Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Marburg.)

Über Chytridineen im Plasma und Kern von *Amoeba sphaeronucleolus* und *Amoeba terricola*.

Von
Otto Mattes.

(Hierzu Tafel 19 u. 20.)

Inhaltsübersicht.

Seite
A. Allgemeines 414
B. Drei im Plasma von *A. sphaeronucleolus* parasitierende Chytridineen . . 415
I. Literatur 415
II. *Sphaerita amoebae* nov. spec. 416
III. *Sphaerita plasmophaga* nov. spec. 418
IV. *Olpidium amoebae* nov. spec. 419
C. Eine im Kern von *A. sphaeronucleolus* und *A. terricola* parasitierende Chytridinee, *Sphaerita plasmophaga* nov. spec. 420
I. Literatur 420
II. Material und Untersuchungsweise 421
III. Entwicklung bis zur Sporulation 421
IV. Sporenbildung und Entleerung 423
V. Verlauf der Entwicklung im Kern von *A. terricola* 424
VI. Fehlen geschlechtlicher Vorgänge und Dauerzustände 424
VII. Vergleich mit verwandten Formen 424
D. Systematisches 426
Literaturverzeichnis 428
Tafelerklärung 429

A. Allgemeines.

Eine in verschiedener Beziehung interessante Erscheinung bilden die Parasiten der Amöben. Bei einer ganzen Reihe von Amöben sind parasitische Ciliaten, Flagellaten, Pilze und andere Organismen, deren systematische Stellung zum Teil fraglich ist, beschrieben worden. Von diesen Organismen beansprucht eine Gruppe besonderes Interesse, da sie sehr leicht Anlaß zu irrtümlichen Deutungen gibt. Es sind dies Chytridineen, die zu den Phycomyceten oder Pilzalgen gerechnet werden. Ihr Bau ist sehr primitiv, so daß morphologische Anhaltspunkte zur Unterscheidung der Arten kaum vorhanden sind. Dabei ist zweifelhaft, ob der primitive Bau eine Rückbildungserscheinung infolge der parasitischen Lebensweise oder ein Hinweis auf die Verwandtschaft mit anderen niederen Organismen ist.

Die Fortpflanzungsweise der einzelnen Formen ist nur von ganz wenigen genauer bekannt. In ihren vegetativen Stadien sind es einzellige, meist kugelige Gebilde, die sich zu einem oder mehreren Sporangien entwickeln. In ihrem weiteren Entwicklungskreis sind meist geißeltragende Schwärmsporen, auch amöboide Stadien, unbewegliche Sporen, Dauersporen und von einzelnen auch geschlechtliche Vorgänge beschrieben worden.

Da derartige Fortpflanzungserscheinungen sich innerhalb der Amöben, ja selbst innerhalb des Amöbenkernes abspielen, so ist eine Entscheidung, ob es sich um Fortpflanzungserscheinungen der Amöben selbst oder eines anderen selbständigen Organismus handelt, oft schwierig. Wie leicht solche Täuschungen entstehen, beweist eine Reihe irrtümlicher Angaben in der Literatur.

Schon Dangeard [3] weist darauf hin, daß wahrscheinlich die bei Stein (Infusionstiere Abt. III 1878) beschriebenen kugeligen Körper bei vielen Infusorien, die für Teilungsprodukte der Kerne gehalten wurden, Entwicklungszustände einer Chytridinee der Gattung *Sphaerita* darstellen.

In dem Werke von Leidy [10] „Fresh-Water Rhizopods of North America“ finden sich einige Abbildungen von *Amoeba villosa* und *Amoeba proteus* (Taf. VIII), in deren Innern große kugelige Gebilde, die von vielen kleinen Kugeln erfüllt sind, dargestellt werden. Daß es sich nicht um Fortpflanzungsstadien der betreffenden Amöben handelt, wie dort angenommen wird, sondern um Parasiten, ist nach den im folgenden beschriebenen Formen bei *Amoeba sphaeronucleolus* anzunehmen.

Auch stellt die von GREEFF [6] beschriebene „Bildung von Keimkugeln innerhalb des Kernes“ von *Amoeba terricola* wohl keine Fortpflanzung der Amöbe dar, sondern die Sporenbildung des im folgenden näher beschriebenen Kernparasiten.

Bei den von GROSSE-ALLERMANN [7] bei *A. terricola* beobachteten Gebilden, die nach seiner Vermutung Endstadien einer Fortpflanzung durch multiple Kernvermehrung darstellen, dürfte es sich wohl ebenfalls um parasitische Organismen handeln, mit denen die zu gleicher Zeit beobachteten amöboiden Stadien wohl nicht in Zusammenhang standen. (GROSSE-ALLERMANN: p. 50 und Fig. 18 u. 19).

Die von BOTT [1] beschriebene Schwärmerbildung bei *Pelomyxa palustris* wird von vielen Autoren auch für eine von Parasiten vorgetäuschte Erscheinung gehalten, die mit der Fortpflanzung der Amöbe nichts zu tun hat.

Die genauesten Untersuchungen über Chytridineen, deren Arten meistens in Pflanzen parasitieren, sind botanischerseits gemacht worden. Angaben über ihr Vorkommen in tierischen Organismen sind meist nur ganz kurz, auf Grund von nebenbei gemachten Beobachtungen.

Da es sich um Organismen handelt, die pflanzliche Charaktere mit denen niederer Protozoen vereinigen, so wäre es sicher wertvoll, wenn auch von zoologischer Seite diesem Gebiete zur Aufdeckung sicher sehr interessanter Verwandtschaftsbeziehungen Beachtung geschenkt würde. Auch Gesichtspunkte praktischer Art machen eine Kenntnis ihrer Lebensweise und Entwicklungsgeschichte wünschenswert, da sich unter ihnen eine Reihe schädlicher Parasiten befindet, wie z. B. *Chrysophlyctis endobiotica*, der Erreger des Kartoffelkrebses, dessen Ausbreitung in Europa im Zunehmen begriffen ist und der gerade in diesem Jahre große Schäden verursacht, oder *Olpidium Brassicae*, ein bekannter Gemüseschädling.

B. Drei im Plasma von *Amoeba sphaeronucleolus* parasitierende Chytridineen.

I. Literatur.

Die erste genauere Beschreibung von im Plasma von Amöben lebenden Chytridineen gab DANGEARD 1895 [3]. Weitere Angaben über ähnliche Beobachtungen machen u. a.

Prandtl [14] (Testacee bei *Amoeba proteus*),
Chatton-Brodsky [2] (Chytridinee bei *A. limax*).
Nägler [11] (Chytridineen? bei *A. froschi* und *lacertae*).
Penard [13] (Chytridineen bei *A. terricola*).

Im folgenden muß bei der Beschreibung dreier im Plasma von *A. sphaeronucleolus* vorkommenden Chytridineen näher auf einige der obigen Arbeiten eingegangen werden. Zwei der unten beschriebenen Arten sind der von Dangeard aufgestellten Gattung *Sphaerita*, die dritte der Gattung *Olpidium* einzureihen.

