© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/;

Über die Fortpflanzung der Protozoen.

Zusammenfassende Übersicht

von

Dr. Walter Stempell,
Privatdozent in Greifswald.

Vorliegender Aufsatz ist der kurze Auszug, gewissermassen die Disposition eines am 8. Januar 1902 im Greifswalder naturwissenschaftlichen Verein von mir gehaltenen Vortrages über die Fortpflanzungserscheinungen der Protozoen und die damit zusammenhängenden Befruchtuugsvorgänge. Ich bin dabei von der Absicht geleitet worden, die zahlreichen Ergebnisse, welche die Forschung auf diesem Gebiete in den letzten Jahren gezeitigt hat, unter einem einheitlichen Gesichtspunkt zusammenzufassen. Dieser Gesichtspunkt war im wesentlichen ein didactischer, methodologischer, wie man ihn eben zur Anwendung bringt, wenn man ein reichhaltiges Thatsachenmaterial einem Zuhörer- oder Leserkreise in möglichst knapper und übersichtlicher Form vorführen will Ich bitte daher, die nachfolgende Zusammenstellung auch nur von diesem Standpunkt aus zu betrachten und zu bedenken, dass übersichtliche und natürliche Gruppierung eines Stoffes nicht dasselbe ist. Immerhin habe ich wenigstens versucht, beides zu vereinigen. Neue Bezeichnungen sind nach Möglichkeit vermieden worden, doch war die Einführung einiger weniger nicht zu umgehen.[1])

In ähnlicher Weise wie bei den Metazoen können wir auch schon bei den Protozoen zwei Hauptformen der Fort-

---

1) Wo ich von den herkömmlichen Definitionen erheblich abweiche, habe ich in Fussnoten meinen Standpunkt zu begründen gesucht.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/;

pflanzung unterscheiden: nämlich die ungeschlechtliche (monogone) und die geschlechtliche (amphigone) Vermehrungsweise. Die Kernteilungsprocesse, welche die verschiedenen Formen der Vermehrung begleiten, können bei den Protozoen nach dem Modus der indirecten, der directen oder der multiplen Kernteilung[1]) verlaufen, ohne dass man aber einen dieser Typen als charakteristisch für eine bestimmte Art der Fortpflanzung betrachten könnte.

Die Monogonie oder ungeschlechtliche Fortpflanzung ist entweder eine Zweiteilung oder eine Knospung oder eine Vielteilung. Bei der Zweiteilung (divisio) zerfällt das Muttertier in zwei gleiche Teilhälften (*Amoeba*)[2]). Bei langgestreckten Formen kann die Zweiteilung in einer Querteilung (*Stentor*) oder in einer Längsteilung (*Euglena*) bestehen. Bei beschalten Formen wird die Schale entweder mitgeteilt (*Hyalopus*), oder der eine der beiden Sprösslinge erhält eine neue Schale (*Euglypha*), die in manchen Fällen erst gebildet wird, nachdem er sich bereits von der beschalten Hälfte getrennt hat (*Microgromia*). Unvollständige Zweiteilung führt zur Coloniebildung. Bei der Knospung (gemmatio) werden nur einzelne oder zahlreiche kleine Teilstücke an der Oberfläche oder im Innern des Mutterkörpers abgeschnürt, so dass der letztere in seiner Hauptmasse erhalten bleibt.[3]) Die Knospung kann eine äussere sein (*Ephelota, Myxidium*) oder eine innere (*Tokophrya*) oder endlich eine endogene (Panspoloblastenbildung z. B. bei Myxobolus) (vergl. Fussnote auf pag. 3).

---

1) Vergl. über diese Schaudinn: Die Fortpflanzung der Foraminiferen und eine neue Art der Kernvermehrung in: Biol. Centralbl. Bd. 14, 1894 und Schaudinn, Untersuchungen an Foraminiferen in: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 59, 1895.

2) Kurze Litteraturnachweise für die gewählten Hauptbeispiele findet man am Schluss der Endtabelle.

