

Vorteile. Ihre geringe Widerstandsfähigkeit, der ebenfalls geringe Honigertrag, die Unbrauchbarkeit des Wachses, schließlich die große Schwierigkeit der Vermehrung durch Schwärme machen sie im Vergleich zu *Apis mellifica* zu minderwertigen Honigproduzenten. Die Unmöglichkeit der Übertragung dieser tropischen Formen in gemäßigte Zonen ist daher vom praktischen Standpunkt des Züchters aus nicht zu beklagen. Wissenschaftlich betrachtet bieten die Meliponiden eine Fülle des Interessanten und eine Menge Anhaltspunkte zum Verständnis anderer Formen; ein großes wirtschaftliches Interesse besitzen sie nicht.

K. Grünberg.

Die Fortpflanzungsweisen der Organismen, Neubenennung und Einteilung derselben, erläutert an Protozoen, Volvocineen und Dicyemiden.

(Zugleich vorläufige Mitteilung über den Zeugungskreis der Dicyemiden.)

Von Dr. Max Hartmann,

Assistent am zoologischen Institut Gießen.

Mit 8 Figuren im Text.

Meine Untersuchungen über den Zeugungs- und Entwicklungskreis der Dicyemiden haben mich zu der Erkenntnis eines typischen Generationswechsels bei diesen merkwürdigen Tieren geführt. Es wechseln sogen. ungeschlechtliche Generationen mit Geschlechts-generationen in gesetzmäßiger Weise ab. Dabei nehmen die ungeschlechtlich entstandenen Individuen ihren Ausgangspunkt von echten ungeschlechtlichen Keinzellen, sogen. Sporen. Wir haben somit hier den einzigen Fall einer ungeschlechtlichen Fortpflanzung durch Einzelzellen bei vielzelligen Tieren. In dem Bestreben, diese Fortpflanzungsweise richtig und zweckmäßig zu benennen d. h. ihr eine Benennung zu geben, die theoretischen wie praktischen Anforderungen entspricht, kam ich nach reiflichem Prüfen der bisher dafür gebräuchlichen Namen zur Überzeugung, dass keiner derselben diesen Anforderungen genügt. Ich habe mich daher entschlossen, eine neue Benennung für diese Fortpflanzungsweise einzuführen, bin aber dabei, fußend auf Anschauungen Rich. Hertwigs (1899) und Weismanns (1902) noch weitergegangen und mit Benutzung einiger bisher stets eindeutig gebrauchter Namen zur Aufstellung einer neuen Benennung und Einteilung der Fortpflanzungsweisen überhaupt gekommen. Da diese Einteilung und Benennung einmal unsern modernen, aus dem Studium der Protisten gewonnenen Anschauungen über die Fortpflanzung entsprechen, da ferner alle Namen eindeutig und, soweit ich sehen kann, auf alle Organismen, Pflanzen wie Tiere, anwendbar sind, so glaube ich hoffen zu dürfen, damit bei vielen Biologen Anklang zu finden.

Zuerst sollen nun die Mängel und die Unzweckmäßigkeit der bisherigen Begriffe nachgewiesen und die Aufstellung der neuen

Bezeichnungen begründet werden. In einem zweiten Teil werden dann die praktische Brauchbarkeit und die Vorzüge der neuen Benennungen gegenüber den bisherigen an Beispielen von Protisten und niedersten vielzelligen Organismen dargetan werden, wobei zwei dieser Beispiele, *Volvox* und besonders die Dicyemiden, mir Gelegenheit geben werden, neue Auffassungen und eigene Untersuchungen über die Fortpflanzung dieser Organismen vorläufig mitzuteilen.

I.

In der jetzigen Literatur sind drei Bezeichnungsweisen für die ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Einzelzellen verbreitet: 1. Sporogonie kurzweg (die bei den Botanikern und in der älteren Literatur allgemein übliche Bezeichnungsweise) von Häckel auch Mono-Sporogonie genannt; 2. Monogonie (Grassi und Lang); 3. Schizogonie (Schaudinn, Lühe, Doflein). Beginnen wir mit diesem letzteren, neuesten Begriff, der Schizogonie! Dieser Name ist von Schaudinn (1899) bei *Trichosphaerium* aufgestellt und bedeutet dort nur die Art der Bildung der Fortpflanzungskörper der einen Generation durch Zerspaltung des Elterindividuum in einkernige Sprösslinge. Das Elterindividuum wird von ihm Schizont genannt. Die aus den Teilungsprodukten der Schizonten sich entwickelnden Individuen bilden am Ende ihres vegetativen Lebens andersartige Fortpflanzungskörper, nämlich mit zwei Geißeln versehene Schwärmer. Wegen dieser Sporulation nennt Schaudinn diese Form Sporont, den Vorgang Sporogonie, die Produkte Sporen. Die Schwärmsporen vereinigen sich dann durch Kopulation und wachsen wieder zu einem Schizonten heran. Von vornherein bezeichnet also diese Schaudinn'sche Benennungsweise nur die verschiedene Art der Entstehung der Fortpflanzungskörper und sagt nichts darüber aus, ob eine Art mit einem Geschlechtsakt verbunden ist oder nicht; es sind also ursprünglich keine Bezeichnungsweisen für ungeschlechtliche und geschlechtliche Fortpflanzung resp. Generation. Später wandte dann Schaudinn (1899, 1900) seine Nomenklatur auch auf den Zeugungskreis der Coccidien und Hämosporidien an, wo ja nach den Untersuchungen von ihm und andern gleichfalls ein Generationswechsel stattfindet. Auch dort geschähe die Bildung der Fortpflanzungskörper der ungeschlechtlichen Generation durch Schizogonie, die der geschlechtlichen durch Sporogonie, wobei jedoch der Geschlechtsakt (Kopulation von Makro- und Mikrogameten) vor die Bildung der Sporen fällt, während bekanntlich bei *Trichosphaerium* die Sporen kopulieren. Von nun an gewannen aber die Schaudinn'schen Begriffe noch die Bedeutung von Zeugungsgenerationen, indem Schizogonie die ungeschlechtliche, Sporogonie die geschlechtliche Fortpflanzung resp. Generation vorstellte. Das ist jedoch mit verschie-

