



## Über dieses Buch

Dies ist ein digitales Exemplar eines Buches, das seit Generationen in den Regalen der Bibliotheken aufbewahrt wurde, bevor es von Google im Rahmen eines Projekts, mit dem die Bücher dieser Welt online verfügbar gemacht werden sollen, sorgfältig gescannt wurde.

Das Buch hat das Urheberrecht überdauert und kann nun öffentlich zugänglich gemacht werden. Ein öffentlich zugängliches Buch ist ein Buch, das niemals Urheberrechten unterlag oder bei dem die Schutzfrist des Urheberrechts abgelaufen ist. Ob ein Buch öffentlich zugänglich ist, kann von Land zu Land unterschiedlich sein. Öffentlich zugängliche Bücher sind unser Tor zur Vergangenheit und stellen ein geschichtliches, kulturelles und wissenschaftliches Vermögen dar, das häufig nur schwierig zu entdecken ist.

Gebrauchsspuren, Anmerkungen und andere Randbemerkungen, die im Originalband enthalten sind, finden sich auch in dieser Datei – eine Erinnerung an die lange Reise, die das Buch vom Verleger zu einer Bibliothek und weiter zu Ihnen hinter sich gebracht hat.

## Nutzungsrichtlinien

Google ist stolz, mit Bibliotheken in partnerschaftlicher Zusammenarbeit öffentlich zugängliches Material zu digitalisieren und einer breiten Masse zugänglich zu machen. Öffentlich zugängliche Bücher gehören der Öffentlichkeit, und wir sind nur ihre Hüter. Nichtsdestotrotz ist diese Arbeit kostspielig. Um diese Ressource weiterhin zur Verfügung stellen zu können, haben wir Schritte unternommen, um den Missbrauch durch kommerzielle Parteien zu verhindern. Dazu gehören technische Einschränkungen für automatisierte Abfragen.

Wir bitten Sie um Einhaltung folgender Richtlinien:

- + *Nutzung der Dateien zu nichtkommerziellen Zwecken* Wir haben Google Buchsuche für Endanwender konzipiert und möchten, dass Sie diese Dateien nur für persönliche, nichtkommerzielle Zwecke verwenden.
- + *Keine automatisierten Abfragen* Senden Sie keine automatisierten Abfragen irgendwelcher Art an das Google-System. Wenn Sie Recherchen über maschinelle Übersetzung, optische Zeichenerkennung oder andere Bereiche durchführen, in denen der Zugang zu Text in großen Mengen nützlich ist, wenden Sie sich bitte an uns. Wir fördern die Nutzung des öffentlich zugänglichen Materials für diese Zwecke und können Ihnen unter Umständen helfen.
- + *Beibehaltung von Google-Markenelementen* Das "Wasserzeichen" von Google, das Sie in jeder Datei finden, ist wichtig zur Information über dieses Projekt und hilft den Anwendern weiteres Material über Google Buchsuche zu finden. Bitte entfernen Sie das Wasserzeichen nicht.
- + *Bewegen Sie sich innerhalb der Legalität* Unabhängig von Ihrem Verwendungszweck müssen Sie sich Ihrer Verantwortung bewusst sein, sicherzustellen, dass Ihre Nutzung legal ist. Gehen Sie nicht davon aus, dass ein Buch, das nach unserem Dafürhalten für Nutzer in den USA öffentlich zugänglich ist, auch für Nutzer in anderen Ländern öffentlich zugänglich ist. Ob ein Buch noch dem Urheberrecht unterliegt, ist von Land zu Land verschieden. Wir können keine Beratung leisten, ob eine bestimmte Nutzung eines bestimmten Buches gesetzlich zulässig ist. Gehen Sie nicht davon aus, dass das Erscheinen eines Buchs in Google Buchsuche bedeutet, dass es in jeder Form und überall auf der Welt verwendet werden kann. Eine Urheberrechtsverletzung kann schwerwiegende Folgen haben.

## Über Google Buchsuche

Das Ziel von Google besteht darin, die weltweiten Informationen zu organisieren und allgemein nutzbar und zugänglich zu machen. Google Buchsuche hilft Lesern dabei, die Bücher dieser Welt zu entdecken, und unterstützt Autoren und Verleger dabei, neue Zielgruppen zu erreichen. Den gesamten Buchtext können Sie im Internet unter <http://books.google.com> durchsuchen.



## A propos de ce livre

Ceci est une copie numérique d'un ouvrage conservé depuis des générations dans les rayonnages d'une bibliothèque avant d'être numérisé avec précaution par Google dans le cadre d'un projet visant à permettre aux internautes de découvrir l'ensemble du patrimoine littéraire mondial en ligne.

Ce livre étant relativement ancien, il n'est plus protégé par la loi sur les droits d'auteur et appartient à présent au domaine public. L'expression "appartenir au domaine public" signifie que le livre en question n'a jamais été soumis aux droits d'auteur ou que ses droits légaux sont arrivés à expiration. Les conditions requises pour qu'un livre tombe dans le domaine public peuvent varier d'un pays à l'autre. Les livres libres de droit sont autant de liens avec le passé. Ils sont les témoins de la richesse de notre histoire, de notre patrimoine culturel et de la connaissance humaine et sont trop souvent difficilement accessibles au public.

Les notes de bas de page et autres annotations en marge du texte présentes dans le volume original sont reprises dans ce fichier, comme un souvenir du long chemin parcouru par l'ouvrage depuis la maison d'édition en passant par la bibliothèque pour finalement se retrouver entre vos mains.

## Consignes d'utilisation

Google est fier de travailler en partenariat avec des bibliothèques à la numérisation des ouvrages appartenant au domaine public et de les rendre ainsi accessibles à tous. Ces livres sont en effet la propriété de tous et de toutes et nous sommes tout simplement les gardiens de ce patrimoine. Il s'agit toutefois d'un projet coûteux. Par conséquent et en vue de poursuivre la diffusion de ces ressources inépuisables, nous avons pris les dispositions nécessaires afin de prévenir les éventuels abus auxquels pourraient se livrer des sites marchands tiers, notamment en instaurant des contraintes techniques relatives aux requêtes automatisées.

Nous vous demandons également de:

- + *Ne pas utiliser les fichiers à des fins commerciales* Nous avons conçu le programme Google Recherche de Livres à l'usage des particuliers. Nous vous demandons donc d'utiliser uniquement ces fichiers à des fins personnelles. Ils ne sauraient en effet être employés dans un quelconque but commercial.
- + *Ne pas procéder à des requêtes automatisées* N'envoyez aucune requête automatisée quelle qu'elle soit au système Google. Si vous effectuez des recherches concernant les logiciels de traduction, la reconnaissance optique de caractères ou tout autre domaine nécessitant de disposer d'importantes quantités de texte, n'hésitez pas à nous contacter. Nous encourageons pour la réalisation de ce type de travaux l'utilisation des ouvrages et documents appartenant au domaine public et serions heureux de vous être utile.
- + *Ne pas supprimer l'attribution* Le filigrane Google contenu dans chaque fichier est indispensable pour informer les internautes de notre projet et leur permettre d'accéder à davantage de documents par l'intermédiaire du Programme Google Recherche de Livres. Ne le supprimez en aucun cas.
- + *Rester dans la légalité* Quelle que soit l'utilisation que vous comptez faire des fichiers, n'oubliez pas qu'il est de votre responsabilité de veiller à respecter la loi. Si un ouvrage appartient au domaine public américain, n'en déduisez pas pour autant qu'il en va de même dans les autres pays. La durée légale des droits d'auteur d'un livre varie d'un pays à l'autre. Nous ne sommes donc pas en mesure de répertorier les ouvrages dont l'utilisation est autorisée et ceux dont elle ne l'est pas. Ne croyez pas que le simple fait d'afficher un livre sur Google Recherche de Livres signifie que celui-ci peut être utilisé de quelque façon que ce soit dans le monde entier. La condamnation à laquelle vous vous exposeriez en cas de violation des droits d'auteur peut être sévère.

## À propos du service Google Recherche de Livres

En favorisant la recherche et l'accès à un nombre croissant de livres disponibles dans de nombreuses langues, dont le français, Google souhaite contribuer à promouvoir la diversité culturelle grâce à Google Recherche de Livres. En effet, le Programme Google Recherche de Livres permet aux internautes de découvrir le patrimoine littéraire mondial, tout en aidant les auteurs et les éditeurs à élargir leur public. Vous pouvez effectuer des recherches en ligne dans le texte intégral de cet ouvrage à l'adresse <http://books.google.com>

Princeton University Library



32101 074861590

8852  
.128

Library of



Princeton University.

Presented by  
Charles Milliston M<sup>c</sup>Alpin.  
Class of '88.

3. 1.













# Archiv

für

# Protistenkunde

begründet von

**Dr. Fritz Schaudinn**

herausgegeben

von

**Dr. M. Hartmann** und **Dr. S. von Prowazek**  
Berlin Hamburg

---

Achtundzwanzigster Band

---

Mit 23 Tafeln und 94 Textfiguren

MORPHOLOGICAL LABORATORY,  
GREEN SCHOOL OF SCIENCE,

PRINCETON, N. J.



UNIVERSITY  
LIBRARY

PRINCETON, N. J.

JENA

Verlag von Gustav Fischer

1913

**(RECAP)**

8852

.128

Bd. 28

(1912)

---

Alle Rechte vorbehalten.

---

YTISSIVIM  
YIABLI  
L.L. NO: EDNA

# Inhaltsübersicht.

## Erstes Heft.

(Ausgegeben am 14. Dezember 1912.)

	Seite
REICH, FELIX: Das Kaninchencoccid <i>Eimeria stiedae</i> (LINDEMANN 1865) nebst einem Beitrage zur Kenntnis von <i>Eimeria falciformis</i> (EIMER 1870). (Mit Tafel 1—4 und 13 Textfiguren) . . . . .	1
BERG-VON-EMME, H.: Beitrag zur Kenntnis der in den Larven von <i>Phryganea grandis</i> parasitierenden <i>Diplocystis phryganeae</i> n. sp. (Mit Tafel 5 und 3 Textfiguren) . . . . .	43
GUILLIERMOND, A.: Nouvelles observations sur la sexualité des levures. (Mit Tafel 6—9 und 6 Textfiguren) . . . . .	52
PENARD, EUGÈNE: Nouvelles Recherches sur les Amibes du groupe <i>Terricola</i> . (Mit 59 Textfiguren) . . . . .	78

## Zweites Heft.

(Ausgegeben am 22. Januar 1913.)

TOBLER, GERTRUD: Die Synchronytrien. Studien zu einer Monographie der Gattung. (Mit Tafel 10—13) . . . . .	141
PETSCHENKO, BORIS DE: Sur le cycle évolutif de <i>Chlamydothrix ochracea</i> (Kütz.) Mlg.; contribution à l'étude de la structure des bactéries. II. (Mit Tafel 14—16 und 5 Textfiguren) . . . . .	239
NÖLLER, WILHELM: Die Blutprotisten des Wasserfrosches und ihre Übertragung. (Vorläufige Mitteilung.) . . . . .	313
<b>Besprechungen:</b>	
WOODCOCK, H. M.: Notes on Sporozoa II, III, IV. Quart. Journ. of Micr. Science Bd. 58 1912 p. 171—270, 2 Taf. (W. NÖLLER) . . . . .	317
SWELLENGREBEL, N. H.: The life-history of <i>Pleistophora gigantea</i> THÉLOHAN ( <i>Glugea gigantea</i> THÉL.). Parasitology Bd. 4 1912 p. 345—363. Mit 2 Tafeln u. 20 Textfig. (W. NÖLLER) . . . . .	320
OHMORI, J.: Zur Kenntnis des Pebrin-Erregers <i>Nosema bombycis</i> NÄGELI. Arb. a. d. Kaiserl. Gesundheitsamte Bd. 40 1912 p. 108—122, 1 Taf. (W. NÖLLER) . . . . .	321

**(RECAP)**

8852

.128

Bl. 28

(1912)

~~~~~  
Alle Rechte vorbehalten.  
~~~~~

YTERAVIMU  
YHABLI  
L. J. NO. 130994

# Inhaltsübersicht.

## Erstes Heft.

(Ausgegeben am 14. Dezember 1912.)

	Seite
REICH, FELIX: Das Kaninchencoccid <i>Eimeria stiedae</i> (LINDEMANN 1865) nebst einem Beitrage zur Kenntnis von <i>Eimeria falciformis</i> (EIMER 1870). (Mit Tafel 1—4 und 13 Textfiguren) . . . . .	1
BERG-VON-EMME, H.: Beitrag zur Kenntnis der in den Larven von <i>Phryganea grandis</i> parasitierenden <i>Diplocystis phryganeae</i> n. sp. (Mit Tafel 5 und 3 Textfiguren) . . . . .	43
GUILLIERMOND, A.: Nouvelles observations sur la sexualité des levures. (Mit Tafel 6—9 und 6 Textfiguren) . . . . .	52
PENARD, EUGÈNE: Nouvelles Recherches sur les Amibes du groupe <i>Terricola</i> . (Mit 59 Textfiguren) . . . . .	78

## Zweites Heft.

(Ausgegeben am 22. Januar 1913.)

TOBLER, GERTRUD: Die Synchytrien. Studien zu einer Monographie der Gattung. (Mit Tafel 10—13) . . . . .	141
PETSCHENKO, BORIS DE: Sur le cycle évolutif de <i>Chlamydothrix ochracea</i> (KÜTZ.) Mlg.; contribution à l'étude de la structure des bactéries. II. (Mit Tafel 14—16 und 5 Textfiguren) . . . . .	239
NÖLLER, WILHELM: Die Blutprotisten des Wasserfrosches und ihre Übertragung. (Vorläufige Mitteilung.) . . . . .	313
<b>Besprechungen:</b>	
WOODCOCK, H. M.: Notes on Sporozoa II, III, IV. Quart. Journ. of Micr. Science Bd. 58 1912 p. 171—270, 2 Taf. (W. NÖLLER) . . . . .	317
SWRLLENGREBEL, N. H.: The life-history of <i>Pleistophora gigantea</i> THÉLOHAN ( <i>Glugea gigantea</i> THÉL.). Parasitology Bd. 4 1912 p. 345—363. Mit 2 Tafeln u. 20 Textfig. (W. NÖLLER) . . . . .	320
OHMORI, J.: Zur Kenntnis des Pebrin-Erregers <i>Nosema bombycis</i> NÄGELI. Arb. a. d. Kaiserl. Gesundheitsamte Bd. 40 1912 p. 108—122, 1 Taf. (W. NÖLLER) . . . . .	321

## Drittes Heft.

(Ausgegeben am 20. Februar 1913.)

	Seite
PUSCHKAREW, B. M.: Über die Verbreitung der Süßwasserprotozoen durch die Luft. (Mit Tafel 17 u. 18 und 5 Textfiguren) . . . . .	323
MULSOW, WALTER: Die Conjugation von Stentor coeruleus und Stentor polymorphus. (Mit Tafel 19—22 und 3 Textfiguren) . . . . .	363
VONWILLER, PAUL: Über den Bau der Amöben. (Mit Tafel 23) . . . . .	389
<b>Besprechungen:</b>	
CALKINS, G. S.: Regeneration and Cell-Division in Uronychia. Journal of Experimental Zoology Vol. 10 1911 p. 95—116 (ERDMANN) . . . . .	411
CALKINS, G. N.: Effects produced by cutting Paramecium cells. Biol. Bull. Vol. 21 No. 1 1911 p. 36—67 (ERDMANN) . . . . .	412
PEEBLES, FL.: Regeneration und Regulation in Paramecium caudatum. Biol. Bull. Vol. 23 1912 p. 154—170 (ERDMANN) . . . . .	413
BAITSELL, ALFRED: Experiments on the Reproduction of the Hypotrichous Infusoria. I. Conjugation between closely Related Individuals of Stylonichia pustulata. Journ. of Exper. Zool. Vol. 13 1912 p. 47—73 (ERDMANN) . . . . .	415
WOODRUFF, L. L.: A Summary of the Results of Certain Physiological Studies on a Pedigreed Race of Paramecium. Biochemical Bull. Vol. 1 1912 p. 396—412 (ERDMANN) . . . . .	416
WOODRUFF, L. L.: Observations on the Origin and Sequence of the Protozoan Fauna of Hay Infusions. Journ. of Exper. Zool. Vol. 12 1912 p. 205—264.	
FINE, M. S.: Chemical Properties of Hay Infusions, with special Reference to the Titratable Acidity and its Relation to the Protozoen Sequence. Journ. of Exper. Zool. Vol. 12 1912 p. 267—281 (ERDMANN)	416
JAHN, E.: Myxomycetenstudien. 8. Der Sexualakt. Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch. Bd. 29 1911 p. 231—246, 1 Taf. (F. SCHNEIDER) . . . . .	417
CLAUSSEN, P.: Zur Entwicklungsgeschichte der Ascomyceten. Pyronema confluens. Zeitschr. f. Botanik 4. Jahrg. 1912 p. 1—64, 6 Taf. und 13 Textfig. (F. SCHNEIDER) . . . . .	418
KURSSANOW, L.: Über Befruchtung, Reifung und Keimung bei Zygnuma. Flora N. F. Bd. 4 1911 p. 65—84, 4 Taf.	
TRÖNDLE, A.: Über die Reduktionsteilung in den Zygoten von Spirogyra und über die Bedeutung der Synapsis. Zeitschr. f. Botanik Bd. 3 1911 p. 593—619, 1 Taf. und 20 Textfig. (F. SCHNEIDER) . . . . .	420
Berichtigung . . . . .	422



*Nachdruck verboten.*  
*Übersetzungsrecht vorbehalten.*

(Aus dem Institut für Infektionskrankheiten „ROBERT KOCH“,  
Protozoenabteilung.)

## Das Kaninchencoccid *Eimeria stiedae*

(LINDEMANN 1865)

nebst einem Beitrage zur Kenntnis von *Eimeria falciformis*  
(EIMER. 1870).

Von

**Felix Reich** (Berlin).

(Hierzu Tafel 1—4 und 13 Textfiguren.)

---

### I. Geschichtliches.

Die ersten Angaben über Coccidiencysten machte HAKE im Jahre 1839. Er fand in den von ihm als Krebsgeschwülste beschriebenen Coccidienherden der Leber die Cysten, welche er für eine besondere Art Eiterkörperchen hielt. Diese sollten nach ihm Bestandteile der Krebsgeschwülste sein und in den venösen Capillaren ihren Ursprung nehmen. NASSE (1843), der die Coccidiencysten ebenfalls nur in der Leber fand, hielt sie für abnorme Epithelialgebilde, die von der Wand der Gallengänge ihren Ursprung haben; er beschrieb sie als „eiförmige Zellen“ der tuberkelähnlichen Ablagerungen in den Gallengängen der Kaninchen. HANDFIELD JOHNES (1846) sah in ihnen pathologisch umgewandelte Leberparenchymzellen. Er erfuhr von Kaninchenzüchtern, daß die Seuche bei Grünfutter unter den Kaninchen verheerend auftreten könne. Nach ihm wurden die Cysten auch im Darmtraktus gefunden.

Eine große Zahl von Forschern verwechselte sie mit Wurmeiern. KÜCHENMEISTER (1852), BROWN SEQUARD (1849) hielten sie für Hel-

mintheneier oder Entozoeneier, von denen die ausgewachsenen Tiere noch unbekannt wären.

DUJARDIN und RAYER (1847) sowie CH. ROBIN (1853) und WALDENBURG (1862) hielten sie für unreife Distomeneier.

KÜCHENMEISTER (1852), GUBLER (1858), DAVAINÉ (1859), KÄFERSTEIN (1862) für Nematodeneier; VOGEL (1845), KÖLLICKER (1848 und 1850) für Bandwurmeier.

Aber schon REMACK (1845), KAUFMANN (1847) und LIEBERKÜHN (1854) kamen der Wahrheit näher. STIEDA (1865) und REINKE (1866) erkannten schon, daß sich die Cysten außerhalb des Wirtes weiter entwickeln. Aus ihren Abbildungen zu schließen, haben sie auch schon membranlose Macrogametocyten beobachtet; auch erkannten sie die Vierteilung des Cysteninhalts.

Während STIEDA die Cysten für sehr frühe Entwicklungsstufen eines tierischen Parasiten hielt, dessen vollkommen ausgebildeter Zustand noch unbekannt ist, sagt REINKE: „Ex mea denique sententia psorospermia cum infusoriis ad propagationem in capsulas inclusis comparari debent.“ Vor ihm hatte schon andeutungsweise WALDENBURG (1862) auf eine eventuelle Analogie mit Gregarinen hingewiesen. Dieser Ansicht schließt sich auch LINDEMANN <sup>1)</sup> (1865) an, der den bis dahin als Psorospermien beschriebenen Gebilden den Namen „*Monocystis stiedae*“ zulegt. Der Gattungsname *Monocystis* mußte jedoch, da er seit 1848 (STEIN) für Gregarinen vergeben war, fallen. Der Speciesname dagegen muß als „*stiedae*“ nach den Regeln des Prioritätsgesetzes weitergeführt werden. Nach RIVOLTA (1869) sollten die Psorospermien der Kaninchenleber aus bewimperten Infusorien hervorgehen. EIMER (1870) stellte nun endgültig fest, daß wir es hier mit Tieren zu tun haben. Er fand ferner Schizogonien der Mäusesporospermien, deutete die Schizonten als junge kernlose Gregarinen und bezeichnete sie daher als *Gregarina falciformis*: „Die sogenannte eingekapselte Psorospermie ist nichts als eine eingekapselte Gregarine.“ LEUKART (1879) stellte die Gattung *Coccidium* <sup>2)</sup> auf und

<sup>1)</sup> LINDEMANN nahm an, daß STIEDA (1865) die Coccidien in der Leber des Kaninchens entdeckt hatte, und benennt sie daher „zu Ehren des Entdeckers, Dr. LUDWIG STIEDA, in Dorpat“. (Weiteres über Gregarinen von KARL LINDEMANN im Bulletin de la société impériale des naturalistes de Moscou 1865.)

<sup>2)</sup> Der Name *Coccidium* hatte sich bald eingebürgert. Es mußte jedoch, wie LÜHE (1902) sagt, „der ältere Name *Eimeria* auf Grund des Prioritätsgesetzes erhalten bleiben, und der jüngere Name *Coccidium* gerät als Synonym in Fortfall“. LÜHE sagt weiter: „Diese durch die zoologische Nomenklaturgesetze erforderte Entscheidung hat gleichzeitig den nicht zu unterschätzenden Vorteil, daß nicht

gab eine Systematik der als ei- und kugelförmige Psorospermien beschriebenen Schmarotzer. AIMÉ SCHNEIDER (1881) beschrieb den Gang der Schizogonie bei *Eimeria nova*, nachdem er schon im Jahre 1875 die Gattung *Eimeria* aufgestellt hatte. Er gab die erste übersichtliche Einteilung der Coccidien.

R. PFEIFFER (1892) fand als erster die Schizogonie bei *Coccidium oviforme* oder *perforans*, welche Arten er für identisch erklärte. Er findet bei der Sporulation sowohl bei *Coccidium oviforme* wie bei *Coccidium perforans* den Restkörper und erkennt, daß in jedem der vier Sporoblasten je zwei Sporozoite neben einem Restkörper liegen. In seinen prachtvollen Photogrammen sind schon eine Anzahl der erst 1903 von METZNER beschriebenen Stadien zu finden. Als erster spricht er von exogener und endogener Entwicklung. Seine Arbeit deutete der Malariaforschung die Richtung an, auf der sie zum Ziele gelangte; denn die Hypothese, mit der er seine lichtvolle Arbeit schließt, hat sich bewahrheitet und ist für uns keine Hypothese mehr. Er schrieb: „Es wäre möglich, daß auch bei den Malaria-Parasiten exogene Zustände existieren, Entwicklungszyklen, die außerhalb des menschlichen Körpers, vielleicht im Leibe niederer Tiere (gewisser Insekten z. B.), vielleicht auch zum Teil mindestens im Boden sich abspielten. Diese exogenen Malariakeime können dann durch die Luft, durch das Wasser oder, worauf ROBERT KOCH mich aufmerksam machte, durch den Stich blutsaugender Insekten auf den Menschen übertragen werden.“

Auch L. PFEIFFER (1891) zog die Konsequenz, daß also die von SCHNEIDER aufgestellte Gattung *Eimeria* mit der Gattung *Coccidium* zu vereinigen wäre: „die Dauerformen der *Eimeria* müßten, wo sie unbekannt wären, gesucht werden und umgekehrt“. Durch diesen Dimorphismus können nach R. und L. PFEIFFER erst die starken Infektionen und die außerordentlichen Gewebszerstörungen erklärt werden, die den Tod der Wirte herbeiführen.

Dem Dimorphismus aber widersprach AIMÉ SCHNEIDER, da er in den Wirtstieren entweder Cysten mit Sichelkeimen oder Cysten mit Sporen gefunden hatte. Infolgedessen bestritt er den Zusammenhang dieser beiden Formen und hielt die von ihm aufgestellten Gattungen aufrecht. Desgleichen widersprach LABBÉ (1896) dem

---

mehr wie bisher der Name *Coccidium* gleichzeitig eine Ordnung und eine Gattung bezeichnet.“ FANTHAM (1910) schließt sich aber MINCHIN (1910) an: „We regret to see the familiar generic name *Coccidium* replaced by *Eimeria*; this is one of those many cases where, in our opinion rebellion against the law of priority in nomenclature is not only lawful but imperative.“

Dimorphismus, da er ein gleichzeitiges Auftreten von *Eimeria* und *Coccidium* als Doppelinfection deuten zu müssen glaubte. Als Beweis hierfür sagte er: „Dans tous les cas où j'ai rencontré ensemble une monogénique et une digénique, j'ai toujours pu les distinguer l'une et l'autre. Il y a toujours, dès les plus jeunes stades, des différences sensibles.“ Leider gibt er aber die Unterschiede bei den „les plus jeunes stades“ nicht an, die bisher auch noch nicht exakt beschrieben worden sind. Sein System weicht von dem SCHNEIDER's etwas ab; er gibt ein vollständiges Literaturverzeichnis über die Coccidienforschung vom Jahre 1839—1895. Einen großen Teil nehmen hierin die medizinischen Arbeiten ein, die in den Sporozoen den Erreger krebsartiger Geschwülste erblicken wollen. Da jedoch diese Arbeiten für die Zoologie von geringerem Interesse sind, muß ich sie übergehen, nur die von PODWISSOWSKY (1896) kann nicht unerwähnt bleiben. Neben den sehr guten Abbildungen von Schizogonien finden wir solche von Microgametocyten, in denen man deutlich die Microgameten erkennen kann (Zur Entwicklungsgesch. des *Coccidium oviforme* als Zellschmarotzer. Taf. 2 Fig. 38 u. 39, Taf. 3 Fig. 51), die er jedoch nur für einen Polymorphismus der endogenen Sporulation hält. Nach ihm wird nicht nur das Gallengangepithel, sondern auch die Leberzellen infiziert. Jedoch fügt er hinzu: „Wahrscheinlich handelt es sich hier um eine andere Art von Sporozoen.“ Jedenfalls ist das ganze Verhalten solcher infizierter Leberzellen sehr ähnlich der von SAWTSCHENKO neuerdings beschriebenen Krebsinfektion. PODWISSOWSKY's Arbeit ist aber noch besonders dadurch erwähnenswert, daß er in ganz jungen intracellulären Stadien neben dem Parasiten einen (wie schon v. WASIELEWSKI glaubt, durch Schrumpfung entstandenen) halbmondförmigen Körper beschreibt, den er als Decidua, SIMOND (1897) als eingedrunghenen Microgameten ansieht. Beides ist falsch; denn ein Merozoit besitzt kein sich ablösendes Schwanzende, und die Befruchtung tritt übereinstimmend mit der bei anderen Coccidienarten, wie ich gefunden habe, viel später ein. Auch ist es weder v. WASIELEWSKI noch mir gelungen, in feucht fixierten Präparaten dieses Gebilde zu finden.

SIMOND (1897) gelang es nun, den von R. PFEIFFER hypothetisch aufgestellten Entwicklungsgang durch das Experiment zu beweisen. Er fand, daß nach Verfütterung reifer Coccidiencysten an 11 Tage alten Kaninchen im Darm Sichelkeimbildung auftrat, also Schizogonie. Wie schon PODWISSOWSKY, fand auch er die Microgametocyten mit den Microgameten, die er wegen ihres Reichtums an Chromatin

Chromatozoiten nannte (diese sind vermutlich auch schon von LABBÉ, MINGAZZINI und sicher von SCHUBERG gesehen worden). SIMOND machte auch Angaben über die Bildung der Cystenmembran, die ich genau verfolgt habe und die im folgenden ausführlich beschrieben werden wird. LÉGER fand bei den Coccidien des Tausendfußes und v. WASIELEWSKI bei *Eimeria stiedae*, dem Coccidium des Kaninchens, an den Chromatozoiten (den Microgaméten) die Geißeln.

Den richtigen Entwicklungsgang der Coccidien legten aber erst SCHAUDINN und SIEDLECKI (1897) für die Coccidien des *Lithobius* fest.

Im Jahre 1903 klärte METZNER den Verlauf der exogenen Sporulationen in den Cysten von *Eimeria stiedae* durch Beobachtungen am lebenden Material auf. Einwandfrei stellte er auch den Vorgang des Ausschlüpfens der Sporozoiten aus der Cyste fest. 1904 stellte v. WASIELEWSKI den bis dahin bekannten Entwicklungszyklus dieser Gattung in seinen „Studien und Mikrophotogrammen“ zusammen und ergänzte ihn in etlichen Punkten. FANTHAM (1910) und HADLEY (1910), die den Entwicklungsgang von *Eimeria avium* beschrieben haben, geben in ihren Arbeiten wertvolle Vergleiche zwischen *Eimeria avium* und *Eimeria stiedae*. Immer noch ist aber *Eimeria stiedae* nicht vollkommen untersucht, so fehlen noch verschiedene Kernverhältnisse, die Unterschiede der jungen Schizonten, Macro- und Microgametocyten, es fehlt gänzlich die Entstehung der Microgameten und vor allem Zeit, Art und Ort der Befruchtung.

Vorliegende Arbeit soll über mehrere Punkte Aufklärung schaffen.

Für die Anregung zu dieser Arbeit wie auch für das lebhafteste Interesse, das Herr Prof. Dr. M. HARTMANN meinen Versuchen und meiner Arbeit entgegengebracht hat, sage ich ihm auch an dieser Stelle meinen aufrichtigsten und ergebensten Dank.

---

## II. Material.

An Material hat es mir nicht gefehlt, da mir durch die liebenswürdige Vermittlung von Prof. HARTMANN die im Königl. Institut für Infektionskrankheiten zu den verschiedensten Versuchen benutzten und getöteten Kaninchen sowie die an Coccidiose gestorbenen zur Verfügung gestellt wurden.

Unter ca. 250 Kaninchen konnte ich nur einige wenige finden, die von dieser Krankheit verschont geblieben waren.

Außerdem machte ich sechsmal künstliche Infektionen von je 5—7 gesunden, 2—6 Wochen alten Kaninchen. Im Alter von 10 Tagen waren diese von ihrer Mutter entfernt, mit steriler Milch aufgezogen und dann infiziert worden. Die Infektion führte ich zuerst wie METZNER u. a. mittels Schlundsonde aus. Weiter rührte ich die aussporulierten Cysten in Milch, die ich den Jungen vorsetzte. Die stärkste Infektion jedoch erreichte ich dadurch, daß ich die aussporulierten Cysten auf dünne Mohrrübenscheiben und auf sterilisiertes Heu ausstrich und dieses den Tieren zu fressen gab. Diese Infektion dürfte der natürlichen am meisten gleichen und ergab die besten Resultate. Nach 3 Tagen schon waren die Tiere krank (im Darmepithel konnte man Schizogonien finden), aber erst am 8.—12. Tage erreichte die Krankheit den Höhepunkt. Im Abstand von 1—2 Tagen wurden je 1—2 der so infizierten Tiere untersucht. (Die Versuche bewiesen auch die Identität des Darm- und Leberparasiten.)

Um in einem und demselben Kaninchen den Verlauf der Entwicklung von *Eimeria stiedae* verfolgen zu können, legte Herr Dr. HUNTEMÜLLER zweien meiner Kaninchen eine Darmfistel an, so daß man sich jederzeit aus dem Darm Material beschaffen konnte. Auch an dieser Stelle möchte ich ihm hierfür meinen Dank aussprechen. Die Kaninchen starben leider schon 4 Tage darauf.

---

### III. Die Coccidiose.

Unter den durch Protozoen erzeugten Krankheiten ist wohl die Coccidiose diejenige, die schon am längsten Gegenstand der Untersuchung ist. Seit HAKE (39) wollte man die Sporozoen und von diesen namentlich die Coccidien mit den Krebsgeschwülsten in Zusammenhang bringen. LABBÉ (96) wandte sich schon gegen diese Absicht, und SCHAUDINN (00) kritisierte die Flut dieser Arbeiten in außerordentlich scharfer Weise. Jedoch ist eine große Anzahl der protozoologisch arbeitenden Mediziner noch nicht völlig von dem Nichtvorhandensein der Sporozoen in malignen Tumoren überzeugt, z. B. SAUL (02).

Dieserhalb und wohl auch weil durch die Coccidiose öfters wertvolle Experimente an Versuchskaninchen gestört werden, hat diese Seuche so oft das Interesse von Medizinern erregt. Wegen der aber

gar zu oft vorhandenen zoologischen Unkenntnis der Mediziner konnte R. PFEIFFER trotz der vor 1892 über die Coccidiose erschienenen 98 Arbeiten von dieser Krankheit sagen, „daß sie bisher nur oberflächlich untersucht wäre“. Die Krankheit in ihrem Verlauf und in ihren Erscheinungen ist schon so häufig beschrieben worden, daß ich nur eine kurze Zusammenfassung davon geben und einige strittige Punkte berühren möchte. (Betreffs der verschiedenen Ansichten der Forscher über diese Seuche verweise ich auf ELMER 1870 und PODWISSOWSKY 1896.) In Berlin findet man fast kein Kaninchen, das bei der Sektion nicht im Darm oder in der Leber Spuren der Krankheit besitzt, ein Beweis, daß die Kaninchen eine leichte Infektion sehr leicht überstehen können. Vielleicht erlangen sie dadurch sogar eine gewisse Immunität; denn sie besitzen im Alter eine beträchtliche Widerstandskraft gegen diese Seuche. Bei leichter Infektion ist die Krankheit äußerlich kaum zu erkennen; nur eine geringe Mattigkeit scheint für einige Tage die Tiere zu befallen. Bei starker Infektion dagegen haben die Tiere starken Durchfall, werden außerordentlich matt, magern zusehends ab und können sich kaum aufrecht erhalten, bis schließlich der Tod eintritt. Fast stets zeigen die auf natürlichem Wege infizierten Tiere außerdem „eine feuchte Schnauze“ und verschleimte Augen, ein Symptom, an dem meistens erst die Krankheit erkannt wird, das jedoch oft ausbleibt, und dessen Ursache noch nicht entdeckt werden konnte. FANTHAM hat bei der Vogel-Coccidiose in dem Schleim, der auch bei den Vögeln an Nase und Augen auftritt, Cysten der *Eimeria avium* gefunden; jedoch ist es wohl fraglich, ob diese aus den Schleimhäuten des Mundes oder der Augen stammen, oder ob sie dahin gewischt wurden oder beim Fressen an diesem Schleim hängen blieben.

Bei der Sektion der erkrankten Kaninchen findet man in der Leber und im ganzen Darmtraktus unseren Parasiten. Bei älteren Kaninchen, die einer nochmaligen späteren Infektion oder einem Recidiv erliegen, sind typische „Leberknoten“, aber auch Geschwülste im Dünndarm und Blinddarm wie auch im Wurmfortsatz vorhanden, deren Wände ganz von Cysten und jüngeren Stadien erfüllt sind. Während die Leberknoten meist nur die Größe von Weizenkörnern erreichen, erlangen Darmgeschwülste die Größe einer türkischen Bohne oder einer Haselnuß. In den gelbweißen Leberknoten findet man Reinkulturen der Coccidien in einer käsig-eitrigen Masse. Hunderte, ja tausende Coccidien findet man hier in allen Stadien nebeneinander.

Den Vorgang der Leberinfektion konnte ich an verschiedenen

Schnitten von infizierter Leber verfolgen. Ein Parasit, der in einen Lebergang gelangt ist, infiziert bald eine Epithelzelle und erweitert durch sein eigenes Wachstum den Gallengang (Textfig. A). Die aus ihm entstehenden Merozoiten überfluten nun die in der Nähe liegenden Zellen des Gallenganges.



Textfig. A.

Ein Macrogametocyt und ein Schizont im Gallengang, der dadurch stark erweitert wird. Schnitt durch die Leber eines kranken Kaninchens. Heidenhain und Bordeauxrot. Vergr. 1560.

Das Epithel beginnt, Ersatz für die kranken Zellen zu schaffen; es wuchert so stark, daß man, wie Fig. 53 auf Taf. 3 zeigt, diese Wucherungen leicht mit Darmzotten verwechseln kann. Außerdem entsteht um die infizierte Stelle herum eine außerordentlich starke (vielleicht durch Kalkablagerungen) weißliche Bindegewebeschicht, die den so entstehenden Leberknoten nach längerer

Zeit gänzlich von dem Leberparenchym wie auch von den Lebergängen abschließt und daher eine gewisse Schutzvorrichtung gegen den Parasiten zu sein scheint. Dies ist jedoch nur bei alten Leberknoten der Fall, in denen wir dann nur noch degenerierte Cysten vorfinden.

Auch die Darmgeschwülste zeigen Wucherungen des drüsigen Epithels, jedoch fehlt ihnen die Einkapselung durch das Bindegewebe.

Wie von den meisten Autoren angegeben wurde, spielt sich die intracelluläre Entwicklung von *Eimeria stiedae* in Epithelien ab. Jedoch kann man auch Einwanderungen der Parasiten in die submucösen Gewebe feststellen, und zwar fand ich bei starker Infektion oft das Innere der Darmzotten ganz erfüllt von den Parasiten (Textfig. B u. C), was TH. SMITH dadurch erklären will, daß die infizierte Epithelzelle hypertrophiert, vielkernig wird, sich abkapselt und nun vom Epithel an den Seiten losgelöst in das Innere der Darmzotten sinkt. (TH. SMITH hält die eingebuchteten und zerklüfteten Microgametocyten, die v. WASIELEWSKI schon beschrieben hat, für besondere Schizogonien. Bei einigen sehr schönen Microgametocyten-

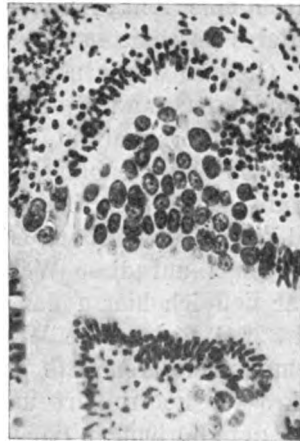
<sup>1)</sup> Für die Anfertigung der Photogramme bin ich Herrn Prof. Dr. ZETTNOW zu Dank verpflichtet.



bildern vermutet er nur, daß es solche sind, während er Fig. 5 u. 9 seiner Arbeit, zwei, meiner Meinung nach, typische Bilder von Microgametocyten, für Schizogonien hält. Aus dieser Auffassung nun folgert er, daß die Merozoiten in der Kapsel des Schizonten nochmals Schizogonien bilden und dadurch viele und kleinere Merozoiten hervorbringen. Da die Voraussetzung falsch ist, muß man auch diese Konsequenz zum mindesten für sehr unwahrscheinlich halten.) Oft finden wir in einer Zelle mehrere Parasiten, wie Textfig. Fc, außerdem Taf. 1 Fig. 8, 28, 29, Taf. 3 Fig. 53 zeigen.



Textfig. B.  
Darmzellen erfüllt von Parasiten.  
Dünndarmschnitt. HEIDENHAIN.  
Vergr. 100.



Textfig. C.  
Stück einer Darmzotte mit sehr  
vielen Parasiten. (Wie Fig. 2.)  
Vergr. 250.

Der Höhepunkt der Krankheit fällt mit dem Zeitpunkt zusammen, da die Cysten das Epithel verlassen. Von mehreren Forschern ist schon angegeben worden, daß die Parasiten zur Bildung von Macro- und Microgametocyten schreiten, wenn der Wirt, geschwächt durch die Schmarotzer, für diese nicht mehr genügend Nahrung hervorbringen kann. Ich glaube, dies für zutreffend halten zu müssen; denn ich habe gefunden, daß bei starker Infektion, also wenn der Wirt sehr schnell geschwächt ist, die Geschlechtsformen schon am 6.—7. Tage auftreten. Bei schwacher Infektion dagegen, wenn der Wirt daher nicht so bald geschwächt wird, treten Macro- und Microgametocyten erst am 10.—11. Tage auf.

#### IV. Methode.

Es wurde lebendes Material von *Eimeria stiedae* wie auch fixiertes untersucht, und zwar Ausstriche und Schnitte. Ausstriche, Darmstücke, Darmgeschwülste und Leberknoten wurden mit Sublimat-Alkohol, FLEMMING'scher Lösung, HERMANN'scher Lösung, nach BENDA oder mit Osmiumsäure fixiert. Die Stücke wurden zum Anfertigen von Schnitten in der gewöhnlichen Weise durch Alkohol und Chloroform in Paraffin eingebettet. Die Cysten brauchten hierzu jedoch eine Zeit von 6—8 Wochen; erst dann konnten sie ohne weiteres geschnitten werden.

Gefärbt wurde mit Hämatoxylin nach DELAFIELD und besonders nach HEIDENHAIN, öfters mit Nachfärbung von Eosin und Bordeauxrot oder Boraxkarmin, außerdem mit Alaunkarmin, Boraxkarmin, GIEMSA's Methylenblaueosin oder nach BENDA. Die schönsten Präparate erhielt ich bei der HEIDENHAIN'schen Hämatoxylinfärbung und kurzer Nachfärbung mit Boraxkarmin. Es gelang mir nach vielen Versuchen auf diese Weise auch, den Cysteninhalte zu färben, und zwar ließ ich hierzu das Material 10—14 Tage lang in Eisenalaun bei 32° C, färbte eine Woche mit Hämatoxylin bei gleicher Temperatur und differenzierte stark. Die Nachfärbung wurde unter dem Mikroskop kontrolliert und bei genügender Intensität abgebrochen. Sehr gute Färbungen lieferten auch Hämalaun und das DELAFIELD'sche Hämatoxylin.

#### Entwicklungsgang von *Eimeria stiedae*.

##### V. Sporogonie.

Folgen wir der historischen Entwicklung unserer Kenntnis von *Eimeria stiedae* (*Coccidium cuniculi*), so müssen wir mit der Beschreibung der in den Fäces enthaltenen Cysten beginnen. Dies hat gleichzeitig den Vorzug, daß wir die von METZNER (1903) fast vollständig untersuchten Vorgänge in der Cyste, die Sporulation, vorwegnehmen, hieran die Schizogonie anschließen können und dann zu den weniger untersuchten Stadien der Bildung der Geschlechtstiere und der bisher noch nicht beobachteten Befruchtung fortschreiten. In den frisch entleerten Fäces der kranken Kaninchen findet man eine große Zahl der Cysten oder Oocysten, die man bei oberfläch-

licher Betrachtung für Wurmeier halten könnte, wie es ja auch früher geschehen ist. Ihre Gestalt ist ein Umdrehungsellipsoid, dessen Größe außerordentlich schwankend ist.

Die Cysten sind

nach LEUCKART (1886)	24—37 $\mu$ lang	und	12—20 $\mu$ breit
„ LABBÉ (1899)	24—49 $\mu$ „	„	11—28 $\mu$ „
„ METZNER (1904)	28—42,5 $\mu$ „	„	14—28 $\mu$ „
„ HADLEY (1911)	21,71—40,08 $\mu$ lang	u.	15,03—25,03 $\mu$ breit.

Neben der durchschnittlichen Größe der Achsen von 28—36  $\mu$  Länge und 16—25  $\mu$  Breite konnte ich außerordentliche Schwankungen von diesen Mittelmassen beobachten. So war z. B. die kleinste von mir gefundene Cyste nur 18,2  $\mu$  lang und 11,7  $\mu$  breit.

HADLEY stellt das Verhältnis der kleinen Achse zur großen Achse  $\frac{a}{b}$  als Formindex auf und gibt für *Eimeria stiedae*

$$\frac{a}{b} = 0,632 \text{ an.}$$

Jedoch kann man bei der Variabilität der Größenverhältnisse der Achsen absolut nicht von einem konstanten Formindex sprechen. Während ich bei der schmalsten Cyste

$$\frac{a}{b} = \frac{16,9 \mu}{36,4 \mu} = 0,4643$$

gefunden habe, lieferte die der Kugel ähnlichste Cyste den Formindex

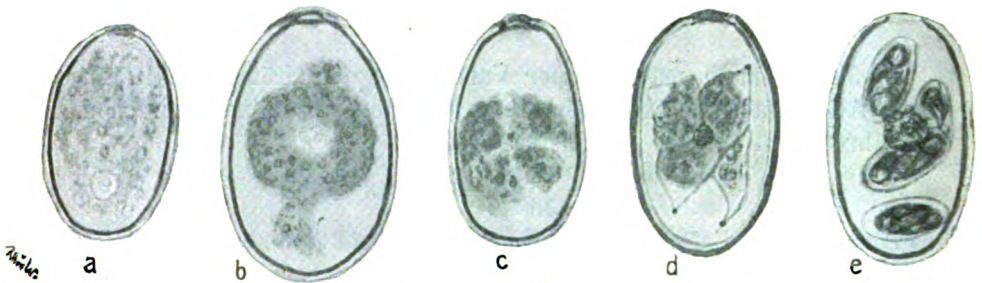
$$\frac{a}{b} = \frac{24,7 \mu}{31,2 \mu} = 0,7917.$$

An dem einen Ende der Längsachse ist die Cyste abgeflacht; hier ist die Micropyle, ein kreisrundes Loch in der Membran, das durch einen Gallertepfropfen verschlossen ist. Auf die Entstehung dieses Gebildes werden wir bei der Befruchtung zu sprechen kommen. Die Cystenmembran ist doppelt konturiert, stark lichtbrechend und farblos. Sie ist im Gegensatz zu der der Wurmeier vollkommen glatt. Die Stärke der Membran der in den abgelegten Fäces gefundenen Cysten schwankt zwischen 1  $\mu$  und 2  $\mu$ . Als Maximalwert hat HADLEY 2,5  $\mu$  gefunden.

Diese Cystenmembran ist, wie schon R. PFEIFFER sagte, „gegen mechanische und chemische Einflüsse enorm widerstandsfähig“. Sie ist ein idealer Schutz gegen irgend welche äußere Einwirkung. Das erklärt die außerordentliche Schwierigkeit, den Cysteninhalte zu fixieren und zu färben, da hierbei meistens die Membran stark schrumpft und das Bild unklar macht.

Das grobkörnige Protoplasma erfüllt zuerst das Innere der Cysten vollständig; in der Mitte erkennt man deutlich einer Vakuole gleichend den Kern (Textfig. Da). Entweder bald nachdem die Cysten nach außen gelangt sind, meistens aber schon vor der Entleerung zieht sich das Protoplasma unregelmäßig von der Membran zurück und ballt sich zu einer Kugel zusammen, welche die Membran nur in der Ebene der kleinen Achse der Cyste berührt. Die „Körnerkugel“ scheint dann in einer schwach rötlich gefärbten Flüssigkeit zu schwimmen. In der Richtung der großen Achse bleiben öfters unregelmäßig gewundene Protoplasmafortsätze oder -fäden bestehen, die an die Chalazen der Vogeleier erinnern (Textfig. Db).

Diese Gebilde sind es wohl, die R. PFEIFFER als „eine Leiste der Cystenmembran“, METZNER als „einen Trichterkanal in der die Protoplasmaugel umgebenden halbflüssigen Gallertmasse“ oder als „ein fadenartiges Gebilde“ deutet.



Textfig. D. Sporulation. Nach dem Leben. Vergr. 1080.

Für die weitere Entwicklung ist, wie R. PFEIFFER (1894) erkannte, wie METZNER (1903) feststellte, und wie man es jederzeit selbst beobachten kann, der Luftzutritt unbedingt notwendig. Daß die Sporogonie, wenn auch nur ausnahmsweise, im Darm erfolgen kann, was v. WASIELEWSKI (1904) „in einzelnen Fällen gelang nachzuweisen“, kann ich nicht bestätigen. Bei der von SCHAUDINN (1900) beschriebenen *Eimeria schubergi* aus dem Darm des Tausendfußes sollen die Macrogameten, welche tiefer im Darmgewebe sitzen, ihre ganze Entwicklung bis zur Ausbildung der Sporozoite durchmachen. Aber auch bei den ganz tief in den Darmzotten sitzenden Cysten von *Eimeria stiedae* fand ich nicht einmal das Anfangsstadium der Sporogonie, d. h. Cysten mit abgekugeltm Protoplasmainhalt. Solche Cysten waren erst im Lumen des Enddarmes, also kurz vor der Entleerung, zu finden. Cystenhaltiger Kot, den man in einer zuge-

schmolzenen Glasröhre aufbewahrt, weist nach beliebig langer Zeit auch nicht eine einzige Cyste auf, die eine Andeutung der Sporogonie erkennen läßt. Sobald man diesen Kot der Luft aussetzt, beginnen fast sämtliche Cysten zu sporulieren.

Die Sporulation verläuft ganz in der Weise, wie sie METZNER (1903) in seiner sorgfältigen Arbeit beschrieben hat. METZNER, der ausschließlich über die exogene Sporulation gearbeitet hat, ist es durch Gewährung der günstigsten Bedingungen gelungen, die Minimalzeiten für diesen Teil des Entwicklungsganges festzustellen. Auch ich konnte die Sporulation nur im Leben verfolgen, da die Färbung aus den oben angegebenen Gründen noch nicht geglückt ist. Ich kann seine Angaben vollkommen bestätigen und möchte noch einiges hinzufügen. Während man in den Cysten, die von Protoplasma erfüllt sind, einen deutlichen Kernfleck sieht, den ich in gefärbten Präparaten als Caryosomkern erkannte, wird dieser in der Körnerkugel nach ca. 15 Stunden bei Luftzutritt undeutlich. An seine Stelle treten blasse, bis zur Peripherie reichende, helle Streifen auf (Textfig. Dc), an deren Ende sich vier Buckel aus der Kugel hervorbölen. Nach abermals 15—20 Stunden tritt die Buckelbildung deutlich zutage (Textfig. Dd). Nach nunmehr 4 Stunden kann man in jedem der vier Buckel, die wie vier zusammengepreßte Kugeln aussehen, je einen Kern vorfinden. Im Laufe einer Stunde grenzen sich die Kugeln deutlich ab und gehen nach 87 Minuten in das Pyramidenstadium über. Nach 15 Minuten drängt sich an der Spitze jeder Pyramide ein kleiner, stark lichtbrechender Körper heraus. Dieses Spitzkörperchen, das METZNER SCHNEIDER'SCHES Körperchen nennt, identifizierten früher SCHUBERG, LABBÉ, METZNER und BÜTSCHLI mit den Richtungskörpern der Metazoeneier. Hierzu müßte jedoch der Nachweis erbracht werden, daß es vom Chromatin des Kernes stammt. Die proximalen Partien der Pyramiden wachsen stark und werden wasserhell, während die basalen Teile fein granuliert erscheinen. Nach ca.  $3\frac{1}{2}$  Stunden biegen sich die Spitzen der Pyramiden um, die Biegungsstellen verengern sich mehr und mehr, bis sich die Spitzkörperchen ablösen (Textfig. Dd). Nun trennen sich die Pyramiden unter Zurücklassung eines kleinen Restkörpers und bilden wieder vier jetzt getrennte Kugeln. Diese Kugeln haben sich nach 10 Stunden in  $7\ \mu$  lange und  $5\ \mu$  breite Ellipsen verwandelt, deren jede zwei polständige ca.  $4\ \mu$  große Kerne enthält (Textfig. De). Diese Ellipsen scheiden jede eine Membran aus, aus derem einen Pol sich wiederum eine Micropyle, das sog. STIEDA'SCHE Körperchen oder STIEDA'SCHE Knöpfchen bildet. Die vier so

entstandenen Gebilde nennt man Sporoblasten. Diese sind 14—18  $\mu$  lang und 6—8  $\mu$  breit. In den Sporoblasten entstehen dann, wie schon BALBIANI (1884) erkannte, durch Zweiteilung die Sporozoitien, komma- oder keulenförmige Gebilde, die so an der Seite eines grobgranulierten, recht großen Restkörpers liegen, daß immer das verdickte Ende des einen mit dem zugespitzten Ende des anderen zusammen liegt. Im Gegensatz zu HADLEY möchte ich betonen, daß sowohl in der großen Cyste als auch im Sporoblasten stets ein Restkörper zu finden ist (Textfig. De).

Die Sporogonie vom Einkugelstadium bis zur Bildung der Sporozoitien in den Sporoblasten dauert nach METZNER 2 $\frac{1}{2}$  Tage. Sicherlich ist dies aber die Minimalzeit, die er nur durch so günstige Bedingungen erreicht hat, wie sie die Cysten in der Natur kaum vorfinden. v. WASIELEWSKI gibt hierfür 5 Tage an. Bei natürlichen Verhältnissen wird man nach 4 Tagen die an der Oberfläche liegenden Cysten aussporuliert finden, während die nach dem Innern der Fäceskugeln liegenden Cysten alle vorhergehenden Stadien aufweisen. Je weniger Sauerstoff aus der Luft an die Cysten gekommen ist, um so weiter werden diese in ihrer Entwicklung zurückgeblieben sein.

METZNER legt nun außerordentlich viel Wert auf die Feuchtigkeit der Luft und betont, daß man die Cysten in einer feuchten Kammer aufbewahren müsse. Jedoch habe ich beobachtet, daß dies für Cysten, die aus den entleerten Fäces stammen, absolut gleichgültig ist. FANTHAM sagt über die im Birkhuhn gefundenen Cysten von *Eimeria avium*, welche wohl die der *Eimeria stiedae* ähnlichste Form ist: „When freshly voided soft droppings of grouse coccidian oocysts are allowed to dry, the oocysts in the surface layers rapidly develop sporocysts, the inner ones remaining unaffected.“ Ich möchte behaupten, daß dieser Satz auch für *Eimeria stiedae* Geltung hat. Anders ist es allerdings bei den Cysten, die METZNER untersucht hat. Er hat nämlich sein Material aus dem Coecum, dem Processus vermiformis und besonders aus der Leber, in der man ja Reinkulturen der Cysten ohne jede Beimengung von Bakterien findet, entnommen. Die Cystenmembran dieser Formen, die den Darmkanal noch nicht passiert haben, ist noch nicht widerstandsfähig genug, um austrocknen zu dürfen. Sie müssen unbedingt in einer feuchten Kammer aufbewahrt werden, wenn sie nicht in ganz kurzer Zeit schrumpfen sollen. Bei der Untersuchung dieser Stadien muß man natürlich eine feuchte Kammer anwenden; aber auch dann noch zeigt eine große Zahl von Cysten besonders aus der Gallblase und den Leberknoten durch Degeneration, daß sie noch nicht lebensfähig waren.

Zum Beweise hierfür möchte ich einen Auszug aus meinem Protokollbuch geben.

5. Dezember 1910. Cystenhaltiges Material aus Darm und Leber eines sehr stark infizierten Kaninchens wird in Petrischalen dünn ausgebreitet.

2 Schalen A erhalten Material aus dem Coecum.

2 " B " " " dem Processus vermiformis.

2 " C " " " aus dem Dünndarm.

2 " D " " " der Galle.

2 " E " " " " " "

(in E Inhalt filtriert und ausgewaschen).

In A, B und C Cysten im Einkugelstadium. Nur in C etliche Cysten, die ganz von Protoplasma erfüllt waren. In D und E alle Cysten noch von Protoplasma erfüllt.

[In eine große Schale wird Wasser gegossen und zur Sauerstofferzeugung *Spirogyra* hineingelegt; die offenen Petrieschalen werden auf Korken gesetzt; das Ganze wird mit einem Glasdeckel zugedeckt und ans Fenster gestellt. Um die Fäulnis zu verhindern, wird auf eine Schale Thymol gelegt.]

6. Dezember 1910. In A und B alle Cysten im Einkugelstadium.

In C Mehrzahl im Einkugelstadium.

In D und E sind sich die Cysten gleich geblieben.

8. Dezember 1910. In A und B an ausgetrockneten Stellen Cysteninhalte im Vierkugelstadium; bei einigen Cysten haben sich schon die Umdrehungsellipsoide, die Sporoblasten, gebildet.

In C viele Vierkugelstadien; meist aber noch Einkugelstadien. Es sind Übergänge der Vierkugelstadien zu finden.

In D. Im Gallensaft ist der größte Teil der Cysten im Einkugelstadium; große Anzahl der Cysten noch ganz von Protoplasma erfüllt, das die erste Andeutung der Degeneration, starke Grobkörnigkeit, zeigt. In einigen Cysten tritt Zweiteilung des Protoplasmas ein. Wenige Vierkugelstadien.

- In E ist das Protoplasma der Cysten normaler als in D. Nur sehr wenige Vierkugelstadien. (Messungen ausgeführt.)
10. Dezember 1910. In A und B einige aussporulierte Cysten, d. h. in den Sporoblasten sind die beiden Sporozysten zu erkennen.
12. Dezember 1910. In A aussporulierte Cysten häufig. Ellipsoidstadien vorwiegend. Restkörper deutlich sichtbar.  
 In B wie in A, jedoch sind noch einige Vierkugelstadien zu finden.  
 In C wie in B. An ausgetrockneten Stellen sind einige Cysten geschrumpft.  
 In D. Bei der Mehrzahl ist das Protoplasma zerfallen. Neben einigen Einkugelstadien finden sich auch Vierkugelstadien und selbst Ellipsoidstadien, in denen jedoch das Protoplasma im Zerfall ist. Keine aussporulierten Formen. Mehrere Zweiteilungen (Degeneration). An vielen ausgetrockneten Stellen starke Schrumpfungen der Membran.  
 In E viele Cysten noch ganz von Protoplasma erfüllt (Degeneration oft durch Grobkörnigkeit angedeutet, auch mehrere Zweiteilungen vorhanden). Keine aussporulierten Formen. Schrumpfungen an ausgetrockneten Stellen.
14. Dezember 1910. In A, B und C Cysteninhalte aussporuliert mit wenigen Ausnahmen in C.  
 In D Cysteninhalte meistens zerfallen, mehrere Zwei- und Dreiteilungen (Textfig. E). Vierkugelstadien und wenige Vierellipsenstadien, bei denen der Zerfall des Protoplasmas schon im Gange ist.  
 In E viele Cysten noch im Einkugelstadium. Mehrere Zweiteilungen, einige im Zerfall. Etliche Vierkugel- und Vierellipsenstadien (diese entwickeln sich normal weiter und sind in ca. 12 Tagen aussporuliert).

Wir sehen also: Die aus dem Coecum stammenden Cysten, die wohl unmittelbar vor der Entleerung stehen, sind reif zur Sporulation. Ihre Cystenmembran ist auch gegen Eintrocknen widerstandsfähig und schrumpft nicht, was bei den aus dem Dünndarm stam-



menden Cysten häufiger eintritt. Sowie jedoch Cysten aus der Leber oder der Galle eintrockneten, schrumpfte die Membran. Bei diesen ist also die Feuchtigkeit eine Bedingung der Lebensfähigkeit.

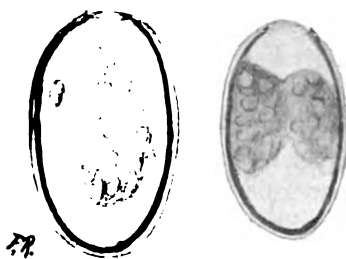
Daß sämtliche Cysten in D, die im Gallsaft lagen (Textfig. E), degenerierten, während die aus derselben Galle stammenden Cysten in E, die vom Gallsaft befreit im Wasser lagen, langsam aber normal sporulierten, ist wieder ein Beweis, daß der Sauerstoffzutritt zur Sporulation unbedingt erforderlich ist.

Über die Kernvorgänge bei der Sporulation von *Eimeria stiedae* sind die feineren Einzelheiten noch nicht bekannt, da das Fixieren und besonders das Färben wegen der Resistenz der Membran noch nicht gelungen ist, und man daher auf das Beobachten des lebenden Objekts angewiesen ist.<sup>1)</sup>

Wenn wir in den vier Sporoblasten einer Cyste die Sporozoitien und den Restkörper deutlich erkennen, so können diese Cysten in einem Kaninchen eine neue Infektion hervorrufen.

METZNER gelang es, während der Beobachtung die Sporozoitien zum Ausschlüpfen aus der Cyste zu veranlassen. Wenn nämlich Duodenalsaft bei etwas erhöhter Temperatur auf die Cysten wirkt, so wird erst die Micropyle der Cysten und dann die der Sporoblasten frei, und bald fangen die Sporozoitien an sich zu bewegen. Nach METZNER schlüpfen sie zuerst aus den Sporoblasten und dann aus den Oocysten, während HADLEY bei *Eimeria avium* und bei *Eimeria stiedae* fand, daß die Sporoblasten aus der Oocyste schlüpfen und dann erst die Sporozoitien die Sporoblasten verlassen.

Ich konnte diesen Vorgang sich auf beide Arten vollziehen sehen. Da aber die Sporoblasten wohl kaum irgendwelche Eigenbewegung ausführen können, muß man annehmen, daß der von METZNER beschriebene Verlauf der reguläre ist. Wenn die Sporoblasten die



Textfig. E.  
Degenerierte Cysten (bei Sauerstoffabschluß). Nach dem Leben.  
Vergr. 1080.

<sup>1)</sup> Es ist mir jedoch gelungen, Cysten, die noch ganz von Protoplasma erfüllt waren, außerordentlich gut zu färben (Taf. 2 Fig. 47–51), wenn ich sie entweder bei 32° C sehr lange beizte und färbte oder sie vor dem Färben mit einer angewärmten Lösung von GRÜBLER'S Pankreatin behandelte. Auf diesem Wege wird es auch vermutlich glücken, die verschiedenen Stadien der Sporulation zu färben.

Cyste verlassen, wie es HADLEY beschreibt, wird vermutlich der Druck des Deckgläschens diese sonst unerklärliche Bewegung verursacht haben.

Die freien Sporozoiten sind kommaförmige Gebilde von 10—15  $\mu$  Länge und 4  $\mu$  Breite; das Vorderende ist spitz ausgezogen und fein granuliert. Im hinteren verdickten Ende finden wir einen stark lichtbrechenden Körper. Der Kern, der kein Caryosomkern zu sein scheint, liegt in der Mitte. Genaue Angaben über den Kern kann ich noch nicht machen, da, wie ich schon oben sagte, der Cysteninhalt noch nicht gefärbt werden konnte. Die Bewegung der Sporozoiten ist noch nicht genügend geklärt. Man kann häufig ein Krümmen und Sichstrecken und damit eine ruckweise Fortbewegung der Sporozoiten beobachten. Oft sieht man ein Drehen um die Längsachse und eine langsame Vorwärtsbewegung. Jedoch scheint auch ein gregarinenartiges Fortschieben durch Ausscheiden einer Gallertmasse am hinteren Ende möglich zu sein.

Das Ausschlüpfen der Sporozoiten und damit die Infektion vollzieht sich nicht im Magen der Kaninchen, sondern erst im Darm, was experimentell bewiesen ist; denn nicht der Magensaft, sondern erst der Duodenalsaft macht die Micropyle frei. Daher muß man auch, um die Sporozoiten beobachten zu können, Duodenalsaft oder Pankreatin und nicht Magensaft anwenden.

Die Cysten gelangen also per os in den Magen. Schon durch die Körperwärme werden die Sporozoite beweglich und warten nun auf die Befreiung im Darm. Hier dringen sie ca. 15 cm vom Pylorus entfernt in die Zellen der Darmwand ein, kugeln sich ab und beginnen nun mit der intracellulären Entwicklung, der endogenen Sporulation oder Schizogonie, durch welche die Autoinfektion zustande kommt und an die sich die geschlechtliche Differenzierung des Parasiten reiht.

---

## VI. Schizogonie und Merozoiten.

Einige Tage nach der Verfütterung von Coccidiencysten findet man das Darmepithel  $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{2}$  m vom Pylorus entfernt mit Schizonten und Schizogonien überschwemmt.

Da diese endogenen Coccidienformen im Gegensatz zu den aeroben exogenen Stadien außerordentlich empfindlich sind, und da sie ganz an die anaerobe Lebensweise angepaßt sind, so sterben sie selbst

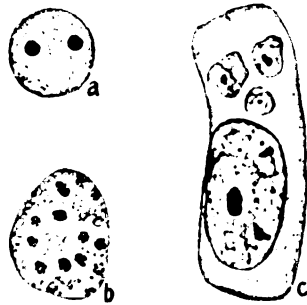
auf heizbarem Objektisch schon nach 10 Minuten ab. Es ist daher vollkommen unmöglich, an einem einzigen Tiere den Gang der Schizogonie zu beobachten, und man ist darauf angewiesen, die in fixierten Präparaten gefundenen Stadien zu kombinieren.

Der in eine Zelle eingedrungene Sporozoit kugelt sich ab und wächst auf Kosten der Wirtszelle heran. Das Protoplasma dieser Zelle wird zum größten Teil absorbiert und ihr Kern wird an die Basis gedrängt. Hypertrophie der Zelle, wie sie SCHAUDINN im Epithelgewebe des Darms der Lothobien durch Schizogonien der *Eimeria schubergi* entstanden, beschreibt, habe ich bei Schizogonien der *Eimeria stiedae* nur sehr selten gefunden, während sie fast stets durch Macro- oder Microgametocyten hervorgerufen wird.

Das Protoplasma der Schizonten erscheint fast gar nicht differenziert. Es ist homogen oder weist nur eine ganz feine Körnelung auf. Der Kern ist, wie schon HARTMANN erkannt hat, ein Caryosomkern mit schmaler heller Kernsaftzone. Schon außerordentlich früh, kurz nach dem Eindringen in eine Zelle, fängt der Kern an, sich zu teilen, und zwar konnte ich als erste Teilung eine Zwei- oder eine Vierteilung beobachten (Taf. 1 Fig. 1 u. 2, Textfig. F a). Häufig sind daher zwei resp. vier Caryosome in einer Kernhöhle zu erblicken, die dann in ebenso viele Teile zerfällt.

Die Vierteilung kommt dadurch zustande, daß die zweite Kernteilung schon vor Beendigung der ersten einsetzt. Zur multiplen Teilung, zu der es bei *Adelea ovata* (JOLLOS) kommt, ist hier der erste Schritt getan, und die verschiedenen Arten der Kernvermehrung scheinen mehr und mehr ineinander überzugehen und auf eine Grundform, die Zweiteilung, zurückgeführt werden zu können.

Während der Schizont sein Wachstum noch fortsetzt, vermehren sich die vier Caryosomkerne durch Zweiteilung (Taf. 1 Fig. 3 u. 4). Häufig schnürt sich das Caryosom durch, während die Kernsaftzone noch eine Zeitlang bestehen bleibt; wir finden dann zwei Caryosome in einer Kernsaftzone (Taf. 1 Fig. 3). Oft auch können wir zwei ausgesprochene Caryosomkerne noch längere Zeit durch eine Centrodosome verbunden sehen (Taf. 1 Fig. 4). SCHAUD-



Textfig. F.

a) Schizont nach der ersten Kernteilung. b) Schizont vor der Schizogonie. c) Darmepithelzelle mit drei eingedrungenen Merozoiten. Vergr. ca. 1900.

(Aus HARTMANN.)

DINN's Angaben für *Eimeria schubergi* gelten in diesem Falle auch für *Eimeria stiedae*: „von Spindelfasern und Poldifferenzierungen ist keine Spur wahrzunehmen“. Hiermit decken sich auch die Angaben von FANTHAM über *Eimeria avium* und von HADLEY über dasselbe Coccid.

So entstehen in den Schizonten meist 16, oft auch mehr Kerne (Taf. 1 Fig. 5 u. 6, Textfig. A), die an die Oberfläche der Schizonten wandern und sich äquatorial anordnen. Die Caryosome dieser Kerne lockern sich auf (Taf. 1 Fig. 7, Textfig. Fb), ähnlich wie bei der *Adelea ovata* (JOLLOS) und verlieren einen Teil ihres Chromatins an den Außenkern. So entsteht ein Kern aus einem feinen Gerüstwerk, dem gröbere Chromatinbrocken aufgelagert sind, wie schon eine Abbildung in HARTMANN's Praktikum deutlich erkennen läßt, und wie auch meine Fig. 7 auf Taf. 1 zeigt. Nun lagert sich das Protoplasma um die Kerne, und unter Zurücklassung eines Restkörpers, der meist an dem einen Pole zu finden ist, lösen sich die wurmförmigen Merozoiten voneinander los. Das so entstandene Bild wird von den Autoren mit der Anordnung der Teile einer Orange verglichen (Taf. 1 Fig. 8). Die Merozoiten verlassen ihre Wirtszelle und bohren sich in andere Zellen ein, die sich in der Nähe befinden, und infizieren auf diese Weise das Nachbargewebe. Oft findet man in einer Zelle mehrere Parasiten (Textfig. Fc). Die Merozoiten sind von den Sporozoiten deutlich zu unterscheiden, während diese keulenförmig oder kommaförmig sind, sind jene sichelförmig oder wurmförmig, nämlich an beiden Enden gleichmäßig verjüngt; außerdem besitzen sie einen Caryosomkern.

Es ist mir geglückt, das Eindringen eines solchen Merozoiten in eine Zelle zu beobachten. In einem frischen Ausstrichpräparat konnte ich einen in eine Zelle erst halb eingedrungenen Merozoiten bei seiner Bewegung beobachten. Während er sich einerseits leicht krümmte und streckte und eine drehende Bewegung ausführte, schien er andererseits sich nach Gregarinenart vorwärts zu schieben, was man wegen einer Spur, die er hinter sich ließ und die stärker lichtbrechend war als der übrige Darminhalt, vermuten durfte. So bohrte sich der Merozoit langsam in die Zelle ein und drehte dann das Vorderende herum, vermutlich um sich nun abzukugeln (Taf. 1 Fig. 9 u. 10). Dieser Vorgang hatte ca. 5 Minuten in Anspruch genommen. Eine Weiterentwicklung konnte ich jedoch nicht mehr beobachten.

Der eingedrungene Merozoit bildet dann schließlich eine Kugel von ca.  $5\ \mu$  Durchmesser. Der Kern teilt sich nach der schon oben beschriebenen Weise und die Schizogonie verläuft in genau derselben

Art, wie wir sie oben beschrieben haben. HADLEY'S Angaben, daß sich bei den Merozoiten der Kern oft schon vor dem Eindringen in eine Zelle teilt, kann ich nicht bestätigen. Wohl sieht man bei der Färbung nach GIEMSA öfters das Chromatin des Kernes in Brocken zusammenliegen (Taf. 4 Fig. 55), jedoch glaube ich nicht, dies für eine beginnende Kernteilung deuten zu dürfen. In der Regel habe ich gefunden, daß die Schizogonien 16 Merozoiten hervorbringen. Vereinzelt findet man auch größere Schizonten mit einer entsprechenden Anzahl von Merozoiten.

v. WASIELEWSKI beschreibt „Merozoitencysten“, deren Keime wesentlich in Gestalt und Zahl von den eben beschriebenen abweichen. Er schreibt: „Es kann nicht zweifelhaft sein, daß diese Cysten ebenfalls zur ungeschlechtlichen Vermehrungsart, zur Schizogonie, gehören und nicht etwa mit den Microgametocyten zu verwechseln sind.“ Vergleicht man jedoch seine Abbildung dieser Merozoitencyste (bei v. WASIELEWSKI Taf. I Fig. 3) mit der Abbildung seines Microgametocyten (ebenda Taf. II Fig. 3), so wird man erkennen, daß diese beiden Abbildungen im wesentlichen übereinstimmen; allerdings sind sie (in der Reproduktion) so unscharf, daß sie eine exakte Deutung sehr erschweren. Sowohl die Größe dieser „Merozoiten“ ist dieselbe wie die der Microgameten, als auch ist die Anordnung in beiden Gebilden die für die Microgametocyten charakteristische; die kleinen Keime sind nämlich spiralig um ein Zentrum, einen in der einen Abbildung deutlich zu erkennenden Restkörper, gelagert. Ich möchte also diese „Schizogonien“ v. WASIELEWSKI'S trotz seiner Verwahrung dagegen für Microgametocyten ansprechen. v. WASIELEWSKI spricht überdies stets von Merozoitencysten. Dieser Ausdruck könnte eine falsche Anschauung hervorrufen, da man ja unter Cysten bei Coccidien ganz charakteristische Gebilde versteht. Allerdings ist der Parasit von dem Inhalt seiner Wirtszelle durch eine feine Membran getrennt, von der man jedoch noch nicht weiß, ob sie vom Parasiten stammt oder ob sie ein Produkt der Zelle ist.

Durch mehrere in dieser Weise nacheinander auftretende Schizogonien und die dadurch hervorgerufene Verödung und Zerstörung des Darmepithels leiden selbstverständlich die Sekretions- und Resorptionserscheinungen außerordentlich. Ob der Wirt nun nicht mehr imstande ist, für den Parasiten genügend Nahrung hervorzubringen, oder ob im Darm Antitoxine erzeugt werden und deshalb der Parasit einen anderen Weg der Entwicklung einschlagen muß, ist eine offene Frage. Die Autoren sind hierüber verschiedener Ansicht. Eines von beiden muß wohl eintreten; den je stärker die Infektion ist,

desto früher hören die Schizogonien auf, was im Kapitel III schon erwähnt wurde.

Es ist bisher beschrieben worden, daß der Parasit nun die Microgametocyten und Macrogametocyten hervorbringt, daß er sich also zur Entwicklung geschlechtlich differenzierter Formen anschickt. Bevor jedoch dies eintritt, werden, wie ich gefunden habe, Merozoiten erzeugt, die sich ganz wesentlich von den bisher bekannten unterscheiden.

