Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Das System der Protozoen.

Von
F. Doflein (München).

Hierzu 3 Textfiguren.

In meinem kürzlich erschienenen Buch „Die Protozoen als Parasiten und Krankheitserreger“ (1901) habe ich einige Neuerungen in der Systematik der Protozoen vorgeschlagen, deren Berechtigung ich an jener Stelle, in einem Lehrbuch, nicht ausführlich nachweisen konnte. Dies will ich nachholen, indem ich im Nachfolgenden meine Einteilungsprinzipien darlege und mich gleichzeitig im allgemeinen über das System der Protozoen verbreite.

Ein auf phylogenetischer Basis gegründetes System der Protozoen kann sich bei unseren gegenwärtigen Kenntnissen nur auf ganz allgemeine Vermutungen über die Abstammung der einzelnen Gruppen stützen. Der von Haeckel (94) in seiner systematischen Phylogenie aufgestellte Stammbaum (p. 139) bedeutet einen sehr interessanten Versuch. Mehr als einen solchen könnte man auch heute nicht geben, obwohl in den letzten Jahren unser Wissen von den Protozoen sich sehr erheblich vermehrt hat. Haeckel selbst erwähnt, dass für verschiedene der von ihm aufgestellten Gruppen ein polyphyletischer Ursprung nicht auszuschließen ist; andere Gruppen lassen sich mit ebenso guten oder selbst besseren Gründen von anderen Ursprüngen ableiten, als sie sein Schema andeutet; ich erwähne nur die Sporozoen, die Acineten, die peritrichen Ciliaten.

Wenn also ein Stammbaum der Protozoen in den meisten seiner Teile noch so sehr hypothetisch bleiben muß, so könnte man auf die Idee kommen, die Protozoen in einem künstlichen System zu gruppieren, bis unsere Kenntnisse so zugenommen haben werden, daß man sich an ein natürliches System heranwagen darf. Denn ein

Digitized by Google

System, Ordnung in den bekannten Formen, ist selbstverständlich für den Fortschritt der Forschung notwendig.

Bei genauerer Überlegung findet man aber sehr bald, daß dies gar keinen Vorteil bringen würde; denn auch ein künstliches System wäre nicht so elastisch, daß es alle neuen Forschungsresultate in sich aufnehmen könnte. Im Gegenteil, jede Änderung unseres Wissens könnte es von Grund auf umstürzen.

Wenn wir also auch zur Zeit kein natürliches System in dem Sinne schaffen können, daß die Abstammung der einzelnen Arten, Gattungen, Familien u. s. w. mit auch nur annähernder Sicherheit in demselben zum Ausdruck gebracht würde, so muß doch das zu einer bestimmten Zeit aufgestellte System der Ausdruck alles dessen sein, was man bis zu dem betreffenden Zeitpunkt über eine Abteilung der Organismenwelt weiß. Es muß also diejenigen Formen in Gruppen zusammenfassen, welche in — nach dem dermaligen Stand unseres Wissens — wesentlichen Merkmalen übereinstimmen und es muß diejenigen Formen trennen, welche in solchen Merkmalen von einander abweichen.

Welche Merkmale „wesentlich“ sind, das wird wohl zu verschiedenen Zeiten verschieden beurteilt werden. Im allgemeinen wird ein Forscher bei einer tieferen Einsicht in den Formenreichtum einer Gruppe nur diejenigen Merkmale für wesentlich halten, um die höheren Einheiten der Systematik zu charakterisieren, welche von bestimmendem Einfluß auf die Gesamtorganisation sind.

Dies Prinzip ist auch von jeher bei der Einteilung des Tierreichs in Stämme, Klassen und Ordnungen befolgt worden; auf diesem Gebiet ist denn auch die Wissenschaft sehr konservativ gewesen und nur neue Entdeckungen haben zu Neuerungen geführt, z. B. zur Trennung der Echinodermen von den Coelenteraten. Bei den niederen Kategorien der Klassifikation herrscht aber eine große Willkürlichkeit, sodaß wir fast in jeder Abteilung des Tierreichs andere Gesichtspunkte zur Abgrenzung der Familien, Gattungen und Arten angewandt finden. Doch dies ist ein Thema für sich, dessen Verfolgung uns an dieser Stelle zu weit von unserem Gegenstande ablenken würde; ich hoffe demnächst an anderer Stelle darauf zurückzukommen.

Wir kommen also zu folgendem Resultat: Ein System der Protozoen, welches den natürlichen Verwandtschaftsbeziehungen derselben gerecht zu werden sucht, ist nicht nur wissenschaftlicher, sondern es ist auch praktischer. Dazu kommt noch, daß es eventuell einen großen heuristischen Wert haben kann, indem die Forschung

Digitized by Google

in gewisse Bahnen gelenkt werden kann, zum Widerspruch oder zur Bestätigung.

Ein weiterer, sehr bedeutender Vorteil des natürlichen Systems ist, daß sein Verfasser selbst in Gruppen, deren Erforschung noch zurückgeblieben ist, durch Ahnungsvermögen und einen gewissen systematischen Instinkt die natürliche Verwandtschaft zum Ausdruck bringen und dadurch dem System eine endgültige Fassung geben kann.

Die Protozoenforschung ist zwar in den letzten Jahren sehr fruchtbar gewesen, und verspricht, in Zukunft es noch viel mehr zu werden. Eine Menge von Formen werden sicherlich neu entdeckt und die Entwicklungskreise bekannter und neuer Formen werden erforscht werden und vielleicht ganz neue Gesichtspunkte in die Klassifikation bringen. Trotzdem ist es gut und von Wert für die Wissenschaft, wenn jede bedeutendere Etappe der Forschung in der Systematik zum Ausdruck kommt; natürlich unter der Bedingung, daß letztere nicht doktrinär auftritt, sondern nur die Rolle eines Mittels zum Überblick beansprucht.

Ist die Kenntnis einer Gruppe einmal so weit gediehen, wie sie es z. B. in gewissen Abteilungen der Säugetiere ist, dann kann freilich die Systematik beanspruchen, mehr zu sein: dann wird sie zur Stammesgeschichte.

Diesem Ideal nähern wir uns aber bei den Protozoen nur in wenigen Gruppen aus weiter Ferne.

Solche Überlegungen ermutigten mich, von der üblichen Einteilung der Protozoen in 4—6 gleichgeordnete Klassen abzugehen und zwei große Gruppen im Stamme der Protozoen von einander zu sondern, zwei Unterstämme:

I. Unterstamm: **Plasmodroma.**
II. Unterstamm: **Ciliophora.**

Der erste Unterstamm umfaßt die Klassen der Rhizopoden, Mastigophoren und Sporozoen, der zweite diejenigen der Ciliaten und Suctorien.

Als sich mir die Notwendigkeit einer solchen Zweiteilung aufdrängte, stellte sich gleichzeitig bei mir der Zweifel ein, ob nicht diese Einteilung gerade in zwei einander gegenüberstehende Gruppen weniger den natürlichen Verhältnissen, als einer durch den Gebrauch der dichotomen Tabellen erworbene Gewohnheit oder einer allgemeinen Neigung des menschlichen Denkens entspräche. Diese letztere Möglichkeit kann ich natürlich nicht ausschließen, aber ich hoffe im folgenden zeigen zu können, daß es sich auch um einen natürlichen

Digitized by Google

Gegensatz handelt. Von vornherein ist jedenfalls zuzugeben, daß sowohl dichotome Entwicklung von einem einheitlichen Ausgangspunkte, als auch die stark abweichende Entwicklung eines Seitenastes am schon komplizierten Stammbaum bei den Protozoen ebensogut möglich ist, wie bei irgend einem anderen Tierstamm, und daß bei ihnen ebensogut auf beiden Wegen zwei kontrastierende Gruppen entstehen konnten.

