* Dollfus, 1969 plaziert werden.

Wichtige Literatur: Dollfus (1969 b)

Überfamilie: Tentacularioidea nov.
Familie: Lacistorhynchidae Guiart, 1927 sensu nov.
Gattung: *Pseudogrillotia* Dollfus, 1969

Art: *Pseudogrillotia zerbiae* sp. nov.

Habitus basierend auf einem Plerocercoid (Abbildung 47-49; Bild 86-93): Merkmale der Gattung *Pseudogrillotia*. Die Blastocysten sind länglich und haben ein verdicktes Ende sowie einen schwanzförmigen Anhang. Der Scolex ist craspedot, massiv und groß mit einer Gesamtlänge (mit Velum und ohne Appendix) von 1,58 cm (Abb. 47). Die Ränder der beiden Bothridien heben sich deutlich vom Scolex ab und sind am hinteren Rand leicht eingeschnürt. Sinnesgruben an den Bothridienrändern fehlen. Die Länge der Pars bothridialis beträgt 3,26 mm und die Breite 4,99 mm. Die Länge der Pars vaginalis beträgt 1,18 cm, die Breite 4,32 mm. Die Pars bulbosa ist 3,36 mm lang und 4,48 mm breit, die einzelnen Bulben sind 3,26 (3,2-3,36) mm lang und 424 (384-512) µm breit, das Verhältnis Länge zu Breite beträgt 7,7:1. Die Retraktormuskeln inserieren in der unteren Hälfte der Bulben nicht weit entfernt von der Bulbenmitte. Ein Präbulbularorgan ist nicht vorhanden. Das Verhältnis von Pars bothridialis zu Pars vaginalis zu Pars bulbosa beträgt 1:3,6:1. Ein Velum und ein Appendix mit einer Länge von 384 µm bzw. ca. 5,28 mm sind vorhanden, es gibt keine Pars postbulbosa.

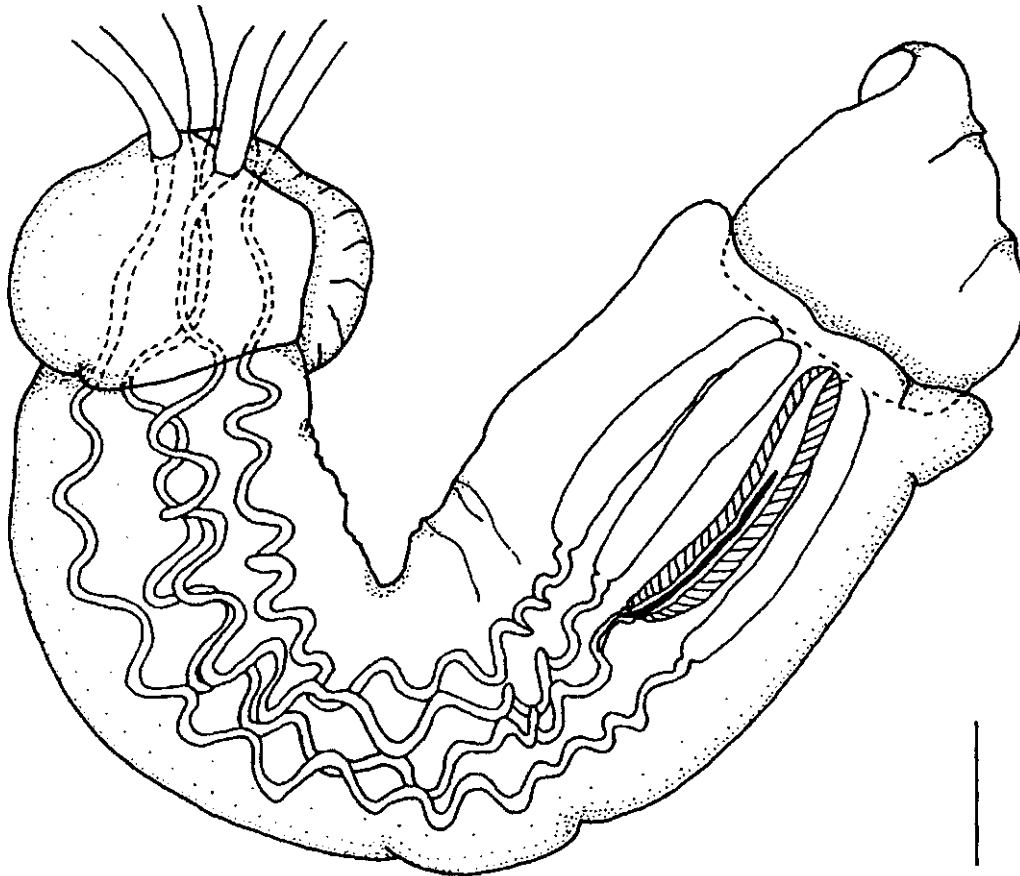


Abb. 47: Scolex von *Pseudogrillotia zerbiae* (Balken = 2 mm).

Die innere zentrale Region der Bothridien ist mit fünf- bis sechsfingerigen (Länge: 2,5-3,5 µm; Breite: 1,5 µm) Mikrotrichen bedeckt (Bild 90-91). Die gesamte Oberfläche der Pars vaginalis ist bedeckt mit ähnlich großen, jedoch neun- bis elffingerigen Mikrotrichen (Bild 92-93).

Hakenanordnung basierend auf einem Plerocercoid (Abbildung 48-49; Bild 86-89): Die Behakung ist heteroacanth atypica, sämtliche Haken sind hohl. Die Metabasalbehakung besteht aus Reihen von 7 Haupthaken, welche in ein aus 5-6 Hakenreihen bestehendes Hakenband übergehen (Abb. 48-49).

Auf der inneren Tentakeloberfläche befinden sich die größten Haken 1 (1') und 2 (2') (1 (1'): L. 170-180 µm, B. 125-160 µm, H. 120-130 µm; 2 (2'): L. 160-170 µm, B. 115-130 µm, H. 90-95 µm) (Bild 86-87). Die weiteren Haupthaken 3 (3') bis 6 (6') sind kleiner (3 (3'): L. 130-150 µm, B. 90-110 µm, H. 105-115 µm; 4 (4'): L. 125-135 µm; 5 (5'): L. 100-115 µm; 6 (6'): L. 60-70 µm), die Hakenformen entsprechen denen der ersten beiden Haupthaken (Bild 87-88) (Abb. 49 a-b). Der 7. (7') Haupthaken (7 (7'): L. 50-65 µm) steht im Übergangsbereich zu dem Hakenband auf der äußeren Tentakeloberfläche, die Form und Größe dieser Haken stimmt weitgehend überein (Bild 88).

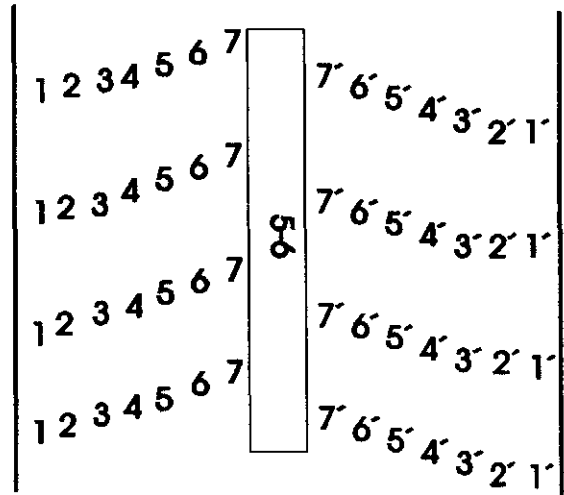
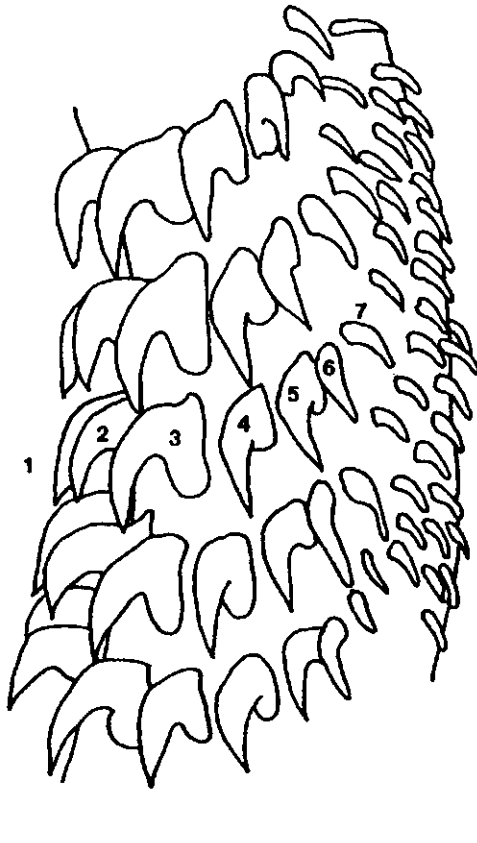


Abb. 48: Metabasalbehakung von *Pseudogrillotia zerbiae*.

a



b

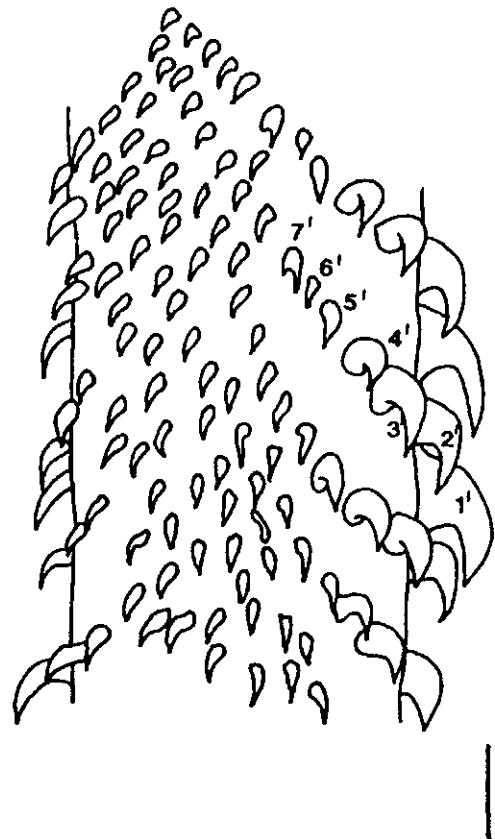


Abb. 49: Metabasalbehakung auf der bothridialen (a) und äußeren (b) Tentakeloberfläche (Balken = 100 µm).

Eine typische Basalbehakung ist nicht vorhanden (Bild 89).

Behakungsformel: 7/1-/5-6(Hb)/-

Taxonomische Zusammenfassung:

Typen-Wirtstier: *Seriola dumerili*

Befallsort: Muskulatur im Kopfbereich

Fundort: Ocean Springs, Mississippi (USA)

Typenmaterial: Holotyp und Paratyp aus der Muskulatur eines *Seriola dumerili* aus dem Golf von Mexico, Mississippi (USA), 04.07.1993, Sammler H. Palm, hinterlegt in der Abteilung "Parasitische Würmer" im Natural History Museum, London. Registriert unter den Nummern 1995.3.20.1 (Holotyp) und 1995.3.20.2 (Paratyp).

Ethymologie: Die neue Art wurde benannt nach G. Kröger, geb. Zerbe, die mich bei der Entstehung dieser Arbeit sehr unterstützte.

Synonyme: *Pseudogrillotia* sp. Deardorff, Raybourne & Mattis, 1984

Ähnliche Arten: *Diplootobothrium springeri* Chandler, 1942; *Pseudogrillotia pleistacantha* Dollfus, 1969

Verbreitung: Das in dieser Arbeit untersuchte Material stammt aus dem Golf von Mexico, es handelt sich um den ersten Nachweis dieser Art für den Atlantischen Ozean. Deardorff *et al.* (1984) wiesen Plerocercocide von *Pseudogrillotia zerbiae* in verschiedenen Fischarten von der Küste Hawaiis nach. Das Verbreitungsgebiet für diese Art erstreckt sich somit über den Atlantik bis in den Pazifischen Ozean (Deardorff *et al.* 1984).

Wirtsfischarten: *Caranx melampygus*, *Carangoides equula*, *Makaira indica*, *Seriola dumerili* (Deardorff *et al.* 1984, diese Arbeit)

Endwirte: Unbekannt

Lokalisation im Knochenfisch: Die Plerocercocide von *Pseudogrillotia zerbiae* wurden aus der Fischmuskulatur im Kopfbereich isoliert.

Bemerkungen: Erstmals beschrieben wurde diese Art als *Pseudogrillotia* sp. von Deardorff *et al.* (1984). Die Autoren erkannten, daß es sich um eine neue Art innerhalb der Gattung *Pseudogrillotia* handelte, sie unterließen jedoch eine neue Artbeschreibung. *Pseudogrillotia zerbiae* unterscheidet sich aufgrund von deutlich erkennbaren 7 Haupthaken, dem breiten Hakenband sowie dem Fehlen von Interkalarhaken und besonderen Basalhaken eindeutig von den bisher beschriebenen Arten *P. basipunctata*, *P. peruviana*, *P. pleistacantha* und *P. spratti* (Campbell & Beveridge 1993, Carvajal *et al.* 1976, Dollfus 1969 b, Escalante & Carvajal 1984).

Pseudogrillotia zerbiae ähnelt insbesondere aufgrund des Habitus sowie einer ähnlichen Tentakelbehakung der Art *Diplootobothrium springeri*. *D. springeri* unterscheidet sich jedoch eindeutig anhand von Sinnesgruben auf den Saugnapfrändern, wie sie von Chandler (1942) und Campbell & Beveridge (1994) für diese Art beschrieben wurden. Weitere Unterschiede sind eine geringere Hakengröße sowie das Vorkommen einer Pars postibulbosa bei den Plerocercociden von *D. springeri* (Schlicht & McFarland 1967).

Wichtige Literatur: Campbell & Beveridge (1994), Chandler (1942), Deardorff *et al.* (1984)

Überfamilie: Tentacularioidea nov.
Familie: Lacistorhynchidae Guiart, 1927 *sensu nov.*
Gattung: *Dasyrhynchus* Pintner, 1928

Art: *Dasyrhynchus giganteus* (Diesing, 1850)
Synonyme: *Anthocephalus giganteus* Diesing, 1850; *Rhynchobothrium insigne* Linton, 1924; *Sbesterium insigne* Dollfus, 1929

Ähnliche Arten: *Dasyrhynchus pacificus* Robinson, 1965; *D. talismani* Dollfus, 1935; *D. variouncinatus* (Pintner, 1913)

Habitus (Abbildung 50-51; Bild 94-100): Der craspedote Scolex von *Dasyrhynchus giganteus* ist groß und schlank. Sinnesgruben auf den beiden herzförmigen Saugnäpfen fehlen. Im Vergleich zu der kurzen Pars bothridialis sind sowohl die Pars vaginalis als auch die Pars bulbosa auffällig lang (Abb. 50). Ein Präbulbularorgan an der Basis der sinusförmig gewundenen Tentakelscheiden fehlt, die Retraktormuskeln inserieren im vorderen Teil der Bulben. Der Scolex ist auf Höhe der Pars bothridialis etwas verbreitert.

Die Saugnapfoberfläche von *Dasyrhynchus giganteus* ist mit acht- bis neunfingerigen Mikrotrichen (Länge: 2-2,5 µm; Breite: 1,5-2 µm) bedeckt (Bild 99). Ähnlich geformte Mikrotrichen bedecken auch die Pars vaginalis (Bild 100).

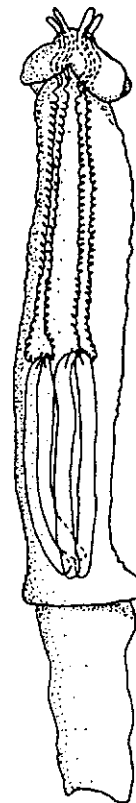


Abb. 50: Scolex von *Dasyrhynchus giganteus* (Balken = 2 mm).

Scolexmaße: In der nebenstehenden Tabelle sind die Scolexmaße für *Dasyrhynchus giganteus* aus *Caranx hippos* (Ein Exemplar) und nach Beveridge & Campbell (1993) angegeben.

Tab. 19: Scolexmaße von *Dasyrhynchus giganteus* (Maße wenn nicht anders angegeben in µm).

Körperteil	Beveridge & Campbell (1993)		diese Arbeit
	Mittel	Bereich	
Scolexlänge [mm]	-	15-24	15,45
Pars bothridialis	1700	1200-2200	1760
Pars vaginalis [mm]	9,4	6,3-13,1	8,96
Pars bulbosa	5400	5100-6100	6170
Pars postbulbosa	410	120-550	320
Scolexbreite auf Höhe der			
Pars bothridialis	1970	1910-2050	2560
Pars bulbosa	3400	3200-3700	2500
Velumlänge	480	380-700	220
Bulbenlänge/Bulbenbreite	11,3:1	10,2:1-13,5:1	14,3:1
Pars both./Pars vag./Pars bulb.	1:5,5:3,2	-	1:5,1:3,5

Hakenanordnung (Größenangaben nach Beveridge & Campbell 1993) (Abbildung 51; Bild 94-98): Die metabasale Behakung der Tentakel von *Dasyrhynchus giganteus* besteht aus 10 Haupthaken, 2-4 Zwischenhakenreihen und einer Hakenkette aus schräg voneinander versetzten Haken (Abb. 51). Von der 4. Zwischenhakenreihe findet sich teilweise nur noch ein einzelner Haken (a (a')) (Bild 95), sowohl die Zwischenhaken als auch die Haupthaken 9-10 können je nach Abstand von der Tentakelbasis reduziert sein. Auf der inneren Tentakeloberfläche beginnend stehen von den anderen Haken abgesetzt die rosendornartigen Haken 1 und 1': L. 117 (95-135) µm, B. 92 (75-105) µm (Bild 94). Es folgen der Größe nach abnehmend die Haken 2-10 (2 (2'): L. 87 (75-95) µm, B. 56 (45-60) µm; 3 (3'): L. 78 (70-85) µm, B. 45 (40-45) µm; 4 (4'): L. 76 (70-90) µm, B. 35 (25-40) µm; 5 (5'): L. 56 (45-65) µm; 6 (6'): L. 43 (30-55) µm; 7 (7'): L. 48 (40-55) µm; 8 (8'): L. 40 (30-50) µm; 9 (9'): L. 46 (35-55) µm; 10 (10'): L. 30 (17-40) µm) (Bild 95). Die Größe der Zwischenhaken schwankt von 25-45 µm, die Haken der Hakenkette sind 15-30 µm lang und breit.

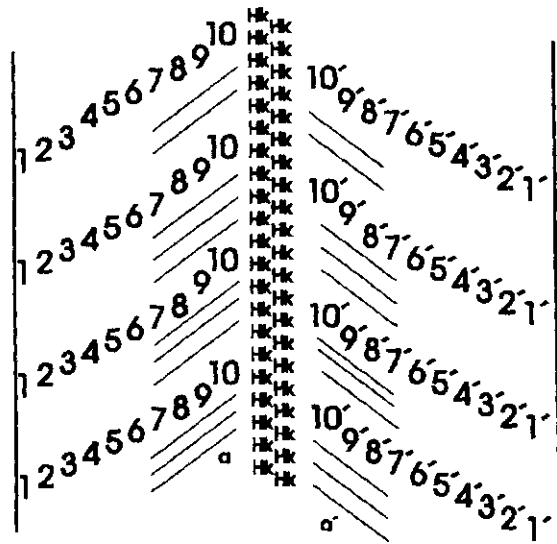


Abb. 51: Behakung von *Dasyrhynchus giganteus*.

Eine typische Basalbehakung ist vorhanden. Auf der inneren Tentakeloberfläche befindet sich jeweils ein stark vergrößerter und sichelförmiger Haken (L. 138 (120-150) µm, B. 95 (90-100) µm) (Bild 96), auf der äußeren Tentakeloberfläche stehen viele kleine Haken (L. ca. 10 µm) in der Form eines Hakenfeldes eng zusammen (Bild 97). Von diesem Hakenfeld ausgehend beginnt die Hakenkette (Bild 98).

Behakungsformel: 10/+4(R)/-/+ [10/+2-3(R)/-/+]

Verbreitung: Nach Beveridge & Campbell (1993) wurde *Dasyrhynchus giganteus* bisher nur im Atlantik nachgewiesen. Dort gibt es Beschreibungen dieser Art von den Küsten Nord- und Südamerikas sowie von der westafrikanischen Küste (Beveridge & Campbell 1993, Dollfus 1969 b, Rego 1973).

Wirtsfischarten: *Caranx hippos*, *Oligoplites saliens* (Beveridge & Campbell 1993, diese Arbeit)

Endwirte: *Carcharhinus amblyrhynchos*, *C. commersoni*, *C. leucas*, *C. limbatus*, *C. milberti*, *C. plumbeus*, *Negaprion brevirostris*, *Rhizoprionodon terraenovae*, *Scoliodon terraenovae*, *Sphyrna* sp. (Beveridge & Campbell 1993, Carvajal et al. 1976, Linton 1924)

Lokalisation im Knochenfisch: Die Pteroceroide von *Dasyrhynchus giganteus* befallen die Kopfmuskulatur ihrer Wirtsfische. Einige Exemplare befanden sich zumindest teilweise im Gehirn.

Bemerkungen: Das Untersuchungsmaterial bestätigt die Ausführungen von Beveridge & Campbell (1993), nach denen *Dasyrhynchus giganteus* eine hohe Variabilität der Metabasalbehakung aufweist. Aufgrund der geringen Unterschiede zwischen den beiden Arten *D. giganteus* und *D. varioucinatus* in Bezug auf die Behakungsanordnung und auf die Geschlechtsorgane erscheint es zweifelhaft, ob es sich tatsächlich um zwei unterschiedliche Arten handelt.

Wichtige Literatur: Beveridge & Campbell (1993)

Überfamilie: Tentacularioidea nov.
Familie: Lacistorhynchidae Guiart, 1927 sensu nov.
Gattung: *Floriceps* Cuvier, 1817

Art: *Floriceps saccatus* Cuvier, 1817

Synonyme: *Anthocephalus elongatus* Rudolphi, 1819; *Bothriocephalus patulus* Leuckart, 1820; *Floriceps elongatus* Blainville, 1828; *Tetrarhynchus corollatus* Siebold, 1850; *Tetrarhynchus gracilis* Wagener, 1854; *Dibothriorhynchus gracile* Monticelli, 1893; *Rhynchobothrium ingens* Pintner, 1927; *Dasyrhynchus ingens* Pintner, 1930 [Dollfus 1942]; *Anthocephalus gracilis* Pintner, 1931; *Tetrarhynchus elongatus* Pintner, 1931 [Dollfus 1942]; *Anthocephalus gracilis* Wagener (Guiart 1935)

Ähnliche Arten: Keine

Habitus (Abbildung 52-53; Bild 101-107): Der Scolex von *Floriceps saccatus* ist langgestreckt und schlank. Im Vergleich zu der langen Pars vaginalis ist die Pars bothridialis sehr kurz (Abb. 52). Die beiden Bothridien sind leicht eingeschnürt, Sinnesgruben auf den Bothridienrändern kommen nicht vor. Die Tentakelscheiden sind regelmäßig sinusförmig gewunden. Präbulbularorgane fehlen. Die Pars bothridialis ist ebenfalls lang, die Retraktormuskeln inserieren im vorderen Teil der Bulben. Eine Pars postbulbosa ist vorhanden.

Die Bothridienoberfläche von *Floriceps saccatus* ist mit fünf- bis sechsfingerigen Mikrotrichen (Länge: 2,5-3 µm; Breite: 1-1,5 µm) bedeckt (Bild 106). Die Pars vaginalis ist ebenfalls mit fünffingerigen Mikrotrichen bedeckt (Länge: 4-5 µm; Breite: 1-1,5 µm), ihre Größe und Form ist jedoch leicht abgewandelt (Bild 107).

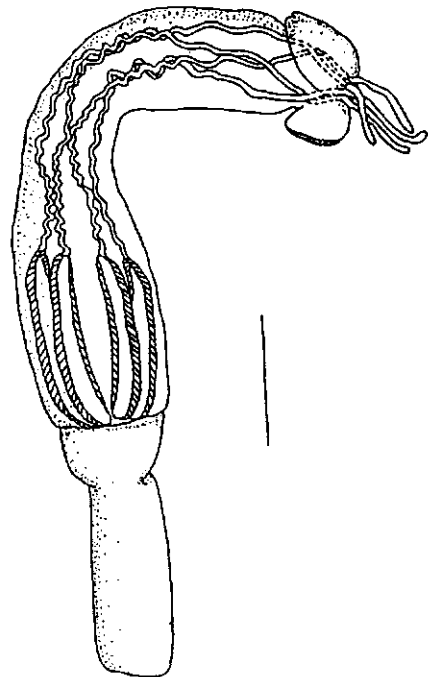


Abb. 52: Scolex von *Floriceps saccatus* (Balken = 3 mm).

Scolexmaße: In der nebenstehenden Tabelle sind die Scolexmaße eines *Floriceps saccatus* aus *Mola mola* angegeben.

Tab. 20: Scolexmaße von *Floriceps saccatus* (Maße wenn nicht anders angegeben in µm).

Körperteil	diese Arbeit
Scolexlänge [mm]	23,7
Pars bothridialis	1920
Pars vaginalis [mm]	12,96
Pars bulbosa	5504
Scolexbreite auf Höhe der	
Pars bothridialis	3136
Pars vaginalis	2752
Pars bulbosa	3296
Pars postbulbosa	5280
Bulbenlänge/Bulbenbreite	8,4:1
Pars both./Pars vag./ Pars bulb.	1:6,8:2,9

Hakenanordnung basierend auf einem Plerocercoid (Abbildung 53; Bild 101-105): Die metabasale Behakung der Tentakel von *Floriceps saccatus* besteht aus 7 Haupthaken, 1 Zwischenhaken und einer Hakenkette (Abb. 53). Auf der inneren Tentakeloberfläche beginnend stehen 2 rosendornartige Haken (1 (1'): L. 75-90 µm, B. 50-70 µm; 2 (2'): L. 75-85 µm, B. 60-65 µm) (Bild 101). Es folgen, der Größe nach abnehmend, 5 weitere, schlankere Hakentypen (3 (3'): L. 75-90 µm, B. 30-40 µm; 4 (4'): L. 65-75 µm; 5 (5'): L. 50-65 µm; 6 (6') L. 50-55 µm; 7 (7') L. 50-60 µm) (Bild 102). In der Nähe der Haken 7 und 7' stehen die beiden Zwischenhaken a und a', welche sowohl nach Form als auch nach Größe diesen Haupthaken entsprechen. Die Hakenkette im Metabasalteil der Tentakel besteht aus stilettförmigen Haken zwischen 40 und 50 µm Länge (Bild 102-103).

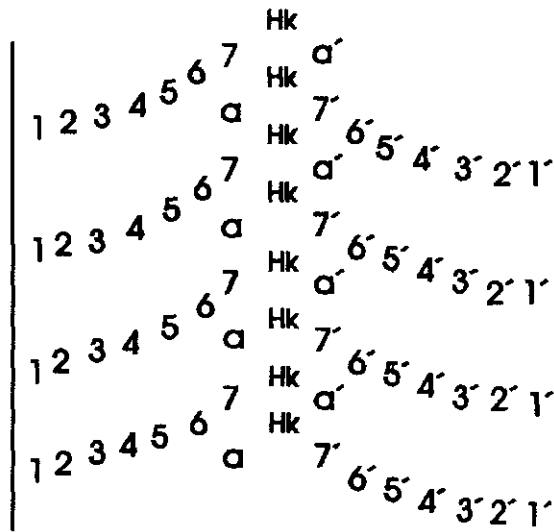


Abb. 53: Behakung von *Floriceps saccatus*.

Es kommt eine charakteristische Basalbehakung vor, obwohl sich die Behakungsanordnung im Basal- und Metabasalteil der Tentakel nicht unterscheidet. Es ändert sich jedoch die Form der einzelnen Haken der Hakenkette über stilettförmig (Bild 103) und dreieckig (Bild 104) bis hin zu einer auffälligen flügelähnlichen Hakenform (Bild 105).

Behakungsformel: 7/+1(H)/-/+

Verbreitung: *Floriceps saccatus* hat eine weltweite Verbreitung. Aus dem Atlantik wurde diese Art bisher von den Küsten Europas und Mittelamerikas beschrieben (Andersen 1987, Bates 1990).

Wirtsfischarten: *Centronotus* sp., *Centropomus nigrescens*, *Coryphaenoides hippuris*, *Diodon holacanthis*, *D. hystrix*, *Glyptocephalus stelleri*, *Lichia glauca*, *Mola mola*, *Pelamys pelamys*, *Scomber* sp., *Seriola mezatlanana*, *Spheroides borealis*, *Trichiurus japonicus* (Bates 1990, Dollfus 1942, Escalante & Carvajal 1984, Lester & Sewell 1989)

Endwirte: *Carcharias* sp., *Carcharinus glaucus*, *C. japonicus*, *C. limbatus*, *C. obscurus*, *Negaprion brevirostris*, *Notorhynchus maculatus*, *Prionace glauca* (Bates 1990, Dollfus 1942)

Lokalisation im Knochenfisch: *Floriceps saccatus* befällt die Leibeshöhle der Wirtsfische.

Bemerkungen: Keine

Wichtige Literatur: Andersen (1987), Dollfus (1942)

Überfamilie: Tentacularioidea nov.
Familie: Lacistorhynchidae Guiart, 1927 sensu nov.
Gattung: *Callitetrarhynchus* Pintner, 1931

Art: *Callitetrarhynchus gracilis* (Rudolphi, 1819)
Synonyme: *Anthocephalus gracilis* Rudolphi, 1819; *Tetrarhynchus scomber thynnus* Wagener, 1854;
Tetrarhynchus scomber rochei Wagener, 1854; *Tentacularia spiracornuta* Linton, 1907 (Southwell
 1929) [Dollfus 1942]; *Callotetrarhynchus gracillimum* Pintner, 1931
Ähnliche Arten: *Callitetrarhynchus speciosus* (Linton, 1897)

Habitus (Abbildung 54-55; Bild 108-115): Die acraspedoten Scolices von *Callitetrarhynchus gracilis* kommen in zwei verschiedenen Größenklassen vor. Sie befinden sich in ovalen, durchscheinenden Blastocysten (1,5-7 und 13-19 mm) und haben eine lange, schlanke Gestalt mit einer auffälligen, extrem längenvariablen Pars postbulbosa (Abb 54). Im Gegensatz zu einer langen und schlanken Pars vaginalis sind die Pars bothridialis und die in etwa gleichlange Pars bulbosa kurz. Die zwei Saugnäpfe sind patelliform mit einem kleinen Einschnitt am hinteren Ende, Sinnesgruben fehlen. Die Tentakelscheiden sind sinusförmig bis spiralig geschwungen, die Retraktormuskeln inserieren an der Bulbenspitze. Präbulbularorgane und ein Velum fehlen.

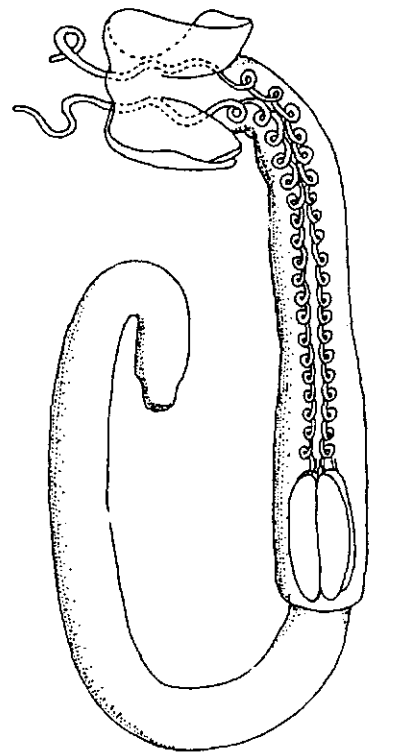


Abb. 54: Scolex von *Callitetrarhynchus gracilis* (Palm 1992) (Balken = 500 µm).

Die Saugnäpfoberfläche ist bedeckt mit fünf-fingerigen Mikrotrichen (Länge: 3-3,5 µm; Breite: 1-1,5 µm) (Bild 113). An den Rändern der Saugnäpfe stehen lange und schlanke, an der Spitze geteilte Mikrotrichen (Bild 114). Die gesamte Körperoberfläche ist mit drei- bis fünf-fingerigen Mikrotrichen (Länge: 4-4,5 µm; Breite: 1-1,5 µm) bedeckt (Bild 115).

Scolexmaße: In der nebenstehenden Tabelle sind die Scolexmaße von *Callitetrarhynchus gracilis* aus *Chloroscombrus chrysurus* sowie aus *Epinephelus aeneus* (*) angegeben.

Tab. 21: Scolexmaße von *Callitetrarhynchus gracilis* (Maße wenn nicht anders angegeben in µm).

Körperteil	Mittel	Bereich	Mittel *	Bereich *
Scolexlänge [mm]	1,78	1,66-2,03	11,21	10,34-12,13
Pars bothridialis	180	160-195	650	540-740
Pars vaginalis	860	780-950	2300	2080-2750
Pars bulbosa	280	260-300	905	770-1060
Scolexbreite auf Höhe der				
Pars bothridialis	205	195-210	620	580-640
Pars vaginalis	125	120-145	630	610-670
Pars bulbosa	165	130-205	875	770-1020
Pars postbulbosa	645	560-795	8000	7360-8320
Bulbenlänge/Bulbenbreite	5,3:1	4,1:1-6,3:1	4,5:1	3,8:1-4,8:1
Pars both./Pars vag./Pars bulb.	1:4,8:1,6	-	1:3,5:1,4	-

Hakenanordnung basierend auf 2 Plerocercoiden, kleine Größenklasse (Abbildung 55; Bild 108-112): Die metabasale Behakung der Tentakel von *Callitetrarhynchus gracilis* besteht aus 7 Haupthaken und 1 Zwischenhaken (Abb. 55). Ein Haken bildet die für die poecilocanthe Behakung typische Hakenkette. Auf der inneren Tentakeloberfläche beginnend stehen 2 rosendornartige Haken (1-2 (1'-2')): L. 13-16 µm), deren Spitzen zueinander zeigen. Es folgen, der Größe nach abnehmend, 3 weitere schlankere Hakentypen (Haken 3-5 (3'-5')): L. 9-13 µm). Die Haken 6-7 (6'-7') sind 7-9 µm lang, die Zwischenhaken a (a') sind noch etwas kleiner. Der Haken der Hakenkette ist sehr flach und hat eine extrem große Ansatzfläche (L. 5 µm) (Bild 110-111).

Eine typische Basalbehakung ist nicht vorhanden (Bild 112).

Behakungsformel: 7/+/1(H)/-/-

Verbreitung: Die Plerocercoiden von *Callitetrarhynchus gracilis* sind weltweit verbreitet. Im Atlantik wurde diese Art an der westafrikanischen, süd- und nordamerikanischen Küste sowie von den Bermudas nachgewiesen (Dollfus 1942, Palm 1992, Palm et al. 1994).

Wirtsfischarten: *Alphesites afer*, *Auxis bisus*, *Bagre marina*, *Brama rayi*, *Caranx chrysos*, *C. rhonchus*, *C. ruber*, *Centropomus undecimalis*, *Cephalopholis fulvus*, *Ceratacanthus schoepfli*, *Cerberus rhynchops*, *Chaetodipterus faber*, *Chascanopsetta lugubris*, *Chirocentrus dorab*, *Chlorophthalmus agassizi*, *Chloroscombrus chrysurus*, *Chorinemus lysan*, *C. tolooo*, *Coryphaena hippuris*, *Cossyphus axillaris*, *Cybium guttatum*, *Cynoscion regalis*, *Cypselurus poecilopterus*, *Epinephelus adscensionis*, *E. aeneus*, *E. akaara*, *E. guttatus*, *E. maculosus*, *E. morio*, *E. striatus*, *Euthynnus affinis*, *E. alleteratus*, *E. pelamys*, *Galeichthys felis*, *G. peruvianus*, *Haemulon aurolineatum*, *Harengula clupeiola*, *Hemilutjanus macrophthalmos*, *Johnius aneus*, *Lates calcarifer*, *Leiognathus equulus*, *Lepturacanthus savala*, *Lophius piscatorius*, *Lutjanus argentimaculatus*, *L. griseus*, *L. guineensis*, *Malacocephalus laevis*, *Megalaspis cordyla*, *Merluccius gayi*, *Morone labrax*, *Muraenesox cinereus*, *Mycteroperca apua*, *M. bonaci*, *M. falcata*, *M. tigris*, *M. venenosa*, *Nemipterus japonicus*, *Neomaenis synagris*, *Netuma sp.*, *Ocyurus chrysurus*, *Oligoplites palometa*, *Opisthonema oglinum*, *Otolithus senegalensis*, *Pagrosomus unicolor*, *Paralabrax humeralis*, *Paralichthys dentatus*, *P. olivaceus*, *Pennahia argentata*, *Platycephalus bassensis*, *P. indicus*, *P. punctatus*, *Polyclemus peruanus*, *Pomatomus saltatrix*, *Priacanthus hamrur*, *Rachycentron canadum*, *Remora remora*, *Roccus lineatus*, *Sarda sarda*, *Saurida tumbil*, *S. undosquamis*, *Sciaena aquila*, *S. albiflora*, *S. deliciosa*, *Scomber scombrus*, *S. japonicus*, *Scomberoides gattatum*, *Scomberomorus maculatus*, *S. niphonius*, *Secutor ruconius*, *Selar kalla*, *Selene vomer*, *Seriola purpurascens*, *S. quinquerediata*, *Sphyaena acutipinnis*, *S. pinguis*, *Stenotomus chrysops*, *synodus lucioceps*, *Temnodon saltator*, *Thunnus albacores*, *T. thynnus*, *Trachinotus goodes*, *Trachurus trachurus*, *Trichiurus japonicus*, *T. lepturus*, *T. murphi*, *Trigla lucerna*, *Tylosurus acus*, *T. caribbaeus*, *T. schismatorhynchus* (Adjei et al. 1986, Bates 1990, Chandra 1983, 1985, Dollfus 1942, Escalante & Carvajal 1984, Fajer et al. 1979, Luque et al. 1991, Palm 1992, Palm unveröff., Sao Clemente et al. 1991, diese Arbeit)

Endwirte: *Carcharias sp.*, *Carcharhinus leucas*, *Hypoprion brevirostris*, *Mustelus canis*, *Prionace glauca*, *Sphyrna lewini* (Bates 1990, Palm unveröff., Sao Clemente & Gomes 1989, diese Arbeit)

Lokalisation im Knochenfisch: Die Plerocercoiden von *Callitetrarhynchus gracilis* sind üblicherweise in den Mesenterien entlang des Darmes zu finden. Nachweise aus der Fischmuskulatur gibt es bisher nur aus *Haemulon aurolineatum* von der nordostbrasilianischen Küste (Palm unveröff.).

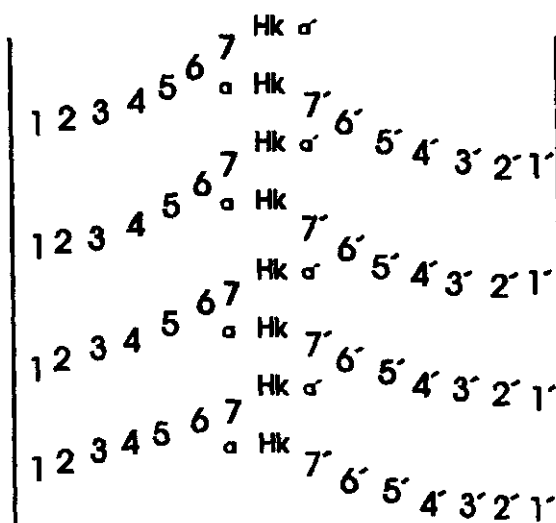


Abb. 55: Behakung von *Callitetrarhynchus gracilis*.

Bemerkungen: Aufgrund von starken Größenunterschieden der Blastocysten sowie der darin enthaltenen Scolices vermuteten Palm *et al.* (1994) einen Vierwirte-Lebenszyklus für *Callitetrarhynchus gracilis*.

Wichtige Literatur: Carvajal & Rego (1985), Dollfus (1942), Palm *et al.* (1994)

Überfamilie: Tentacularioidea nov.
Familie: Lacistorhynchidae Guiart, 1927 *sensu nov.*
Gattung: *Callitetrarhynchus* Pintner, 1931

Art: *Callitetrarhynchus speciosus* (Linton, 1897)
Synonyme: *Rhynchobothrium speciosum* (Linton, 1897)
Ähnliche Arten: *Callitetrarhynchus gracilis* (Rudolphi, 1819)

Habitus (Abbildung 56-57; Bild 116-124): Die Scolices von *Callitetrarhynchus speciosus* sind ähnlich denen von *C. gracilis*, sie sind jedoch massiver. Ihre Gestalt ist länglich und schlank mit einer auffälligen Pars postbulbosa (Abb 56). Im Gegensatz zu einer langen und schlanken Pars vaginalis sind die Pars bothridialis und die in etwa gleichlange Pars bulbosa kurz. Die zwei Saugnapfe haben einen kleinen Einschnitt am hinteren Ende, Sinnesgruben fehlen. Die Tentakelscheiden sind sinusförmig geschwungen, die Retraktormuskeln inserieren an der Bulbenspitze. Präbulbularorgane und ein Velum fehlen.

Die Saugnapfoberfläche von *C. speciosus* ist mit dreifingerigen Mikrotrichen (Länge: 3-4 µm; Breite: 1 µm) bedeckt. An den Rändern der Saugnapfe sind die langen und schlanken, an der Spitze geteilten Mikrotrichen zu erkennen. Drei- bis vierfingerige Mikrotrichen derselben Größe finden sich auf der äußeren Saugnapfoberfläche und auf Höhe der Pars vaginalis. Der Appendix ist mit kleinen, fadenförmigen Mikrotrichen bedeckt (Länge: 1 µm) (Bild 120-124).

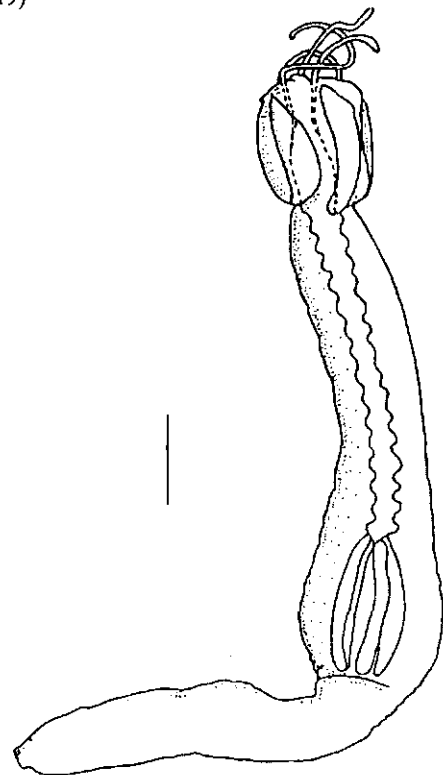


Abb. 56: Scolex von *Callitetrarhynchus speciosus* (Balken = 3 mm).

Scolexmaße: In der nebenstehenden Tabelle sind die Scolexmaße von einem *Callitetrarhynchus speciosus* aus einem unbekanntem Wirtsfisch sowie aus *Pomatomus saltatrix* von der südostbrasilianischen Küste angegeben (nach Carvajal & Rego 1985).

Tab. 22: Scolexmaße von *Callitetrarhynchus speciosus* (Maße wenn nicht anders angegeben in µm).

Körperteil	Carvajal & Rego (1985)		diese Arbeit
	Mittel	Bereich	
Scolexlänge [mm]	15	13-17	12,06
Pars bothridialis	1920	1700-2000	1570
Pars vaginalis	7000	6300-7500	5630
Pars bulbosa	2000	1800-2200	1470
Pars postbulbosa	200	160-340	-
Scolexbreite auf Höhe der			
Pars bothridialis	1960	1160-2100	1220
Pars vaginalis	1600	1340-1780	990
Pars bulbosa	1700	1400-1740	1660
Pars postbulbosa	-	-	4960
Bulbenlänge/Bulbenbreite	-	-	8,1:1
Pars both./Pars vag./Pars bulb.	1:3,6:1	-	1,1:3,8:1

Hakenanordnung (Größenangaben nach Carvajal & Rego 1985) (Abbildung 57; Bild 116-119): Die metabasale Behakung der Tentakel von *Callitetrarhynchus speciosus* ist ähnlich der von *C. gracilis*. Sie besteht aus 7 Haupthaken und 1 Zwischenhaken. Ein weiterer Haken bildet die Hakenkette (Abb. 57). Auf der inneren Tentakeloberfläche beginnend stehen 2 rosendornartige Haken (1 (1'): L. 31,2 (28,6-33,8) µm, B. 26 (23,4-28,6) µm, H. 22 (20,8-23,4) µm; 2 (2'): L. 44,2 (41,6-46,8) µm, B. 27,3 (26-28,6) µm, H. 31,2 (28,6-33,8) µm), deren Spitzen parallel zur Tentakellängsachse zeigen. Es folgen, der Größe nach abnehmend, 5 weitere, schlankere Hakentypen (3 (3'): L. 39,0 (36,4-41,6) µm, B. 19,5 (18,2-20,8) µm, H. 23,4 (20,8-26,0) µm; 4 (4'): L. 36,4 (33,8-39,0) µm, H. 13,0 (10,4-18,2) µm; 5 (5'): L. 23,4 (20,8-26,0) µm; 6 (6'): L. 23,4 (20,8-26,0) µm; 7 (7'): L. 23,4 (20,8-26,0) µm). Die Haken der Hakenkette sind sehr flach und haben eine extrem große Basislänge (L. 19,5 (18,2-20,8) µm). In der Nähe von dem 7. (7') Hakentyp steht der einzige Zwischenhaken (a (a')), welcher sich in seiner Größe nicht von diesem Haupthaken unterscheidet (L. 23,4 (20,8-26,0) µm).

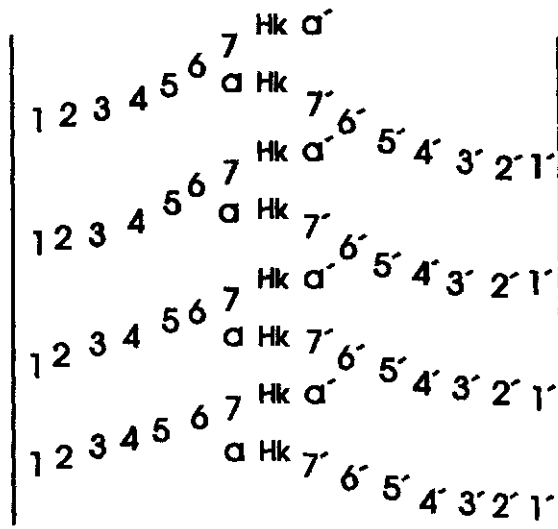


Abb. 57: Behakung von *Callitetrarhynchus speciosus*.

Eine typische Basalbehakung ist nicht vorhanden.

Behakungsformel: 7+/1(H)/-/-

Verbreitung: *Callitetrarhynchus speciosus* wurde bisher nur an zwei Stellen im Atlantik nachgewiesen, in Woods Hole, Massachusetts, Ostküste der USA (Linton 1897) und an der südostbrasilianischen Küste vor Rio de Janeiro (Carvajal & Rego 1985).

Wirtsfischarten: *Caranx crysos*, *Ceratacanthus schoepfii*, *Chaetodipterus faber*, *Cynoscion regalis*, *Echeneis remora*, *Epinephelus maculatus*, *E. striatus*, *Mycteroperca apua*, *Neomaenis synagris*, *Netuma* sp., *Paralichthys dentatus*, *Pomatomus saltatrix*, *Remora remora*, *Scomber scombrus*, *Stenotomus chrysops*, *Thunnus thynnus*, *Trichiurus lepturus*, *Tylosurus caribbiens* (Carvajal & Rego 1985, Linton 1897, 1907, 1924, Sao Clemente *et al.* 1991)

Endwirte: Unbekannt

Lokalisation im Knochenfisch: Die Pleroceroide von *Callitetrarhynchus speciosus* wurden aus der Leibeshöhle isoliert.

Bemerkungen: Keine

Wichtige Literatur: Carvajal & Rego (1985), Linton (1897)

Überfamilie: Tentacularioidea nov.
Familie: Lacistorhynchidae Guiart, 1927 sensu nov.

Gattung: *Pseudolacistorhynchus* gen. nov.

Gattungsdiagnose: Merkmale der Familie Lacistorhynchidae. Der Scolex ist acraspedot und mittelgroß. Die zwei Bothridien sind an den hinteren Rändern leicht eingeschnürt. Eine einfache Hakenkette ist vorhanden. Die Metabasalbehakung besteht aus 5 großen Haken in jeder Haupthakenreihe, 3 weitere Haken bilden eine Zwischenhakenreihe. Die Zwischenhakenreihen werden von je einem Haken der Hakenkette abgeschlossen. Eine charakteristische Basalbehakung mit schnabelähnlich geformten Haken ist vorhanden. Der Retraktormuskel inseriert nahe der Bulbenmitte.

Art: *Pseudolacistorhynchus noodti* sp. nov.

Habitus basierend auf 11 Plerocercoiden (Abbildung 58-61; Bild 125-138): Die Blastocysten von *Pseudolacistorhynchus noodti* sind 7-10 mm lang (alkoholfixiertes Material) und sind von einer harten, durchsichtigen Kapsel umgeben (Abb. 58 a). Der Scolex befindet sich in einem verbreiterten Ende dieser Blastocyste. Er ist acraspedot, 2848 (1952-3904) µm lang und trägt 2 Bothridien mit freien und leicht eingeschnürten, hinteren Rändern (Abb. 58 b). Sinnesgruben an den Bothridienrändern kommen nicht vor. Die Breite der Pars bothridialis beträgt 708 (520-832) µm. Die Länge der Pars vaginalis ist mit 2,06 (1,5-3,12) mm extrem variabel, die Breite auf Höhe der leeren Tentakelscheiden beträgt 321 (221-442) µm. Die Tentakelscheiden sind 41 (32-53) µm breit und spiralig aufgewunden. Die Richtung der Spirale wechselt 6-7 Windungen vor den Bulben (Abb. 58 b). Die einzelnen Bulben sind 574 (435-684) µm lang und 131 (106-159) µm breit, das Verhältnis Bulbenlänge zu Bulbenbreite beträgt 4,4:1. Der Retraktormuskel inseriert in der Nähe der Bulbenmitte (Länge des Retraktormuskels innerhalb der Bulben: 259 (188-334) µm). Ein Präbulbularorgan ist nicht vorhanden. Die Scolexbreite auf Höhe der Pars bulbosa beträgt 402 (338-507) µm. Das Verhältnis von Pars bothridialis zu Pars vaginalis zu Pars bulbosa beträgt 1,2:3,6:1. Eine Pars postbulbosa mit einer Länge von 299 (143-455) µm ist vorhanden.

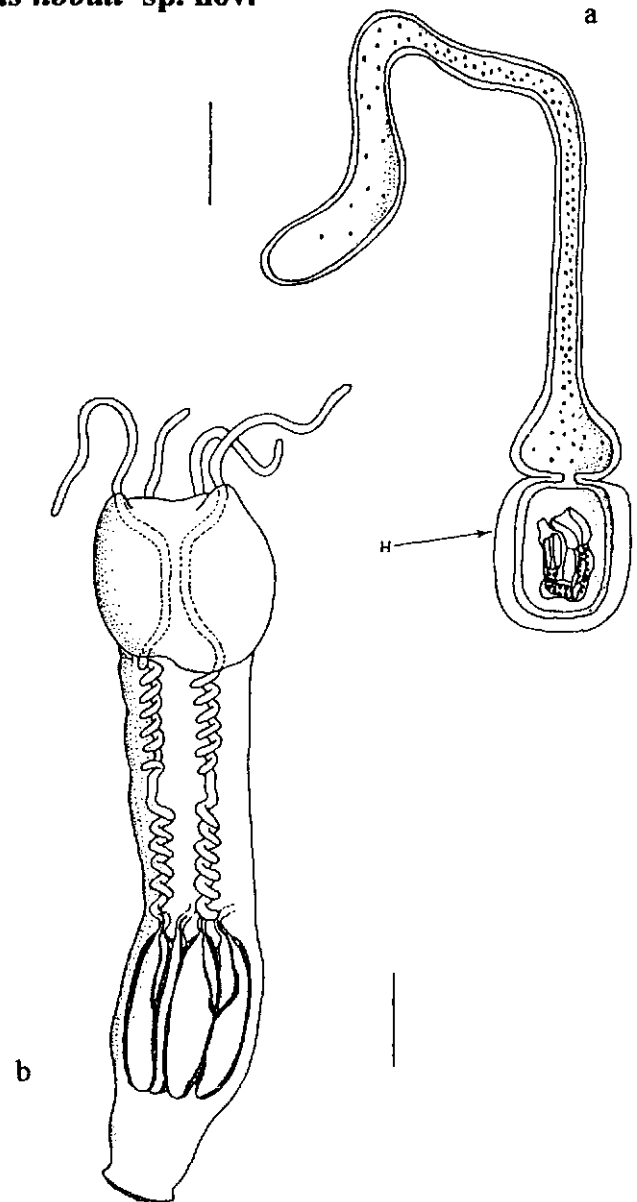


Abb. 58: Blastocyste mit Scolex (a) und freipräparierter Scolex (b).
H: durchsichtiges Hüllgewebe (Balken = 1 mm (a) und 400 µm (b)).

Die innere zentrale Region der Bothridien ist mit 3-4 fingerigen (Länge: 2-3 µm; Breite: 1-1,5 µm) Mikrotrichen bedeckt (Bild 134-135), nahe den Bothridienrändern und auf den Bothridienaußenflächen stehen etwas kürzere (Länge: 2 µm; Breite: 1 µm), zweifingerige Mikrotrichen (Bild 136). Entlang dem Bothridienrand sind lange und schlanke (Länge: 5 µm; Breite: 0,5 µm), an der Spitze geteilte Mikrotrichen zu erkennen. Die gesamte Oberfläche der Pars vaginalis ist bedeckt mit sehr kleinen (Länge ca. 200-400 nm), papillenförmigen Mikrotrichen (Bild 137). Auf dem Ende der Pars postbulbosa sind lange (Länge: 5-20 µm; Breite: 300-500 nm), haarförmige Mikrotrichen (Bild 138) zu erkennen.

Hakenanordnung basierend auf 4 Plerocercoiden (Abbildung 59-61; Bild 125-133): Die Tentakel sind lang, 59 (55-62) µm breit und weisen basal eine leichte Schwellung auf. Die Behakung ist poeciloacanth, sämtliche Haken sind hohl. Die Metabasalbehakung besteht aus Reihen von 5 Haupthaken, 3 Zwischenhaken auf der äußeren Tentakeloberfläche sowie einer einfachen Hakenkette (Abb. 59-61).

Auf der inneren Tentakeloberfläche befinden sich die rosendornähnlich geformten Haken 1 (1') und 2 (2') (1 (1'): L. 16-20 µm; 2 (2'): L. 18-23 µm) (Bild 125). Die Haken 3 (3') bis 5 (5') sind länglicher und schlank, sie befinden sich auf den seitlichen Tentakeloberflächen (3 (3'): L. 25-30 µm; 4 (4'): L. 23-28 µm; 5 (5'): L. 16-22 µm) (Bild 126).

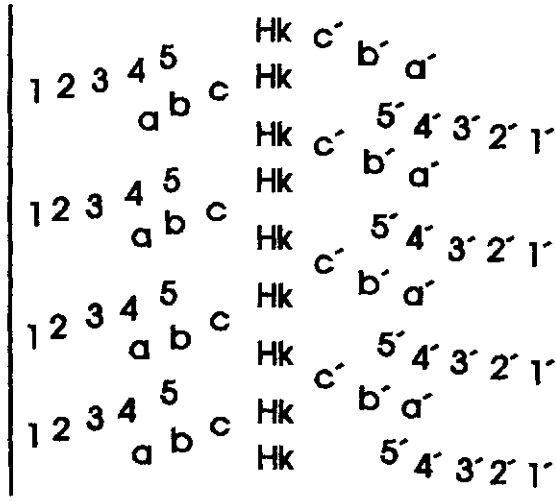


Abb. 59: Behakung von *Pseudolacistorhynchus noodti*.

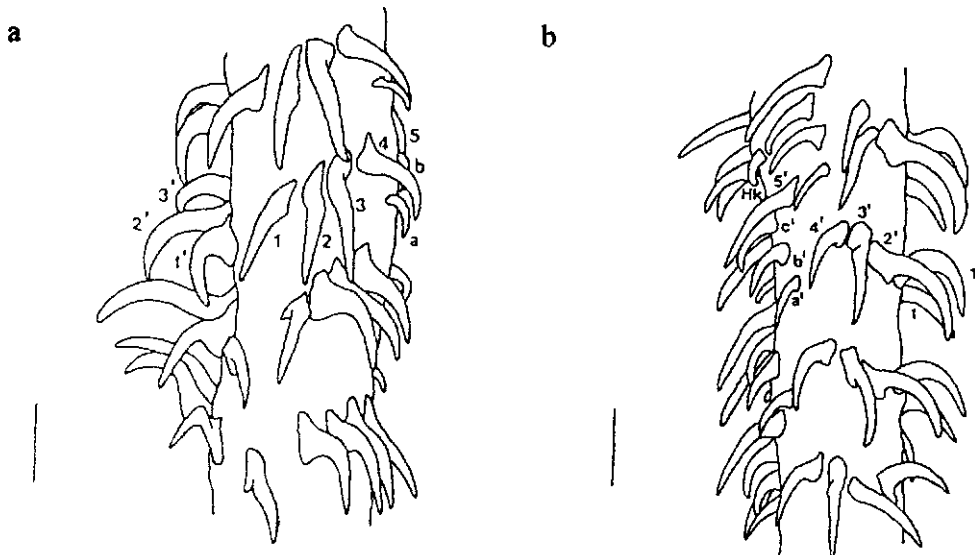


Abb. 60: Metabasalbehakung auf der inneren (a) und antibothridialen (b) Tentakeloberfläche (Balken = 20 µm).

Drei weitere kleinere Hakentypen stehen als Zwischenhakenreihen auf der äußeren Tentakeloberfläche zwischen den Haupthaken (a (a'): L. 13-17 µm; b (b'): L. 16-20 µm; c (c'): L. 16-20 µm) (Bild 126-128). In der Mitte der äußeren Tentakeloberfläche befindet sich eine einfache Hakenkette aus kleinen Haken (L. 9-12 µm), welche die Zwischenhakenreihen abschließt (Bild 127-128).

Es ist eine typische Basalbehakung vorhanden, welche 5 Haupthakenreihen mit 5 Haupthaken umfaßt (Abb. 61). Von der inneren zur äußeren Tentakeloberfläche werden die ersten 3 Hakenreihen aus rosendornähnlich geformten Haken gebildet (1 (1'): H. 32-40 µm; 2 (2'): H. 26-32 µm; 3 (3'): H. 22-28 µm), die denen der Metabasalbehakung entsprechen (Bild 129). Die Haken 4 (4') und 5 (5') sind klein und schlank (4 (4'): L. 8-24 µm; 5 (5'): L. 7-20 µm) (Bild 130). Zwischen den Haupthakenreihen ist jeweils ein einzelner Zwischenhaken zu finden (b (b'): L. 7-18 µm), welcher zusammen mit den Haken 5 (5') eine Hakenreihe entlang der Tentakellängsachse bildet (Bild 131-132). Die zwei so entstandenen Hakenlängsreihen umrahmen ein hakenloses Feld auf der äußeren Tentakeloberfläche. In der 4. Haupthakenreihe sind die Haken 3 (3') und 4 (4') schnabelähnlich umgeformt (H. 25-35 µm) (Bild 133). Weniger ausgeprägt ist dieser Haketyp auch bei den Haken 3 (3') und 4 (4') in der 5. Hakenreihe zu erkennen (3 (3'): L. 10-18 µm; 4 (4'): L. 6-8 µm) (Bild 132-133).



Abb. 61: Metabasalbehakung auf der äußeren (a) sowie Basalbehakung auf der antithridialen (b) und äußeren (c) Tentakeloberfläche (Balken = 20 µm).

Behakungsformel: 5/+1(R)/-/+

Taxonomische Zusammenfassung:

Typen-Wirtstier: *Pseudupeneus maculatus*

Befallsort: Mesenterien, Leibeshöhle

Fundort: SW-Atlantik, vor der Insel Itamaraca (34°51'W; 7°45'S) (NO-Brasilien)

Typenmaterial: Holotyp und Paratypen aus der Leibeshöhle von *Pseudupeneus maculatus* (Bloch, 1793) (Mullidae) von den Gewässern vor der Insel Itamaraca, NO-Brasilien, 19.08.1993, Sammler H. Palm, hinterlegt in der Abteilung "Parasitische Würmer" im Natural History Museum, London. Registriert unter den Nummern 1994.2.2.1 (Holotyp) und 1994.2.2.2-8 (Paratypen).

Ethymologie: Der Name der Gattung beschreibt die Ähnlichkeit in der Behakung zwischen dieser Art und den Arten aus der Gattung *Lacistorhynchus*. Die neue Art wurde nach W. Noodt benannt, Professor der Zoologie an der Universität Kiel, 29.06.1927-17.02.1991.

Synonyme: *Rhynchobothrium* sp. Linton, 1909; *Rhynchobothrium* sp. Linton, 1924

Ähnliche Arten: *Lacistorhynchus dollfusi* Beveridge & Sakanari, 1987; *L. tenuis* (van Beneden, 1858) Pintner, 1913

Verbreitung: Das in dieser Arbeit untersuchte Material stammt von der nordostbrasilianischen Küste (34°51'W; 7°45'S). In den Veröffentlichungen von Linton 1909 und 1924 belegen die dort angegebenen morphologischen Daten sowie die Abbildungen 70-73 und 108-109, daß der Autor Exemplare von *Pseudolacistorhynchus noodti* auch bei Dry Tortugas und Woods Hole an der nordostamerikanischen Küste nachwies. Er konnte die Art jedoch nicht eindeutig einordnen und beschrieb sie unvollständig unter dem Namen *Rhynchobothrium* sp.

Wirtsfischarten: *Pseudupeneus maculatus* (diese Arbeit)

Endwirte: *Ceratacanthus schoepfii*, *Ginglymostoma cirratum* (Linton 1909, Linton 1924)

Lokalisation im Knochenfisch: Die Plerocercocoiden von *Pseudolacistorhynchus noodti* befallen die Mesenterien und die Leibeshöhle von *Pseudupeneus maculatus*. In der Leibeshöhle verknäulen sie sich zumeist zu Klumpen in der Nähe des Anus.

Bemerkungen: *Pseudolacistorhynchus noodti* ließ sich aufgrund des Scolexhabitus mit nur 2 Saugnäpfen, dem Fehlen von Sinnesgruben auf den Saugnapfrändern, dem Fehlen von Präbulbularorganen, dem Vorkommen einer Blastocyste und dem Vorkommen einer einfachen Hakenkette in die Familie der Lacistorhynchidae einordnen. In einer Veröffentlichung beschrieben Beveridge & Sakanari (1987) die beiden bisher beschriebenen Arten aus der Gattung *Lacistorhynchus*, welche dieser neuen Art ähneln. *P. noodti* unterscheidet sich jedoch eindeutig von diesen Arten aufgrund der Anordnung von 3 Zwischenhaken, welche in einer Reihe zwischen den Haupthakenreihen positioniert sind. Erstmals bei einer Art der Trypanorhyncha werden die Zwischenhakenreihen optisch von den Haken der Hakenkette direkt abgeschlossen. Die Basalbehakung ist ebenfalls sehr charakteristisch ausgebildet. Aus diesen Gründen war es notwendig, eine neue Gattung für diese Art aufzustellen.

Wichtige Literatur: Beveridge & Sakanari (1987), Linton (1909), Linton (1924)

Überfamilie: Eutetrarhynchoidea nov.
Familie: Eutetrarhynchidae Guiart, 1927 *sensu nov.*
Gattung: *Oncomegas* Dollfus, 1929

Art: *Oncomegas wagneri* (Linton, 1890)
Synonyme: *Rhynchobothrium wagneri* (Linton, 1890)
Ähnliche Arten: Keine

Habitus (Abbildung 62-63; Bild 139-146): Der Scolex von *Oncomegas wagneri* ist länglich und schlank (Abb. 62 a-b). Er weist zwei rundliche Bothridien auf (Bild 139), Sinnesgruben an den Bothridienrändern kommen nicht vor. Die ungefähr gleichlangen Pars bothridialis und Pars vaginalis sind deutlich länger als die Pars bulbosa. Die Tentakelscheiden verlaufen leicht sinusförmig gewunden durch die Pars vaginalis. An dem Ansatz der Tentakelscheiden zu den Bulben befindet sich ein deutlich ausgeprägtes Präbulbularorgan (Abb. 62 c). Die Retraktormuskeln inserieren an der Bulbenbasis. Eine deutlich ausgeprägte Pars postbulbosa mit einer Einschnürung kurz hinter der Pars bothridialis ist vorhanden, ein Appendix kommt nicht vor. Der Scolex ist acraspedot.

Auf der Bothridienoberfläche stehen ca. 1,5 µm lange, stilettförmige Mikrotrichen (Bild 145). Die Körperoberfläche ist bedeckt mit sehr kleinen, fadenförmigen Mikrotrichen (Bild 146).

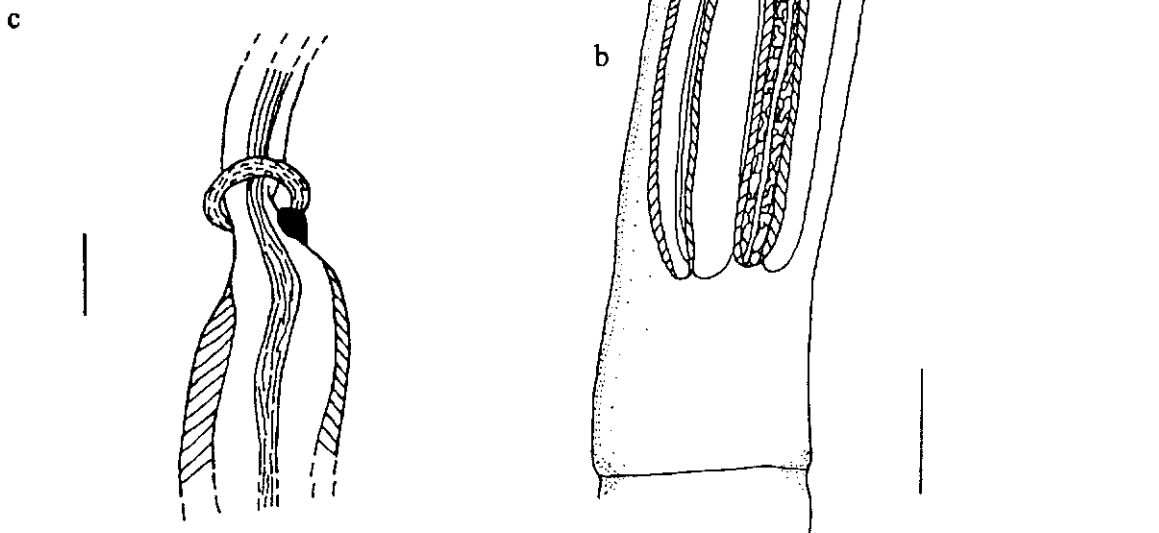


Abb. 62: *Oncomegas wagneri*: a. Scolexübersicht; b. Vorderteil des Scolex; c. Präbulbularorgan (Balken = 500 µm (a), 300 µm (b), 50 µm (c)).

Scolexmaße: Die Scolexmaße von *Oncomegas wagneri* aus einem *Ophidion* sp. sowie nach den Angaben in Toth et al. (1992) sind in der nebenstehenden Tabelle angegeben.