denen Unzulässigkeiten verknüpft. Denn jetzt bedeutet Sporogonie eine Fortpflanzungsweise, die mit einem Geschlechtsakt verbunden ist, während bisher allgemein und besonders bei den Botanikern Sporogonie für die Bildung von Keimzellen verwendet wurde, die sich ohne Befruchtung entwickeln. Dass der Gebrauch desselben Namens einmal für eine Fortpflanzungsweise ohne, das andremal mit Befruchtung viel Unklarheit und Verwirrung hervorruft und vor allem geeignet ist, dem Schüler das Verständnis im höchsten Maße zu erschweren, liegt auf der Hand. Dazu kommt noch, dass auch bei Botanikern Ausdrücke im Gebrauch sind, bei denen das Wort Spore auch auf zur Befruchtung kommende oder befruchtete Fortpflanzungskörper angewendet wird, wenn auch meist mit bestimmtem Beiwort wie etwa Zygospora. Ich bin daher der Ansicht, dass man die Ausdrücke Sporogonie wie Schizogonie für eine Bezeichnung der Fortpflanzungsweise mit oder ohne Befruchtung gänzlich vermeiden soll. Man möge sie völlig indifferent in Bezug auf diese Verhältnisse in einigen Fällen praktischerweise weiter anwenden, nur zur Bezeichnung der Art der Bildung einzelliger Fortpflanzungskörper, wie sie ja auch eigentlich Schaudinn anfangs bei *Trichosphaerium* gebraucht hat.

Ganz in diesem Sinne ist das Wort Spore (Sporozoit etc.) schon von Grassi (1902) und Lang (1901) bei ihren Bezeichnungen der Fortpflanzungsverhältnisse der Protozoen verwendet. Diese Autoren nennen die Fortpflanzungsweise der Protozoen, je nachdem dieselbe mit oder ohne Befruchtungsakt sich vollzieht, Monogonie und Amphigonie. Das scheinen klare Begriffe, trotzdem dünkt mich auch dagegen vieles zu sprechen.

Das Wort Monogonie stammt von Häckel (1866, 1894) und bezeichnet nach ihm allgemein ungeschlechtliche Fortpflanzung im Gegensatz zur geschlechtlichen, zur Amphigonie. Der Begriff Monogonie umfasst also bei Häckel sowohl die ungeschlechtliche Fortpflanzung durch einzelne Zellen (Sporen), wozu anfangs irrtümlicherweise auch noch die Parthenogenese gerechnet worden war, als auch die ungeschlechtliche Fortpflanzung vielzelliger Organismen (oder Protisten-Kolonien und vielkerniger Protisten) durch Teilung und Knospung, wobei der Elterorganismus stets in vielzellige (vielkernige) Teile zerfällt oder vielzellige (vielkernige) Teile vom Elterorganismus sich lösen. Diese beiden sogen. ungeschlechtlichen Fortpflanzungsweisen haben aber absolut nichts miteinander zu tun, da sie genetisch nicht miteinander im Zusammenhang stehen. Diese Anschauung, wonach es also unrichtig ist, die ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Einzelzellen und die ungeschlechtliche Fortpflanzung vielzelliger Organismen durch Teilung und Knospung unter einen Begriff zusammenzufassen, ist bei Zoologen ziemlich verbreitet. So findet man sie in Vorträgen von Weismann (1902)

klar ausgesprochen. Aber Richard Hertwig (1899) war, so viel ich weiß, der erste, der die Unzulässigkeit dieser Zusammenfassung auf Grund unserer neuern an Protisten gewonnenen Kenntnisse ausführlich begründete und infolgedessen zu einer neuen Einteilung der Fortpflanzungsweisen gelangte¹⁾. Da die Ausführungen Hertwigs für die Zurückweisung der bisherigen Einteilung und Benennung von größter Wichtigkeit sind, so will ich hier etwas näher auf dieselben eingehen, zudem dieselben an wenig beachteter und bekannter Stelle publiziert sind.

Ausgehend von einer Betrachtung der Fortpflanzungs- und Befruchtungsvorgänge der Protozoen kommt Hertwig zu der Anschauung: „Es gibt bei den Protozoen nur eine Art der Fortpflanzung d. i. die Teilung (Zellteilung) in ihren mannigfachen Variationen. Außerdem besteht bei den Protozoen die Notwendigkeit, zeitweilig den Bau ihres einzelligen Körpers durch Befruchtung zu reorganisieren . . . Und so sehen wir in den Lebensgang eines Protozoon zeitweilig Befruchtungsvorgänge eingeschaltet.“

Nach Vergleichung der Fortpflanzungsweisen der Protozoen mit denen der Metazoen und niederen Pflanzen kommt er zu dem Resultat, dass die Vorstellung, die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Metazoen sei ein Erbstück der Protozoen und die geschlechtliche Fortpflanzung ein mit der höheren Organisation in Zusammenhang stehender Neuerwerb, nicht mehr aufrecht zu erhalten sei. „Vielmehr ist das Gegenteil richtig, die geschlechtliche Fortpflanzung der Metazoen ist die Fortführung der Fortpflanzungsweisen der einzelligen Organismen, dagegen sind die Knospungs- und Teilungsvorgänge der vielzelligen Organismen Einrichtungen, welche erst mit der Vielzelligkeit möglich wurden²⁾ und mit den Teilungen und Knospungen der Einzelligen eine nur äußerliche Ähnlichkeit haben.“

Will man von den Fortpflanzungsformen im Tier- und Pflanzenreich eine zusammenfassende Darstellung geben, welche ein richtiges Bild vom natürlichen Zusammenhang der Erscheinungen entwirft, so muss man die alte Einteilung in geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung aufgeben und durch folgende Darstellung ersetzen:

Allen Organismen ist gemeinsam die Fortpflanzung durch Einzelzellen, welche durch Zellteilung entstanden sind. Bei allen einzelligen Organismen ist jede Zellteilung ein Fortpflanzungsakt und mit der Schaffung eines neuen physiologisch selbständigen In-

1) Nachträglich fand ich, dass auch schon botanischerseits Möbius derartige Anschauungen geäußert hat. Möbius, M., Beiträge zur Lehre von der Fortpflanzung der Gewächse. Jena 1897.