Betrachten wir nun die Merkmale, durch welche die beiden von mir aufgestellten Unterstämme sich von einander unterscheiden!

Plasmodroma habe ich den ersten Unterstamm genannt, weil seine Angehörige nur solche Organellen zur Fortbewegung benützen, welche echte Pseudopodien, deren Derivate oder Weiterbildungen (in den Geißeln) darstellen. Außer Betracht können wir hier die Fortbewegung durch Absonderung von Gallertfäden lassen, welche bei gewissen Sporozoen sicherlich als spezielle Anpassung auftritt. Bei den nämlichen Formen kommt ja daneben amoeboide Beweglichkeit (Gregarinen) oder Ausbildung von Geißeln (Coccidiensporen) vor.

Bei vielen Rhizopoden sehen wir Geißeln und Pseudopodien sich gegenseitig ersetzen; wir sehen bei Flagellaten, Rhizopodenschwärmern und Mycetozoenschwärmern an der gleichen Stelle des Körpers, wo kurz vorher noch ein Pseudopodium funktionierte, eine Geißel auftreten. Bei Dimorpha mutans sehen wir sogar Geißeln unter zahlreichen Pseudopodien und mit diesen in homologen Beziehungen zum Centralkorn.

Mit dem Namen Plasmodroma soll gesagt sein, daß die Angehörigen dieser Gruppe Bewegungsorganellen besitzen, welche sich leicht als vorgestreckte Teile des Körperplasmas erkennen lassen, und welche in sehr vielen Fällen noch je nach Bedarf ausgestreckt und wieder eingezogen werden können. Es soll damit natürlich nicht gesagt sein, daß die Bewegungsorganellen der Ciliophora keine Plasmateile seien, noch daß alle Plasmodrama Pseudopodien oder Geißeln aufweisen müssen. Ein systematischer Name vermag ja niemals alle damit bezeichneten Organismen ganz scharf zu umfassen.

Die meisten Autoren waren bisher der Ansicht, daß man genötigt sei, die Ciliaten von Flagellaten abzuleiten, indem sie von der Annahme ausgingen, daß eine allmähliche Vermehrung von Geißeln zur Bedeckung des ganzen Körpers mit Bewegungsorganellen, welche entsprechend ihrer großen Zahl kürzer sein konnten, geführt habe.

Nach meiner Anschauung können Cilien gerade so gut phylo-

Digitized by Google

genetisch plötzlich aufgetreten sein, wie wir sie jetzt noch bei den Infusorien in gewissen Fällen plötzlich auftreten sehen. Wenn eine Vorticelle z. B. sich von ihrem Stiel ablöst, so sehen wir an ihrem Hinterende mit einem Male einen Kranz von Cilien erscheinen. Ferner kommen Cilien bei den Schwärmern von Algen (z. B. Vaucheria) vor und sind außerdem eine weitverbreitete Erscheinung bei Metazoen. Hier ist es gewöhnlich die freie Oberfläche von Epithelzellen, welche mit Cilien bedeckt ist. Ich erinnere nur an die wimpernden Ektodermzellen der Turbellarien, an die Wimperepithelien in den inneren Organen selbst der höchsten Wirbeltiere. Wimpern sehen wir ferner in früheren Embryonalstadien von zahlreichen Wirbellosen (Würmern, Echinodermen, Mollusken) an Furchungszellen, oder Ektodermzellen der Larvenstadien auftreten. Es muß sich also um eine weitverbreitete Eigenschaft der lebenden Substanzen handeln, unter bestimmten Verhältnissen Cilien bilden zu können. Die interessanten Untersuchungen, welche von Bütschli, Quincke und Rhumbler über die amöboide Bewegung ausgeführt worden sind, machen es in hohem Grade wahrscheinlich, daß dieselbe auf den Gesetzen der Oberflächenspannung beruht. Wie man es versucht hat, diese Erklärungsweise auch auf die Muskelbewegung auszudehnen, so wird man es vielleicht mit der Zeit auch für die Geißel- und Wimperbewegung thun können. Jedenfalls bin ich überzeugt, daß es gelingen wird, nachzuweisen, daß die Wimperbildung und Wimperbewegung auf gewissen physikalisch-chemischen Bedingungen der Zellorganisation und ihrer Umgebung beruht. Solche Bedingungen rufen an einer Zelle Wimperbildungen hervor, ob sie nun ein Infusor sei oder sich an der Zusammensetzung des Trachealepithels des Menschen beteilige.

Ich habe schon in meinem Vortrag über die Vererbung von Zelleigenschaften (1900) auseinandergesetzt, wie viele Zelleigenschaften, je nach dem Ort, den eine Zelle einnimmt, an ihr auftreten können; eine ganze Anzahl von Untersuchungen von Wolff, Driesch u. a. weisen uns auf die Thatsache hin, daß die Zellen von vielen Metazoen ganz verschiedene Form und Funktion annehmen können, je nach der Stelle, die ihnen im Organismus natürliche Entwicklung oder Experiment angewiesen haben. Daher müssen wir sehr vorsichtig sein, wenn wir Zelleigenschaften, welche sich in den verschiedensten Tiergruppen wiederholen, zur Charakterisierung von Verwandtschaftsbeziehungen benützen wollen. Jedenfalls können solche Eigenschaften nur dann für diesen Zweck etwas aussagen, wenn sie sich mit anderen von größerer Bedeutung vereinigen.

Digitized by Google

Wenn ich also den Bewegungsorganellen der Protozoen für die Entscheidung von Verwandtschaftsbeziehungen auch eine gewisse Bedeutung zuerkenne, so halte ich dieselbe doch nur für eine sekundäre.

Ich halte es daher für garnicht ausgemacht, daß die Opaliniden den echten Ciliaten zuzurechnen sind. Sie sind zwar am ganzen Körper mit Cilien bedeckt und man könnte den Mangel einer Mundöffnung wohl auf Rückbildung durch Parasitismus zurückführen. Aber die merkwürdigen Fortpflanzungszustände, welche in keiner Weise an das erinnern, was wir sonst bei Ciliaten kennen, welche auch nicht durch Übergangsstufen an anderen parasitischen Infusorien vermittelt sind, weisen den Opalinen eine ganz andere Stelle im System zu.

In meinem oben erwähnten Buch (1901) habe ich aus praktischen Gründen die Opalinen an der gewohnten Stelle vorläufig bei den Ciliaten belassen. Denn bei dem gegenwärtigen Stand unserer Kenntnisse ist es schwer, ihnen einen anderen Ort im System anzuweisen.

Die von den Bewegungsorganellen genommenen Merkmale würden also nicht genügen, um die drei Klassen der Plasmodromen zusammenzufassen und den Ciliophoren gegenüberzustellen.

Es kommen noch eine ganze Reihe von wichtigen Gesichtspunkten hinzu.

Die Plasmodromen sind vorwiegend durch bläschenförmige Kerne ausgezeichnet, welche meist in der Einzahl, oft auch zu mehreren vorkommen. Weit verbreitet sind bei Plasmodromen große kugelige Nukleolen, welche meist im Kern central gelagert sind, und die Hauptmasse der färbbaren Substanz der Kerne in sich vereinigen (Karyosomen etc.).

Die Befruchtung kann bei den Plasmodromen in den verschiedensten Formen auftreten, die sich aber stets von der Erscheinungsweise der Befruchtung bei den Ciliophoren unterscheidet. Es kommen isogame und alle Formen der anisogamen Befruchtung vor; die letztere kann so differenziert sein, daß man das Recht hätte von Ei und Spermatozoen zu reden.