II. *Sphaerita amoebae* nov. spec.

Diese Form trat im Plasma von *A. sphaeronucleolus* während der Sommermonate ziemlich zahlreich auf, vereinzelt auch im September. Ähnliche Formen beschrieben Dangeard unter dem Namen *Sphaerita endogena* bei zwei Heliozoen (*Nuclearia simplex* und *Heterophrys dispersa*) und bei *Euglena*, Penard 1913 eine nicht näher benannte *Sphaerita* besonders in *Amoeba alba* und Chatton-Brodsky bei *Amoeba limax* eine Chytridinee der Gattung *Sphaerita*, ebenfalls ohne Artbezeichnung. Letztere steht der hier beschriebenen Form am nächsten.

Im Gegensatz zu den von Chatton-Brodsky untersuchten Formen lassen sich alle Stadien dieses Pilzes auch in der lebenden Amöbe beobachten, so daß man nicht nur auf die Präparate angewiesen ist.

Die jungen vegetativen Stadien (Fig. 1 P_1—P_4) fallen in den vollkommen gesund aussehenden und sich normal bewegenden Amöben nicht auf, da sie frisch aufgenommenen Nahrungskörpern gleichen Es fanden sich 1—9 und mehr derartige rundliche Gebilde im Entoplasma. Erst bei längerer Beobachtung zeigte sich, daß die Amöbe sie nicht verdaut, sondern daß sie sich vergrößern. Die kleinsten Stadien sind etwa 2 μ groß und lassen im Innern kleine, zuerst kaum sichtbare Pünktchen erkennen, aber nicht wie bei dem Parasiten von Chatton-Brodsky einen deutlichen Kern. Die Größe nimmt schon nach wenigen Stunden merklich zu und übertrifft nach etwa $1^1/_2$ Tagen an Größe schon den Kern der Amöbe (Fig. 2 P_1, P_2). Ist die Amöbe von mehreren Parasiten infiziert, was meistens der Fall ist, so weisen diese oft erhebliche Größenunterschiede auf, was wahrscheinlich auf nicht gleichzeitige Infektion zurückzuführen ist. Beim Heranwachsen nehmen die Pünktchen im Plasma des Pilzes an Zahl und Größe zu, und das Plasma selbst wird trübgrau, wodurch sich der Pilz vom durchsichtigen Plasma der Amöbe deut-

licher abhebt. Eine feine Membran umschließt ihn. Bei jungen Stadien ist diese oft schwer zu sehen.

Hat der Pilz eine gewisse Größe erreicht, so tritt Stillstand im Wachstum ein und es beginnt die Sporenbildung. Die Größe, bei der die Sporenbildung einsetzt, ist sehr verschieden. Sind nur ein oder wenige Parasiten vorhanden, so mißt der Durchmesser 40—45 μ, bei mehr bis zu 7 oder 9 ungefähr gleichaltrigen erreicht der Durchmesser selten mehr als 25 μ (Fig. 4). Sind mehrere zu verschiedenen Zeiten zur Infektion gelangte Pilze in der Amöbe, so kommen die jüngsten meist gar nicht mehr zur Sporulation (Fig. 3 P_4 u. P_5, Fig. 5 P_2) und gehen zugrunde. Die etwas älteren schicken sich meist noch zur Sporenbildung an, sterben aber noch vor der Reife ab oder bilden ganz kümmerliche Sporangien mit wenigen Sporen. Nur ein oder zwei der zuerst eingedrungenen erreichen einen normalen Durchmesser.

Der Zeitpunkt des Aufhörens des Wachsens und des Beginns der Sporenbildung sind wohl durch das Absterben der Amöbe bedingt, da dies kurz zuvor eintritt. Die Bewegung wird träge, die Pseudopodien schwinden allmählich und häufig bildet eine charakteristische zackige Linie die Randkontur der abgestorbenen Amöbe (Fig. 5, 6). Im Außenkern treten als typische Absterbeerscheinungen bei der sich noch schwach bewegenden Amöbe Granulationen auf (Fig. 4—6 N). Schließlich umschließt die Pellikula nur noch den abgestorbenen Kern, Nahrungsreste und die Parasiten zusammen mit einer meist klaren Flüssigkeit.

Zu Beginn der Sporenbildung wird die den Parasiten umhüllende Membran deutlicher und im Innern treten blasse runde Gebilde von 1,2—1,5 μ Durchmesser auf (Fig. 3 u. 4), deren Zahl und Lichtbrechungsvermögen zunimmt, bis schließlich das Innere des Pilzes vollkommen mit den kugeligen Sporen erfüllt ist (Fig. 5 P_1, Fig. 6 P_4). Die Zahl der Sporen beträgt in den großen Sporangien mehrere hundert, in den ganz kleinen weit unter hundert.

Nach einigen Stunden platzt das Sporangium und die 1,2—1,5 μ großen Sporen entleeren sich zunächst in das Innere der Amöbe und schließlich durch entstehende Risse nach außen. Die leere Hülle des Sporangiums ist noch längere Zeit sichtbar. Sie läßt keine besonders gestaltete Öffnung erkennen (Fig. 6 P_1—P_3), wie dies bei den nächsten beiden Arten der Fall ist. Eine aktive Begung weder Sporen oder eine Verschmelzung wurde nie beobachtet.

Die Infektion mit den Sporen geht wohl so vor sich, daß die Amöbe selbst diese mit anderen Nahrungskörpern aufnimmt. Die

kleinsten beobachteten Stadien im Innern der Amöben kommen an Größe den Sporen ungefähr gleich. Da die Amöbe kurz vor der Sporulation des Pilzes abstirbt, so kann nicht, wie bei dem Parasiten von Chatton-Brodsky, nochmals in derselben Amöbe eine Infektion eintreten.

III. *Sphaerita plasmophaga* nov. spec.

Diese Form trat während des Sommers ebenfalls im Plasma von *A. sphaeronucleolus* auf. Es fanden sich bis zu 10 Parasiten in einer Amöbe. Die jungen vegetativen Stadien ähneln den oben beschriebenen, nur erscheint das Plasma homogener (Fig. 7). In ihrer weiteren Entwicklung schlagen die zunächst alle gleich aussehenden Pilze in demselben Wirtstier verschiedene Wege der Entwicklung ein. Ein Teil bildet, wie der oben beschriebene Parasit, kugelige, im Durchmesser zwischen 15 und 20 μ schwankende Sporangien. Die Amöbe ist meist schon zu Beginn der Sporenbildung abgestorben, und der Kern, sowie der Plasmarest zerfällt sehr bald. Nur die Pellicula bildet wieder eine Hülle. Ist im Innern eines Sporangiums die Sporenbildung vollzogen, so wölbt sich, wie man unter dem Mikroskop verfolgen kann, eine kleine Ausbuchtung vor (Fig. 10a). Nach wenigen Minuten reißt plötzlich an dieser Stelle die Membran, so daß eine zunächst enge halsförmige Öffnung entsteht, durch die ein Teil der Sporen oft um das dreifache des Sporangiumdurchmessers herausgeschleudert wird, zunächst ins Innere der Amöbe (Fig. 10b, 8, 9). Nach einigen Sekunden folgt dann stoßweise weniger hastig die Entleerung der übrigen Sporen. Die leeren Hüllen mit ihrem charakterischen Hals (Fig. 8 u. 9) sind meist noch einige Stunden zu beobachten und beginnen dann zu schrumpfen. Die Sporen besitzen einen Durchmesser von 1,5—3 μ und lassen im Innern einen stark lichtbrechenden Fleck erkennen. Eigenbewegung wurde nicht beobachtet.

