

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

(Aus dem Königl. Institut für Infektionskrankheiten in Berlin.)

Das System der Protozoen.

Zugleich vorläufige Mitteilung über *Proteosoma* [LABBÉ].

Von

Max Hartmann.

(Hierzu 3 Textfiguren.)

In meinem kürzlich erschienenen Praktikum der Protozoologie (KISSKALT u. HARTMANN 1907) habe ich einige allgemeine und systematische Anschauungen vertreten, deren nähere Begründung in diesem kurzen Leitfaden nicht gegeben werden konnte. Mein Standpunkt gegenüber dem Kerndualismus und dem Sexualitätsproblem deckt sich mit den Anschauungen, die mein Freund v. PROWAZEK (1907) kürzlich in seinem Artikel über das Sexualitätsproblem näher angeführt hat; es sei daher einfach auf jenen Artikel hingewiesen. Auf einzelne Punkte des Problems, speziell die Beziehungen der Doppelkernigkeit zur Centrosomenfrage, werden wir demnächst Gelegenheit haben eingehender zurückzukommen.

Für heute liegt mir nur ob, das in meinem Praktikum eingeführte System der Protozoen, das in mancher Hinsicht von dem bisher üblichen abweicht, näher zu begründen. Dabei werde ich Gelegenheit haben, über Untersuchungen über die feineren Bau- und Entwicklungsvorgänge bei dem sog. *Proteosoma*, dem Erreger der Vogel malaria, vorläufigen Bericht zu erstatten.

In der Zoologie und Botanik gilt der Grundsatz, daß das System ein natürliches sein soll, d. h. es soll, soweit dies bei unseren lückenhaften Kenntnissen möglich ist, die verwandtschaftlichen Beziehungen

der Organismen zum Ausdruck bringen. Entsprechend diesem Grundsatz können daher neuere Befunde, die einen tieferen Einblick in die Verwandtschaftsbeziehungen einzelner Gruppen gewähren, immer wieder eine Revision, ja sogar eine vollständige Umwälzung eines Systems notwendig machen. Eine derartige Revision scheint mir nun auch infolge der neueren Untersuchungen, wobei in erster Linie der glänzenden Resultate SCHAUDINN'S (1904) zu gedenken ist, bei dem System der Protozoen geboten.

Nach dem Vorschlage von DOFLEIN (1902), der allgemeine Anerkennung gefunden zu haben scheint, teilt man die Protozoen in 2 Unterstämme: 1. **Plasmodromata** und 2. **Ciliophora**.

Die Eigenschaften, denen die beiden Unterstämme ihren Namen verdanken, erscheinen allerdings nicht immer als zutreffend. So besitzt ein großer Teil der Plasmodromata gar nicht die Fähigkeit, sich durch Plasmafortsätze zu bewegen, andererseits muß z. B. die mit Cilien ausgestattete Gattung *Opalina* auf Grund ihrer Entwicklung den Plasmodromen zugeteilt werden. Daß aber die Bewegungsorganellen, nach denen die Namen gebildet sind, „nicht genügen, um die drei Klassen der Plasmodromen zusammenzufassen und den Ciliophoren gegenüberzustellen“, hat DOFLEIN selbst schon ausdrücklich betont. Wenn den Bewegungsorganellen sicher auch eine Bedeutung in systematischer Hinsicht zukommt, so können hierbei auch noch andere Verhältnisse eine Rolle spielen, was gleichfalls DOFLEIN (1902 p. 173) schon ausgeführt hat.

Wenn trotz der nicht gerade treffenden Namengebung die Einteilung DOFLEIN'S in 2 Unterstämme allgemeine Anerkennung gefunden hat und auch nach unseren jetzigen Kenntnissen als die beste und natürlichste erscheint, so ist das den auffallenden Unterschieden zuzuschreiben, die im Bau und der Entwicklung, speziell in den Kernverhältnissen und im Befruchtungsvorgang zwischen beiden Gruppen bestehen, Eigenschaften, die auch DOFLEIN wesentlich zur Begründung seiner Einteilung herangezogen hat.

Es sei hier nur nochmals an einige dieser Punkte erinnert, wobei wir mit den **Ciliophoren** beginnen. Wenn auch der Besitz von Cilien, wie an dem Beispiel von *Opalina* nach den neuesten Untersuchungen von NERESHEIMER (1907) klar hervorgeht, nicht ausreichend ist zur Aufstellung eines eigenen Unterstammes, so weisen doch alle zu den Ciliophoren zu rechnenden Protozoen eine solche Einheitlichkeit und Besonderheit der Kernverhältnisse und des Befruchtungsvorganges auf, wie sonst nirgends bei den Protozoen. Ich meine den dauernden somatisch-generativen Kernernalismus

in Macronucleus (somatisch) und Micronucleus (generativ) und die eigenartige Doppelbefruchtung durch Conjugation. Wohl tritt häufig somatisches und generatives Kernmaterial auch bei anderen Protozoen wenigstens zeitweise getrennt zutage. Aber diese Verhältnisse sind dabei wesentlich anders realisiert, finden sich nur bei einem Teil der Formen und dann meist nur in einer kurzen Etappe des Entwicklungskreises (vgl. GOLDSCHMIDT 1904, MESNIL 1905 und SCHAUDINN 1905). Auch eine Doppelbefruchtung ist bei Plasmodromen bekannt (*Entamoeba coli*, SCHAUDINN 1903), aber dieselbe findet sich nicht bei einer Conjugation erwachsener Formen, sondern bei einer Antogamie. Ausererseits handelt es sich in den Fällen, wo bei Plasmodromen eine Vereinigung erwachsener Formen zum Zweck der Befruchtung, also eine Art Conjugation im weiteren Sinne vorkommt, so z. B. bei den Gregarinen und bei *Noctiluca*,¹⁾ um einen prinzipiell verschiedenen Befruchtungsvorgang, nämlich um Microiso- (resp. aniso-)gamie (LÜHE 1902), also einen Modus der Copulation.

Die für die Ciliophoren betonten Kernverhältnisse und Befruchtungsvorgänge treffen nur für eine mit Cilien ausgestattete Familie nicht zu, die Opaliidae. Hier tritt nach NERESHEIMER (1907) ein Kern dualismus nur zeitweise nach Art der Rhizopoden zutage, und vor allem ist die Art der Befruchtung eine vollständig andere, nämlich eine Microisogamie, ein besonders für Rhizopoden und Mastigophoren charakteristischer Copulationsmodus. Die Opalinen sind daher aus der Klasse der Ciliaten zu entfernen, was schon DOFLEIN vermutet hat, und vorderhand anhangsweise den Plasmodromen anzuschließen (NERESHEIMER 1907).

Bezüglich der Einteilung der Ciliophoren in die Klassen der Ciliaten und Suctorien, sowie deren Untergruppierungen liegt kein Grund zu Änderungen vor und deshalb ist die bisherige Einteilung beibehalten.

Bei dem ersten Unterstamm, den **Plasmodromen**, sind die oben betonten Kernverhältnisse und Befruchtungsvorgänge, denen wir wohl die ausschlaggebende Bedeutung bei der systematischen Beurteilung zuerkennen müssen, nicht so einheitlich ausgebildet wie bei den Ciliophoren. Hier ist die somatisch-generative Doppelkernigkeit, wenn eine solche auftritt, meist durch das Auftreten von Chromidien (sei es somatischer oder generativer

¹⁾ Bezüglich der Befruchtung von *Noctiluca* stimme ich MONOFF (1906) bei, der die Conjugation nicht für erwiesen hält und eine Microisogamie vermutet.