Sehr verbreitet ist ferner nach den bisherigen Erfahrungen bei den Plasmodromen eine dicyclische Entwicklung, d. h. es existiert ein Generationswechsel zwischen zwei Erscheinungsformen einer Art, welche häufig im Habitus und der inneren Organisation, stets in der Fortpflanzungsweise von einander abweichen. Meist steht diese zweite Fortpflanzungsform in engem Zusammenhang mit der Befruchtung, indem sie sich an dieselbe anschließt.

Digitized by Google

Um nur einige Beispiele anzuführen, haben SCHAUDINN (bei Paramoeba), SCHEEL (bei Amoeba proteus) für Amoebinen eine zweite Vermehrungsform nachgewiesen; bei Heliozoen war sie ja schon seit CIENKOWSKI bekannt, ist aber neuerdings erst von SCHAUDINN (bei Acanthocystis u. a.) im einzelnen verfolgt worden. Bei den Radiolarien ist die Entstehung von Schwärmern, welche mit der gewöhnlichen Teilung abwechselt, schon lange bekannt; leider sind gerade bei diesen interessanten Organismen diese Verhältnisse noch nicht genauer untersucht worden. Bei den Monothalamien hat R. HERTWIG (bei Microgromia socialis) die Bildung von Schwärmern beobachtet. Für die Foraminiferen hat SCHAUDINN den Generationswechsel nachgewiesen, allerdings noch keine ausführlichen Belege dafür veröffentlicht.

Bei den Mastigophoren kennt man schon seit langer Zeit zahlreiche Formen mit Generationswechsel. Gerade bei den Mastigophoren wären aber neue Untersuchungen, sowohl für unsere allgemeinen Anschauungen über die Zelle, als auch über die Protoplasmaorganisation sehr erwünscht.

Unter den Sporozoen ist ein Generationswechsel bei den Coccidien und Haemosporidien schon gut bekannt und erwiesen. Bei den Gregarinen scheint meist ein solcher zu fehlen, doch ist er für manche Formen schon behauptet worden; für die in engster Beziehung zu den Gregarinen stehenden Amoebosporidien ist er nachgewiesen.

Für die Cnidosporidien ist das Vorkommen einer zweiten Fortpflanzungsform durch meine Untersuchungen, sowie durch einen Befund von COHN, teilweise festgestellt, teilweise sehr wahrscheinlich gemacht.

Wir sehen also, daß der Generationswechsel bei den Plasmodromen eine sehr weit verbreitete Erscheinung ist, ja es ist sogar in Erwägung zu ziehen, ob wir es nicht mit einer Erscheinung von primärer Bedeutung zu thun haben.

Bisher hat man den Generationswechsel, wo er im Tierreich vorkam, als eine durchaus sekundäre Erscheinung aufgefaßt. Bei Metazoen wird er ganz allgemein als eine Anpassung an spezielle Lebensverhältnisse betrachtet. Bei den Trematoden handelt es sich jedenfalls um eine Anpassung an den Parasitismus, bei den Coelenteraten um eine Anpassung der polypoïden Formen an die festsitzende Lebensweise, und auch bei den Salpen kann man den Generationswechsel auf gewisse Lebensverhältnisse zurückführen. Auch jene einfacheren Erscheinungen, wo Parthenogenese mit ge-

Digitized by Google

schlechtlicher Fortpflanzung bei sonst ganz gleich gearteten Generationen, alterniert, sind offenbar von den Lebensverhältnissen der befreffenden Tiere abhängig. So ist es bei den Entomostraken mit komplizierterem Lebenscyklus die Temperatur, ihr Vorkommen in unserem Klima, mit den großen Kontrasten zwischen Winter und Sommer, bei anderen Formen vielleicht die Anpassung an das Leben in den leicht austrocknenden Süßwassertümpeln, welche als neue Erscheinung die ungeschlechtliche Vermehrung in irgend einer Weise verursacht haben.

Wir müssen gestehen, daß bei dem gegenwärtigen Stand unseres Wissens für die Protozoen meist ähnliche Gründe geltend gemacht werden könnten. Die Sporozoen zeigen in ihrem Entwicklungskreis ein Bild, welches sehr wohl durch den Parasitismus verursacht sein kann, und welches dazu in einzelnen Fällen durch den Wirtswechsel noch weiter kompliziert ist.

Und aus den anderen Gruppen kennen wir genauer nur Formen, welche entweder dem Süßwasser oder doch unserem kalten Klima entstammen; wir können in den meisten Fällen den Einfluß von speziellen Verhältnissen der Lebensweise nicht ausschließen.

Es ist trotzdem wahrscheinlich, daß wir es bei dem Generationswechsel der Plasmodromen mit einer Erscheinung von weiter gehender Bedeutung zu thun haben. Eine genauere Analyse zu geben und die Grenzen zwischen Ursprünglichem und durch Anpassung Erworbenen zu ziehen, würde ziemlich schwierig sein und mich an dieser Stelle zu weit seitab führen. Man wird vor ganz ähnliche Alternativen geführt, wie bei der Erörterung des Generationswechsels der Muscineen und Pderidophyten.

Für unsere gegenwärtigen Betrachtungen, vor allen Dingen für die Entscheidung der Frage, ob die geschilderten Erscheinungen von systematischer Bedeutung sind oder nicht, ist auch eine Entscheidung dieser prinzipiellen Frage nicht ausschlaggebend. Dafür genügt die Konstatierung der Thatsache, daß Generationswechsel, oder weiter gefaßt: Wechsel zwischen zwei verschiedenartigen Fortpflanzungsformen bei den Ciliaten und Suctorien, welche ich unter dem Namen der Ciliophoren als zweiten Unterstamm den Plasmodromen gegenübergestellt habe, überhaupt nicht vorkommt. Das hat eine um so größere Bedeutung, als Ciliophoren in vielen Fällen an denselben Orten, unter den gleichen Verhältnissen vorkommen, wie Plasmodromen. Trotzdem sie auch parasitisch leben, der Austrocknung oder den Einflüssen eines stark wechselnden Klimas ausgesetzt sind, haben sie eine monocyklische Entwicklung.

Digitized by Google

Einmal ist allerdings für ein Ciliatengenus das Vorkommen einer zweiten Fortpflanzungsform angegeben worden. Die Entwicklungsgeschichte jener Gattung sollte außerdem noch ein Rhizopoden- und ein Flagellatenstadium enthalten. Das würde sie so eng mit den Plasmodromen verbinden, daß man kaum eine scharfe Trennung zwischen ihnen annehmen dürfte; denn die Gattung ist durch ihre sämtlichen sonstigen Merkmale als ganz typische Ciliate gekennzeichnet.

Ich meine die Gattung Colpoda, über welche L. Rhumbler eine im Jahre 1888 erschienene Arbeit veröffentlicht hat.

Nach der Kritik, welche Bütschli in seinem Protozoenwerk an der Arbeit Rhumbler's übte, wäre es eigentlich nicht notwendig, näher auf dieselbe einzugehen, wenn auch ihre Ergebnisse in manchen weitverbreiteten Büchern als feststehende Thatsachen citiert wurden, so bei Lang, Verworn, Brehm etc. Aber der Verfasser der Arbeit hat sich seit jener Zeit durch zahlreiche hervorragende Arbeiten als sehr exakter Beobachter bewährt, dem manche allgemein übersehenen Vorkommnisse nicht entgingen. Daher halte ich es für angebracht, an dieser Stelle die Resultate einer von mir ausgeführten Nachuntersuchung der Rhumbler'schen Arbeit in Kürze mitzuteilen.