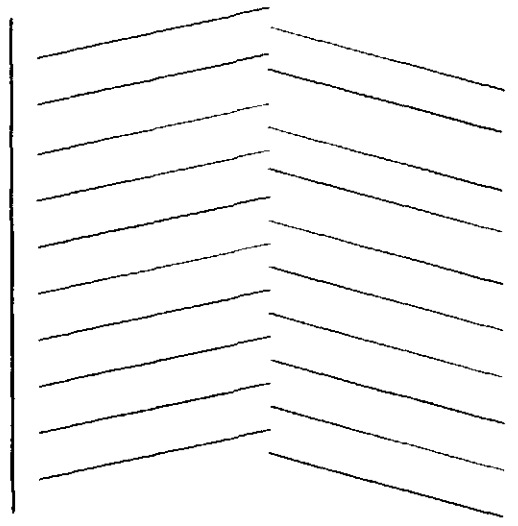
Tab. 23: Scolexmaße von *Oncomegas wagneri* (Maße in µm).

Körperteil	Toth et al. (1992)		diese Arbeit
	Mittel	Bereich	
Scolexlänge	2190	2020-2440	6656
Pars bothridialis	298	285-304	364
Pars vaginalis	912	760-1159	1196
Pars bulbosa	1220	1160-1310	1222
Pars postbulbosa *	21	15-27	448
Scolexbreite auf Höhe der			
Pars bothridialis	310	308-312	676
Pars vaginalis	367	346-380	559
Bulbenlänge/Bulbenbreite	9,4:1	-	9,7:1
Pars both./Pars vag./Pars bulb.	1:3,1:4,1	-	1:3,3:3,4

* Pars postbulbosa bis zur Einschnürring gemessen

Hakenanordnung basierend auf einem Plerocercoid (Abbildung 63, Bild 139-144): Die Behakungsanordnung von *Oncomegas wagneri* ist heteroacanth typica (Abb. 63). Die Metabasalbehakung besteht aus 11 (metabasal) bis 9 (distal) Haupthaken in jeder Haupthakenreihe (Bild 143). Von der inneren zur äußeren Tentakeloberfläche nimmt die Größe der einzelnen Haken kontinuierlich ab (1 (1'): L. 14 µm, B. 12 µm; 11(11'): L. 9 µm, B. 7 µm) (Bild 140-142).

Es ist eine typische Basalbehakung vorhanden. Am auffälligsten ist ein extrem vergrößerter Haken auf der äußeren Tentakeloberfläche (H. 36 µm, B. 26 µm). Der Makrohaken steht auf einer basalen Tentakelverbreiterung, auf der viele kleinere Haken in Reihen eng nebeneinander angeordnet sind (Bild 144).

Abb. 63: Behakung von *Oncomegas wagneri*.

Behakungsformel: 11/-/-/-/+ [9/-/-/-/+]

Verbreitung: *Oncomegas wagneri* wurde bisher im atlantischen und pazifischen Ozean nachgewiesen. Im Atlantik ist diese Art aus dem Golf von Mexiko, von der Ostküste Nordamerikas sowie von der Küste NW-Afrikas beschrieben worden (Dollfus 1974, Thatcher 1961, Toth et al. 1992).

Wirtsfischarten: *Cepola schlegeli*, *Conger myriaster*, *Lutjanus aya*, *Ophidion* sp. (Bates 1990, Thatcher 1961, diese Arbeit)

Endwirte: *Dasyatis centroura* (Toth et al. 1992)

Lokalisation im Knochenfisch: *Oncomegas wagneri* befällt den Darm sowie die Leibeshöhle der Wirtsfische.

Bemerkungen: Sowohl die charakteristische Behakungsanordnung als auch das mögliche Fehlen einer Blastocyste bei den Plerocercoiden (Dollfus 1974) lassen vermuten, daß *Oncomegas wagneri* möglicherweise eine Sonderstellung unter den derzeit bekannten Arten der Eutetrarhynchoidea einnimmt (siehe Kapitel 5).

Wichtige Literatur: Dollfus (1974), Toth *et al.* (1992)

Überfamilie: Obothrioidea Campbell & Beveridge, 1994 *sensu nov.*
Familie: Obothriidae Dollfus, 1942 *sensu nov.*
Gattung: *Obothrium* Linton, 1890

Art: *Obothrium cysticum* (Mayer, 1842)
Synonyme: *Tetrarhynchus cysticus* Mayer, 1842; *T. lychias vadigo* Wagener (Diesing 1863); *Tetrarhynchus uranoscopi scabri* Wagener (Diesing 1863); *Obothrium crenacolle* Linton, 1890; *Tetrarhynchus crenacollis* Vaullegeard, 1899; *T. testudinis* Mayer (Vaullegeard 1900) [Dollfus 1942]; *Rhynchobothrium curtum* Linton, 1909; *Obothrium curtum* (Linton, 1909)

Ähnliche Arten: *Obothrium propecysticum* Dollfus, 1969

Habitus (Abbildung 64-65; Bild 147-153): Die Blastocysten sind rund, weißlich bis gelblich gefärbt und haben einen Durchmesser von ca. 1 mm. Der craspedote Bandwurmkopf sitzt in einem fettartigem Hüllgewebe innerhalb der Blastocyste (Bild 147). Die beiden ovalen Bothridien mit ihren charakteristischen Sinnesgruben auf den Bothridienrändern erstrecken sich über ca. die Hälfte des Kopfes, die Pars vaginalis ist lang und die Pars bulbosa kurz (Abb. 64). Die Bulben sind oval und relativ kurz, die Retraktormuskeln inserieren am oberen Ende der Bulben. Die Tentakelscheiden von *Obothrium cysticum* sind spiralg aufgerollt, Präbulbularorgane kommen nicht vor. Der Bandwurmkopf wird von einem rundlichen Appendix abgeschlossen. Ein Velum ist nicht vorhanden.

Auf der inneren Bothridienoberfläche stehen kleine (Länge: 1,5-2 µm; Breite: 1-1,5 µm) fünffingerige Mikrotrichen (Bild 153). Die Art der Mikrotrichen auf den anderen Scolexteilen ist unbekannt.

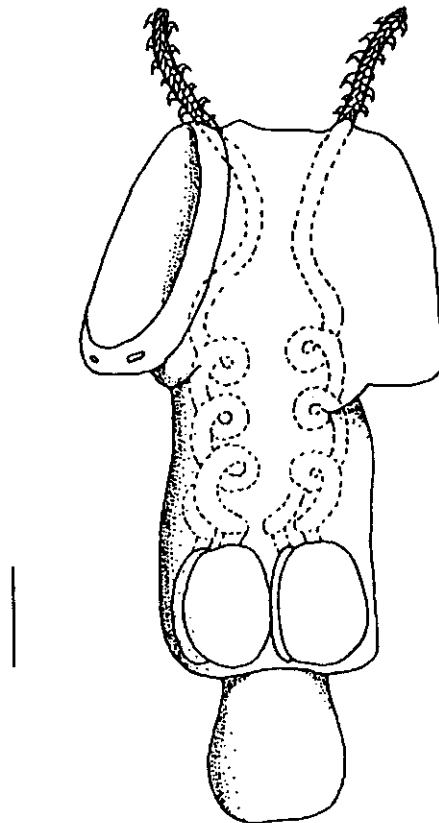


Abb. 64: Scolex von *Obothrium cysticum* (Palm 1992) (Balken: 50 µm).

Scolexmaße: In der untenstehenden Tabelle sind die Scolexmaße von *Otobothrium cysticum* aus *Carcharhinus melanopterus* (Rotes Meer) nach Dollfus (1942) und von je einem Exemplar aus *Pseudotolithus elongatus* (Golf von Guinea) sowie aus *Rhizoprionodon terraenovae* (Golf von Mexiko) angegeben.

Tab. 24: Scolexmaße von *Otobothrium cysticum* (Maße in µm).

Körperteil	Dollfus (1942)	Golf von Guinea	Golf von Mexiko
Scolexlänge	414	375	387
Pars bothridialis	200	150	175
Pars vaginalis	291	225	286
Pars bulbosa	66	50	69
Breite auf Höhe der			
Pars bothridialis	142	-	233
Pars vaginalis	123	100	111
Pars bulbosa	134	-	127
Appendixlänge	71	50	-
Appendixbreite	91	-	-
Bulbenlänge/Bulbenbreite	1,44:1	1,4:1	1,55:1
P. both./ P. vag./P. bulb.	1,5:4,4:1	1,5:4,5:1	2,5:4,1:1

Hakenanordnung basierend auf 3 Plerocercoiden (Abbildung 65; Bild 148-152): Die metabasale Behakung der Rüssel von *Otobothrium cysticum* besteht aus 6 Haupthaken und einem Zwischenhaken (Abb. 65). Die Haupthakenreihen der bothridialen und anti-bothridialen Tentakeloberflächen überlappen sich auf der äußeren Tentakeloberfläche. Auf der inneren Tentakeloberfläche beginnend befinden sich 3 rosensornartige Hakentypen (1 (1'): L. 6-8 µm, B. 5-6 µm, H. 6 µm; 2 (2'): L. 6-7 µm, H. 5 µm; 3 (3'): L. 7-9 µm) (Bild 148). Es folgen, der Größe nach abnehmend, 3 weitere, eher schlanke Haken (4-6 (4'-6'): L. 6 µm; L. 2-3 µm; L. 1-2µm) (Bild 149-152). Zwischen den Hakentypen 5 (5') und 6 (6') steht ein Zwischenhaken, der in Form und Größe diesen beiden Haupthaken entspricht (a (a')).

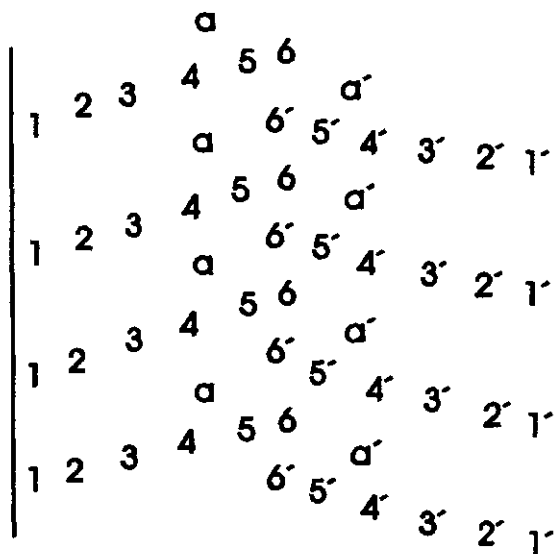


Abb. 65: Behakung von *Otobothrium cysticum*.

Im Basalteil der Tentakel sind auf der inneren Tentakeloberfläche die Haken vergrößert. Die Haken auf der äußeren Tentakeloberfläche sind schlank mit einem sehr langen Hakenschaft und einer stark gekrümmten Spitze. Ihre Anzahl je Hakenreihe weicht geringfügig von der im Metabasalteil der Tentakel ab, da ein bis zwei Zwischenhaken zusätzlich vorkommen (Bild 150).

Behakungsformel: 6/-1(H)/-/+

Verbreitung: Plerocercoiden von *Otobothrium cysticum* sind in der tropischen/subtropischen Zone des Atlantiks verbreitet (Palm 1992). Sie wurden bisher von den Küsten Afrikas (Dollfus 1942) und Südamerikas (Palm 1992) nachgewiesen, an der amerikanischen Ostküste sind sie unter dem Namen *Otobothrium crenacolle* Linton, 1890 bekannt (Linton 1913).

Wirtsfischarten: *Acanthurus caeruleus*, *Arius latiscutatus*, *Alutera (Ceratacanthus) schoepfi*, *Bagre bahiensis*, *Bairdiella chrysurus*, *Balistes carolinensis*, *Caranx crysos*, *C. hippos*, *C. senegallus*, *Carcharinus commersoni*, *C. limbatus*, *C. obscurus*, *Chelone mydas*, *Corvina nigrita*, *Coryphaena hippurus*, *Cynoponticus ferox*, *Cynoscion milberti*, *C. nebulosus*, *C. regalis*, *Dentex macrophthalmus*, *Diplodus sargus*, *Epinephelus striatus*, *Euthynnus alleteratus*, *Fundulus heteroclitus*, *Galeichthys milberti*, *Galeorhinus laevis*, *Lagodon rhomboides*, *Leiostomus xanthurus*, *Lepidotrigla natalensis*, *Lobotes surinamensis*, *Micropogonias undulatus*, *Mustelus canis*, *Mycteroperca bonaci*, *Neoscombrops annectens*, *Obsanus tau*, *Ocyurus chrysurus*, *Orthopristes chrysopterus*, *Osteolaemus tetraspis*, *Paralichthys albiguttus*, *P. dentatus*, *Peprilus alepidotus*, *Pomatomus saltatrix*, *Prionotus triacanthus*, *Psettias sebae*, *Pseudotolithus brachygnatus*, *P. elongatus*, *P. typus*, *Sarda sarda*, *Scoliodon tertiae-novae*, *Scomberomorus cavalla*, *S. regalis*, *Squalus acanthias*, *Trichiurus lepturus*, *Wallagonia attu*, *Xiphias gladius* (Bates 1990, Dollfus 1942, Linton 1924, Palm *et al.* 1994, Rees 1969, diese Arbeit)

Endwirte: *Carcharinus melanopterus*, *C. obscurus*, *C. platyodon*, *Dasybatis margar.*, *Galeocerdo tigrinus*, *Rhizopriodon tertiae-novae*, *Scoliodon tertiae-novae*, *S. zygaena* (Dollfus 1942, diese Arbeit)

Lokalisation im Knochenfisch: Die Plerocercoiden von *Otobothrium cysticum* sind überwiegend in den Mesenterien der Fische zu finden. Dabei werden sie von einer stabilen Bindegewebshülle umgeben. Insbesondere die unter dem Synonym *O. crenacolle* bekannten Exemplare von der amerikanischen Küste befallen auch die Muskulatur.

Bemerkungen: In dieser Arbeit wird *Otobothrium crenacolle* aufgrund ähnlicher morphometrischer Größenangaben und einer identischen Rüsselbehakung mit der Art *O. cysticum* synonymisiert. Zum Vergleich lagen Exemplare von *O. cysticum* von der nigerianischen Küste (Bild 147-150) sowie *O. cysticum* (*O. crenacolle*) aus dem Golf von Mexiko vor (Bild 151-152). Diese Exemplare wurden zudem mit dem von Linton und MacCallum in der National Parasite Collection, Beltsville, MD (USA) hinterlegten Typenmaterial verglichen.

Wichtige Literatur: Dollfus (1942), Mayer (1842), Palm (1992)

Überfamilie: Otobothrioidea Beveridge & Campbell, 1994 *sensu nov.*

Familie: **Pseudotobothriidae fam. nov.**

Familiendiagnose: Merkmale der Otobothrioidea. Der Scolex weist zwei Bothridien auf, die Behakungsanordnung entspricht dem Behakungstyp Hakenreihen vollständig. Es werden Blastocysten ausgebildet.

Gattung: ***Pseudotobothrium* Ward, 1954 *sensu nov.***

Gattungsdiagnose: Merkmale der Pseudotobothriidae. Der Scolex ist craspedot, länglich und schlank. Die Bulben sind lang (mindestens 5 mal so lang wie breit) und schlank, der Retraktormuskel inseriert im vorderen Teil der Bulben. Auf den Rändern der Bothridien befinden sich charakteristische Sinnesgruben. Die Behakung ist heteroacanth typica und besteht aus vielen in Reihen positionierten Haupthaken (45-50), deren Größe von der inneren auf die äußere Tentakeloberfläche abnimmt. Zwei Haupthaken befinden sich auf der inneren Tentakeloberfläche in einer Zwischenhakenposition.

Art: *Pseudotobothrium (Otobothrium) dipsacum* (Linton, 1897) nov. comb.

Synonyme: *Otobothrium dipsacum* Linton, 1897; *Otobothrium insigne* Linton (Southwell 1912)

Ähnliche Arten: Keine

Habitus (Abbildung 66-67; Bild 154-162): Die craspedoten Scolices von *Pseudotobothrium (Otobothrium) dipsacum* befinden sich in langgestreckten, 1-2 cm langen, ovalen Blastocysten. An den Rändern der zwei Bothridien sind je zwei hufeisenförmige Sinnesgruben zu erkennen (Bild 154). Die Pars bulbosa ist etwas länger als die Pars bothridialis, die Pars vaginalis ist etwa doppelt so lang wie die Pars bulbosa (Abb. 66). Der Habitus von *Pseudotobothrium (Otobothrium) dipsacum* ist im Vergleich zu den meisten anderen Arten der Überfamilie schlank und länglich. Auch die Bulben sind länglich und nicht rund. Aus diesem Grunde erscheint die Pars bulbosa nicht übermäßig verdickt. Die Tentakelscheiden verlaufen in wenigen spiraligen Windungen durch den Pars vaginalis, die Retraktormuskeln inserieren im vorderen Teil der Bulben. Präbulbularorgane kommen nicht vor. Eine Pars postbulbosa ist nicht vorhanden, dafür ist ein kleiner Appendix zu erkennen.

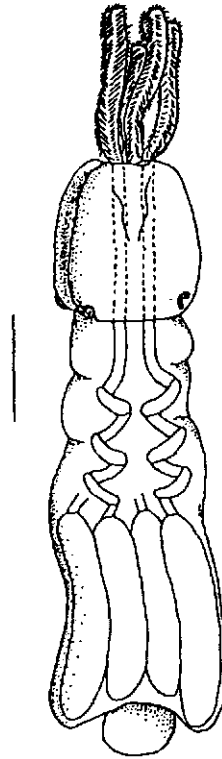


Abb. 66: Scolex von *Pseudotobothrium (Otobothrium) dipsacum* (Palm 1992) (Balken: 500 µm).

Auf der Bothridienoberfläche stehen dreifingerige Mikrotrichen. Ihre Größe schwankt zwischen 1,5 und 2 µm (Breite: ca. 1 µm). Besonders auffällig ist ihr abgerundeter Basalteil (Bild 159-160). Die Körperoberfläche ist bedeckt mit fadenförmigen (Länge: 2-3 µm) Mikrotrichen (Bild 161). Auf dem Appendixe läßt sich mit langen (Länge: ca. 10 µm), fadenförmigen und zu Feldern angeordneten Mikrotrichen ein weiterer Typus erkennen (Bild 162).

Scolexmaße: Die Scolexmaße zweier *Pseudotobothrium (Otobothrium) dipsacum* aus *Haemulon plumieri* sind in der nebenstehenden Tabelle angegeben.

Tab. 25: Scolexmaße von *Pseudotobothrium (Otobothrium) dipsacum* (Maße in µm).

Körperteil	Mittel	Bereich
Scolexlänge	4112	3776-4448
Pars bothridialis	1184	1152-1216
Pars vaginalis	2192	2176-2208
Pars bulbosa	1488	1472-1504
Scolexbreite auf Höhe der		
Pars bothridialis	1312	1120-1504
Pars vaginalis	608	448-768
Pars bulbosa	1040	864-1216
Velumlänge	304	288-320
Appendixlänge	496	448-544
Bulbenlänge/Bulbenbreite	6,6:1	-
Pars both./Pars vag./Pars bulb.	1:1,9:1,3	-

Hakenanordnung basierend auf 2 Plerocercoiden (Abbildung 67; Bild 155-158): *Pseudotobothrium (Otobothrium) dipsacum* weist eine einzigartige Metabasalbehakung auf. Sie besteht aus ca. 45-50 Haupthaken, die von der inneren bis auf die äußere Tentakeloberfläche in einzelnen Hakenreihen angeordnet sind (heteroacanth typica) (Abb. 67). Ihre Größe nimmt von der inneren zur äußeren Tentakeloberfläche kontinuierlich ab (L. 30 µm bis 5 µm). Auf der inneren Tentakeloberfläche sind zwei dieser Haupthaken (Haken 1(1') und 3(3')) auf Bild 155) in eine Zwischenhakenposition gerückt, wobei sie weiterhin in Form und Größe den umherstehenden Haken entsprechen.

Eine typische Basalbehakung ist nicht vorhanden. Die Hakengrößen verringern sich jedoch am Tentakelansatz.

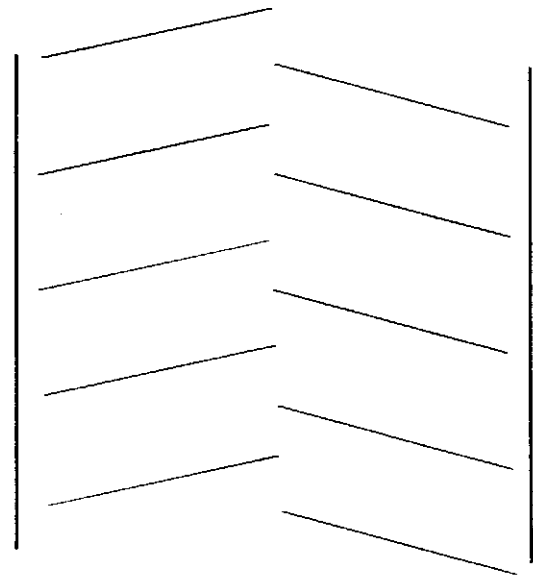


Abb. 67: Behakung von *Pseudotobothrium (Otobothrium) dipsacum*.

Behakungsformel: 45-50/-/-/-/-

Verbreitung: *Pseudotobothrium dipsacum* ist in der tropischen/subtropischen Zone weltweit verbreitet. Im Atlantik ist diese Art von den Küsten NW-Afrikas sowie Nord- und Südamerikas beschrieben worden (Dollfus 1942, Palm et al. 1994, diese Arbeit)

Wirtsfischarten: *Balistes mitis*, *B. polylepis*, *Centropristes striatus*, *Ceratacanthus schoepfli*, *Chelidonichthys kumu*, *Coryphaesopia cornuta*, *Cybium guttatum*, *Cynoglossus senegalensis*, *Diagramma crassispinum*, *Lethrinus ornatus*, *Haemulon plumieri*, *Lutjanus dodecacanthus*, *Mycteroperca falcata*, *Otoperca aurita*, *Petrocephalus bane*, *Polynemus quadrifilis*, *Pomatomus saltatrix*, *Pseudupeneus maculatus*, *Serranus undolossus*, *Sphyraena barracuda*, *Xiphias gladius* (Bates 1990, Chandra 1983, Cruz-Reyes 1973, Dollfus 1942, Hildreth & Lumsden 1985, Palm et al. 1994, diese Arbeit)

Endwirte: Unbekannt

Lokalisation im Knochenfisch: *Pseudotobothrium (Otobothrium) dipsacum* wurde bisher nur in der Leibeshöhle der Wirtsfische eindeutig nachgewiesen, zumeist in der Nähe von Magen und Darm (Palm et al. 1994). Nach Dollfus (1942) könnte es sich jedoch bei 6 *Otobothrium* sp. aus Kongo um muskularparasitäre *Pseudotobothrium (Otobothrium) dipsacum* handeln.

Bemerkungen: *Pseudotobothrium (Otobothrium) dipsacum* zeichnet sich sowohl durch eine schlanke und langgestreckte Körperform als auch durch die langgestreckten Bulben aus. Insbesondere die Art der Tentakelbehakung mit einer sehr hohen Haupthakenanzahl ist einzigartig unter den Rüsselbandwürmern, innerhalb der *Otobothrioidea* handelt es sich erstmalig um den Nachweis der Behakungsanordnung heteroacanth typica. Dollfus (1942) ordnete die Art *Otobothrium dipsacum* aufgrund der hier genannten Merkmale in eine eigene Untergattung ein, um sie von den anderen *Otobothrium*-Arten zu trennen. In dieser Arbeit wird wie bei Ward 1954 die Untergattung *Pseudotobothrium* als Gattung festgelegt. Mit dieser erneuten Gattungsdefinition wurde den Ausführungen von Pintner (1932) gefolgt, der eine neue Gattung für diese Art vorschlug, sie jedoch nicht benannte. Aufgrund der charakteristischen Behakung ergibt sich für diese Art die Einordnung in eine eigene Familie, die Pseudotobothriidae fam. nov. (siehe Kapitel 5).

Wichtige Literatur: Cruz-Reyes (1973), Dollfus (1942), Palm et al. (1994)

Überfamilie: Obothrioidea Beveridge & Campbell, 1994 *sensu nov.*
Familie: Obothriidae Dollfus, 1942 *sensu nov.*
Gattung: *Obothrium* Linton, 1890

Art: *Obothrium insigne* Linton, 1905
Synonyme: Keine
Ähnliche Arten: *Obothrium penetrans* Linton, 1907; *O. pephrikos* Dollfus, 1969

Habitus (Abbildung 68-69; Bild 163-170): Die aus den Blastocysten isolierten Scolices sind mittelgroß, massiv und craspedot (Abb. 68). Sie erreichen eine Länge von 0,8-1 cm. Der Scolex weist zwei patelliforme Bothridien auf. Die Ränder der Bothridien zeigen auffällige, mit Cilien besetzte hufeisenförmige Sinnesgruben. Der mittlere Teil des Bandwurmkopfes ist verlängert und massiv. Die Tentakelscheiden sind spiralig. Die Pars bulbosa ist stark geschwollen und die Bulben sind schräg ausgestellt. Präbulbularorgane kommen nicht vor, der Retraktormuskel inseriert in der Nähe der Bulbenmitte. Am hinteren Teil des Tieres ist ein Appendix zu erkennen.

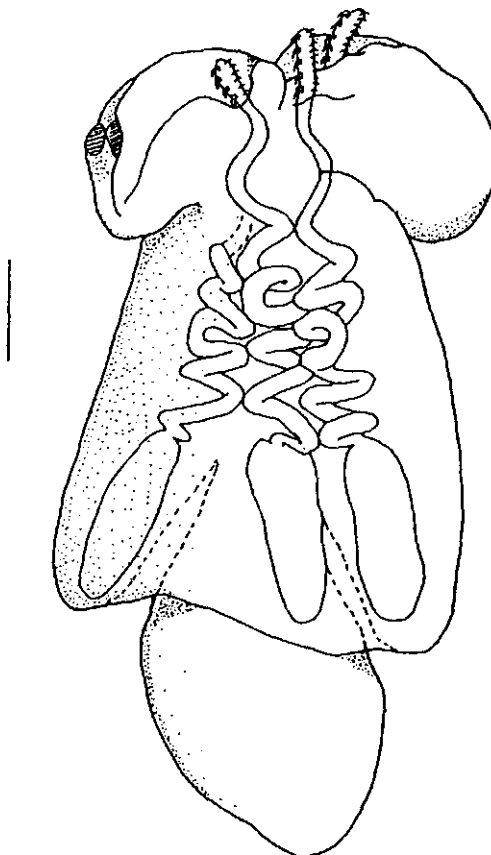


Abb. 68: Scolex von *Obothrium insigne* (Balken = 300 µm).

Die innere Bothridienoberfläche ist bedeckt mit drei- bis fünffingerigen Mikrotrichen (Länge: 3 µm; Breite: 1,5-2 µm) (Bild 168). Auf der äußeren Saugnapfoberfläche stehen neben kleinen, fadenförmigen Mikrotrichen (Länge: 0,5-1 µm), welche auch die Körperoberfläche bedecken (Bild 170), große und blattförmige Mikrotrichen (Länge: 4-5 µm, Basisbreite: 0,5 µm) (Bild 169).

Scolexmaße: Die Scolexmaße von *Obothrium insigne* (2 Exemplare) aus *Carcharhinus leucas* sowie nach Hildreth & Lumsden (1985) sind in der nebenstehenden Tabelle angegeben.

Tab. 26: Scolexmaße von *Obothrium insigne* (Maße in µm).

Körperteil	Hildreth & Lumsden (1985)	diese Arbeit	
		Mittel	Bereich
Scolexlänge	3800	3985	3650-4320
Pars bothridialis	1040	1020	1020
Pars vaginalis	-	2930	2720-3140
Pars bulbosa	772	975	930-1020
Scolexbreite auf Höhe der			
Pars bothridialis	-	1390	1340-1440
Pars vaginalis	-	925	830-1020
Pars bulbosa	-	1725	1660-1790
Pars postbulbosa	-	115	100-130
Appendixlänge	1700	-	-
Bulbenlänge/Bulbenbreite	3,3:1	2,6:1	2,3:1-2,9:1
Pars both./Pars vag./Pars bulb.	-	1,3:1	-

Hakenanordnung basierend auf 2 Plerocercoiden (Abbildung 69; Bild 163-167): Die metabasale Behakung der Tentakel von *Otobothrium insigne* besteht aus 7 Haupthaken und 2 Zwischenhaken (Abb. 69). Auf der inneren Tentakeloberfläche beginnend stehen 2 rosendornartige Haken (1 (1'): L. 45-50 µm, B. 40 µm; 2 (2'): L. 40-45 µm) (Bild 163). Es folgen, der Größe nach abnehmend, 3 weitere, eher schlanke Hakentypen (3-5 (3'-5'): L. 40-45 µm; L. 40-45 µm; L. 25-30 µm) (Bild 164). Der dahinterstehende Hakentyp 6 (6') ist etwas massiver als der Haken 5 (5') und hat eine vergrößerte Hakenbasis (H. 10-15 µm) (Bild 164-166). Dicht bei dem Haken 6 (6') steht ein weiterer, kleiner und stark gebogener Haupthakentyp 7 (7'): L. 10 µm). Oberhalb der Haken 6 (6') und 7 (7') sind zwei kleine, schlanke Zwischenreihenhaken (a (a'): L. 20-25; b (b'): L. 15-20) zu erkennen (Bild 165-166).

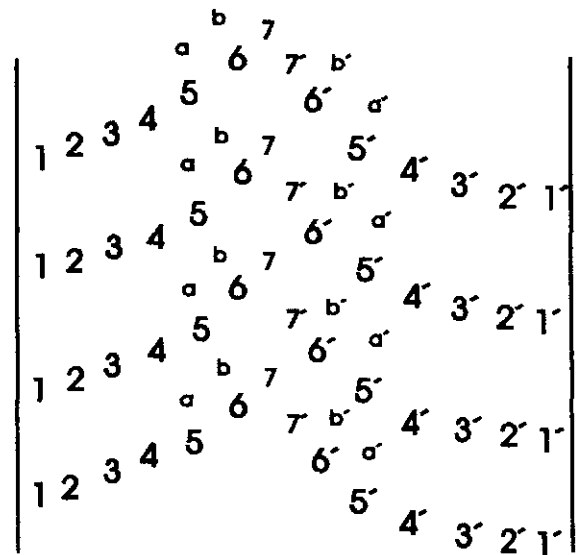


Abb. 69: Behakung von *Otobothrium insigne*.

Es ist keine besonders ausgeprägte Basalbehakung vorhanden, obwohl sich die Form und Anordnung der Haken auf der äußeren Tentakeloberfläche etwas verändert. Insbesondere verlängern sich die Hakenschäfte (Bild 167).

Behakungsformel: 7/-/2(H)/-/-

Verbreitung: Nachweise von *Otobothrium insigne* beschränken sich derzeit auf die Südküste der USA.

Wirtsfischarten: *Arius felis* (Hildreth & Lumsden 1985)

Endwirte: *Carcharhinus leucas*, *C. obscurus* (Dollfus 1942, diese Arbeit)

Lokalisation im Knochenfisch: Die Plerocercoiden von *Otobothrium insigne* befallen die Muskulatur ihres Wirtsfisches.

Bemerkungen: Keine

Wichtige Literatur: Hildreth & Lumsden (1985), Linton (1905)

Überfamilie: Obothrioidea Beveridge & Campbell, 1994 *sensu nov.*
Familie: Obothriidae Dollfus, 1942 *sensu nov.*
Gattung: *Obothrium* Linton, 1890

Art: *Obothrium penetrans* Linton, 1907
Synonyme: *Obothrium kurisi* Shields, 1985
Ähnliche Arten: *Obothrium insigne* Linton, 1905; *O. pephrikos* Dollfus, 1969

Habitus (Abbildung 70-71; Bild 171-173): Die isolierten Blastocysten erscheinen weißlich und schlauchförmig verlängert mit einem oval verdickten Ende (Abb. 70). Sie können eine Länge von mehreren cm erreichen. Der Scolex weist zwei patelliforme Bothridien auf, die Ränder der Bothridien zeigen die mit Cilien besetzten Sinnesgruben. Sowohl im eingestülpten wie im ausgestülpten Zustand sind diese hufeisenförmig (Bild 173). Der mittlere Teil des Bandwurmkopfes ist verlängert und schlank. Die Tentakelscheiden sind leicht geschwungen, Präbulbularorgane fehlen. Die Pars bulbosa ist stark geschwollen und die Bulben sind schräg ausgestellt. Der Retraktormuskel inseriert an der Bulbenspitze. Am hinteren Teil des Tieres ist ein Appendix zu erkennen, ein Velum ist nicht vorhanden.

Die Bothridienoberfläche ist bedeckt mit dreifingerigen Mikrotrichen (Länge: 2-3 µm; Breite: 0,7-1 µm). Lange und schlanke, an der Spitze geteilte Mikrotrichen stehen in den Sinnesgruben (Länge: 5-8 µm; Breite 0,3-0,5 µm) (Bild 173). Die Mikrotrichen auf der Körperoberfläche sind klein und fingerförmig.

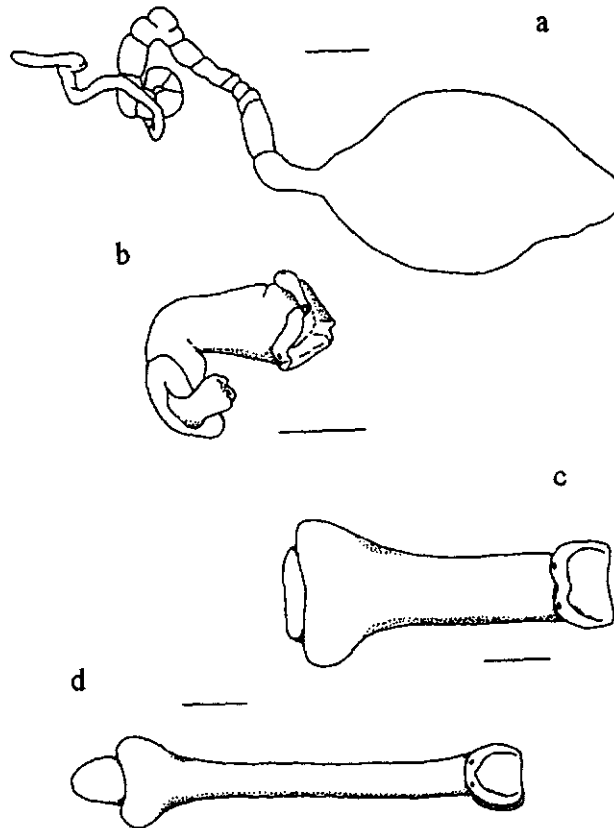


Abb. 70: Form der Blastocyste (a). Scolexvariabilität von fixiertem Material (b-d) (Palm *et al.* 1993) (Balken = 1,7 mm (a); 1,5 mm (b); 1 mm (c-d)).

Scolexmaße: Die Scolexmaße von *Obothrium penetrans* sind je nach Wirtsfisch sehr variabel. Beispielhaft werden hier die Maße einer Meßreihe von 7 Individuen aus der Muskulatur von *Tylosurus acus* von den Philippinen angegeben (Palm *et al.* 1993).

Tab. 27: Scolexmaße von *Obothrium penetrans* (Maße in µm).

Körperteil	Mittel	Bereich
Scolexlänge	3380	3020-3780
Pars bothridialis	910	760-1070
Pars vaginalis	2670	2450-2930
Pars bulbosa	680	530-760
Scolexbreite auf Höhe der		
Pars bothridialis	1740	1560-2040
Mitte der Pars vaginalis	1210	760-1780
Pars bulbosa	2600	2310-2890
Appendixlänge	1810	1020-2220
Bulbenlänge/Bulbenbreite	2,8:1	2,2:1-3,5:1
Pars both./Pars vag./Pars bulbosa	1,3:3,9:1	-

Hakenanordnung basierend auf 7 Plerocercoiden (Abbildung 71; Bild 171-173): Die metabasale Behakung der Tentakel von *Otobothrium penetrans* besteht aus 7 Haupthaken und 2 Zwischenhaken (Abb. 71). Auf der inneren Tentakeloberfläche beginnend stehen 2 rosendornartige Haken (1 (1'): L. 80-125 µm, B. 60-80 µm, H. 40-60 µm; 2 (2'): L. 45-55 µm, B. 45-50 µm, H. 40-50 µm). Es folgen, der Größe nach abnehmend, 3 weitere, eher schlanke Hakentypen (3 (3'): L. 40-45 µm, B. 40-50 µm, H. 35-40 µm; 4 (4'): L. 20-30 µm, B. 25-30 µm, H. 20-30 µm; 5 (5'): L. 20-25 µm, B. 20-25 µm, H. 20-25 µm). Der dahinterstehende Hakentyp 6 (6') ist wieder etwas größer (H. 20-60 µm) als der vorhergehende Hakentyp 5 (5'). Im Metabasalteil wird er mit zunehmender Nähe zum Tentakelansatz noch kräftiger. Oberhalb der Haken 5 (5') und 6 (6') sind zwei kleinere, schlanke Zwischenreihenhaken (a (a'): L. 35-40 µm; b (b'): L. 35-40 µm) zu erkennen. Dicht bei dem 6. (6') Haken steht ein weiterer, kleinerer Haupthaken (7 (7'): H. 15-20 µm).

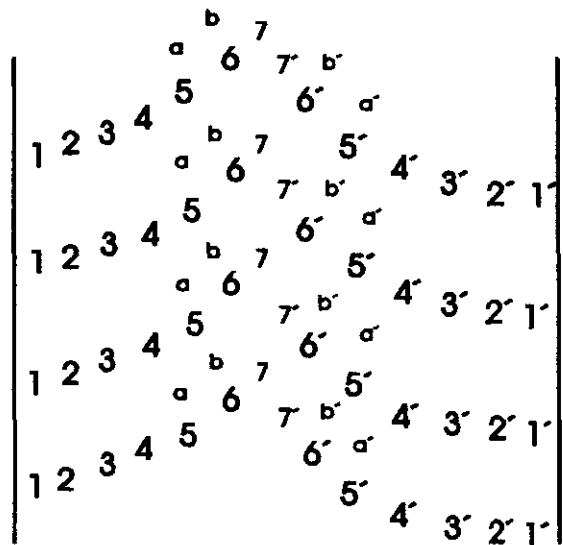


Abb. 71: Behakung von *Otobothrium penetrans*.

Es ist eine typische Basalbehakung vorhanden. Die Metabasalbehakung geht im Basalteil in unregelmäßig angeordnete, schlanke und spitze Haken über. Auf der äußeren Tentakeloberfläche bilden drei blattartige und stark gebogene, große Haken (H. 30-60 µm) den Abschluß (Bild 172).

Behakungsformel: 7/-/2(H)/-/+

Verbreitung: Das Vorkommen des Plerocercoids von *Otobothrium penetrans* beschränkt sich auf die tropische/subtropische Zone des atlantischen und pazifischen Ozeans. Im Atlantik wurde diese Art bisher an den Küsten Floridas und den Bermudas nachgewiesen (Linton 1907, Shuler 1938).

Wirtsfischarten: *Hyporhamphus dussumieri*, *Platybelone* sp., *Tylosurus acus*, *T. crocodilus*, *T. raphidoma* (Linton 1907, Linton 1924, Petersen et al. 1993)

Endwirte: *Carcharhinus commersonii*, *C. leucas*, *C. limbatus*, *Scoliodon tetrarhynchus*, *Sphyrna lewini*, *S. zygaena* (Bates 1990, Linton 1924, Shields 1985, Shuler 1938)

Lokalisation im Knochenfisch: Die Plerocercoiden von *Otobothrium penetrans* sind typische Muskulaturparasiten, die mit ihren langen Blastocysten das Fischfleisch durchsetzen. Besonders jüngere Entwicklungsstadien finden sich jedoch auch frei in der Leibeshöhle der Wirtsfische.

Bemerkungen: Die Behakung von *Otobothrium penetrans* stimmt weitgehend mit der Behakung von *Otobothrium paphrikos* Dollfus, 1969 überein. Es ist zu überprüfen, ob es sich bei diesen hauptsächlich aufgrund unterschiedlicher Scolexproportionen zu unterscheidenden Arten um die gleiche Art handelt. Dieses gilt insbesondere aufgrund der hohen Scolexvariabilität von *Otobothrium penetrans*, wie sie Palm et al. (1993) für Exemplare von der philippinischen Küste nachgewiesen haben.

Wichtige Literatur: Linton (1907, 1924), Palm et al. (1993), Shields (1985)

Überfamilie: Obothrioidea Beveridge & Campbell, 1994 *sensu nov.*
Familie: Obothriidae Dollfus, 1942 *sensu nov.*
Gattung: *Poecilancistrum* Dollfus, 1929

Art: *Poecilancistrum caryophyllum* (Diesing, 1850)

Synonyme: *Rhynchobothrium caryophyllum* Diesing, 1850; *Poecilancistrum gangeticum* Shipley & Hornell, 1906; *Tetrarhynchus gangeticus* Shipley & Hornell (Southwell 1912); *Poecilancistrum ilisha* (Southwell & Prasad, 1918); *Rhynchobothrium gangeticum* Shipley (Linton, 1924); *R. erinaceus* van Beneden (Southwell 1924); *Tentacularia gangetica* Shipley & Hornell (Southwell 1930); *Tentacularia ilisha* (Southwell & Prasad, 1918) (Southwell 1930); *Tetrarhynchus caryophyllum* Diesing (Pintner 1932); *Obothrium robustum* (Chandler, 1935); *Poecilancistrum robustum* (Chandler, 1935)

Ähnliche Arten: Keine

Habitus (Abbildung 72-73; Bild 174-183): Die Pleroceroide von *Poecilancistrum caryophyllum* bestehen aus einem robusten Scolex mit einem sehr langen und schwanzähnlichen Fortsatz (Abb. 72). Die zwei Bothridien erstrecken sich über fast die Hälfte des Scolex, an den Bothridienrändern befinden sich die charakteristischen Sinnesgruben (Bild 174). Die Pars bulbosa ist etwas kürzer, die Pars vaginalis etwas länger als die Pars bothridialis. Die Tentakelscheiden sind gestreckt oder leicht gewunden, Präbulbularorgane fehlen. Die Retraktormuskeln inserieren im vorderen Bulbendrittel.

Die innere Oberfläche der Bothridien ist mit dreifingerigen Mikrotrichen bedeckt (Länge: 2 µm; Breite: 1 µm) (Bild 181-182). An den Bothridienrändern sowie in den Sinnesgruben befinden sich cilienförmige Mikrotrichen (Bild 176). Auf der Pars vaginalis finden sich kleine und fadenförmige Mikrotrichen (Länge: 1 µm) (Bild 183). Zudem lassen sich bei *Poecilancistrum caryophyllum* mikrotrichenfreie Gruben an der Scolexspitze nachweisen (Bild 175).

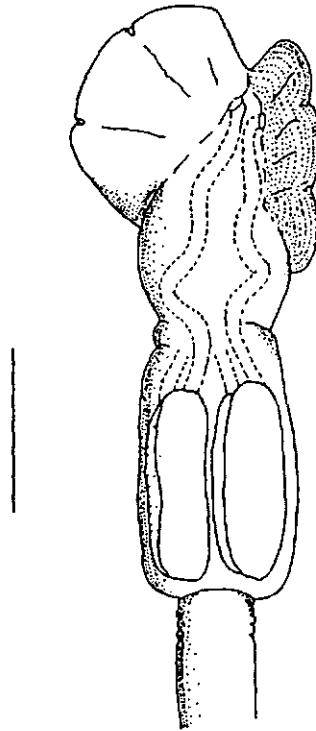


Abb. 72: Scolex von *Poecilancistrum caryophyllum* (Palm 1992) (Balken = 1 mm).

Scolexmaße: Die Scolexmaße von einem *Poecilancistrum caryophyllum* aus *Pseudolithus senegalensis* sowie nach den Angaben von Goldstein (1963) sind in der nebenstehenden Tabelle angegeben.

Tab. 28: Scolexmaße von *Poecilancistrum caryophyllum* (Maße in µm).

Körperteil	Goldstein (1963)		diese Arbeit
	Mittel	Bereich	
Scolexlänge	3220	2900-3690	3460
Pars bothridialis	1610	1230-1880	1700
Pars vaginalis	-	-	2240
Pars bulbosa	1100	960-1160	1060
Scolexbreite auf Höhe der			
Pars bothridialis	-	-	1860
Pars vaginalis	-	-	740
Pars bulbosa	-	-	830
Pars postbulbosa	-	-	120
Bulbenlänge/Bulbenbreite	3,2:1	-	3,2:1
Pars both./Pars vag./Pars bulb.	-	-	1,6:2,1:1

Hakenanordnung basierend auf einem Plerocercoid (Abbildung 73; Bild 177-180): Die metabasale Behakung der Tentakel von *Poecilancistrum caryophyllum* besteht aus 4 Haupthaken, 2 Zwischenhaken und einem breiten Hakenband (Abb. 73). Von der inneren zur äußeren Tentakeloberfläche sind ein rosendornartiger Haken (1 (1'): L. 105-115 µm) und drei schlankere Hakenformen (2 (2'): L. 65-75 µm; 3 (3'): L. 60-70 µm; 4 (4'): L. 50-55 µm) als Haupthakenreihe angeordnet. Oberhalb der Haken 3 (3') und unterhalb der Haken 4 (4') sind zwei kleinere, schlanke Zwischenhaken (a-b (a'-b')) (L. 30-35 µm) zu erkennen. Auf der äußeren Tentakeloberfläche ist ein Hakenband mit ca. 15 diagonal voneinander versetzten, schlanken und spitzen Häkchen (L. 20-25 µm) zu erkennen.

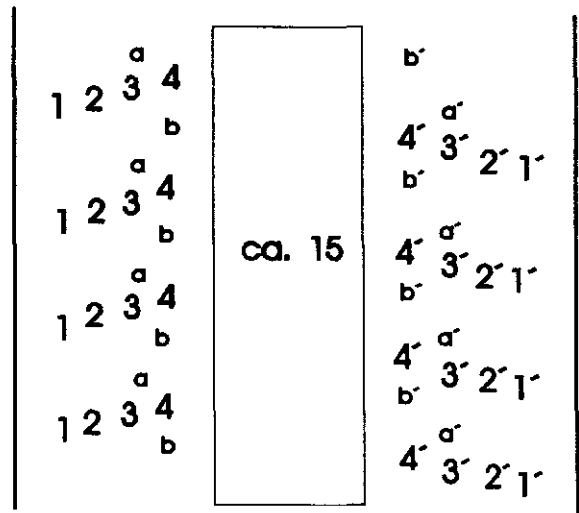


Abb. 73: Behakung von *Poecilancistrum caryophyllum*.

Es ist keine typische Basalbehakung vorhanden.

Behakungsformel: 4/-/2(H)/15(Hb)/-

Verbreitung: *Poecilancistrum caryophyllum* ist weltweit verbreitet. Aus dem Atlantischen Ozean gibt es bisher Nachweise von der südwest- und nordwestamerikanischen Küste sowie aus dem Golf von Guinea, Westafrika (Bates 1990, Goldstein 1963, Obiekezie *et al.* 1992, Pereira *et al.* 1982).

Wirtsfischarten: *Argyrosomus hololepidotus*, *Bairdiella chrysura*, *Cynoscion arenarius*, *C. nothus*, *C. nebulosus*, *Cynoscion regalis*, *Hilsa ilisha*, *Johnius aneus*, *Lates calcarifer*, *Leiostomus xanthurus*, *Menticirrhus americanus*, *Micropogonias furnieri*, *M. undulatus*, *Pennahia argentata*, *Pogonias cromis*, *Pseudotolithus senegalensis*, *Sciaena antarctica*, *S. gilberti*, *S. hololepidota*, *Sciaenops ocellata*, *Umbrina coroides* (Bates 1990, Chandra 1983, Escalante & Carvajal 1984, Goldstein 1963, Obiekezie *et al.* 1992, Pereira *et al.* 1982, Schramm 1989)

Endwirte: *Carcharhinus commersoni*, *C. gangeticus*, *C. leucas*, *C. limbatus*, *Negaprion brevirostris*, *Scoliodon lalandii*, *S. terrae-novae* (Dollfus 1942, Goldstein 1963)

Lokalisation im Knochenfisch: *Poecilancistrum caryophyllum* befällt hauptsächlich die Muskulatur der Zwischenwirte.

Bemerkungen: Am Beispiel von *Poecilancistrum caryophyllum* wird ersichtlich, welche Schwierigkeiten kosmopolitische Trypanorhynchiden in der Taxonomie verursachen. So wurde diese Art nach der Erstbeschreibung erneut unter den Artnamen *P. gangeticum* und *P. robustum* aus anderen geographischen Regionen beschrieben.

Wichtige Literatur: Dollfus (1942), Goldstein (1963)

3.2 Artcharakterisierungen (pazifische Arten)

In diesem Kapitel werden zwei weitere Rüsselbandwurmartarten charakterisiert, die bisher nur im Pazifischen Ozean nachgewiesen werden konnten. *Patellobothrium quinquecatenatum* hat einen sehr eigentümlich geformten Scolex, weshalb diese Art eine Ausnahmestellung innerhalb der Trypanorhyncha einnimmt. Bei *Poecilacanthum oweni* gen. et sp. nov. handelt es sich um eine neue Art innerhalb der Überfamilie Obothrioidea.

Überfamilie: Tentacularioidea nov.
Familie: Lacistorhynchidae Guiart, 1927 sensu nov.
Gattung: *Patellobothrium* Beveridge & Campbell, 1989

Art: *Patellobothrium quinquecatenatum* Beveridge & Campbell, 1989

Synonyme: Keine
Ähnliche Arten: Keine

Habitus (Abbildung 74-76; Bild 184-195): Die Blastocysten von *Patellobothrium quinquecatenatum* sind bis zu 3 cm lang. Auf der einen Seite befindet sich eine braune, harte Kapsel, welche einen Teil der sonst weißlichen und weichen Blastocyste umgibt. Dieser weiche Blastocystenanteil enthält den Scolex und ist vollständig mit einer stabilen, hyalinen Membran umgeben (Abb. 74).

Der aus der Blastocyste isolierte Scolex hat 2 stark vergrößerte Bothridien mit lappigen Rändern ohne Sinnesgruben (Abb. 75 a). Bei der Messung der Pars bothridialis bis zur hinteren Ansatzstelle der Bothridien an den Scolex ist die Pars vaginalis etwas länger als die Pars bothridialis (siehe Kapitel 1.2). Bei der Messung der Pars bothridialis bis zu den hinteren Bothridienrändern ist die Pars vaginalis jedoch deutlich kürzer als die Pars bothridialis. Die Tentakelscheiden sind gerade oder leicht sinusförmig gewunden und der Retraktormuskel inseriert am vorderen Ende der Bulben. Die Pars bulbosa ist ebenfalls relativ lang, außerdem ist eine kurze Pars postbulbosa vorhanden (siehe Abb. 75 a).

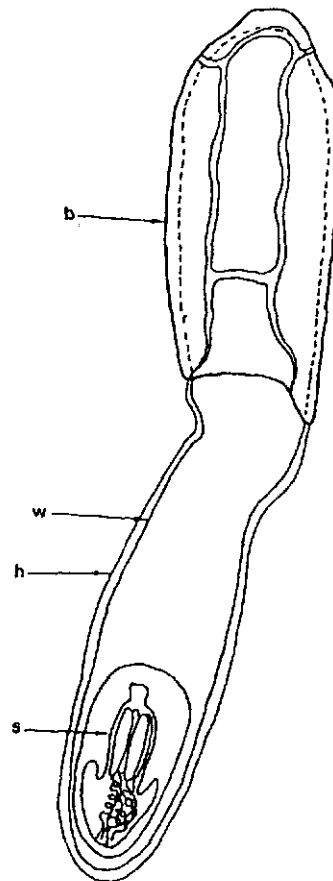


Abb. 74: Blastocyste von *Patellobothrium quinquecatenatum*. b: braune Kapsel, h: hyaline Membran, w: weiß gefärbte Blastocystenwand, s: Scolex (Balken = 5 mm).

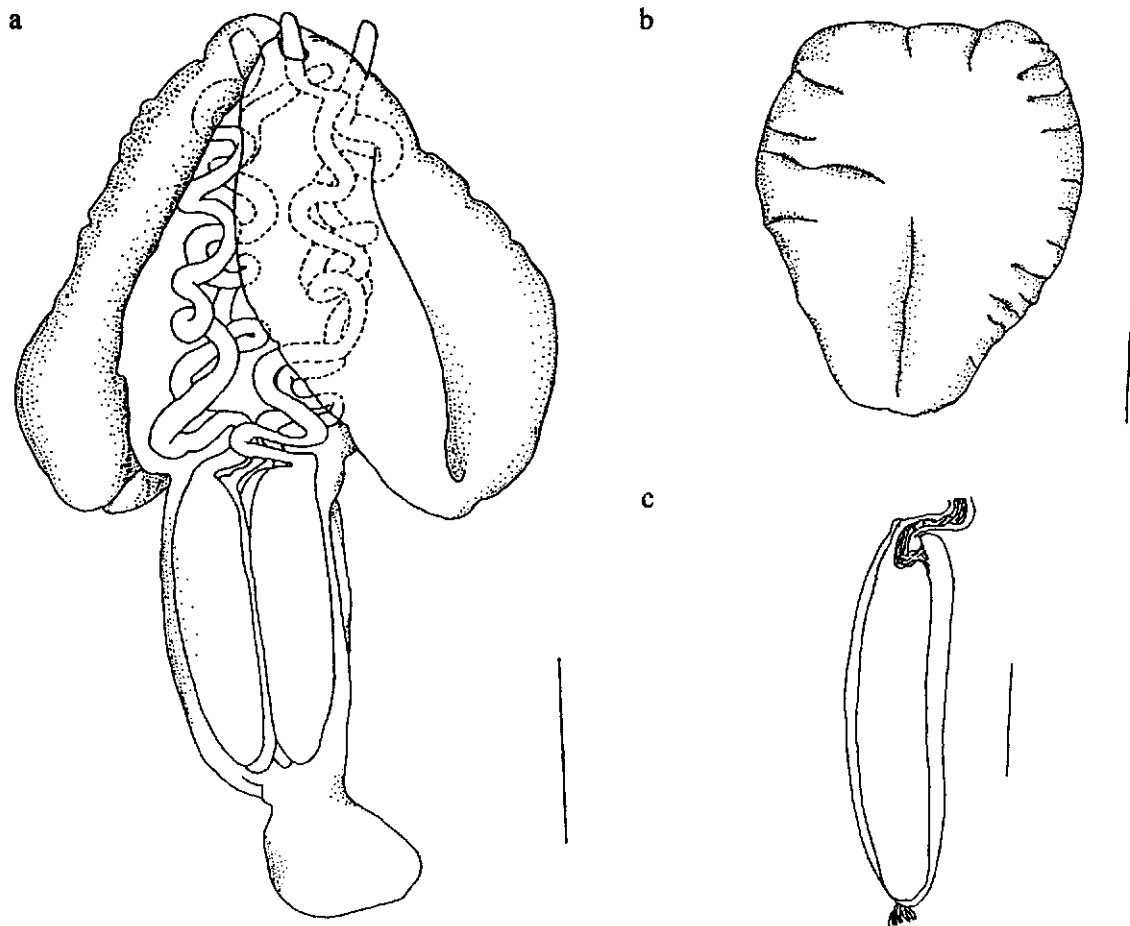


Abb. 75: Scolex von *Patellobothrium quinquecatenatum* (a), Form der Saugnapfe (b) und Ansatz des Retraktormuskels an die Bulben (c) (Balken = 1 mm (a-b), 500 µm (c)).

Die inneren Saugnapfoberflächen sind mit achtfingerigen Mikrotrichen bedeckt (Bild 189). Zusätzlich sind in regelmäßigen Abständen Felder mit cilienförmigen Mikrotrichen zu erkennen (Bild 190-192). Die Bothridienaußenflächen weisen ebenfalls diese beiden Mikrotrichentypen auf, am Bothridienrand stehen zusätzlich zweifingerige Mikrotrichen (Bild 188, Bild 190). Die Pars vaginalis und die Pars postbulbosa sind mit fünf- bis sechsfingerigen Mikrotrichen bedeckt, auf der Pars postbulbosa finden sich dagegen viele kleinere, fadenförmige Mikrotrichen (Bild 193-194). Ähnliche Oberflächenstrukturen befinden sich auch am Bothridienrand zwischen den einzelnen fingerförmigen Mikrotrichen. Auf dem Ende der Pars postbulbosa ist mit haarförmigen Mikrotrichen ein weiterer Typus zu erkennen (Bild 195).

Scolexmaße: Die Scolexmaße von 5 Exemplaren aus *Lates calcarifer* sind in der nebenstehenden Tabelle angegeben.

Tab. 29: Scolexmaße von *Patellobothrium quinquecatenatum* (Maße in µm).

Körperteil	Mittel	Bereich
Scolexlänge	5100	-
Pars bothridialis	2970	2670-3150
Pars bothridialis *	2420	2140-2590
Pars vaginalis	2810	2270-3370
Pars bulbosa	1540	1420-1670
Pars postbulbosa	800	720-920
Bulbenlänge/Bulbenbreite	3:1	2,75:1-3,6:1
Pars both./Pars vag./Pars bulb.	1,9:1,8:1	-

* Pars bothridialis bis zum hinteren Bothridienansatz gemessen

Hakenanordnung basierend auf 5 Plerocercoiden (Abbildung 76; Bild 184-187): Die metabasale Tentakelbehakung von *Patellobothrium quinquecatenatum* besteht aus 8 Haupthaken, 2 Zwischenhaken und einer einfachen Hakenkette (Abb. 76). Die Haken auf der inneren Tentakeloberfläche sind rosendornartig, auf der äußeren Tentakeloberfläche stilettartig geformt. Die Haken der Hakenkette sind spitz mit einer stark verbreiterten Hakenbasis. Auf der inneren Tentakeloberfläche beginnend stehen die Haken 1 (1') und 2 (2') (L. 45-55 µm, B. 40-45 µm). Es schließen sich 4 schlankere Haken auf den beiden seitlichen Tentakeloberflächen an (3 (3'): L. 45-50 µm, B. 35-40; 4 (4'): L. 38-43 µm, B. 25-30 µm; 5 (5'): L. 30-35 µm, B. 20-25 µm; 6 (6'): L. 30-35 µm, B. 15-20 µm) (Bild 184-185). Auf der äußeren Tentakeloberfläche befinden sich die beiden stilettartigen Haupthaken 7 (7') und 8 (8') (L. 22-28 µm, B. 5-8 µm), die beiden Zwischenhaken a (a') und b (b') (L. 25-30 µm) sowie die Haken der Hakenkette (Bild 186-187).

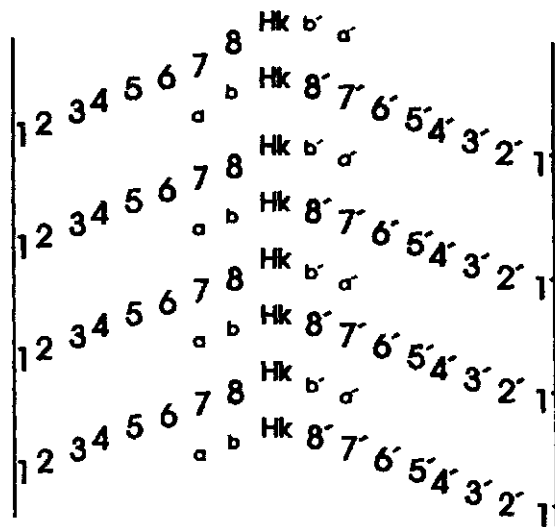


Abb. 76: Behakung von *Patellobothrium quinquecatenatum*.

Eine charakteristische Basalbehakung ist nicht vorhanden.

Behakungsformel: 8/+2(H)/-/-

Verbreitung: *Patellobothrium quinquecatenatum* konnte bisher von den Küsten Papua Neuguineas und von der Nord- und Ostküste Australiens nachgewiesen werden (Beveridge & Campbell 1989, diese Arbeit).

Wirtsfischarten: *Lates calcarifer*, *Rachycentron canadus* (Beveridge & Campbell 1989)

Endwirte: *Sphyrna mokarran* (Beveridge & Campbell 1989)

Lokalisation im Knochenfisch: Die Blastocysten der in dieser Arbeit untersuchten Exemplare von *Patellobothrium quinquecatenatum* befanden sich angeheftet am Darm und an den Gonaden ihrer Wirtsfische.

Bemerkungen: Durch die extrem ausgeprägten Bothridien nimmt *Patellobothrium quinquecatenatum* eine Ausnahmestellung innerhalb der Trypanorhyncha ein. Bei *P. quinquecatenatum* liegen die Bulben je nach Definition der Pars bothridialis (vergleiche Kapitel 1.2) teilweise inner- oder aber außerhalb dieses Körperabschnitts. Guiart (1927) unterschied zwischen den zwei Unterordnungen Acystidea und Cystidea u.a. aufgrund der Position der Bulben im Scolex (ganz/teilweise in der Pars bothridialis oder außerhalb). Bei *Patellobothrium quinquecatenatum* verdeutlichen sich die Schwächen einer Unterscheidung von Artengruppen aufgrund von diesem Merkmal (siehe Kapitel 4.3.3 und 5.3).

Wichtige Literatur: Beveridge & Campbell (1989)

Überfamilie: Otophthoidea Campbell & Beveridge, 1994 *sensu nov.*
Familie: Otophthoridae Dollfus, 1942 *sensu nov.*

Gattung: *Poeciloacanthum* gen. nov.

Gattungsdiagnose: Merkmale der Familie Otophthoridae. Der Scolex ist craspedot, mittelgroß und länglich. Die Bulben sind bananenförmig, wodurch sich die Pars bulbosa deutlich verdickt. Auf den Rändern der zwei lappigen Bothridien befinden sich die charakteristischen Sinnesgruben. Präbulbularorgane kommen nicht vor. Eine einfache Hakenkette ist vorhanden. Die Metabasalbehakung besteht aus 6 Haupthaken in jeder Haupthakenreihe, einem Zwischenhaken und einer einfachen Hakenkette. Eine charakteristische Basalbehakung mit stark vergrößerten, sichelförmigen Haken auf der inneren und mit schnabelähnlichen Haken auf der äußeren Tentakeloberfläche ist vorhanden.

Art: *Poeciloacanthum oweni* sp. nov.

Habitus basierend auf 3 Plerocercoiden (Abbildung 77-79; Bild 196-207): Merkmale der Gattung *Poeciloacanthum*. Der Scolex ist craspedot und mittelgroß mit einer Gesamtlänge von 5,22 (5,15-5,28) mm (Abb. 77). Die Länge der Pars bothridialis beträgt 427 (384-480) µm, die Breite 768 (736-800) µm. Nahe den Bothridienrändern sind die für diese Gattung typischen, hufeisenförmigen Sinnesgruben zu finden (Bild 204). Die Länge der Pars vaginalis beträgt 2,82 (2,66-2,91) mm, die Breite auf Höhe der leeren Tentakelscheiden 747 (704-832) µm. Die leeren Tentakelscheiden sind 40-50 µm breit, spiralgewickelt (Abb. 77) und umhüllt von einem muskulaturähnlichen Gewebe. Die Bulben sind 1,1 (1,0-1,17) mm lang und 270 (230-310) µm breit, das Verhältnis Länge zu Breite beträgt 4,1:1. Der Retraktormuskel inseriert an der Bulbenspitze, ein Präbulbularorgan ist nicht vorhanden. Die Breite der Pars bulbosa beträgt 1,14 (1,02-1,25) mm, das Verhältnis von Pars bothridialis zu Pars vaginalis zu Pars bulbosa 1:6,6:2,6. Ein Appendix (Länge: 1,87 (1,82-1,92) mm; Breite: 816 (768-864) µm) ist vorhanden.

Die innere zentrale Region der Bothridien ist mit dreifingerigen (Länge: 2 µm; Breite: 1 µm) Mikrotrichen bedeckt (Bild 203). Auf den Saugnapfrändern innerhalb der Sinnesgruben stehen schlanke (Länge: 3-4 µm; Breite: 0,5 µm), zweifingerige Mikrotrichen (Bild 204). Auf den Außenflächen der Bothridien befinden sich dreifingerige (Länge: 2 µm; Breite: 600-800 nm) Mikrotrichen, die Pars vaginalis ist bedeckt mit kleinen (Länge: 100 nm), fadenförmigen Mikrotrichen (Bild 205-206). Der Appendix ist ebenfalls mit fadenförmigen (Länge: 1 µm; Breite: 2 µm) Mikrotrichen (Bild 207) besetzt.

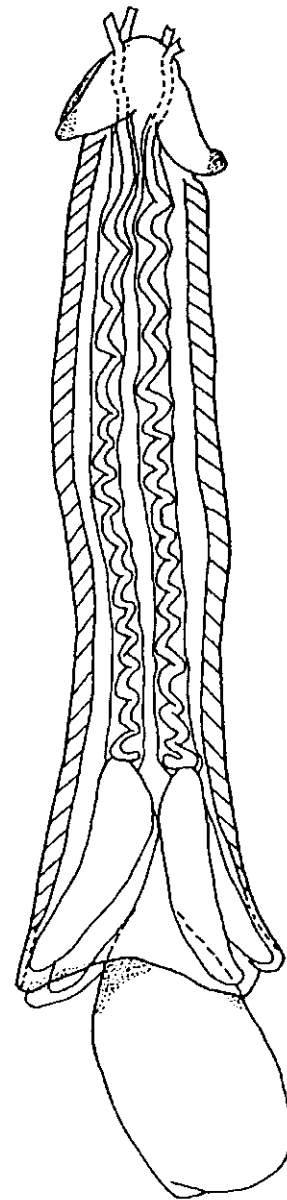


Abb. 77: Scolex von *Poeciloacanthum oweni* (Balken = 500 µm).

Hakenanordnung basierend auf 3 Plerocercoiden (Abbildung 78-79; Bild 196-202): Die Behakung ist pocciloacanth, sämtliche Haken sind hohl. Die Metabasalbehakung besteht aus Reihen von 6 Haupthaken, einem Zwischenhaken auf der äußeren Tentakeloberfläche sowie einer einfachen Hakenkette (Abb. 78-79 a-b).

Auf der inneren Tentakeloberfläche befinden sich die rosendornähnlich geformten Haken 1 (1') und 2 (2') (1 (1'): L. 39-42 μm , B. 26-29 μm , H. 20-23 μm , H'. 13-16 μm ; 2 (2'): L. 16-20 μm) (Bild 196). Die Haken 3 (3') bis 6 (6') sind länglicher und schlank. Sie befinden sich auf den bothridialen und antibothridialen Tentakeloberflächen (3-6 (3'-6'): L. 23-26 μm) (Bild 197). Der Zwischenhaken steht in der Nähe der Hakenkette und weist eine Länge von 20-23 μm auf. Die Haken der Hakenkette sind 24-27 μm lang bei einer Basislänge von 23-26 μm (Bild 198-199).

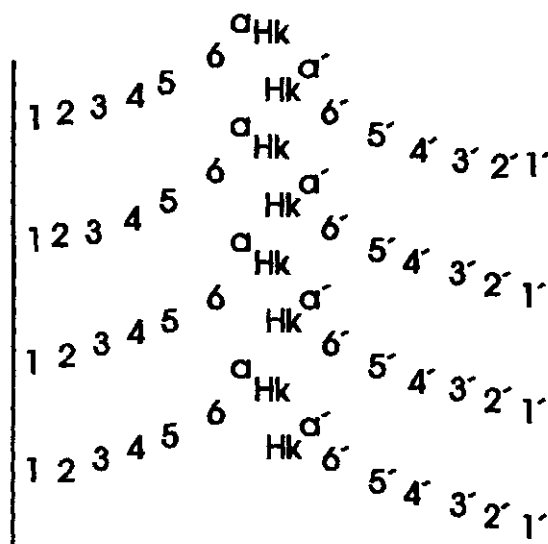


Abb. 78: Metabasalbehakung von *Pocciloacanthum oweni*.