3) Zwischen Teilung und Knospung giebt es mannigfache Übergänge. So finden wir bei ein und derselben Form zuweilen alle möglichen Zwischenfälle zwischen absolut gleicher oder sehr verschiedener Grösse der beiden Descendenten eines Muttertiers (cf. die von mir beschriebenen Teilungs- resp. Knospungsvorgänge der *Thélohania*-Meronten (Über Thélohania mülleri (L. Pfr.) in: Zool. Jahrb. Abth. f. Anat. Bd. 16, 1902 p. 245 Fig. 10—17, 25—38).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/;

Die Vielteilung ist dadurch charakterisiert, dass der ganze Mutterkörper auf einmal oder mittels schnell aufeinander folgender Zweiteilungen in eine grössere, jedenfalls mehr als zwei betragende Anzahl von Teilstücken zerfällt. Es bleibt dabei kein lebensfähiger Rest des Mutterkörpers erhalten. Auch hier kann man zwischen einer äusseren und einer inneren Vielteilung unterscheiden. Bei der ersteren, die man bisher als vielfache Durchschürungsteilung bezeichnet hat, nimmt der Mutterkörper eine unregelmässig sternförmige Gestalt an und erhält zahlreiche lange Fortsätze; es treten dann überall Ringfurchen auf, welche schliesslich durchschneiden und einen Zerfall in einzelne Teilstücke herbeiführen. (*Trichosphaerium*). Diese Art der Vielteilung zeigt entschieden Anklänge an einen äusseren Knospungsvorgang, aus dem sie sich vielleicht auch phylogenetisch entwickelt hat. Viel häufiger ist die innere Vielteilung.[1]) Bei dieser geht der Teilungsprocess

---

1) Dieser Begriff deckt sich keineswegs ganz mit dem von Lang (Lehrb. d. vergl. Anat. 2. Aufl. 2. Lief. 1901 p. 194) aufgestellten Begriff der „Zerfallteilung", da Lang darunter nur die Fälle mit nachträglicher Protoplasmateilung subsumiert, während mein Begriff der Vielteilung natürlich auch die Fälle umfasst, in denen die Protoplasmateilung mit der Kernteilung Hand in Hand geht. Ich halte eine derartige Erweiterung des Begriffes deswegen für geboten, weil ich in dem früheren oder späteren Zerfall des Protoplasmas kein wesentliches, unterscheidendes Merkmal zu erblicken vermag. So teilen sich z. B. bei der ungeschlechtlichen Vielteilung von *Coccidium* zuerst nur die Kerne und erst dann zerfällt das Protoplasma (cf. Schaudinn, Untersuchungen über den Generationswechsel bei Coccidien in: Zool. Jahrb. Abth. f. Anat. Bd. 13 1900 p. 228–231 Fig. 6—13), während in andern, offenbar ganz analogen Fällen, z. B. bei der zur Sporenbildung führenden Vielteilung der *Thélohania*-Sporonten, jede Kernteilung gleich von der Teilung des Protoplasmas begleitet ist (cf. meine Arbeit über *Thélohania mülleri* l. c. p. 250—252 Fig. 44—49, 54—70). Andrerseits führt Lang in seinem Kapitel „Zerfallteilung" Fälle an, welche selbst bei starker Erweiterung dieses Begriffes nicht mehr hierhin gehören, wie z. B. die Pansporoblastenbildung der phaenocysten Myxosporidien, die er als „endogene Sporenbildung" bezeichnet. Dieselbe ist, wie ich bei Besprechung der Knospung erwähnt habe, wohl ohne Zweifel dieser zuzuordnen, doch habe ich sie, um ihre Eigenartigkeit zu betonen, als eine Sonderform der Knospung, nämlich als endogene Knospung bezeichnet. Die Weiterentwicklung der Pansporoblasten, ihr Zerfall in Sporen etc. ist dagegen zweifellos als Vielteilung aufzufassen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/;

