

## Studien über die Phylogenie der Trematoden.

### I. Können die digenetischen Trematoden sich auf ungeschlechtlichem Wege fortpflanzen?

Von D. Th. Ssinitzin, Privatdozent a. d. kais. Moskauer Universität.

Mit 1 Tafel und 1 Textabbildung.

Diese Frage besitzt eine eigentliche Bedeutung nur in bezug auf die Generation der Trematoden, die unter dem Namen Sporozysten und Redien bekannt ist. Es hat, in der Tat, bei zweigeschlechtlichen Trematoden, welche Eier und Spermatozoen hervorbringen, nie jemand eine ungeschlechtliche Fortpflanzung irgendwelcher Art beobachtet. Dagegen findet man in der Literatur nicht wenig Hinweise darauf, dass eine solche Fortpflanzungsart in der Generation in Weichtieren parasitierender Sporozysten und Redien eine ziemlich weitverbreitete ist. Die ungemeine Einfachheit der Organisation derselben, wovon die Mehrzahl der Sporozysten, deren Körper einen aus zwei oder drei Schichten wenig differenzierter Zellen bestehenden Schlauch darstellt, als Beispiel dienen kann, biete der Tätigkeit der verschiedenen Arten ungeschlechtlicher Vermehrung ein weites Feld. Doch hatten gewisse theoretische Betrachtungen, die der Leser am Ende dieser Schrift finden wird, starke Zweifel in mir darüber aufsteigen lassen, dass in dieser oder jener Generation digenetischer Trematoden eine ungeschlechtliche Fortpflanzung statthaben könne und es haben mir meine langjährigen Beobachtungen über die Trematoden auch wirklich eine tatsächliche Begründung dieser Zweifel geliefert. Ich beschloss daher, alle mir zugänglichen Angaben über das Vorkommen einer ungeschlechtlichen Fortpflanzung bei den Trematoden einer kritischen Prüfung zu unterwerfen und gelangte zu Resultaten, die meinen Erwartungen vollkommen entsprachen. Vorliegende Schrift, in welcher die Ergebnisse der von mir unternommenen Arbeiten zusammengefasst sind, soll, wie ich hoffe, auf die als Titel gestellte Frage eine ganz bestimmte Antwort geben.

Die erste Frage, deren Lösung ich mir zur Aufgabe mache, bezieht sich auf die morphologische Bedeutung der Keimzellen und Keimballen, von denen die Körperhöhle der Sporozysten und Redien angefüllt ist, und aus denen die zweite Generation derselben und schließlich die Cercarien, d. h. die Larven der zweigeschlechtlichen Generationen, entspringen. Ist dies nicht etwa eine ungeschlechtliche Fortpflanzung?

Die Autoren, welche sich zuerst der Erforschung der Fortpflanzungsart der Sporozysten und der Redien gewidmet hatten (K. E. von Baer, J. von Carus, Filippo de Filippi, Moulinié u. a.), bemerkten keine genetische Beziehung zwischen den Keimballen und den Sporozystenwänden. Da sie die Keimballen,

in deren verschiedenen Entwicklungsstadien nur in der Höhlenflüssigkeit beobachteten, so schrieben sie dieser letzteren formative Eigenschaften zu. Ihrer Ansicht nach konnte die Höhlenflüssigkeit der Sporozysten, sich an gewissen Punkten konzentrierend, Zellenansammlungen (Keimballen) bilden. Doch zeigten von Wagener, Thiry, Metschnikow, Leuckart und insbesondere von Thomas angestellte genauere Beobachtungen bald, dass die Keimballen aus den Wänden der Sporozysten entstehen; dabei sah Wagener dieselben für ein Knospenbildungsprodukt der die Körperhöhle der Sporozysten auskleidenden Embryonalzellenschicht an. Leuckart dagegen hielt sie für Abkömmlinge einer bestimmten Anzahl von Zellen, welche schon in der Mirocidie, d. h. der Larve der Sporozyste, angelegt waren. Diese Zellen sollten es sein, die beim allmählichen Wachsen der Sporozyste nach und nach in einen aktiven Zustand übergehend, zu den Keimballen, welche schließlich die ganze Sporozystenhöhle ausfüllen, den Grund legen. Dieser im wesentlichen richtige Gedanke Leuckart's erhielt in Bieringer's und Heckert's Arbeiten bald eine Bestätigung. Ersterer fand in Sporozysten, welche den Kiemen von *Cyelas* (*Distomum cygnoides*) entnommen waren, letzterer bei *Leucochloridium paradoxum* (*Dist. macrostomum*) in der Körperwand eine besondere Art von Embryonalzellen, die teils über den ganzen Körper verbreitet, teils an einzelnen Stellen konzentriert waren. Ohne den Ort zu verändern, fangen diese Zellen an sich zu furchen; in einem gewissen Stadium fallen sie in die Körperhöhle und schwimmen dort in Gestalt der schon bekannten Keimballen umher.

Diese Beobachtungen gaben der Frage von der Fortpflanzung der Sporozysten eine andere Beleuchtung, denn man gewann die Möglichkeit, die Embryonalzellen derselben nunmehr mit den sich parthenogenetisch entwickelnden Eiern und die Sporozysten selbst, mit den parthenogenetischen Weibchen zu vergleichen. Doch besaß niemand den Mut, die Embryonalzellen schlechthin Eier zu nennen, und Leuckart vermied diesen Ausdruck auch in der letzten Auflage seines Werkes „Die Parasiten des Menschen“, indem er dieselben nicht „Eizellen“, sondern „Keimzellen“ nannte. Der Grund davon ist begreiflich. Einerseits standen noch die althergebrachten Ansichten fest eingewurzelt da und es gab noch zu wenig Beobachtungen zugunsten der neueren; andererseits war der Gedanke, zwischen den Sporozysten und den durch Knospenbildung sich fortpflanzenden Cysticerken der Cestoden eine Analogie herauszufinden, ein gar zu verlockender. Die Hauptsache fehlte, — es mangelte an Beobachtungen, welche der Reifung parthenogenetischer Eier anderer Tiere analoge Erscheinungen in den Embryonalzellen der Sporozysten konstatiert hätten. Diese Lücke wurde von Reuß (1902, 1903) durch seine Beobachtungen über die Fortpflanzung der

Sporozysten des *Dist. duplicatum*, von Haswell (1905) — über die Sporozysten des *Echinostomum* sp.; endlich von Tennent (1906) — über die Sporozysten des *Gasterostomum*<sup>1)</sup> ausgefüllt. Die Beobachtungen dieser Autoren haben das Vorhandensein von Reifungsprozessen in den „Keimzellen“, der Sporozysten, welche der Furchung vorausgehen, unstreitig dargetan. Somit können wir heutzutage mit Recht behaupten, dass die Keimballen der Sporozysten nicht auf ungeschlechtlichem Wege, nicht durch Knospung und nicht aus irgendwelchen unbekanntem „Keimzellen“ entstehen, sondern aus Eiern, welche sich ohne vorherige Befruchtung entwickeln und dass die Generation der Sporozysten und Redien eine Generation parthenogenetischer Weibchen ist.

Es bedarf einer Erklärung noch folgender Frage: welches ist die morphologische Bedeutung des sogen. Keimepithels auct. oder, im allgemeinen, der parthenogenetischen Eier in ihrer Gesamtheit? oder, mit anderen Worten, stellen diese ein Organ vor? worunter wir einen Zellen- oder Gewebekomplex verstehen, welcher eine besondere Funktion ausübt — oder sind es Gebilde besonderer Art? Das Wort Organ auf die im ganzen Sporozystenkörper zerstreut liegenden Eizellen anzuwenden, flößt einiges Bedenken ein; indessen sind wir, von theoretischen Betrachtungen ausgehend, genötigt, dies zu tun und die Gesamtheit der Eizellen als Ovarium zu bezeichnen. Es gibt nämlich verschiedene Grade von Differenzierung der Geschlechtszellen von den somatischen Zellen. In gewissen Fällen bilden erstere, wie schon erwähnt, eine ganze Schicht, das Keimepithel; in anderen konzentriert sich dieses, wie von einigen Autoren beschrieben wurde, an bestimmten Stellen des Körpers und bildet hier in die Körperhöhle hineinragende Auswüchse. Prinzipiell kann nichts dagegen erhoben werden, solche Auswüchse Organe, d. h. Ovarien, zu nennen; da aber zwischen diesen zwei Formen eine ganze Reihe von Übergangsstufen vorhanden ist, die keine Grenzen zu ziehen gestatten, so sehen wir uns genötigt, diese Benennung sowohl auf die im ganzen Körper zerstreut liegenden Eizellen in ihrer Gesamtheit anzuwenden als auf die Ansammlungen derselben, die eine mehr oder weniger regelmäßige Form und eine beständige Lokalisation besitzen. Das Interesse, welches diese Seite der Frage für mich bot, bewog mich, den Versuch zu machen, die verschiedenen Ovarien auf Grund des mir zu Gebote stehenden Materials zu klassifizieren. Inwieweit dieser Versuch mir gelungen ist, wird sich erst später, wenn schon eine viel größere Anzahl

1) Ich habe die Struktur vieler Arten von Sporozysten und Redien aus Süßwasser- und Seewasserweichtieren untersucht und mich in allen Fällen von dem Vorhandensein der typischen Erscheinungen des Reifens parthenogenetischer Eier überzeugen können. In einigen weiter unten stehenden Zeichnungen wird der Leser einschlägige Abbildungen finden.

von Beobachtungen angestellt worden ist, beurteilen lassen; doch dürfte diese Klassifikation schon in ihrer jetzigen Gestalt von Nutzen sein, indem sie helfen kann, sich in den zahlreichen Ovarienformen, auf die man bei den verschiedenen Sporozysten- und Redienarten stößt, zurechtzufinden.