Art) gekennzeichnet. Der Befruchtungsvorgang ist entweder eine Copulation, die in ihren mannigfachen Modifikationen hierbei auftreten kann, oder eine Autogamie. Bei den Plasmodromen findet sich außerdem meist ein mehr oder minder scharf ausgesprochener Generationswechsel, der durch Ausbildung besonderer Fortpflanzungsweisen teils in Anpassung an die Copulation (Bildung der Gameten), teils in Anpassung an besondere biologische Verhältnisse zustaude kommt.

Die Plasmodromen wurden bisher in 3 Klassen eingeteilt: 1. Rhizopoden, 2. Mastigophoren und 3. Sporozoen. Wenn auch zweifellos die Klasse der **Rhizopoden** und noch mehr die der **Mastigophoren** keine geschlossene einheitliche Verwandtschaftsgruppen darstellen, so liegen doch bis jetzt keine Gründe vor, von der Aufrechterhaltung dieser beiden Klassen abzugehen. Mit Ausnahme der Aufstellung einer neuen Ordnung bei der Unterklasse der Flagellaten, auf deren eingehende Begründung ich noch zu sprechen komme, stimme ich auch vollkommen mit der bisherigen weiteren Einteilung dieser beiden Klassen überein und verweise auf die Ausführungen bei DOFLEIN (1902). Hingewiesen sei hier nur nochmals auf das Provisorische der jetzigen Ordnung der Amöben. Leider liegen zu einer Revision derselben noch nicht genügend Untersuchungen vor trotz der wichtigen Arbeiten von SCHAUDINN (1903) über parasitische und beschaltete Amöben und der schönen Arbeit von GOLDSCHMIDT (1907) über Mastigamöben.

Der provisorische Charakter der bisherigen Einteilung der Plasmodromen tritt am meisten bei der 3. Klasse, den **Sporozoen**, zutage. Das einzige Charakteristikum dieser Klasse besteht darin, daß es sich um lauter parasitische Formen ohne besondere Bewegungsorganellen handelt, die sich durch besondere kleine, meist beschaltete Fortpflanzungskörper (Sporen) vermehren, eine Vermehrungsweise, die jedoch nicht spezifisch ist, sondern sich auch bei Rhizopoden und Flagellaten findet.

Schon der Umstand, daß es sich hier nur ausschließlich parasitische Formen handelt, legt den Verdacht nahe, daß die Organismen keine natürliche Verwandtschaftsgruppe bilden und daß das Gemeinsame bei ihnen nur auf die parasitische Lebensweise zurückzuführen sei. In der Tat ist auch meist von den Untersuchern betout worden, daß die Sporozoen polyphyletischen Ursprungs sind. SCHAUDINN (1899) hat zuerst diese Anschauung im System zum Ausdruck gebracht, indem er 2 scharf getrennte Unterklassen aufstellte, die er Telosporidien und Neosporidien benannte. Erstere sind dadurch

charakterisiert, daß sie erst am Ende des Lebens in zahlreiche Fortpflanzungsprodukte zerfallen, während bei letzteren die Bildung der Sporen sich auf eine längere Epoche des individuellen Lebens verteilen kann. Wichtiger jedoch erscheinen noch für die Trennung die Unterschiede, die sich im Bau der vegetativen Formen und der Fortpflanzungsprodukte, sowie bei der Befruchtung zwischen beiden Gruppen finden.

DOFLEIN (1898), SCHAUDINN (1899—1903) und andere Forscher haben die Ansicht ausgesprochen, daß die Neosporidien speziell die niedersten Myxosporidien nahe verwandt sind mit amöbenartigen Rhizopoden und für diese Ansicht eine Reihe von wichtigen Gründen angeführt. Dieselbe hat inzwischen noch weitere Stützen gewonnen. Kürzlich hat nämlich SCHRÖDER (1907) zum erstenmal einen Befruchtungsvorgang bei Myxosporidien aufgedeckt, und zwar bei der Sporenbildung im Pansporoplasten. Dabei treten stets 2 Kerne bei der Bildung eines Pansporoplasten zusammen, ein kleiner kompakter (männlicher?) und ein größerer lockerer (weiblicher?) Kern, von denen 14 Kerne durch Mitose entstehen: 2 Restkerne, sowie je 2 Schalenkerne, 2 Polkapselkerne und 2 Amöboidkerne in jeder der beiden Sporenanlagen, von denen die zwei letzteren je miteinander verschmelzen (Caryogamie). Im Gegensatz zu dem Entdecker, der,

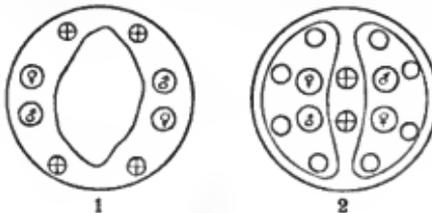


Fig. A.

1. Autogamicyste von *Entamoeba coli* nach SCHAUDINN (1903); 2. Autogamie im Pansporoplast von *Sphaeromyxa sabrazesi* nach SCHRÖDER (1907).

⊗ weibliche, ♂ männliche Vorkerne, ⊕ Reduktionskerne, ○ Schalen- und Polkapselkerne.

um seine interessanten Befunde zu erklären, hypothetisch im früheren vegetativen Leben der Myxosporidie eine Verschmelzung zweier Individuen oder einen Kernaustausch (Conjugation) annimmt, bin ich der Ansicht, daß diese Vorgänge ohne hypothetische Annahme einfach als Autogamie zu beurteilen sind, die ja nach neueren Untersuchungen bei Amöben [*Entamoeba coli* (SCHAUDINN 1903), *muris* (WENYON 1907), *ranae* (eigene unveröffentlichte Beobachtung)], kleinen freilebenden

Amöbenarten aus der *Limax*-Gruppe (eigene unveröffentlichte Beobachtung), sowie Mycetozoen (v. PROWAZEK 1904, KRÄNZLIN 1907) vielfach verbreitet ist. Bei dieser Auffassung ergibt sich eine besonders auffallende Ähnlichkeit mit dem autogamen Befruchtungsvorgang, den SCHAUDINN (1903) bei *Entamoeba coli* beschrieben hat. In beiden Fällen liegt nämlich zugleich eine Doppelbefruchtung vor. Die beigefügten Schemata (Fig. A) mögen diese Verhältnisse näher erläutern. Abweichend ist bei dem Myxosporid nur die mit dem Befruchtungsvorgang verknüpfte eigentümliche Sporenbildung mit ihren Schalen- und Polkapselkernen, was aber als sekundäre Erscheinung aufgefaßt werden muß. Dadurch erscheint mir die Abstammung der Neosporidien, speziell der Myxosporidien von parasitischen amöbenartigen Rhizopoden, für die sich auch noch mit SCHAUDINN (1903) die interessante Sporenbildung der *Entamoeba histolytica* ins Feld führen ließe, noch mehr gesichert als bisher. Auch die autogame (paedogame) Anisogamie der Actinomyxidien (CAULLERY et MESNIL 1905), die sehr an die Verhältnisse bei *Plasmodiophora* (v. PROWAZEK 1905) erinnert, spricht sehr für die Rhizopodenabstammung.¹⁾

Ganz anders steht es mit der Phylogenie der Telosporidien. Die schon von BÜTSCHLI (1880—1889) vermutete Abstammung von flagellatenartigen Vorfahren scheint mir inzwischen vor allem durch die glänzenden Untersuchungen von SCHAUDINN (1904) an *Haemoproteus* und *Leucocytozoon*, denen die verschiedenen Coccidien- und Gregarinenuntersuchungen anzuschließen wären, vollkommen gesichert. Die Beziehungen der Hämosporidien zu bestimmten Flagellaten sind meiner Meinung nach sogar derart innig, daß eine direkte Vereinigung mit jener Flagellatengruppe geboten erscheint, worauf ich noch zurückzukommen habe.