gewissermassen im Innern des häufig vorher abgerundeten Mutterkörpers vor sich, wobei die äusseren Konturen desselben zunächst vollkommen erhalten bleiben. Auch diese Form der Vielteilung hat sich phylogenetisch wohl aus der Knospung herausgebildet, denn auch bei ihr finden sich häufig Anklänge an die letztere, indem eine kleine Portion des Protoplasmas als später zu Grunde gehender, sog. Restkörper ungeteilt bleibt.[1]) Meist kommt es bei der inneren Vielteilung zur Bildung kleiner, in der Regel einkerniger Fortpflanzungskörper, der sog. Sporen, und man hat diesen Fortpflanzungsmodus daher auch als Sporogonie bezeichnet, doch ist dieser Ausdruck besser zu vermeiden, da ähnliche Sporen auch bei anderen Fortpflanzungsarten, z. B. bei Knospungsprocessen, gebildet werden können.[2]) Innere Vielteilung findet sich als Anpassungserscheinung an die parasitäre Lebensweise, welche eine schnelle Erzeugung zahlreicher Nachkommen erheischt, besonders häufig bei den Sporozoen (*Coccidium*, *Thélohania*), doch in der Form der Schwärmsporenbildung auch bei Angehörigen anderer Klassen (*Paramoeba*, *Collozoum*). Die sog. Embryonenbildung der Foraminiferen ist ebenfalls nur eine Sonderform der inneren Vielteilung; dieselbe wechselt zuweilen in den aufeinander folgenden Generationen mit Schwärmsporenbildung ab (*Polystomella*). Der Fortpflanzungsmodus von *Paramoeba* sowohl wie der von *Polystomella*, wo zwei verschieden gestaltete und sich in verschiedener, hier ungeschlechtlicher Weise fortpflanzende Generationen mit einander abwechseln, ist als Generationswechsel zu bezeichnen.

Bei der Amphigonie oder geschlechtlichen Fortpflanzung ist der Vorgang der Zellenvermehrung an sich derselbe

---

1) In manchen Fällen, wo dieser ungeteilt bleibende Protoplasmarest verhältnissmässig gross ausfällt, ist man geneigt, direkt von einer Knospung zu sprechen (cf. z. B. die sog. Knospung von *Noctiluca miliaris* nach Ishikawa (Journ. Coll. Science Univ. Tokyo Vol. 6 u. 12, (1894 u. 1899)), doch müssen auch derartige Fälle nach der oben gegebenen Definition schon als Vielteilung aufgefasst werden.

2) cf. auch Lang (Lehrb. der vergl. Anatomie 2. Aufl. 2. Liefg. 1901 p. 194).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/;

wie bei der Monogonie[1]); nur wird die Zweiteilung, Knospung oder Vielteilung hier durch voraufgehende Vereinigung zweier Individuen eingeleitet. Diese Vereinigung besteht entweder in einer blossen Verschmelzung der beiderseitigen Protoplasmamassen, einer Plastogamie (*Discorbina*), oder es findet ausserdem eine Vereinigung der beiderseitigen Kerne, eine Karyogamie, statt. Letztere kann entweder als ein vorübergehender Austausch von Kernsubstanzen, als sog. Conjugation, oder als dauernde Verschmelzung beider Kerne, als sog. Copulation, in die Erscheinung treten.[2]) In beiden Fällen findet vor der Karyogamie eine Verminderung der Kernsubstanzen (Kernreduction) statt. Conjugation tritt als Conjugation gleichartiger Zellen (*Paramaecium*) oder als Conjugation verschiedenartiger Zellen, sog. Macro- und Microgameten, (*Vorticella*) besonders häufig bei den Wimperinfusorien auf. Auch die Copulation ist im einfachsten Falle eine Copulation gleichartiger Zellen (*Actinophrys*, *Actinosphaerium*, *Monocystis*, *Pandorina*); in den compli-

---

1) Wenn bei einer Species dieselbe Form der Fortpflanzung einmal als ungeschlechtliche Vermehrungsweise, das andere Mal als geschlechtliche Vermehrungsweise auftritt, so verläuft zwar der Process in beiden Fällen principiell in gleicher Weise, doch zeigen sich gewöhnlich sekundäre Verschiedenheiten; so tritt z. B. bei geschlechtlicher Vielteilung meist eine Cyste auf, bei ungeschlechtlicher nicht (Coccidien und Malariaparasiten). Aus diesem Grunde hat man für beide Formen der Vielteilung häufig verschiedene Namen vorgeschlagen (z B. Schaudinn in seiner Coccidienarbeit 1900 l. c.); doch dürfte dies eine unnötige Complication der Nomenclatur sein, da die Ausdrücke „geschlechtliche und ungeschlechtliche Vielteilung" vollkommen genügen.