Ich unterscheide zwei Grundformen der Ovarien — A eine diffuse und B — eine lokalisierte und unter diesen 1. eine stationäre und 2. eine erratische Form. Somit haben wir

- |                           |   |                     |
|---------------------------|---|---------------------|
| A. ovarium diffusum       | } | 1. ovar. stationare |
| B. ovarium circumscriptum |   | 2. ovar. erraticum. |

Als die unvollkommenste Form des Organs ist das diffuse Ovarium anzusehen; denn hier bilden die Geschlechtszellen neben den anderen, somatischen Zellen einen Bestandteil der Körperwand der Sporozysten oder Redien, und hält es manchmal schwer, sie von jenen zu unterscheiden. Gewöhnlich machen sie sich durch einen größeren Kern und ein dunkleres Protoplasma um diesen herum erkennbar. Diese Ovarienform ist die meistverbreitete; dabei verdient eine besondere Beachtung die Tatsache, dass dieselbe sowohl bei den einfachsten Sporozysten als bei den relativ hochorganisierten Redien angetroffen wird und folglich mit dem Grad der Vereinfachung in der Organisation der parthenogenetischen Weibchen in keinen Konnex gebracht werden kann. Neben der diffusen Form kann bei einem und demselben Individuum auch die andere, d. h. die solitäre Form vorhanden sein. In diesem Falle sammeln sich die Geschlechtszellen an irgendeiner Stelle der Wand in größerer Menge als an anderen an; und sind es meist die Sporozysten mit langgestrecktem und verästeltem Körper, wie z. B. *Gasterostomum*, *Distomum cygnoïdes*, *Distomum macrostomum*, die beiderlei Ovarienformen aufweisen; beide Formen habe ich auch bei den Redien einiger Arten von *Echinostomum* gefunden.

Die zirkumskripte Ovarienform wird verhältnismäßig selten angetroffen. Wie oben gesagt, lassen sich hier zwei Formen unterscheiden: 1. eine stationäre und 2. eine erratische. Im ersten Falle bleibt das Ovarium mit der Körperwand der Sporozyste verbunden und liegt in derselben mehr oder weniger eingebettet; im zweiten ist es von der Sporozystenwand ganz unabhängig und schwimmt gleich den Keimbällen in der Höhlenflüssigkeit frei umher. Sehr oft haben die Sporozysten ein diffuses Ovarium nur im jugendlichen Alter; bei vorgerückterem, wenn die Zellen ihres Körpers schon den embryonalen Charakter verlieren und die Körperhöhle sich mit Brut anfüllt, bekommen sie ein zirkumskriptes Ovarium. Einen solchen Ersatz der einen Form durch die andere beobachtet man z. B. bei den Sporozysten und den Redien von *Amphistomum subclaratum*, *Distomum orocaudatum* u. a. Dabei kann es vorkommen,

dass man mehrere — 2, 3, sogar 4 (*Dist. orocaudatum*) — zirkumskripte Ovarien antrifft. Der Grad der Verbindung des Ovariums mit der Sporozystenwand kann ein sehr verschiedener sein: bald tritt es über der Oberfläche derselben gar nicht hervor, bald, und zwar am häufigsten hebt es dieselbe in Gestalt eines in die Körperhöhle hineinragenden Höckers, wie bei *Amphistomum subclavatum*, *Distomum orocaudatum*, bald stellt es ein kompaktes Organ vor, welches mit der Wand nur durch einen Stiel verbunden ist. Im letztbeschriebenen Falle hat er ganz das Ansehen eines wirklichen, differenzierten Organs, wie z. B. bei der Sporozyste einer Art *Cercaria armata*<sup>2)</sup>, s. Fig. 1. Als Übergangsform zum erratischen Ovarium kann dasjenige der Sporozyste von *Dist. folium* (Fig. 4 u. 5) betrachtet werden, da hier die Geschlechtszellen locker miteinander und zugleich schwach mit der Körperwand verbunden sind. Die vollkommenste Form des Organs endlich stellt das erratische Ovarium der Sporozyste vom Typus *Cercaria cystophora*<sup>3)</sup> vor, die ich in der Leber von *Cerithium exile* gefunden habe. Das längliche Ovarium dieser Sporozyste erinnert durch seine Form sehr an ein Weizenkorn, wobei diese Ähnlichkeit noch durch eine nicht tiefe Längsfurche erhöht wird. Im Innern des Ovariums bemerkt man eine kleine Höhle, welche der Furche entsprechend in zwei Hälften geteilt ist. Das Innere dieser Höhle wird von den Eizellen eingenommen, während die Keimballen näher zur Oberfläche des Ovariums liegen, von dem sie sich in der Folge abtrennen, um nach und nach die Körperhöhle der Sporozyste anzufüllen (Fig. 10, 9 u. 8 *ov.*). In dieser Form wird das Ovarium schon sehr früh angelegt und lässt sich bereits bei sehr jungen Sporozysten, die noch im mütterlichen Körper liegen (Fig. 8 *ovv.*), unterscheiden. Es ist interessant, dass diese Ovarienform sowohl der mütterlichen als den töchterlichen Sporozysten eigentümlich ist trotz des Unterschiedes im Bau dieser zwei Generationen (s. darüber weiter unten).

Die Fähigkeit der parthenogenetischen Trematodenweibchen, sich auf ungeschlechtlichem Wege fortzupflanzen — durch einfache Teilung oder durch Knospenbildung — wird kaum bezweifelt, doch geben die meisten Autoren<sup>4)</sup> dieselbe in bezug auf die Redien nicht zu und wollen nur bei den Sporozysten die Möglichkeit einer solchen

2) Die Frage von den Cercarienarten ist eine sehr dunkle, noch wenig erforschte. Unter einem und demselben Namen werden häufig verschiedene Arten beschrieben und umgekehrt, beschreibt ein und derselbe Autor dieselbe Cercarie, aber zu verschiedenen Zeiten, unter verschiedenen Namen. *Cercaria armata auct.* besteht meinen Beobachtungen nach wenigstens aus drei verschiedenen Arten.

3) Diese Cercarie erinnert ihrem Bau nach sehr an *Cerc. cystophora* Wagn.

4) Insofern M. Braun in seiner vorzüglichen Abhandlung über die Trematoden in „Bronn's Klass. u. Ordn. des Tierreichs“ Bd. IV, Abt. I, S. 806 und Anmerkungen auf derselben Seite als Vertreter dieser Ansicht erscheint.

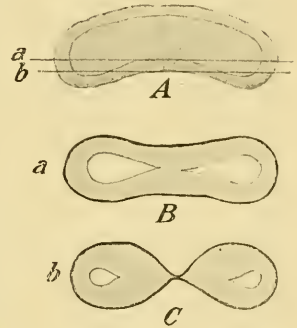
Fortpflanzungsweise anerkennen, wobei sie sich jedoch weniger auf eine genügende Anzahl von Tatsachen als auf theoretische Betrachtungen stützen. In der Wirklichkeit pflanzt sich die parthenogenetische Generation der Trematoden ausschließlich auf geschlechtlichem Wege fort und ist keine einzige unmittelbare Beobachtung vorhanden, welche das Gegenteil beweisen würde; denn was die Tatsachen anbelangt, aus denen die Autoren ihre Schlüsse gezogen haben wollten, so existierten sie entweder gar nicht oder sie wurden falsch gedeutet. Alle Angaben, auf die sich der Glaube an das Vorkommen einer ungeschlechtlichen Fortpflanzung bei den Sporozysten und den Redien stützt, teile ich in drei Gruppen ein: 1. unrichtige Beobachtungen, 2. irrümliche Schlüsse aus richtigen Beobachtungen und 3. logisch richtige Schlüsse aus dem irrümlichen Grundgedanken, dass die digenetischen Trematoden zu den Platoden gehören. In den allermeisten Fällen wurden die Forscher durch die Form der Sporozysten selbst irregeleitet, die in ihrer unbestimmten fadenförmigen, verästelten Gestalt, eine Möglichkeit zur Abtrennung von Stücken und zu selbständigem Dasein zu bieten schienen. Dazu gesellte sich noch die Eigentümlichkeit der meisten Sporozysten, ringförmige Vertiefungen zu bilden, die den Körper in mehrere Glieder zu teilen scheinen, und die Einbildungskraft mancher Beobachter führte diesen Prozess, der weder mit der Furchung noch mit der Knospung etwas gemein hat, bis ans gewünschte Ende.