Rhumbler unterschied außer den Theilungscysten und den gewöhnlichen Dauercysten bei Colpoda eine weitere Cystenform, welche er Sporocysten nannte. Dieselben seien ausgezeichnet durch doppelte Cystenmembran, besäßen keine Öffnung, vollständig homogenen, opalisierenden Inhalt ohne Nahrungsballen; ferner wurden kontraktile Vakuole und Kern vermißt. In diesen Sporocysten sollten im Plasma kleine homogene Kugeln von unfärbbarer Substanz auftreten, welche nach dem Platzen der Cystenhülle austreten, wachsen und sich entwickeln sollten, während das sie umgebende Plasma zugrunde ginge. Sie sollten ein Amoeben- und Rhizoflagellatenstadium durchmachen und sich schließlich in junge Colpoden verwandeln, welche in verschiedenen Merkmalen von den erwachsenen Exemplaren sich unterschieden.

Bütschli bezweifelte zunächst, daß die Dauercysten, welche Rhumbler beschreibt, etwas anderes seien, als unfertige Dauercysten, deren normalen fertigen Zustand Rhumbler als Sporocysten beschreibe (Protozoenwerk p. 1663). Was die Entwicklung von jungen Colpoden auf dem komplizierten, von Rhumbler beschriebenen Weg anlangt, so hält Bütschli dem entgegen, daß bisher noch keiner der zahlreichen Infusorienforscher trotz aller Bemühungen bei Ciliaten irgend etwas habe beobachten können, was an derartige Meta-

Digitized by Google

morphosen erinnere. Er verweist sodann auf die häufigen Irrtümer, welche durch die Entwicklung von parasitischen Organismen in den Zellen schon herbeigeführt worden seien (p. 1666).

Ich untersuchte im Jahre 1895 in Straßburg die Fortpflanzung von Colpoda ziemlich eingehend und ergänzte meine Befunde durch wiederholte weitere Versuche in München und gelegentlich eines mehrmonatlichen Aufenthaltes in Rovigno. Meine Untersuchungen, welche ich zur Feststellung der Fortpflanzungsverhältnisse begonnen hatte, führten mich schließlich zu physiologischen Versuchen, die bisher nicht abgeschlossen wurden; daher kam ich auch noch nicht zu einer Veröffentlichung meiner Ergebnisse über die Fortpflanzung von Colpoda.

Meine Untersuchungen haben im großen und ganzen die Vermutungen Bütschli's vollkommen bestätigt, obgleich ich damals mit der Hoffnung, ganz eigenartige Phänomene bei Colpoda festzustellen, an die Arbeit ging.

Die gewöhnlichen Dauercysten Rhumbler's sind thatsächlich meist solche Individuen, welche mit dem Encystierungsgeschäft nicht fertig wurden, ehe das Wasser verdunstet war. Die meisten von ihnen sind selbst nach ganz kurzer Austrocknung nicht wieder zum Leben zu erwecken. Andere, welche wohl schon etwas weiter fortgeschritten waren, erlangen das von Rhumbler für die Sporocysten als typisch geschilderte Aussehen erst nach vollendeter Austrocknung. Die Sporocysten Rhumbler's sind die typischen Dauercysten, deren Bildung normal verlaufen ist.

Ich habe nach ganz verschieden langer Austrocknung solche Cysten in Wasser (d. h. meist Heuinfusion) gebracht; zu den verschiedensten Zeiten der Austrocknungsperioden oder in verschieden langen Zeiträumen nach dem Einlegen in Flüssigkeit habe ich dann die gut konservierten und gefärbten Cysten entweder als Totalpräparate oder auf Schnitten untersucht, um mich über das Verhalten der Kerne zu unterrichten. Dabei konnte ich zunächst feststellen, daß die von Rhumbler verwendete Färbungsmethode (Essigsäurekarmin) für Cystenfärbung gar nicht brauchbar ist; es wird nämlich das durch die Wasserentziehung sehr verdichtete Protoplasma der Cyste sehr bald ebenso intensiv gefärbt, wie die Kerne. Man konnte also von Kernen mit dieser Methode gar nichts erkennen.

Auf Schnitten, welche mit Boraxkarmin oder mit Hämatoxylin gefärbt und sehr sorgfältig differenziert waren, konnte man jedoch zu allen Zeiten den Hauptkern deutlich erkennen; der Nebenkern war nicht immer so deutlich nachzuweisen, was man sich bei der

Digitized by Google

Kleinheit der ganzen Gebilde leicht vorstellen kann. Der Hauptkern unterschied sich von demjenigen des freien Tieres durch bedeutend geringeres Volumen — besonders nach längerer Eintrocknung.

Nirgends ließ sich jedoch eine Spur von Teilung des Kernes erkennen, welche doch nach unseren gegenwärtigen Anschauungen eine Vorbedingung der Sporulation wäre.

Außerdem konnte ich von den zahlreichen künstlich (d. h. auf dem Objektträger) eingetrockneten Cysten mit doppelten Hüllen, den Sporocysten Rhumbler's, nach längerer Austrocknung etwa ein Dutzend zum Ausschlüpfen bringen. Ich habe den Vorgang allerdings nur bei einem Exemplar im Zusammenhang beobachtet. Emsiges Rotieren des Plasmas in der Cyste und das Wiederauftreten der kontraktilen Vakuolen leiteten den Excystierungsvorgang ein.

Neben den Kernen fanden sich im Cysteninhalt zahlreiche Exemplare aller möglichen Parasiten, welche wohl zum teil Rhumbler zu seinen Anschauungen bestimmt haben mögen. Am meisten mag aber an denselben eine besonders bemerkenswerte Erscheinung Schuld sein.

In verschiedenen Kulturen erhielt ich verschiedene Parasitenformen, in den in Straßburg angelegten Kulturen erhielt ich aber mit großer Regelmäßigkeit einen nicht parasitischen Organismus von ganz besonderen Lebensgewohnheiten, den ich in Kulturen an anderen Orten meist vermißte; ich fand ihn aber sofort wieder, als ich mir Heu aus Straßburg schicken ließ und in München mit demselben eine Kultur ansetzte.

Es war dies eine kleine Amoebe, welche in sehr großen Massen auftrat, sehr zur Cystenbildung neigte und häufig eine Geißel bildete, mit deren Hülfe das Tier sich ziemlich lebhaft bewegte. Diese Organismen sind Entwicklungsstadien von Mycetozoen; ich habe in meinen Kulturen auch die Bildung von Plasmodien beobachtet, doch wurden Sporangien nie gebildet.

Die Myxamoeben schritten nicht selten in unmittelbarer Nähe der sich encystierenden Colpoden ebenfalls zur Encystierung, besonders dann, wenn durch die fortschreitende Austrocknung die Flüssigkeit sich nur noch in der Umgebung der Colpoden erhalten hatte. Dann sah man sie während der Cystenbildung häufig an den noch weichen, klebrigen Cysten der Colpoden ankleben und eine Cyste z. B., welche im optischen Durschschnitt wie Fig. A aussah, zeigte bei oberflächlicher Einstellung das Bild der Fig. B. Dies war nicht etwa ein einzelner Fall, sondern eine ziemlich regelmäßige Erscheinung.

Digitized by Google

Fertigte man von einer solchen Cyste, eventuell auch später nach vollständiger Eintrocknung Schnitte an, so erhielt man Bilder, wie Fig. C sie repräsentiert. Aus den kleinen Cystchen krochen bei

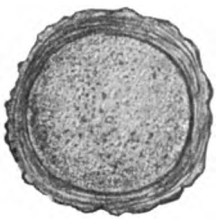

Fig. A.

Fig. B.

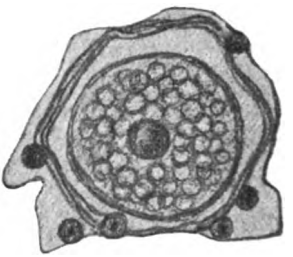

Fig. C.