Wenn wir die Klasse der Telosporidien (nach Anschluß der Hämosporidien) beibehalten, so muß auf jeden Fall die Vereinigung mit den Neosporidien in eine übergeordnete Kategorie des Systems als Sporozoa gelöst werden, da Telo- und Neosporidien

¹⁾ In einer im Druck befindlichen interessanten Arbeit, die im XI. Band dieses Archivs erscheinen wird, hat KETSKELTZ die Befruchtung von *Myxobolus pfeifferi* aufgedeckt. Dabei kommt es im Gegensatz zu der SCHÖDER'schen Form zur Ausbildung gesonderter (Aniso-) Gameten im elterlichen Plasma, die hierauf copulieren. Die autogame oder vielleicht richtiger paedogame Anisogamie kann aus im Vergleich mit der SCHÖDER'schen Form deutlich zeigen, wie aus einer echten — wenn auch autogamen — Copulation durch Rückbildung der Zellteilung die extreme Autogamie (ohne Gametenzellen, nur mit Gametenkernen) entstanden sein mag.

weder nähere Verwandtschaft untereinander, noch eine gemeinsame Abstammung besitzen. Die Klasse der Sporozoen ist daher zu streichen und die bisherigen Unterklassen der Telosporidien und Neosporidien als getrennte Klassen neben die Rhizopoden und Mastigophoren im System der Plasmodromen einzureihen.

Ja man könnte noch weiter gehen und erörtern, ob man nicht die Neosporidien als rein parasitische Gruppe den Rhizopoden, die Telosporidien als parasitische Gruppe den Mastigophoren speziell Flagellaten angliedern soll. Doch dagegen läßt sich vieles einwenden.

Einmal fehlen bei den Neosporidien und besonders den Telosporidien nach Anschluß der Hämosporidien alle unmittelbaren Zwischenglieder zu den freilebenden Formen, und dann haben vor allem die beiden Gruppen durch ihre parasitische Lebensweise unter sich ziemlich einheitliche und charakteristische Eigentümlichkeiten im Bau und der Entwicklung gewonnen, wodurch sie sich von allen übrigen Plasmodromen unterscheiden und als vollkommen in sich abgeschlossene Gruppen erscheinen. So haben die meisten die für ihre Vorfahren, die Rhizopoden resp. Flagellaten, charakteristischen Bewegungsorganellen verloren, während in für die einzelnen Ordnungen charakteristischer Weise allgemein multiple Fortpflanzungsweisen sich ausgebildet haben, die bei ihren freilebenden Vorfahren nur selten vorkommen. Als ausgesprochene Anpassung an die parasitische Lebensweise ist vor allem der als Sporogonie bezeichnete Modus der multiplen Fortpflanzung zu betrachten, eine Fortpflanzung, bei der kleine beschaltete Dauerformen zwecks Übertragung in einen neuen Wirt gebildet werden.¹⁾

Ein Aufgeben der Telo- und Neosporidien als gesonderte Klassen der Plasmodromen erscheint daher nicht rätlich trotz der richtigen Erkenntnis ihrer Abstammung. Wie im Stamm der Plattwürmer die Trematoden eine besondere Ordnung bilden neben den Turbellarien, von denen sie ja zweifellos abstammen und als deren extrem parasitische Vertreter sie in gewissem Sinne aufgefaßt werden können, genau so und aus denselben Gründen sind die Telosporidien und Neosporidien als besondere Klassen neben den Rhizopoden und Mastigophoren beizubehalten.

Wir haben nun bei den Plasmodromen vier Klassen statt der bis-

¹⁾ Daß die Sporogonie der Coccidien und Malaria Parasiten keine geschlechtliche Fortpflanzung ist, wie ich das schon in meinem Artikel über die Fortpflanzungsweisen (1904) vermutet habe, erscheint nach den Untersuchungen von SCHAUDINN (1904) an *Haemoprotozoen* und *Leucocytozoon* als feststehend. Vgl. hierzu S. 152.

herigen drei, zwei vorwiegend freilebende Formen enthaltende und zwei mit ausschließlich parasitischen Vertretern.

Die weiteren Änderungen, die ich eingeführt habe, beziehen sich auf die Vereinigung der bisherigen Telosporidien-Ordnung *Haemosporidia* mit der bisherigen Flagellatenfamilie der *Trypanosomen* zu einer besonderen Ordnung der Flagellaten, die ich *Binucleata* genannt habe. Um diesen Schritt zu begründen, muß ich etwas weiter ausholen.

Bei seinen Untersuchungen über das sog. Halteridium des Steinkauzes (*Haemoproteus noctuae*, syn. *Trypanosoma noctuae*) hat SCHAUDINN (1904) gefunden, daß dieser auf Grund seiner endoglobulären, pigmentbildenden Form und seines Befruchtungsvorganges mit vollem Recht zu den Hämosporidien gerechnete Blutparasit im größten Teil seiner Entwicklung als echter flagellatenartiger Organismus erscheint, der als solcher den Trypanosomen zuzurechnen ist. Wie diese besitzt er einen Hauptkern und einen lokomotorischen Kern oder Blepharoplast, von dem die Saumgeißel ausgeht. Die Umwandlung des Ookineten in die Trypanosomenform wurde von SCHAUDINN am lebenden Objekt beobachtet, wodurch ohne weiteres die Einwände, die auf Grund von Kulturversuchen, des Vorkommens verschiedener trypanosomenartiger Flagellaten (*Chritidia*) im Mückendarm oder auf Grund negativer Infektionsversuche immer wieder gegen die Richtigkeit dieser Resultate angeführt werden (vgl. besonders NOVY und MAC NEAL 1905), ohne weiteres hinfällig sind, was auch LÜHE (1906) bereits betont hat. Die endoglobulären, sowie gregarinenartigen Ruheformen im zweiten Wirt entbehren der Geißel, besitzen jedoch als Zeichen ihrer Trypanosomennatur dauernd den Blepharoplast oder lokomotorischen Kern. Die Fortpflanzung geschieht wie bei allen Flagellaten durch Längsteilung, die sich nur hier nach einer längeren Wachstumsperiode mehrfach wiederholt und so der multiplen Vermehrung nähert.