2) Dies ist nicht ganz richtig, indem auch bei vielkernigen Protisten (*Trichosphaerium*) und Protistenkolonien (Radiolarien) derartige, denen der Metazoen vergleichbare Teilungs- und Knospungsvorgänge vorkommen.

dividuums verknüpft. Bei vielzelligen Tieren führen die meisten Zellteilungen zum Wachstum, nur gewisse Zellteilungen liefern Fortpflanzungszellen.

Neben der Fortpflanzung durch Zellen geht die Befruchtung einher, hervorgerufen dadurch, dass die Organismen für ihre günstige Weiterentwicklung die durch Kernkopulation ermöglichte Vermischung zweier Individualitäten nötig haben. Die Erscheinung hat ihrem Wesen nach nichts mit der Fortpflanzung zu tun, tritt daher bei vielen Einzelligen ganz unabhängig von Fortpflanzung auf und kombiniert sich mit ihr zur geschlechtlichen Fortpflanzung nur unter besonderen Bedingungen. Solche Bedingungen sind für alle vielzelligen Pflanzen und Tiere durch die Vielzelligkeit gegeben. Eine gleichförmige Verschmelzung zweier Idioplasmen ist nur auf dem Stadium der Einzelligkeit möglich oder wenigstens nur um diese Zeit leicht durchführbar. Daher tritt die Befruchtung nur zur Zeit auf, wo einzellige Fortpflanzungskörper entwickelt werden. Daraus folgt nun keineswegs, dass alle einzelligen Fortpflanzungskörper befruchtet werden müssen. Im Gegenteil ist zunächst zu erwarten, dass Fortpflanzungszellen ohne Befruchtung (Sporen) und solche, die für Befruchtung bestimmt sind (Gameten, Eier, Spermatozoen) nebeneinander fortbestehen. So ist es in der Tat auch bei den Pflanzen, während bei Tieren kein Fall von echter Sporogonie sicher erwiesen ist.“

„In dieser zusammenfassenden Darstellung sind die Teilung und Knospung der vielzelligen Tiere und die sogen. vegetativen Vermehrungen der Pflanzen, welche man mit Teilung und Knospung der Protozoen und der Sporogonie der Algen gewöhnlich unter dem Namen ungeschlechtliche Fortpflanzung vereinigt, außer acht gelassen; sie sind nur kurz oben als Neuerwerbungen der vielzelligen Organismen gedeutet. Den vegetativen Vermehrungen ist gemeinsam, dass ganze vielzellige Stücke eines Muttertieres, die zuvor durch lebhaftes Wachstum sich vergrößert haben, sich ablösen und zu selbständigen Organismen auswachsen. Im übrigen herrscht eine bunte Mannigfaltigkeit der Erscheinung. Die Knospungsprozesse der Tunicaten nehmen einen ganz andern Verlauf als die der Bryozoen oder Hydroiden oder gar als die Teilungen der Anneliden. Und noch größer ist die Formenmannigfaltigkeit der vegetativen Vermehrung bei den Pflanzen. Auch ist durch die Untersuchungen der letzten 20 Jahre wohl mit Sicherheit bewiesen, dass sich die Teilungen und Knospungen der Metazoen der durch die Keimblatttheorie ausgedrückten Gesetzmäßigkeit in der Entwicklung der Organe nicht fügen; sie gleichen in dieser Hinsicht den Regenerationsvorgängen. Das alles wird uns eine selbstverständliche Erscheinung sein, wenn wir die hier durchgeführte Auffassung der Fortpflanzungsvorgänge annehmen und in den Teilungen und Knos-

pungen vielzelliger Tiere Anpassungserscheinungen erblicken, welche in den einzelnen Abteilungen unabhängig zur Entwicklung gelangt sind. Wenn diese „ungeschlechtlichen Fortpflanzungsweisen“, für die man gut tut, den von den Botanikern gebrauchten Ausdruck „vegetative Fortpflanzung“ zu benützen, bei niederen Tierstämmen häufiger sind als bei höheren, so hat das seinen Grund darin, dass mit zunehmender Organisationshöhe, d. h. zunehmender Differenzierung der Teile, die Möglichkeit, dass die Teile bei den Lebensprozessen für einander vikariierend eintreten können, eine Beschränkung erfährt. Das Vorkommen der vegetativen Fortpflanzung unterliegt somit ähnlichen Bedingungen, wie das Vorkommen der Regeneration, wie denn auch sonst noch viele Analogien zwischen beiderlei Vorgängen sich ergeben haben. Beachtenswert ist, dass gerade bei niederen Pflanzen, bei denen noch die Sporogenese eine weite Verbreitung besitzt, die vegetative Vermehrung — wenn wir den Begriff in seiner hier näher begründeten engeren Fassung anwenden — fehlt. Zufällig abgelöste Stücke können sich zwar bei Algenfäden weiter entwickeln; es scheint aber in der Natur äußerst selten vorzukommen, dass von dieser Ablösung vielzelliger Stücke bei den Algen Gebrauch gemacht wird, was für die höheren Pflanzen bekanntlich in hohem Maße zutrifft.“

Nach dieser ausführlichen Wiedergabe der Hertwigschen Anschauungen, kann ich mich um so kürzer fassen. Es ist danach ohne weiteres klar, dass der Häckelsche Ausdruck Monogonie nicht in dem Sinne, wie ihn Grassi und Lang bei Protozoen verwenden, gebraucht werden darf, da er ja noch etwas anderes, die vegetative Vermehrung im engeren Hertwigschen Sinne umfasst. Indem man ihn auf die Fortpflanzung durch Einzelzellen ohne Befruchtung beschränkte, könnte man ja die Begriffe Monogonie und Amphigonie beibehalten, und in diesem Sinne sind sie auch von Weismann (1902) in seinen Vorträgen benutzt. Aber abgesehen davon, dass durch die Umprägung alter Begriffe die Unklarheit nicht so leicht beseitigt wird, sprechen auch noch andere Bedenken gegen die Beibehaltung dieser Begriffe. So wird z. B. das Adjektiv monogen wieder in ganz anderem Sinne zur Bezeichnung der nur eine Generation bildenden Trematoden verwendet. Ferner findet sich noch bei der Grassi-Langschen Nomenklatur eine nicht sehr glückliche Bezeichnung und falsche Auffassung (zum mindesten eine falsche Begrenzung) der Geschlechtsgeneration (Individuen), wie ich später nachweisen werde. Ich kann mich daher nicht entschließen, die Begriffe Monogonie und Amphigonie zu übernehmen, zudem mir meine nun folgenden neuen Benennungen noch andere praktische Vorzüge zu besitzen dünken.