Es treten nämlich einige Tage, bevor man im Kote der Kaninchen Coccidiencysten finden kann, Schizogonien auf, die statt 16 Merozoiten nur 4 solcher Tiere neben einem großen wurstförmigen Restkörper enthalten (Taf. 1 Fig. 11). Wenn diese Merozoiten noch in der Wirtszelle liegen, kann man an ihnen außer dem Kern an dem einen Ende, das wir später als das vordere Ende erkennen werden, einen deutlichen mit Hämatoxylin stark färbbaren Chromatinfleck sehen. In einigen Abbildungen von v. WASIELEWSKI, die sonst für die cytologischen Feinheiten nicht geeignet sind, ist derselbe deutlich zu erkennen (bei v. WASIELEWSKI Taf. 1 Fig. 6). v. WASIELEWSKI erwähnt dies Körnchen nur ganz kurz: „bisweilen glaubt man einen kernartigen Körper im Vorderende zu erkennen.“

Aber schon R. PFEIFFER sagt im Jahre 1892 in seiner Arbeit über die Coccidienkrankheit: „Ganz vereinzelt fanden sich Sichel, welche an einem Pole einen sehr kurzen, borstenförmigen Fortsatz trugen, über dessen Funktion im übrigen nichts sich eruieren ließ.“ Auch HARTMANN (uned.) machte vor einigen Jahren die gleiche Beobachtung an lebenden Tieren. HADLEY (1910) hat in einigen Merozoiten der *Eimeria avium* an dem einen Ende Granula gefunden, die er mit den Blepharoplasten vergleichbar findet.

Als ich einige solcher Sichel im Dünndarminhalt eines infolge einer außerordentlich starken künstlichen Infektion gestorbenen Kaninchens fand, tötete ich zwei weitere Tiere dieser Versuchsgruppe und konnte jene Merozoiten sowohl lebend (Taf. 1 Fig. 13—17) beobachten, wie auch Präparate davon anfertigen (Taf. 1 Fig. 12, 18, 19).

Diese Tiere sind  $9,35 \mu$  bis  $11,4 \mu$  lang und ca.  $4 \mu$  breit. Während ihr Vorderende etwas abgestutzt ist und in einen schmalen Fortsatz ausläuft, ist ihr Hinterende verjüngt wie das der übrigen Merozoiten. Im ersten Drittel des Tieres liegt ein deutlicher Caryosomkern. Kurz hinter dem Fortsatz kann man wiederum ein kernartiges Gebilde, das man als Basalkorn deuten muß, sehen, von dem aus ein starrer  $1,7 \mu$  langer Borstenstift nach außen führt. Am Ende dieses borstenförmigen Fortsatzes sitzt eine  $4-5 \mu$  lange Geißel (Textfig. G). Im

gefärbten Präparat ist das Basalkorn außerordentlich gut zu erkennen und oft durch einen Rhizoplasten mit dem Kern verbunden (Taf. 1 Fig. 18, 19), während man die Geißel hier seltener finden kann. Jedoch habe ich in einem Präparat eine sehr schön gefärbte Geißel gefunden (Taf. 1 Fig. 12). Hier kann man am Ende der Geißel noch eine knopfartige Verdickung sehen, ein Beweis dafür, daß die Geißel eine Centrodosome vorstellt. Das Protoplasma ist alveolig oder weist besonders im hinteren Ende eine Ansammlung von Körnchen auf. Die Tiere sind ganz nach dem Typ der Protomonaden gebaut. Naturgemäß ist die Art der Fortbewegung dieser geißeltragenden Merozoiten eine andere als die der oben beschriebenen. Bei gleichmäßigem Schlagen der Geißel schwimmen die Tiere langsam vorwärts, während sie, um schnell vorwärts zu kommen, mit dem hinteren Ende drehende Bewegungen ausführen (Taf. 1 Fig. 13 u. 15). Die Geißel ist also nicht das eigentliche Bewegungsorgan, wie bei den Flagellaten, sondern nur ein außer Funktion gesetztes, aber doch noch vererbtes Gebilde, eine atavistische Reminiszenz. Daß sie vielleicht eine Funktionsänderung erfahren hat und eine Art Tastorgan ist, dürfte nicht so ganz von der Hand zu weisen sein. In dem Augenblick nämlich, als eines der Tiere in die Nähe einer Darmepithelzelle kam, machte sein spitzes Hinterende plötzlich sehr schnelle schraubenförmige Bewegungen, während die Geißel ruhig die tastende Bewegung weiter vollführte.

Unmittelbar vor der Epithelzelle war die Geißel plötzlich verschwunden (Taf. 1 Fig. 14), sei es, daß sie sich umgelegt hatte, sei es, daß sie an dem borstigen Fortsatz abgebrochen war. Mit diesem nach vorn bohrte sich der Merozoit durch die Schraubenbewegung des Hinterendes vorwärtsdrängend ein kleines Stück in die Zelle ein. Leider war er nicht lebensfähig genug, um dies vollenden zu können.

Durch diesen Befund werden die Coccidien den Flagellaten noch bedeutend näher gerückt.

Die zuerst von BÜTSCHLI ausgesprochene, dann besonders von HARTMANN und LEGER vertretene Theorie von der Verwandtschaft der Telosporidien mit den Flagellaten konnte bisher für die Gruppe der Coccidien nur durch das Vorhandensein der Geißeln bei den Microgameten gestützt werden.



Textfig. G.  
Vorderende eines geißeltragenden Merozoiten.  
Nach dem Leben. Vergr. ca. 3000.

Betrachten wir nun die Stadien von *Herpetomonas jaculum*, die LÉGER und DUBOSQUE (1910) in der Arbeit „Selenococcidium intermedium — et la systématique des sporozoaires“ abgebildet haben! Hier finden wir neben den echten Flagellaten, den „formes monadiennes“ LÉGER's, Stadien, welche die Geißel bis auf einen Rest verloren haben, und die LÉGER als „stades grégariens“ bezeichnet. Diese besitzen „le flagelle transformé en rostre fixateur“. Fast genau so, wie die formes monadiennes von *Herpetomonas jaculum* sieht der von mir beschriebene geißeltragende Merozoit aus. In dem Augenblick, da dieser beginnt, in eine Epithelzelle einzudringen, geht die Geißel, die nun nur hinderlich sein würde, verloren, und es bleibt nur noch ein Merozoit mit borstenförmigem Geißelstumpf übrig, der dem „stade grégarien“ von *Herpetomonas jaculum* vergleichbar ist.

Da die gewöhnlichen Merozoiten gar keine Geißel besitzen, — nach HADLEY kommt vereinzelt ein Basalkorn vor — so haben wir hier bei einer einzigen Gattung eine kontinuierliche Reihe von den Flagellaten bis zu den einfachen sichelförmigen Coccidien-Merozoiten, die auch nicht die geringste Andeutung einer einst vorhanden gewesenen Geißel aufweisen. Die geißeltragenden Merozoiten unterscheiden sich von *Herpetomonas* außer durch äußere für die Systematik weniger in Betracht kommende Merkmale, wie Größe und Form, vor allem durch das Fehlen des Blepharoblasten, während wir bei *Herpetomonas* Kern, Blepharoblast und Basalkorn vorfinden.

Während *Herpetomonas* also binucleär ist, ist der Coccidien-Merozoit nach dem Typ der Protomonadinen gebaut. Die Abstammung der Coccidien von protomonadinen Flagellaten, wie sie HARTMANN aufstellte, und welcher Ansicht sich LÉGER und DUBOSQUE vollkommen angeschlossen haben, dürfte nunmehr unwiderlegbar bewiesen sein.

Aus diesen Merozoiten entstehen nun erst die geschlechtlich unterschiedenen Macro- und Microgametocyten. Welcher Umstand nun geschlechtsbestimmend einwirkt, ist eine Frage, die immer noch unbeantwortet bleiben muß.

Die eingedrungenen Merozoiten kugeln sich wieder ab und bilden hier zuerst Parasiten, die den Schizonten sehr ähnlich sind. Durch sehr langes Färben aber konnte ich sehr gute Unterschiede und Erkennungsmerkmale der Schizonten, Macrogametocyten und Microgametocyten hervorbringen.

Bei der ungeschlechtlichen Form der Schizonten, deren Kerne sich ja sehr bald teilten, war das Protoplasma fast homogen; der Kern zeigte eine schmale, nicht gar zu deutliche Kernsaftzone. Die

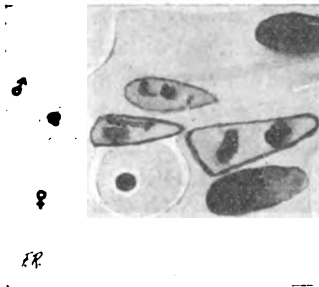


Microgametocyten nun haben sehr stark färbbares, granuliertes Protoplasma mit kleinen Vakuolen; ihr Kern verliert sehr früh die Kernsaftzone, da das Chromatin diese bald ganz erfüllt; er erscheint dann außerordentlich groß im Verhältnis zu den noch kleinen Parasiten.

Die Macrogametocyten, die späteren Macrogameten, weisen in der Jugend vacuoliges Protoplasma auf und vor allem eine sehr helle und breite Kernsaftzone. In späteren Stadien kann man sie an den typischen, kugeligen, großen Granula erkennen (Textfig. H).

## VII. Microgametocyten und Microgameten.

Die jungen Microgametocyten sind, wie eben gesagt, daran zu erkennen, daß sie sich bedeutend stärker färben als die Schizonten und Macrogametocyten (Textfig. 8). Das ganze Plasma scheint schon chromatische Substanz in feinsten Verteilung zu enthalten. Aber auch der Kern, der sich zuerst kaum vom Kern der anderen beiden Stadien unterscheidet, zeigt, wie meine Präparate beweisen, bald eine ganz charakteristische Veränderung. Das Chromatin des Caryosoms lockert sich auf, geht in die Kernsaftzone über, bis diese ganz verschwunden ist und der Kern bedeutend größer als vorher erscheint. An diesen Kernverhältnissen erkannte ich die Microgametocyten in einem bedeutend jüngeren Stadium als v. WASIELEWSKI, nach dessen Angaben man sie erst bei einer großen Anzahl von Tochterkernen als solche feststellen kann. Während HADLEY bei *Eimeria avium* sich v. WASIELEWSKI anschließt, hat FANTHAM die Microgametocyten dieses Coccidiums ebenfalls schon in jüngerem Zustande als solche erkannt, was aber aus seinen Abbildungen nicht klar zutage tritt.



Textfig. H.

Junger Micro- und Macrogametocyt.  
Microgametocyt chromatinreich, ohne  
Kernsaftzone. Macrogametocyt alveo-  
lär, vacuolig; mit Kernsaftzone.  
Dünndarmschnitt. HEIDENHAIN.  
Vergr. 1560.

Dies Austreten der Kernsubstanz schreitet fort. Der Kern zeigt zuerst kuglige und unregelmäßig zerstreute Höcker, die sich auflösen und dann in das Zellplasma auswandern (Taf. 1 Fig. 20). Dadurch wird der Kern stark gelockert und zerklüftet. Während dieser Vorgang rapide fortschreitet (Taf. 1 Fig. 20—23), wächst der Microgametocyt bedeutend heran, und die Tochterkernchen lagern sich nun an der Peripherie des Parasiten. Plötzlich scheint dann das noch übrige Chromatin des Kernes auseinanderzufallen (Taf. 1 Fig. 24), und nur ein schattenhafter Restkörper deutet später an, wo der Kern gewesen ist.

Die Entstehung der Tochterkerne macht den Eindruck einer Kernknospung, und zwar wird zur Bildung der scharf begrenzten Tochterkerne die ganze Kernsubstanz verbraucht, wie es SCHAUDINN für *Adelea ovata* und *Coccidium lacazei* angegeben hat. Bei diesen teilt sich allein das Caryosom heteropol, die Tochtercaryosome wandern nach der Peripherie des Tieres und sind die Attraktionszentren für das Chromatin.

Es ist aber bei *Eimeria stiedae* auch nicht wie bei *Eimeria schubergi*, bei der das Caryosom untätig im Zentrum der Zelle verbleibt, und sogar zugrunde gehen soll, während die anderen chromatischen Kernbestandteile (Chromidien) an die Peripherie wandern und dort Tochterkerne bilden.

Bei *Eimeria stiedae* wird die ganze Kernsubstanz zur Teilung verbraucht. Vollkommen vereint und gleichzeitig, also ohne sich voneinander zu trennen, erzeugen die Bestandteile des Kernes die Tochterkerne. Während man zuerst die heteropolen Teilungen deutlich erkennen kann, folgen diese schließlich so schnell aufeinander, daß man das Bild einer multiplen Kernteilung, eines Zerfalls des Kernes in hunderte Tochterkerne, vor sich hat.

So haben wir hier wieder einen Übergang der Zweiteilung zur multiplen Teilung.

Bei der Schizogonie trat die zweite Teilung des sich in zwei Hälften teilenden Kernes vor Beendigung der ersten ein, während hier die schnelle Folge heteropoler Teilungen des Kernes die multiple Teilung hervorbringt.

Von den Fadenknäueln, zu denen sich bei der von SCHAUDINN beschriebenen Form von *Eimeria schubergi* die Tochterkerne vereinigen, konnte ich nichts wahrnehmen. Immerhin können auch im Zellplasma Veränderungen stattfinden, und Bilder zustande kommen, wie sie HARTMANN in seinem Praktikum abbildete, Bilder, in denen die Sekundärkerne in chromatischen Körnergruppen eingelagert zu

sein scheinen und das Bild einer Chromidialzelle entsteht (Textfig. J). Stets also bleibt bei *Eimeria stiedae* das Caryosom bestehen, wie es von HARTMANN für die echten Caryosome der Protozoen angenommen wird.

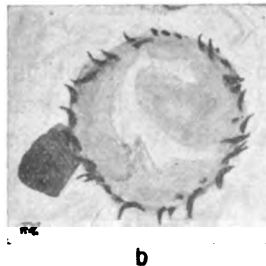
Die nun folgenden Stadien sind kuglige, dann ovale oder längliche Gebilde, deren Größe außerordentlich schwankt, die aber im Verhältnis zu den Schizonten und Macrogametocyten sehr groß werden (Taf. 1 Fig. 25—27). Sie sind sehr leicht zu erkennen. Ihr Plasma scheint zerfallen zu sein und zeigt ein oder mehrere schattenhafte Plasmaansammlungen, die HADLEY bei *Eimeria avium* als Restkörper bezeichnet. Um diese sind nämlich in fixierten Präparaten die Kerne spiralig gruppiert. Diese Kerne teilen sich nun noch einmal, wie Fig. 28 (unten rechts) auf Taf. 1 zeigt, durch eine typische Zweiteilung, die den Eindruck einer primitiven Mitose macht. Ob nur eine oder zwei solcher Teilungen vorkommen, ließ sich nicht feststellen. Immerhin macht das Auftreten dieser Art Mitose, die von der vorausgegangenen Kernvermehrung verschieden ist, es im hohen Grade wahrscheinlich, daß wir es hier mit einer Reduktionsteilung zu tun haben, deren Vorkommen im Entwicklungskreis ein theoretisches Postulat ist (Taf. 1 Fig. 28, 29, Textfig. K). SIMOND



Textfig. J.

Microgametocyt. Sekundärkerne durch chromatische Körnergruppen verdeckt (Chromidien). Vergr. 1900.

(Aus HARTMANN.)



Textfig. K.

Sehr kleiner kugliger Microgametocyt mit vollständig entwickelten Microgameten.

a) Obere Kugelzone eingestellt. b) Äquatoriale Zone eingestellt.

Dünndarmausstrich. DELAFIELD. Vergr. 2340.

behauptet, daß die Microgameten unmittelbar und nur aus den Tochterkernen entstehen; ob sich bei der Bildung der Microgameten auch das Plasma beteiligt, indem es sich um die länglichen Chromatinbrocken lagert, stellte v. WASIELEWSKI als zweifelhaft hin; bei *Eimeria avium* haben sowohl FANTHAM als auch HADLEY nichts davon gefunden. Für *Eimeria schubergi* steht die Beteiligung des Protoplasmas bei der Microgametenbildung nach den Beobachtungen SCHAUDINN's fest. Aus meinen gefärbten Präparaten geht nun hervor, daß dies auch bei *Eimeria stiedae* der Fall ist. Deutlich sieht man, daß sich der Kern in einem länglichen, beiderseits verjüngten, protoplasmatischen Tierchen befindet. Auch die Geißeln sind in diesem Präparat gut zu sehen (Taf. 1 Fig. 30, 31). Wie die zwei Geißeln der Microgameten entstehen, ist noch nicht aufgeklärt. Nicht unwahrscheinlich dürfte es sein, daß sie ein Produkt der zuletzt erwähnten Kernteilung wären. Dies einwandsfrei darzustellen, ist sehr schwierig, da man nur sehr selten die Geißeln dieser kleinen Tiere zu Gesicht bekommt.

Die 2,0—2,5  $\mu$  großen Microgameten sind kommaförmig; in der Mitte liegt der Kern, und am dickeren, vorderen Ende sehen wir einen stärker färbbaren Fleck, den wir wieder als Basalkorn ansehen können (Taf. 1 Fig. 30). Während v. WASIELEWSKI behauptet, daß die beiden am vorderen Ende inserierten Geißeln von dort aus frei bewegt werden können, habe ich gefunden, daß die eine Geißel stets als Schleppeißel in der Verlängerung des Körpers erscheint, was beweist, daß sie sich im vorderen Teile an den Körper anlegt oder mit diesem in irgendeiner Weise verbunden ist. Die Angaben v. WASIELEWSKI's sind schon deshalb anzuzweifeln, weil seine Abbildungen aus Trockenpräparaten gewonnen wurden, da, wie er sagt, die Geißeln „beim Einschluß in Öl oder Kanadabalsam oder Wasser verschwinden“. Die Bewegung der Microgameten ist eine schraubenförmige.

In einem Schnittpräparat konnte ich beobachten, wie die Microgameten die sie umgebende dünne Membran des Microgametocyten wie auch die Wirtszelle sprengen und diese verlassen (Taf. 1 Fig. 28).

---

### VIII. Macrogametocyten.

Gleichzeitig mit den Microgametocyten treten die Macrogametocyten auf, die ich auch im Jugendstadium leicht erkennen konnte.

Ihr Kern ist nämlich von einer breiten Kernsaftzone umgeben, und ihr Protoplasma ist von Vacuolen durchsetzt (Textfig. H). In diesem Jugendstadium habe ich sehr oft zwei Chromatinbrocken gesehen, die aus dem Kern stammen und nach außen wandern (Taf. 2 Fig. 32 bis 34). Ob diese Körper eine Chromatinreduktion des Kernes bedeuten, oder ob sie mit den chromatoiden Granula zusammenhängen, von denen v. WASIELEWSKI annimmt, daß sie den Kern in Tropfenform verlassen, kann ich nicht entscheiden. Trotz vieler Mühe und Zeit, die ich verwandte, um diesen Zusammenhang zu eruieren und die Entstehung der chromatoiden Granula festzustellen, ist mir dies nicht gelungen.

Vorläufig müssen wir daher als Tatsache hinnehmen, daß in einem vorgerückteren Stadium der Macrogametocyten die kugeligen chromatoiden und plastinoiden Granula auftreten (Taf. 2 Fig. 35—36).

SIMOND beschreibt nun einen sichelförmigen oder halbmondförmigen Nucleolus in der Kernsaftzone des Macrogametocyten, den er, was auf keinen Fall richtig ist, für einen eingedrungenen Microgameten hält.

Diese Ansicht, daß wir hier einen eingedrungenen Microgameten vor uns hätten, wird dadurch widerlegt, daß ich die Befruchtung von *Eimeria stiedae* übereinstimmend mit der bei den anderen Coccidienarten in einem viel späteren Stadium, nämlich kurz bevor sich die doppelt konturierte Membran bildet, eintreten sah.

v. WASIELEWSKI wies darauf hin, daß er diesen Halbmond nie gefunden habe, und daß er ihm auch keine Bedeutung beimessen könne; ja, er bemerkt sogar, daß er vielleicht ein Kunstprodukt sei, das durch die Besonderheiten der Fixierungs- und Färbemethode SIMOND's begünstigt wurde.

Dies ist nicht der Fall; denn wenn auch nur selten, so habe ich das Gebilde doch in einigen Macrogametocyten gesehen (Textfig. L).

Dieses halbmondförmige Gebilde ist, wie schon JOLLOS (1909) bei *Adelea ovata* erläuterte (Arch. f. Protistenk. Bd. 15 Taf. 23 Fig. 2), eine Ansammlung von „kleinsten Brocken und Körnchen chromaticher Substanz“, die für gewöhnlich diffus über den Außenkern verteilt ist.

In den größeren noch kugelartigen Macrogametocyten können wir schon die chromatoiden Granula als kleine Kugeln von  $1-1\frac{1}{2}\mu$



Textfig. L.

Junger Macrogametocyt.  
Chromatische Substanz des  
Außenkernes in einem halb-  
mondförmigen Gebilde  
eint. Vergr. 1900. (Aus  
HARTMANN.)

Durchmesser finden, welche den Kernfarbstoff gut annehmen. Zwischen ihnen liegen die etwas größeren plastinoiden Nahrungsgranula, die sich aus dem Cytoplasma bilden. Außerdem kann man noch häufig unregelmäßig verteilte Schollen finden, die sich dann, wenn der Macrogametocyt ovale Gestalt annimmt, bandförmig anordnen und ein Wabengerüst bilden, das sich mit dem Außenkern in Verbindung setzt (Taf. 2 Fig. 37, 39, 40, 44, Taf. 3 Fig. 52). Auch diese wabigen Bänder nehmen den Kernfarbstoff gut an. Der Macrogametocyt wird, wenn er seine Zelle ganz ausfüllt und diese bis auf geringe Reste resorbiert hat, oval (Taf. 2 Fig. 38). Die chromatoiden Granula ordnen sich nun in dichten Gruppen an seiner Oberfläche an und scheiden nach außen hin eine dünne Membran aus, die nur an dem einen Pole, an der späteren Micropyle, eine Öffnung behält (Taf. 2 Fig. 41—42). Die ersten Angaben über diesen Vorgang hat SIMOND gemacht, welchen Vorgang ich bestätigen muß, und den ich noch weiter verfolgen konnte. Die Granula platten sich nämlich ab und verschmelzen miteinander (Taf. 2 Fig. 43—44). Bevor aber durch das Ausscheiden der zweiten Kontur der Cystenmembran die bekannte doppelt-konturierte Membran der Coccidiencyste entstehen, tritt die Befruchtung ein.

---

### IX. Befruchtung.

Die Befruchtung ist bisher für *Eimeria stiedae* noch nicht gesehen worden. Ich konnte sie zum erstenmal am 27. November 1911 und desgleichen zwei Tage später im Leben verfolgen.

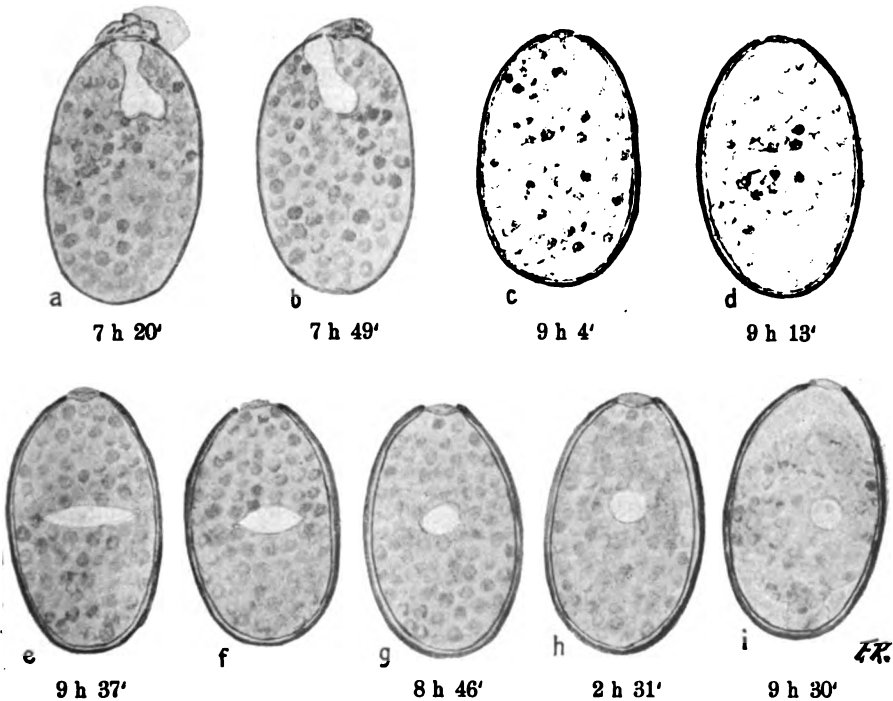
Ungefähr 40 cm vom Pylorus eines sehr stark infizierten Kaninchens entfernt fand ich geradezu eine Überschwemmung des Darms durch Coccidiencysten, die teils noch einfache, teils aber schon doppelt-konturierte Membranen besaßen. Da ich diesen Unterschied der Membran wohl auf fixierten Präparaten, nicht aber im Leben gesehen hatte, hoffte ich, hier die Entstehung der zweiten Membrankontur beobachten zu können, was mir auch gelungen ist.

Nach FANTHAM'S Angaben über die Befruchtung von *Eimeria avium*, der Form, welche mit *Eimeria stiedae* die größte Ähnlichkeit besitzt, besonders aber nach den wohl irrtümlichen Feststellungen HADLEY'S, der die Befruchtung im Gegensatz zu FANTHAM bei *Eimeria avium* beschreibt, wenn schon der Macrogamet in der Cyste abgekugelt ist, wenn also das erste Stadium der Sporogonie einsetzt,

durfte ich die Befruchtung nicht so früh erwarten, wie ich sie gefunden habe.

Ich sollte sehen, daß der Entstehung der doppelt-konturierten Membran der Oocyste die Befruchtung unmittelbar vorausgeht.

Man darf wohl annehmen, daß die Microgameten durch chemotaktische Reizungen veranlaßt die weiblichen Macrogametocyten aufsuchen. Kurz vor der Annäherung der Microgameten an die Micropyle wandert der Kern des Macrogameten, der bis dahin im Mittelpunkt des die Cyste vollkommen ausfüllenden Protoplasmas gelegen hat, gegen diese Cystenöffnung hin und streckt ihr einen pseudopodienartigen Lappen entgegen (Textfig. Ma). Wenn nun ein Microgamet durch die Micropyle eingedrungen ist, drängt aus



Textfig. M. Befruchtung im Leben beobachtet.

a—e) Abends den 27. November. f—h) Vormittag und Mittag den 28. November.  
i) Vormittag den 29. November. Vergr. 1080.

der Cyste Plasma heraus, um sie zu verschließen. Dies ist der bei der Beschreibung der Cyste erwähnte Protoplasmapfropfen, der die Cyste gegen das Eindringen weiterer Microgameten schützt. Er ist

es, der das Fixieren und Färben des Cysteninhaltes so außerordentlich erschwert.

Der Kern des Macrogameten und der Microgamet bilden nun ein hantelförmiges, stark lichtbrechendes Gebilde, das zuerst in der Längsachse der Cyste steht und die Micropyle noch berührt (Textfig. Mb). Dann dreht es sich aber langsam um  $90^\circ$  und wandert in die Mitte der Cyste (Textfig. Mc u. d), so daß es nach  $1\frac{1}{2}$  bis 2 Stunden in der kurzen Achse liegt. Im fixierten Präparat könnte man diesen hantelförmigen Kern sehr wohl mit einem in Teilung begriffenen Kern verwechseln; die Beobachtung des lebenden Materials zeigt aber die Fortentwicklung und schließliche Abkuglung dieses Gebildes und danach die Verschmelzung der weiblichen und männlichen Kernsubstanzen.

Die chromatoiden Granula, die ja schon vorher längs der ersten Cystenmembran abgeplattete Gruppen gebildet hatten, verschmelzen vollkommen (Taf. 2 Fig. 45—46) und nach und nach tritt ganz deutlich die innere zweite Kontur der Membran auf, so daß 3 Stunden nach dem Beginn der Befruchtung die doppelt-konturierte Membran gebildet ist (Taf. 2 Fig. 47—48).

In gefärbten Präparaten kann man nun in der hantelförmigen Kernmasse Längsfäden unterscheiden (Taf. 2 Fig. 47). Die Enden dieses Gebildes brauchen sich nur noch zuzuspitzen, und wir erblicken vor uns die Befruchtungsspindel, die ich im Leben in außerordentlich großer Anzahl gesehen habe, deren Färbung mir jedoch bisher noch nicht gut gelungen ist (Textfig. Me u. f und 13; Taf. 2 Fig. 48). In diesem Stadium verweilen die Cysten mehrere Stunden und entwickeln sich nur sehr langsam weiter.

Die Spindel zieht sich nun mehr und mehr zusammen und bildet einen ovalen und dann runden, ziemlich großen Kern (Textfig. Mg u. h). Im gefärbten Präparat und ganz besonders in den Präparaten, die mit HEIDENHAIN gefärbt, stark differenziert und dann mit Boraxkarmin nachgefärbt waren, konnte man dann zwei schwarze Caryosome in einer roten Kernsaftzone sehen (Taf. 2 Fig. 49—51). Diese Caryosome verschmelzen und bilden ein einziges großes Caryosom, das von einer deutlichen, auch im Leben erkennbaren Kernsaftzone umgeben ist. Bis zur Erreichung dieses Stadiums waren ca. 20 Stunden verlaufen.

Am nächsten Tage kugelte sich der Cysteninhalt aller der Cysten, welche befruchtet waren, ab (Textfig. Mi), und es begann die Sporulation, die ich ja am Anfange des Entwicklungsganges beschrieben habe.



## X. Zusammenfassung.

(Siehe Textfig. N.)

Die von Protoplasma erfüllten Coccidiencysten besitzen einen Caryosomkern (1). Die nur bei Sauerstoffzutritt, daher nie in einem Wirtstiere stattfindende Sporogonie verläuft in der Weise, daß sich zuerst das Protoplasma in der Cyste abkugelt (2) und dann unter Zurücklassung eines Restkörpers in 4 Kugeln teilt (3), die sich in Ellipsen umwandeln (4). In den Ellipsen, den sog. Sporoblasten entstehen je zwei Sporozoiten (5).

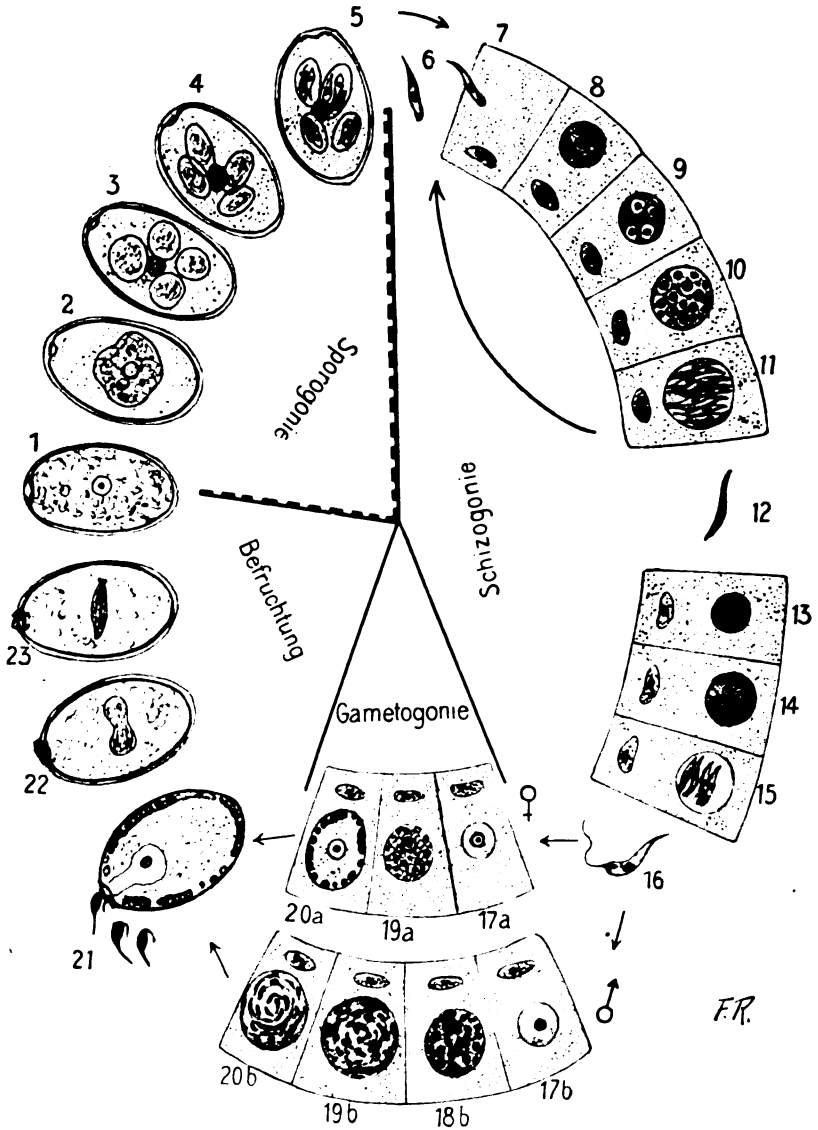
Nun erst können durch die Cysten andere Kaninchen infiziert werden. Mit der Nahrung werden sie aufgenommen und gelangen in das Duodenum. Der Duodenalsaft erst befreit die Sporozoiten, die erst aus dem Sporoblasten, dann durch die Micropyle aus der Cyste schlüpfen. Die Sporozoiten (6) sind am Vorderende abgerundet. In eine Zelle eingedrungen (7) kugeln sie sich ab und werden zum Schizonten (8). Der Caryosomkern des Schizonten teilt sich in zwei oder gleich in vier Teile (9). Die so entstandenen Tochterkerne teilen sich weiter durch Zweiteilung (10). Um die Kerne sammelt sich Protoplasma. Schließlich kommt es zur Durchschnürung des Protoplasmas des Schizonten; hierbei entstehen 16—32 wurmförmige Merozoiten (11) mit Caryosomkernen. Diese Merozoite werden frei (12), dringen in eine andere Epithelzelle ein und infizieren so das in der Nähe liegende Gewebe. Es entstehen aus ihnen ebenfalls Schizogonien; so folgen die Schizogonien mehrere Male aufeinander. Endlich jedoch kommt es zur Bildung von Schizogonien, die sich wesentlich von den vorherigen unterscheiden.

Es entstehen nun meist nur vier Kerne (13 u. 14), die auch zur Bildung von nur vier Merozoiten (15) führen. Diese Merozoiten besitzen außer dem Caryosomkern vorn ein Basalkorn, an das sich ein borstenartiger Fortsatz mit einer Geißel anschließt (16).

Aus diesen Merozoiten entstehen die geschlechtlich differenzierten Formen des Coccids, die Macro- und Microgametocyten.

In den Macrogametocyten, die von Schizonten hauptsächlich durch die breitere Kernsaftzone des Caryosomkerns zu unterscheiden sind (17 a), bilden sich plastinoide und chromatoide Granula (19 a), die an die Oberfläche wandern und hier nach außen hin eine Membran bilden (20 a).

Die Microgametocyten verlieren die Kernsaftzone sehr früh (17b), der Kern teilt sich fortgesetzt heteropol (18b) und zerfällt schließlich (und endet also in einer multiplen Teilung) (19b).



Textfig. N. Entwicklungskreis von *Eimeria stiedae*. Sporogonie exogen (punktiert). Schizogonie, Gametogonie und Befruchtung endogen. Befruchtung oft erst im Darmlumen.

Nach einer Zweiteilung der kleinen Tochterkerne (Reduktion) entstehen die Microgameten, die spiralig um ein Zentrum gelagert sind (20 b). Die Microgameten (21) haben zwei Geißeln, deren eine eine Schleppeißel ist. Im Epithel oder auch, wenn der Macrogametocyt schon die Wirtszelle verlassen hat, im Darm-lumen, dringt ein Microgamet durch die Micropyle ein und vereinigt sich mit dem Kern des Macrogameten, welcher der Micropyle einen pseudopodienartigen Lappen entgegengestreckt hatte (21). Die Micropyle wird dann durch einen Plasmapfropfen verschlossen. Nach der Befruchtung verschmelzen die chromatoiden Granula vollständig, und es kommt zur Bildung der doppelt-konturierten Cystenmembran.

Der Kopulationskern ist zuerst ein hantelförmiges Gebilde (22), nimmt dann Spindelgestalt (23) an, um schließlich einen Caryosomkern zu bilden (1).

Um sich nun weiter entwickeln zu können, muß, wie schon oben gesagt, die Cyste den Wirt verlassen, da zur Sporogonie der Zutritt von Sauerstoff unbedingt erforderlich ist.

Neu an dem Entwicklungszyklus von *Eimeria stiedae* ist:  
 die Unterscheidung junger Schizonten, Macro- und Microgametocysten (8, 13, 17 a u. 17 b),  
 die Art der Kernteilung der Schizonten (9, 14) und  
 das Auftreten der kleineren Endschizonten mit vier geißeltragenden Merozoiten (15, 16);

ferner:

die Teilung der Microgametocystenkerne und die Entstehung der Microgameten (17 b, 18 b, 19 b),

dann:

die Bildung der Cystenmembran (20 a u. 21) und  
 die Befruchtung (21, 22, 23), die zu einer Cyste mit Caryosomkern (1) führt.

### *Eimeria falciformis.*

Fräulein Dr. R. ERDMANN fand bei ihren Untersuchungen über Sarcosporidien in der Maus coccidienhaltiges Material, das sie mir in freundlichster Weise überließ. Ich möchte ihr dafür nochmals meinen ergebensten Dank aussprechen, denn es ist mir dadurch ermöglicht worden, einen weiteren Beweis für die von mir beschriebene Art der Cystenmembranbildung zu liefern und außerdem im ge-

färbten Präparat von *Eimeria falciformis* die Befruchtungsstadien zu finden, die ich bei *Eimeria stiedae* im Leben verfolgen konnte.

*Eimeria falciformis* lebt im Epithel des Darmes und, wie Frl. Dr. ERDMANN gefunden hat, auch im Epithel und im subepithelialen Gewebe des Magens der Maus, wo bisher noch kein Coccid gefunden worden ist.

EIMEB (1870), A. SCHNEIDER (1874) und besonders SCHUBERG (1892 und 1895) haben uns in großen Zügen mit den verschiedenen Entwicklungsstufen von *Eimeria falciformis* bekannt gemacht. Der Entwicklungsgang dieser etwas kleineren zur selben Untergattung wie *Eimeria stiedae* gehörigen *Eimeria falciformis* stimmt, wie ja nicht anders zu erwarten, ganz mit dem von *Eimeria stiedae* überein. Es erübrigt sich daher, ihn hier noch einmal zu rekapitulieren. Nur einige neu gefundene Stadien will ich in folgendem beschreiben.

Die Microgameten sind auch hier kommaförmige, fast nur aus chromatischer Kernsubstanz bestehende Tiere. Man findet sie in den in Epithelzellen eingeschlossenen Microgametocyten spiralig um ein Zentrum angeordnet (Taf. 4 Fig. 56). Sie besitzen eine Geißel, die man in der Verlängerung des Körpers sieht, die sog. Schleppgeißel und eine schwerer sichtbare Geißel, die am verdickten Vorderende inseriert ist (Taf. 4 Fig. 57).

In den Macrogametocyten erkennen wir außer dem alveolären und vacuoligen Protoplasma sehr gut die chromatoiden Granula, deren Tätigkeit ich bei der Bildung der Cystenmembran wieder genau verfolgen konnte (Taf. 4 Fig. 58).

Sie wandern nämlich an die Oberfläche der Macrogametocyten, ordnen sich hier in Gruppen an und scheiden nach außen hin eine dünne Membran aus (Taf. 4 Fig. 59, 60). Diese Gruppen von chromatoiden Granula verschmelzen dann mehr und mehr, bis die Befruchtung eintritt. Dann erst bildet sich die hier nur  $0,7 \mu$  bis  $1 \mu$  starke doppelt konturierte Cystenmembran. Wegen der geringen Dicke der Cystenmembran und wegen ihrer daher vielleicht geringeren chemischen Resistenz ist es bei *Eimeria falciformis* viel leichter den Cysteninhalten zu färben als bei *Eimeria stiedae*. Daher konnte ich auch in mit Giemsa behandelten Präparaten die Befruchtungsstadien gut gefärbt finden, so daß diese Präparate von *Eimeria falciformis* die bei *Eimeria stiedae* im Leben beobachteten Befruchtungsvorgänge wertvoll ergänzen.

Ich fand eine Cyste, bei der die chromatoiden Granula noch in Gruppen und Schollen angeordnet waren, und die von einer nur einfachen dünnen Membran umgeben war. In der Nähe der Cyste

konnte man mehrere Microgameten sehen. Besonders um die Micropyle drängte sich eine beträchtliche Zahl der männlichen Tierchen. Der weibliche Kern hatte der Micropyle und also den Microgameten flaschenhalsförmig einen pseudopodienartigen Chromatinlappen entgegengestreckt, um die Kernverschmelzung zu ermöglichen (Taf. 4 Fig. 61). (Diese Cyste befand sich nicht im Epithel, sondern im Subepithelialgewebe des Magens.)

Nachdem ein Microgamet in die Cyste eingedrungen ist, entsteht die doppelt konturierte Membran. Die Micropyle wird durch Plasma aus dem weiblichen Tiere geschlossen.

Der hantelförmige Kopulationskern dreht sich herum und bildet die in der Richtung der kleinen Achse liegende Spindel. In der Spindel kann man dunkle, aus nebeneinander liegenden Körnchen bestehende Fäden sehen, die sich von einem Pole zum anderen ziehen (Taf. 4 Fig. 63). An diesen Polen liegen die stark gefärbten Kernmassen, die mit Hilfe des Spindelapparates mehr und mehr aufeinanderücken (Taf. 4 Fig. 64).

Das Plasma in der Cyste zieht sich bei *Eimeria falciformis* etwas früher von der Membran zurück als bei *Eimeria stiedae*, wo dies erst eintritt, wenn der Kern wieder eine kugelige Form angenommen hat. Hier geht dies schon vor sich, während die Spindel noch besteht.

Da ich jedoch dies bei *Eimeria falciformis* nicht im Leben, sondern nur in fixierten Präparaten gesehen habe, halte ich es für möglich, daß das Zurücktreten des Protoplasmas von der Cystenmembran beim Fixieren durch das Eindringen der Fixierflüssigkeit begünstigt und beschleunigt worden ist.

Langsam nähern sich also die ♂ und ♀ Kerne. Die Spindelfäden verschwinden mehr und mehr (Taf. 4 Fig. 65, 66), und wir sehen in einer Kernsaftzone zwei Caryosome eingeschlossen. Erst wenn auch diese verschmolzen sind, ist die Befruchtung ganz abgeschlossen (Taf. 4 Fig. 67).

[Außer dieser *Eimeria falciformis* hat Frl. Dr. ERDMANN noch Entwicklungsstadien eines anderen Coccids gefunden, daß sowohl in Größe wie in der Entwicklung mehr dem *Cryptosporidium muris* zu gleichen scheint, das aber auch intraepithelial ist wie *Eimeria*.]

## Literaturverzeichnis.

- 1893 BAGINSKY: Über die Coccidienkrankheit der Kaninchen. Arch. Anat. Phys.
- 1884 BALBIANI: Leçons sur les Sporozoaires, publiées par Pelletant. Paris.
- 1889 BÜTSCHLI: Protozoen I. BRONN's Klassen und Ordnungen, Heidelberg.
- 1910 CHAGAS, C.: Etudes de citologia em nova especie de Coccidio „Adelea Hartmanni“ do intestino do *Dysdercus ruficollis* L. Mem. do Inst. Oswaldo Cruz. Rio de Janeiro 1910 Bd. 2.
- 1895 CLARKS, JACKSON: A Study of Coccidia met with in mice. Quart. Journ. of micr. sc.
- 1911 DOFLEIN: Lehrbuch der Protozoenkunde. 3. Aufl. Fischer, Jena.
- 1870 EIMER, TH.: Über die ei- und kugelförmigen Psorospermien der Wirbeltiere. Würzburg.
- 1894 FADYEAN, J. M.: Some Observations regarding the Coccidium oviforme and Intestinal Psorospermiosis in the Pheasant. Journ. Comp. Path. u. Therapeutics Vol. 7.
- 1909 FANTHAM: Coccidiosis in Grouse chicks abstr. of Proc. Zool. Soc. London Vol. 76.
- 1910 —: Experimental studies on avian coccidiosis, especially in relation to young grouse, fowls and pigeons. Proc. of the Zool. Soc. London.
- 1910 —: The Morphology and life-history of *Eimeria* (Coccidium) *avium*; a sporozoon causing a fatal disease among young grouse. Ibid.
- 1910 —: Observations on the blood of grouse. Ibid.
- 1909 HADLEY, TH. B.: Studies in Avian Coccidiosis I. white Diarrhea of chicks II Roup. of Fowls. Centralbl. f. Bakteriol. I.
- 1910 —: *Eimeria avium*. A morphological study. Arch. f. Protistenk.
- 1839 HAKE, A.: Treatise on varicose capparilis, as constitut of carcin. of the hepatic ducts, with an account of a new form of the pus globule. London.
- 1907 HARTMANN: Das System der Protozoen. Arch. f. Protistenk. Bd. 10.
- 1910 —: Protozoologie in KISSKALT und HARTMANN. Praktikum der Bakteriologie und Protozoologie. 2. Aufl. Fischer, Jena.
- 1909 JOLLOS, V.: Multiple Teilung und Reduktion bei *Adelea ovata*. Arch. f. Protistenk. Bd. 15.
- 1847 KAUFFMANN: Analecta ad tuberculorum et entozoorum cognitionem. Inaug.-Diss. Berlin.
- 1894 LABBÉ, A.: Recherches zoologiques et biologiques sur les parasites endoglobulaires du sang des vertébrés. Arch. de Zool. expér. et gén. Vol. 2.
- 1894 —: Sur la morphologie et la classification des Coccidies. Ibid.
- 1896 —: Recherches sur les Coccidies. Paris. Arch. de Zool. expér. et gén. 3. Série.
- 1899 —: Sporozoa. in: „Das Tierreich.“ Berlin.
- 1898 LÉGER, L.: Sur la morphologie et le développement des microgamètes des coccidies. Arch. de Zool. expér. et gén. Vol. 6.
- 1898 —: Essai sur la classification des Coccidies et description de quelques espèces nouvelles ou peu connues. Bull. du Mus. de Marseille.
- 1910 LÉGER et DUBOSCQ: *Selenococcidium intermedium* et la systématique des sporozoaires. Arch. de Zool. expér. et gén. Paris T. 5.
- 1879 LEUKART, R.: Die menschlichen Parasiten.
- 1854 LIEBERKÜHN, N.: Über die Psorospermien. Arch. f. Anat. u. Phys. I—II.

- 1865 LINDEMANN: *Monocystis Stiedae*. Bull. Soc. Imp. Nat. Moscou.
- 1902 LÜHE: Über Geltung und Bedeutung der Gattungsnamen *Eimeria* und *Coccidium*. Centralbl. f. Bakteriolog. u. Parasitenk. Bd. 31.
- 1903 —: Die Coccidienliteratur der letzten vier Jahre. Zool. Centralbl. Bd. 10.
- 1890 MINGAZZINI: Contributivo alla conoscenza dei Coccidi. Atti R. Accad. Lincei, sér. V. — Ciclo evoluto del la *Bebedenia octopiana*.
- 1892 —: Nuove di Sporozoi. Atti R. Accad. Lincei, I.
- 1903 METZNER, R.: Untersuchungen an *Coccidium cuniculi*. Arch. f. Protistenk. Bd. 2.
- 1903 MINCHIN, E. A.: Sporozoa. in: LANKESTER's Treatise on Zoology.
- 1843 NASSE, H.: Über die eiförmigen Zellen der tuberkelähnlichen Ablagerungen in den Gallengängen der Kaninchen. Arch. f. Anat. u. Phys.
- 1891 PFEIFFER, L.: Protozoen als Krankheitserreger.
- 1892 PFEIFFER, R.: Beiträge zur Protozoenforschung. I. Die Coccidienkrankheit der Kaninchen. Mit 12 Mikrophot. Berlin 1892.
- 1895 PODWISSOWSKY, W.: Zur Entwicklungsgeschichte des *Coccidium oviforme* als Zellschmarotzer. Bibl. Med. Kassel Abt. D. II.
- 1846 RAYER: Oeufs de Distomes en quantité innombrable dans les voies biliaires du Lapin domestique sans Distomes dans les mêmes parties. Arch. d'anatomie et de physiologie.
- 1910 REICHENOW, A.: *Haemogregarina stepanowi*. Die Entwicklungsgeschichte einer Hämogregarine. Arch. f. Protistenk. 1910 Bd. 20.
- 1866 REINCKE: Nonnulla quaedam de *Psorospermiis cuniculi*. Inaug.-Diss. Kiel.
- 1845 REMAK, R.: Diagnostische und pathogenetische Untersuchungen. Berlin.
- 1888 RIEK: Sporozoen als Krankheitserreger bei Haustieren. Deutsche Zeitschr. f. Tiermed., XIV.
- 1869 RIVOLTA, S.: *Psorospermi e Psorospermosi negli animali domestici*. Il med. veterinari. giorn. Theoretic. Torino.
- 1869 —: *Infusorii cigliati, primo stadio di sviluppo dei Psorospermi nel fegato de coniglio*. Torino.
- 1899 SCHAUDINN: Über den Generationswechsel der Coccidien und die neuere Malariaforschung. Sitz.-Ber. d. Ges. Nat. Freunde zu Berlin.
- 1900 —: Untersuchungen über den Generationswechsel bei Coccidien. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat., Bd. 13.
- 1902 —: Studien über krankheitserregende Protozoen. I. *Cyclospora caryolytica*. Arb. a. d. königl. Gesundheitsamt Bd. 18.
- 1897 SCHAUDINN u. SIEDLECKI: Beiträge zur Kenntnis der Coccidien. Verhandl. d. Deutsch. Zool. Ges.
- 1875 SCHNEIDER, AIMÉ: Note sur les rapports des psorospermies oviformes aux véritables Grégarines. Arch. de Zool. expér. et gén. IV.
- 1881 —: Sur les psorospermies oviformes des Coccidies. Arch. de Zool. expér. et gén. IX.
- 1886 —: Coccidies nouvelles ou peu connues. Tablettes zoologiques I.
- 1892 —: Tablettes zoologiques II. (Le Cycle évolutif des Coccidies et M. le docteur PFEIFFER.)
- 1892 SCHUBERG: Über Coccidien des Mäusedarms. Sitz.-Ber. Würzburg.
- 1895 —: Die Coccidien aus dem Darne der Maus. Verh. d. Naturh. Med. Ver. Heidelberg.
- 1895 —: Berichtigung, betreffend die Coccidien des Hühnereies. in: PFEIFFER, Protozoen als Krankheitserreger.

- 1899 SIEDLECKI: Etude cytologique et cycle évolutif de *Adelea ovata*. Ann. de l'Inst. Pasteur T. 13.
- 1897 SIMOND, P. L.: L'évolution des Sporozoaires du genre *Coccidium*. Ann. de l'Inst. Pasteur V.
- 1865 STIEDA, L.: Über die Psorospermien in der Kaninchenleber und ihre Entwicklung. Arch. f. pathol. Anat.
- 1910 SMITH: A protective reaction of the host in intestinal coccidiosis of the rabbit. Journ. of med. research. Boston Vol. 23.
- 1912 TYZZER: An extracellular Coccidian. *Cryptosporidium muris* of the gastric glands of the common mouse. Arch. f. Protistenk.
- 1862 WALDENBURG, L.: Über Struktur und Ursprung der wurmbhaltigen Cysten. Arch. f. pathol. Anat. Bd. 24.
- 1867 —: Zur Entwicklungsgeschichte der Psorospermien. Arch. f. pathol. Anat.
- 1898 v. WASIELEWSKI: Über geißeltragende Coccidienkeime. Centralbl. f. Bakt. I Bd. 24.
- 1904 —: Studien und Mikrophotogramme zur Kenntnis der pathogenen Protozoen. Heft 1: Coccidia. Leipzig.
- 1907 WENYON, C. M.: Observations on the Protozoa in the Intestine of Mice. Arch. f. Protistenk., Suppl. I.
- 1878 ZÜRN: Die kugel- und eiförmigen Psorospermien als Ursache von Krankheiten bei Haustieren. Leipzig.

---

### Tafelerklärung.

Sämtliche Zeichnungen sind mit ZEISS Obj.  $\frac{1}{12}$  und Comp. Oc. 12, also in 1560facher Vergrößerung, hergestellt.

Nur die Microgameten Taf. 1 Fig. 30 u. 31 sind mit Obj.  $\frac{1}{12}$  und Comp. Oc. 18, also in 2340facher Vergrößerung, und das Übersichtsbild des Schnittes durch einen Leberknoten Taf. 4 Fig. 55 ist mit Obj.  $\frac{1}{12}$  und Comp. Oc. 6, also in 780facher Vergrößerung wiedergegeben.

Die Abbildungen habe ich selber gezeichnet mit Ausnahme von Taf. 1 Fig. 24, 28, 29, Taf. 3 Fig. 53 und Taf. 4 Fig. 56 u. 57.

#### Tafel 1—3: *Eimeria stiedae*.

##### Tafel 1.

Fig. 1—7. Entwicklungsgang der Schizogonien, durch welche die Autoinfektion zustande kommt. Ausstrichpräparate aus einem Leberknoten. Färbung nach HEIDENHAIN.

Fig. 1. Verteilung des Schizontenkernes.

Fig. 2—5. Vermehrung der Kerne durch Zweiteilung.

Fig. 6. Die Kerne wandern an die Peripherie und umgeben sich mit Plasma.

Fig. 7. Durch die beim Ausstrich entstandene Verzerrung des Schizonten liegen die Merozoiten in ihm regellos zerstreut. Ebenso zerstreut liegen die Kerne mit dem in den Außenkern gewanderten brüchigen Chromatin.



Fig. 8. Zwei fertige Schizogonien im Darmepithel neben mehreren Macrogametocyten. Dünndarmausstrich. Färbung nach HEIDENHAIN. Nachfärbung mit Bordeauxrot.

Fig. 9. Ein in eine Darmepithelzelle eingedrungener Merozoit. Darmausstrich. Nach dem Leben gezeichnet.

Fig. 10. Derselbe Merozoit kugelt sich ab.

Fig. 11—19. Endschizogonie und geißeltragende Merozoiten. Ausstriche aus dem Dünndarm.

Fig. 11. Eine Endschizogonie, die nur vier, und zwar geißeltragende Merozoiten hervorbringt. In zwei Merozoiten ist Kern und Basalkorn deutlich zu erkennen. Der Zellkern ist stark hypertrophiert. HEIDENHAIN.

Fig. 12. Geißeltragende Merozoiten mit knopfförmiger Verdickung am Ende der Geißel. DELAFIELD.

Fig. 13—17. Geißeltragende Merozoite nach dem Leben gezeichnet.

Fig. 13. Geißeltragender Merozoit in freier Bewegung. Dunkelfeld.

Fig. 14. Derselbe beim Eindringen in eine Epithelzelle des Dünndarms.

Fig. 18. Geißeltragender Merozoit. HEIDENHAIN.

Fig. 19. Geißeltragender Merozoit. Verbindung von Kern und Basalkorn, der Rhizoplast ist deutlich erkennbar, desgleichen der borstenförmige Geißelstummel. HEIDENHAIN.

Fig. 20—22. Heteropole Kernteilungen der jungen Microgametocyten. Ausstrich aus einem Leberknoten. HEIDENHAIN.

Fig. 23 u. 24. Der Kern der Microgametocyten zerfällt (multiple Teilung). Darmschnitte. HEIDENHAIN.

Fig. 25—27. Microgametocyten. Kern vollkommen zerfallen. Fig. 25 u. 26: Ausstriche. Fig. 27: Schnittpräparat. HEIDENHAIN.

Fig. 28. Schnitt durch den Dünndarm. HEIDENHAIN. Bei a Microgametocyten, deren Tochterkerne in Teilung begriffen sind (Reduktion?). Bei b Microgametocyten mit fertig entwickelten Microgameten. Die spirale Anordnung um einen resp. zwei Zentren ist deutlich zu erkennen. Unten zwischen a und b einige freie Microgameten. Außerdem sind einige Microgametocyten zu sehen, auch subepithelial.

Fig. 29. Ein Microgametocyt und ein Macrogametocyt in einer Zelle, deren Kern seitlich verdrängt ist. Schnitt aus einer Darmgeschwulst. HEIDENHAIN.

Fig. 30 u. 31. Microgamet frei. Kern und Basalkorn. Ausstrich aus dem Dünndarm. Hämalau. Vergr. 2340.

## Tafel 2.

Fig. 32—34. Junge Macrogametocyten. Aus dem Kern wird chromatische Substanz in Tropfen oder in Brocken ausgeschieden. Ausstrich aus einem Leberknoten. HEIDENHAIN.

Fig. 35. Macrogametocyten mit Granula. Schnitt durch eine Darmgeschwulst. HEIDENHAIN.

Fig. 36 u. 38. Macrogametocyten. Ausstrich aus der Leber. DELAFIELD.

Fig. 37, 39 u. 40. Macrogametocyten. Ausstrich aus dem Dünndarm. HEIDENHAIN; Nachfärbung mit Boraxkarmin.

Fig. 41 u. 42. Die chromatoiden Granula wandern an die Peripherie und scheiden nach außen eine dünne Membran ab. Ausstrich aus einem Leberknoten. HEIDENHAIN.

Fig. 43—51. Bildung der doppelt-konturierten Cystenmembran und Befruchtung. Ausstrich aus dem Dünndarm. HEIDENHAIN; Nachfärbung mit Boraxkarmin.

Fig. 43 u. 44. Teilweise Verschmelzung der chromatoiden Granula.

Fig. 45 u. 46. Befruchtung.

Fig. 47 u. 48. Kernverschmelzung. Membran ist doppelt konturiert, Micropyle sehr gut zu erkennen.

Fig. 49—51. Weitere Verschmelzung der Kerne. Die Cyste kann nun aus dem Darm entleert werden.

#### Tafel 3.

Fig. 52. Macrogametocyt. Die chromatoiden Granula haben sich an der Peripherie gelagert. Ausstrich aus dem Dünndarm. HEIDENHAIN; Nachfärbung mit Boraxkarmin.

Fig. 53. Schnitt durch einen Leberknoten. Oben rechts Bindegewebswucherung vom infizierten Gallengangepithel (nach links) durch eine membranöse Haut getrennt. Das Gallengangepithel ist so stark gewuchert, daß das Bild eine Ähnlichkeit mit einer Darmzotte erhält. Links davon liegen schleimige Sekretansammlungen und degenerierte Epithelzellen. HEIDENHAIN und Bordeauxrot.

#### Tafel 4. *Eimeria falciformis*.

Fig. 54 u. 55. Zwei Merozoiten aus einer Endschizogonie. Kern und Basalkorn rot. Bei Fig. 55 ist der borstenförmige Fortsatz zu erkennen. Ausstrich aus dem Dünndarm. GIEMSA.

Fig. 56. Microgametocyt. Schnitt durch den Magen einer Maus. GIEMSA.

Fig. 57. Microgameten (wie Fig. 56).

Fig. 58. Macrogametocyt. Ausstrich aus dem Dünndarm der Maus. DELA-FIELD; Nachfärbung mit Eosin.

Fig. 59 u. 60. Macrogametocyten. Die chromatoiden Granula lagern sich an der Peripherie. (Wie Fig. 58.)

Fig. 61. Befruchtung. Bildung der Cystenmembran. Der Parasit liegt im subepithelialen Gewebe. (Wie Fig. 56.)

Fig. 63—65. Befruchtungsspindel. (Wie Fig. 56.)

Fig. 66. Coccidiencyste. Kern mit zwei Caryosomen. (Wie Fig. 56.)

Fig. 67. Fertige Coccidiencysten. Kern mit einem Caryosom. (Wie Fig. 56.)

Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.

(Aus dem Zootomischen Institut der Universität St. Petersburg.)

**Beitrag zur Kenntnis der in den Larven  
von *Phryganea grandis* parasitierenden  
*Diplocystis phryganeae* n. sp.**

Von

**H. Berg-von-Emme.**

(Hierzu Tafel 5 und 3 Textfiguren.)

---

In den Larven von *Phryganea grandis* findet man von August bis Mai weiße stechnadelkopfgroße Kugeln, die bald einzeln, bald zu Klumpen vereinigt die Leibeshöhle der Larven mehr oder weniger ausfüllen. Das sind Gregarinen — und zwar die schon frühere von V. DOGIEL erkannte *Diplocystis phryganeae*. Ihre Zahl ist schwankend. Ich habe Phryganidenlarven gefunden, in denen eine einzige *Diplocystis* war, und solche, die 53 und mehr Individuen enthielten. Man findet sie mehr dem Hinterende zu, das Vorderende ist meist von Parasiten frei. Ferner konnte ich beobachten, daß im Herbst die Gregarinen mehr einzeln, die Wintermonate über mehr zu Klumpen vereinigt, während sie ganz im Frühling wieder eher einzeln auftraten. Die im Januar bis März untersuchten Phryganidenlarven enthielten zum Beispiel lauter zu 3—5 Klumpen vereinigte Parasiten. Die im April gefangenen Formen enthielten wiederum beinahe ausschließlich einzelne Gregarinen, so daß man von einer Gesetzmäßigkeit wohl kaum reden kann. Da ich die Wintermonate über keine frisch gefangenen Objekte untersuchen konnte, weil die Newa, aus welcher das Material stammt, mit einer sehr dicken Eiskruste bedeckt war, bleibt die Frage offen,

welchem Umstände diese Verklebung zuzuschreiben ist; ob es eine Folge ungünstiger Lebensverhältnisse im Aquarium war, oder eine natürliche Erscheinung ist.

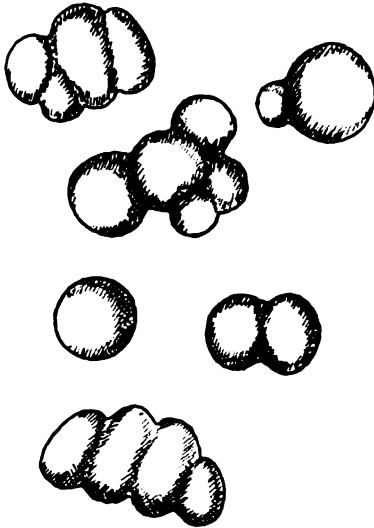


Fig. A.

Verschiedene Gruppen von Gregarinen.

Hier muß ich hervorheben, daß diese Gruppen nicht etwa innigere Zellverbindungen sind, sondern rein äußerliche Verklebungen. Das beweisen zahlreiche Schnittserien durch solche Gruppen und Klumpen; man sieht es ebenfalls beim Zerteilen der Klumpen in ihre Komponenten mit Hilfe feiner Nadeln;

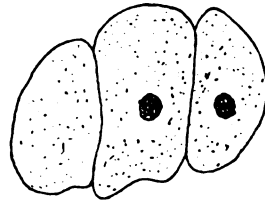


Fig. B.

Schnitt durch eine Gregarinengruppe.

nirgends zeigt die Membran eine Unterbrechung, nirgends kann ein innigeres Verhältnis des Plasmas zweier Individuen beobachtet werden (Textfigur B). Ebenso wurde nirgends beim Zerlegen mit Nadeln ein Ausfließen des Protoplasmas beobachtet, was sonst bei geringster Verletzung der Cuticula stets beobachtet wird.

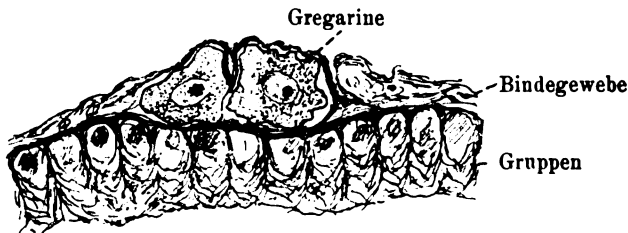


Fig. C. Gregarinen, dem Darme anliegend.

Die Lage der Gregarinen ist eine sehr verschiedene: sie liegen teils frei zwischen den Organen der Larve — das sind hauptsächlich die größeren Formen, teils —, und zwar zumeist die jüngeren Formen — im Bindegewebe, das den Darm umschließt. Dieses

letztere bildet an den Stellen, wo die Gregarine dem Darne anliegt, einen Auswuchs, in dessen Höhlung der Parasit ruht (Textfig. C). Das Gewebe muß zerrissen werden, um die Gregarinen zu isolieren. — Die Größe ist schwankend. Die jüngsten, dem Darne ansitzenden Formen beobachtet man nur mit Hilfe von Lupe und Mikroskop in Gestalt kleiner weißer Pünktchen.

Ihr Aussehen ist das durchaus unbeweglicher, weißer Kugeln, welche in einem flüssigen Medium — dem Blute, welches die Leibeshöhle des Wirtes erfüllt —, oder in einem künstlichen Medium nicht flottieren, sondern sogleich zu Boden fallen und unbeweglich liegen bleiben. Sie gehören zu den Monocystideen, und zwar nach der Bestimmung von V. DOGIEL (Arch. f. Protistenk. 1909), welcher die Sporocysten dieser Art zur Verfügung hatte, wahrscheinlich zum Genus *Diplocystis*. Als Speciesnamen schlage ich für die von mir beschriebenen Gregarinen *Diplocystis phryganeae* vor.

Aus dem Wirt isoliert, vermögen sie nur kurze Zeit zu leben, und zwar sieht man das Absterben an der Änderung der Konturen und der Klebrigkeit des Protoplasmas, bei einem Versuch, den Kern herauszupräparieren. Als Maximum konnten wohl ca. 5 Stunden gelten, und zwar in einer Mischung von Liebigextrakt, physiologischer Kochsalzlösung und Blutsaft. Das Lebendigsein ist wie schon oben gesagt an der Glattheit der Konturen und der leichten Isolierung des Kernes festzustellen. Ich versuchte auch sie in Lösungen vitaler Farbstoffe zu halten und zwar in Methylenblau in ca.  $\frac{1}{10}$  Proz. bis  $\frac{1}{50}$  proz. Lösungen (und auch schwächeren), in Neutralrot, Bismarckbraun und Methylgrün, doch in allen Fällen erwies sich die Cuticula undurchdringlich und die Färbung als eine rein äußere. Deswegen konnten auch Cuticula und Protoplasma ausschließlich auf Schnitten untersucht werden. Die Cuticula bietet keinerlei Besonderheiten und ich habe sie auch keinen weiteren Untersuchungsmethoden unterzogen.

Das Protoplasma ist körnig und sehr flüssig. Sticht man die Cuticula mit einer feinen Nadel leicht an, so fließt das ganze Protoplasma mitsamt dem Kerne sofort heraus, und die Cuticula bleibt als zähe Blase zurück. Es gibt im Protoplasma zweierlei Körnchen: 1. sehr feine, die sozusagen zur Plasmastruktur gehören und sich mit allen Plasmafarbstoffen, besonders aber nach der BENDA-Methode gut färben lassen und 2. gröbere Körner, die sich nur auf den im Frühjahr gefangenen Exemplaren vorfanden, deren Natur ich noch nicht endgültig habe feststellen können und die sich mit Methylenblau intensiv färbten. Sie liegen mehr am Rande der Zellen,

bilden in ihrer Anordnung eine Art Netz, das den Chromidialcharakter trägt.

Von großem Interesse ist die Kernstruktur. Der Kern wurde sowohl in isoliertem Zustande, als auch auf Schnitten untersucht. Die Isolation des Kernes kann durch Zerreißen der Cuticula erreicht werden, da das Plasma sofort auseinanderfließt und der Kern in dieser flüssigen Masse drin ist; man kann ihn dann mit Hilfe einer feinen Pipette in ein beliebiges Medium überführen. Hier möchte ich hervorheben, daß diese Kerne vorzügliche Demonstrationsobjekte sind und im Praktikum für Cytologie und Protozoenkunde Anwendung finden müßten.

Für die isolierten Kerne wurden zweifache Färbungen angewandt: 1. vitale Färbungen mit Methylenblaulösung, Neutralrot, Bismarckbraun und Methylgrün. — 2. Färbungen nach vorhergegangener Fixierung mit Sublimat, SCHAUDINN'scher Flüssigkeit, FLEMMING'scher Flüssigkeit und der Flüssigkeit LÉNHOSSÉK's. — Nach Fixierung in Sublimat ergeben Methylenblau und Eosin die klarsten und besten Bilder. Der vitale Färbungsvorgang war folgender: die isolierten Kerne wurden in 0,75 proz. Kochsalzlösung übergeführt, wohin 1 Tropfen  $\frac{1}{10}$  proz. Methylenblau hinzugefügt wurde, so das die Lösung eine himmelblaue Nuance annahm. Nach ca. 15 Minuten wurden die Objekte für 20 Minuten in Molybdänsaures Ammonium, dann für 20 Minuten in destilliertes Wasser, für 1—2 Minuten in absoluten Alkohol und schließlich in Xylol gebracht, wonach sie in Damarxylol eingeschlossen wurden.

Die nicht vitale Färbung mit Methylenblau und Eosin erfolgt folgendermaßen: das Objekt kam für 1—2 Minuten in wässrige Sublimatlösung, dann für 10 Minuten in 70 proz. Alkohol + Jod, darauf in destilliertes Wasser, in Methylenblau, Wasser, Eosin (wässrige Lösung), absoluten Alkohol, Xylol. Dabei ergeben sich Bilder, wie sie die Tafelfiguren zeigen.

Die Schnittpräparate wurden mit Safranin und Lichtgrün, nach HEIDENHAIN mit Hämatoxylin und Eisenalaun behandelt, desgleichen mit Methylenblau und Eosin. Dazu wurden aber nicht isolierte Kerne, sondern ganze Gregarinen, ja auch ganze Stücke der Phryganidenlarven mit den eingeschlossenen Gregarinen fixiert. Wie man am lebenden Kerne beobachten kann, hat er eine regelmäßig kugelförmige Gestalt. Will man ihn aus dem Protoplasma isolieren, so ist das leicht zu machen, weil er wie ein heller durchsichtiger Fleck in der übrigen körnigen und undurchsichtigen Plasmamasse ruht. Die ihn ausfüllende Substanz ist durchscheinend,

nicht homogen, körnchenreich. Er gehört zum Typus der blasenförmigen Kerne, und zwar müßte man ihn nach WILSON, wegen der eigentümlichen Fadengebilde, die in ihm enthalten sind, zu den Spiremkerne rechnen.

Die Kernmembran ist sehr zart, ganz durchsichtig und läßt schon am lebenden Kerne alle Details deutlich zutage treten, so daß man alle Baueigentümlichkeiten des Kernes vor und nach der in toto Färbung beobachten kann; dabei gehen keinerlei Veränderungen vor sich, außer einer starken Schrumpfung der Membran selbst, im Momente, wo sie mit Alkohol in Berührung kommt.

Der Kernsaft ist von feinsten Körnchen ausgefüllt. Diese Körnchen sind keine Kunstprodukte, kein Gerinnsel, denn auch am lebenden Kerne kann man wahrnehmen, daß er nicht homogen ist; ferner haben sie alle eine gleichmäßige Gestalt, was durch die BENDA-Methode besonders deutlich wird. Mit Osmiumsäure behandelt werden sie nicht schwarz, mit Saffranin und nach BENDA färben sie sich gut, Methylenblau färbt den Kernsaft diffus.

Im Kerne ruht ein Fadenknäuel, der bei jüngeren Formen aus einem mehr oder weniger einheitlichen Faden, bei älteren aus mehreren schleifenartigen Stücken besteht (vgl. Tafelfiguren). Auf den ersten Blick kann man sich wohl kaum der Meinung enthalten, daß es sich hier um ein Kernteilungsbild, und zwar um das Spiremstadium handelt, weshalb ja auch WILSON seine Bezeichnung ähnlichen Kernen gegeben hat. Auch mit dem Kerne des *Chironomus* ist bei oberflächlicher Betrachtung Ähnlichkeit vorhanden.

Ähnliche, doch durchaus nicht vollständig gleichartige Kernstrukturen schildert MOROFF bei den *Aggregata* und MERTON bei *Nina indica*. MOROFF hält den Faden für das Caryosom und schildert die Vorgänge, die mit ihm in Zusammenhang stehen folgendermaßen (für *Aggregata légeri*): anfangs, bei jungen Formen, bildet das Caryosom ein großes rundes Gebilde mit einer schwach färbbaren Innenschicht und einer dicken, vacuolisierten Rindenschicht. Die jungen Formen liegen im Epithel des Darmes oder im darunter liegenden Bindegewebe. Darauf beginnt der Kern sich mit Chromatin zu bereichern, indem sich die Rindenschicht des Caryosoms sukzessive stückweise lossondert. Das Chromatin des Kernes entspringt somit dem Caryosom. Gleichzeitig wachsen Auswüchse von der Rindenschicht nach innen zu und dadurch wird das Innere des Caryosoms in Kammern geteilt, und es gewinnt ein wabiges Aussehen. Gleichzeitig zieht sich das Caryosom in die Länge, windet sich und wird fadenartig. Die übrig gebliebene Rindenschicht ist mit

Poren versehen, durch welche das Innere des Caryosoms mit dem Kerninneren in Verbindung steht und der Inhalt in den Kern tritt. Im Caryosom bildet sich immer neues Chromatin, das in den Kern auswandert. Das Caryosom wird immer größer, macht mehr Windungen. Das Innere ist wabig, durch Querwände in Kammern geteilt. Das aus dem Caryosom ausgewanderte Chromatin bildet Reservestoffe im Plasma.