Bei einem zweiten Parasiten des Steinkauzes, dem *Leucocytozoon ziemanni* (syn. *Spirochaete ziemanni* und *Haemamoeba ziemanni*), dessen Zugehörigkeit zu den Hämosporidien infolge seines Befruchtungsvorganges (LAVÉAN 1903) gleichfalls sichergestellt war, hat SCHAUDINN ähnliche Verhältnisse aufgedeckt, nur mit dem Unterschiede daß schließlich die Flagellatenformen sehr klein werden und spirochätenartige Gestalt aufweisen — jedoch zum Unterschied von den echten Spirochäten stets mit deutlichem Kern und Blepharoplast — und daß nach der Befruchtung der Ookinet nicht direkt zum Flagellaten sich umwandelt, sondern sich dazwischen erst ein mächtiges

Wachstum mit darauffolgender multipler Teilung, also eine Sporogonie wie bei den echten Malariaparasiten, einschleibt.

Wenn man den Entwicklungskreis dieser beiden Blutparasiten mit dem eines typischen serumbewohnenden *Trypanosoma*, z. B. des *Trypanosoma lewisi*, einerseits sowie mit den Entwicklungsformen der verschiedenen Vertreter der Hämosporidien, soweit sie bekannt sind, andererseits vergleicht, so stoßt man auf so viele Zwischenformen, ja es treten so deutliche phylogenetische Reihen auf, daß es nicht möglich ist, eine Grenze zwischen einzelnen Formen zu ziehen und zu bestimmen, hier handle es sich um Trypanosomen, hier dagegen um Hämosporidien. Die Unmöglichkeit einer systematischen Trennung dieser im Blute lebenden Parasiten hat auch LÜHE 1906 bei seiner Bearbeitung der Blutparasiten für das Handbuch der Tropenkrankheiten betont und demgemäß von einer Einordnung dieser Formen im System überhaupt Abstand genommen und die einzelnen Formen einfach nach ihrer vermutlichen phylogenetischen Reihenfolge nacheinander abgehandelt.

Die sog. Sporozoencharaktere bei den Endgliedern der Reihe können auf den Einfluß der parasitischen Lebensweise zurückgeführt werden. Dieser Einfluß macht sich in zweierlei Richtung geltend, einmal in Rückbildungen und dann in Neuerwerbungen. Wir wollen erst die eine, dann die andere der beiden Erscheinungen bei den wichtigsten hierfür in Betracht kommenden Gattungen ansehen.

Die Rückbildungen betreffen vor allem den Lokomotionsapparat, der durch die dauernde epi- resp. intracelluläre Lebensweise überflüssig, ja unmöglich geworden ist. Nun ist aber die Anpassung an diese Lebensweise und mithin die Rückbildung des lokomotorischen Apparates bei den verschiedenen Formen in verschiedenem Grade ausgebildet. Schon bei den Serum- oder Körperhöhlen bewohnenden Gattungen *Herpetomonas*, *Trypanoplasma*, *Chitidia* und *Trypanosoma* finden sich geißellose, gregarinenartige Ruheformen (teilweise intracellulär). Die von SCHAUDINX untersuchte *Haemoproteus noctuae* stellt dann die erste Etappe auf dem Wege zu den eigentlichen Hämosporidien dar. Der Parasit (wenigstens die indifferente Form) hat nach SCHAUDINX die Fähigkeit, periodisch (nachts) aus dem Blutkörperchen hervorzutreten und die Flagellatenform wieder anzunehmen, d. h. vom Blepharoplasten aus wird ein neuer Lokomotionsapparat gebildet. Ähnlich liegen die Verhältnisse bei dem *Leucocytozoon ziemanni* im Blut der Eule, während andere Halteridiumarten oder -rassen die Fähigkeit, in den Flagellatenzustand zurückzukehren, meist verloren haben. Alle diese Formen weisen aber

selbst im endoglobulären Zustand in deutlicher Weise ihre Flagellaten-natur auf durch den Besitz des Blepharoplasten, dessen Natur als lokomotorischer Kern feststeht.



Fig. B.

1. Flagellatenform von *Piroplasma canis* nach KINOSHITA.
2. Flagellatenform von *Leishmania donovani* aus Kultur.

Auch bei den Vertretern der Gattung *Babesia* (*Piroplasma*), bei deren Blutstadien in der Regel keine Geißeln mehr gebildet werden, ist der Geißelkern meist vorhanden.¹⁾ Hier hat nun KINOSHITA (1907) nach Zusatz von Natrium citricum-Lösung zum Blut mit Geißeln ausgestattete Individuen (männliche Formen) nachgewiesen (Fig. B1), und neuerdings hat MYAYIMA (1907) bei Rinderpiroplasmose Flagellaten außerhalb des Tierkörpers gezüchtet. Dadurch ist die Zugehörigkeit der Babesien (*Piroplasmen*) zu den trypanosomenartigen Flagellaten unzweifelhaft bewiesen und die Hämosporidienformen erklären sich durch die Anpassung an die intracelluläre Lebensweise. Auf derselben Stufe stehen die Kalazar-Parasiten, bei denen LEISHMAN u. ROGERS Flagellaten in Kulturen erhalten haben (Fig. B2).

Am meisten abgeändert sind die Angehörigen der bisher am besten bekannten Gattungen *Plasmodium* und *Proteosoma*,²⁾ die Erreger der Malaria bei Menschen und Vögeln. Für *Plasmodium* hat SCHAUDINN (1904) schon in seiner berühmten Arbeit kurz angegeben, daß er an zwei Stellen des Entwicklungskreises des Tertianparasiten bewegliche, nach dem Bauplan der Trypanosomen entwickelte Stadien bereits gefunden habe, nämlich bei einem Teil der Merozoiten und Sporozoiten. Da bisher in der Literatur diese Angaben SCHAUDINN's noch keine Bestätigung gefunden haben, so habe ich gemeinsam mit Herrn Dr. v. RAVEN die Untersuchungen über *Proteosoma*²⁾ unter diesen

¹⁾ Das gelegentliche Fehlen des Blepharoplasten bei den Formen im Blut, wo er eigentlich funktionslos ist, kann in derselben Weise wie bei *Proteosoma* und *Plasmodium* seine Erklärung finden (siehe darüber S. 149f.).

²⁾ Den rechtmäßigen (nach den Nomenklaturregeln) Namen der Gattung *Proteosoma* [LANNÉ] habe ich bis jetzt noch nicht sicher feststellen können; nach SCHAUDINN (1902) wäre es der Name *Haemamoeba* [GRASSI u. FELETTI]. Jedenfalls kann der Parasit der Vogel malaria nach meinen Untersuchungen nicht der Gattung *Plasmodium* einverleibt werden, wie das SCHAUDINN (1903) und LÜHE (1906) getan haben, da er weit weniger abgeändert ist als die menschlichen Malaria parasiten, wie aus den folgenden Ausführungen hervorgeht.

Gesichtspunkten aufgenommen. Dabei stellte sich heraus, daß dieser Parasit, der in seiner Entwicklung mit den menschlichen Malaria-parasiten vollständig übereinstimmt, trotzdem weniger abgeändert ist und daher für den Nachweis der Beziehungen zu den Trypanosomen viel günstigere Verhältnisse darbietet.