Die eben beschriebenen Sporangien werden meist von den größten, also wohl zuerst eingedrungenen Pilzen gebildet, während anscheinend die später eingedrungenen eine andere Entwicklung einschlagen. Sie bilden eine zweite derbe Membran aus, die sich zum Schluß stark faltet (Fig. 8, 9 u. 11). Diese Gebilde stellen Dauersporen dar, wie sie allgemein bei den Chytridineen verbreitet sind. Im Innern liegt der kugelförmige, im Durchmesser 7—12 μ betragende Protoplast. Die ganze Dauerspore mißt etwa 9—15 μ im Durchmesser. Ob vor der Membranbildung eine Verschmelzung zweier Protoplasten stattfand, konnte nicht beobachtet werden.

Bei anderen Chytridineen konnte zum Teil eine Verschmelzung zweier Gameten beobachtet werden, z. B. bei *Olpidium viciae*. Die geißeltragenden Sporen, die dort in den Sporangien gebildet werden, sind zum Teil asexuell und bilden nach dem Eindringen in eine neue Wirtszelle wieder ein Sporangium. Ein Teil der Sporen (Gameten) aber verschmilzt zu einer zwei Geißeln besitzenden Zygote, die, nachdem sie sich festgesetzt hat, ihren Inhalt in eine Wirtszelle entleert. Dieser Protoplast bildet dann eine Dauerspore. Bei anderen Formen konnte eine der Bildung der Dauersporen vorangehende Copulation bisher nicht beobachtet werden (z. B. *Synchytrium*).

Eine Erklärung dafür, daß im allgemeinen die Chytridineen geißeltragende Sporen besitzen, während die in Amöben parasitierenden Formen fast alle unbewegliche Sporen hervorbringen, ist vielleicht in der Beschaffenheit der Wirtszellen zu suchen. Die meisten, wie auch die beiden erwähnten Formen, parasitieren in pflanzlichen Zellen, die Membranen besitzen, und meist sind nur ein oder ganz wenige Sporangien, bzw. Dauersporen in einer Zelle vorhanden. Soll eine Verschmelzung oder eine gewöhnliche asexuelle Neuinfektion eintreten, so ist hierzu eine selbständige Bewegung notwendig. Bei den Amöbenparasiten liegen sämtliche Stadien in der Amöbe nahe beieinander, so daß eine Verschmelzung zweier Protoplasten gut möglich ist. Zum Eindringen der asexuellen Sporen in eine neue Wirtszelle ist ebensowenig eine Eigenbewegung nötig. Da die Pellicula der Amöbe sehr schnell zerfällt, gelangen die Sporen sehr bald nach außen, wo sie dann von einer anderen Amöbe als Nahrungskörper aufgenommen werden können. Vielleicht stellt die Rückbildung der Geißel auch eine Anpassungserscheinung früherer Wasserformen an das Leben im Moose dar.

IV. *Olpidium amoebae* nov. spec.

Dieser Parasit wurde während der Monate September und November im Plasma von *A. sphaeronucleolus*, aber auch verschiedentlich in *Philodina roseola*, einem im Moosrasen häufig anzutreffenden Rotator, beobachtet.

Die jungeu Stadien sind von den oben beschriebenen kaum zu unterscheiden (Fig. 12—14). Ein deutlicher Unterschied tritt erst bei der Bildung der Sporangien auf. Diese sind oval und besitzen an den Polen kleine, kaum merkliche Vorwölbungen (Fig. 13 Sp_3 u. Fig. 15). Vor der Entleerung der Sporen wird wie bei anderen verwandten Arten, z. B. *Olpidium Brassicae*, an einer dieser Vor-

wölbungen ein durchsichtiger Entleerungsschlauch gebildet, der in der Länge ungefähr den Durchmesser des Sporangiums erreicht.

Durch diesen Entleerungsschlauch gelangen die etwa 2,5—3 μ großen, geißeltragenden Schwärmsporen zunächst in das Innere der abgestorbenen Amöben oder Rotatorien, wo die am hinteren Ende befindliche Geißel der etwas in die Länge gestreckten Schwärmspore zunächst kaum sichtbar ist (Fig. 13 u. 14). Sie gleiten langsam durch den besonders in den Rotatorien anscheinend ziemlich zähflüssigen Inhalt, bis sie schließlich durch eine Öffnung nach außen gelangen. Hier nimmt die Spore sofort kugelige Gestalt an, und die langsam schlagende etwa 12—15 μ lange Geißel ist jetzt gut sichtbar. Manchmal haftet das äußere Ende der Geißel auf dem Objektträger und der Sporenkörper macht dann um diesen Punkt herum zuckende Bewegungen. Nach 20—30 Minuten beruhigen sich die Sporen, und während die Geißel verschwindet, zeigt der Sporenkörper kaum merkbare amöboide Bewegungen. Eine Verschmelzung zweier Sporen konnte nicht beobachtet werden.

Außer den eben beschriebenen Sporangien fanden sich auch Dauersporen in den befallenen Tieren (Fig. 13 D, 14, 16). Die sie umschließende Membran war nicht so derb wie bei der vorigen Art.

Die Amöben starben während der Bildung der Sporangien ab. Die von dem Pilz befallenen Rotatorien waren, als sie zur Beobachtung kamen, schon abgestorben und die Bildung der Sporangien war schon fast beendigt.

Nach dem Bau der Sporangien und der Schwärmsporen ist diese Art der Gattung *Olpidium* einzureihen.

C. Eine im Kern von *Amoeba sphaeronucleolus* und *Amoeba terricola* parasitierende Chytridinee, *Sphaerita nucleophaga* nov. spec.

I. Literatur.

Die erste genauere Beschreibung einer im Kern von Rhizopoden lebenden Chytridinee ist die von Dangeard 1895 [3]. Ähnliche Beobachtungen sind, zum Teil aber nur sehr kurz, beschrieben worden von

Gruber 1904 bei *Amoeba viridis* [8],
Penard 1905 bei *Amoeba terricola* [12],
Elpatiewsky 1909 bei *Arcella vulgaris* [5],
Doflein 1907 bei *Amoeba vespertilio* [4].

Dangeard stellt den von ihm bei *Amoeba verrucosa* beobachteten Kernparasiten zu den niederen Chytridineen in die Nähe der Gattung *Sphaerita* und nennt ihn *Nucleophaga amoebae*. Bei den in den anderen Arbeiten beschriebenen Parasiten handelt es sich um nahestehende Formen. Eine kurze Übersicht über die einzelnen Angaben und eine Betrachtung über verwandtschaftliche Stellung, bzw. Identität der einzelnen Formen, folgt nach der Beschreibung des bei *A. sphaeronucleolus* beobachteten Parasiten.