Im Anschluss an die Anschauungen Rich. Hertwigs schlage ich vor, die ursprüngliche, durch das ganze Organismenreich gehende

Art der Fortpflanzung durch Einzelzellen cytogene Propagation, oder kurz Cytogonie zu nennen, d. i. Fortpflanzung durch Propagationscyten. Dieser wäre dann die vegetative Propagation im engeren Hertwigschen Sinne gegenüberzustellen. Bei der Cytogonie hätte man weiter zu unterscheiden: Fortpflanzung durch Cyten ohne Befruchtung und durch Cyten mit Befruchtung, d. h. durch Agamocyten oder kurz Agameten, und durch Gamocyten oder kurz Gameten. Wir haben also zwei Unterabteilungen der Cytogonie, die Agamocytogonie oder kurz Agamogonie und die Gamocytogonie, kurz Gamogonie. Von diesen beiden Namen, die dasselbe Stammwort enthalten, lassen sich sämtliche wünschenswerten und notwendigen Begriffe im Zeugungskreise der Protisten wie der höheren Pflanzen und Tiere ableiten. Wir gelangen dabei z. T. zu Bezeichnungen, die bei Zoologen wie Botanikern allgemein in stets eindeutiger Weise im Gebrauch sind und die wir auch in der Schaudinnschen und Grassi-Langschen Nomenklatur in gleicher Weise finden.

Werden die Agameten bei vielzelligen Organismen in besonderen Organen gebildet werden, so kann man dieselben Agametangien (bisher Sporangien) nennen. Der Mutterzelle der Agameten wird man den Namen Agametocyt beilegen. In gleicher Weise kann man bei der Bildung von Gameten von Gametangien (ein in der Botanik in diesem Sinne verwendeter Ausdruck) und Gametocyten sprechen. Je nachdem die zur Kopulation gelangenden Gameten gleich sind oder nicht, wird man sie Isogameten oder Anisogameten, Heterogameten nennen. In letzterem Falle kann man Makro- und Mikrogameten, resp. Eier und Spermatozoen unterscheiden. Die Bildung dieser Fortpflanzungskörper vollzieht sich in Makro- und Mikrogametocyten resp. Makrogametangien (Oogonien) und Mikrogametangien (Antheridien) oder bei Metazoen im Eierstock¹⁾ und Hoden. Für das Kopulationsprodukt der Gameten gebraucht man am besten den vielfach verwendeten Namen Zygocyte oder Zygote, in besonderen Fällen auch Oocyste, Ookinete, bei höheren Tieren befruchtetes Ei. Bei einem Generationswechsel, bei dem agamogene (agametische) Fortpflanzungsweise mit gamogener (gametische) gesetzmäßig abwechselt, haben wir dann eine agamogene oder agametische Generation (Agamogonie) und eine gamogene oder gametische (Gamogonie). Bei der Gamogonie der Protozoen ist es äußerst vorteilhaft, was sich später

1) Die häufig, besonders in der Trematodenliteratur (siehe Braun: Parasiten, 2. Aufl., 1902) übliche Bezeichnung Keimstock, Keimzellen etc. ist unzulässig, da in diesen Fällen stets etwas ganz Bestimmtes, nämlich Eierstock und Eier, gemeint sind, während Keimstock sowohl Eierstock als auch Hoden und Agametangien bedeuten kann.

bei der Besprechung der Coccidien zeigen wird, zweierlei game-
tische, d. h. besondere von der agametischen verschiedene und mit der
Befruchtung in Beziehung zu bringende Teilungen zu unterscheiden,
1. progametische, spezifische Teilungen, die der Befruchtung voraus-
gehen, und 2. metagametische, solche, die ihr folgen — eine Folge
der ursprünglichen Unabhängigkeit von Fortpflanzung und Befruch-
tung bei den Protozoen. Will man noch eigene Benennungen der
Individuen der verschiedenen Generationen, so kann man die der
agametischen Agamonten, die der gametischen Gamonten, Ge-
schlechtsindividuen nennen. Hierbei ist die Endung: „ont“ im
selben Sinne angewandt wie bei der Schaudinnischen Nomen-
klatur. Agamont und Gamont sind also Individuen, die sich
agametisch resp. gametisch fortpflanzen. Bei Grassi und
Lang dagegen bedeuten die entsprechenden Ausdrücke Monont
und Amphiont Individuen, die aus Agameten resp. aus
Zygoten, Oocyten sich entwickelt haben, die sich also
ohne vorherige resp. nach vorausgegangener Kopulation ver-
mehren. Sprachlich und rein logisch ist diese Bezeichnungs-
weise ja richtig, und in gewissen Fällen mit metagametischem
Modus der Gamogonie (Sporozoen, bei denen sie gebildet
wurde) scheint sie auch ganz praktisch und biologisch richtig.
Sobald man sie aber auf andere, besonders vielzellige Orga-
nismen anwenden will, erweist sich ihre Unzulänglichkeit. So
sieht sich z. B. Lang genötigt, die Generation von *Trichosphaerium*,
die sich gametisch fortpflanzt — so wird man doch unbefangener-
weise immer eine Generation nennen, die zur Kopulation gelangende
Gameten liefert — Monont zu nennen, weil sie aus Sporen ohne Be-
fruchtung entsteht und ebenso umgekehrt. Ferner muss er bei
Sporozoen außer seiner geschlechtlichen Generation noch eine eigene
„gametogene Monontengeneration“ annehmen. Noch krasser
tritt die Unzulässigkeit hervor, wenn man die Grassi-Langsche
Bezeichnungsweise bei vielzelligen Organismen anwenden will, was
bei *Volvox* später erläutert werden soll. Ich halte es daher für
besser, die Endsilbe „ont“, wenn man sie überhaupt gebrauchen
will, im Schaudinnischen Sinne zu benützen. Mein Agamont
und Gamont ist daher nicht dasselbe wie der Langsche Monont
und Amphiont, die Begriffe Monont und Agamont können sich ja
sehr häufig decken, vor allem da, wo mehrere agamogene (aga-
metische) Generationen aufeinander folgen, während bei den Be-
griffen Amphiont und Gamont dies kaum vorkommen dürfte. Da-
gegen ist der Schaudinnische Schizont wohl stets ein Agamont,
häufig auch sein Sporont ein Gamont. Den Begriff Gamont wird
man in praxi selten oder kaum anwenden. Bei Differenzierung
der Geschlechtsprodukte wird man doch stets von männlichen
und weiblichen Individuen sprechen, und in Fällen wie bei *Tricho-*