Wie SCHAUDINN beim Tertianparasiten, so haben wir hier bei den Merozoiten einige Male Flagellatenformen vom Bau der Trypanosomen nachweisen können. Fig. C1 zeigt einen derartigen Fall; man

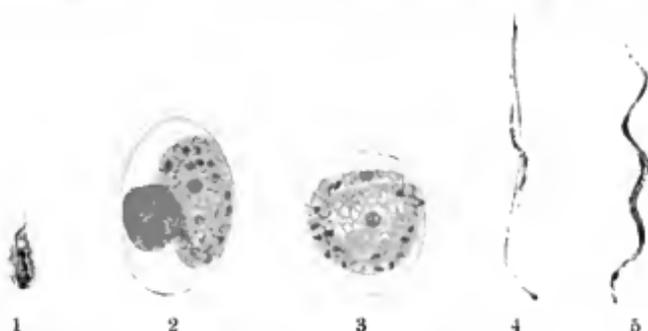


Fig. C. 1 Merozoit, 2 Macrogametocyt, 3 Microgametocyt, 4 u. 5 Microgameten von *Proteosoma*. Weitere Erklärung im Text. Vergr. ca. 2250:1.

sieht den Kern, davor den kleinen punktförmigen Blepharoplasten und von diesem ausgehend eine kurze Geißel, also genau wie bei einem kleinen *Trypanosoma* aus der Kultur. Einmal habe ich auch derartige kleine Flagellatenformen im Leben beobachten können. Im allgemeinen habe ich den Eindruck gewonnen, daß nur in seltenen Fällen das phylogenetische Flagellatenstadium bei diesen extremen Zellparasiten wieder ausgebildet werden kann, vielleicht unter besonderen äußeren (osmotischen oder chemischen?) Bedingungen. (Unsere Funde stammen aus Blutparasiten, die mit physiologischer Kochsalzlösung verdünnt waren.) Ihr Auftreten könnte demnach als Rückschlag oder Atavismus gedeutet werden.

Was aber das *Proteosoma* für das hier behandelte Problem besonders wertvoll macht, sind weniger diese seltenen Geißelstadien, als vielmehr der Umstand, daß der Blepharoplast oder lokomotorische Kern auch bei den intracellulären Stadien nachzuweisen ist. Manchmal nur scheint er bei Schizogoniestadien zeitweilig in den Hauptkern hineinzurücken. Besonders deutlich tritt der Blepharoplast bei den Geschlechtsformen zutage, die ich deshalb hier abbilde (Fig. C2 u. 3). Es sei hervorgehoben, daß man öfter einen Verbindungs-

faden (Centralspindel) zwischen dem Blepharoplast und dem Caryosom des Hauptkernes beobachten kann. Bei den die Schizogonie einleitenden Kernteilungen kann man auch öfters hantelförmige Teilungsbilder der Blepharoplasten sehen neben den primitiven Mitosen des Hauptkernes. Letztere stimmen mit den von SCHAUDINN beim Tertianparasiten beschriebenen überein.

Sporoziten, für die SCHAUDINN gleichfalls die Trypanosomennatur angab, haben wir bisher nicht untersuchen können. Dagegen konnte bei einem weiteren Stadium des Entwicklungskreises des *Proteosoma* die Flagellatennatur festgestellt werden, nämlich bei den freien Microgameten. Ich bilde hier einen Fall ab (Fig. C4), an dem dies besonders deutlich hervortritt. Der Kern ist hier nur mäßig langgestreckt und nicht zerteilt. Am Hinterende sieht man den kleinen Blepharoplasten und von ihm ausgehend den geradegestreckten¹⁾ Randfaden der undulierenden Membran (Saumgeißel). Dieses Bild ist deshalb besonders klar, weil einmal eine etwas verfrühte Ausbildung des Microgameten vorliegt und weil außerdem durch starken Kochsalzzusatz eine leichte Maceration oder Anfsquellung herbeigeführt ist. In der Regel ist bei den Microgameten der Hauptkern in einzelnen Brocken durch den ganzen spirochätenartigen Körper verteilt, so daß es nicht immer gelingt, den lokomotorischen Kern als punktförmiges Gebilde nachzuweisen. Auch der Randfaden ist färbereich nur schwer nachzuweisen, was damit zusammenhängt, daß er dem bandartigen Körper dicht anliegt, der Periplast also nicht zu einer sog. undulierenden Membran ausgezogen ist²⁾ (Fig. C5). Im Leben kann man den Randfaden als stärker lichtbrechende Linie an einer Seite des Körpers entlang ziehen sehen. Es sei noch hervorgehoben, daß die Microgameten im Leben wie im gefärbten Präparat ungemein an Spirochäten erinnern.

Wenn man die menschlichen Malariaparasiten mit den hier angeführten Befunden von *Proteosoma* vergleicht, so erkennt man, daß bei ersteren die weiteste Rückbildung des lokomotorischen Apparates vorliegt, denn ihnen fehlt während des größten Teiles des Entwicklungsganges nicht nur die Geißel, sondern auch der Blepharoplast. Ich habe den Eindruck gewonnen, daß derselbe wieder in den Hauptkern hineingerückt ist, von dem er ursprünglich durch

¹⁾ Das starre gestreckte Aussehen spricht sehr für die elastische Natur des Randfadens und mithin für die von mir (s. Praktikum) im Anschluß an KOLTZOFF (1906) vertretene Auffassung seiner Funktion.

²⁾ Bezüglich der sog. undulierenden Membran vergleiche man die vorstehende Abhandlung von KEYSSELTZ (1907).

heteropole Mitose abgespalten wurde. Immerhin habe ich auch hier bei dem geringen Material, das ich daraufhin untersuchen konnte, Formen mit Blepharoplasten gefunden, und zwar bei Tertian- und Tropicagametocyten neben dem Hauptkern. Ferner scheint bei jungen zweikernigen Tropicaringen, die ja in der Literatur vielfach beschrieben und meist auf frühzeitige Kernteilung zurückgeführt wurden, der eine dieser Kerne ein Blepharoplast zu sein, der später wiederum in den anderen hineinrückt. Genauere Untersuchungen an menschlichen Malariaparasiten werden sicher noch manches Neue zutage fördern. Schließlich sei noch auf die Befunde v. PROWAZEK'S (1907) hingewiesen, der bei den Hämogregarien des Gecko gleichfalls Blepharoplaste, aber keine Geißeln mehr gesehen hat.

Als gesichertes Resultat aus der bisherigen Betrachtung ergibt sich ein stufenweiser Grad der Rückbildung des Lokomotionsapparates (Geißeln resp. Randfäden der undulierenden Membran und Blepharoplast) bei den einzelnen Gattungen der sog. Hämosporidien und somit deren unzweifelhafte Abstammung von trypanosomaartigen Flagellaten.

Es erübrigt uns noch, die eigentümlichen Fortpflanzungserscheinungen, die sich bei Hämosporidien finden und die hauptsächlich ihre bisherige Vereinigung mit Coccidien usw. veranlaßten, unter dem jetzt gewonnenen Standpunkt ihrer Trypanosomenabstammung zu beleuchten.