2) Diese Unterscheidung und Definition von Conjugation und Copulation scheint mir mehr der hergebrachten Nomenclatur zu entsprechen und ausserdem schärfer zu sein als die von Lang (l. c. p. 261 u. ff.) vorgeschlagene Einteilung in partielle und totale Karyogamie. Die erstere definiert Lang als vorübergehende, die letztere als dauernde Verschmelzung der Paarlinge. So kommt er z. B. dazu, die Conjugation von *Paramaecium* als partielle, die ganz analog verlaufende Conjugatien der Vorticellen als totale Karyogamie aufzufassen und die letztere mit der principiell dort ganz anders verlaufenden Copulation der Coccidien und Haemosporidien in eine Reihe zu stellen — eine Einteilung, bei der entschieden Zusammengehöriges getrennt und Verschiedenes zusammengethan wird.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/;

cierteren Fällen dagegen erscheint sie als Copulation verschiedenartiger Zellen, indem sich eine Differenzierung der copulierenden Zellen in Macro- und Microgameten geltend macht. Wir finden bei solchen Formen dann einen Generationswechsel, indem ungeschlechtlich sich vermehrende mit geschlechtlichen Generationen abwechseln (*Plasmodium*, *Coccidium*, *Eudorina*, *Volvox*). Am compliciertesten gestaltet sich der Generationswechsel bei *Trichosphaerium sieboldi*, bei welchem drei verschieden gestaltete und sich in verschiedener Weise fortpflanzende Generationen (2 ungeschlechtliche und eine geschlechtliche) mit einander abwechseln.

Es ist anzunehmen, dass die bei der Amphigonie als Befruchtungsprocess auftretende Vereinigung zweier Individuen bei vielen Protozoen zur Erhaltung der Art unumgänglich nötig ist, dass die Befruchtungsbedürftigkeit also tief in der Constitution der Zellen begründet ist. Die häufig beobachtete Periodicität dieser Befruchtungsbedürftigkeit lässt sich ohne Schaden der Arterhaltung nur innerhalb bestimmter Grenzen durch Änderung der äusseren Lebensbedingungen (Ernährung, Temperatur) modificieren. Im allgemeinen scheint der zeitweilige Eintritt ungünstiger, äusserer Verhältnisse den Befruchtungsprocess zu begünstigen, also indirect zur Erhaltung der Art notwendig zu sein.[1]) Der Befruchtungsprocess selbst ist am besten als ein mit der Kernreduction verbundener Verjüngungsprocess aufzufassen, der die Tiere befähigt, eben jene ungünstigen, äusseren Verhältnisse zu überstehen. Eine möglichst geringe Verwandtschaft der beiden sich vereinigenden Zellen gewährleistet zwar im allgemeinen den besten Erfolg der Befruchtung, doch macht *Actinosphaerium* von dieser Regel eine Ausnahme, da bei ihm die beiden copulierenden Zellen kurz vorher aus einer Mutterzelle hervorgehen.[2])

---

1) cf. u. a. Maupas, Le rajeunissement karyogamique chez les Ciliés in Arch. Zool. expér. (2) T. 7. 1889.

2) Ähnliches dürfte auch bei den Microsporidien vorkommen, wo nach einer Beobachtung Schaudinns und nach meiner eigenen Annahme zwei aus einer Spore stammende Schwesterkeime mit einander copulieren (cf. meine Arbeit über Thélohania mülleri l. c. p. 262.)