Nachdem das Caryosom sein Wachstumsmaximum erreicht hat, fängt es an zu schwinden: das Chromatin tritt in Riesenmengen aus ihm heraus und wandert sogar ins Protoplasma über. Dadurch bildet sich um den Kern herum im Protoplasma eine dichte Chromatinschicht. Das Chromatin tritt aus dem Caryosom in Form schlierender Fäden heraus. Schließlich zerfällt das Caryosom in Stücke, die immer dünner werden, in Körner zerfallen, die schließlich ins Protoplasma herauswandern, um dort aufgelöst und umgewandelt zu werden. — Darauf beginnt der Zerfall des Kernes.

Das, was ich mit MOROFF durchaus behaupten will, ist, daß jener Faden, der bei der von mir geschilderten *Diplocystis*, wie es auch aus den Tafelfiguren ersichtlich ist, bei weitem länger ist, jedenfalls das Caryosom ist. Darauf weist die immer zunehmende Vacuolisation des Fadens (für alle Gregarinen ist der vacuolisierte Bau des Caryosoms durchaus typisch). Vergleichen wir Fig. 4 u. 8 mit den übrigen, so sehen wir, daß der Faden bei ersteren einen gleichmäßigen Charakter trägt, während die Schleifen und Körner älterer Formen immer stärker vacuolisiert erscheinen. Doch jene Art von Vacuolenbildung, wie sie MOROFF schildert, ist mir trotz zahlreicher Beobachtungen nicht gelungen zu beobachten. Auch ist mir kein Präparat begegnet, wo ich ein Ausscheiden des Chromatins aus dem Faden hätte beobachten können. Das Dünnerwerden des Fadens, was ich an allen meinen Präparaten sah, muß durch ein allmähliches Hindurchsickern stattfinden, denn weder auf Präparaten des Kernes in toto, noch auf zahlreichen Schnittserien ist mir ein Bild begegnet, auf welchem wenn auch noch so kleine Körnchen aus dem Faden ausgeschieden wurden. Ferner würde ich den Kern von *Diplocystis* nicht wabig nennen; er ist vielmehr bei jungen Formen von einem zarten Netzwerk ausgefüllt, das bei älteren Formen durch eine ungeheure Körnchenmasse wahrscheinlich maskiert wird.

Auch MERTON schildert bei *Nina indica* im Kerne einen Faden, der dem auf Fig. 4 abgebildeten sehr ähnlich ist. Er hat nur



nicht so viele Windungen und ist durch ein deutlich sichtbares Netzwerk in seiner Lage fixiert.

MERTON hält diesen Faden nicht für das Caryosom, sondern für das Pseudocaryosom und behauptet, es bestände hauptsächlich aus vegetativem Chromatin, da ja nach LÉGER und DUBOSCQ nur ein Teil dieses Chromatins zur ersten Mitose verwandt wird. Auch er schildert zahlreiche Vacuolen im Innern des Fadens, außerdem sieht er noch auf Schnittpräparaten Chromatinfortsätze und Fädchen am Faden. An jungen Exemplaren schildert er einen klumpenförmigen Binnenkörper, der im Begriffe steht, zahlreiche Fortsätze nach verschiedenen Richtungen hin zu bilden. Die Fortsätze werden länger, die Masse teilt sich immer mehr und mehr und der Faden bildet sich vollständig aus. Wie sich aus diesen nach allen Seiten gerichteten Fortsätzen der einheitliche Fadenknäuel entwickelt ist unklar. Wahrscheinlich fehlen einige Zwischenstadien, wenigstens ist es aus den angeführten Zeichnungen nicht ersichtlich. Er bedeckt sich bald mit feinsten Kügelchen, dem austretenden Chromatin, wodurch der Faden an Volumen abnimmt. MERTON vermutet, daß sich vor dem Syzygienzustand die ganze Chromatinmasse zerpulvert, was für andere *Nina*-Arten schon beschrieben worden ist. Auch bei *Diplocystis phryganeae* entsteht der Faden aus einem klumpenförmigen Binnenkörper (vgl. Fig. 1). Dieser Klumpen erscheint nicht homogen, sondern besteht gleichsam aus großen Körnern. Vielleicht könnte man diese Struktur dadurch erklären, daß der Schnitt durch einen sehr dichten Knäuel gegangen ist, unwahrscheinlicher, wie aus dem Folgenden ersehen werden kann, durch einen morulaartigen Körnerklumpen. Worum es sich hier handelt, ist mir unmöglich festzustellen, da mir die frühherbstlichen Formen fehlen, die abgebildeten 2 Schnittpräparate aber von Ende August stammen. Dieselbigen sind mir von Herrn V. A. DOGIEL aufs liebenswertigste überlassen worden. Fig. 4 zeigt weiter, daß die Fadenbildung nicht durch nach allen Richtungen vordringende Fortsätze vor sich geht, sondern durch eine Lockerung des anfangs dichten Klumpens. Dieser Umstand läßt mich vermuten, daß Fig. 1 u. 2 Schnitte durch sehr kompakte Fadenknäule und nicht durch morulaartige Gebilde sind.

Dieser dichte Klumpen lockert sich immer mehr und mehr und wird nun ein deutlicher, langer, vielfach verschlungener Faden. Fig. 4 u. 5 stellen wahrscheinlich sein Wachstumsmaximum dar, da jetzt seine Oberfläche die größte ist.

An ihm sind weder Körnchen, noch Fädchen zu sehen. Er

erscheint im Innern mehr oder weniger homogen und seine Oberfläche ist glatt. Um diese Zeit wächst auch der Kern stark heran, wie man sich aus den bei den Tafelerklärungen angegebenen Zahlen vergegenwärtigen kann.

Nun beginnt die Reduktion des Fadens. Er zerfällt in einzelne schleifenartige Stücke, deren Zahl durchaus verschieden sein kann. Die Stücke werden (vgl. Tafelfiguren von 6 an) kürzer, dünner. Nirgends sieht man Absonderungen des Inhalts in irgendwelcher Form. Es schnüren sich an den Schleifenenden größere und kleinere Körner und Stücke ab, aber weder das Kerninnere noch das Protoplasma zeigen dabei irgendwelche Veränderungen in der Intensität der Färbung.

Das weitere Schicksal dieses Fadens ist mir noch unbekannt, wie ja auch der ganze Vermehrungszyklus dieser Gregarinengattung dunkel ist. Regelmäßig wöchentlich wiederholte Schnitte gaben keine neuen Daten, das Bild des Kernes veränderte sich seit November nicht. Wahrscheinlich werden Änderungen in Temperatur und Nahrungsverhältnissen, sowie die bevorstehende Verpuppung der Larve eine weitere Entwicklung der Gregarinen hervorrufen, da ja in erwachsenen Phryganiden von V. A. DOGIEL Sporocysten geschildert worden sind. Diese Weiterentwicklung hoffe ich dann in einem 2. Teile meiner Arbeit zu schildern.

Als angenehme Ehrenpflicht erlaube ich mir Herrn V. A. DOGIEL für Überlassung der Frage und einiger Präparate, wie auch für seine wertvollen Ratschläge meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

St. Petersburg, 10. Mai 1912.

### Literaturverzeichnis.

- BÜTSCHLI, O.: Bemerkungen über einen dem Glykogen verwandten Körper in den Gregarinen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 21 1885.
- DOGIEL, V.: Über die Sporocysten der Cölom-Monocystidea. Arch. f. Protistenk. Bd. 16 1909.
- HESSE: Monocystidées des Oligochètes. Arch. de Zool. expér. et gén. Série 5 Vol. 3.
- LABBÉ, A.: Sporozoa. Das Tierreich. 5. Lief. 1899.
- LÉGER, L. et DUBOSCQ, O.: Nouvelles recherches sur les Grégarines des Trachéates. Arch. f. Protistenk. Bd. 4 1904.
- LÜBE, M.: Bau und Entwicklung der Gregarinen. Arch. f. Protistenk. Bd. 4.
- MERTON: Eine neue Gregarine aus dem Darne von Scolopendra subspinipes. Abh. d. Senckenberg. Naturf. Ges. Bd. 34 1911.
- MOROFF, TH.: Die bei den Cephalopoden vorkommenden Aggregataarten. Arch. f. Protistenk. Bd. 11 1908.

### Tafelerklärung.

#### Tafel 5.

Fig. 1. Schnitt durch eine dem Darne anliegende junge Gregarine. Caryosom kompakt. Obj. 1,9 mm, Oc. 10. Hom. Imm. KRAUSZ. Vergr. 640fach.

Fig. 2. Schnitt durch ebensolche Gregarine.

Fig. 3. Schnitt durch eine ein wenig ältere Gregarine, wo der Knäuel anfängt sich zu lockern. Obj. 1,9 mm. Hom. Imm. KRAUSZ. 640fache Vergr.

Fig. 4. Isolierter Kern in toto. Fixierung Sublimat, Färbung mit Methylenblau und Eosin. Fadenknäuel locker. Ungefähres Wachstumsmaximum. Obj. 7a, Oc. 3. REICHERT. 440fache Vergr.

Fig. 5. Isolierter Kern in toto. Vitale Färbung mit Methylenblau. Der Fadenknäuel hat sich in schleifenartige Stücke getrennt. Zwei Körner haben sich abgetrennt. Obj. 7a, Oc. 3. REICHERT. 265fache Vergr. 230  $\mu$ .

Fig. 6. Isolierter Kern in toto. Vitale Färbung mit Methylenblau. Beginn der Reduktion des Caryosoms. Obj. 7a, Oc. 3. REICHERT. 250fache Vergr.

Fig. 7. Dasselbe. Weitere Reduktion des Caryosoms. Vacuolenbildung. Obj. 7a, Oc. 3. REICHERT. 285fache Vergr.

Fig. 8. Mit Sublimat fixierter und mit Methylenblau und Eosin nachgefärbter isolierter Kern. Obj. 7a, Oc. 3. REICHERT. 285fache Vergr.

Fig. 9. Dasselbe. Obj. 7a, Oc. 3. REICHERT. 265fache Vergr.

Fig. 10. Starke Reduktion des Caryosoms. Vitale Färbung mit Methylenblau. 230fache Vergr.

Fig. 11. Einzelne Schleife mit starker Vacuolisierung. Vitale Färbung mit Methylenblau. 825fache Vergr. Natürliche Größe 75  $\mu$ .

*Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

## **Nouvelles observations sur la sexualité des levures.**

1. Existence d'une copulation hétérogamique observée dans une espèce nouvelle.
2. Sur la copulation de *Debaryomyces globosus*
3. Sur ces phénomènes de rétrogradation de la sexualité constatés dans plusieurs levures.

Par

**A. Guilliermond.**

(Avec Planche 6—9 et 6 figures dans le texte.)

---

### **Introduction.**

Notre but est de compléter nos connaissances sur la sexualité des levures par un certain nombre d'observations nouvelles que nous avons eu l'occasion de faire dans ces dernières années sur ce phénomène. Ces observations sont relatives 1. à l'existence d'une copulation hétérogamique constatée dans une nouvelle levure, 2. à certaines particularités de la sexualité de *Debaryomyces globosus* qui semblent témoigner aussi d'une différenciation sexuelle, 3. à l'existence de processus très curieux de rétrogradation de la sexualité que nous avons eu l'occasion d'observer dans certaines levures. Les principaux résultats de ces recherches ont déjà été résumés dans diverses notes préliminaires. Nous ne ferons ici que les réunir et les décrire d'une manière plus détaillée en précisant certains détails, modifiant quelques interprétations et surtout en appuyant nos observations sur un grand nombre de figures.

---

### 1. Copulation hétérogamique.

Depuis la découverte de la sexualité des *Schizosaccharomyces octosporus*, *Pombe* et *mellacei* (GUILLIERMOND 1901) et du *Zygosaccharomyces Barkeri* (BARKER 1901), le nombre des levures présentant des processus sexuels à l'origine de l'asque s'est notablement accru. La copulation a été observée en effet dans les *Zygosaccharomyces Priorianus* (KLÖCKER 1904), *javanicus* (DE KRUYFF 1908), *japonicus* (SAITO 1909), *lactis* (DOMBROWSKI 1910) et *mellis acidi* (RICHTER 1912), dans les levures F et G de PEARCE et BARKER (1908), dans le *Debaryomyces globosus* (GUILLIERMOND 1910) et dans le *Schizosaccharomyces aphalaræ calthæ* (SULC 1910). Mais la copulation de ces différentes levures est isogamique et jusqu'ici aucun exemple d'hétérogamie n'avait été encore constatée. Dans la levure de cidre provisoirement désignée sous le nom de „levure G“, PEARCE et BARKER (1908) (1) ont cependant décrit une forme spéciale de copulation qui paraît être intermédiaire entre l'iso- et l'hétéro-gamie. Ici l'asque dérive de deux cellules identiques qui se réunissent comme dans les *Schizo-* et *Zygosaccharomyces*, au moyen d'un canal de copulation, mais tout le contenu de l'une de ces cellules, qui peut être considérée comme le gamète mâle, semble passer dans l'autre qui joue le rôle de gamète femelle, et c'est dans cette dernière, en tous cas, que naissent les spores, toujours au nombre de deux. Ainsi, bien que les gamètes soient morphologiquement identiques, il y a cependant un commencement de différenciation sexuelle. La copulation de cette levure est à ce point de vue tout à fait comparable avec celle des Spirogyres.

Nous avons eu l'occasion de signaler l'année dernière (MARS 1901) (2) pour la première fois un exemple de véritable hétérogamie dans une espèce nouvelle rapportée d'Afrique par la mission CHEVALIER. Dans cette levure, la copulation s'effectue entre deux cellules de dimensions très différentes et tout le contenu de la plus petite (microgamète) passe dans la plus grande (macrogamète) qui se transforme ensuite en asque.

Depuis, NADSON et KONOKOTINE (novembre 1911) (3) ont découvert dans les suintements muqueux d'un Chêne de St. Pétersbourg une nouvelle levure très voisine de *Debaryomyces globosus*, qui offre également une copulation hétérogamique (fig. A). Dans cette espèce, la copulation présente à peu près les mêmes caractères que dans la levure précédente; elle s'effectue entre une cellule adulte (macrogamète) et un bourgeon

(microgamète) formé par cette dernière. Les deux gamètes une fois différenciés s'unissent par un canal de copulation, puis le microgamète déverse son contenu dans le macrogamète. Mais ici contrairement à ce qu'on observe dans notre levure, le macrogamète devenu oeuf, au lieu de se transformer directement en asque, produit un bourgeon dans lequel s'introduit son contenu, et l'asque, au lieu de se former au dépens du macrogamète lui-même, naît dans ce bourgeon. Il renferme une spore, rarement deux, à paroi rouge-brun, parsemée de petites élévations.

En raison de ce mode spéciale de formation de l'asque, NADSON et KONOKOTINE ont créé pour cette espèce un genre nouveau, le genre *Guilliermondia*, et ont désigné la levure sous le nom de *G. fulvescens*. Le genre *Guilliermondia* ayant déjà été créé par Boudier pour un Ascomycète, SYDOW (4) a proposé dernièrement de remplacer ce nom par celui de *Nadsonia*.

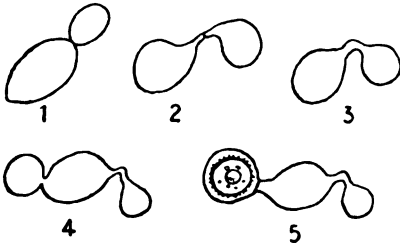


Figure A. *Nadsonia* (*Guilliermondia*) *fulvescens*. 1. Cellule (macrogamète) venant de former un petit bourgeon (microgamète). 2 et 3. Copulation. 4 et 5. Formation de l'asque. (D'après NADSON et KONOKOTINE.)

Nous nous proposons de reprendre ici l'étude de la copulation hétérogamique que nous avons signalée dans la

levure rapportée par la mission CHEVALIER et d'en faire une description plus détaillée.

Cette espèce a été isolée par nous d'un mélange de levures servant à la fabrication du vin de Bili (boisson indigène de la Côte d'Ivoire) où elle se trouvait avec une autre levure voisine du *S. ellipsoideus*. Cette espèce que nous désignerons sous le nom de *Zygosaccharomyces Chevalieri*<sup>1)</sup> et que nous décrirons plus tard, dans une monographie des levures de la mission CHEVALIER, présente des caractères un peu intermédiaires entre les levures du 1<sup>er</sup> et du 2<sup>e</sup> groupe de la classification de HANSEN. Sur les liquides sucrés, elle produit, comme les espèces du premier groupe, dès le début de la culture, un voile qui couvre toute la surface du liquide. Toutefois, ce voile présente des caractères qui tiennent à la fois des voiles du 1<sup>er</sup> et du 2<sup>e</sup> groupe: il offre toujours un aspect un peu muqueux.

<sup>1)</sup> NADSON et KONOKOTINE ont créé le nom générique de *Guilliermondia* (*Nadsonia*) exclusivement pour les espèces hétérogamiques qui présentent une forme de sporulation spéciale (formation de l'asque aux dépens d'un bourgeon résultant de la germination de l'oeuf). Ce nom ne s'applique donc pas aux autres levures hétérogamiques.

Les cellules varient de la forme sphérique à la forme ovale et offrent parfois des tendances à s'allonger dans les vieilles cultures. La levure sporule très rapidement dans tous les milieux solides et même dans les voiles, comme les espèces du second groupe. Les spores ont une forme grossièrement hémisphériques. Mais leur côté plat est d'ordinaire légèrement convexe sur sa partie moyenne: il présente sur ses deux côtés latéraux un léger renflement, ce qui donne parfois à la spore l'aspect d'un chapeau. Les spores de cette espèce rappellent par leur forme celles de *Willia anomala*. C'est ce qui explique que dans une note préliminaire, nous ayons pu considérer cette levure comme une espèce voisine de *Willia anomala*. Une observation plus approfondie et l'étude comparative de ces spores et de celles des autres levures du second groupe de la classification de HANSEN, nous ont montré que les spores de *Zygos. Chevalieri* se rapprochent beaucoup plus des spores de *Pichia membranæfaciens* que de celles de *Willia anomala*. Elles ne sont pas en effet pourvues d'un véritable filet saillant et n'offrent pas une forme aussi hémisphériques que les spores de *W. anomala*. Le *Zyg. Chevalieri* doit donc être considéré comme une espèce voisine de *Pichia membranæfaciens*, que l'on devrait incorporer au genre *Pichia*, si elle n'offrait pas d'autre part des processus sexuels qui la rattache au genre *Zygosaccharomyces*.

Voyons maintenant comment s'effectue la copulation: Un certain nombre des asques semblent naître sans qu'aucun phénomène sexuel n'intervienne, mais la plupart d'entre eux résultent d'une copulation hétérogamique. Les deux gamètes sont des cellules qui n'ont pas le même degré de développement et présentent par conséquent des dimensions sensiblement différentes<sup>1)</sup>. Le gamète mâle ou microgamète est une cellule très jeune, généralement un bourgeon venant de se détacher de sa cellule mère, il est donc de très petite taille. Au contraire, le gamète femelle ou macrogamète est une cellule adulte, de grande dimension (Pl. 6 fig. 1 à 23). Toutefois, il arrive dans des cas exceptionnels que les deux gamètes ne présentent pas de différence de dimensions très tranchée et l'on peut trouver tous les intermédiaires entre une hétérogamie typique et une hétérogamie encore peu accentuée.

Au point de vue cytologique, les deux gamètes offrent une structure un peu différente qui tient également à ce qu'ils n'ont pas

<sup>1)</sup> Il est intéressant de constater que la différenciation sexuelle se réduit ici à une simple différence d'âge entre les gamètes. Des faits de même ordre ont déjà été signalés par DANGEARD (5), notamment dans la copulation du *Polyphagus Euglenæ*, et semblent assez répandus dans les Champignons.

le même âge. Le gamète mâle renferme un cytoplasme dense avec un noyau d'aspect homogène et une petite vacuole à corpuscules métachromatiques. Le gamète femelle est constitué par un cytoplasme creusé de plusieurs grosses vacuoles dont la trame renferme des grains basophiles et les vacuoles des corpuscules métachromatiques. Le noyau est un corps sphérique dont il est difficile de mettre en évidence la structure (Pl. 6 fig. 94 à 119).

Les cellules du *Zyg. Chevalieri* se séparent généralement au fur et à mesure qu'elles bourgeonnent; elles sont donc le plus souvent solitaires et ne restent que rarement réunies en petites colonies. Il est par conséquent difficile de savoir si les gamètes qui s'unissent sont de parenté voisine comme dans les autres levures. On peut constater seulement que la copulation a lieu généralement entre les gamètes qui par suite des circonstances se trouvent les plus rapprochées (Pl. 6 fig. 1, 22 et 23). Dans quelques cas très rares, il nous a semblé que la copulation pouvait s'effectuer entre une cellule-mère et un petit bourgeon formé immédiatement avant par cette dernière et encore attaché à elle (Pl. 6 fig. 28, 35, 36 etc.).

Quoiqu'il en soit, la copulation s'effectue de la manière suivante: Les deux gamètes se réunissent au moyen d'un canal de copulation comme dans les autres levures; leurs noyaux émigrent dans le canal de copulation où ils se fusionnent pour constituer d'abord un noyau très allongé occupant presque toute la longueur du canal. Ce noyau s'introduit ensuite dans le gamète femelle où il s'arrondit et prend sa forme normale. A ce moment, tout le cytoplasme du gamète mâle passe dans le gamète femelle qui devient l'œuf. L'œuf ainsi formé paraît se séparer par une cloison transverse du canal de copulation, qui l'unissait au gamète mâle, bien que cette cloison (Pl. 6 fig. 157 et 159) soit ordinairement difficile à mettre en évidence; puis il se transforme bientôt en un asque qui renferme de 1 à 4 spores (Pl. 6 fig. 24 à 41). Pendant ce temps, le gamète mâle, complètement vidé, disparaît généralement peu à peu par résorption de sa membrane et il est rare que l'on constate des asques adultes qui conservent des traces du gamète mâle, de telle sorte que lorsque l'on examine une culture de cette levure dont les cellules ont formé leurs spores depuis longtemps, il est difficile de soupçonner l'existence d'une copulation, celle-ci ne laissant généralement aucune trace dans la forme des asques (Pl. 6 fig. 78 à 83). Parfois même cette résorption peut accomplir avant la formation des spores (Pl. 6 fig. 43 et 44). Parvenu à l'état adulte, l'asque ne tarde pas d'ailleurs à perforer sa membrane à l'une de ses extrémités ou sur un de ses côtés



et à mettre en liberté ses spores (Pl. 6 fig. 82 à 93). Parfois lorsqu'on fait germer les spores de cette levure sur tranches de carotte, on observe un raccourcissement du développement: Quelques unes des spores peuvent, après s'être gonflées, se fusionner avec une autre spore ou avec une cellule végétative et former un asque ou bien se transformer directement en asque sans copulation préalable. La figure B 4 montre un exemple de ces formations anormales.

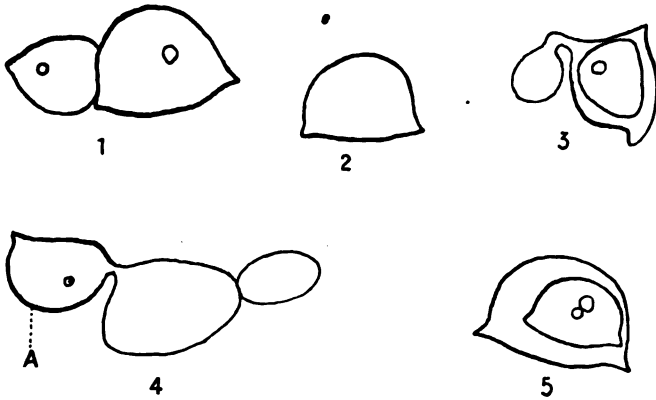


Figure B. *Zygosaccharomyces Chevalieri*.

1 et 2. Deux spores mûres. 3. Une spore s'étant fusionnée avec une jeune cellule et ayant formée dans son intérieur une nouvelle spore. 4. Copulation entre une spore (A) et une cellule végétative venant de bourgeonner. 5. Spore transformée en asque, sans copulation.

Ces observations, jointes à celles de NADSON et KONOKOTINE démontrent donc qu'à côté des *Schizo-* et *Zygosaccharomyces* qui présentent une copulation isogamique, il existe des levures où la copulation est nettement hétérogamique. La levure de PEARCE et BARKER constitue une forme de transition entre les deux modes de copulation.

## II. La copulation de *Debaryomyces globosus*.

Nous avons signalé dans un article précédent (6) l'existence de phénomènes sexuels dans une levure trouvée dans un échantillon de terre de l'île St-Thomas (Antilles) et récemment décrite par KLÖCKER (7) sous le nom de *Debaryomyces globosus*. Nous avons montré que dans cette levure, l'asque dérive de la copulation isogamique de deux cellules. Mais nous avons constaté en même temps que beaucoup d'asques peuvent naître aux dépens de cellules ordinaires sans copulation préalable: la parthenogenèse est donc fréquente et la copu-

lation ne semble pas indispensable. Nous avons continué l'étude de la sexualité de cette levure et les recherches que nous avons poursuivies depuis nous ont montré qu'elle offre une série de phénomènes anormaux que nous avons déjà résumée dans une note préliminaire, mais qui méritent d'être décrits ici avec plus de détails.

Placée dans des conditions favorables à la sporulation, notamment dans la gélose de GORODKOWA <sup>1)</sup> *Debaryomyces globosus* montre un pouvoir sporogène très actif: environ 70 % des cellules produisent des spores. Pendant les deux premiers jours, ces cellules se multiplient, puis vers le troisième jour la sporulation commence. A ce moment, les cellules apparaissent agglomérées ensemble par petits groupes ou colonies d'un nombre variable de cellules issues du bourgeonnement d'une même cellule-mère. Dans les phases qui précèdent immédiatement la sporulation, c'est-à-dire, vers le troisième jour, le bourgeonnement se ralentit beaucoup et les cellules destinées à sporuler offrent toutes à peu près les mêmes dimensions. Cependant beaucoup d'entre elles donnent naissance encore à un ou plusieurs bourgeons qui, sans doute par suite de l'insuffisance d'alimentation, conservent toujours de très petites dimensions: ceux-ci restent généralement attachés à la membrane de la cellule-mère. La sporulation succède immédiatement à ce bourgeonnement. Un certain nombre des cellules subissent alors une copulation isogamique. Celle-ci s'effectue généralement entre les cellules adultes et de même dimension appartenant à une même colonie de cellules. Elle s'opère donc entre deux cellules identiques et parfois très proches parentes.

Les cellules qui jouent le rôle de gamètes offrent la structure que l'on rencontre dans toutes les levures; elles renferment un noyau, dont il est difficile de différencier la structure, et un cytoplasme creusé de nombreuses vacuoles dans la trame duquel on observe des grains basophiles. Les vacuoles contiennent un grand nombre de corpuscules métachromatiques.

Les gamètes se réunissent deux à deux au moyen d'un canal de copulation très étroit dans lequel s'introduisent le noyau et une partie de cytoplasme des deux gamètes. La fusion nucléaire s'opère

<sup>1)</sup> Milieu composé par Mlle GORODKOWA pour obtenir la sporulation des levures  
Voici sa formule:

Eau	100 %
Peptone	1 %
Bouillon de viande	1 %
Chlorure de sodium	$\frac{1}{2}$ %
Glucose	$\frac{1}{4}$ %

généralement dans le canal de copulation. Les deux noyaux se rejoignent et se fusionnent, en donnant lieu d'abord à une figure nucléaire allongée, occupant la majeure partie du canal (fig. C, 1 à 14). Deux cas peuvent se produire suivant qu'il se forme une ou deux spores dans l'asque; dans le premier, le noyau qui résulte de cette fusion se divise, sans qu'on puisse observer par quel mode, en deux noyaux fils qui émigrent dans les deux renflements de la zygospore, puis le cytoplasme se condense autour de chacun des noyaux ainsi

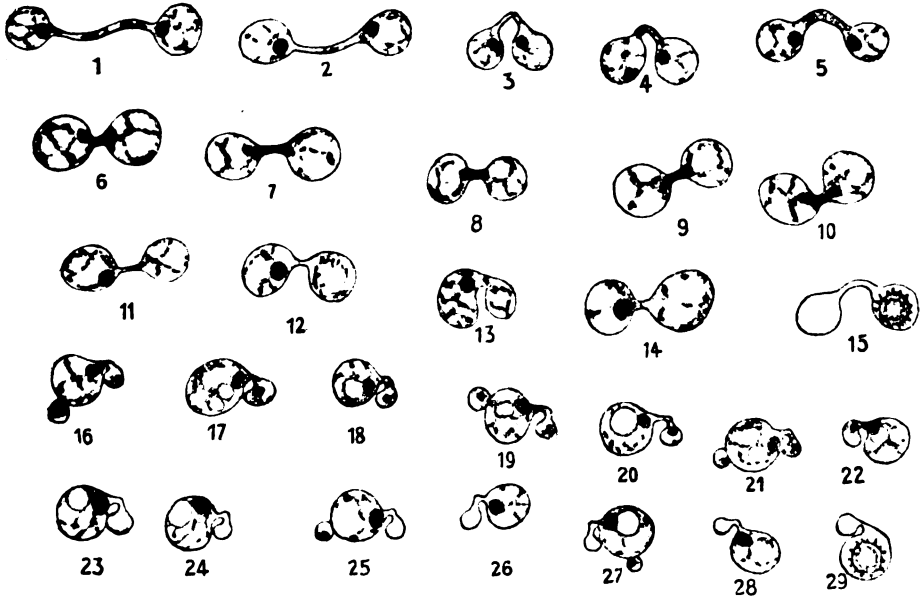


Figure C. Divers stades de la copulation de *Debaryomyces globosus*.

1 à 15. Copulations isogamiques normales. 16 à 29. Copulations anormales entre une cellule-mère et un petit bourgeon formé par cette dernière. Les cellules montrent un noyau, des grains basophiles et souvent un ou plusieurs gros globules de graisses. (Fixation au liquide de Bouix et coloration à l'hématoxyline ferrique. Gross. environ 1500.)

formés et délimite bientôt deux spores placées chacune dans l'un des renflements de l'asque. Dans le second cas, le noyau de copulation, sans se diviser, s'introduit dans l'un des renflements, avec la majeure partie du cytoplasme des deux cellules rassemblé dans le canal de copulation. C'est dans ce renflement que se produit la spore. Dans ce deuxième cas, la copulation s'effectue par un processus qui pourrait être considéré comme un intermédiaire entre l'iso- et l'hétéro-gamie. Mais comme ce mode de copulation dépend du

nombre de spores qui se forme dans l'asque, lequel semble conditionné par la quantité plus ou moins grande de produits de réserves qui se trouve dans la zygospore, il semble difficile de voir dans ce phénomène accidentel une tendance à la différenciation sexuelle.

Les spores, comme on le sait, offrent une membrane ornée de petites ponctuations qui leur donne l'aspect épineux. Cette membrane et surtout ses ponctuations fixent énergiquement les matières colorantes, notamment l'hématoxyline ferrique (fig. C, 15).

Cette copulation s'effectue donc en somme exactement comme dans les *Schizo-* et *Zygosaccharomyces*.

Toutefois, il n'y a guère que environ 25 % des asques qui résultent de ce phénomène. Tous les autres dérivent, soit de la transformation d'une cellule ordinaire en asque, sans qu'aucun acte sexuel n'intervienne, c'est-à-dire du développement parthénogénétique d'un gamète, soit d'un mode de copulation qui offrent un caractère tout à fait spécial et qu'on peut considérer comme anormal.

Dans le premier cas, ce sont des cellules ordinaires qui sporulent (Pl. 7 fig. 30 et 34), ou plus souvent, des cellules pourvues d'une sorte de diverticule et qui ont par conséquent cherché à copuler sans y parvenir. Ces cellules sont tantôt isolées et présentent un peu la forme d'une cornue (Pl. 7 fig. 23, 72, 81, 82, 86), tantôt réunies par un canal de copulation dont la cloison ne s'est pas résorbée (Pl. 7 fig. 29, 32, 33, 50 etc.). Dans quelques cellules rares, le diverticule qui n'a pas été utilisé à la copulation, est capable, avant la sporulation, de produire à son extrémité un minuscule bourgeon (Pl. 7 fig. 73).

Dans le second cas, qui est de beaucoup le plus fréquent, les cellules subissent une copulation anormale, difficile à déceler et qui jusqu'ici n'avait pas attiré notre attention. Les asques résultent de la fusion d'une cellule-mère avec un minuscule bourgeon formé par cette dernière pendant le bourgeonnement qui précède la sporulation (Pl. 7 fig. 24, 25, 26, 28 etc.). Le phénomène s'accomplit de la manière suivante: une cellule adulte donne naissance à un ou plusieurs bourgeons qui restent attachés à sa membrane. Ces bourgeons, bien que très petits, renferment cependant un noyau. La cellule-mère émet bientôt un petit bec qui se soude à la partie latérale de l'un de ces bourgeons et les deux cellules communiquent ainsi par un canal de copulation. La cloison qui les sépare au milieu de ce canal se résorbe et tout le contenu du petit bourgeon passe dans la cellule-mère où s'opèrent la fusion nucléaire et le mélange cytoplasmique (fig. C, 16 à 29).

Que signifient ces formes anormales de sexualité? La première idée qui vient à l'esprit est que cette copulation se produit dans les cellules qui, par suite d'une circonstance accidentelle, se trouvent éloignées de leurs congénères ou environnées de cellules asporogènes et sont réduites à copuler avec l'un des minuscules bourgeons qu'elles viennent de former. C'est ce qu'on observe accidentellement dans la plupart des levures et spécialement dans le *Zyg. Priorianus*. Dans cette levure, nous avons montré que souvent lorsqu'une colonie est constituée par un très petit nombre de cellules, la copulation peut s'accomplir parfois entre cellule-mère et un petit bourgeon formé par cette dernière peu de temps auparavant et n'ayant pas achevé son développement. Supposons, en effet, une colonie de quatre cellules issues du bourgeonnement d'une même cellule-mère, dont trois ont acquis leur développement normal et dont la quatrième, la dernière formée, est encore à l'état d'un très petit bourgeon resté adhérent à la cellule-mère dont elle dérive. Si les conditions sont favorables à la sporulation et si toutes les cellules qui constituent cette colonie doivent subir la copulation, il se produira donc deux zygosporos, dont l'une normale, proviendra de la copulation de deux gamètes de même dimension, et dont l'autre, anormale, résultera de la fusion de deux gamètes très inégaux, d'une cellule-mère et de son bourgeon. L'asque qui résultera de cette dernière zygospore se trouvera donc constitué par deux renflements très inégaux: l'un plus gros, représente la cellule-mère, l'autre plus petit résulte du bourgeon. Les spores n'ayant pas la place nécessaire pour se développer dans le petit renflement ne se formeront que dans le renflement le plus gros. De la sorte, la copulation, normalement isogamique, se trouve être hétérogamique. Mais ce n'est là qu'une hétérogamie apparente qui dépend d'une circonstance purement accidentelle et ne constitue par conséquent qu'une simple anomalie. Il ne semble pas qu'on puisse y voir l'indice d'une différenciation sexuelle.

Mais il ne paraît pas en être de même pour les copulations anormales de *Deb. globosus*. Une observation attentive montre, en effet, que dans cette levure, ces formes de copulation, au lieu d'être exceptionnelles, sont au contraire très fréquentes. En outre, il est facile de voir qu'elles peuvent se produire dans des colonies formées d'un grand nombre de cellules sporogènes adultes entremêlées à de petits bourgeons et que les cellules adultes de ces colonies auraient pu par conséquent aussi bien se réunir entre elles, que se fusionner avec l'un de leurs petits bourgeons. C'est le cas représenté par exemple dans la figure 45 de la planche 7, où l'on voit une colonie

qui était formée primitivement de deux cellules adultes et de trois petits bourgeons. Dans cette colonie, les deux cellules adultes, au lieu de se réunir entre elles par le processus ordinaire et de donner un asque à deux spores, se sont fusionnées chacune avec un petit bourgeon et ont fourni ainsi deux asques à une seule spore. Il suffit d'ailleurs d'examiner la planche 7 pour voir un grand nombre d'autres exemples de même ordre.

D'autre part, un examen attentif de la sporulation de cette levure en gouttelette pendante, montre que la copulation s'effectue souvent avec une certaine difficulté. C'est ainsi qu'on rencontre parfois des cellules qui émettent des diverticules qui se dirigent dans le même sens, se rejoignent, puis, parvenus au contact l'un de l'autre, continuent à s'allonger en s'entrecroisant ou en se bifurquant, sans réussir à s'anastomoser immédiatement (fig. 6, 11, 12, 27 etc. de la Pl. 7). Nous avons vu d'ailleurs que dans un assez grand nombre de cas, les cellules, après avoir essayé de copuler sans y parvenir, se développent en asques parthenogénétiques.

L'ensemble de ces faits nous avaient amenés dans une note préliminaire (8), à expliquer ces formes spéciales de copulation par un affaiblissement de l'attraction sexuelle. Nous avons émis l'opinion que dans *Deb. globosus*, la copulation normale serait enrayée dans un grand nombre de cas par l'insuffisance de l'attraction sexuelle. Celle-ci s'affaiblissant, la copulation serait rendue difficile et réduite souvent à s'opérer entre une cellule-mère et son bourgeon. On comprend facilement, en effet que la réunion d'une cellule-mère à son petit bourgeon demande un moindre effort que la réunion de deux cellules adultes séparées, même lorsque celles-ci se trouvent rapprochées l'une de l'autre. Certaines figures de la pl. 8 semblent en effet venir à l'appui de cette hypothèse. Telle est par exemple, la figure 56, où l'on voit deux cellules adultes nettement séparées, mais en somme assez rapprochées. L'une d'elles, celle d'en haut, à émis un diverticule suffisamment long pour permettre la fusion de ces deux cellules, mais l'autre, la cellule inférieure, s'est bornée à se fusionner avec un petit bourgeon formé par elle. Voici d'ailleurs ce que nous disions à ce sujet :

„Sans vouloir pour l'instant résoudre cette question délicate, remarquons que l'examen de la sporulation de *Deb. globosus* en gouttelettes pendantes, montre que la copulation ne s'effectue qu'avec une certaine difficulté. C'est ainsi que, souvent, on rencontre des cellules qui émettent des diverticules qui se dirigent dans le même sens, se rejoignent, puis, une fois parvenus au contact l'un de l'autre

continuent à s'allonger en s'entre-croisant ou en se bifurquant, sans réussir à s'anastomoser. Dès lors, deux hypothèses se présentent: ou bien la copulation normale est enrayée par un affaiblissement de l'attraction sexuelle, ou bien, ce qui semble moins probable, la levure offre un dimorphisme sexuel analogue à celui qui a été observé par Blakeslee dans les Mucorinées et la copulation est rendu difficile par suite de la prédominance d'un sexe sur l'autre. Quoi qu'il en soit, *Deb. globosus* présente une série de phénomènes de rétrogradation de la sexualité, accusés par la fréquence de la parthénogenèse et des copulations anormales, et il semble que ces dernières soient plus ou moins comparables aux processus que HARTMANN (9) et un certain nombre de biologistes ont récemment désignés sous le nom de parthénogamie, c'est-à-dire à des phénomènes qui compensent la sexualité normale tendant à disparaître. Cette levure nous offre donc un intermédiaire très intéressant entre les *Schizo-* et *Zygo-saccharomyces* où la copulation est a peu près générale et les levures ordinaires qui n'offrent pas de sexualité."

Depuis la publication de cette note, nous avons mis en évidence l'existence d'une copulation nettement hétérogamique dans le *Zyg. Chevalieri* et peu de temps après, NADSON et KONOKOTINE ont découvert un phénomène semblable dans *Nadsonia (Guilliermondia) fulvescens*, espèce, très voisine de *Deb. globosus*. Aussi en présence de ces faits nouveaux, cette hypothèse a perdu beaucoup de sa valeur et il semblerait peut-être plus vraisemblable d'attribuer ces formes spéciales de copulation observées dans *Deb. globosus* à une différenciation sexuelle. *Deb. globosus*, serait donc soit une espèce isogamique en voie d'évoluer vers l'hétérogamie, soit comme une espèce hétérogamique passant à l'isogamie; cette seconde manière de voir <sup>1)</sup> serait peut être plus conformes aux faits car il serait singulier qu'une levure en voie de différenciation sexuelle puisse présenter parallèlement des processus de rétrogradation de la sexualité accusés par la fréquence

<sup>1)</sup> Il est difficile de décider si l'isogamie est primitive ou si elle a été acquise au cours de l'évolution des levures. Dans les Endomycétacées qui sont certainement les ancêtres des levures, on trouve à la fois l'iso- et l'hétéro-gamie. L'isogamie s'observe dans le genre *Eremascus* qui paraît le plus archaïque, ce qui laisserait penser que l'hétérogamie marque une étape dans l'évolution des Endomycétacées. Toutefois, la découverte de *Nadsonia (Guilliermondia) fulvescens*, qui offre une copulation hétérogamique et qui par le mode de formation des ses asques offre des caractères incontestablement très primitif, fournit un argument sérieux en faveur de l'opinion qui consiste à admettre que l'isogamie résulte d'une rétrogradation de l'hétérogamie. C'est à cette dernière opinion que s'est rattaché NADSON (10) dans un mémoire tout récent.

de la parthénogenèse. Néanmoins, il nous semble imprudent de nous prononcer dès maintenant d'une manière définitive sur le caractère hétérogamique de ces formes de copulation et nous bornerons nous à admettre cette opinion comme une hypothèse provisoire. Sans doute la découverte de nouvelles espèces permettra un jour de donner à ces phénomènes une interprétation définitive.

### III. Rétrogradation de la sexualité.

Nous avons fait connaître dans un article précédent (6) un curieux exemple de levure qui, bien qu'ayant perdu sa sexualité, n'en conserve pas moins des vestiges d'attraction sexuelle. Il s'agissait d'une espèce, nouvellement isolée par KLÖCKER (7) d'un échantillon de terre des Antilles Danoises, le *Schwanniomyces occidentalis*. Dans cette levure, au moment de la sporulation, les cellules destinées à former des asques émettent chacune une sorte de diverticule ou d'éperon plus ou moins allongé qui leur donne un peu l'aspect d'une cornue et les fait ressembler aux asques parthénogénétiques de *Debaryomyces globosus*. Elles essayent de se réunir deux à deux au moyen de ces diverticules, mais l'attraction sexuelle tend à disparaître: aussi n'est ce qu'exceptionnellement qu'elles arrivent à se rejoindre et, même en ce cas, elles ne réussissent jamais à entrer en communication. Ces diverticules, que KLÖCKER avait déjà observées et considérait comme des bourgeons aortés, représentent donc, à n'en pas douter, les rudiments d'une sexualité ancestrale.

L'existence de ces phénomènes paraît assez fréquente dans les levures. Depuis la publication de notre observation, LUDWIG ROSE (11) et DOMBROWSKI (12) ont en effet constaté les mêmes particularités dans plusieurs levures: le premier dans deux nouvelles espèces isolées des suintements muqueux de Chênes, qu'il désigne sous le nom de levures E et F, ainsi que dans *Torulaspota Delbruckii* et une espèce voisine de cette dernière; le second dans une levure de lait, le *Saccharomyces lactis*.

L. ROSE, sans avoir eu connaissance des résultats que nous avons obtenus sur *Schwanniomyces occidentalis*, admet la même interprétation que nous et considère la formation de ces diverticules par les cellules se préparant à sporuler comme les rudiments d'une copulation ancestrale. DOMBROWSKI se montre plus réservé et hésite à voir dans ce phénomène un essai infructueux de copulation ou le résultat d'un bourgeonnement avorté.



Le grand intérêt biologique qui s'attache à ces faits, qui n'ont été l'objet que d'une étude très rapide de la part de ces deux auteurs, nous à engagé à reprendre leurs observations. Pour cela, nous avons examiné de nouveau et d'une manière plus approfondie la sporulation du *Sch. occidentalis* et nous avons repris l'étude des levures E et F dont le Dr. L. ROSE a bien voulu nous communiquer des cultures.

Le *Schw. occidentalis* est une levure très sporogène, qui placée sur bloc de plâtre ou sur gélose de GORODKOWA fournit de nombreux asques. Sur gélose de GORODKOWA, on constate d'abord, pendant les deux ou trois premiers jours de la culture, un bourgeonnement assez actif des cellules, après quoi la sporulation commence. A ce moment les cellules cessent de bourgeonner et un grand nombre d'entre elles forment un diverticule généralement court, comme si elles devaient subir une copulation. Quelques unes essayent effectivement de s'anastomoser au moyen de leur diverticule, mais elles n'arrivent jamais à se fusionner, et, dans la plupart des cas, elles ne parviennent même pas à se réunir deux à deux.

Dans une préparation colorée, ces cellules montrent un cytoplasme parsemé de nombreuses vacuoles. La trame cytoplasmique renferme des grains basophiles et les vacuoles des corpuscules métachromatiques. Le noyau est généralement au voisinage du point d'insertion du diverticule dans la cellule: il est toujours placé au voisinage d'un assez gros globule réfringent qui brunit par l'acide osmique et présente les caractères des graisses.

Ces cellules ne tardent pas à sporuler: elles forment dans le pourtour du point d'insertion de leur diverticule le plus souvent une seule spore qui résulte de la condensation d'une partie du cytoplasme de la cellule autour du noyau et du globule de graisse qui l'avoisinent (Pl. 9, fig. 36). La spore présente donc un gros globule de graisse qui occupe son centre et un noyau accolé à la membrane cellulaire. Cette dernière est pourvue de verrucosités qui fixent énergiquement l'hématoxyline ferrique. Parfois, on constate la formation de deux spores dans un même asque.

Cette première poussée d'asques en est bientôt suivie d'une nouvelle qui s'effectue lentement et difficilement: celle-ci se poursuit pendant une ou deux semaines et présente des particularités que nous n'avions pas observées dans nos précédentes recherches. La plupart des cellules, qui n'ont pas encore sporulées, produisent alors un diverticule, mais un certain nombre de celles-ci à seulement sporulent, les autres finissent par entrer en dégénérescence.

Il semble donc que ces cellules aient un pouvoir sporogène moins actif que les premières, puisqu'elles sporulent plus lentement, et que quelques unes l'aient entièrement perdu. Au bout d'une quinzaine de jours, on constate que la plupart des cellules ont formé un diverticule. Mais ces diverticules sont généralement très allongés et prennent l'aspect de tubes germinatifs. Dans quelques cas que nous avons représenté dans la planche 7, les cellules peuvent se réunir deux à deux au moyen de ces diverticules, mais il est rare qu'elles se soudent véritablement l'une à l'autre et la plus légère pression suffit à les détacher (Pl. 9 fig. 2, 10, 22, 27, 29, 30, 32, 33, 35). La formation de la spore quand elle a lieu, s'effectue généralement dans le corps de la cellule. Toutefois, lorsque le diverticule de la cellule est très allongé, le noyau peut s'introduire dans son intérieur et la spore se forme alors à l'extrémité ou dans une région quelconque du diverticule: la spore en grossissant détermine alors la formation d'un renflement dans le diverticule (Pl. 9 fig. 20 et 21).

Les levures de ROSE sont plus intéressantes encore, car l'attraction sexuelle semble s'y être conservée d'une manière beaucoup plus marquée. Ces deux levures isolées dans les mêmes conditions, c'est à dire dans les suintements muqueux de Chênes d'Allemagne, présentent l'une et l'autre, d'après ROSE, les mêmes caractères morphologiques et biochimiques. Leurs cellules sont sphériques et rappellent tout à fait les *Torulas*. Les asques se forment de la manière et offrent les mêmes caractères dans les deux levures. Il semble donc que ces deux espèces doivent être identifiées et qu'il s'agisse par conséquent d'une seule espèce qu'en raison de l'ensemble de ses caractères, on peut ranger dans le genre *Torulaspora* (LINDNER). Nous proposons de la désigner sous le nom de *Torulaspora Rosei*.

Cette levure forme très peu de spores et il semble que la rétrogradation de sa sexualité coïncide avec un affaiblissement de son pouvoir sporogène qui est en voie d'extinction. Cependant lorsqu'on place cette espèce dans un milieu favorable à la sporulation (bloc de plâtre ou gélose de GORODKOWA), on constate que la plupart des cellules cherchent à s'anastomoser comme si elles allaient subir une copulation. Pour cela, elles émettent chacune un diverticule qui s'allonge plus ou moins et au moyen duquel elles essayent de s'unir deux à deux. Souvent, elles ne réussissent pas à se rejoindre, soit que leurs diverticules se dirigent en sens opposé, soit que par suite de l'affaiblissement de l'attraction sexuelle les diverticules parvenus à se rencontrer, au lieu de se souder, continuent à s'allonger en s'entrecroisant (Pl. 8 fig. 63, 64, 74). Toutefois, dans un

assez grand nombre de cas, on constate que deux cellules proches parviennent à se réunir au moyen de leurs diverticules et à adhérer suffisamment pour qu'une pression exercée sur la lamelle de la préparation ne permette pas de les détacher. Mais jamais, la cloison mitoyenne, qui sépare les deux cellules au milieu du canal de copulation ainsi formé, ne se résorbe et, en aucun cas, il ne se produit de mélange (Pl. 7 fig. 96, 109 et Pl. 8 fig. 1, 3, 7, 10, 20, 21 etc.) entre le contenu des deux cellules. Une fois cependant sur un très grand nombre de préparations, il nous est arrivé d'observer deux

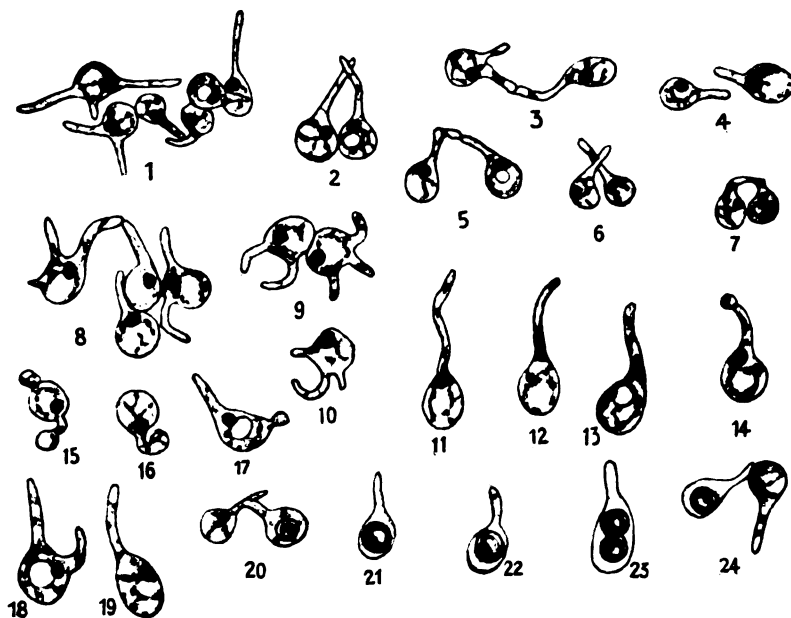


Figure D. *Torulaspora Rosei*.

1 à 20. Cellules se préparant à sporuler et émettant des diverticules aux dépens desquels, elles cherchent à s'unir deux à deux sans pouvoir y parvenir. Ces cellules montrant un noyau, des grains basophiles et souvent un gros globule de graisse. 21 à 24. Asques. (Fixation au liquide de Bouin et coloration à l'hématoxyline ferrique. Gross. environ 1500.)

cellules anastomosées par un canal de copulation dont la cloison mitoyenne s'était résorbée, mais les deux cellules ainsi réunies montraient des signes de dégénérescence et ne semblaient pas destinées à sporuler (Pl. 7 fig. 97).

Au point de vue cytologique, ces cellules présentent, comme dans la précédente levure, un cytoplasme creusé de plusieurs vacuoles avec des grains basophiles dans la trame et des corpuscules méta-

chromatiques dans les vacuoles. Le noyau est un petit corps homogène, très colorable, dont on ne distingue généralement pas la structure. Il est presque toujours situé au voisinage du point d'origine du diverticule et à côté d'un ou plusieurs globules de graisses (fig. D).

Il arrive souvent qu'une même cellule peut donner naissance à plusieurs diverticules placés sur différents points de sa surface et qui se dirigent en tous sens; parfois même ceux-ci sont capables de ramifier, on obtient ainsi des cellules à formes très particulières qui rappellent un peu des amibes (Pl. 7 fig. 95, 96, 102 et Pl. 8 fig. 16, 20, 32, 46 et 57).

On constate parfois ainsi un allongement démesuré des diverticules; en ce cas, le noyau peut se diviser et fournir deux noyaux fils dont l'un s'introduit dans le diverticule, puis ce dernier, n'ayant pas pu accomplir sa fonction et s'anastomoser à une autre cellule, finit par former à son extrémité un petit bourgeon (Pl. 8 fig. 34, 50, 58, 62). Il peut arriver aussi que le noyau et la majeure partie du cytoplasme s'introduisent dans le diverticule, où il se forme une sorte de renflement dans lequel s'effectuera la formation des spores (Pl. 7 fig. 100, et Pl. 8 fig. 2 et 16). Dans quelques cas, les diverticules très allongées fournissent une série de renflements qui se séparent par des cloisons transverses<sup>1)</sup> et forment ainsi une chaîne de 2 ou 3 petites cellules (Pl. 8 fig. 65 et 80). Quelquefois enfin, la multiplication végétative ne s'arrêtant pas complètement au début de la sporulation, les cellules produisent un petit bourgeon; celui-ci n'achève pas son développement, arrête sa croissance et reste sans noyau, à l'état d'ébauche, probablement par suite de l'insuffisance d'aliments. Puis l'extrémité supérieure de ce rudiment de bourgeon est ensuite attirée par la cellule-mère qui l'a produit et tout le bourgeon se replie contre elle (Pl. 7 fig. 78 et 104 et Pl. 8 fig. 9).

Les asques dérivent toujours des cellules que nous venons de décrire. Cependant s'il n'y a guère que 28 % des cellules qui sporulent, les autres sont destinées à dégénérer. Les asques sont toujours pourvus d'un ou plusieurs diverticules qui parfois les réunissent deux à deux ou d'un petit bourgeon replié contre eux. Les spores se

<sup>1)</sup> Nous (13 et 14) avons eu l'occasion déjà de signaler des phénomènes analogues dans les races de *Sch. octosporus* en voie de perdre leur pouvoir sporogène. Dans ces races, les cellules placées dans les conditions où elles devraient sporuler essayent de s'anastomoser deux à deux au moyen de diverticules. Quelques unes arrivent à se fusionner et à sporuler: Les autres ne se réunissent pas et ne produisent pas d'asques; leur diverticule après s'être plus ou moins allongé finit par former deux ou trois cloisons transversales qui délimitent autant de petites cellules.

forment généralement dans le corps de la cellule. Cependant lorsque les diverticules sont très allongés, elles peuvent naître aussi, comme on l'a dit, à l'extrémité ou dans une région quelconque de ces derniers. En ce cas, elles se forment exclusivement dans l'intérieur du diverticule dans lequel elle détermine en s'accroissant un renflement, ou bien elles apparaissent à la fois dans le corps de la cellule et dans le diverticule.

Les spores sont en nombre variable dans chaque asque: on en compte de 1 à 4. Elles sont sphériques et offrent au centre un gros globule de graisse. Leur germination s'effectue suivant le mode ordinaire: la membrane de l'asque se résorbe généralement avant la germination et les spores d'un même asque restent réunies les unes aux autres: elles renflent, puis bourgeonnent comme les cellules végétatives ordinaires (fig. E).

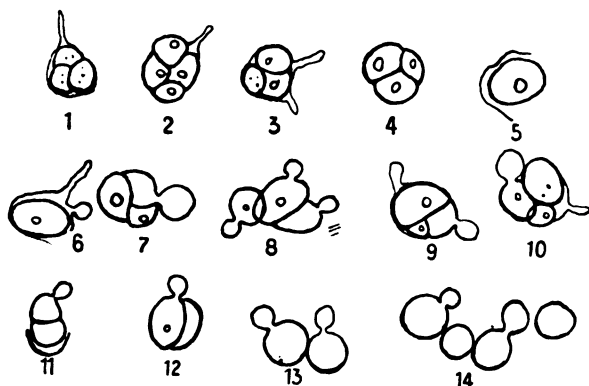


Figure E. Germination des spores dans *Torulaspora Delbrückii* (levure F. DE ROSE).

1 à 3. Gonflement des spores dans l'asque. 4. Spores libérées de l'asque.

5 et 6. Rupture de la membrane de l'asque. 7 à 14. Spores en voie de bourgeonnement

L'existence de cellules donnant naissance simultanément sur différents points de leur surface à plusieurs diverticules et présentant l'aspect d'amibes, est particulièrement intéressante à constater. En effet, elle semble jeter un jour nouveau sur la signification d'aspects amiboïdes semblables qui ont été décrit par LINDNER (15) dans plusieurs levures, notamment la levure de presse No. 75 de la fabrique de BAYERN (Berlin) (fig. 183, page 402 de Mikr. Betriebskontrolle) et du *S. Bailii* (fig. 191 page 407). Ces formes bizarres qui apparaissent dans les vieilles cultures sur gélatine semblent toujours être en corrélation plus ou moins directe avec la sporulation, car, dans les dessins où LINDNER les représente, on peut voir que

plusieurs d'entre elles renferment des spores. Les spores apparaissent soit dans des cellules amiboïdes (fig. 26 et 27 de la fig. 191), soit dans des cellules pourvues de deux renflements unis par un isthme étroit (fig. 18 et 19 de la fig. 191). Il semble donc qu'on puisse interpréter les premières comme des asques parthénogénétiques, résultant du développement de gamètes ayant essayé de se fusionner sans y parvenir, et les secondes comme des asques provenant d'une véritable copulation. Cela paraît donc indiquer que le *S. Bailii* est une levure qui présente encore des processus sexuels, mais chez laquelle ces processus sont en voie de rétrogradation.

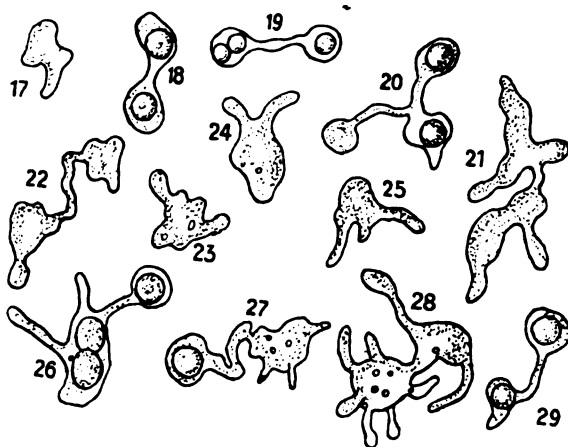


Figure F. *Saccharomyces Bailii*.

Cellules à formes amiboïdes provenant d'une culture sur gélatine nutritive datant de plusieurs mois. (D'après LINDNER.)

En résumé, nos observations sur *Torulaspora Rosei* confirment absolument, en les précisant et les complétant, les résultats obtenus par ROSE et démontre que cette levure est une espèce qui, par suite d'une circonstance inconnue, a perdu sa sexualité, tout en conservant toutefois des vestiges d'attraction sexuelle qui se manifestent par la tendance très manifeste que les cellules ascogènes montrent au moment de sporuler à se réunir deux à deux au moyen de diverticules formées par elles. Elle présente donc à ce point de vue les mêmes particularités que nous avons décrites dans *Schw. occidentalis*. Cependant, l'attraction sexuelle semble s'y être moins affaiblie que dans cette dernière, comme l'atteste l'existence d'un grand nombre de cellules capables de se réunir deux à deux. Ajoutons que les observations que nous avons faites sur *Schw. occidentalis* et *T. Rosi*

permettent d'admettre que le *S. lactis*, où DOMBROWSKI a observé et figuré des asques également pourvus de diverticules absolument semblables, rentre dans le même cas et représente un autre exemple de levure qui, bien que parthénogénétique, conserve cependant des rudiments de sa sexualité primitive.

#### IV. Conclusions.

Les résultats de nos recherches peuvent être résumés de la manière suivante :

A. Nos observations démontrent l'existence d'une copulation nettement hétérogamique dans une espèce nouvelle, le *Zygosaccharomyces Chevalieri*. Cette copulation que nous avons décrite déjà dans une note préliminaire est le premier exemple d'hétérogamie typique qui ait été signalé dans les levures. En outre, nos observations apportent quelques faits nouveaux relatifs à la sexualité de *Debaryomyces globosus* et établissent que dans cette levure, à côté d'asques qui dérivent d'une copulation isogamique, il en est d'autres où la copulation s'effectue entre une cellule-mère et son bourgeon, c'est à dire par un processus hétérogamique. Aussi semble-t-il qu'on puisse considérer cette levure soit comme une forme primitivement isogamique tendant à devenir hétérogamique, soit comme une forme hétérogamique en voie de passer à l'isogamie.

Les observations antérieures de PEARCE et BARKER ont fait connaître l'existence d'une levure où la copulation s'effectue entre deux gamètes morphologiquement identiques, qui jouent cependant un rôle différent dans la sexualité, l'un déversant son contenu dans l'autre. Enfin tout récemment, NADSON et KONOKOTINE ont découvert une nouvelle levure, *Nadsonia (Guilliermondia) fulvescens*, présentant comme le *Zyg. Chevalieri*, une copulation hétérogamique typique.

Nos résultats, joints à ceux de PEARCE et BARKER et de NADSON et KONOKOTINE, établissent donc qu'il existe dans la famille des Saccharomycétacées toutes les formes de transition entre l'iso- et l'hétéro-gamie. L'isogamie, la plus fréquente, se rencontre dans les *Schizosaccharomyces* et la plupart des *Zygosaccharomyces*. *Debaryomyces globosus*, offre une copulation tantôt isogamique, tantôt hétérogamique. Avec la levure de PEARCE et BARKER, on trouve une copulation qui présente des caractères intermédiaires entre l'iso- et l'hétéro-gamie. Enfin l'hétérogamie typique se trouve réalisée dans le *Zyg. Chevalieri* et *Nadsonia (Guilliermondia) fulvescens*.

B. Nos recherches prouvent en outre qu'entre les levures qui offrent une sexualité à l'origine de l'asque et celles (les plus nombreuses<sup>1)</sup>) qui en sont totalement dépourvues, on rencontre une série

<sup>1)</sup> Nous rappelons ici que parmi les levures qui n'offrent plus de sexualité à l'origine de l'asque, il en est quelques unes, comme le *Saccharomyces Ludwigi*, qui présentent un autre mode de copulation consistant en une fusion des spores au moment de leur germination. Nous avons considéré cette fusion des spores comme un phénomène sexuel compensateur ayant pour but de remplacer la copulation primitive disparue, c'est-à-dire comme une parthélogamie.

NADSON (4) au contraire a donné récemment une explication toute différente de ce phénomène. Pour lui la copulation des spores dans le *S. Ludwigi*, loin de représenter une parthélogamie, serait au contraire un phénomène sexuel primitif. Cet auteur s'appuie pour cela sur la découverte de *Nadsonia (Guilliermondia) fulvescens* qui l'a amené à compléter et à élargir la théorie de la phylogénie des levures que nous avons formulée en 1909.

On sait qu'à la suite de nos recherches sur la cytologie et la sexualité des Endomycétacées, nous (17) avons considéré les levures comme des formes dérivées des Endomycétacées. D'après cette théorie, les levures constitueraient des formes retrogradées des Endomycétacées: le mycélium, caractéristique de cette famille, aurait disparu chez les levures, et la végétation se serait effectuée exclusivement sous forme de levures ou d'oidies.

NADSON, tout en acceptant cette théorie dans son ensemble, va plus loin et admet que il faut chercher l'origine des Saccharomycétacées et des Endomycétacées dans les Ascomycètes supérieurs, au voisinage de *Pyronema confluens*. Ces deux familles seraient donc des descendants des Ascomycètes supérieurs, ayant subi une évolution régressive. La découverte de *Nadsonia (Guilliermondia) fulvescens* permet en effet d'entrevoir une filiation entre les Ascomycètes supérieurs et les Saccharomycétacées, car dans cette levure, l'œuf au lieu de se transformer directement en asque, comme dans les autres Ascomycètes inférieurs (Endomycétacées et Saccharomycétacées), donne par bourgeonnement une cellule représentant le sporophyte et c'est aux dépens de cette dernière que se forme l'asque.

D'après la théorie de NADSON, la levure la plus archaïque serait le *Saccharomyces Ludwigi*. Dans cette levure, la copulation s'effectue entre les spores, et l'œuf produit une série de cellules végétatives qui constituent un sporophyte analogue à celui de *Pyronema*, qui se termine par l'asque. Mais ici le sporophyte est extrêmement développé, tandis que le gamétophyte est réduit simplement aux spores.

A la suite de *S. Ludwigi*, viendrait *Nadsonia (Guilliermondia) fulvescens*, qui a conservé la copulation hétérogamique de *Pyronema*, mais où le sporophyte se réduit à une seule cellule, issue de la germination de l'œuf, qui se transforme en asque. Dans les *Zygosaccharomyces* et les *Schizosaccharomyces* enfin, la régression se poursuivant, l'hétérogamie est remplacée par l'isogamie et le sporophyte se trouve supprimé, l'œuf se développant directement en asque.

Nous ne voyons pas, pour notre part, d'objections à faire contre les grandes lignes de cette théorie qui complète celle que nous avons formulée. Il est certain que *Guilliermondia fulvescens* présente un très grand intérêt phylogénétique et peut être considéré à certains égards comme une forme de transition entre les Ascomycètes supérieurs et les Ascomycètes inférieurs. Toutefois, il nous paraîtrait



de formes de rétrogradation de la sexualité où la copulation a entièrement disparue, mais où les cellules destinées à former des asques (c'est-à-dire les gamètes se développant parthénogénétiquement), conservent néanmoins des vestiges d'attraction sexuelle qui se manifestent par la tendance qu'elles ont à essayer de se réunir au moyen de diverticules (*Schw. occidentalis*, *Torulaspora Rosei*, et d'autres espèces signalées par ROSE et DOMBROWSKI).

Ceci montre que les levures sont un des plus beaux exemples que l'on connaisse d'un groupe en voie d'évolution vers la parthénogénèse où l'on trouve une série de formes caractérisées par la rétrogradation de la sexualité aboutissant en dernier lieu à la disparition complète de ce phénomène. Les levures sont tout à fait comparables à ce point de vue aux Saprolegniacées où de BARY a fait connaître depuis longtemps des processus de même ordre et aux Mucorinées qui, d'après les recherches récentes de NAMYLOWSKI (16), offrent également une série de phénomènes de regression de la sexualité.

Il nous reste, pour terminer, à remercier M. le professeur MANGIN, qui nous a faits l'honneur de nous confier l'étude des levures de la mission CHEVALIER, et le Dr. L. ROSE qui nous a aimablement communiqué les cultures de ses levures E et F (*Torulaspora Rosi*), ce qui nous a permis d'entreprendre ces recherches.

téméraire de trop s'avancer dès maintenant, et nous pensons qu'il y a lieu d'être prudent. Ce qu'il y a de plus certain c'est que les Saccharomycétacées paraissent dériver des Endomycétacées et que *G. fulvescens* semble pouvoir servir de trait d'union entre les Ascomycètes supérieurs et les Ascomycètes inférieurs et ouvre des horizons nouveaux sur la phylogénie des Ascomycètes inférieurs. Mais il faut attendre la découverte de nouvelles espèces pour préciser cette question.

D'autre part, nous ne suivrons pas NADSON dans son interprétation de la copulation des spores chez *S. Ludwigii*. En dehors du *S. Ludwigii* qui offre incontestablement des caractères primitifs, ce mode de sexualité se rencontre dans des levures tels que la levure de JOHANNISBERG II qui ne sauraient être considérées comme archaïques. Enfin, tout dernièrement, H. MARCHAND a montré que cette sexualité se retrouve dans les *Saccharomyces ellipsoideus*, *turbidans*, *intermedius* et *validus*, qui sont certainement les levures les plus rétrogradés que l'on connaisse. Cette sexualité est d'ailleurs très différente de celles des Ascomycètes supérieurs. Il semble donc plus naturel jusqu'à nouvel ordre d'admettre que cette copulation représente un phénomène sexuel compensateur, une parthénogamie dans le sens de HARTMANN.

### Index bibliographique.

- 1) PEARCE, B. et BARKER, P.: The Yeast Flora of Bottled ciders. The Journ. of Agricult. Sci., T. 3, 1908.
- 2) GUILLIERMOND, A.: Sur un exemple de copulation hétérogamique observé dans une levure. C. R. Soc. de Biol., T. 70, 1911.
- 3) NADSON, C. et KONOKOTINE, G.: *Guilliermondia*, un nouveau genre de la famille des Saccharomycétacées à copulation hétérogamique. Trav. du lab. de l'Ecole supérieure de médecine des femmes de St. Pétersbourg, T. 3, 1910.
- 4) SYDOW: Analyse du memoire de NADSON et KONOKOTINE. Ann. mycol., 1912.
- 5) DANGEARD, P.: Recherches sur la structure *Polyphagus Euglenæ* et sa reproduction sexuelle. Le Botaniste, 7<sup>e</sup> série, 1910.
- 6) GUILLIERMOND, A.: Sur un curieux exemple de parthénogenèse observé dans une levure. C. R. Soc. de Biol., T. 69, 1910. — Quelques remarques sur la sexualité des levures. Ann. mycol., T. 8, 1910.
- 7) KLÖCKER, A.: Deux nouveaux genres de la famille des Saccharomycètes. C. R. des trav. du lab. de Carlsberg, T. 8, livre 4, 1909.
- 8) GUILLIERMOND, A.: Sur la reproduction de *Deb. globosus* et quelques formes de rétrogradation de la sexualité observé chez les levures. C. R. Ac.
- 9) HARTMANN, M.: Autogamie bei Protisten und das Befruchtungsproblem. Arch. f. Protistenk., Bd. 14, 1909.
- 10) NADSON, C.: Sur la sexualité et la phylogénie des levures. Trav. du lab. de l'Ecole supér. de méd. des femmes de St. Pétersbourg. 29 février, Nr. 25, 1912.
- 11) ROSE, LUDWIG: Beiträge zur Kenntnis der Organismen im Eichenschleimfluß. Inaug.-Dissert. d. Univ., Berlin, 25. Juni, 1910.
- 12) DOMBROWSKI, W.: Die Hefen in Milch und Milchprodukten. Centralbl. f. Bakt., Bd. 28, 1910.
- 13) GUILLIERMOND, A.: Recherches cytologiques sur les levures. Thèse de la faculté des Sciences de Paris 1902, (résumé dans la Rev. g. de Botanique, 1903).
- 14) —: Recherches sur la germination des spores et la conjugaison des levures. Rev. g. de Botanique, 1905.
- 15) LINDNER, P.: Mikroskopische Betriebskontrolle in den Gärungswerken. P. Parey, édit. Berlin, 6<sup>e</sup> édition, 1909.
- 16) NAMYLowski: Bull. Acad. Sc. de Cracovie, Juin. 1910.
- 17) GUILLIERMOND, A.: Recherches cytologiques et taxonomiques sur les Endomycétées. Rev. g. de Botanique, 1909.

**Explication des planches. <sup>1)</sup>****Planche 6.***Zygosaccharomyces Chevalieri.*

Fig. 1 à 93. Différents stades de copulation et de sporulation examinés sur le frais.

Figs. 94 à 166. Idem, examiné après fixation au pico-formol (BOUIN) et coloration à l'hématoxyline ferrique.

Fig. 1. Deux gamètes en voie de copulation, dans une colonie de 5 cellules.

Fig. 2 à 7. Premiers stades de copulation; la cloison mitoyenne séparant les deux gamètes au milieu du canal de copulation n'est pas encore résorbée.

Fig. 8 à 23. Stades suivants: la cloison mitoyenne est résorbée.

Fig. 24 à 42. Stades suivants: le contenu du microgamète a passé dans le macrogamète.

Fig. 43 et 44. La paroi du microgamète est en voie de résorption.

Fig. 45 à 77. Jeunes asques conservant encore la paroi du microgamète.

Fig. 77 à 78. La paroi du microgamète est en voie de résorption.

Fig. 79 à 83. Asques plus âgés ne conservant plus de trace du microgamète.

Fig. 85 à 93. L'asque déchire sa paroi et les spores sont mises en liberté.

Fig. 94 à 96. Gamètes émettant un diverticule en vue de la copulation.

Fig. 97 à 109. Premiers stades de la copulation: la cloison mitoyenne séparant les deux gamètes n'est pas encore résorbée.

Fig. 110 à 119. La cloison mitoyenne s'est résorbée.

Fig. 120 à 122. Fusion nucléaire.

Fig. 124 à 160. Tout le contenu du microgamète s'est introduit dans le macrogamète.

Fig. 161. La paroi du microgamète est en voie de résorption.

Fig. 162 à 164. Le noyau de l'œuf s'est divisé.

Fig. 165 et 166. Asques.

**Planche 7.***Debaryomyces globosus.*

Fig. 1, 2 à 14 et 19 à 21 et 31. Cellules en voie de copulation. Quelques unes (fig. 6, 11, 12, 31 etc.) éprouvent une certaine difficulté à opérer leur copulation, soit que leurs diverticules ne parviennent pas à se rejoindre, soit qu'ils se dirigent en sens opposé (fig. 13). Dans les fig. 4 et 14, l'une des cellules a émis un diverticule qui s'est ramifié. Dans la figure 5, trois cellules essayent de se réunir.

Fig. 18. Œuf formé par la réunion de deux cellules adultes; l'une d'elles a donné naissance à deux diverticules dont l'un a servi à la copulation et dont l'autre est resté inutilisé.

Fig. 17, 25 et 26. Copulation entre cellules adultes et l'un de leurs petits bourgeons. La fig. 26, représente une cellule adulte avec 4 petits bourgeons dont l'un, à droite, est en voie de fusion avec la cellule adulte.

<sup>1)</sup> Toutes les figures ont été dessinées à l'aide de la chambre claire de ZEISS avec l'objectif 1,5 mm de ZEISS et l'occ. comp. 6.

Fig. 23. Colonies de cellules dont trois ont donné naissance à des asques parthénogénétiques après avoir émises un diverticule et essayé de se réunir sans y parvenir.