II. Material und Untersuchungsweise.

Das Vorkommen dieses Pilzes wurde vereinzelt während des ganzen Winters, besonders aber nach starker Kälte, beobachtet. Nach einer sehr strengen Kälteperiode Ende Januar 1922 trat er so stark auf, daß während einiger Tage etwa 90 Proz. der dem im Freien befindlichen Moosrasen entnommenen Amöben (*A. sphaeronucleolus*), darunter auch vier *A. terricola* infiziert waren. Die Empfänglichkeit für die Infektionen war wohl durch Schädigungen infolge der Kälte erhöht (vgl. I. Teil S. 397 u. 401). Ganz vereinzelt trat der Pilz auch während der Sommermonate auf.

Die Untersuchungsweise ist bereits im I. Teil näher beschrieben worden (vgl. dort S. 388). Infolge der Durchsichtigkeit von *A. sphaeronucleolus* konnten fast alle Beobachtungen am lebenden, ungefärbten Objekt gemacht werden. Täglich wurde eine Anzahl Amöben dem Moose entnommen. Von den infizierten Amöben, die sich hierunter befanden, wurden einige, und zwar besonders die noch junge Stadien der Parasiten im Kern aufwiesen, auf einzelne Objektträger gebracht und in der feuchten Kammer aufbewahrt. Täglich wurde ein- oder zweimal kontrolliert und die sich bietenden Bilder gezeichnet. Auf diese Weise gelang es, die Entwicklung der erst kurz eingedrungenen Parasiten bis zur Sporenentlassung innerhalb der isolierten Amöben lückenlos zu beobachten, was im Durchschnitt 5—10 Tage beansprucht. Die charakteristischen Bilder solcher Beobachtungsreihen sind in Fig. 18—22 u. 32—35 wiedergegeben.

III. Entwicklung bis zur Sporulation.

Die jüngsten gerade erst in den Kern eingedrungenen Parasiten sind bei der lebenden Amöbe nur sehr schwer zu erkennen. (Fig. 36 stellt einen normalen, nach einem Schnittpräparat gezeichneten Kern von *A sphaeronucleolus* dar.) Sie erscheinen wie kleine etwa 2,5 μ große Vakuolen im Außenkern, oft dem Binnenkörper angelagert

(Fig. 37—41). Im Präparat lassen sie sich etwas deutlicher, besonders gut in den Schnittpräparaten nachweisen. Manchmal befinden sich auch zwei oder drei, seltener sechs oder mehr Parasiten in einem Kern (Fig. 26—29, 53—68).

Ein Kern ist in dem Pilz nicht nachzuweisen, nur ganz feine Granulationen, die mit dem Alter an Zahl und Größe zunehmen. Der Binnenkörper der Amöbe wurde niemals befallen.

Im Plasma der Amöbe lassen sich die Gebilde, die vorübergehend dort vorhanden sein müssen, mit Bestimmtheit nicht feststellen, da sie den Bestandteilen des Amöbenplasmas und aufgenommenen Nahrungskörpern, z. B. Bakterien, in Größe und Lichtbrechungsvermögen zu sehr gleichen.

Das kleine Bläschen vergrößert sich verhältnismäßig schnell. Schon nach 1—2 Tagen erreicht der Parasit die Größe des Binnenkörpers. Oft gelingt es dann beim lebenden Objekt nicht leicht zu entscheiden zwischen Binnenkörper und Pilz. Mitunter erweckt es den Anschein, als ob es sich um einen mehrteiligen Binnenkörper handelte, wie man ihn nicht selten antrifft (vgl. Taf. 15 Fig. 25—29). Im Präparat wird der Unterschied durch die verschiedene Färbung deutlich.

Je mehr der Pilz an Größe zunimmt, desto stärker wird der Binnenkörper zur Seite gedrängt und abgeplattet (Fig. 17—20, 41—50). Sind mehrere Pilze eingedrungen, so platten sie sich beim Größerwerden an den Berührungsstellen ab (Fig. 59, 61—63). Wenn sehr viele eingedrungen sind, kann der Binnenkörper auch in einzelne Brocken zerfallen und schließlich verschwinden (Fig. 68). Die Teilung eines Parasiten wurde nicht beobachtet. Der Binnenkörper wird schließlich ganz flach der Kernmembran angepreßt (Fig. 20, 48). Von oben gesehen erscheint er dann entsprechend der Abflachung größer als gewöhnlich (Fig. 61—63).

In diesem Stadium zeigt die Amöbe gewöhnlich noch keine krankhaften Erscheinungen (Fig. 17, 20).

Wenn der Pilz den ganzen Kernraum erfüllt, so hört sein Wachstum oft noch nicht sofort auf, sondern er dehnt die Kernmembran erheblich aus. Besonders deutlich wird dies, wenn mehrere Parasiten eingedrungen sind. Die stark gespannte Kernmembran ist dann an den nicht anliegenden Stellen deutlich als dünnes Häutchen sichtbar (Fig. 29, 65, 66). Der Pilz scheint nicht nur Stoffe aus dem Außenkern, sondern auch aus dem Plasma zu seinem Aufbau zu verwenden, während die Masse des Binnenkörpers wenigstens nicht merkbar angegriffen wird.

IV. Sporenbildung und Entleerung.

Nicht lange nachdem der Pilz den ganzen Innenraum des Kernes erfüllt, und während der nachfolgenden Wachstumsperiode, erscheint sein Plasma dunkler, vor allem dadurch, daß die Granulationen gröber werden (Fig. 51). Um diese Chromatinbrocken grenzt sich das Plasma zu kugeligen Sporen ab, die schließlich den Parasiten in sehr regelmäßiger Anordnung ganz erfüllen (Fig. 21, 23, 25). Dieses Sporangium nimmt die Stelle des ehemaligen Kernes ein, noch umhüllt von der Kernmembran und dem noch oft sichtbaren Binnenkörper. Wenn 2, 3 oder, was selten der Fall ist, mehr Parasiten in einem Kern zur Reife gelangen — bei mehr als 3 sterben meistens alle vor der Sporulation ab (Fig. 29) — erreichen sie nicht die sonstige Größe und meistens kommt es zum Platzen der Kernmembran, so daß dann die verschiedenen Sporangien getrennt in der Amöbe liegen und dadurch Plasmaparasiten vortäuschen können (Fig. 30, 31).

Während der Sporenentwicklung treten bei der Amöbe die ersten Anzeigen des baldigen Absterbens auf. Die Bewegung wird träger, die Pseudopodienbildung läßt nach und im trüb werdenden Plasma treten Vakuolen auf (Fig. 21—24). Sehr bald hört jegliche Plasmaströmung auf, Ecto- und Entoplasma bilden eine trübe Masse, umschlossen von der sich langsam glättenden Pellicula.

Bald platzt die Sporangium- und Kernmembran, und die Sporen gelangen in das Plasma der Amöbe. Es entsteht keine besonders gestaltete Öffnung am Sporangium, sondern ein unregelmäßiger Riß. Durch die eintretende Zersetzung der Amöbe entstehen sehr bald Öffnungen in der Pellicula, durch die dann die Sporen nach außen gelangen (Fig. 22, 25).