Wiederbenetzung die Myxamoeben, öfter auch gleich mit Geißel versehen als Myxoflagellaten, aus, auch in den sehr häufigen Fällen, wo die Colpodacyste selbst abgestorben war.

Ich will nicht das ganze Material von Beobachtungen anführen, welches mich bestimmte, die Rhumbler'sche Deutung seiner Befunde für unrichtig zu halten. Denn daß alle jene Bilder, welche er beschreibt und abbildet, vorkommen, kann ich bestätigen. Er hat aber nicht den von ihm angenommenen Entwicklungscyklus in allen seinen Etappen kontinuierlich beobachtet. Sein Entwicklungscyklus von Colpoda setzt sich aus den Entwicklungsstadien verschiedener Organismen zusammen, die er zum teil ganz richtig verknüpft hat, wie z. B. die Verwandlung der kleinen Amoeben in geißeltragende Formen. Aber die Verknüpfung aller dieser Formen zu einem einzigen Entwicklungskreis war falsch.

Wir sehen also, daß die Gegenüberstellung der Plasmodromen und Ciliophoren, auf Grund der Entwicklungsgeschichte durch die Vorgänge in der Cyste von Colpoda nicht berührt wird.

Die Ciliophoren unterscheiden sich aber des weiteren von den Plasmodromen durch den gänzlich abweichenden Bau der Kerne. Wir finden bei ihnen eine Differenzierung der Kerne, indem Haupt- und Nebenkerne vorhanden sind, von denen letztere im Bau an bläschenförmige Kerne erinnern; doch sind sie oft eigenartig gebaut und ihre Teilung verläuft auch unter besonderen Erscheinungen, welche die Nebenkerne als einen besonderen Kerntypus erscheinen lassen. Die Hauptkerne zeigen einen sehr dichten Bau, welcher sehr von dem typischen Bau der meist bläschenförmigen Kerne der Plasmodromen abweicht. Es wurde schon früher, als R. Hertwig diesen Bau der Hauptkerne für die Verwandtschaft der Ciliaten und

Digitized by Google

Suctorien ins Feld führte, eingewandt, daß ähnlich gebaute Kerne hier und da auch bei Rhizopoden und Mastigophoren vorkämen. Demgegenüber sprach Bütschli sich mit Recht dahin aus, daß die Ausnahmen nicht maßgebend seien.

Auch der Umstand, daß Haupt- und Nebenkerne vorkommen, also die Differenzierung der Kerne an sich, ist nur den Ciliophoren eigen; zwar sind früher für einige Flagellaten Nebenkerne beschrieben worden, aber diese Fälle sind seither weder bestätigt, noch gar vermehrt worden.

Die geschlechtlichen Vorgänge haben ferner bei den Ciliophoren einen ganz anderen Charakter als bei den Plasmodromen. Bei den letzteren verlaufen sie ja in sehr verschiedenartiger Weise; bei keinem Plasmodromen ist aber bisher ein Konjugationsvorgang bekannt geworden, welcher an denjenigen der Ciliophoren erinnerte. Zwar ist bei den Ciliophoren sowohl isogame als auch anisogame Befruchtung, sowohl totale Verschmelzung als nur vorübergehende Vereinigung der Gameten verbreitet. Das Charakterische sind aber die Vorgänge an dem oder den Nebenkernen. Durch wiederholte Teilungen reduzieren die Nebenkerne ihre Substanz; ein solches reduziertes Teilprodukt des einen Gameten verbindet sich mit einem solchen des anderen, worauf dann aus den Teilprodukten der vereinigten Gebilde, nach nochmaligen Reduktionsteilungen, der gesamte Kernapparat, also Haupt- und Nebenkerne, rekonstruiert werden. Ganz neu wird also vor allem der Hauptkern gebildet.

Zu bemerken ist ferner, daß durch die Befruchtung nie eine besondere Form der Vermehrung bei den Ciliophoren eingeleitet wird, ja nicht einmal eine gesteigerte Intensität der Teilungen; denn, wie genaue Untersuchungen ergaben, folgt auf die Befruchtung sogar eine Periode mit erheblich verlangsamten Teilungstempo.

Das sind die wesentlichsten Gründe, welche mich zur Einteilung der Protozoen in die zwei Unterstämme veranlaßten.

Die Plasmodroma bestehen aus Organismen, welche herkömmlicherweise in drei Klassen zerlegt werden:

I. Klasse: **Rhizopoda.**
II. Klasse: **Mastigophora.**
III. Klasse: **Sporozoa.**

Wir müssen vorläufig an dieser Einteilung festhalten, wenn es uns auch klar ist, daß sämtliche drei Klassen nicht in dem Sinne natürliche Gruppen darstellten, daß sie monophyletischen Ursprungs wären. Im Gegenteil, es scheinen unsere Erfahrungen dafür zu

Digitized by Google

sprechen, daß alle drei Klassen einen polyphyletischen Ursprung genommen haben.

Die Rhizopoden (auch von manchen Autoren in derselben Abgrenzung Sarcodina genannt) zerfallen in folgende Ordnungen:

1. Ordnung: Amoebina.
2. Ordnung: Heliozoa.
3. Ordnung: Radiolaria.
4. Ordnung: Foraminifera.
5. Ordnung: Mycetozoa.

Auch in diesen Abteilungen hielt ich die Zunahme unseres Wissens für nicht hinreichend, um systematische Neuerungen zu ermöglichen. Wir übersehen das Gemeinsame und Trennende an den Eigenschaften der zahlreichen neu untersuchten Formen noch nicht.

Die Amoebinen und Heliozoen beherbergen noch viele heterogene Elemente; sie und die niederen Mycetozoen werden jedenfalls einen großen Austausch ihres Besitzstandes erfahren. Dabei wird wohl die letztere Ordnung überhaupt schwinden, indem ihre niederen Formen mit den Amoebinen und Heliozoen einer ganz neuen Gruppierung werden unterworfen werden müssen, ihre höheren Formen aber sich ungezwungen den pflanzlichen Organismen werden anschließen lassen.

Radiolaria und marine Foraminifera sind, wie es scheint, natürliche Gruppen; die unter dem Namen Testacea gewöhnlich den letzteren angeschlossenen, vorwiegend süßwasserbewohnenden Formen, werden aber wohl bei einer Neugruppierung der drei niederen Ordnungen diesen genähert ihren Platz im System angewiesen bekommen. Daß die Einteilung in Lobosa und Reticularia eine ganz unnatürliche ist, bedarf wohl keiner weiteren Erörterung.

Die in meinem Buch angewandte Systematik der Mycetozoen ist nur ein momentaner Notbehelf, den ich aus Mangel an eigenen genaueren Studien anwandte. Weder die Einteilung in Protomyxidea und Mycetozoidea ist eine natürliche, noch besonders die Einteilung dieser ersteren in Azoosporidae und Zoosporidae. Letztere stützt sich hauptsächlich auf das Vorkommen von amoeboiden oder geißeltragenden Schwärmern; dabei kennen wir doch z. B. bei Acanthocystis und Microgromia das gleichzeitige Vorkommen von beiden Schwärmerformen.

Bei den Mastigophoren schloß ich mich eng an Bütschli und Blochmann an. In der Blochmann'schen Ordnung der Proto-

Digitized by Google

monadina errichtete ich die neue Familie der Trypanosomidae für jene Formen, welche meist mit nur einer nach vorn gerichteten Hauptgeißel und einer längs des Körpers laufenden undulierenden Membran versehen sind.