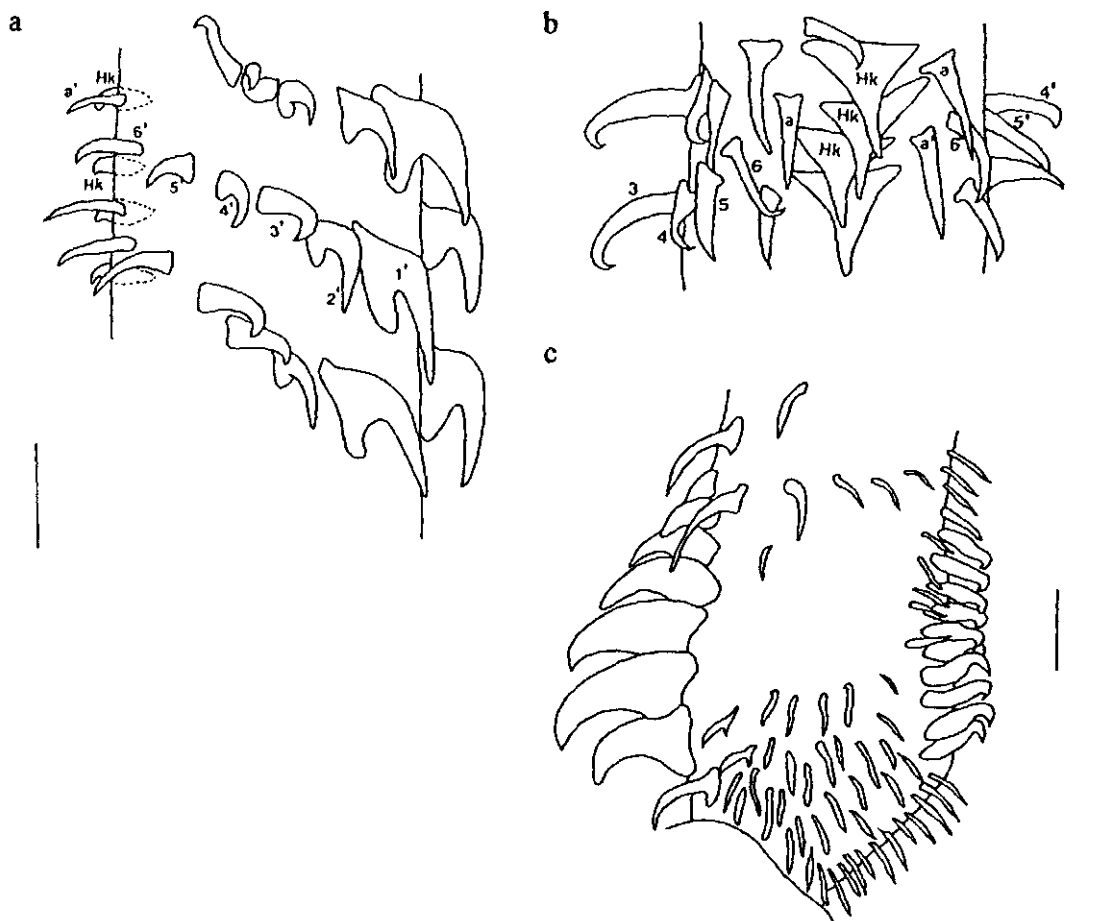


Abb. 79: Metabasalbehakung auf der antibothridialen (a) und äußeren (b) Tentakeloberfläche sowie die Basalbehakung (c) auf der bothridialen Tentakeloberfläche (Balken = 25 μm).

Es ist eine typische Basalbehakung vorhanden, welche sich um eine basale Schwellung der Tentakel (ca. 100 µm) anordnet (Abb. 79 c). Auf der inneren Tentakeloberfläche stehen sichelförmige Haken (1 und 1': L. 30-75 µm), wobei sich die Hakenspitzen überlappen (Bild 200). Auf der äußeren Tentakeloberfläche befinden sich schnabelähnlich geformte Haken (Bild 201-202), aus denen die Haken der Hakenkette hervorgehen (Länge: 30 µm). Weiterhin sind direkt am Tentakelansatz viele stilettförmige Haken zu erkennen (L. 13-23 µm) (Bild 202). Zwischen den stilettförmigen Haken und dem Beginn der ersten Haupthakenreihe umrahmen die Haken ein hakenloses Feld auf den bothridialen und antibothridialen Tentakeloberflächen (Abb. 79 c).

Behakungsformel: 6/+/1(H)/-/+

Taxonomische Zusammenfassung:

Typen-Wirtstier: Nicht identifizierte Welsart

Befallsort: Muskulatur

Fundort: Balamuk, Western Province, Papua Neuguinea

Typenmaterial: Holotypen und Parotypen aus der Muskulatur einer nicht näher identifizierten Welsart von den Gewässern bei Balamuk, Western Province, Papua Neuguinea. Das genaue Funddatum, der genaue Fundort sowie der Sammler sind nicht bekannt. Das Material wurde jedoch von Dr. I. L. Owen, National Veterinary Laboratory, Kilakila, Papua Neuguinea unter der Registriernummer PARA 585 an das Natural History Museum, London geschickt. Die hier beschriebenen Typen wurden erneut in der Abteilung "Parasitische Würmer" im Natural History Museum, London hinterlegt. Registriert unter den Nummern 1995.2.23.1 (Holotyp) und 1995.2.23.2-3 (Parotypen)

Ethymologie: Die neue Gattung beschreibt eine Art der Metabasalbehakung, welche innerhalb der Familie Obothriidae hiermit erstmalig beschrieben wurde. Die neue Art wurde nach Dr. I. L. Owen benannt, welcher dieses Material eingeschickt hat.

Synonyme: Keine

Ähnliche Arten: Keine

Verbreitung: Das in dieser Arbeit untersuchte Material stammt von Balamuk, Papua Neuguinea.

Wirtsfischarten: Nicht identifizierte Welsart

Endwirte: Unbekannt

Lokalisation im Knochenfisch: Die Plerocercocide von *Pociloacanthum oweni* wurden aus der Fischmuskulatur isoliert.

Bemerkungen: *Pociloacanthum oweni* war anhand der deutlich zu erkennenden Sinnesgruben auf den Saugnapfrändern in die Überfamilie Obothrioidea einzuordnen. Das Vorkommen von einem Zwischenhaken und einer Hakenkette ordnet diese Art weiterhin der Familie Obothriidae zu. Mit den dreieckig geformten Haken der Hakenkette bei *Pociloacanthum oweni* wurde innerhalb dieser Familie jedoch erstmalig eine pociloacanth behakte Art nachgewiesen. Aus diesem Grund wurde für diese Art eine neue Gattung aufgestellt.

Wichtige Literatur: Keine

3.3 Fototafeln

Die in diesem Kapitel dargestellten Fototafeln zeigen die in den Kapiteln 3.1 und 3.2 beschriebenen Trypanorhyncha-Arten. Dabei erfolgte die Anordnung der einzelnen Tafeln in der gleichen Reihenfolge wie in den Kapiteln mit den Artcharakterisierungen.

Die Dokumentation der einzelnen Arten erfolgte wenn möglich immer nach dem gleichen Schema. Nach der Abbildung des Scolex bzw. des Scolexvorderteils folgen Aufnahmen der Metabasal- und Basalbehakung sowie der Oberflächenstrukturen auf den Bothridien, der Pars vaginalis und dem Appendix. Zu sämtlichen Fototafeln stehen die folgenden Informationen jeweils auf der gegenüberliegenden Seite:

1. Tafelnummer mit Bildnummern
2. Gattungs- und Artnamen mit Autor und Jahreszahl der Erstbeschreibung
3. Erklärungen zu Zahlen und Buchstaben auf den Bildern
4. Informationen zu den einzelnen Bildern

Alle weiteren Erklärungen und Informationen über die einzelnen Arten finden sich in den Kapiteln 3.1 und 3.2.

Tafel 1-33

Bild 1-207

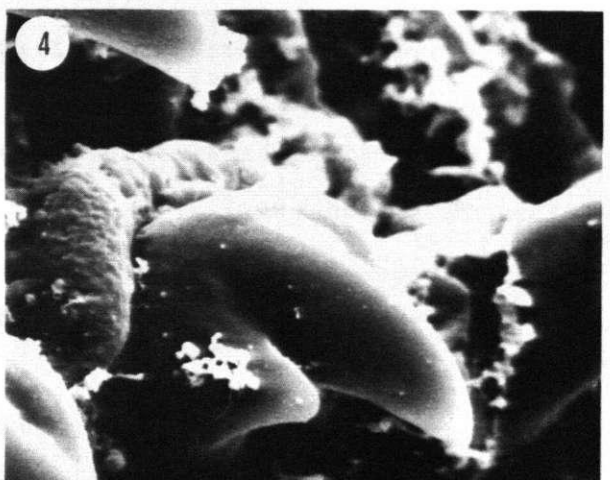
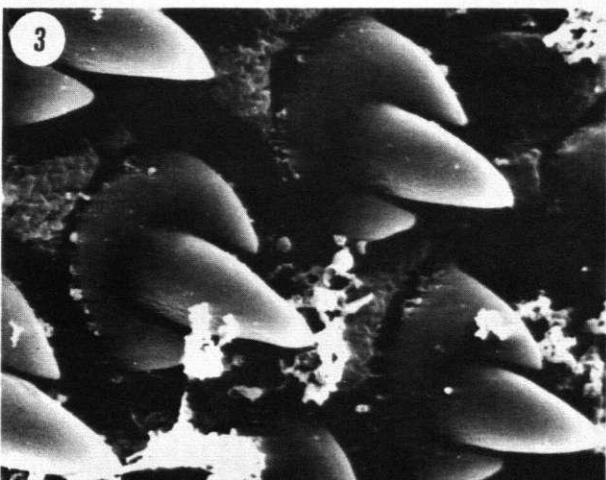
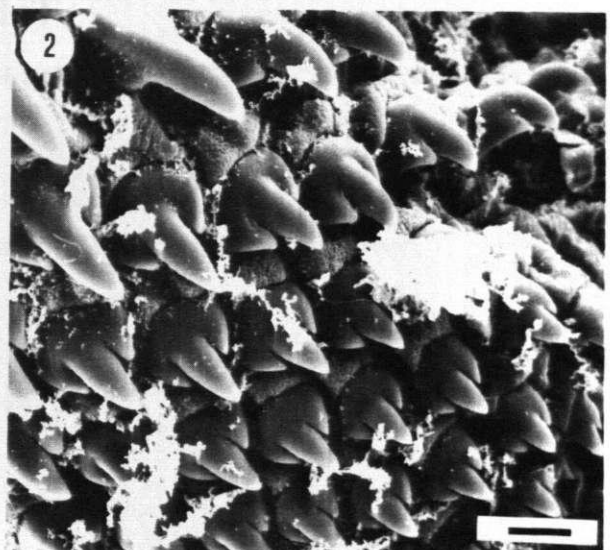
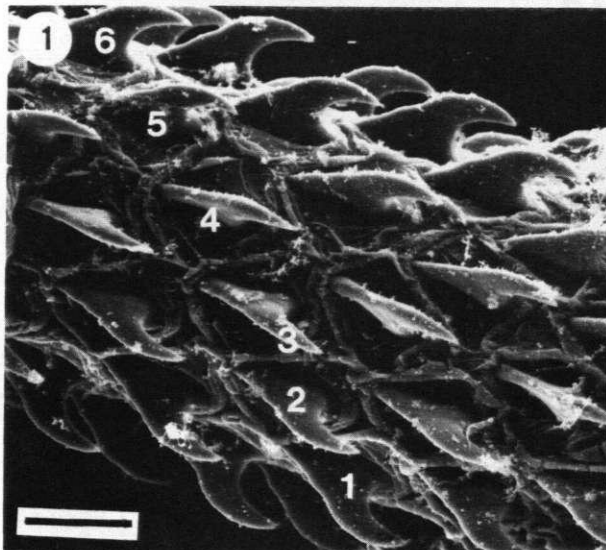
Tafel 1

Bild 1-7

Tentacularia coryphaenae Bosc, 1797

(Haken 1-6 einer halben Umdrehung um den Tentakel, Oberflächenhaken (O))

- 1 Metabasalbehakung (Balken: 20 μm)
- 2 Basalbehakung (Balken: 5 μm)
- 3-4 Basalbehakung, mikrotrichenähnlich geformte Basalhaken (Balken: 2 μm)
- 5 Oberflächenhaken entlang der Bothridienränder (Balken: 10 μm)
- 6 Oberflächenhaken entlang der Bothridienränder (Balken: 2 μm)
- 7 Körperoberfläche zwischen den Bothridien (Balken: 2 μm)



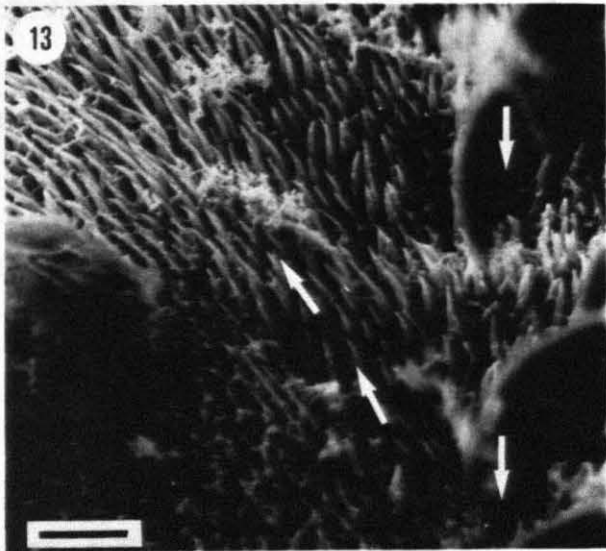
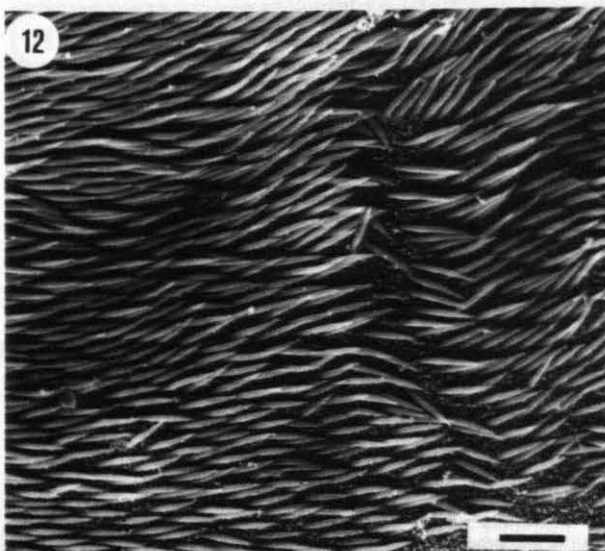
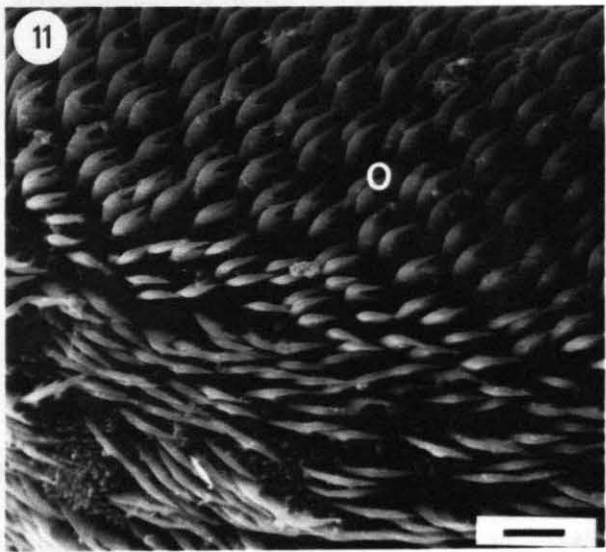
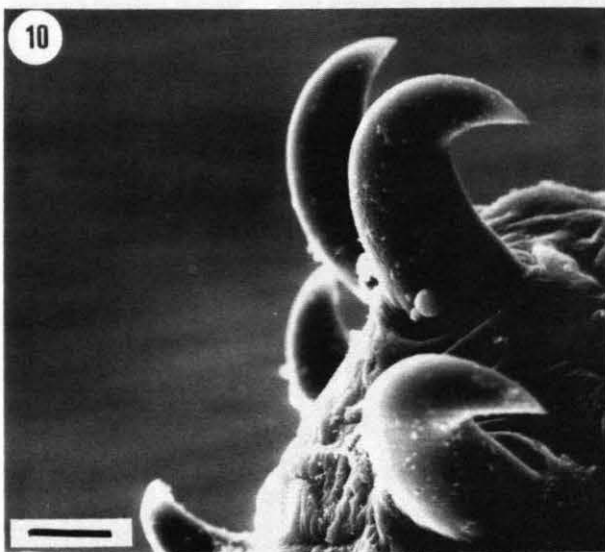
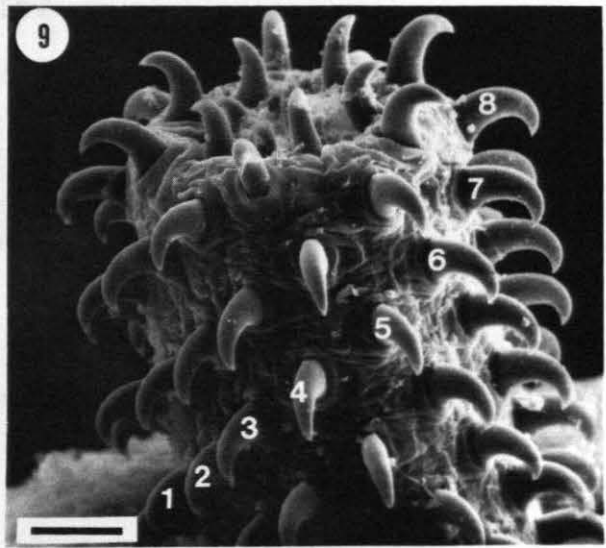
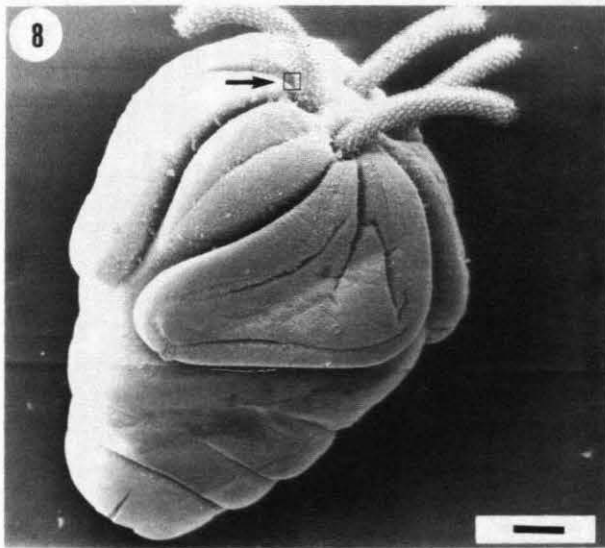
Tafel 2

Bild 8-13

Nybelinia edwinlintoni Dollfus, 1960

(Haken 1-8 einer halben Umdrehung um den Tentakel, Oberflächenhaken (O))

- 8 Scolex (Balken: 200 μm)
Pfeil: Ausschnitt von Bild 13
- 9 Metabasalbehakung (Balken: 20 μm)
- 10 Metabasalbehakung, Haken mit verlängertem Hakenschaft
(Balken: 5 μm)
- 11 Oberflächenhakenfeld entlang der Bothridienränder (Balken: 5 μm)
- 12 Übergangszone zwischen Bothridieninnenfläche und Bothridienrand
(Balken: 5 μm)
- 13 Scolexspitze (Balken: 5 μm)
Pfeile: Entgegengesetzte Anordnung von Mikrotrichen und Tentakelbehakung



Tafel 3

Bild 14-19

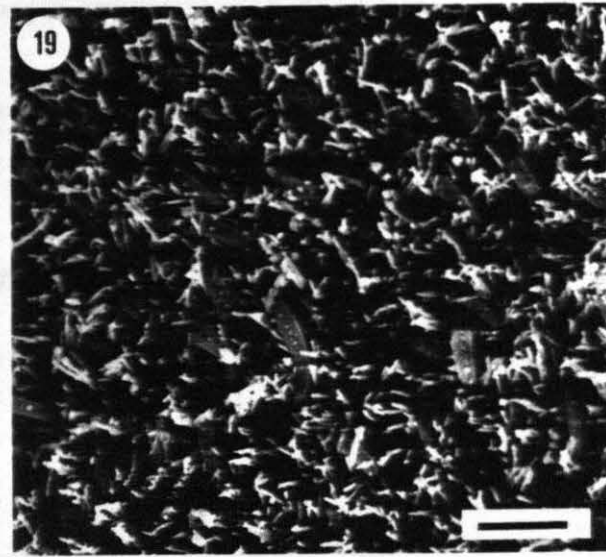
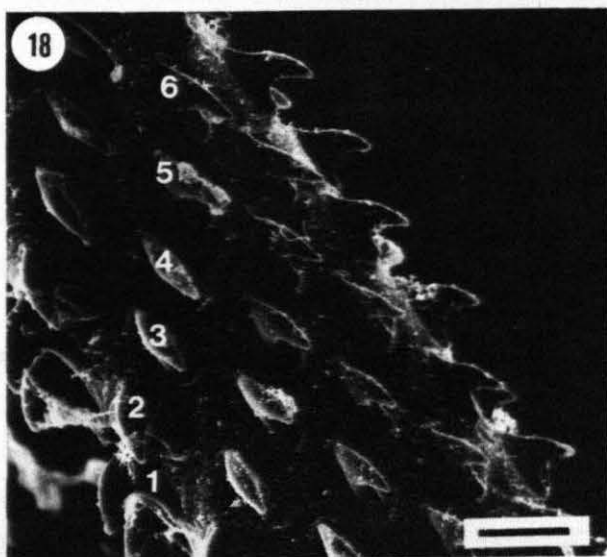
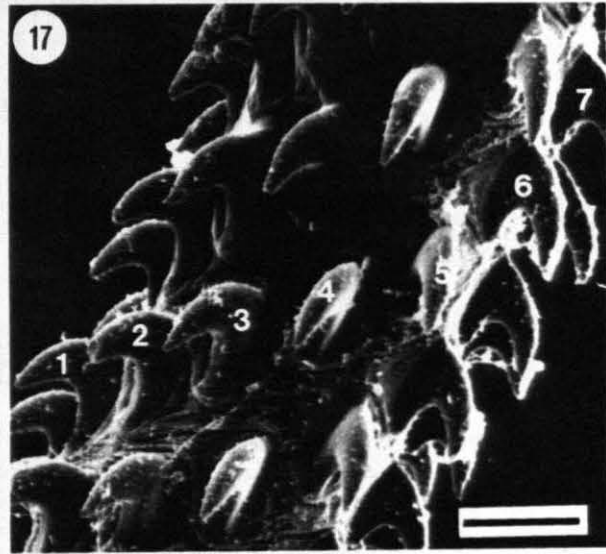
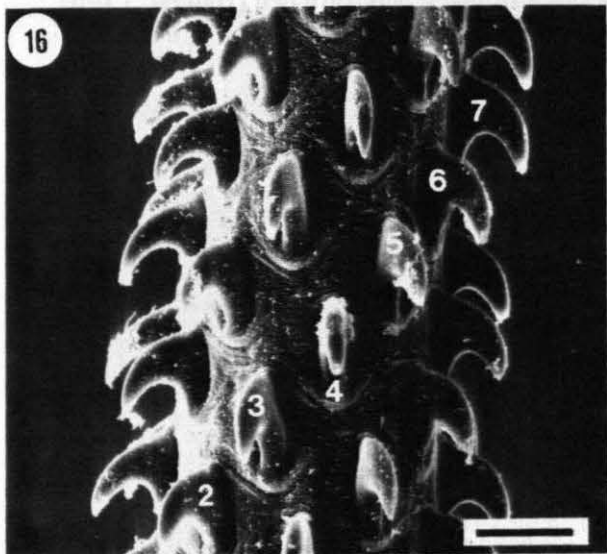
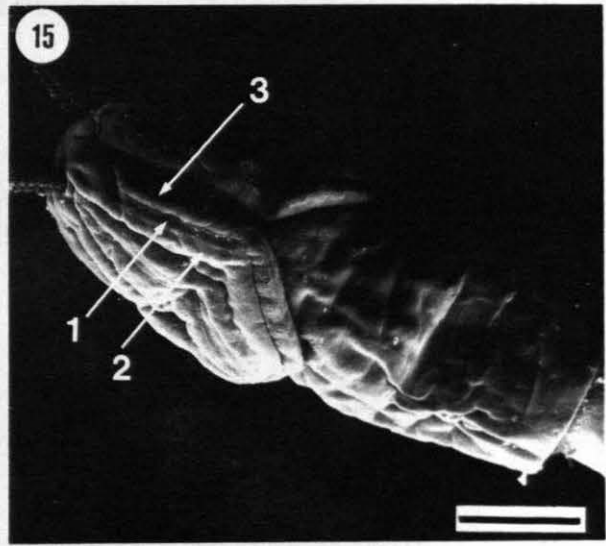
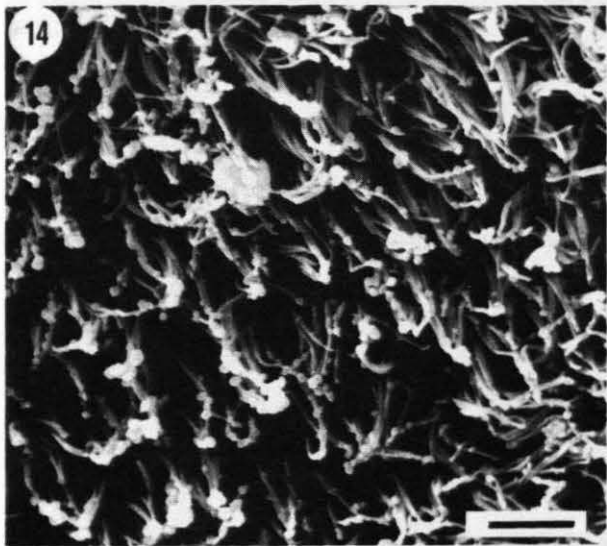
***Nybelinia edwinlintoni* Dollfus, 1960**

- 14 Körperoberfläche auf Höhe der Pars bothridialis, fadenförmige Mikrotrichen
(Balken: 2 µm)

***Nybelinia alloiotica mihi* var. Dollfus, 1960**

(Haken 1-7 einer halben Umdrehung um den Tentakel, Bildausschnitte 1-3)

- 15 Scolex (Balken: 200 µm)
Pfeile: Ausschnitte von Bild 19 (2), Bild 20 (1) und Bild 21 (3)
- 16-17 Metabasalbehakung, innere Tentakeloberfläche (Balken: 10 µm)
- 18 Metabasalbehakung, äußere Tentakeloberfläche (Balken: 10 µm)
- 19 Bothridieninnenfläche mit blatt- und fadenförmigen Mikrotrichen (Balken: 2 µm)



Tafel 4**Bild 20-25*****Nybelinia alloiotica* mihi var. Dollfus, 1960**

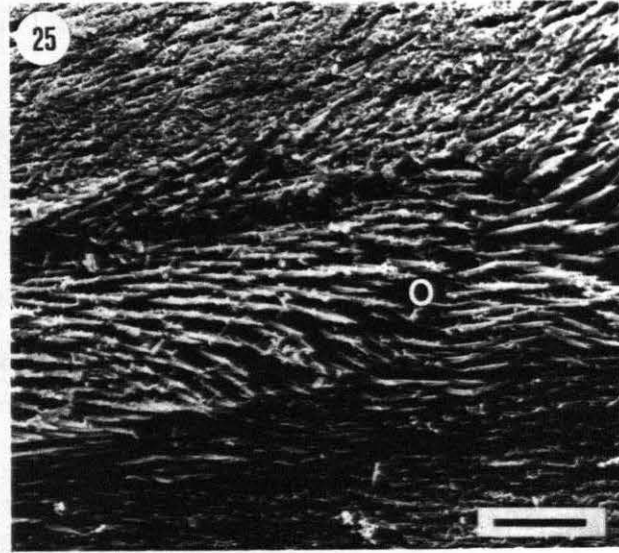
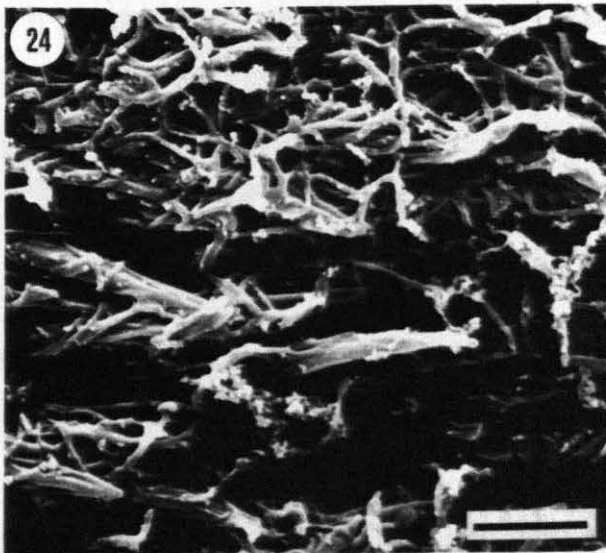
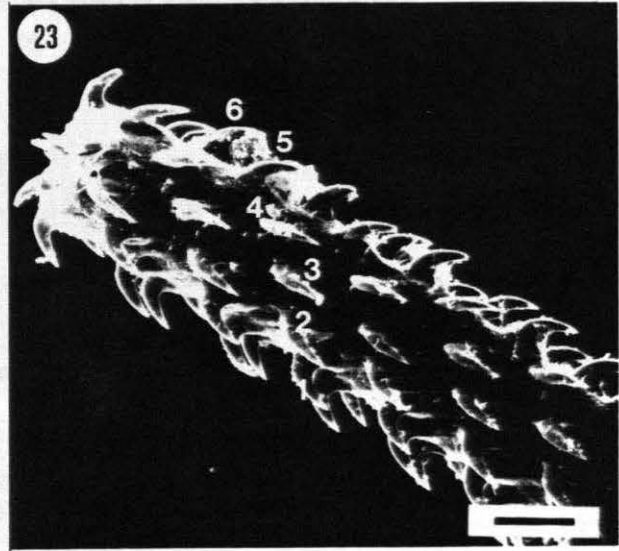
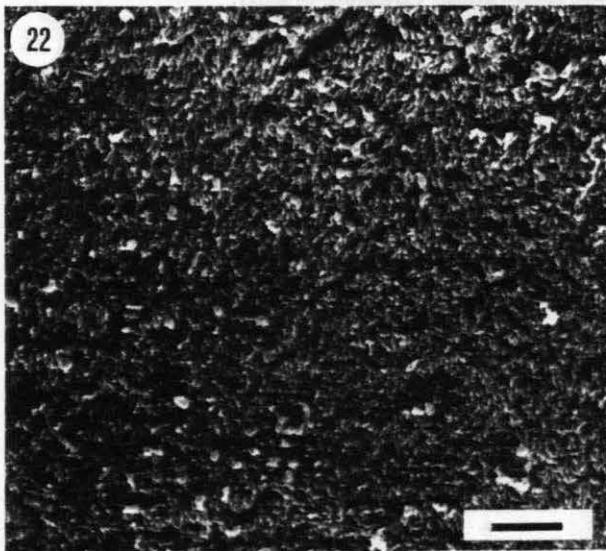
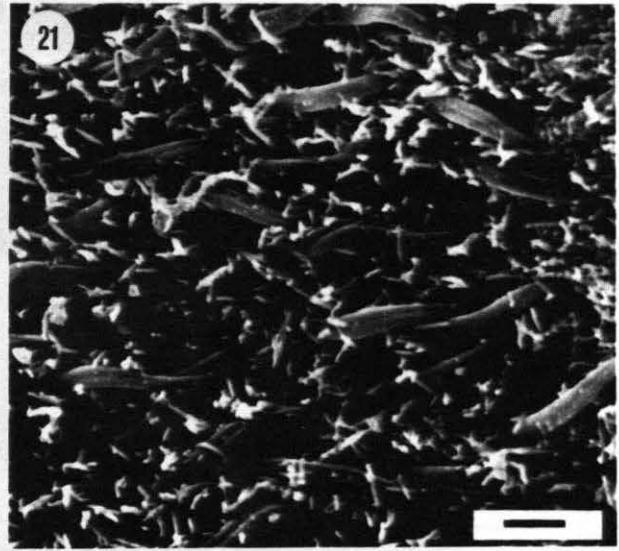
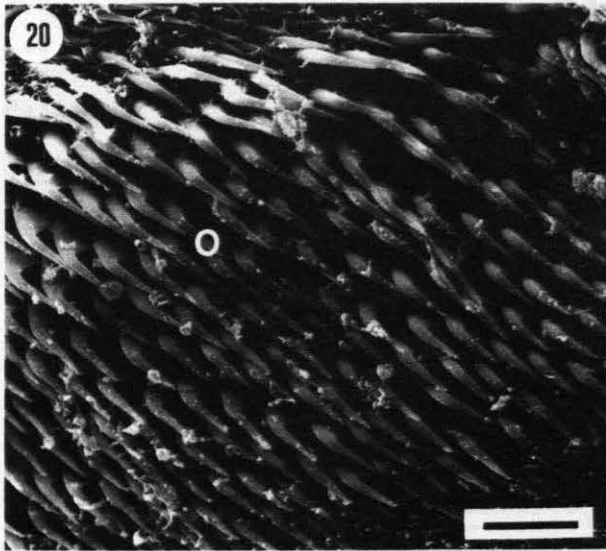
(Oberflächenhaken (O))

- 20 Oberflächenhakenfeld entlang der Bothridienränder (Balken: 5 μm)
- 21 Bothridienaußenfläche mit blatt- und fadenförmigen Mikrotrichen (Balken: 1 μm)
- 22 Körperoberfläche auf Höhe der Pars bothridialis, fadenförmige Mikrotrichen (Balken: 2 μm)

***Nybelinia* sp. (*N. lingualis* (Cuvier, 1817))**

(Haken 1-6 einer halben Umdrehung um den Tentakel, Oberflächenhaken (O))

- 23 Metabasalbehakung (Balken: 20 μm)
- 24 Bothridieninnenfläche mit Oberflächenhaken und fadenförmigen Mikrotrichen (Balken: 2 μm)
- 25 Oberflächenhakenfeld entlang der Bothridienränder (Balken: 10 μm)



Tafel 5

Bild 26-32

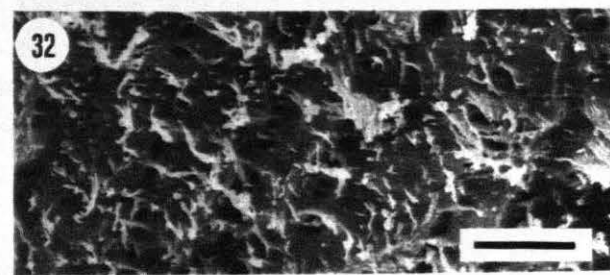
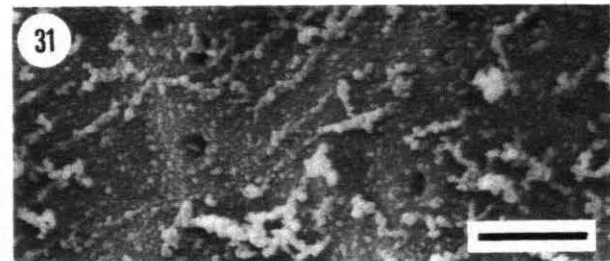
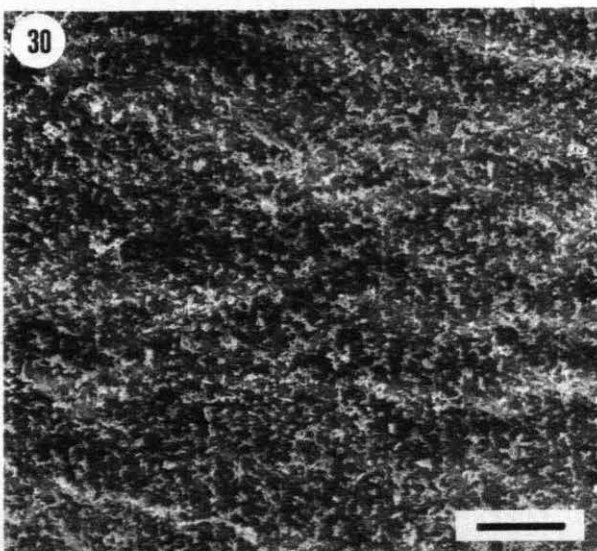
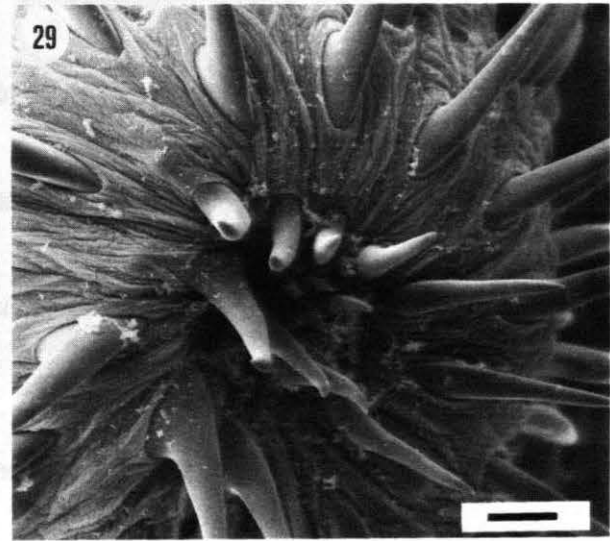
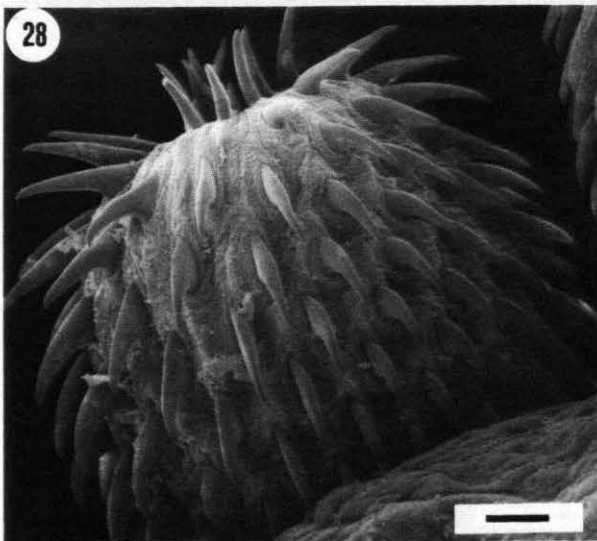
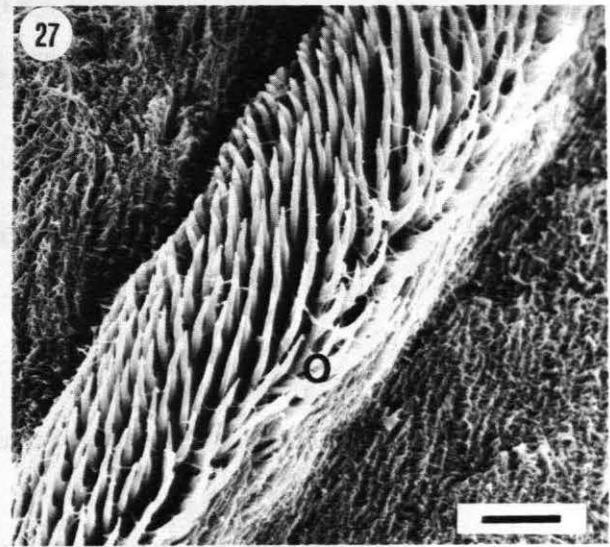
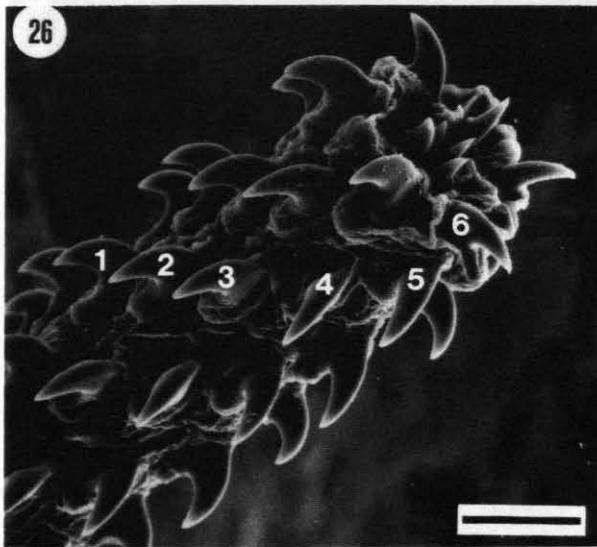
***Nybelinia* sp. (*N. senegalensis* Dollfus, 1960)**

(Haken 1-6 einer halben Umdrehung um den Tentakel, Oberflächenhaken (O))

- 26 Metabasalbehakung (Balken: 10 μ m)
- 27 Oberflächenhakenfeld entlang der Bothridienränder (Balken: 5 μ m)

***Hepatoxylon trichiuri* (Holten, 1802)**

- 28 Basal- und Metabasalbehakung (Balken: 100 μ m)
- 29 Metabasalbehakung, Tentakelspitze (Balken: 50 μ m)
- 30 Bothridieninnenfläche (Balken: 10 μ m)
- 31 Körperoberfläche am Bothridienrand (Balken: 2 μ m)
- 32 Körperoberfläche (Balken: 5 μ m)



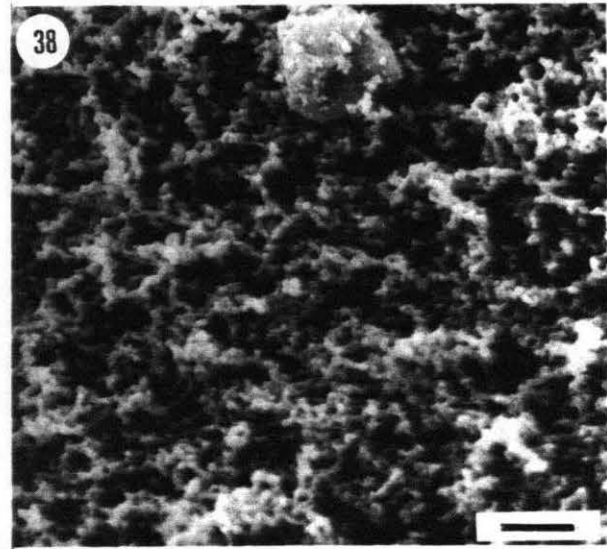
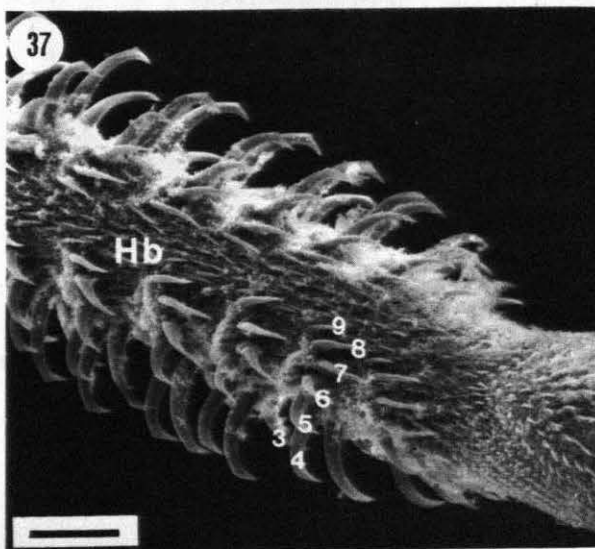
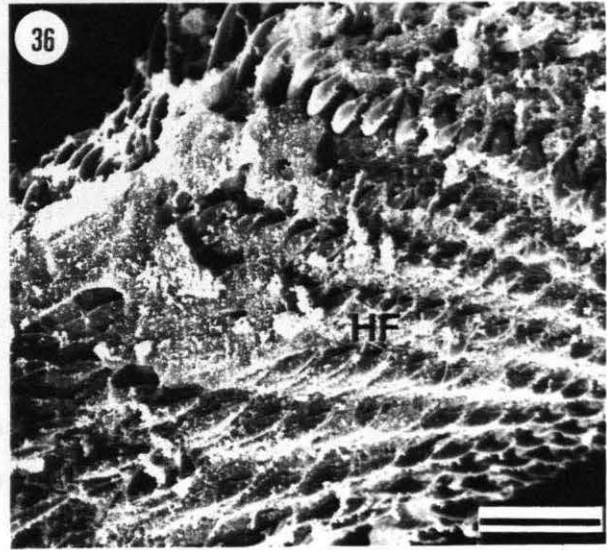
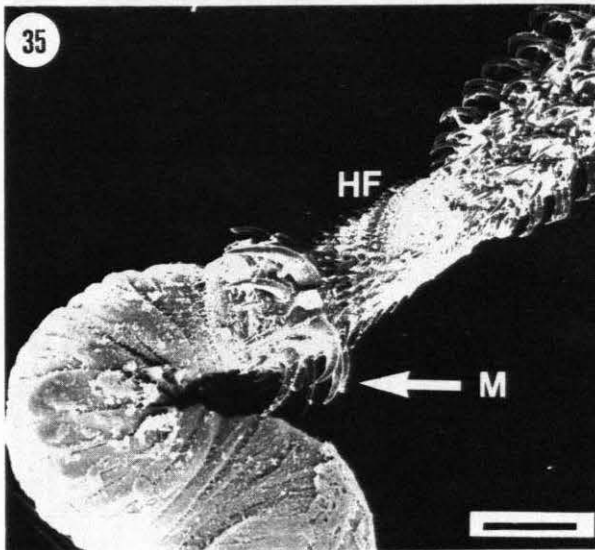
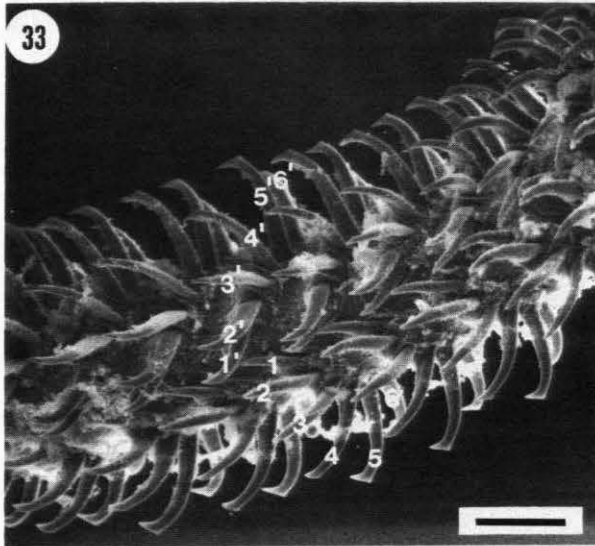
Tafel 6

Bild 33-38

***Gymnorhynchus thyrstitae* Robinson, 1959**

(Haupthaken 1-9 (1'-8'), Hakenfeld (HF), Makrohaken (M), Hakenband (Hb))

- 33 Metabasalbehakung, innere Tentakeloberfläche (Balken: 50 µm)
- 34 Metabasalbehakung, antibothridiale Tentakeloberfläche (Balken: 50 µm)
- 35 Basalbehakung, äußere Tentakeloberfläche (Balken: 100 µm)
- 36 Basalbehakung, Hakenfeld auf der äußeren Tentakeloberfläche (Balken: 20 µm)
- 37 Basalbehakung und Metabasalbehakung, äußere Tentakeloberfläche
(Balken: 50 µm)
- 38 Innere Bothridienoberfläche (Balken: 2 µm)



Tafel 7

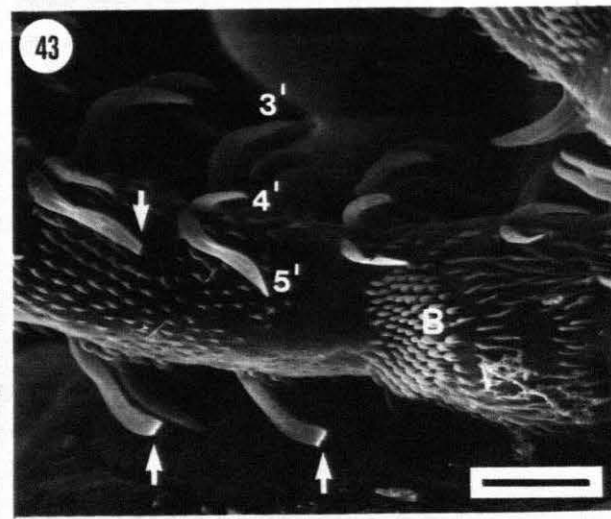
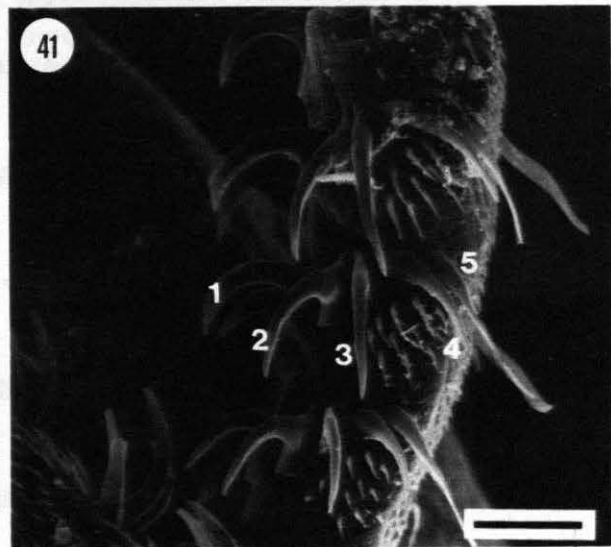
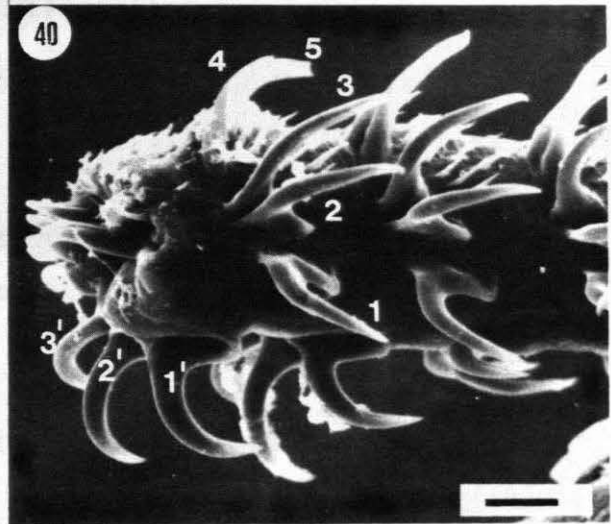
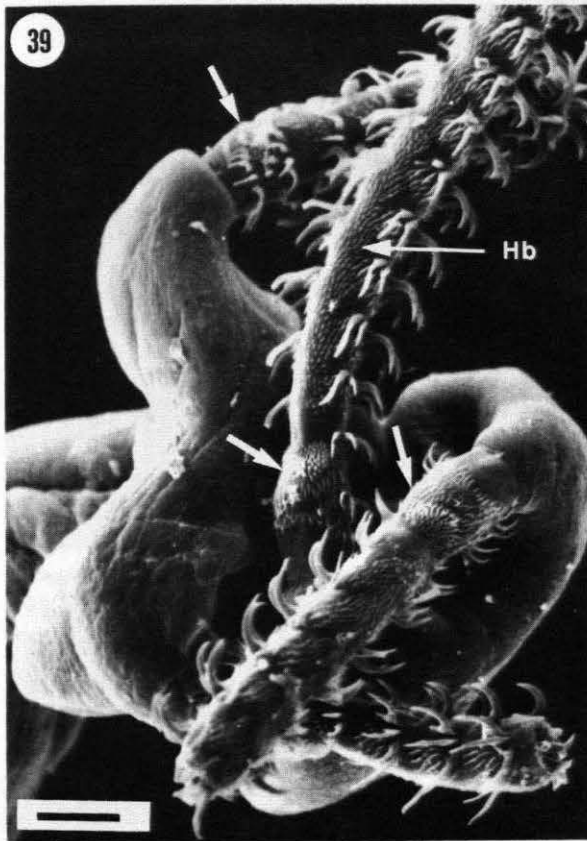
Bild 39-43

***Pterobothrium crassicolle* Diesing, 1850**

(Haupthaken 1-5 (1'-5'), Hakenband (Hb), Basalbehakung (B))

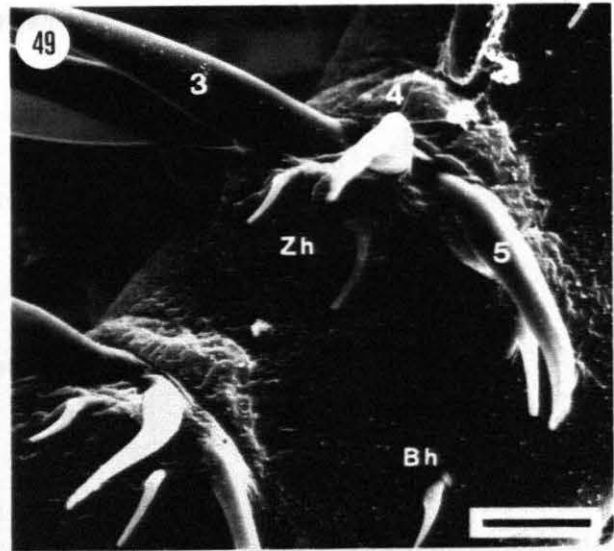
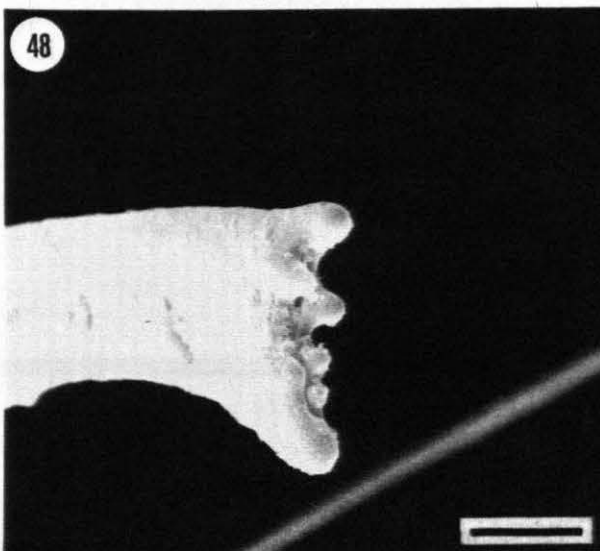
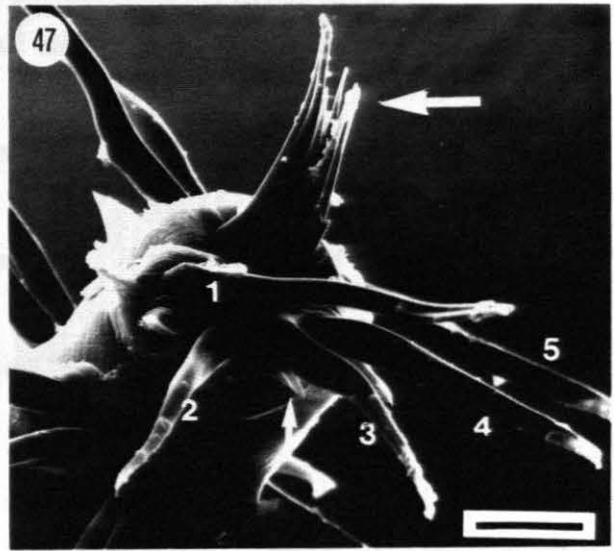
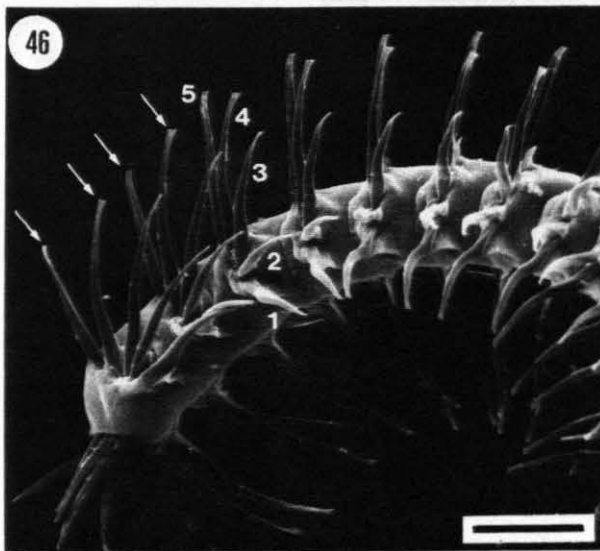
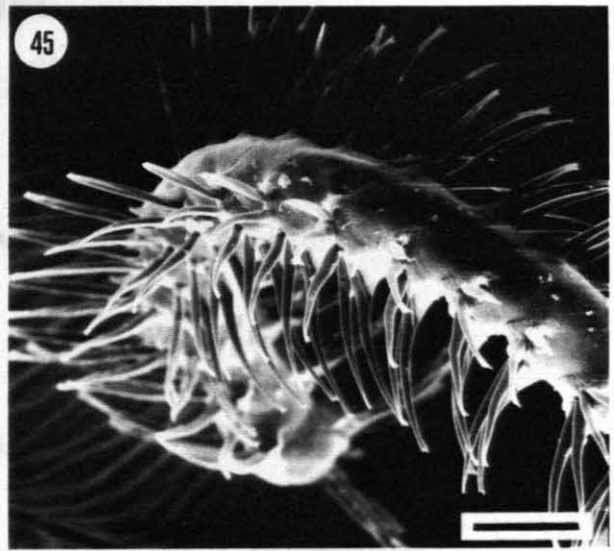
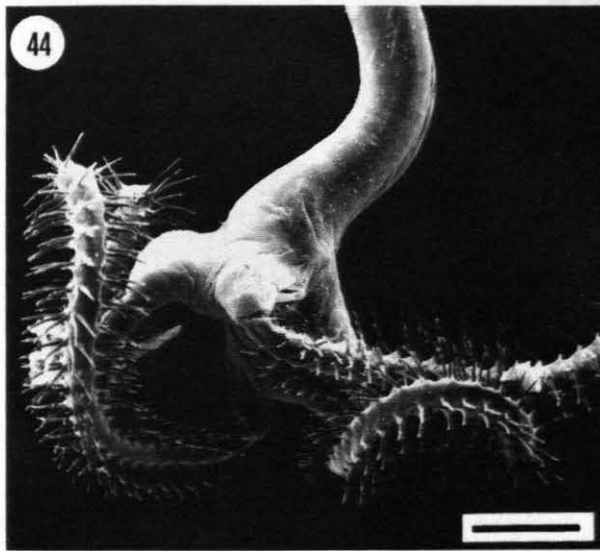
- 39 Scolexvorderende mit an den Bothridienspitzen inserierenden Tentakeln
(Balken: 100 µm)
Pfeile: Charakteristische Basalbehakung
- 40 Metabasalbehakung, innere Tentakeloberfläche (Balken: 25 µm)
- 41 Metabasalbehakung, bothridiale Tentakeloberfläche (Balken: 50 µm)
- 42 Metabasalbehakung, äußere Tentakeloberfläche (Balken: 10 µm)
- 43 Basalbehakung, äußere Tentakeloberfläche (Balken: 50 µm)
Pfeile: Haken 5 (5') mit stark verbreiteter Hakenspitze

Aufnahmen von Prof. A. A. Rego, Fundacao Oswaldo Cruz, Rio de Janeiro, Brasilien
(Rego 1977)



Tafel 8**Bild 44-49*****Pterobothrium heteracanthum* Diesing, 1850****(Haupthaken 1-5, Basalhaken (Bh), Zwischenhaken (Zh))**

- 44 Scolexvorderende mit an den Bothridienspitzen inserierenden Tentakeln
(Balken: 200 μm)
- 45 Metabasalbehakung, äußere Tentakeloberfläche (Balken: 50 μm)
- 46 Metabasalbehakung, bothridiale Tentakeloberfläche (Balken: 50 μm)
- 47 Metabasalbehakung, Tentakelspitze (Balken: 20 μm)
- 48 Metabasalbehakung, Spannhaken (Balken: 2 μm)
- 49 Beginn der Basalbehakung, bothridiale Tentakeloberfläche (Balken: 10 μm)



Tafel 9

Bild 50-55

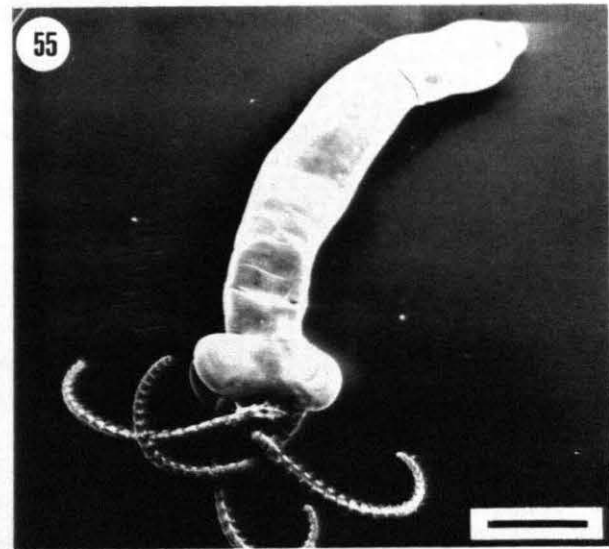
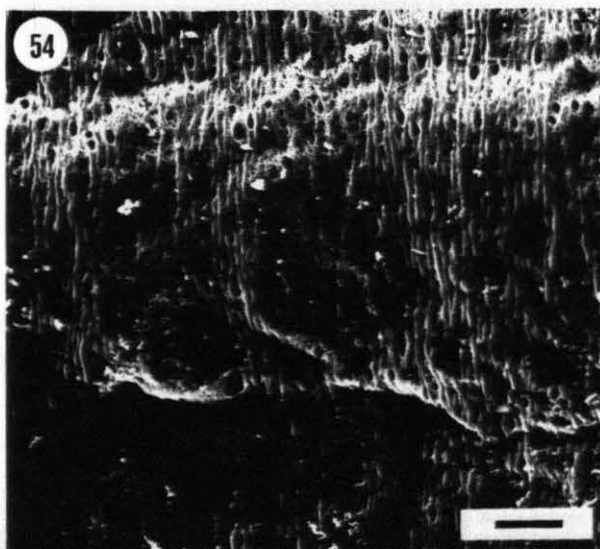
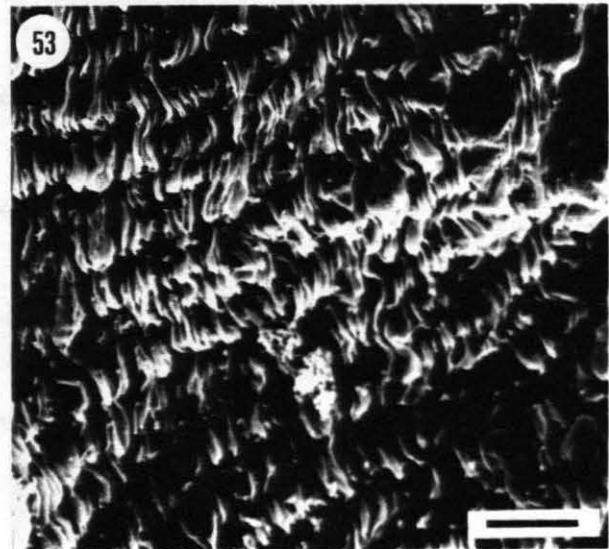
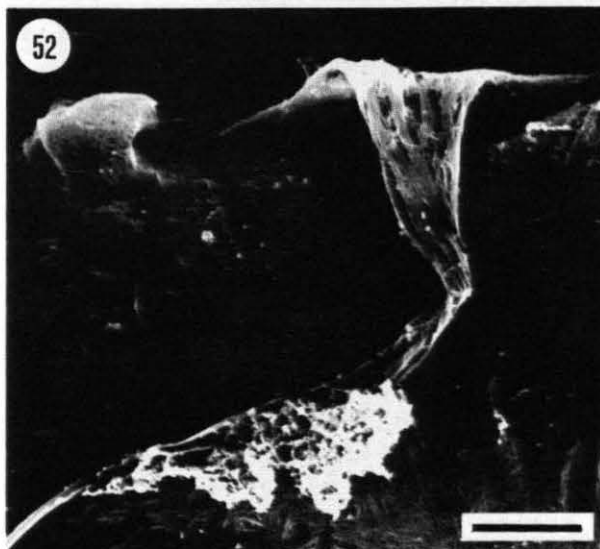
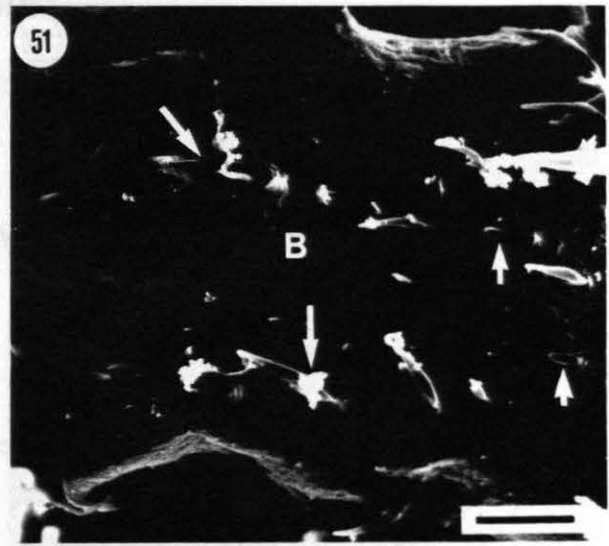
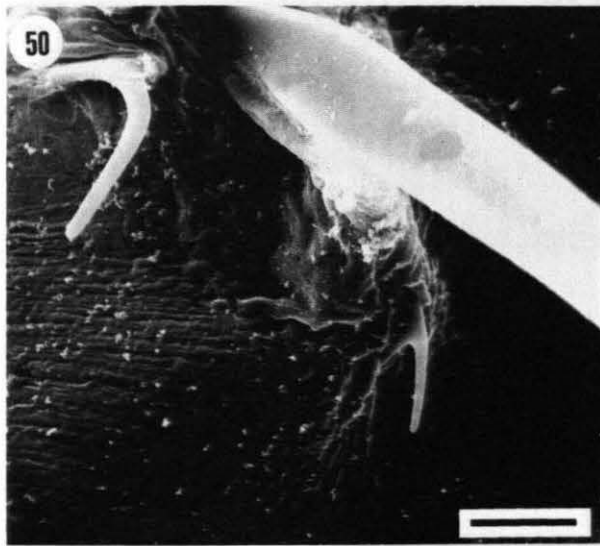
***Pterobothrium heteracanthum* Diesing, 1850**

(Basalbehakung (B))

- 50 Basalbehakung, rudimentäre Zwischenhaken (Balken: 5 μm)
- 51 Basalbehakung, äußere Tentakeloberfläche (Balken: 10 μm)
Pfeile: Auffasernde, rudimentäre Haupthaken
- 52 Basalbehakung, auffasernder, rudimentärer Haupthaken (Balken: 2 μm)
- 53 Tegumentfalten auf der Bothridienaußenfläche (Balken: 2 μm)
- 54 Körperoberfläche auf Höhe der Pars vaginalis (Balken: 2 μm)

***Pterobothrium kingstoni* Beveridge & Campbell, unveröff.**

- 55 Scolex (Balken: 1 mm)