Es würde mir ein leichtes sein, hier selbst eine kritische Übersicht der von den verschiedenen Autoren, die an eine ungeschlechtliche Fortpflanzung der Sporozysten, Redien und sogar der Cercarien glaubten, gelieferten Angaben zu geben und das Irrtümliche derselben darzutun; doch halte ich dies für eine vorbereitende Arbeit, die der Verfasser selbst, nicht aber der Leser, auszuführen hat. Damit meine Behauptungen nicht ins Leere hinein geredet erscheinen, will ich hier daher nur eine Arbeit analysieren, indem ich zu diesem Zwecke eine wissenschaftlich einwandfreie und im letzten Dezennium publizierte Arbeit wähle, deren Verfasser folglich mit der modernen Technik der wissenschaftlichen Untersuchung bekannt war. Es ist eine Arbeit von H. Reuß<sup>5)</sup>, der der Erforschung des Baues und der Entwicklung der in *Anodontu* parasitierenden Cercarien und Sporozysten des *Dist. duplicatum* viel Zeit gewidmet und in der Tat eine wertvolle Arbeit geliefert hat, in welcher das Vorhandensein von Reifungsprozessen in den parthenogenetischen Eiern der Trematoden zum erstenmal dargetan wurde.

5) Hans Reuß, Die Cercarie und Sporozyste des *Dist. duplicatum*. Baer, Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 74, 1903, S. 458—477. Taf. XXIII.

Neben der parthenogenetischen Fortpflanzung der Sporozysten gibt Reuß auch eine ungeschlechtliche, durch Querspaltung, zu. Ohne dieser Frage anscheinend eine besondere Bedeutung beizulegen, greift er zu der Zulassung einer ungeschlechtlichen Fortpflanzung nur deshalb, weil er zu erklären hat, woher in den *Anodonta* eine solche Menge von Sporozysten erscheinen, die nur Cercarien, nicht aber auch Sporozystenkeime enthalten. Natürlich kommt dem Autor bei der Erklärung dieses befremdlichen Phänomens die Vermehrung der Sporozysten durch Teilung sehr zu statten; dafür gerät er aber in missliche Widersprüche gegen seine eigenen Beobachtungen. Zum Beweise dieses letzteren führe ich einige Stellen aus seiner Schrift an: „Die jüngsten Sporozysten, welche ich fand, besaßen die Länge von 0,5 mm . . . Der Innenraum wird bei den jüngsten Keimschläuchen vollkommen (von mir gesperrt) erfüllt von einem weitmaschigen Bindegewebe . . . Die nächst älteren Sporozysten besitzen im Innern eine kleine Höhlung . . . Mit zunehmendem Alter der Keimschläuche vergrößert sich das Lumen derselben ganz bedeutend; es verdrängt die ursprünglich im Innern zerstreut liegenden Zellen an die Sporozystenwand, wo sie schließlich eine einschichtige Zelllage, das Keimepithel, bilden. Auf diesem Stadium der Entwicklung vermehren sich die Keimschläuche durch Teilung (von mir gesperrt),“ S. 468. Den Teilungsprozess der Sporozysten beschreibt Verf. auf S. 469 folgendermaßen: „Es bildet sich zunächst eine ringförmige Verdickung der Wandschicht, welche senkrecht zur Längsachse der Sporozyste wulstförmig in den Innenraum derselben vorspringt. Durch weitere fortschreitende Wucherung des Gewebes wird schließlich das Lumen (von mir gesperrt) in zwei annähernd gleich große Höhlungen geteilt. Später bildet sich eine entsprechende ringförmig verlaufende Vertiefung auf der Oberfläche des Keimschlauches, welche tiefer und tiefer in die Wandung eindringt und schließlich die Sporozyste in zwei Teile abschnürt.“ Somit besitzen auf Grund einiger (direkter) Beobachtungen des Verf. die jungen Sporozysten keine Körperhöhle, auf Grund anderer (indirekter) eine von Embryonalepithel begrenzte Höhlung, — was ist also glaubwürdiger? Oder sollten sich die jungen Sporozysten, die keine Körperhöhle besitzen, aus Myracidien entwickelt haben und als Folge wiederholter Infektionen der *Anodonta* erschienen sein? Dies aber will Verf. nicht zugeben: „ . . . die (*Anodonta*) ich Monate hindurch — ja bis zu einem vollen Jahre — isoliert hielt, so dass eine Neuinfektion vollständig ausgeschlossen war“ (S. 468). Andererseits stehen auch die Angaben des Autors über die Größe der jungen Sporozysten mit seinen Beobachtungen im Widerspruch. In der Tat, wenn die allerjüngsten Sporozysten eine Länge von 0,5 mm haben, so muss die mütterliche Sporozyste, aus der sie hervor-

gegangen sind, wenigstens 1 mm lang sein; eine Sporozyste von solcher Größe ist aber eine schon ganz reife und ihre Körperhöhle muss mit weit in ihrer Entwicklung vorgerückten Cercarienkeimen angefüllt sein: „Die ältesten Sporozysten erreichen die Länge von 1,2 mm“ (S. 459), folglich müssen die jungen Sporozysten von 0,5 mm Länge voll von Cercarienkeimen sein, und ist dies nicht der Fall, so müssen sie viel kleiner sein. Aus all diesen Widersprüchen findet der Leser nicht eher einen Ausweg, als bis er H. Reuß mit seiner misslungenen Annahme einer ungeschlechtlichen Fortpflanzung der Sporozysten allein lässt und der Ansicht beistimmt, dass alle Sporozysten nur auf geschlechtlichem Wege entstehen. Ich muss dabei bemerken, dass ich H. Reuß' Freimütigkeit und Wahrscheinlichkeitsliebe nicht im mindesten bezweifle und dass es sogar diese Eigenschaften sind, die mir geholfen haben, seinen Irrtum so leicht zu entdecken. Es hat sich erwiesen, dass die von ihm mitgeteilten Tatsachen richtig und nur die Schlüsse, die er aus denselben zog, falsch waren. Es ist wahr, dass die allerjüngsten Sporozysten eine nur schwach angedeutete Körperhöhle besitzen und nur etwa 0,5 mm lang sind; es ist auch wahr, dass die erwachsenen Sporozysten auf Schnitten das Ansehen haben können, als befänden sie sich im Teilungsstadium; daraus folgt aber noch nicht, dass sie der Teilung wirklich fähig sind. Obgleich der Autor keine Abbildung einer in der Teilung begriffenen Sporozyste gibt, so ist seine oben zitierte Beschreibung dieses Prozesses eine so genaue, dass man sich das von ihm beobachtete Bild leicht vorstellen kann. Die beistehende Figur zeigt, wie die Schnitte durch eine in der Mitte etwas gebogene Sporozyste aussehen müssen. Man stößt auf solche Bilder bei Schnitten von Sporozysten sehr häufig, und sie sind es eben, die diejenigen, welche eine ungeschlechtliche Fortpflanzung bei den Sporozysten beobachten wollen, irreleiten. Noch „überzeugendere“ Bilder bieten in diesem Sinne die Sporozysten mit ringförmigen Einschnürungen; und nicht nur diese, sondern auch die Redien und sogar die Schwänze unreifer Cercarien lassen analoge Erscheinungen<sup>6)</sup> gewahren. Sollte man daher nicht ganz konsequent sein und allen Beobachtern Glauben schenken, unter anderen auch Ercolani, welcher aus demselben Grunde behauptete, dass Sporozysten sich auf ungeschlechtlichem Wege aus dem Schwanze des *Bucephalus* entwickeln.



6) Diese entstehen infolgedessen, dass einzelne Gruppen der Ringmuskeln sich krampfhaft zusammenziehen und zwar in solchen Fällen, wenn das aus den Geweben seines Wirtes entfernte Tiere sich in ungewohnten Lebensbedingungen befindet.