sphaerium, wo ein Zellindividuum eine Menge von Isogameten bildet, kann man sich auch mit dem Ausdruck Geschlechtsindividuum begnügen, der zudem den Vorteil bietet, dass er eine Verwechslung (wie bei Grassi-Lang) ausschließt. Statt Agamont und Gamont kann man auch, analog den bei Botanikern gebräuchlichen Namen Sporophyt und Gamophyt, die Ausdrücke Agamozoon und Gamozoon resp. Agamophyt und Gamophyt benutzen.

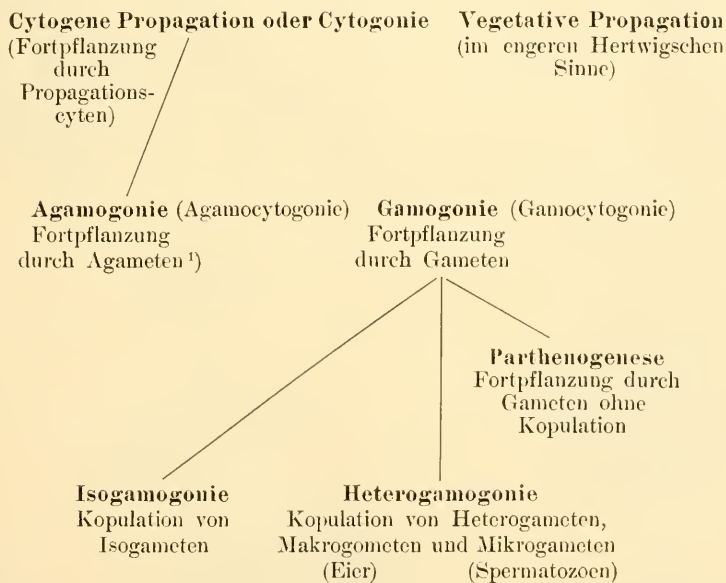
Deutlicher als hier diese Ausführungen wird die praktische Anwendung meiner Namen auf die Zeugungskreise verschiedener Organismen und die tabellarische Vergleichung mit den bisherigen Benennungen diese Verhältnisse klarmachen und, wie ich hoffe, die Vorzüge meiner Nomenklatur erweisen. Ehe ich jedoch dazu übergehe, will ich noch einige Bemerkungen über die Parthenogenese einfügen und eine Tabelle der Neubenennung und Einteilung der Fortpflanzungsweisen folgen lassen, woran ich noch einige Erörterungen über kombinierte Fortpflanzungsweisen anknüpfen werde.

Während Häckel (1866) noch in seiner Generellen Morphologie die Parthenogenese unter die monogenen Fortpflanzungsweisen einreichte, ist schon seit längerer Zeit allgemein die Anschauung herrschend geworden, dass dieselbe insofern zur geschlechtlichen Fortpflanzung (Gamogonie) zu rechnen ist, als bei ihr eine Fortpflanzungsweise durch Gameten und zwar in der Regel durch Makrogameten oder Eier vorliegt, bei der die Kopulation unterbleibt oder rückgebildet ist, ein Verhalten, das wohl als Anpassungserscheinung an gewisse Lebensbedingungen aufgefasst werden muss. Demgemäß müssen wir also dieselbe bei der Gamogonie einreihen. In der Natur kommt sie hauptsächlich bei Heterogamie vor als Fortpflanzung durch Makrogameten oder Eier ohne Befruchtung (*Plasmodium virax*, der Erreger des Tertiansfiebers, viele Metazoen und einige Metaphyten), während dieselbe bei Isogamie als Fortpflanzung eines Isogameten ohne Kopulation bisher nur von einigen Protophyten (Klebs 1896) bekannt ist.

Im folgenden gebe ich nun eine tabellarische Übersicht über die Einteilung der Fortpflanzungsweisen der Organismen nach meiner Nomenklatur (s. Stammbaum S. 27).

Bei den Protisten tritt die Befruchtung ursprünglich ganz unabhängig von der Fortpflanzung auf und hat sich mit ihr zur geschlechtlichen Fortpflanzung nur unter besonderen Bedingungen kombiniert. In diesen Fällen kommt es dann meist zu einem Generationswechsel, in dem Agamogonie und Gamogonie in mehr oder minder gesetzmäßiger Weise abwechseln. Hier ist der Begriff Generationswechsel im weitesten Sinne gemeint als Wechsel zweier sich vor allem durch verschiedene Fortpflanzungsweisen unterscheidender Generationen (Generation = Zeugung). Ein Blick

auf nachstehende Tabelle zeigt uns, dass drei Hauptmöglichkeiten eines Wechsels zwischen sogen. ungeschlechtlichen und geschlechtlichen Generationen möglich sind. Der erste ursprüngliche Wechsel ist der von Agamogonie und Gamogonie, den wir bei Protisten von seinem ersten noch nicht erblich fixierten Auftreten an verfolgen können. Diesen kann man daher praktischerweise als primären Generationswechsel bezeichnen. Die beiden anderen Hauptarten des Generationswechsels im weiteren Sinne, Wechsel von vegetativer Propagation und Gamogonie und Wechsel von Parthenogenese und Gamogonie, wo bei beiden die sogen. ungeschlechtliche Fortpflanzung, also die vegetative Propagation und die Parthenogenese an den verschiedenen Orten ihres Auftretens auf verschiedene Weise infolge von Anpassung sekundär entstanden zu denken ist, kann man als sekundären Generationswechsel dem primären gegenüberstellen. Auf die erstere Art desselben möchte ich den Namen Metagenesis beschränken, entsprechend seiner älteren Bedeutung. Für die zweite Art wird man den bisher gebräuchlichen Namen Heterogonie beibehalten.