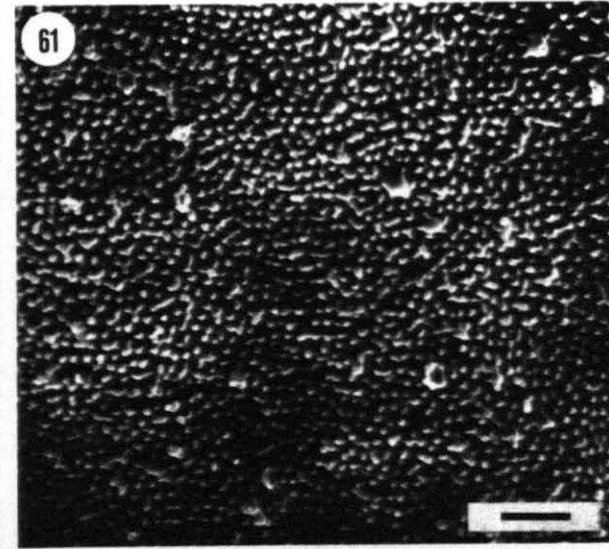
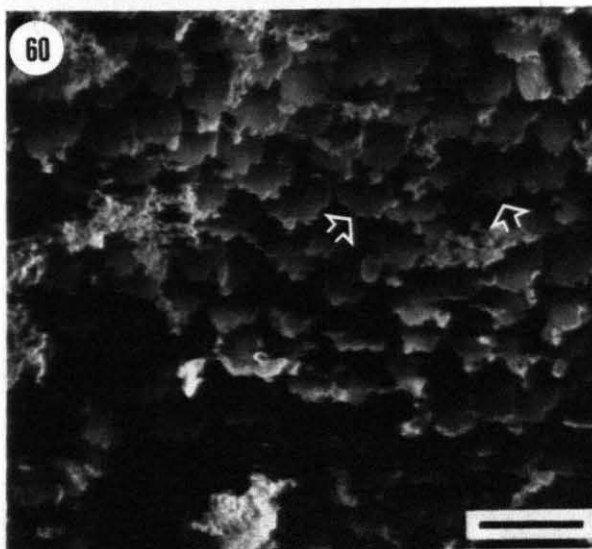
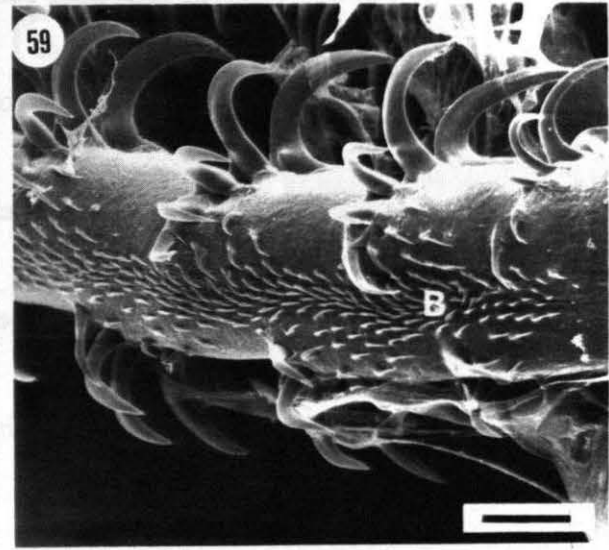
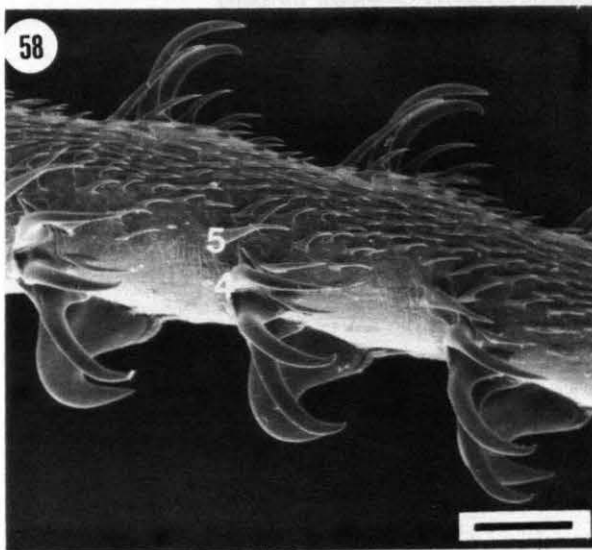
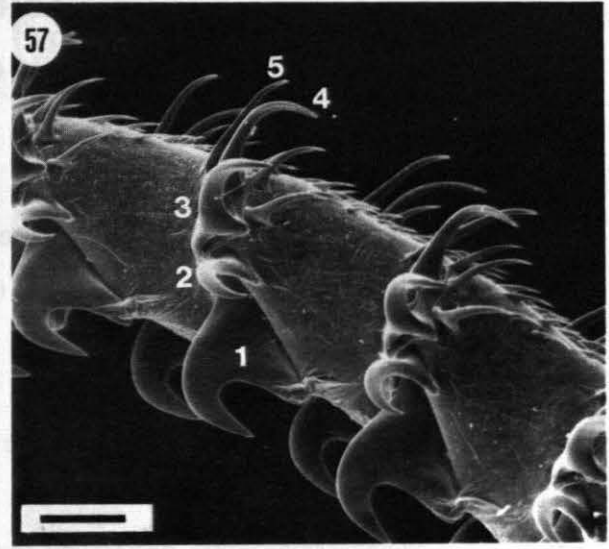
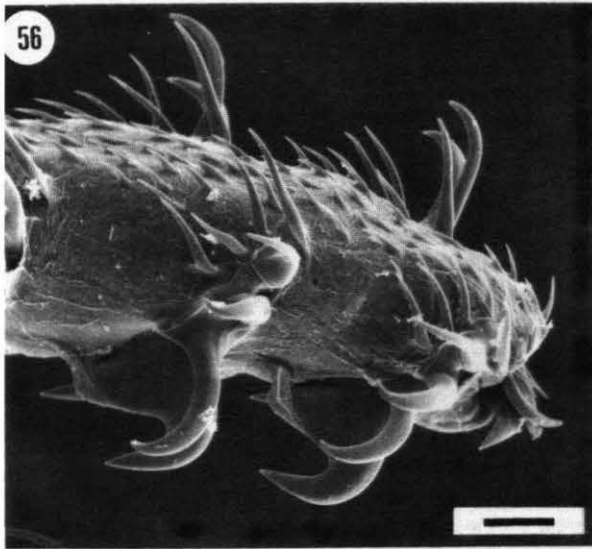
Tafel 10

Bild 56-61

***Pterobothrium kingstoni* Beveridge & Campbell, unveröff.**

(Haupthaken 1-5, Basalbehakung (B))

- 56 Metabasalbehakung, bothridiale Tentakeloberfläche (Balken: 20 μm)
- 57 Metabasalbehakung, bothridiale Tentakeloberfläche (Balken: 25 μm)
- 58 Metabasalbehakung, äußere Tentakeloberfläche (Balken: 50 μm)
- 59 Basalbehakung, äußere Tentakeloberfläche (Balken: 50 μm)
- 60 Innere Bothridienoberfläche, sechs- bis achtfingerige Mikrotrichen (Balken: 2 μm)
- 61 Körperoberfläche auf Höhe der Pars vaginalis, papillenförmige Mikrotrichen (Balken: 1 μm)



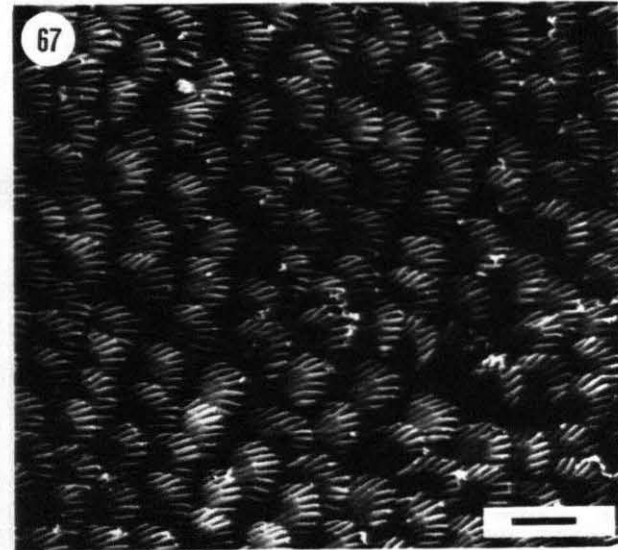
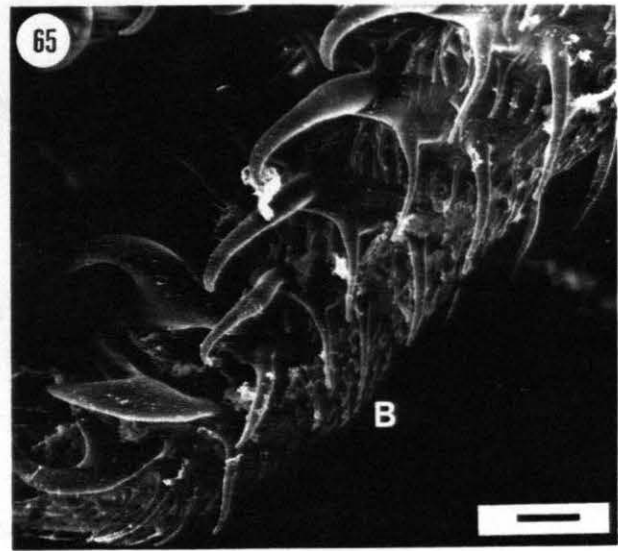
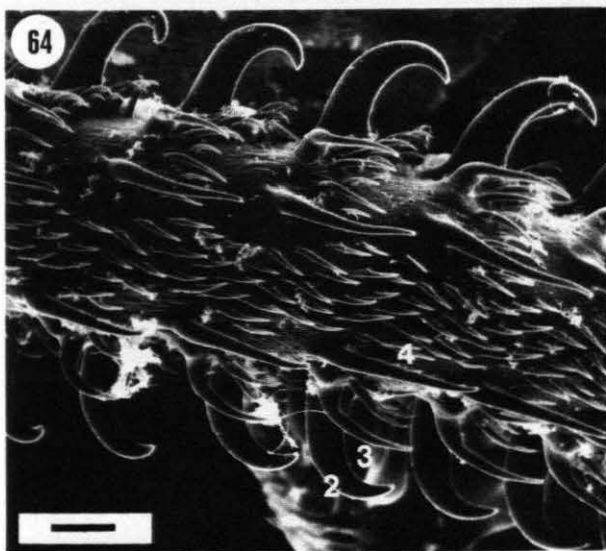
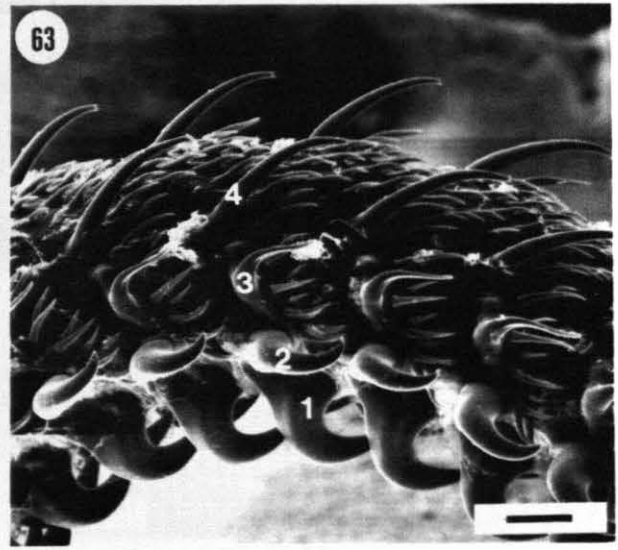
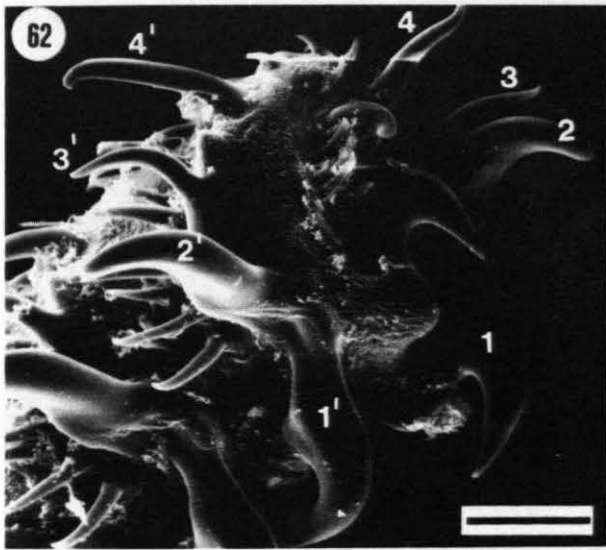
Tafel 11

Bild 62-67

***Grillotia erinaceus* (van Beneden, 1858)**

(Haupthaken 1-4 (1'-4'), Basalbehakung (B))

- 62 Metabasalbehakung, antibothridiale Tentakeloberfläche (Balken: 20 μm)
- 63 Metabasalbehakung, bothridiale Tentakeloberfläche (Balken: 20 μm)
- 64 Metabasalbehakung, äußere Tentakeloberfläche (Balken: 20 μm)
- 65 Basalbehakung, bothridiale Tentakeloberfläche (Balken: 20 μm)
- 66 Basalbehakung, äußere Tentakeloberfläche (Balken: 20 μm)
- 67 Innere Bothridienoberfläche, neunfingerige Mikrotrichen (Balken: 2 μm)



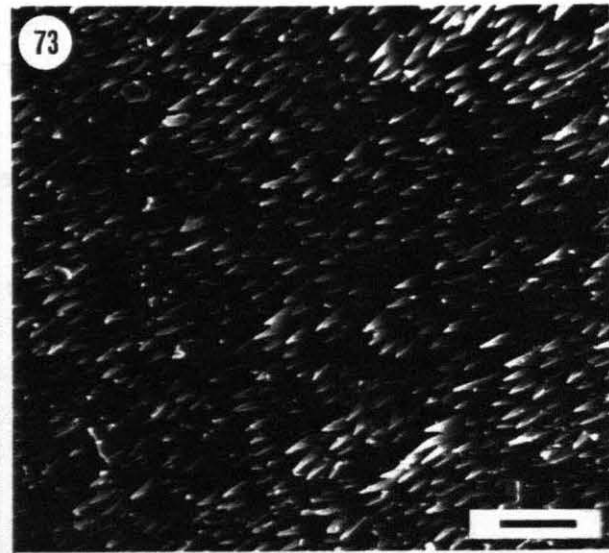
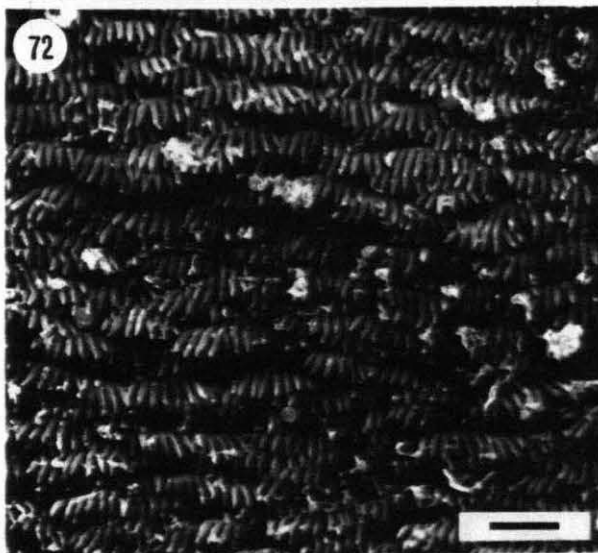
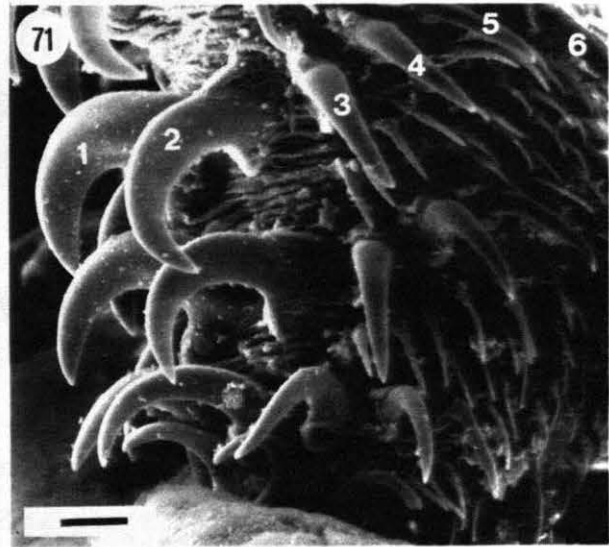
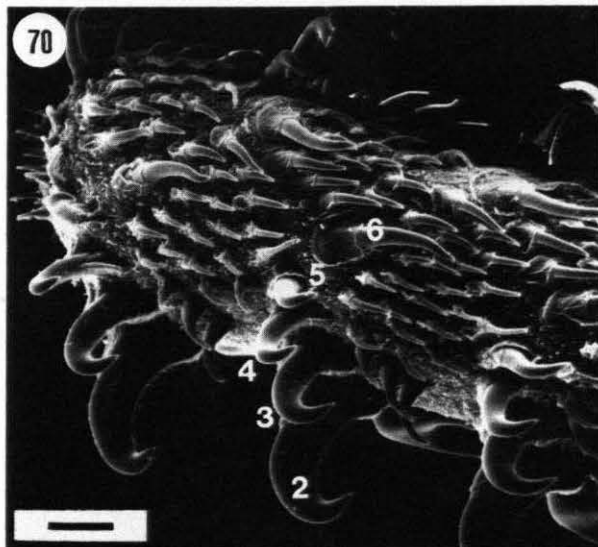
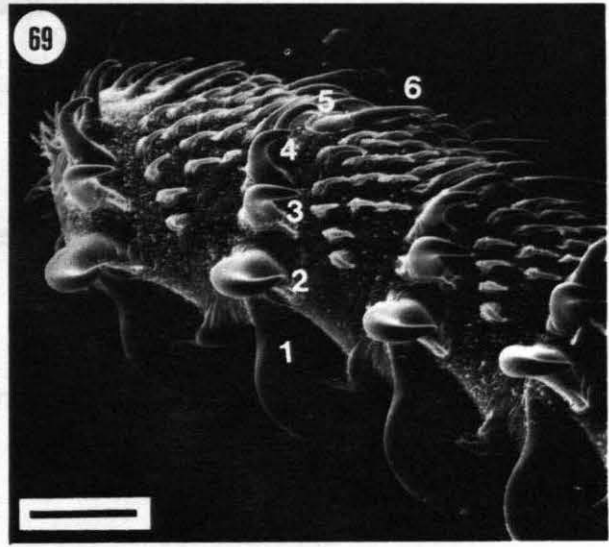
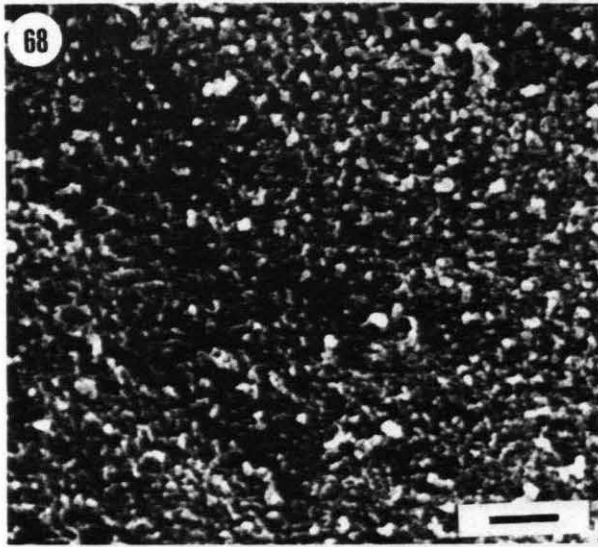
Tafel 12**Bild 68-73*****Grillotia erinaceus* (van Beneden, 1858)**

- 68 Körperoberfläche auf Höhe der Pars vaginalis, fadenförmige Mikrotrichen
(Balken: 1 μm)

***Grillotia heptanchi* (Vaullegeard, 1899)**

(Haupthaken 1-6)

- 69 Metabasalbehakung, bothridiale Tentakeloberfläche (Balken: 50 μm)
- 70 Metabasalbehakung, äußere Tentakeloberfläche (Balken: 50 μm)
- 71 Basalbehakung, bothridiale Tentakeloberfläche (Balken: 25 μm)
- 72 Innere Bothridienoberfläche, sieben- bis achtfingerige Mikrotrichen (Balken: 2 μm)
- 73 Äußere Bothridienoberfläche, vierfingerige Mikrotrichen (Balken: 2 μm)



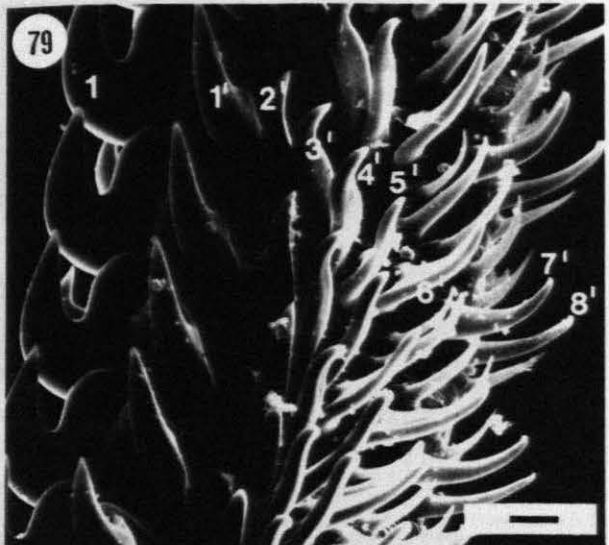
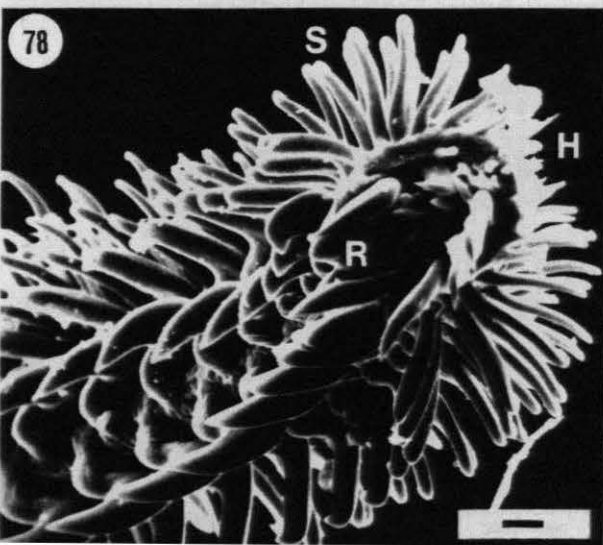
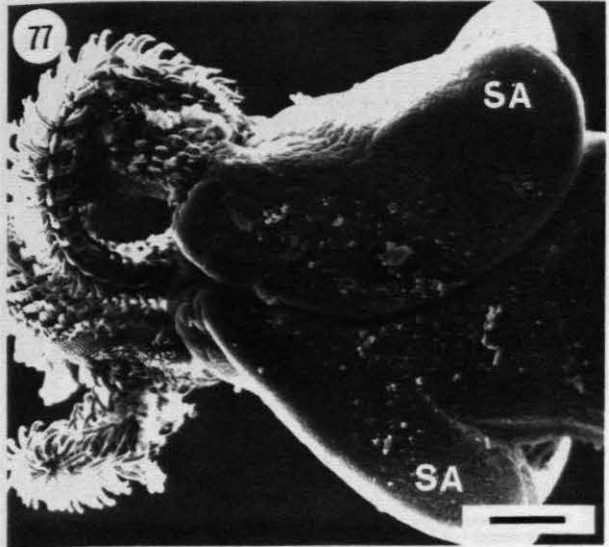
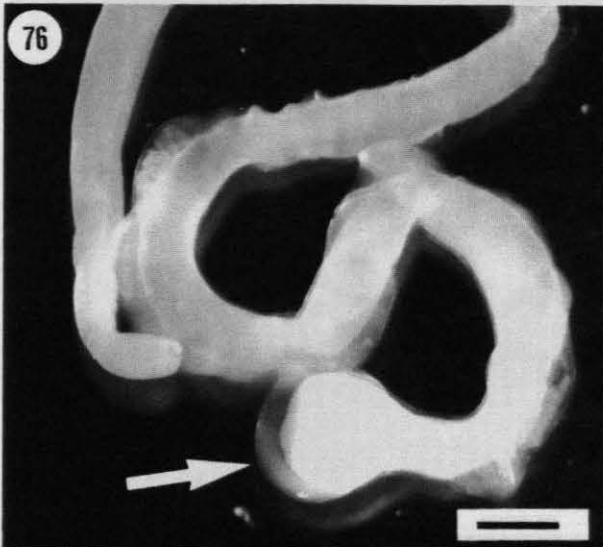
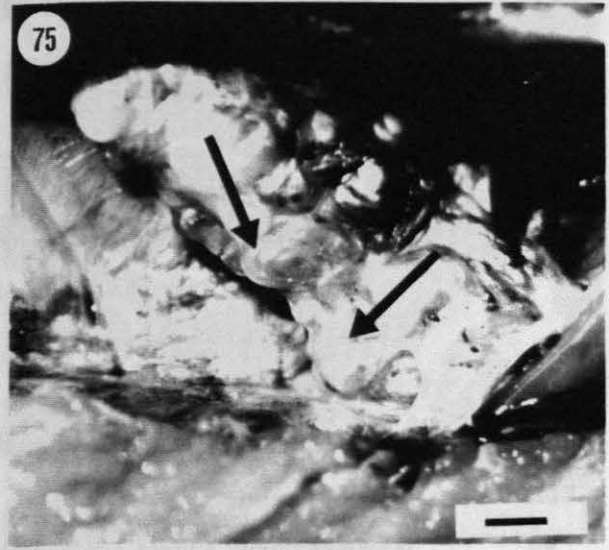
Tafel 13**Bild 74-79*****Grillotia heptanchi* (Vaullegeard, 1899)**

- 74 Körperoberfläche auf Höhe der Pars vaginalis, fadenförmige Mikrotrichen
(Balken: 2 µm)

***Grillotia perelica* (Shuler, 1938)**

(Haupthaken 1 (1'-8'), Bothridien (SA), Haltehaken (H), Reißhaken (R), Spannhaken (S))

- 75 Schwimmblase von *Caranx senegalus* (Balken: 5 mm)
Pfeile: Aufgerollte Plerocercoid
- 76 Freipräpariertes Plerocercoid (Balken: 1 mm)
Pfeil: Verdicktes Ende enthält den Scolex
- 77 Scolexspitze mit den beiden herzförmigen Bothridien (Balken: 100 µm)
- 78 Metabasalbehakung, innere Tentakeloberfläche (Balken: 10 µm)
- 79 Metabasalbehakung, antibothridiale Tentakeloberfläche (Balken: 10 µm)



Tafel 14

Bild 80-85

Grillotia perelica (Shuler, 1938)

(Haupthaken 1-10, Zwischenhaken a-g, Hakenfeld (H))

80-81 Metabasalbehakung, äußere Tentakeloberfläche (Balken: 10 µm)

82 Basalbehakung, äußere Tentakeloberfläche (Balken: 10 µm)

Pfeile: Abgerundete Haken an der Hakenbasis

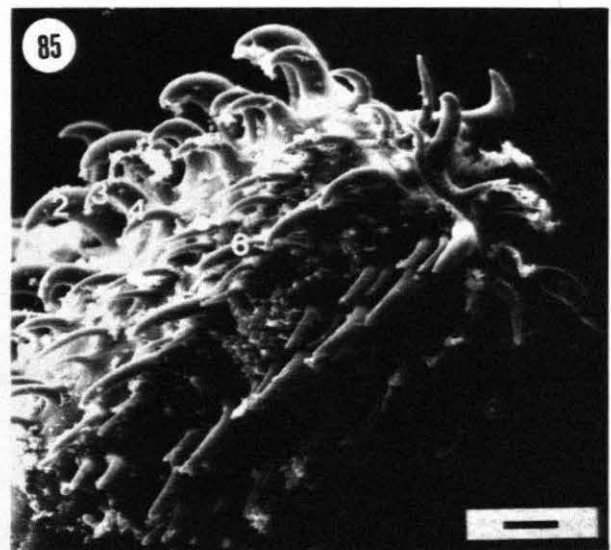
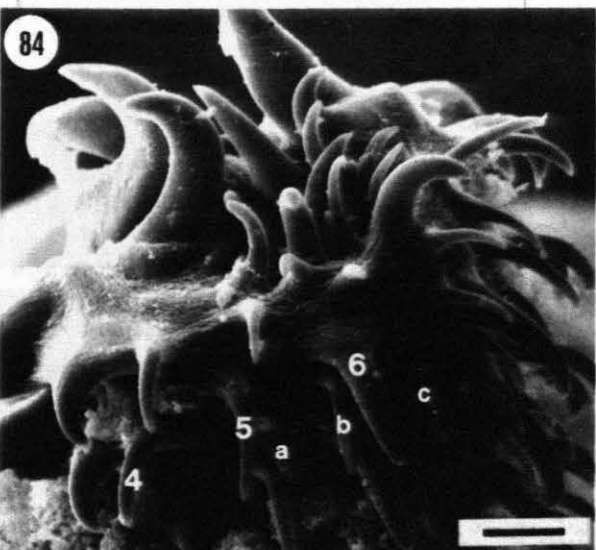
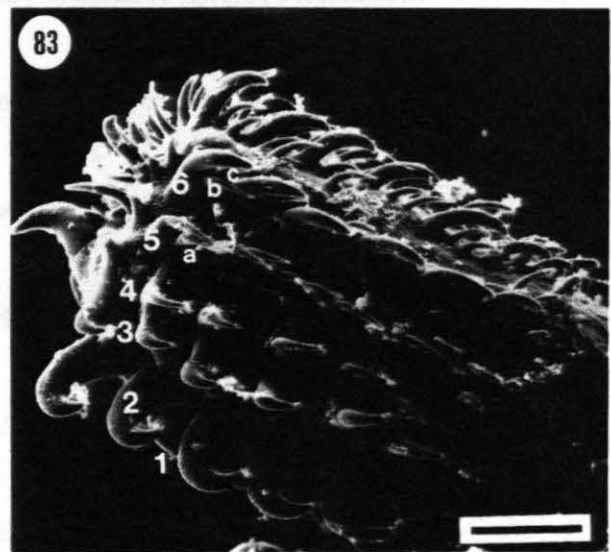
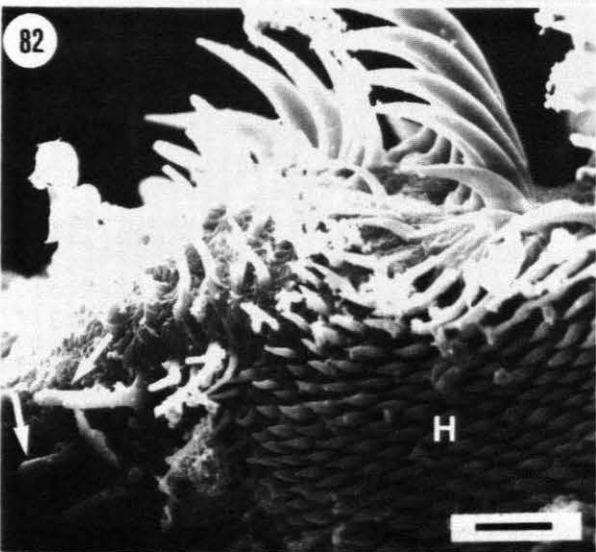
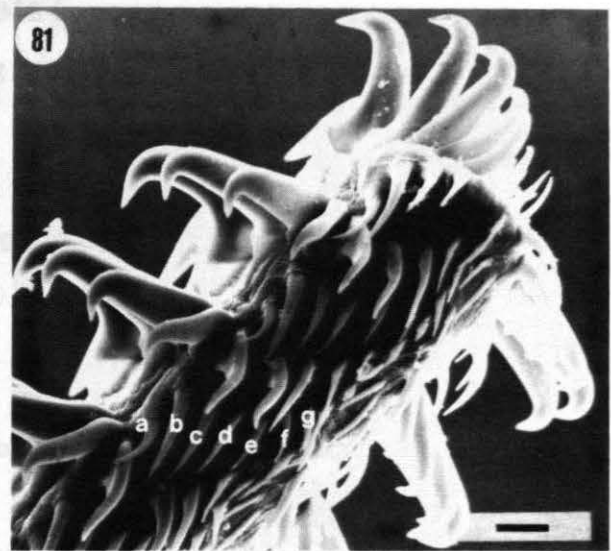
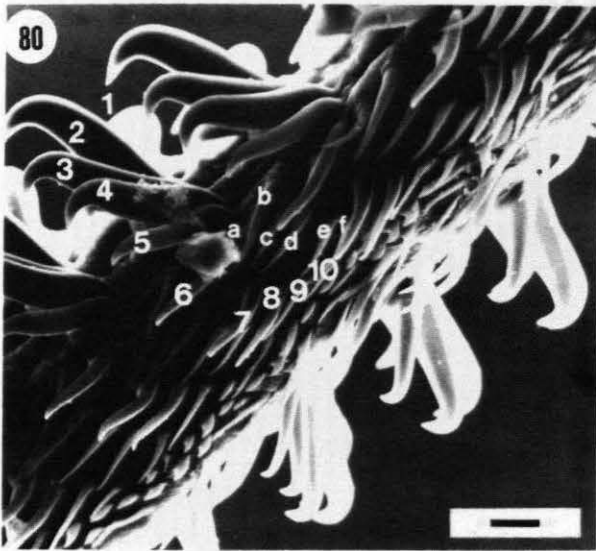
Grillotia rowei Campbell, 1977

(Haupthaken 1-6, Zwischenhaken a-c)

83 Metabasalbehakung, bothridiale Tentakeloberfläche (Balken: 50 µm)

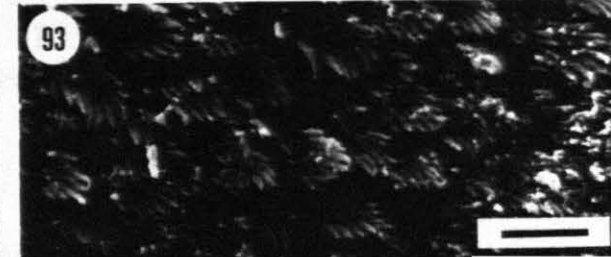
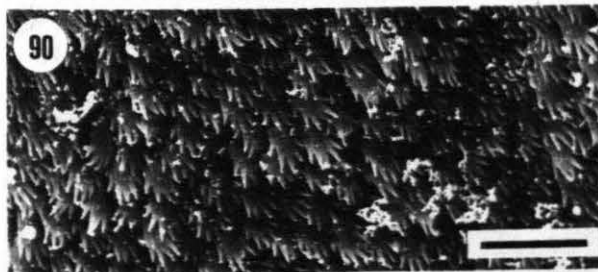
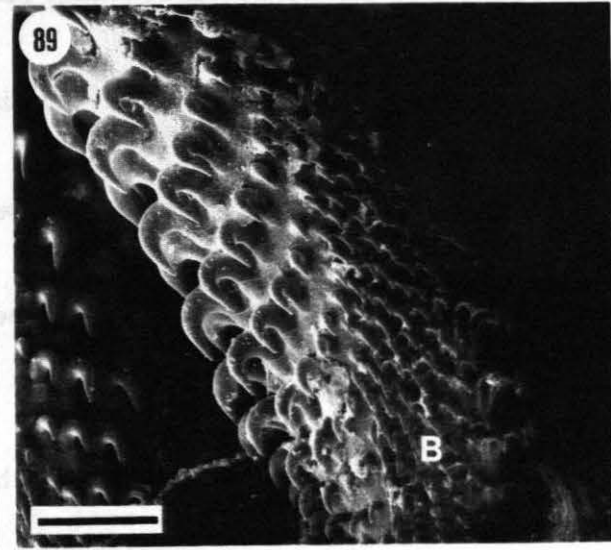
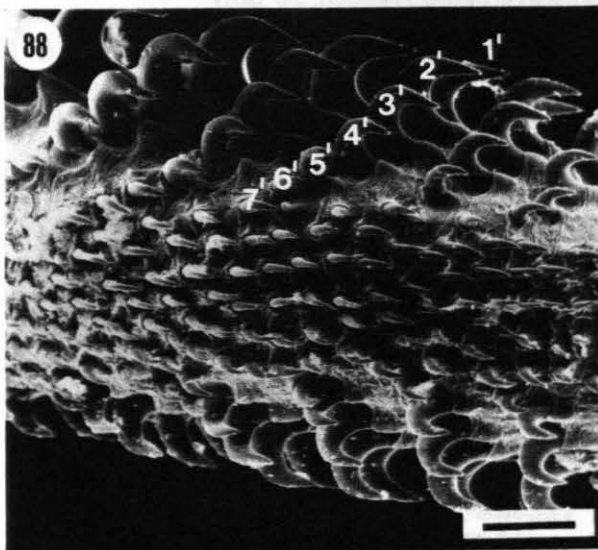
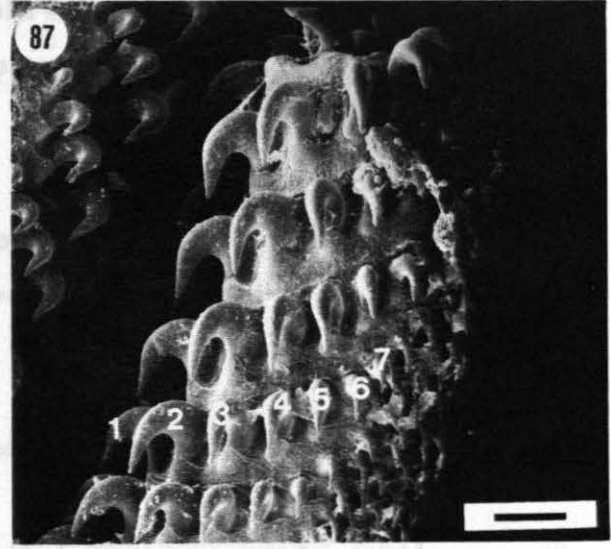
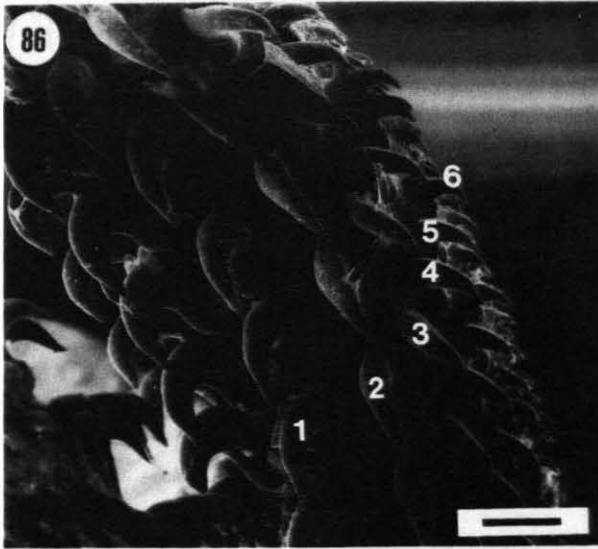
84 Metabasalbehakung an der Tentakelspitze, äußere Tentakeloberfläche
(Balken: 20 µm)

85 Metabasalbehakung, äußere Tentakeloberfläche (Balken: 20 µm)



Tafel 15**Bild 86-93*****Pseudogrillotia zerbiae* sp. nov.****(Haupthaken 1-7 (1'-7'), Basalbehakung (B))**

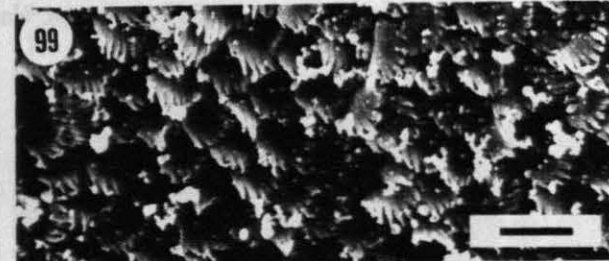
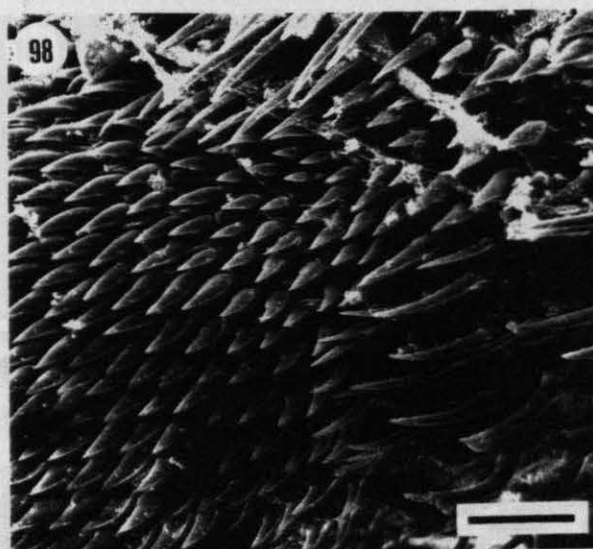
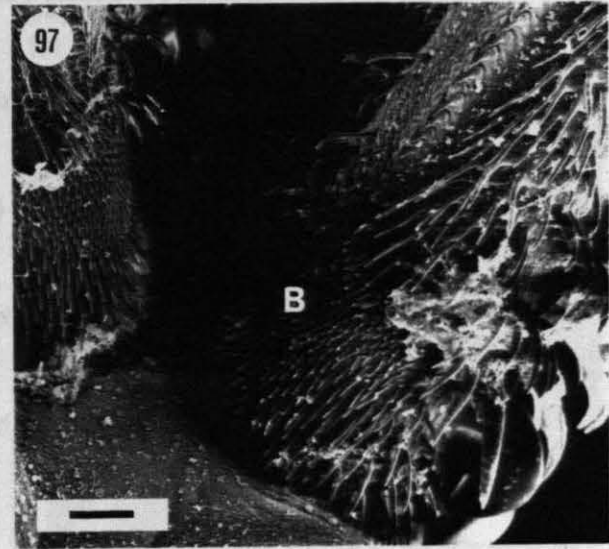
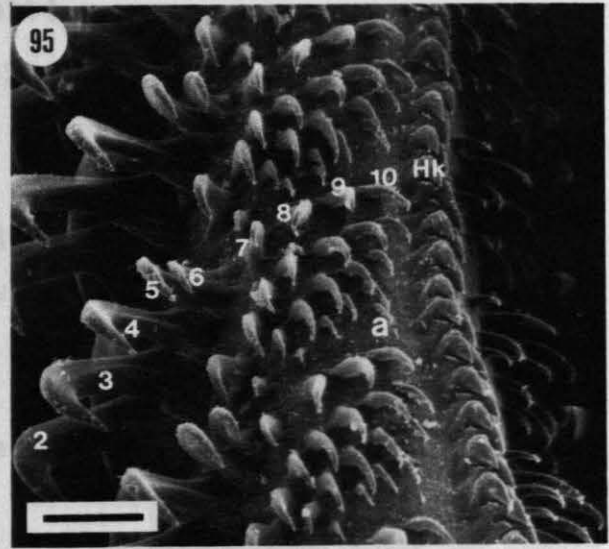
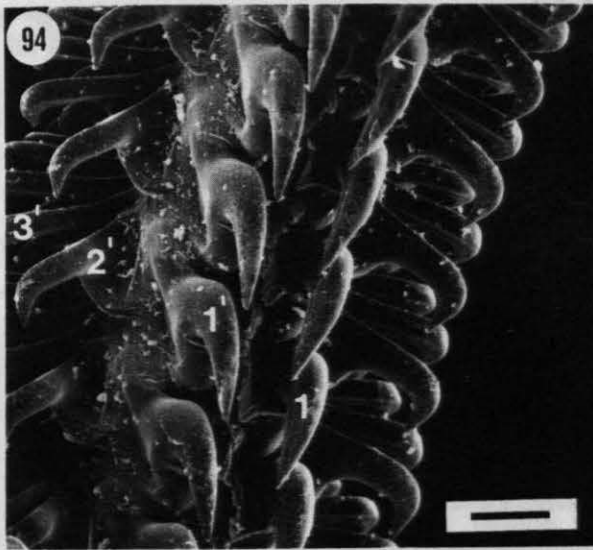
- 86 Metabasalbehakung, innere Tentakeloberfläche (Balken: 100 μ m)
- 87 Metabasalbehakung, bothridiale Tentakeloberfläche (Balken: 100 μ m)
- 88 Metabasalbehakung, äußere Tentakeloberfläche (Balken: 100 μ m)
- 89 Basalbehakung, äußere Tentakeloberfläche (Balken: 200 μ m)
- 90 Innere Bothridienoberfläche, fünf- bis sechsfingerige Mikrotrichen (Balken: 5 μ m)
- 91 Innere Bothridienoberfläche, fünf- bis sechsfingerige Mikrotrichen (Balken: 2 μ m)
- 92-93 Körperoberfläche auf Höhe der Pars vaginalis, neun- bis elffingerige Mikrotrichen
(Balken: 2 μ m)



Tafel 16**Bild 94-100*****Dasyrhynchus giganteus* (Diesing, 1850)**

(Haupthaken 1-10 (1'-3'), Zwischenhaken (a), Hakenkette (Hk), Basalbehakung (B))

- 94 **Metabasalbehakung, innere Tentakeloberfläche (Balken: 50 μ m)**
- 95 **Metabasalbehakung, bothridiale Tentakeloberfläche (Balken: 50 μ m)**
- 96 **Basalbehakung, innere und bothridiale Tentakeloberfläche (Balken: 100 μ m)**
- 97 **Basalbehakung, äußere Tentakeloberfläche (Balken: 50 μ m)**
- 98 **Basalbehakung, äußere Tentakeloberfläche am Beginn der Hakenkette
(Balken: 20 μ m)**
- 99 **Innere Bothridienoberfläche, acht- bis neunfingerige Mikrotrichen (Balken: 2 μ m)**
- 100 **Körperoberfläche auf Höhe der Pars vaginalis, sieben- bis achtfingerige
Mikrotrichen (Balken: 2 μ m)**



Tafel 17

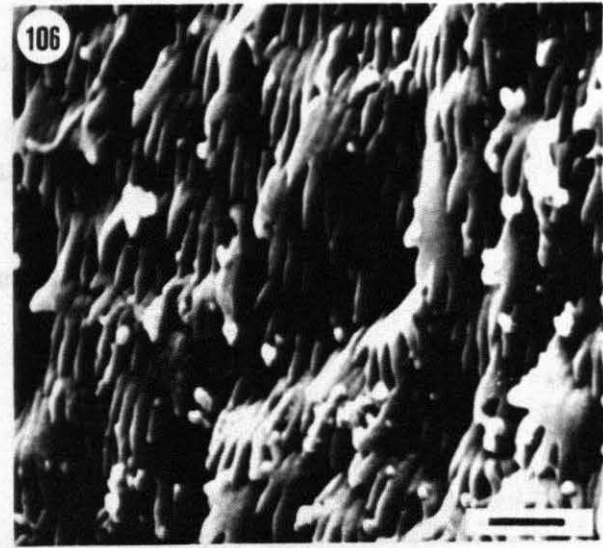
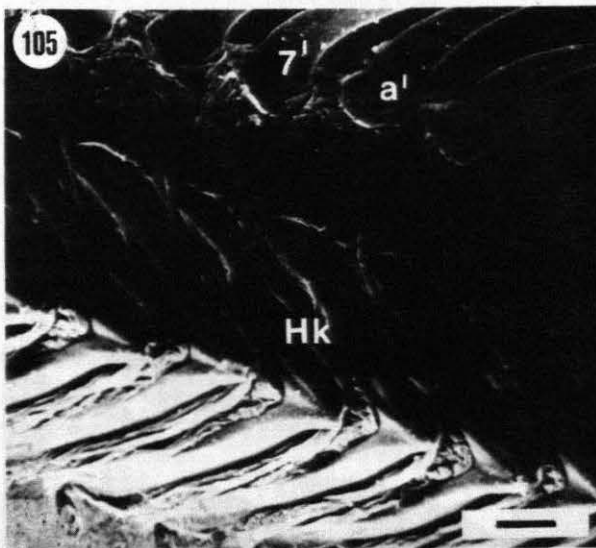
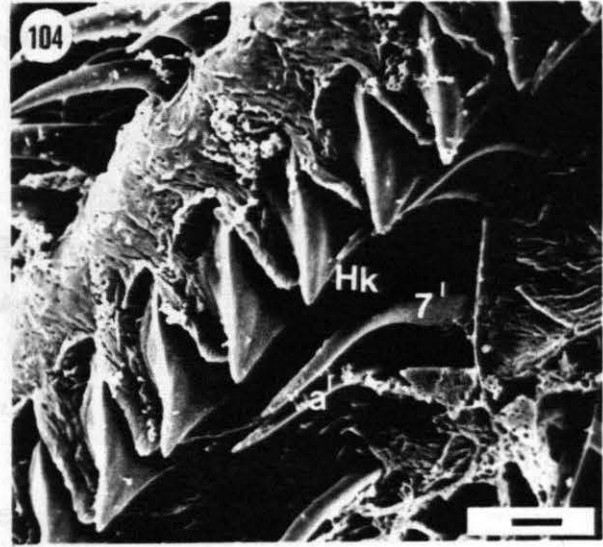
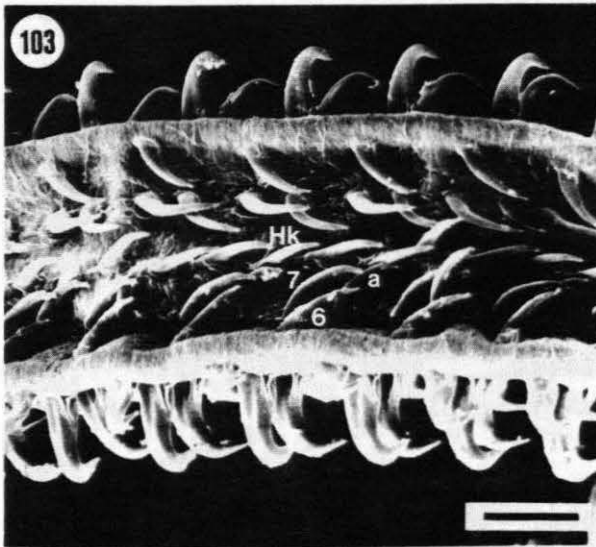
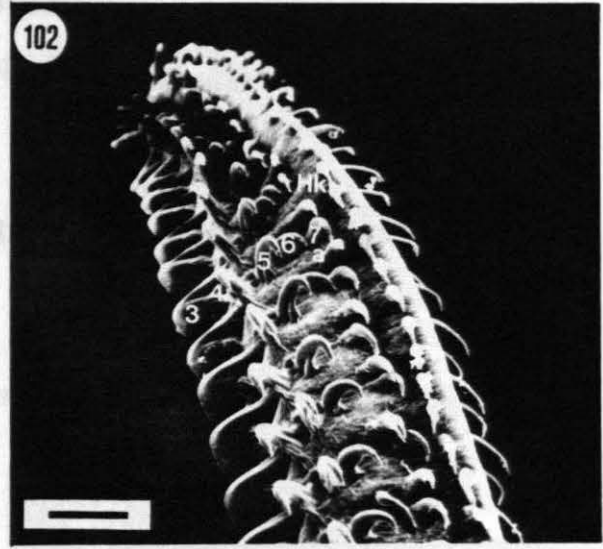
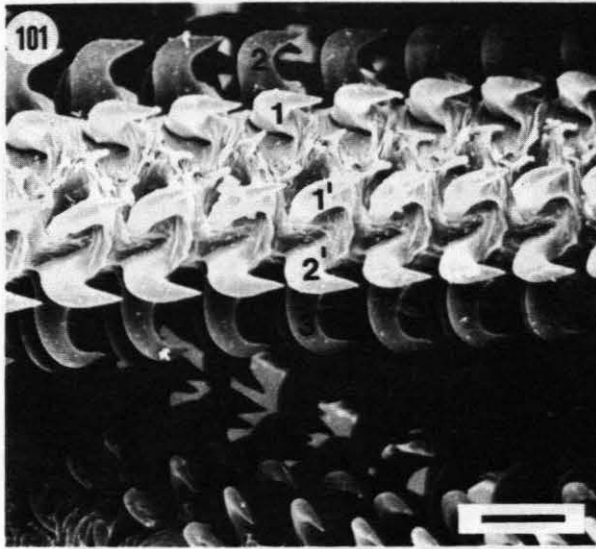
Bild 101-106

***Floriceps saccatus* Cuvier, 1817**

(Haupthaken 1-7 (1'-3', 7'), Zwischenhaken a (a'), Hakenkette (Hk))

- 101 Metabasalbehakung, innere Tentakeloberfläche (Balken: 50 µm)
- 102 Metabasalbehakung, bothridiale Tentakeloberfläche (Balken: 50 µm)
- 103 Metabasalbehakung, äußere Tentakeloberfläche (Balken: 50 µm)
- 104 Metabasale Haken der Hakenkette (Balken: 10 µm)
- 105 Basale Haken der Hakenkette (Balken: 10 µm)
- 106 Innere Bothridienoberfläche, fünf- bis sechsfingerige Mikrotrichen (Balken: 1 µm)

Aufnahmen von Prof. K. Andersen, Universität Oslo, Norwegen (Andersen 1987)



Tafel 18

Bild 107-112

***Floriceps saccatus* Cuvier, 1817**

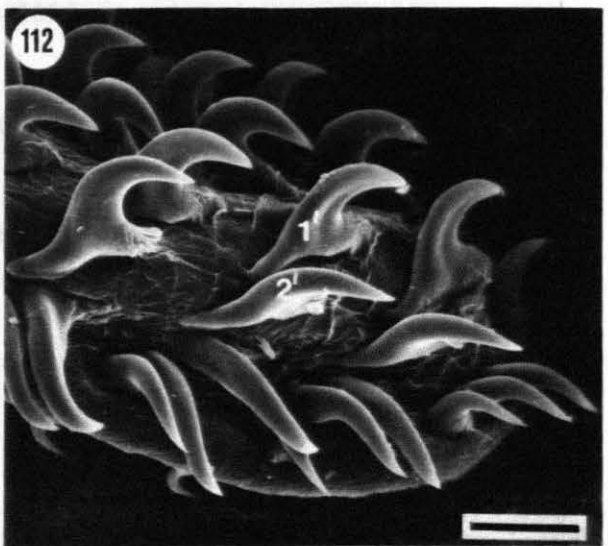
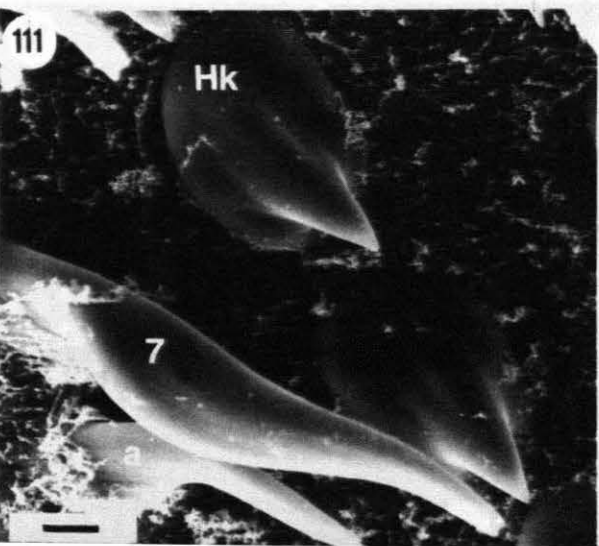
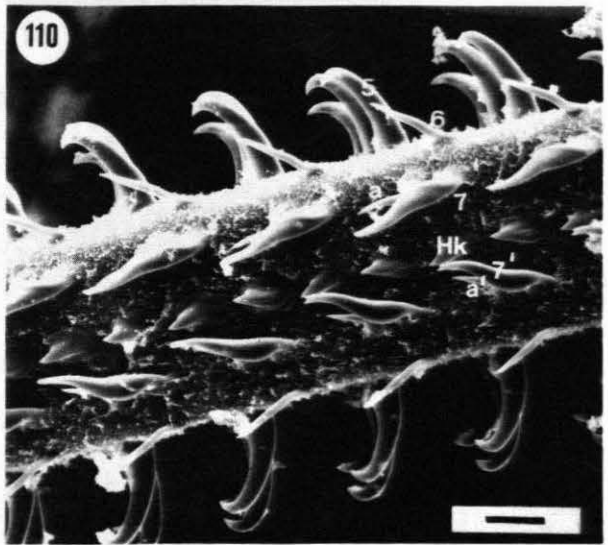
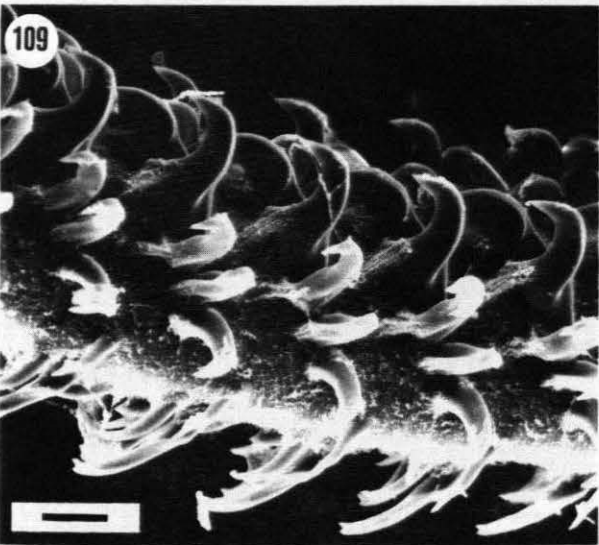
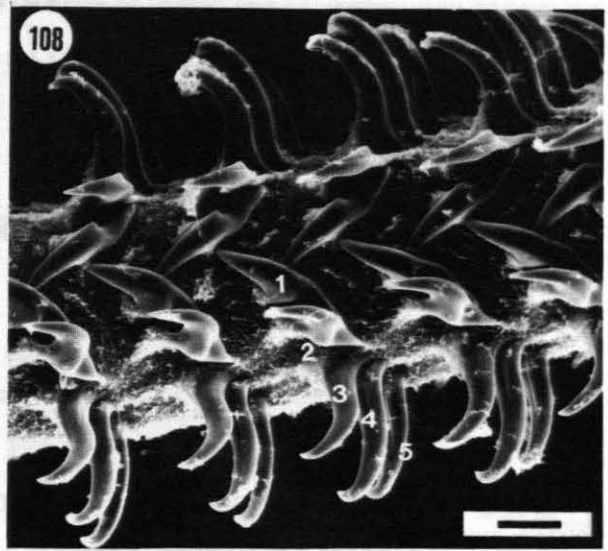
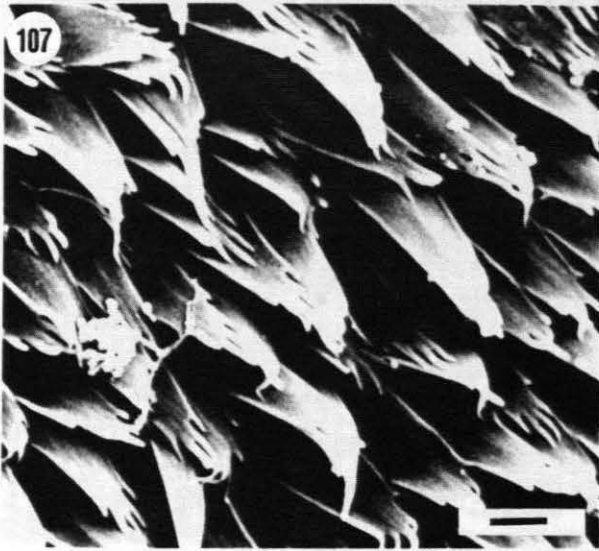
- 107 Körperoberfläche auf Höhe der Pars vaginalis, fünffingerige Mikrotrichen
(Balken: 1 μm)

Aufnahme von Prof. K. Andersen, Universität Oslo, Norwegen (Andersen 1987)

***Callitetrarhynchus gracilis* (Rudolphi, 1819)**

(Haupthaken 1-7 (1'-2', 7'), Zwischenhaken a (a'), Hakenkette (Hk))

- 108 Metabasalbehakung, innere Tentakeloberfläche (Balken: 10 μm)
- 109 Metabasalbehakung, bothridiale Tentakeloberfläche (Balken: 10 μm)
- 110 Metabasalbehakung, äußere Tentakeloberfläche (Balken: 10 μm)
- 111 Haken der Hakenkette (Balken: 2 μm)
- 112 Basalbehakung, antibothridiale Tentakeloberfläche (Balken: 10 μm)



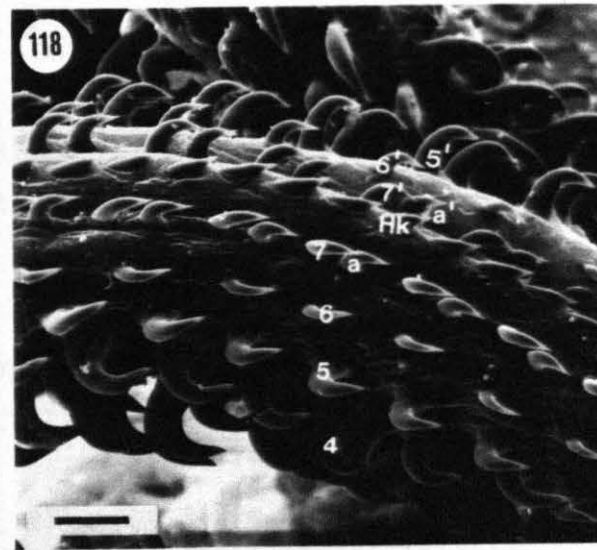
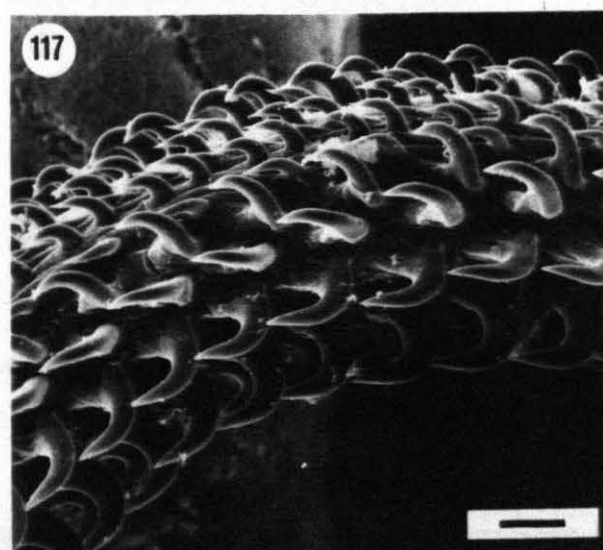
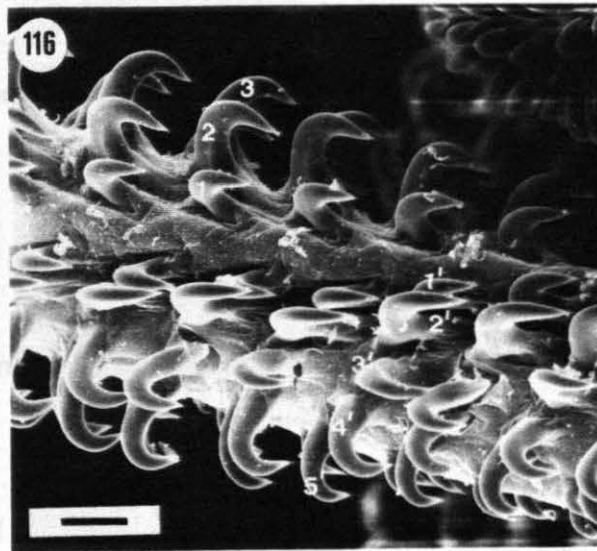
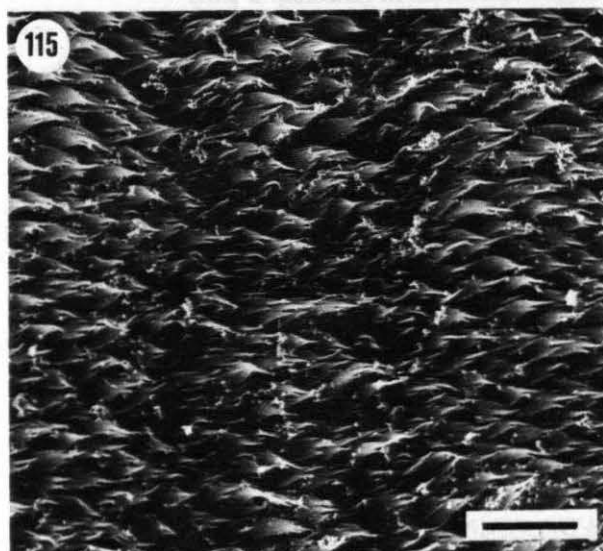
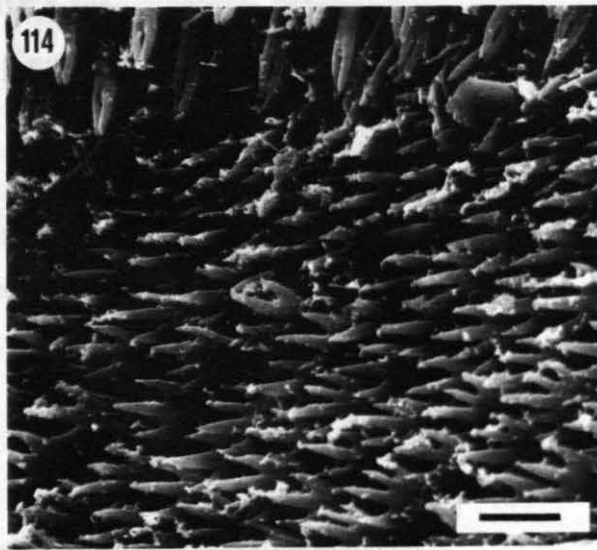
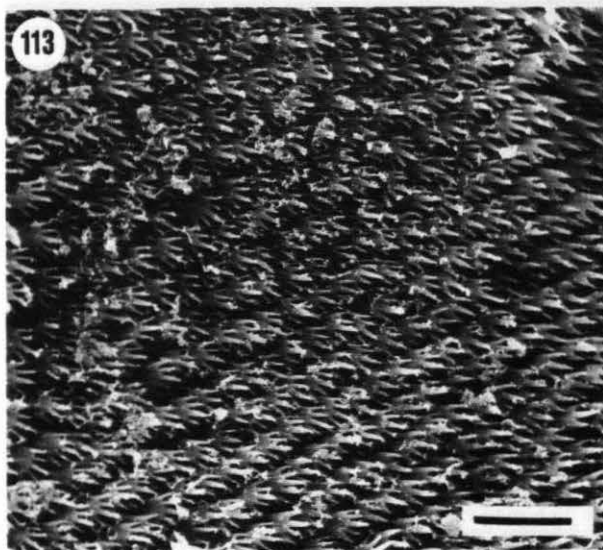
Tafel 19**Bild 113-118*****Callitetrarhynchus gracilis* (Rudolphi, 1819)**

- 113 Innere Bothridienoberfläche, fünffingerige Mikrotrichen (Balken: 5 μm)
- 114 Bothridienoberfläche am Bothridienrand, zwei- und drei- bis vierfingerige Mikrotrichen (Balken: 2 μm)
- 115 Körperoberfläche auf Höhe der Pars vaginalis, drei- bis fünffingerige Mikrotrichen (Balken: 5 μm)