Fig. 27. Colonie de cellules essayant de copuler, dont une a formé un asque, après s'être fusionnée avec un petit bourgeon.

Fig. 28. Colonie d'asques et de cellules essayant de copuler: l'un des asques après avoir essayé de se fusionner avec la cellule voisine, a donné naissance à un asque parthénogénétique, l'autre résulte de la fusion d'une cellule adulte avec son bourgeon.

Fig. 29. Asque parthénogénétique.

Fig. 30, 31 et 33. Colonies de cellules avec asques résultant soit du développement parthénogénétique de cellules ayant essayé de copuler, soit de la fusion d'une cellule adulte et d'un petit bourgeon.

Fig. 34. Colonie avec nombreux asques provenant, soit du développement parthénogénétique de cellules pourvues ou non de diverticules, soit de la fusion d'une cellule-mère et de son bourgeon, soit enfin d'une copulation entre deux cellules adultes. L'un des asques parthénogénétiques, à droite, est pourvu d'un diverticule terminé par deux petits bourgeons.

Fig. 35, 37, 47, 49, 64 et 65. Colonies de cellules essayant de copuler, avec asques résultant de la fusion d'une cellule adulte et d'un petit bourgeon.

Fig. 38, 39, 51, 52, 40, 48 et 75. Asques provenant de la fusion de deux cellules adultes.

Fig. 41, 60, 61, 62 et 83. Asques résultant de la fusion d'une cellule adulte et d'un petit bourgeon.

Fig. 55. Deux asques: l'un provient de la fusion de deux cellules adultes pourvues chacune de deux diverticules dont l'un avait essayé de s'anastomoser à une cellule adulte située à droite, laquelle, n'ayant pu réussir à copuler malgré ses deux diverticules, a fini par former un asque parthénogénétique.

Fig. 56. Deux cellules adultes ayant cherché à s'anastomoser, sans y parvenir; l'une s'est finalement fusionnée avec l'un de ses petits bourgeons et a donné un asque parthénogénétique.

Fig. 58, 59. Colonies de cellules ayant donné naissance à des asques parthénogénétiques.

Fig. 60. Deux asques, l'un pourvu d'un petit diverticule et développé par parthénogénèse, l'autre résultant de la fusion d'une cellule adulte avec un petit bourgeon.

Fig. 68, 72, 73, 76, 80, 81, 82, 84, 86. Asques parthénogénétiques, dans la fig. 73, le diverticule de l'asque se termine par un petit bourgeon.

Fig. 74. Asques dérivés de la fusion de deux cellules adultes dont l'une a formé des diverticules stériles.

#### *Torulaspota Rosei* (fig. 89 à 109).

Fig. 87, 91, 93, 94, 107. Asques pourvus d'un long diverticule.

Fig. 101. Idem; le diverticule a formé à son extrémité un petit bourgeon.

Fig. 77, 92, 95, 96 et 102. Asques pourvus de plusieurs diverticules et présentant un peu la forme d'une amibe.

Fig. 89, 90, 97, 98, 103 et 108. Cellules destinées à sporuler et essayant de s'anastomoser à l'aide d'un ou plusieurs diverticules. Dans les fig. 103 et 108, le

diverticule forme a son extrémité un petit bourgeon. La fig. 97 montre deux cellules qui sont arrivées à se fusionner.

Fig. 78 et 104. Asques formés dans une cellule qui a donné naissance à un rudiment de bourgeon, lequel, sans achever son développement et tout en restant en communication avec la cellule-mère, s'est repley contre cette dernière, comme s'il allait se fusionner avec cette dernière par son extrémité supérieure.

Fig. 100 et 106. Asques pourvus d'un diverticule allongé et dont une spore s'est développée dans le corps de la cellule et l'autre à l'extrémité du diverticule.

#### Planche 8.

##### *Torulaspota Rosei* (suite).

Toutes les figures représentent des cellules se préparant à sporuler et cherchant à se réunir au moyen de diverticules, et des asques mûrs.

Dans les fig. 2 et 4, les spores se sont formées, l'une dans l'intérieur de la cellule, et l'autre dans un petit bourgeon formé par cette dernière. Il en est de même de la fig. 9, mais ici le petit bourgeon attiré par la cellule-mère s'est repley contre elle. Dans les fig. 11, 12, 58, 61, 62, 79, les diverticules des cellules se préparent à sporuler en des asques ont formé à leur extrémité un petit bourgeon. Dans les fig. 65 et 80, les diverticules se sont allongés démesurément et segmentés en petites cellules. Les fig. 11, 16 et 20 représentent des cellules pourvues de plusieurs diverticules et présentant une forme amiboïde.

#### Planche 9.

##### *Schwanniomyces occidentalis*.

Toutes les figures de cette planche représentent, soit des cellules se préparant à sporuler et émettant des diverticules au moyen desquels elles essayent de se réunir deux à deux, soit des asques nés aux dépens de cellules pourvues de diverticules.

Les fig. 1 à 35 ont été dessinées sur des préparations fraîches, la fig. 36 représente une cellule fixée au picroformol et colorée par l'hématoxyline ferrique, avec son noyau et un gros globule de graisse.

Les fig. 4 et 7, représentent des asques dont la spore s'est formée dans l'intérieur du diverticule. Il en est de même de certains asques des figures 20, 21 et 35. Dans la figure 20, on voit, en bas, une cellule dont le diverticule s'est dichotomisé et renferme une spore à la base de la dichotomisation. Dans la fig. 35, au milieu, un des asques a formé à l'extrémité de son diverticule un petit bourgeon; la spore s'est développée au milieu du diverticule. Dans la même figure, on aperçoit également en haut, à gauche, un asque pourvu de plusieurs diverticules et dont la forme rappelle une peu une amibe.

Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.

# Nouvelles Recherches sur les Amibes du groupe *Terricola.*

Par  
**Eugène Penard.**

(Avec 59 figures dans le texte.)

## Table des matières.

1 <sup>re</sup> Partie.		page
Introduction . . . . .		79
<i>Amoeba terricola</i> . . . . .		81
<i>Amoeba similis</i> . . . . .		81
<i>Amoeba papyracea</i> . . . . .		82
<i>Amoeba fibrillosa</i> . . . . .		83
<i>Amoeba alba</i> . . . . .		84
<i>Amoeba sphaeronucleolus</i> . . . . .		86
Caractères systématiques comparés . . . . .		88
2 <sup>e</sup> Partie.		
Introduction . . . . .		89
Durée de la vie en captivité . . . . .		92
Reproduction . . . . .		93
Expériences de dessiccation . . . . .		95
Activité vitale . . . . .		98
Vésicule contractile . . . . .		99
Noyau . . . . .		103
Phénomènes digestifs . . . . .		104
Boulettes pâles . . . . .		105
Boulettes à microbes . . . . .		107
Maladie et mort . . . . .		108
Petites amibes parasites . . . . .		110
Défécation . . . . .		115

	page
Parasites . . . . .	118
<i>Sphaerita</i> . . . . .	118
? <i>Saprolégniacée</i> A . . . . .	121
? <i>Saprolégniacée</i> B . . . . .	123
? <i>Chytridinée</i> . . . . .	130
Amputation du noyau . . . . .	135

### 1<sup>re</sup> Partie.

C'est en 1866 que GREEFF décrit son *Amoeba terricola*, la première en date <sup>1)</sup> de ces amibes étranges, revêtues d'une pellicule mince et tenace, qui les protège de la sécheresse et leur permet de faire leur résidence habituelle de la mousse des prés et des bois.

Plus tard, en 1891 <sup>2)</sup>, le même observateur, dans une étude poussée plus à fond, décrivait quatre nouvelles amibes „terrestres“, qui, tout en se rattachant à l'*A. terricola* par des liens étroits, se distinguaient cependant par des caractères suffisamment précis pour qu'on fût obligé de les séparer du type primitif.

A cette liste de 5 espèces, enfin, je crus moi-même, en 1905 <sup>3)</sup> devoir ajouter un sixième nom, en dérivant mon *Amoeba papyracea*.

Or, en 1909, GROSSE-ALLERMANN, dans son important mémoire paru ici même sur l'*Amoeba terricola* <sup>4)</sup>, considère ces 6 espèces comme n'en constituant en réalité qu'une seule.

„Auch ich glaube“, dit-il, „diese Formen, die sich hauptsächlich in der Kernstruktur, Größe, Dicke der Pellicula, Zähigkeit des Protoplasmas, Plasmastruktur und, was 4 und 5 angeht, in der Vielkernigkeit unterscheiden sollen, in meinem Untersuchungsmaterial

<sup>1)</sup> Arch. f. mikr. Anat. Bd. 2 p. 299. — Peut-être l'*A. terricola* de GREEFF n'est-elle pas autre chose que l'*A. verrucosa* de EHRENBURG, qui aurait alors la priorité du nom. Cependant la description de EHRENBURG est très-peu significative, et il semble en tout cas que l'auteur ait envisagé sous ce nom de *verrucosa* non-seulement l'amibe qui devait plus tard être décrite par GREEFF comme *terricola*, mais d'autres formes encore qui ne se rattacheraient plus au même groupe. Cette question d'identité possible ayant été discutée maintes fois et en dernier lieu par GROSSE-ALLERMANN (p. 204), je me dispenserai de l'examiner ici.

<sup>2)</sup> Biol. Centralbl. Bd. 11 Nr. 19 p. 599 et 639.

<sup>3)</sup> Arch. f. Protistenk. Bd. 6 p. 201.

<sup>4)</sup> Arch. f. Protistenk. Bd. 17 p. 203—257.

wiedererkannt zu haben, bin aber der festen Überzeugung, daß es sich um eine und dieselbe Art — *A. terricola* — handelt.“

Ce sont ces conclusions mêmes de GROSSE-ALLERMANN qui m'ont engagé à entreprendre les recherches dont je viens rendre compte aujourd'hui: N'y a-t-il là vraiment qu'une seule espèce, ou devons-nous en reconnaître plusieurs?

En effet, les „amibes à pellicule“<sup>1)</sup>, avec leur structure toute spéciale, sont parmi les plus intéressants des Protozoaires, et malgré les travaux déjà nombreux dont elles ont fait le sujet, on peut être certain qu'elles donneront lieu à des recherches ultérieures. Il faut donc que ces espèces, s'il y en a plusieurs, soient nettement délimitées; et s'il n'y en a qu'une seule, la question n'en prendra que plus d'intérêt. Toutes ces formes, en effet, ou en tout cas les quatre principales, *A. terricola*, *A. fibrillosa*, *A. alba*, *A. sphaeronucleolus*, diffèrent extraordinairement les unes des autres, et le fait bien constaté qu'elles ne représenteraient en définitive qu'un seul et même organisme, conduirait à des conclusions toutes nouvelles sur la valeur de l'espèce en général.

Il s'agissait donc, pour arriver à une solution quelconque, de multiplier les expériences, de suivre les animaux un à un et pendant un temps aussi prolongé que possible, d'arriver à saisir sur le vif les transformations dont le postulat était nécessaire pour conclure à une identité.

Mais ce travail, qui dans mes premières intentions ne devait comporter que peu de temps, tout juste quelques minutes d'examen chaque jour, a fini par devenir considérable en réalité.

En effet, ces animaux isolés par centaines dans des verres de montre, se prétaient tout naturellement à des expériences de toute nature, sur les effets de l'inanition, sur les phénomènes relatifs à la reproduction, sur l'attaque des parasites, etc., etc., et c'est ainsi que le but primitif de mes observations a fini par passer si bien à

<sup>1)</sup> Telle est la dénomination que j'avais appliquée en 1905 aux amibes du groupe *terricola*. Quelques-unes de ces amibes, il faut le remarquer, vivent dans l'eau, *A. vesiculata* PENARD, *A. striata* PENARD, puis très-probablement aussi l'*A. quadrilineata* de CARTER, souvent confondue avec l'*A. terricola* de GREEFF mais qui en diffère par plusieurs caractères et avant tout par la possession d'un noyau de structure toute différente.

Dans les pages qui vont suivre, il ne sera question que des amibes exclusivement „terrestres“. Ces animaux supportent, il est vrai, un séjour prolongé dans l'eau, et vivent quelquefois dans les mousses immergées ou dans les Sphagnum des tourbières, mais leur habitat naturel, c'est la mousse des bois, surtout des bois de sapins.



l'arrière-plan que la question primitivement seule en cause n'est plus devenue que tout-à-fait accessoire.

Je me libérerai donc tout d'abord de cette question de spécificité, pour entrer plus tard dans le vif du sujet.

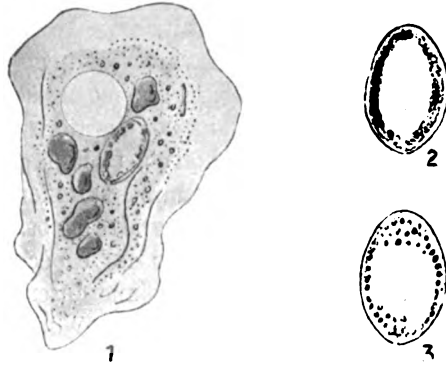
Avant tout, il nous faut connaître les différents caractères des espèces en cause:

*Amoeba terricola* GREEFF 1866.

Il est inutile, à vrai dire, de nous étendre tout au long sur cette première espèce (fig. 1), la forme type, bien connue de tous, à laquelle nous aurons à comparer les autres. Contentons-nous d'en rappeler brièvement les principaux caractères:

Amibe revêtue sur toute sa surface d'une pellicule incolore, trèsfine, souple et plissable. Vésicule contractile généralement unique, susceptible d'atteindre un volume considérable. Un seul noyau (fig. 2), toujours ellipsoïdal, à chromatine rassemblée sous la membrane nucléaire en une couche spéciale, déchiquetée, ou divisée en granulations plus ou moins nettes, rarement en véritables nucléoles arrondis.

Taille très-variable, arrivant rarement à 250  $\mu$ , et cela alors seulement à l'état fortement déployé, pendant une marche rapide. Au repos, et ramené à l'état sub-sphérique, l'animal mesure le plus souvent de 90 à 100  $\mu$ .<sup>1)</sup>



1. *Amoeba terricola*. A l'intérieur, on voit cinq gros corps nutritifs, provenant d'un Rotifère capturé.

2. *Amoeba terricola*. Noyau.

3. *Amoeba terricola*. Noyau de la variété *papyracea*.

*Amoeba similis* GREEFF 1891.

D'après GREEFF cette amibe ne différencierait guère de l'*A. terricola* que par une taille moindre, de un tiers environ plus faible, et par

<sup>1)</sup> GREEFF indique la taille comme arrivant, dans les gros individus, à 300 et 350  $\mu$ ; mais ces mesures concernent très-probablement les *A. alba* et *A. fibrillosa*, que GREEFF n'avait à l'origine pas séparées du type; ou bien aussi la forme *papyracea*, qui peut, comme nous le verrons, atteindre cette longueur.

un noyau relativement plus court, plus arrondi, dont la couche de chromatine serait dès l'origine nettement différenciée en nucléoles. Elle ne montrerait jamais de coloration jaunâtre, mais se verrait toujours hyaline ou blanche.<sup>1)</sup>

Dans le cours de mes études, il m'est arrivé de temps à autre, de rencontrer une amibe de faible taille, qui rappelait certainement l'*A. similis* de GREEFF; dans l'une de mes récoltes, même, cette forme était abondante; mais les caractères différentiels n'en étaient que bien vaguement accusés, et il faut avouer que la véritable *A. similis* reste encore à trouver. Peut-être serions-nous mieux renseignés si l'auteur avait accompagné sa description d'une figure, ce qu'il n'a malheureusement pas fait.

Quoi qu'il en soit, il n'est pas possible de nier a priori l'existence de l'*Amoeba similis*, et même, après l'expérience que j'ai acquise de ces organismes dans ces dernières années, serais-je disposé à aller plus loin, à affirmer qu'on trouve dans les mousses non pas une, mais au moins quatre amibes autonomes, uninucléées et très-voisines de *A. terricola*; mais il serait impossible, dans l'état actuel de nos connaissances, de délimiter ces espèces par des caractères nettement précis, et le seul résultat d'une description prématurée serait l'introduction d'un élément d'obscurité dans le sujet; et c'est alors pour cette raison que, tout bien considéré, je serais aujourd'hui disposé à rayer le nom de *Amoeba similis* du catalogue des amibes terrestres.

### *Amoeba papyracea* PENARD 1905.

Cette amibe est beaucoup plus grande que l'*A. terricola* typique. Ramenée à la forme de repos plus ou moins globuleuse, elle mesure de 160 à 190  $\mu$  et quelquefois plus encore; à l'état d'extension, elle dépasse souvent 300 et 350  $\mu$ . Elle est plus claire, plus transparente que l'espèce type, et se prête à des déformations beaucoup plus considérables, s'allongeant en limace, ou au contraire se découpant en lobes profonds, prenant la forme d'une croix, d'une fourche, etc. Elle est en même temps beaucoup plus mobile, et rivalise en agilité avec l'*Amoeba fibrillosa* dont il sera question plus tard. Conservée dans des verres de montre au milieu des *A. terricola*, elle garde plus longtemps que ces dernières sa vivacité, sa faculté de défor-

<sup>1)</sup> D'après mes observations, l'*A. terricola* est parfaitement incolore en elle-même, et la teinte quelque peu jaunâtre qu'elle revêt à l'occasion ne provient que de la nourriture ingérée. On peut en dire autant, d'ailleurs, de toutes les autres espèces du groupe.

mation, et tant par ce caractère spécial que par sa taille supérieure, on la reconnaît facilement, même à la loupe montée, parmi les individus réferables à l'espèce type.

Le noyau est ovoïde encore, mais relativement plus large, et la chromatine s'y montre représentée par un nombre très-considérable de nucléoles très-petits et franchement globuleux (fig. 3), répartis pour la plupart dans une région spéciale, sous les deux pôles du noyau.

Telle qu'elle vient d'être décrite, cette forme *papyracea* semblerait bien avoir droit de cité parmi les amibes terrestres, et mériter une attribution spécifique. C'est bien ainsi que j'avais considéré la chose en 1905; mais aujourd'hui, je serais disposé à renoncer, comme pour l'*A. similis* de GREEFF, à la qualification d'espèce. Dans l'*Amoeba terricola* — j'ai pu m'en convaincre ces dernières années — le noyau est plus variable dans sa structure intime que je ne me l'étais imaginé; la taille est peut-être plus variable aussi; et, il faut bien l'avouer, il m'est arrivé plus d'une fois de ne savoir laquelle des deux dénominations, *terricola* ou *papyracea*, il me fallait appliquer à tel ou tel individu. Il me paraît donc préférable, ici encore, de renoncer à l'*Amoeba papyracea* en tant qu'espèce, et de considérer comme *A. terricola* toutes les amibes terrestres, revêtues d'une pellicule, et pourvues d'un noyau unique et toujours ellipsoïdal.

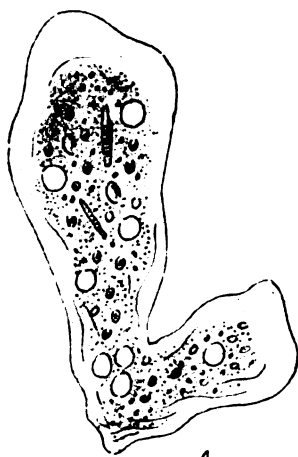
#### *Amoeba fibrillosa* GREEFF 1891.

Cette amibe (fig. 4) est beaucoup plus grande que l'*A. terricola*, plus même que la grande forme *papyracea* dont il vient d'être question. A l'état de repos, c. a. d. de sphère plus ou moins parfaite, elle mesure en général de 250 à 300  $\mu$ , mais pendant une marche rapide, lorsqu'elle est fortement déployée, elle atteint facilement 600 et 650  $\mu$ , ou plus encore. Elle est très-claire, à pellicule délicate bien que très-résistante; très-agile et déformable, et susceptible de prendre les formes les plus diverses, celle d'une croix, d'une limace, ou de montrer de véritables ramifications; et ces évolutions incessantes vont de pair avec une circulation extrêmement active du plasma, véritables courants torrentiels dont l'étude est plus intéressante ici que dans n'importe quel autre représentant du genre *Amoeba*.

Au contraire de l'*A. terricola* dans laquelle on ne trouve normalement qu'une seule vésicule contractile, cet organe est ici toujours multiple; on voit cinq, six vésicules ou plus encore, réparties

un peu au hasard, et qui fonctionnent toutes normalement, mais dont l'une, la plus rapprochée de l'extrémité postérieure, devient généralement plus grande et se montre plus active que les autres.

Au lieu d'un seul noyau volumineux, nous en trouvons ici de très-petits en nombre considérable. D'après GREEFF, ce nombre serait de 20 à 50 dans les petites formes, de 100 et au-delà dans les grandes, et c'est bien là ce que j'ai remarqué moi-même. Ces noyaux, de  $5\frac{1}{2}$  à  $7\ \mu$  de diamètre, sont normalement globuleux. On



4

4. *Amoeba fibrillosa*.

5. *Amoeba fibrillosa*. Noyau. En a, forme habituelle; en b, apparence plus rare, avec nucléoles se détachant sur la masse chromatique; c, noyau allongé, avant la division; d, division.



y trouve, baignée par un suc nucléaire liquide, une masse grisâtre, assez souvent creusée d'une lacune centrale (fig. 5 a), et qui semble à première vue représenter un gros nucléole unique; mais dans des conditions particulièrement favorables, on peut distinguer dans cette masse un certain nombre de grains arrondis, qui représenteraient alors les nucléoles vrais (fig. 5 b).

Assez souvent, du reste, on trouve des noyaux non plus sphériques mais allongés, indice alors d'une division prochaine (fig. 5 c); et quand tel cas se présente, tous ou presque tous les noyaux d'un même individu se voient avec cette forme allongée; plus tard ils s'étrangleront en leur milieu et se sépareront en deux nouveaux noyaux globuleux (fig. 5 d).

### *Amoeba alba* GREEFF 1891.

Encore ici (fig. 6), nous avons une amibe beaucoup plus volumineuse que l'*A. terricola*, plus même que l'*A. fibrillosa* qui cependant semble être plus grande à première vue. C'est que, tout au contraire de cette dernière espèce, l'*A. alba* se montre presque toujours très-paresseuse, et se départit rarement de sa forme compacte

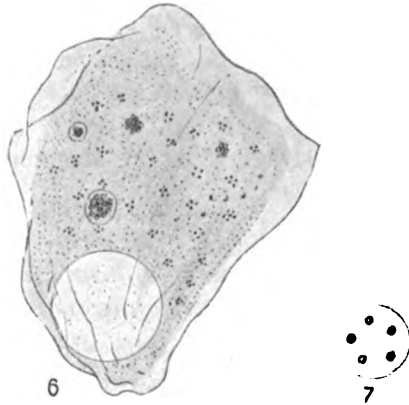
ramassée, qui mesure environ 300  $\mu$ . Cependant, cette paresse toute particulière ne constitue pas une règle sans exceptions, loin de là. En effet, parmi les individus que l'on tient en captivité, et surtout quand la récolte est très-récente encore, on en trouve presque toujours quelques-uns qui présentent des déformations considérables, même extraordinaires parfois; on voit l'amibe étendre de longs bras, ou finir par rappeler de loin l'*Amoeba radiosa*; mais ces déformations sont extraordinairement lentes, et en même temps anormales, car neuf fois sur dix, l'animal garde une forme ramassée qui le distingue nettement de l'*A. fibrillosa*.<sup>1)</sup>

C'est dans cette *A. alba*, cependant, que l'on pourrait s'attendre à constater les déformations les plus fortes, car la pellicule d'enveloppe y est plus fine et plus délicate que partout ailleurs.

La vésicule contractile est unique, en principe tout au moins. Souvent, il est vrai, on en rencontre deux, trois ou même plus, mais ce n'est pas pour longtemps; normalement,

il n'y en a qu'une, énorme, arrivant à 80  $\mu$  et plus encore, et dont le fonctionnement est extrêmement paresseux. Dans les verres de montre où les *A. fibrillosa* et *alba* sont mêlées, on reconnaît immédiatement cette dernière, sous la loupe montée, à son immense vésicule unique, qui peut, dans l'état d'apathie où se trouve alors généralement l'animal, rester des heures entières en diastole.

L'*Amoeba alba* est plurinucléée; les noyaux (fig. 7) sont fort nombreux, dépassant souvent le chiffre de 100, globuleux, et de 8  $\mu$  environ diamètre. Au contraire de ceux de l'*A. fibrillosa* qu'on



6. *Amoeba alba* A l'intérieur, quatre *Sphaerita* parasites, à différents degrés de développement.

7. *Amoeba alba*. Noyau.

<sup>1)</sup> Les animaux en captivité ne montrent guère ces fortes déformations que les premiers jours, pour reprendre bientôt leur forme compacte et ne plus la quitter. Lorsque, dans une récolte laissée quelques heures bien tranquille au fond d'une éprouvette, puis brusquement arrosée d'un flot d'alcool absolu qui surprend les animaux dans leur forme acquise, on procède (après traitement au carmin, alcool, essence de girofle) au triage des amibes, on trouve presque toutes les *A. fibrillosa* à l'état d'allongement, les *A. alba* restant arrondies comme à l'état de repos.

distingue assez facilement, on a beaucoup de peine à les voir, et même alors, seulement sur des animaux fortement comprimés. Ils sont en effet extraordinairement clairs, la membrane nucléaire reste invisible, et seuls les nucléoles sont distincts, de petits grains sphériques, réfringents, disséminés au nombre de 8, 10 ou 12 dans un suc nucléaire limpide et incolore, et qui ne diffèrent presque pas à première vue des petits grains, d'excrétion et autres, répandus un peu partout dans le cytoplasme.

Mais si, au lieu d'une simple compression, on écrase l'animal, jusqu'à déchirer la pellicule, les noyaux apparaissent immédiatement à la vue, se détachant en noir sur le fond pâle du plasma comprimé, et en même temps, le suc nucléaire, de limpide qu'il était, est devenu compact et foncé<sup>1)</sup>; l'eau, en effet, l'eau ambiante a pénétré jusqu'aux noyaux, dont la structure intime a subi une modification profonde.

*Amoeba sphaeronucleolus* (GREEFF) 1891.

(*A. sphaeronucleosus* GREEFF).

Si les deux dernières amibes dont il vient d'être question se font remarquer par une taille très-forte relativement à *A. terricola*, il en est tout autrement de celle qu'il nous reste à considérer (fig 8). *L.A. sphaeronucleolus* est très-petite, mesurant de 60 à 70  $\mu$  à l'état

<sup>1)</sup> Dans toute la série des Rhizopodes, le noyau ne garde vie et santé que tant qu'il est baigné par le plasma lui-même; isolez-le dans l'eau ambiante, et immédiatement vous le verrez prendre un nouvel aspect; il est plus foncé, plus réfringent sur ses bords, et mourra bientôt.

Remarquons à ce propos que, dans *Amoeba alba*, lors d'un écrasement brusque, ce n'est pas rien que le noyau qui change d'aspect, mais toute une partie du plasma lui-même; l'ectoplasme devient noir, en suite d'une sorte de vacuolisation qui se dessine très-rapidement. Et si l'on conduit prudemment l'expérience, de manière à ne provoquer qu'un écrasement modéré, on voit que ces régions périphériques vacuolisées arrêtent, comme une sorte de filtre, les progrès du mal, c. a. d. la pénétration de l'eau. La partie saine de l'animal, alors, se ramasse lentement sur elle-même, ramène à elle la pellicule, et l'on aura bientôt devant soi un individu parfaitement sain mais plus petit que le premier, qui se détache peu à peu de la partie morte et s'en va, traînant parfois encore après lui, comme une sorte d'anneau, de croissant ou de ruban, les restes inertes du plasma qui vient de périr (fig. 28).

Ajoutons que ces phénomènes d'écrasement, tels qu'ils viennent d'être indiqués, ne peuvent être provoqués que dans *A. alba* (jusqu'à un certain point aussi dans *A. fibrillosa*, où ils sont beaucoup moins nets); dans *A. terricola*, les réactions sont différentes, évacuation du plasma par l'orifice de déchirure, et fermeture immédiate de la blessure, par rapprochement et invagination des bords.

ramassé subsphérique, et tout au plus 100 à 130  $\mu$  lors de l'allongement maximum. La marche, du reste, n'est jamais très-rapide, et il est bien rare que l'on trouve l'animal longuement déployé; c'est là une espèce paresseuse, sujette à peu de déformations.

Le plasma est très-clair, revêtu d'une pellicule fine mais pourtant d'une résistance extraordinaire, plus marquée même que dans *A. terricola*. Il est quelquefois impossible de la faire éclater par pression sans briser du même coup le couvre-objet.

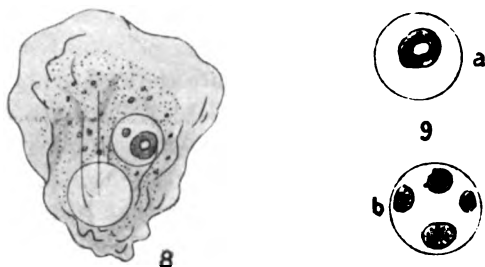
La vésicule contractile est unique, et d'un volume relativement énorme, arrivant parfois à dépasser la moitié du diamètre de l'animal tout entier.

Le noyau, toujours unique également, est en principe sphérique, ce qui le distingue du premier coup de celui de l'*A. terricola*; mais parfois il arrive que cette sphéricité n'est pas absolument parfaite, et le noyau devient ellipsoïdal, sans d'ailleurs que la différence soit jamais considérable entre le grand axe et le petit axe de l'ellipse.

A l'intérieur de la membrane, nous trouvons un suc nucléaire limpide, puis un gros

nucléole central, masse grisâtre dans laquelle sont creusées de petites vacuoles ou lacunes arrondies, ou bien aussi une seule vacuole plus grande (fig. 9a); dans ce dernier cas, qui est très-fréquent, le nucléole revêt l'apparence d'un anneau; en réalité c'est une sphère creuse. Mais cette sphère est susceptible encore de modifications; elle peut former des bourgeons, sphérules très-petites qui se détachent de la grande (fig. 8); ou bien aussi toute la masse se subdivise en fragments d'inégale grandeur, qui s'arrondissent peu à peu (fig. 9b). De la sorte, il arrive que l'on trouve à l'intérieur du noyau, non pas un nucléole unique, mais plusieurs nucléoles, au nombre de 2 à 8 en général. Même dans ce dernier cas, cependant, le noyau garde une physionomie qui n'appartient qu'à lui, et toute différente de celle que l'on trouve dans l'*A. terricola*.

Sous l'influence du carmin au borax, le noyau de l'*A. sphaeronucleolus* se colore plus vite et plus fortement que dans les autres



8. *Amoeba sphaeronucleolus*.

9. *Amoeba sphaeronucleolus*. Noyau. En a, le nucléole est une sphère creuse; en b, cette sphère s'est coupée en fragments qui se sont arrondis.

espèces du groupe, et, chose curieuse, il prend une teinte spéciale, tirant sur le vermillon, qui à elle seule suffirait à distinguer cette amibe des autres Rhizopodes avec lesquels elle pourrait se trouver. Dans le baume, également, on est frappé de la netteté toute spéciale que présente la membrane nucléaire, parfaitement incolore, mais plus épaisse, plus franche ici que dans toute autre amibe et peut-être que dans tout autre Rhizopode en général.

Tels sont les résultats que m'ont fournis mes études de ces dernières années, résultats que nous pouvons récapituler de la manière suivante:

Nous avons reconnu que deux des formes jusqu'ici décrites, *Amoeba similis* et *A. papyracea* n'ont peut-être pas droit au rang d'espèce, ou en tout cas qu'il vaut mieux, jusqu'à plus ample informé, les ramener purement et simplement à l'*A. terricola*. Mais pour les trois autres formes, *A. alba*, *fibrillosa*, *sphaeronucleolus*, nos conclusions doivent être dans un tout autre sens. Ces trois formes diffèrent, soit entre elles, soit de l'*A. terricola*, par des caractères si nets et si précis, qu'on ne peut manquer de les distinguer les unes des autres au premier coup d'œil; de bonnes espèces, enfin, dont la détermination n'offrirait jamais de véritable difficulté.

Une seule question se pose encore, relativement à l'autonomie de ces espèces: Tous ces caractères distinctifs sont-ils constants?

S'ils ne l'étaient pas, nous aurions là un être vraiment extraordinaire, intéressant d'ailleurs au plus haut degré, un organisme protégé, qui suivant le milieu, le moment, l'âge, etc., se montrerait sous des apparences diverses, avec une structure différente; avec des noyaux, pour ne citer que l'un des éléments en cause, variables de forme, de nombre et de structure suivant le cas<sup>1)</sup>.

Mais aucun doute n'est possible: ces caractères sont constants. Sous le couvre-objet, j'ai examiné des centaines d'amibes; dans mes préparations au baume, qui comportent au moins 560 individus (environ 60 *A. alba*, 80 *A. fibrillosa*, 60 *A. sphaeronucleolus*, 360 *A. terricola*) il n'est pas un exemplaire qui ne porte ses caractères distinctifs normaux;

<sup>1)</sup> Dans les Rhizopodes, le noyau, même — on pourrait dire surtout — considéré sur le vivant, est d'une importance de premier ordre comme élément de systématique. On ne peut s'expliquer que par une sorte de parti-pris inconscient l'erreur de ces naturalistes qui, sans fournir aucune preuve sérieuse, s'obstinent à ne reconnaître au noyau des caractères utilisables en systématique qu'à partir du moment où ce noyau a été fixé, dénaturé, par les réactifs.



dans mes verres de montre, j'ai conservé près de 600 individus (environ 350 *terricola*, 120 *fibrillosa*, 140 *alba*, mais l'*A. sphaeronucleolus*, plus rare et très-petite, a été relativement négligée), je les ai suivis, pour ainsi dire avec leur numéro d'ordre, jusqu'à leur mort, pendant de longues semaines et certains d'entre eux jusqu'à trois mois révolus, et toujours ils ont gardé jusqu'au bout leurs caractères bien nets. Jamais une *A. terricola* n'a échangé son gros nucléus contre de nombreux noyaux très-petits; jamais une *A. alba*, jamais une *A. fibrillosa* n'a varié dans la structure si caractéristique de ces mêmes noyaux; et les autres traits distinctifs ont été tout aussi constants jusqu'au bout.

Jamais non plus il ne m'est arrivé de trouver, sur le vivant ou en préparation microscopique, un seul individu dont les caractères fussent intermédiaires entre l'une ou l'autre de ces formes, et, de par le simple calcul des probabilités, quelques-uns au moins de ces cas-là auraient dû se montrer, étant donné le nombre considérable des individus examinés.

Il faut ajouter enfin, que si les différences de taille indiquées entre ces espèces sont les différences normales, d'adulte à adulte, les individus exceptionnels ne font jamais tout-à-fait défaut; il y en a de jeunes et de vieux; j'ai trouvé des *Amoeba terricola* plus petites que l'*A. sphaeronucleolus* — l'une même mesurait  $30\mu$  seulement —, et pourtant elles avaient toutes leur noyau „*terricola*“; j'ai vu des *A. alba* ou *fibrillosa*, des jeunes sans doute, plus petites que l'*A. terricola* qui n'est normalement qu'un pygmée comparativement à elles, et pourtant elles étaient déjà multinucléées, avec leurs noyaux „*alba*“ ou „*fibrillosa*“.

GREEFF était dans le vrai; il y a plusieurs amibes dans le groupe *terricola*, et sous ce nom, on n'a que trop souvent désigné jusqu'ici quatre espèces au moins, *A. terricola*, *A. alba*, *A. fibrillosa*, et *A. sphaeronucleolus*.

---

## 2<sup>e</sup> Partie.

Après les considérations systématiques qui viennent d'être exposées, il me faut rapporter maintenant les observations et expériences d'un ordre tout différent que j'ai pu faire sur les amibes terrestres, et avant tout sur l'*Amoeba terricola*.

Mes études, il est peut-être bon de le dire, ont été menées en trois temps: du 26 Février au 15 Juin de l'année 1910, puis du 10 Décembre au 31 Janvier 1911, et enfin du 2 Février au 1<sup>er</sup> Juillet 1912.<sup>1)</sup> La seconde série a servi de contrôle à la première, et la troisième à la seconde; et chacun de ces contrôles, tout en confirmant les premiers résultats obtenus, m'a fourni des faits nouveaux, surtout le dernier, qui entrepris au moment où je me décidais enfin à rédiger mon mémoire, et pour vérifier une question de détail, m'a ramené pour cinq mois entiers dans le sujet.

Je ne me suis pas astreint à noter le chiffre précis des amibes gardées en observation; je ne le connais que pour la 1<sup>re</sup> série, qui a concerné 87 amibes, dont 6 *A. alba*, 2 *sphaeronucleolus*, 17 *fibrillosa* et 62 *terricola*. La deuxième série en comporte un nombre un peu moindre peut-être, mais la troisième en concerne au moins 430, dont environ 300 *terricola*, 30 *fibrillosa* et 100 *alba*.

Les dispositions adoptées pour ces expériences ont été les suivantes: Sur un grand plateau de zinc, de 65 cm de long pour 37 de large, à bords relevés de 4 cm et dont le fond était garni d'un linge bien étalé, étaient disposés des verres de montre, au nombre de 12, 16 et jusqu'à 24 suivant le cas ou le moment; et chacun de ces verres de montre reposait directement sur une étiquette, laquelle servait de numéro d'ordre. Chacun, également, était protégé par une petite cloche de verre, et sur le tout était étendu un linge humide, destiné à entretenir partout une fraîcheur à peu près constante.

Comme liquide de culture, je n'ai jamais employé que l'eau des conduites de la Ville de Genève. GROSSE-ALLERMANN déclare avoir dû recourir à l'eau distillée. „Bewahrt man ein Tier in einem Tropfen Leitungs-, Quell- oder Sumpfwasser auf, so treten meistens schon nach wenigen Tagen die Absterbungerscheinungen ein.“ Mais l'eau du lac de Genève est, paraît-il, la plus pure dont puisse s'enorgueillir une cité d'une certaine importance, et l'*Amoeba terricola* n'en demande pas plus<sup>2)</sup>.

<sup>1)</sup> Au mois d'Octobre, et longtemps après que ce mémoire eût été remis à l'imprimeur, j'ai pu consacrer quelque temps à l'*Amoeba sphaeronucleolus*, ordinairement si rare, et qui c'est trouvée par exception très-abondante dans la mousse rase qui recouvrait un vieux mur.

<sup>2)</sup> Il est très-rare qu'on y trouve le moindre organisme nuisible, ou la moindre impureté. Il faut mentionner, cependant, quelques petits êtres spéciaux, une diatomée ronde du genre *Cyclotella*, ou d'autres toutes petites en bâtonnet, ou bien aussi quelque *Ceratium hirundinella*; mais tout cela, c'est plutôt un gage de pureté.

Le liquide était en général renouvelé tous les jours, soit aux trois quarts seulement, après l'enlèvement partiel de l'eau de la veille, soit d'une manière à peu près complète, par de l'eau toute fraîche dans de nouvelles capsules où les animaux étaient transportés à la pipette.

Bien souvent, cependant, le renouvellement n'a été opéré que tous les trois ou tous les quatre jours, et dans certains cas même, le liquide est resté à croupir des semaines entières. Il s'agissait alors de provoquer si possible un enkystement; le fait, disons-le tout de suite, ne s'est jamais produit; mais les animaux, par contre, envahis très-vite par les végétations microbiennes, ont toujours souffert de cet état de choses; moins toutefois qu'on ne serait en droit de le supposer, et même alors, après quelques jours dans l'eau croupie, un transvasage dans un liquide bien pur leur a souvent rendu la santé compromise.

C'est ainsi que, ayant transporté le 2 Avril 1911 vingt amibes dans un verre de montre où l'eau ne devait pas être renouvelée une seule fois, tous les individus étaient encore en assez bon état le 16; le 18, la plupart se montraient malades; le 22, deux étaient morts et d'autres semblaient vouloir les suivre; le 24, neuf avaient péri; les autres, jaunes ou noirâtres, étaient en bien mauvais état; l'eau avait diminué des deux tiers. Ce jour-là, cependant, je transportai les dix derniers individus dans un nouveau verre de montre pourvu d'eau fraîche, et les animaux reprirent pour la plupart une assez belle apparence, se développant en lobes, s'accrochant à des filaments végétaux (minces brindilles provenant du mouchoir de batiste avec lequel le verre avait été essuyé); le 4 Mai, quatre individus étaient encore en très-bel état, et c'est le 23 Mai seulement que le dernier est mort.

Dans mes verres de montre, les animaux se trouvaient tantôt seuls (contrôle pour la division), tantôt à deux (contrôle pour la fusion ou conjugaison), tantôt à 4, 10, 20, même jusqu'à 60 et plus; mais dans ce dernier cas, il s'agissait plutôt d'un stock général, d'où les individus étaient tirés pour telle expérience spéciale.

Le plus souvent, dans tel ou tel des récipients, on ne trouvait qu'une seule espèce; mais d'autres fois *A. terricola* était réunie à

---

En Avril 1912, le lac devait être absolument rempli d'une jolie petite espèce de *Dinobryon*, qui s'introduisait partout dans mes verres de montre et à chaque changement d'eau. Ce devait être là, semble-t-il, une nourriture de choix pour mes amibes affamées; mais jamais aucune d'entre elles n'a songé à faire le moindre usage de ce mets délicat mais peut-être un peu trop nouveau.

*A. alba* ou à *fibrillosa*, ou bien les trois espèces voisinaient dans une harmonie que rien n'est jamais venu troubler.<sup>1)</sup>

Mes amibes n'ont jamais été nourries, et ces expériences pourraient jusqu'à un certain point être considérées comme faites sur des animaux à l'état d'inanition; mais, comme nous le verrons plus tard, le jeûne n'est en tout cas jamais complet; après quelques jours de captivité, il se forme partout des végétations cryptogamiques; les microbes font leur apparition, et l'amibe se nourrit de microorganismes. C'est un menu peu satisfaisant sans doute, en regard des gras rotifères dont l'animal, dans ses mousses natales, fait sa nourriture de prédilection; mais en tout cas, c'est quelque chose, et le jeûne n'est que partiel.

Ainsi traitées et surveillées, les amibes terrestres peuvent supporter très-longtemps le séjour dans l'élément liquide; après un mois, après six semaines ou deux mois, la plupart de mes animaux se sont montrés, sinon pleins d'activité, du moins bien portants encore, et j'ai eu des amibes qui ont fait leurs trois mois complets.<sup>2)</sup>

---

<sup>1)</sup> Une seule fois, j'ai cru pouvoir constater un fait spécial, la capture d'une *Amoeba terricola* par une *A. fibrillosa*. En examinant au microscope une amibe appartenant à cette dernière espèce, et qui sous la loupe montée m'avait paru curieuse au milieu de ses compagnes, je fus fort étonné de distinguer dans le plasma un noyau parfaitement typique de *A. terricola*. Mais bientôt il me fut possible de constater qu'il y avait là, non pas seulement un noyau, mais une *A. terricola* tout entière. La petite amibe avait été englobée par la grande; en réalité, le petit individu s'était simplement pris dans le grand, qui le trouvant sur son chemin, l'avait entouré, et au moment de l'observation l'englobait presque complètement. L'aurait-il englouti jusqu'au bout, avalé, digéré, si le phénomène avait suivi son cours? c'est ce qu'il est impossible de savoir. J'ajouterai pourtant que, pour me rendre compte des détails, je fis à ce moment une préparation au baume qui fournit un résultat quelque peu inattendu: l'*A. fibrillosa* se colora, elle et ses noyaux, tandis qu'aucune trace de carmin ne pénétra dans l'*A. terricola*; il semblait que, protégée en quelque sorte par une double pellicule, la sienne et celle de l'*A. fibrillosa* qui l'enserrait de toutes parts, la résistance à la pénétration, déjà remarquable en elle-même dans cette espèce, en avait encore doublé.

<sup>2)</sup> La plus longue durée de vie en captivité que j'ai constatée a été de 92 jours pour *A. terricola*, de 88 jours pour *A. alba*, de 47 jours pour *A. fibrillosa*. Ces chiffres laissent assez loin derrière eux ceux qu'a notés GROSSE-ALLERMANN, qui dit à ce sujet, à la pag. 238 de son mémoire: „Mit Hilfe dieser Züchtungsmethode“ (petites algues, diatomées, eau froide ou glace, eau distillée) „gelangte ich schließlich zu verhältnismäßig günstigen Resultaten. Während ohne die angegebenen Vorsichtsmaßregeln die Lebensdauer auch der einzelnen aufbewahrten Amöben selten wenige Tage übersteigt, so hielten sich nun selbst größere Mengen bis zu

Les choses étant ainsi disposées, et en même temps que ces cultures prolongées fournissaient les résultats systématiques primitivement seuls en cause, une étude, nous l'avons dit, s'imposait :

1<sup>o</sup>) sur des phénomènes ayant trait à la reproduction, phénomènes encore tous pratiquement inconnus dans cette *A. terricola* à laquelle on a pourtant consacré déjà tant de travaux ;

2<sup>o</sup>) sur l'activité vitale, les réactions physiologiques, les effets du jeûne, la maladie, la mort ;

3<sup>o</sup>) sur les parasites, leurs effets, leur nature ;

4<sup>o</sup>) sur le retour à la vie après dessèchement.

C'est alors à ces différentes questions que je consacrerai la 2<sup>e</sup> partie de ce mémoire ; non sans rappeler toutefois que, sauf mention spéciale, toutes les considérations qui vont suivre auront trait à l'*Amoeba terricola*, soit typique, soit aussi sous la forme „*papyracea*“ à laquelle nous venons de renoncer en tant qu'espèce.

### Reproduction.

Ce chapitre pourrait être résumé en quelques mots :

Il n'y a pas eu conjugaison.

Il n'y a pas eu division.

Il n'y a pas eu enkystement.

Il n'y a pas eu sporulation.

Si l'on considère le nombre vraiment immense des individus qui ont été examinés, suivis un à un pendant des semaines et des mois, on est en droit de s'étonner de ces résultats négatifs. Certains phénomènes de reproduction doivent, de toute nécessité, exister dans ces organismes, et par exemple la rencontre éventuelle d'individus pourvus de deux noyaux indiquerait la division ou la conjugaison. Telle rencontre s'est présentée quatre fois dans le cours de mes études — 4 individus sur les milliers qui m'ont passé sous les yeux depuis dix ans ! —, et, chose curieuse, tout cela uniquement au mois de Juin 1912. Ces quatre animaux, qui tous sans exception étaient de taille doublement forte, ont été tenus en captivité pendant 2 jours, 3 jours, et 6 jours, et se sont comportés comme tous les autres, gardant leurs deux noyaux parfaitement normaux, et ne montrant pas la moindre velléité de dédoublement.

einem Monat und einzeln gezüchtete nicht selten darüber hinaus, darunter eine vielkernige sogar 60 Tage in voller Lebenstätigkeit.“

Je ne sais trop à quelle cause rapporter ce rendement supérieur. Peut-être l'eau du LÉMAN est-elle décidément plus favorable à ces organismes que l'eau distillée elle-même.

GROSSE-ALLERMANN a fait de son côté une rencontre de ce genre, celle d'un individu binucléé — et qui, il faut l'ajouter, représenterait plutôt (Pl. 12 fig. 20) une *Amoeba sphaeronucleolus* —, mais qui ne lui a pas plus qu'à moi fourni de renseignements positifs.

C'est là tout ce que nous savons de certain sur des phénomènes qui dénoteraient une reproduction. On en a indiqué d'autres, il est vrai, on a signalé l'apparition de très-petites amibes, enfermées dans une grande amibe morte (GROSSE-ALLERMANN, fig. 18, 19) ou rampant tout auprès; mais ce sont là, j'en suis persuadé, de petites amibes autonomes, qui n'ont rien à faire avec l'*A. terricola*, et dont nous aurons bientôt à nous occuper.<sup>1)</sup>

Quant à l'enkystement, il se peut fort bien, comme GREEFF l'a avancé dès son premier travail, qu'il n'existe pas, ou qu'il soit inutile dans nos pays tempérés. On a décrit plusieurs fois des kystes, il est vrai, mais rien ne ressemble plus à ce qui pourrait être un kyste d'amibe qu'une amibe morte, avec sa membrane distendue et son plasma central. GROSSE-ALLERMANN, qui, lui aussi, n'a obtenu que des résultats négatifs, n'a vu qu'une seule fois, dit-il, un objet qui pourrait être véritablement rapporté à un kyste de *A. terricola*; et cela dans une préparation provenant de l'Antarctide (Deutsche Südpolarexpedition). En effet, la figure que donne le Prof. RICHTERS semble indiquer, non pas une vésicule aux trois quarts vide, mais un kyste véritable, rempli de plasma granulé.

Au fond, il semble bien que, grâce à l'imperméabilité remarquable de sa pellicule, l'*A. terricola* puisse se comporter, à l'état de vie latente, comme un animal enkysté, et résister pendant un temps fort long au dessèchement, tel qu'il doit se produire dans les mousses au gros de l'été.

C'est alors ici qu'il me faut rendre compte de quelques nouvelles expériences entreprises à ce sujet.

<sup>1)</sup> Il faut, ajoutons-le, quelque prudence dans ce genre d'observations, où l'apparence peut n'être que trop facilement prise pour la réalité. Ces animaux, par exemple, lorsqu'ils viennent à se rencontrer, ont une fâcheuse tendance à se mouler les uns sur les autres, tout au moins lorsqu'ils sont accrochés à une fibre végétale trouvée devant eux (presque toujours ce sont des brindilles laissées par le mouchoir avec lequel le verre avait été essuyé). Ils rampent sur le fil, puis s'enchevêtrent si bien ensemble qu'on croirait à une véritable plastogamie. Mais il suffit de transporter tout le paquet sur une lamelle, et de laisser le cover agir peu à peu par compression, pour voir les différents individus se séparer bientôt. Leur pellicule n'avait été ni détruite ni résorbée par ce contact pourtant si intime; et en se sondant les individus n'avaient donné lieu qu'à une fausse plastogamie, tout comme en se séparant ils ne montrent qu'une fausse division.

En 1905 (Arch. f. Protistenk. Bd. VI p. 177), je mentionnais le fait que des amibes étaient restées à sec, sur une lamelle, pendant deux jours, pour revenir plus tard à la santé parfaite. GROSSE-ALLEMANN, cependant, renouvelant ces expériences, n'était arrivé en 1908 qu'à des résultats négatifs (ibid. Bd. XVII p. 238): „War die Amöbe wirklich vollständig ausgetrocknet,“ dit-il, „so gelang es mir in keinem einzigen Falle, sie durch Befeuchtung zum Leben zurückzubringen. Ließ ich aber die Amöben in der Weise austrocknen, daß eine, wenn auch nicht äußerlich, so doch unter dem Mikroskop erkennbare, geringe Feuchtigkeitsschicht durch Adhäsion an der Amöbe festgehalten wurde, so war die Wiederbefeuchtung von Erfolg; die Amöbe kehrte zum Leben zurück.“

Cependant, au printemps dernier, reprenant ces essais avec toute la rigueur possible, je les vis encore couronnés de succès; après deux, trois, quatre et cinq jours, les amibes à sec sur des lamelles tenues loin de toute humidité, reprenaient vie pour la plupart. Le 5 Mars 1912, j'envoyai par la Poste, à Francfort, au Prof. F. RICHTERS qui a bien voulu se prêter à ces expériences, une demi-douzaine d'amibes parfaitement à sec. Le 6 Mars au soir, mon correspondant m'écrivait qu'aucune n'avait repris vie; tout était mort. Cependant, comme je me rappelais avoir utilisé pour cet envoi des lamelles toutes neuves, un peu grasses ou peut-être imprégnées encore de quelque produit chimique, et que chez moi les amibes témoins, sur trois lamelles provenant du même paquet, avaient toutes également péri, je renouvelai l'expérience, le 14 Mars, en envoyant 7 Amibes sur une lamelle cette fois bien propre. Le 16, je recevais la réponse suivante: „Heute kann der Amöbenbericht günstiger lauten; 9 1/2 Uhr übergab ich die Tiere mit Wasser und schon 9 3/4 Uhr war es mir klar, daß einige Exemplare noch lebten; eine Viertelstunde später waren sie schon alle sieben sehr munter.“

Encouragé par ce succès, j'expédiai le 18 Mars, comme „Echantillon sans valeur“, à Mr G. H. WAILLES à New-York, trois lamelles avec cinq individus par lamelle; et le 10 Avril, je reçus les lignes suivantes, datées du 29 Mars: „Have tried one slide of *A. terricola*, and all five individuals were alive, and contractile vesicle working in one hour; it is now three hours and they are quite happy . . .“

De mon côté, j'arrivais à Genève à conserver des amibes à sec pendant 10 jours, 12 jours, 15 jours, pour ne m'arrêter à cette dernière date que parce que mes provisions étaient épuisées; et pourtant, chaque fois encore, l'expérience avait été couronnée de succès.

Il m'est arrivé également de remettre à sec des séries entières d'amibes qui avaient repris vie après un premier dessèchement de 5, 10 et même 12 jours; le résultat fut heureux; beaucoup d'individus revenaient encore à la vie, moins nombreux cependant que lors du premier essai; mais une troisième dessiccation n'a pas réussi.

Il ne faudrait pas croire, cependant, que ces expériences réussissent toujours et infailliblement. Souvent certains individus sont morts, ou meurent aussitôt après imbibition, et quelquefois c'est pour toute la série un échec complet; cela pour des causes qui restent quelquefois obscures, mais qu'on pourrait, je crois, ramener la plupart du temps à une imbibition trop rapide, une osmose trop forte lors de l'arrivée de l'eau.

Dès les premiers instants, en effet, on peut juger dans un lot d'amibes auxquelles l'eau vient d'être fournie après dessiccation, de celles qui reviendront à la santé et de celles qui sont perdues pour toujours. — Les premières se gonflent petit à petit et régulièrement, sans s'étaler trop fort; la pellicule est claire avec des reflets chatoyants; le noyau, d'abord une tache informe, reprend sa structure normale; le plasma reste clair et pur. Quant à la vésicule contractile, elle se fait attendre très-longtemps; ce n'est guère qu'après une heure ou une heure et un quart qu'on en voit paraître la première indication; mais elle arrive enfin, et l'on a devant soi un animal aussi parfait, aussi sain qu'il l'était avant la dessiccation.

Les autres, celles auxquelles le dessèchement a été funeste, s'étalent trop vite, et jaunissent rapidement; le noyau devient trop distinct, et prend cette apparence qu'il revêt lorsque par déchirure on l'expulse au dehors et qu'il arrive au contact de l'eau; puis l'amibe gonfle, se distend énormément; l'osmose, semble-t-il, a été trop forte, se faisant à travers une membrane malade; et l'osmose trop rapide c'est la mort.

Quelquefois aussi l'apparence est intermédiaire entre les deux états qui viennent d'être indiqués; les animaux ne sont que malades, et transportés dans une eau fraîche ils peuvent guérir encore, si la vésicule contractile se remet à fonctionner à temps.

Une autre cause d'insuccès dans les expériences résiderait-elle dans un dessèchement trop rapidement atteint? je ne sais, mais j'ai cru remarquer qu'il était bon, une fois les amibes isolées pour l'expérience (poussées à l'aiguille au centre de la lamelle, hors de la goutte avec laquelle elles avaient été déposées sur l'un des côtés), de laisser la lamelle pendant quelque vingt minutes à l'humidité,



en la recouvrant d'une cloche et d'un linge mouillé, pour éviter une dessiccation brusque.

A peine l'animal est-il à sec, que toute activité physiologique, il est à peine besoin de le dire, s'arrête net; la digestion, par exemple, ne se fait plus, les proies incluses dans le plasma restent dans l'état où les a surprises la dessiccation; mais ce n'est qu'un arrêt temporaire, elles seront digérées plus tard. L'*Amoeba terricola*, on le sait, aime les grosses proies, accapare des Rotifères, qu'elle coupe, pour ainsi dire, en morceaux, d'abord très-gros puis toujours plus petits; après cinq ou six jours, ce ne sont plus que des boulettes minuscules, répandues un peu partout dans le plasma; mais un individu mis à sec porteur de deux ou trois masses nutritives très-volumineuses, montrera au retour de l'eau, après 12 jours et 15 jours, les mêmes deux ou trois masses non modifiées, pour s'empresse de les mettre en miettes à peine a-t-il repris son activité.

D'après GROSSE-ALLERMANN, comme nous l'avons vu, la reviviscence ne serait possible qu'en tant que la dessiccation n'aurait été complète à aucun moment. Il faut bien avouer que ces organismes de si peu de surface, à sec pendant quinze jours au fond d'un tiroir et dans une chambre bien chauffée, ou bien soumis à un séjour d'une semaine dans les cales d'un Transatlantique, n'ont guère pu conserver qu'une trace infinitésimale d'humidité. Mais il n'en est pas moins vrai qu'il serait imprudent de parler d'une dessiccation absolue; même, en examinant les individus au microscope, avant le retour de l'eau, on leur trouve quelque chose de brillant, de frais, une apparence qu'on ne se serait pas attendu à constater; et peut-être la pellicule, si imperméable qu'elle soit, est-elle en même temps suffisamment hygrométrique pour accaparer les moindres traces de vapeur d'eau?

Quoi qu'il en soit, la pellicule possède une résistance suffisante pour rendre les services d'une membrane de kyste. Il doit être bien rare, dans la nature, que les épreuves à supporter soient aussi fortes que celles dont il vient d'être question. La sécheresse peut durer bien longtemps sans doute; mais il y a toujours la fraîcheur relative de la nuit, et encore mieux la rosée du matin. En fait, d'après les expériences de GROSSE-ALLERMANN, l'humidité n'est jamais totalement absente des mousses.<sup>1)</sup>

<sup>1)</sup> Sous ce rapport, le fait suivant est assez significatif: l'*Amoeba alba*, incapable — comme nous le verrons bientôt — de se prêter même un seul instant aux expériences de dessèchement que subit avec succès l'*A. terricola*, se montre

La résistance à la dessiccation, du reste, doit nécessairement avoir ses limites, et par exemple, les collections de mousses rapportées de pays lointains et après un temps dépassant une année (Expéditions Scotia, Shakleton, Charcot, pour ne citer que ce que j'ai vu de mes yeux) n'ont jamais montré l'*Amoeba terricola* à l'état vivant, alors que plusieurs Rhizopodes (*Corycia flava*), des Rotifères, des Tardigrades, etc., ont encore pu revenir à la santé.

### Activité vitale.

L'*Amoeba terricola*, captive en eau claire, montre pendant les premiers jours une activité, sinon très-prononcée, du moins normale encore, et garde son apparence habituelle; tout au plus se fait-elle un peu plus pâle, plus transparente, par le fait qu'elle travaille dès le premier jour à se débarrasser d'objets inutiles, déchets de toute sorte qu'elle renfermait dans son plasma; puis elle devient quelque peu jaunâtre, à mesure que les grains d'excrétion s'accumulent dans son intérieur.

Après la première semaine, l'amibe se montre décidément paresseuse, très-athétique, ramassée sur elle-même, et lorsqu'au matin on vient à l'examiner, il semble qu'on la retrouve dans l'état même où on l'avait laissée la veille. Cependant, ce n'est pas là une règle absolue, et elle peut très-bien encore se mouler sur un objet quelconque qui se trouve à sa portée, ou s'allonger sur une fibre végétale qu'elle entourera de ses plis.

Exposée à la lumière, elle retrouve quelque activité, se déforme et s'allonge encore, et la vésicule contractile, extraordinairement paresseuse jusque là, recommence à fonctionner plus activement. Transportée dans un nouveau verre de montre, c. a. d. dans de l'eau fraîche, elle reprend également pour quelque temps sa force et son activité.

Pendant les semaines suivantes, c'est à peine si l'on observe le moindre changement; l'athétisme est toujours la même, ou plus forte encore, mais les individus sont normaux. Transportés sous le couvre-objet, ils restent longtemps immobiles, mais finissent pourtant par se déployer, et l'on voit par exemple se produire dans leur intérieur les phénomènes de ruissellement, si intéressants dans cette espèce.

---

bien vivante et en parfaite santé, au gros de l'été dans les mousses que n'imbibe pas la moindre humidité apparente: preuve qu'un dessèchement absolu, qui l'aurait infailliblement tuée, ne l'a jamais atteinte dans son milieu natal.

Cependant, déjà alors, l'activité a quelque chose d'artificiel; elle doit être provoquée, par une légère compression du couvre-objet. C'est là du reste l'effet habituel de la compression, même sur des animaux tout frais; mais ici, sur ces individus soumis depuis longtemps au régime du verre de montre, cet effet est plus long à se produire; la pellicule de l'amibe est moins souple, plus passive, elle résiste d'abord, pour se déployer brusquement en une sorte de vague. Quelquefois même elle se déchire, une partie du plasma s'échappe; mais, même alors, l'animal est capable de refermer sa blessure, à la manière habituelle, par invagination de la pellicule sur son bord déchiré.

Plus tard enfin, après quelques semaines, un mois ou plus encore, arrive un état de faiblesse nettement caractérisé; l'animal, bien que sans tare positive, est devenu tout-à-fait apathique, presque inerte; il n'est pas dans l'état d'inanition complète, car, comme nous le verrons plus tard, il mange des microbes, mais probablement est-il réduit à la ration de famine. Il semble avoir peine, aussi, à résister aux végétations cryptogamiques qui se forment partout autour de lui, et le fixent, le collent sur le fond du récipient; on a beau changer l'eau, la végétation revient toujours. C'est la maladie, ce sera bientôt la mort.

Mais il nous faut revenir avec quelques détails sur certains points spéciaux, sur la vésicule contractile, le noyau, le plasma.

La vésicule contractile, après avoir fonctionné normalement pendant quelques jours, devient désespérément paresseuse; les intervalles entre la systole et la diastole se prolongent toujours plus, jusqu'à des heures entières; elle ne se vide que lentement, mais bien vite pourtant apparaissent de toutes petites vacuoles qui éclatent les unes dans les autres et reforment une vésicule unique; cette dernière grandit alors lentement, et jusqu'à atteindre un volume démesuré. Sous l'influence de l'eau fraîche ou de la lumière, elle reprend quelque peu de vie et d'activité, mais à mesure que l'amibe devient plus faible, elle ne fonctionne plus qu'avec peine, puis enfin se distend énormément et reste jusqu'à la mort en diastole, ou bien crève pour ne plus se reformer.

C'est ici que je voudrais me permettre une digression, à propos de cette vésicule contractile d'une importance capitale chez les Protozoaires d'eau douce, et dont on ne connaît pourtant pas encore au juste la véritable signification.

Qu'est-ce que la vésicule contractile? pour les uns, un organe d'excrétion, pour les autres, un organe de respiration, et pour

d'autres encore, un organe de circulation; <sup>1)</sup> et bien des observateurs seraient disposés à lui reconnaître ces trois attributions à la fois.

En effet, puisque la vésicule contractile vide son contenu au dehors, — ce que l'on sait bien aujourd'hui, — l'eau expulsée, qui pendant son séjour dans le plasma a perdu de ses qualités vivifiantes, sera nécessairement remplacée par de l'eau fraîche, bien oxygénée, qui viendra du dehors; donc, aération, respiration, et en même temps excrétion, expulsion de produits liquides nuisibles; et cette vésicule qui se dilate et se contracte à intervalles réguliers, doit en quelque sorte opérer un brassage dans les liquides internes; donc, circulation. Mais je me demande si toutes ces attributions, même supposées certaines, ne seraient pas simplement accessoires? Les organismes marins, qui vivent comme ceux d'eau douce, se passent de vésicule contractile; <sup>2)</sup> et même dans ceux d'eau douce, on peut citer des faits qui montrent que la vésicule, bien que fonctionnant à merveille, n'a pu être d'aucune utilité en tant que rein, cœur ou poumon. Si l'on écrase, par exemple, une *Amoeba*, une *Diffugia*, etc., en frappant brusquement sur le couvre-objet, on se trouvera bien vite en présence de fragments détachés, de toute grandeur, munis ou non d'un noyau, qui se conduiront bientôt chacun comme une petite amibe, et s'empresseront de former une vésicule contractile; et ce ne sera pas là un organe d'excrétion, car bien souvent, dans ces fragments détachés, il n'est pas resté trace de produits quelconques à digérer. Dans les amibes en verre de montre, captives depuis des semaines, bien portantes mais si paresseuses que d'un jour à l'autre elles ont à peine éprouvé le moindre changement de forme ou de position, la vésicule fonctionne encore, bien qu'aucun phénomène de circulation n'ait certainement pu avoir lieu.

---

<sup>1)</sup> On a même proposé pour la vésicule contractile les fonctions d'organe hydrostatique (BOUBIER, Ann. Biol. lacustre T. 3 p. 214 1907); mais les Rhizopodes, en tout cas, n'auraient guère emploi d'un organe de ce genre; ils rampent sur le fond et n'ont pas à s'élever; et ceux qui par exception (*Arcella*) s'élèvent en plein liquide, le font au moyen de bulles de gaz; et c'est d'eau que la vésicule contractile se remplit.

<sup>2)</sup> Une opinion courante, et qui vient je ne sais d'où, veut que si la vésicule contractile manque aux organismes (Rhizopodes) d'eau de mer, c'est que ces organismes digèrent par leurs pseudopodes, en dehors de la coquille, et n'ont par conséquent pas besoin d'organe d'excrétion; et l'on cite les *Gromia* et *Lieberkühnia* d'eau douce, qui pour la même raison n'auraient pas de vésicules non plus. Le malheur pour cette théorie, c'est que les *Gromia* et *Lieberkühnia* d'eau douce ont de très-belles vésicules contractiles; elles introduisent, d'ailleurs, parfaitement la nourriture solide à l'intérieur de leur plasma; il y a là une double erreur, et qui ne prouve rien.

Dans les amibes terrestres, aux approches de la mort la vésicule devient énorme; elle continue à se remplir, par osmose toute passive, mais, malade, elle n'a plus l'élasticité nécessaire pour évacuer son contenu; et que se passe-t-il alors? l'amibe elle-même se gonfle tout entière, sous sa pellicule dilatée à crever, et restera telle jusqu'après la mort, jusqu'au moment où une compensation osmotique se sera établie entre son contenu et le milieu extérieur.

Nous avons vu également que, dans les amibes qui viennent de passer par les épreuves de dessiccation, la vésicule contractile, au retour de l'eau, est très-lente à faire son apparition; et alors, les individus malades, à pellicule trop perméable par osmose, se dilatent rapidement et meurent, tandis que ceux qui se sont imbibés lentement reprennent vie et santé.

Me fondant sur ces diverses considérations, comme sur certains autres faits dont il sera question tout-à-l'heure, j'en suis arrivé à penser que la vésicule contractile pourrait bien être, avant tout, un organe de compensation, un régulateur du trop-plein.

Cette théorie de la signification de la vésicule contractile n'a, je crois, pas été proposée jusqu'ici, bien qu'elle semble se trouver en germe dans le rapport de M<sup>lle</sup> M. ZUELZER „sur l'influence de l'eau de mer sur la vésicule contractile“. <sup>1)</sup> L'auteur a réussi à acclimater ses amibes à l'eau de mer, et du même coup a vu la vésicule disparaître; puis elle les a réacclimatées à l'eau douce, et la vésicule a refait son apparition. La conclusion du rapport de M<sup>lle</sup> ZUELZER est alors la suivante: „Das Entstehen, Verschwinden und Wiederauftreten der pulsierenden Vacuole ist bei den Amöben an ein und demselben Individuum zu beobachten, und zwar abhängig von der Beschaffenheit des umgebenden Mediums. Ihre Bildung muß also im Einfluß des äußeren Mediums ihre Ursache haben; sie unterbleibt, wenn der osmotische Druck desselben eine bestimmte Erhöhung erfahren hat.“

La vésicule contractile pourrait donc être un organe compensateur, destiné à annuler les effets d'une endosmose trop forte, en déversant à intervalles mesurés le trop-plein au dehors.

Les liquides que renferme l'amibe ne représentent pas de l'eau pure, comme on le voit bien, par exemple, par les changements profonds qui s'opèrent lorsque l'eau vient à pénétrer dans son intérieur par une déchirure; ce sont des liquides concentrés, plus ou moins salés peut-être, et l'amibe se comporte en fait comme un ré-

<sup>1)</sup> Sitz.-Ber. d. Ges. Naturf. Freunde Nr. 4 Jahrg. 1907 p. 90—94.

cipient rempli d'un liquide dense, séparé du milieu ambiant par une membrane osmotique; l'endosmose est plus forte que l'exosmose, il faut un régulateur. Et si cette vésicule contractile, indispensable dans les Protozoaires d'eau douce — exception faite pour des organismes extraordinairement petits ou pour quelques êtres privilégiés —, est inconnue dans l'eau de mer, c'est qu'elle y serait inutile, endosmose et exosmose étant de même valeur.

Les faits qui sembleraient appuyer cette manière de voir sont avant tout ceux-là mêmes qui viennent d'être indiqués, distension soit de la vésicule soit de l'amibe elle-même quand l'osmose n'est pas contrôlée par un organe sain; effets comparés de l'eau douce et de l'eau de mer.

Mais on pourrait présenter encore d'autres considérations. C'est un fait bien reconnu aujourd'hui,<sup>1)</sup> que l'activité de la vésicule contractile est en raison directe de l'activité de l'animal lui-même. Or, l'animal actif, c'est l'animal en marche, largement étalé, et présentant nécessairement une surface plus grande, allant de pair avec une osmose plus forte.

Pendant l'enkystement, les fonctions de la vésicule se réduisent toujours plus; dans le kyste achevé, elle finit par disparaître; c'est que l'animal est fortement ramassé sur lui-même, et s'entoure peu à peu d'une enveloppe d'une imperméabilité telle que les phénomènes osmotiques sont réduits à leur plus faible expression. Plus tard, au réveil, quand le kyste s'ouvrira, la vésicule réapparaîtra bien vite, pour fonctionner avec énergie.

Quant aux objections que l'on pourrait présenter à cette conception de la vésicule contractile, je n'en vois guère que deux qui me paraissent avoir une réelle valeur: c'est d'abord l'existence, plus ou moins discutable d'ailleurs, de Rhizopodes d'eau douce dépourvus de vésicule, les Monères, la *Protamoeba*; mais bien des monères ont des vésicules, parfois minuscules et en très-grand nombre, et quant à la *Protamoeba primordialis* de KOROTNEFF, elle n'a peut-être pas d'existence propre; pour mon compte, je ne l'ai trouvée que dans des récoltes où se trouvait la grande *Diffugia urceolata*; et rien n'est plus facile alors que de reproduire artificiellement la *Protamoeba*, en écrasant brusquement ces grandes *Diffugies*; les pseudopodes séparés de la coquille se ramassent sur eux-mêmes,

---

<sup>1)</sup> Et sur lequel, soit dit en passant, j'attirais l'attention dès l'année 1890 (Mém. Soc. phys. hist. nat. Genève, T. 31 No. 2 p. 60), bien que la chose semble avoir passé inaperçue à l'époque.

puis se comportent comme des amibes véritables, auxquelles il manquerait vésicule contractile et noyau. Il est à remarquer, d'autre part, que les pseudopodes, en apparence très-poreux, très-imbibés, sont d'une nature un peu spéciale, et séparés du plasma proprement dit, n'auraient probablement pas besoin d'organe compensateur.

La seconde objection, plus sérieuse, résiderait dans le fait que dans certains Rhizopodes et surtout Hélozoaires remplis de Zoochlorelles vertes, la vésicule contractile manquerait quelquefois. La chose est à revoir, cependant, et bien des naturalistes mettent en doute la réalité du fait. Que la vésicule normale soit souvent absente, par exemple dans l'*Acanthocystis turfacea* bien verte, il n'y a pas lieu d'en douter; mais on la trouve dans les individus jeunes, comme aussi dans les „albinos“ dépourvus de matière verte; et ce dernier fait, qui semblerait de nature à mettre en relief l'influence des Zoochlorelles en tant que fournisseurs d'oxygène, pourrait trouver une explication d'un autre ordre: dans les jeunes, pourvus de quelques zoochlorelles seulement, et dans les albinos qui n'en ont pas du tout, la vésicule a toute la place voulue pour se développer; dans les adultes, où l'ectoplasme se voit le plus souvent bourré d'algues, cet organe trouverait peine à se former, et serait peut-être remplacé par un certain nombre de vacuoles très-petites, comme on en voit certainement, et que l'on a toujours regardées comme des vacuoles ordinaires.

Considérons maintenant le noyau.

Cet organe, dans les amibes captives, garde assez longtemps sa structure normale; puis il devient de jour en jour plus pâle, plus difficile à distinguer; sur des animaux examinés après cinq ou six semaines de captivité, c'est à peine si l'on réussit à le trouver; mais si l'on comprime lentement et fortement l'animal, le noyau finit par apparaître. Il n'a changé ni de forme ni de volume, quelle que soit la diminution qu'ait subie l'amibe elle-même, mais il a pris une apparence nouvelle; il a perdu sa teinte légèrement bleuâtre pour devenir très-pâle et d'une transparence extrême; ses nucléoles, extraordinairement clairs, se sont considérablement rapetissés, et ne forment plus qu'une couche très-mince sous la membrane nucléaire; ou bien ils semblent avoir émigré dans des régions plus centrales, et s'être dispersés, même à la fin résorbés, au sein du suc nucléaire, qui paraît comme une masse pâle, poussiéreuse, que le carmin ne colore qu'avec difficulté.

Si nous passons maintenant aux phénomènes digestifs, nous

constaterons tout d'abord que l'amibe en captivité ne montre guère d'empressement dans la recherche de la nourriture. Mes observations à ce sujet sont, il est vrai, peu concluantes, puisque, en fait, aucune nourriture n'a été offerte aux animaux. En Avril 1912, cependant, l'eau des conduites de la Ville renfermait une quantité considérable de *Dinobryon*, qu'on voyait disséminés de tous les côtés; mais les amibes ne les ont pas touchés. Des fragments de mousses encore frais ne semblent pas avoir été mis à contribution, sauf en tant que simple soutien; des particules de même nature, mais vieilles de trois ans et provenant des récoltes de Mr. J. MURRAY au Cap Royds (Expédition Shackleton), récoltes que j'avais alors entre les mains, ont été quelquefois avalées, introduites dans le plasma où on les voyait encore après de longs jours, mais naturellement sans aucun résultat sous le rapport de l'alimentation.