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/;

Alles in allem scheinen also ungünstige äussere Lebensverhältnisse die primaeren Ursachen für den ganzen Befruchtungsprocess der Protozoen zu sein: sie sind es vermutlich, welche als Gegenreaction des Organismus den als Kernreduction bezeichneten unvollkommenen Teilungsmodus und damit eine Verjüngung der Individuen herbeiführen, und diese Kernreduction, die in vielen Fällen zwar unbrauchbar gewordenes Kernmaterial aus dem Körper entfernen dürfte, die andererseits aber auch sicher ein Missverhältnis zwischen Kern und Protoplasma schafft, löst dann ihrerseits als sekundäre Folgeerscheinung die Vereinigung zweier Individuen aus. Ursprünglich waren beide gleich gross und gleich gestaltet, und erst später bildete sich die für die Befruchtung vorteilhafte Differenzierung in grosse, ruhende Macrogameten und kleine, bewegliche Microgameten aus. Diese Differenzierung trat in den beiden aus gemeinsamer Wurzel entsprossenen und parallel neben einander herlaufenden Karyogamie-Formen der Conjugation und Copulation selbständig auf. Während die Conjugation aber auf die Protozoen beschränkt blieb, ging die Karyogamie-Form der Copulation auf die Metazoen über, zu denen die bei *Volvox* bestehenden Verhältnisse direct überleiten. Die Vorgänge der sog. Plastogamie bedürfen noch näherer Erforschung und Erklärung. Bei den nahen Beziehungen, welche zwischen Kern und Protoplasma einer Zelle bestehen, dürften auch bei der einfachen Plastogamie die Kerne der beiden Individuen von diesem Process nicht ganz unberührt bleiben. Phylogenetisch stellt die Plastogamie wohl jedenfalls eine Vorstufe der Karyogamie dar; sie selbst mag sich aus einfachem Chemotropismus, resp. Cytotropismus herausgebildet haben.[1])

---

1) cf. darüber auch Rhumbler, Zellleib-, Schalen- und Kern-Verschmelzungen bei den Rhizopoden und deren wahrscheinliche Beziehungen zu phylogenetischen Vorstufen der Metazoenbefruchtung in: Biol. Centralblatt Bd. 18, 1898.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/;

Übersichts-Tabelle der verschiedenen bei Protozoen beobachteten Fortpflanzungsarten.

	Beispiele:
A. **Monogonie.**	
1) Zweiteilung	*Amoeba*[1])
	Stentor[2])
	Euglena[3])
	Hyalopus[4])
	Euglypha[5])
	Microgromia[6])
2) Knospung	
a) äussere Knospung	*Ephelota*[7])
	Myxidium[8])
b) innere Knospung	*Tokophrya*[9])
c) endogene Knospung . . .	*Myxobolus*[10])
3) Vielteilung	
a) äussere Vielteilung (= vielfache Durchschnürung)	*Trichosphaerium*[11])
b) innere Vielteilung	
α) unter Sporenbildung . . .	*Coccidium*[12])
	Thélohania[13])
	Paramoeba[14])
	Collozoum[15])
β) unter Embryonenbildung . .	*Polystomella*[16])

1) Schaudinn, Über Kerntheilung mit nachfolgender Körpertheilung bei Amoeba crystalligera in: Sitz. Ber. Akad. Wiss. Berlin 1894. 2) Johnson, A contribution to the morphology and biology of the Stentors in: Journ. of Morphol. Vol. 8, 1893. 3) Klebs, Über die Organisation einiger Flagellatengruppen uud ihre Beziehungen zu Algen und Infusorien in: Untersuch. a. d. bot. Inst. Tübingen Bd. 1, 1883. 4) Schaudinn, Über die systematische Stellung und Fortpflanzung von Hyalopus n. g. (Gromia dujardini Schultze) in: Sitz. Ber. Ges. naturf. Freunde Berlin 1894. 5) Schewiakoff, Über die karyokinetische Kernteilung der Euglypha alveolata in: Morph. Jahrb. Bd. 13, 1888. 6) Blochmann, Die mikroskopische Thierwelt des Süsswassers 2. Aufl. 1895 p. 10. 7) Hertwig. Über Podophrya gemmipara nebst Bemerkungen zum Bau und zur systematischen Stellung der Acineten in: Morphol. Jahrb. Bd. 1, 1876. 8) Cohn, Über die Myxosporidien von Esox lucius und Perca fluviatilis in: Zool. Jahrb. Abth. f. Anat. Bd. 9, 1896. 9) Bütschli, Über die Entstehung des Schwärmsprösslings der Podophrya quadripartita Clp. u. Schm. in: Jena. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 10. 1876. 10) Thélohan, Recherches sur les Myxosporidies in: Bull. scientif. France et Belg. T. 26, 1895. 11) Schaudinn, Untersuchungen über den Generationswechsel von Tricho-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/;