Schon bei der Gattung *Trypanosoma* findet sich zeitweise die Tendenz, von der einfachen Zweiteilung zur Mehrfachteilung überzugehen; so trifft man häufig bei verschiedenen Trypanosomenarten eine Wiederholung der Kernteilungen vor Vollendung der Zellteilung, so daß gleichzeitig 3, 4 und mehr Kindindividuen entstehen. Bei *Trypanosoma lewisi* kommt es bekanntlich besonders bei Beginn der Infektion in den inneren Organen der Ratte direkt zu multiplen Teilungsrosetten. Interessant ist in diesem Zusammenhang wieder die Gattung *Haemoproteus*, bei der am Ende einer sechstägigen Wachstumsperiode kleine (merozoitenartige) Formen entstehen. In ähnlicher Weise sind die Verhältnisse bei den geißellosen Piroplasmen (Babesien) zu beurteilen. Hier entsteht durch fortgesetzte Längsteilung eine Anzahl (ca. 16) Teilprodukte, die jedoch zum Unterschied von der Gattung *Haemoproteus* in resp. auf dem von dem Elterntier befallenen Blutkörperchen liegen bleiben, wodurch der Anklang an die Schizogonie von *Plasmodium* und *Proteosoma* noch deutlicher wird. Außerdem kommt hier bei Beginn der Infektion eine echte multiple Vermehrung vor, wobei die Teilprodukte knospenartig von einem Restkörper abgeschnürt werden (KINOSHITA 1907).

Den Endpunkt der Reihe bilden wieder die Gattungen *Proteosoma* und *Plasmodium*, bei denen die multiple Teilung, die sog. Schizogonie, voll ausgebildet ist. Wie die Rückbildung der lokomotorischen Organe, so läßt sich also auch die Ausbildung der Schizogonie stufenweise bei den einzelnen Gattungen verfolgen, und auch diese Neuerscheinungen in dem Fortpflanzungsmodus finden ihre Erklärung und ihre richtige Beurteilung in der Anpassung an die intracelluläre Lebensweise.

Genau in derselben Weise läßt sich auch die allmähliche phylogenetische Entstehung der zweiten Art von multipler Fortpflanzung, der Sporogonie bei den Generationen im Zwischenwirt darlegen. Der Ausgangspunkt hierfür bildet die Gattung *Leucocytozoon*. Während sich *Trypanosoma* und *Haemoproteus* nach der Befruchtung im Zwischenwirt in derselben Weise wie im Blute des Warmblüters durch Längsteilung vermehren — es schiebt sich also zwischen die beiden Generationen beim Übergang von einem Wirt zum andern nur ein Befruchtungsvorgang, keine besondere geschlechtliche Fortpflanzung ein —, wächst bei *Leucocytozoon* der Ookinet unter Vermehrung der Kerne erst mächtig heran, knäuelnd sich auf, um am Ende des Wachstums in eine große Anzahl von Flagellaten zu zerfallen. Bei *Proteosoma* und *Plasmodium* kommt dazu noch eine cystenartige Umhüllung von seiten des Wirtsgewebes (Oocyste) und für gewöhnlich die Rückbildung der lokomotorischen Organe, der Zerfallsprodukte (Sporozoitien), und so ist auch bei diesen Gattungen wieder das Endglied der Entwicklung, die ausgesprochene Sporogonie, erreicht.

Durch den Vergleich mit *Haemoproteus* und *Leucocytozoon* ergibt sich ohne weiteres der Schluß, daß auch die Sporogonie der Hämosporidien von der gewöhnlichen Längsteilung ableitbar ist und eine Anpassung an die besonderen Lebensbedingungen im zweiten Wirt darstellt. Daraus ergibt sich ferner, daß die Sporogonie nicht als geschlechtliche Fortpflanzung, sondern als zweite agametische Fortpflanzung zu deuten ist, die durch die Anpassung an die besonderen Bedingungen im zweiten Wirt sich ausgebildet hat (HARTMANN 1904).

Zum Schluß sei auch noch auf die stufenweise Ausbildung der oogamen Befruchtung hingewiesen. Bei *Herpetomonas* (v. PROWAZEK 1904), *Trypanosoma lewisi* (v. PROWAZEK 1904a) und *Trypanoplasma* (KEYSSELITZ 1905) findet sich eine gering ausgebildete anisogame Copulation. Bei *Haemoproteus*, *Leucocytozoon*, *Proteosoma* und *Plasmodium* hat sich dieselbe zu einer vollständig oogamen Copulation entwickelt.

Nachdem wir nun stufenweise die Ableitung der charakteristi-

schen Eigenschaften der Hämosporidien aus der Organisation der Trypanosomen nachgewiesen haben, erscheint der eingangs aufgestellte Satz, daß es unmöglich ist, zwischen Trypanosomen und Hämosporidien eine Grenze zu ziehen und daß daher die Vereinigung der Familie der Trypanosomen mit der bisherigen Ordnung der Hämosporidien zu einer einzigen Flagellatengruppe nötig wird, genügend begründet. Es erübrigt nun noch, zu erörtern, wie diese Gruppe im System der Flagellaten einzunordnen, wie sie zu begrenzen und zu benennen sei.

Die Flagellaten im engeren Sinne werden im Anschluß an BÜTSCHLI und BLOCHMANN (1895) bisher meist in folgende 5 Ordnungen eingeteilt: 1. Protomonadina, 2. Polymastigina, 3. Englenoidea, 4. Chromomonadina und 5. Phytonomadina.

Diese Einteilung kann nur als provisorische betrachtet werden, was besonders von den beiden ersten Ordnungen, den Protomonadinen und Polymastiginen, gilt.

Es ist zweifellos, daß bei den Protomonadinen und Polymastiginen einerseits ganz heterogene Formen vereinigt, andererseits verwandte Formen auf beide Ordnungen verteilt sind. v. PROWAZEK (1902) hat versucht, auf Grund der neueren Kenntnisse über den Kern und gesamten lokomotorischen Apparat, denen zweifellos in systematischer Beziehung eine große Bedeutung zukommt, Gesichtspunkte und Gruppierungen für ein künftiges System der Flagellaten zu gewinnen. Da wir jedoch von den meisten Formen diese Organisationsverhältnisse nicht genauer kennen, so ist eine Revision des Systems unter diesen Gesichtspunkten natürlich noch nicht durchführbar.

Genauer bekannt ist in neuerer Zeit eine größere Anzahl parasitischer Formen, vor allem die Angehörigen und Verwandten der Gattung *Trypanosoma*, für die DOFLEIN (1902) die Familie der Trypanosomiden unter den Protomonadinen aufgestellt hat. Das Charakteristikum der Gattung *Trypanosoma*, Hauptkern, Blepharoplast oder lokomotorischer Kern im Hinterende und von diesem nach vorn ziehend eine Saumgeißel (undulierende Membran und freie Geißel), haben wir oben schon kennen gelernt. Zweifellos nahe verwandt mit ihr ist die Gattung *Chritidia*; der Unterschied besteht darin, daß der Blepharoplast mehr am Vorderende liegt und die von ihm ausgehende Saumgeißel daher keine undulierende Membran bildet, Verhältnisse, die sich auch bei den Kulturformen von *Trypanosoma* finden. Ferner gehört die Gattung *Trypanoplasma* hierher, die dadurch charakterisiert ist, daß außer der hier am Vorderende entspringenden und nach hinten ziehenden Saumgeißel noch eine zweite

freie Geißel am Vorderende sich findet. An diese Gattung kann die Gattung *Herpetomonas* angeschlossen werden, bei der auch die Saumgeißel nach vorn gerichtet und mit der freien Geißel durch eine Plasmalamelle zu einer einzigen Doppelgeißel verschmolzen ist. Bei *Herpetomonas* und *Trypanoplasma* entspringen außerdem die Geißeln nicht direkt vom Blepharoplasten (wie bei *Trypanosoma* und *Chritidia*), sondern sind durch zwei Basalkörner und Rhizoplasten mit ihm verbunden.