Die Sporozoen sind diejenige Gruppe der Protozoen, deren Kenntnis in den letzten Jahren am meisten zugenommen hat. Auch diese Klasse scheint polyphyletischen Ursprungs zu sein. SCHAUDINN hat sie neuerdings in zwei große Gruppen eingeteilt:

1. Unterklasse: **Telosporidia.**
2. Unterklasse: **Neosporidia.**

Diese Einteilung, welche ich früher auch schon angedeutet hatte, habe ich in meinem Buch ebenfalls angewendet, da ich sie für eine durchaus natürliche halte.

Die Telosporidia zerfallen nur am Ende einer vegetativen Periode ihres Lebenskreises in Sporen und zwar ohne Hinterlassung eines lebenden Restes. Die Neosporidia dagegen sind im stande, während der ganzen vegetativen Periode zu sporulieren. Sie erzeugen in ihrem Innern Sporen, während sie dabei fortfahren, sich zu ernähren, zu wachsen, sich zu bewegen und selbst in manchen Fällen, sich zu teilen.

Ich habe schon früher betont, daß ich die Neosporidien für sehr nahe verwandt mit manchen Rhizopoden halte; SCHAUDINN hat ebenfalls diese Ansicht ausgesprochen und kommt zu dem Resultat, daß die phylogenetischen Ursprünge beider Unterklassen an verschiedenen Orten zu suchen seien.

Diese Anschauung, welcher ich beipflichte, hätte mich dazu veranlassen können, die Klasse der Sporozoen in zwei gleichgeordnete Klassen aufzulösen, wenn mich daran nicht Erwägungen über den etwaigen Ausgangspunkt der beiden Unterklassen abgehalten hätten.

Wenn man die Myxosporidien ableiten will, so wird man auf ihre Ähnlichkeit mit gewissen niederen Foraminiferen hingewiesen, man kommt zu der Ansicht, daß sie und die Foraminiferen etwa von gleichen Vorfahren abzuleiten seien. Genauer läßt sich der Ursprung aber nicht präzisieren; wir können also nur sagen, die Neosporidien stammen höchstwahrscheinlich von Rhizopoden ab.

Man war bisher meist geneigt, für die Telosporidia einen Ursprung aus flagellatenartigen Vorfahren anzunehmen. Dafür haben die neueren Forschungen keine weiteren Belege beigebracht. Denn das Vorkommen von geißeltragenden Mikrogameten kann ja in dieser Beziehung nichts aussagen. Einige noch wenig untersuchte

Digitized by Google

Gruppen von Sporozoen werden uns vielleicht für die Ableitung der ganzen Gruppe wie ihrer einzelnen Zweige wesentliche Aufschlüsse bieten: die Haplosporidien, Serumsporidien u. s. w. Besonders die ersteren scheinen in vielen Beziehungen eine Mittelstellung zwischen den beiden Unterklassen der Sporozoen einzunehmen. Sie sind zwar vielkernig, zerfallen aber bei der Vermehrung in zahlreiche einkernige Sporen, welche keine Differenzierungen aufzuweisen haben.

Wenn ich die kurzen bisher über diese Gruppe veröffentlichten Mitteilungen richtig verstehe, so schließen sie sich eng an einige Formen an, welche bisher immer zu den Mycetozoen gestellt wurden, nämlich Plasmodiophora und Tetramyxa (s. Doflein, Protozoen als Parasiten und Krankheitserreger p. 41 ff). Auch hier haben wir vielkernige Organismen, welche in zahlreiche einkernige „Sporen" zerfallen; bei Tetramyxa sind letztere sogar stets in Gruppen von je vier vereinigt. Dazu kommt noch bei Plasmodiophora das Abwechseln von zwei verschiedenen Kernteilungsformen, von denen die eine in der auffallendsten Weise an die von Schaudinn bei Coccidien beschriebene primitive Mitose erinnert.

Sollten weitere Forschungen die Möglichkeit einer Anknüpfung der Telosporidien bei diesen oder ähnlichen Organismen bestätigen, so wäre das, wie bei den Neosporidien, eine Ableitung von Rhizopoden.

Es ist aber üblich, Gruppen, für welche man einen so nahe verwandten, nicht genau zu fixierenden Ursprung in der Phylogenie vermutet, in übergeordneten Kategorien des Systems vereinigt zu belassen. Die Telosporidia teilt man nach meiner Ansicht am natürlichsten in zwei Ordnungen, nachdem sich die Vermutung Metschnikoff's, daß die Haemosporidien den Coccidien am nächsten ständen, bewahrheitet hat. Meine Einteilung ist folgende:

I. Ordnung: **Coccidiomorpha.**
  I. Unterordnung: Coccidia.
  II. Unterordnung: Haemosporidia.
II. Ordnung: **Gregarinida.**
  I. Unterordnung: Eugregarinaria.
  II. Unterordnung: Amoebosporidia.

Ein wesentlicher Unterschied zwischen beiden Ordnungen besteht darin, daß bei den Coccidiomorphen, als spezifischen Zellparasiten, das vegetative, ungeschlechtlich sich vermehrende Stadium dauernd intracellulär, bei den Gregariniden dieses Stadium in der Regel ohne Vermehrungsfähigkeit und nur in der Jugend oder

Digitized by Google

nach neueren Untersuchungen gar nicht intracellulär sind. Beim Heranwachsen fallen sie stets aus den Zellen heraus und werden auch meist ganz erheblich größer als die Zellen ihrer Wirte. Bei sämtlichen genauer untersuchten Coccidomorphen ist ferner die Befruchtung anisogam, d. h. durch bewegliche Zellen von spermatozoidem Typus vermittelt, welche sich mit ruhenden Zellen von ovoidem Typus vereinigen. Die wenigen bisher genauer untersuchten Gregariniden besitzen ganz gleich gestaltete Gameten, die Befruchtung ist isogam. Doch glaube ich, daß auf diese Verschiedenheit kein allzu großes Gewicht zu legen ist; haben wir doch bei Protozoen und Protophyten vielfach kennen gelernt, daß selbst nahe verwandte Formen in dieser Beziehung von einander abweichen können. Es ist also sehr wohl möglich, daß bei genauerer Untersuchung sich auch bei Gregariniden Anisogamie wird nachweisen lassen. [1])

Bei den Coccidiomorphen ist die geschlechtliche Form stets zunächst intracellulär, bei den Gregariniden ist es in der Regel ja dieselbe Generation, welche aus den Produkten einer geschlechtlichen Vereinigung entstanden, intracellulär herangewachsen und später aus den Zellen herausgeraten, zur geschlechtlichen Vereinigung schreitet. Man könnte allerdings die von Siedlecki für Lankesteria ascidiae beschriebenen Erscheinungen so auffassen, daß man die der Kopulation vorausgehenden Teilungen als abgekürzte

---

[1]) Diese meine Vermutung hat sich, wie ich den Compt. rend. Acad.-Sciences Paris vom Juni und August 1901 entnehme, durch Untersuchungen von Léger bereits bestätigt. Dieser Forscher, welcher sich schon durch so zahlreiche wichtige Entdeckungen um die Sporozoenkunde verdient gemacht hat, findet bei Stylorhynchiden einen ausgesprochenen sexuellen Dimorphismus von sehr eigenartigem Charakter. Von den beiden sich in einer Cyste vereinigenden Gregarinen der untersuchten Art ist stets die eine von männlichem, die andere von weiblichem Charakter; denn die eine zerfällt durch zahlreiche Teilungen in Mikrogameten, die andere in Makrogameten; letztere verdienen allerdings ihren Namen insofern nicht ganz, als sie die kleineren sind. Die größeren, langgestreckten, mit Geißeln versehenen Mikrogameten suchen die kugeligen Makrogameten auf und vereinigen sich mit ihnen. Die Copula ist zugleich Sporoblast, sie verwandelt sich in die Spore (gewöhnlich als Sporocyste bezeichnet), deren Inhalt sich in die Sporozoiten teilt. Durch diese Untersuchung gewinnt somit die oben geäußerte Ansicht, daß die Teilungen in der Cyste mit der Schizogonie, die Teilung des Sporeninhalts in die Sporozoiten mit der Sporogonie der Coccidiomorphen zu vergleichen sei, an Wahrscheinlichkeit; diese ist noch vermehrt, wenn man die Vorgänge bei Adelea ovata und Legeria octopiana zum Vergleich heranzieht. Doch möchte ich einen solchen nicht zu weit ausspinnen, ehe nicht ausführlichere Mitteilungen über den Gegenstand vorliegen.