Par contre, l'amibe continue à digérer les proies qu'elle renfermait au moment où elle-même a été capturée. *L.A. terricola*, on le sait, englutit tout entiers les Rotifères, parfois presque aussi gros qu'elle-même, et la digestion s'en fait d'une manière assez curieuse: l'amibe „coupe“ sa proie, comme avec des ciseaux: en réalité cette proie s'étrangle, se divise en fragments très gros puis toujours plus petits, et après un temps variable mais qui ne dépasse guère en général les huit jours, on ne trouve guère à l'intérieur du plasma que des particules de très-faible volume, et plus tard enfin des poussières fines. Il semble bien alors qu'il n'y ait plus dans ces grains et poussières que des déchets inutilisables, mais très-souvent, en même temps que les déchets s'accumulent on voit se dessiner dans le plasma des corps d'une nature spéciale, de grosses masses grisâtres, d'aspect cireux, arrondies, piriformes, inégales, et qui semblent résulter d'un remaniement des Rotifères capturés. Les éléments utiles, vraiment nutritifs, des proies, ont été convertis en grosses masses compactes, qui ne seraient digérées qu'au fur et à mesure des besoins.

En effet, à l'intérieur même de ces masses arrondies, on trouve quelquefois une mâchoire de Rotifère, entière et complètement nettoyée (fig. 10); et comme dans une même amibe il peut y avoir trois ou quatre de ces mâchoires à la fois, il semble bien que certaines au moins des masses cireuses soient restées inutilisées pendant un temps assez long. La capture des Rotifères n'est pas en effet sans quelque difficulté, et ne s'effectue qu'à intervalles assez éloignés.

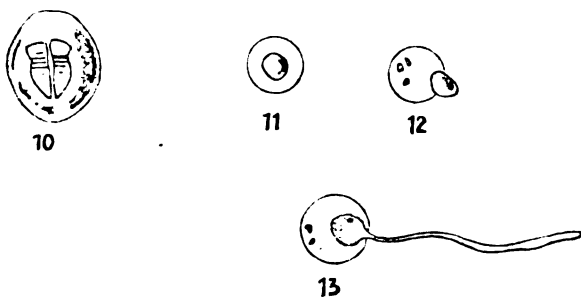
Ces masses arrondies, ajoutons-le, sont entourées d'une véritable membrane — qui sans doute est cause de l'apparence cireuse de



l'objet —, une pellicule très-fine, dont la valeur serait celle de la paroi des vacuoles de digestion. Assez souvent aussi, la substance interne ne remplit pas entièrement l'espace circonscrit par cette pellicule d'enveloppe; il reste un vide à l'un des pôles, et comme ce vide a quelquefois l'apparence d'une vacuole, on croit avoir sous les yeux des embryons ou des parasites.<sup>1)</sup>

C'est ici, comme ayant probablement une signification analogue à celle de ces grosses masses d'aspect cireux, qu'il faut nous occuper de ces curieuses „boulettes“, que j'avais décrites dans mon premier mémoire sur les amibes à pellicule,<sup>2)</sup> mais sur lesquelles j'ai pu faire cette année quelques observations de plus.

Ce sont de petits globules lisses, entourés d'une membrane, mesurant 3, 4, 5  $\mu$ , et dont la présence passe généralement inaperçue



10. Masse nutritive, d'aspect cireux, renfermant une mâchoire de Rotifère.

11. Boulette pâle, avec masse nutritive centrale.

12. Boulette pâle, expulsant la masse centrale; à gauche, grains de rebut.

13. Boulette pâle; la masse nutritive va se fondre au dehors.

à l'intérieur du plasma, mais qui se montrent brusquement et très-netts une fois expulsés au dehors, après déchirement de l'amibe.

D'abord homogènes en apparence, on voit se produire très-rapidement dans leur intérieur — une seconde ou deux après l'expulsion — des phénomènes tout particuliers. Parfois c'est une tache centrale, d'un gris bleuâtre (fig. 11), qui apparaît brusquement, puis diminue très-vite de grandeur, pour disparaître enfin tout-à-fait; parfois ce sont de petits grains, très-nets, très-réfringents, qui se montrent tout-à-coup, se voient projetés vivement contre le fond de

<sup>1)</sup> J'ai quelquefois trouvé dans le corps de l'amibe des masses arrondies, d'apparence presque identique à celles dont il vient d'être question, et qui se coloraient facilement par le carmin. Ce sont là des éléments d'une nature spéciale, mais lesquels? faut-il y voir des chromidies?

<sup>2)</sup> Arch. f. Protistenk. Bd. 6 1905 p. 184.

la capsule, ou bien sont expulsés au dehors; et quant à la capsule elle-même, vide maintenant de son contenu, close de toutes parts ou percée d'un petit trou, ou bien même largement ouverte en cupule, elle reste là inerte et ne changera plus.

C'était à ces constatations que j'en étais resté en 1905; mais tout dernièrement, j'ai pu arriver à pousser plus à fond l'étude de ces phénomènes curieux: ces boulettes ne représenteraient, d'après moi, que des provisions de nourriture; avec leur membrane propre, elles auraient en quelque sorte la valeur de boîtes de conserves. Tant qu'elles se trouvent noyées dans le plasma de l'amibe, elles restent choses et étanches; mais à peine arrivent-elles au contact de l'eau, que cette eau les pénètre immédiatement. Si la pénétration se fait de toutes parts et sans trop de rapidité, il se forme la tache caractéristique (fig. 11), ou plutôt on voit se dessiner la boulette interne, faite d'une substance pâle et mate, soluble dans l'eau, qui diminue rapidement de volume et disparaît enfin pour ne laisser dans la capsule vide que quelques petits grains d'excrétion, jaunâtres, insolubles. Mais d'autres fois, le plus souvent même, l'entrée de l'eau est violente, la capsule est percée, l'intérieur est l'objet d'un tourbillonnement qui lance les grains d'excrétion soit sur le fond de la boîte (fig. 12), soit au dehors par l'orifice ouvert; et l'on peut voir aussi la substance pâle et pure, la pâte nutritive, s'échapper par ce même orifice (fig. 12), s'allonger au dehors en une longue trainée qui se dissout rapidement, comme le ferait un morceau de sucre (fig. 13).

Ces boulettes sont incolores par le carmin. Elles sont très-communes, bien qu'on les remarque à peine, et subsistent fort longtemps chez les animaux en captivité, mais elles diminuent peu à peu de nombre, et, si j'ai bien observé, manquent presque toujours après six ou sept semaines de captivité.

Dans les conditions artificielles où se trouvent les animaux en verres de montre et laissés sans nourriture, la capture des grosses proies n'a plus lieu de s'effectuer; mais il ne s'ensuit pas que l'amibe ne se nourrisse en aucune façon; elle n'est pas au régime du jeûne absolu, et je ne crois pas que, même en se servant exclusivement d'eau distillée, on puisse jamais arriver à étudier sur ces organismes les effets d'une inanition totale. En effet, quoi qu'on fasse, les microbes, les végétations cryptogamiques finissent par arriver, et les animaux s'en voient bien vite entourés; le renouvellement de l'eau, du verre de montre, atténue le mal mais ne le supprime pas, car l'amibe apporte toujours avec elle des germes qui recom-

menceront à multiplier. Dans les premiers temps, il est vrai, l'animal encore vigoureux réagit avec succès, et se nettoie, pourrait-on dire,<sup>1)</sup> mais plus tard sa pellicule d'enveloppe perd de sa fraîcheur, en même temps que l'animal lui-même perd de son activité.

Cet entourage de micro-organismes, cependant, pourrait bien n'être nuisible que lorsqu'il est trop développé; ces végétations qui finissent par amener la mort aident tout d'abord à lutter contre l'inanition; l'amibe les consomme. Elle les rassemble en paquets, les tasse en boulettes de volume souvent assez considérable, que l'on trouve, au sein du plasma, renfermées dans une vaste vacuole; et alors, ces boulettes peuvent se présenter sous plusieurs aspects: tantôt on les voit composées de particules ou paillettes sans forme précise, et de provenance douteuse; tantôt ce sont des filaments de cryptogames hâchés menu; tantôt enfin ce sont des boulettes plus régulières, plus arrondies, à surface chagrinée de ponctuations comme celle d'un dé à coudre; ce sont là, alors, des amas de microbes, ou de spores de cryptogames.

Comment l'amibe capture-t-elle ces microbes? je n'ai pas pu arriver à cet égard à des conclusions bien nettes; il semble quelquefois qu'ils passent, comme de fines aiguilles, à travers la pellicule; d'autres fois, on les voit rassemblés à la surface de cette pellicule en buissons et en touffes, et quand la touffe devient épaisse, l'amibe engloutit tout le paquet suivant ses procédés ordinaires, par invagination. Mais est-ce bien là de la nourriture, ou l'animal veut-il simplement débarasser sa pellicule d'un produit gênant, qu'elle devra tout d'abord englober? Il y a là des points obscurs, mais en tout cas, les „boulettes à microbes“ doivent être considérées comme contribuant à la nutrition.

Ces boulettes, en effet, sous l'une ou l'autre des formes indiquées plus haut, c'est-à-dire composées de particules sans forme définie, ou de microbes, ou de filaments hâchés menu (fig. 14), vont de pair avec la production d'éléments assez curieux en eux-mêmes, et qui semblent avoir quelque analogie avec les globules ronds ou „de conserve“ dont il a été question plus haut.

Au sein même de la vacuole de nourriture, et tout contre la boulette à microbes qui s'y trouve en fermée, on voit se former une perle, une larme (fig. 15, 16, 17), d'un gris bleuâtre très-pur, et qui semble représenter un produit d'exsudation. D'abord toute petite,

---

<sup>1)</sup> Probablement toutes les impuretés „glissent-elles“ à la surface de la pellicule pour être accumulées en arrière, et finalement rejetées.

cette perle grandit, atteint un diamètre de 5, 6, et jusqu'à 10  $\mu$ , tout en restant attachée à la boulette qui lui a donné naissance; quelquefois cependant elle quitte la vacuole, pour aller se mêler aux éléments du plasma. Dans une même vacuole, on peut trouver deux, ou même trois perles en formation.



14



16



15



17

14. Boulette nutritive composée en majeure partie de filaments cryptogamiques hâchés menu. 15. Vacuole, avec débris granuleux et sphérule pâle. 16. Vacuole avec boulette à microbes et deux sphérules pâles. 17. Vacuole avec grosse sphérule pâle.

Ces perles ou sphérules pâles, enfin, qui ne se colorent pas par le carmin, et sont solubles dans l'eau pure, finissent par disparaître, se résorber, au fur et à mesure que l'animal est soumis à un jeûne plus prolongé. Il semble donc bien qu'il y ait là des éléments nutritifs; ces sphérules représenteraient pour ainsi dire un „extrait de microbes“, que l'amibe aurait su préparer.

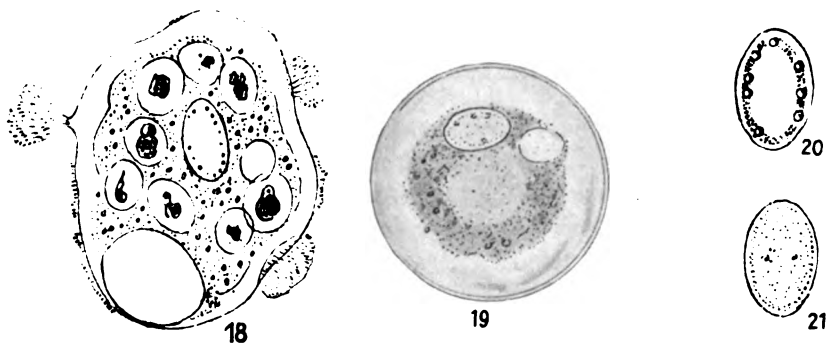
Les considérations qui précèdent se sont appliquées jusqu'ici aux amibes en état de santé, tout au moins relative. Mais il est évident que cet état ne peut se prolonger indéfiniment; l'*Amoeba terricola*, qui peut supporter pendant de longues semaines le séjour en un milieu liquide, est pourtant un organisme avant tout terrestre, et, soumise à des conditions trop longtemps anormales, elle finit par succomber.

C'est après un laps de temps très-variable que se montrent les signes précurseurs de la mort; tantôt deux ou trois semaines seulement après la capture, tantôt un mois ou deux, suivant les conditions de l'eau, l'aération, la chaleur, même la sollicitude apportée à l'entretien.

Mais déjà longtemps avant la maladie vraie, des signes anormaux avaient commencé à se montrer; les grains d'excrétion, petits

corps de rebut, étaient devenus plus nombreux, et avaient fini par si bien pulluler que l'animal, vu à un grossissement faible, en revêtait une apparence noirâtre; bien que les grains, examinés un à un, soient jaunes en réalité. Ils finissent par pénétrer partout, et se forment même quelquefois au sein du noyau (fig. 20), où leur forte réfringence les différencie nettement des granulations nucléolaires devenues d'une pâleur extrême.

Dans cet état, cependant, l'amibe réagit encore; comprimée, elle recommence à se mouvoir, les courants internes se produisent; mais les réactions deviendront toujours plus difficiles, et la pression sur le cover finira par n'avoir plus d'effet.



18. *Amoeba terricola*, très-malade. On voit une immense vésicule contractile, un noyau très-pâle, et de grandes vacuoles avec produits digestifs; à l'extérieur sont fixés des bouquets de cryptogames.

19. *Amoeba terricola* morte.

20. Noyau d'une *A. terricola* morte, avec grains d'excrétion à l'intérieur.

21. Noyau d'une *A. terricola* malade, avec poussières nucléolaires.

L'amibe se montre, à ce moment déjà, remplie de vacuoles, pour la plupart des vacuoles de nourriture, distendues, et qui renferment des débris, des boulettes de rebut. La vésicule contractile est énorme, et ne semble plus fonctionner (fig. 18). Le noyau semble en être réduit à sa membrane seule, et ne se distingue que difficilement des grandes vacuoles qui l'enserrent. Partout les microbes, les végétations cryptogamiques, ont attaqué la pellicule, et la collent au substratum.

Enfin la mort arrive; la pellicule d'enveloppe se distend sous l'effet d'une osmose trop forte; les grandes vacuoles disparaissent ou bien l'on n'en voit plus qu'une seule, énorme; et l'on n'a plus sous les yeux qu'une sorte de vessie inerte (fig. 19). A l'intérieur, rien qu'un amas de poussières jaunâtres, souvent disposées de

manière à constituer une sorte de sphère creuse; puis le noyau, rejeté en général sur le côté, redevenu plus net après pénétration de l'eau, et dont les éléments chromatiques ne sont plus représentés que par des poussières également (fig. 21). Quelquefois, à ce moment, les microbes font leur apparition, au sein même de l'amibe, des microbes ou en tout cas des micro-organismes, infiniment petits, tantôt globuleux, tantôt allongés en bâtonnets et atteignant  $2\frac{1}{2}$  et  $3\ \mu$  en longueur. Ils se livrent alors à une sarabande effrénée, courant de tous les côtés dans un vaste tourbillonnement; ils ont des flagelles, sans doute, mais qu'il est impossible de distinguer.

Mais ce ne sont pas des microbes seulement que l'on trouve dans l'amibe à la mort.

A la page 247 de son mémoire, GROSSE-ALLERMANN parle d'une *Amoeba terricola* morte, qui renfermait de petits organismes globuleux, de 30 à 40  $\mu$  de diamètre, et sur la signification desquels il n'a pas pu obtenir de renseignements (Pl. 12 fig. 18). Dans une autre occasion, l'auteur retrouva les mêmes organismes, moins nombreux et plus grands, et put apercevoir dans leur intérieur un noyau et une vésicule contractile; et de plus, tout près de là, une petite amibe (Pl. 12 fig. 19A), qui semblait s'être détachée des autres, montrait, dit-il, les caractères de l'*Amoeba terricola*. GROSSE-ALLERMANN émet alors l'hypothèse d'une division multiple du noyau dans l'*A. terricola*, division dont ces petites amibes ne seraient que le résultat.

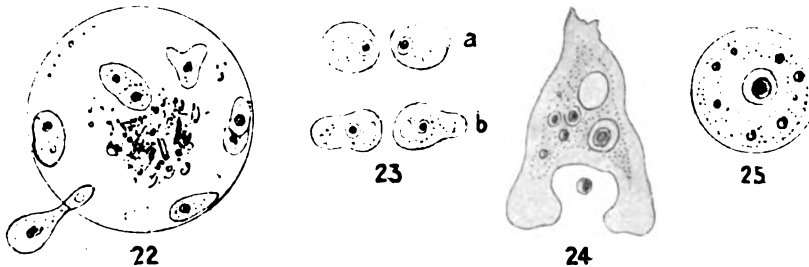
Mais cette hypothèse ne serait-elle pas prématurée? n'y aurait-il pas là des organismes autonomes, qui n'auraient rien à faire avec la grande amibe elle-même? J'ai trouvé, en effet, et plusieurs fois, de petites amibes analogues à celles dont parle GROSSE-ALLERMANN,<sup>1)</sup> soit globuleuses et immobiles, soit étalées, et rampant prestement le long de la paroi interne de la pellicule de l'*A. terricola* morte (fig. 22). Elles cherchaient, semblait-il, une porte de sortie, puis finissaient par la trouver, s'allongeaient pour franchir l'étroite passe, et se répandaient au dehors.

Je me suis alors livré à des expériences sur ces petits organismes, les gardant dans des verres de montre que je transportais chaque matin directement sous l'objectif, et les conservant en bonne santé jusqu'à 12, 15 et 18 jours.

<sup>1)</sup> Plus petites cependant, mais je me demande si GROSSE-ALLERMANN n'a pas fait quelque erreur de calcul, car, à en juger d'après la fig. 18 de l'auteur, où ces organismes sont représentés à l'intérieur même de l'*A. terricola*, on ne leur donnerait guère que 15 à 20  $\mu$ .

Or pendant tout ce temps, ces petites amibes n'ont pas varié, et se sont toutes comportées de la même manière. Ce sont de petits êtres, autonomes suivant toute apparence, de 13, 15, 18  $\mu$  de longueur, ou plus encore suivant leur degré d'allongement. Très-agiles, très-affairées dans les premiers jours, et émettant des lobes assez prononcés, ces amibes minuscules sont pourvues d'un noyau unique, à nucléole central qu'une mince zone de suc nucléaire sépare de la membrane. La vésicule contractile, unique également, montre un fonctionnement régulier.

Ces petits êtres rampent au milieu des débris, des végétations qui couvrent le fond du verre, et se nourrissent de microbes ou de spores; dans la fig. 24, par exemple, on en voit un émettant deux



22. Petites amibes à l'intérieur d'une *Amoeba terricola* morte. L'une d'elles a deux noyaux; une autre s'échappe par un petit orifice.  
 23. La petite amibe à deux noyaux de la figure précédente, après division; en a, division tout juste achevée; en b, un instant plus tard.  
 24. Une de ces mêmes petites amibes, capturant un micro-organisme.  
 25. Une de ces petites amibes, à l'état de repos après quinze jours d'activité.

lobes qui se rejoignent après avoir entouré la proie, laquelle sera plus tard enfermée dans une vacuole digestive. Souvent, dans une même petite amibe, on rencontre jusqu'à dix ou douze microbes capturés.

Ces organismes sont susceptibles de division; mais le fait est très-rare, et je ne l'ai observé que deux ou trois fois<sup>1)</sup> (fig. 23, a, b).

Après un temps plus ou moins long, quelques jours ou deux semaines entières, les mouvements de ces petits êtres deviennent plus lents; l'activité renaît quelque peu à la lumière, mais un moment arrive où tout s'arrête définitivement. L'amibe, alors, se met en boule, et l'on n'a plus sous les yeux que des sphérules (fig. 25) de 8 à 10  $\mu$  de diamètre, dans lesquelles se voit distinctement le noyau; on y remarque aussi de petits grains représentant des microbes

<sup>1)</sup> Dans une occasion spéciale, beaucoup de ces petites amibes avaient leur noyau allongé; indice probable d'une division prochaine.

capturés, et des poussières de rebut; la vésicule contractile subsiste encore quelque temps, puis s'éteint. Ces sphérules semblent être alors de petits kystes, mais, bien que l'ectoplasme soit probablement durci à sa surface, on ne voit pas de membrane à double contour.

A partir de là, je n'ai pu voir aucun changement se produire dans ces petits organismes, qui tout en gardant une apparence de parfaite santé, sont restés indéfiniment à l'état globuleux.

Ces observations sembleraient bien montrer que nous n'avons pas là des produits de l'*A. terricola* elle-même, et l'hypothèse de petites amibes autonomes semble avoir pour elle les plus grandes probabilités. Mais en même temps, les rapports de ces petites amibes avec les grandes ne semblent pas être purement accidentels; j'ai pu constater, en tout cas, que dans certains verres de montre où, au lieu des grandes amibes elle-mêmes je n'avais mis que de l'eau chargée de débris très-fins provenant du lavage des mousses, ces petits organismes amœbodoïdes n'apparaissent que très exceptionnellement, tandis qu'ils apparaissent presque toujours avec les grandes amibes mortes (*A. terricola*, *alba*, *fibrillosa*, car elles accompagnent également ces dernières). D'autre part, le fait qu'on les rencontre assez souvent à l'intérieur même des grandes amibes mortes, dont la pellicule ne semble pourtant présenter aucune solution de continuité, semblerait indiquer un parasite dont l'évolution aurait commencé dans le corps de la grande amibe elle-même.<sup>1)</sup>

Bref, ces petits êtres restent encore une énigme, sur laquelle l'observation qu'il me reste à citer n'est guère de nature à apporter la lumière: Examinant un jour, le 6 Juin au matin, une *A. terricola* en captivité depuis le 28 Mars, et que j'avais vue peu auparavant jaunâtre, vacuolisée, malade, je ne trouvai plus ce jour-là qu'une amibe morte, un sac distendu, avec des traînées de poussières, des grains d'excrétion, des matières de rebut; mais, en plein dans le plasma mort, on voyait un organisme vivant, une grosse amibe, ramassée sur elle-même et immobile. Or le soir même, à 5 heures, ce n'était plus une amibe que renfermait l'*A. terricola* morte, mais un amas, un paquet de petites amibes, de 15 à 18  $\mu$  de diamètre, au nombre de douze au moins, qui commençaient à s'écarter les unes des autres, et dont une courait déjà dans l'intérieur de la grande *A. terricola*, rampant le long de la paroi pelliculeuse interne.

<sup>1)</sup> Dans un travail si récent qu'il ne m'arrive qu'au moment où, la plume à la main, je revois les dernières épreuves de ces pages, GLÄSER (Arch. f. Protistenk. Bd. 27 p. 172) décrit une *Amoeba mira* qui pourrait bien être tout juste celle dont il est ici question.



Le 7 Juin, plusieurs des petites amibes s'étaient évadées; le 8, il n'en restait plus une seule à l'intérieur de leur hôte, mais on les voyait ramper dans les alentours; le 9 Juin déjà, elles s'enkystèrent, ou plutôt prirent cette forme globuleuse dont il a été question plus haut.

Nous avons donc là le cas d'une *Amoeba terricola* morte, mais dont l'intérieur renferme une grosse amibe vivante, laquelle se divise en amibes plus petites. Comment expliquer la chose? une grosse amibe s'était-elle introduite dans l'individu mort? ou bien y a-t-il de ma part une erreur d'observation, et cette soi-disant grosse amibe ne représentait-elle pas en réalité un amas de petits organismes, mais si bien agglomérés qu'on ne les distinguait pas un à un? Et surtout, comment cette masse était-elle arrivée là?

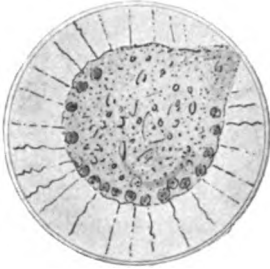
Les phénomènes que nous venons d'étudier les uns après les autres se rapportent avant tout, nous l'avons dit, à l'*Amoeba terricola*; mais il ne sera pas inutile de consacrer quelques lignes aux espèces voisines, *A. alba* et *A. fibrillosa*, sur lesquelles ont également porté mes observations.

Dans leur généralité, du reste, les phénomènes sont ici identiques à ceux que nous venons de constater; mais il est des variations de détail. C'est ici surtout, par exemple, que s'accuse avec le plus d'évidence la diminution de volume allant de pair avec une captivité prolongée; l'animal se rapetisse toujours plus, et après six, sept, huit semaines et au-delà, on n'a plus sous les yeux que des individus nains. C'est ainsi que deux *Amoeba alba*, capturées le 16 Février et à ce moment de taille normale, c'est-à-dire mesurant, réduites à la forme sphérique, au moins 250  $\mu$ , n'ont plus montré, le 13 Avril, après 56 jours, que les diamètres respectifs de 88 et 98  $\mu$ . C'étaient alors deux boules minuscules, des individus fatigués, malades peut-être, mais sans défauts visibles. Ils avaient donc diminué de près des deux tiers de leur diamètre primitif, des neuf dixièmes au moins de leur masse.

Dans ces deux espèces, les noyaux, toujours si nombreux, ont une tendance à se grouper à la périphérie du plasma lorsque la mort arrive, et comme en même temps, grâce à la pénétration de l'eau dans l'intérieur de l'amibe, ils ont changé d'apparence et sont devenus très-nets, on croirait voir le plasma entouré d'une ceinture de corps reproducteurs, quand ce ne sont là que des noyaux morts (fig. 26).

La figure 26, soit dit en passant, représente une *Amoeba alba* traitée comme pour une préparation microscopique, sur lamelle

légèrement évidée; avec cover luté au bitume de Judée sur l'amibe vivante elle-même. Dans ces conditions, la mort arrive par asphyxie, après deux jours, mais tous les phénomènes se passent d'une manière particulièrement nette et typique. On voit, par exemple, la pellicule se gonfler en une sphère parfaite (après un état ovoïde très-curieux), et entraîner avec elle de nombreux filaments, dont beaucoup sont spiralés, et qui relie comme une chevelure radiaire le plasma à la pellicule.



26

26. *Amoeba alba*, morte d'asphyxie (préparation microscopique à l'eau).

Ajoutons que, dans les amibes si fortement réduites par le jeûne, on ne remarque pas de réduction dans le nombre, non plus que dans le volume, des noyaux. C'est là un fait qu'il n'est pas inutile de relever, car il semblerait être en contradiction avec cette théorie dont la preuve semble avoir été pourtant donnée, que dans les Protozoaires il existe une certaine

relation entre le volume du plasma et celui du noyau. Tout récemment, K. GRUBER<sup>1)</sup> a constaté une réduction de la masse nucléaire dans des amibes (*A. proteus*) amputées d'une partie de leur plasma. Mais il n'y a pas contradiction nécessaire, car dans mes *A. alba* et *fibrillosa* réduites de volume par le jeûne, il est fort possible que la chromatine ait diminué de masse à l'intérieur de la capsule nucléaire restée rigide. Il se passe en tout cas quelque chose de ce genre, comme nous venons de le voir, dans *A. terricola*, où le noyau, sans diminuer de volume, devient si pâle qu'on a peine à le découvrir, et ne montre en même temps plus que des granulations nucléolaires extrêmement réduites.

Les expériences de reviviscence après dessiccation, auxquelles se prête si bien l'*Amoeba terricola*, ne peuvent en aucune façon être tentées avec *A. alba*; probablement le fait est-il en rapport avec la faiblesse de l'enveloppe dans cette espèce. Quant à *A. fibrillosa*, je ne l'ai pas soumise à ce genre d'expériences.

Il me reste, avant de passer au dernier chapitre, à relater quelques observations ayant trait à la défécation dans ces différentes *Amibes terrestres*, ou au rejet spontané d'éléments inutiles.

<sup>1)</sup> Arch. f. Protistenk. Bd. 25 Heft 3 p. 369 1912.

Lorsqu'on examine, par exemple au matin, un lot d'amibes mises la veille en verre de montre, on trouve presque toujours, disséminés tout auprès des différents individus, des objets inertes, coquilles vides de *Trinema*, *Euglypha* etc., dont les animaux se sont débarrassés pendant la nuit; et alors, dans presque tous les cas, on peut constater que l'évacuation a été directe. Je m'explique:

Pour les amibes à pellicule, il est de la plus grande importance de garder entière l'intégrité de leur membrane, de ne laisser pénétrer l'eau à leur intérieur qu'en petite quantité et si possible par la seule osmose; et pour éviter, lors de l'expulsion d'objets renfermés jusque là dans le corps, qu'il se produise une solution de continuité dans cette membrane, l'animal a recours à des expédients, dont le plus connu est le suivant:<sup>1)</sup>

L'amibe se resserre, s'étrangle en arrière de l'objet à expulser, puis les bords étranglés s'invaginent, forment une sorte de tube interne qui devient très-étroit et soude enfin ses parois; ce n'est bientôt plus qu'un fil, qui finalement se coupe en son milieu, rompant la communication avec l'objet inutile, lequel est abandonné au dehors renfermé dans une sorte de sac fourni par la pellicule elle-même.

C'est là ce qu'on pourrait appeler la défécation indirecte, par opposition à une défécation directe où l'objet serait expulsé non renfermé dans un sac. Ce phénomène d'expulsion directe, observé par RHUMBLEY en 1898,<sup>2)</sup> et par moi-même en 1909 (Arch. Protistenk. p. 188), et qui semble consister en une perforation pure et simple de la pellicule, est en réalité beaucoup moins rare qu'on ne le croit, et en même temps plus compliqué qu'il semble l'être au premier abord.

Pour des objets extrêmement petits, diatomées minuscules en bâtonnet, ou bien aussi pour les spores fusiformes du parasite dont il sera question plus loin, il semble bien que tout se passe très-simplement, la perforation restant minime et les bords de la blessure se refermant d'eux-mêmes et immédiatement.

Mais pour des objets plus gros, par exemple coquilles de *Difflugia constricta*, *Arcella arenaria*, *Euglypha ciliata* sur lesquelles ont porté mes observations, le cas est plus compliqué; et alors, on peut constater deux procédés différents:<sup>3)</sup>

<sup>1)</sup> Voir PENARD, Arch. f. Protistenk. Bd. 6 1905 p. 188; GROSSE-ALLERMANN, Arch. f. Protistenk. Bd. 17 p. 227.

<sup>2)</sup> Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 7 1898 p. 241.

<sup>3)</sup> Ces observations sont fort délicates, tant à cause de la finesse extrême de la pellicule ou aussi de la paroi vacuolaire dont il va être question, que des plis,

Le plus souvent, les choses se passent de la manière suivante: L'objet à évacuer — admettons que nous ayons affaire à une petite *Diffflugia constricta* — arrive sous la pellicule, la repousse même quelque peu en dehors, et une déchirure se produit, d'abord très-petite mais qui s'élargit rapidement; on voit la coquille faire saillie au dehors, absolument nue, mais fortement serrée, au niveau de l'orifice de sortie, par les bords de cet orifice, qui s'appliquent en anneau sur la coquille même (on pourrait comparer la chose à un doigt se forçant un passage par un trou percé dans un ruban de caoutchouc). La coquille sort d'abord lentement, jusqu'au quart, à la moitié, de sa longueur, puis elle va toujours plus vite, et tout d'un coup la masse entière est libérée, se décroche et tombe. Mais alors, toute cette région mise à découvert par le rejet de la Diffflugie, cette cupule largement ouverte, et qui devrait être à nu, n'est pas telle en réalité; elle possède une paroi déjà, une pellicule isolante, très-fine, pâle, moins réfringente que la pellicule vraie, et qui n'est autre chose que la paroi même de la vacuole dans laquelle la Diffflugie s'était trouvée enfermée au sein de l'amibe. Cette vacuole, en effet, bien que difficilement visible et collée pour ainsi dire à l'objet, existait pourtant; et dans le cas actuel, au moment du premier contact avec la pellicule vraie, elle s'est unie à cette dernière, pour y rester soudée jusqu'à la fin par ses bords.

Mais dans d'autres occasions, et peut-être alors qu'il n'existe pas de membrane vacuolaire autour de l'objet, les faits sont un peu différents: à peine la coquille a-t-elle percé la pellicule de l'amibe, que cette pellicule s'invagine, plonge lentement sous l'objet, jusqu'au moment où les bords invaginés viennent à se rencontrer par dessous, pour se souder enfin l'un à l'autre. La coquille se trouve ainsi isolée, sans aucun danger pour l'amibe, qu'une pellicule véritable protège déjà de toutes parts.

L'évacuation peut d'ailleurs, dans certains cas rares, être d'une complication plus grande encore, et c'est avec une sorte d'intérêt passionné que l'on se prend à suivre les faits et gestes d'une amibe dans l'embarras, comme celle que représente la fig. 27.

Cette amibe, au moment où elle fut enlevée du verre de montre et transportée sous le couvre-objet, se trouvait renfermer une longue fibre de lin, qu'elle avait engloutie tout entière, la repliant sur elle-

---

replis et sinuosités de l'amibe elle-même, qui obscurcissent les détails; aussi ne voudrais-je pas me montrer trop catégorique sur ces phénomènes, que je crois pourtant pouvoir donner comme certains.

même en une double boucle; de plus, l'une des extrémités de la fibre était prise dans une sorte de boule, de pelote, faite de matières de rebut.

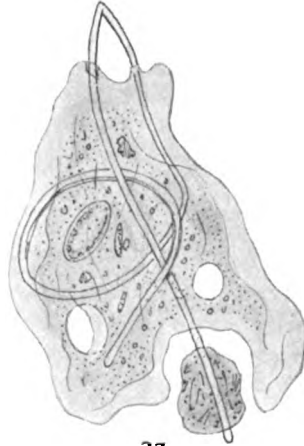
L'amibe amenée sous le cover éprouva bien vite le besoin de se débarrasser de ces objets inutiles; l'une des boucles s'allongea, se couda à angle aigu, et commença à sortir, d'abord comme une pointe unique; puis bien vite on put voir deux tiges, déjà distantes l'une de l'autre (les deux branches de la boucle coudée), chacune sortie en apparence par une perforation spéciale, autour de laquelle la pellicule se voyait soit légèrement invaginée, soit relevée en un tube adhésif.

Mais pendant que tout cela se passait, l'amibe s'occupait, à l'autre extrémité de son corps, à se débarrasser de la grosse pelote, laquelle se vit en effet bientôt libérée; et à ce moment, l'aspect était celui que représente la fig. 27: à l'intérieur, une sorte de double boucle, une cage, pourrait-on dire, car les deux boucles étaient en spirale, à des niveaux différents; à l'extérieur, la boucle coudée, à moitié libre, et, tout à l'opposé, la grosse pelote, libre en pleine eau, mais reliée à l'amibe par cette tige dont il a été parlé plus haut.

Un instant, le travail sembla s'arrêter; le filament, tirailé pour ainsi dire des deux bouts à la fois, ne pouvait plus sortir.

Que fit l'amibe alors? Elle renonça à sortir le filament par ses extrémités, et mit à nu, presque d'un coup et comme par une fente longitudinale faite au scalpel, l'une des anses de la fibre, et la dégagea rapidement; puis ensuite, et par un processus analogue mais qu'il me fut impossible de suivre dans tous ses détails, elle attaqua l'autre boucle, et dans l'après-midi — l'observation avait commencé à 8 heures du matin — l'amibe abandonna derrière elle la double boucle avec la pelote encore attenante, et s'en alla tranquillement.

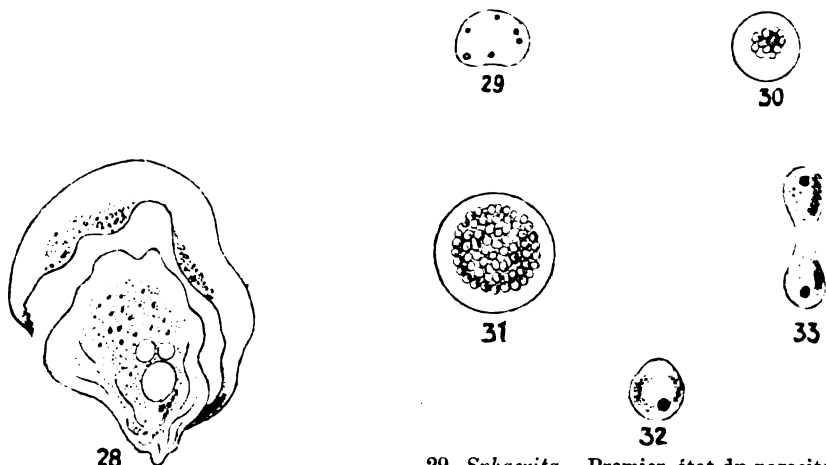
Dans ces divers phénomènes d'évacuation, l'*Amoeba fibrillosa* semble se comporter comme l'*A. terricola*. Quant à *A. alba*, les phénomènes sont encore les mêmes dans les occasions ordinaires; mais bien souvent, grâce à la délicatesse toute particulière de la



27

27. *Amoeba terricola*,  
se débarrassant d'un long filament.

pellicule, ils deviennent très-complicqués. Les observations que j'ai pu faire sont malheureusement très-peu concluantes; mais elles m'ont amené à penser que, dans les cas graves, l'amibe se conduit comme celle dont il a été parlé à la pag. 86, et qui, après blessure, dégageait la partie saine de son plasma de la partie inerte et devenue inutile (fig. 28). L'animal abandonnerait, avec l'objet à expulser, une partie de son plasma même.



28. *Amoeba alba*, se dégageant après déchirure, et abandonnant les parties mortes.

29. *Sphaerita*. Premier état du parasite.  
 30. *Sphaerita*, à l'état de petite morula.  
 31. *Sphaerita*; morula plus grande.  
 32. Une des spores de la morula.  
 33. Deux des spores en conjugaison.

### Parasites.

*Sphaerita* . . . . . DANGEARD<sup>1)</sup>.

Ce parasite ne s'est montré que deux fois, le 1<sup>r</sup> Avril et le 11 Juin 1912, et seulement dans *Amoeba alba*.

Il s'agit d'une *Chytridinée*, très-rapprochée de celle que BUCK a déjà mentionnée en 1877, et sans se prononcer sur sa nature, dans une *Arcella*<sup>2)</sup>. Plus tard, en 1886, DANGEARD, retrouvant dans deux Hélozoaires, *Nuclearia simplex* et *Heterophrys dispersa*, comme aussi dans une *Euglena*, un organisme sinon identique du moins très-analogue à celui-ci, le décrit sous le nom de *Sphaerita endogena*. Quant à l'organisme parasite que j'ai eu moi-même l'occasion d'observer, il doit être assimilé sans doute à celui que CHATTON et

<sup>1)</sup> Bull. Soc. Bot. de France Vol. 33 p. 240 1886.

<sup>2)</sup> Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 30 Heft 1.

BRODSKY<sup>1)</sup> ont étudié dans l'*Amoeba limax*, et sur le nom spécifique duquel ces auteurs ne se prononcent pas.

Mes observations concordent alors de tous points avec celles de ces observateurs, mais comme elles sont peut-être de nature à apporter quelques renseignements de plus, il ne sera pas inutile de consacrer ici quelques lignes au sujet.

Les premiers indices que l'on ait de la présence du parasite sont fournis par de petites masses (fig. 29) arrondies ou aux contours mal définis, de 6, 8, 12  $\mu$  de diamètre, ou bien quelque peu aplaties et arrivant à 25  $\mu$ , à peu près homogènes, sauf l'existence de quelques ponctuations plus foncées que l'on voit se détacher sur le fond grisâtre du plasma, et tout près de la périphérie; et sur la petite masse traitée au carmin, les points foncés se voient un peu plus fortement colorés que le reste.

Peu à peu, ces petites masses perdent de leur homogénéité, et finissent par se convertir tout entières en grains, de 1 $\frac{1}{2}$   $\mu$  de diamètre environ, très nets, réfringents, sphériques en principe mais rendus un peu anguleux par leur compression réciproque; et bientôt, quelques heures à peine après les premiers indices de la présence du parasite, on a sous les yeux une véritable petite *morula* (fig. 30, 31), plus ou moins volumineuse, 5, 15, 20  $\mu$  et rarement plus, et qui comprend alors soit quelques grains seulement, soit des centaines de ces derniers.

Ces sporanges — car c'est là sans doute la signification qu'il faut leur attribuer —, encore inclus dans le corps de l'amibe, se montrent assez souvent limités par une fine pellicule, comme s'ils étaient renfermés dans une enveloppe propre, et c'est bien à l'existence d'une enveloppe véritable que semble croire CHATTON et BRODSKY, lorsqu'ils disent: „Sur les préparations colorées, on remarque qu'à tous les stades de son évolution le parasite est entouré d'une mince membrane propre, invisible à l'état frais et dont on constate facilement la présence autour des individus les plus jeunes.“ Mais pour moi, cette pellicule ne représente que la paroi d'une vacuole dans laquelle le parasite serait enfermé. En tout cas, une fois libres au dehors, les *morula* ne montrent pas trace d'enveloppe.

L'amibe ne garde jamais longtemps son parasite dans son plasma, et après l'avoir hébergé quelques jours, s'en débarrasse tout comme elle le ferait d'un objet quelconque, et cela directement, sans l'entourer d'une pellicule.

<sup>1)</sup> Arch. f. Protistenk. Bd. 17 1909 p. 1—19.

Une fois libre, le sporange se désagrège lentement, et l'on voit les spores se répandre un peu partout, des petits grains de  $1\frac{1}{2}$  à  $2\mu$  de diamètre, dont beaucoup resteront longtemps encore un peu anguleux; à leur intérieur on remarque un petit noyau excentrique, puis une tache claire, une vacuole peut-être, mais dont le contour manque de netteté (fig. 32).

Ces spores, dans tous les cas où j'ai pu observer la déhiscence du sporange, se sont montrées pour la plupart immobiles, mais, dans certaines occasions, et quelques heures après l'élimination, un nombre plus ou moins considérable d'entre elles devaient avoir acquis un flagelle, car on les voyait s'agiter tout d'un coup vivement, pour retomber bientôt dans l'immobilité.

Quelquefois aussi j'ai rencontré des spores en conjugaison, étirées chacune à leur partie antérieure, et soudées par cette partie rétrécie plus claire et délicate que le reste (fig. 33).

Le fait est intéressant à noter, en tant que confirmation des phénomènes observés par DANGEARD sur une *Sphaerita* des Euglènes, et dont les zoospores, dit-il, „sont parfois soudées les unes aux autres, simulant une conjugaison de gamètes“. CHATTON et BRODSKY, qui n'ont vu que des spores immobiles, pensent que, d'après ce que nous savons d'organismes voisins, „la gamogonie doit s'effectuer dans le milieu extérieur par la conjugaison de deux spores, ce qui impliquerait, cela va sans dire, la motilité de celles-ci“.

DANGEARD, de son côté, a remarqué que, dans la *Sphaerita endogena*, les spores, dans certains cas au moins, étaient animées d'un mouvement saccadé et très-vif, remplacé quelquefois par une simple rotation sur place due à la position d'un cil fortement recourbé.

Le même auteur ajoute que bien souvent les sporanges sont éliminés non mûrs et que les spores se dispersent sans montrer aucun mouvement; et sans doute, dans les expériences que j'ai pu faire moi-même comme dans celles de CHATTON et BRODSKY, les phénomènes se sont-ils toujours montrés incomplets, s'arrêtant à la phase de spore immobile, ou ébauchant à peine celle de la motilité.

Il m'a été impossible d'inoculer ce parasite à aucune amibe, ni *alba*, ni *fibrillosa*, ni *terricola*, bien que bon nombre de ces animaux aient été en contact intime avec les spores disséminées; et sans doute l'insuccès tient-il à l'arrêt de développement subi par toutes ces spores, qui, comme le disent CHATTON et BRODSKY à propos d'un organisme très-voisin, le *Blastulidium poedophthorum*, „sont très-sensibles aux conditions du milieu“. Et ce milieu, dans le cas particulier que nous étudions, n'était guère favorable au développement



de la spore, car, le 22 Avril encore, ces spores expulsées en masse le 6 du même mois, et restées bien portantes en apparence, n'avaient pas éprouvé le moindre changement ni de forme, ni de taille, ni de constitution.

L'*Amoeba alba* peut héberger un nombre assez considérable de sporanges de *Sphaerita*; les deux amibes que j'ai trouvées, examinées deux fois par jour, en montraient tantôt deux ou trois seulement, tantôt de cinq à huit, tantôt jusqu'à une douzaine entière, suivant les compensations variables qui s'établissaient entre la production d'un côté et l'élimination de l'autre.

Dans aucun cas, l'amibe n'a paru souffrir de la présence du parasite; et l'un des individus examinés, le seul que j'aie pu garder jusqu'au bout, finit par se débarrasser complètement de ses *Sphaerita*, et par vivre de sa vie normale, sans que le parasite ait paru laisser la moindre trace de son passage.

### ? Saprologniacée A.

Le parasite dont il vient d'être question, pouvait être ramené à une *Chydrinée*, à une *Sphaerita*, à un genre connu. On n'en peut dire autant de ceux qu'il nous reste à décrire, et sur la nature desquels il ne m'a pas été possible de me faire une opinion précise, bien que pour les deux premiers il semble que nous ayons des *Saprologniacées*, ou tout au moins des organismes très-voisins de ce groupe.

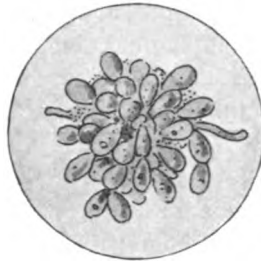
Le premier, qui s'est rencontré à cinq reprises différentes, et toujours dans *Amoeba terricola*, se montre tout d'abord sous la forme de petites vésicules pâles, remplies de très-fines granulations, ovoïdes ou allongées, et disséminées dans le plasma de l'amibe encore bien portante.

Pendant quelques jours, ces petites masses ne changent guère d'apparence; puis elles se dédoublent (fig. 34), ou plutôt bourgeonnent à leur sommet, et ces parties nouvelles bourgeonnant à leur tour (fig. 35), on finit par avoir une sorte de chaîne, enroulée sur elle-même, centrale par rapport à l'amibe (fig. 36), et dont les divers éléments représentent sans doute un appareil conidien.

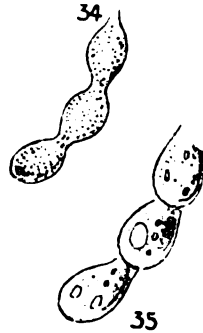
A ce moment déjà, l'amibe parasitée est morte; mais on y voit encore le noyau, très-pâle et réduit presque à sa seule enveloppe, puis des déchets et poussières jaunâtres. Tout le plasma, sans doute, a été utilisé par le parasite; il n'en reste plus rien.

Bientôt, cependant, on voit partir de l'appareil conidien central des prolongements étroits, tubulaires, en nombre d'abord restreint

puis peu à peu plus considérable, jusqu'à douze et plus (fig. 37). Ces tubes, droits ou sinueux, bifurqués ou même rameux, mais toujours radiaires dans leur direction générale, vont gagner la périphérie,



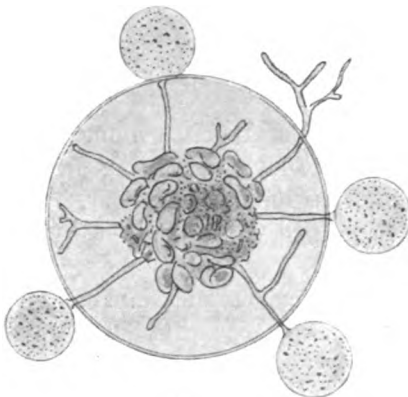
36



35

34. Sapolégniacée A. Bourgeonnement des utricules. 35. Sapolégniacée A. Utricules plus avancés. 36. Sapolégniacée A. L'appareil conidien encore jeune, renfermé dans l'amibe distendue.

autrement dit la pellicule de l'amibe, et finissent par la percer. Au dehors, ils continuent à s'allonger chacun en un tube étroit, qui peut lui-même se bifurquer, et qui finit par se renfler à son sommet en une sorte de tête ou de massue.



37

37. Sapolégniacée A. Etat plus avancé. Quatre des tubes se sont ouverts au dehors, émettant une sphère mucilagineuse remplie de spores (?).

Mais d'autres fois, ces tubes s'arrêtent au niveau même de la pellicule qu'ils viennent de percer, et s'ouvrent à leur extrémité; et alors, de ce tube ouvert sort un mucilage, qui s'arrondit immédiatement en une boule régulière, de 20  $\mu$  environ de diamètre (fig. 37); et cette boule, à son tour, se voit remplie de myriades de grains réfringents, extraordinairement petits.

Probablement ces petits grains, une fois libérés de leur mucilage et répandus de tous les côtés, fonctionneront-ils comme éléments reproducteurs, peut-être à l'état de spores mobiles? C'est là ce que je ne puis que supposer; à partir de ce moment, le parasite

n'a plus subi le moindre changement, et vingt-quatre heures après cette dernière phase décrite, les masses mucilagineuses avec leurs granulations étaient encore attachées à leur tube, sans que rien se fût montré de nouveau.

L'évolution totale, telle qu'elle vient d'être décrite, c'est-à-dire à partir de l'apparition des taches grises au sein du plasma jusqu'au stade d'élimination du mucilage à spores, a duré trois jours.

C'est là tout ce que j'ai pu arriver à savoir sur ce curieux parasite, qui semble en tout cas présenter certaines affinités avec les *Saprolégniacées*, sans qu'on puisse le rapporter à aucun des représentants connus de ce groupe.

### ? Saprolégniacée B.

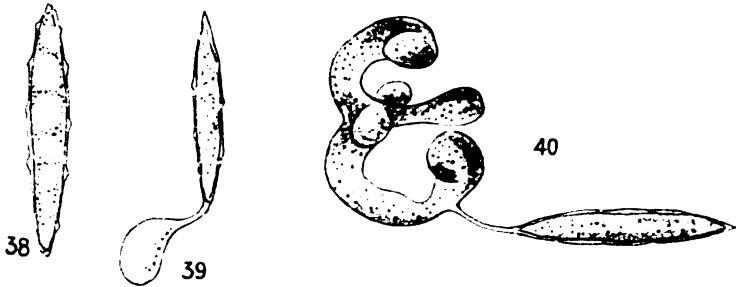
Tandis que le cryptogame dont il vient d'être question semble être particulier à l'*Amoeba terricola*, celui qu'il s'agit de décrire maintenant ne s'est jamais montré ailleurs que dans *Amoeba alba*. Assez rare en général, il est devenu commun au mois de Juin 1912, tout au moins dans une station spéciale, dans la mousse qui recouvrait en une forte plaque le pied d'un arbre, au bois de Vessy.

La première indication du parasite est fournie par la présence, au sein du plasma de l'amibe, de corpuscules fusiformes (fig. 38), de  $25\mu$  de longueur pour  $4\mu$  de largeur, et qui ressemblent à de petites Diatomées. On y remarque une membrane assez forte, incolore, cellulosique sans doute, non pas lisse mais relevée de distance en distance de petites aspérités ou perles en relief. A l'intérieur est un plasma très-clair, fluide, et qui lui-même semble parfois être divisé en zones, grâce à la distinction de parties plus limpides séparées par des parties de plasma plus compact. Quelquefois, dans l'amibe parasitée, on ne trouve qu'un seul de ces corps fusiformes; plus souvent il y en a cinq ou six, ou un nombre plus considérable encore.

D'où viennent ces spores, comme il faut sans doute les appeler? Je ne sais; jamais je ne les ai vues en liberté; mais le fait qu'on peut en trouver un grand nombre dans l'amibe, et toutes au même état de développement, semblerait indiquer que toutes ont été prises à la fois.

Quoi qu'il en soit, le petit corps allongé ne reste guère plus d'une journée dans cet état de spore parfaite; l'une de ses extrémités s'étire quelque peu, puis la partie étirée se recourbe, se renfle, et bientôt l'on a devant soi une sorte de boudin, lisse et transparent

accroché à la spore primitive (fig. 39). Ce boudin, à son tour, bourgeonne à son extrémité distale, et produit une seconde vésicule, un second boudin, lequel en produira un troisième, etc. Mais d'autres bourgeonnements viennent à leur tour se greffer latéralement sur les premiers, et l'assemblage prend les formes les plus bizarres, telles que le montre par exemple la fig. 40, qui représente l'apparence la plus habituelle du parasite au deuxième jour.



38. Saprolegniacée B. La spore fusiforme primitive.

39. Saprolegniacée B. Germination de cette spore.

40. Saprolegniacée B. L'appareil conidien après deux jours.

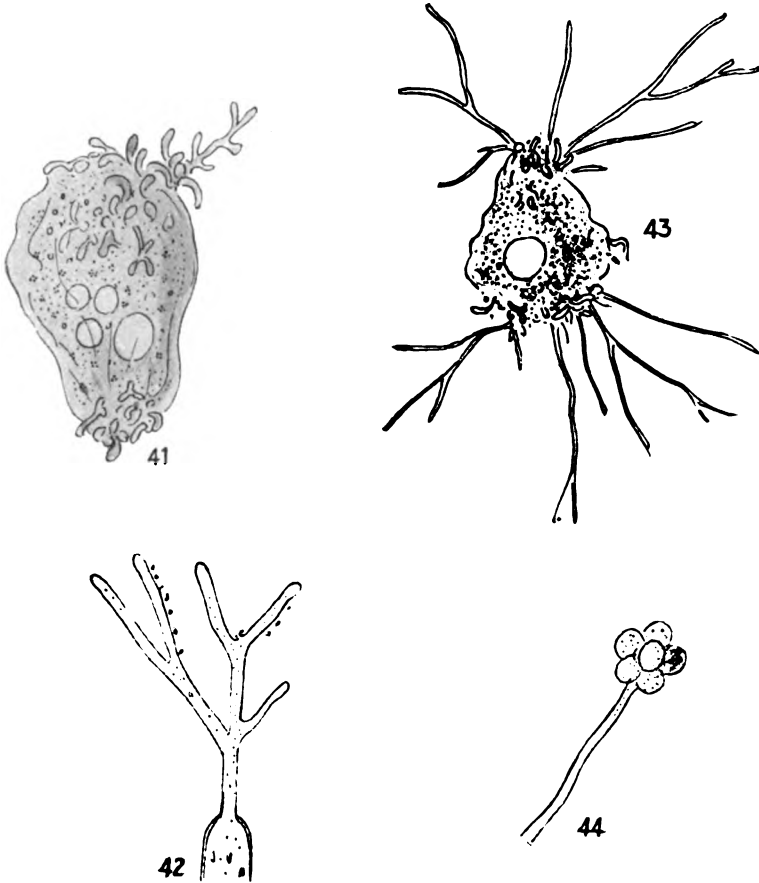
Mais ce n'est guère que jusqu'à ce stage du développement que l'on peut se rendre compte de la disposition réciproque de ces éléments; plus tard, dès le troisième jour, ce n'est plus qu'un fouillis de boudins, de tubes renflés et à la fin cylindriques, et qui communiquent entre eux sans qu'aucune cloison les sépare. A leur intérieur, on ne voit qu'un liquide clair, un plasma homogène, ou bien aussi, dans certains tubes et surtout dans ceux qui sont rapprochés de la périphérie, on distingue de fines poussières, des granulations réfringentes, ou encore une pâte compacte vaguement divisée en grains.<sup>1)</sup>

A ce moment déjà, la spore fusiforme primitive ne se voit plus; mais on la retrouve quelquefois, après une forte compression, flétrie, aplatie, inerte. Cependant, le gros paquet de boudins, tout en continuant à pousser des prolongements dans l'intérieur même de l'amibe, se développe surtout vers le dehors, en tubes larges et vigoureux qui vont enfin percer la membrane de l'amibe,<sup>2)</sup> et font saillie en plein liquide, comme un paquet enchevêtré de bois de cerf (fig. 41).

<sup>1)</sup> Très-rarement, on voit certains des tubes occupés à leur intérieur par certaines petites masses de plasma pur et bleuâtre, lesquelles renferment chacune un noyau. Nous aurons plus tard à revenir sur le sujet.

<sup>2)</sup> La pellicule s'ouvre comme pour l'évacuation directe d'un objet inutile.

Mais la croissance n'en reste pas là; l'appareil conidien, car c'est ainsi semble-t-il que nous devons l'appeler, continue à se développer au dehors, et cela suivant deux systèmes différents: ou bien les tubes, sans se rétrécir d'une manière notable, ne font que



41. Saprolegniacée B. Le parasite se développant sur *Amoeba alba*. Etat de développement peu avancé.  
 42. Saprolegniacée B. Un des grands tubes se rétrécissant brusquement pour émettre un prolongement plus étroit.  
 43. Saprolegniacée B. Etat plus développé.  
 44. Saprolegniacée B. Glomérule à l'extrémité d'un des longs tubes étroits.

s'allonger en courtes ramifications, pareilles à celles que montrent certains coraux; ou bien certains d'entre eux se rétrécissent brusquement (fig. 42), pour continuer leur course en tubes beaucoup plus étroits. Ces derniers tubes, alors, s'allongent rapidement

(fig. 43), jusqu'à une distance qui peut dépasser cinq ou six fois la mesure de l'amibe elle-même, et assez souvent on les voit terminés par un léger renflement, colorable par le carmin, tandis que les tubes eux-mêmes ne se colorent jamais.

Dans mes cultures, c'est là que s'est toujours arrêtée l'évolution du parasite, qui à partir de ce moment n'a plus fait que végéter à grand'peine, pour jaunir peu à peu et périr. Mais dans des récoltes préparées *in toto* et examinées dans l'essence de girofle, j'ai trouvé, à deux reprises, les longs tubes étroits dont il vient d'être question terminés par une sorte de glomérule (fig. 44), formé lui-même d'une demi-douzaine de sphérules; et le glomérule tout entier se montrait fortement coloré (carmin au borax). Probablement faut-il alors attribuer à ces sphérules la valeur de sporanges.

Nous avons vu plus haut que l'amibe héberge en général plusieurs spores fusiformes à la fois; et chacune de ces spores pourra former un appareil conidien; autrement dit, on verra les touffes caractéristiques se faire jour sur différents points du corps. Il en est bien ainsi, et l'on voit fréquemment, par exemple, deux „bouquets“ opposés l'un à l'autre aux deux extrémités de l'amibe étirée elle-même quelque peu; mais souvent aussi les paquets s'embrouillent les uns dans autres, et ne forment qu'une seule grosse touffe.

Les ramifications internes, au sein de l'amibe elle-même, continuent jusqu'à la fin à se produire, de véritables tubes-racines, très-clairs et délicats, qui alimentent la touffe végétative externe et épuisent leur hôte peu à peu. L'amibe, d'ailleurs, résiste avec opiniâtreté, une semaine et plus encore, et parfois c'est elle qui est la plus forte; le parasite meurt avant elle, et elle finit par le rejeter, pour reprendre, vigoureuse encore mais rapetissée aux trois quarts, sa vie normale et son aspect habituel. Le plus souvent pourtant c'est elle qui périt la première, et dans la nature, où le parasite trouve sans doute de meilleures conditions de développement, il est probable qu'une fois attaquée elle est presque fatalement vouée à la maladie et à la mort.

C'est là tout ce que j'ai pu observer dans le cryptogame lui-même; mais je ne voudrais pas quitter le sujet sans signaler trois petits organismes qui presque toujours ont accompagné le parasite, et dont les deux premiers pourraient peut-être, mais d'ailleurs sans grande vraisemblance, être envisagés comme produits par lui et se rapportant à son cycle d'évolution.

Ce sont d'abord des grains très-clairs, presque brillants, que l'on rencontre en quantité considérable autour des amibes dont le

parasite s'est déjà ramifié au dehors. Ces petits grains, véritables spores de  $1\frac{1}{2}$  à  $2\ \mu$  de diamètre, apparaissent subitement, renfermés par myriades dans une sorte de mucilage, et formant des paquets appliqués sur les branches du cryptogame, ou couronnant le sommet des rameaux.<sup>1)</sup> Mais bien vite ces paquets se désagrègent, et les spores se disséminent le long des branches ou se répandent aux alentours.

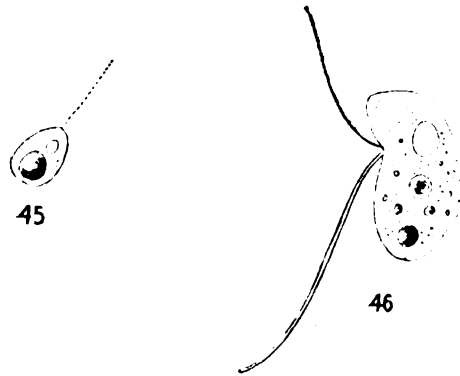
Après quelques heures, ces spores se dédoublent, et la plupart ne se voient plus qu'en 8 de chiffre; elles ont diminué de volume, mais pour grossir bien vite de nouveau; puis, après vingt-quatre heures, les spores conjuguées se séparent, et l'on ne rencontre plus guère que des globules isolés. Quelques heures encore, et ces globules sont allongés, montrant une partie postérieure occupée par un gros corps bleuâtre, et une partie antérieure plus claire, limpide. Elles n'ont guère encore, cependant, que  $2\frac{1}{2}$  à  $3\ \mu$  de longueur, et sont dépourvues de motilité.

Le second microorganisme, qui ne diffère tout d'abord que très-peu du premier, est un petit corps ovoïde de 4 à  $5\ \mu$  de longueur

(fig. 45), dont la partie antérieure très-claire montre une toute petite vésicule contractile, et dont toute la partie postérieure est occupée par un corps volumineux, sphérique, très-réfringent et à reflet verdâtre. Ce petit organisme est alors mobile, tantôt s'agite et se secoue vivement, tantôt s'arrête

pour se fixer soit aux branches du parasite cryptogame, soit au substratum, par un filament ou flagelle très-court encore, et qu'on ne distingue qu'avec difficulté.

Mais peu à peu le petit être grossit, à mesure que le gros corps réfringent diminue de volume, et l'on finit par avoir sous les yeux un flagellate (fig. 46), de  $8\ \mu$  de longueur, ovoïde, légèrement recourbé en bec à sa face antéro-ventrale. En avant se voit une



45. Flagellate accompagnant la Saprologéniacée B. Etat très-jeune.

46. Le même Flagellate, plus âgé.

<sup>1)</sup> Dans la fig. 42 on voit quelques-uns de ces grains le long des branches.

vésicule contractile assez grande, au milieu un noyau, pâle et difficile à distinguer, et tout en arrière un petit grain brillant, seul reste du gros corps réfringent qui a fonctionné sans doute jusqu'ici comme nourriture de réserve; puis encore, un peu partout, des petits grains dont chacun représente un microbe capturé, qu'un tourbillon produit par un flagelle antérieur a lancé sur le corps tout près de la base du flagelle. Ce flagelle est lui-même extraordinairement fin, et on ne l'aperçoit guère que dans des circonstances exceptionnelles. Mais il en existe un autre, qui prend naissance avec le premier à la base du bec, et qu'on peut appeler postérieur par le fait qu'il se dirige en arrière et va fixer l'organisme au substratum. Ce flagelle, alors, est très-long, deux fois et jusqu'à trois fois autant que le corps proprement dit, et relativement très-épais, assez facilement visible. Il fonctionne alors comme une sorte de tige, qui fixe le petit organisme aux objets environnants. Ainsi fixé, ce dernier reste longtemps immobile, et semble se livrer à la pêche, puis tout d'un coup, par exemple sous l'influence d'une lumière vive, on le voit sauter brusquement à gauche et à droite, et se démener comme affolé.

Telles sont les observations que j'ai pu faire sur ces deux premiers microorganismes que le cryptogame parasite semble apporter toujours avec lui. Quelle est leur signification propre? Les petites spores globuleuses ne représenteraient-elles pas un produit du cryptogame lui-même? Et plus tard, ces petites spores ne grandiraient-elles pas, et ne deviendraient-elles pas les petits Flagellates? N'aurions-nous pas affaire, en somme, à une *Saprolégniacée*, à une espèce voisine peut-être du genre *Achlya*? Le fait n'aurait rien qui pût surprendre, et cela d'autant moins que cette première grande spore initiale, en forme de fuseau, que nous avons vue germer dans le corps de l'amibe, rappellerait de bien près ces spores spéciales, en bâtonnet, que l'on trouve, se développant sur le sporange même, dans le genre *Achlya*.<sup>1)</sup>

---

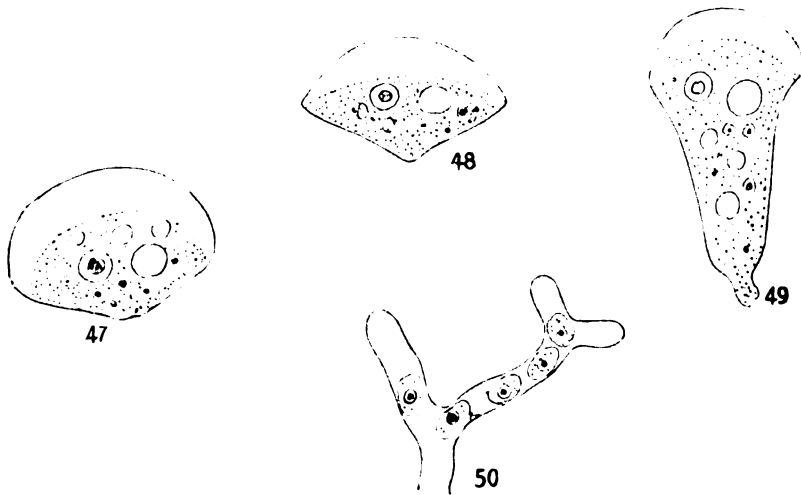
Quoi qu'il en soit, c'est une signification tout autre, peut-être celle d'un „parasite du parasite“, qu'il nous faut rattacher au troisième organisme que je voulais mentionner, et qui fait, sinon toujours, du moins très-généralement, son apparition en nombre assez considérable dans les branches du cryptogame ou au voisinage de l'*Amoeba alba* parasitée.

---

<sup>1)</sup> HOFER, Handbuch der Fischkrankheiten.



Lui-même n'est autre chose qu'une amibe, toute petite, de 18 à 20  $\mu$  en moyenne, et très-caractéristique dans sa forme; tantôt celle d'un disque élargi (fig. 47), tantôt celle d'un éventail (fig. 48); tantôt aussi, mais seulement lorsque la partie postérieure a été fixée à un objet et étirée pour une raison ou une autre, c'est la forme d'une hache à tranchant arrondi (fig. 49); en tout cas, l'amibe ne pousse jamais de pseudopodes; elle marche tout d'une pièce, rapidement, avec sa partie antérieure étalée en large lame très-claire. C'est là, en fait, non pas une Amibe sensu stricto, mais un *Hyalodiscus*.



47. Petit *Hyalodiscus*, parasite de la Sapolégniacée B. Forme discoïde.

48. Un autre, étalé en forme d'éventail.

49. Un autre, allongé.

50. Embryons (?) du petit *Hyalodiscus*, dans un tube de la Sapolégniacée B.

Le plasma de ce petit Rhizopode, pâle et rempli de très-fines poussières, montre, en avant — ou plutôt tout juste en arrière de la lame d'ectoplasme déployée en avant — une grosse vésicule contractile, puis, tout près de cette dernière, un noyau rond, bleuâtre, très-pâle, assez gros. En outre, on remarque un certain nombre de vacuoles relativement volumineuses, puis des microbes capturés, et des proies plus grosses dans des vacuoles de nourriture. La capture de ces divers éléments s'effectue par la partie postérieure de l'amibe, toujours quelque peu glutineuse. Il semble qu'il y ait là une division du travail, le voile antérieur fonctionnant exclusivement comme organe locomoteur.

Ces petits *Hyalodiscus* revêtent ainsi des caractères tout spéciaux, et se distinguent nettement des petites amibes dont il a été précédemment question (p. 111). J'en ai conservé dans des verres de montre, même après avoir éloigné les grandes *A. alba* parasitées, et je les ai vus garder leur forme et leurs caractères jusqu'au dernier jour, du 15 Juin au 1<sup>r</sup> Juillet. A partir de cette date, ils ont disparu les uns après les autres, sans que j'aie pu voir comment.

Quels sont alors les rapports du petit *Hyalodiscus* avec l'*Amoeba alba*, ou avec le cryptogame parasite? Avec l'*Amoeba*, il n'a sans doute rien à faire;<sup>1)</sup> mais avec le cryptogame, il en pourrait être autrement. Ne pourrait-on pas se demander s'il n'est pas lui-même un parasite temporaire, s'il ne poursuit pas ses premiers développements dans les tubes du cryptogame lui-même? Le fait suivant, en tout cas, ne serait pas pour infirmer la supposition: Il m'est arrivé parfois de trouver certains tubes, ou certaines portions de tubes, dont l'intérieur était occupé, non par le plasma ordinaire, mais par de petites masses distinctes, rangées à la suite les unes des autres, d'un bleu très-pâle et pur, et qui montraient chacune un noyau bien net (fig. 50). Or, chacune de ces masses, supposée étalée au dehors, aurait eu le volume approximatif d'un de nos *Hyalodiscus*, et d'autre part, le noyau paraissait dans les deux cas identique; on ne voyait pas de vésicule contractile, mais cet organe devait être inutile, dans un milieu qui n'était pas l'eau (voir p. 101); et de là à reconnaître dans ces petites masses de futurs *Hyalodiscus*, il n'y a pas bien loin.

Quoi qu'il en soit, ces petits *Hyalodiscus* ne se sont jamais montrés qu'auprès de *Amoeba alba*, et seulement lorsque cette dernière était parasitée.

On peut trouver également, il est vrai, dans le même voisinage, la petite amibe décrite à la p. 111; mais ici encore, cette dernière ne se verra qu'auprès des animaux malades ou morts, tout au contraire du petit *Hyalodiscus* qui n'est nullement un indice de putréfaction.

### ? Chytridinée.

L'organisme que j'arrive maintenant à décrire s'est rencontré plus fréquemment que les autres, non pas qu'il soit plus commun, car on ne le voit guère apparaître que dans un individu sur cent.

<sup>1)</sup> On ne le voit pas, d'ailleurs, faire son apparition quand le cryptogame parasite n'est pas là.

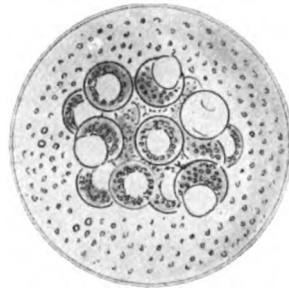
mais parce que l'*Amoeba terricola*, la seule amibe à laquelle je l'ai vu s'attaquer, est elle-même beaucoup moins rare que les autres espèces, et a fourni des milliers d'individus.

Ici encore, dans les verres de montre, ou bien le parasite se montre dans les huit jours, tout au plus dans les douze jours, ou bien il ne faut pas compter sur son apparition; une preuve, soit dit en passant, que l'amibe a apporté dès le premier instant le germe avec elle. Par exception, il est apparu une fois dans une *A. terricola* qui venait de faire ses douze jours à sec sur une lamelle de verre, et avait repris vie et santé; mais l'exception n'en est pas une, car l'amibe, à l'état de vie latente, avait sans doute gardé sans modifications les germes du parasite, tout comme dans les mêmes conditions elle garde intactes les proies qu'elle avait commencé à digérer.

Probablement avons-nous affaire ici à une *Chytridinée*, mais dont l'évolution présente des caractères si spéciaux, que pendant longtemps je me suis demandé s'il n'y avait pas là des phénomènes d'enkystement propres à l'amibe elle-même.

Neuf fois sur dix, en effet, l'attention n'est attirée sur le parasite que lorsqu'il en est arrivé à une phase très-avancée de son développement. On trouve, au matin, que parmi les amibes qu'on avait laissées normales la veille, au fond de leur verre de montre, l'une ou l'autre d'entre elles (j'en ai vu jusqu'à trois d'une fois) s'est convertie en un kyste sphérique, lui-même rempli de kystes de second ordre très-petits (fig. 51).

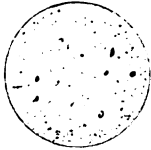
En réalité, la membrane du soi-disant kyste général n'est autre chose que la pellicule distendue de l'amibe morte; et cette sphérule boursoufflée renferme des sporanges. Le plasma de l'amibe a complètement disparu, consommé sans doute par le parasite; seuls des déchets inutiles sont là pour le représenter, renfermés parfois dans de grandes vacuoles à paroi durcie; quant au noyau, c'est en vain que le plus souvent on le cherche; mais il est là pourtant, à peine visible, réduit presque à sa seule membrane, avec les restes de la chromatine à l'état de fines poussières.



51

51. Sporanges d'une Chytridinée, groupés à l'intérieur de l'*Amoeba terricola* que ce parasite vient de tuer. Un des sporanges est vide. Beaucoup de spores ont été évacuées à l'intérieur de l'amibe réduite à l'état de sphère creuse.

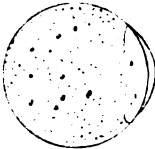
Les premiers débuts de l'évolution du parasite, dans les deux seuls cas où j'ai pu les observer, se sont montrés sous la forme de petites sphérules, de 8, 10, et jusqu'à 15  $\mu$  de diamètre, très-pâles, peu distinctes, disséminées dans le plasma de l'amibe encore bien portante, et entourées d'une membrane propre extrêmement délicate. Ces sphérules, que nous appellerons dès maintenant des sporanges, sont remplies d'un plasma grisâtre, plus clair dans la région centrale, et pénétré de poussières excessivement fines, puis de petits grains ronds, moins nombreux, très-nets, de  $\frac{1}{2}$   $\mu$  à peine (fig. 52).



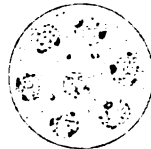
52



54



55



53

52. Chytridinée. Sporange au premier stade de développement.  
 53. Le même au deuxième stade de développement.  
 54. Troisième stade de développement.  
 55. Quatrième stade de développement. La grande vacuole est vue de côté.

réunies en une seule couche périphérique, serrées les unes contre les autres, déformées par leur compression réciproque, et laissant entre elles un espace libre central (fig. 54).