***Callitetrarhynchus speciosus* (Linton, 1897)**

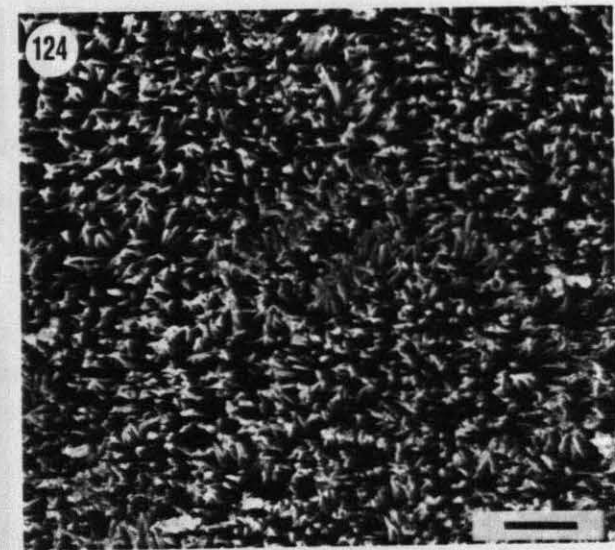
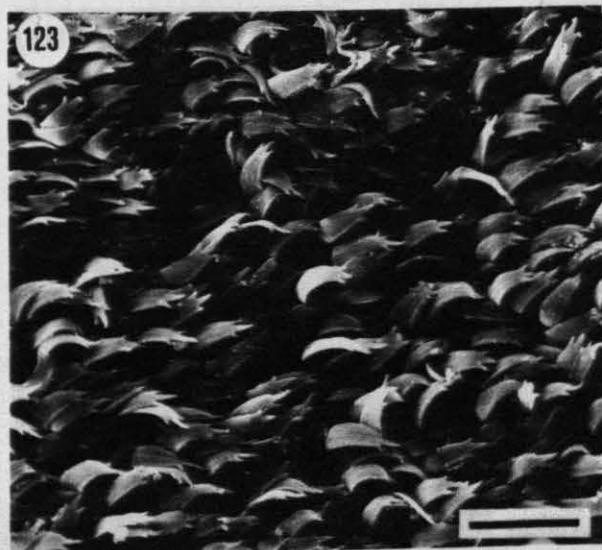
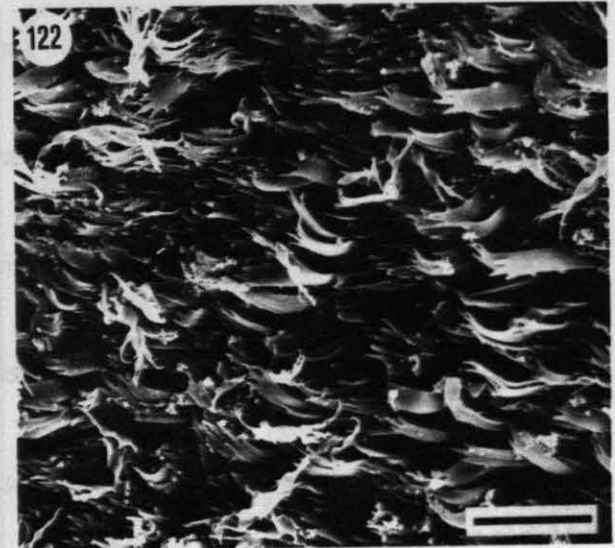
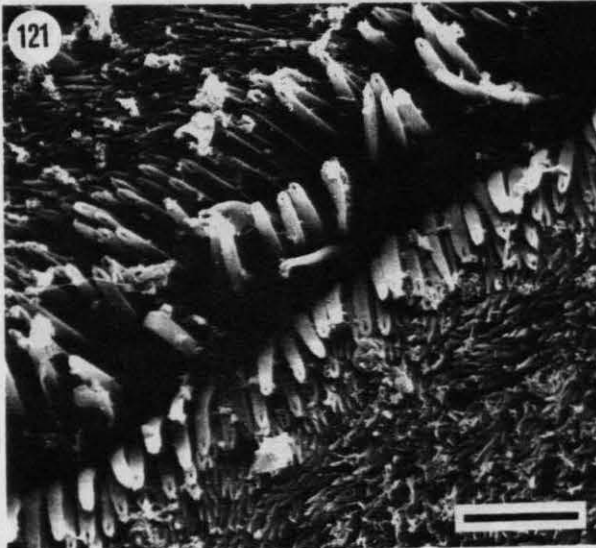
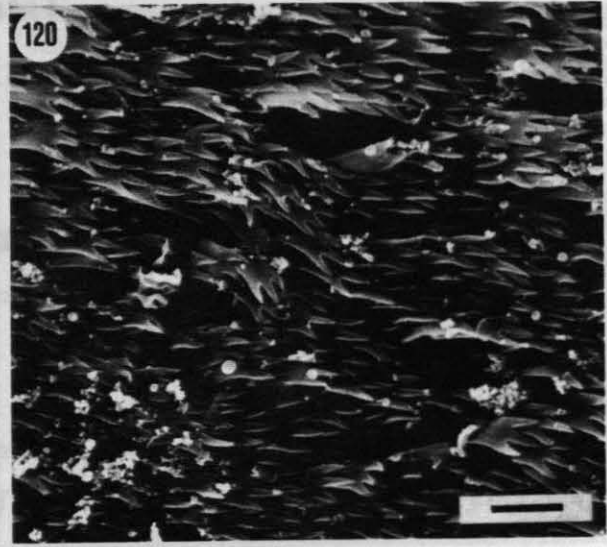
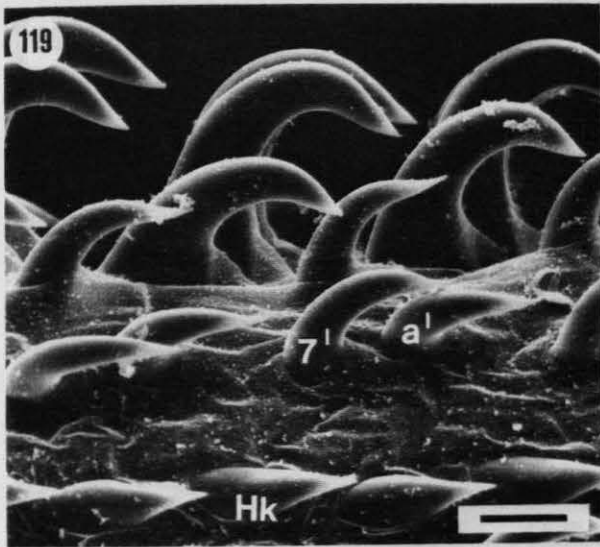
(Haupthaken 1-7 (1'-7'), Zwischenhaken a (a'), Hakenkette (Hk))

- 116 Metabasalbehakung, innere Tentakeloberfläche (Balken: 20 μm)
- 117 Metabasalbehakung, antibothridiale Tentakeloberfläche (Balken: 20 μm)
- 118 Metabasalbehakung, äußere Tentakeloberfläche (Balken: 20 μm)



Tafel 20**Bild 119-124*****Callitetrarhynchus speciosus* (Linton, 1897)****(Haupthaken 7', Zwischenhaken a', Hakenkette (Hk))**

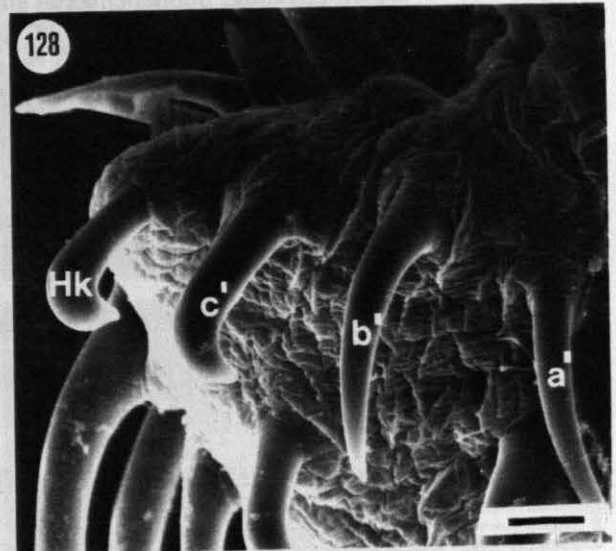
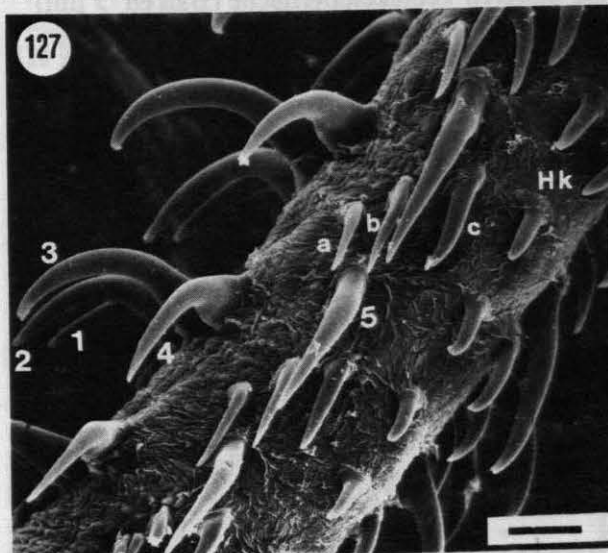
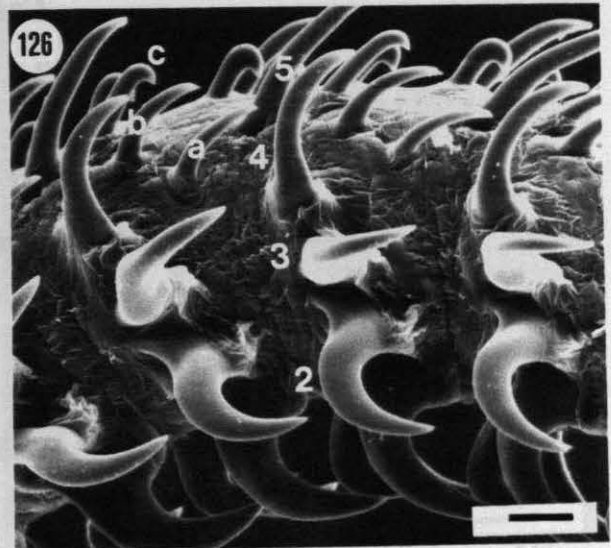
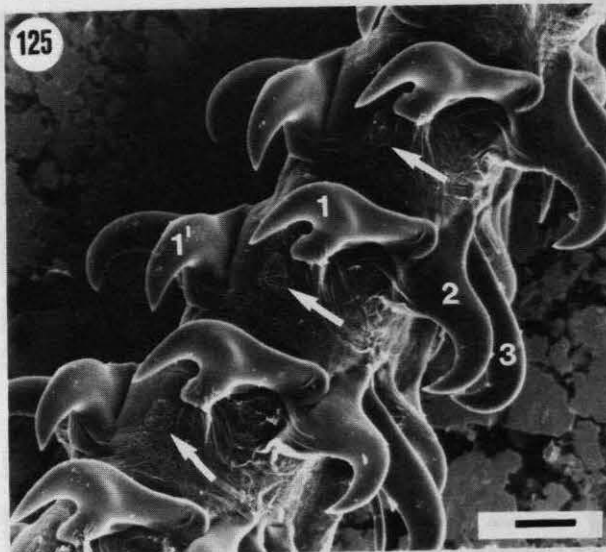
- 119 Haken der Hakenkette (Balken: 10 μm)
- 120 Innere Bothridienoberfläche, dreifingerige Mikrotrichen (Balken: 2 μm)
- 121 Bothridienoberfläche am Bothridienrand, zwei und dreifingerige Mikrotrichen
(Balken: 5 μm)
- 122 Äußere Bothridienoberfläche, drei- bis vierfingerige Mikrotrichen (Balken: 5 μm)
- 123 Körperoberfläche auf Höhe der Pars vaginalis, drei- bis vierfingerige Mikrotrichen
(Balken: 5 μm)
- 124 Appendixoberfläche, fadenförmige Mikrotrichen (Balken: 2 μm)



Tafel 21**Bild 125-130*****Pseudolacistorhynchus noodti* gen. et sp. nov.**

(Haupthaken 1-5 (1'), Zwischenhaken a-c (a'-c'), Hakenkette (Hk), Schnabelhaken (Sh))

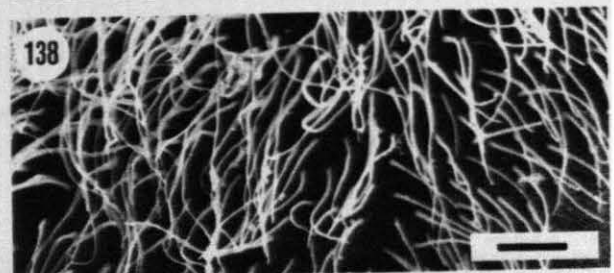
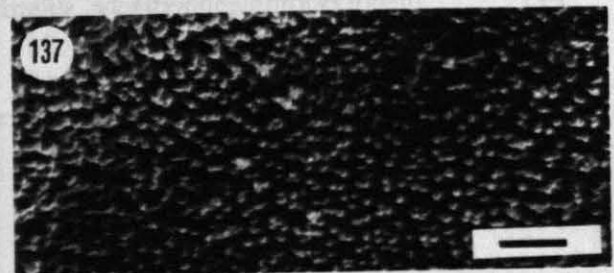
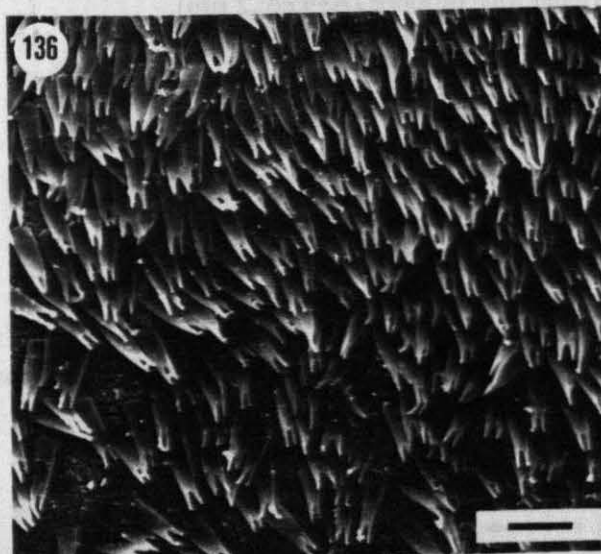
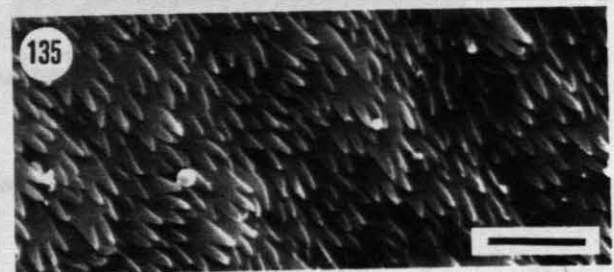
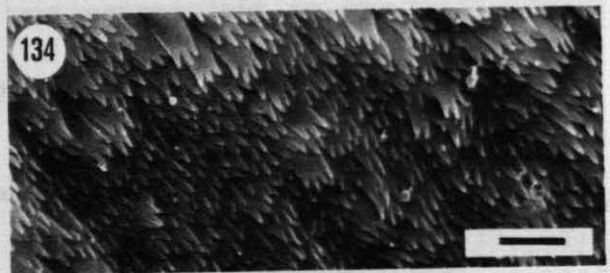
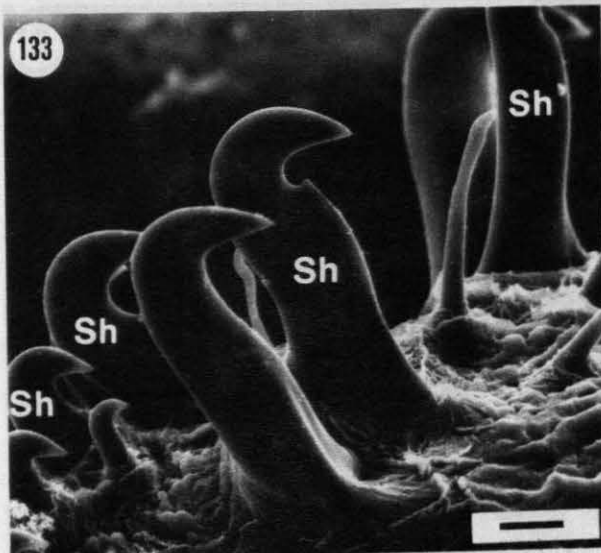
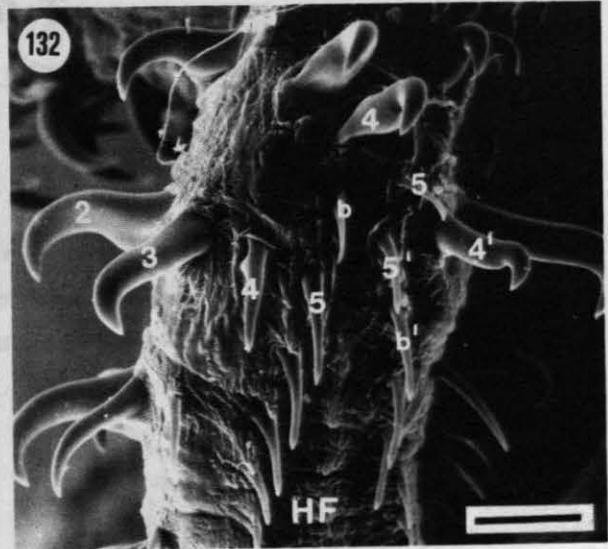
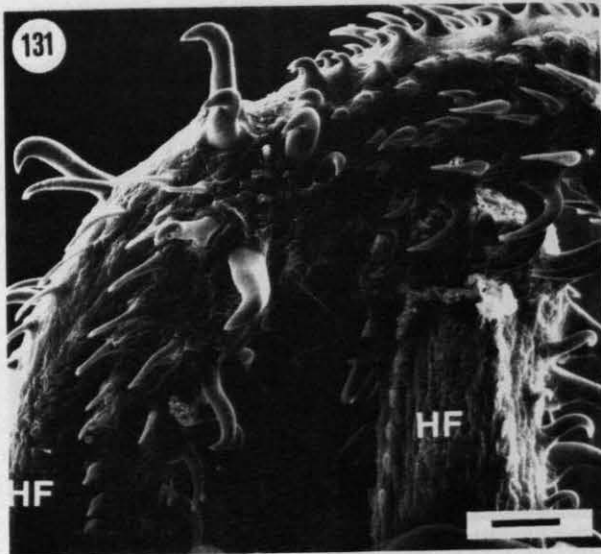
- 125 Metabasalbehakung, innere Tentakeloberfläche (Balken: 10 µm)
Pfeile: Porenfelder auf der inneren Tentakeloberfläche
- 126 Metabasalbehakung, bothridiale Tentakeloberfläche (Balken: 10 µm)
- 127 Metabasalbehakung, äußere Tentakeloberfläche (Balken: 10 µm)
- 128 Metabasale Zwischenhakenreihe mit Haken der Hakenkette (Balken: 5 µm)
- 129 Basalbehakung, innere Tentakeloberfläche (Balken: 10 µm)
- 130 Basalbehakung, bothridiale Tentakeloberfläche (Balken: 20 µm)



Tafel 22**Bild 131-138*****Pseudolacistorhynchus noodti* gen. et sp. nov.**

(Haupthaken 1-5 (4'-5'), Zwischenhaken b (b'), Hakenloses Feld (HF), Schnabelhaken (Sh))

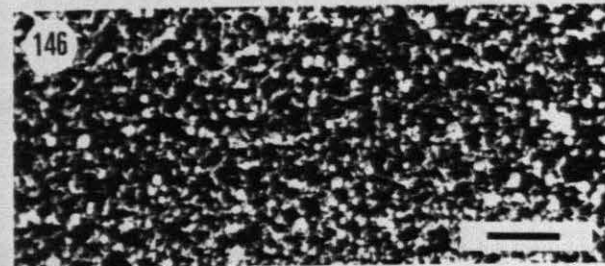
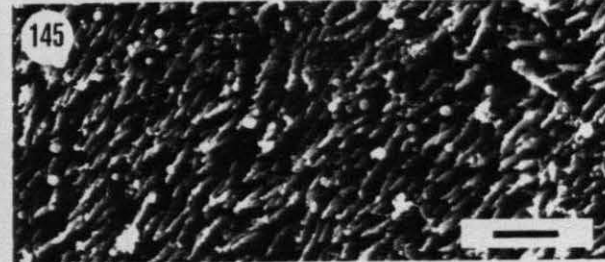
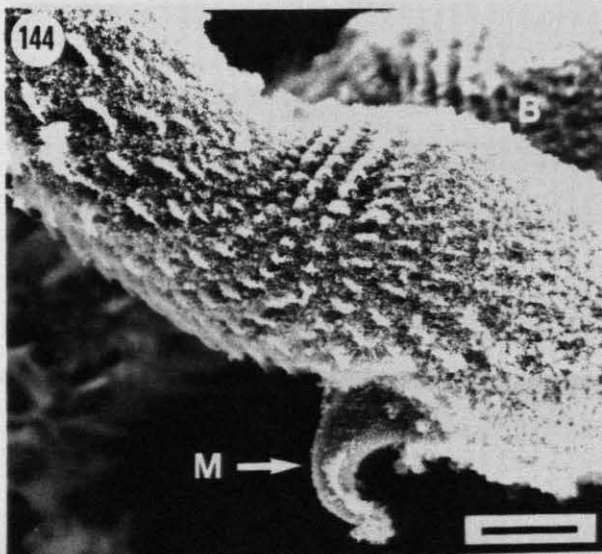
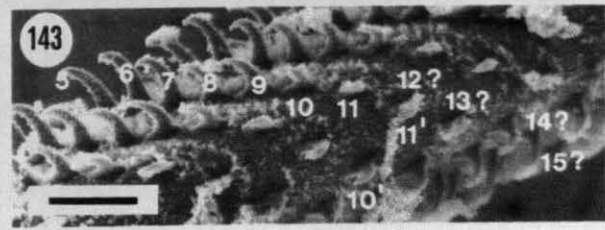
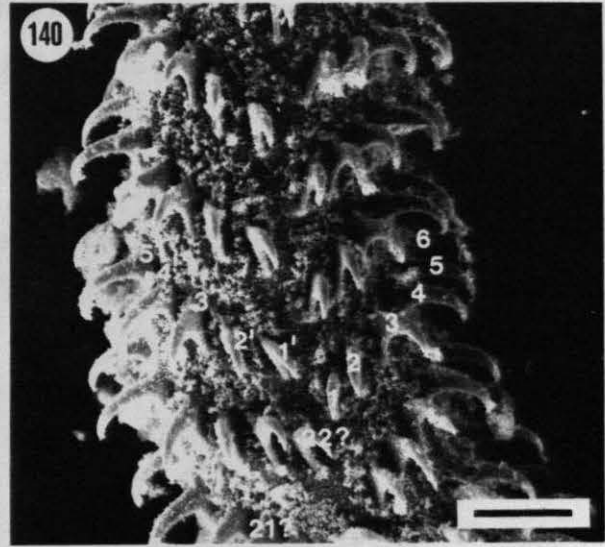
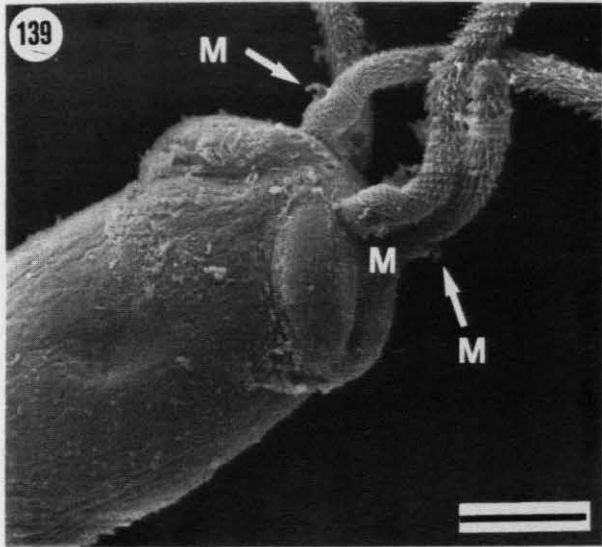
- 131-132 Basalbehakung, äußere Tentakeloberfläche (Balken: 20 µm)
- 133 Basalbehakung, Schnabelhaken auf der äußeren Tentakeloberfläche (Balken: 5 µm)
- 134-135 Innere Bothridienoberfläche, drei- und vierfingerige Mikrotrichen (Balken: 2 µm)
- 136 Äußere Bothridienoberfläche, zweifingerige Mikrotrichen (Balken: 2 µm)
- 137 Körperoberfläche auf Höhe der Pars vaginalis, papillenförmige Mikrotrichen (Balken: 1 µm)
- 138 Körperoberfläche am Scolexende (Pars postbulbosa), haarförmige Mikrotrichen (Balken: 5 µm)



Tafel 23**Bild 139-146*****Oncomegas wagneri* (Linton, 1890)**

(Haupthaken 1-11 (1'-5', 10'-11') bei Interpretation als heteroacanth Behakung oder 1-15, 21-22 bei Interpretation als homeoacanth heteromorphe Behakung, Makrohaken (M), Basalbehakung (B))

- 139 Scolex (Balken: 200 μm)
- 140 Metabasalbehakung, innere Tentakeloberfläche (Balken: 20 μm)
- 141 Metabasalbehakung, innere Tentakeloberfläche an der Tentakelspitze
(Balken: 5 μm)
- 142-143 Metabasalbehakung, äußere Tentakeloberfläche (Balken: 20 μm)
- 144 Basalbehakung, bothridiale Tentakeloberfläche (Balken: 20 μm)
- 145 Innere Bothridienoberfläche, stilettförmige Mikrotrichen (Balken: 2 μm)
- 146 Körperoberfläche auf Höhe der Pars vaginalis (Balken: 2 μm)



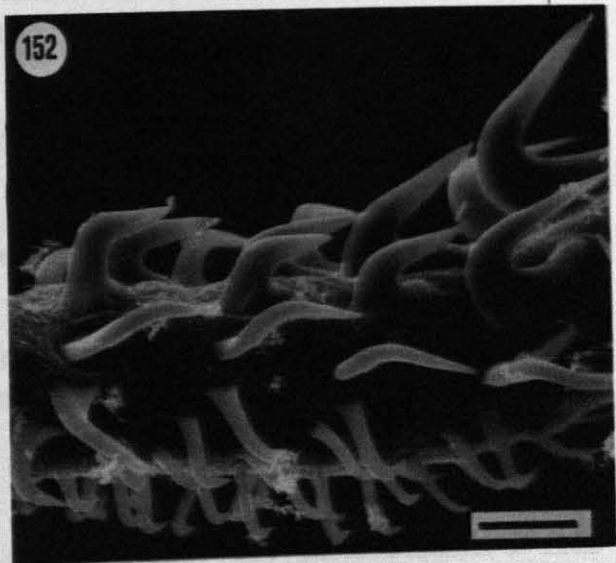
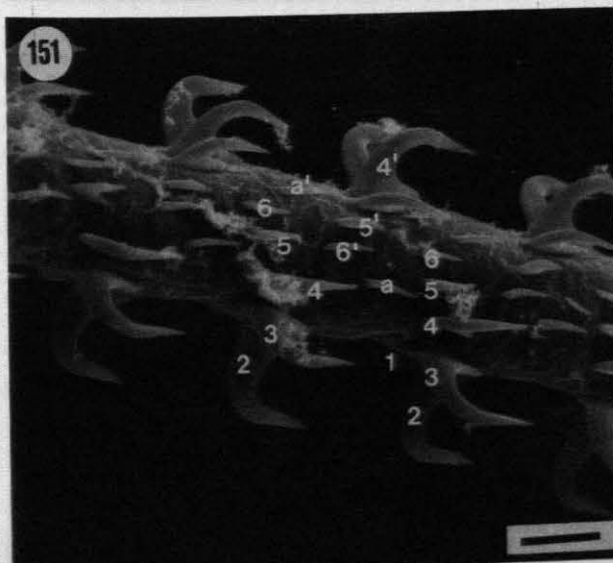
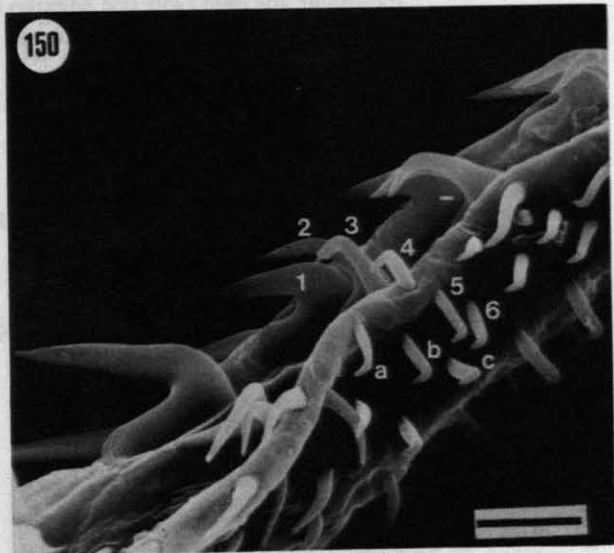
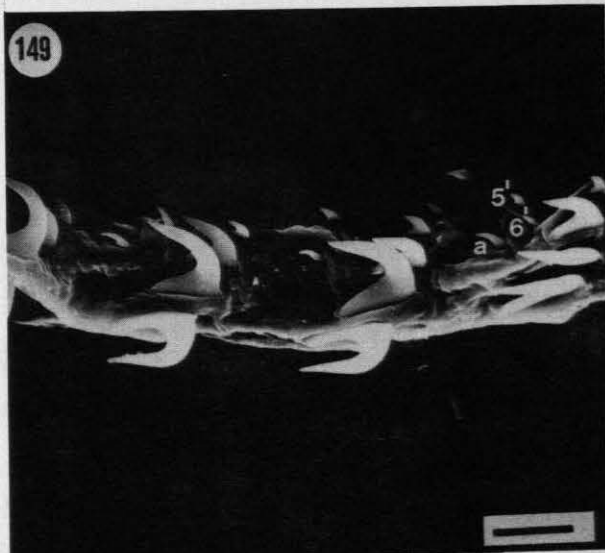
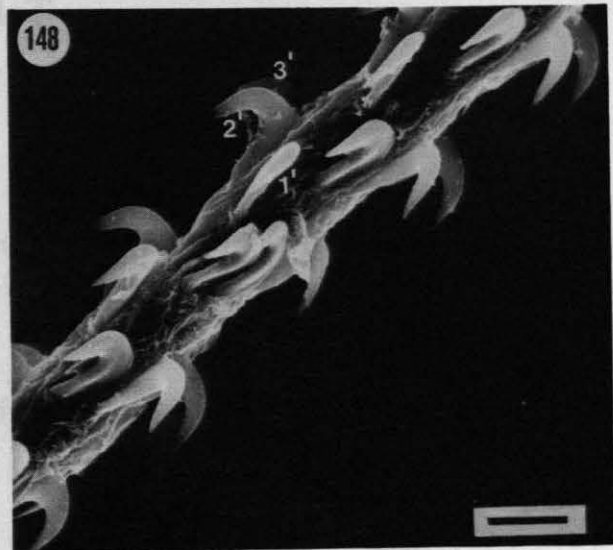
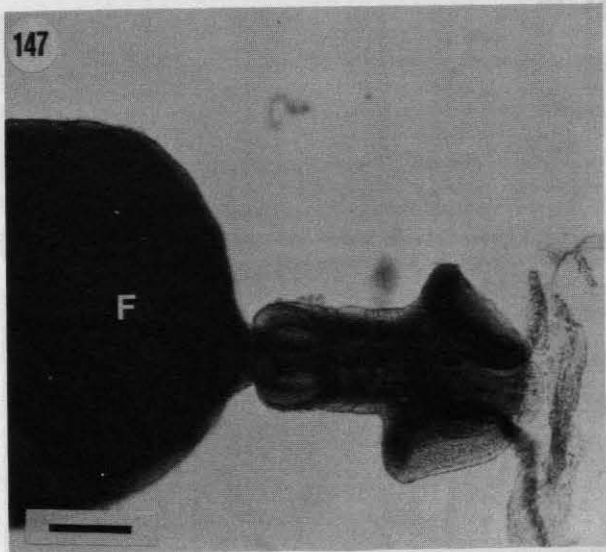
Tafel 24**Bild 147-152*****Otobothrium cysticum* (Mayer, 1842)**

(Fettartiges Hüllgewebe (F), Haupthaken 1-6 (1'-6'), Zwischenhaken a-c (a''))

- 147 Scolex (Balken: 100 μm)
- 148 Metabasalbehakung, innere Tentakeloberfläche (Balken: 5 μm)
- 149 Metabasalbehakung, antibothridiale Tentakeloberfläche (Balken: 5 μm)
- 150 Basalbehakung, bothridiale Tentakeloberfläche (Balken: 5 μm)
- 151 Metabasalbehakung, äußere Tentakeloberfläche (Balken: 5 μm)
- 152 Basalbehakung, antibothridiale Tentakeloberfläche (Balken: 5 μm)

147-150: Exemplar aus dem Golf von Guinea (Nigeria)

151-152: Exemplar aus dem Golf von Mexiko (USA)



Tafel 25

Bild 153-158

***Otobothrium cysticum* (Mayer, 1842)**

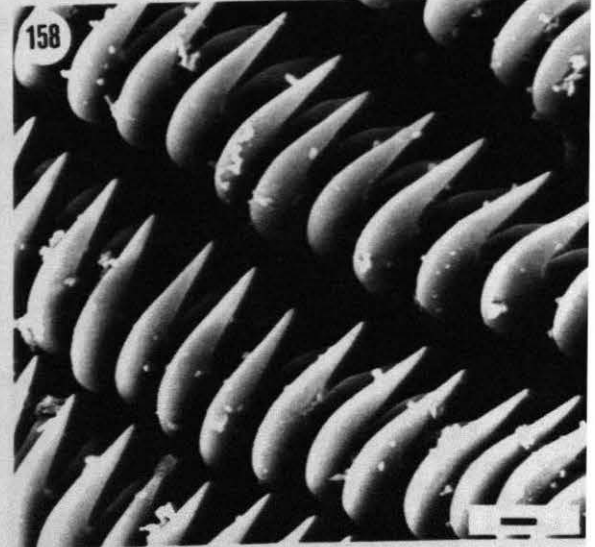
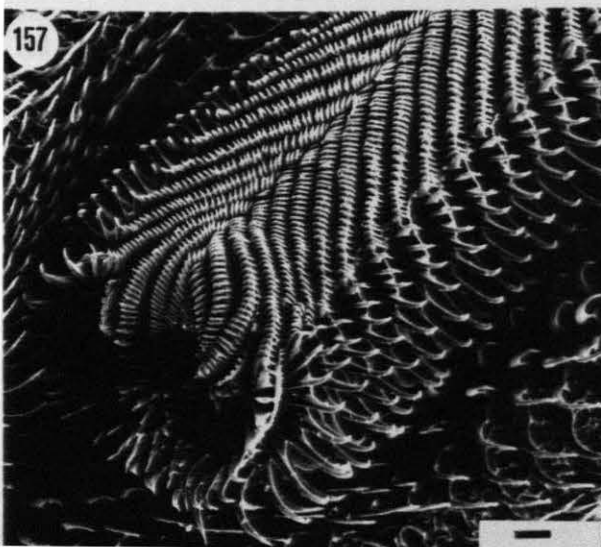
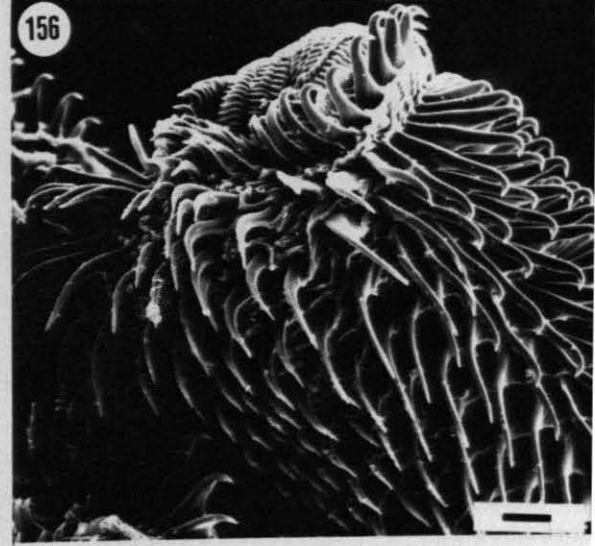
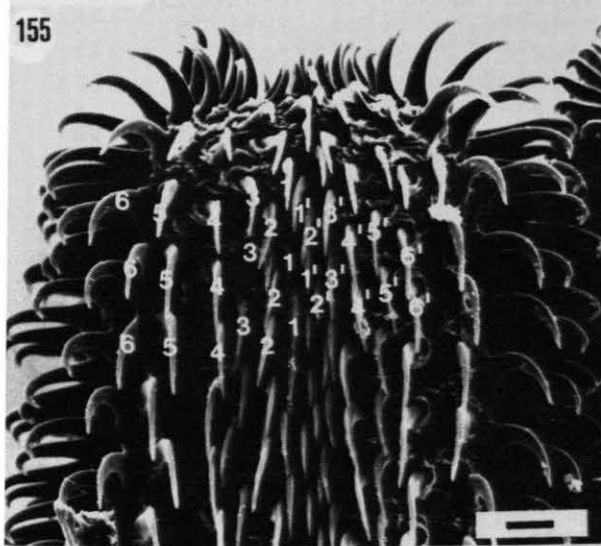
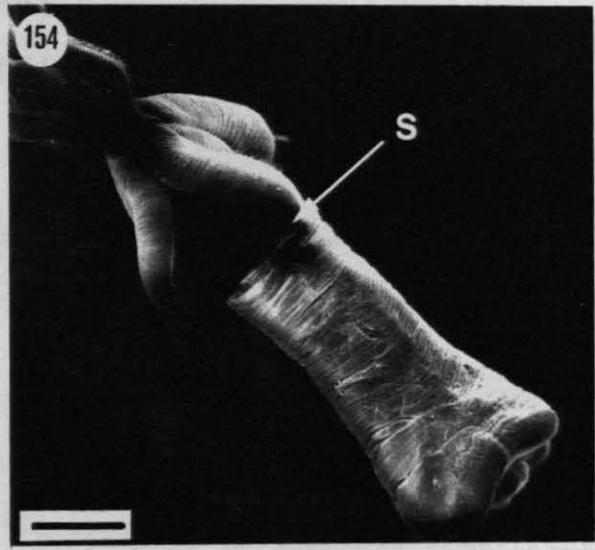
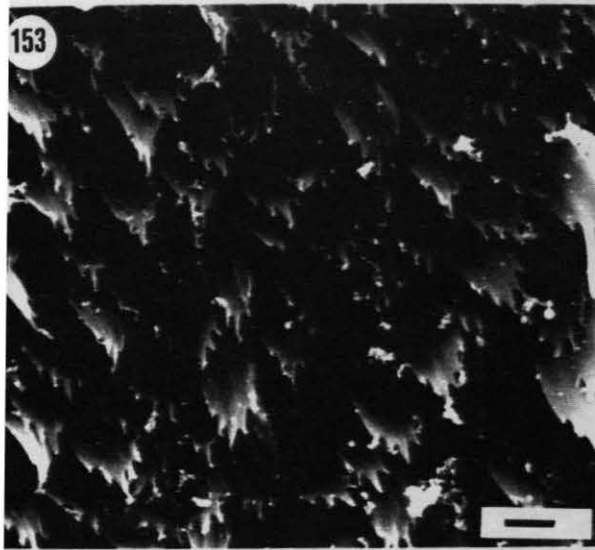
- 153 Innere Bothridienoberfläche, fünffingerige Mikrotrichen (Balken: 1 µm)

Exemplar aus dem Golf von Mexiko (USA)

***Pseudotobothrium (Otobothrium) dipsacum* (Linton, 1897) nov.
comb.**

(Haupthaken 1-6 (1'-6'), Sinnesgrube (S))

- 154 Scolex (Balken: 500 µm)
- 155 Metabasalbehakung, innere Tentakeloberfläche (Balken: 10 µm)
- 156 Metabasalbehakung, bothridiale Tentakeloberfläche (Balken: 10 µm)
- 157 Metabasalbehakung, äußere Tentakeloberfläche (Balken: 10 µm)
- 158 Metabasalbehakung, Klemmhaken auf der äußeren Tentakeloberfläche
(Balken: 1 µm)

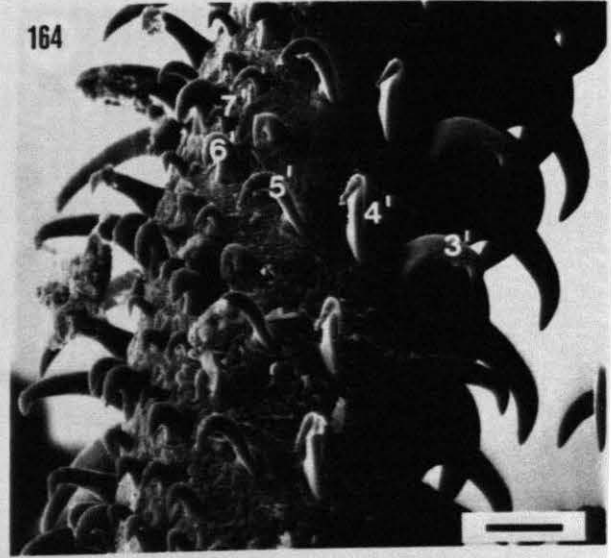
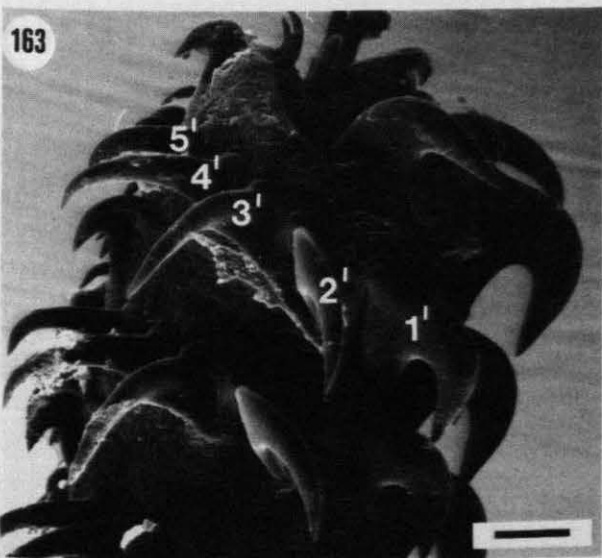
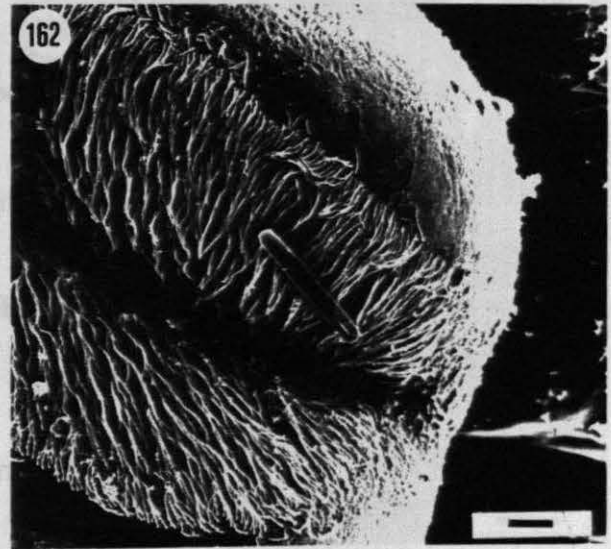
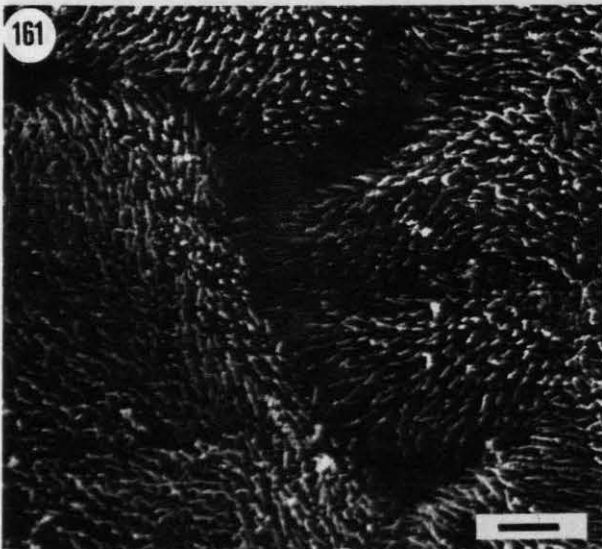
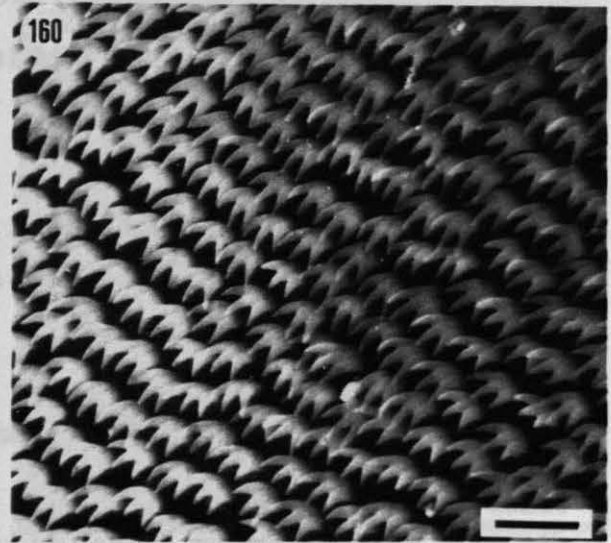
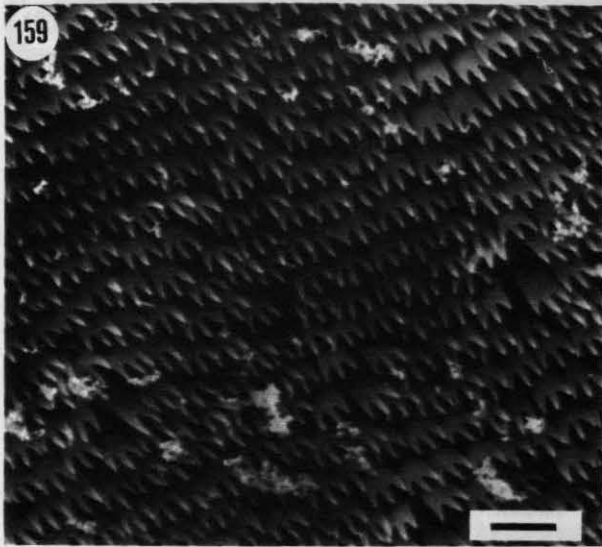


Tafel 26**Bild 159-164*****Pseudotobothrium (Otobothrium) dipsacum* (Linton, 1897) nov.
comb.**

- 159-160 Innere Bothridienoberfläche, dreifingerige Mikrotrichen (Balken: 2 µm)
- 161 Körperoberfläche auf Höhe der Pars vaginalis, fadenförmige Mikrotrichen (Balken: 2 µm)
- 162 Felder mit haarförmigen Mikrotrichen am Appendixende (Balken: 10 µm)

Otobothrium insigne* Linton, 1905*(Haupthaken 1'-7')**

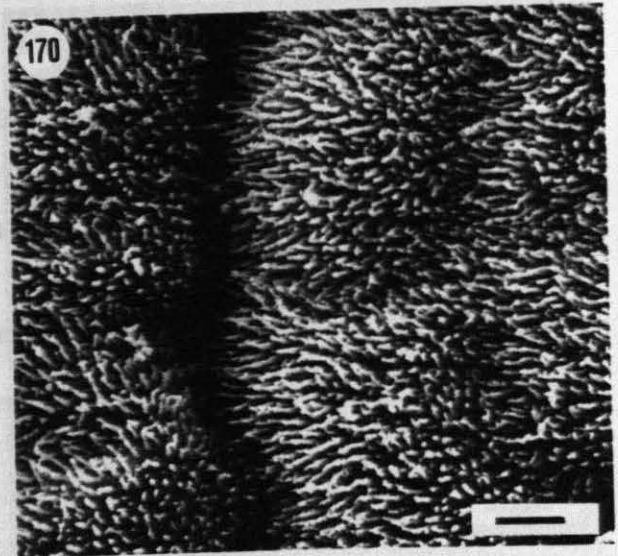
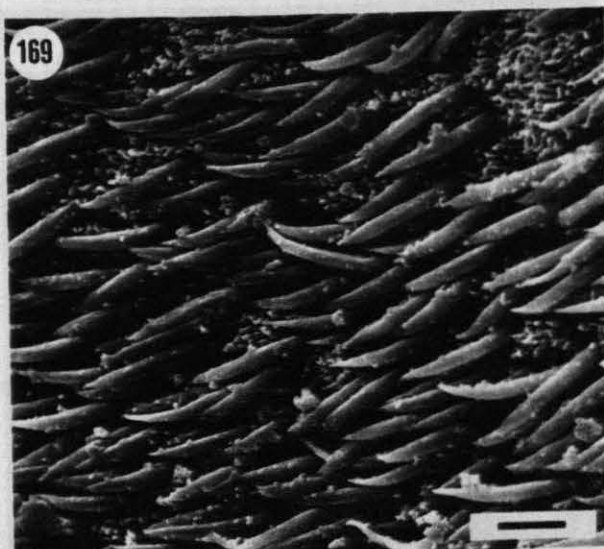
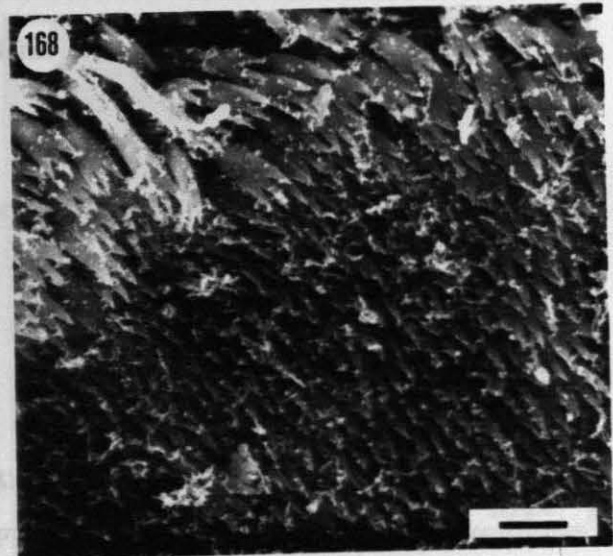
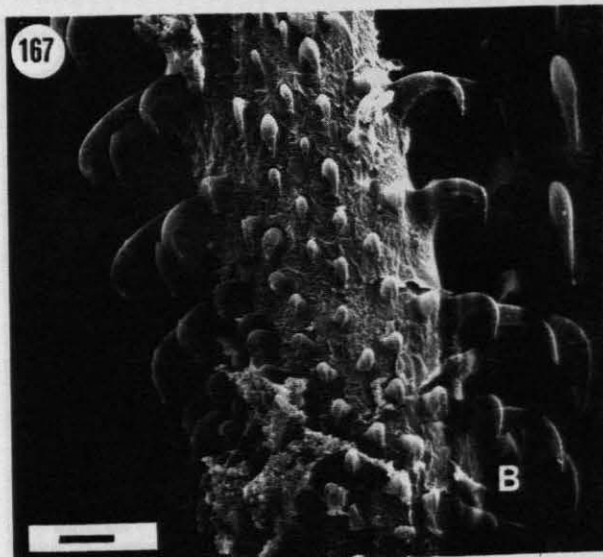
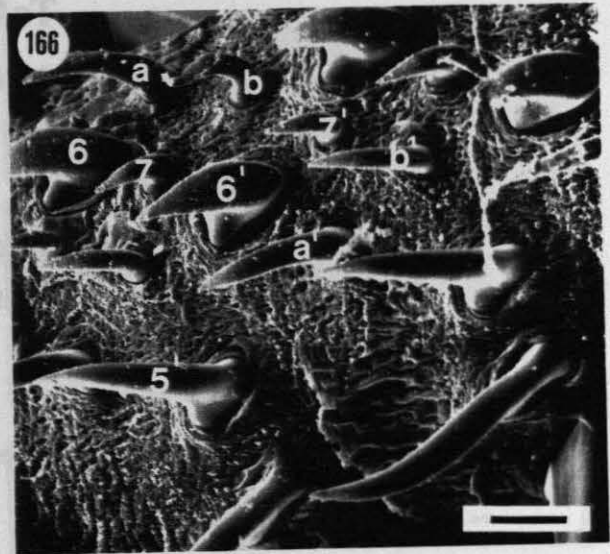
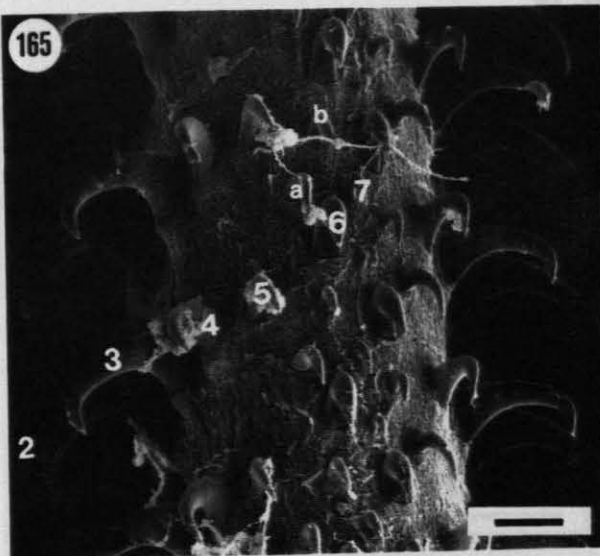
- 163 Metabasalbehakung, antibothridiale Tentakeloberfläche (Balken: 20 µm)
- 164 Metabasalbehakung, äußere Tentakeloberfläche (Balken: 20 µm)



Tafel 27**Bild 165-170*****Otobothrium insigne* Linton, 1905**

(Haupthaken 1-7 (5'-7'), Zwischenhaken a-b (a'-b'), Basalbehakung (B))

- 165 Metabasalbehakung, äußere Tentakeloberfläche (Balken: 20 µm)
- 166 Metabasalbehakung, äußere Tentakeloberfläche (Balken: 10 µm)
- 167 Basalbehakung, äußere Tentakeloberfläche (Balken: 20 µm)
- 168 Innere Bothridienoberfläche, dreifingerige Mikrotrichen (Balken: 2 µm)
- 169 Äußere Bothridienoberfläche, blattförmige und fadenförmige Mikrotrichen
(Balken: 2 µm)
- 170 Körperoberfläche auf Höhe der Pars vaginalis, fadenförmige Mikrotrichen
(Balken: 2 µm)



Tafel 28**Bild 171-176*****Otobothrium penetrans* Linton, 1907**

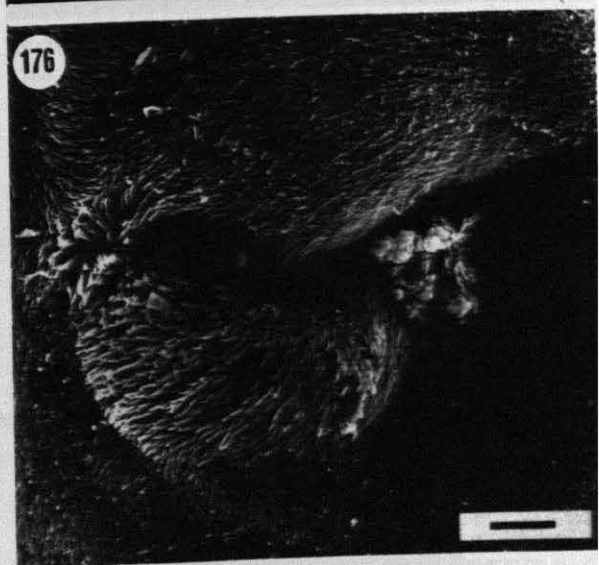
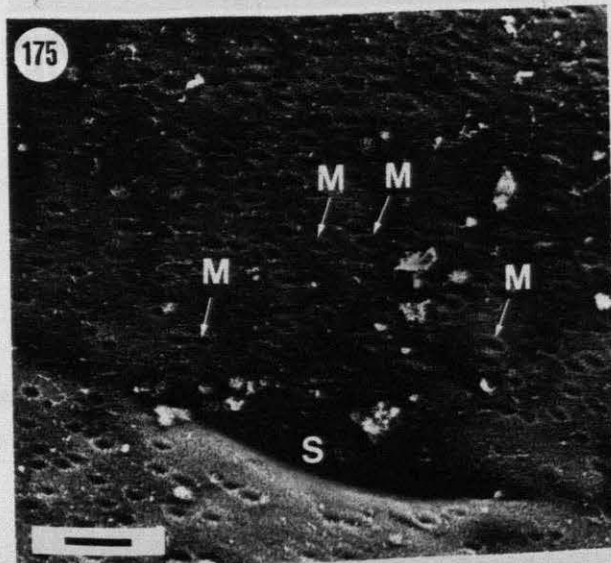
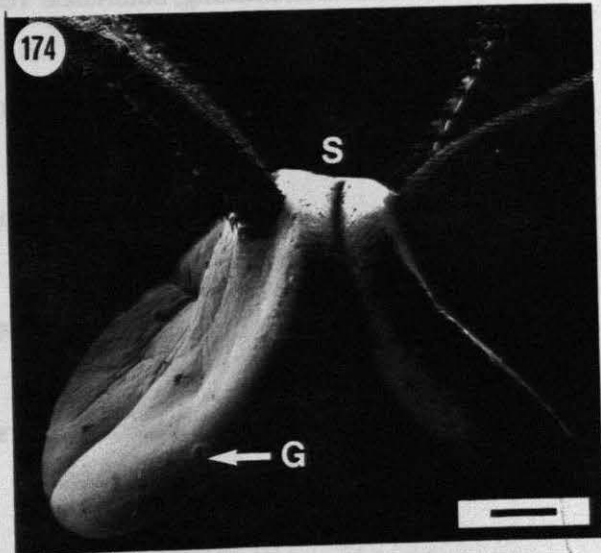
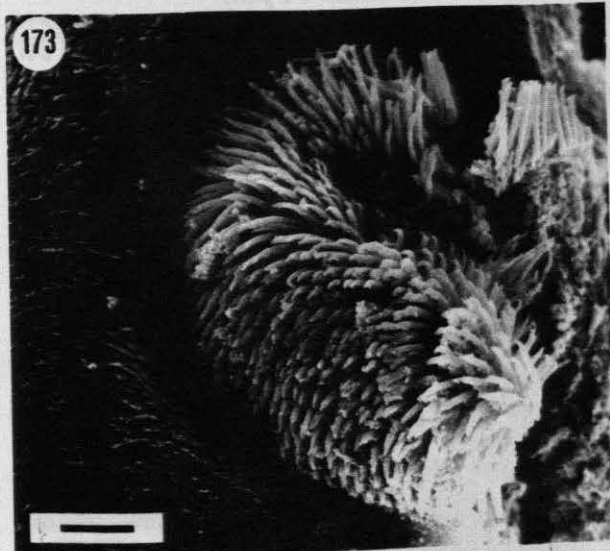
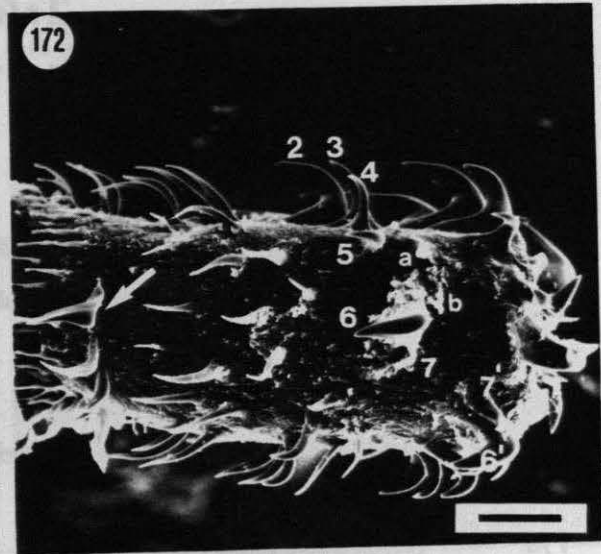
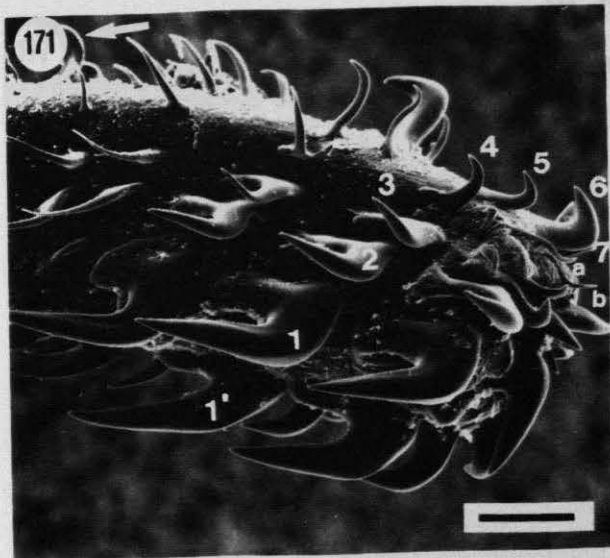
(Haupthaken 1-7 (1', 6'-7'), Zwischenhaken a-b)

- 171 Metabasalbehakung, bothridiale Tentakeloberfläche (Balken: 50 µm)
Pfeil: Blattförmiger Basalhaken
- 172 Metabasalbehakung, äußere Tentakeloberfläche (Balken: 50 µm)
Pfeil: Blattförmiger Basalhaken
- 173 Hufeisenförmige, mit cilienförmigen Mikrotrichen besetzte Sinnesgrube auf dem Bothridienrand (Balken: 5 µm)

***Poecilancistrum caryophyllum* (Diesing, 1850)**

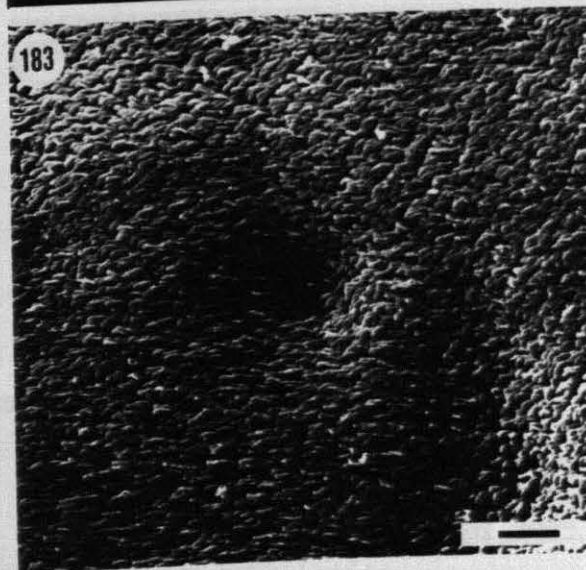
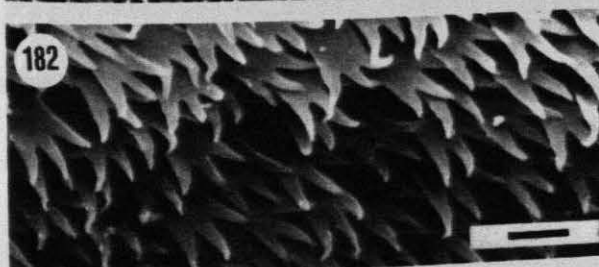
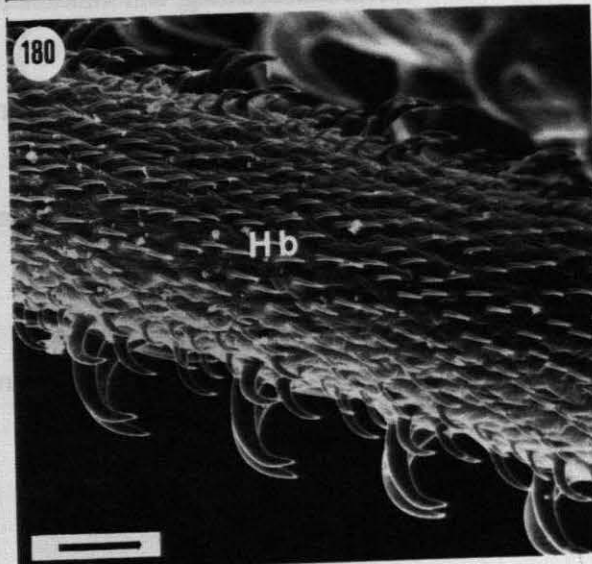
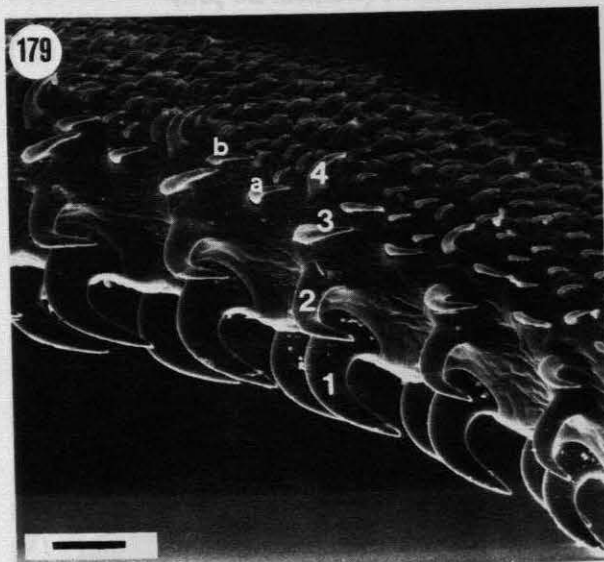
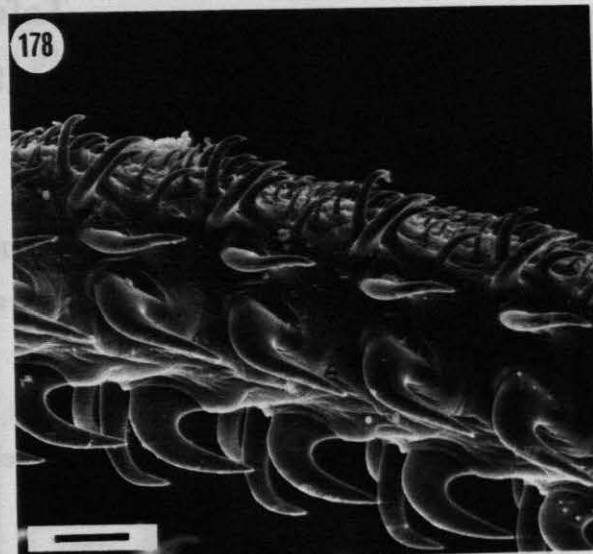
(Sinnesgrube (G), Scolexspitze (S), mikrotrichenfreie Gruben (M))

- 174 Vorderteil des Scolex (Balken: 200 µm)
- 175 Bothridien- bzw. Scolexspitze mit mikrotrichenfreien Gruben (Balken: 10 µm)
- 176 Hufeisenförmige, mit cilienförmigen Mikrotrichen besetzte Sinnesgrube auf dem Bothridienrand (Balken: 20 µm)



Tafel 29**Bild 177-183*****Poecilancistrum caryophyllum* (Diesing, 1850)****(Haupthaken 1-4, Zwischenhaken a-b, Hakenband (Hb))**