Einen primären Generationswechsel finden wir außer bei Protozoen noch bei den meisten Pflanzen und bei einer einzigen vielzelligen Tiergruppe, den Dicyemiden (und wohl auch den Ortho-

1) Auf eine weitere Einteilung der Agamogonie, die für die Pflanzen unerlässlich ist, verzichte ich vorderhand, da zoologischerseits das Bedürfnis dazu noch nicht dringend geworden ist.

Fig. 1.

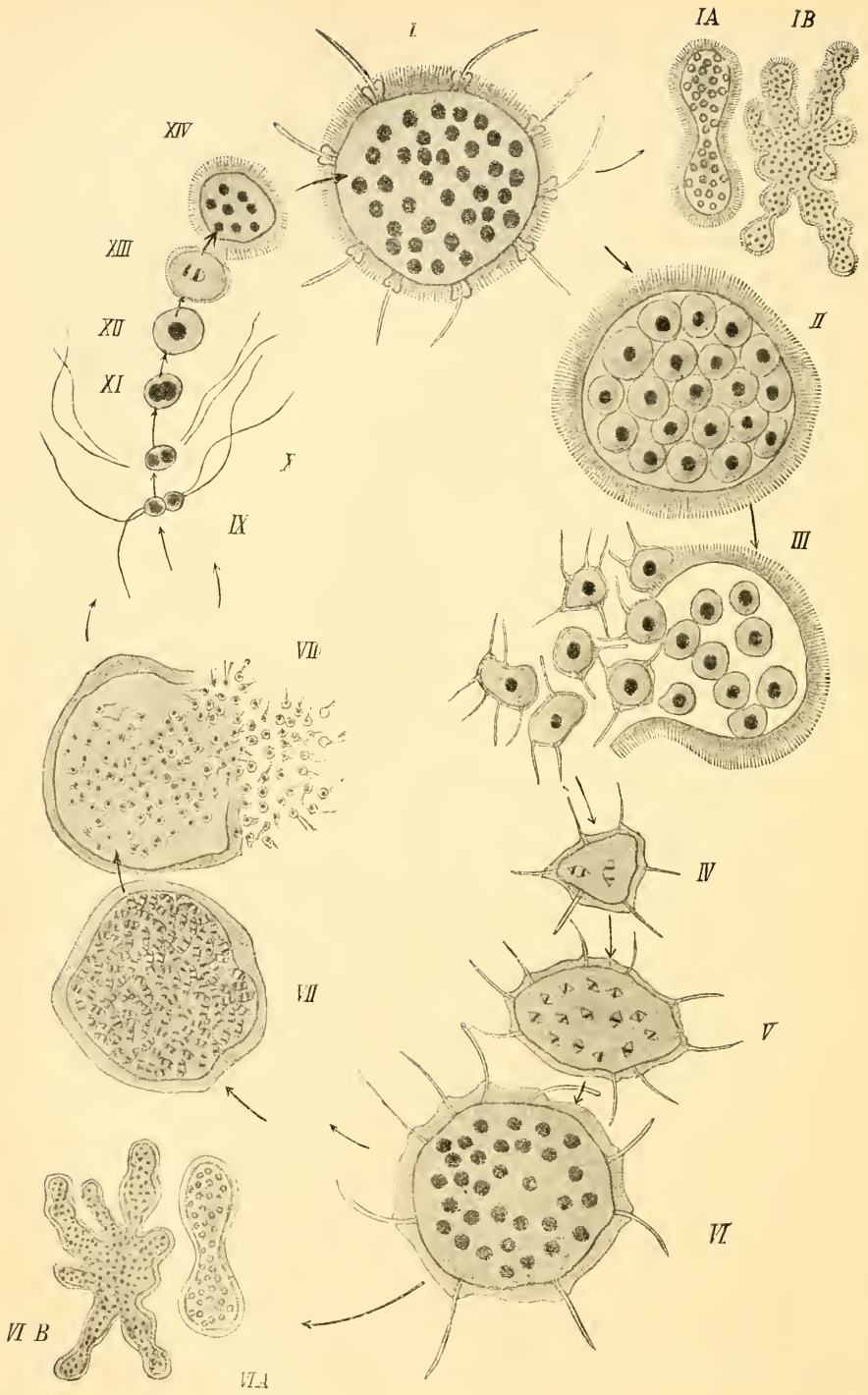


Fig. 1. Schematische Darstellung des Zeugungskreises von *Trichosphaerium sieboldi* Sehn.

I Ausgebildeter Agamont, *IA* und *IB* vegetative Vermehrung derselben, *II* Agamogonie, *III* Auswanderung der Agameten, *IV* junges Geschlechtsindividuum (Gamont), *V* dasselbe in lebhafter Kernvermehrung, *VI* ausgebildetes Geschlechtsindividuum (Gamont), *VIA* und *VIB* vegetative Vermehrung des Geschlechtsindividuums, *VII* Geschlechtsindividuum in lebhafter Kernvermehrung zur Gamogonie, *VIII* Gamogonie, Ausschwärmen der Isogameten *IX*, *X*, *XI*, *XII*, Kopulation (Karyogonie) von 2 Isogameten, *XIII* Bildung der Stäbchenhülle und erste Kernteilung des jungen Agamonten, *XIV* junger Agamont etwas weiter ausgebildet. Aus Lang (1901) nach Fr. Schaudinn 1899.

nektiden); alle höheren Tiere haben die Agamogonie verloren. Wenn bei ihnen ein Generationswechsel vorkommt, so ist es stets ein sekundärer Generationswechsel, also echte Metagenesis oder Heterogonie.