Was ich über Reuß gesagt habe, lässt sich mehr oder weniger auch auf die anderen Autoren, welche die Entwicklung der Sporozysten oder der Redien beschrieben haben, anwenden, und ich wiederhole deshalb meinen Satz, dass es keine einzige Beobachtung gibt, welche das Vorkommen ungeschlechtlicher Fortpflanzung bei den parthenogenetischen Trematodenweibchen direkt oder indirekt beweisen würde. Aus diesem Satze folgt logisch, dass alle Sporozysten und Redien, die in einem gegebenen Moment die ganze Bevölkerung irgendeines Weichtieres bilden, auf geschlechtlichem Wege entstanden sind. An die Beweisführung der Richtigkeit dieses Satzes trete ich jetzt heran.

Das rätselhafte Auftauchen junger Sporozysten in einem schon infizierten Weichtiere, in welchem alle Sporozysten nur Cercarien hervorbringen, ist eine von vielen beobachtete Tatsache, die nicht nur H. Reuß befremdlich geschienen hat. Es sind dabei nur zwei Annahmen möglich: 1. dass entweder die jungen Sporozysten metamorphosierte Miracidien sind und man daher eine wiederholte Infizierung eines und desselben Weichtieres zugeben muss, was aber ganz unwahrscheinlich ist <sup>7)</sup>, oder 2. dass die Beobachtungen selbst unrichtig, unvollkommen waren und dass sowohl Reuß als die anderen Autoren die einzige mütterliche Sporozyste, die Gründerin, welche diese jungen Sporozysten auf geschlechtlichem Wege erzeugt hatte, einfach übersehen hatten. Selbstverständlich nahm ich letzteres an und gewann bald die Überzeugung von der Richtigkeit meiner Annahme, da meine Beobachtungen über die Fortpflanzung der Sporozysten *Dist. folium* und der zum Typus der *Cercaria cystophora* gehörigen mir einen unumstößlichen Beweis davon gaben.

Die Sporozysten des *Dist. folium* sind wie diejenigen des *Dist. duplicatum* Parasiten der *Lamellibronchiatae*, wobei sie sich ausschließlich in den Kiemen der *Dreissensia polymorpha* aufhalten. Bei einer näheren Untersuchung der massenhaft zwischen den Kiemenfäden der *Dreissensia* lebenden Sporozysten erwies es sich, dass diese mit auf verschiedenen Entwicklungsstufen befindlichen Cercarien angefüllt sind, wobei man indessen darunter immer sehr junge, wahrscheinlich soeben erst entstandene Sporozysten findet. Um die Quelle, aus der sie entsprungen waren, zu entdecken, bereitete ich aus allen Kiemen nebst deren Inhalt eine Reihe von Schnitten und untersuchte dieselben aufmerksam unter dem Mikroskop. Diese höchst langwierige Arbeit hatte einen glücklichen Erfolg, denn es gelang mir, unter der Menge der Sporozysten auch

7) In beschriebenen Fällen variiert die Zahl der infizierten Weichtiere zwischen 0,6% und 10%. Es müsste eine unendliche Anzahl von Zufälligkeiten zugegeben werden, damit so wenige davon wiederholt infiziert, die anderen in der Nähe befindlichen Weichtiere frei von Parasiten bleiben könnten.

solche zu finden, die sich durch ihren Bau von allen anderen bedeutend unterschied. Die Kutikula war dicker, die Kerne der die Wände bildenden Zellen kleiner und zahlreicher; das Ovarium hatte die gewöhnliche Form, aber die Eizellen waren merklich kleiner. Außerdem war die Körperhöhle dieser Sporozyste mit Keimballen angefüllt, neben welchen auch solche vollkommen entwickelte Sporozysten angetroffen wurden, wie ich ihrer zwischen den Keimfäden in freiem Zustande gesehen hatte (Fig. 4, 5, 6, 7). Es unterliegt keinem Zweifel, dass diese Sporozyste die Quelle war, aus welcher immer neue Generationen entsprangen, welche die Kiemen der *Dreissensia* anfüllten, dass es die mütterliche Sporozyste, die Sporozysten-Gründerin war, die ihren Ursprung einer Miracidie verdankte.

In Sommer des Jahres 1908 fand ich unter dem *Cerithium exile* der Bai von Sebastopol eine kleine Anzahl (0,6%), die von einer besonderen Sporozystenart (Fig. 11) infiziert waren. Dieselben saßen in großen Mengen um den Darm herum und in der Leber des Weichtieres. Ihr kleiner (ca. 0,1 mm) zylinderförmiger Körper war mit Keimballen und vollkommen entwickelten Cercarien, die sehr an *Cercaria cystophora* erinnerten, angefüllt. Woher diese zahlreichen Sporozysten, die nur Cercarien hervorbrachten, stammten, gelang es mir erst nach einer genauen Untersuchung des Innern des infizierten *Cerithium* zu ermitteln. Ich fand in der Nähe der Kiemenhöhle eine in dem Gewebe liegende dünne fadenähnliche Sporozyste (Fig. 8), in deren Innerem töchterliche Sporozysten (*sp.* und Fig. 10) in verschiedenen Entwicklungsstadien umher schwammen. Sie war etwa 0,5 mm lang und 0,15 mm dick und führte ziemlich energische Bewegungen aus, indem sie sich peristaltisch zusammenzog und sich bald nach der einen, bald nach der anderen Seite hin bog. Inmitten der Keimballen befand sich ein für diese Sporozystenart charakteristisches erratisches Ovarium von demselben Bau wie bei den übrigen Sporozysten. Während die töchterlichen Sporozysten einen Pharynx, einen Darm und eine Genitalöffnung<sup>8)</sup> besaßen, fehlte alles dies der mütterlichen Sporozyste, und es begreift sich leicht warum: sie ist ja die aus einer Miracidie hervorgegangene Sporozysten-Gründerin. Ein anderesmal fand ich eine ebensolche Sporozyste, aber in einem solchen Stadium ihres Lebens, welches man Senilität nennen könnte. Ihr Körper war dünner und enthielt in seinem Innenraum weder Keimballen noch ein Ovarium, sondern nur einzelne unregelmäßige Zellenhaufen; dennoch bewegte sie sich ziemlich energisch. Die Leber dieses letzten *Cerithium* war bis aufs Äußerste mit ganz reifen Sporo-

---

8) Der allgemein gebräuchlichen Terminologie nach müssten sie Redien genannt werden.

zysten angefüllt, die mit schon entwickelten Cercarien vollgepfropft waren.

Diese zwei Beobachtungen geben auf die Frage über den Ursprung in irgendeinem Weichtiere eine ganz bestimmte Antwort. Man ersieht daraus, dass es in allen analogen Fällen nicht nötig ist, zur ungeschlechtlichen Fortpflanzung Zuflucht zu nehmen und dass man nur recht aufmerksam die Sporozysten-Gründerin zu suchen braucht. Das von mir entworfene Bild von der Fortpflanzung der Sporozysten darf nicht als Schema für alle Arten der digenetischen Trematoden angesehen werden. Ich habe nur solche Fälle im Auge gehabt, wenn die tüchterlichen Sporozysten nicht Cercarien, sondern ebenfalls Sporozysten oder Redien erzeugen und nur diese letzteren oder deren Nachkommen Cercarien hervorbringen. Wie viele Generationen parthenogenetischer Weibchen eine einzige Miracidie geben kann, ist für uns nicht von Bedeutung, wichtig ist nur, dass alle Sporozysten und Redien auf geschlechtlichem Wege entstehen.

Es gibt bei den Sporozysten noch eine Gruppe von Erscheinungen, welche veranlassen könnten, dieselben für fähig zu ungeschlechtlicher Fortpflanzung zu halten, nämlich die Eigentümlichkeit einiger Sporozystenarten, verschiedene Fortsätze und Auswüchse zu bilden, die ihnen ein verworrenes, wunderliches Aussehen verleihen können, wie z. B. die Sporozysten von *Gasteromidae*, *Dist. macrostomum* u. a. In solchen Fällen verwandelt sich der ganze Sporozystenkörper in ein verwickeltes Maschenwerk aus verästelten Fäden, die den Körper des Weichtieres nach allen Richtungen durchziehen. Auf den ersten Blick könnte es scheinen, dass man eine Menge verästelter Sporozysten vor sich habe; dies ist jedoch nicht der Fall, wenigstens nicht in bezug auf die *Gasteromidae*. Mehr als einmal habe ich versucht, eine solche Sporozyste zu isolieren, es ist mir aber trotz der größten Geduld nicht gelungen, da alle Fäden sich miteinander verknüpft erwiesen. Tennent's Beobachtungen haben gezeigt, dass diese komplizierte Sporozyste des *Gasterostomum* aus einer einfachen, unregelmäßig geformten Sporozyste besteht, welche schon früh sich nach allen Richtungen verästelnde Fortsätze bildet. Die Bestimmung dieser Fortsätze ist offenbar dieselbe wie bei den tüchterlichen Sporozysten anderer Arten, nämlich das Bestreben, das ihnen in den Weichtieren gebotene Nährmaterial möglichst vollständig auszunutzen. Ihrem Aussehen, der Art, wie sie sich bilden und den Zellen, aus denen sie bestehen, nach erinnern diese Auswüchse, besonders beim Beginn ihrer Entwicklung, an Knospen; doch gibt dies bei weitem noch nicht das Recht, sie für Fortpflanzungsprodukte, d. h. für solche Knospen, aus welchen neue Organismen entstehen können, anzu-