Bientôt après leur apparition, cependant, ces sphérules se fusionnent à nouveau, en une seule masse faite d'un plasma homogène mais pénétré de petits grains; quant à l'espace central libre, il est devenu toujours plus net, jusqu'à simuler une large vacuole, à contour franchement délimité, qui va se loger et s'étaler sous la membrane du sporange (fig. 55).

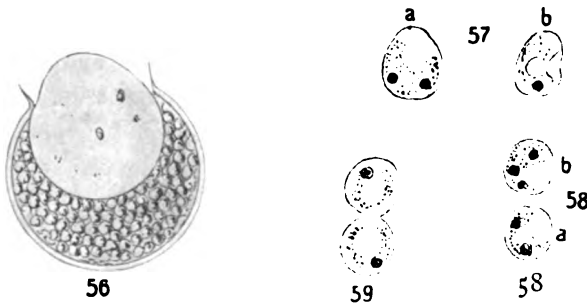
Encore deux ou trois heures de plus, et le plasma du sporange se divise une seconde fois, mais alors en véritables spores, très-nettes, très-franches, de 2  $\mu$  de diamètre. La paroi du sporange

Mais un peu plus tard — deux heures environ après cette première apparition — le sporange a déjà changé d'aspect; dans son intérieur, on voit se dessiner, vaguement, des taches rondes, de 2 à 3  $\mu$  de diamètre, et qui, sur leur bord, montrent quelques points foncés (fig. 53).

Deux heures encore, et ces taches sont devenues des sphérules; le plasma du sporange, en fait, semble s'être converti tout entier en sphérules, que l'on voit

s'est elle-même épaissie, et apparaît comme une véritable membrane de kyste, lisse, hyaline, rigide. Pendant ce temps, la grande vacuole centrale a grandi, s'est arrondie en sphère, et se voit entourée d'une membrane propre à double contour. Cette vacuole, en fait, est devenue une boule, une sphère creuse, ou plutôt pleine d'un liquide très clair, et dans ce liquide se sont rassemblés les matériaux de rebut, petits grains d'excrétion et autres, que le plasma lui-même du sporange avait produits en se divisant en spores (fig. 56).

Nous avons donc à ce moment sous les yeux, en place de l'*Amoeba terricola* qu'on avait vue bien portante la veille, une sorte de morula (fig. 51), enfermée dans une sphère creuse; la sphère, c'est la pellicule gonflée de l'amibe; et chacun des éléments de la morula, c'est un sporange (fig. 56); et ce sporange, à son tour, renferme: d'abord des spores, puis une sphérule excentrique creuse, à contenu liquide, qui fait pression sous la membrane du sporange et lui donne même une forme allongée en poire.



56. Un sporange mûr, avec la vacuole (sphérule) claire s'ouvrant un passage au dehors.  
 57. Spores. En a, vue de face; en b, de côté. 58. Autres spores, avec deux (a) et trois (b) noyaux. Probablement ces deux spores venaient-elles de se séparer après conjugaison ou division. 59. Spores en conjugaison.

Arrivé à cette phase de son existence, le sporange reste un temps assez long, un jour et même deux, sans paraître éprouver de changement; puis il s'ouvre, et les spores se disséminent à l'intérieur de l'enveloppe générale, c'est-à-dire, en définitive, à l'intérieur de l'amibe, dont la pellicule n'est encore percée en aucun point.

Le mode de déhiscence du sporange est alors très-curieux à observer: la sphérule excentrique dont nous venons de parler, presse de l'intérieur contre la paroi du sporange — probablement en suite d'une turgescence de son contenu —, et s'échappe par l'orifice qu'elle force devant elle, suivie aussitôt de la masse des spores, qui s'écoulent portés par un courant probablement mucilagineux. Longtemps

encore, pendant des journées entières, le sporange maintenant vide restera là inerte, avec son large orifice autour duquel la membrane se relève en une mince collerette (fig. 56); et cette collerette si fine, seul vestige de la membrane dans cette région, semble déceler une zone spéciale d'affaiblissement, que la sphérule claire n'aurait pas eu de peine à forcer. Quant à la sphérule elle-même, on la voit encore, pendant plus d'un jour, vide, perdue au milieu des spores et des sporanges; puis elle semble se résorber. La pellicule de l'amibe finit à son tour par s'ouvrir ou se désagréger, et les spores sont disséminées dans le milieu ambiant.

Parlons maintenant de ces spores: à l'intérieur du sporange, elles mesurent  $2\mu$  environ; mais à peine sont-elles arrivées au dehors, qu'elles grossissent rapidement, et atteignent bien vite le volume de  $2\frac{1}{2}\mu$  ou un peu plus.

Elles sont rondes, bleuâtres, et renferment un noyau, petit grain bleuâtre de  $\frac{1}{2}\mu$  à peine, excentrique (fig. 57), que le carmin colore facilement. Très-souvent, au lieu d'un seul noyau, on en voit deux (fig. 58 a), ou même parfois trois (fig. 58 b). En outre, on remarque toujours une vacuole, ou en tout cas une lacune arrondie, mais qui ne semble pas fonctionner comme vésicule contractile.

Tel est, dans ses grandes lignes, le développement de ce parasite spécial. Jusqu'ici, cette évolution peut sans doute être considérée comme normale; mais, très-probablement, les faits qu'il me reste à rapporter ne correspondent-ils plus à ce qui se passe dans la nature. Ici encore, dans mes verres de montre, l'évolution s'est arrêtée en chemin.

Dans toutes mes expériences, en effet, les spores, éliminées en nombre considérable, conservées pendant des jours entiers sous le cover ou pendant plus d'une semaine dans des verres de montre, n'ont pour la plupart pas changé d'apparence; quelques-unes, cependant, et même, dans une occasion particulière, un assez grand nombre, sont devenues mobiles, se secouant et pivotant sur elles-mêmes, ou se déplaçant d'un mouvement lent; on devinait un flagelle, que je n'ai pas su distinguer.

Quelques-unes également ont montré des phénomènes de conjugaison, se soudant en huit de chiffre par leur partie antérieure légèrement étirée (fig. 59). D'autres ont grossi, jusqu'à acquérir le diamètre de 4 et  $5\mu$ ; et peut-être ces grosses spores provenaient-elles de conjugaison; mais c'est là tout ce que j'ai pu voir, et il serait imprudent de tirer de ces observations incomplètes des conclusions positives.

Probablement serions-nous en droit de supposer que dans des conditions normales, il y aurait là des spores mobiles, des gamètes bien caractérisés; mais peut-être vaut-il mieux ne pas pousser trop loin nos suppositions.

### Amputation du noyau.

Avant de mettre le point final à ces pages, je voudrais consacrer quelques lignes aux aventures d'une *Amoeba terricola* gardée 17 jours dans un verre de montre, après qu'elle eut été privée de son noyau.

Les expériences qu'on a pu faire dans ce domaine ont fourni jusqu'ici des résultats quelque peu contradictoires; et, si elles ont montré d'une manière évidente que, contrairement à l'opinion bien longtemps entretenue, l'amibe amputée de son noyau peut vivre encore de longs jours, on n'est pas au clair encore sur certains points spéciaux. Les fonctions restent-elles normales? La locomotion n'est-elle pas ralentie? Les proies sont-elle encore capturées, ou si elles le sont, la digestion peut-elle s'en opérer?<sup>1)</sup>

Des études sur ce sujet spécial ne rentraient guère dans le programme que je m'étais fixé; mais, le 9 Mars 1912, une *Amoeba terricola*, très-fortement comprimée, s'étant déchirée en expulsant la moitié environ de son plasma avec le noyau, je crus ne pas devoir négliger l'occasion qui s'offrait de suivre les faits et gestes de l'animal amputé, lequel s'était immédiatement occupé à fermer sa blessure.

Dès les premiers instants, alors, je pus assister à un phénomène qui ne manquait pas d'intérêt: la pellicule de l'amibe avait maintenant trop de surface pour recouvrir ce qui restait de l'animal sain; et ce dernier, alors, se mit à éliminer deux ou trois petites vésicules vides, matériel livré par la pellicule, qui diminuait ainsi d'ampleur et s'adaptait tout juste au plasma réduit.

Pendant les jours qui suivirent, l'amibe amputée se comporta comme celles qui, tout à côté, avaient gardé leur noyau; un peu plus apathique peut-être, mais fallait-il attribuer cette apathie à l'absence de l'élément nucléaire, ou bien aux suites mêmes de l'amputation? Une vésicule contractile se forma, pour fonctionner jusqu'au dernier jour. Dans le plasma, deux vacuoles de digestion se montrèrent, dans lesquelles se voyaient des „boulettes à microbes“, amas de micro-organismes capturés peu à peu par l'amibe amputée. Ces boulettes,

<sup>1)</sup> Un travail tout récent, de KARL GRUBER (Arch. f. Protistenk. Bd. 25 Heft 3 1912), et qui m'est arrivé pendant la rédaction même de ce mémoire, résume en quelques pages la question tout entière.

même, fournirent coup sur coup plusieurs de ces „perles“ ou „sphérules pâles“ dont il a été question dans le cours de ce mémoire (p. 108), et qui suivant toute probabilité ont la valeur d'éléments nutritifs; et ces perles disparaissaient, étaient digérées sans doute, puis il s'en formait d'autres qui disparaissaient à leur tour.

Le 1<sup>r</sup> Avril, cependant, c'est-à-dire 16 jours après l'amputation, l'amibe était très-malade; le plasma se voyait rempli de poussières jaunâtres; la vésicule contractile, énorme, ne semblait plus susceptible de fonctionner. Dans une immense vacuole, on voyait des restes complètement digérés, sans trace de sphérule pâle ou d'éléments nutritifs; et le 2 Avril, tout était mort.

L'amibe amputée avait donc vécu 17 jours; pendant ce temps, elle avait capturé des microbes et digéré des proies; elle s'était comportée, en somme, comme ses voisines de captivité. Pour elle, la mort semble avoir été quelque peu hâtive; mais faut-il attribuer cette vitalité diminuée à l'absence du noyau?

---

### Appendice.

Le mémoire actuel était depuis trois mois aux mains de l'éditeur, et je comptais bien ne plus avoir à le remanier, lorsque, le 16 Octobre et la veille même du jour où m'arrivaient les premières épreuves à corriger, je passai tout près d'un vieux mur couvert de larges dalles plates, revêtues elles-mêmes de mousses courtes en feutrage serré. Un fragment de cette mousse, arraché presque d'instinct, me fournit alors un matériel si inattendu, qu'il me fut impossible d'en rester là de mes observations. Dans cinq visites successives à ce petit mur — au Chemin de la Montagne, près de Chêne —, je recueillis une vingtaine de plaques de mousse, et les résultats de mes dernières études me paraissent exiger quelques développements.

Ces mousses, en effet, ont renfermé:

a) L'*Amoeba terricola* typique, disséminée ça et là, mais partout extrêmement rare.

b) Une *Amoeba terricola* plus petite, abondante sur trois ou quatre des dalles qui couvraient le mur. Cette petite forme, pâle, très-déformable et susceptible même de pousser des pseudopodes allongés, bien que pourvue d'une pellicule parfaitement caractéristique, était remarquable par la présence fréquente de grains bleuâtres,



très-réfringents sur leur bord, véritable parasite qui élit domicile dans la couche chromatique du noyau. Ce parasite, bien différent de la *Nucleophaga amoebaea* de DANGEARD, laquelle d'ailleurs se développe dans le suc nucléaire central et ne touche pas aux nucléoles, est maintenant à l'étude, et peut-être aurai-je à revenir ailleurs sur le sujet.

c) L'*Amoeba sphaeronucleolus*, très-abondante sur quelques points et manquant ailleurs. Comme c'est là une espèce très-peu répandue, et dont je n'avais pu étudier précédemment qu'un nombre très-restreint d'échantillons, j'ai soumis de nombreux individus aux épreuves par lesquelles avaient passé naguère leurs proches parents. Ces expériences n'ont fait du reste que confirmer mes observations précédentes; tous les exemplaires examinés (plus de 120), par exemple, possédaient leur noyau caractéristique, et sans qu'un seul d'entre eux montrât la moindre ressemblance avec celui de la petite *Amoeba terricola* dont il vient d'être question, et qui se trouvait nombreuse également.

d) Cette amibe rare, primitivement décrite sous le nom de *Amoeba papyracea*, et à laquelle nous avons renoncé entant qu'espèce. Elle se trouvait abondante dans l'une des récoltes, et manquait partout ailleurs; parfaitement caractéristique, très-grande, avec son noyau typique et ses centaines de nucléoles minuscules et globuleux. Certainement, telle qu'elle était sur ce vieux mur, cette amibe représentait quelque chose de spécial, une forme nettement distincte; mais, ici encore, il s'est rencontré quelques exemplaires à caractères incertains, et les conclusions que je présentais à la page 83 ne me semblent pas devoir être nécessairement modifiées aujourd'hui.

Mais je me suis livré, sur ces grandes amibes de la forme *papyracea*, à des observations spéciales, sur un sujet qui n'a pas été traité dans les pages précédentes, bien qu'il n'eût pas été tout-à-fait négligé en son temps. Il s'agit de la locomotion.

Depuis les recherches RHUMBLER<sup>1)</sup>, on distingue, dans les amibes en général et dans l'*A. terricola* en particulier, la marche „roulante“, et la marche „coulante“, „rollende“ et „fließende Bewegung“. A mon avis, les phénomènes de „roulement“ existent sans aucun doute, mais on aurait tort de les assimiler à une marche, à une locomotion véritable, dirigée vers un but. L'amibe, ramassée à l'origine sur elle-même en un bloc de forme irrégulière, pousse des prolongements

<sup>1)</sup> Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 7 1898. Voir aussi GROSSE-ALLERMANN, p. 217, pour un résumé de la question.

au hasard, se déforme, déplace son centre de gravité, et par là bascule sur elle-même; après quelque temps, quelques mouvements de bascule, elle ne se retrouve plus dans sa position première; mais son déplacement a été fortuit, sans but, au hasard des changements de forme accidentels.

C'est à ce mouvement roulant, par exemple, qu'on pourrait rapporter le groupement des individus dans les verres de montre; abandonnés la veille assez loin les uns des autres, on les trouve au matin rassemblés au centre de la cupule; c'est que, au hasard des mouvements de bascule, il y a eu une tendance à descendre; l'amibe était sur une pente, les chances les plus fortes étaient qu'elle en gagnât le bas.

Quant à la marche „coulante“, bien évidente et normale dans l'*Amoeba terricola*, elle est due à un véritable ruissellement interne, au „courant en fontaine“, „Fontänestrom“ de RHUMBLER. GROSSE-ALLERMANN s'exprime à ce sujet en ces termes: „Die Fortbewegung ... wird dann hervorgerufen durch den sog. „Fontänestrom“, der eine vorwärtsfließende Mittelströmung von seitlich zurückkehrenden und hinterwärts wieder in diese einmündenden Seitenströmungen unterscheiden läßt, oder durch den sog. „Fontänewirbelstrom“, bei dem die Seitenströme in einzelne Wirbel zerfallen“.

Cette explication ne me paraît juste que dans une certaine mesure. Il y a, sans aucun doute, un ruissellement très-net, d'arrière en avant, un véritable fleuve interne, ou bien plusieurs courants, rapides, nettement délimités, et qui vont se jeter, s'étaler à la partie antérieure de l'animal; mais il n'y a pas de vrais courants latéraux de retour, de ruissellement dirigé d'avant en arrière; il y a bien transport, mais en bloc; c'est le plasma en masse, comme un lac, ou une pâte semi-fluide, qui se rétracte lentement; et à mesure que cette pâte arrive à la partie postérieure de l'amibe, elle livre son fluide et alimente la „source“ d'où ruisselleront les courants postéro-antérieurs.

Lorsque la locomotion est rapide, et qu'il y a déplacement réel de toute l'amibe, on remarque une contraction plus ou moins énergique de la partie postérieure du corps, comme si, de cette région, le contenu liquide était pressé, lancé en avant; et GREEFF, en effet, applique le terme de „Kontraktionszentrum“ à cette sorte de moignon ou de houpe plissée qui se forme en arrière pendant la locomotion.

RHUMBLER, comme aussi GROSSE-ALLERMANN, donnent cette houpe caudale comme se comportant en „passive Last“, une charge entraînée passivement par la partie active en marche.

D'après mes observations, cette houppe caudale peut être en effet passive, mais cela seulement dans des cas très-spéciaux; par exemple lorsque l'animal se débarrasse d'un objet, d'une fibre qu'il veut laisser derrière lui; on voit alors la partie postérieure du corps se resserrer rapidement, glisser d'arrière en avant; et alors, dans toute cette région postérieure, on chercherait en vain le moindre indice de mouvement de retour du plasma. La „source“ n'est plus alimentée, le réservoir se vide rapidement, et le moignon caudal se contracte à vue d'œil, pour être passivement entraîné en avant.

Mais dans la grande généralité des cas, les choses se passent autrement; la partie caudale ne montre que des signes de rétraction très-peu prononcés, et l'on a peine à s'expliquer comment le fleuve interne, assez puissant et rapide pour vider en un instant cette sorte de réservoir postérieur, ne le vide en fait que très-peu, ou même quelquefois pas du tout. C'est que cette partie caudale, au fur et à mesure qu'elle se vide, se remplit par l'arrivée lente du plasma en masse, et l'on peut voir alors ce plasma se déplacer en bloc, d'avant en arrière, pourtant avec lui toutes les petites particules, micelles, etc., qu'il renferme, et qui gardent les unes en regard des autres leur position relative.

Ce déplacement en masse, dû sans doute à une réelle contractilité du plasma comme aussi de la pellicule d'enveloppe, est généralement très-lent, et par le fait même que les micelles, etc. ne se déplacent pas les unes par rapport aux autres, il passe facilement inaperçu. Mais dans des circonstances particulières, ce déplacement devient très-net. C'est, par exemple, lorsque l'amibe en marche rapide, allongée en limace, se trouve tout-à-coup en face d'un obstacle, qu'elle hésite à franchir; elle s'arrête, alors, ou plutôt elle semble s'arrêter; elle n'avance ni ne recule, et pourtant, elle doit courir à toute vitesse, si l'on en juge par les vagues internes qui déferlent coup sur coup en avant; mais c'est qu'en même temps qu'elle avance par ruissellement, elle se contracte tout d'une pièce, d'avant en arrière, et l'on voit distinctement la masse du plasma avec les granulations qu'elle renferme se porter en arrière, vers la houppe caudale fonctionnant comme point fixe.

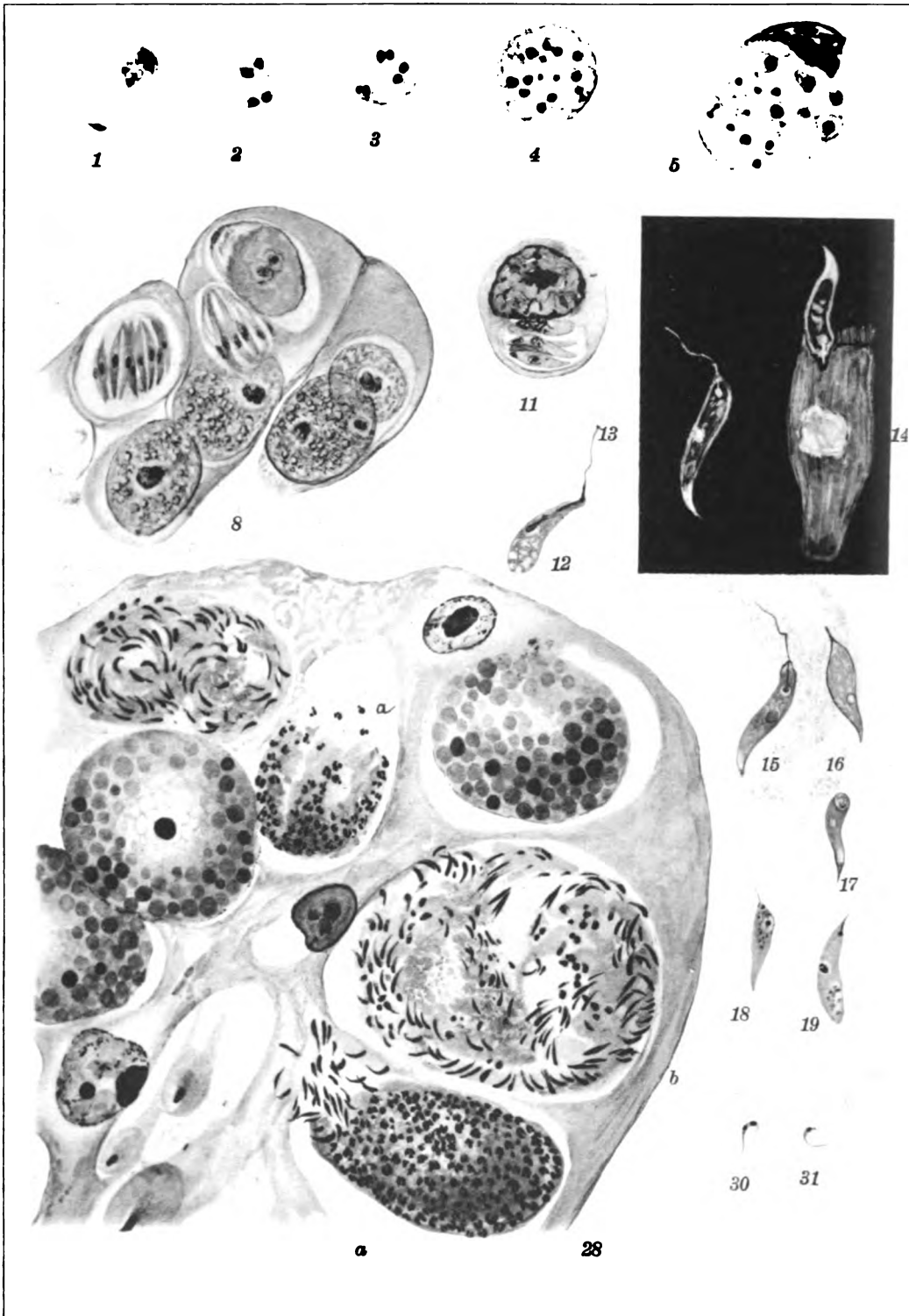
A citer encore l'observation suivante: Une amibe, voulant se détacher d'une grosse fibre ligneuse à laquelle elle était accrochée s'allongea en limace, à angle droit sur la fibre, et l'on vit se produire à son intérieur un ruissellement très-actif; l'amibe „courait“, mais pourtant ne se déplaçait pas, sa partie postérieure restant obstinément collée à la grosse fibre. Pendant quinze minutes entières

elle „courut“ de la sorte, sans pouvoir se dégager, et pendant tout ce temps aussi on put voir le plasma se déplacer en bloc d'avant en arrière, d'un mouvement continu.

Ainsi, dans les deux cas qui viennent d'être cités, l'allongement était annulé par la rétraction, grâce sans doute à la contraction propre de la pellicule et du plasma.

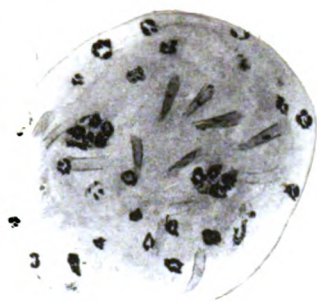
On pourrait donner bien des exemples encore, qui sembleraient prouver cette même contractilité; mais ces exemples rentreraient pour la plupart dans un autre ordre de phénomènes, et le sujet nous entraînerait bien loin.

riola  
toul  
avan  
men  
ctio  
aien  
aien  
suet





6



7



9



10



20



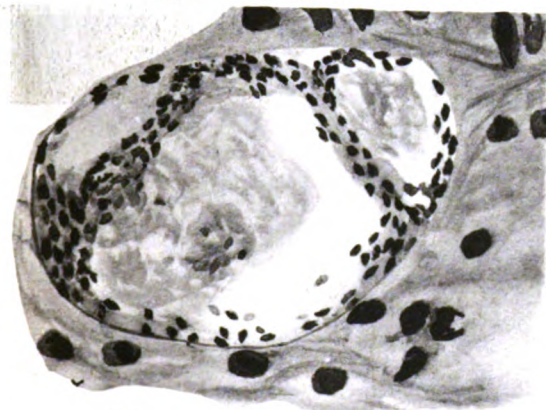
21



22



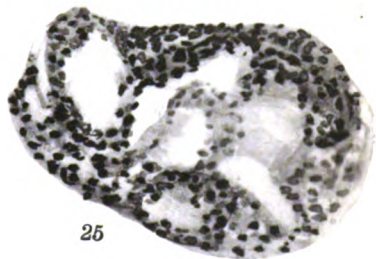
23



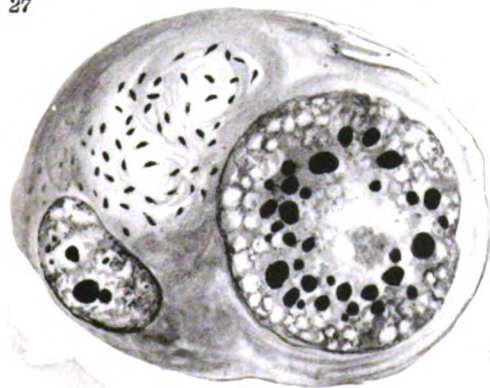
27



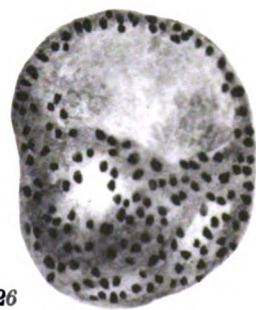
24



25



29



26

und Fig. 30 und 31 2340 X

Fischer in Jena.

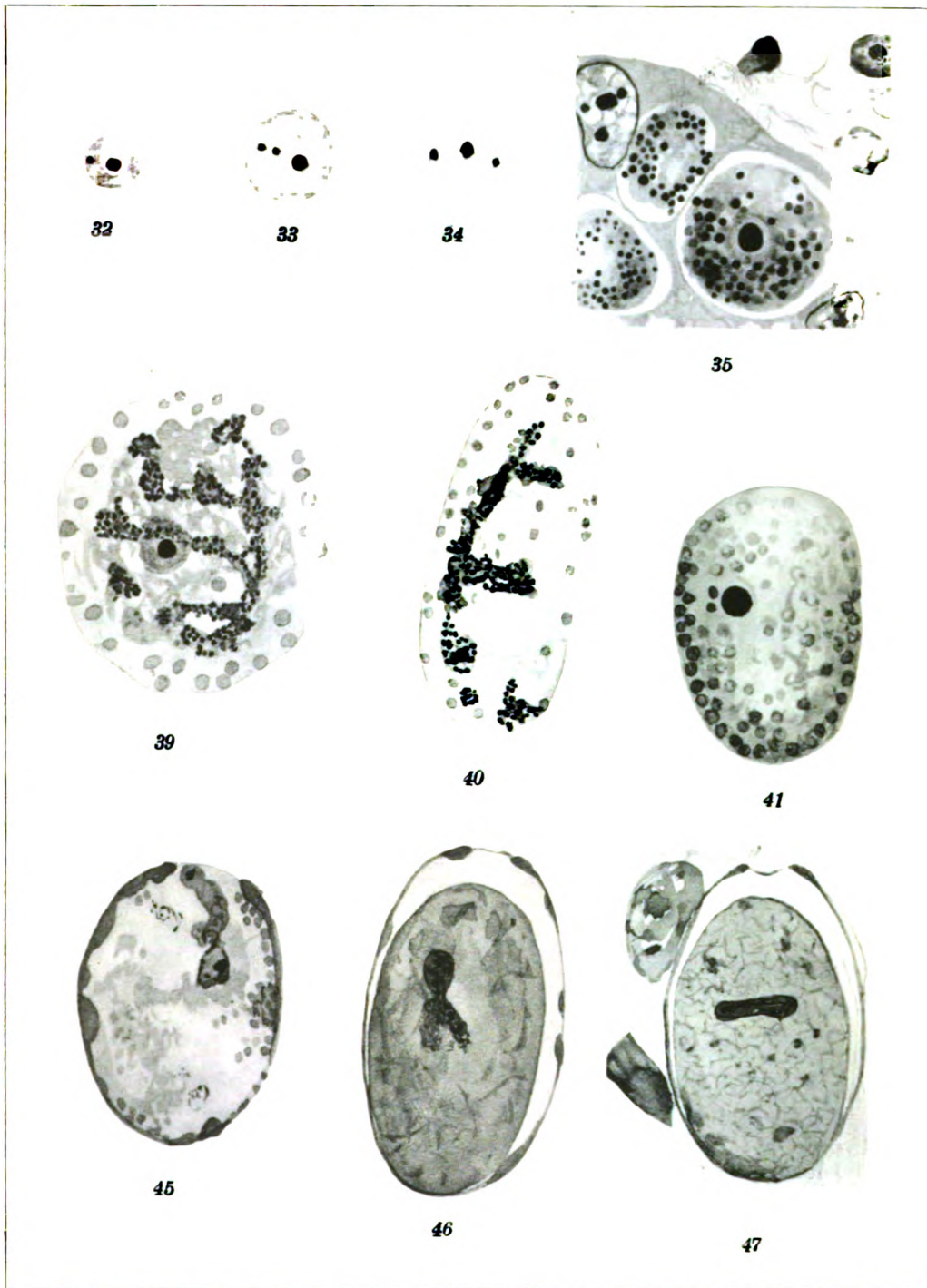
J. B. Obernetter, München, repr.

Digitized by Google



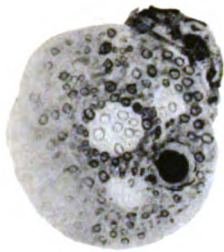




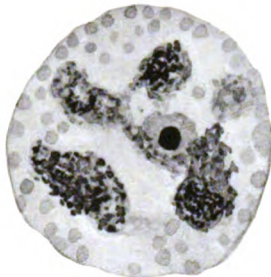


Reich gez.

Vergröss



36



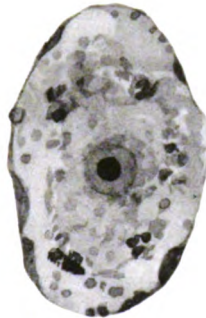
37



38



42



43



44



48



49



50



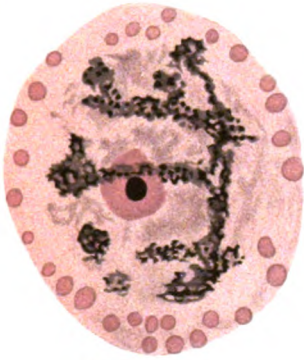
51

Vergrößerung 1560 X

J. B. Obernetter, München, repr.

Verlag Gustav Fischer in Jena.



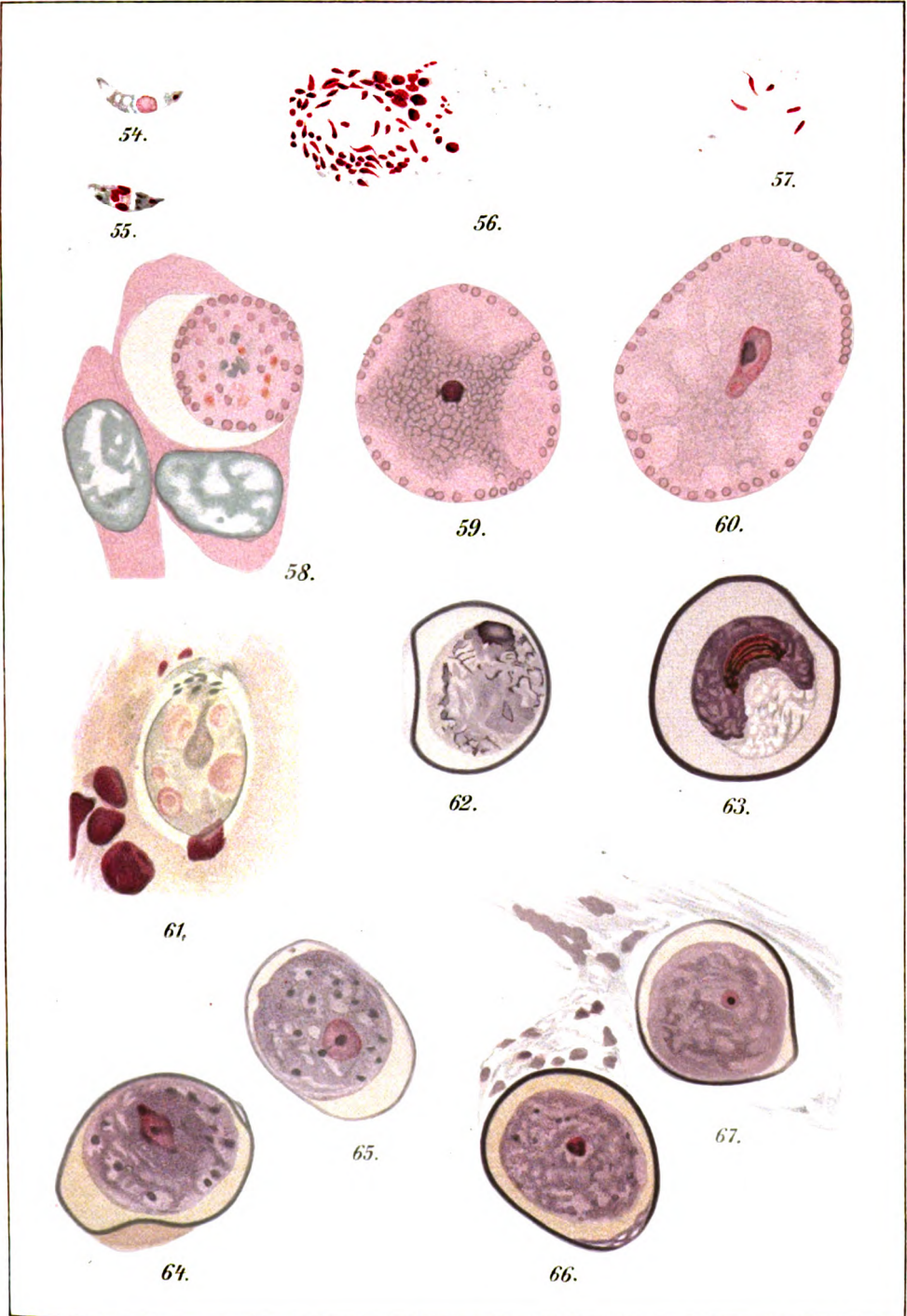


52.



53.

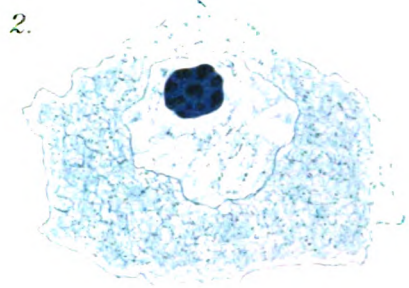
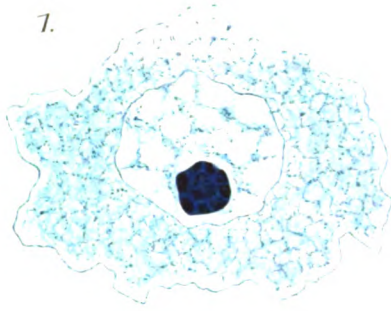




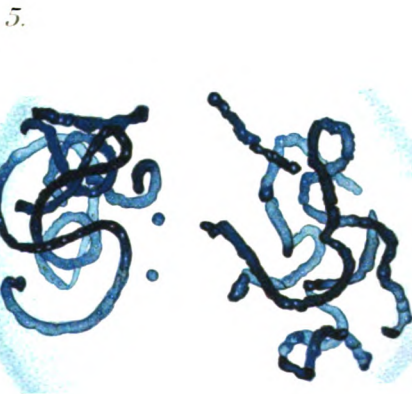
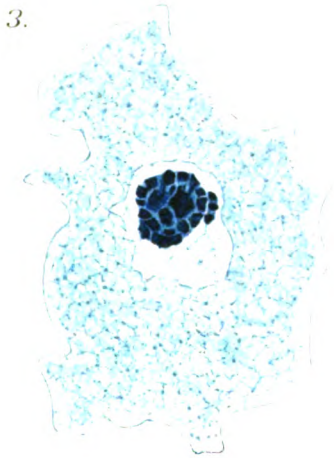








7.



9.



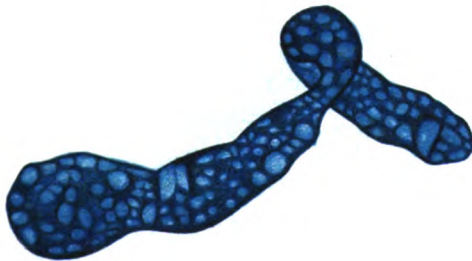
8.



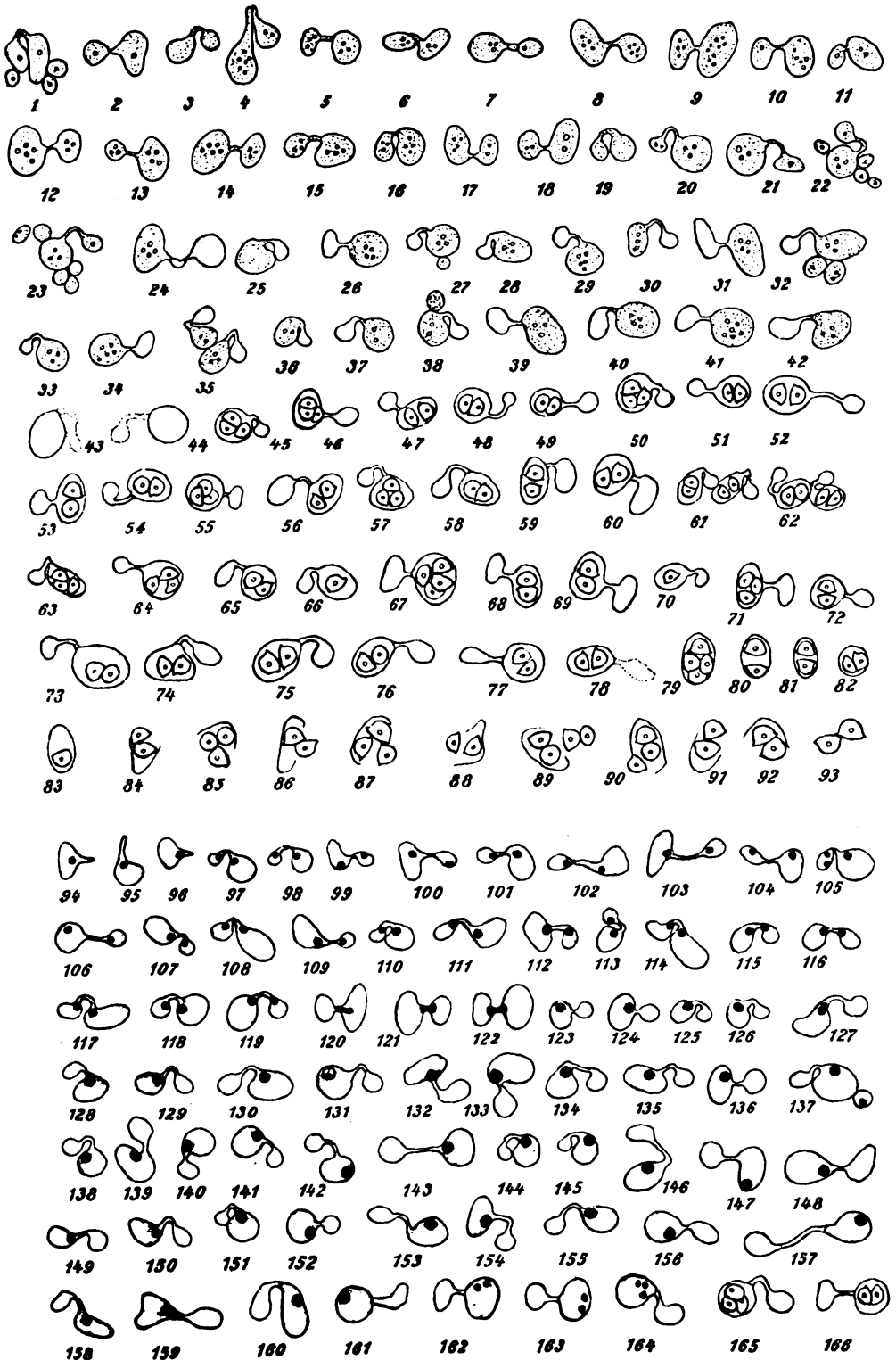
10.



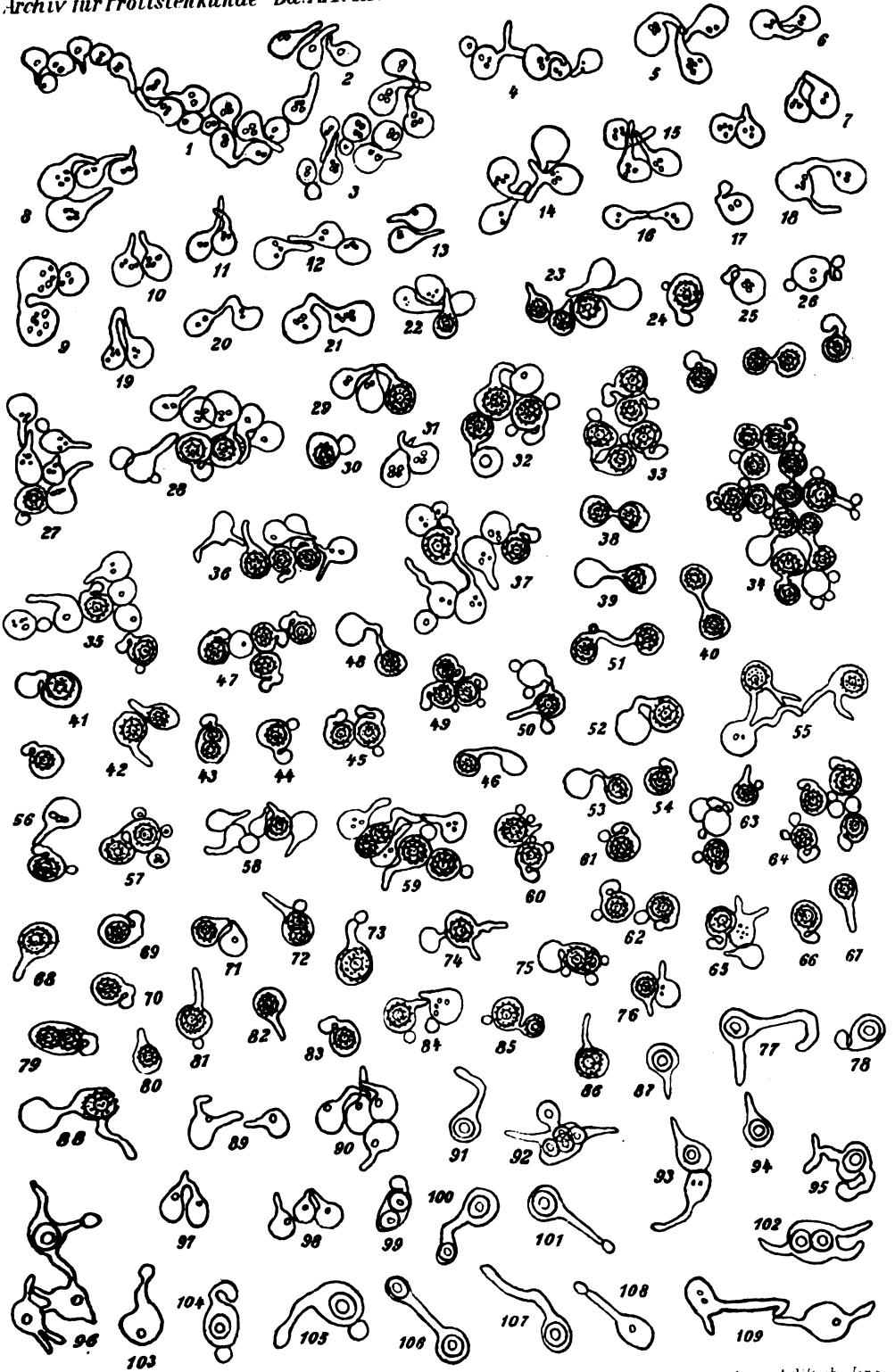
11.





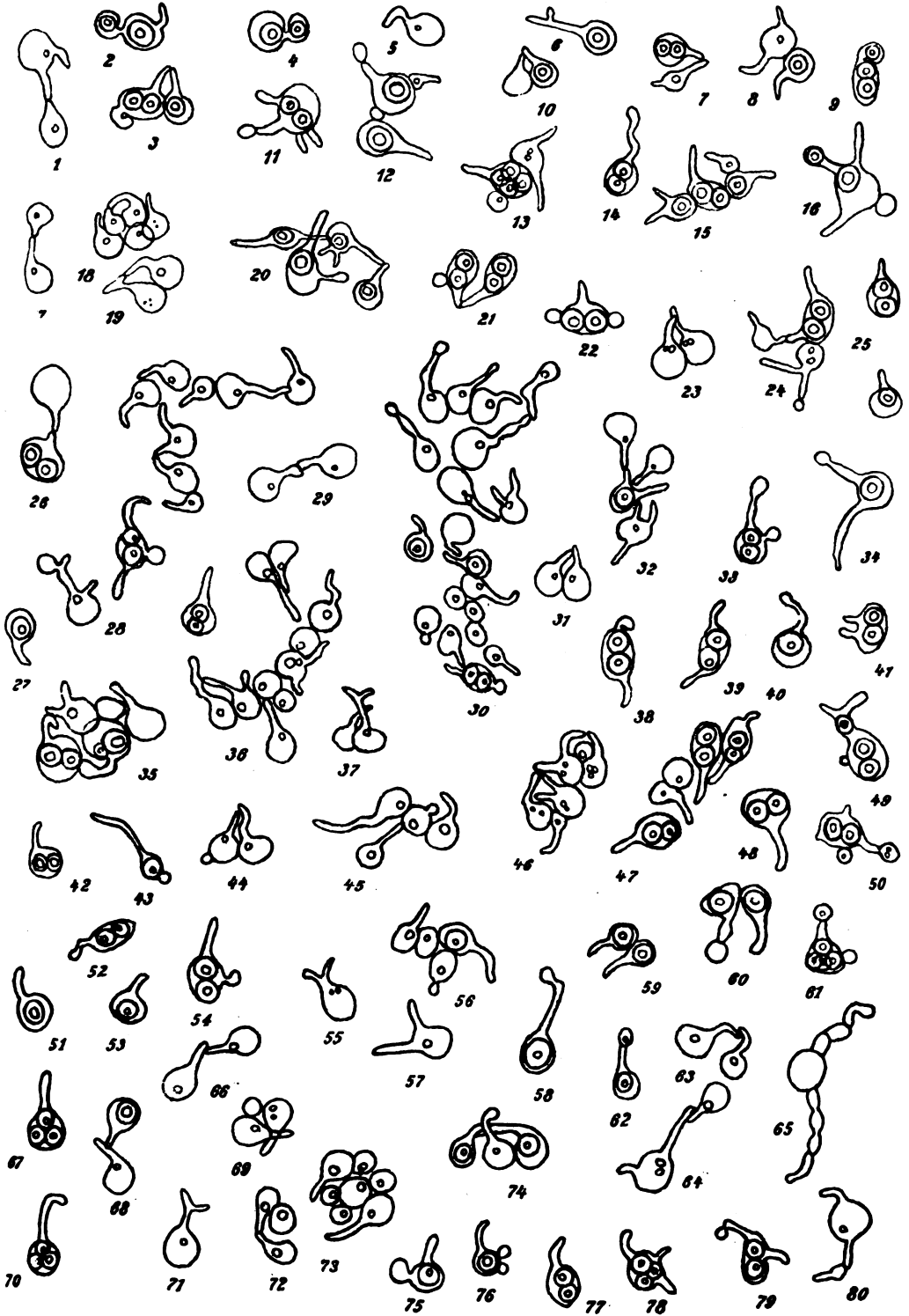




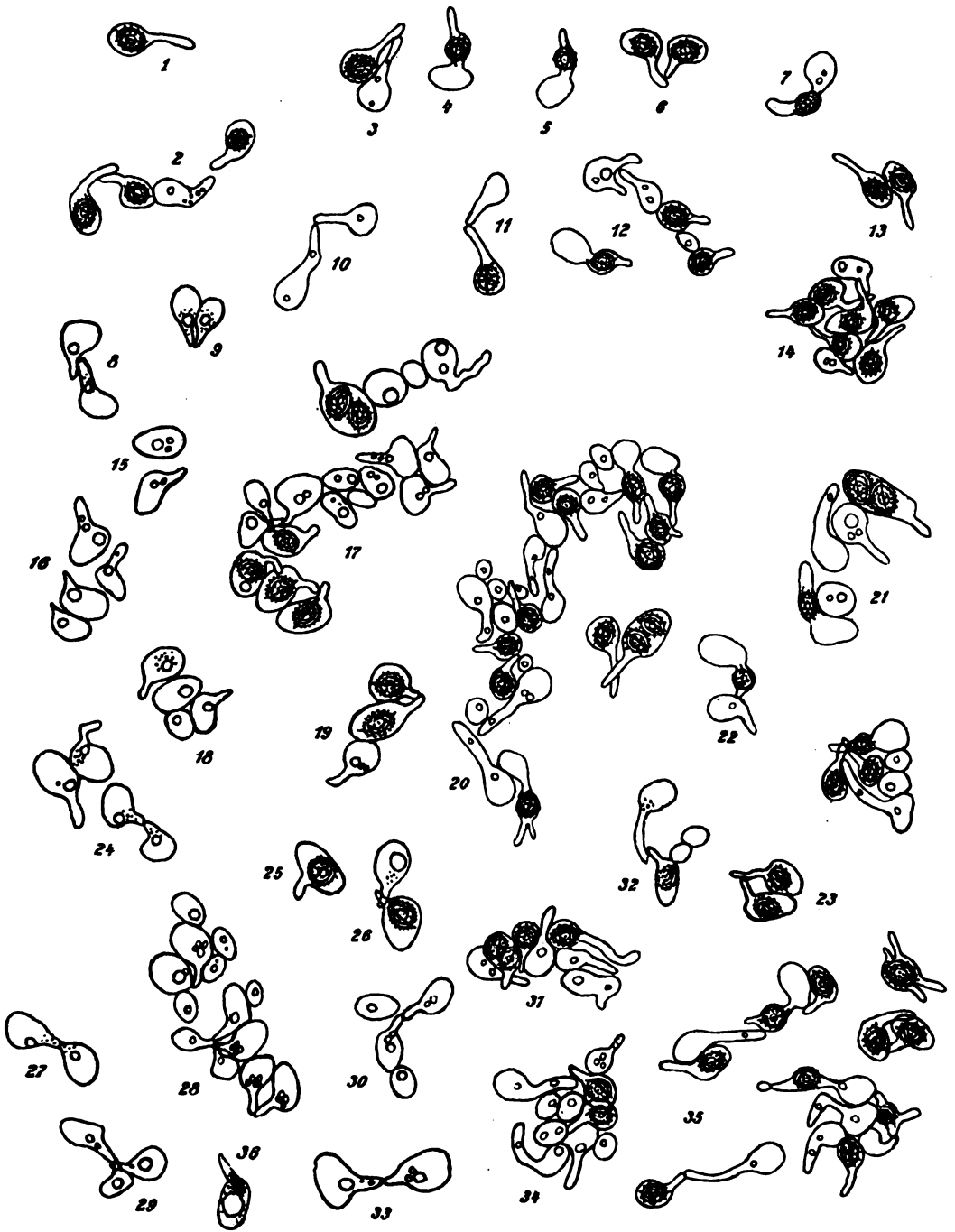












Zielermond.

Verlag von Gustav Fischer in Jena

Lith. Anst. v. A. Giltisch, Jena



Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.

## Die Synchytrien.

Studien zu einer Monographie der Gattung.

Von

Dr. Gertrud Tobler geb. Wolff, Münster i. W.

(Hierzu Tafel 10—13.)

---

### Inhalt.

	Seite
Einleitung . . . . .	141
Allgemeiner Teil . . . . .	142
I. Zur literarischen Geschichte der Gattung . . . . .	142
II. Morphologie und Entwicklungsgeschichte . . . . .	145
III. Cytologie . . . . .	147
IV. Biologie . . . . .	156
V. Einfluß auf die Wirtspflanzen . . . . .	160
VI. Geographische Verbreitung . . . . .	162
Spezieller Teil . . . . .	163
VII. Die Gattung <i>Synchytrium</i> . . . . .	163
VIII. Die Arten der Gattung (Nr. 1—51) . . . . .	167
IX. Zweifelhafte Arten (Nr. 52—63) . . . . .	218
X. Auszuschließende Arten . . . . .	224
Anhang: Index der Arten . . . . .	227
Nährpflanzenliste . . . . .	228
Literaturliste . . . . .	232
Erklärung der Abbildungen . . . . .	236

---

### Einleitung.

Die vorliegende Arbeit ist ausgegangen von einigen cytologischen Studien, die, vor etwa 5 Jahren beginnend, an glückliche Funde von interessanten Synchytrien angeschlossen wurden. Inzwischen erscheinende cytologische Arbeiten (VON GUTTENBERG, KUSANO, STEVENS u. a.), mit denen ich mich nicht immer, wie auch sie nicht

untereinander, im Einverständnis fühlte, zwangen zu dauernder Vertiefung und dem Streben nach einer Übersicht der Gattung. Das mannigfach und ungleich zusammenfließende Material über diese seltsamen Protisten, bei denen die Lösung der Formenfragen von seiten der Biologie und Cytologie zu kommen scheint, zu sichten und darzustellen, schien mir auch schon jetzt, fast überall auf eigene Nachprüfung (im Gegensatz zu manchen systematischen Zusammenfassungen) gestützt, eine lohnende Aufgabe zu sein. Es konnte vorerst nichts anderes entstehen als eine Fundgrube für neue Probleme und weiteres Eindringen, keine erschöpfende Monographie. Aber nur an der Hand solcher Vorarbeit können wir weiter kommen und uns über das Haften an Einzelfunden einzelner Formen und ihre Unvollständigkeit hinweghelfen.

Mein Mann hat mich bei der Arbeit vielfach unterstützt, ihm verdanke ich auch die Anregung und die erste Kenntnis der Formen. Herr Dr. HEILBRONN will so freundlich sein, in meiner Abwesenheit von Europa die Korrekturen zu lesen, wofür ich ihm herzlich danke.

Münster (Westf.), Botan. Inst. d. Univ., 19. Juli 1912.

GERTRUD TOBLER geb. WOLFF.

## Allgemeiner Teil.

### I. Zur literarischen Geschichte der Gattung.

Die Gattung wurde zuerst aufgestellt von DE BARY und WORONIN im Jahre 1863. Sie schloß sich der von ALEXANDER BRAUN 1855 entdeckten Familie der Chytridineen an. Die Berechtigung ihrer Abgrenzung wurde vor allem dadurch begründet, „daß die aus der Zoospore entstandene Primordialekugel durch simultane Teilung in zahlreiche, zum Sorus vereinigte Sporangien zerfällt, während sie bei *Chytridium* immer ungeteilt bleibt und zu einem einzigen Sporangium heranwächst (und bei *Rhizidium* sich in zwei Zellen teilt, nämlich eine fein verzweigte Wurzelzelle und ein dieser aufsitzendes Zoosporangium)“ (DE BARY und WORONIN p. 46).

Außerdem bewohnen die neu gefundenen Organismen grüne Landpflanzen, die bisher bekannten Chytridien dagegen waren Wasser- und Sumpfgewächse.

In dieser Arbeit wurden zwei Arten der neuen Gattung beschrieben: *Synchytrium taraxaci* auf *Taraxacum officinale* und *S. succisae* auf *Succisa pratensis*. Namentlich an *S. taraxaci* beobachteten die Verfasser die Entwicklungsgeschichte sehr vollständig. Sie sahen die jugendlichen

membranlosen Stadien in den Wirtszellen, die Bildung und den Zerfall der Sori, die mit zwei Häuten versehene „Dauerspore“, deren Zerfall in Sporangien, aus denen erst die Schwärmsporen sich bildeten. Dabei wurde natürlich auch der (im Gegensatz zu den meisten anderen Chytridien) gallenbildende Einfluß des Parasiten auf den Wirt beobachtet.

In derselben Arbeit wird provisorisch die Gattung „*Chytridium anemones*“ aufgestellt; der Parasit war von den Verfassern gefunden, aber seine Entwicklungsgeschichte nicht selbst beobachtet worden, sondern war von MOUGEOT u. NESTLER (Cryptog. Vogeso-Rhenan. Nr. 487) und von KNEIFF u. HARTMANN (Crypt. Magn. Duc. Badens Nr. 188) herausgegeben. Bei KLOTZSCH (Herb. mycol. Nr. 847) findet er sich als *Sphaeria anemones*, bei JACK, LEINER u. STITZENBERGER (Crypt. Badens Nr. 341) als *Urocystis anemones*. WORONIN dagegen in seiner zweiten Arbeit (1868) spricht den Parasiten als echtes Synchytrium (*S. anemones*) an, nicht weil er seine Entwicklung jetzt vollständiger beobachtet hätte, sondern weil die ihm bekannten Zustände solchen von *S. mercurialis* ganz analog waren. Dieses beschreibt er sehr genau. Er findet, daß es sich von *S. taraxaci* und *S. succisae* dadurch unterscheidet, daß jede in die Nährpflanze eingedrungene Zoospore wieder zu einer Dauerzelle heranwächst (also jährlich nur eine Generation) und daß daraus außerhalb der Nährpflanze der Sorus entsteht. Das Protoplasma ist farblos. Zu dieser Gruppe rechnet er auch *S. anemones*. *S. taraxaci* und *S. succisae*, die also jährlich mehrere Generationen von Zoosporen erzeugen, haben gelbes oder orangerotes Plasma.

J. KÜHN bringt in RABENHORST's Fungi exsicc. europ. Nr. 1177 als neue Art: *S. myosotidis*, und in der Hedwigia, 1868, Bd. VII p. 124, eine Diagnose dazu. Er hält die Species für dem *S. mercurialis* und *S. anemones* nahestehend.

Bei L. FÜCKEL (1869) finden sich schon fünf Arten, von denen er zwei (*S. mercurialis* und *S. stellariae*) bereits 1866 in den Fungi Rhenani (Nr. 1607 u. 409) herausgegeben hatte. *S. succisae* fehlt, dagegen kommen neu hinzu: *S. stellariae* (früher von demselben Autor als *Uredo pustulata* bezeichnet) auf *Stellaria media*, und *S. dendriticum* auf *Dentaria bulbifera*. Zu *S. mercurialis* und zu *S. dendriticum* gibt er Diagnosen, bei den anderen Species fehlen sie.

Wieder eine neue Species findet sich in der Hedwigia von 1873, Bd. XII, in der Erwähnung von RABENHORST, *Fungi europ. exsicc.*: *S. (Eusynch.) fulgens* SCHRÖTER. Dazu eine längere Diagnose und biologische Angaben. Systematisch wird es dem *S. taraxaci* nahestellt. Außerdem ist hier schon erwähnt: *S. bupleuri* J. KZE. MSCR.

P. MAGNUS (1874) berichtet über ein auf *Saxifraga granulata* gefundenes Leucochytrium, das er *S. rubrocinctum* nennt. Es sei mit dem früher von SCHNEIDER herausgegebenen auf *Saxifraga granulata* (Rabh. Fungi europ. exsicc. Nr. 1459) nicht identisch.

Eine erste Zusammenfassung des bisher bekannten findet sich 1870 in COHN's Beiträgen in der Arbeit von J. SCHRÖTER. SCHRÖTER hat *S. mercurialis* nachuntersucht und bestätigt WORONIN's Darstellung. Er beobachtete überdies im Breslauer Botanischen Garten eine wirkliche Schädigung der Wirtspflanze durch den Parasiten.

Neu beschreibt SCHRÖTER *S. globosum* auf *Viola canina*, *S. anomalum* auf *Adoxa moschatellina*, *S. laetum* auf *Gagea lutea*, *S. punctatum* auf *Gagea pratensis*, *S. aureum* auf *Lysimachia*, *Cardamine*, *Brunella*. Schließlich wird noch ein *Synchytrium* auf *Potentilla argentea* erwähnt, das morphologisch sehr an *S. myosotidis* (von SCHRÖTER auch auf *Lithospermum* gefunden) erinnert und deshalb vorläufig als *S. myosotidis* var. *potentillae* bezeichnet wird.

SCHRÖTER macht viele biologische Angaben; er beschreibt vollständig (d. h. also äußeres Aussehen von Wirtspflanze und Parasiten, Bildung von Sporangienstorus, Zoosporangien und „Dauersporen“) die *Species mercurialis, anemones, taraxaci, succisae, stellariae*. Bei *S. globosum* und *S. aureum* hat er nur die Bildung der Zoosporen nicht gesehen; bei *S. anomalum*, *S. laetum* und *S. aureum* werden nur Dauerzustände beschrieben.

Systematisch werden nun schon drei Gruppen auseinandergehalten.

I. *Eusynchytrium*: Plasma gelbrot, auf der lebenden Pflanze Schwärmsporangien, zuletzt Dauersporenbildung.

II. *Chrysochytrium*: Plasma gelbrot bis gelb. Sogleich Bildung von Dauersporen, die nach einer Ruhepause frei werden, Sporangien bilden usw.

III. *Leucochytrium*: Plasma weiß; sonstiges Verhalten wie bei der zweiten Gruppe.

Auf Grund einer allgemeineren systematischen Betrachtung kommt SCHRÖTER zu dem Ergebnis, daß die Chytridiaceen den Palmellaceen am nächsten stehen.

Außereuropäische, und zwar nordamerikanische, *Synchytrien* stellt W. G. FARLOW 1885 zusammen. Es sind das die Arten *S. papillatum*, *S. holwayi*, *S. fulgens*, *S. innominatum*, *S. decipiens*, *S. anemones*, *S. anomalum*, *S. aureum*, *S. myosotidis*, *S. pluriannulatum*, alle mit Diagnosen. Ohne nähere Beschreibung werden andere erwähnt. *S. bonaërense*, ein *Synchytrium* auf *Draba lyalli*, ein anderes auf *Marrubium vulgare*.

FR. THOMAS beschreibt 1887 *S. cupulatum* auf *Dryas octopetala*; 1889 ein von ihm schon seit 1878 in den Alpen gefundenes *S. alpinum* auf *Viola biflora*, das dem *S. anomalum* SCHRÖT. sehr ähnelt, aber sich nicht auf *Adoxa* übertragen läßt. Im selben Jahre beschreibt er die neue Art *S. pilificum* auf *Potentilla tormentilla*. Er beschreibt nur das Äußere der Galle und der Wirtspflanze. Der Parasit verschwand von seinem Fundort (nahe Ohrdruf i. Th.) infolge veränderter biologischer Verhältnisse. Dies *Synchytrium* ist sowohl vorher wie nachher einmal als tierische Galle bezeichnet worden (1863 KIRCHNER, 1883 LÖW).

Die Darstellung von SCHRÖTER (1889) bringt weder eine neue Einteilung noch neue Arten, wohl aber eine erweiterte Angabe von Wirtspflanzen (besonders z. B. für *S. globosum* SCHRÖTER).

FISCHER (1892) fügt dieser Aufzählung hinzu: *S. rubrocinctum*, *S. alpinum*, *S. cupulatum*, *S. punctum*, *S. fulgens* und *S. trifolii*. Er führt ferner von den oben (FARLOW 1875) erwähnten amerikanischen Arten die nur dort gefundenen an; dann noch: *S. bonaërense* SPEGAZZINI auf *Hydrocotyle bonaërense* in Südamerika; ebendaher *S. australe* SPEGAZZINI



auf *Modiola prostrata*; *S. selaginellae* und *S. chrysoplenii* SOROKIN, und *S. centranthi* RABENHORST auf *Centranthus elatus* aus Persien.

Als zweifelhafte gibt er an: *S. muscicola* und *S. pyriforme* REINSCH, *S. dentriticum* FÜCKEL, *S. iridis* RABENHORST, *S. bupleuri* KUNZE, *S. miescherianum* KÜHN.

Eine afrikanische Art beschreibt HENNINGS 1895: *S. shuteriae* P. HENN. nov. spec. auf *Shuteria africana*, aus dem Kilimandscharogebiet.

Im selben Jahre berichtet P. DIETEL von dem südamerikanischen *S. rugulosum* auf einer *Oenothera*; IDA CLENDENIN von einem Synchytrium auf *Geranium carolinianum*. 1898 wird bei BUBAK *Synchytrium niessli* BUB. auf *Ornithogalum umbellatum* beschrieben.

Mit den Arbeiten von R. LÜDI (1901 u. 1902) beginnt eine neue Phase der Synchytriumgeschichte. An die Beschreibung einer neuen Art: *S. drabae*, schließen sich allgemeine morphologische Überlegungen und die Darstellung von biologischen Beobachtungen und Experimenten, die sich hauptsächlich auf die Übertragbarkeit von *S. taraxaci* und *S. anemones* bezieht.

Mit der Arbeit von HARPER (1899) setzt die cytologische Untersuchung im engeren Sinne ein, STEVENS (1903) und LÖWENTHAL (1904) schließen sich an. Es folgen im gleichen Sinne Arbeiten von STEVENS (1907), KUSANO (1907). Dazwischen begegnen uns bei SYDOW u. BUTLER (1905) wieder neue Arten, und zwar indischer Herkunft: *S. rylzii* SYD. und *S. collapsum* SYD.

Wesentlich biologischer Art ist die Arbeit von RYTZ (1907), die den Formenkreis von *S. aureum* biologisch zu beleuchten sucht. GRIGGS (1908), GUTTENBERG (1909), BALLY (1911) setzen die cytologische Arbeit fort.

Die neueste Zusammenfassung findet sich bei V. MINDEN (1911). Er betrachtet die Gattung als einheitlich und behandelt einige 20 Arten, die übrigens nicht alle dem Gebiet seiner Flora angehören.

## II. Morphologie und Entwicklungsgeschichte.

In der klassischen Arbeit über Synchytrium von DE BARY und WORONIN (1868) findet sich eine hier wiedergegebene Zeichnung (Abb. 33), die das Eindringen einer Schwärmospore in eine Epidermiszelle von *Taraxacum offic.* darstellt. Das ist das jüngste Stadium einer von Synchytrium hervorgerufenen Infektion. Die Spore, die kuglig bis eiförmig zu sein pflegt und einen durchschnittlichen Durchmesser von 3—5  $\mu$  erreicht, dringt weiter in die Zelle ein, ein kleiner Rest bleibt zuweilen auf der Oberfläche der Epidermis erkennbar. Von der Eintrittsöffnung ist später nichts zu erkennen. In dem hier genannten Fall handelt es sich um die Infektion einer Epidermiszelle. Fast alle Synchytriumsporen dringen in eine solche ein, doch gibt es Ausnahmen (vgl. S. 159). Die Spore rundet sich in der Wirtszelle ab und beginnt zu wachsen, d. h. sich auszu-

dehnen. Ihr Inhalt besteht aus feinkörnigem Plasma, farblosem oder gelbem Öl und einem relativ sehr großen Kern, der einstweilen in der Einzahl bleibt. Ziemlich früh wird eine dünne farblose Membran angelegt. Das Wachstum des Parasiten veranlaßt auf eine näher nicht bekannte Weise (chemischer Reiz?) auch die infizierte Zelle zu mehr oder weniger starker Ausdehnung (vgl. S. 160). Das Wachstum des Parasiten und das der Nährzelle halten nicht während der ganzen Entwicklungszeit miteinander Schritt, zuzeiten überwiegt das Wachstum des Pilzes, zuzeiten das der Wirtszelle. Sehr häufig füllt der Parasit, bevor er völlig ausgewachsen ist, die ihn umgebende Zelle ganz aus, während später sein Wachstum geringer ist als das der Gewebezelle, so daß er im reifen Zustande meist frei in ihr liegt. Schon die Vergrößerung der Wirtszelle ist in der Regel eine viel bedeutendere als bei Chytridien; noch größer wird der Unterschied in all den Fällen, in denen das Eindringen des Synchytriums eine wirkliche Gallenbildung unter Mitwirkung benachbarter Gewebszellen hervorruft (vgl. S. 161).

Das Schicksal des ausgewachsenen Sorus kann nun ein verschiedenes sein. Entweder er bleibt einkernig und es entsteht sogleich um die zarte innere eine dicke, braune, meist chitinhaltige (bei *S. endobioticum* nach BALLY (11) verholzte, aber freilich dem Wirtsgewebe angehörige) äußere Membran; es bildet sich ein Dauersorus, der in der Regel bis zum Absterben der Wirtspflanze in seiner Nährzelle bleibt und erst nach deren Verwesen frei wird. Erst dann entwickelt er sich weiter; in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle zu einem Sporangiensorus, bei *S. taraxaci* (vgl. S. 173) direkt zu Zoosporen. Die Bildung der Sporangien wird durch wiederholte Kernteilungen (vgl. S. 149) eingeleitet; der Inhalt des Sorus teilt sich simultan oder sukzessiv in meist unregelmäßig polyedrische, je mehrere Kerne, feinkörniges Plasma und Öl enthaltende Sporangien. Diese Sporangien entstehen entweder innerhalb oder außerhalb der Initialzelle. Im letzteren Fall (der nur bei Dauersori vorkommt) bildet sich in der dicken äußeren Membran ohne sichtbare Vorbereitung ein Loch. Die zarte innere Membran bleibt der äußeren in der Regel fortdauernd weiter eng anliegend; offenbar dehnt sie sich an einer Stelle sehr stark aus: sie muß außerordentlich elastisch sein. Sie umhüllt den aus der Öffnung austretenden, noch unzerklüfteten, aber vielkernigen Sorus (diesen Vorgang stellen die Abbildungen von RYZ (1907) gut dar); schließlich besteht die ursprüngliche Synchytriumkugel aus der dicken äußeren Membran, der sie auskleidenden inneren und etwa einigen Inhalts-

resten. Der bei weitem größte Teil des Sorus liegt nun außen der Initialzelle an, die sie umgebende Membran hängt zunächst an der Öffnungsstelle mit der inneren zusammen; erst später löst sich der ausgetretene Sorus, in dem in der beschriebenen Weise die Sporangienbildung eintritt, von der Initialzelle ganz los.

In den Fällen, in denen nicht gleich ein Dauersorus gebildet wird, unterbleibt die Ausbildung der äußeren Membran, und es entstehen sogleich Sporangien. Jedes einzelne Sporangium (auch das aus dem Dauersorus entstandene) verhält sich ähnlich wie der Gesamtsorus, insofern als auch hier wiederholte Kernteilung eintritt, danach Zerklüftung, die aber jetzt zur Abgrenzung sehr kleiner Plasmaquantitäten, nämlich der Zoosporen führt. Die Zoosporen sind kugelig bis eiförmig, enthalten feinkörniges Plasma, Öltropfen, einen Kern und eine Cilie, mit deren Hilfe sie sich gleitend oder hüpfend fortbewegen.

Die Sporangien, die bis zu etwa 250 in einem Sorus entstehen können, oft nur zu 30—40, sind meist unregelmäßig polyedrisch, zuweilen kugelig, mit farbloser, ziemlich kräftiger Membran, die später an einer oder mehreren Ecken aufquillt; an solchen Stellen entsteht dann die Öffnung für die ausschwärmenden Zoosporen. Die Sporen selbst sind kugelig, oft auch eiförmig, besitzen eine Cilie, ein oder zwei Fettropfen und einen mehr oder weniger deutlichen Kern.

Mit Rücksicht auf die hier dargestellte Entwicklung der Angehörigen unserer Gattung ist es klar, daß die Terminologie für die Dauerzustände den Ausdruck „Sori“ (nicht wie bisher noch vielfach „Sporen“), für ihre Wand also die Bezeichnung Außenwand etc. (nicht wie bisher oft „Episporium“) zu verlangen hat. Ich habe dementsprechend (auch in den Diagnosen) reinigend verfahren zu müssen geglaubt. Daß (offenbar sekundär) gelegentlich eine Abweichung (Bildung von Sporen aus den Sori analogen Gebilden erfolgt bei *S. endobioticum* und *taraxaci*) erfolgt, darf hierbei nicht stören.

### III. Cytologie.

Da weitaus die meisten Spezies der Gattung Synchronium zur Gruppe Haplochytrium (sonst Pycnochytrium genannt) gehören, so ist das bei weitem häufigste Stadium, das man an Präparaten findet, der mehr oder weniger ausgewachsene, aber stets noch ganz unzerklüftete Sorus und zwar in der Regel der Dauersorus. Abge-

sehen von der Beschaffenheit der äußeren Membran ist das Bild bei Sommer- und Dauersori übrigens das gleiche (Abb. 1).<sup>1)</sup>

Im Zentrum des Sorus liegt die Kernhöhlung, die häufig einen Durchmesser von über  $20 \mu$  erreicht (nach F. L. und A. Ch. STEVENS (1903) bei *S. decipiens* bis zu  $35 \mu$ ). Sie enthält einen oder zwei, seltener mehr kuglige, homogene, Vacuolen aufweisende Nucleolen, die einen beträchtlichen Umfang haben können (ich habe oft Durchmesser bis zu  $15 \mu$  gemessen), und sich in FLEMMING's Dreifachfärbung meist intensiv färben (Abb. 2). Außerdem befindet sich im Kernraum immer ein zweiter Körper, der dem Kerngerüst der GUTTENBERG'schen Figur 15 (v. GUTTENBERG 1909) entspricht. Er färbt sich grauviolett. Sein optischer Querschnitt sieht manchmal kreisrund aus (Abb. 3), seltener ganz unregelmäßig (Abb. 4), am häufigsten etwa sichelförmig (Abb. 5). Daß er den ganzen übrigen Kernraum ausfüllt (v. GUTTENBERG 1909, Fig. 10), habe ich nie gesehen. Sein Bau erscheint wabig, mit feinen (Chromatin-?)Körnchen besetzt (Abb. 6). Die Außenkontur ist unregelmäßig, meist dicht gekörnelt, zuweilen in pseudopodienartige Lappen ausgezogen.