Die Sporen sind kugelig, 1,2—2 μ groß und unbeweglich. Die stark lichtbrechende Außenschicht erschwert die Durchsicht. Ein Kern war nicht nachweisbar. Manchmal glaubt man im Innern einen stark lichtbrechenden Punkt (Fetttropfen?) zu sehen.

Der Vorgang der Infektion konnte nicht beobachtet werden, auch wenn man gesunde Amöben und Sporen in engster Berührung auf dem Objektträger aufbewahrte.

Eine Entwicklung der Sporen scheint nur im Außenkern stattfinden zu können oder dem Teil des Kernes bei *A. terricola*, der dem Außenkern von *A. sphaeronucleolus* entspricht. In vier Fällen wurde der Parasit im Innern des Kernes von *A. terricola* angetroffen.

V. Verlauf der Entwicklung im Kern von *A. terricola*.

Wie bei *A. sphaeronucleolus* der Binnenkörper von dem sich vergrößernden Parasiten zur Seite gedrängt wird, so werden bei *A. terricola* die diesem entsprechenden Chromatinbrocken an die Kernmembran angepreßt (Fig. 33, 34). Die jüngeren Stadien sind sehr schwer zu erkennen, da die Chromatinschicht die Durchsicht erschwert. So kommt es, daß der Parasit erst auffällt durch die zunehmende Trübung des Plasmas, und wenn der gewöhnlich ovale *A. terricola*-Kern infolge des größer werdenden Inhaltes auch Kugelgestalt annimmt.

VI. Fehlen geschlechtlicher Vorgänge und Dauerzustände.

Bei den oben beschriebenen Sporen handelte es sich wohl um asexuelle Fortpflanzungselemente. Geschlechtliche Vorgänge wurden bisher bei keinem Kernparasiten festgestellt. Ob es sich dabei um eine Rückbildung handelt, oder ob solche sich vielleicht außerhalb der Amöben abspielenden Vorgänge bisher der Beobachtung entgangen sind, kann nicht entschieden werden.

Bei dem Kernparasiten und dem ersten der drei oben beschriebenen Plasmaparasiten, der in der primitiven Art der Entleerungsöffnung des Sporangiums große Ähnlichkeit mit dem Kernparasiten aufweist, wurden keine Dauerzustände, die bei den anderen Arten regelmäßig auftraten, beobachtet.

VII. Vergleich mit verwandten Formen.

Um den oben beschriebenen Kernparasiten mit den früheren von Dangeard, Gruber, Penard und Doflein beobachteten vergleichen zu können (die Angaben von Elpatiewsky sind hierzu zu kurz), seien deren Angaben kurz wiedergegeben.

Dangeard's [2] *Nucleophaga amoebae* befällt im Gegensatz zu den anderen Formen den Binnenkörper des Kernes (von *Amoeba verrucosa*). Er füllt zunächst den Binnenkörper aus und dehnt nach Erfüllung des ganzen Kernes durch weiteres Wachstum die Membran erheblich aus. Es können auch mehrere Parasiten im Kern vorhanden sein. Die Sporen und die jungen Stadien lassen einen deutlichen Kern mit Nucleolus und Membran erkennen. Beim Heranwachsen des Parasiten tritt Kernvermehrung ein, die schließlich zu der Sporenbildung führt. In dem Vorhandensein von Kernen ist er dem Plasmaparasiten, den Chatton-Brodsky beobachtete, ähnlich. Die Sporen sind, wie bei den anderen Kernparasiten, unbeweglich.

Dangeard und später auch Penard sprechen die Vermutung aus, daß das Fehlen einer Geißel bei den von ihnen beobachteten Sporen eine Folge ungünstiger äußerer Lebensbedingungen sein könne und im Normalzustand vielleicht geißeltragende Sporen zur Entwicklung kämen. Die späteren Beobachtungen haben jedoch gezeigt, daß das Fehlen bei diesen Formen immer der Fall ist.

Gruber [8] gibt in seiner Arbeit nur einige Abbildungen älterer Stadien. Der Pilz kam erst kurz vor der Sporenbildung zur Beobachtung. Der Kern des Wirtstieres, *Amoeba viridis*, besitzt einen Bau wie der von *A. sphaeronucleolus*. Der Binnenkörper soll bei den infizierten Tieren verschwinden. Man kann hieraus, da auch junge und mittlere Stadien des Parasiten nicht beschrieben oder abgebildet wurden, nicht entnehmen, ob der Binnenkörper selbst oder der Außenkern befallen wurde, letzteres ist jedoch wahrscheinlicher. Die Sporen sind wesentlich verschieden von denen, die Dangeard beobachtete. Sie bildeten immer kleine Gruppen von 5—6 sehr kleinen ovalen Gebilden. Gruber hebt auch selbst hervor, daß es sich nicht um *Nucleophaga amoebae* handle. In den Kulturen sollen zuletzt viele infolge der Wirkung des Pilzes vollkommen kernlos gewordene aber lebende Amöben sich vorgefunden haben.

Penard hat in 6 Fällen einen Kernparasiten bei *A. terricola* beobachtet. Einmal fand sich dieser auch bei *A. sphaeronucleolus*. Eine nähere Angabe oder eine Abbildung für diesen Fall gibt er nicht. Seine Angaben über den Parasiten bei *A. terricola* stimmen mit den in dieser Arbeit beschriebenen Beobachtungen überein. Der Parasit wurde von ihm nur in vorgeschrittenen Stadien erkannt und abgebildet. Einmal beobachtete Penard eine abweichende Sporenbildung, die mit der von Gruber beschriebenen übereinstimmt. Es handelte sich hierbei wohl um einen zweiten Parasiten, vielleicht um die von Gruber beobachtete Form. Penard glaubt, daß der von ihm und der von Gruber beobachtete Parasit identisch sei mit *Nucleophaga amoebae* Dang. Die bestehenden Unterschiede, glaubt er, könnten die Folge anderer äußerer Bedingungen sein.

Doflein beschreibt bei *A. vespertilio* einen Kernparasiten, der dem bei *A sphaeronucleolus* in den wesentlichen Punkten gleicht. Einige abweichende Beobachtungen lassen sich leicht dadurch erklären, daß bei Doflein die Anfangsstadien nicht genauer studiert werden konnten und die Beobachtungen infolge Undurchsichtigkeit des lebenden Amöbenplasmas am konservierten Material gemacht wurden. Der Parasit befiel den Außenkern und drängte den Binnenkörper zur Seite. Dieser soll sich auf diesen Stadien etwas ver-

größern. (Eine scheinbare Vergrößerung tritt auch bei *A. sphaeronucleolus* auf, die aber durch die Abplattung des an die Wand gedrückten und daher in der Aufsicht größer erscheinenden Binnenkörpers sich erklärt.) Im Verlauf der Entwicklung soll manchmal eine Teilung des Parasiten in mehrere Portionen vor sich gehen, die aber nicht direkt beobachtet wurde, sondern aus dem Präparat geschlossen wurde. (Die Abbildungen entsprechen aber ganz denen, wie sie sich bei Infektionen durch mehrere Parasiten bei *A. sphaeronucleolus* zeigten (Fig. 59—61, 65).) Im übrigen verlief die Entwicklung wie bei *A. sphaeronucleolus*. Die Sporen waren auch unbeweglich. Doflein glaubt auf Grund seiner Beobachtungen keine systematischen Betrachtungen anstellen zu können.