sehen. Die Definition, welche die ungeschlechtliche Fortpflanzung für einen über die Grenzen des Individuums hinausgehenden Wuchs erklärt, ist eine sehr anziehende, aber ganz unrichtige; zudem kann sie zu großen Irrtümern Veranlassung geben. So sind z. B. die Fortsätze der *Sacculina*, die sich im Körper der Krabben verästeln, den verästelten Sporozysten sehr ähnlich und können wirklich als Illustration eines über die Grenzen des Individuums hinausgehenden Wachstums dienen; doch dürfte wohl schwerlich jemand glauben, dass die *Sacculina* sich durch diese Fortsätze vermehren kann, während den Sporozysten diese Möglichkeit zugeschrieben wird. In der Literatur habe ich keine einzige Angabe darüber gefunden, dass eine Abtrennung der Fortsätze von irgend jemand beobachtet worden wäre; es gibt darüber nur Vermutungen, die sich auf den embryonalen Charakter dieser „Knospen“ stützen. Zwar bestehen diese Fortsätze beim Beginn ihrer Entwicklung wirklich aus einer großen Menge Embryonalzellen und oft befindet sich gerade hier ein lokalisiertes Ovarium, doch kann es ja auch nicht anders sein: an jedem im Wachstum begriffenen Körperteile gibt es immer Embryonalzellen, ohne dass derselbe eine Knospe ist.

Zugunsten meiner Ansicht über die morphologische Bedeutung der Fortsetzungen bei den Sporozysten kann ich noch folgende Beobachtung anführen.

Nachdem die töchterlichen Sporozysten des *Dist. folium* den mütterlichen Körper verlassen haben, verbreiten sie sich in den Kiemen der *Dressensia* und setzen sich zwischen den Kiemenfäden fest. Der anfänglich oval-zylinderförmige Körper fängt an sich abzuplatten, wird breiter und bekommt schließlich das Aussehen eines formlosen Schlauches mit ziemlich großen knospenähnlichen Auswüchsen, welche zwischen die Kiemenfäden eindringen (Fig. 12). Diese Sporozysten enthalten eine beschränkte Anzahl (10—20) fast auf einem und demselben Entwicklungsstadium befindlicher Keimballen. Wenn nun die Cercarien anfangen, sich im mütterlichen Körper zu enzystieren, verändert die Sporozyste ihre Form: die Auswüchse ziehen sich ein, der Körper rundet sich ab und es entsteht schließlich eine Sporozyste von zylinderförmiger Gestalt mit kleinen Höckern an der Oberfläche (Fig. 13). Wären diese Auswüchse wirklich Knospen, die einen neuen Organismus hervorzu bringen vermöchten, so würden wir Zeugen einer originellen Erscheinung — der Geburt eines neuen Individuums und dessen Rückkehr in den Mutterschoß — sein!

Somit haben wir, glaube ich, das Recht, auf die als Titel dieser Schrift stehende Frage verneinend zu antworten:

Es gibt bei den digenetischen Trematoden keine ungeschlechtliche Fortpflanzung weder in Gestalt von Teilung noch als exo- oder endogene Knospung.

Die Fortpflanzung der Tiere geschieht entweder durch die somatischen Zellen oder durch die Geschlechtszellen; diesem morphologischen Prinzip gemäß lassen sich also alle bekannten Fortpflanzungsarten in zwei Gruppen einteilen. Stellen wir uns jedoch auf den biologischen Standpunkt, so befriedigt uns eine solche Gruppierung nicht. Vom morphologischen Standpunkte ist es in der Tat gleichgültig, ob die Fortpflanzung von einer Vermischung der Keimplasmen begleitet wird oder nicht, während vom biologischen Standpunkte aus gerade dieser Prozess — die Befruchtung (Effoecundatio) — und er allein als Basis für die Einteilung aller Fortpflanzungsarten in Gruppen dienen kann. Unterscheiden wir also morphologisch: A. Multiplicatio anovulare und B. Multiplicatio ovulare, so haben wir biologischerseits: A. Multiplicatio aneffoecundare und B. Multiplicatio effoecundare.

Bringen wir die Hauptfortpflanzungsarten den aufgestellten Gruppen gemäß in Reihen, so sehen wir, dass dieselben einander parallel sind, aber einander nicht decken.

I. Morphologische Gruppierung.

A. Vermehrung ohne Eier.

1. Teilung.
2. Knospung.

B. Vermehrung durch Eier.

3. Parthenogenesis (palogenesis).
4. Zweigeschlechtliche Vermehrung.

II. Biologische Gruppierung.

A. Vermehrung ohne Befruchtung.

1. Teilung.
2. Knospung.
3. Parthenogenesis (pedogenesis).

B. Vermehrung mit Befruchtung.

4. Zweigeschlechtliche Vermehrung.

Man kann als festgesetzt betrachten, dass die effoecundare Fortpflanzung allen Tieren eigen und die notwendigste Bedingung zur Evolution derselben ist; auch pflanzen sich die meisten Tiere nur auf diese Weise fort. Anders verhält es sich mit der aneffoecundaren Vermehrung: dieselbe wird in dem Lebenszyklus eines Tieres nur unter besonderen Bedingungen eingeschaltet und erscheint nur in den Fällen, wenn die effoecundare Fortpflanzung aus irgendeinem Grunde unvorteilhaft ist, oder als Ergänzung dieser, nie aber selbständig oder als alleinige Fortpflanzungsart.

Die Frage, welches die Bedingungen sind, bei denen die aneffoecundare Fortpflanzung auftritt, ist eine der interessantesten Einzelfragen, die bei der Bestimmung der zwischen der Umgebung und dem Organismus waltenden Beziehungen von den Lebensbedingungen auftauchen; gegenwärtig interessiert mich jedoch eine andere, allgemeinere Frage, nämlich die, auf welche Art die aneffoecundare Vermehrung ihren Anfang genommen hat. Schon die *Protozoa* besitzen alle diejenigen Mittel zur aneffoecundaren Fortpflanzung, denen man bei den *Metaxoa* begegnet; es ist daher ganz natürlich, daraus zu schließen, dass sie bei diesen eine angeborene, von den einzelligen Vorfahren ererbte, nicht aber unter dem Drucke gewisser Umstände erworbene Eigenschaft ist. Ist aber dies der

Fall, so wirft sich eine andere sehr interessante Frage auf, nämlich ob beide Formen der anefferocundaren Vermehrung (die anovulare und die ovulare) selbständige, einander sozusagen ausschließende Eigenschaften sind, oder ob ein jeder Organismus potentiell fähig ist, sich anovular (durch Teilung oder Knospung) und ovular (durch parthenogenetisch sich entwickelnde Eier) fortzupflanzen. Ich bin geneigt zu glauben, dass beide Arten der anefferocundaren Fortpflanzung eine der Grundeigenschaften des Keimplasma sind, welche von den entfernten Vorfahren des Tieres schon fertig empfangen werden und, wenn es die Umstände erfordern, in einer bestimmten Form unausbleiblich zutage treten. Die Rolle der äußeren Bedingungen (im weitesten Sinne des Wortes) dürfte nur darin bestehen, dass sie im Organismus diese Fähigkeit wachrufen, aber in keiner Weise die Form, in welcher dieselbe erscheint, beeinflussen: letztere wird ausschließlich durch die Phylogenie des gegebenen Organismus bestimmt, der sich nur so fortzupflanzen kann, wie seine Vorfahren sich fortgepflanzt hatten. In diesem Gedanken bestärkt mich die Tatsache, dass alle einem Generationswechsel unterworfenen Tiere nur irgendeine der erwähnten anefferocundaren Fortpflanzungsarten sich zu Nutzen ziehen: die Teilung und die Knospung einerseits und die Parthenogenese (Pedogenese) andererseits sind ganz selbständige, unabhängige Vermehrungsformen, die nirgend im Tierreich gleichzeitig angetroffen werden.