Eine Membran weist der Kern nicht immer auf. Ich habe sie wirklich deutlich nur dann gesehen, wenn der übrige Sorusraum einfach von einem feinen Plasmanetz erfüllt war. (In frischem Zustand hatten diese Objekte zweifellos außerdem Öltropfen enthalten.) Solche Präparate sind aber nicht allzu häufig. In der Regel fand ich den Kern zwar noch ziemlich deutlich in einem etwas freieren Raum im Zentrum des Sorus isoliert liegend, aber keine Spur von Membran mehr. In dem sehr feinen, wohl durch die Präparation vielfach zerrissenen Plasmanetz des Sorus fanden sich dann regellos verstreut, mehr oder weniger kugelige, zuweilen auch ganz unregelmäßig geformte Körperchen von sehr wechselnder Größe (etwa bis zu  $6 \mu$  Durchmesser), die bei starker Vergrößerung Linien und Körner erkennen ließen, und die sich meist ebenso, zuweilen aber anders färbten, als der Nucleolus (Abb. 7, 8, 9, 10). Vermutlich handelt es sich bei den „eigentümlichen organisierten Inhaltskörperchen“ im Sorus von *S. anomalum* (v. GUTTENBERG 1909, Fig. 15) um analoge Körper. Ich nehme an, daß es Derivate des Primärnucleolus sind; ob es etwa durch Ausstoßung entstandene neue Kerne sind (BALLY (1911)), wage ich nicht zu entscheiden (vgl. auch S. 151). Bezüglich des Kernsaftes gibt KUSANO (1909) an, daß er lösliche Albuminate enthalte, die durch Sublimat in Form von feinen Körnchen ausgefällt werden.

<sup>1)</sup> Ich selbst habe cytologisch untersucht die Arten: *S. anemones*, *aurantiacum*, *pilificum*, *mercurialis*, *trichophilum*, *taraxaci*, *pyriforme*.

Die ersten Angaben über die cytologischen Verhältnisse bei *Synchytrium* stammten von DANGEARD (1890) und ROSEN (1892).

Nach DANGEARD besitzt der primäre Kern (also der des noch einkernigen Sorus) bei *S. taraxaci* eine doppelt konturierte Membran, die ein achromatisches Hyaloplasma von sehr wechselnder Dichte und oft zahlreiche Granulationen an einer Stelle einschließt. Im Zentrum liegt ein großer Nucleolus, der einen Durchmesser von ca.  $8\ \mu$  erreicht und sich leicht färbt. Dieser Kern bleibt lange in der Einzahl, dann teilt er sich direkt, zuweilen aber auch karyokinetisch. Im letzteren Fall verschwindet der Nucleolus sowie die Kernmembran, und das Chromatin verteilt sich.

Auch ROSEN (1892, 1893) beschreibt eine direkte Teilung des primären Kerns auch an *S. taraxaci*. Ich bin aber mit BALLY (1911) der Meinung, (daß seine betreffende Abbildung (9) nicht unbedingt für diese Deutung spricht. Das Fehlen mitotischer Teilungen wird auch von PERCIVAL (1909) und BALLY (1911) für *S. endobioticum* angegeben; hier aber nicht nur für die erste, sondern auch für alle anderen Teilungen (vgl. S. 168).

Den meisten Autoren ist es, so wenig wie mir selbst trotz einer sehr großen, zu den verschiedensten Zeiten angefertigten Zahl von Präparaten nicht gelungen, überhaupt die Teilung des Primärkerns zu beobachten. Immerhin sind wenigstens bei *S. decipiens* (STEVENS (1903, 1907); GRIGGS (1908, 1909)) und *S. puerariae* (KUSANO (1909)) einige Teilungsvorgänge untersucht worden. Es sei gleich hier erwähnt, daß die Befunde von STEVENS an *S. decipiens* von denen KUSANO's an *S. puerariae* in einigen Punkten abweichen. Doch hat KUSANO *S. decipiens* nachgeprüft und im wesentlichen das gleiche Verhalten wie bei *S. puerariae* gefunden, und zwar in bezug auf die ganze Entwicklung, so daß also STEVENS' Resultate anfechtbar scheinen. Alle drei Autoren stimmen darin überein, daß diese erste Teilung eine mitotische sei. Ihre wesentlichen Züge sind etwa folgende:

Der Nucleolus weist eine starke Zunahme an Vacuolen auf (Abb. 11). Sein Chromatin verteilt sich in die Kernhöhle und imprägniert besonders den vorhin erwähnten Gerüstkörper, den PAVILLARD (1910) „corps chromatique accessoire“ nennt. Nach KUSANO (1909) treten zu dieser Zeit sekundäre Nucleoli auf, die nach BALLY (1911) in Form von Chromidien aus dem Kern ins Cytoplasma übertreten und hier zu neuen Kernen werden. KUSANO beschreibt, daß der Nucleolus erst pseudopodienartige Fortsätze aussendet und sich schließlich ganz in Stränge auflöst. Die Membran des Kerns löst sich nun auf und eine Spindel wird gebildet. Sie

scheint intranucleären Ursprungs zu sein. Sie weist wenige, besonders im Anfang kurze und dicke Spindelfäden auf (Abb. 12), an denen nach GRIGGS 4, nach KUSANO 5 Chromosomen zu erkennen sind. Diese Prophase ist nach KUSANO atypisch, ein eigentliches Spirem wird nicht gebildet.

Weitere Stadien als die Metaphase sind bisher am primären Kern nicht beobachtet worden. KUSANO erwähnt noch, daß ein Rest des primären Kerns als dichte granulöse Masse um die Spindel bestehen bleibt; er betrachtet als auffälligstes Element die Ausstoßung des größten Teils des Chromatins ins Cytoplasma. Er schließt daraus, daß der Nucleolus einerseits Chromatin mit Vererbungscharakteren, andererseits solches, das zur Ernährung dient, enthält.

Eine zweite Möglichkeit für die Entstehung der sekundären Kerne gibt das Verhalten des Nucleolus im primären Kern. STEVENS (1903) beobachtete an *S. decipiens*, KUSANO (1909) an *S. puerariae*, BALLY (1911) an *S. taraxaci*, ich selbst an *S. mercurialis*, *S. anemones*, *S. pilificum*, daß der primäre Nucleolus sein Farbspeichervermögen verliert, stark vacuolenhaltig wird, und daß zu gleicher Zeit sekundäre Nucleoli auftreten, die offenbar aus dem primären Nucleolus hervorgegangen sind und die, wie besonders BALLY beobachtet hat, in das Cytoplasma außerhalb der Kernwand wandern können. In der Zusammenfassung am Schluß seiner Arbeit sagt BALLY auch ausdrücklich: „Dieser Nucleolus wird in der Folge chromatinärmer, und es treten zu gleicher Zeit sekundäre Nucleoli auf. Diese können in Form von Chromatin aus dem Kern ins Cytoplasma übertreten. Dort können sie zu neuen Kernen werden“<sup>1)</sup> (Abb. 13). Man könnte sich aber nur vorstellen, daß dieser Prozeß dem der Mitose voranging.

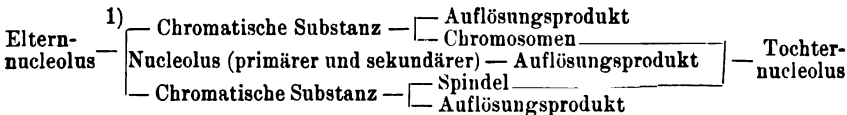
Der Nucleolus ist bei Synchronium nach den bisherigen Beobachtungen besonders interessant. Der Kern im ganzen schon verhält sich abweichend von dem in anderen niederen Organismen. Nur in den jüngsten Stadien sind ruhende Kerne gesehen worden, deren einziger sichtbarer Bestandteil ein Nucleolus war, wie das bei niederen Organismen sonst in allen Stadien die Regel ist. Später sind deutlich die typischen Elemente des Zellkernes höherer Pflanzen zu unterscheiden: Chromatinkörner, achromatische Substanz (Linin), Kernsaft, Nucleolus, umschlossen von einer deutlichen Kernmembran.

Der Nucleolus aber spielt eine besonders aktive Rolle. Er liefert offenbar sowohl chromatische als achromatische Substanz und

<sup>1)</sup> Von mir gesperrt.

er scheint auch ein Ernährungsfaktor zu sein, denn er bleibt zum großen Teil selbst nach der Kernteilung noch erhalten. Sein Gehalt an Chromatin und Plastin wird wohl zu verschiedenen Zeiten verschieden sein.

Nach KUSANO (1909) entspricht auch die Beschaffenheit der sekundären Nucleoli der jeweiligen des primären Nucleolus, je nach der Zeit, in der sie aus ihm entstanden sind. KUSANO entscheidet drei konstitutionelle Phasen des Nucleolus: den Chromatinnucleolus, den Plastin-Chromatinnucleolus und den Plastinnucleolus. Das Chromatin ist zuerst mehr oder weniger gleichförmig in ihm verteilt, dann zieht es sich an der Peripherie zusammen, und schließlich tritt es in Körnchenform in den Kernraum. Der größte Teil wandert noch weiter in das umgebende Cytoplasma (vgl. BALLY's Chromidien), während aus dem Rest die Chromosomen entstehen. Schließlich entstehen nach KUSANO auch die Spindelelemente aus dem Nucleolus (Plastinnucleolus). Andererseits ist beobachtet worden (KUSANO), daß die Nucleoli der Tochterkerne ihre Entstehung hauptsächlich den Tochterchromosomen und den Spindelresten verdanken. Auf diese Weise wäre die materielle Kontinuität der chromatischen sowie der achromatischen Substanz in den verschiedenen Generationen sehr deutlich dargestellt. KUSANO veranschaulicht diesen Zusammenhang sehr hübsch in einem Schema:



Für die sekundären Kerne werden mitotische und amitotische Teilungen angegeben.

Nach GRIGGS (1909) tritt zunächst eine sog. Irregularitätsperiode ein, in der er zwei Typen von amitotischen Teilungsvorgängen beobachtet hat. Den einen Typus bezeichnet er als Kernknospung. Er sah, daß sich vom Nucleolus Stücke lösten, durch den Kernraum und schließlich durch die Kernmembran in das Cytoplasma wanderten, sich hier mit einer Membran umgaben und so zu neuen Kernen wurden. Dieser Vorgang würde genau dem entsprechen, den BALLY für den Primärcucleolus bzw. die Sekundärcucleoli geschildert hat. Der zweite Typus wäre der der Hetero-

<sup>1)</sup> Da die Ausscheidung der chromatischen Substanz der der achromatischen zeitlich vorangeht, so habe ich die Anordnung in KUSANO's Schema entsprechend geändert.

schizis. Dabei verschwindet die Kernmembran und der Nucleolus wird ganz in einzelne Stücke aufgelöst, die wie beim vorigen Typus zu neuen Kernen werden. Beim Primärkern habe ich sehr zahlreiche Präparate gesehen, die zwar viele Soruskerne, aber gleichzeitig noch einen Nucleolus im Primärkern und doch keine Membran mehr aufwiesen, so daß hier die Membran vielleicht auch aufgelöst wird, wenn der Nucleolus nur einen Teil seiner Substanz hergibt.

Die neuentstandenen Kerne sollen sich nun wieder mitotisch teilen. Im Ruhezustand enthalten sie stets mehrere sekundäre Nucleoli, außerdem Lininstränge (Abb. 8); ähnliche Bilder gibt BALLY für *S. tarazaci*. KUSANO hat bei *S. puerariae* zunächst nur 1 bis 2 Nucleoli gesehen. Erst später beobachtete er das Entstehen von Chromatinkörnern und achromatischer Substanz und das Auftreten sekundärer Nucleoli, von denen er aber annimmt, daß sie vielleicht nicht, wie im primären Kern, im Innern des primären Nucleolus entstehen, sondern möglicherweise durch eine Art Knospung. Die Prophase weicht von der im primären Kern nicht wesentlich ab. Auch hier tritt eine starke Vacuolisierung des zuweilen unregelmäßig werdenden Nucleolus ein, er persistiert aber auch nach Auflösung der Membran noch lange im Cytoplasma. KUSANO beobachtete die Bildung von Pseudopodien, von denen die Bildung von Lininfäden auszugehen schien. BALLY erwähnt die eigentümliche Anordnung der Lininstränge, die die Kernhöhle kreuz und quer durchziehen, sich später in einem Meridian ansammeln und die die weiter abseits liegenden Chromosomen heranzuziehen scheinen. In der Metaphase ist die Membran des Kerns verschwunden, es bleibt aber meist ein Hof um die nun entstandene Spindel. Chromatinkörner rücken zur Bildung der Chromosomen aneinander, deren Zahl bei *S. puerariae* 5, bei *S. decipiens* und bei *S. tarazaci* 4 sein soll. Die Chromosomen rücken in die Äquatorialzone und die Spaltung geht vor sich (Abb. 14).

Die Anaphase zeigt die Chromosomen zu einer unregelmäßigen Masse vereinigt. Auffallend ist die starke Streckung der Spindel, die schließlich in der Mitte fadenförmig dünn wird (Abb. 15); eine Erscheinung, die auch sonst schon in polyenergiden Zellen (in Ascomyceten [MAIRE, GUILLIERMOND], Uredineen [BLACKMAN], Myxomyceten [HARPER], Hydrodictyon [TIMBERLAKE], Cladophora [NEMEC]) beobachtet worden ist.

Auf dies Stadium folgt die Telophase. Die Spindel zerreißt, die Spindelfäden schwinden zum Teil, so daß die Tochterchromosomen frei werden. Spindelreste bleiben jedoch noch erhalten, und



zwar nahe der Chromatinmasse. Aus beiden Elementen setzt sich der Tochternucleolus zusammen, der in den jüngsten Stadien der Tochterkerne wieder der einzige hervortretende Bestandteil ist. Im Gegensatz zu GRIGGS und KUSANO hat BALLY (bei *S. taraxaci*) beobachtet, daß die Spindelreste nicht zur Bildung der neuen Kerne verbraucht werden, sondern vor ihrer endlichen Auflösung noch längere Zeit in Form von mehr oder weniger gekrümmten Stäben im Cytoplasma erhalten bleiben. Über die Entstehung der Membran der Tochterkerne liegen verschiedene Beobachtungen vor. Nach KUSANO und GRIGGS (also bei *S. puerariae* und *S. decipiens*) entsteht in der Nähe des sich allmählich vergrößernden Tochternucleolus im Cytoplasma eine dichte Masse. Sehr bald läßt sich eine strahlenförmige Anordnung erkennen; es entsteht ein Aster, in dessen Fokalregion ein oder mehrere Körner liegen. Der hyaline Raum um den Nucleolus, der zuerst sphärisch war, wird mehr birnförmig, die Spitze dem Aster zugekehrt (Abb. 16, 17). Nachdem Aster und Nucleolus einander näher gekommen sind, beginnt der hyaline Raum um den Nucleolus sich schärfer gegen das umgebende Cytoplasma abzugrenzen und von dem spitzen Ende ausgehend, bildet sich nun die Membran (Abb. 17, 18).

BALLY hat bei *S. taraxaci* nichts derartiges gesehen. Im schien es vielmehr, als ob die Membranbildung von dem am Ende der Spindel angehäuften Chromatin ausginge. KUSANO's Abbildungen lassen aber wohl keine Zweifel darüber, daß seine Beobachtungen und Deutungen wenigstens für seine Species richtig sind. Die Membranbildung in der von ihm geschilderten Weise ist jedenfalls ein äußerst interessanter Vorgang. Über Centrosomen und Centrosomenähnliche Gebilde in pflanzlichen Zellen scheinen sich ja einstweilen die Ansichten dahin geklärt zu haben, daß bei niederen Pflanzenorganismen derartiges vorkomme, bei höheren dagegen nicht. Doch spielen die Centrosomen, wo sie bisher beobachtet worden sind, offenbar eine andere Rolle, treten auch zu anderen Zeiten auf, als der Aster bei *Synchytrium*, den KUSANO seines abweichenden Charakters wegen Karyodermatoplast nennt. Die typischen Centrosomen treten bekanntlich zu Beginn der Teilung auf und sind offenbar an der Spindelbildung beteiligt. Ähnlich dem Karyodermatoplast verhält sich schon die „Centrosphäre“ bei *Pellia* (CHAMBERLAIN 1903)! Hier sind zwar die Polstrahlungen (in der keimenden Spore) schon zu Beginn der Teilung vorhanden, sie verschwinden aber sehr bald wieder, um erst während der Telophase von neuem zu erscheinen. Auch CHAMBERLAIN spricht die Vermutung aus, daß die Strahlen

bei der Bildung der Kernmembran beteiligt sein könnten. Auch für die Verhältnisse bei Ascomyceten sind ähnliche Andeutungen gemacht (z. B. CLAUSSEN, 1906); aber auch hier sind Zeitpunkt und Zeitdauer des Erscheinens ganz andere als bei *Synchytrium*. Bezüglich der Herkunft des Karyodermatoplasten nimmt KUSANO an, daß er vielleicht von einem extranuclearen Nucleolus stamme. Es würde dann also auch die Kernmembran ein direktes Derivat des Elternkerns sein.

Nachdem die Kernteilungen einige Zeit in schneller Folge angedauert haben (die verschiedene Größe der Kerne im gleichen Sorus deutet vielleicht darauf hin, daß nicht alle sich gleich oft teilen), hat sich auch eine hyaline Membran um den Sorus gebildet, und nun beginnt die zur Sporangienbildung führende Zerklüftung des Sorus.

Dieser Prozeß ist von HARPER (1899) an *S. tarazaci* und *S. decipiens* untersucht worden, von KUSANO an *S. puerariae*, von BALLY wieder an *S. tarazaci*, von RYTZ (1907) an *S. succisae*. Danach lassen sich zwei Formen dieses Vorganges unterscheiden. In dem einen Fall (HARPER, bei *S. decipiens*) findet eine Art Schrumpfung des Sorus statt, der Öl und Wasser abgibt. Man sieht dann solche Exkretmassen, die sich natürlich in Osmiumsäure (also bei FLEMING-Fixierung) stark schwärzen, im Cytoplasma oder zwischen der äußeren Membran und dem Cytoplasma. Sie sind innen stark vacuolisiert, nach außen mehr hyalin. In diesem Fall entstehen tiefe Furchen, meist radial angeordnet, von der Peripherie in das Innere des Sorus fortschreitend, der dadurch in wenige, unregelmäßige Segmente geteilt wird (Abb. 19). Diese Segmente werden wieder in kleine, und zwar zuletzt ziemlich gleichmäßige Teile geteilt. Sie sind abgerandet und ohne Zusammenhang miteinander. In dieser Weise geht vielleicht auch die Sporangienbildung bei *S. pilificum* und bei *S. pyriforme* (TOBLER, 1912) vor sich; ich habe bei beiden Species nie eckige, sondern immer nur kugelige, lose in der Membran liegende Sporangien gesehen.

Im anderen Fall, also wenn keine Schrumpfung eintritt, wie z. B. bei *S. puerariae* (für die anderen Arten finde ich keine bestimmten Angaben darüber; die lose Anordnung der Sporangien in Textfig. 1 bei BALLY läßt eigentlich auch auf Schrumpfung schließen), findet eine annähernd simultane Aufteilung des Sorus in ziemlich kleine, polyedrische, eng aneinander gepreßte Segmente statt (Abb. 20).

HARPER hat bei *S. decipiens* beobachtet, daß die Zerklüftung so lange fortschreitet, bis einkernige Segmente entstanden sind. Die Kerne dieser „Protosporen“ vermehren sich dann wieder durch sukzessive Teilungen und es entstehen vielkernige Sporangien. Für

die Bildung der die Segmente trennenden Wände werden wenigstens für *S. decipiens* von GRIGGS und KUSANO zwei Möglichkeiten angegeben: einerseits Bildung von außen her (HARPER), oder selbständige Entstehung im Cytoplasma.

Bei *S. decipiens* (HARPER) und bei *S. succisae* (RYTZ) wurde im Gegensatz zu KUSANO (*S. puerariae*) beobachtet, daß die Kernteilungen noch während der Zerklüftung andauern. BALLY gibt für *S. taraxaci* an, daß innerhalb jedes Segmentes die Kernteilungen isochron verlaufen, daß aber in dieser Beziehung die einzelnen Segmente ganz unabhängig voneinander sind, so daß man innerhalb eines Sorus die verschiedensten Stadien gleichzeitig findet. Er gibt ferner an, daß die Teilungen im zerklüfteten Sorus von denen im unzerklüfteten sich hauptsächlich durch das Verhalten des Nucleolus unterscheiden, der völlig aufgebraucht zu werden scheint. Nach KUSANO verhält er sich dagegen bei *S. puerariae* auch bei den spätesten Teilungen ebenso wie in den früheren; GRIGGS gibt für *S. decipiens* beide Möglichkeiten an.

Ein isoliertes Schwärmsporangium in frischem Zustand von *S. pilificum* ist in Fig. 21 abgebildet. Es zeigt im Zentrum eine große Vacuole, um diese ein feinkörniges Plasma mit der Wand anliegendem Kern. Dagegen bieten fixierte und mit Färbemitteln (Dreifachfärbung nach FLEMMING) behandelte Präparate Bilder, die denen der unzerklüfteten Sori viel ähnlicher sehen: Innerhalb einer scheinbar stark gequollenen, zart grau gefärbten Membran liegt ein grau-violettes Plasma mit feinen Fädchen und Körnern; im Zentrum ein Kernraum mit einem großen, vacuolenhaltigen, unregelmäßigen Nucleolus und mehreren kleineren Körpern (Chromatinkörner, vgl. BALLY p. 110ff.), die sämtlich intensiv rot gefärbt erscheinen. In Fig. 22, 23, 24 ist der primäre Nucleolus ganz schwach gefärbt, die Chromatinkörner dagegen, die zwar kleiner aber viel zahlreicher sind, besonders intensiv. Offenbar findet hier die Bildung von Proto-sporen statt, wie bei *S. decipiens*.

Auch KUSANO gibt für *S. puerariae* an, daß in den jungen Sporangien verhältnismäßig wenig Cytoplasma vorhanden sei, dagegen seien sie sehr vacuolenhaltig. Das Plasma wird dichter, während die Kerne sich vermehren. Die Wand wird als dünn, nicht doppelt konturiert, bezeichnet; ich habe an den frischen Sporangien von *S. pilificum* deutlich doppelte Konturen gesehen. Die Angabe von KUSANO, daß die Sporangien zuerst aneinandergedrückt liegen, dann abgerundet und frei, später, nach weiterem Wachstum, wieder fest aneinandergedrückt und vieleckig, scheint mir der Nachprüfung zu be-

dürfen. Das mittlere Stadium könnte doch leicht durch fehlerhafte Fixierung vorgetäuscht sein. — Unregelmäßig geformte Nucleolen, die offenbar Chromatin abgeben, beschreibt auch BALLY für *S. taraxaci*. BALLY beobachtete auch bei den Kernteilungen im Sporangium vier Chromosomen bei seiner Art, KUSANO bei *S. puerariae* 5. Nach seiner Schätzung finden im Sporangium 5—6 Kernteilungen statt, da in dem (zu Beginn schon) mehrkernigen Sporangium 5—6 Kerne enthalten sind, dagegen zur Reifezeit 200—300 Schwärmsporen.

Die Kerne sind schließlich außerordentlich klein (Abb. 25). Die Schwärmsporen (Abb. 26) erscheinen nach dem Ausschlüpfen größer als vorher, wohl weil sie Wasser aufgenommen haben; das vorher fein verteilte Oel erscheint nun in größeren Tropfen. Über Membran- und Geißelbildung ist bisher nichts bekannt.

#### IV. Biologie.

Die Synchytrien sind bisher als Bewohner von Blütenpflanzen, Farnen und Moosen bekannt. Sie leben fast ausschließlich in solchen Wirten, denen wenigstens vorübergehend ein größeres Quantum von Feuchtigkeit zur Verfügung steht. Daher findet sich der Pilz vorzugsweise auf feuchten, zuzeiten überschwemmten Wiesen, in Gräben, Bodensenken, Sumpfland, Schutthalden, dann im Hochgebirge (bis gegen 2500 m!) an Stellen, an denen der Schnee bis ins Frühjahr hinein liegt. Eine Ausnahme scheint das *S. wurthii* zu bilden (vgl. S. 179), das auf hohen Eisenbahndämmen wachsen und nur Regenwasser zur Verfügung haben soll. Es könnten ja aber auch da etwa Vertiefungen im Boden vorkommen, in denen das Regenwasser liegen bleibt. — Auf eine Veränderung der äußeren Bedingungen scheint der Pilz mit großer Empfindlichkeit zu reagieren. In einem Graben in der Nähe von Münster i. W. z. B., der früher sehr reichlich *S. aureum*, *pilificum*, *aurantiacum* beherbergte,<sup>1)</sup> ist es

<sup>1)</sup> Es ist vielleicht nicht uninteressant, diesen zeitweise so ertragreichen Standort genauer zu beschreiben, so wie ich ihn 1907 zuerst kennen lernte und damals notierte. Der Graben liegt westlich von dem Dorfe Kinderhaus zwischen einer typischen Heide und einem Kiefernbusch. Am einen Ende läuft er flach aus, der Boden trägt dort feuchten kurzen Rasen (*Drosera*, *Pinguicula*), nach dem anderen Ende zu vertieft er sich und wird dort stellenweise von größeren Weiden überdacht, auch Erlen schließen ihn ein. Seine Breite ist durchschnittlich ca. 40 cm, die Tiefe weniger, die Wölbung ziemlich flach. In der Flora erscheinen: *Hieracium pilosella* mit *Synchytrium*, *Brunella vulgaris* mit *Synchytrium*, *Potentilla anserina*, *Taraxacum*. *Salix repens* steht am Rande, seltener auf dem Grunde des Grabens. Im Winter und Frühjahr ist der Graben mit Wasser gefüllt, z. B. Januar 1908

fast ganz verschwunden, da der Graben stärker beschattet und überwachsen ist, also auch die Wasserverhältnisse sich verändert haben mögen. Natürlich hängt das Verschwinden auch mit den für die Wirtspflanze veränderten Bedingungen (z. B. zu viel Schatten für *Tormentilla*) zusammen. Dieser Graben enthielt im Sommer kein Wasser, dagegen sehr reichlich im Frühjahr. Im Winter ging in kälteren Zeiten das Eis ziemlich tief; darunter fanden sich gewöhnlich frische Rosetten von *Brunella* mit Dauerzellen. An solchen mehrjährigen Pflanzen können offenbar die Gallen auf der lebenden Pflanze überwintern, sie werden also nicht, wie wohl sonst in vielen Fällen, durch Verwesung des Wirtsgewebes frei. Man könnte annehmen, daß sie infolge der Überwinterung auf lebenden Blättern und Stengeln im nächsten Frühjahr vielleicht eine reichlichere, aber lokal beschränktere Infektion hervorrufen, als jene Synchytrien, deren ganze Dauersori frei liegen und vielleicht schon z. T. weggeschwemmt werden.

Dem Standort entspricht in der Regel der Grad der Infektion. In Gräben z. B., in denen die Wirtspflanzen häufig ganz überschwemmt werden, oder an sehr niedrig liegenden Stellen sumpfiger Wiesen, kann der Pilz auch die höhergelegenen Organe der Pflanzen besiedeln, während er sich sonst wohl auf die unteren Blätter und womöglich deren dem Boden aufliegende Unterseite beschränken muß. Übrigens kann das Vorhandensein von Gallen auf höher gelegenen Blättern und Stengeln auch mit einem nachträglichen Strecken der Wirtspflanze zusammenhängen (so bei *S. pilificum*).

Die Ansprüche an Feuchtigkeit scheinen bei den verschiedenen Species ungleich zu sein. Während z. B. die Form auf *Hutchinsia* (Ryrtz 1907, p. 652) an mäßig feuchten Standorten gedeiht, brauchen viele andere Arten geradezu stehendes Wasser. *S. anemones* z. B. kam jahrelang regelmäßig und überaus reichlich auf einer Rasen-

---

unter Eis etwa 20 cm Wasserstand, bei viel Regen auch im Sommer, z. B. Juni 1907 mehr als 10 cm. Vom November an sammeln sich Laub und Äste auf dem Boden, Humus bildend, an, unter dem perennierende Pflanzen grün bleiben (*Brunella* auch unter dem Eis). Die neue Vegetation tritt spät im Jahre hervor, nach dem Auftrocknen und Verwehen des Laubes. Frische Gallen fand ich z. B. zuerst im Juni auf *Brunella*, gleichzeitig auf *Salix repens* (noch?) alte, Anfang Juli auf dieser wieder frische und weiter entwickelte. Die reichste Synchytrien-Entwicklung lag an dem Standort für *S. aureum* auf *Brunella*: Juni bis September, für *S. aureum* auf *Hieracium pilosella*: Juli, für *S. pilificum* auf *Tormentilla*: September. Infiziert waren vor allem Exemplare auf der Sohle des Grabens, nicht solche am Rande auf mehr als halber Höhe. Von der höher stehenden *Salix repens* bogen sich die Zweige herab.

ecke vor, die in jedem Frühjahr eine Zeitlang überschwemmt war. Sobald infolge der Ausbesserung der diesen Rasen umgebenden Wege die Überschwemmungen ausblieben, verschwand trotz reichlicher Regenfälle und Feuchtigkeit des Bodens auch der Pilz. Andererseits entspricht offenbar ein dauerndes Unterwasserstehen nicht den Lebensbedingungen des Pilzes, denn es ist ja kein Fall der Infektion von Wasserpflanzen bekannt.

Die Notwendigkeit des Wassers für die Keimung hat auch das Experiment gezeigt; schon DE BARY und WORONIN brachten Sporangien von *S. taraxaci* zum schnellen und reichlichen Auskeimen, wenn sie infizierte Blätter in Wasser legten. Interessant ist bei solchen Versuchen, daß die Dauerzellen nur weniger Formen schon im Herbst zum Keimen zu bringen sind. Bei *S. globosum* gelang es zwar SCHRÖTER (1875) die Sporangienbildung zu veranlassen, aber weiter ging es auch hier nicht. Andere Arten dagegen, wie *S. pilificum*, brauchen offenbar die Ruhezeit und möglichst den natürlichen angepaßte Verhältnisse, um in der Kultur zu keimen. Bei *S. anemones* beobachtete SCHRÖTER (1875) sogar, daß die Sori sich nur dann weiterentwickelten, wenn sie Ende des Winters gesammelt wurden; alle seine Versuche, im Herbst gesammeltes Material zur Keimung zu bringen, schlugen fehl. Wechsel und Gegensätze usw. scheinen bei der Keimung möglicherweise fördernd zu wirken. So meint RYTZ (1907 p. 650) bei *S. aureum*, nach vorübergehendem Aufenthalt des kultivierten Materials in der Kälte, besonders reiche Sporangienentwicklung gefunden zu haben. MAGNUS (1874) erhielt Keimung an vorübergehend ausgetrocknetem Material.

Mit den Feuchtigkeitsverhältnissen des Standorts hängt aufs Innigste die Entwicklung des Synchroniums zusammen. In den überwiegenden Fällen, in denen die Wirtspflanze auf nur vorübergehend genügend feuchten Stellen wächst, ist der Entwicklungsgang der folgende: Keimung der Dauerzellen und Einwanderung der Sporen in neue Wirte zur Zeit des reichlichen Wasservorrats, dann aber sehr bald Bildung der Dauerzellen, wie z. B. bei *S. anemones* schon im April und Mai, bei *S. pilificum* (das später erscheint) im Juni. Dagegen bei Formen wie *S. taraxaci* z. B., die auf dauernd feuchtem Boden vorkommen, ist die Einschiebung mehrerer Zoosporengenerationen möglich. Natürlich hängt dieser Unterschied im Entwicklungsgang auch von anderen Faktoren ab, z. B. von der Lebensdauer der Wirtspflanze (sehr kurz bei *Anemone*, sehr lang bei *Taraxacum*, *Stellaria* usw.), ferner daran, daß z. B. *Taraxacum* dauernd seine Rosettenblätter behält, die dem feuchten Boden am nächsten sind.

Mit klimatologischen, bzw. Standortsverhältnissen mögen auch Abweichungen von dem angedeuteten Entwicklungsrhythmus zusammenhängen, wie z. B. die Ausbildung von dickwandigen („Dauer“-)Sori bei *S. wurthii* (RYTZ 1907), die ohne Ruhepause keimen können, also vielleicht unseren Samensporangien analog und nur dem trockeneren Standort entsprechend durch die dicke Membran besser geschützt sind. Andererseits hat KUSANO beobachtet, daß die dünnwandigen Sori von *S. puerariae* auf der lebenden Pflanze überwintern; diese Form braucht also offenbar eine Ruhepause, aber keinen besonderen Schutz für die Zwischenzeit.

Von den erwähnten Verschiedenheiten wird auch die Dauer der einzelnen Lebensperioden des Pilzes abhängen. Bei *S. anemones* z. B. wird die Bildung der Sporangien und der Zoosporen, sowie die Jugendentwicklung des Sorus in sehr kurzer Zeit erfolgen, während die Ruhezeit etwa 10 Monate dauern kann. Bei *S. taraxaci* dagegen z. B. ist die Vegetationszeit fast ebenso lang wie die Ruhezeit.

Die Infektion geschieht in vielen Fällen dadurch, daß die Schwärmspore sich in einer Epidermiszelle des Wirts einbohrt, und zwar wird offenbar die Nähe der Blattnerven bevorzugt (THOMAS 1889). Zuweilen aber dringt der Pilz durch Spaltöffnungen hindurch in das subepidermale Gewebe ein. Wirklich beobachtet ist dieser Fall nur von KUSANO (1909) an *S. puerariae* (Entwicklung ausschließlich in chlorophyllfreien subepidermalen Zellen, vgl. S. 211), es mögen sich aber auch die Gallenbilder mancher anderer Formen auf diese Weise erklären. Der Pilz könnte von den Spaltöffnungen aus ja auch in Epidermiszellen eindringen. Ich möchte an dieser Stelle einen Organismus erwähnen, den ich häufig an Blattschnitten von *Salix repens* fand: eine amöboide etwa birnförmige Spore, deren Inhalt sich bei Dreifachfärbung violett färbt, bis auf die intensiv sich rötende Kernsubstanz, dringt durch die Spaltöffnungen in die Atemhöhle und wächst dort stark an (Abb. 65—67). Ihr Plasma ist jetzt ganz grobschaumig, färbt sich graublau und umschließt viele große Vacuolen. Ferner ist ein intensiv blau gefärbter, kugliger Körper zu erkennen, zuweilen mit dunkler tingierten kleineren Kugeln darauf und ein oder zwei sich orange-rot färbende unregelmäßig geformte Körper. Vielleicht bilden diese zwei (bzw. drei) Bestandteile zusammen den Kern; eine Membran habe ich nie gesehen. Wohl aber glaube ich eine zarte Membran um den ganzen Fremdkörper beobachtet zu haben. Um was für einen Organismus es sich handelt, kann ich nach den wenigen mir bekannten Stadien nicht entscheiden; es ist wohl

anzunehmen, daß wir es mit einer Chytridinee zu tun haben. An dieser Stelle scheinen mir die Abb. 67 am interessantesten, die die Einkapselung im Wirtsgewebe darstellen.

An Synchytrien kennen wir ferner noch die Infektion von Haarzellen, wie sie die Regel bildet bei *S. trichophilum* und gelegentlich vorkommt bei *S. taraxaci* und *S. papillatum*.

Schließlich sei noch das biologisch sehr interessante Verhalten von *S. papillatum* (vgl. S. 172) erwähnt. Die auf den dauernd steifen und grünen Blättern befindlichen Gallen gelangen dadurch in den Erdboden, daß sie an einer verdünnten Stelle der stielartigen Gallenbasis abbrechen und zu Boden fallen. Hier wird das Ausreten der Schwärmer durch dünne und leichter zerreißende Stellen (nur bei *S. papillatum* nicht bei der Var. *marlothianum* eigentliche Papillen bildend) in der Wandung der Galle erleichtert. — Ein regelmäßiges Abbrechen eines Teiles der Galle kommt auch nach RYRZ (1907) bei *S. cupulatum* vor, wo das obere Drittel der papillenförmigen Zelle abbricht und ein regelmäßig gestalteter Becher zurückbleibt (l. c. Abb. 20).

### V. Einfluß des Pilzes auf die Wirtspflanze.

Die Synchytrien sind in der Regel keine wirklich schädlichen Parasiten, denn sie pflegen das Gedeihen der infizierten Pflanze kaum oder gar nicht zu beeinflussen. In den meisten Fällen kommt die Wirtspflanze ganz normal zum Blühen und Fruchten. Bei sehr reichlicher Infektion pflegen sich die einzelnen befallenen Blätter zu kräuseln und zusammenzurollen, die Stengel anzuschwellen usw., aber nur ganz selten ist ein Eingehen des Wirtes oder gar des ganzen Bestandes zusammenstehender infizierter Pflanzen beobachtet worden, wie z. B. in zwei Fällen infolge der Infektion durch *S. mercurialis*. Ein echter Schädling dagegen ist *S. endobioticum*, das ja aber überhaupt innerhalb der Gattung eine etwas gesonderte Stellung einnimmt.

Im einfachsten Fall beschränkt sich die Wirkung des Pilzes auf eine Vergrößerung der befallenen Zelle (Beispiele: *S. myosotidis*, *S. pyriforme* (Abb. 57), ohne daß die benachbarten Zellen irgendwie in Mitleidenschaft gezogen würden. Wo das aber eintritt, kann es in verschiedener Weise geschehen.

1. Die Nachbarzellen werden mehr oder weniger vergrößert ohne sich aber zu teilen. Beispiel: *S. anemones* (Abb. 38), *S. aureum* f. *saxifragae*.

2. Die infizierte Zelle wächst vor allem in die Tiefe, wodurch die



tiefer gelegenen Zellschichten z. T. zusammengedrückt z. T. im Wachstum behindert werden. Beispiele: *S. ulmariae* (Abb. 50), *S. johansonii* (Abb. 54).

3. Die benachbarten Epidermiszellen teilen sich wiederholt und umgeben die Nährzelle mit einer mehr oder weniger komplizierten Umwallung. Beispiele: *S. mercurialis* (Abb. 46), *S. aurantiacum* (Abb. 44), *S. phegopteridis* (Abb. 56), *S. holwayi* (Abb. 45).

Diese verschiedenen Arten der Warzenbildung, von denen man die erste als „einfache Warze“, die dritte als typische „zusammengesetzte Warze“ bezeichnet, und zwischen denen alle möglichen Übergänge vorkommen (z. B. bei den Formen von *S. aureum*) sind nur selten für eine Art spezifisch. RYZ (1907) sagt mit Recht, daß man zunächst, um die charakteristische Warzenform festzustellen, nur die vereinzelt stehenden Gallen berücksichtigen dürfe. Denn es ist ohne weiteres begreiflich, daß einzeln stehende Zellen zusammengesetzte Warzen bilden können, während dort, wo mehrere nebeneinanderliegende Zellen infiziert sind, die Beteiligung der nichtbesiedelten Zellen ausfällt. Dagegen gibt es dann auch wieder Fälle, in denen die Bildung einer Umwallung von mehreren Nährzellen die Regel ist, z. B. bei *S. succisae* (Abb. 31) und *S. pluriannulatum*.

Immerhin ist das Charakteristikum „Warzenform“ nicht ganz zu verwerfen; man muß eben nur bedenken, daß es sich um die vorwiegende Form und außerdem die einzelstehenden Gallen handelt. In fast all diesen Fällen kann neben der Vermehrung von Nachbarzellen auch eine teilweise Auflösung derselben eintreten; es kommt nach KUSANO (1909) dadurch, daß der Pilz ein Enzym ausscheidet und so die Membranen auflöst, ein sog. „Symplast“ zustande, bei dem sich oft sehr lange noch an der Zahl der Kerne die Zahl der ursprünglich vorhanden gewesenen Zellen feststellen läßt.

Eine auffallende Erscheinung ist die Teilung der infizierten Zellen bei *S. endobioticum* (vgl. S. 167), die bei den Sychytrien keine Analogie hat, aber an ähnliche Vorgänge bei *Plasmodiophora brassicae* erinnert.

Interessant ist schließlich die Veränderung des Wirtszellenkerns. Er ist fast immer sehr stark vergrößert, in manchen Fällen hat man merkwürdige Lappungen und Kanalsysteme gesehen (v. GUTTENBERG 1909, an *S. anomalum*, *S. anemones*), die bei den betr. Arten besprochen sind (vgl. S. 194, 195). v. GUTTENBERG ist der Meinung, daß den Kanälen dieser in der Regel der Sychytriumwandung nahe liegenden Kerne eine nahrungsleitende Rolle zukommt. Ich muß gestehen, daß mir der Gedanke an eine pathologische Fragmentation dieser Kerne ebenso einleuchtend ist, besonders deshalb, weil offen-

bar Derivate des Nucleolus immer in abgeschnürten oder sich abschnürenden Teilen des Kerns liegen (Abb. 42, 43).

Der Inhalt der Nährzelle ist sehr verschieden, oft sehr reichlich, manchmal schaumig (*S. anemones*), oft bröckelig, vertrocknet, fast gummiartig homogen erscheinend (*S. johansonii*).<sup>1)</sup> In manchen Fällen ist ein auffallend starker Chlorophyllgehalt festzustellen, z. B. *S. viride*, *S. pyriforme*. Schließlich wäre noch das Auftreten von Anthocyan in den Wirtszellen und zuweilen dem Nachbargewebe zu erwähnen, wie es bei *S. anemones aurantiacum*, *rugulosum*, *rubrocinctum* vorkommt. Dies Auftreten besonderer Inhaltsstoffe charakterisiert denn als Gallen auch solche Synchytriuminfektionen, bei denen eine Zellwucherung nicht eintritt.

## VI. Geographische Verbreitung.

Die geographische Verbreitung der Synchytrien ist nicht immer genügend klar. Die Zusammenstellung der Fundorte nach Ländern dürfte viel eher ein Bild der Durchforschung der Chytridiaceenflora der Bezirke als ein Ausdruck des wirklichen Vorkommens sein.

Allgemein in Europa kommen vor: *S. anemones* und *aureum*.

In Deutschland sind bisher gefunden: *S. anemones*, *anomalum*, *aurantiacum*, *aureum*, (*centranthi*), (*dendriticum*), *endobioticum*, *fulgens*, *globosum*, *laetum*, *mercurialis*, *montanum*, *muscicola*, *myosotidis*, *pilificum*, *potentillae*, *pyriforme*, *rubrocinctum*, *sanguineum*, (*solani*), *stellariae*, *succisae*, *taraxaci*, *trichophilum*, (*trifolii*), *viride*;

in Österreich (ohne Böhmen und Tirol): *S. anemones*, *aureum*, *cupulatum*, *mercurialis*, *niesslii*, *taraxaci*;

in Böhmen: *S. anemones*, *anomalum*, *aureum*, *mercurialis*, *niesslii*, *potentillae*, *succisae*;

in Tirol: *S. alpinum*, *anemones*, *anomalum*, *aureum*, *cupulatum*, *laetum*, *mercurialis*, *montanum*, *stellariae*, *succisae*, *taraxaci*;

in der Schweiz: *S. alpicola*, *alpinum*, *aureum*, *cupulatum*, *dendriticum*, *drabae*, *fulgens*, *galii*, *infestans*, *mercurialis*, *potentillae*, *pyriforme*, *saxifragae*, *taraxaci*, *trichophilum*, *vulgatum*;

in Skandinavien: *S. anomalum*, *athyrii*, *aureum*, *cupulatum*, *globosum*, *johansonii*, *laetum*, *myosotidis*, *phlegopteridis*, *potentillae*, *rubrocinctum*, *stellariae*, *succisae*;

<sup>1)</sup> Natürlich ist der Inhalt auch in den verschiedenen Entwicklungsstadien verschiedenartig, und da die Beschreibungen oft nur auf ein Stadium zurückgehen ist Vorsicht im Vergleich dieser Verhältnisse geboten.

in Italien: *S. alpinum*, *plantagineum*?, *taraxaci*, (*trifolii*);

in Frankreich: *S. mercurialis* u. *taraxaci*;

in England: *S. endobioticum*, (*solani*);

in Belgien u. Holland: *S. anomalum*, *mercurialis*, *taraxaci*;

in Rußland: *S. chrysosplenii* (?), *globosum*, *selaginellae* (?), *punctum urticae*;

aus Afrika kennen wir: *S. anemones* var. *ranunculi* (Tunis).

*S. papillatum* (Teneriffa, Guadeloupe, Kap). *S. shuteriae* (D.-Ostafrika);

aus Asien: *S. (centranthi)* (Persien). *S. (iridis)* (Persien). *S.*

*puerariae* (Japan). *S. rytzii* (Ostindien). *S. wurthii* (Java);

aus Australien: *S. succisae*, *taraxaci*; *S. melicopidis*? (Neuseeland);

aus Nordamerika: *S. anomalum*, *asari*, *aureum*, *caricis*, *decipiens*, *fulgens*, *geranii*, *groenlandicum*? *holwayi*, *innominatum*, (*jonesii*), *mercurialis*, *myosotidis*, *papillatum*, *plantagineum*, *pluriannulatum*, *rugulosum*, *scirpi*, *taraxaci*, *vaccinii*;

aus Südamerika: *S. (aecidioides)*, *abnorme*?, *achyroclines*, *andinum*, *australe*, *bonaërense*, *cruciferarum*?, *decipiens*, *echii*, *picrosiae*?

Die Gattung *S.* ist demnach sicher kosmopolitisch, einige Arten vielleicht ebenfalls, insbesondere die auf kosmopolitischen Wirtspflanzen spezialisierten oder auf vielen verschiedenen Wirten gefundenen (*S. aureum*!). Oft liegt es sicher nur an der Unauffälligkeit der Objekte, daß sie bisher den Beobachtern entgingen, der Reichtum einiger beschränkter Gebiete, die wirklich erforscht sind, so Schlesien (SCHRÖTER!), Tirol (MAGNUS!) spricht dafür und bedeutet nicht etwa eine biologische Besonderheit des Gebietes.

## Spezieller Teil.

### VII. Die Gattung *Synchytrium*.

Die Definition der Gattung, wie die ursprünglichen Autoren (DE BARY u. WORONIN 1863) sie aufgestellt haben, ist bereits an anderer Stelle wiedergegeben (vgl. S. 142). Durch die Beobachtung der Autoren selbst wird jedoch die Definition etwas eingeschränkt. Denn gerade ihr klassisches Objekt, *S. taraxaci*, bildet nach ihren Untersuchungen Dauerzellen, aus denen ohne vorhergehende Bildung

von Sporangien Zoosporen entstehen. Solche Formen wären aber etwa als Übergang zu der Gattung *Chytridium* aufzufassen, bei der wiederum dies Verhalten die Regel und die Bildung von Sporangien nie beobachtet worden ist.

Noch näher schließlich stünden den Chytridiaceen Formen wie *S. endobioticum* (PERCIVAL 1900), bei denen auch die dünnwandigen „Sommersori“ zuweilen ein einziges Sporangium darstellen, die dickwandigen „Dauer“-sori dagegen oft keine Ruhezeit haben, sondern ihre Schwärmer noch im ersten Sommer (ohne Sporangienbildung) entstehen lassen. Hierher würde wahrscheinlich auch *S. dendriticum* gehören, das, soweit ich nach Herbarmaterial urteilen kann, dem *S. endobioticum* im Habitus sehr ähnlich ist (vgl. S. 206).

Die Einheitlichkeit der Gattung soll in Übereinstimmung mit der letzten Zusammenstellung (v. MINDEN, 1911) gewahrt bleiben, denn solche im wesentlichen biologische Unterschiede, wie sie das SCHROETER'sche „Synchytrium“ „Pycnochytrium (SCHROETER 1897) unterscheiden, genügen doch nicht zur Aufstellung getrennter Gattungen. Doch läßt sich die Zusammenfassung der zahlreichen Arten in wenige Untergruppen etwas übersichtlicher gestalten. Neue Namen für diese Gruppen einzuführen, hat aus praktischen Gründen gewiß etwas Mißliches, doch sind die bestehenden einerseits an sich z. T. nicht bezeichnend, andererseits sind die Teile des Systems etwas inkongruent. Es sollen deshalb die Arten in zwei Hauptgruppen (mit je zwei Untergruppen) eingefügt werden, von denen die eine dem früheren *Pycnochytrium* entspricht, die aber, weil sie durch die Bildung nur einer Sommergeneration charakterisiert ist, *Haplochytrium* heißen soll. Im Gegensatz dazu würde die andere Hauptgruppe *Pleiochytrium* heißen müssen.

Die Bezeichnung „*Eusynchytrium*“ muß wohl aus historischen Gründen beibehalten werden, weil ihr eben das klassische *S. taraxaci* von DE BARY-WORONIN angehört; der Name „*Mesochytrium*“ deutet den Übergang zur zweiten Hauptgruppe an. Bei den Eusynchytrien Sporangienbildung auf der lebenden Pflanze, innerhalb der Membran der Initialzelle; bei den Mesochytrien bilden sich die Sporangien zwar auch noch auf der Wirtspflanze, auch innerhalb der Nährzelle, aber außerhalb des ursprünglichen Vegetationskörpers; bei den Haplochytrien schließlich entstehen sie erst außerhalb der Wirtspflanze. Die Trennung der Gruppe *Haplochytrium* nach der Färbung des Sporeinhalts in *Chryso-* und *Leucochytrium* bleibt natürlich bestehen. Doch ist auch dies Charakteristikum nicht ganz konstant, der Farbstoffinhalt kann z. B. mit dem Alter wechseln. So gut sich die

alte Gruppierung in Chryso- und Leucochytrien bisher hat durchführen lassen (wo viele Formen nur einmal bekannt oder untersucht sind!), so zweifelhaft erscheint sie doch. Vielfach verändert das Öl seine Farbe (Bestimmungen nach Herbarmaterial sind darin wertlos!) (vgl. bei *aureum vulgatum* S. 184). Übrigens haben RYTZ (1907, p. 805) u. JUEL (1893, p. 246) sich gleichfalls so ausgesprochen. — Der herkömmliche Ausdruck „Dauerspore“ ist auch hier (vgl. S. 147) durch die Bezeichnung „Dauersorus“ ersetzt. Das Charakteristikum „Gallen zusammengesetzt“ bew. „Gallen einfach“, darf man, wie auch v. MINDEN (1911) hervorhebt, nur so verstehen, daß die betreffenden Arten hauptsächlich, aber nicht etwa ausschließlich, zusammengesetzte bzw. einfache Gallen bilden. Über den Wert der Warzenform als Unterscheidungsmerkmal vgl. auch S. 161 (RYTZ 1907). Auch die Benutzung der Größenverhältnisse, z. B. der Dauersori oder der Sporangien, zur Unterscheidung der Arten, ist bei der großen Variabilität dieses Charakteristikums nicht sehr glücklich, doch muß wohl einstweilen daran wie an den anderen festgehalten werden, bis sich etwa brauchbare biologische Momente (vgl. LÜDI 1901, 1902, RYTZ 1907) dazu finden. Bei Versuchen über die Infektion ist freilich zu bedenken, daß wirklich maßgebend nur die positiven Resultate sind; bei den negativen könnte höchstens eine außerordentlich große Zahl und unter verschiedenen Verhältnissen ausgeführt, entscheidend sein. In dieser Hinsicht bietet die Gattung noch ein dankbares Arbeitsfeld.

Was die Stellung der Gattung im System betrifft, so kann man darüber noch kein abschließendes Urteil fällen, weil so viele Formen bisher nur oberflächlich morphologisch bekannt sind. Entwicklungsgeschichtliche und cytologische Befunde lassen die Meinung von PAVILLARD recht einleuchtend erscheinen, daß die Chytridiaceen überhaupt den Sporozoen nahe stehen, speziell aber kommt die Ähnlichkeit in Betracht für die Gattung *Synchytrium* selbst, so daß diese vielleicht innerhalb Chytridiaceen als besondere Reihe zu betrachten ist, von denen die anderen Gattungen vermutlich abstammen (vgl. BALLY 1911, PAVILLARD). Wie nötig aber hierfür cytologische Kenntnisse sind, lehrt NEMEC's (1911) Arbeit, in der er sein neues *Sorolpidium* nur durch die andersartigen Kernteilungen glaubt von *Synchytrium* trennen zu können.

Die Übersicht über die Arten der Gattung würde sich nach dem Gesagten also folgendermaßen gestalten:<sup>1)</sup>

<sup>1)</sup> Nur die hier genannten Arten sind mit Sicherheit unterzubringen. Von den meisten steht die Zugehörigkeit zu I oder II nicht fest.

I. Bildung mehrerer Zoosporengenerationen in einem Sommer; zuletzt Bildung eines Dauersorus. Inhalt rotgelb.

### *Pleiochytrium.*

A. Bildung der Dauerspore innerhalb der Initialzelle.

#### *Eusynchytrium.*

1. *S. endobioticum*, 2. *fulgens*, 3. *geranii*, 4. *papillatum*, 5. *taraxaci*, 6. *trichophilum*.

B. Bildung der Sporangiosori außerhalb der Initialzelle, aber noch auf der lebenden Pflanze.

#### *Mesochytrium.*

7. *S. stellariae*, 8. *succisae* 9. *wurthii*.

II. Direkte Bildung einer „Dauerspore“ (Dauersorus) Sporangienbildung erst nach Verwesung der Wirtspflanze (*Pycnochytrium*).

### *Haplochytrium.*

A. Inhalt gelb.

#### *Chrysochytrium.*

10. *S. aureum* und Verwandte, 11. *aurantiacum*, 12. *laetum*, 13. *myosotidis*, 14. *pilificum*, 15. *potentillae*, 16. *punctum*, 17. *ulmariae*.

B. Inhalt farblos.

#### *Leucochytrium.*

18. *alpinum*, 19. *anemones*, 20. *anomalum*, 21. *globosum*, 22. *holwayi*, 23. *mercurialis*, 24. *niesslii*, 25. *punctatum*, 26. *rubrocinctum*.

Außer diesen 26 besser bekannten Arten sind noch 25 sichere Species bekannt, bei denen die Entscheidung, ob sie zu *Pleio-* oder *Haplochytrium* gehören, vorderhand noch nicht zu fällen ist. Außerdem bleiben noch 12 unsichere Arten, die vielleicht keine Angehörigen unserer Gattung sind. Die auszuschließenden hier mit aufzuzählen, schien mir zum Schluß angebracht.

Die Systematik der Gattung bleibt selbst nach Einführung der biologischen Gruppierung nach Generationszahlen, wie ich sie versuche, noch recht mangelhaft, es ist in noch viel höherem Grade nötig, als es LÜDI (1901) tat und ich es verlange, die Biologie zu Worte kommen zu lassen. Daneben kann auch die Cytologie uns sicher fördern. Die Infektionsversuche RYRZ'S (1907) ergeben dagegen zwar bio-

logisch wichtige Typen, aber sind doch für die Gruppierung der Formen nicht so bedeutsam. Zusammenhänge, nähere Verwandtschaft, starke Ähnlichkeit bestehen hier und da unter den Angehörigen einiger Untergruppen, die Befunde genügen aber nicht, um innerhalb der Gruppen die Arten zu ordnen. Die Uebersicht wird deshalb in diesen Bezirken die Arten nur alphabetisch aufführen.

### VIII. Die Arten von *Sychytrium*.

#### 1. *S. endobioticum* (SCHILB.) PERCL. 1910.

**Synonym:** *Chrysophlyctis endobiotica* SCHILBERSZKY.

**Literatur:** SCHILBERSZKY, Ber. d. deutsch. bot. Ges. XIV (1896) p. 36. — SACCARDO, Sylloge XIV (1899) p. 447. — POTTER, Journ. of Board of Agriculture IX (1902) p. 320. — LINDAU, in Sorauer Handb. d. Pfl.-Krankheiten 2 (1908) p. 115. — JOHNSON, The scient. Proc. of the Royal Dubl. Soc. XII (1909) p. 131. — PERCIVAL, Centralbl. f. Bakteriol. u. Parasitenk. 2. Abt. XXV (1911) p. 440. — BALLY, Pringsh. Jahrb. L (1911) p. 117. — v. MINDEN, in Krypt.-Fl. der Mark Brandenburg V (1911) p. 28.

**Vorkommen:** Ungarn, England, Deutschland, Nordamerika.

SCHILBERSZKY beschrieb den Pilz als *Chrysophlyctis endobiotica*. Er fand ihn als wirklichen Schädling in Kartoffelknollen und -wurzeln; nach POTTER (1902) soll er auch an den Blättern Auswüchse erzeugen können. Seitdem ist die Krankheit in vielen anderen Gegenden, auch Deutschlands, beobachtet worden. — Das äußere Infektionsbild ist ausgesprochen das einer Schorfkrankheit; BALLY (1911) bezeichnet die Geschwülste als kataplasmatische Gallen, die nach KÜSTER's Nomenklatur ein wenig differenziertes Gewebe und sehr schwankende Form- und Größenverhältnisse haben.

Die Schwärmosporen dringen wahrscheinlich durch die Augen in die Knollen ein (an den Wurzeln ist die Epidermis ja ohnehin zart). Der Parasit beschränkt sich aber hier nicht auf oberflächlich gelegene Zellagen, sondern man findet ihn in vielen Schichten des Gewebes übereinander. Nach BALLY (1911) kommt dies Eindringen in die Tiefe dadurch zustande, daß das Wirtsgewebe, also speziell die infizierten Zellen, imstande sind, sich weiter zu teilen. In solchen Wirtszellen sind auch gelaapte Kerne beobachtet worden, wie sie an anderer Stelle (vgl. S. 148) besprochen sind.

Die meisten Pilzkörper, die man im Sommer findet, stellen eine Art Dauersori (vgl. Abb. 27) dar, die einen Durchmesser von 50 bis 80  $\mu$  und eine dicke goldgelbe Umhüllung besitzen, welche aber im

Gegensatz zu anderen derartigen Membranen nach Angabe von BALLY (1911) ein Derivat der Wirtszelle ist. In dieser Hülle, die bis  $2,5 \mu$  dick wird, ruht ein kugeliges Pilzkörper von  $40-50 \mu$  Durchmesser. Er enthält ein wabiges Cytoplasma, farblose Öltröpfchen und einen Kern; das Stadium ist durchaus dem entsprechenden anderer Synchytrien ähnlich. Solche Sori<sup>1)</sup> überdauern entweder den Winter oder sie entwickeln sich sogleich weiter. In diesem Fall verhalten sie sich ebenso wie andere, eine viel dünnere äußere Membran und weniger Öl besitzende Sori, die einzeln oder zu 2—5 in einer Wirtszelle liegen. Sowohl die Dauerzellen wie die anderen Formen stellen Sporangien dar, in denen sich, nur eben nach kürzerer oder längerer Zwischenzeit, direkt Zoosporen entwickeln. Diesen Vorgang hat BALLY (1911) genauer studiert, und er nimmt an, daß mitotische Kernteilungen nicht stattfinden, daß vielmehr der Kern Chromidien abgibt, die sich auf die Schwärmsporen verteilen, während der primäre Kern bis auf einen Rest verschwindet. Die dickwandigen Sporangien unterscheiden sich von den dünnwandigen durch die Größe des primären Kerns, der bei ersteren  $16-18 \mu$ , bei letzteren durchschnittlich  $22-23 \mu$  Durchmesser hat, ferner sollen nach PERCIVAL nur die ersteren einen Körper, der v. GUTTENBERG's (1909) (vgl. S. 148) „Kerngerüst“ entspricht, im Kern aufweisen.

Die Schwärmsporen, die nach den vorliegenden Beschreibungen durch eine stellenweise Zusammenziehung und Verdichtung des Cytoplasmas zu entstehen scheinen, sind ei- oder birnförmig, besitzen eine Cilie, Chromatinkörnchen und Öl, und haben einen Längsdurchmesser von ca.  $2 \mu$ .

Die Art ist von PERCIVAL (1910) zu den Synchytrien gestellt worden, während BALLY (1911) es wieder für richtiger hielt, eine eigene Gattung aufzustellen. Ich finde aber seine Gründe gegen PERCIVAL's Einordnung nicht einleuchtend genug. Er führt als Einwürfe an: 1. Es ist bisher keine mitotische Teilung des primären Kerns beobachtet worden. Dazu wäre zu bemerken, daß BALLY ebenso wie die meisten anderen Autoren auch an unzweifelhaften Synchytrien keine solche Mitose beobachtet hat, ohne deshalb auf ihr Nichtvorhandensein zu schließen (vgl. BALLY (1911) p. 104). —

<sup>1)</sup> Das, was hier „Sorus“ heißt, entspricht insofern nicht diesem Begriff, als aus ihm direkt Zoosporen hervorgehen. Da indes bei *S. taraxaci* aus den Sommersori Sporangien, aus den Dauerzuständen aber auch unmittelbar Sporen hervorgehen, so sehe ich im vorliegenden Fall nur eine in dieser Richtung fortgeschrittene Entwicklung und spreche der Analogie wegen auch hier von Sori.



2. Bei *S. endobioticum* überwiegen in der ganzen Entwicklung die amitotischen Teilungen. Auch das wäre aber kein prinzipieller Unterschied, denn amitotische Teilungen sind auch an Synchytrien beobachtet worden (vgl. GRIGG's „Irregularitätsperiode“), während andererseits PERCIVAL bei *S. endobioticum* einige Mitosen gesehen hat. — 3. Die Verteilung der Pilzzellen im Wirtsgewebe ist eine ganz andere als bei anderen Formen der Gattung *Synchytrium*. Das liegt aber offenbar an einer Eigentümlichkeit der Wirtspflanze. — Ich finde fast am auffallendsten die Bildung der Zoosporen, der offenbar keine Zerklüftung vorangeht. Ich bin aber der Meinung, daß die Form einstweilen zur Gattung *Synchytrium* gestellt werden muß, ev. als eine Übergangsform etwa zu den Olpidiaceen; jedenfalls eher hierher als zu den Woroninaceen (v. MINDEN (1911) S. 229), deren Schwärmsporen zwei Cilien besitzen und deren Sori erst zur Reifezeit eine Membran aufweisen.

**Diagnose:** Gallis crustaceis, aliquantulum prominentibus, Soris (sporangias) partim membrana crassa chrysaurea solitariis endobioticis in plantae hospitalis parenchymate, sphaericis, minutissimis (40—50  $\mu$  diam.), cellula matricali inflata membrana crassa chrysaurea, partim membrana tenui flava, saepe aggregatis (1—5 in cellula hospitali), zoosporis ovoideis, 2  $\mu$  longis.

Hab. in suberibus radicibusque *Solani tuberosi* in Hungaria, Germania, Britannia, America boreali.

MASSEE (1910, S. 99) hat ein *Synchytrium solani* von *Chrysophlyctis endobiotica* abgetrennt. Er gibt seinem Objekt die Diagnose (nach SACCARDO XXI, 1912, S. 839) wie folgt: „Tubera deformans, verrucoso-leprosa et hinc inde tumentia reddens et nigrificans; excrescentiis usque ad 1—2 cm diam.; sporis perdurantibus matrice immersis, in quaque cellula pro more singulis, maturis profundioribus, globosis, 40—70  $\mu$  diam., tunica duplici, externa fere chitinsa, brunnea, levi, demum diffractis; zoosporis late piriformibus 3—4  $\mu$  diam., 1-ciliatis.“

Nach dieser Diagnose ist eine wirkliche Diskrepanz zwischen den beiden Formen meines Erachtens nicht zu konstruieren. MASSEE'S Angaben gehen in nichts von denen, die inzwischen für die sog. *Chrysophlyctis* zusammengetragen sind, ab. Ich kann die Species *S. solani* neben *S. endobioticum* nicht halten.

## 2. *S. fulgens* SCHRÖTER (1873).

**Literatur:** SCHRÖTER, Hedwigia XII (1873) p. 141. — FARLOW, Bot. Gazette X (1885) p. 239. — SACCARDO, Sylloge VII (1888) p. 292.

— FISCHER, in RABENHORST's Krypt.-Flora I, 4 (1892) p. 50. — SCHRÖTER, in ENGLER-PRANTL I, 1 (1897) p. 72. — v. MINDEN, in Krypt.-Flora der Mark Brandenburg V (1911) p. 291.

Exsiccata: RABENHORST, Fungi europaei Nr. 1656 u. 3173; v. THÜMEN, Mycotheca universalis Nr. 922.

Vorkommen: Deutschland (Juli—November).

SCHRÖTER entdeckte den Pilz auf *Oenothera biennis*, wo er auf den Blättern orangerote Gallen bildet, die sehr klein und gehäuft sind. Sie sind zusammengesetzt. In ihnen liegen (und zwar gleichzeitig) entweder Dauersori oder dünnwandige Sori. Die Dauersori erscheinen einzeln, seltener doppelt, haben Kugelform und 66—82  $\mu$  Durchmesser. Ihre Außenmembran ist glatt, dick und braun, ihre innere dünn, farblos, der Inhalt hyalin. Die dünnwandigen Sori haben 60—100  $\mu$  Durchmesser und erfüllen ihre Nährzelle ganz. In ihnen treten bis 50 Sporangien auf, die aneinander abgeplattet sind und 24—33  $\mu$  Durchmesser haben. Ihre Membran ist dick, farblos, der Inhalt orangerot. SCHRÖTER hebt hervor, daß die beiden Sorten Sori zugleich (im September und Oktober) auf den Blättern zu beobachten waren, und daß die Sporangien sich auf den Blättern schon leicht aus ihrer Hülle lösen und „wie lose Uredosporen über die Blattfläche zerstreut“ liegen. Bei Einlegen der Blätter in Wasser erhielt SCHRÖTER die Zoosporen, die kuglig sind und 3,3  $\mu$  Durchmesser haben. Sie haben eine lange Geißel und orangerotes Öl im Inhalt.

Die Art hat sichere Beziehungen zu *S. taraxaci*, aber Infektionsversuche sind nicht gelungen. Sie dürfte also spezifisch verschieden sein.

Diagnose: Tuberculis minutis purpureis, aggregatis; gallis compositis; soris perdurantibus sphaericis 66—82  $\mu$  diam., membrana externa, brunnea, crassa, levi, interna hyalina, contentu hyalino; soris tenuioribus luteis 120—150  $\mu$ , cellulam matricalem explentibus; sporangiis applanatis, 24—33  $\mu$  diam., membrana crassa, hyalina, contentu aureo; zoosporis globosis 3—4  $\mu$  diam., uniciliatis, contentu aureo-purpureo.

Hab. in *Oenotherae biennis foliis* in Germania.

### 3. *S. geranii* CLENDENIN (1895).

Literatur: CLENDENIN, IDA, *Synchytrium* on *Geranium Carolinianum* (Bot. Gazette 1895, p. 30). — SACCARDO, Sylloge XI (1895) p. 247.

Vorkommen: Baton Rouge, La., Nordamerika (Februar).

IDA CLENDENIN fand auf sichtlich deformierten Blättern von *Geranium carolinianum* zusammengesetzte Gallen mit eingesenktem

Scheitel. Häufig flossen sie zu Krusten zusammen. In den Wirtszellen treten einzeln (kleinere bis zu 4) Dauersori auf mit dunkelbrauner äußerer Hülle, zarter, farbloser, innerer Membran und körnigem, zuweilen Öl enthaltenden Protoplasma. Der Durchmesser beträgt 35—150  $\mu$ . Außerdem beobachtete die Verfasserin Sporangiensori (Sommersori) von 75—125  $\mu$  Durchmesser mit vielen unregelmäßig vieleckigen Sporangien. Deren Inhalt ist körnig rotgelb, ihre Wand farblos und zart, der Durchmesser 20—37  $\mu$ . Neben den Wirtszellen sind Zellen mit rotem Saft bemerkbar. Es wird angegeben, daß diese dünnwandigen Zellen nahe dem Scheitel der Galle später zerreißen, so daß ein bis zur Wirtszelle reichendes Loch entsteht. Die Autorin stellt das *Synchytrium* zu *S. papillatum* in Beziehung, von dem es sich durch kleinere Sori unterscheidet. Das könnte als Differenz wohl nicht genügen, aber die Gallen unterscheiden sich erheblicher. Vermutlich ist die Form zu *Pleiochytrium* zu stellen (Februar beide Sori).

**Diagnose:** Gallis compositis, apice infossatis, saepius crustaceis aggregatis; soris perdurantibus in cellulis matricis singulis, minoribus quaternis in quaque cellula, membrana externa atrobrunnea, interna tenui hyalina, contentu granuloso, interdum oleoso, 35—150  $\mu$  diam.; soris (aestivalibus) tunica tenui, 35—125  $\mu$  diam. numerosis sporangiis polyedricis, contentu granuloso, 20—37  $\mu$  diam.

**Hab.** in *Geranii caroliniani* foliis in America boreali.

#### 4. *S. papillatum* FARLOW (1885).

**Literatur:** FARLOW, W. G., Bull. Bussey Inst. II p. 233. — FARLOW, W. G., The Synchytria of the United States (Bot. Gaz. X, 1885, p. 239). — SACCARDO, P. A., Sylloge VII (1888) p. 292. — MAGNUS, Ber. d. d. bot. Ges. XI (1893) p. 538.

**Exsiccata:** Ellis, N.-Americ. fungi N. 202.

**Vorkommen:** Californien, Teneriffa, Cap.

FARLOW hat die Art auf Blättern von *Erodium cicutarium* entdeckt. Auf dunkelroten Flecken steht die drüsenförmige Galle. Sie wird gebildet von einer geschwollenen Partie papillenartiger, birnförmiger Epidermiszellen (Abb. 28). In der Galle liegen elliptisch geformte Dauersori, die 0,06—0,07 mm lang und 0,04—0,05 mm breit sind. Die äußere Membran ist von brauner Farbe, außen etwas rauh. Außerdem sind Sporangiensori (Sommersori) von Kugelform und 0,10—0,12 mm Durchmesser bekannt.

P. MAGNUS, der dasselbe Objekt auf Erodien von Teneriffa fand, fügte der Beschreibung FARLOW's den bemerkenswerten Umstand

hinzu, daß die die Dauersori führenden birnförmigen Epidermiszellen von ihrer stielartigen Basis regelmäßig sich loslösen und abfallen. Das wird bewirkt dadurch, daß in der Höhe der oberen Ränder der nichtinfizierten Nachbarzellen die Wand der Dauersori in einem schmalen Ring sehr dünn bleibt und die Cuticula infolgedessen dort leicht bricht. Daher findet man sowohl die oberen Teile abgefallen als auch den in den Epidermen steckengebliebenen Stiel. MAGNUS bringt diese Tatsache in einen biologischen Zusammenhang damit, daß *Erodium cicutarium* weder die Blätter abwirft, noch auf den Boden zu liegen kommen läßt. Die Blätter bleiben vielmehr im Winter steif und grün. Nur das Abfallen macht demnach das Freiwerden der Sporen möglich. Dies wird unabhängig von der Lage des abgefallenen Sorus durch die Papillen erleichtert (vgl. S. 160).

MAGNUS beobachtete ferner das Objekt, auch in Haaren von *Erodium* (Abb. 29). Die von MARLOTH gesammelten Pflanzen vom Cap fand MAGNUS bemerkenswert dadurch, daß hier an dem Sorus statt Papillen dünne Wandstellen erscheinen. Er trennt es deshalb als *var. marlothianum* ab.

**Diagnose:** Maculis obscure purpureis, gallis glandularibus, e cellulis piriformibus, turgidis, papillatis, maturis dehiscentibus basi; soris perdurantibus ovoideis 60—70: 40—50  $\mu$ , membrana externa brunnea, saepe rugulosa; soris aestivalibus superficialibus, globosis 100—120  $\mu$  diam.

Hab. in *Erodii cicutarii* foliis in California, Teneriffa, ad promontorium bonae Spei.

##### 5. *S. taraxaci* de BARY u. WORONIN (1863).

**Literatur:** de BARY und WORONIN, Ber. Nat. Ges. zu Freiburg i. B. III (1863) p. 22 (p. 1 des S.-A.). — SCHRÖTER, COHNS Beiträge z. Biologie I (1870) p. 17. — SACCARDO, Sylloge VII (1888) p. 291. — DANGEARD, Le Botaniste, 2. Série (1890/91) p. 77. — A. FISCHER in RABENHORSTS Kryptog.-Flora I (1892) p. 49. — ROSEN, COHN'S Beiträge z. Biologie VI (1893) p. 237. — SCHRÖTER, in ENGLER-PRANTL I, 1 (1897) p. 72. — HARPER, Ann. of Botany XIII (1899) p. 488. — LÜDI, Hedwigia XL (1901) p. 16; Hedwigia XLI (1902) p. (1). — LÖWENTHAL, Arch. f. Protistenkunde V (1904), p. 221. — BALLY, Jahrb. f. wiss. Bot. L (1911) p. 97. — v. MINDEN, in Krypt.-Flora der Mark Brandenburg V (1911) p. 289. — MAGNUS, Pilze von Tirol (1905) p. 12.

**Exsiccata:** FÜCKEL, Fungi rhen. 2103; KUNZE, Fungi sel. exs. 316; SYDOW, Phys. et Protom. 44, 139; KRIEGER, Fungi sax. 392; LINHART, Fungi hung. exs. 92; RABENHORST, Alpen Eur. 1579; RABENHORST-WINTER, Fungi europ. 698, 2680; ALLESCHER et SCHNABL, Fungi Cav. 85; SCHNEIDER, Herb. Schles. Pilze 201, 316; SYDOW, Myxoth. germ. 21; de THÜMEN, Myc. univ. 256; Flora Exsicc. Austro-

Hung. 1982; VESTERGREN, *Micromyc. rar. sel.* 716; JAAP, *Fungi sel. exs.* 301; de HÖHNEL, *Krypt. exsicc.* 1629; SCHRÖTER, *Pilze Schlesiens* 261.

Vorkommen: In Europa sehr verbreitet, auch aus Nordamerika und Australien bekannt.