Bei einem Vergleich der fünf oben besprochenen Angaben über Kernparasiten ergibt sich, daß wohl drei verschiedene Formen bei den Beobachtungen vorgelegen haben.

Eine am wenigsten bekannte Art stellt wohl der von Gruber und in einem Fall vielleicht von Penard beobachtete Parasit dar.

Die zweite Art bildet der von Dangeard beschriebene und auch benannte Parasit *Nucleophaga amoebae*.

Eine dritte, bisher noch nicht benannte Art lag den Beobachtungen von Penard, Doflein und den in der vorliegenden Arbeit gemachten Angaben über einen Kernparasiten bei *A. sphaeronucleolus* zugrunde.

D. Systematisches.

Zur Übersicht sei zum Schluß eine kurze Charakterisierung der vier oben beschriebenen Arten gegeben.

1. *Sphaerita amoebae* nov. spec.

Anfangs als kugeliges, mit dünner Membran umgebenes Gebilde, einzeln oder zu mehreren im Entoplasma von *A. sphaeronucleolus*. Kein Kern sichtbar, nur diffus im Plasma verteilte Chromatinkörner. Nach der Wachstumsperiode bildet sich der Protoplast zu einem kugeligen Sporangium um, das ohne besonders gestaltete Entleerungsöffnung platzt und geißellose, kugelige Sporen entläßt. Dauersporen wurden nicht beobachtet.

2. *Sphaerita plasmophaga* nov. spec.

Anfangsstadien wie oben. Ein Teil der Protoplasten wird zu kugeligen Sporangien, die eine halsartige Entleerungsstelle besitzen.

Sporen wie oben. Der andere Teil der Protoplasten wird zu derbwandigen, buckeligen Dauersporen.

3. *Olpidium amoebae* nov. spec.

Anfangsstadien meist in größerer Anzahl im Plama von *A. sphaeronucleolus*, ganz vereinzelt in dem Rotator *Philodina roseola*. Sporangien ellipsoidisch mit zwei Papillen. An einer Papille tritt bei der Entleerung ein kurzer Entleerungsschlauch auf. Schwärmsporen mit einer Geißel am hinteren Ende. Dauersporen mit welliger Membran.

4. *Sphaerita nucleophaga* nov. spec.

Anfangsstadien kleine, homogene, kugelige Körperchen einzeln oder zu mehreren im Außenkern von *A. sphaeronucleolus* und *A. vespertilio*, seltener im Innern des Kernes von *A. terricola* beobachtet. Während des Heranwachsens und der Bildung des kugeligen Sporangiums Beiseitedrängen des Binnenkörpers bzw. der Chromatinschicht des Amöbenkernes. Entleerung der unbeweglichen, geißellosen Sporen durch Platzen von Sporangium- und Kernmembran. Dauersporen wurden nicht beobachtet.

Bemerkenswert ist, daß fast alle in Rhizopoden parasitierende Chytridineen, auch drei der hier beschriebenen Arten, im Gegensatz zu fast allen anderen Chytridineen geißellose Sporen besitzen.

Verschiedentlich ist schon in der Literatur auf die Ähnlichkeit zwischen Chytridineen und den Haplosporidien unter den Sporozoen hingewiesen worden, so z. B. von Doflein.[1]) Die hier beschriebenen geißellosen Chytridineen sprechen nach Doflein für eine Verwandtschaft beider Gruppen.

Daß das Fehlen der Geißel als eine Rückbildung infolge Anpassung an das Leben im Moose und in einem tierischen Organismus aufgefaßt werden kann, ist schon oben erwähnt worden.

Hinsichtlich der Entleerungsart des Sporangiums ist die zweite hier beschriebene Art, *Sphaerita plasmophaga*, von Interesse. Während die in der Lebensweise sehr ähnliche Art, *Sphaerita amoebae*, und

---

[1]) Doflein, Protozoenkunde 1916 p. 1085: Viele Ähnlichkeiten mit den hier behandelten Formen (Haplosporidien) haben die Chytridineen, welche wie viele der in diesem Buche behandelten Organismen zu dem Grenzgebiet zwischen Tier und Pflanzenreich gehören. Sie werden meist von Botanikern untersucht, müssen aber von jedem berücksichtigt werden, der die Verwandtschaftsverhältnisse der Sporozoen, der Flagellaten und Rhizopoden studieren will. Da die Chytridineen begeißelte Stadien haben, sind sie mit den hier behandelten Formen wohl nicht allzu nahe verwandt.

die beiden Kernparasiten keine besonderen Entleerungsstellen aufweisen, wird bei *Sphaerita plasmophaga* regelmäßig eine charakteristische Entleerungsstelle gebildet. Deren Bedeutung wird nur dann verständlich, wenn man ähnliche Bildungen bei verwandten Formen, die in Pflanzenzellen leben, vergleicht. So dient ein Entleerungsschlauch, wie er sich z. B. bei *Olpidium Brassicae* findet, offenbar dazu, den Sporen den Weg aus den tief im Substrat liegenden Sporangien durch die Membranen der Wirtszelle nach außen zu ermöglichen. Bei *Sphaerita plasmophaga* finden sich auch regelmäßig Dauersporen. Diese Form nimmt also eine Zwischenstellung ein zwischen den Arten, die keine Geißel, keine Dauersporen und keine besondere Entleerungsstelle des Sporangiums besitzen, und den typischen Arten, z. B. der Gattung *Olpidium*, die Geißel usw. besitzen. Die hier beschriebene *Olpidium*-Art zeigt außer durch den Besitz des Entleerungsschlauches, der Geißel usw. besonders durch das Vorkommen in Rotatorien, daß sie keine ausschließlich an den Parasitismus in Amöben angepaßte Form ist.

Die in tierischen Organismen lebenden Chytridineen zeigen besonders deutlich die Anpassungsfähigkeit bei einer weitgehenden Spezialisierung in der Art ihres Vorkommens, die soweit geht, daß die beiden Kernparatiten nur in ganz bestimmten Teilen von Protozoenkernen anzutreffen sind.

Zum Schluß möchte ich Herrn Geheimrat Korschelt, sowie auch Herrn Prof. Tönniges und Herrn Prof. Claussen für das jederzeit meiner Arbeit entgegengebrachte Interesse meinen herzlichsten Dank aussprechen.

Literaturverzeichnis.

1) Bott, K.: Über die Fortpflauzung von Pelomyxa palustris. Arch. f. Protistenk. Bd. 8 1907.

2) Chatton et Brodsky: Le parasitisme d'une Chytridinée du genre Sphaerita Dang. chez Amoeba limax Dujardin. Arch. f. Protistenk. Bd. 17 1909.

3) Dangeard, P. A.: Mémoire sur les parasites du noyau et du protoplasme. Le Botaniste 4 sér. 1895.

4) Doflein, F.: Studien über die Naturgeschichte der Protozoen. V. Amöbenstudien I. Arch. f. Protistenk. Suppl.-Bd. I 1907.