Digitized by Google

ungeschlechtliche Generation deutete. Doch sind dazu die vorliegenden Untersuchungen noch nicht eingehend genug.

Jedenfalls sind die Gregariniden deutlich von den untereinander viel gleichförmigeren Coccidiomorphen unterschieden. Zu den schon erwähnten Thatsachen kommt noch die gesamte, oft so komplizierte Organisation der erwachsenen Formen, welche durch die Struktur der Außenschichten des Plasmas und seiner Ausscheidungen, die Epimeritbildungen und die Teilung des Körpers in Proto- und Deuteromerit den differenzierteren Formen eine ganz isolierte Stellung anweisen. Mit den letzteren sind aber die niederen Formen durch vielfache Zwischenstufen wohl verknüpft.

Die Coccidien und Haemosporidien sind trotz der hervorgehobenen gemeinsamen Eigenschaften, welche sie von den Gregariniden scheiden, deutlich von einander abgetrennt. Das ist wohl allgemein anerkannt, ich brauche daher nicht darauf einzugehen.

Nur einen Punkt möchte ich in Kürze erörtern. Nach den Untersuchungen von Léger (Compt. rend. Soc. Biologie Ser. 12. v. 2. Paris 1900) läßt sich von den bekannten Arten von Eimeria, welche man nach den Untersuchungen von Simond, Schaudinn u. a. sämtlich für die ungeschlechtliche Generation von anderen Coccidien hielt, eine Art als Repräsentantin der Gattung erhalten. Dieselbe, Eimeria nova Schneider, bildet in der Oocyste ein Bündel von 30 sichelförmigen Keimen, welche typische Sporozoiten sind, obwohl sie nicht in Portionen abgeteilt sind, welche von Sporenschalen umhüllt wären. Sie hat diese Eigenschaft der Sporenlosigkeit mit den Haemosporidien gemeinsam.

Bei den Haemosporidien ist jedoch der Zusammenhang der Sporenlosigkeit mit den speziellen Lebensverhältnissen der Unterordnung, vor allem mit dem Wirtswechsel, sehr deutlich. Außerdem hat Eimeria nur einen Sporoblasten, während die Haemosporidien deren eine größere Anzahl besitzen.

Ich halte Eimeria daher nicht für einen phylogenetischen Übergang von den Coccidien zu den Haemosporidien, so interessant sie auch als morphologisches Übergangsstadium ist. Ich bin vielmehr der Ansicht, daß wir es bei Eimeria in der Sporenlosigkeit mit einer selbständig erworbenen Eigenschaft zu thun haben, deren Bedeutung oder eventuelle Vererbung von Vorfahren erst weitere Forschungen kennen lehren können.

Die Ordnung der Gregarinida habe ich insofern erweitert, als ich den bisher schon ihr zugerechneten Formen, welche ich als

Digitized by Google

Unterordnung unter dem Namen der Eugregarinaria zusammenfasse, als zweite Unterordnung die Amoebosporidia hinzufügte.

Dazu veranlaßte mich der Charakter der Befruchtung sowie besonders die Sporenbildung bei den letzteren. Die Einordnung derselben bei den Gregariniden erscheint noch besser gerechtfertigt, wenn wir die neuesten Untersuchungen zu ihrer Begründung heranziehen. Nach den Resultaten von Siedlecki und Léger scheint es nämlich, als ob bei den Gregarinen sehr häufig (wenn nicht gar allgemein) die befruchtete Oocyste nur einer einzigen Spore den Ursprung gäbe. Wenn sich dies bestätigt, so sind die Amoebosporidien als Gregarinen aufzufassen, welche an der Wurzel dieser Ordnung stehen, vielleicht aber auch sehr nahe Beziehungen zu den primitivsten Coccidien haben.

Jedenfalls stehen sie den Gregarinen am nächsten, so daß man sie sogar als Tribus den Monocystideen und Polycystideen gleichordnen könnte, wenn sich die Kluft zwischen diesen Tribus, wie es nach den letzten Forschungen den Anschein hat, noch weiter vertiefen sollte.

Jedenfalls versprechen uns die Telosporidien noch sehr interessante Aufschlüsse und Überraschungen, sowohl in allgemein zoologischer, als auch in zelltheoretischer Beziehung.

Leider sind die Neosporidia bei weitem nicht in dem Maße Gegenstand intensiver Forschung, als es die Telosporidien sind. Vieles in unserem Wissen von denselben ist noch durchaus problematisch, von geschlechtlichen Vorgängen wissen wir noch gar nichts und der von mir auf S. 178 meines Protozoenbuches dargestellte Entwicklungskreis ist noch in hohem Maße hypothetisch.

Die Entwicklung aus dem Amoeboidkeim und die multiple Fortpflanzung der heranwachsenden Stadien, welche ich für Myxobolusarten beschrieben habe, ist gerade bei diesen Formen besonders schwer zu beobachten. Denn die Art des Parasitismus und die Kleinheit der Objekte erschwert das Studium sehr, dazu kommt, daß Experimente mit den Wirten, deren komplizierte Gewebe täuschende Bilder ergeben können, kaum exakt anzustellen und zu kontrollieren sind. Es wäre in höchstem Grad wünschenswert, wenn andere Arten einer gründlichen Erforschung unterzogen würden.

Ich habe zwar keinen Grund, an der Zuverlässigkeit meiner früheren Beobachtungen zu zweifeln, ich möchte nur an dieser Stelle dasselbe betonen, was ich in der ersten Publikation schon that; nämlich, daß ich bei den zahlreichen Fehlerquellen, die das Objekt mit sich brachte, und wegen der extremen Form seines Parasitismus,

Digitized by Google

bezweifle, definitiv den ganzen und typischen Entwicklungscyklus der Myxosporidien festgestellt zu haben. Über die geschlechtlichen Vorgänge stehen mir überhaupt keine eindeutigen Beobachtungen zu Gebot. Während ich früher vermutete, daß der frisch ausgeschlüpfte Amoeboidkeim irgendwie der Befruchtung diene, bin ich jetzt mehr geneigt, in den merkwürdigen Vorgängen im Pansporoblasten die Spuren einer solchen zu erblicken.

Ich betone alles dies ausdrücklich, damit nicht meine Resultate überschätzt werden und dadurch eine Stagnation auf diesem der Erforschung so sehr würdigen Gebiet eintrete.

Ich teile auf Grund unseres jetzigen Wissens die Neosporidien in zwei Ordnungen:

I. Ordnung: Cnidosporidia.
II. Ordnung: Sarcosporidia.

Die Sarcosporidien sind noch sehr wenig bekannt; die Deutung ihrer einzelnen Stadien und Teile ist noch unsicher. Ihnen schließen sich in dieser Beziehung verschiedene kleinere Gruppen an, welche uns vorläufig noch vollkommen unverständlich sind, welche ich daher nur als Anhänge anfüge, z. B. die Serumsporidien und Haplosporidien.