Man kann mir darauf entgegen, dass die Teilung und Knospung die primäre Fortpflanzungsart der *Protozoa* ist und aus diesem Grunde allen Tieren gemein sein müsse und dass, wenn er bei einigen nicht zutage tritt, es nur deshalb geschehe, weil dazu die günstigen Momente fehlen, als welche hauptsächlich eine niedere Organisationsstufe und eine ungenügende Differenzierung der Gewebe und der Organe anzusehen seien. Wohl kann man zugeben, dass eine hohe Differenzierung der Gewebe und der Organe in einigen Fällen die Fortpflanzung durch Teilung oder Knospung verhindern kann, wie z. B. bei den *Vertebrata* (nicht aber bei den Anneliden!), doch darf daraus keineswegs der umgekehrte Schluss gezogen werden, dass Tiere mit wenig differenzierten Geweben und Organen durchaus fähig sind, sich durch Teilung zu vermehren. So würden z. B. die Sporozysten und die Redien alles zur anovularen Fortpflanzung Erforderliche besitzen, sind aber dessen ungeachtet dazu ganz unfähig. Warum ist dies wohl der Fall? Ich weiß nicht, wie die Antwort derjenigen ausfallen kann, die einen anderen Standpunkt einnehmen als ich; für mich unterliegt keinem Zweifel, dass die Sporozysten und die Redien sich deshalb nicht auf anovularem Wege vermehren können, weil eine solche Fortpflanzungsart in der Phylogenese der Trematoden nicht

vorhanden war. Was aber die Frage anbelangt, welche Fortpflanzungsart als die primäre anzusehen sei, so ist sie sogar noch in bezug auf die *Protozoa* unentschieden und darf noch vieles von den Resultaten, welche uns künftige Untersuchungen über die Vermehrung der Protisten liefern sollen, erwartet werden.

Erweist sich mein Gedanke als richtig, so besitzen wir ein neues Mittel zur Bestimmung der Phylogenese und zur Festsetzung der zwischen den Tieren bestehenden genetischen Beziehungen, nämlich die Form der anefferocundaren Fortpflanzung.

Die praktische Verwertung dieses biologischen Kennzeichens wird zuweilen dadurch erschwert, dass es ganze Gruppen von Tieren gibt, welche die anefferocundare Fortpflanzung sich gar nicht zu Nutzen machen. In solchen Fällen kann man schon von festgesetzten genetischen Beziehungen zwischen einer gegebenen Gruppe und solchen Tieren, denen irgendeine Form der anefferocundaren Fortpflanzung eigen ist, Gebrauch machen; sieht man z. B. die *Vertebrata* als zu den *Vertebrata* in den nächsten genetischen Beziehungen stehend an, so muss bei diesen die Fähigkeit (natürlich bloß eine potentielle) zur Knospenbildung und Teilung, nicht aber zur Parthenogenese anerkannt werden. Die Regeneration, Autotomie und künstliche Parthenogenese, denen man bei diesen Tieren begegnen kann, nützen der Frage wenig, da es sehr zweifelhaft ist, dass diese Erscheinungen mit der Fähigkeit zur anefferocundaren Vermehrung in einem ursächlichen Zusammenhang stehen<sup>9)</sup>. Dort, wo dieses Prinzip anwendbar ist, dürfen wir von demselben sehr wertvolle Resultate erwarten; so könnte man es meiner Ansicht nach mit Erfolg zur Zergliederung des Subtypus *Cnidaria*, besonders beim Typus der *Vermes* anwenden.

Im Jahre 1905 unterbreitete ich den Herren Zoologen meine Hypothese über die Entwicklung der Zwischenwirte der digenetischen Trematoden sowie einige Vermutungen über die Phylogenese dieser Gruppe der Platyodien<sup>10)</sup>. Meine in letzter Zeit gemachten Beobachtungen haben mir noch einige Tatsachen geliefert, die, meine Voraussetzungen im wesentlichen bestätigend, mir die Möglichkeit geben, mit einer etwas erneuten und besser ausgearbeiteten Hypothese über den Ursprung der digenetischen Trematoden hervortreten. Doch wird diese Aufgabe erst dann vollkommen erfüllbar werden, wenn ich alle meine Beobachtungen veröffentlicht habe,

9) In all diesen Fällen fehlt der innere Impuls, der bei der anefferocundaren Vermehrung durchaus vorausgesetzt wird; dies bezieht sich besonders auf die künstliche Parthenogenese, welche zur natürlichen sich ebenso verhält wie die T'schen Diamanten zu den echten.

10) Materialien zur Naturgeschichte der Trematoden. Die *Distoma* der Fische und Frösche aus der Umgegend von Warschau. Warschau 1905. Nebst 6 Tafeln und 8 Textabbildungen.

weshalb ich in diesem ersten Artikel aus der beabsichtigten Serie mich vorläufig auf eine kurze Darstellung der Hauptzüge meiner Hypothese beschränken will.

Schon dem selbständig lebenden Vorfahren der digenetischen Trematoden war der Generationswechsel eigen. Zur parasitären Lebensweise ging von den zwei Generationen zuerst die aneffocundare und erst dann die effocundare über. Erstere lebte als Parasit in den Weichtieren, letztere in den Wirbeltieren. Deshalb nenne ich die Weichtiere „primäre Wirte“, die Wirbeltiere „sekundäre Wirte“. Was diejenigen Tiere anbetrifft, durch welche letztere mit inzystierten Trematoden infiziert werden, so sind sie deren Wirte erst in neuester Zeit geworden und kann der frühere Name „Zwischenwirt“ nur für sie beibehalten werden; um jedoch Missverständnissen vorzubeugen, wäre es am besten, ihnen einen neuen Namen beizulegen: entweder „Hilfswirt“ wie Loos (1894) oder „Durchgangswirt“ wie ich vorschlug (1905). Im einzelnen stelle ich mir die Entwicklung des Parasitismus bei den digenetischen Trematoden folgendermaßen vor. Ihr Vorfahr war anfänglich der Kommensalist eines Weichtieres, indem er sich entweder auf der Oberfläche der Muschel oder in der Mantelhöhle seines Wirtes aufhielt, wie wir es beim *Chaetogaster* sehen, und ging dann zum Parasitismus über (in der Organisation der Redien habe ich einige Züge erhalten, die von dieser Lebensperiode zeugen). Während einer gewissen Periode, die vor Jahreszeit bestimmt wurde, vermehrte sich dieser Kommensalist resp. Parasit in seinem Wirt nur parthenogenetisch; die Verteilung der vergrößerten Einwohnerschaft desselben auf andere Weichtiere geschah durch eine andere, eine effocundare Generation, welche am Ende der Jahreszeit auf dieselbe Weise entstanden war. Diese Generation verließ das Weichtier als geschwänzte Larven, die sich für die ungünstige Jahreszeit inzystierten, nach Beendigung derselben die Zyste verließen und ihre Entwicklung im freien Zustande vollendeten. Die Eier dieser freien Generation wurden nach der Befruchtung auf oder in Weichtieren abgelegt, wo sie zu einer neuen parthenogenetischen Generation den Grund legten.

Der Parasitismus der effocundaren Generation entstand später: derselbe traf den Vorfahren der Trematoden gerade in dem Stadium, wo er sich als Larve in der Zyste befand. Die Zysten gerieten samt den Larven sehr oft in den Darm von Fischen und anderen Wirbeltieren zugleich mit dem Schlamm und den Gräsern, die diesen zur Nahrung dienten. Selbstverständlich gingen alle diese Formen entweder zugrunde oder sie verließen für sich unbeschadet den Darm, jedenfalls konnten sie sich nicht allmählich in Parasiten der Wirbeltiere verwandeln: damit dies geschehen konnte, musste, wie man annehmen darf, in dem Leben dieser Tierart eine Mutations-



periode<sup>11)</sup> eintreten und unter den Mutationen mit solchen Eigenschaften ausgestattete Formen sich erweisen, welche sie befähigten, im Darm eines Wirbeltieres das parasitäre Dasein, zu welchem die Weichtiere sie vorbereitet hatten, fortzusetzen. Das neue Medium bot ihnen einen sehr günstigen Ersatz für das Wasser, in welchem sie ihre effocundare Lebensperiode verbracht hatten und konnte ihnen zugleich als Vermittler zur Infizierung von Weichtieren, ihren primären Wirten, dienen. Daraus folgt, dass ein Teil der mit dem Parasitismus der effocundaren Generation verbundenen Kennzeichen noch vor dem Beginn des Parasitierens selbst in derselben entstanden waren und dass, was am wichtigsten ist, alle diese Kennzeichen der Larvenform eigentümlich waren, die noch eine gewisse Periode ihres Lebens inzystiert verbringen sollte. Somit ist meiner Ansicht nach die effocundare Generation eine Larvenform, die sich dem Parasitieren in Wirbeltieren angepasst und früh die Fähigkeit erworben hat, ihre generativen Produkte zu entwickeln, während die Redien und die Sporozysten Vertreterinnen einer stark degenerierten aneffocundaren Generation sind, welche gleichfalls die Fähigkeit erworben hat, ihre generativen Produkte in einem frühen Alter, welches in keinem Fall der Larvenperiode gleichgestellt werden kann, zu entwickeln.