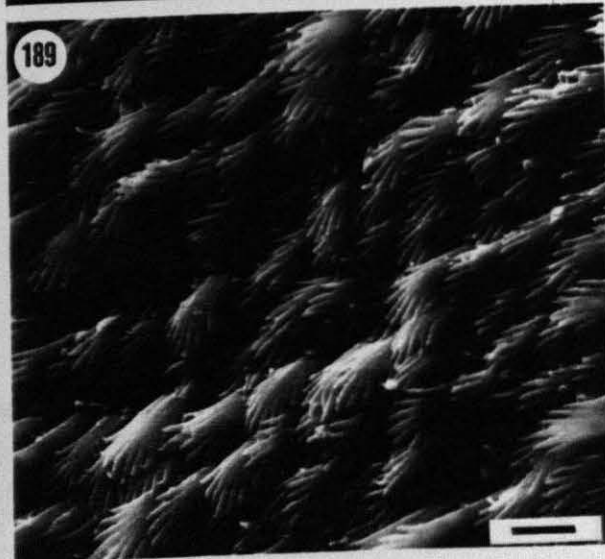
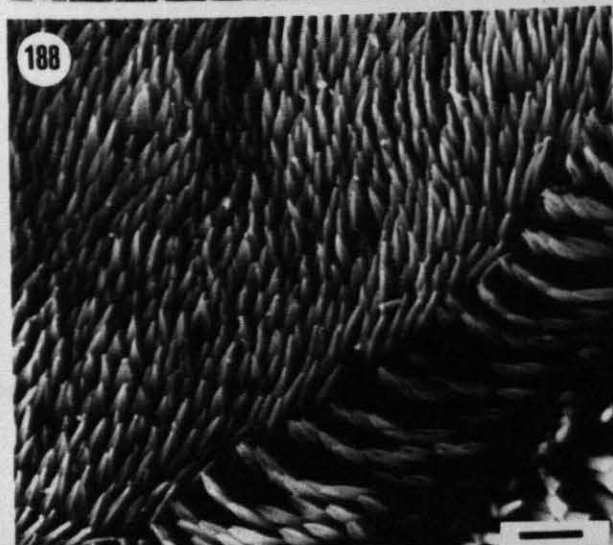
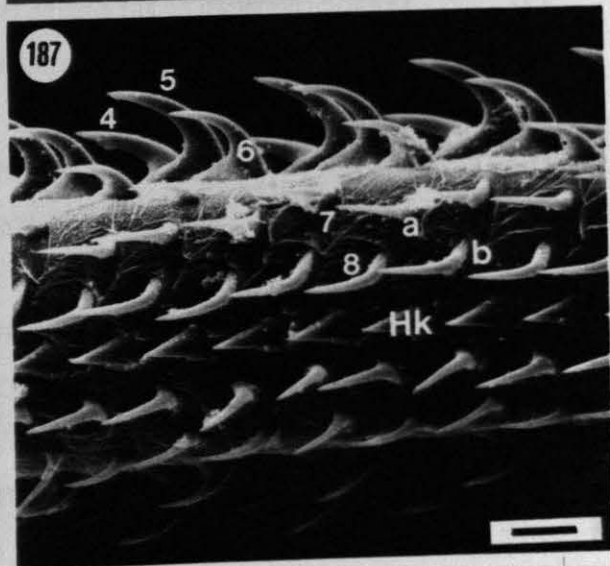
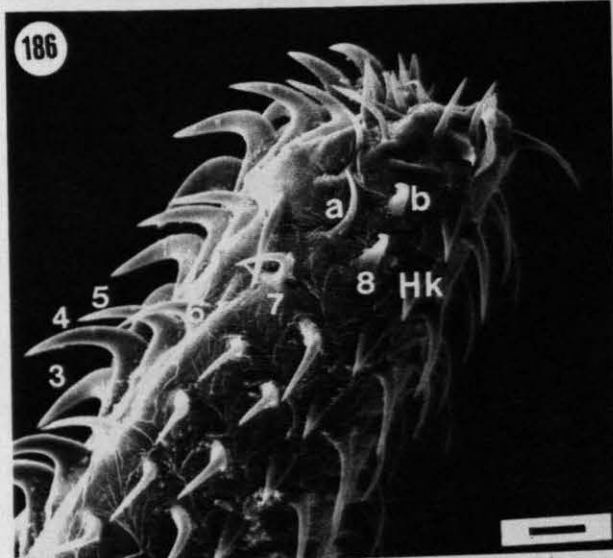
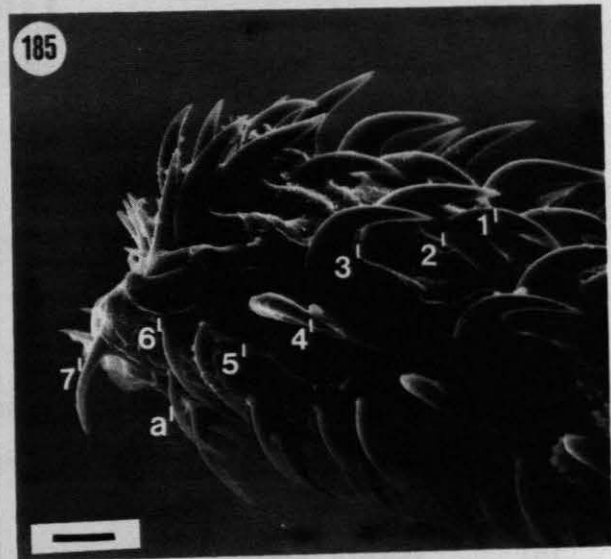
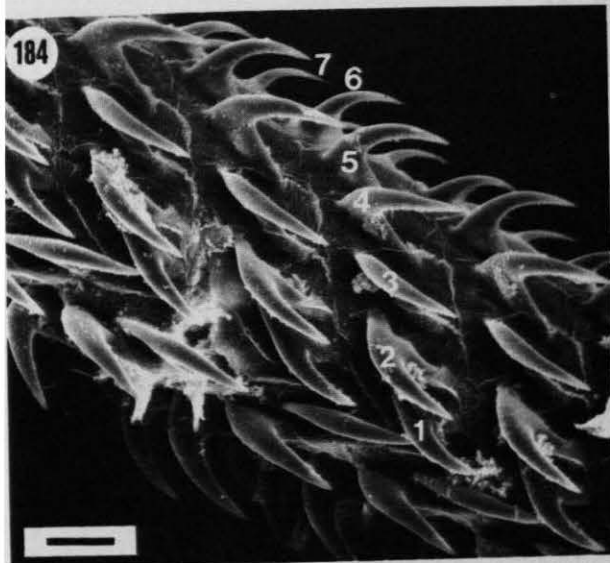
- 177-178 Metabasalbehakung, innere Tentakeloberfläche (Balken: 50 μ m)
- 179 Metabasalbehakung, bothridiale Tentakeloberfläche (Balken: 50 μ m)
- 180 Metabasalbehakung, äußere Tentakeloberfläche (Balken: 50 μ m)
- 181 Innere Bothridienoberfläche, dreifingerige Mikrotrichen (Balken: 2 μ m)
- 182 Innere Bothridienoberfläche, dreifingerige Mikrotrichen (Balken: 1 μ m)
- 183 Körperoberfläche auf Höhe der Pars vaginalis, fadenförmige Mikrotrichen (Balken: 2 μ m)



Tafel 30**Bild 184-189*****Patellobothrium quinquecatenatum* Beveridge & Campbell, 1989**

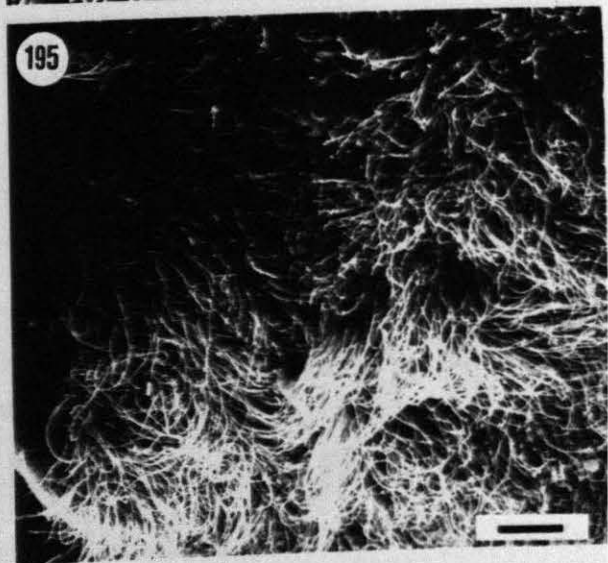
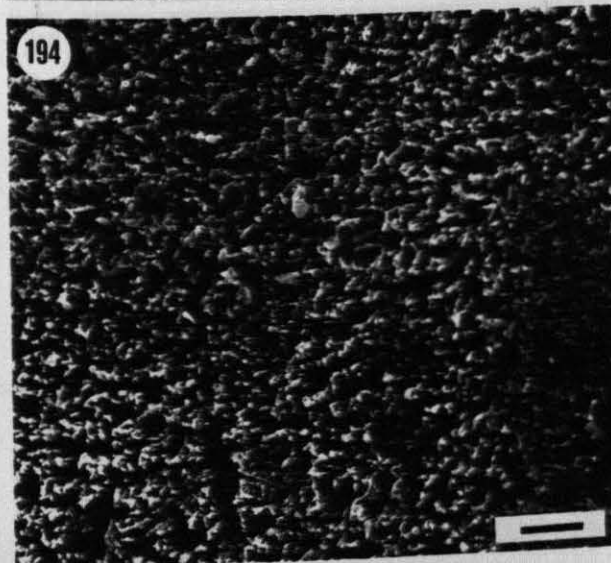
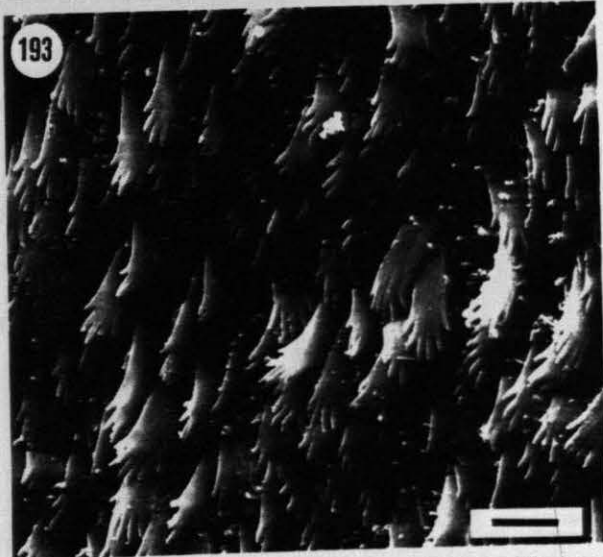
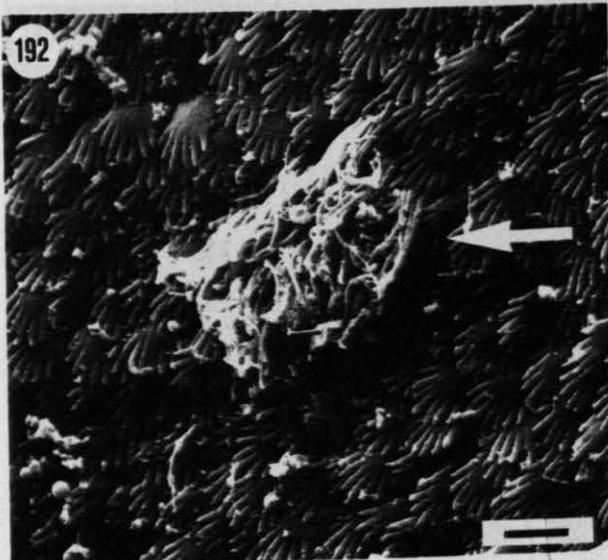
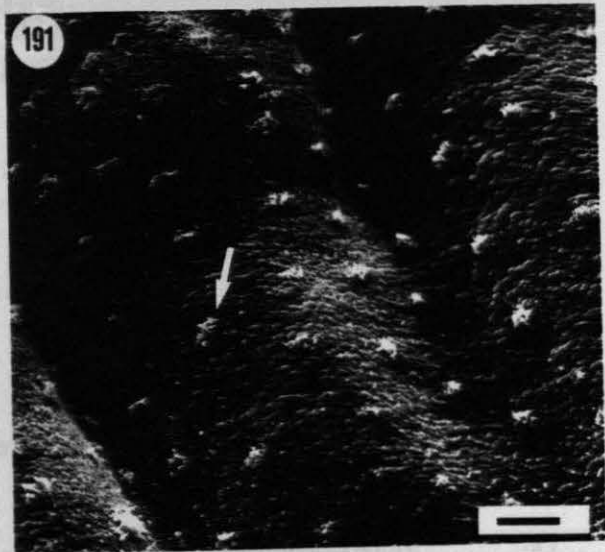
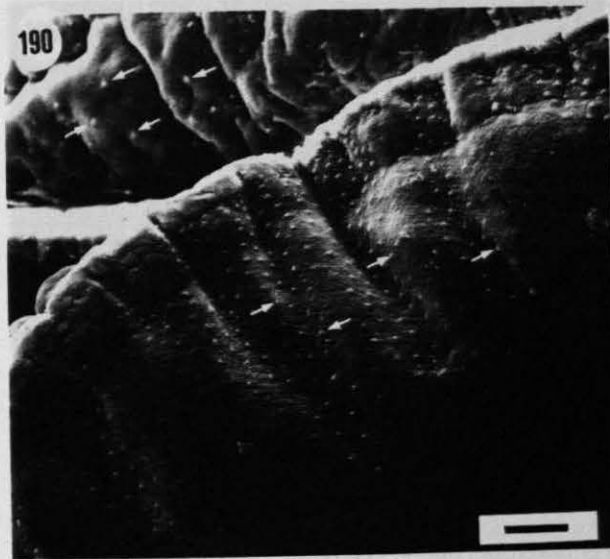
(Haupthaken 1-8 (1'-7'), Zwischenhaken a-b (a'), Hakenkette (Hk))

- 184 Metabasalbehakung, innere Tentakeloberfläche (Balken: 20 µm)
- 185 Metabasalbehakung, antibothridiale Tentakeloberfläche (Balken: 20 µm)
- 186-187 Metabasalbehakung, äußere Tentakeloberfläche (Balken: 20 µm)
- 188 Bothridienoberfläche am Bothridienrand, zweifingerige Mikrotrichen
(Balken: 2 µm)
- 189 Innere Bothridienoberfläche, achtfingerige Mikrotrichen (Balken: 2 µm)



Tafel 31**Bild 190-195*****Patellobothrium quinquecatenatum* Beveridge & Campbell, 1989**

- 190 Bothridienoberfläche am inneren und äußeren Bothridienrand (Balken: 100 µm)
Pfeile: Regelmäßig angeordnete Felder mit cilienförmigen Mikrotrichen
- 191 Bothridienoberfläche am inneren Bothridienrand (Balken: 20 µm)
Pfeil: Ein cilienförmiges Mikrotrichenfeld
- 192 Innere Bothridienoberfläche, regelmäßig angeordnetes Mikrotrichenfeld mit cilienförmigen Mikrotrichen (Balken: 2 µm)
- 193 Körperoberfläche auf Höhe der Pars vaginalis, fünf- bis sechsfingerige Mikrotrichen (Balken: 2 µm)
- 194 Körperoberfläche auf Höhe der Pars postbulbosa, fadenförmige Mikrotrichen (Balken: 2 µm)
- 195 Körperoberfläche am Ende der Pars postbulbosa, haarförmige Mikrotrichen (Balken: 20 µm)

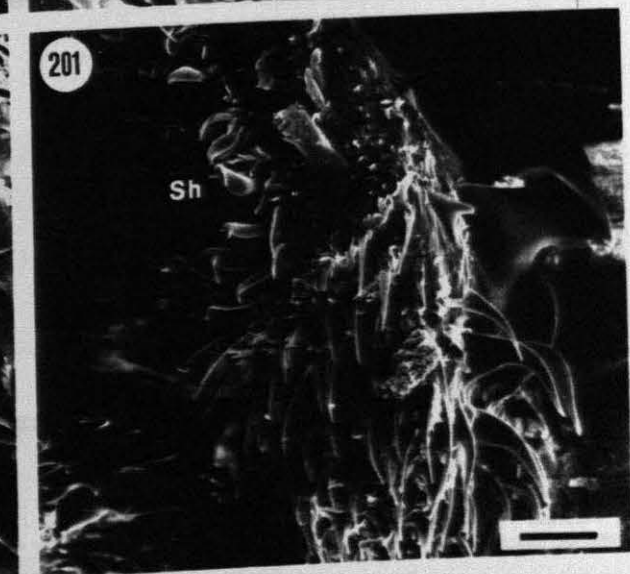
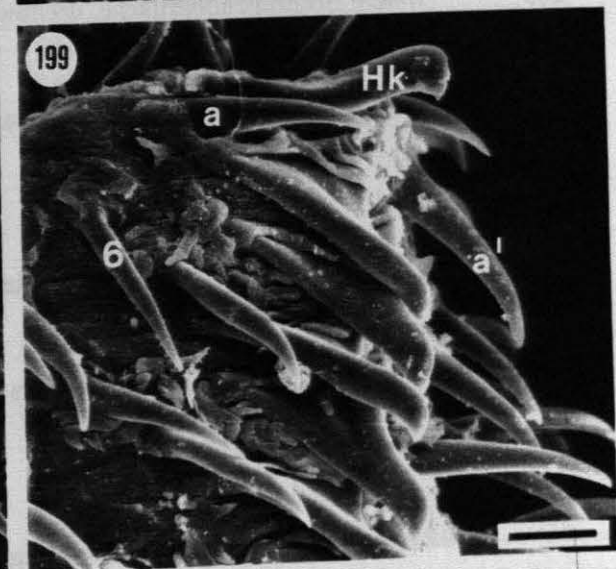
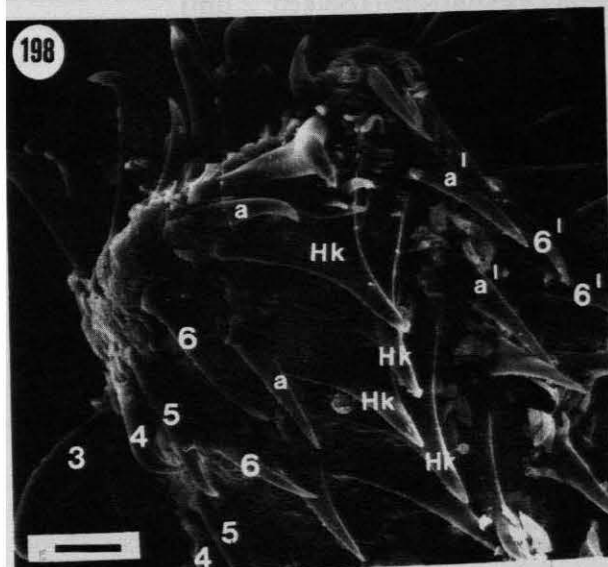


Tafel 32
Bild 196-201

***Poeciloacanthum oweni* gen. et sp. nov.**

(Haupthaken 1-6 (4'-6'), Zwischenhaken a (a'), Hakenkette (Hk), Schnabelhaken (Sh))

- 196 Metabasalbehakung, innere Tentakeloberfläche (Balken: 20 µm)
- 197 Metabasalbehakung, antibothridiale Tentakeloberfläche (Balken: 10 µm)
- 198-199 Metabasalbehakung, äußere Tentakeloberfläche (Balken: 10 µm)
- 200 Basalbehakung, innere Tentakeloberfläche (Balken: 20 µm)
- 201 Basalbehakung, antibothridiale Tentakeloberfläche (Balken: 20 µm)

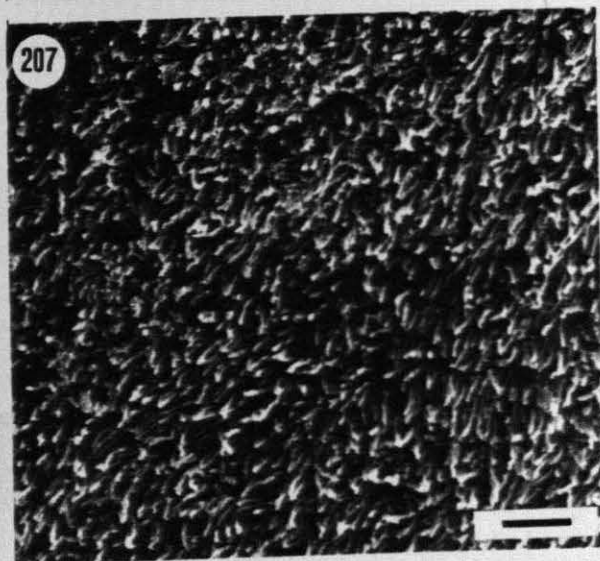
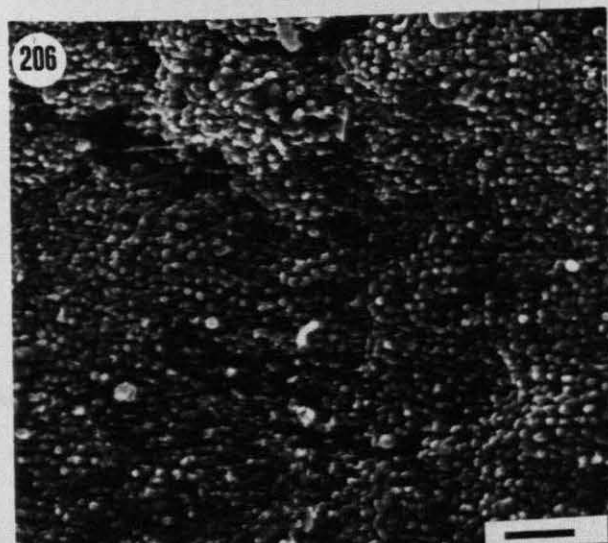
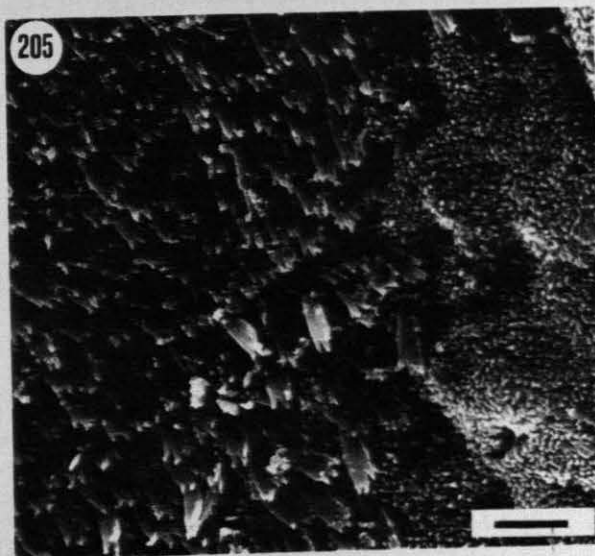
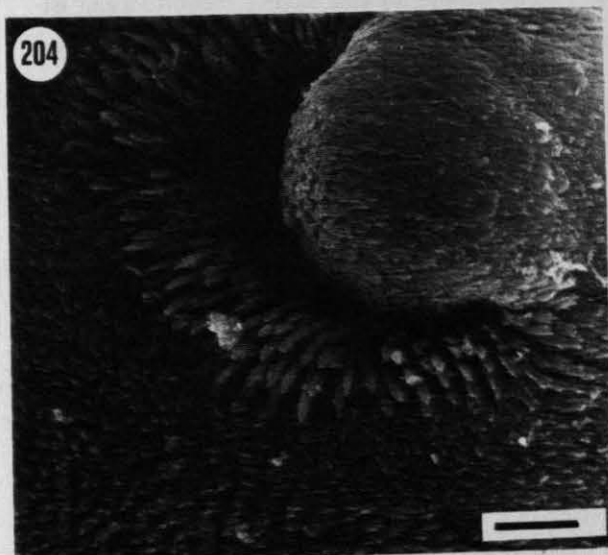
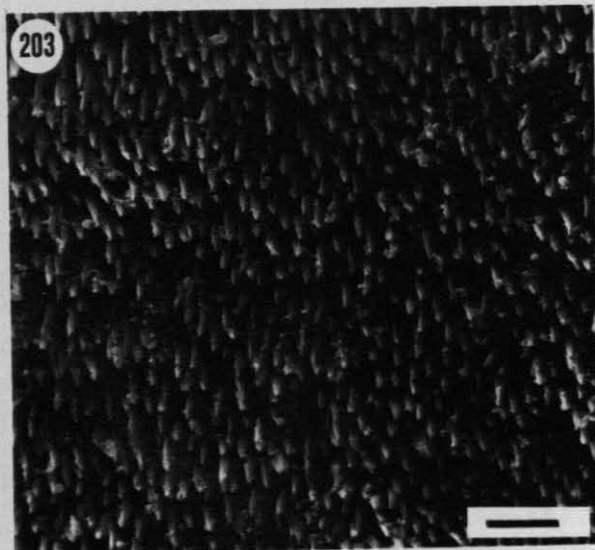


Tafel 33
Bild 202-207

***Poeciloacanthum oweni* gen. et sp. nov.**

(Schnabelhaken (Sh))

- 202 Basalbehakung, äußere Tentakeloberfläche (Balken: 20 µm)
- 203 Innere Bothridienoberfläche, dreifingerige Mikrotrichen (Balken: 2 µm)
- 204 Hufeisenförmige Sinnesgrube auf dem Bothridienrand mit zweifingerigen Mikrotrichen (Balken: 5 µm)
- 205 Äußere Bothridienoberfläche, dreifingerige Mikrotrichen (Balken: 2 µm)
- 206 Körperoberfläche auf Höhe der Pars vaginalis, papillenförmige Mikrotrichen (Balken: 1 µm)
- 207 Appendixoberfläche mit fadenförmigen Mikrotrichen (Balken: 2 µm)



3.4 Bestimmungsschlüssel für atlantische Arten

Der folgende Bestimmungsschlüssel soll es zukünftigen Bearbeitern von Rüsselbandwürmern des atlantischen Ozeans erleichtern, einen Großteil der dort bisher beschriebenen Arten zu identifizieren. Dieser Bestimmungsschlüssel umfaßt die 29 in dieser Arbeit charakterisierten Arten des Atlantiks. Die in dem Schlüssel verwendeten Merkmale sind derart gewählt, daß mit der Beschreibung von weiteren Arten nach der in dieser Arbeit vorgestellten Methode der Bestimmungsschlüssel erweitert werden kann. Innerhalb des Schlüssels wird auf die Abbildungen und Bildtafeln in dieser Arbeit sowie auf verwendete Veröffentlichungen (in Klammern) hingewiesen.

In diesem Bestimmungsschlüssel werden die Parasiten so klassifiziert, daß auch für den Ungeübten eine Artzuordnung möglich ist. Dabei wird wie bei den einzelnen Artcharakterisierungen die neue systematische Einordnung der Trypanorhyncha verwendet (Kapitel 5). Voraussetzung für eine sichere Identifizierung ist auch in diesem Bestimmungsschlüssel, daß der Leser sich mit der dieser Arbeit zugrundeliegenden Terminologie vertraut gemacht hat. Die Definitionen der verwendeten Begriffe ergeben sich aus den Ausführungen in den Kapiteln 1.2 und 2.3.

Dieser Bestimmungsschlüssel hat eine eigene Nummerierung auf dem unteren Seitenrand. Die folgende Aufstellung gibt einen Überblick über die Seitenzahl, auf der die Taxa und die einzelnen Arten innerhalb des Bestimmungsschlüssels vorkommen.

Schlüssel zu den Überfamilien und Familien I (* = zugehörige Arten in dieser Arbeit nicht beschrieben)

- Otobothrioidea;
 Otobothriidae, Pseudotobothriidae, Paramybeliniidae *
 Eutetrarhynchoidea;
 Eutetrarhynchidae, Mixodigmatidae *, Shirleyrhynchidae *
 Tentacularioidea;
 Hepatoxylidae, Lacistorhynchidae, Aporhynchidae *, Tentaculariidae,
 Gilquiniidae *, Gymnorhynchidae

Schlüssel zu den Gattungen und Arten II-IV

<i>Callitetrarhynchus</i>	III	<i>Oncomegas</i>	II
<i>Dasyrhynchus</i>	III	<i>Otobothrium</i>	II
<i>Floriceps</i>	III	<i>Poecilancistrum</i>	II
<i>Grillotia</i>	III	<i>Pseudogrillotia</i>	III
<i>Gymnorhynchus</i>	IV	<i>Pseudolacistorhynchus</i>	II
<i>Hepatoxylon</i>	II	<i>Pseudotobothrium</i>	II
<i>Nybelinia</i>	III	<i>Pterobothrium</i>	IV
<i>Progrillotia</i>	III	<i>Tentacularia</i>	III

Schlüssel zu den Überfamilien und Familien

Sinnesgruben auf den Bothridienrändern (Bild 154, 173, 176)	Otobothrioidea
Keine Sinnesgruben auf den Bothridienrändern;	
- Präbulbularorgane vorhanden (Abb. 62 c)	Eutetrarhynchoidea
- Keine Präbulbularorgane	Tentacularioidea

Überfamilie: Otobothrioidea

Hakenreihen teilweise reduziert	Otobothriidae
Hakenreihen vollständig;	
- Scolex länglich, Behakung heteroacanth typica, mindestens 45 Haken je Haupthakenreihe (Bild 155-157)	Pseudotobothriidae
- Scolex rundlich und kompakt, Behakung homeoacanth, unter 10 Haken je Haupthakenreihe (Dollfus 1966)	Paranybeliniidae

Überfamilie: Eutetrarhynchoidea

2 Bothridien (Beveridge 1990 b)	Eutetrarhynchidae
4 Bothridien;	
- Behakung poeciloacanth (Dailey & Vogelbein 1982)	Mixodigmatidae
- Behakung heteroacanth typica (Beveridge & Campbell 1988 b)	Shirleyrhynchidae

Überfamilie: Tentacularioidea

2 Bothridien	1
4 Bothridien	2
1 Behakung homeoacanth (Bild 28)	Hepatoxylidae
Behakung Hakenreihen teilweise reduziert	Lacistorhynchidae
2 Mit Tentakelapparat	3
Ohne Tentakelapparat (Beveridge 1990 a)	Aporhynchidae
3 Behakung homeoacanth (Bild 9, 16-18, 23, 26)	Tentaculariidae
Anders	4
4 Vollständige Haupthakenreihen (Beveridge 1990 a)	Gilquiniidae
Hakenreihen teilweise reduziert	Gymnorhynchidae

Schlüssel zu den Gattungen und Arten**Familie: Otophriidae**

	Verhältnis von Pars vaginalis zu Pars bulbosa ungefähr 2:1, Tentakelscheiden gestreckt oder leicht gewunden und nicht spiralig, Behakungsformel: 4/-/2(H)/15(Hb)/- (Abb. 72-73)	<i>Poecilancistrum</i> <i>P. caryophyllum</i>
	Einzigste Art:	
	Pars vaginalis deutlich länger, Tentakelscheiden leicht geschwungen oder spiralig aufgewunden	<i>Otophrium</i> 1
1	6 Haupthaken (Abb. 65, Bild 149-152)	<i>O. cysticum</i>
	7 Haupthaken (Abb. 69, 71; Bild 163-166, 171)	2
2	Mit charakteristischer Basalbehakung (Bild 172)	<i>O. penetrans</i>
	Ohne charakteristische Basalbehakung (Bild 167)	<i>O. insigne</i>

Familie: Pseudotophriidae

	Verhältnis von Pars vaginalis zu Pars bulbosa ungefähr 2:1, Bulben mindestens 5 mal so lang wie breit, Behakungsformel: 45-50/-/-/- (Bild 155-157)	<i>Pseudotophrium</i> <i>P. dipsacum</i>
	Einzigste Art:	

Familie: Eutetrarhynchidae

	Einzelner Makrohaken auf der äußeren Tentakeloberfläche der Basalbehakung	<i>Oncomegas</i>
	Behakungsformel: 11/-/-/+ [9/-/-/+] (Bild 140-144)	<i>O. wagneri</i>

Familie: Hepatoxylidae

	Großer Scolex, Tentakel inserieren an der Scolexspitze	<i>Hepatoxylon</i>
	Tentakel haben eine rundliche Form, Behakungsformel: 11-5/ho/- (Bild 28)	<i>H. trichiuri</i>

Familie: Lacistorhynchidae

	Tentakelbehakung mit einer Hakenkette auf der äußeren Tentakeloberfläche (Bild 95, 110)	1
	Tentakelbehakung ohne Hakenkette auf der äußeren Tentakeloberfläche	7
1	5 Haupthaken und drei Zwischenhaken	2
	7 Haupthaken und ein Zwischenhaken	3
	Anders	6
2	Behakungsformel 5/+/1(R)/-/+ (Abb. 59, Bild 125-127)	<i>Pseudolacistorhynchus</i>
	Einzigste Art:	<i>P. noodti</i>

3	Die Haken der Hakenkette im Basalteil der Tentakel sind flügelähnlich geformt (Bild 105)	<i>Floriceps</i> 4
	Die Form der Haken der Hakenkette ist im Basal- und Metabasalteil der Tentakel gleich	<i>Callitetrarhynchus</i> 5
4	Die Haupthaken 1 (1') und 2 (2') sind ungefähr gleichgroß und ähnlich geformt (Bild 101)	<i>F. saccatus</i>
5	Der Zwischenhaken hat die gleiche Größe wie der 7. Haupthaken (Bild 118) ...	<i>C. speciosus</i>
	Der Zwischenhaken ist kleiner als der 7. Haupthaken (Bild 111)	<i>C. gracilis</i>
6	Langer Scolex mit 10 Haupthaken und mehreren Zwischenhakenreihen (Beveridge & Campbell 1993)	<i>Dasyrhynchus</i>
	Die Hakenkette besteht aus eng zusammenstehenden, schräg voneinander versetzten Haken (Abb. 51, Bild 95)	<i>D. giganteus</i>
7	Hakenband aus kleinen Häkchen auf der äußeren Tentakeloberfläche vorhanden (Bild 64, 88)	8
	Hakenband auf der äußeren Tentakeloberfläche fehlt	9
8	10 Haupthaken mit charakteristischer Basalbehakung (Bild 82)	<i>Grillotia perelica</i>
	10 Haupthaken ohne charakteristische Basalbehakung	<i>Pseudogrillotia pleistacantha</i>
	7 Haupthaken ohne charakteristische Basalbehakung (Bild 86-89)	<i>Pseudogrillotia zerbiae</i>
	6 Haupthaken ohne charakteristische Basalbehakung (Bild 69-71)	<i>Grillotia heptanchi</i>
	4 Haupthaken mit charakteristischer Basalbehakung (Bild 64-66)	<i>Grillotia erinaceus</i>
9	Behakungsformel: 7/-/2(H)/-/- (Abb. 34)	<i>Grillotia kovalevae</i>
	Behakungsformel: 6/-/3(H)/-/- (Abb. 41)	<i>Grillotia rowei</i>
	Behakungsformel: 4/-/2(R)/-/-+ [4/-/1(R)/-/-+] (Abb. 43)	<i>Progrillotia dollfusi</i>

Familie: Tentaculariidae

	Scolexform langgestreckt und schlank, Pars bothridialis über 5 mal länger als der Pars vaginalis, Bothridien ohne wulstförmige Ränder	<i>Tentacularia</i>
	Einzige Art:	<i>T. coryphaena</i>
	Scolexform rundlich, Bothridien mit wulstförmigen bzw. freien Rändern	<i>Nybelinia</i> 1
1	Tentakelbehakung homeocanth, homeomorph	2
	Tentakelbehakung homeocanth, heteromorph	3
2	Behakungsformel: 8/ho/-, Haken mit stark verlängertem Hakenschaft (Bild 9-10)	<i>N. edwinlintoni</i>
	Behakungsformel: 6/ho/-, Haken rosendorntartig (Bild 23)	<i>N. sp. (N. lingualis)</i>
3	Behakungsformel: 7/he/-, Hakengröße auf der inneren Tentakeloberfläche: 9-9,5 µm, Hakengröße auf der äußeren Tentakeloberfläche: 5-6,5 µm (Bild 16-18)	<i>N. alloitica</i>
	Behakungsformel: 6/he/-, Hakengröße auf der inneren Tentakeloberfläche: 8-9 µm, Hakengröße auf der äußeren Tentakeloberfläche: 7-8 µm (Bild 26).....	<i>N. sp. (N. senegalensis)</i>

Familie: Gymnorhynchidae

	Schlauchähnliche Verlängerungen an den Bothridienspitzen, an denen die Tentakel inserieren, sind vorhanden (Abb. 21, Bild 35)	<i>Gymnorhynchus</i> 1
	5 Haupthaken, Tentakel inserieren an den Bothridienspitzen	<i>Pterobothrium</i> 2
1	9 Haupthaken mit einem Hakenband auf der äußeren Tentakeloberfläche (Bild 33-37)	<i>G. thyrstitae</i>
2	Scolex extrem schlank, Haupthaken stilettartig geformt (Abb. 25, Bild 44-47) . Anders	<i>P. heteracanthum</i> 3
3	Durchgehendes Hakenband auf der äußeren Tentakeloberfläche, charakteristische Basalbehakung fehlt	<i>P. kingstoni</i>
	Hakenband auf der äußeren Tentakeloberfläche fehlt im distalen Tentakelbereich, eine charakteristische Basalbehakung ist vorhanden	<i>P. crassicolle</i>

4 Darstellung der Einzelergebnisse

4.1 Charakterisierung der Oberflächenstrukturen

4.1.1 Mikrotrichen und Oberflächenhaken

Bei den nachgewiesenen Oberflächenstrukturen fallen neben den schon bekannten unterschiedlichen Rüsselhaken und Hakenanordnungen insbesondere die Mikrotrichen auf den Scolexoberflächen auf. Ihre Form und Größe kann sich je nach Rüsselbandwurmart und ihrem Sitz auf dem Scolex deutlich unterscheiden (Richmond & Caira 1991).

Es wurden in dieser Arbeit 7 verschiedene Mikrotrichentypen unterschieden. Als auffälligster Mikrotrichentypus können **fingerhandschuhähnlich** geformte Mikrotrichen angesehen werden, welche sehr häufig auf den inneren und äußeren Saugnapfoberflächen (Bild 120-122) sowie bei einigen Arten auch auf der Pars vaginalis zu finden sind (Bild 123). Sie bestehen aus einer verbreiterten Mikrotrichenbasis, einem Mikrotrichenschaft und einer unterschiedlichen Anzahl an fingerförmigen Fortsätzen. Die Zahl dieser Fortsätze kann zwischen 2 und 11 schwanken (Bild 136, 92-93). Dabei kommen auf einer Rüsselbandwurmart diese Mikrotrichen zumeist mit einer unterschiedlichen Anzahl an Fortsätzen vor. Der zweithäufigste Typus sind die **fadenförmigen** Mikrotrichen. Diese Mikrotrichen sind zumeist sehr klein und bedecken die innere Saugnapf- (Bild 19) sowie die Körperoberfläche (Bild 14, 22) vieler Postlarven. Zusätzlich ist dieser Typus auch auf den Körperoberflächen von Plerocercoiden aus der Familie Obothriidae zu finden (Bild 161, 170).

Weitere Mikrotrichentypen kommen nur vereinzelt vor. So lassen sich auf den Scolexenden (Appendix, Pars postbulbosa) von *Pseudotobothrium (Obothrium) dipsacum* und *Patellobothrium quinquecatenatum* lange, schlanke und somit **haarförmige** Mikrotrichen ausmachen (Bild 162, 195). **Cilienähnliche** Mikrotrichen befinden sich bei den Arten innerhalb der Obothriidae in den Sinnesgruben auf den Saugnapfrändern sowie erstmalig auf der Saugnapfoberfläche von *Patellobothrium quinquecatenatum* (Bild 173, 190-192). **Papillenförmige** Mikrotrichen bedecken die Pars vaginalis von *Pterobothrium kingstoni* (Bild 61) und *Pseudolacistorhynchus noodti* (Bild 137). **Blattförmige** Mikrotrichen sind auf den Saugnapfoberflächen von *Nybelinia alloiotica* und *Obothrium insigne* nachzuweisen (Bild 19, 169). Ein sehr spitzer und **stilettförmiger** Mikrotrichentypus ist auf der Saugnapfoberfläche des Eutetrarhynchiden *Oncomegas wagneri* (Bild 145) zu finden.

Neben diesen verschiedenen Mikrotrichentypen konnte mit charakteristischen Oberflächenhaken eine weitere Oberflächenstruktur nachgewiesen werden, die bei den Arten innerhalb der Familie Tentaculariidae vorkommt. Diese Oberflächenhaken säumen die Ränder der Bothridien sowie Teile der Oberflächen zwischen den Saugnapfen im vorderen Teil des Scolex (Bild 11). In Richtung der Saugnapfinnenflächen gehen sie bei *Nybelinia edwinlintoni* in Felder mit stiletartig geformten Mikrotrichen über (Bild 12).

4.1.2 Rüsselhaken

In dieser Arbeit werden die Haken auf den Tentakeln der Rüsselbandwürmer aufgrund ihrer Form und spezifischen Anordnung in verschiedene Hakentypen eingeteilt. Diese Einteilung der Haken bildet die Grundlage der funktionsmorphologischen Betrachtung von Rüsseln und Haken (Kapitel 4.2.2). In der Metabasalbehakung sind generell 5 verschiedene Hakentypen zu unterscheiden, wobei sich jedoch auch Übergänge zwischen den einzelnen Formen finden lassen:

Schneidehaken: Schneidehaken weisen eine angedeutete Schneidefläche entlang der inneren Hakenkante auf (Abb. 80). Die äußere Hakenkante erscheint abgerundet. Die Haken stehen häufig frei und unbeengt auf der inneren Tentakeloberfläche. Weitere Charakteristika sind eine deutlich ausgeprägte Hakenspitze und eine längliche Hakenbasis. Ihre Form ist häufig rosendornartig. Dieser Hakentyp entspricht dem ersten Haupthakenpaar vieler hetero- und poeciloacanth behakter Arten, wie beispielsweise bei *Pterobothrium kingstoni* (Bild 56-57), *Grillotia erinaceus* (Bild 62-63), *Callitetarhynchus gracilis* (Bild 108), *Pseudolacistorhynchus noodti* (Bild 125) und *Otobothrium penetrans* (Bild 171).



Abb. 80: Schneidehaken im Profil und im Querschnitt auf Höhe des Hakenschaftes.

Reißhaken: Reißhaken ähneln den Schneidehaken, sie sind jedoch deutlich massiver (Abb. 81). Ihre innere Schneidefläche ist abgerundet und der Hakenschaft kann teilweise stark verlängert sein (Bild 10). Typische Reißhaken stehen auf den inneren Tentakeloberflächen von hetero- und poeciloacanth Arten (*Grillotia rowei*, Bild 83; *Pseudogrillotia zerbiae*, Bild 86; *Dasyrhynchus giganteus*, Bild 94), sie sind aber auch typisch für viele homeoacanth Rüsselbandwürmer (*Tentacularia coryphaenae*, Bild 1; *Nybelinia edwinlintoni*, Bild 10; *Nybelinia alloiotica*, Bild 16-18). Die Reißhaken sind ähnlich den Schneidehaken freistehend.



Abb. 81: Reißhaken im Profil und im Querschnitt auf Höhe des Hakenschaftes.

Klemmhaken: Klemmhaken stehen grundsätzlich in Reihen oder kleinen Gruppen sehr eng zusammen. Es lassen sich zwei Typen unterscheiden. Der erste Hakentyp ist klein, stabil und hat eine kurze, häufig stark gebogene Spitze (Abb. 82). Er bildet beispielsweise die Hakenkette von *Dasyrhynchus giganteus* (Bild 95).



Abb. 82: Klemmhaken der äußeren Tentakeloberfläche von *Dasyrhynchus giganteus*.

Der zweite Klemmhakentyp ist rosendornartig geformt und steht auf der äußeren Tentakeloberfläche von *Pseudotobothrium (Otobothrium) äpsacum* (Bild 158). Obwohl er seiner Form nach den Schneidehaken entspricht, stehen die Haken extrem dicht zusammen. Sie lassen sich also nicht morphologisch sondern nur funktional als Klemmhaken deuten (siehe Kapitel 4.2.2).

Haltehaken: Haltehaken können verschiedene Formen aufweisen. Der erste Typ hat im Gegensatz zu den Klemmhaken eine deutlicher ausgeprägte Hakenspitze (Abb. 83) und die zusammenstehenden Haken weisen einen größeren Abstand zueinander auf. Vielfach ist auch die Hakenbasis im Vergleich zur Hakenlänge stark vergrößert. Diese Hakentypen stehen zumeist in der Form von Hakenbändern oder Hakenfeldern auf der äußeren Tentakeloberfläche heteroacanthen und poeciloacanthen Arten wie beispielsweise bei *Grillotia perelica* (Bild 80-82), *Pseudogrillotia zerbiae* (Bild 88) und *Dasyrhynchus giganteus* (Bild 98). Ebenfalls zu diesem Hakentypus gehören zumeist die Haken der Hakenketten poeciloacanthen Rüsselbandwürmer.

Ein weiterer Haltehakentyp hat eine stilettartige Form (Abb. 84). Die Haken sind schlank, länglich oder etwas gebogen und immer sehr spitz. Aus ihnen setzen sich häufig die Zwischenhakenreihen bei hetero- und poeciloacanthen Rüsselbandwurmartens zusammen (Bild 80-81).

Spannhaken: Spannhaken sind lang, schlank und weisen häufig eine stark gebogene Spitze auf (Abb. 85) (Bild 78). Auch können sie ähnlich den stilettartigen Haltehaken geformt sein, ihre Spitze ist in diesen Fällen jedoch stark verbreitert oder zwei bis mehrfach geteilt (Bild 47-48). Dieser Hakentyp steht in den meisten Fällen auf den beiden seitlichen Tentakeloberflächen und grenzt an die Schneide- oder Reißhaken auf der inneren Tentakeloberfläche.



Abb. 83: Haltehaken von der äußeren Tentakeloberfläche heteroacanthen und poeciloacanthen Rüsselbandwürmer.



Abb. 84: Schlanker, stilettartiger Haltehaken.



Abb. 85: Spannhaken.

Zusätzlich zu diesen 5 Hakentypen finden sich im Basalteil der Tentakel noch eine Reihe weiterer speziell geformter Haken. Sie unterscheiden sich zumeist aufgrund ihrer Größe von den Haken der Metabasalbehakung. Besonders auffällig sind massiv vergrößerte Reibhaken sowohl auf der inneren (*Dasyrhynchus giganteus*, Bild 96) als auch auf der äußeren (*Oncomegas wagneri*, Bild 144) Tentakeloberfläche. Eine weitere besondere Hakenform in der Basalbehakung läßt sich als Schnabelhaken bezeichnen. Diese Haken kommen auf der äußeren Tentakeloberfläche vor und charakterisieren insbesondere Arten der Gattungen *Lacistorhynchus*, *Pseudolacistorhynchus* und *Grillotia* (Bild 133).

4.1.3 Andere Oberflächenstrukturen

Bei einigen Arten konnten weitere spezifische Oberflächenstrukturen dokumentiert werden. Auf der Körperoberfläche der Art *Pterobothrium heteracanthum* sind die Mikrotrichen vollkommen reduziert. Stattdessen ist die gesamte Oberfläche mit vielen, unterschiedlich großen Poren bedeckt (Bild 54). Ähnliche Poren finden sich auch auf der Körperoberfläche von *Hepatoxylon trichiuri* (Bild 31-32), wobei jedoch bei dieser Art weiterhin fadenförmige Mikrotrichen zwischen den Poren zu erkennen sind. Die Tentakel von *Pseudolacistorhynchus noodti* zeigen auf der inneren Tentakeloberfläche eigentümliche Porenfelder, welche regelmäßig und in gleichmäßigen Abständen unterhalb der ersten Haupthaken (I (I')) vorkommen (Bild 125). Im Gegensatz zu den gleichmäßig verteilten Poren auf den Scolexoberflächen von *Pterobothrium heteracanthum* und *Hepatoxylon trichiuri* befinden sich die einzelnen Poren auf der Tentakeloberfläche nur auf diesen wulstförmigen Porenfeldern.

Neuartige Mikrotrichenanordnungen wurden bei dieser Untersuchung an der Scolexspitze von *Poecilancistrum caryophyllum* festgestellt. Die Scolexspitze weist mikrotrichenfreie Gruben auf, welche zwischen den fadenförmigen Mikrotrichen zu erkennen sind (Bild 175). Charakteristische Sinnesgruben wurden bei den Arten *Otobothrium penetrans* (Bild 173), *Poecilancistrum caryophyllum* (Bild 176) und *Poecilacanthum oweni* (Bild 204) dokumentiert. Bei allen drei Arten sind diese Gruben hufeisenförmig und mit cilienförmigen Mikrotrichen besetzt. Morphologische Unterschiede konnten bei diesen drei Arten nicht festgestellt werden.

4.2 Funktionsmorphologie von Mikrotrichen, Rüsseln und Haken

4.2.1 Mikrotrichen

Mikrotrichen: Über die Funktionsmorphologie und über den Sinn einer solch unterschiedlichen Ausprägung der Mikrotrichen auf der Scolexoberfläche ist bis heute nur wenig bekannt. Nach Lumsden (1966) wird bei den Cestoden die Berührung zwischen Parasit und Wirt morphologisch durch eine Zellmembran hergestellt, die

sich aus einer peripheren Cuticula und darunterliegenden Muskel-Drüsenzellen zusammensetzt. Dabei handelt es sich bei der cuticulären Schicht um ein für absorptive Aufgaben spezialisiertes Synzytium. Lumsden & Hildreth (1983) sahen die Hauptaufgabe der Mikrotrichen in der Vergrößerung dieser absorptiven Tegumentoberfläche. Die beiden Autoren vermuteten zudem die Mithilfe der stilett- bzw. hakenförmigen Mikrotrichen (Oberflächenhaken) bei der Anheftung des Scolex an das Wirtsgewebe sowie bei der Fortbewegung. Zu einem ähnlichen Schluß kam Graeber (1978), der die Anheftung, Fortbewegung, Schutz, Nahrungsresorption und möglicherweise auch Sekretion als Aufgabe der Mikrotrichen ansah. Hess & Guggenheim (1977) wiesen Mikrotrichen mit sensorischen Endungen auf dem Tetrathyridium von *Mesocestoides corti* nach und formulierten für zwei weitere Mikrotrichentypen spezifische Funktionen. Während filamentartige Mikrotrichen vermutlich der Nahrungsaufnahme dienen, handelt es sich bei blattförmigen Mikrotrichen um spezialisierte Formen für die Fortbewegung.

Die in dieser Arbeit festgestellten Mikrotrichentypen lassen sich nun ebenfalls diesen unterschiedlichen Funktionen zuordnen. Sowohl die fingerhandschuhähnlichen und fadenförmigen als auch die papillenförmigen Mikrotrichen dienen vermutlich der Nahrungsaufnahme. Sie vergrößern die zur Verfügung stehende Körperoberfläche, wobei die Oberfläche der Mikrotrichenbasis als hauptverantwortlich für die Nahrungsresorption angesehen werden kann (Graeber 1978). Als Hilfe bei der Verankerung (MacKinnon & Burt 1983) und Fortbewegung können die blatt- und stilettförmigen Mikrotrichen sowie die Oberflächenhaken fungieren. So verankern die Rüsselhaken von *Nybelinia edwinlintoni* den Scolex in dem zu durchwandernden Wirtsgewebe und bohren eine Öffnung, bevor die Mikrotrichen und Oberflächenhaken das Gewebe an der Scolexspitze auseinanderziehen (Bild 13). Mit der Ausrichtung der Oberflächenstrukturen in Richtung Scolexhinterende dienen dabei die stilettförmigen Mikrotrichen und Oberflächenhaken auch der Verankerung des Scolex in der bereits eingenommenen Position im Wirtsgewebe. Rezeptorische Funktionen könnten die cilienähnlichen bzw. die haarförmigen Mikrotrichen ausüben.

4.2.2 Rüssel und Haken

Im folgenden wird eine Theorie vorgestellt, nach der sich die Ausprägung von unterschiedlichen Haken und Behakungsanordnungen auf den Tentakeln der Rüsselbandwürmer erklären läßt. Dieser theoretische Ansatz ist notwendig, da bisher keine Informationen über die tatsächlichen Verhältnisse während des Ausstülpvorganges und keine *in situ*-Schnitte von angehefteten Rüsseln vorliegen.

Bei der Funktionsmorphologie der Haken läßt sich generell zwischen homeoacanthen sowie heteroacanthen und poeciloacanthen Behakungstypen unterscheiden:

Homeoacanth Rüsselbandwürmer zeichnen sich aus durch ihre spiralig angeordnete Behakung mit ihren häufig gleichartig geformten, massiven Rüsselhaken. Ihre Adultstadien leben überwiegend im Magen von Knorpelfischen (Fam. Tentaculairidae). Diese Mägen sind J-förmig und gliedern sich in eine absteigende *Pars cardiaca* und eine aufsteigende *Pars pylorica*. Die Magenwand besteht aus einer Schleimhaut (*Tunica mucosa*) und einer darunter folgenden, dicken Muskelschicht (*Tunica muscularis*) mit einer inneren Ring- und äußeren Längsmuskellage. In der *Pars cardiaca* findet sich zudem eine weitere Muskelschicht in der Schleimhaut, die *Muscularis mucosae* (Fiedler 1991). Die Rüssel der Bandwürmer stoßen somit schon direkt hinter der Schleimhaut auf die kompakte Magenmuskulatur, in die sie eindringen müssen. Dieses kann als Ursache für die Ausbildung von relativ kurzen Tentakeln mit kompakten und massiven Rüsselhaken angesehen werden. Lange und schlanke Hakenformen, wie sie bei den meisten Arten der heteroacanthen und poeciloacanthen Trypanorhyncha zu finden sind, würden vermutlich bei einem zu großen Widerstand während des Ausstülpvorganges entweder nicht in die Magenmuskulatur eindringen können oder abbrechen. Als Verankerung sind dünne Haken mit weit ausladenden Hakenspitzen in einer solchen Umgebung ebenfalls überflüssig. Sind die Tentakel erst einmal eingebohrt, so sorgt die Kontraktion der Magenmuskulatur als Reaktion auf den Fremdkörper auch bei kleineren, kompakten Haken und kurzen Tentakeln für einen sicheren Halt.

Der Vorgang während des Ausstülpens läßt sich wie folgt beschreiben:

Die spirale Hakenanordnung bewirkt, daß während des Ausstülpvorganges der Tentakel jeweils zwei gegenüberliegende Haken gleichzeitig über die Kante am Rüsselende ausgeklappt werden (Abb. 86 a). Von dem Tentakelzentrum ausgehend greifen die Hakenspitzen in das Wirtsgewebe und ziehen dieses in entgegengesetzter Richtung auseinander. Das Wirtstiergewebe wird gespannt, bevor es entlang der inneren Hakenkante aufgetrennt oder aufgerissen wird. Das nächste Hakenpaar folgt in einem Winkel von ca. 90° (Abb. 86 b). Die nun folgenden Hakenpaare sind erneut um einen bestimmten Winkel von den ersten beiden Hakenpaaren versetzt (Abb. 86 c-d), der je nach Hakenanzahl auf den Tentakeln variiert. Schon im Wirt verankerte Haken dienen als Widerlager. So wird das Vordringen der Tentakel auch in tiefere Schichten des Wirtstiergewebes ermöglicht.

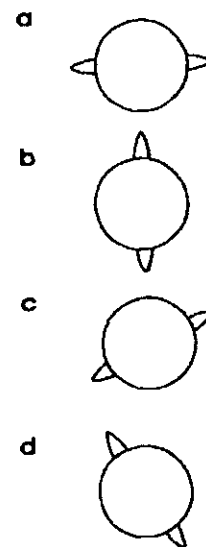


Abb. 86: Ausstülpvorgang bei einer homeoacanthen Behakung (Schritte a-d).

Im Gegensatz zu den homeoacanthen Rüsselbandwürmern sind hetero- und poeciloacanth Trypanorhynchiden Darmparasiten. Ihre zumeist hohlen Haken sitzen auf langen Tentakeln und sind heteromorph. Auf der Tentakelinnenseite dieser Trypanorhynchiden befinden sich die paarweise angeordneten, kräftigen Reiß- oder Schneidehaken. Ihre Hauptaufgabe liegt in dem Zerreißen von Darmwandgewebe. Auf der äußeren Tentakeloberfläche stehen zum einen Klemmhaken, welche das Wirtsgewebe während des Ausstülpvorganges zwischen einzelnen Haken oder ganzen Hakenreihen einklemmen. Weiterhin befinden sich dort die

Haltehaken, die das Darmwandgewebe an der äußeren Tentakeloberfläche fixieren. Diese Haken sind antagonistisch zu den Reiß- oder Schneidehaken auf der Tentakelinnenseite, wobei der von ihnen erfaßte Gewebeteil des Wirtes vermutlich nicht zerstört wird. Zudem ermöglicht ihre geringe Größe es den Trypanorhynchiden, ihre Tentakel trotz des weitgehend intakten Wirtsgewebes problemlos wieder zurückzuziehen. Auf den beiden seitlichen Tentakeloberflächen sind viele Tentakel mit Spannhaken bewehrt. Als wichtigste Aufgabe kann das Straffen des Wirtsgewebes angesehen werden, um den Zerreißvorgang durch die Reißhaken auf der Tentakelinnenseite zu erleichtern. Neben der Wechselwirkung zu den Reißhaken auf der Tentakelinnenseite üben diese Haken eine zusätzliche Haltefunktion aus. Dieses wird besonders deutlich bei der Behakung von *Grillotia perelica* (Bild 78). Aufgrund ihrer Länge ist es ihnen möglich, in noch nicht zerstörtes Wirtsgewebe auf der Tentakelinnenseite vorzudringen und so den Tentakel noch besser zu verankern. Auch sie verursachen dabei vermutlich nur eine geringe Zerstörung des Wirtsgewebes.

Der Aufenthaltsort der Parasiten im Endwirt ist wie schon bei den homeoacanthen Rüsselbandwürmern als Grund für eine solche Behakungsart anzusehen. Obwohl die Grobanatomie von Fischdärmen sehr unterschiedlich sein kann, ist ihr histologischer Aufbau ziemlich einheitlich (Fiedler 1991). Die Darmwand von Wirbeltieren, also auch von Fischen, wird von einer Schleimhaut (*Tunica mucosa*) ausgekleidet, die aus dem Darmepithel (*Lamina epithelialis mucosae*), einer Bindegewebslage (*Lamina propria mucosae*) und einer feinen Muskelschicht (*Lamina muscularis mucosae*) besteht (Remane *et al.* 1989). Es schließt sich eine weitere bindegewebige, blut- und lymphgefäßreiche Schicht an, die *Tela submucosa*, bevor die für die Darmperistaltik verantwortliche *Tunica muscularis* folgt. Diese setzt sich wiederum aus einer inneren Ring- und einer äußeren Längsmuskelschicht zusammen. Die heteroacanthen und poeciloacanthen Rüsselbandwürmer werden also mit einer äußerst flexiblen Darmwand konfrontiert, die sich von der muskulösen Magenwand weitgehend unterscheidet. Für einen sicheren Halt in lockeren Gewebeschichten wären also möglichst lange Tentakel sowie große, weit ausladende, widerhakenähnliche Hakenstrukturen vorteilhaft. Dieses sind genau die Merkmale, die poeciloacanth und heteroacanth behakte Tentakel auszeichnen.

Der Eindringvorgang von heteroacanthen und poeciloacanthen Bandwurmtentakeln in das Wirtsgewebe läßt sich wie folgt beschreiben. Bei dem Ausfahren der Rüssel berühren die Hakenspitzen der Reiß- oder Schneidehaken das Wirtstiergewebe als Erstes, wobei sie ungefähr in der Mitte der Tentakelspitze in das Gewebe zwischen den ausklappenden Haken greifen. Gleichzeitig werden die Haken der bothridialen und antibothridialen Tentakeloberflächen nacheinander und abwechselnd angestülpt. Bei weiterem Ausfahren der Tentakel wird der Angriffspunkt der Reißhakenspitzen auf den Tentakelinnenseiten in Richtung des Zentrums zwischen den

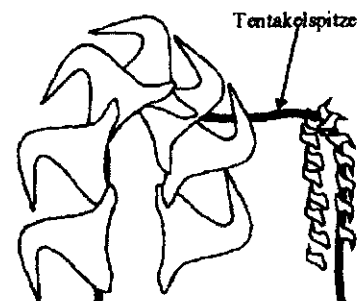


Abb. 87: Schematische Darstellung der antagonistischen Reiß- und Klemm- (Halte)haken.

Tentakeln gezogen. Diese Haken verursachen also eine horizontale Zugspannung im Wirtsgewebe. Die Spannhaken spannen das Gewebe, gleichzeitig dienen die Haken auf der äußeren Tentakeloberfläche als Widerlager zu den Reiß- oder Schneidhaken (Abb. 87). Das Darmepithel kann nun von den Reiß- oder Schneidhaken auf der inneren Tentakelseite durchtrennt werden. Anschließend werden weitere Haken ausgestülpt und wiederholen den Vorgang tiefer im Wirtsgewebe. Für die eigentliche Verankerung des Parasiten sind vermutlich alle Haken gleichzeitig verantwortlich. Die langen Tentakel ermöglichen es, möglichst viele Haken in der lockeren Darmwand zu positionieren und eventuell bis in die hinter der *Tela submucosa* liegende Muskelschicht vorzudringen.

Eine besondere Art dieses Ausstülpvorganges läßt sich bei der heteroacanthen Art *Pterobothrium heteracanthum* erkennen. Diese Art weist nur noch 5 Haupthaken auf den beiden seitlichen Tentakeloberflächen und keine Zwischenhaken mehr auf. Diese Haupthaken sind zu drei Spann- und zwei langen, stilettartigen Haltehaken umgeformt. Es fehlen sowohl die Reißhaken auf der Tentakelinnen- als auch die kleinen Klemm- und Haltehaken auf der Tentakelaußenseite. Bei dieser Art übernehmen die beiden Hakentypen auch die Aufgabe, das Darmgewebe wie mit einem Messer aufzuspießen. Alle fünf Haken bilden zusammen ein einziges Stilett (Bild 47), welches in die Darmwand eindringt und sich dort wie ein Anker auseinanderfaltet (Bild 46-47).

Die Basalbehakung von vielen Rüsselbandwürmern läßt sich häufig deutlich von den Metabasalbehakungen unterscheiden. Besonders auffällig sind die Hakenfelder mit vielen kleinen Haltehäkchen auf den äußeren Tentakeloberflächen. Die Basalbehakung ist verantwortlich für einen sicheren Erstkontakt mit dem Wirtsgewebe, da sie zuerst aus den Tentakelscheiden ausgefahren wird. Diese Tatsache läßt darauf schließen, daß sich viele kleinere Basalhaken für das Durchdringen der Schleimhaut und für ein erstes Festhalten an dem Wirtsgewebe sehr gut eignen. Zudem dienen diese Haltehäkchen bei hetero- und poeciloacanth behakten Arten als Widerlager zu den Reiß- und Schneidhaken auf der Tentakelinnenseite. Das Vorkommen von größeren und speziell geformten Basalhaken bei einigen Arten sollte ebenfalls auf ihre Lebensweise zurückgeführt werden. Bis heute ist jedoch zu wenig über die genauen Aufenthaltsorte der einzelnen Parasitenarten in ihren Endwirten bekannt.

4.3 Bedeutung der Oberflächenstrukturen als systematische Merkmale

4.3.1 Mikrotrichen

Bei fast allen Rüsselbandwürmern sind Saugnäpfe und Körperoberflächen mit Mikrotrichen bedeckt. Die Mikrotrichen aller Cestoden können als homologe Entwicklung angesehen werden, es handelt sich also auch innerhalb der Trypanorhyncha um ein monophyletisches Merkmal (Brooks *et al.* 1991).

Aufgrund ihrer Monophylie könnten die Mikrotrichen als systematisches Merkmal verwendet werden. Zu der gleichen Schlußfolgerung kommen Richmond und Caira (1991), welche diese Strukturen als systematisch informativ bezeichnen. Eine wichtige Voraussetzung für diese Aussage war, daß die Mikrotrichenformen bei der von ihnen untersuchten Art *Floriceps minacanthus* im Adult- und Larvalstadium übereinstimmen. Das gleiche Resultat ergibt sich aus dem Vergleich von Adult- und Larvalstadien der Art *Callitetrarhynchus gracilis* (Palm unveröff.).

Ein Vergleich von *Floriceps saccatus*, *Callitetrarhynchus gracilis*, *C. speciosus* (Bild 106-107, Bild 113-115, Bild 120-124) und *F. minacanthus* (Richmond & Caira 1991) aus der Familie der Lacistorhynchidae belegt, daß sich die Oberflächenstrukturen bei verschiedenen Arten einer Gattung oder innerhalb einer Familie sehr ähneln können. Gleichzeitig lassen sich diese Arten anhand dieses Merkmals deutlich von denen in der Gattung *Otobothrium* unterscheiden (Bild 159-162, Bild 168-170, Bild 185-189). Demnach könnten Mikrotrichen tatsächlich für eine Unterscheidung von verschiedenen Taxa verwendet werden. Problematisch für die Berücksichtigung in einer Systematik der Trypanorhyncha ist jedoch, daß sich die Oberflächenstrukturen bei Arten einer Gattung auch unterscheiden können. So hat *Pterobothrium heteracanthum* auf dem Scolex sämtliche Mikrotrichen reduziert (Bild 53-54), die Saugnapf- und Körperoberfläche von der in die gleiche Gattung gehörenden Art *P. kingstoni* ist mit Mikrotrichen bedeckt (Bild 60-61).

Weiterhin variiert die Ausprägung der Mikrotrichen je nach Scolexabschnitt beträchtlich. So stehen auf den Scolexoberflächen von *Patellobothrium quinquecatenatum* und *Pseudolacistorhynchus noodti* 7 bzw. 4 verschiedene Mikrotrichentypen (Saugnapffinnenfläche, Saugnapfaußenfläche, Körperoberfläche und Appendix: Bild 134-138, 189, 193-195). Richmond und Caira (1991) wiesen auf der Saugnapf- und Körperoberfläche von *Floriceps minacanthus* ebenfalls 6 verschiedene Mikrotrichentypen nach. Die Übergangszonen sind teilweise nur sehr schwer zu erkennen.

Es ist somit zu schlußfolgern, daß sich Mikrotrichen für die Trennung von Arten und Taxa auf Gattungsniveau durchaus eignen. Sie sollten jedoch aufgrund ihrer hohen Vielfalt und Variabilität immer nur ein untergeordnetes Merkmal darstellen. Erschwerend kommt hinzu, daß viele Rüsselbandwürmer in Bezug auf ihre Oberflächenstrukturen bisher nur sehr unzureichend dokumentiert wurden.

4.3.2 Rüsselhaken und Hakenanordnungen

Die Ausführungen in Kapitel 4.2.2 deuten darauf hin, daß es sich bei den unterschiedlichen Ausprägungen der Haken und Behakungsanordnungen bei Rüsselbandwürmern um eine reine Anpassung an den jeweiligen Lebensraum (beispielsweise Magen oder Darm) handelt. Demnach könnte es sich bei den ähnlichen

Behakungsanordnungen verschiedener Rüsselbandwurmfamilien auch um analoge Entwicklungen handeln. Analoge Merkmale sind für eine Verwendung in einer Systematik, die natürliche Verwandtschaftsverhältnisse darstellen soll, nicht oder nur in begrenztem Maße zu verwenden (beispielsweise für niedrige Taxa wie Gattungen). Auf diese Weise ließe sich erklären, daß in der derzeit gültigen Systematik nach Campbell & Beveridge (1994) verschiedene Familien zusammengestellt werden, welche abgesehen von der Behakungsanordnung keine weiteren Gemeinsamkeiten aufweisen (siehe Kapitel 1.5).

Nicht nur die Mikrotrichen sondern sämtliche Oberflächenstrukturen bei Plathelminthen sind sehr variabel. So befand Ehlers (1985) bei der Oberflächenstruktur einiger freilebender Plathelminthen, der epidermalen Textur, daß dieses Merkmal nicht als systematisches Merkmal zu verwenden ist. Die Unterschiede im Auftreten dieser durch die Epidermiszellen ziehenden Fibrillen traten zwischen den einzelnen Species oder rangniedrigen Monophyla auf und waren nicht immer repräsentativ für alle Arten der in seiner Arbeit genannten supraspezifischen Taxa. Im folgenden wird versucht, anhand der in dieser Arbeit beobachteten Strukturen die Aussagekraft der Haken und Behakungsanordnungen als systematisches Merkmal zu überprüfen. Anschließend erfolgt eine Bewertung, für welche Taxa sich dieses Merkmal in einer Systematik der Trypanorhyncha verwenden läßt.