Die Cnidosporidia zerfallen in die beiden Unterordnungen Myxosporidia und Mikrosporidia. Daß dieselben eine natürliche Gruppe bilden und eng zusammengehören, ist ja wohl sichergestellt.

Unter den Myxosporidien sind die Disporea deswegen besonders interessant, weil sie darauf deuten, daß Neosporidien und Telosporidien vielleicht aus nicht allzu entfernt verwandten Wurzeln stammen. Morphologisch fasse ich sie auch insofern als Typus auf, als man die Polysporea als Disporeen betrachten kann, welche bei der Teilung sich nicht vollständig von einander getrennt haben, also als Kolonieen von Disporeen. Auf diese Auffassung werde ich durch die Eigenschaft mancher Polysporeen hingewiesen, sowohl in großen Individuen vorzukommen, welche sehr zahlreiche Sporen erzeugen, als auch unter gewissen Umständen sehr klein zu bleiben, und dann nach Erzeugung von nur 2—4 Sporen zu Grunde zu gehen.

Infolge derselben Erwägung habe ich auch bei den Mikrosporidien die Einteilung in Oligosporogenea und Polysporogenea, auf Grund der Sporenzahl im Pansporoblasten, beibehalten, und nicht etwa Plistophora und Thelohania vereinigt, welche die allerdings auch sehr bemerkenswerte Eigenschaft

Digitized by Google

zeigen, daß bei der Sporulation ihr ganzer Körper in Pansporoblasten zerfällt. Diese Eigenschaft kann aber in beiden genannten Gattungen auf besonderem Weg erworben sein, und ist von geringerer Wichtigkeit, wenn sich meine Auffassung, daß je ein Pansporoblast mit dem ihn umgebenden Plasma einem Cnidosporidienindividuum entspricht, als richtig bewährt.

Über die Ciliophora habe ich nur noch wenige Worte hinzuzufügen. Sie zerfallen in zwei Klassen:

1. Klasse: Ciliata.
2. Klasse: Suctoria.

Die Einteilung der Ciliaten in die bekannten fünf Ordnungen entspricht durchaus unserem gegenwärtigen Wissen. Für die von Bütschli und Blochmann begonnene Verbesserung des Systems liegt immer noch nicht genug Material vor.

Die Suctorien würden nicht an die Stelle im System gehören, welche ich mit vielen Autoren ihnen anweise, wenn die von R. Sand in seiner Monographie der Suctorien gemachten Angaben sich alle bestätigen sollten. Er glaubt bei ihnen Centrosomen, aber keine Nebenkerne, eine komplizierte Mitose des Hauptkerns mit Spindelfasern und Chromosomen nach Art der Metazoen u. s. w. u. s. w. gefunden zu haben. Er ist fest überzeugt, daß die Suctorien von Heliozoen abzuleiten seien. Alle seine Angaben scheinen mir aber so wenig überzeugend, seine Abbildungen sind so mangelhaft, seine Technik so primitiv, daß man wohl ruhig seine Ansichten unberücksichtigt lassen kann. Eine ausführlichere Kritik von Sand's Arbeit habe ich jüngst im Zoologischen Centralblatt gegeben (v. X, 1901).

Nach meiner Ansicht würde sich also das System der Protozoen auf Grund unserer gegenwärtigen Kenntnisse folgendermaßen darstellen:

Digitized by Google

Stamm: *Protozoa.*

I. Unterstamm: ***Plasmodroma*** Doflein.

I. Klasse: ***Rhizopoda*** v. Siebold.

I. Ordnung: *Amoebina* Ehrenberg.
II. Ordnung: *Heliozoa* Haeckel.
III. Ordnung: *Radiolaria* Johannes Müller.
IV. Ordnung: *Foraminifera* d'Orbigny.
V. Ordnung: *Mycetozoa* de Bary.

II. Klasse: ***Mastigophora*** Diesing.

I. Unterklasse: ***Flagellata*** Cohn em. Bütschli.

I. Ordnung: *Protomonadina* Blochmann.
II. Ordnung: *Polymastigina* Bütschli u. Blochm.
III. Ordnung: *Euglenoidina* Klebs.
IV. Ordnung: *Chromomonadina* Blochmann.
V. Ordnung: *Phytomonadina* Blochmann.

II. Unterklasse: ***Dinoflagellata*** Bütschli.

I. Ordnung: *Adinida* Bergh.
II. Ordnung: *Dinifera* Bergh.

III. Unterklasse: ***Cystoflagellata.***

Anhang: *Trichonymphidae.*

III. Klasse: ***Sporozoa*** Leuckart.

I. Unterklasse: ***Telosporidia*** Schaudinn.

I. Ordnung: *Coccidiomorpha* Doflein.

I. Unterordnung: Coccidia Leuckart.
II. Unterordnung: Haemosporidia Danilewski em. Schaudinn.

Digitized by Google

II. Ordnung: *Gregarinida* Aimé Schneider em. Doflein.

I. Unterordn.: Eugregarinaria Doflein.

II. Unterordn.: Amoebosporidia Aimé Schneider.

II. Unterklasse: *Neosporidia* Schaudinn.

I. Ordnung: *Cnidosporidia* Doflein.

I. Unterordn.: Myxosporidia Bütschli.

II. Unterordn.: Microsporidia Balbiani.

II. Ordnung: *Sarcosporidia* Balbiani.

Anhang: *Serumsporidia*, *Haplosporidia*, *Lymphosporidia etc.*

II. Unterstamm: *Ciliophora* Doflein.

I. Klasse: *Ciliata.*

I. Ordnung: *Holotricha* Stein.

II. Ordnung: *Heterotricha* Stein.

III. Ordnung: *Oligotricha* Bütschli.

IV. Ordnung: *Hypotricha* Stein.

V. Ordnung: *Peritricha* Stein.

II. Klasse: *Suctoria* Bütschli.

Litteratur.

Blochmann, F.: Die mikroskopische Tierwelt des Süßwassers. Abt. I. Protozoa. 2. Aufl. Hamburg 1895.

Bütschli, O.: Protozoa. Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Bd. I. 1880—1889.

Cienkowski, L.: Über einige Rhizopoden und verwandte Organismen. Archiv Mikr. Anatomie. V. 12. 1876.

Doflein, F.: Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. III. Über Myxosporidien. Zool. Jahrb. Anat. V. 11. 1898.

Derselbe: Vererbung von Zelleigenschaften. Vhdl. Deutsch. Zool. Gesellsch. 1900.

Derselbe: Die Protozoen als Parasiten und Krankheitserreger. Jena 1901.

Haeckel, E.: Systematische Phylogenie der Protisten und Pflanzen. Berlin 1894.

Hertwig, R.: Über Microgromia socialis. Arch. Mikr. Anatomie. V. 10. Suppl. 1874.

Klebs, G.: Über die Organisation einiger Flagellatengruppen etc. Unters. bot. Inst. Tübingen. V. 1. 1883.

Lang, A., Lehrbuch der vergleichenden Anatomie. II. Aufl. 2. Lief. Protozoa. Jena 1901.

(Daselbst sehr viel neuere Litteratur.)

Digitized by Google

Schaudinn, F.: Über den Dimorphismus der Foraminiferen. Sitzungsber. Ges. nat. Freunde Berlin 1895.

Derselbe: Der Generationswechsel bei Coccidien und Hämosporidien. Zool. Centralbl. V. 6. 1899.

Derselbe: Untersuchungen über den Generationswechsel der Coccidien. Zool. Jahrb. Anat. V. 13. 1900.

München, Anfang Dezember 1901.

Digitized by Google

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Archiv für Protistenkunde

Jahr/Year: 1902

Band/Volume: 1_1902

Autor(en)/Author(s): Doflein Franz John Theodor

Artikel/Article: Das System der Protozoen. 169-192