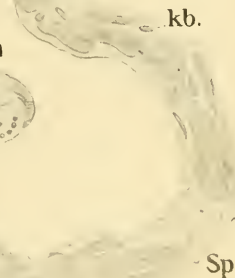
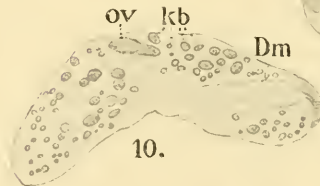
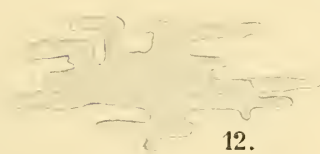
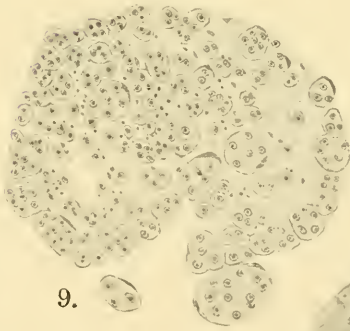
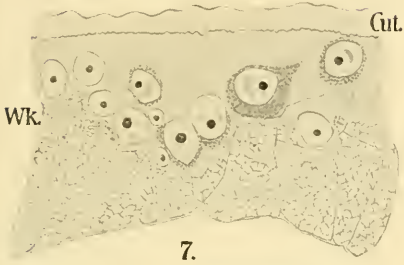
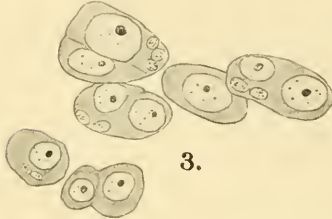
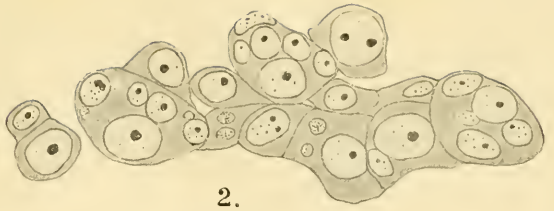
Von diesem Standpunkte aus muss man sich bei der Festsetzung der genetischen Beziehungen der Trematoden<sup>12)</sup> zu den anderen *Vermes* hauptsächlich von dem Bau der Redien, nicht aber von demjenigen der zwitterhaften Vertreter dieser Gruppe der *Vermes* leiten lassen. Bis zu der Veröffentlichung meiner anderen Beobachtungen will ich es nicht unternehmen, den Stammbaum der digenetischen Trematoden zusammenzustellen und begnüge mich vorläufig mit dem Satze: der Vorfahr der digenetischen Trematoden besaß ein sekundäres Coelom (Gonocoel) und muss unter den nächsten Vorfahren der niederen Crustaceen gesucht werden.

Ans Ende gelangt, will ich die Schlüsse, die aus meiner Arbeit gezogen werden können, resümieren:

Die digenetischen Trematoden müssen aus der Klasse der Platyzoen ausgeschlossen werden, da ihre Verwandtschaft mit den Turbellarien und Cestoden eine sehr zweifelhafte ist. Am nächsten stehen sie den *Vermes* oder den Arthropoden, bei welchen in

11) Es gibt Tatsachen, welche die Annahme gestatten, dass diese Periode noch fort dauert.

12) Die monogenetischen Trematoden schließe ich aus meiner Untersuchung aus, da ich überzeugt bin, dass diese Gruppe einen polyphyletischen Ursprung hat; es ist möglich, dass es unter ihnen auch Vertreter der digenetischen Trematoden, der Turbellarien, vielleicht auch noch anderer *Vermes*-Arten gibt.



Fällen von Generationswechsel die aneffocundare Generation nur eine parthenogenetische ist. Die frühere Hypothese, die die digenetischen Trematoden den Platoden zurechnete, musste von ihnen anovulare Fortpflanzung erwarten, welche den Turbellarien eigentümlich ist und bei den parasitären Vertretern der Klasse, d. h. bei den Cestoden, so reichliche Früchte getragen hat; in Wirklichkeit ist dies jedoch nicht der Fall, obgleich, wie in dem ersten Teil dieser Schrift gezeigt wurde, alle Bedingungen dazu vorhanden sind. Somit sind die digenetischen Trematoden keine Platoden und beruht die Ähnlichkeit mit diesen bloß auf einer zufälligen Ähnlichkeit (das Wort Konvergenz wäre hier nicht am Platz) solcher Kennzeichen, welche als Resultat der Vereinfachung der Organisation infolge von Parasitismus oder Anpassung an eine solche Lebensweise zutage getreten sind.

### Erklärung der Tafel mit den Abbildungen.

Alle Abbildungen wurden mittels des Zeichenapparates nach Abbe hergestellt. Reicher's Mikroskop. Länge des Tubus — 140 mm. Der zum Zeichnen dienende Tisch war um 45 mm niedriger als der Objektisch.

Fig. 1. Ein stationäres Ovarium der Sporozyste von *Cercaria armata*. Der Schnitt geht durch die Anheftungsstelle des gestielten Ovariums (*ov.*) an der Körperwand (*wk.*) der Sporozyste. Obj. 6, Oc. III.

Fig. 2. Dasselbe. Tangentieller Schnitt durch das Ovarium nahe an dessen Anheftungsstelle. Homog. Immers.  $\frac{1}{12}$ , Oc. III.

Fig. 3. Dasselbe. Tangentieller Schnitt durch das Ovarium näher zur freien Oberfläche. Hom. Immers.  $\frac{1}{12}$ , Oc. III.

Fig. 4. Mütterliche Sporozysten-Gründerin *Dist. folium*. Querschnitt durch die Sporozyste dort, wo sich ein lockeres Ovarium (*ov.*) befindet; *eut.* — Kutikula; *Wk.* — Körperwand, aus einigen Zellenschichten bestehend. Hom. Immers.  $\frac{1}{12}$ , Oc. III.

Fig. 5. Ovarium einer Sporozyste der zweiten Generation *Dist. folium* Querschnitt. Hom. Immers.  $\frac{1}{12}$ , Oc. III.

Fig. 6. Eine Sporozyste *Dist. folium* der zweiten Generation. Querschnitt durch einen Teil der Körperwand einer jungen Sporozyste. Hom. Immers.  $\frac{1}{2}$ , Oc. III.

Fig. 7. Dasselbe. Querschnitt durch einen Teil der Körperwand einer erwachsenen mit Keimballen, die sich noch nicht zu Cercarien entwickelt haben, angefüllten Sporozyste. Die weitmäschige Struktur der Zellen, welche die Körperhöhle der Sporozyste auskleiden, wurde durch kleine Fetttropfchen, die sich in den angewandten Reagentien aufgelöst haben, verursacht. Hom. Immers.  $\frac{1}{12}$ , Oc. III.

Fig. 8. Eine mütterliche Sporozysten-Gründerin *Corcaria cystophora*. *Or.* — ihr Ovarium, *Kb.* — Keimballen, *Sp.* — Sporozysten der zweiten Generation. *Ov.* — ihre Ovarien. Obj. 2, Oc. I.

Fig. 9. Eine Sporozyste *Cerc. cystophora*. Querschnitt durch das Ovarium einer Sporozyste der zweiten Generation. Hom. Immers.  $\frac{1}{12}$ , Oc. III.

Fig. 10. Eine Sporozyste *Cerc. cystophora* der zweiten Generation. Eine junge, soeben erst aus der mütterlichen Sporozyste hervorgegangene Sporozyste. *Dm.* — Darm, *Ov.* — Ovarium, *Kb.* — Keimballen. Obj. 4, Oc. III.

Fig. 11. Dasselbe. Eine reife, mit Keimballen in verschiedenen Entwicklungsstadien angefüllte Sporozyste. Obj. 4, Oc. I.

Fig. 12. Eine Sporozyste *Dist. folium*. Eine junge, Keimballen enthaltende Sporozyste. Obj. I, Oc. I.

Fig. 13. Dasselbe. Eine alte, inzystierte Cercarien enthaltende Sporozyste. Obj. 2, Oc. I.