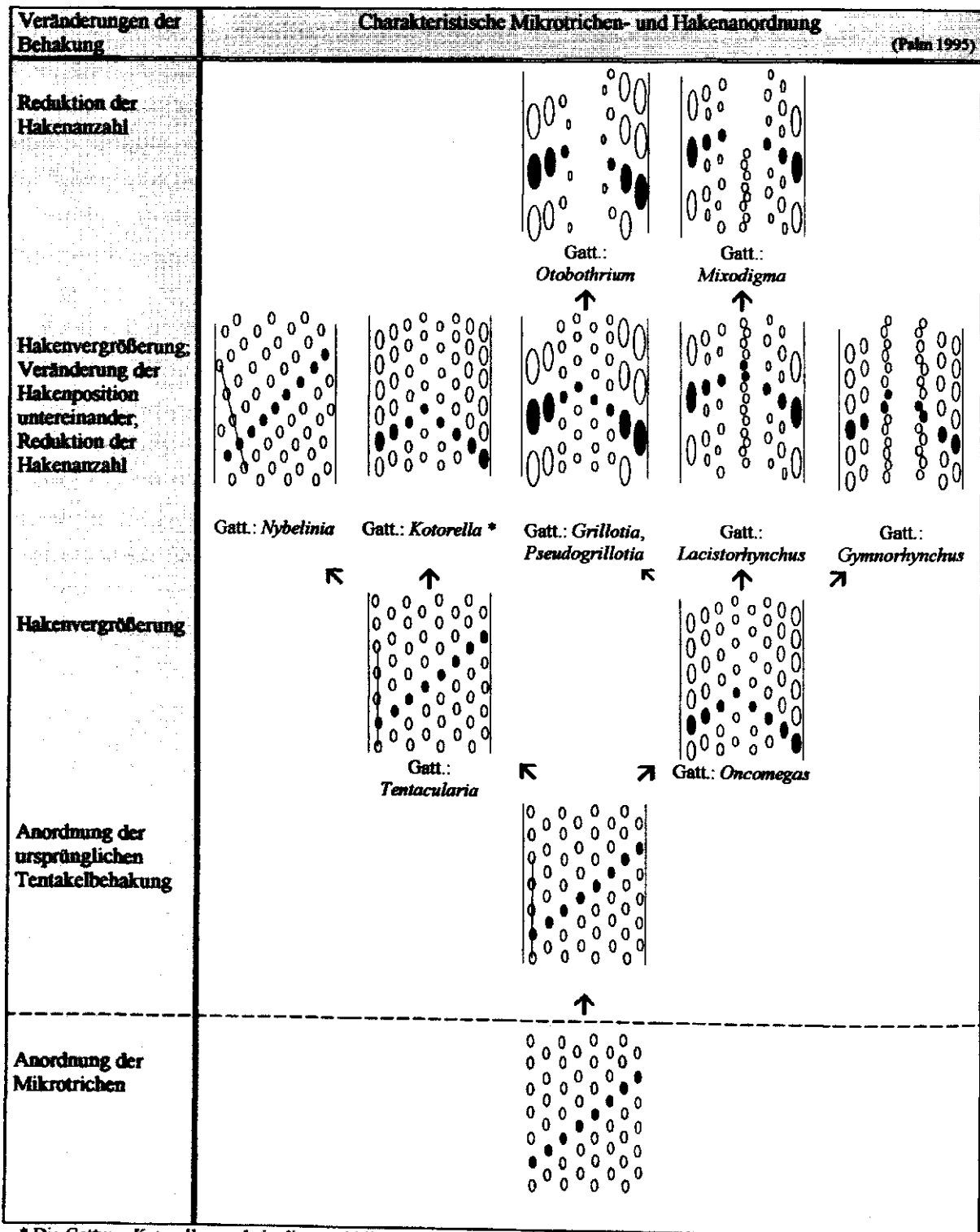
Es läßt sich feststellen, daß Mikrotrichen, Oberflächenhaken und Rüsselhaken als zueinander homologe Strukturen betrachtet werden können. Sämtliche Hakenanordnungen lassen sich von einem ursprünglichen, diagonal auf Lücke stehenden Anordnungsmuster ableiten, welches als die typische Mikrotrichenanordnung anzusehen ist. Dieser Nachweis einer monophyletischen Abstammung der Haken und Behakungsanordnungen ergibt sich aus den folgenden Beobachtungen.

Phylogenetisch waren vermutlich die Mikrotrichen der Ausgangspunkt für die Entwicklung der Rüsselhaken an den Tentakeln. Nach Rifkin *et al.* (1970) und Mount (1970) handelt es sich bei den Tegumenthaken der Cestoden um hoch spezialisierte Mikrotrichen (Lumsden 1975). Das Hakenmaterial wird durch die Fusion von elektronendichten Granulomen mit den Kanten und der Basis von sich entwickelnden Oberflächenausstülpungen gebildet (Mount 1970). Dieses elektronendichte Material bildet in einem ähnlichen Vorgang auch die distale Kappe, welche die mehr konventionellen Mikrotrichen auszeichnet (Braten 1968 a, 1968 b, Charles & Orr 1968, Featherston 1972, Holy & Oaks 1986, Lumsden 1966). Beide Strukturen sind somit zueinander homolog. Ehlers (1985) beschrieb, daß die substrukturelle Organisation der Mikrotrichen, die bereits bei den Proceroiden innerhalb der pseudophylliden Bandwurm-gattungen *Diphyllobothrium*, *Eubothrium*, *Ligula* oder *Haplobothrium* ausgebildet wird, übereinstimmt. Er vermutete, daß bei sämtlichen Eucestoda sogar die Art der Ausdifferenzierung in den verschiedenen Wirtsorganismen übereinstimmt. Die Haken am Rostellum der Cyclophyllidea sowie die Stacheln im Scolex-Bereich einiger Tetraphylliden wurden von ihm als modifizierte Mikrotrichen erkannt. Dementsprechend lassen sich auch die Rüsselhaken der Trypanorhyncha als abgewandelte Mikrotrichen interpretieren.

Pintner (1896) homologisierte den Tentakelapparat der Rüsselbandwürmer mit einer umgewandelten apikalen, auxiliären Sauggrube der Tetrabothrienscheibe einiger tetraphyllider Bandwurmart. Eine Voraussetzung für seine hypothetischen Phasen der phylogenetischen Entwicklung waren Häkchen auf dem Grund eines ursprünglich saugnapfähnlichen Gebildes. Diese Häkchen stellten Modifikationen der die Cuticula von Cestoden bekleidenden Härchen (Mikrotrichen) dar. Solche mit kleinen Haken besetzten Sauggruben lassen sich tatsächlich bei einigen Cestoden nachweisen. Pintner (1896) wies auf die häkchenbesetzten Saugnapfe der Gattungen *Echinocotyle* (Blanchard) und *Davainea* (Blanchard) hin. In dieser Arbeit wurden regelmäßig angeordnete, rosendornartige Häkchen auf den Saugnapfoberflächen sowie am Scolex zwischen den Saugnapfen der homeoacanthen Rüsselbandwürmer *Tentacularia coryphaenae*, *Nybelinia edwinlintoni*, *N. alloiatica* und *Nybelinia* sp. (*N. lingualis*/ *N. senegalensis*) nachgewiesen (Bild 5-6, 11, 20, 25, 27). Ihre Form entspricht weitgehend den als Schneidehaken bezeichneten Haken von hetero- und poeciloacanthen Rüsselbandwürmern. Am Rand der Oberflächenhakenfelder von *Nybelinia edwinlintoni* waren zudem Übergangszonen zu erkennen, in denen sich die Hakenform denen der übrigen Oberflächenstrukturen anpaßt. Bei *Nybelinia alloiatica* stimmt die Größe der Oberflächenhaken mit der von den basalen Rüsselhaken überein. Der Nachweis dieser Häkchen kann als Beleg dafür angesehen werden, daß sich die Mikrotrichen auf der Scolexoberfläche von Rüsselbandwürmern zu Oberflächenhaken und somit auch zu Rüsselhaken umgewandelt haben. Zusammen mit dem Nachweis einer fast identischen Struktur von der Basallamina des Scolextegumentes und der Tentakelstruktur durch Beveridge & Smith (1988) scheint sich hiermit die Hypothese von Pintner (1896) zu bestätigen.

Einen weiteren Hinweis für eine mögliche Abstammung trypanorhynchider Rüsselhaken und ihrer Anordnung von den Mikrotrichen geben die Anrichtung der Hakenspitzen von Rüssel- und Oberflächenhaken in Richtung des Scolexhinterendes sowie eine übereinstimmende Anordnung beider Strukturen diagonal zur Körperlängsachse. Die homeoacanthen Rüsselbehakung mit den spiralig, diagonal auf Lücke angeordneten Rüsselhaken läßt sich direkt aus der typischen Mikrotrichenanordnung ableiten (Abb. 88). Ebenfalls sind vermutlich alle unterschiedlichen Anordnungen der Behakungstypen von hetero- und poeciloacanthen Rüsselbandwürmern aus dem Anordnungsmuster der Mikrotrichen entstanden (Abb. 88). Hinzuweisen ist in diesem Zusammenhang auf die für die Basalbehakungen beider Gruppen typischen Häkchenfelder, welche ein den Mikrotrichen ähnliches Anordnungsmuster aufweisen. Die Basalhaken von *Tentacularia coryphaenae* entsprechen nicht nur ihrer Anordnung, sondern auch ihrer Form nach den der dreifingerigen Mikrotrichen einiger hetero- und poeciloacanthen Trypanorhyncha-Arten (Bild 3-4).

Sowohl die Rüsselhaken als auch ihre Anordnung auf den Tentakeln könnten als monophyletisches Merkmal in einem natürlichen System der Trypanorhyncha verwendet werden. Falls sich die unterschiedlichen Haken und Behakungsanordnungen je nach Lebensraum der jeweiligen Rüsselbandwurmart jedoch mehrfach parallel entwickeln konnten (Kapitel 4.2.2), müßte sich eine hohe Hakenvariabilität auch zwischen morphologisch



* Die Gattung *Kotorella* wurde in dieser Abbildung als heteroacanth typica interpretiert

Abb. 88: Stammbaumähnliche Darstellung der Behakungstypenentwicklung bei den Trypanorhyncha. Unter den Zeichnungen sind typische Gattungen mit den jeweiligen Behakungsanordnungen angegeben (Darstellung eines ganzen Tentakelumfanges).

sehr ähnlichen Arten nachweisen lassen. Somit ließe sich bestimmen, auf welchem Niveau (Taxon Überfamilie, Familie, Gattung, Art) diese Merkmale für eine Systematik der Trypanorhyncha geeignet sind.

Die homeoacanthen Behakung (beispielsweise Fam.: Tentaculariidae, Gatt.: *Tetrarhynchobothrium*) ist demnach der Mikrotrichenanordnung am ähnlichsten und somit die ursprünglichste Form. Durch einfache Vergrößerung, Verkleinerung und Positionsveränderung einzelner Haken lassen sich sämtliche heteroacanthen und pociloacanthen Behakungstypen von dieser ableiten (Abb. 88). Dieses entspricht den Ausführungen in dem von Dollfus (1942) aufgestellten Stammbaum der Rüsselbandwürmer, welcher hiermit in diesem Punkt bestätigt wird. Zu dem gleichen Ergebnis kamen Campbell & Beveridge (1994), die mit der geometrischen Methode der Isometrie die unterschiedlichen Behakungsanordnungen voneinander ableiteten.

Ein weiterer ursprünglicher Typus ist in der heteroacanthen Behakung eutetrarhynchider Rüsselbandwürmer zu sehen (*heteroacanth typica*). Dieser kann allein mit einer Größenveränderung von einzelnen Haken einer homeoacanthen Behakung erklärt werden, die den Betrachter optisch eine veränderte Hakenanordnung erkennen läßt (Abb. 6 und 88). Eine solche Behakung läßt sich beispielsweise bei den Arten *Kotorella pronosoma* (siehe Campbell & Beveridge 1994) und *Oncomesas wagneri* erkennen (Bild 140-143). Weitere heteroacanthen und auch pociloacanthen Behakungstypen könnten anschließend voneinander unabhängig aus ähnlichen, heteroacanthen Typen hervorgegangen sein (Abb. 88).

Die heteroacanthen Behakung mit Hakenbändern entsteht bei der Reduktion von einzelnen Hakenreihen auf den seitlichen Tentakeloberflächen bei gleichzeitiger Größenzunahme der verbleibenden Reihen. Ein pociloacanthen Behakungstyp mit einer oder zwei einzeln stehenden Hakenketten kann durch einfaches Einrücken der Haken auf der äußeren Tentakeloberfläche eines ursprünglich heteroacanthen, eutetrarhynchiden Typus entstehen. Bei fortschreitendem Einrücken der mittleren Haken wird eine Hakenkette sichtbar, es können aber auch 2 Hakenketten entstehen (Abb. 88). So erklärt sich die typische Anordnung von zwei Haken einer Hakenkette je Haupthakenreihe bei den pociloacanthen Gattungen *Callitetrarhynchus*, *Lacistorhynchus*, *Pseudolacistorhynchus* und *Patellobothrium* (Abb. 88). Ähnlich wie bei den heteroacanthen Typen mit Hakenbändern findet nun eine Reduktion einzelner Hakenreihen auf den seitlichen Tentakeloberflächen bei gleichzeitiger Größenzunahme der verbleibenden Haken statt. Dabei können auch mehrere Hakenreihen reduziert werden. Auf diese Weise entstehen Behakungen mit mehreren Zwischenhakenreihen je Haupthakenreihe. So läßt sich beispielsweise noch erkennen, daß bei *Dasyrhynchus giganteus* vermutlich 4 Haupthakenreihen zu Zwischenhakenreihen reduziert wurden (Bild 95). Als letzter Schritt wird die Hakenkette reduziert, wie wir es bei den Mixodigmatidae und einigen Arten der Gattung *Dasyrhynchus* erkennen können. Dabei könnte durch eine völlige Reduktion der basalen Hakenkette erneut eine heteroacanthen Behakungsanordnung entstehen.

Grillotia kovalevae weist eine besondere Behakung auf, aus der ebenfalls eine poeciloacanth Behakung entstehen kann. Die Behakungsanordnung dieser heteroacanth atypica behakten Rüsselbandwurmart weist auf der äußeren Tentakeloberfläche zwei in der Tentakellängsachse angeordnete Hakenreihen auf, welche aus einem Haupthaken und zwei Zwischenhaken bestehen (Abb. 35 b). Bei einer übereinstimmenden Hakengröße dieser 3 Haken würden auf der äußeren Tentakeloberfläche dieser Art eindeutig 2 Hakenketten (poeciloacanth Behakung) gebildet.

Die folgenden Beispiele belegen, daß sowohl die poeciloacanth Behakung als auch die Behakungsanordnung heteroacanth typica in Familien vorkommen können, welche nach Campbell & Beveridge (1994) nicht in deren Überfamilien Poecilacanthoidea bzw. Heteracanthoidea eingeordnet wurden.

In dieser Arbeit konnte mit *Poeciloacanthum oweni* erstmalig eine poeciloacanth behakte Art innerhalb der Otophriidae nachgewiesen werden. Gleichzeitig ergab die Analyse der Tentakel von *Otophrium dipsacum*, daß diese Art eine Behakung heteroacanth typica aufweist (neuer Gattungsname *Pseudotophrium*). In der Familie Otophriidae mit den bisherigen drei Gattungen *Diplootophrium*, *Otophrium* und *Poecilancistrum* war bisher nur die Behakungsanordnung heteroacanth atypica bekannt. *Poeciloacanthum oweni* ähnelt mit seiner Metabasalbehakung den Arten *Otophrium penetrans* und *O. insigne*, wobei jedoch eine Hakenkette aus großen dreieckig geformten Haken entlang der äußeren Tentakeloberfläche verläuft. Es könnte sich somit bei dieser Behakungsanordnung entweder um einen Vorläufer der typischerweise heteroacanth Behakungen dieser *Otophrium*-Arten handeln, oder auch um eine Parallelentwicklung.

Einen weiteren Ausnahmefall innerhalb der Otophriidae nimmt die Art *Otophrium cysticum* ein. Obwohl die Basalbehakung eindeutig belegt, daß diese Art eine Hakenreihe teilweise reduzierte und somit eine Behakung heteroacanth atypica aufweist (Bild 150), läßt sich insbesondere die Metabasalbehakung auch anders interpretieren. Bei einer durchaus zulässigen Interpretation der beiden Haupthaken 6 und 6' als Haken einer Hakenkette (Bild 151) ergibt sich für *Otophrium cysticum* eine poeciloacanth Behakung mit der Behakungsformel $5/+/1(H)/-/+$ an Stelle von $6/-/1(H)/-/+$. Diese Behakung würde den Behakungsanordnungen anderer poeciloacanth behakter Gattungen (beispielsweise *Callitetrarhynchus*: $7/+/1(H)/-/+$) mehr ähneln als denen sämtlicher anderer *Otophrium*-Arten.

Diese Erläuterungen zeigen, daß sich theoretisch alle bekannten Behakungsanordnungen von trypanorhynchiden Bandwürmern voneinander unabhängig aus ursprünglich homeoacanth Arten entwickeln konnten. Poeciloacanth Behakungsformen könnten sowohl aus der Behakungsanordnung homeoacanth, heteroacanth typica als auch aus der Anordnung heteroacanth atypica entstanden sein. Zudem könnten heteroacanth Hakenanordnungen nicht nur aus homeoacanth sondern auch aus poeciloacanth Formen hervorgegangen sein. Demnach müssen entgegen der Ansicht von Campbell & Beveridge (1994) die poeciloacanth Formen nicht unbedingt in der modernsten Überfamilie zusammengefaßt werden.

Für die meisten der morphologisch einheitlichen Rüsselbandwurmgruppen wurden mittlerweile die vier definierten Behakungsanordnungen *homeoacanth*, *heteroacanth typica*, *heteroacanth atypica* und *poeciloacanth* nachgewiesen. Unter Berücksichtigung der Erläuterungen unter 4.2.2 zur Funktionsmorphologie der verschiedenen Behakungsformen scheint sich somit zu bestätigen, daß sich innerhalb der Trypanorhyncha die Hakenformen und -anordnungen je nach bevorzugtem Anheftungsort im Verdauungstrakt der Endwirte beliebig abwandeln. Aus diesen Gründen sollte entsprechend der Vorgehensweise für die Erstellung eines biologischen Systems (siehe Kapitel 1.1), welches über die systematische Einordnung hinaus auch Verwandtschaftsbeziehungen der einzelnen Arten darstellt, die Behakungsanordnung nicht für ein höheres Taxon wie die Überfamilie verwendet werden. Auf dem Familienniveau ist eine Einteilung in die vier Behakungsanordnungen *homeoacanth*, *heteroacanth typica*, *heteroacanth atypica* und *poeciloacanth* ebenfalls nicht sinnvoll. Bei der Systematik von Campbell & Beveridge (1994) handelt es sich somit um ein rein enkaptisches System, aus dem sich insbesondere phylogenetische Verwandtschaftsverhältnisse der höheren Taxa nicht ableiten lassen.

Obwohl sich diese vier Behakungsanordnungen nicht für die Unterscheidung von höheren Taxa (Überfamilie, Familie) eignen, erscheint eine bedingte Anwendung dieses Merkmales auf dem Familienniveau in abgewandelter Form jedoch durchaus sinnvoll. Innerhalb der Trypanorhyncha scheint es zwei generelle Entwicklungslinien zu geben. Einerseits gibt es die Rüsselbandwürmer mit *homeoacanth*en und *heteroacanth*en (*typica*) Behakungen, bei denen nur vollständige Hakenreihen mit gleichförmigen Haken vorkommen. Es gibt weder Hakenbänder, Hakenfelder noch Zwischenhakenreihen. Mit dem Merkmal "Hakenreihen vollständig" hat sich innerhalb dieser Rüsselbandwurmgruppe ein ursprüngliches Merkmal erhalten. In der zweiten Gruppe, welche entweder eine *heteroacanth*e (*atypica*) oder eine *poeciloacanth*e Behakungsanordnung aufweist, findet sich das abgeleitete Merkmal "Hakenreihen teilweise reduziert". Diese beiden Merkmale finden somit auch in der in Kapitel 5 vorgestellten neuen Systematik der Trypanorhyncha ihre Berücksichtigung.

Weiterhin können unterschiedliche Behakungsanordnungen auf Gattungs- und Artniveau ebenfalls eine systematische Aussagekraft besitzen. Im Tierreich ist es grundsätzlich einfacher, einzelne Strukturen abzuwandeln oder zu reduzieren, als weitere den schon vorhandenen hinzuzufügen. Belege hierfür gibt es aus den meisten Tiergruppen. Für die Plathelminthes beschreibt Ehlers (1985) die Reduktion der Marginalhäkchen von der relativ hohen Zahl von vermutlich 16 (*Monogenea*) bis hin zu 10 bei den ursprünglichen Bandwürmern *Gyrocotylidea* und *Amphilinidea* sowie 6 bei den höher entwickelten *Cestoida*. Während der Autor für die Reduktion dieser Häkchen innerhalb einzelner *Monogenea*-Taxa die Anpassung an den jeweiligen Festheftungsort der Parasitenlarven auf dem Wirtstierkörper verantwortlich macht (Kiemen, Pflacoidschuppen, Harnblase, etc.), sieht er bei den *Oncosphären* der Bandwürmer die Reduktion der Marginalhäkchen als Resultat der endoparasitären Lebensweise. Gelangt die Erstlarve in ihren ersten Zwischenwirt, so werden die Marginalhäkchen als Anheftungs- und Bohrorgane funktionslos. Dieser Ansatz belegt den direkten Zusammenhang zwischen einer Merkmalsausprägung innerhalb einer parasitären

Tiergruppe und deren Funktionsmorphologie (vergleiche Kapitel 4.2). Bei den Trypanorhyncha kann eine hohe Hakenzahl auf den Tentakeln im Vergleich zu einer geringen ebenfalls als ursprünglich angesehen werden. Mit diesem Ansatz läßt sich nun der ursprüngliche Charakter der Basalbehakungen vieler Rüsselbandwürmer erklären. Geht die Funktion der ursprünglichen Basalbehakung mit vielen kleinen Haltehaken verloren und wird sie von anderen Haken übernommen, so können die vielen kleinen Hähchen reduziert werden.

Innerhalb der Gattung *Pterobothrium* lassen sich die einzelnen Phasen der Reduktion einer charakteristischen Behakung belegen. *Pterobothrium crassicolle* ist die ursprünglichste der drei in dieser Arbeit dokumentierten Arten, ihre Basalbehakung weist eine große Anzahl speziell geformter Haken auf (Bild 39, 43). Bei *P. kingstoni* sind diese Haken reduziert und im Gegensatz zu einer ähnlichen Metabasalbehakung ist die Gesamtzahl der Basalhaken geringer (Bild 59). Den modernsten Typus bildet *P. heteracanthum* (Bild 44-52). Bei diesem Trypanorhynchiden wird die Aufgabe der Klemm-, Halte- und Spannhaken sowohl in der Metabasal- als auch in der Basalbehakung von nur 5 Haupthaken übernommen. Gleichzeitig mit der Formveränderung der Haupthaken konnten die ursprünglich vorhandenen Haken auf der äußeren Tentakeloberfläche und in den Zwischenhakenpositionen metabasal und basal reduziert werden. Obwohl sich bei einigen Individuen immer noch Haken auf der äußeren Tentakeloberfläche sowie rudimentäre Zwischenhaken in den basalen Hakenreihen finden lassen (Bild 49-50), ist die Basalbehakung bei *P. heteracanthum* auf der äußeren Tentakeloberfläche ebenfalls rudimentär und stark reduziert (Bild 51-52).

Ausschlaggebend für die Interpretation der Haupt- und Zwischenhaken als systematisches Merkmal ist die Konstanz ihres Auftretens bzw. die Tendenz zu ihrer Reduktion. Diese Tatsache ist besonders wichtig bei dem Versuch, ähnliche Arten in einheitlichen Gruppen zusammenzufassen. Bei dem Vergleich der Behakung von *P. heteracanthum* mit denen von *P. crassicolle* und *P. kingstoni* zeigt sich, daß bei dieser Art die Anzahl an Haupthaken trotz einer stark abgewandelten Scolexform gleich geblieben ist. Im Gegensatz dazu wurden fast alle Haltehaken der Basal- und Metabasalbehakung reduziert. Die Anzahl an rudimentären Hähchen schwankt von Individuum zu Individuum. In dem gleichen Maße schwankt auch die absolute Anzahl von Zwischenhaken bei *Dasyrhynchus giganteus* und *D. variouncinatus* je nach Entfernung der Hakenreihe von der Tentakelbasis (Beveridge & Campbell 1993). Einmal ausgebildete Haupthaken können somit innerhalb einer Gattung durchaus konstant sein (Gattung *Pterobothrium*). Im Gegensatz dazu erhalten die Zwischenhaken eine gewisse Aussagekraft als systematisches Merkmal nur noch auf dem Artniveau.

In diesem Zusammenhang ist darauf hinzuweisen, daß diese Beobachtung nicht für alle Trypanorhyncha-Gattungen zutrifft. So unterscheiden sich die Arten innerhalb der Gattung *Oncomegas* (Behakungsanordnung *heteroacanth typica*) hauptsächlich aufgrund ihrer unterschiedlichen Haupthakenanzahl (Toth *et al.* 1992). Die *homeoacanth*-Arten der Gattung *Nybelinia* unterscheiden sich ebenfalls aufgrund einer unterschiedlichen Anzahl von Haken je halber Umdrehung um den Tentakel (Kapitel 2.3). Weitere Schwierigkeiten bei dieser Interpretation der Konstanz von Haupthaken entstehen durch die derzeit verwirrende Systematik innerhalb der

Ordnung Trypanorhyncha. Ähnlich der Gattung *Pterobothrium* wurden weitere Gattungen beschrieben (*Callitetrarhynchus*, *Lacistorhynchus*, *Patellobothrium*, *Pseudolacistorhynchus*), deren Arten sich nicht nur aufgrund ihres Habitus sondern insbesondere anhand einer gemeinsamen Oncotaxie sehr ähneln. Andere Gattungen wurden jedoch aufgrund anderer morphologischer Charakteristika zusammengefaßt, obwohl sich die Behakungsformen teilweise extrem unterscheiden können (*Grillotia*, *Otobothrium*). Es kann somit derzeit die Ähnlichkeit der Oncotaxie innerhalb einer Gattung nicht allgemeingültig festgestellt werden. Interessanterweise kann sich aus der Größe der Abweichungen einzelner Behakungsanordnungen innerhalb eines Taxons von einem Grundmuster ein Maß für die Formenvariabilität in der Gruppe und somit auch für die Dauer der ihr zur Verfügung stehenden Entwicklungszeit ergeben. Dieses Hilfsmittel findet in dem folgenden Kapitel bei der Erstellung einer phylogenetischen Ableitung der Trypanorhyncha seine Anwendung.

Ähnlich zu den einzelnen Zwischenhaken läßt sich die Anzahl der Zwischenhakenreihen und somit auch die Anzahl der reduzierten Hakenreihen nur auf dem Artniveau verwenden. Weiterhin zu beachten ist jedoch, daß einmal ausgebildete Haken nicht nur reduziert, sondern auch in neue Positionen versetzt werden können. In der Behakung von *Pseudotobothrium dipsacum* weichen die Positionen der ersten 5 Haupthaken auf der inneren Tentakeloberfläche deutlich von einer Linie ab. Zwei der Haupthaken von *Lacistorhynchus dollfusi* und *L. tenuis* stehen ebenfalls nicht mehr in einer Linie mit den anderen Haupthaken. Ein ähnlicher Fall ist die Metabasalbehakung von *Pseudolacistorhynchus noodti*. Es ist nicht eindeutig zu bestimmen, ob es sich bei den drei Zwischenhaken dieser Art um echte Zwischenhaken handelt, oder ob diese Haken verschobene Haupthaken darstellen.

Unter der Voraussetzung, daß die in diesem Kapitel aufgelisteten Entwicklungsreihen der Behakung von Rüsselbandwürmern Gültigkeit haben, lassen sich die verschiedenen Taxa nun in ursprüngliche und moderne Formen trennen. Eine zusammenfassende Darstellung der Aussagekraft von Tentakelbehakungen und Rüsselhaken in einer Trypanorhynchidensystematik ist in der folgenden Tabelle dargestellt.

Tab. 30: Verwendung der Haken und Behakungsanordnungen in einer Systematik der Trypanorhyncha.

Merkmal	Ursprünglich	Abgeleitet	Taxon
Behakungsanordnung metabasal	Homeoacanth/ Heteroacanth typica	Heteroacanth atypica/ Poecilacanth	Familie
Behakungsanordnung metabasal	Homeoacanth	Heteroacanth typica	Gattung
Behakungsanordnung metabasal	Heteroacanth typica	Heteroacanth atypica	Gattung
Behakungsanordnung metabasal	Poecilacanth	Heteroacanth atypica	Gattung/Art
Haupthakenanzahl	Viele	Wenige	Gattung/Art
Zwischenhakenanzahl	Viele	Wenige	Art
Anzahl an Zwischenhakenreihen	Viele	Wenige	Art
Hakenbänder oder Hakenfelder	Vorhanden	Nicht vorhanden	Art
Hakenkette	Durchgehend	Nur basal	Art
Basalbehakung	Vorhanden	Nicht vorhanden	Art

4.3.3 Andere Strukturen

Da sich die Rüsselhaken sowie die unterschiedlichen Behakungsanordnungen nur eingeschränkt für eine Systematik der Trypanorhyncha verwenden lassen, werden im folgenden noch weitere mögliche Merkmale auf ihre Eignung hin diskutiert.

Das wichtigste systematische Merkmal bei trypanorhynchiden Cestoden ist die Morphologie des Scolex mit seinem charakteristischen Tentakelapparat. Southwell (1925) bemerkte, daß es in Abwesenheit des Scolex alleine aufgrund der Proglottiden häufig unmöglich ist, einen Cestoden in die richtige Ordnung einzuteilen. Zudem ist der Scolex sowohl bei den Plerocerooiden und Postlarven als auch bei den adulten Bandwürmern gleich ausgeprägt. Aus diesem Grund erfolgt bis heute die sinnvolle Ordnungseinteilung innerhalb der Cestoden aufgrund von charakteristischen Kopfstrukturen.

Die größte Schwierigkeit in der Beschreibung des Habitus einer Rüsselbandwurmart liegt in der großen Formenvariabilität der Einzelindividuen je nach Zustand und Fixierung. Die von Pintner (1913) beschriebenen Scolexproportionen variieren somit auch bei mehreren Individuen einer Art (Kapitel 3). Aus diesem Grund sollte dieses Merkmal nicht als systematisches Merkmal für höhere Taxa verwendet werden, wie es von Guiart (1927) vorgeschlagen wurde. Die Aussagekraft beschränkt sich überwiegend auf das Art- und möglicherweise noch auf das Gattungsniveau.

Eines der auffälligsten äußeren Merkmale am Scolex von Rüsselbandwürmern ist die Anzahl und Gestalt der Bothridien. Dollfus (1942) belegte histologisch, daß bei Arten mit 2 Bothridien jeweils 2 miteinander verwachsen sind. Rüsselbandwürmer mit 4 Bothridien können somit als ursprüngliche Arten, diejenigen mit 2 Bothridien als abgeleitete Formen angesehen werden. Zwischen diesen beiden Formen kommen verschiedene Übergangsformen, d.h. verschiedene Verwachungsstadien vor. Die Bothridienanzahl ist somit eines der geeigneten Merkmale, welches sich als systematisches Einordnungskriterium von Rüsselbandwürmern auch für höhere Taxa eignet. Es sollte jedoch beachtet werden, daß ähnlich den Rüsselhakenanordnungen auch die Bothridien mehrfach parallel und unabhängig voneinander auf 2 reduziert werden konnten.

Als weitere Oberflächenstrukturen sind die Sinnesgruben auf den Bothridienrändern der Obothriidae sowie die Oberflächenhaken zu nennen, welche auf den Bothridienoberflächen von *Tentacularia coryphaenae* sowie von drei *Nybelinia*-Arten nachgewiesen werden konnten. Da die Sinnesgruben als wichtigstes Merkmal für die Abgrenzung der Gattungen *Diplootobothrium*, *Obothrium*, *Paranybelinia*, *Pseudotobothrium*, *Poecilancistrum*, *Poeciloacanthum* und *Pseudonybelinia* angesehen werden können, könnte es sich bei den Oberflächenhaken als abgewandelte Mikrotrichen ebenfalls um ein systematisch wertvolles Merkmal handeln, welches Arten innerhalb der Familie Tentaculariidae charakterisiert. Es liegen jedoch bisher bis auf die in dieser Arbeit untersuchten Arten keine weiteren Informationen über andere *Nybelinia*-Arten und über die

Gattung *Kotorella* vor, welche diese Aussage stützen könnten. Über die Oberflächenhaken und Sinnesgruben hinaus konnten keine weiteren systematisch wertvollen Merkmale auf den Körperoberflächen der Rüsselbandwürmer nachgewiesen werden.

In seiner Arbeit *On the classification of the cestoda* diskutierte Southwell (1929 b) die Bedeutung von inneren Strukturen für die systematische Einordnung von Rüsselbandwürmern. In diesem Zusammenhang erwähnte er ein Schema von Schneider aus dem Jahr 1866, der eine Nematodensystematik auf der Grundlage von Besonderheiten der Muskulatur aufstellte, welche heute völlig entkräftet ist (Southwell 1929 b). Nach Southwell (1929 b) sollten somit bei Cestoden vor allem äußere Merkmale sowie die Kopfstrukturen in einer Systematik verwendet werden. Im Gegensatz zu dieser Aussage kommen bei den Rüsselbandwürmern Präbulbularorgane vor, die durchaus ein höheres Taxon charakterisieren können (Kapitel 5). Die größte Schwierigkeit besteht jedoch darin, eine solche innere Struktur gut zu definieren und sie eindeutig bei den verschiedenen Arten wiederzuerkennen. So beschrieben beispielsweise Campbell & Beveridge (1993) Präbulbularorgane als charakteristisch für die Gattungen *Grillotia* und *Pseudogrillotia*, die in dieser Arbeit untersuchten Plerocercocoe wiesen dieses Merkmal jedoch nicht auf. Insbesondere bei fixiertem Material ist die Unterscheidung zwischen echten Präbulbularorganen und präbulbularorganähnlichen Strukturen erschwert. Solche Beobachtungen verringern jedoch grundsätzlich nicht die tatsächliche Eignung dieser inneren Struktur als systematisches Merkmal.

Die Brauchbarkeit der Geschlechtsorgane zweifelte Southwell (1929 b) ebenfalls stark an. So entsprechen die männlichen und weiblichen Geschlechtsorgane insbesondere in den 3 Ordnungen Cyclophyllidea, Tetracystidea und Trypanorhyncha einem gemeinsamen Typus (Southwell 1925). Die Geschlechtsorgane, die bei einem gut fixierten Bandwurmkopf nur passiv anhängen und das Überleben des Individuums nicht gefährden, haben das größte Maß an Freiheit zur Variabilität. Die Auswirkungen der Veränderung der Geschlechtsorgane wirken erst später auf die Gesamtpopulation. Dementsprechend können sich hier auch sehr große Variationen bei den heutigen Rüsselbandwürmern manifestieren. Aus diesem Grunde sind auch bei anderen parasitären Plathelminthen wie den Monogenea und Digenea die Unterschiede im Aufbau der Geschlechtsorgane extrem hoch. Die Geschlechtsorgane eignen sich somit nur bedingt für eine Systematisierung der Trypanorhyncha.

Die Lebenszyklen als systematisches Merkmal sind nur relativ schwierig zu bewerten, da es vermutlich mehrere verschiedene Arten von Lebenszyklen mit mindestens 3 Wirtsorganismen gibt. Über den Lebenszyklus der homeoacanthen Rüsselbandwürmer läßt sich bis jetzt nur spekulieren, er beinhaltet vermutlich 2 oder 3 Wirte. Eine echte Blastocyste wird nicht gebildet. Im Gegensatz dazu entwickeln die Eutetrarhynchiden eine typische Blastocyste, die diese Gruppe von den anderen heteroacanth behakten Trypanorhynchiden unterscheidet (Mattis 1986). Ihr Lebenszyklus beinhaltet drei Wirtsstadien. Bei den anderen heteroacanthen Arten sowie den pociloacanthen Trypanorhyncha liegen 3-4 Wirtszyklen vor (Mattis 1986). Obwohl

Larvenformen innerhalb der Plathelminthen als entwickelte Verbreitungs- und Infektionsstadien anzusehen sind (Ehlers 1985) und somit ein 4-Wirtzyklus als modern gilt, ist nicht auszuschließen, daß das eine oder andere Stadium sekundär erneut reduziert wurde. Obwohl das Vorkommen einer Blastocyste einzelne Gruppen gut charakterisiert (Familien/Gattungen), kann somit aufgrund dieses Merkmals keine Systematisierung der Trypanorhyncha auf Unterordnungs- oder Überfamilienniveau vorgenommen werden. Eine Einteilung der Rüsselbandwürmer in die Cystidea Guiart, 1927 und Acystidea Guiart, 1927 ist demnach abzulehnen.

5 Neue systematische Gliederung der Trypanorhyncha

5.1 Darstellung als enkaptisches System

Es konnte gezeigt werden, daß sich die unterschiedlichen Behakungstypen nach Dollfus (1942) und Campbell & Beveridge (1994) nicht als systematisches Merkmal für höhere Taxa wie Überfamilien eignen, wenn in einer Systematik die natürlichen Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der Tiergruppe belegt werden sollen (siehe Kapitel 1.5 und 4.3.2). Demnach ist die systematische Gliederung nach Campbell & Beveridge (1994) für phylogenetische Fragestellungen anzuzweifeln. Es wurde in dieser Arbeit eine andere Gewichtung der bisher verwendeten systematischen Merkmale vorgenommen. Die in dieser neuen systematischen Gliederung berücksichtigten Merkmale werden in der nun folgenden Tabelle aufgelistet und den verschiedenen Taxa Ordnung, Überfamilie, Familie und Gattung zugeordnet.

Tab. 31: Merkmalskatalog für eine neue systematische Einordnung der Trypanorhyncha.

Merkmal	Taxon			
	Ordnung	Überfamilie	Familie	Gattung
Scolexhabitus: - Anzahl der Bothridien - Form der Bothridien - Genereller Habitus - Scolexproportionen			+	+
Tentakelapparat: - Tentakelapparat bestehend aus 4 Tentakeln mit Tentakelscheiden, Retraktormuskeln und Bulben * - Präbulbularorgan mit Nucleus	+	+		
Oberflächenstrukturen: - Sinnesgruben auf dem Rand der Bothridien - Hakenreihen vollständig/teilweise reduziert - Behakungstypen nach Dollfus (1942) - Hakenanzahl - Hakenaufbau - Oberflächenhaken - Mikrotrichen		+	+	+
Geschlechtsorgane: - Genereller Aufbau der Proglottiden - Innerer Aufbau - Anzahl der Geschlechtsorgane je Proglottis	+			+
Lebenszyklus: - Blastocyste			+	

* Ausnahme: Gatt. *Aporhynchus* (Fam. Aporhynchidae) mit einem komplett reduzierten Tentakelapparat

Die Bandwürmer der Ordnung *Trypanorhyncha* Diesing, 1863 werden charakterisiert durch einen Scolex mit 2 oder 4 Bothridien, welcher einen Tentakelapparat mit 4 ausstülpbaren Tentakeln und den dazugehörigen Tentakelscheiden, Retraktormuskeln und Bulben aufweist. Ein weiteres Charakteristikum bei adulten Rüsselbandwürmern ist ihr Proglottidenaufbau (Dollfus 1942, Wardle & McLeod 1952). Anhand dieser Merkmale unterscheiden sich die *Trypanorhyncha* auf Ordnungsniveau eindeutig von allen anderen Bandwurmgruppen. Diese Einteilung wird auch in der hier vorgestellten systematischen Gliederung beibehalten. Eine Ausnahmestellung nehmen die Arten der Gattung *Aporhynchus* Nybelin, 1918 ein, deren Proglottidenaufbau dem der Arten einer *Trypanorhynchiden*familie innerhalb der *Tentacularioidea* nov. (s.u.) sehr stark ähnelt, die aber kein rhynchales System aufweisen. In dieser Arbeit wird einer Zugehörigkeit der Gattung *Aporhynchus* zu den *Trypanorhynchiden* allein aufgrund des Proglottidenaufbaus zugestimmt. Die Reduktion des Tentakelapparates wird jedoch wie bei Poche (1926) erneut als das Familienmerkmal der *Aporhynchidae* Poche, 1926 und nicht als Unterfamilien- (Beveridge 1990 a) bzw. Gattungsmerkmal (Campbell & Beveridge 1994) definiert.

Die derzeitigen bekannten *Trypanorhyncha* werden in 3 Überfamilien gegliedert: *Tentacularioidea* nov., *Otobothrioidea* Campbell & Beveridge, 1994 *sensu nov.* und *Eutetrarhynchoidea* nov.. Unabhängig von den verschiedenen Behakungsanordnungen innerhalb der einzelnen Überfamilien wird dafür die Kombination der folgenden beiden Merkmale für das Taxon Überfamilie definiert: Mit/ohne Sinnesgruben auf den Bothridienrändern und mit/ohne Präbulbularorgane (Es lassen sich somit theoretisch 4 Überfamilien beschreiben).

Die für die *Pseudotobothriidae* fam. nov., *Otobothriidae* Dollfus, 1942 und *Paranybeliniidae* Schmidt, 1970 typischen Sinnesgruben grenzen die Arten dieser Familien deutlich ab, wodurch sie in der Überfamilie *Otobothrioidea* Campbell & Beveridge, 1994 *sensu nov.* zusammengefaßt werden (Abb. 89). Das Merkmal Sinnesgruben gilt als monophyletisch für diese Überfamilie und wird den verschiedenen Scolexvariationen sowie dem Vorkommen von unterschiedlichen Behakungsanordnungen (*homeoacanth*, *heteroacanth*, *poecilacanth*) übergeordnet.

In einer zweiten Überfamilie werden als *Eutetrarhynchoidea* nov. diejenigen Arten zusammengefaßt, welche ein charakteristisches Präbulbularorgan aufweisen (siehe Pintner 1880, Dollfus 1942) (Abb. 89). Mit dem Merkmal Präbulbularorgan trennt sich neben den *Otobothrioidea* eine weitere einheitliche Bandwurmgruppe ab, deren Arten sich insbesondere aufgrund ihres ähnlichen Habitus sowie einer überwiegend *heteroacanth* Metabasalbehakung auszeichnen. Dieses bisher auf Gattungs- (Dollfus 1942) bzw. Familienniveau (Campbell & Beveridge 1988) angewendete Merkmal wird als monophyletisches Merkmal für diese Überfamilie festgelegt.

Die dritte Überfamilie, *Tentacularioidea* nov., umfaßt alle Arten, die weder Sinnesgruben auf den Bothridienrändern noch Präbulbularorgane aufweisen (Abb. 89). Da beide Merkmale als monophyletische

Trypanorhyncha

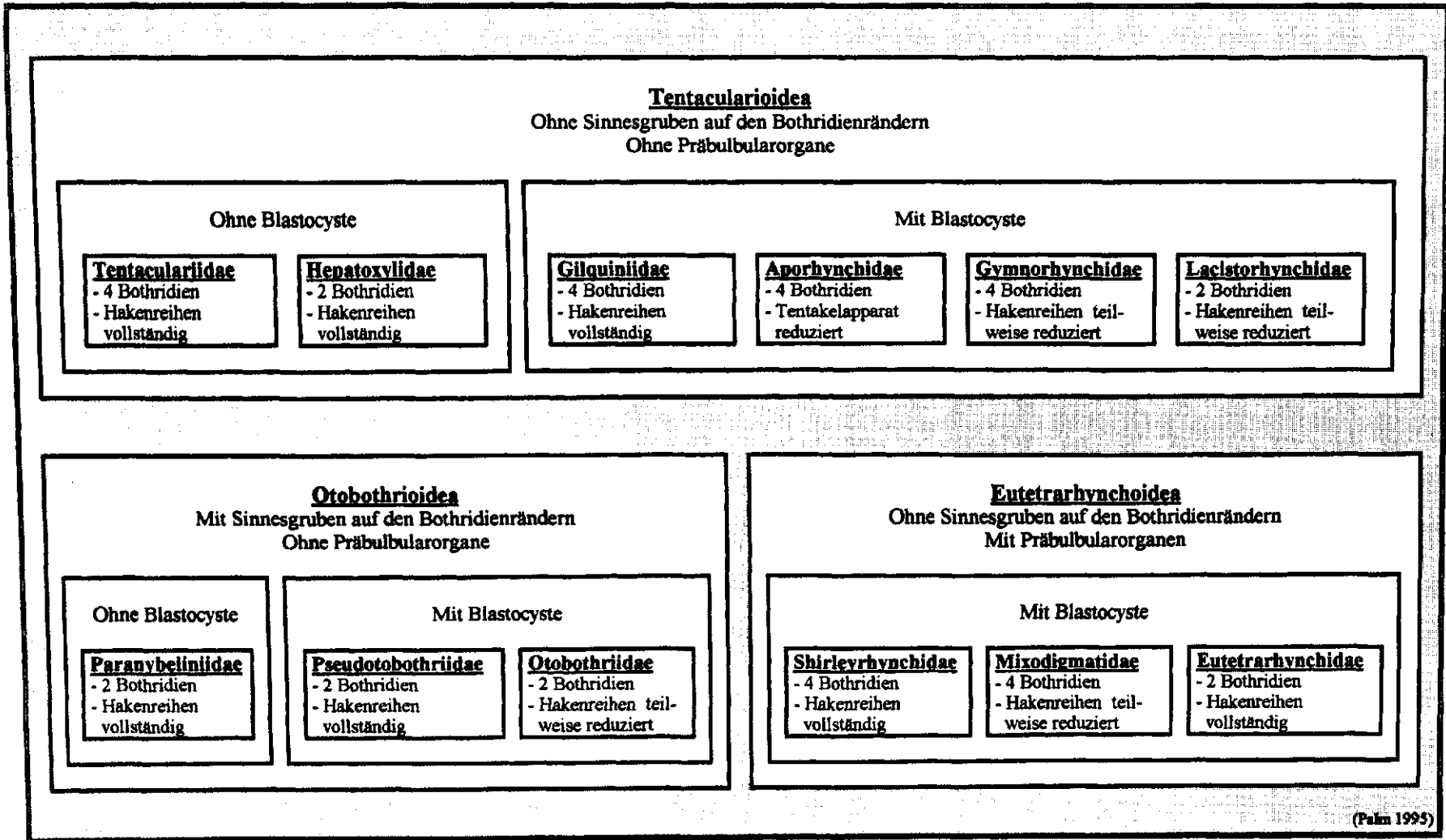


Abb. 89: Schematische Übersicht über eine neue systematische Einordnung der Trypanorhyncha.

Merkmale (homolog innerhalb der einzelnen Überfamilie) angesehen werden, handelt es sich bei den Arten innerhalb der Tentacularioidea ohne diese Merkmale ebenfalls um eine einheitliche Gruppe.

Es muß auf einige Arten hingewiesen werden, die in dieser Arbeit in die Tentacularioidea eingeordnet wurden, obwohl sie oberhalb der Bulben an den Tentakelscheiden präbulbularorganähnliche Strukturen wie einfache Muskelringe oder Ringstrukturen aufweisen (siehe Kapitel 1.2). So lassen sich bei *Nybelinia edwinlintoni* und *N. alloiotica* deutlich sichtbare Muskelringe an den Tentakelscheiden erkennen, welche jedoch nur einen Teil der Tentakelscheiden umgeben. Der leicht anfärbare, halbkugelige Kern fehlt jedoch. *Tentacularia coryphaenae* weist nach Dollfus (1942) sogar ein vollständiges Präbulbularorgan auf. In den dieser Arbeit zugrundeliegenden Exemplaren von *T. coryphaenae* war jedoch der halbkugelige Kern nicht zu erkennen. Es wird somit in dieser systematischen Einordnung davon ausgegangen, daß es sich bei diesen Strukturen nur um präbulbularorganähnliche Strukturen handelt, welche Pintner als Fibrillenring mit Klappe bei *Nybelinia syngenes* beschrieb (Pintner 1929). Bis genauere Analysen über die Feinstrukturen vorliegen, gelten in dieser Arbeit die präbulbularorganähnlichen Strukturen als analoge Entwicklungen zu den Präbulbularorganen der Eutetrarhynchoidea.

Für die Charakterisierung der einzelnen Familien innerhalb dieser drei Überfamilien werden für das Taxon Familie die folgenden 3 Merkmale gleichwertig festgelegt: Anzahl der Bothridien (4 oder 2), das Vorkommen oder Fehlen einer Blastocyste bei den Plerocercoiden und die Art der Tentakelbehakung (vollständige Hakenreihen (homeoacanth/heteroacanth typica) oder teilweise Reduktion einiger Haupthakenreihen (heteroacanth atypica/poeciloacanth)). Aus einer Kombination dieser Merkmale ergeben sich für jede Überfamilie 8 theoretisch mögliche Familien, wobei jedoch in den 3 Überfamilien bisher nur insgesamt 11 Familien (zuzüglich der Familie Aporhynchidae) mit diesen Merkmalskombinationen bekannt sind.

In die Überfamilie Obothrioidea lassen sich auf diese Art die Familien **Paranybeliniidae Schmidt, 1970** (ohne Blastocyste, mit 2 Bothridien, Hakenreihen vollständig), **Pseudotobothriidae fam. nov.** (mit Blastocyste, mit 2 Bothridien, Hakenreihen vollständig) und **Obothriidae Dollfus, 1942** (mit Blastocyste, mit 2 Bothridien, Hakenreihen teilweise reduziert) sowie in die Überfamilie Eutetrarhynchoidea die Familien **Shirleyrhynchidae Campbell & Beveridge, 1994** (vermutlich mit Blastocyste, mit 4 Bothridien, Hakenreihen vollständig), **Mixodigmatidae Dailey & Vogelbein, 1982** (vermutlich mit Blastocyste, mit 4 Bothridien, Hakenreihen teilweise reduziert) und **Eutetrarhynchidae Gaiart, 1927** (mit Blastocyste, mit 2 Bothridien, Hakenreihen vollständig) einordnen. Innerhalb der Überfamilie Tentacularioidea lassen sich 6 Familien unterscheiden, die **Tentaculariidae Poche, 1926** (ohne Blastocyste, mit 4 Bothridien, Hakenreihen vollständig), **Hepatoxyliidae Dollfus, 1940** (ohne Blastocyste, mit 2 Bothridien, Hakenreihen vollständig), **Gilquinidae Dollfus, 1942** (mit Blastocyste, mit 4 Bothridien, Hakenreihen vollständig), **Gymnorhynchidae Dollfus, 1930** (mit Blastocyste, mit 4 Bothridien, Hakenreihen teilweise reduziert) und **Lacistorhynchidae Gaiart, 1927** (mit Blastocyste, mit 2 Bothridien, Hakenreihen teilweise reduziert). Als sechste Familie werden die **Aporhynchidae Poche, 1926** mit ihrem charakteristischen Proglottidenaufbau in die Nähe der Gilquinidae

Tab. 32: Zusammenstellung der Merkmale in der neu vorgestellten Systematik der Trypanorhyncha (Fortsetzung siehe nächste Seite).

Ordnung	Trypanorhyncha (Palm 1985)		
	<u>Ursprüngliche Merkmale</u> <ul style="list-style-type: none"> - 4 Bothridien - Bothridien ungestielt - Bothridien ohne Sinnesgruben - Körperproportionen: Sehr variabel, abhängig von der Lebensweise - Tentakelapparat, bestehend aus 4 Tentakeln, 4 Tentakelscheiden, 4 Retraktormuskeln und 4 Bulben - Keine Präbulbularorgane - Hakenreihen vollständig (keine Zwischenreihenhaken) - Homeoacanth Tentakelbehakung - Viele Haken auf den Tentakeln - Mit Basalbehakung - Haken hohl - Keine Oberflächenhaken - Mikrotrichen auf der Körper- und Scolexoberfläche - Geschlechtsorgane: Ein Bündel innerer Längsmuskelfasern trennt das Parenchym der Proglottiden in ein <i>cortex</i> und eine <i>medulla</i>; innerer Aufbau: Genitalporen liegen lateral, wenn Uterusporen vorhanden sind, liegen diese ventral; <i>Vas deferens</i> median, <i>Vas vaginalis</i> ventral vom Uterus; Cirrus liegt in einem Cirrussack oder einem hermaphroditischen Sack innen. - Seminales Vesikel abwesend - Uterus linear - 1 Satz zwitterige Geschlechtsorgane je Proglottis - Kurzer Lebenszyklus ohne Blastocysten im 2. und (oder) 3. Zwischenwirt - Endwirte: Haie - 2. Zwischenwirt: Crustacea, Mollusca, Teleostei - Vorkommen im Endwirt: Vermutlich im Darm 		<u>Abgeleitete Merkmale</u> <ul style="list-style-type: none"> - 2 Bothridien - Bothridien gestielt - Bothridien mit Sinnesgruben - Tentakelapparat reduziert - Präbulbularorgane vorhanden - Hakenreihen unvollständig (Zwischenhakenreihen vorhanden) - Hetero- und poecilacanth Tentakelbehakung - Wenige Haken - Ohne Basalbehakung - Haken massiv, sekundär erneut hohl - Entwicklung von Oberflächenhaken - Mikrotrichen reduziert - Variabler Innenaufbau - Seminales Vesikel vorhanden - Uterus als transverser Sack - 2 Sätze zwitterige Geschlechtsorgane je Proglottis - 3-4 Wirtezyklus mit Blastocysten im 2. und (oder) 3. Zwischenwirt - Endwirte: Rochen - Vorkommen im Endwirt: Vermutlich Magen
Überfamilie	<u>1. Tentacularioidea</u> <ul style="list-style-type: none"> - Ohne Sinnesgruben auf den Saugnapfrändern - Ohne Präbulbularorgane 	<u>2. Obothrioidea</u> <ul style="list-style-type: none"> - Mit Sinnesgruben auf den Saugnapfrändern - Ohne Präbulbularorgane 	<u>3. Eutetrarhynchoidea</u> <ul style="list-style-type: none"> - Ohne Sinnesgruben auf den Saugnapfrändern - Mit Präbulbularorganen
Familie	<u>1. Tentaculariidae</u> <ul style="list-style-type: none"> - Ohne Blastocyste - 4 Bothridien - Hakenreihen vollständig (homeoacanth,) - Gattungen: <ul style="list-style-type: none"> a. <i>Tentacularia</i> b. <i>Kotorella</i> c. <i>Nybelinia</i> 	<u>1. Paranybeliniidae</u> <ul style="list-style-type: none"> - Ohne Blastocyste - 2 Bothridien - Hakenreihen vollständig (homeoacanth) - Gattungen: <ul style="list-style-type: none"> a. <i>Paranybelinia</i> b. <i>Pseudonybelinia</i> 	<u>1. Shirleyhynchidae</u> <ul style="list-style-type: none"> - Mit Blastocyste ? - 4 Bothridien - Hakenreihen vollständig (heteroacanth) - Gattungen: <ul style="list-style-type: none"> a. <i>Shirleyhynchus</i> b. <i>Cetorhynchicola</i>

Familie	2. Hepatoxylidae	2. Pseudotobothriidae	2. Mixodigmatidae
	<ul style="list-style-type: none"> - Ohne Blastocyste - 2 Bothridien - Hakenreihen vollständig (homeoacanth) - Gattungen: <ul style="list-style-type: none"> a. <i>Hepatoxylon</i> b. <i>Sphyricephalus</i> 	<p>fam. nov.</p> <ul style="list-style-type: none"> - Mit Blastocyste - 2 Bothridien - Hakenreihen vollständig (heteroacanth) - Gattungen: <ul style="list-style-type: none"> a. <i>Pseudotobothrium</i> 	<ul style="list-style-type: none"> - Mit Blastocyste ? - 4 Bothridien - Hakenreihen teilweise reduziert (poecilacanth) - Gattungen: <ul style="list-style-type: none"> a. <i>Mixodigma</i> b. <i>Halysiorhynchus</i>
	<p>3. Gilquiniidae</p> <ul style="list-style-type: none"> - Mit Blastocyste - 4 Bothridien - Hakenreihen vollständig (heteroacanth) - Gattungen: <ul style="list-style-type: none"> a. <i>Gilquinia</i> b. <i>Daemicola</i> c. <i>Plesiorhynchus</i> 	<p>3. Otobothriidae</p> <ul style="list-style-type: none"> - Mit Blastocyste - 2 Bothridien - Hakenreihen teilweise reduziert (heteroacanth, poecilacanth) - Gattungen: <ul style="list-style-type: none"> a. <i>Otobothrium</i> b. <i>Diplootobothrium</i> c. <i>Poecilancistrum</i> d. <i>Poecilacanthum</i> gen. nov. 	<p>3. Eutetrarhynchidae</p> <ul style="list-style-type: none"> - Mit Blastocyste - 2 Bothridien - Hakenreihen vollständig (homeoacanth, heteroacanth) - Gattungen: <ul style="list-style-type: none"> a. <i>Eutetrarhynchus</i> b. <i>Didymorhynchus</i> c. <i>Dollfusiella</i> d. <i>Mecistobothrium</i> e. <i>Oncomegas</i> f. <i>Parachristianella</i> g. <i>Prochristianella</i> h. <i>Pseudochristianella</i> i. <i>Tetrarhynchobothrium</i> j. <i>Trigonolobium</i> k. <i>Trimacracanthus</i> l. <i>Zygorhynchus</i>
	<p>4. Aporhynchidae</p> <ul style="list-style-type: none"> - Mit Blastocyste ? - 4 Bothridien - Tentakelapparat reduziert - Gattungen: <ul style="list-style-type: none"> a. <i>Aporhynchus</i> 		
	<p>5. Gymnorhynchidae</p> <ul style="list-style-type: none"> - Mit Blastocyste - 4 Bothridien - Hakenreihen teilweise reduziert (heteroacanth, poecilacanth) - Gattungen: <ul style="list-style-type: none"> a. <i>Gymnorhynchus</i> b. <i>Chimaerarhynchus</i> c. <i>Molicola</i> d. <i>Pterobothrium</i> e. <i>Rhinoptericola</i> f. <i>Stragulatorhynchus</i> 		
	<p>6. Lacistorhynchidae</p> <ul style="list-style-type: none"> - Mit Blastocyste - 2 Bothridien - Hakenreihen teilweise reduziert (heteroacanth, poecilacanth) - Gattungen: <ul style="list-style-type: none"> a. <i>Lacistorhynchus</i> b. <i>Callitetrarhynchus</i> c. <i>Dasyrhynchus</i> d. <i>Diesingium</i> e. <i>Floriceps</i> f. <i>Grillotia</i> g. <i>Hornellia</i> h. <i>Patellobothrium</i> i. <i>Progrillotia</i> j. <i>Pseudogrillotia</i> k. <i>Pseudolacistorhynchus</i> gen. nov. 		

gestellt. Aufgrund ihres komplett reduzierten Tentakelapparates nehmen sie jedoch innerhalb der Tentacularioidea eine Ausnahmestellung ein (s.o.). Die Abbildung 89 zeigt eine Übersicht über diese neue systematische Einordnung der Trypanorhyncha.

Die Verwendung dieser Merkmale für die Einteilung der Trypanorhyncha auf Familienniveau erfolgte deshalb, weil sich bei allen drei Merkmalen eindeutige Reduktionsreihen belegen lassen. Mit ihrer Hilfe sind die einzelnen Familien nicht nur einfach zu trennen, sondern es wird auch eine hierarchische Anordnung der einzelnen Gruppen möglich. Die Anzahl der Bothridien reduzierte sich vermutlich mehrfach parallel innerhalb der Ordnung von 4 auf 2, wobei die Einschnitte an den hinteren Saugnapfrändern (z.B. Gattung *Grillotia*) sowie die sauggrubenähnlichen Bothridien mit einem Septum in der Mitte (z.B. Gattung *Hepatoxylon*) als Übergangsstadium zu interpretieren sind. Auch die Entwicklung von Blastocysten hat vermutlich mehrfach und unabhängig voneinander stattgefunden. So unterscheidet sich die Blastocyste von *Prochristianella hispida* als typischer Vertreter der Eutetrarhynchidae (Eutetrarhynchoidea) deutlich von der Blastocyste der Art *Poecilancistrum caryophyllum* (Otobothrioidea) (Mattis 1986). Die Reduktionsreihen für das dritte Merkmal, die Tentakelbehakung, wurden bereits eingehend erläutert (siehe Kapitel 4.3.2).

In diese 12 Familien lassen sich alle von Campbell & Beveridge (1994) aufgelisteten Gattungen einordnen (Tab. 32). Dabei ist jedoch besonders auf die Gattung *Oncomegas* hinzuweisen, deren Plerocercoid bisher nur ohne Blastocyste nachgewiesen werden konnten. Es deutet sich an, daß für diese Gattung eine neue Familie in der hier vorgestellten Systematik aufgestellt werden sollte (beispielsweise Fam. *Oncomegaridae*, ÜFam. Eutetrarhynchoidea, mit der folgenden Merkmalskombination: Ohne Sinnesgruben/mit Präbulbularorganen/ Plerocercoid ohne Blastocyste/mit 2 Bothridien/Hakenreihen vollständig). Ähnlich verhält es sich mit den Arten innerhalb der Familien Aporhynchidae, Shirleyrhynchidae und Mixodigmatidae, für die bisher nicht bekannt ist, ob sie Blastocysten ausbilden oder nicht.

Wichtigstes Merkmal für das Taxon Gattung ist die Behakungsanordnung der Rüsselbandwürmer, wobei insbesondere die im Kapitel 4.3.2 diskutierten Reduktionsreihen zu berücksichtigen sind. Neben den die Tentakelbehakung beschreibenden Merkmalen wie Behakungsanordnung, Hakenanzahl und Hakenaufbau sind zusätzlich auch weitere Merkmale wie die Form der Bothridien, der generelle Habitus, die Scolexproportionen, das Vorkommen von Oberflächenhaken, die Art der Mikrotrichen sowie der Aufbau und die Anzahl an Geschlechtsorganen in den Proglottiden zu berücksichtigen. Idealerweise lassen sich auch für diese Merkmale Reduktionsreihen darstellen (Tab. 32).

5.2 Phylogenetische Darstellung

Aussagen zur Stammesgeschichte von Platyhelminthen unterliegen generell der Schwierigkeit, daß fossile Nachweise über Vorfahren von rezenten Arten höchst selten oder überhaupt nicht zu erbringen sind (Ehlers

1985). Da auch bei den Rüsselbandwürmern keine Belege über das tatsächliche Aussehen der Vorfahren dieser Tiergruppe existieren, liegt die einzige Möglichkeit für die Aufstellung eines Stammbaumes in der reinen Interpretation eines enkaptischen Systems. Dabei ergeben sich die wertvollsten Hinweise für die möglichen Abzweigungspunkte aus den Reduktionsreihen verschiedener Merkmale, welchen eine bestimmte Wertigkeit zugeordnet wird. Es ergibt sich jedoch zwangsläufig, daß jeder Versuch einer phylogenetischen Ableitung auf einer Reihe von Annahmen beruht, die sich zumeist nicht beweisen lassen.

In dieser Arbeit wurden die Termini der Kladistik nicht verwendet (Phylogenetische Systematik (= cladistic classification) nach Siewing (1985)). Statt dessen wurde bewußt erneut auf den Homologiebegriff zurückgegriffen, obwohl dieser nach Ax (1988) präzise phylogenetische Ableitungen nicht zuläßt. Diese Vorgehensweise wurde notwendig, da das derzeit höchst mangelhafte Grundwissen über trypanorhynchide Cestoden kein detaillierteres, wissenschaftlich haltbares phylogenetisches System ermöglicht. Der Homologiebegriff läßt sich beliebig auf verschiedenen hierarchischen Ebenen innerhalb eines Systems gleichzeitig verwenden, wodurch er ein Maximum an Generalisierung zuläßt (Typologische Systematik (= phenetic classification) nach Siewing (1985)). Dieses ist die Voraussetzung für die hier getroffenen generalisierenden Aussagen über die Phylogenie der Trypanorhyncha.

Dollfus (1942) beschränkte sich in seinem Stammbaum der Trypanorhyncha auf die Merkmale Saugnapfanzahl und Hakenanordnung (Eingruppierung der Rüsselbandwürmer in Arten mit den drei unterschiedlichen Behakungstypen homeoacanth, heteroacanth und poeciloacanth). Dabei war das Merkmal Saugnapfanzahl dem Merkmal Hakenanordnung untergeordnet. Campbell & Beveridge (1994) erstellten ein Kladogramm unter Berücksichtigung von 13 verschiedenen Merkmalen (Abb. 5), wobei die Autoren aufbauend auf der Arbeit von Dollfus vier unterschiedliche Hakenanordnungen als übergeordnetes Einordnungskriterium verwendeten (siehe Kapitel 1.4). Aus dem unter 5.1 vorgestellten enkaptischen System läßt sich nun ebenfalls eine hypothetische Darstellung der phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den einzelnen Familien ableiten, in welcher jedoch den Merkmalen Saugnapfgruben und Präbulbularorgane (Saugnapfgruben vor den Präbulbularorganen) die erste Priorität eingeräumt wird (Überfamilienniveau). In zweiter Priorität folgen zuerst die Merkmale Saugnapfanzahl und das Vorkommen einer Blastocyste (Familienniveau), bevor das Merkmal Hakenanordnung berücksichtigt wird. Es wird jedoch im Gegensatz zu der Systematik von Campbell & Beveridge (1994) in dieser systematischen Gliederung auf Familienniveau nur zwischen den beiden Überbegriffen für die Hakenanordnungstypen (Hakenreihen vollständig = homeoacanth/heteroacanth typica; Hakenreihen teilweise reduziert = heteroacanth atypica/poeciloacanth) unterschieden (Abb. 90).

Mit der Entwicklung von Sinnesgruben auf den Bothridienrändern spalteten sich die Obothrioidea ab. Hinweise auf eine längere isolierte Entwicklung dieser Gruppe geben die Merkmalskombinationen der einzelnen Arten, die für die Familien Paranybeliniidae, Pseudotobothriidae und Obothriidae bisher beschrieben wurden. In diesen Familien lassen sich nur noch Arten mit 2 Bothridien nachweisen, wobei das

Fehlen von vermutlich ausgestorbenen Arten mit 4 Bothridien auf eine frühe Abspaltung dieser Rüsselbandwurmgruppe hindeutet. Die Paranybeliniidae mit ihren bis heute erhaltenen ursprünglichen Merkmalen homeoacanth Behakung und dem Fehlen einer Blastocyste können als die ursprünglichste Gruppe angesehen werden, aus der mit Entwicklung einer Blastocyste und einer überwiegend heteroacanth Behakung die Pseudotobothriidae und Otobothriidae hervorgingen.

Bezüglich der Oncotaxie sind die Arten innerhalb der Otobothrioidea sehr variabel, was ebenfalls auf einen langen Entwicklungszeitraum bei dieser Gruppe hindeutet. Neben der ursprünglich homeoacanth Behakung der Paranybeliniidae weist *Pseudotobothrium (Otobothrium) dipsacum* (Pseudotobothriidae) 45-50 Haupthaken je Hakenreihe im Metabasalteil der Tentakel auf. Bei *Otobothrium cysticum* (Otobothriidae) finden sich dort nur noch 6 Haupthaken und 1 Zwischenhaken. Dabei können die ersten beiden Behakungstypen als sehr ursprünglich und der letzte Typ als hoch entwickelt angesehen werden (siehe Kapitel 4.3.2). Weiterhin gelang in der vorliegenden Arbeit erstmalig der Nachweis einer poecilacanth *Otobothrium*-Art, wodurch innerhalb der Überfamilie auch dieser abgeleitete Behakungstypus neben den homeoacanth Paranybeliniidae, den heteroacanth typica behakten Pseudotobothriidae und den sonst heteroacanth atypica behakten Otobothriidae vertreten ist.