	Beispiele:
B. **Amphigonie.**	
Zweiteilung, Knospung oder Vielteilung nach:	
1) Plastogamie	*Discorbina*[17])
2) Karyogamie	
a) Conjugation	
α) gleichartiger Zellen . . .	*Paramaecium*[18])
β) verschiedenartiger Zellen . (Macro- und Microgameten)	*Vorticella*[18])
b) Copulation	
α) gleichartiger Zellen	*Actinophrys*[19])
	Actinosphaerium[20])
	Monocystis[21])
	Pandorina[22])
β) verschiedenartiger Zellen . . (Macro- und Microgameten)	*Plasmodium*[23])
	Coccidium[12])
	Eudorina[24])
	Volvox[25])

sphaerium sieboldi Schm. in: Anh. z. d. Abh. d. Kgl. Akad. Wiss. Berlin 1899. 12) Schaudinn, Untersuchungen über den Generationswechsel bei Coccidien in: Zool. Jahrb. Abth. f. Anat. Bd. 13, 1900. 13) Stempell, Über Thélohania mülleri (L. Pfr.) in: Zool. Jahrb. Abth. f. Anat. Bd. 16, 1902.[3] 14) Schaudinn, Über den Zeugungskreis von Paramoeba eilhardi n. g. n. sp. in: Sitz. Ber. Kgl. Akad. Wiss. Berlin 1896. 15) Brandt, Die coloniebildenden Radiolarien (Sphärozoëen) des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte in: Fauna und Flora des Golfes von Neapel. XIII Berlin 1885. 16) Schaudinn, Über den Dimorphismus der Foraminiferen in: Sitz. Ber. Ges. Naturf. Berlin 1895. 17) Schaudinn, Über Plastogamie bei Foraminiferen ibid. 1896. 18) Maupas, Le rajeunissement karyogamique chez les Ciliés in: Arch. Zool. expér. (2) T. 7. 1889. 19) Schaudinn, Über die Copulation von Actinophrys sol Ehrbg. in: Sitz. Ber. Kgl. Akad. Wiss. Berlin 1896. 20) Hertwig, Über Kernteilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung von Actinosphaerium eichhorni in: Abh. math. phys. Kl. Kgl. bayr. Akad. Wiss. Bd. 19 1899. 21) Siedlecki, Über die geschlechtliche Vermehrung der Monocystis ascidiae R. Lank. in: Bull. Acad. Cracovie 1899. 22) Pringsheim, Über Paarung von Schwärmsporen, die morphologische Grundform der Zeugung im Pflanzenreiche in: Monatsber Kgl. Akad. Wiss. Berlin 1870. 23) Grassi, Studi di uno Zoologo sulla malaria in: Mem. R. Accad. Lincei Classe Scienze fisiche ec. Vol. 3, 1900. 24) Goroschankin, Genesis im Typus der palmellenartigen Algen in: Mitth. Kais. Ges. naturf. Freunde Moskau Bd 16, 1875. 25) Klein, Morphologisch und biologische Studien über die Gattung Volvox in: Pringsheim, Jahrb. wiss. Bot. Bd. 20, 1889.

Greifswald, den 8. Januar 1902.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Mittheilungen aus dem naturwissenschaftlichen Vereine von Neu-Vorpommern und Rügen

Jahr/Year: 1902

Band/Volume: 34

Autor(en)/Author(s): Stempell Walter

Artikel/Article: Über die Fortpflanzung der Protozoen 89-97