## Emil Abderhalden, Handbuch der biochemischen Arbeitsmethoden.

1. Bd., Berlin und Wien, Urban und Schwarzenberg.

Es gibt wohl kein Gebiet der Naturwissenschaften, das in den letzten Jahren eine annähernd so gewaltige Entwicklung genommen hat wie die Biochemie. Mit der Entwicklung des Gebietes selbst haben sich naturgemäß auch die Methoden gehäuft. Wie die Biochemie selbst ja kein einheitliches Gebiet ist, sind auch die Methoden den verschiedensten Arbeitsgebieten, vor allem der Chemie und der Physiologie entlehnt worden, unter Anpassung an die zu behandelnden Fragen. Abderhalden hat es übernommen, unterstützt von einem großen Stab von Mitarbeitern, das reiche, in der Literatur des In- und Auslandes verstreute Material zu sichten und in dem vorliegenden Handbuch einen zuverlässigen Führer für das Laboratorium zu schaffen. Nach dem Eindruck, den der erste Teil des auf drei starke Bände berechneten Werkes macht, scheint es, dass dieser Zweck erreicht worden ist. Vor allem tritt in diesem Teil deutlich der gewaltige Einfluss hervor, den die reine Chemie auf die Arbeit des physiologischen Chemikers gewonnen hat. Fast 300 Seiten sind der allgemeinen chemischen Laboratoriumstechnik, von Kempf trefflich behandelt und reich illustriert, gewidmet. Weitere Aufsätze behandeln die Elementaranalyse (Brahm und Wetzels, Dennstedt) Halogenbestimmung (Brahm und Wetzels), Aschenanalyse (Aron), Stickstoffbestimmung nach Kjeldahl (Rona), Ultramikroskop (Schultz-Jena), Bestimmung des spezifischen Gewichtes und der Löslichkeit, ferner die wichtigsten stöchiometrischen Berechnungen von Biehringer-Braunschweig. Es sei bemerkt, dass überall kein Wert darauf gelegt ist, alle überhaupt publizierten Methoden zu bringen, sondern nur die, die sich als wirklich brauchbar bewährt haben. Man darf den weiteren Teilen des Werkes mit großem Interesse entgegen sehen.

L. Pincussohn-Berlin.

Zelle ohne Schaden wegfallen können, so muss, abgesehen von allen größeren Einzelheiten der Struktur, in allen Teilen des Zelleibes eine im Grunde gleichartige einfachere Organisation vorhanden sein, welche Träger der Lebenserscheinungen ist und welche u. a. auch die Sequestrierung toter und kranker Teile erlaubt.“

Es werden dann noch die Eigenschaften erörtert, die wir diesen Protomeren zuschreiben müssen. Die Vorstellung von ihnen soll den späteren Abschnitten, in denen die höheren, oben angeführten Biosysteme behandelt werden sollen, zugrunde liegen, aber auch noch weitere Beweise für die Berechtigung ihrer Annahme sollen dort gegeben werden.

Dass das Werk mit ebenso naturwahren wie klaren, technisch vollendeten Abbildungen reichlich ausgestattet ist, braucht bei den Namen des Autors und Verlegers nicht erst besonders hervorgehoben zu werden. Wir können nur den lebhaften Wunsch nach seiner baldigen Fortführung in der begonnenen Weise aussprechen.

W. R.

---

*Bei der Durchsicht der von Anton Dohrn hinterlassenen Schriften und Aufzeichnungen hat sich mancherlei gefunden, was von dem Entstehen und der Weiterentwicklung der von ihm begründeten Neapler zoologischen Station berichtet. Inwieweit diese Daten das historische Bild von der Entwicklung der Station wiederherzustellen vermögen, lässt sich noch nicht übersehen. Gewiss aber würden die zahlreichen von Dohrn an seine wissenschaftlichen Freunde gerichteten Briefe instande sein, manche Lücke auszufüllen oder an anderen Punkten eine wertvolle Bereicherung des Bildes zu liefern. Es ergeht deshalb die herzlichste Bitte an alle, die gewillt sind, in dem angedeuteten Sinne mitzuwirken, die in ihrem Besitze befindlichen Briefe Dohrn's seiner Familie zu überlassen oder doch deren Abschrift zu gestatten.*

*Man bittet die Sendungen an Frau M. Dohrn, Neapel, Rione Amedea 92, zu richten.*

### Berichtigungen

zu dem Artikel „D. Th. Ssinitzin, Studien über die Phylogenie der Trematoden,“  
Bd. XXIX, Nr. 21.

- |           |    |                 |  |
|-----------|----|-----------------|--|
| S. 665 Z. | 12 | von oben        | muss es heißen: Miracidie statt Mirocidie.   |
| „ 665 „   | 25 | „ „             | muss es heißen: schwimmen.   |
| „ 669 „   | 40 | „ „             | lies: Reifungsprozessen statt Reifungsprozesen.  |
| „ 672 „   | 30 | „ „             | lies: <i>Lamellibranchiatae</i> statt <i>Lamellibronchiatae</i> .                                    |
| „ 672 „   | 3  | der Anmerkung 7 | lies: wiederholt infiziert werden.   |
| „ 673 „   | 14 | von oben        | lies: den statt dem.   |
| „ 673 „   | 23 | „ „             | lies: <i>Ceritholium</i> statt <i>Ceritholiums</i> .   |
| „ 674 „   | 19 | „ „             | lies: welche veranlassen könnten, dieselben zu ungeschlechtlicher Fortpflanzung für fähig zu halten. |
| „ 676 „   | 23 | „ „             | lies: (pedogenesis) statt (patogenesis).   |
| „ 679 „   | 24 | „ „             | lies: die von der statt die vor.   |

Zelle ohne Schaden wegfallen können, so muss, abgesehen von allen größeren Einzelheiten der Struktur, in allen Teilen des Zelleibes eine im Grunde gleichartige einfachere Organisation vorhanden sein, welche Träger der Lebenserscheinungen ist und welche u. a. auch die Sequestrierung toter und kranker Teile erlaubt.“

Es werden dann noch die Eigenschaften erörtert, die wir diesen Protomeren zuschreiben müssen. Die Vorstellung von ihnen soll den späteren Abschnitten, in denen die höheren, oben angeführten Biosysteme behandelt werden sollen, zugrunde liegen, aber auch noch weitere Beweise für die Berechtigung ihrer Annahme sollen dort gegeben werden.

Dass das Werk mit ebenso naturwahren wie klaren, technisch vollendeten Abbildungen reichlich ausgestattet ist, braucht bei den Namen des Autors und Verlegers nicht erst besonders hervorgehoben zu werden. Wir können nur den lebhaften Wunsch nach seiner baldigen Fortführung in der begonnenen Weise aussprechen.

W. R.

---

*Bei der Durchsicht der von Anton Dohrn hinterlassenen Schriften und Aufzeichnungen hat sich mancherlei gefunden, was von dem Entstehen und der Weiterentwicklung der von ihm begründeten Neapler zoologischen Station berichtet. Inwieweit diese Daten das historische Bild von der Entwicklung der Station wiederherzustellen vermögen, lässt sich noch nicht übersehen. Gewiss aber würden die zahlreichen von Dohrn an seine wissenschaftlichen Freunde gerichteten Briefe instande sein, manche Lücke auszufüllen oder an anderen Punkten eine wertvolle Bereicherung des Bildes zu liefern. Es ergeht deshalb die herzlichste Bitte an alle, die gewillt sind, in dem angedeuteten Sinne mitzuwirken, die in ihrem Besitze befindlichen Briefe Dohrn's seiner Familie zu überlassen oder doch deren Abschrift zu gestatten.*

*Man bittet die Sendungen an Frau M. Dohrn, Neapel, Rione Amedea 92, zu richten.*

---

#### Berichtigungen

zu dem Artikel „D. Th. Ssinitzin, Studien über die Phylogenie der Trematoden,“  
Bd. XXIX, Nr. 21.

- S. 665 Z. 12 von oben muss es heißen: Miracidie statt Mirocidie.  
„ 665 „ 25 „ „ muss es heißen: schwimmen.  
„ 669 „ 40 „ „ lies: Reifungsprozessen statt Reifungsprozesen.  
„ 672 „ 30 „ „ lies: *Lamellibranchiatae* statt *Lamellibronchiatae*.  
„ 672 „ 3 der Anmerkung 7 lies: wiederholt infiziert werden.  
„ 673 „ 14 von oben lies: den statt dem.  
„ 673 „ 23 „ „ lies: *Ceritholium* statt *Ceritholiums*.  
„ 674 „ 19 „ „ lies: welche veranlassen könnten, dieselben zu ungeschlechtlicher Fortpflanzung für fähig zu halten.  
„ 676 „ 23 „ „ lies: (pedogenesis) statt (patogenesis).  
„ 679 „ 24 „ „ lies: die von der statt die vor.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1909

Band/Volume: [29](#)

Autor(en)/Author(s): Ssinitzin D. Th.

Artikel/Article: [Studien u<sup>l</sup>ber die Phylogenie der Trematoden. I.  
K<sup>o</sup>nnen die digenetischen Trematoden sich auf ungeschlechtlichem  
Wege fortpflanzen? 664-682](#)