Mit den Eutetrarhynchoidea spaltete sich eine weitere Gruppe ab, die Präbulbularorgane und Blastocysten entwickelte. Die meisten Arten dieser Überfamilie gehören zu den Eutetrarhynchidae mit nur 2 Bothridien, was wie schon bei den Otobothriidae auf eine frühe Trennung dieser Überfamilie von den übrigen Trypanorhynchiden hindeutet. In dem hier vorgestellten System entwickelten sich die Arten mit Präbulbularorganen erst nach denen mit Sinnesgruben, wobei sich der tatsächliche Zeitpunkt jedoch nicht bestimmen läßt. Als Beleg hierfür wird angeführt, daß in der Überfamilie Eutetrarhynchoidea mit den Shirleyrhynchidae und Mixodigmatidae noch zwei rezente Familien bekannt sind, deren Arten 4 Bothridien aufweisen.

Auch innerhalb der Eutetrarhynchoidea lassen sich homeoacanth Behakungsformen nachweisen (Gattungen *Tetrarhynchobothrium*, *Didymorhynchus*, *Zygorhynchus* (Familie Eutetrarhynchidae)). Darüber hinaus entspricht die typische Behakungsanordnung der meisten anderen Arten innerhalb dieser Überfamilie einem ursprünglichen Typus, der Behakungsanordnung heteroacanth typica. Diese beiden Tatsachen deuten darauf hin, daß sich auch die Eutetrarhynchoidea schon zu einem frühen Zeitpunkt, als die gemeinsamen Vorfahren noch eine als ursprünglich anzusehende homeoacanth Behakung aufwiesen, spalteten. Innerhalb der Eutetrarhynchoidea gingen anschließend die Eutetrarhynchidae ebenfalls frühzeitig über die Reduktion von 4 auf 2 Bothridien aus gemeinsamen Vorfahren mit den Shirleyrhynchidae und Mixodigmatidae hervor. Bei einem Vergleich dieser beiden Familien mit 4 Bothridien können die Mixodigmatidae mit ihrer poecilacanth Behakung als modernere der beiden Formen interpretiert werden.

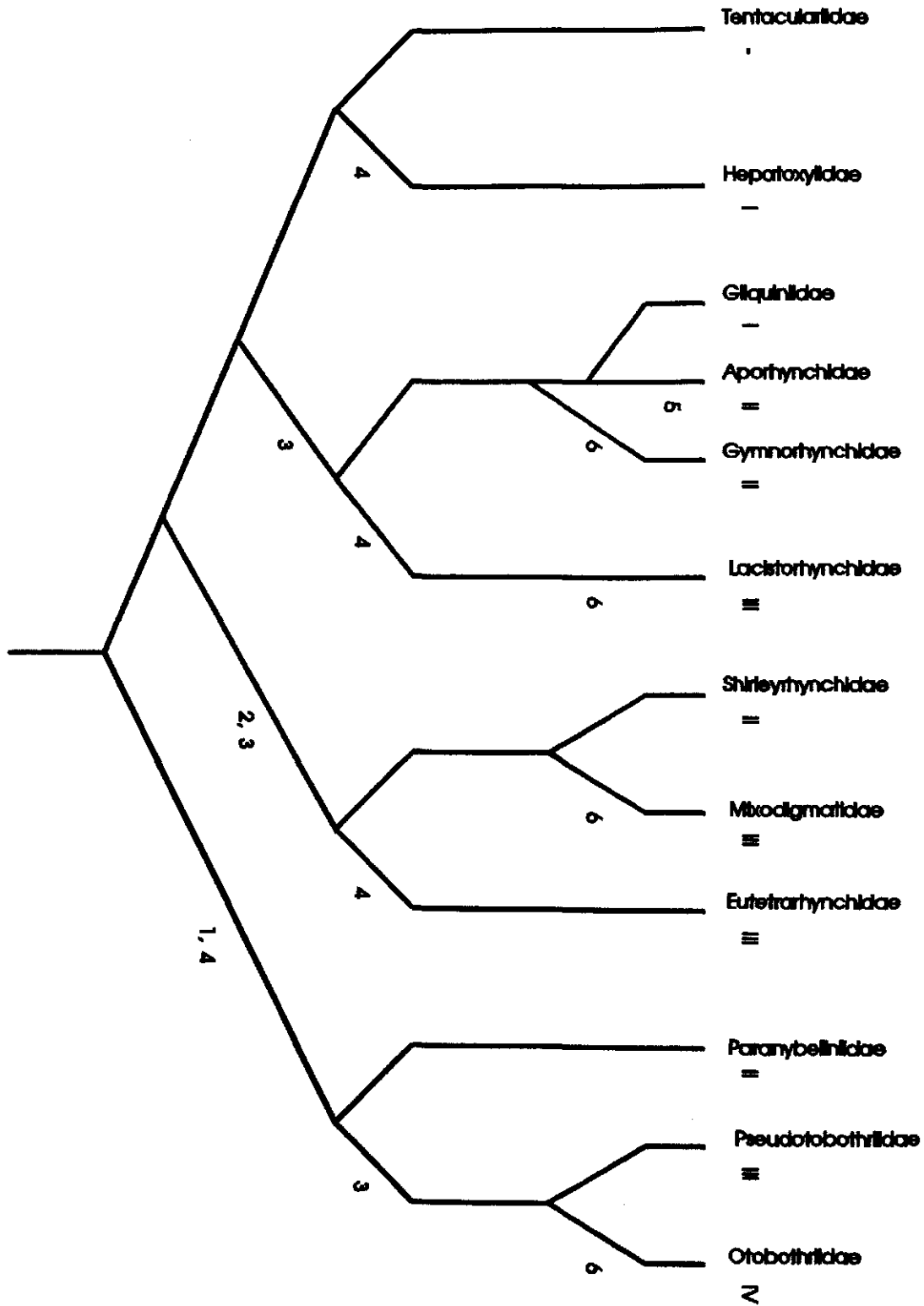


Abb. 90: Stammbaum der Trypanorhyncha (1: Sinnesgruben, 2: Präbulbularorgane, 3: Blastocyste, 4: Bothridienanzahl, 5: Reduktion des rhynchalen Systems, 6: Teilweise Reduktion einzelner Hakenreihen, römische Ziffern I-IV: Anzahl der neu erworbenen Merkmale).

Innerhalb der Tentacularioidea, deren Arten weder Sinnesgruben auf den Saugnapfrändern noch die charakteristischen Präbulbularorgane entwickelt haben, lassen sich zwei größere Gruppen auf eine gemeinsame Stammform zurückführen. In die erste Gruppe gehören die Tentaculariidae und Hepatoxylidae, welche sich aufgrund ihrer ursprünglichen, homeoacanthen Behakung und dem Fehlen einer Blastocyste eindeutig charakterisieren lassen. Während die Tentaculariidae die charakteristischen Oberflächenhaken ausgebildet haben, reduzierten die Hepatoxylidae die Saugnapfanzahl von 4 auf 2. Das in der Mitte der beiden Bothridien nachzuweisende Septum kann als Verschmelzungsstelle von jeweils 2 Bothridien angesehen werden. Die Arten beider Familien können als sehr ursprüngliche Formen interpretiert werden.

Über die Entwicklung einer Blastocyste entstand die zweite Gruppe, welche 4 Familien umfaßt. Mit den Gilquiniidae, Aporhynchidae und Gymnorhynchidae zeichnen sich 3 der Familien dadurch aus, daß sie weiterhin 4 Bothridien aufweisen. Während die Aporhynchidae ihren Tentakelapparat komplett reduzierten, veränderte sich innerhalb der Gymnorhynchidae insbesondere die Metabasalbehakung. Es wurden einzelne Hakenreihen reduziert, wodurch sowohl hetero- als auch poeciloacanth Behakungsanordnungen entstanden. Die Arten der Gilquiniidae können als die ursprünglichsten Formen angesehen werden, da sie nur ursprüngliche Behakungsanordnungen (heteroacanth typica) aufweisen. Die Lacistorhynchidae als 4. Familie in dieser Gruppe haben nur noch 2 Bothridien sowie heteroacanth und poeciloacanth Behakungsanordnungen. Sie haben sich vermutlich unabhängig voneinander aus gemeinsamen Vorfahren mit den anderen 3 Familien entwickelt. Argumente für eine über längere Zeit getrennte Entwicklung der Tiere mit 4 bzw. 2 Bothridien liefert erneut eine hoch variable Oncotaxie der Arten mit 2 Bothridien (Lacistorhynchidae). Ähnlich den Arten der Obothriidae (s.o.) sind in dieser Familie sowohl relativ ursprüngliche (Gatt.: *Dasyrhynchus*, *Grillotia*, *Pseudogrillotia*) als auch hoch entwickelte Behakungsanordnungen (Gatt.: *Paragrillotia*, *Pseudolacistorhynchus*) zu finden.

Obwohl in dem bis hier vorgestellten Stammbaum (Abb. 90) nicht gesondert auf eine hierarchische Anordnung der einzelnen Gattungen eingegangen wurde, können diese unter Berücksichtigung der in Kapitel 4.3.2 dargestellten Reduktionsreihen in miteinander abgeleitete bzw. weniger abgeleitete Gattungen eingeteilt werden. In der Tabelle 33 wird eine solche Einteilung der Gattungen in einzelne Verwandtschaftsgruppen vorgenommen, wobei erstmalig zwischen Gattungen mit ursprünglichen und höher entwickelten Behakungsanordnungen unterschieden wird.

Es ist anzumerken, daß in dieser Aufstellung keine neuen Gattungsdefinitionen allein aufgrund der Oncotaxie vorgenommen wurden. Aus diesem Grunde sind in der Tabelle auch diejenigen Gattungen aufgeführt, deren Arten keine einheitliche Behakungsanordnung aufweisen (beispielsweise Arten in der Familie Eutetrarhynchidae, Gattungen *Grillotia* und *Obothrium*). In diesen Fällen wurde für die Erstellung dieser Tabelle die in der Gattung ursprünglichste Behakungsanordnung als gattungstypisch definiert. Zudem wurden bei mehreren Gattungen mit einer sehr ähnlichen Oncotaxie diese nicht mehr hierarchisch angeordnet.

Tab. 33: Einteilung der einzelnen Gattungen in ursprüngliche und in höher entwickelte Formen.

Überfamilie	Familie	Gruppe	Einteilung in ursprüngliche und höher entwickelte Gattungen anhand ihrer Oncotaxie (ursprünglich ⇒ höher entwickelt)
1. Tentacularioidea	1. Tentaculariidae	1	<i>Tentacularia</i> ⇒ <i>Nybelinia</i> ⇒ <i>Kotorella</i>
	2. Hepatoxylidae		<i>Hepatoxylon</i> ⇒ <i>Sphyriocephalus</i>
	3. Gilquiniidae		<i>Plesiorhynchus</i> ⇒ a. <i>Daenicola</i> , b. <i>Gilquinia</i>
	4. Aporhynchidae		<i>Aporhynchus</i>
	5. Gymnorhynchidae		a. <i>Chimaerarhynchus</i> , b. <i>Gymnorhynchus</i> ⇒ <i>Molicola</i> ⇒ <i>Stragulorhynchus</i> ⇒ <i>Pterobothrium</i>
	6. Lacistorhynchidae		2 1 2
2. Eutetrarhynchoidea	1. Shirleyrhynchidae	1	<i>Shirleyrhynchus</i> ⇒ <i>Cetorhinicola</i>
	2. Mixodigmatidae		<i>Mixodigma</i> ⇒ <i>Halysiorhynchus</i>
	3. Eutetrarhynchidae		a. <i>Tetrarhynchobothrium</i> , b. <i>Didymorhynchus</i> , c. <i>Zygorhynchus</i>
3. Otophthrioidea	1. Paranybeliniidae	2	a. <i>Eutetrarhynchus</i> , b. <i>Dollfusiella</i> ⇒ a. <i>Mecistobothrium</i> , b. <i>Parachristianella</i> , c. <i>Prochristianella</i> , d. <i>Pseudochristianella</i> e. <i>Trigonolobium</i> , f. <i>Trimacracanthus</i>
	2. Pseudotobothriidae		<i>Oncomegas</i>
	3. Otophthriidae		a. <i>Paranybelinia</i> , b. <i>Pseudonybelinia</i> a. <i>Pseudotobothrium</i> a. <i>Diplootobothrium</i> , b. <i>Poecilancistrum</i> ⇒ <i>Otophthrium</i>

5.3 Vor- und Nachteile dieser systematischen Einordnung

Es wird hier eine völlig neue systematische Gliederung der Trypanorhyncha vorgenommen. Die Vorzüge dieser neuen gegenüber älteren Systematiken lassen sich vor allem an den folgenden Punkten aufzeigen:

1. Die Brauchbarkeit des hier vorgestellten neuen Systems der Trypanorhyncha zeigt sich darin, daß sich alle bisher bekannten Arten und Gattungen bei bekannter Merkmalskombination eindeutig in dieses System einordnen lassen. Zudem läßt diese Systematik die Einordnung von weiteren Gattungen und Arten zu, die bisher noch nicht nachgewiesen werden konnten. Die auf dem Überfamilien- und Familienniveau zugrundeliegenden Charakterisierungen geben bereits vor, bei welchen Merkmalskombinationen noch weitere Überfamilien oder Familien innerhalb dieser Systematik neu beschrieben werden müssen (neue Familie Pseudotobothriidae, möglicherweise neu zu beschreibende Familie Oncomegaridae).

2. Im Gegensatz zu dem aktuellen System von Campbell & Beveridge (1994) kann in dieser Arbeit erstmalig nachgewiesen werden, daß es sich bei den unterschiedlichen Behakungsanordnungen um kein geeignetes Merkmal für die Unterscheidung zwischen Überfamilien handelt, falls über ein enkaptisches System hinaus phylogenetische Ableitungen innerhalb der Tiergruppe vorgenommen werden sollen. In der hier vorgestellten

systematischen Gliederung wird dem Merkmal Behakungsanordnung ein relativ geringer Stellenwert zugeordnet, wodurch sich alle im Kapitel 1.5 beschriebenen Problemfälle der Systematik nach Campbell & Beveridge befriedigend lösen lassen.

3. Diese neue Systematik wird es auch ermöglichen, ein natürliches System zu konstruieren. Es lassen sich sowohl die einzelnen Gattungen als auch die Arten in ursprüngliche und weniger ursprüngliche Formen einteilen. Auf diese Weise kann ein noch feiner verästelter Stammbaum konstruiert werden. Vorher müssen jedoch die einzelnen Gattungsdefinitionen vereinheitlicht werden, wie es in der hier vorliegenden Arbeit für die Taxa Überfamilie und Familie vorgenommen wurde. Mit der Neubeschreibung der beiden Gattungen *Poeciloacanthum* und *Pseudolacistorhynchus* gibt diese Arbeit jedoch schon vor, bei welchen Merkmalskombinationen neue Gattungen beschrieben werden können.

4. Nach der Rekonstruktion eines Stammbaumes anhand des unter 5.1 vorgestellten enkaptischen Systems kann als dritter Schritt für die Erstellung eines natürlichen Systems die Zusammenstellung von Merkmalen einer gemeinsamen Stammform vorgenommen werden. An den einzelnen Verzweigungspunkten des Stammbaumes läßt sich anschließend für die Überfamilien und Familien eine theoretische Stammform postulieren, aus der die jeweilige Rüsselbandwurmgruppe entstanden ist. So hatte beispielsweise der Urtrypanorhynchide als gemeinsamer Vorfahre der drei Überfamilien einen Scolex mit 4 Bothridien und eine homeoacanth Behakung, welche aus sehr vielen kleinen Häkchen bestand (ähnlich den Oberflächenhaken von *Nybelinia edwinlintoni*). Eine Blastocyste kam im Lebenszyklus nicht vor. Auf die gleiche Art können nun auch innerhalb der einzelnen Gattungen die gemeinsamen Stammformen postuliert werden, aus denen sich dann sämtliche bisher bekannten Trypanorhyncha-Arten ableiten lassen. Ein sich daraus ergebender Stammbaum entspräche dann einem natürlichen System.

5. Guiart (1927) trennte die Trypanorhyncha in die beiden Unterordnungen Acystidea und Cystidea, welche sich aufgrund des Fehlens oder Vorkommens einer Blastocyste, der Behakungsanordnung (homeoacanth oder hetero-/poeciloacanth) sowie der Scolexproportionen (Pars bulbosa im Bereich der Pars bothridialis oder außerhalb) unterschieden. Ähnlich den Ausführungen von Campbell & Beveridge (1994) wird aus dieser systematischen Einordnung ersichtlich, daß kein zwingender Zusammenhang zwischen den unterschiedlichen Behakungsanordnungen und dem Vorkommen einer Blastocyste beim Plerocercoid besteht. Sowohl die Behakungsanordnungen als auch die Blastocysten sind vermutlich mehrfach und unabhängig voneinander innerhalb der Rüsselbandwürmer entstanden. Als ein ähnlich unpräzises Merkmal können die vielfach sehr variablen Scolexproportionen angesehen werden. So liegt bei *Patellobothrium quinquecatenatum* die Pars bulbosa je nach Definition der Pars bothridialis inner- oder außerhalb dieses Bereichs. Eine Einteilung der Trypanorhyncha aufgrund dieser Merkmale in die beiden Unterordnungen (nach Guiart 1927) ist daher nicht sinnvoll.

Diese Arbeit dürfte anderen Wissenschaftlern eine anregende Diskussionsgrundlage bieten, insbesondere bezüglich der phylogenetischen Ableitungen. Sollte sich beispielsweise herausstellen, daß die präbulbularorganähnlichen Strukturen bei einigen Arten innerhalb der Tentaculariidae den Präbulbularorganen der Eutetrarhynchoidea gleichen, so könnten diese in die Eutetrarhynchoidea eingeordnet werden. Das Fehlen der Strukturen bei einigen *Nybelinia*-Arten sowie innerhalb der Hepatoxylidae könnte dann als abgeleitetes Merkmal interpretiert werden. In diesem Fall müßte die systematische Gliederung einiger Gattungen und Familien umgestellt und die phylogenetische Ableitung erneut überarbeitet werden. Der prinzipielle Aufbau dieser Systematik nach den definierten Merkmalskriterien bliebe jedoch erhalten.

6 Schlußfolgerungen und Ausblick

Es hat sich anhand der Ausführungen gezeigt, daß mit der hier vorgestellten Systematik eine übersichtliche Systematisierung der Rüsselbandwürmer möglich ist. Da in dieser Arbeit nur die höheren Taxa neu charakterisiert wurden und auf Gattungsniveau keine neue Systematisierung der bisher bekannten Trypanorhyncha-Arten erfolgte, ergeben sich für zukünftige Arbeiten die folgenden Fragestellungen:

1. Erneute Überarbeitung der einzelnen Arten in Bezug auf das Vorkommen von Präbulbularorganen.
2. Charakterisierung der einzelnen Gattungen nach einem einheitlichen Schema je nach Behakungsanordnung:
 - Homeoacanth und heteroacanth typica (Hakenreihen vollständig).
 - Heteroacanth atypica und pocciloacanth (Hakenreihen teilweise reduziert).Dabei sind insbesondere die Gattungen *Grillotia* und *Otobothrium* neu zu überarbeiten und in mehrere Gattungen zu unterteilen, die sich aufgrund einer unterschiedlichen Anzahl an Haupthaken voneinander unterscheiden.
3. In einem derart gegliederten System können nun die einzelnen Gattungen in ursprüngliche bzw. abgeleitete Gruppen geordnet werden und es kann die Bestimmung des Verwandtschaftsgrades der Arten untereinander anhand eines Merkmalskataloges erfolgen.
4. Erstellung eines natürlichen Systems der Trypanorhyncha bis auf Gattungs- bzw. Artniveau.
5. Überprüfung der Systematik mittels moderner molekularbiologischer Methoden, wie beispielsweise der Polymerase-Chain-Reaction (PCR). Dadurch lassen sich insbesondere die Verzweigungspunkte der einzelnen Artengruppen besser darstellen.

Die hier vorgestellte Systematik der Trypanorhyncha ist die Grundlage für die hier aufgelisteten Problemstellungen. Es bedarf jedoch noch weiterer Untersuchungen, bevor sich ein relativ stabiles phylogenetisches System für diese bislang nur wenig erforschte Tiergruppe aufstellen läßt.

7 Literatur

- Adjei, E.L., Barnes, A. & Lester, R.J.G. 1986.** A method for estimating possible parasite-related host mortality, illustrated using data from *Callitetrarhynchus gracilis* (Cestoda: Trypanorhyncha) in lizardfish (*Saurida* spp.). *Parasitology* 92: 227-243.
- Andersen, K.I. 1987.** S.E.M. observations on plerocercus larvae of *Floriceps saccatus* Cuvier, 1817 and *Molicola horridus* (Goodsir, 1841) (Cestoda: Trypanorhyncha) from sunfish (*Mola mola*). *Fauna norvegica, Ser. A* 8: 25-28.
- Appy, R.G. & Burt, M.D.B. 1982.** Metazoan parasites of cod, *Gadus morhua* L., in Canadian waters. *Canadian Journal of Zoology* 60: 1573-1579.
- Arthur, J.R. 1984.** A survey of the parasites of walleye pollock (*Theragra chalcogramma*) from the northeastern Pacific Ocean off Canada and a zoogeographical analysis of the parasite fauna of this fish throughout its range. *Canadian Journal of Zoology* 62: 675-684.
- Arthur, J.R., Margolis, L., Whitaker, D.J. & McDonald, T.E. 1982.** A quantitative study of economically important parasites of walleye pollock (*Theragra chalcogramma*) from British Columbian waters and effects of postmortem handling on their abundance in the musculature. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 39: 710-726.
- Ax, P. 1988.** Systematik in der Biologie. Gustav Fischer, Stuttgart, 181 S.
- Baer, J.G. 1934.** L'adaptation des helminthes à leurs hôtes. *Bulletin de la Société neuchâteloise Sciences naturelles* 58: 57-76.
- Baird, W. 1853.** Catalogue of the species of Entozoa or intestinal worms contained in the collection of the British Museum. London, 132 S., 2 Tafeln.
- Bates, R.M. 1990.** A checklist of the Trypanorhyncha (Platyhelminthes: Cestoda) of the world (1935-1985). *National Museum of Wales, Zoological Series* Nr. 1: 218 S.
- Baudin-Laurencin, F. 1971.** Crustacés et helminthes parasites de l'Albacore (*Thunnus albacares*) du Golf de Guinée - Note préliminaire. *Documents Scientifiques de la Centre de Recherches Océanographique Abidjan* 2: 11-30.
- Beneden, P.J. van 1849.** Les helminthes Cestoides, considérés sous le rapport de leurs métamorphoses, de leur composition anatomique et de leur classification et mention de quelques espèces nouvelles de nos poissons Plagiostomes. *Bulletin de l'Académie Royale de Belgique* 16: 269-282.
- Beneden, P.J. van 1853.** Sur un poisson rare de nos côtes (*Scimnus glacialis*) et ses vers parasites. *Bulletin de l'Académie Royale de Belgique* 20: 258-263, Tafel I-II.
- Beneden, P.J. van 1858.** Mémoire sur les vers intestinaux. *Supplément aux Comptes rendus de l'Académie des Sciences Paris* 2: 1-376, Tafel I-XXVII.
- Beveridge, L. 1990 a.** Revision of the family Gilquiniidae Dollfus (Cestoda: Trypanorhyncha) from elasmobranch fishes. *Australian Journal of Zoology* 37: 481-520.
- Beveridge, L. 1990 b.** Taxonomic revision of Australian Eutetrarhynchidae Guiart (Cestoda: Trypanorhyncha). *Invertebrate Taxonomy* 4: 785-845.

- Beveridge, I. & Campbell, R.A. 1987. *Trimacracanthus* gen. nov. (Cestoda: Trypanorhyncha: Eutetrarhynchidae), with redescrptions of *T. aetobatidis* (Robinson, 1959) comb. nov. and *T. binuncus* (Linton, 1909) comb. nov. *Transactions of the Royal Society of South Australia* 111: 163-171.
- Beveridge, I. & Campbell, R.A. 1988 a. A review of the Tetrarhynchobothriidae Dollfus, 1969 (Cestoda: Trypanorhyncha) with descriptions of two new genera, *Didymorhynchus* and *Zygorhynchus*. *Systematic Parasitology* 12: 3-29.
- Beveridge, I. & Campbell, R.A. 1988 b. *Cetorhnicola* n. g., *Shirleyrhynchus* n. g. and *Stragulorhynchus* n. g., three new genera of trypanorhynch cestodes from elasmobranchs in Australian waters. *Systematic Parasitology* 12: 47-60.
- Beveridge, I. & Campbell, R.A. 1989. *Chimaerorhynchus* n. g. and *Patellobothrium* n.g., two new genera of trypanorhynch cestodes with unique poeciloacanthous armatures, and a reorganisation of the poeciloacanthous trypanorhynch families. *Systematic Parasitology* 14: 209-225.
- Beveridge, I. & Campbell, R.A. 1993. A revision of *Dasyrhynchus* Pintner (Cestoda: Trypanorhyncha), parasitic in elasmobranch and teleost fishes. *Systematic Parasitology* 24: 129-157.
- Beveridge, I. & Campbell, R. unveröffentlicht. University of Melbourne, School of Veterinary Science, Princes Highway, Werribee, Victoria 3030, Australia.
- Beveridge, I. & Sakanari, J.A. 1987. *Lacistorhynchus dollfusi* sp. nov. (Cestoda: Trypanorhyncha) in elasmobranch fishes from Australian and North American coastal waters. *Transactions of the Royal Society of South Australia* 111: 147-154.
- Beveridge, I. & Smith, K. 1988. Ultrastructure of the rhyncheal system of *Trimacracanthus aetobatidis* (Cestoda: Trypanorhyncha). *International Journal for Parasitology* 18: 623-632.
- Blainville, H.M. de 1828. Article Vers Dictionnaire des Sciences naturelle, Tome LII. Paris: 365-625.
- Bosc, L.A.G. 1797. Description des objets nouveaux d'Histoire naturelle trouvés dans une traversée de Bordeaux à Charles-Town. *Bulletin des Sciences par la Société philomatique* Nr. 2: 9-10, Tafel II.
- Bosc, L.A.G. 1811. Sur deux nouveaux genres de vers. *Nouveau Bulletin des Sciences par la Société philomatique* 2: 384-385.
- Botha, L. 1986. Major endoparasites of the cape hakes *Merluccius capensis* and *M. paradoxus*, with brief notes on some conspicuous ectoparasites. *South African Journal of marine Science* 4: 45-49.
- Bölsche, W. 1898. Das Liebesleben in der Natur. Eine Entwicklungsgeschichte der Liebe, Band 1. Eugen Dietrichs, Florenz & Leipzig, 402 S.
- Braten, T. 1968 a. An electron microscope study of the tegument and associated structures of the proceroid of *Diphyllobothrium latum* (L.). *Zeitschrift für Parasitenkunde* 30: 95-103.
- Braten, T. 1968 b. The fine structure of the integument of *Diphyllobothrium latum* (L.). *Zeitschrift für Parasitenkunde* 30: 104-112.
- Braun, M. 1894-1900. Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs. Band 4: Vermes. Abteilung Ib. Cestodes. Leipzig.
- Bray, R. A. 1987. A study of the helminth parasites of *Anarhichas lupus* (Perciformes: Anarhichadidae) in the North Atlantic. *Journal of Fish Biology* 31: 237-264.

- Brissette, B.L. & Campbell, R.A. 1994.** Tentacular armature of the trypanorhynchid cestode *Synbothrium filicolle* (Linton, 1890) (= *Pterobothrium heteracanthum* Diesing, 1850) and its taxonomic significance. *The Journal of Parasitology* 80: 650-654.
- Brooks, D.R., Hoberg, E.P. & Weekes, P.J. 1991.** Preliminary phylogenetic systematic analysis of the major lineages of the Eucestoda (Platyhelminthes: Cercomeria). *Proceedings of the Biological Society of Washington* 104: 651-668.
- Campbell, R.A. 1977.** New tetraphyllidean and trypanorhynch cestodes from deep-sea skates in the western North Atlantic. *Proceedings of the Helminthological Society of Washington* 44: 191-197.
- Campbell, R.A. & Beveridge, I. 1987.** *Floriceps minacanthus* sp. nov. (Cestoda: Trypanorhyncha) from Australian fishes. *Transactions of the Royal Society of South Australia* 111: 189-194.
- Campbell, R.A. & Beveridge, I. 1988.** *Mustelicola antarcticus* sp. nov. (Cestoda: Trypanorhyncha) from Australian elasmobranchs, and a reassessment of the family Mustelicolidae Dollfus, 1969. *Transactions of the Royal Society of South Australia* 112: 153-161.
- Campbell, R.A. & Beveridge, I. 1990.** *Pseudochristianella* (Cestoda: Trypanorhyncha), a new genus for *Tentacularia minuta* (Van Beneden, 1849) sensu Southwell, 1929 and its relationships with the family Eutetrarhynchidae. *Transactions of the Royal Society of South Australia* 114: 219-222.
- Campbell, R.A. & Beveridge, I. 1993.** New species of *Grillotia* and *Pseudogrillotia* (Cestoda: Trypanorhyncha) from Australian sharks, and definition of the family Grillotiidae Dollfus, 1969. *Transactions of the Royal Society of South Australia* 117: 37-46.
- Campbell, R.A. & Beveridge, I. 1994.** Order Trypanorhyncha Diesing, 1863. In: Khalil, L.F., Jones, A. & Bray, R.A. (Hsg.). Keys to the cestode parasites of vertebrates. CAB International, Wallingford: 50-148.
- Carus, J.V. & Gerstäcker, C.E.A. 1863.** Handbuch der Zoologie, Band II. Leipzig.
- Carvajal, J. & Rego, A.A. 1983.** *Progrillotia dollfusi* sp. n. (Cestoda: Trypanorhyncha) parasito de pescada do litoral Brasileiro. *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz* 78: 231-234.
- Carvajal, J. & Rego, A.A. 1985.** Critical studies on the genus *Callitetrarhynchus* (Cestoda: Trypanorhyncha) with recognition of *Rhynchobothrium speciosum* Linton, 1897 as a valid species of the genus *Callitetrarhynchus*. *Systematic Parasitology* 7: 161-167.
- Carvajal, J., Campbell, R.A. & Cornford, E.M. 1976.** Some trypanorhynch cestodes from Hawaiian fishes, with description of four new species. *The Journal of Parasitology* 62: 70-77.
- Cattan, P.E., Carvajal, J., Torres, D. & Yanez, J.L. 1979.** Primera comunicación sobre cestodos Trypanorhyncha en peces del Archipiélago de Juan Fernández. *Boletín Chileno de Parasitología* 34: 44-46.
- Chandler, A.C. 1935.** A new tetrarhynchid larva from Galveston Bay. *The Journal of Parasitology* 21: 214-215.
- Chandler, A.C. 1942.** Some cestodes from Florida sharks. *Proceedings of the United States National Museum* 92: 25-31.
- Chandler, A.C. 1954.** Cestoda. *Fisheries Bulletin* 55: 351-352.
- Chandra, K.J. 1983.** Synopsis of the larval cestodes from marine fishes of India. *Bangladesh Journal of Zoology* 11: 105-123.

- Chandra, K.J.** 1985. Records of some trypanorhynch plerocercoids in teleosts of Andhra coast. *Indian Journal for Parasitology* 9: 135-137.
- Charles, G.H. & Orr, T.S.C.** 1968. Comparative fine structure of outer tegument of *Ligula intestinalis* and *Schistocephalus solidus*. *Experimental Parasitology* 22: 137-149.
- Chubb, J.C., Pool, D.W. & Veltkamp, C.J.** 1987. A key to the species of cestodes (tapeworms) parasitic in British and Irish freshwater fishes. *Journal of Fish Biology* 31: 517-543.
- Cobbold, T.S.** 1864. Entozoa: an introduction to the study of helminthology, with reference, more particularly, to the internal parasites of man. London, 480 S., Tafel I-XXI.
- Cruz-Reyes, A.** 1973. Céstodos de peces de México. I. Redescripción del subgénero *Otobothrium* (*Pseudotobothrium*) Dollfus, 1942 y de la especie *Otobothrium* (*P.*) *dipsacum* Linton, 1897. *Anales del Instituto de Biología Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología* 44: 25-34.
- Cuvier, G.** 1817. Le règne animal distribué d'après son organisation pour servir de base à l'Histoire naturelle des animaux et d'introduction à l'anatomie comparée. Vol. IV. Paris, 255 S., Tafel I-XV.
- Darwin, C.** 1859. On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life. Murray, J. (Hsg.), London, 502 S.
- Dailey, M.D. & Vogelbein, W.** 1982. Mixodigmatidae, a new family of cestode (Trypanorhyncha) from a deep sea, planktivorous shark. *The Journal of Parasitology* 68: 145-149.
- Deardorff, T.L., Raybourne, R.B. & Mattis, T.E.** 1984. Infections with trypanorhynch plerocerci (Cestoda) in Hawaiian fishes of commercial importance. *Sea Grant Quarterly* 6: 1-6.
- Diesing, K.M.** 1850. Systema Helminthum, Vol. I. Vindobonae, 680 S.
- Diesing, K.M.** 1854. Über eine naturgemäße Verteilung der Cephalocotyleen. *Sitzungsberichte der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften Wien, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse* 8: 555-616.
- Diesing, K.M.** 1855. Sechzehn Gattungen von Binnenwürmern und ihre Arten. *Denkschriften der Sitzungsberichte der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften Wien, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse* 9: 171-185.
- Diesing, K.M.** 1863. Revision der Cephalocotyleen. Abt. Paramecocotyleen. *Sitzungsberichte der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften Wien, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse, Abteilung I* 48: 200-345.
- Dollfus, R.P.** 1929. Sur les Tétrarhynques. I. Définition des genres. *Bulletin de la Société Zoologique de France* 51: 308-342.
- Dollfus, R.P.** 1930. Sur les Tétrarhynques. I. Définition des genres (suite). *Mémoires de la Société Zoologique de France* 29: 139-216.
- Dollfus, R.P.** 1935. Sur quelques Tétrarhynques. *Bulletin de la Société Zoologique de France* 60: 353-357.
- Dollfus, R.P.** 1940. Parasites do germon. *Annales de l'Institut Océanographique* 20: 276-283.
- Dollfus, R.P.** 1942. Études critiques sur les Tétrarhynques du Muséum de Paris. *Archives du Muséum national d'Histoire naturelle* 19: 1-466.
- Dollfus, R.P.** 1946. Notes diverses sur des Tétrarhynques. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle* 22: 179-220.

- Dollfus, R.P. 1953. Les Parasites animaux de la morue Atlanto-Arctique *Gadus callarias* L. (= *morrhua* L.) et leur distribution géographique. *Linnéan Encyclopaedia Biologica* 43: 1-423.
- Dollfus, R.P. 1960. Sur une collection de Tétrarhynques homeacanthes de la famille des Tentaculariidae récoltées principalement dans la région de Dakar. *Bulletin de l'Institut Français d'Afrique Noire, Série A* 22: 788-852.
- Dollfus, R.P. 1966. Organismes dont la présence dans le plancton marin était, jusqu' à présent, ignorée: larves et postlarves de Cestodes Tétrarhynques. *Comptes Rendus des Séances de l'Académie des Sciences de Paris, Série D* 262: 2612-2615.
- Dollfus, R.P. 1969 a. De quelques Cestodes Tétrarhynques (Hétéracantes et Pécilacanthes) récoltés chez des poissons de la Méditerranée. *Vie et Milieu, Série A* 20: 491-542.
- Dollfus, R.P. 1969 b. Quelques espèces de Cestodes Tétrarhynques de la côte Atlantique des États Unis, dont l'une n'était pas connue à l'état adulte. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 26: 1037-1061.
- Dollfus, R.P. 1974. Énumération des Cestodes du plancton et des Invertébrés marins. 8. Contribution avec une appendice sur le genre *Oncomegas* R.-Ph. Dollfus 1929. *Annales de Parasitologie Humaine et Comparée* 49: 381-410.
- Drummond, J.L. 1838. Notices of Irish entozoa. *The Magazine of Natural History, New series* 2, Nr. 23: 571-577, Nr. 24: 655-662.
- Dujardin, F. 1845. Histoire naturelle des helminthes ou vers intestinaux. Nouvelles suites à Buffon. Paris, 654 S., Tafel I-XII.
- Ehlers, U. 1985. Das Phylogenetische System der Plathelminthes. Gustav Fischer, Stuttgart & New York, 317 S.
- El-Naffar, M.K.L., Gobashy, A., El-Etreby, S.G. & Kardousha, M.M. 1992. General survey of helminth parasite genera of Arabian Gulf fishes (Coast of United Arab Emirates). *Arab Gulf Journal of Scientific Research* 10: 99-110.
- Escalante, H. & Carvajal, J. 1984. Larval trypanorhynch cestodes from Peruvian teleost fishes, with descriptions of two new species. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 19: 185-194.
- Euzet, L. & Radujkovic, B.M. 1989. *Kotorella pronosoma* (Stossich, 1901) n. gen., n. comb., type des Kotorelliidae, nouvelle famille de Trypanorhyncha (Cestoda), parasite intestinal de *Dasyatis pastinaca* (L., 1758). *Annales de Parasitologie Humaine et Comparée* 64: 420-425.
- Fajer, E., Valdes, R. & Barrera, M. 1979. Algunos parasitos encontrados en la cherna Americana (*Epinephelus morio* Valenciennes, 1824) en el Banco de Campeche. *Revista Cubana de investigaciones pesqueros* 4: 43-61.
- Featherston, D.W. 1972. *Taenia hydatigena* IV. Ultrastructure study of the tegument. *Zeitschrift für Parasitenkunde* 38: 214-232.
- Fiedler, K. 1991. Lehrbuch der Speziellen Zoologie. Band II: Wirbeltiere. Gustav Fischer, Jena, 498 S.
- Fritsch, A. 1894. Der Eiblachs, eine biologisch anatomische Studie. Veröffentlicht mit Subventionen des Hohen Landtages des Königreiches Böhmen, Prag, 116 S., 1 Tafel.
- Gaevskaya, A.V. & Nigmatullin, C.M. 1978. The helminth fauna of Atlantic squids of the family Ommastrephidae (Cephalopoda: Oegopsida). *Malacological Review* 11: 134.

- Gaevskaya, A.V., Kovaliova, A.A. & Rodjuk, G.N. 1985. Parasitofauna of the fishes of the Falkland-Patagonian region. *NOAA Technical Reports NMFS* 25: 25-27.
- Garman, S. 1885. *Chlamydoselachius anguineus* Garm. A living species of cladodont shark. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology, Cambridge* 12: 1-35, Tafel I-XX.
- Gartner, J.V. & Zwerner, D.E. 1989. The parasite faunas of meso- and bathypelagic fishes of Norfolk Submarine Canyon, western North Atlantic. *Journal of Fish Biology* 34: 79-95.
- Goeze, J.A.E. 1782. Versuch einer Naturgeschichte der Eingeweidewürmer Thierischer Körper, Blankenburg, 471 S., Tafel 1-44.
- Goldstein, R.J. 1963. A note on the genus *Poecilancistrum* Dollfus, 1929 (Cestoda: Trypanorhyncha). *The Journal of Parasitology* 49: 301-304.
- Grabda, J. 1977. Studies of the parasitization and consumability of Alaska pollack, *Theragra chalcogramma* (Pall.). *Acta Ichthyologica et Piscatoria* 7: 15-34.
- Graeber, K. 1978. Raster- und Transmissionselektronenmikroskopische Untersuchung des Integuments von Parasiten. Magisterarbeit, Universität Kiel, 164 S.
- Guérin-Méneville, F.E. 1829-1844. Iconographie du règne animal de G. Cuvier, ou Représentation d'après Nature de l'une des espèces les plus remarquables et souvent non encore figurées de chaque genre d'Animaux. Paris, Band 1-2, Tafel 1-450. Band 3, 919 S. - *Zoophytes*: 1-29, Tafel I-XXV.
- Guiart, J. 1927. Classification des Tétrarhynques. Comptes rendus de la 50. Session de l'Association Française pour l'Avancement des Science, Lyon, 1926: 397-401.
- Guiart, J. 1931. Considération historiques sur la nomenclature et sur la classification des Tétrarhynques. *Bulletin de l'Institut Océanographique* Nr. 575: 1-27.
- Guiart, J. 1935. Cestodes parasites provenant des Campagnes scientifiques de S.A.S. le Prince Albert Ier de Monaco (1886-1913). *Résultats des Campagnes scientifiques accomplies sur son yacht par Prince Albert Ier Prince Souverain de Monaco* Nr. 91: 1-115, Tafel I-V.
- Hart, J.F. 1936. Cestoda from fishes of Puget Sound. II. Tetrarhynchoidea. *Transactions of the American Microscopical Society* 60: 369-387.
- Heitz, A. 1918. *Salmo salar* Lin., seine Parasitenfauna und seine Ernährung im Meer und im Süßwasser. *Archiv für Hydrobiologie* 12: 485-561.
- Hess, E. & Guggenheim, R. 1977. A study of the microtriches and sensory processes of the tetrathyridium of *Mesocostoides corti* Hoeppli, 1925, by transmission and scanning electron microscopy. *Zeitschrift für Parasitenkunde* 53: 189-199.
- Hewitt, G.C. & Hine, P.M. 1972. Checklist of parasites of New Zealand fishes and of their hosts. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 6: 69-114.
- Hildreth, M.B. & Lumsden, R.D. 1985. Description of *Otobothrium insigne* Plerocercus (Cestoda: Trypanorhyncha) and its incidence in catfish from the Gulf of Louisiana. *Proceedings of the Helminthological Society of Washington* 52: 44-50.
- Holten, H.S. 1802. Beskrivelse over en ny Fisk fra Portugal, og tvende i samme fundne ubekjendte Indvoldeorme. *Skrivter af Naturhistorie = Selskabet. Kjobenhavn* 5: 19-28, Tafel II.

- Holy, J.M. & Oaks, J.A. 1986. Ultrastructure of the tegumental microvilli (microtriches) of *Hymenolepis diminuta*. *Cell Tissue Research* 244: 457-466.
- Johnstone, J. 1912. *Tetrarhynchus erinaceus* van Beneden. I. Structure of larva and adult worm. *Parasitology* 4: 364-415.
- Joyeux, C. & Baer, J.G. 1936. Cestodes. *Faune de France* 30: 1-613.
- Kahl, W. 1937. Eine Tetrarhynchidenlarve aus der Muskulatur von *Sebastes marinus* L.. *Zeitschrift für Parasitenkunde* 9: 373-393.
- Kerstan, S.L. 1992. Der Befall von Fischen aus dem Wattenmeer und dem Nordatlantik 1988-1990 mit Nematodenlarven und eine Bibliographie über parasitische Nematoden in Fischen und Seesäugetern. *Berichte aus dem Institut für Meereskunde* Nr. 219, 205 S.
- Lester, R.J.G., Sewell, K.B. 1989. Checklist of parasites from Heron Island, Great Barrier Reef. *Australian Journal of Zoology* 37: 101-128.
- Lester, R.J.G., Sewell, K.B., Barnes, A. & Evans, K. 1988. Stock discrimination of orange roughy, *Hoplostethus atlanticus*, by parasite analysis. *Marine Biology* 99: 137-143.
- Leuckart, F.S. 1820. Zoologische Bruchstücke. I. Helmstädt, 70 S., Tafel I-II.
- Leuckart, R. 1850. Helminthologische Notizen. *Archiv für Naturgeschichte* 16: 9-16, Tafel II.
- Linnaeus, C. 1758. Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Editio decima, reformata. I. Laurentii Salvii, Holmiae, 824 S.
- Linstow, O. von 1878. Compendium der Helminthologie. Hannover, 382 S.
- Linton, E. 1889. Notes on entozoa of marine fishes of New England, with descriptions of several new species. *Annual Report of the U.S. Commissioner of Fish and Fisheries for 1886*: 453-510. Tafel I-VI.
- Linton, E. 1890. Notes on entozoa of marine fishes of New England, with descriptions of several new species. Part II. *Annual Report of the U.S. Commissioner of Fish and Fisheries for 1887*: 719-900. Tafel I-XV.
- Linton, E. 1897. Notes on larval cestode parasites of fishes. *Proceedings of the United States National Museum* 19: 787-824, Tafel LXI-LXVIII.
- Linton, E. 1905. Parasites of fishes of Beaufort, North Carolina. *Bulletin of the Bureau of Fisheries* 24: 321-428, Tafel I-XXXIV.
- Linton, E. 1907. Notes on parasites of Bermuda fishes. *Proceedings of the United States National Museum* 33: 85-126, Tafel I-XV.
- Linton, E. 1909. Helminth fauna of the Dry Tortugas. I. Cestodes. *Carnegie Institution of Washington Publication* 102: 157-190, Tafel I-XI.
- Linton, E. 1913. Cestode cysts in the flesh of marine fish and their bearing on food values. *Transactions of the American Fisheries Society* 42: 119-127.
- Linton, E. 1924. Notes on cestode parasites of sharks and skates. *Proceedings of the United States National Museum* 64: 1-114, Tafel I-XIII.

- Lönnberg, E. 1889.** Bidrag till Kännedomen om i Sverige förekommande Cestoder. *Bihang till Kongelige Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar* 14: 1-69, Tafel I-II.
- Lönnberg, E. 1899.** Über einige Cestoden aus dem Museum zu Bergen. *Bergens Museum Aarbog* Nr. 4: 1-23, Tafel I.
- Lumsden, R.D. 1966.** Cytological studies on the absorptive surface of cestodes: I. The fine structure of the strobilar integument. *Zeitschrift für Parasitenkunde* 27: 355-382.
- Lumsden, R.D. 1975.** Parasitological review: Surface ultrastructure and cytochemistry of parasitic helminths. *Experimental Parasitology* 37: 267-339.
- Lumsden, R.D. & Hildreth, M.B. 1983.** The fine structure of adult tapeworms. In: Arme, C. & Pappas, R.W. (Hsg.). *Biology of the Eucestoda*, Vol. 1. Academic Press, London & New York: 178-233.
- Luque, J.L., Iannacone, J. & Farfan, C. 1991.** Parasitos de peces oseos marinos en el Peru: Lista de especies conocidas. *Boletín de Lima* 74: 17-28.
- Lühe, M. 1905.** Geschichte und Ergebnisse der Echinorhynchen. Forschung bis auf Westrumb (1821) (Mit Bemerkungen über alte und neue Gattungen der Acanthocephalen). *Zoologische Annalen* 1: 251-353.
- Lühe, M. 1910.** Parasitische Plattwürmer. II: Cestodes. In: *Die Süßwasserfauna Deutschlands*. Jena: 1-153.
- Mac Callum, G.A. 1916.** Some new species of parasitic trematodes of marine fishes. *Zoopathologica* 1: 1-39.
- Mac Callum, G.A. 1921.** Studies in helminthology. *Zoopathologica* 1: 135-284.
- MacKinnon, B.M. & Burt, M.D.B. 1983.** Polymorphism of microtriches in the cysticeroid of *Ophryocotyle insignis* Lönnberg, 1890 from the limpet *Patella vulgata*. *Canadian Journal of Zoology* 61: 1062-1070.
- Mattis, T.E. 1986.** Development of two tetraurhynchidean cestodes from the northern Gulf of Mexico. Dissertation, Universität Southern Mississippi, 171 S.
- Mayer, A.F.J.K. 1842.** Über einen Eingeweidewurm von Testudo Mydas, *Tetraurhynchus cysticus*. *Archiv für Anatomie, Physiologie und wissenschaftliche Medizin* Jahrgang 1842: 213-217.
- Mayr, E. 1975.** Grundlagen der zoologischen Systematik. Paul Parey, Hamburg & Berlin, 370 S.
- Mehl, J.A.P. 1970.** Two flesh parasites of barracouta (Teleosti: Gempylidae) from eastern Cook Strait. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 3: 241-247.
- Miescher, F. 1840.** Vortrag über Metamorphosen bei den Helminthen (Sitzung am 11.12.1839). *Bericht über die Verhandlungen der naturforschenden Gesellschaft in Basel* 4: 25-39.
- Monticelli, G. 1892.** Appunti sui Cestodaria. *Atti reale Accademia da scienza fisica e matematica Napoli, Serie 2* 5: 1-11.
- Monticelli, G. 1893.** Intorno ad alcuni elminti della collezione del Museo zoologico della reale Università di Palermo. *Naturalista siciliano* 12: 208-216, Tafel I.
- Moser, M. 1986.** Parasites of anadromous fish from off California. *California State Water Resources Control Board, Technical Supplement* 2: 1-110.
- Mount, P. 1970.** Histogenesis of the rostellar hooks of *Taenia crassiceps* (Zeder, 1800) (Cestoda). *The Journal of Parasitology* 56: 947-961.

- Nordmann, A. von 1832. Micrographische Beiträge zur Naturgeschichte der wirbellosen Thiere. Berlin, Heft 1, 118 S., Tafel I-X. Heft 2, 150 S., Tafel I-X.
- Nybelin, O. 1918. Zur Anatomie und systematischen Stellung von "Tetrabothrium norvegicum" Olsson. *Göteborgs Konglige Vetenskaps - och Vitterhets - Samhälles Handlingar. Fjarde Följden* 20: 25 S., Tafel I-II.
- Obiekiezie, A.L., Anders, K., Lick, R., Möller, H. & Palm, H. 1992. External lesions and flesh parasites in commercial fishes of Nigerian inshore waters. *Aquatic Living Resources* 5: 173-183.
- Olsson, P. 1868. Entozoa iaktagna hos Skandinaviska hafsfiskar. I. Platyhelminthes (Forts.). *Lunds Universitets Arsskrift, math. o naturv. Vetenskap* 4: 1-64, Tafel III-V.
- Olsson, P. 1869. Om entozoernas geografiska utbredning och förekomst hos olika djur. *Forhandlingar ved de skandinaviske Naturforskeres 10 Mode, foredrag* Nr. 31: 481-515.
- Olsson, P. 1893. Bidrag till Skandinavien's helminth fauna II. *Kongl. Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar* 25: 1-41, Tafel I-V.
- Órley, L. 1885. A Czápáknak és Rájáknak belférgi. *Természetráji füzetek* 9: 97-126, Tafel IX-X.
- Palm, H. 1992. Identifizierung und Quantifizierung von Bandwurmlarven bei Fischen aus verschiedenen Regionen des Atlantiks. Diplomarbeit, Universität Kiel, 120 S.
- Palm, H. unveröffentlicht. Institut für Meereskunde an der Universität Kiel, Düsterbrookweg 20, D-24105 Kiel.
- Palm, H., Möller, H. & Petersen, F. 1993. *Otobothrium penetrans* (Cestoda: Trypanorhyncha) in the flesh of belonid fish from Philippine waters. *International Journal for Parasitology* 23: 749-755.
- Palm, H., Obiekiezie, A. & Möller, H. 1994. Trypanorhynch cestodes of commercial inshore fishes of the West African coast. *Aquatic Living Resources* 7: 153-164.
- Parona, C. 1887. Res ligusticac II. Vermi parassiti in animali della Liguria. *Nota preventiva a contributo di una elmintologia ligure. Annali del Museo Civico di Storia naturale di Genova, Ser. 2* 4: 483-501.
- Pereira, J., Figueiredo, L.S. & Boeger, W.A.P. 1982. Pterocercoides de Trypanorhyncha (Cestoda) em corvinas juvenis. *Resumos IX. Congresso Brasileiro de Zoologia, Porto Alegre-RS, 07.-13.02.1982*: 251.
- Petersen, F., Palm, H., Möller, H. & Cuzi, M.A. 1993. Flesh parasites of fish from central Philippine waters. *Diseases of aquatic Organisms* 15: 81-86.
- Pintner, T. 1880. Untersuchungen über den Bau des Bandwurmkörpers mit besonderer Berücksichtigung der Tetrabothrien und Tetrarhynchen. *Arbeiten aus dem Zoologischen Institut der Universität Wien und der Zoologischen Station in Triest* 3: 163-242, Tafel XIV-XVIII.
- Pintner, T. 1896. Versuch einer morphologischen Erklärung des Tetrarhynchenrüssels. *Biologisches Zentralblatt* 16: 258-267.
- Pintner, T. 1913. Vorarbeiten zu einer Monographie der Tetrarhynchoideen. *Sitzungsberichte der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften in Wien. Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse* 122: 171-253.
- Pintner, T. 1927. Kritische Beiträge zum System der Tetrarhynchen. *Zoologische Jahrbücher Systematik* 53: 559-590.
- Pintner, T. 1928. Helminthologische Mitteilungen, I. *Zoologischer Anzeiger* 76: 318-322.

- Pintner, T. 1929.** Tetrarhynchen von den Forschungsreisen des Dr. Sixten Bock. *Göteborgs Konglige Vetenskaps - och Vitterhets - Samhälles Handlingar. Fjärde Följden, Serie B. 1:* 1-48.
- Pintner, T. 1931.** Wenigbekanntes und Unbekanntes von Rüsselbandwürmern. II. *Sitzungsberichte der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften in Wien. Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse* 140: 777-820.
- Pintner, T. 1932.** Weiteres über Strukturen im Tetrarhynchenkopfe. *Anzeiger der Akademie der Wissenschaften in Wien. Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse* 69: 189-190.
- Pintner, T. 1934.** Bruchstücke zur Kenntnis der Rüsselbandwürmer. *Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere* 58: 1-20.
- Pippy, J.H.C. & Aldrich, F.A. 1969.** *Hepatoxylon trichiuri* (Holden 1802) (Cestoda: Trypanorhyncha) from the giant squid *Architeuthis dux* Steenstrup 1857 in Newfoundland. *Canadian Journal of Zoology* 47: 263-264.
- Poche F. 1926.** Das System der Platodaria. *Archiv für Naturgeschichte* 91: 241-458, Tafel IV-VII.
- Raillet, A. 1899.** Sur la synonymie du genre *Tetrarhynchus* Rudolphi 1809. *Archives de Parasitologie* 2: 319-320.
- Redi, F. 1684.** Osservazioni di Francesco Redi accademico della Crusa intorno agli animali viventi che si trovano negli animali viventi. Firenze, 253 S., Tafel I-XXVI.
- Rees, G. 1950.** The plerocercoid larva of *Grillotia heptanchi* (Vaullegeard). *Parasitology* 40: 265-272.
- Rees, G. 1969.** Cestodes from Bermuda fishes and an account of *Acompsoccephalum tortum* (Linton, 1905) gen. nov. from the lizard fish *Synodus intermedius* (Agassiz). *Parasitology* 59: 519-548.
- Rees, G. 1988.** The muscle, nervous and excretory systems of the plerocercoid of *Callitetrarhynchus gracilis* (Rud., 1819)(Pintner 1931)(Cestoda: Trypanorhyncha) from Bermuda fishes. *Parasitology* 96: 337-351.
- Rego, A.A. 1973.** Contribuicao ao conhecimento dos Cestóides do Brasil. I - Cestóides de Peixes, Anfíbios e Répteis. *Atas Sociedade de Biologia do Rio de Janeiro* 16: 97-129.
- Rego, A.A. 1977.** Cestóides parasitos de *Carcharinus longimanus* (Poey, 1861). *Revista Brasileira de Biologia* 37: 847-852.
- Rego, A.A. 1987.** Redescricao de *Pterobothrium crassicolle* Diesing, 1850 (Cestoda: Trypanorhyncha) e revalidacao da espécie. *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz* 82: 51-53.
- Reimer, L.W. 1989.** Parasites in marine food fishes. *Wissenschaftliche Zeitschrift der Pädagogischen Hochschule "Liselotte Herrman" Güstrow* Nr. 2: 163-166.
- Remane, A. 1952.** Die Grundlagen des Natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. 2. Auflage, 1956, Akademische Verlagsgesellschaft Geest & Portig K.-G., Leipzig, 364 S.
- Remane, A., Storch, V. & Welsch, U. 1989.** Kurzes Lehrbuch der Zoologie. Gustav Fischer, Jena, 572 S.
- Richmond, C. & Caira, J.N. 1991.** Morphological investigations into *Floriceps minocanthus* (Trypanorhyncha: Lacistorhynchidae) with analysis of the systematic utility of scolex microtriches. *Systematic Parasitology* 19: 25-32.
- Ride, W.D.L., Sabrosky, C.W., Bernardi, G., & Melville, R.V. 1985.** International code of zoological nomenclature. Third edition. University of California Press, Berkeley & Los Angeles, 338 S.

- Rieger, R. & Tyler, S. 1979. The homology theorem in ultrastructural research. *American Zoologist* 19: 655-664.
- Rifkin, E., Cheng, T. & Hohl, H. 1970. The fine structure of the tegument of *Tylocephalum* metacestodes: With emphasis on a new type of microvilli. *Journal of Morphology* 130: 11-24.
- Robinson, E.S. 1959. Some new cestodes from New Zealand marine fishes. *Transactions of the Royal Society of New Zealand* 86: 381-392.
- Robinson, E.S. 1965. Cestoda (Tetraphyllidea and Trypanorhyncha) from marine fishes of New South Wales. *Records of the Australian Museum* 26: 341-348.
- Rodjuk, G.N. 1988. Parasitofauna of the teleost fish in the South-West Atlantic and adjacent Antarctic waters (in russian). Dissertation, Universität Kaliningrad, 276 S.
- Rudolphi, C.A. 1808-1810. Entozoorium sive vermium intestinalium historia naturalis. Amsterdam, Band 1, 1808, 527 S., Tafel I-VII. Band 2 (Teil 1), 1809, 457 S., Tafel VII-XIII. Band 2 (Teil 2), 1810, 386 S.
- Rudolphi, C.A. 1819. Entozoorium synopsis, cui accedunt mantissa duplex et indices locupletissimi. Berolini, 811 S.
- Sakanari, J.A. 1989. *Grillotia heroniensis*, sp. nov., and *G. overstreeti*, sp. nov., (Cestoda: Trypanorhyncha) from Great Barrier Reef fishes. *Australian Journal of Zoology* 37: 81-87.
- Sakanari, J.A. & Moser, M. 1989. Complete life cycle of the elasmobranch cestode, *Lacistorhynchus dollfusi* Beveridge and Sakanari, 1987 (Trypanorhyncha). *The Journal of Parasitology* 75: 806-808.
- Sao Clemente, S.C. & Correa Gomes, D.C. 1989. Trypanorhyncha from sharks of southern Brazilian coast: *Eutetrarhynchus vooremi* sp. n. and two other species parasites of *Mustelus* (Pisces, Triakidae). *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz, Supplement IV* 84: 475-481.
- Sao Clemente, S.C., Coelho, M.R.T. & Serra-Freire, N.M. 1991. Cestoides trypanorhyncha parasitos de bagre *Netuma* sp., pescados no litoral do estado do Rio de Janeiro e utilizados para consumo humano. X. Congresso Latinoamericano de Parasitologia i Congresso Uruguayo de Parasitologia Resumenes, Intendencia Municipal de Montevideo, Montevideo-Uruguay, 17-22.11.1991: 429.
- Schlicht, F.G. & McFarland, W.N. 1967. Incidence of trypanorhynchan plerocercoids in some Texas coast sciaenid fishes. *Contributions in Marine Science Biology* 12: 101-112.
- Schmidt, G.D. 1970. How to know the tapeworms. W.M. C. Brown Company Publishers, Dubuque, 266 S.
- Schmidt, G.D. 1986. Handbook of tapeworm identification. CRC Press Inc., Boca Raton, 675 S.
- Schramm, M. 1989. Some trypanorhynch tapeworms found in marine fish. *Naturalist* 33: 22-26.
- Schramm, M. 1991. *Grillotia perelica* (Cestoda: Trypanorhyncha) plerocercoids in mullet (Pisces: Mugilidae) from estuaries in Transkei, Southern Africa. *South African Journal of marine Science* 11: 169-178.
- Seyda, M. 1976. On a case of a mass invasion of cestode *Gymnorhynchus* (*Gymnorhynchus*) *gigas* (Cuvier, 1817) larvae in muscles of *Brama raii* (Bloch, 1791). *Acta Ichthyologica et Piscatoria* 6: 59-65.
- Shields, J.D. 1985. Surface morphology and description of *Otobothrium kurisi* new species (Cestoda: Trypanorhyncha) from a hammerhead shark, *Sphyrna lewini*. *International Journal for Parasitology* 15: 635-643.

- Shipley, A.E. & Hornell, J. 1906. Report on the cestode and nematode parasites from the marine fishes of Ceylon. *Report to the Government of Ceylon on the Pearl Oyster Fisheries of the Gulf of Manaar* Part V: 43-96, Tafel I-VI.
- Shuler, R.H. 1938. Some cestodes of fish from Tortugas, Florida. *Parasitology* 24: 57-63.
- Siebold, C.T. de 1850. Über den Generationswechsel der Cestoden, nebst einer Revision der Gattung Tetrarhynchen. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie* 22: 198-253, Tafel XIV-XV.
- Siewing, R. 1985. Lehrbuch der Zoologie, Band 2, Systematik. Gustav Fischer, Stuttgart & New York, 1107 S.
- Sin, F.Y.T., Waterman, P.B. & Blair, D. 1992. Morphological and enzyme variations of marine tapeworms, *Hepatoxylon trichiuri* (Cestoda: Trypanorhyncha) and *H. megacephalum*, off Kaikoura coast, New Zealand. *Journal of Natural History* 26: 465-477.
- Southwell, T. 1912. A description of ten new species of cestode parasites from marine fishes of Ceylon, with notes on other cestodes from the same region. *Ceylon Marine Biological Reports, Part 4* Nr. 22: 259-278, Tafel I-III.
- Southwell, T. 1924. Notes on some tetraarhynchid parasite from Ceylon marine fishes. *Annales of Tropical Medicine and Parasitology* 18: 459-491.
- Southwell, T. 1925. A monograph on the Tetrphyllidae with notes on related cestodes. The University Press of Liverpool Limited, Hodder and Stroughton Limited, London, 368 S.
- Southwell, T. 1929 a. A monograph on cestodes of the order Trypanorhyncha from Ceylon and India, Part 1. *Ceylon Journal of Science, Section B* 15: 169-317.
- Southwell, T. 1929 b. On the classification of the cestoda. *Ceylon Journal of Science. Section B* 15: 49-74.
- Southwell, T. 1930. The fauna of British India including Ceylon and Burma. Cestoda Volume I. Today & Tomorrow's Printers and Publishers, New Delhi, 391 S.
- Southwell, T. & Prashad, B. 1918. Notes from the Bengal fisheries. Cestode parasites of *Hilsa*. *Records of the Indian Museum* 15: 77-78, Tafel IV-V.
- Subbapradha, C.K. 1955. Cestode parasites of fishes of Madras coast. *Indian Journal of Helminthology* 7: 41-132.
- Szidat, L. 1958. Versuch einer Zoogeographie des Südatlantiks mit Hilfe von Leitparasiten der Meeresfische. *Parasitologische Schriftenreihe* Nr. 13: 1-97.
- Templeton, R. 1836. A catalogue of the species of annulose animals and of rayed ones, found in Ireland as selected from the paper of the late J. Templeton, Esq., of Cranmore, with localities, descriptions and illustrations. *Entozoa, The Magazine of Natural History* 9: 238-240.
- Thatcher, V.E. 1961. Studies of the Cestoda of elasmobranch fishes of the northern Gulf of Mexico. Part I. *Proceedings of the Louisiana Academy of Sciences* 23: 65-74.
- Toth, L.M., Campbell, R.A. & Schmidt, G.D. 1992. A revision of *Oncomegas* Dollfus, 1929 (Cestoda: Trypanorhyncha: Eutetrarhynchidae), the description of two new species and comments on its classification. *Systematic Parasitology* 22: 167-187.

- Tseng, S. 1933.** Study on some cestodes from fishes. *Journal of Science of the National University of Shantung* 11: 1-21, Tafel I-VII.
- Vassiliades, G. 1982.** Helminthes parasites des poissons de mer des côtes du Senegal. *Bulletin de l'Institut Francais d'Afrique Noire, Série A* 44: 78-99.
- Vauillegeard, A. 1899.** Recherches sur le Tétrarhynques. *Mémoires de la Société Linnéenne de Normandie, Serie 2* 9: 187-376. Tafel IX-XVII.
- Voge, M. 1969.** Systematics of cestodes - present and future. In: Schmidt, G.D. (Hsg.). Problems in systematics of parasites. University Park Press, Baltimore: 49-73.
- Wagener, G.R. 1854.** Die Entwicklung der Cestoden nach eigenen Untersuchungen. *Verhandlungen der Kaiserl. Leopold. Carol. Akademie der Naturforscher* 24, Supplement: 1-91. Tafel I-XXII.
- Ward, H.L. 1954.** Parasites of marine fishes of the Miami region. *Bulletin of Marine Science of the Gulf and Caribbean* 4: 244-261.
- Wardle, R.A. 1933.** The Cestoda of Canadian fishes - III. Additions to the Pacific coastal fauna. *Contributions to Canadian Biology and Fisheries* 8: 79-87.
- Wardle, R.A. & McLeod, J.A. 1952.** The Zoology of Tapeworms. University of Minnesota Press, Minneapolis, 780 S.
- Wardle, R.A., McLeod, J.A. & Radinovsky, S. 1974.** Advances in the Zoology of Tapeworms 1950-1970. University of Minnesota Press, Minneapolis, 274 S.
- Waterman, P.B. & Sin, F.Y.T. 1991.** Occurrence of the marine tapeworm, *Hepatoxylon trichiuri* and *H. megacephalum*, in fishes from Kaikoura, New Zealand. *New Zealand Natural Sciences* 18: 71-73.
- Welch, F.H. 1876.** The anatomy of two parasitic forms of the family Tetrarhynchidae. *Journal of the Linnean Society London* 7: 329-342., Tafel XXIV-XXVI.
- Woodland, W.N.F. 1927.** A revised classification of the tetraphyllidean Cestoda, with descriptions of some Phyllobothriidae from Plymouth. *Proceedings of the Zoological Society London, 1927, Teil 3* Nr. 34-35: 519-548.
- Wysokinski, A., Boberski, E. & Czykieta, H. 1987.** The results of preliminary observations of the parasitism of fish along the Namibian coast. *Collection of scientific Papers of the International Commission for the South-East Atlantic Fisheries*: 309-325.
- Yamaguti, S. 1959.** Systema Helminthum. The Cestodes of Vertebrates, Vol. 2. Interscience Publishers Ltd., New York, 860 S.
- Zeder, J.G.H. 1800.** Erster Nachtrag zur Naturgeschichte der Eingeweidewürmer von J.A.E. Goeze, Leipzig.
- Zeder, J.G.H. 1802.** Einleitung zur Naturgeschichte der Eingeweidewürmer.
- Zeder, J.G.H. 1803.** Anleitung zur Naturgeschichte der Eingeweidewürmer. Bamberg, 432 S.
- Zchocke, F. 1884.** Recherches sur la structure anatomique et histologique des Cestodes. *Mémoire Institut national genevois* 17: 5-396, Tafel I-IX.
- Zubchenko, A.V. 1980.** Parasitic fauna of Anarhichadidae and Pleuronectidae families of fish in the Northwest Atlantic. *Selected Papers of the International Commission for the Northwest Atlantic Fisheries* Nr. 6: 43-46.

Zubchenko, A.V. 1981. Parasitic fauna of some Macrouridae in the Northwest Atlantic. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science* 2: 67-72.

Zubchenko, A.V. 1985. Parasitic fauna of American plaice (*Hippoglossoides platessoides*) from the Northwest Atlantic. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science* 6: 165-171.