II.

Auf den Zeugungskreis einiger niederer ein- und vielzelliger Organismen mit primärem Generationswechsel will ich nun meine Nomenklatur im folgenden anwenden. Ich wähle dazu von Protozoen *Trichosphaerium sieboldi* und *Coccidium schubergi*, zwei Formen, bei denen eigene kleine Fortpflanzungszellen gebildet werden, die sich erst wieder zur vegetativen Form entwickeln, ferner die Volvocineen, *Stephanosphaera plurialis* und *Volvox*, und die Dietyemiden.

Der Zeugungskreis von *Trichosphaerium sieboldi* Schaudinn (1899). Fig. 1.

Bei *Trichosphaerium*, einem marinen Rhizopoden, gibt es zwei Formen, die zwei verschiedenen Generationen angehören; die eine, durch Stäbchen ausgezeichnete, ist die agametische (Agamont) (Schizont Schaudinn) (Fig. 1, I). Dieselbe zerfällt in Agameten durch Zerfallteilung (Fig. 1, II, III), die zu der anderen Form heranwachsen. Die Vermehrungsweise dieser Form ist also Agamogonie, und sie stellt somit die agametische (agamogene) Generation dar. Die aus den Agameten herangewachsene Form repräsentiert die gametische (gamogene) Generation. Sie ist ein Geschlechtsindividuum (Gamont [Fig. 1, IV—VI]), das sich durch Gamogonie fortpflanzt, indem die von ihm gebildeten Flagellosporen Isogameten sind, die kopulieren und dann wieder zu Agamonten heranwachsen (Fig. 1, VII—XIV). In der folgenden Tabelle habe ich die Schaudinnsche, Langsche und meine Nomenklatur dieses Zeugungskreises nebeneinander gestellt (s. Tabelle S. 30).

Wie aus der Tabelle hervorgeht und wie ich schon früher erwähnt habe, kommt Lang bei der Anwendung seiner Nomenklatur zur genau umgekehrten Benennung der Stadien bezüglich ihrer Be-

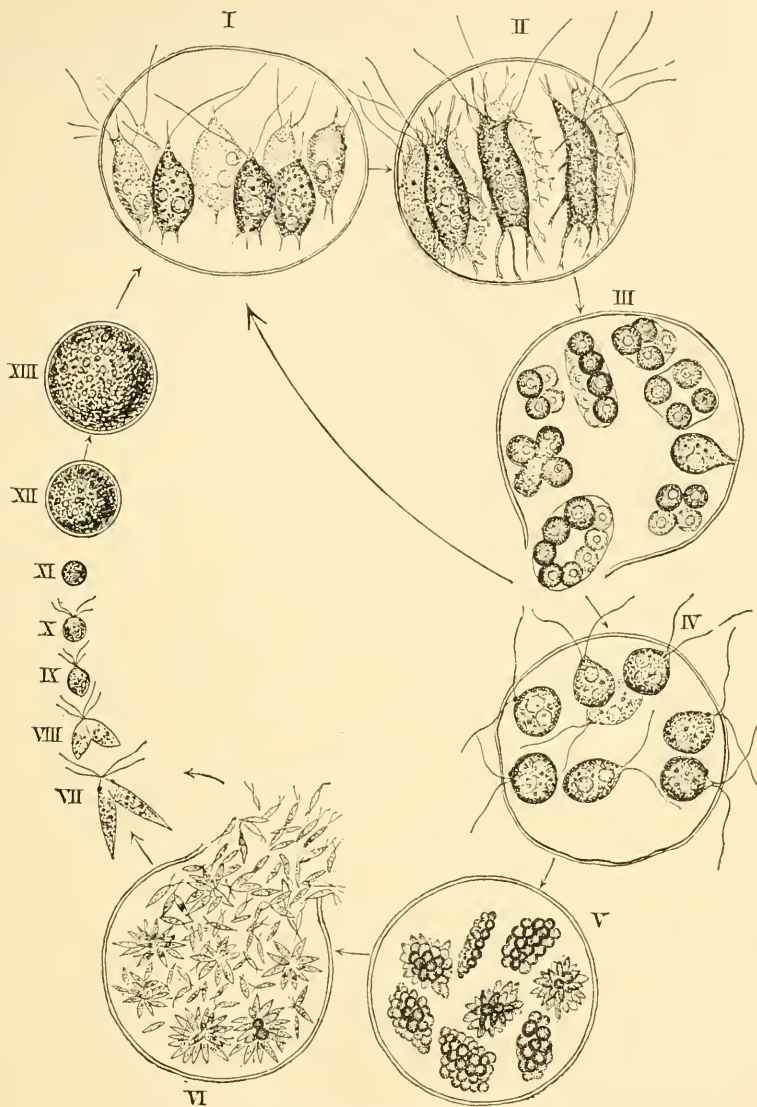
zeichnung als geschlechtliche oder ungeschlechtliche wie Schaudinn und ich. Das kommt daher, weil dieselbe ursprünglich für Sporozoen, speziell Hämosporidien geschaffen war, wo die unzweckmäßige Anwendung der Endung „ont“ nicht zu Tage trat, da man infolge der hier besonders komplizierten Verhältnisse (metagametische Vermehrung) zu einer falschen Auffassung der Geschlechtsindividuen gelangt war. Um dies klar zu machen, will ich erst zeigen, dass die Verhältnisse mit progametischem Modus der Gamogonie, wie sie nach Schaudinn und mir bei *Trichosphaerium* liegen, die einfachen ursprünglichen und bei Protisten und Vielzelligen allgemein verbreitet sind. Dem Beispiel von *Trichosphaerium* schließen sich die übrigen Rhizopoden, so weit deren Zeugungskreis bekannt ist und man dabei überhaupt von Gamogonie und Generationswechsel schon reden kann, aufs innigste an. So besonders die Foraminiferen und Thecamöben, wie aus Schaudinns (1903) neuester Mit-