5) Elpatiewsky, W.: Zur Fortpflanzung von Arcella vulgaris. Arch. f. Protistenk. Bd. 10 1907.

6) Greeff, R.: Über einige in der Erde lebende Amöben und andere Rhizopoden. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 2 1866.

7) Grosse-Allermann: Über Amoeba terricola. Arch. f. Protistenk. Bd. 17 1909.
8) Gruber, A.: Über Amoeba viridis Leidy. Zool. Jahrb. Suppl. VII 1904.
9) Kryptogamenflora der Mark Brandenburg Bd. 5 1915.
10) Leidy: Fresh-Water Rhizopods of North America. Report of the Geolog. Survey of the Territor. Vol. 12. Washington 1879.
11) Nägler, K.: Fakultativ-parasitische Micrococcen in Amöben. Arch. f. Protistenk. Bd. 19 1910.
12) Penard, E.: Observations sur les Amibes à pellicule. Arch. f. Protistenk. Bd. 6 1905.
13) —: Nouvelles recherches sur les Amibes du groupe Terricola. Arch f. Protistenk. Bd. 28 1913.
14) Prandtl, H.: Entwicklungskreis von Allogromia. Arch. f. Protistenk. Bd. 9 1907.

Tafelerklärung.

Abkürzungen: *N* = Kern der Amöbe, *B* = Binnenkörper, *KM* = Kernmembran, *P* = Parasit, *Na* = Nahrungskörper, *CV* = Kontraktile Vakuole, *D* = Dauerspore, *Sp* = Sporangium.

Tafel 19.

Fig. 1—24 nach dem Leben. Wenn nichts Besonderes vermerkt, Leitz Obj. 7 Oc. 3.

Fig. 1—6. Entwicklungstadien von *Sphaerita amoebae* im Plasma von *Amoeba sphaeronucleolus*.

Fig. 1. Vier junge Stadien von *Sphaerita amoebae*.

Fig. 2. Zwei ältere und ein junges Stadium.

Fig. 3. Fünf verschieden alte Stadien, bei P_1 und P_2 beginnende Sporenbildung.

Fig. 4. Zahlreiche Parasiten in Sporenbildung. Amöbe im Absterben.

Fig. 5. Abgestorbene Amöbe mit einem reifen Sporangium und einem jungen Parasiten.

Fig. 6. Abgestorbene Amöbe mit einem reifen Sporangium und drei bereits entleerten.

Fig. 7—11. *Sphaerita plasmophaga* im Plasma von *A. sphaeronucleolus*.

Fig. 7. Noch lebende Amöbe mit zahlreichen Parasiten verschiedenen Alters.

Fig. 8 u. 9. Abgestorbene Amöbe mit entleerten Sporangien und Dauersporen.

Fig. 10a. Reifes Sporangium mit der kurz vor der Entleerung entstehenden Vorwölbung.

Fig. 10b. Geöffnetes, fast entleertes Sporangium.

Fig. 10c. Sporangium einige Stunden nach der Entleerung. (Fig. 10a—c Leitz Ölimmers. $^1/_{12}$, Oc. 12).

Fig. 11. Dauersporen. (Leitz Ölimmers. $^1/_{12}$, Oc. 12.)

Fig. 12—16. *Olpidium amoebae*.

Fig. 12. *A. sphaeronucleolus* mit verschieden alten Stadien der Parasiten.

Fig. 13. Abgestorbene Amöbe mit zwei jungen Parasiten, vier Dauersporen, einem reifen und zwei bereits geöffneten Sporangien und Schwärmsporen.

Fig. 14. *Philodina roseola* mit verschieden alten Stadien der Parasiten.

Fig. 15. Ein geschlossenes, zwei geöffnete Sporangien und Schwärmsporen. Leitz Ölimmers. $^1/_{12}$, Oc. 12.

Fig. 16. Dauersporen. Leitz Ölimmers. $^1/_{12}$, Oc. 12.

Fig. 17—24. *Sphaerita nucleophaga.*

Fig. 17. Große *A. sphaeronucleolus*, im Kern eine *Sphaerita nucleophaga* mittleren Stadiums.

Fig. 18—22. *A. sphaeronucleolus* mit verschieden alten Entwicklungsstadien des Parasiten im Kern. Die Figuren in einem Abstand von je 2 Tagen gezeichnet.

Fig. 23. *A. sphaeronucleolus* mit reifem Sporangium im Kern. Plasma zeigt bereits Absterbeerscheinungen.

Fig. 24. Abgestorbene Amöbe mit reifem Sporangium im Kern.

Tafel 20.

Fig. 25—35 nach dem Leben. Leitz Obj. 7, Oc. 3. Von Fig. 36—68 sind Fig. 37, 38, 41, 56, 57, 61, 63, 65, 66 nach dem Leben, die übrigen nach Präparaten gezeichnet. Leitz Ölimmers. $^1/_{12}$, Oc. 12.

Fig. 25—68. *Sphaerita nucleophaga.*

Fig. 26—28. Lebende *A. sphaeronucleolus* mit mehreren Kernparasiten.

Fig. 29. Abgestorbene *A. sphaeronucleolus* mit zahlreichen nicht zur Sporenbildung gelangten Kernparasiten.

Fig. 30 u. 31. Abgestorbene *A. sphaeronucleolus* mit mehreren durch Platzen der Kernmembran ins Plasma gelangten Sporangien.

Fig. 32—35. *A. terricola* mit verschieden alten Entwicklungsstadien der Parasiten im Kern. Die Figuren in einem Abstand von je 2 Tagen gezeichnet.