Andere Flagellatenformen mit deutlich gesondertem Blepharoplasten, d. i. zweitem lokomotorischem Kern, kennen wir bis jetzt nicht mit Ausnahme einer *Bodo*-Art, bei der v. PROWAZEK (1902) etwas Ähnliches, ein sog. Geißelsäckchen, beschrieben hat. Bei allen übrigen Flagellaten entspringt, soweit unsere Kenntnisse reichen, die Geißel entweder direkt aus dem Kern (niederste Formen), oder sie geht von einem Basalkorn aus, das seinerseits wieder durch eine Fibrille, den Rhizoplasten, mit dem Kern, speziell dem Caryosom, in Verbindung steht. Wenn wir von der Gattung *Bodo* absehen, über die ein abschließendes Urteil noch nicht möglich ist, so sind also der Gruppe der Trypanosomen, die einen Blepharoplasten besitzt, die Gattung *Trypanosoma*, *Chritidia*, *Trypanoplasma*, *Herpetomonas* zuzurechnen, außerdem aber die ganze Ordnung der Hämosporidien *Babesia* [*Piroplasma*], *Leishmania*, *Haemoproteus*, *Proteosoma*, *Plasmodium* nsw.), wie oben eingehend begründet wurde. Als das wichtigste und hervorstechendste Merkmal dieser einheitlichen Gruppe scheint mir das Vorhandensein des Blepharoplasten, dieses zweiten lokomotorischen Kernes zu sein, ein Merkmal, das in der hier verwirklichten Weise bisher bei keiner anderen Protozoengruppe bekannt ist. Ans diesem Grunde habe ich dieser neuen Gruppe den Namen Binucleata gegeben und sie zu dem Rang einer Ordnung erhoben, wofür letzteres aus praktischen wie theoretischen Gründen nötig erschien. Wir hätten danach keine Ordnung der Hämosporidien mehr im System, dagegen eine neue Flagellatenordnung, die Binucleaten, die neben die vorhandenen und noch bestehenden Ordnungen der Protomonadinen und Polymastiginen einzureihen wäre, und denen sich weiterhin die Ordnungen der Euglenoidea, Chromomonadina und Phytomonadina anschließen.

Hier seien einige Bemerkungen über die Stellung der Spirochäten eingefügt. In neuerer Zeit mehren sich immer mehr Beobachtungen, die für die Protozoen- speziell Flagellatenorganisation der Spirochäten sprechen (vgl. SCHAUDINN 1905, 1907, v. PROWAZEK 1906, 1907, KEYSSELTZ 1906, 1907, HARTMANN u. MÜHLENS 1906,

SCHELLACK 1907, GONDER 1907 usw.). Ohne hier auf die einzelnen Punkte einzugehen, sei nur betont, daß sie sich von trypanosomenartigen Flagellaten eigentlich nur durch ihre Kernverhältnisse unterscheiden, indem die Kernsubstanzen bei den echten Spirochäten stets durch den ganzen Körper verteilt sind (Chromidien). Meiner Meinung nach muß das als Rückbildung gedeutet werden. ROBERTSON (1906) hat kürzlich bei *Trypanosoma brucei* Stadien mit aufgelöstem Kern beschrieben, das Gleiche findet sich bekanntlich bei den Microgameten der sog. Hämosporidien, auf deren Übereinstimmung mit Spirochäten ich oben (S. 150) schon hingewiesen habe. Daß eine derartige Kernbeschaffenheit nicht gegen ihre Protozoennatur spricht, dürfte nach den neueren Kenntnissen über die Chromidien R. HERTWIG'S klar sein. Die Ansicht, daß die Spirochäten einen Übergang zu spirillenartigen Bakterien bilden, was ich selbst anfangs für möglich gehalten und was nenerdings SWELLENGREBEL (1907) scharf vertritt, kann nach den Untersuchungen von HÖLLING (1907), die ich selbst mit verfolgt habe, nicht aufrecht erhalten bleiben. Es empfiehlt sich daher, die Spirochäten, bis weitere Untersuchungen ihre systematische Stellung endgültig entschieden haben, der Flagellatenordnung der Binucleaten als Anhang anzufügen.

Die Klasse der Telosporidien enthält nur noch zwei Ordnungen, die Coccidia und Gregarinida. Wenn auch die Coccidien in ihrem äußeren Entwicklungskreis vollkommen mit gewissen Gattungen (*Plasmodium*) der bisherigen Hämosporidien übereinstimmen, so daß DOFLEIN (1902) beide als Coccidiomorpha in eine übergeordnete Gruppe vereinigt hat, so kann doch nach den neueren oben näher angeführten Untersuchungen kein Zweifel bestehen, daß die äußere Übereinstimmung nur auf die ähnliche parasitische Lebensweise zurückzuführen ist. Die Schizogonie wird wohl wie bei *Plasmodium* durch die intracelluläre Lebensweise bedingt sein, die oogame Befruchtung hat sich wie in anderen Gruppen (Binucleaten, Gregarinen, Volvocineen) selbständig aus mäßiger Anisogamie herausgebildet. Die Sporogonie ist zudem schon äußerlich ganz verschieden von der der Malariaparasiten, was durch die verschiedene biologische Bedeutung bedingt ist. (Dauercysten zum Zweck der Neuinfektion bei den Coccidien.)

Wenn es andererseits auch wohl fraglos erscheint, daß die Coccidien wie die Hämosporidien von den Flagellaten abstammen — allerdings von anderen, vermutlich zweigeißeligen Formen —, so fehlen doch heute alle Zwischenglieder und die ganze Gruppe zeigt eine so extrem angepaßte einheitliche Ausbildung wie etwa die

Trematoden unter den Plattwürmern, so daß, wie schon oben ausgeführt, die Aufrechterhaltung einer besonderen Ordnung unbedingt berechtigt ist, und dasselbe gilt von der Ordnung der Gregarinen.

Bezüglich der Neosporidien schließe ich mich den Vorschlägen von CAULERY und MESNIL (1905) an, die die Actinomyxidien und Haplosporidien als selbständige Ordnungen neben die bisherigen Ordnungen der Myxosporidien, Microsporidien und Sarcosporidien stellen.

Stamm: *Protozoa*.

I. Unterstamm: *Plasmodroma* DOFLEIN.

I. Klasse: *Rhizopoda* v. SIEBOLD.

- I. Ordnung: *Amoebina* EHRENBERG.
- II. " *Mycetozoa* DE BARY.
- III. " *Foraminifera* d'ORBIGNY.
- IV. " *Heliozoa* HAECKEL.
- V. " *Radiolaria* JOH. MÜLLER.

II. Klasse: *Mastigophora* DIESING.

1. Unterklasse: *Flagellata* COHN em. BÜTSCHLI.

- I. Ordnung: *Protomonadina* BLOCHMANN.
- II. " *Polymastigina* BÜTSCHLI u. BLOCHMANN.
- III. " *Binucleata* HARTMANN.
Anhang: *Spirochaeta*.
- IV. " *Euglenoidea* KLEBS.
- V. " *Chromomonadina* BLOCHMANN.
- VI. " *Phytomonadina* BLOCHMANN.

2. Unterklasse: *Dinoflagellata* BÜTSCHLI.

- I. Ordnung: *Adinida* BERGH.
- II. " *Dinifera* BERGH.