Schaudinn 1899	Lang 1901	Hartmann 1903
Schizont	Amphiont	Agamont, agamogenes Individuum
Schizogonie	Amphigonie	Agamogonie
Sporont	Gymnospore	Agamet
	Monont	Gamont, Geschlechtsindividuum
Sporogonie	Monogonie	Gamogonie
Flagellosporen	Flagellosporen	Isogameten
Kopulation	Kopulation	Kopulation
	Zygote	Zygote
Schizont	Amphiont	Agamont, agamogenes Individuum

teilung hervorgeht, indem er für *Polystomella*, *Clamydophrys stercorea* und *Centropyxis aculeata* im Prinzip denselben Generationswechsel konstatierte. Genau so scheint es nach unseren bisherigen Kenntnissen auch bei den Radiolarien zu sein.

Auch bei einer zweiten großen Protozoenabteilung, den Flagellaten, speziell bei deren pflanzlichen Vertretern, liegen die Verhältnisse im Prinzip wie bei *Trichosphaerium*. Auf den Zeugungskreis von zwei Vertretern derselben, *Stephanosphaera pluralis* und *Volvox globator*, Angehörige der Volvocineen, die mir in verschiedener Beziehung besonders interessant und lehrreich zu sein scheinen, soll nun meine Nomenklatur angewendet und meine Auffassung näher erörtert werden. Was diese beiden Formen besonders interessant macht, ist einmal ihre Mittelstellung als Phytoflagellaten zwischen Tier und Pflanze, dann der bei ihnen zur Anschauung kommende Übergang von Kolonien einzelliger Individuen zu vielzelligen Individuen.

Fig. 2.



Darstellung des Zeugungskreises von *Stephanosphaera pluvialis* Cohn.

I Eine mittelgroße Agamontenkolonie von 8 Individuen, *II* Agamontenkolonie, sehr kräftig entwickelt, *III* Agamogonie durch fortgesetzte Zweiteilung, wodurch innerhalb der Elterkolonie 8 Kindkolonien von je 8 Agameten gebildet worden, welche auswandern und entweder wieder zu Agamontenkolonien oder zu Geschlechts-(Gamonten)kolonien heranwachsen, *IV* Geschlechtskolonie, *V*, *VI* Gamogonie, Bildung der Isogameten durch fortgesetzte Zweiteilung und Ausschwärmen derselben, *VII*, *VIII*, *IX*, *X* Kopulation (Karyogamie) von zwei Isogameten (stärker vergrößert), *XI*, *XII*, *XIII* Zygote in verschiedenen Wachstumsstadien. Nach G. Hieronymus (1887) kombinierte Originalfigur.

Der Zeugungskreis von *Stephanosphaera pluvialis* Cohn.
Hieronymus (1887). Fig. 2.

Die freilebenden Stephanosphären kommen in der Regel in einem Kolonialverbände von acht oder vier¹⁾ gleichen Individuen vor, seltener sind Kolonien von drei oder zwei Individuen, doch gibt es sogar einzellebende Individuen. Wir halten uns an die typische Art des Vorkommens als Kolonie von acht Individuen. Diese Kolonien stellen meist Agamontenkolonien dar (Fig. 2, I, II). Bei der Fortpflanzung teilt sich jedes der acht Individuen durch fortgesetzte Zweiteilung in der Elterkolonialhülle, und so entstehen acht Gruppen von je acht Agameten (Fig. 2, III). Dieselben bleiben in der Regel vereinigt, scheiden eine Hülle um sich aus und stellen so gleich eine junge Kindkolonie dar. Indem die Hülle der Elterkolonie platzt, werden die jungen Kindkolonien frei und wachsen wieder zu typischen Agamontenkolonien heran. Wir haben hier also eine sich durch Agamogonie fortpflanzende agamogene Generation, deren sich stets viele folgen. Zu gewissen Zeiten (unter gewissen Lebensbedingungen) treten dann geschlechtliche Generationen auf, indem die acht Zellindividuen einer Kolonie sich zur Gamogonie vorbereiten (Fig. 2, IV). Diese gamogenen Individuen teilen sich in meist 16 oder 32 kleine Fortpflanzungszellen, Isogameten, welche Spindelgestalt annehmen und noch innerhalb der Kolonialhülle zwei Geißeln bilden. Im Gegensatz zu den Agameten lösen sich die Isogameten eines Geschlechtsindividuum voneinander los, um zu kopulieren (Fig. 2, V, VI). Die Kopulation von je zwei Isogameten erfolgt entweder noch im Inneren der Kolonialhülle, in welchem Falle jedoch die kopulierenden Gameten stets von verschiedenen Individuen der Kolonie abstammen; oder nach Platzen der Hülle im freien Wasser, wo dann noch weniger nahverwandte Gameten, d. h. Abkömmlinge verschiedener Kolonien, wohl in der Regel kopulieren werden. Das Produkt der Kopulation ist eine Cystozygote, die gegen äußere Einflüsse (Austrocknung) resistent ist (Fig. 2, XI, XII, XIII). Bei Wiedereintritt von Regenwasser entsteht aus der Zygote (Agamont) durch Agamogonie wiederum eine Agamontenkolonie, indem die gebildeten acht Agameten gleich in Verbindung bleiben.

(Fortsetzung folgt.)

1) Inzwischen habe ich diesen interessanten Organismus selbst gefunden und eingehende biologische und morphologische Untersuchungen darüber begonnen. Dabei fand ich, dass die Angabe von Hieronymus insofern nicht ganz mit den normalen Verhältnissen stimmt, als eine geringere Zahl von Individuen als acht innerhalb der Kolonie nur dann sich findet, wenn die Kulturen nicht ganz kräftig und gesund sind.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1904

Band/Volume: [24](#)

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

Artikel/Article: [Die Fortpflanzungsweisen der Organismen, Neubenennung und Einteilung derselben, erläutert an Protozoen, Volvocineen und Dicyemiden. 18-32](#)