Fig. 36. Normaler Kern von *A. sphaeronucleolus.*

Fig. 37—68. *Sphaerita nucleophaga* in Kernen von *A. sphaeronucleolus.*

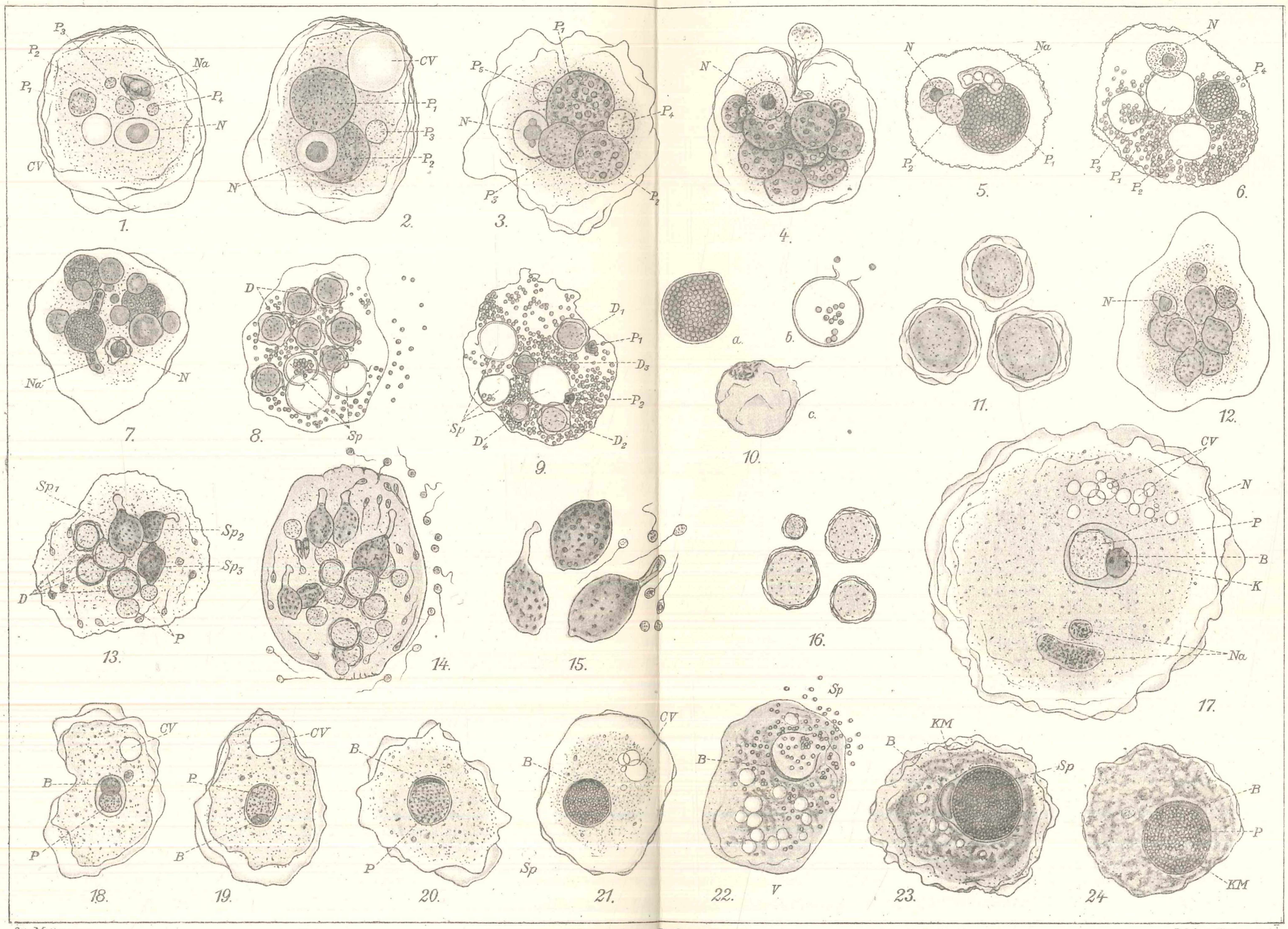
Fig. 37—40. Sehr junge Parasitenstadien.

Fig. 41—50. Ältere Stadien, der Binnenkörper des Kernes zum Teil zur Seite gedrückt.

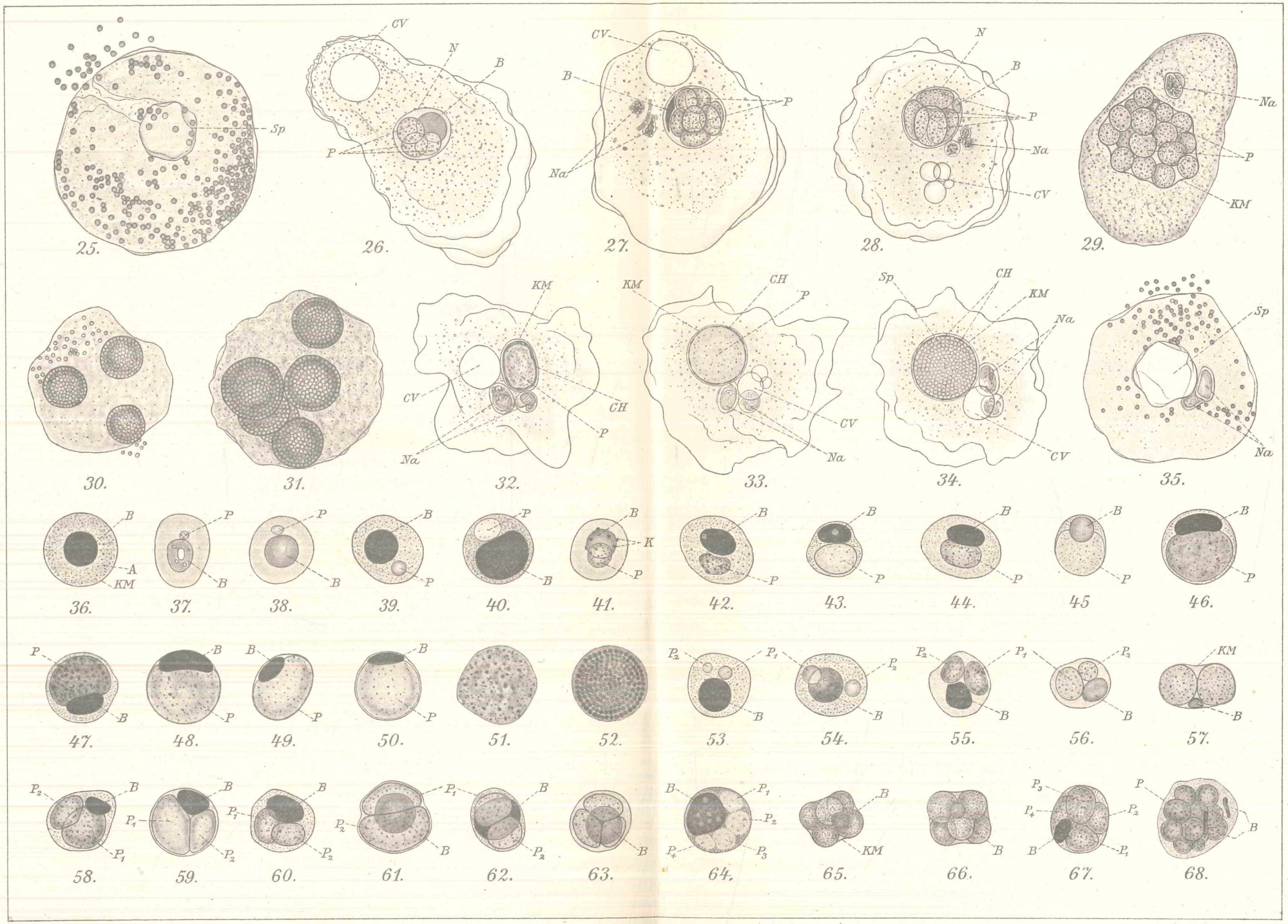
Fig. 51. Verdichtung des Chromatins im Kernparasiten vor der Sporenbildung (Schnitt).

Fig. 52. Regelmäßige Anordnung des Chromatins bei der Sporenbildung (Schnitt).

Fig. 53—68. Kerne mit mehreren Parasiten.



Otto Mattes gez. Verlag von Gustav Fischer in Jena. Lith. Anst. v. K. Wesser, Jena.



Otto Mattes gez.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Lith. Anst. v. K. Wesser, Jena.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Archiv für Protistenkunde

Jahr/Year: 1924

Band/Volume: 47_1924

Autor(en)/Author(s): Mattes Otto

Artikel/Article: Über Chytridineen im Plasma und Kern von Amoeba sphaeronucleolus und Amoeba terrícola. 413-430