3. Unterklasse: *Cystoflagellata*.

Anhang: *Trichonymphidae*.

III. Klasse: *Telosporidia* SCHAUDINN.

- I. Ordnung: *Coccidia* LEUKART.
- II. " *Gregarinida* AIMÉ SCHNEIDER.
 - 1. Unterordnung: *Eugregarinaria* DOFLEIN.
 - 2. " *Schizogregarinaria* LÉGER.

IV. Klasse: *Neosporidia* SCHAUDINN.

- I. Ordnung: *Myxosporidia* BÜTSCHLI.
 II. " *Microsporidia* BALBIANI.
 III. " *Sarcosporidia* BALBIANI.
 IV. " *Actinomyxidia*.
 V. " *Haplosporidia*.

II. Unterstamm: *Ciliophora* DOFLEIN.I. Klasse: *Ciliata*.

- I. Ordnung: *Holotricha* STEIN.
 II. " *Heterotricha* STEIN.
 III. " *Oligotricha* BÜTSCHLI.
 IV. " *Hypotricha* STEIN.
 V. " *Peritricha* STEIN.

II. Klasse: *Suctoria* BÜTSCHLI.

Literaturverzeichnis.

- BLOCHMANN, F. (1895): Die mikroskopische Tierwelt des Süßwassers. Abt. I. Protozoa. 2. Aufl. Hamburg.
 BÜTSCHLI, O. (1880—1889): Protozoa. in: BRONN's Klassen u. Ordn. V. 1.
 CAULLERY, M. et MESNIL, F. (1905): Recherches sur les Actinomyxidies. I. Spbaer-actinomyxon stolci. in: Arch. Protistenk. V. 6.
 DOFLEIN, FR. (1898): Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. III. Über Myxosporidien. in: Zool. Jahrb. Anat. V. 11.
 — (1902): Das System der Protozoen. in: Arch. Protistenk. V. 1.
 GOLDSCHMIDT, R. (1904): Die Chromidien der Protozoen. in: Arch. Protistenk. V. 5.
 — (1904): Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebezellen. in: Zool. Jahrb. Anat. V. 21.
 — (1907): Lebensgeschichte der Mastigamöben *Mastigella vitrea* und *Mastigina setosa*. in: Arch. Protistenk. Suppl. 1.
 GONDER (1907): Studien über die Spirochäten aus dem Blut von *Vesperugo kuhlii*. in: Arb. kais. Gesundheitsamt V. 27.
 HARTMANN, M. (1904): Die Fortpflanzungsweisen der Organismen. in: Biol. Centralbl. V. 24.
 HARTMANN, M. u. MÜBLENS, P. (1906): Untersuchungen über Bau und Entwicklung der Zahnspirochäten. in: Zeitschr. Hyg. u. Infektionskrankh. V. 55.
 HÖLLING, A. (1907): Spirochaeta balbianii und Spirillum giganteum. in: Centralbl. Bakt. Orig. V. 44.
 KETSELITZ, G. (1906): Generations- und Wirtswechsel von *Trypanoplasma borreli*. in: Arch. Protistenk. V. 7.
 KINOSHITA (1907): Untersuchungen über *Babesia canis*. in: Arch. Protistenk. V. 8.
 KISSKALT u. HARTMANN (1907): Praktikum der Bakteriologie und Protozoologie. Jena 1907.

- KOLTZOFF (1906): Studien über die Gestalt der Zelle. I. in: Arch. mikr. Anat. V. 67.
- KRÄNZLIN, HELENE (1907): ZUR Entwicklungsgeschichte der Sporangien bei den Trichien und Arcyriiden. in: Arch. Protistenk. V. 9.
- LAVERAN, A. (1903): in: C. R. Soc. Biol. V. 55 p. 620.
- LÜBE, M. (1902): Über Befruchtungsvorgänge bei Protozoen. in: Schrift. physik. ökon. Gesellsch. Königsberg V. 43.
- MESNIL, F. (1905): Chromidies et Questions connexes. in: Bull. Inst. Pasteur V. 3.
- MIYAYIMA (1907): in: Philippine Journ. of sc. B. V. 2.
- MOROFF (1906): Bemerkungen über den Kern der Aggregata FRENZEL. in: Zool. Anz. V. 61.
- NERESHEIMER, E. (1906): Der Zeugungskreis von Opalina. in: Sitz.-Ber. Ges. Morph. Phys. München 1906.
- (1907): Die Fortpflanzung der Opalinen. in: Arch. Protistenk. Suppl. 1.
- NOVY, F. G. and McNEAL, W. S. (1905): On the trypanosomes of Birds. in: Journ. Infect. Disear. Chicago V. 2.
- PROWAZEK, S. V. (1902): Flagellatenstudien. in: Arch. Protistenk. V. 2.
- (1904): Die Entwicklung von Herpetomonas. in: Arb. kais. Gesundheitsamt V. 20.
- (1905): Über den Erreger der Kohlhernie *Plasmodiophora brassicae*. in: Arb. kais. Gesundheitsamt V. 22.
- (1905 a): Studien über Säugetiertrypanosomen. Ibid. V. 23.
- (1906): Morphologische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über Hühnerspirochäten. Ibid. V. 23.
- (1907): Untersuchungen über Hämogregarinen. Ibid. V. 26.
- (1907 a): Vergleichende Spirochätenuntersuchungen. Ibid. V. 26.
- ROBERTSON, M. (1906): Notes on certain blood-inhabiting Protozoa. in: Proc. royal. phys. Soc. Edinburgh V. 16.
- ROGERS (1904): On the development of Flagellated Organisms from the spleen Protozoic parasites of Cachexial fever and Kála Azar. in: Quart. Journ. Micr. Sc. V. 48.
- SCHAUDINN, FR. (1902): Studien über krankheitserregende Protozoen. II. Plasmodium vivax. in: Arb. kais. Gesundheitsamt V. 19.
- (1903): Untersuchungen über die Fortpflanzung einiger Rhizopoden. in: Arb. kais. Gesundheitsamt V. 19.
- (1904): Generations- und Wirtswechsel bei Trypanosoma und Spirochaete. in: Arb. kais. Gesundheitsamt V. 20.
- (1905): Neuere Forschungen über die Befruchtung bei Protozoen. in: Verh. deutsch. zool. Gesellsch. 1905.
- (1905 a): Zur Kenntnis der Spirochaeta pallida. in: Deutsch. med. Wochenschr. 1905 Nr. 42.
- (1907): Zur Kenntnis der Spirochaeta pallida und anderer Spirochäten. in: Arb. kais. Gesundheitsamt V. 26.
- SHELLACK (1907): Morphologische Beiträge zur Kenntnis der europäischen, amerikanischen und afrikanischen Rekrrenzspirochäten. in: Arb. kais. Gesundheitsamt V. 27.
- SWELLENGREBEL (1907): Sur la cytologie comparée des Spirochetes et des Spirilles. in: Ann. Inst. Pasteur V. 27.
- WENTON, C. M. (1907): Observations on the Protozoa in the Intestine of Mice. in: Arch. Protistenk. Suppl. 1.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Archiv für Protistenkunde](#)

Jahr/Year: 1907

Band/Volume: [10 1907](#)

Autor(en)/Author(s): Hartmann Max

Artikel/Article: [Das System der Protozoen 139-158](#)