Der Pilz wurde als erster seiner Gattung von DE BARY und WORONIN auf *Taraxum officinale* WIGG. gefunden. Alle grünen Teile der Pflanze pflegen reichlich infiziert zu sein, oft bis zu starker Verkrümmung der betreffenden Organe. Die Gallen sind auffallend orangegelb, rund oder länglich (bis 500  $\mu$  diam.), meist etwas über die Oberfläche vorspringend. Sie stehen zuweilen zerstreut, meist dicht gedrängt. Die befallene Epidermiszelle, in der sich meist nur ein Sorus befindet, seltener 2—4, ist stark vergrößert, besonders nach innen hinein. Zuweilen ist sie sogar nach der dem Eintritt der Schwärmospore entgegengesetzten Seite sackförmig ausgetrieben, so daß die Gallenöffnung wie in einer Grube liegt (LÜDI 1901). Die Warzen sind meist einfach bei reichlicher Infektion, sonst auch manchmal zusammengesetzt. DE BARY und WORONIN haben hier und da die Infektion der Basalzelle eines Haares beobachtet (vgl. *S. trichophilum*).

Die im Frühjahr ausgeschwärmte und in die Wirtszelle eingedrungene Spore wächst sogleich mit Übergang des Protosporenstadiums (HARPER 1899) zu einem Sporangiensorus heran. Er füllt die Wirtszelle schließlich völlig aus, ist kugelig oder gestreckt, bis 60  $\mu$  breit und 37—250  $\mu$  lang; die Membran ist ziemlich zart. Die Zahl der Sporangien wechselt je nach der Größe der Galle zwischen 2 und über 50; sie beträgt im Durchschnitt etwa 20. Auch ihre Größe ist sehr verschieden, ebenso die Form sehr unregelmäßig, meist polyedrisch. Jedes Sporangium hat eine farblose ziemlich kräftige Membran und enthält feinkörniges Plasma und orangerotes Öl. Nachdem die Zoosporen gebildet worden sind, quillt eine der verdickten Membranecken (Abb. 34) des Sorus auf (zuweilen auch mehr als eine), so daß ein großes Loch entsteht, durch das die Schwärmosporen ausschlüpfen können. Sie sind mehr oder weniger kugelig, von 3  $\mu$  Durchmesser, enthalten neben dem Kern 1—2 orangerote Öltropfen und bewegen sich, sobald sie ins Wasser gelangt sind, mittels einer langen Cilie. Diese Entwicklung wiederholt sich mehrmals in einem Sommer. Im Herbst werden schließlich statt der Sporangien kleine Dauersori angelegt in Form gelblicher Wäzchen. Sie liegen meist einzeln in dem nicht ausgefüllten Raum einer Wirtszelle, sind kugelig, haben einen Durchmesser von 50—80  $\mu$ , eine farblose, feine innere und eine starke,

braune äußere Membran. Der Inhalt ist zunächst farblos, erst später tritt auch hier orangegelbes Öl auf. Im Frühjahr entstehen im Gegensatz zu den Sommersori aus den durch Verwesung der Wirtspflanze freigewordenen Dauersori nicht erst Sporangien, sondern direkt Schwärmosporen. — Nach Infektionsversuchen und Beobachtungen im Freien (LÜDI 1901) scheint die Art in bezug auf die Wirtspflanze hochgradig spezialisiert zu sein. Sie ist offenbar an die Gattung *Taraxacum* gebunden und vermag selbst die verschiedenen Species nicht in gleichem Maße zu infizieren. Als besonders leicht infizierbar erwiesen sich außer *Taraxacum officinale* *T. ceratophorum* DC. und *T. erythrospermum* ANDRZ.

**Diagnose:** Cellulis membrana levi cinctis e zoosporis intra cellulam matricis formatis; protoplasmate sorum zoosporangiorum formante farctis; soris globosis vel ellipsoideis, 37—250 long. ad 60 lat; sporangiis solitariis, mutua pressione angulosis, irregularibus; protoplasmate flavo-rubro; zoosporis globosis vel ovoideis, circiter 3  $\mu$  latis, guttula lutea-rubra praeditis; sporangiis perdurantibus, globosis, 50—80  $\mu$  diam, membrana externa fusca-brunnea, levi cinctis; gallis e verrucis parvis complanatis, saepe in crustas rubro-aurantiacas vel rubro-sanguineas confluentibus formatis.

#### 6. *S. trichophilum* CORRENS u. G. TOBLER nov. spec.

**Vorkommen:** Bei Leipzig, in einem Graben zwischen Schkeuditz und dem Bienitz.

Das *Synchytrium* ist bisher nur einmal, von Professor CORRENS 1907 gefunden und als neu erkannt worden. Es kommt auf den Blättern und Stengeln von *Symphytum officinale* und zwar auffallenderweise hauptsächlich in den Haaren vor. Ich glaube, es manchmal auch in einfachen Epidermiszellen gesehen zu haben, die dann ähnlich wie die Gallen von *S. myosotidis* aussahen. Es kann aber auch sein, daß es sich in diesen Fällen um ein noch nicht ausgewachsenes Haar oder um ein solches mit umgelegter Spitze handelte. Die Form der zwar auch im pilzfreien Zustand sehr wechselnd großen, aber stets lang gestreckten, spitzen Haare wird häufig durch das *Synchytrium* beeinflußt; sie bleiben dann kurz, schwellen sehr stark an, haben aber eine deutliche, meist sehr plötzlich und oft mit einer scharfen Knickung ansetzende Spitze (Abb. 35, 36). Diese Formveränderung ist vor allem immer dann vorhanden, wenn, wie es sehr häufig der Fall ist, mehrere Sori ein Haar bewohnen. Man findet nicht selten 6, sogar hie und da 7 oder 8 Sori in einer Wirtszelle vereinigt; 2, 3 oder 4 sind fast die Regel.

Der Durchmesser der sehr kleinen Dauersori beträgt etwa 45—60  $\mu$ , am häufigsten 50  $\mu$ . Die Membran ist dunkelgelb, glatt, ca. 4  $\mu$  dick; der Inhalt besteht aus körnigem Plasma in sehr viel farblosem Öl. Der Sorus ist immer von reichlichem, gelblichkörnigem Inhalt der Haarzelle umgeben. Mit Hilfe des Mikrotoms hergestellte und gefärbte Präparate zeigten das übliche Bild des Dauersorus mit dem charakteristischen Kern.

Das Anfang Juni gesammelte Material wies vereinzelt Sporangiensori auf (Abb. 37) mit etwa 30—40 rundlichen Sporangien von ca. 12  $\mu$  Durchmesser, außerdem schon die oben beschriebenen Dauersori, so daß das Objekt wohl als *Pleiochytrium* anzusprechen ist.

**Diagnose:** In Symphyti officinalis foliorum caulisque pilis insidens, saepe pilorum basim in globosam partem adhaerente pili acumine deformans. Hic quoque cellulis perdurantibus aut singulis aut pluribus (2—8), 45—60  $\mu$  diam., membrana externa nigrescenti-flava, levi, c. 4  $\mu$  crassa, protoplasmate granulato, brunneo, protoplasmatis cellulae hospitalis massa tectis. Sporangii (30—40) c. 12  $\mu$  diam. rotundatis mense iunio inventis. Zoosporae incognitae.

**Hab.:** In Germania, prope Lipsias Saxoniae.

### 7. *S. stellariae* FÜCKEL (1869).

**Synonyme:** *Uredo pustulata* FÜCKEL (Fungi rhen. 409). — *Pycnochytrium stellariae* (FÜCKEL) SCHRÖTER.

**Literatur:** FÜCKEL, Symb. mycol. (1869) p. 74. — WORONIN, Bot. Ztg. (1868) p. 102. — SCHRÖTER, COHN's Beitr. z. Biol. I (1870) p. 28. — SACCARDO, Sylloge VII (1888) p. 291. — FISCHER in RABENHORST, Krypt.-Flora I (1892) p. 52. — SCHRÖTER in ENGLER-PRANTL, Die nat. Pfl.-Fam. I, 1 (1897) p. 74. — v. MINDEN in Krypt.-Flora der Mark Brandenburg V (1911) p. 293. — MAGNUS, Pilze von Tirol (1905) p. 13.

**Exsiccata:** GAAP, Fungi sel. exs. 1; RABENHORST, Fungi europ. 1375, SCHNEIDER, Herb. schles. Pilze 104.

**Vorkommen:** Deutschland, Dänemark.

Das Infektionsbild ist ähnlich wenig auffallend wie bei *S. succisae*. Die Deformationen sind sehr gering, nur bei sehr reichlicher Einwanderung finden Verkrümmungen und Einrollungen der Blätter statt.

Die halbkugligen hervorragenden Gallen stehen vereinzelt oder zusammenfließend; wenn Dauersori darin sind, erscheinen die Gallen braun, sonst gelbrot. Die Warzen sind fast immer zusammengesetzt. Der ausgewachsene kuglige Sorus (Abb. 30), der reichlich gelbrotes Öl enthält, wird 80—150  $\mu$  groß; er liegt stets in der Einzahl in einer

Zelle und zwar in der unteren Hälfte derselben. Die Entwicklung entspricht ganz der von *S. succisae*, mit dem zusammen *S. stellariae* einen Übergang zwischen der Untergruppe der Eusynchytrien und der Hauptgruppe der Haplochytrien bildet, da die Sporangiensori zwar noch auf der lebenden Pflanze, aber außerhalb der Initialzelle gebildet werden. Von *S. succisae* unterscheidet sich *S. stellariae* dadurch, daß der Sorus im oberen Teil der Wirtszelle zu liegen pflegt, so daß sein Inhalt nach unten zu austritt. Es entstehen auch viel weniger Sporangien als bei *S. succisae*, nämlich nur 8—30. Ihre Gestalt ist sehr unregelmäßig, ihre Größe beträgt ca. 25  $\mu$ . Die Schwärmsporen sind kuglig und haben ca. 3  $\mu$  Durchmesser.

Die Dauersori entstehen einzeln oder zu 2—3 in erweiterten und überwallten Epidermiszellen. Sie sind kuglig, mit 57—150  $\mu$  Durchmesser und erscheinen durch die braune äußere Membran und den sie umhüllenden vertrockneten Inhalt der Nährzelle dunkelbraun und undurchsichtig. Eine zweite Art der Dauersoribildung wie bei *S. succisae* ist nicht bekannt. Die Keimung ist nicht beobachtet.

**Diagnose:** Gallis e verrucis hemisphaericis solitariis vel confluentibus in crustas plus minusve latas formatis; zoosporis cellulam tenuem, mox poro ad basim sito germinantem dein in cellulam globosam sursum se mutantem et protoplasmate sorum sporangiorum formante farctam generantibus, parce numerosis plerumque 10—30, 25  $\mu$  diam.; protoplasmate rubro aurantiaco; zoosporis globosis, 3  $\mu$  diam.; soris perdurantibus solitariis vel per paria in cellula matricis, globosis, 57—150  $\mu$  diam., plerumque 75  $\mu$  diam., membrana externa crassa, brunnea-castanea, levi, protoplasmate rufescenti-pallido.

Habitat in caulibus et foliis *Stellariae mediae* et *S. nemorum* in Germania et Scandinavia.

#### 8. *S. succisae* de BARY u. WORONIN (1863).

**Synonyme:** *Pycnochytrium succisae* (de BARY u. WORONIN) SCHRÖTER.

**Literatur:** de BARY u. WORONIN, Ber. Nat. Ges. zu Freibg. i. B. III (1863) p. 47 (p. 25 des S.-A.). — SCHRÖTER, COHN's Beiträge z. Biologie I (1876) p. 19. — SACCARDO, Sylloge VII (1888) p. 291. — FISCHER, A., in RABENHORST'S Krypt.-Flora I (1892) p. 291. — SCHRÖTER, in ENGLER-PRANTL, D. nat. Pfl.-Familien I, 1 (1897) p. 74. — RYTZ, Ctrbl. f. Bakt. 18 (1907) p. 813. — v. MINDEN, in Krypt.-Flora der Mark Brandenburg V (1911) p. 291. — MAGNUS, Pilze von Tirol (1905) p. 13.

**Exsiccate:** SCHNEIDER, Herb. schles. Pilze 103, 317; Krypt. exsicc. 1000; SYDOW, Phyc. et Protom. 43; JAAP, Fungi sel. exs. 176; DE THÜMEN, Myc. univ. 448; FÜCKEL, Fungi rhen. 409; RABENHORST, Fungi eur. 1372, 1675; SYDOW, Myc. marchica 4717; ALLESCHER et SCHNABL, Fungi bav. 637.



Vorkommen: Deutschland, Böhmen, Rußland, Skandinavien, Australien.

Der Pilz wurde zuerst 1852 von DE BARY, dann erst 1868 wieder von SCHRÖTER gefunden, der auch die erste genauere Darstellung gegeben hat. Besonders stark werden an der Wirtspflanze (*Succisa pratensis*) die Unterseiten der unteren Wurzelblätter infiziert; sehr reichliche, auch oft dicke Krusten zeigen die unteren Stengelteile. Die Gallen erscheinen als goldgelbe Pünktchen, die vereinzelt oder in Inseln und Streifen zusammenstehen. Nur bei sehr starker Infektion sind die Blätter, vor allem die Blattränder, verdickt und verkrümmt, während sonst so wenig Deformationen vorkommen, daß die Gallen mehr wie normale Drüsen erscheinen (SCHRÖTER).

Die Gallen sind halbkuglig, mit eingesenktem Scheitel. Sie bestehen im einfachsten Fall aus der stark angeschwollenen Nährzelle und den offenbar erst längs gestreckten, dann durch Querwände mehrmals geteilten (RYTZ 1907) Nachbarzellen. Oft sind mehrere Zellen nebeneinander infiziert, die dann gewissermaßen in einer Grube liegen (Abb. 32) und gemeinsam von nichtinfizierten Zellen überwältigt werden (vgl. Dauersoribildung). Sehr auffallenderweise beobachtete SCHRÖTER nebeneinander hergehend, besonders am Stengel, Sporangien- und Dauersorusbildung. Im letzteren Fall entstanden in infizierten Epidermiszellen ohne wesentliche Veränderung der Nachbarzellen sogleich kugelige Sori von 10—70  $\mu$  Durchmesser und einer derben braunen äußeren Membran. Im anderen Fall tritt der orangefarbene Inhalt des ausgewachsenen Sorus (100—170  $\mu$  Durchmesser) durch eine Öffnung der äußeren Membran, von der ausgehnten inneren Membran umhüllt, in den oberen Teil der Nährzelle; (Abb. 31) wie der Kern, der schon jetzt einen fast doppelt so großen Durchmesser wie die Austrittsöffnung (letztere selten mehr als 9  $\mu$  breit) hat, hindurchgeht, ist nicht bekannt.

Nach RYTZ, der diesen ganzen Vorgang besonders genau dargestellt hat, erreicht der Kern erst nachher seine definitive Größe (bis 27  $\mu$ ). Darauf erfolgen offenbar ungemein schnell die Kernteilungen und dann beginnt die Zerklüftung in ganz ähnlicher Weise wie bei *S. decipiens* (vgl. S. 155), doch meint RYTZ, daß die Protosporenbildung ausfällt. So entstehen schließlich 120—150 Sporangien von unregelmäßiger Form und durchschnittlich 25  $\mu$  Durchmesser. Vielleicht durch eine ähnliche Zerklüftung entstehen in ihnen die Schwärmsporen, von denen auffallenderweise zwei Arten beobachtet wurden: kleinere von 2—3  $\mu$  und größere von 4—5  $\mu$  Länge. Man weiß

aber nicht, ob dieser morphologischen Verschiedenheit auch eine funktionelle entspricht.

Ein Teil dieser Schwärmsporen infiziert nun unter Umständen direkt die umliegenden Wärcchenzellen, und zwar meist nebeneinanderliegende und diese wieder oft mehrfach. Auf diese Weise kommen die anfangs erwähnten Gallen zustande, die etwa 1 mm hoch und ebenso breit sind, mit höhlenartig tief eingesenktem Scheitel, um den sich die Dauersori enthaltenden Zellen gruppieren. Ein Wärcchen kann auf diese Weise über 120 Dauersori enthalten. Die einzelnen Dauersori sind kuglig oder eiförmig; ihr Durchmesser schwankt zwischen 50 und 80  $\mu$ . Nach RYTZ unterscheidet sich der Dauersorus von dem noch unzerklüfteten Sporangiensorus durch die geringe Größe, die Beschaffenheit der äußeren Membran und die geringe Größe des Zellkerns (9—15  $\mu$  Durchmesser gegen 15 bis 18  $\mu$  in den Initialzellen). Keimung nicht beobachtet. Diese Species bildet nicht nur in bezug auf den Ort der Sporangienbildung (vgl. *S. stellariae*) einen Übergang zwischen Haplo- und Pleiochytrien, sondern auch insofern, als in manchen Zellen direkt Dauersori gebildet werden, in anderen schon im ersten Sommer Sporangiensori.

**Diagnose:** Soris ut in *S. stellariae* formati, sed cellula ex zoosporis orta, parte superiori germinante et tum cellula inferiori evacuata; soris zoosporangiorum 100—170  $\mu$  diam. plerumque 100 et ultra sporangia continentibus; sporangiis 25—50  $\mu$  diam. protoplasmate rubro-aurantiaco farctis; sporis perdurantibus, modo in cellulis parenchymaticis gallarum tuberculorum, modo solitariis vel aggregatis in cellulis epidermicis, globosis vel ovoideis, plerumque 50—80  $\mu$  latis, episporio fusco-brunneo; protoplasmate rubro-pallido; gallis verruciformibus, plerumque breviter cylindraceis usque 1 mm altis et latis, solitariis vel in crustas brunneas confluentibus.

**Habit.** in caulibus et foliis *Succisae pratensis* in Germania, Bohemia, Rossia, Scandinavia, Australia.

#### 9. *S. wurthii* RYTZ (1907).

**Literatur:** RYTZ, Bakt. Ctrbl. 2. Abt. XVIII (1907) p. 807. — SACCARDO, Sylloge XXI (1912) p. 841.

**Vorkommen:** Salatiga (Java).

WURTH hat den Pilz an der Cucurbitacee *Gymnopetalum cochinchinense* gesammelt. Er bildet Warzen an Stengeln, Blattstielen und Blättern, ober- wie unterseits, oft sehr reichlich. Diese ragen halbkuglig hervor und sind 180—200  $\mu$  groß. Sie entstehen fast ausschließlich aus Epidermiszellen, sind zusammengesetzt und nur

selten beteiligen sich Pallisadenzellen durch Querteilung an der Bildung. Neben der anfangs blasenförmig, später unten seitlich zusammengedrückten Nährzelle sind die Nachbarzellen gleichfalls gestreckt und öfter noch quergeteilt. Sie umschließen die Nährzelle so, daß nur eine Grube an der Spitze in der Mitte der Zelle frei bleibt. In den Zellen sind Dauerstadien beobachtet. Sie sind kuglig und liegen im oberen Teil der Nährzelle locker drin, umgeben von Inhaltsresten. Der Sorus ist 66—126  $\mu$  groß (meist 90—96  $\mu$  Durchmesser). Die Wand außen ist eine dunkelbraune, 3  $\mu$  dick, die innere farblos, zäh, 2—5  $\mu$  dick. Der Galleninhalte ist goldgelb mit Öltropfen. Ein Zellkern ist mit 12—15  $\mu$  Durchmesser von RYTZ angegeben. Dünnwandige Sori sind nicht bekannt, dagegen wurden gleichzeitig mit den beschriebenen Stadien weiter entwickelte Sporangiensori gefunden, was sonst nie vorkommt. Somit bedürfen die dickwandigen Stadien von *S. wurthii* keiner Ruhezeit. Die Art nimmt demnach eine eigentümliche isolierte Stellung in biologischer Hinsicht ein. Die Species ist also ein *Pleiochytrium*, freilich anderer Art als die übrigen nahen Verwandten. Merkwürdig ist auch der anscheinend so ungeeignete Standort der Pflanze, auf einem Eisenbahndamm, wo sie nur Regenwasser erhielten, wie RYTZ nach WURTH mitteilt. (Sollte sie etwa regelmäßig Maschinenwasser oder Dampf bekommen?)

**Diagnose:** Gallis hemisphaericis, compositis, apice depressis; soris forma sororum perdurantium, globosis 66—126 (plerumque 90—96)  $\mu$  diam., membrana externa brunnea, 3  $\mu$  crassa, interna hyalina, 2—5  $\mu$  crassa, contentu oleoso flavo-aureo; sporangiis pluries singulo anno in matricibus vivis ex soris perdurantium forma orientibus.

**Hab. in** *Gymnopetali cochinchinensis* foliis in insula Java.

#### 10. *S. aureum* SCHRÖTER (1870)

und sein Formenkreis (*S. drabae* LÜDI, *S. saxifragae*, *infestans*, *alpicola*, *galii*, *vulgatum* RYTZ).

**Synonyme:** *Pycnochytrium aureum* (SCHRÖTER) SCHRÖTER.

**Literatur:** SCHRÖTER, COHN's Beitr. z. Biol. I (1870) p. 36. — FARLOW, Bot. Gazette X (1885) p. 240. — SACCARDO, Sylloge VII (1888) p. 290. — SCHRÖTER, Krypt.-Flora von Schlesien III, 1 (1889) p. 187. — FISCHER, in RABENHORST's Krypt.-Flora I, 4 (1892) p. 56. — THOMAS, neue Fundorte alpiner Synchytrien (Zool. Bot. Ges. Wien XLII, 1892, 5. Okt.). — SCHRÖTER, in ENGLER-PRANTL I, 1 (1897) p. 74. — LÜDI, Hedwigia XI (1901) p. 2. — VILL, Bayr. bot. Ges. (1902) p. 248. — MAGNUS, Pilze von Tirol (1905) p. 13. — RYTZ, Bakt. Ctrbl. 2. Abt. XVIII (1907) p. 637. — CRUCHET, Bull. Soc. vaudoise

des sciences nat. XLII (1907) p. 335 u. XLIV (1908) p. 27. — VON MINDEN, in Krypt.-Flora der Mark Brandenburg V (1911) p. 297. — SACCARDO, Sylloge XXI (1912) p. 841f.

**Exsiccata:** RABENHORST, Fungi europaei Nr. 1458, 1459, 1460, 1461, 1568, 1569, 1751, 1752; SCHRÖTER, Pilze Schlesiens Nr. 260; VON THÜMEN, Mycotheca universalis Nr. 1212, 814, 434; SCHNEIDER, Herb. Schles. Pilze Nr. 107, 206—224; SYDOW, Phycomycten und Protomycten Nr. 88, 90, 131—134, 136, 185, 186, 244; KUNZE, Fungi selecti exs. Nr. 56, 317; KRIEGER, Fungi saxonici Nr. 500; VESTERGREN, Micromyc. rar. selecti Nr. 32, 594; VILL, Fungi bavarici Nr. 744—752, 823—827.

**Vorkommen:** Deutschland, Österreich, Schweiz, Tirol, Skandinavien, Nordamerika.

SCHRÖTER und SCHNEIDER fanden (1869) den Pilz zuerst auf *Lysimachia nummularia*, *Cardamine pratensis* und *Brunella vulgaris*. Die befallenen Pflanzen (am reichsten die erstgenannte, an den Rändern feuchter Gräben wachsende!) sind oft wie besät mit goldgelben Gallen, deren Massenhaftigkeit dann Verkrümmung und blasiges Auftreiben erzielen kann. Auch an Stengeln treten (nach SCHRÖTER stecknadelkopfgroße) Einzelzellen und krustenartige Vereinigungen auf. In den durchsichtigen Warzen heben sich die Schmarotzer als dunklere, goldgelbe Punkte ab. Der Scheitel der Galle kann später auch kraterartig eingesenkt sein. Die Gallen sind zusammengesetzte wie bei *S. globosum* und enthalten in der Mitte (resp. an der Basis der Einsenkung) die stark vergrößerte Nährzelle, um die der halbkugelige oder verlängerte Wulst von Nachbarzellen emporwuchert.

In diesen Gallen sind Dauersori bekannt, die die Nährzelle ganz ausfüllen, Kugelgestalt und bis über 200  $\mu$  Durchmesser haben. Ihre äußere Membran ist in der Reife glatt, dick und braun bis rotbraun, der Inhalt lebhaft goldgelb. Darum bildet der Rest des Nährzelloinhaltes eine braune, flaschenförmige Hülle. Bei der Keimung tritt der Inhalt des Sorus mit einer hyalinen inneren Membran hervor, außerhalb zerfällt er in Sporangien (bis 200 an Zahl), die durch Zerreißen der Wand frei werden. Sie sind von unregelmäßiger Form, gelblichem Inhalt und 20—30  $\mu$  groß.

Schwärmsporen sind nicht bekannt. Die Dauersori finden sich Mai bis Oktober. SCHRÖTER beobachtete die Keimung in Kulturen Anfang des Winters, er vermutet aber, daß normalerweise die Keimung erst im Frühjahr erfolge. Es handelt sich demnach um ein *Haplochytrium*.

Die Zahl der für *S. aureum* bekannt gewordenen Nährpflanzen ist von vielen Seiten (VILL, MAGNUS, RYTZ, FARLOW, JUEL) vermehrt

worden. Wir kennen zurzeit 130 Blütenpflanzen aus den verschiedensten Familien. Es sind das:

<i>Achillea ptarmica</i>	<i>Filipendula ulmaria</i>
<i>Aegopodium podagraria</i>	<i>Fragula alnus</i>
<i>Agrimonia odorata</i>	<i>Fraxinus excelsior</i>
<i>Ajuga reptans</i>	<i>Galeopsis tetrahit</i>
<i>Androsace chamaejasme</i>	<i>Galium asperum</i> var. <i>anisophyllum</i>
<i>Angelica silvestris</i>	" <i>palustre</i>
<i>Anthyllis vulneraria</i>	<i>Genista tinctoria</i>
<i>Atriplex hastatum</i>	<i>Geum urbanum</i>
<i>Bellidiastrum michelii</i>	<i>Glechoma hederacea</i>
<i>Bellis perennis</i>	<i>Heracleum spondylium</i>
<i>Betonica officinalis</i>	<i>Hieracium pilosella</i>
<i>Betula nana</i>	<i>Hippocrepis comosa</i>
" <i>vulgaris</i> var. <i>alba</i>	<i>Homogyne alpina</i>
" <i>verrucosa</i>	<i>Humulus lupulus</i>
<i>Bidens tripartitus</i>	<i>Hutchinsia alpina</i>
<i>Brunella grandiflora</i>	<i>Hydrocotyle vulgaris</i>
" <i>vulgaris</i>	<i>Hypericum perforatum</i>
<i>Caltha palustris</i>	<i>Lappa officinalis</i>
<i>Campanula patula</i>	" <i>minor</i>
" <i>rotundifolia</i>	<i>Leontodon hastilis</i>
" <i>scheuchzeri</i>	" <i>hispidus</i>
<i>Cardamine amara</i>	<i>Linaria vulgaris</i>
" <i>pratensis</i>	<i>Lotus corniculatus</i>
<i>Carum carvi</i>	<i>Lysimachia nummularia</i>
<i>Centaurea jacea</i>	" <i>thyrsiflora</i>
<i>Cerastium triviale</i>	" <i>vulgaris</i>
<i>Chenopodium album</i>	<i>Malachium aquaticum</i>
" <i>polyspermum</i>	<i>Mentha silvestris</i>
<i>Chrysanthemum leucanthemum</i>	<i>Moehringia trinervia</i>
"    "    var. <i>montanum</i>	<i>Myosotis hispida</i>
<i>Cirsium oleraceum</i>	" <i>palustris</i>
<i>Cnidium venosum</i>	<i>Oenanthe phellandrium</i>
<i>Cornus sanguinea</i>	<i>Oxalis stricta</i>
<i>Coronaria flos cuculi</i>	<i>Parnassia palustris</i>
<i>Crepis alpestris</i>	" <i>silvatica</i>
<i>Draba aizoides</i>	<i>Phyteuma hemisphaericum</i>
<i>Daucus carota</i>	<i>Pimpinella saxifraga</i>
<i>Epilobium adnatum</i>	<i>Plantago lanceolata</i>
" <i>hirsutum</i>	" <i>major</i>
" <i>montanum</i> (?)	<i>Polygala vulgaris</i>
" <i>palustre</i>	<i>Polygonum dumetorum</i>
" <i>roseum</i>	" <i>lapathifolium</i>
<i>Erigeron canadense</i>	<i>Populus alba</i>
<i>Euphrasia odontites</i>	<i>Potentilla reptans</i>
" <i>officinalis</i>	<i>Primula elatior</i>
<i>Filipendula hexapetala</i>	" <i>officinalis</i>

<i>Prunus spinosa</i>	<i>Thalictrum alpinum</i>
<i>Ranunculus acer</i>	" <i>angustifolium</i>
" <i>montanus</i> (?)	" <i>flavum</i>
" <i>repens</i>	<i>Thlaspi rotundifolium</i>
<i>Rubus caesius</i>	<i>Thymus chamaedrys</i>
" <i>dumetorum</i>	<i>Trifolium minus</i>
<i>Sanguisorba minor</i>	" <i>pratense</i>
" <i>officinalis</i>	<i>Tussilago farfara</i>
<i>Satureja clinopodium</i>	<i>Ulmus campestris</i>
<i>Saxifraga aizoides</i>	<i>Urtica urens</i>
" <i>androsacea</i>	<i>Valeriana dioica</i>
" <i>moschata</i>	" <i>montana</i>
" <i>stellaris</i>	" <i>officinalis</i>
<i>Scrophularia nodosa</i>	<i>Viola biflora</i>
" <i>aquatica</i>	" <i>calcarata</i>
<i>Scutellaria galericulata</i>	" <i>canina</i>
<i>Senecio vulgaris</i>	" <i>hirta</i>
<i>Silaus pratensis</i>	" <i>silvatica</i>
<i>Solanum dulcamara</i>	" <i>tricolor</i>
<i>Solidago virgaurea</i>	

Unter diesen Nährpflanzen finden sich aber, wie RYTZ festgestellt hat, doch Gruppen (keineswegs gerade verwandter), auf denen das *Synchytrium* in einheitlichen Formen, merkbar unterschieden von denen auf anderen Gruppen, vorkommt. Die Trennung dieser Formen hat nach der Morphologie der Galle (Warze) zu geschehen, sowie nach Sporenform und Größe. RYTZ unterscheidet zunächst:

a) *S. aureum sensu strictiori* mit einer stark vergrößerten (4 bis 5 mal) Epidermiszelle im Zentrum der Galle als Nährzelle: Die Nachbarzellen sind gleichfalls vergrößert und öfter vermehrt, so daß eine halbkugelige Warze entsteht. Der Scheitel der Nährzelle liegt in einer Grube. Der Dauersorus füllt die Zelle fast ganz aus, krustige Inhaltsreste hüllen ihn ein. Die Größe (auch völlig ausgewachsener!) Sori beträgt nicht über 160  $\mu$ , am meisten 120 bis 160  $\mu$ . Beim Auskeimen nehmen die Sori an Größe noch zu (99 bis 287  $\mu$ ), die Sporangien sind durchschnittlich 21–25  $\mu$  groß. Die Zoosporen messen 3–4  $\mu$  Durchmesser. Hauptnährpflanze dieser Form nennt RYTZ *Lysimachia nummularia*, unter gewissen Bedingungen werden (meist am gleichen Standort!) infiziert ferner: andere *Lysimachia*, *Potentilla*, *Valeriana*, *Hypericum*, *Epilobium*, *Myosotis*. Für *Valeriana* und *Potentilla* ist die Identität der Gallen nicht ganz sicher, ohne daß Nachbarschaft infizierter *Lysimachien* vorlag.

b) *S. (aureum:) saxifragae* RYTZ 1907. Die Warzen finden sich nur an unteren Blättern und unten am Stengel. Deformationen

kommen vor. Die Nährzelle ist etwas kleiner als bei dem vorigen Typus, nur die allernächsten Nachbarzellen sind etwas vergrößert, so daß eine wenig emporgehobene leichte Gallenbildung entsteht. Vermehrung der Zellen fehlt. Der Dauersorus hat durchschnittlich  $130 \mu$  Durchmesser ( $90-160 \mu$ ), die äußere Membran ist braun, spröde,  $3-6 \mu$  dick, eine innere farblose  $3 \mu$  dick. Letztere kann durch Wasserentziehung (Glycerin) leicht zur Kontraktion veranlaßt werden. Bei der Keimung bildet sich eine Öffnung (2 konzentrische Kreise sichtbar von  $9$  und  $3 \mu$  Durchmesser), durch die in Blasenform die dehnbare Innenmembran austritt. In dem ausgetretenen Schlauch tritt Zerklüftung zu  $110-130$  Sporangien von  $18 \mu$  ( $15-21$ ) Durchmesser hervor. In ihnen liegen goldgelbe Öltröpfchen reichlich vor.

Zu diesem, vor allem durch geringere Sporangiengröße ( $18 \mu$ ) von *S. aureum str.* ( $21-24 \mu$ ) unterschiedenen Typus, den RYTZ als Art aufführt, gehören als Hauptnährpflanze *Saxifraga aizoides*, als Nebenpflanzen die anderen *Saxifragae*, *Androsace*, *Hutchinsia*, *Viola biflora*, *Leontodon*, *Ranunculus montanus* (?), die alle nur infiziert waren, wenn *Saxifraga aizoides* besiedelt war.

c) *S. (aureum:) infestans* RYTZ 1907 (ad int.). Neben dem Vorkommen auf *Hutchinsia*, von dem eben die Rede war, fand sich noch eine andere Form, die außerdem (nebenbei) auch auf *Thlaspi* überging. Sie besitzt Nährzellen von sehr erheblicher Vergrößerung (bis 8 mal), die Nachbarzellen vergrößern sich zwar nicht, teilen sich aber viel, so daß ein ganzes Hüllgewebe um die Nährzelle und eine größere mehr als warzenförmige, bucklige Anschwellung auftritt. Die Dauersori ( $1-4$ ) füllen die Nährzelle nicht aus, Inhaltsreste fehlen daneben. Sie sind  $78-138 \mu$  (Durchschnitt  $108 \mu$ ) groß, sonst ähnlich dem vorigen Typus. Diese Form kommt an etwas trockeneren Standorten vor. Daß sie nicht mit der vorigen identisch ist, ergibt sich daraus, daß am gleichen Standort *Saxifraga aizoides* von *Synchytrium* unbesiedelt war.

d) *S. (aureum:) alpicola* RYTZ 1907. Diese Form bewohnt vor allem Leguminosen, sie ist typisch an *Hippocrepis comosa*. Sie geht über auf *Lotus corniculatus*, vermutlich auch auf *Anthyllis vulneraria*, vielleicht auch *Viola*. Morphologisch ist der Pilz der *F. infestans* sehr ähnlich. (Sori  $75-126 \mu$  groß, Weiterentwicklung unbekannt). Der Standort ist ziemlich trocken. Auf einer Absonderung dieser Form besteht RYTZ deshalb, weil er folgende am gleichen Standort vorhandene Pflanzen frei von Synchytrien fand: *Campanula*,

*Chrysanthemum*, *Phyteuma*, *Homogyne*, *Anthyllis*; diese beherbergen anderwärts sonst *S. aureum*!

e) *S. (aureum) galii* RYTZ 1907. Auf *Galium asperum* var. *anisophyllum* fand RYTZ ein *S. aureum*, in dem er eine besondere „biologische Art“ aus der Verwandtschaft von *S. infestans* und *S. alpicola* zu sehen meint. Die Gallenbildung, bei der Krusten sehr häufig sind, entspricht dem ersteren, dennoch waren am gleichen Standort die *Hutchinsien* und *Thlaspi* frei von Synchytrien, ebenso *Hippocrepis* als Nachbarn. Die Hypertrophie, die *S. galii* verursacht, ist gewaltig, die Stengel schwellen auf das Dreifache an, die Blätter werden unkenntlich.

f) *S. (aureum:) vulgatum* RYTZ 1907. Diese Form soll besonders verbreitet sein. Sie ist typisch zunächst auf *Campanula scheuchzeri*, daneben auf *Phyteuma* und *Homogyne*. Wichtig ist bei dieser Form, daß sie den Namen „*aureum*“ nicht immer zu Recht trägt, erst bei der Reife wird der Sorusinhalt gelb von Öl, das vorher farblos bleibt. Die Warzenform ähnelt dem *S. aureum* s. str. beträchtlich, sie ragt halbkugelig hervor (Abb. 64). Die Dauersori bleiben aber kleiner als bei dem Parasiten der *Lysimachien* (90—126  $\mu$  im Vergleich mit 80—260  $\mu$ ). Vielleicht schließt sich hier noch der Pilz auf *Chrysanthemum leucanthemum* var. *montanum* an, der schwach zusammengesetzte Warzen, Sori von 75—120  $\mu$  Durchmesser, sowie eine dünnwandige, von dem Sorus nur wenig erfüllte Nährzelle besitzt.

f) *S. (aureum:) drabae* LÜDI (1900) (ad int.).

Literatur: LÜDI, Ber. d. schweiz. bot. Ges. X (1900) p. 111 u. Hedwigia XL (1901) p. 2. — RYTZ, Bakt. Ctrbl. 2. Abt. XVIII (1907) p. 649 u. 653.

LÜDI hat das von E. FISCHER in der Schweiz gesammelte Objekt untersucht und morphologisch als neuartig befunden. Der Pilz bildet auf den Blättern von *Draba aizoides* gelbe Krusten, die sich ähnlich auch an Stielen und Blütenblättern finden. Die Gallen der Blätter sind meist einfach, öfter auch halb zusammengesetzt, indem die der nährenden Epidermiszelle benachbarten Zellen zusammengedrückt und emporgehoben werden. Dadurch erhält die Galle an der Spitze eine kraterartige Vertiefung. An den Stielen erscheinen auch ganz zusammengesetzte Gallen, bei denen die Kuppel aus 10 bis 20 Zellreihen besteht. Die Nährzellen können bis 200  $\mu$  Durchmesser haben. An im August gesammelten Pflanzen enthielten sie Dauersori von etwa 75  $\mu$  Durchmesser mit goldgelbem Inhalt, meist



kugelig oder länglich (35:28—102:74  $\mu$  groß). Die Dauersori kommen meist einzeln, seltener zu 2—4 in einer Zelle vor.

Weitere diagnostische Angaben fehlen, doch weist LÜDI darauf hin, daß das Objekt sich durch Größe und Aussehen der Dauersori, Form und Inhalt der Nährzelle, wie auch Standort und Nährpflanze seines Erachtens hinreichend von dem nah verwandten (vor allem *S. aureum*) unterscheide. Im Gegensatz zu RYTZ' *S. saxifragae* bleibt in der Galle ein Teil des Raumes vom Dauersorus frei, die Sori selbst sind wesentlich kleiner. Ebenso aber auch kleiner als beim *S. infestans* RYTZ.

Die Zergliederung des Formenkreises (in den RYTZ 1907 übrigens auch noch *S. wurthii* pag. 178 hineinbezieht, das ich als Art entschieden abtrennen möchte) ist höchst interessant. Sie ist ein Beispiel für die Untersuchung der Formen von *Synchytrium*, wie sie die erwünschte ist, aber freilich nur auf viel Material fußen kann. Zur Übersicht der Formen, denen ich den Wert von Arten vorläufig nicht beimesse (ohne damit die anderen „Arten“ alle als berechtigter bezeichnen zu wollen!) gebe ich hier die Diagnosen nacheinander:

a) *S. aureum s. strictiori* (SCHRÖTER) RYTZ (1907). Gallis compositis hemisphaericis cellula matricali in centro sita, apice infossato; soris perdurantibus cellulam matricalem explantibus singulis in singulis cellulis hospitis 120—160  $\mu$  diam., maturantibus usque ad 280  $\mu$  diam. contentu aureo; sporangii 21—25  $\mu$  diam., zoosporis 3—4  $\mu$  diam.

b) *S. drabae* LÜDI (ad int.). Gallis plerumque (in foliis drabae) simplicibus, interdum (in caulibus sitis) compositis, apice depressis infossatis; soris perdurantibus 75  $\mu$  diam. (35:28 ad 102:74) solitariis vel ad 4 in quaque cellula, contentu aureo, cellulam non totum explantibus.

c) *S. saxifragae* RYTZ (1907). A *S. aureo s. strictiori* differt praecipue verrucis minus copiosis, soris minoribus, 90—165  $\mu$  diam., sporangiis minoribus 15—21  $\mu$  diam.

d) *S. infestans* RYTZ (1907) (ad int.) A *S. aureo s. strictiori* differt praecipue verrucis ex parenchymate hyperplastico, sporis 1—4 congregatis non solitariis et minoribus, 78—138  $\mu$ .

e) *S. alpicola* RYTZ (1907). *S. infestante* morphologiae valde similis, soris 75—126  $\mu$  diam., habitat locis differentibus, biologice differt.

f) *S. gali* RYTZ (1907). Gallis saepissime crustaceo-aggregatis, maximis, biologice a *S. infestante* differt.

g) *S. vulgatum* RYTZ (1907). A *S. aureo s. strictiori* differt sporis minoribus, 78—105  $\mu$  diam. et cellula nutrice maiori quam sorus.

11. *S. aurantiacum* G. TOBLER nov. spec.

Vorkommen: Deutschland, bei Münster i. W.

Das Material wurde zuerst 1905 von F. TOBLER am Rande eines Grabens gefunden, in dem auch *S. aureum* und *pilificum* vorkam (über die Beschaffenheit des Standortes vgl. S. 156). Der Pilz besiedelte sehr reichlich die Stengel und Unterseiten der Blätter von tiefersitzenden Zweigen der *Salix repens*. Er ist sehr auffällig durch die fast kugelig vorragenden, leuchtend orangeroten Gallen, die ca. 300  $\mu$  Durchmesser haben. Die Warzen sind typisch zusammengesetzt. Ich sah in jeder stets nur einen kugeligen Dauersorus mit sehr dicker äußerer Membran (Abb. 44) und goldgelbem Öl im Plasma. Sein Durchmesser beträgt im Durchschnitt 150  $\mu$ . Die weitere Entwicklung ist trotz mehrfach wiederholter Versuche nicht zu beobachten gewesen, auch alle Infektionsversuche mißlingen. Am Standort ist die Wirtspflanze ganz eingegangen, teils von Raupen zerfressen, teils vertrocknet. Da schon im Frühsommer nur Dauersori vorkamen, gehört die Form wohl zu *Haplochytrium*. Ob sie etwa zu *S. aureum* zu ziehen wäre (wenigstens zum Formenkreis), würde sich nur bei Kenntnis der weiteren Stadien entscheiden lassen, der Habitus scheint mir abweichend.

Diagnose: Tuberculis compositis, aggregatis, pomiformibus, aurantiacis, vertice depresso, ca. 300  $\mu$  diam.; soris perdurantibus globosis, ca. 150 diam., contentu oleoso flavo.

Habit. in folii caulibusque in primis foliorum nervis Salicis repentis in Guestfalia.

12. *S. laetum* SCHRÖTER (1875).

Synonyme: *Pycnochytrium laetum* (SCHRÖTER) SCHRÖTER.

Literatur: SCHRÖTER, COHN's Beiträge z. Biologie I (1870) p. 40. — SCHRÖTER, Krypt.-Flora von Schlesien III (1889) p. 186. — SACCARDO, Sylloge VII (1888) p. 290. — FISCHER, in RABENHORST'S Krypt.-Flora I, 4 (1892) p. 55. — SCHRÖTER, in ENGLER-PRANTL I, 1 (1897) p. 74. — MAGNUS, Pilze von Tirol (1905) p. 13. — VON MINDEN, in Krypt.-Flora der Mark Brandenburg V (1911) p. 294. — TREBOUX, Hedwigia LII (1912) p. 316.

Exsiccata: RABENHORST, Fungi europaei Nr. 1655(?); SCHNEIDER, Herb. schlesischer Pilze Nr. 202; SYDOW, Phycomycten und Protomycten Nr. 90 u. 136; KRIEGER, Fungi saxonici Nr. 390 u. 1538; VESTERGREN, Micromycetes rariores selecti Nr. 512.

Vorkommen: Deutschland, Österreich, Norwegen.

SCHRÖTER hat diesen Pilz zuerst auf *Gagea lutea* (Blättern, Schaft und Blüten) gefunden, er ist inzwischen aber auch auf den Arten *minima*, *arvensis*, *pratensis* beobachtet worden. Die Gallen sind punktförmig, klein, lebhaft schwefel-, auch wohl dunkler goldgelb, wenig vorgewölbt. Sie sind einfach und bestehen meist aus einer bauchigen Epidermiszelle des Wirtes. Die Nachbarzellen können etwas zusammengedrückt sein. Bisweilen tritt der Pilz aber auch in Parenchymzellen der Nachbarschaft auf. Es sind von ihm länglich-kugelige Dauerzustände bekannt, die einzeln oder zu 5 in einer Nährzelle auftreten, dabei dann an den Berührungsflächen sich abplatteln. Ihre Größe ist 50—110  $\mu$  breit und 150—200  $\mu$  lang. Sie haben eine dicke, braune, etwas runzlige äußere Membran, und eine farblose innere. Ihr Inhalt ist orange-gelb. Entwicklung ist nicht bekannt. Die beobachteten Dauerzustände sind vom März an gefunden, es liegt also wohl ein *Haplochytrium* vor.

Diagnose: Gallis minutis laete-aureis, simplicibus in epidermidis, rarius in parenchymatis cellulis plantae matricialis. Soris perdurantibus (200 : 100  $\mu$ ) solitariis, vel numerosis, membrana externa crassa, brunnea, interdum rugulosa, interna hyalina, contentu flavo-aureo.

Hab. in foliis, pedunculis, perigonio gagearum in Germania, Austria, Norwegia.

### 13. *S. myosotidis* KÜHN (1868).

Synonyme: *Pycnochytrium myosotidis* (KÜHN) SCHRÖTER.

Literatur: KÜHN, J. Scheda zu RABENHORST Nr. 1177, auch Hedwigia VII (1868) p. 125. — SCHRÖTER, COHN'S Beiträge z. Biologie I (1870) p. 40. — SACCARDO, Sylloge VII (1888) p. 290. — SCHRÖTER, Krypt.-Flora von Schlesien III, 1 (1889). — FISCHER, in RABENHORST'S Krypt.-Flora I, 4 (1892) p. 54. — SCHRÖTER, in ENGLER-PRANTL I, 1 (1897) p. 74. — VON MINDEN, in Krypt.-Flora d. Mark Brandenburg V (1911) p. 295. — TREBOUX, Hedwigia LII (1912) p. 316.

Exsiccata: RABENHORST, Fungi europaei Nr. 1177, 1374, 1457; VON THÜMEN, Mycotheca universalis Nr. 2215; SCHNEIDER, Herb. schles. Pilze Nr. 105, 203, 204; SYDOW, Phycomyceten und Protomyceten Nr. 138; GRIFFITH, Westamerican Fungi Nr. 286.

Vorkommen: Deutschland, Dänemark, Nordamerika.

Die beiden gleich zuerst bekannt gewordenen Nährpflanzen waren *Myosotis stricta* und *Lithospermum arvense*. Der Parasit kann den Stengel förmlich auftreiben. Die Gallen sind kleine, gelbe und rötliche bis braune Knoten, die gelegentlich zusammenfließen und eine Kruste bilden. Sie sind einfach, nur aus Epidermiszellen gebildet, die sack- oder flaschenartig anschwellen (Abb. 63). Darin

sind Dauerstadien gefunden (Sori), einzeln oder bis 3 in einer Nährzelle. Sie haben meist Kugelgestalt, eine glänzendbraune äußere Membran und rotgelben ölreichen Inhalt. Ihre Größe ist 60—130  $\mu$ . Ihre Entwicklung ist unbekannt. Sie sind schon vom Mai an gefunden und nie andere Stadien gesehen, daher liegt wohl ein *Haplochytrium* vor.

**Diagnose:** Gallis minutis solitariis vel aggregatis crustaceis, flavis, rubicundis, demum atro-brunneis, simplicibus, in cellulis matricis inflatis. Soris perdurantibus solitariis vel ad 3 aggregatis, plerumque globosis, 60—130  $\mu$  diam., membrana externa nitida, brunnea, contentu aureo-rubro. Sporangia, zoosporae incognita.

Hab. in foliis myosotidis strictae et Lithospermi arvensis in Germania, Dania, America boreali.

#### 14. *S. pilificum* THOMAS (1888).

**Synonym:** *Pycnochytrium pilificum* (THOMAS) SCHRÖTER.

**Literatur:** THOMAS, Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1 (1888) p. 494. — SCHRÖTER, Krypt.-Flora v. Schlesien 3 (1889) p. 187. — FISCHER, in RABENHORST's Krypt.-Flora 1 (1892) p. 57. — SACCARDO, Sylloge VII (1888) p. 290. — VON MINDEN, in Krypt.-Flora der Mark Brandenburg V (1911) p. 300.

**Exsiccata:** Krypt. exsicc. 1340.

**Vorkommen:** Deutschland (Schlesien, Thüringen, Westfalen usw.).

FR. THOMAS fand das Objekt zuerst 1869 in Herbarmaterial, dann 1880 (spärlich und nur einmal) in Thüringen an allen oberirdischen Organen von *Potentilla tormentilla* SIBB. Seitdem ist die Art zwar noch von L. KIRCHNER und FR. LÖW gefunden worden, von ersterem aber nur eben gesammelt, von letzterem als „Phytoptocidium“ beschrieben. In der Nähe von Münster fand sie zuerst W. ZOPF in einem sehr feuchten Graben.

Die Galle ist hoch über das sie umgebende Wirtsgewebe emporgehoben und besonders auffällig durch die auf ihr befindlichen 20—35 einzelligen, zugespitzten Haare von hellgelber Farbe, bis 0,9 mm Länge und 0,07 mm Breite. Die Warze ist ausgesprochen zusammengesetzt, von einer dicken, braunen, höckrigen Kruste umgeben (Abb. 48, 49). Die Größe der ziemlich halbkugeligen Warzen beträgt etwa 110—270  $\mu$ : 310—380  $\mu$ . Tief eingesenkt liegen in jeder die Nährzelle mit einem einzelnen Sorus. Ich habe schon im Juni nur Dauersori gefunden. Der Pilzkörper füllt die Zelle meist ganz aus, ein Symplast scheint ihn zu umgeben. Der Sorus ist etwa kugelig und erreicht (im Sommer) einen Durchmesser bis circa 150  $\mu$ . Er enthält im Zentrum des Plasmas einen ziemlich großen

Kern, weicht aber nicht von anderen Arten ab. Die äußere Membran wird ca. 5  $\mu$  dick, sie ist hellgelb chitinös. Der Inhalt ist orange gelb.

In der Kultur fand ich erst Anfang Februar eine Weiterentwicklung. Die Gallen waren offenbar inzwischen etwas gewachsen, ich maß mehrmals Sorusdurchmesser bis ca. 190  $\mu$ . Die Sori waren nun zum Teil in Sporangien zerfallen, und zwar 15—20. Sie waren kugelig und hatten 30—35  $\mu$  Durchmesser. Das weitere Schicksal des Pilzes ist unbekannt, diese Art ist an ihrem hiesigen Standort leider ganz verschwunden, da die Wasser- und Lichtverhältnisse des betreffenden Grabens sich verändert haben. Zuletzt fand sich der Pilz noch vereinzelt auf Potentillen, die nun schon oben auf dem Grabenrande standen, aber lange vergeilte Sprosse bis in den Grabengrund hinab hängen ließen (vgl. S. 157).

**Diagnose:** Gallis e tuberculis hemisphaericis verrucosis pilo longo, hyalino, crassiusculo, 20—40  $\mu$  crasso, verruca inserto ornato formatis, solitariis vel aggregatis; soris perdurantibus globosis 80—180  $\mu$  diam., plerumque solitariis in cellula matricali, membrana externa brunnea, contentu rubro-flavo. Sporangii 15—20 in quoque soro factis, globosis, 30—35  $\mu$  diam. Sporae incognitae.

Hab. in foliis caulibusque *Potentillae tormentillae* in Germania.

#### 15. *S. potentillae* (SCHRÖTER) LAGERHEIM (1889).

**Synonyme:** *S. cupulatum* THOMAS 1887; *S. myosotidis* var. *potentillae* SCHRÖTER 1870; *S. myosotidis* var. *dryadis* THOMAS 1880.

**Literatur:** SCHRÖTER, COHN's Beiträge z. Biologie I (1870) p. 48. — THOMAS, Bot. Ctrbl. (1887) p. 19 und Verh. d. zool. bot. Ges. in Wien (1892) p. 60. — SACCARDO, Sylloge IX (1891) p. 357. — FISCHER, Pilze in RABENHORST Krypt.-Flora I, 4 (1892) p. 54. — RYTZ, Bakt. Ctrbl. 2. Abt. XVI (1906) p. 511 u. XVIII (1907) p. 822. — VON MINDEN, Pilze in Krypt.-Flora der Mark Brandenburg V (1911) p. 296.

**Exsiccata:** RABENHORT u. PAZSCHKE, Fungi europ. et extraeurop. Nr. 4480; RABENHORST, Fungi europaei Nr. 1457; SYDOW, Phycomyceten und Protomyceten Nr. 245; VESTERGREN, Micromycetes rar. selecti Nr. 911 u. 1217.

**Vorkommen:** Deutschland, Österreich, Schweiz, Skandinavien.

SCHRÖTER hat den auf *Potentilla argentea* gefundenen Pilz nur als *varietas* von *S. myosotidis* beschrieben, THOMAS anfangs auf einer anderen Nährpflanze (*Dryas octopetala*) ihn noch einmal beschrieben und später eine neue Art *cupulatum* aufgestellt, deren Name zwar gut gewählt ist, aber nicht die Priorität besitzt.

Auffallend ist an dem Objekt die Art der Galle. Aus den infizierten Epidermiszellen entstehen papillöse Ausstülpungen, die haar- oder sackartig aussehen. (Die Nachbarzellen sind unbeteiligt.) In der oft auf das 5—7fache vergrößerten Nährzelle sind Dauersori gefunden, die sie nicht ganz ausfüllen und 120—140  $\mu$  groß sind. Sie setzen sich im Grund der Zelle fest, deren oberer (leerer) Teil im Frühjahr abbricht, wodurch das von THOMAS so gut aufgefaßte Bild der in einem Becher (Cupula) ruhenden „Dauerspore“ entsteht (Abb. 62). Ihr Inhalt ist goldgelb. Sie keimen (wie RYZZ beobachtete, unter dem Schnee!) aus zu etwa 30 Sporangien, die 30—36  $\mu$  messen. Weitere Entwicklung ist nicht verfolgt.

Die Form hat eine gewisse Beziehung zu *S. myosotidis* und *S. papillatum* in der Gallenbildung, weicht aber sonst auch treffend von beiden ab.

RYZZ (1907) hat sie nur auf feuchten Felsen an *Dryas octopetala* gefunden und bezweifelt, daß sie auf der trockne Standorte der Ebene bevorzugenden *Potentilla argentea* vorkomme.

Diagnose: Gallis papillosis simplicibus maturante soro laesione superioris partis cupulatis; soris perdurantibus basi cellulae matricalis sitis, 120—140  $\mu$  diam.; c. 30 sporangiis verisimile prodeunte sori contentu formatis, 30—36  $\mu$  diam. protoplasmate aureo. Zoosporae incognitae.

Hab. in *Dryadis octopetalae* et *Potentillae argenteae* foliis pedunculisque in Germania, Austria, Helvetia, Scandinavia.

#### 16. *S. punctum* SOROKIN (1877).

Literatur: SOROKIN, Über *Synchytrium punctum* n. spec. Hedwigia XVI (1877) p. 113. — SACCARDO, P. A., Sylloge VII (1888) p. 294.

Vorkommen: Am Kaban-See (Rußland).

SOROKIN fand die Art auf Blättern von *Plantago media* an feuchtem Standorte in Gestalt von schwarzen Knötchen; besonders waren die untersuchten Blätter und ihre die Erdoberfläche berührende Rückseite damit bedeckt. Die erkrankten Teile waren gelb, trocken und kraus.

Die Knotenstellen zeigen die Epidermiszellen im Besitz von Sori. Jüngere Stadien sind feingranulierte Plasmakugeln mit zarter Membran frei in der Zelle, ältere solche von Kugelgestalt, die Zelle ausfüllend und mit etwas unebner, dicker, brauner Membran umgeben. Der Inhalt ist bei den letzteren gelb gefärbt. Es dürfte sich also wohl um Dauersori handeln. Die Nachbarzellen der Wirtszelle sind nur wenig geschwollen, die Galle wohl doch noch als ein-

fache anzusprechen. Dagegen fand SOROKIN gelegentlich auch 2 Sori in einer Zelle, dann den einen freilich viel kleiner als den anderen. Weitere Entwicklung ist zwar nicht bekannt, der Ort der Species in der Gattung also nicht ganz klar. Da die obigen Zustände indessen im Frühjahr gesammelt sind, so ist es vermutlich ein *Haplochytrium*, dessen Entwicklungsgang schon im wesentlichen beendet war.

**Diagnose:** Maculis luteolis; tuberculis minutulis, atris; soris perdurantibus sphaericis, 7—20  $\mu$  diam., membrana externa brunnea asperula. Zoosporae incognitae.

### 17. *S. ulmariae* nov. spec.

**Exsiccata:** G. LAGERHEIM, Fungi alpium Sueciae 1897.

Das mir bekannte Material ist sämtlich von LAGERHEIM in den Monaten Juni-August in verschiedenen Jahren und an verschiedenen Orten in Schweden gesammelt (Schwedisches Hochgebirge: Fjellnäs, Öland usw.) und steht sämtlich auf *Filipendula ulmaria*.

Mit bloßem Auge sieht man auf der Ober- und Unterseite der Blätter, besonders an den Rändern, ferner auch auf den Blattstielen, sehr reichlich kleine, gelbe bis rotbraune Gallen, die, wenigstens in dem mir vorliegenden getrockneten Material (aus dem Berliner bzw. Stockholmer Herbar) die Blattränder, oft auch Teile der Blattfläche rotbraun gefärbt erscheinen lassen.

Ein Querschnitt durch das (in verdünnter Kalilauge etwas erweichte) Blatt zeigt bei mikroskopischer Betrachtung, daß die Warze einfach ist, d. h. aus einer einzigen, stark vergrößerten Epidermiszelle besteht, die mehr in die Blattfläche hinein als nach außen gewachsen ist (daher auch die geringe Vorwölbung) und die benachbarten Epidermiszellen garnicht in Mitleidenschaft gezogen hat (Abb. 50). Der Sorus füllt die Wirtszelle nie ganz aus, er ist meist in der Einzahl darin vorhanden, seltener findet man 2 Sori in einer Zelle.

Der durchschnittliche größte Durchmesser der Sori beträgt 50  $\mu$ . Sie haben eine nicht sehr dicke, gelbe, glatte Membran und enthalten viel gelbes Öl. Andere Stadien als das abgebildete habe ich nicht gesehen, doch möchte ich trotz der verhältnismäßig dünnen Hülle annehmen, daß es sich um ein *Haplochytrium* handelt (vgl. S. 164), weil man sonst auf dem in verschiedenen Sommermonaten gesammelten Material doch wohl auch Sporangien finden müßte. Es scheinen mir hier unreife Dauersori vorzuliegen. Auf der gleichen Nährpflanze (nach RYTZ auch auf *Filipendula hexapetala*) kommt auch

*S. aureum* vor, mit zusammengesetzter Galle und Sori von ca. 100 bis 150  $\mu$  Durchmesser. Das hier beschriebene Objekt unterscheidet sich davon also wohl genügend durch Warzenform und Sorusgröße (vgl. S. 161).

**Diagnose:** Gallis minutis simplicibus depressis; soris perdurantibus solitariis, rarius duobus in cellula matricali, 50  $\mu$  diam., haud crassa membrana externa, flava, levi, sporangiis incognitis.

**Hab.** in *Filipendulae ulmariae* foliis in Sueciae alpibus.

### 18. *S. alpinum* THOMAS (1889).

**Literatur:** THOMAS, Ber. d. d. bot. Ges. VII (1889) p. 255 u. Sitz.-Ber. d. zool. bot. Ges. Wien XLII (1892). — SACCARDO, Sylloge IX (1891) p. 357. — LÜDI, Hedwigia XL (1901) p. 9 u. 17. — RYTZ, Bakt. Ctrbl. 2. Abt. XVIII (1907) p. 820. — FISCHER, in RABENHORST's Krypt.-Flora I, 4 (1892) p. 59. — MAGNUS, Pilze von Tirol (1905) p. 14. — VON MINDEN, in Krypt.-Flora der Mark Brandenburg V (1911) p. 302.

**Exsiccata:** RABENHORST u. PAZSCHKE, Fungi europ. et extraeurop. Nr. 4377; SYDOW, Phycomycten und Protomycten Nr. 87; Flora exs. austrio-hungarica Nr. 2779 (THOMAS).

**Vorkommen:** Alpen (Italien u. Schweiz).

Der Pilz, den THOMAS (1889) auf *Viola biflora* beschrieb, hat sich in den Alpen als sehr verbreitet erwiesen (RYTZ 1907, THOMAS 1892). Es ist von THOMAS versucht worden, den Parasiten auf *Adoxa moschatellina* zu übertragen, ohne Erfolg, woraus man allenfalls schließen könnte, daß er nicht mit dem auf der letztgenannten vorkommenden *S. anomalum* identisch ist. Er bildet auf den Blättern einfache oder zusammengesetzte Gallen, die oft flach sind, aber auch erhoben und becherartig sein können. In der an Größe und Form unregelmäßigen Nährzelle sind einzeln (oder bis zu 4) Dauersori bekannt, die kugelig oder aneinander abgeplattet und länglich sein können. Sie messen in der Länge 90—250  $\mu$ , in der Breite 70 bis 160  $\mu$  (im Durchschnitt 120—140  $\mu$ ) und haben eine dunkelbraune dicke Außenmembran und farblosen Inhalt. Die Keimung hat RYTZ (1907) in Kulturen bekommen, es entstanden etwa 30—40 erst eckige, dann rundlich werdende Sporangien (15—18  $\mu$  Durchmesser), Zoosporen sind aber nicht gesehen. RYTZ vermutet, daß die Infektion an sehr jungen, noch eingerollten Blättern erfolgt, an denen nur die mittlere peripherische Partie der Spreiten frei nach außen liegt. Dort treten fast allein die Gallen auf. Der Stiel, der zur mutmaßlichen Zeit der Infektion noch ganz kurz ist, bleibt deshalb frei davon.



**Diagnose:** Gallis simplicibus vel compositis, saepius depressis, raro calyciformibus; soris perdurantibus singulis vel usque ad 4 in singulis cellulis matricis ortis, globosis vel mutua compressione applanatis, 9—250  $\mu$ : 70—160  $\mu$  (plerumque 120—140  $\mu$ ), membrana externa atro-brunnea, contenta hyalino; sporangiis (30—40) primum polyedricis demum rotundatis 15—18  $\mu$  diam. Zoosporae incognitae.

Hab. in *Violae biflorae* foliis caulibusque in Italiae et Helvetiae alpihus.

### 19. *S. anemones* (DC.) WORONIN (1868).

**Synonyme:** *Dothidea anemones* D.C. Fl. Fr. VI p. 143; *Chytridium* (!) *anemones* DE BARY et WORONIN in Ber. Nat. Ges. zu Freiburg i. B. III, II, p. 48 (p. 29 des S.-A.); *Septoria anemones* Fr. SUMM, Veg. Scand. p. 426; *Sphaeria anemones*, RAB. Handb. I, p. 189, 1705; *Sphaeronema anemones* SIBERT, Plant. crypt. Ard. 167; *Urocystis anemones* JACK, LEINER STITZENBERGER, Krypt. Bad. 54; *Pycnochytrium anemones* (DE CAND.) SCHRÖTER.

**Literatur:** DE BARY und WORONIN, Ber. Nat. Ges. zu Freiburg i. B. III (1863) p. 48 (p. 29 des S.-A.). — WORONIN, Bot. Ztg. (1868) p. 100. — SCHRÖTER, COHN's Beiträge z. Biologie (1870) p. 8. — FARLOW, Bot. Gaz. (1885) p. 241. — SACCARDO, Sylloge VII (1888) p. 288. — RABENHORST, Krypt.-Flora I (1892) p. 60. — PATOULLARD, N., Catalogue raisonné des plantes cellulaires de la Tunisie (1897) p. 88. — ENGLER-PRANTL, D. nat. Pfl.-Familien I, 1 (1897) p. 74. — SACCARDO, Sylloge (1899) XIV, p. 441. — LÜDI, Hedwigia XL (1901) p. 14. — LÖWENTHAL, Archiv f. Protistenkunde V (1904) p. 222. — v. GUTTENBERG, PRINGSH. Jahrb. 46 (1909) p. 463. — v. MINDEN, Krypt.-Flora der Mark Brandenburg V (1911) p. 304. — MAGNUS, Pilze von Tirol (1905) p. 14.

**Exsiccata:** FÜCKEL, Fungi rhen. 518; KRIEGER, Fungi sax. 391, 784; WINTER, Fungi helv. Suppl. 95; ROUMEGUÈRE, Fungi gall. exs. 3314; KUNZE, Fungi sel. exs. 234; SCHRÖTER, Pilze Schlesiens 251; SYDOW, Phyc. et Protom. 272; SYDOW, Mycoth. germ. 570; DE THÜMEN, Mycotheca univ. 129; RABENHORST, Herb. mycol. ed. I, 847; RABENHORST, Fungi europ. 855, 1083, 2576; SCHNEIDER, Herb. schles. Pilze. — Non: KELLERMANN, Flora of Kansas 821 (= *Aecidium*).

**Vorkommen:** Deutschland, Oesterreich, Nordafrika (Tunis), Nordamerika.

Die Species findet sich auf allen oberirdischen Organen, zuweilen sogar auf jungen Rhizomtrieben von *Anemone nemorosa* und *A. ranunculoides* (und *Ranunculus chaerophyllus* s. u.), vor allem auf der Unterseite der Blätter und auf den Stielen. Die Gallen fließen häufig krustenartig ineinander; jede einzelne stellt ein niedriges Höckerchen von  $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{2}$  mm Durchmesser und in der Regel auffallender schwarzvioletter Farbe, die von dem Anthocyangehalt in der Wirtszelle und

zuweilen auch in den angrenzenden Zellen herrührt. (In Ausnahmefällen unterbleibt die Farbstoffbildung. [Lüdr 1901].)

Die Galle besteht aus einer stark vergrößerten Epidermiszelle, die besonders nach innen eingesenkt ist. Die Nachbarzellen fallen gewöhnlich, wenn auch nicht immer (Abb. 38), durch besondere Größe und flachere Außenkontur auf (Abb. 39); ferner durch reichlicheres Plasma und viele Chlorophyllkörner. Ihr Kern scheint mir (im Gegensatz zu v. GUTTENBERG 1909) sehr häufig auffallend groß und lang gezogen (nicht selten bis  $25\mu$  lang), zuweilen auch mit Einbuchtungen (Abb. 41). Er liegt meist an der an die Wirtszelle angrenzenden Wand. Diese Zellen scheinen unter dem Einfluß der Infektion nur radiale, keine tangentialen Teilungen einzugehen. Die Wirtszelle selbst ist meist tief in das Gewebe eingesenkt, ragt nur wenig über die Oberfläche empor und ist stark vergrößert. Nach FISCHER (RABENHORST, Krypt. Fl. 1892) beträgt ihr Durchmesser 200 bis  $300\mu$ , nach v. GUTTENBERG (1909) bis  $100\mu$ ; ich selbst habe häufig an sogar einfach infizierten Zellen  $150\mu$  und darüber gemessen, an einer Zelle, die drei Sori enthielt,  $250\mu$ . Das Plasma der Zelle ist sehr reichlich, hat schaumig wabige Struktur und färbt sich bei Dreifachfärbung schmutzig-graublau. Der Kern (vgl. v. GUTTENBERG 1909) wird sehr groß (größter Durchmesser bis über  $50\mu$ ), unregelmäßig gelappt, mit tiefen Einschnitten. Im Gegensatz zu v. GUTTENBERG (1909) habe ich auch wirkliche Abschnürung einzelner Teile gesehen (Abb. 43). Der Nucleolus wird sehr groß, oft wurmförmig, stark vacuolenhaltig. Er selbst liegt in der Regel in einer Vacuole, ebenso sehr viel kleinere Körperchen, die sich ebenso färben und wohl Derivate von ihm sind (Abb. 40) (vgl. übrigens auch S. 162).

Die Dauersori sind meist kugelig, 60 bis ca.  $160\mu$  groß, mit farbloser Innenmembran und dicker brauner Außenmembran. Die später vertrocknende Wirtszelle bildet oft scheinbar eine dichte, braune, dicke krustige Außenhülle.

Merkwürdigerweise ist gerade von dieser so sehr verbreiteten Art die weitere Entwicklung nicht bekannt. Sie scheint, vielleicht im Zusammenhang mit der kurzen Vegetationsdauer der Nährpflanze, schnell vor sich zu gehen. Offenbar ist die Spezies auch besonders empfindlich gegen eine Veränderung der äußeren Verhältnisse, wie sie in der Kultur kaum zu umgehen ist (vgl. auch S. 159).

*Diagnose:* Tubercula formans ex epidermidis cellulis plantae hospitalis sparsa vel aggregata, saepius, praecipue in nervis, subconfluentia, siccitate depressa, purpurascentia, demum nigricantia vulgo maculis violaceis insidentia, 200—300  $\mu$  diam.; sori perdurantibus tuberculis singulis,

soris perdurantibus quisbusque tuberculis innatis, singulis vel pluribus, sphaeroideis vel ellipsoideis, 60—160  $\mu$  diam., membrana interna hyalina, externa brunnea crustacea.

Hab. ad folia Anemones nemorosae et ranunculoidis in Germania, Austria, Africa, America boreali.

PATOUILLARD hat an Blättern von *Ranunculus chaerophyllus* var. *flabelliformis* in Tunis ein Objekt gefunden, das mit der obigen Art gut übereinstimmen soll und von ihm als var. *ranunculi* bezeichnet sind. Nur sollen die Gallen kleiner, die Flecken der Blätter heller und die Dauersori von wechselnden Dimensionen sein (50—200  $\mu$ ). Sonst stimmt nach dem Beobachter alles überein. Ich bin durchaus der Ansicht, daß, wenn die Art mit der obigen identisch ist, das auf *Ranunculus* gefundene Material nur junge Stadien vorstellt.

#### 20. *S. anomalum* SCHRÖTER (1875).

Literatur: SCHRÖTER, COHN's Beiträge z. Biologie I (1870) p. 15. FARLOW, Bot. Gaz. X (1885) p. 241. — SACCARDO, Sylloge VII (1888) p. 289. — RABENHORST, Krypt.-Flora I (1892) p. 59. — v. GUTTENBERG, PRINGSH. Jahrb. 46 (1909) p. 466. — v. MINDEN, in Krypt.-Flora der Mark Brandenburg V (1911) p. 303. — MAGNUS, Pilze von Tirol (1905) p. 14.

Exsiccata: RABENHORST, Fungi europ. 1373; VESTERGREN, Micromyc. rar. sel. 31; SCHNEIDER, Herb. schles. Pilze 106, 231, 232; SYDOW, Phyc. et Protom. 184; A. VILL, Fungi bavarici 754; SCHRÖTER, Pilze Schlesiens 255.

Vorkommen: Deutschland, Böhmen, Tirol, Belgien, Schweden, Nordamerika.

SCHRÖTER fand den Pilz 1868 an den Blättern (bes. der Unterseite) und Stengeln von *Adoxa moschatellina* L. Er bildet meist einzelt stehende, halbkuglige, glasartige Gallen, die in der Regel aus einer stark erweiterten, von Nachbarzellen umwucherten Epidermiszelle bestehen. Auch einfache Gallen kommen aber vor, und SCHRÖTER (1875) hat hier und da auch die Infektion einer subepidermalen Zelle beobachtet.

Die Nährzellen sind fast kuglig und erreichen einen Durchmesser bis zu 250  $\mu$ . Der Kern ist sehr groß (bis 50  $\times$  60  $\mu$ ), gelappt und mit Kanälen versehen (vgl. S. 162 bei Cytologie). Die Wände sind dick und getüpfelt.

Die Sori liegen meist einzeln in einer Zelle; am unteren Teil des Stengels fand SCHRÖTER aber auch 2—8.

Form und Größe der Dauersori sind außerordentlich variabel. Sie sind eiförmig, cylindrisch, kuglig, bohnen- oder nierenförmig,

und ihre Größe schwankt zwischen 13 und 120  $\mu$ . Um die zarte innere Membran legt sich die äußere, die glatt, dick, braungelb (nach v. MINDEN, der vielleicht nur älteres Herbarmaterial gesehen hat? querrunzlig); die vertrocknete Nährzelle bildet später eine braune Kruste. Die weitere Entwicklung ist nicht bekannt.

**Diagnose:** *Maculis minutis pallide luteis demum fuscis; tuberculis hemisphaericis solitariis, soris perdurantibus forma valde divergentibus 13—120  $\mu$  diam. Membrana externa bruneo-fusca, levi (?). Sporangia incognita.*

**Habit.** in foliis *Adorae Moschatellinae*. In Germania, Bohemia, Triolia, Skandinavia, Belgio, America boreali.

### 21. *S. globosum* SCHRÖTER (1875).

**Synonyme:** *Pycnochytrium globosum* (SCHRÖTER) SCHRÖTER.

**Literatur:** SCHRÖTER, COHN's Beiträge z. Biologie I (1870) p. 11. — SACCARDO, Sylloge VII (1888) p. 288. — RABENHORST, Krypt.-Flora I (1892) p. 60. — ENGLER-PRANTL, D. natürl. Pfl.-Familien I, 1 (1897) X p. 74. — v. MINDEN, Krypt.-Flora d. Mark Brandenburg V (1911) p. 305.

**Exsiccata:** RABENHORST, Fungi europ. 1748, 1749, 1750; SCHNEIDER, Herb. schles. Pilze 226—230, 407, 415, 454; SYDOW, Phyc. et Protom. 135, 187, 188, 273; VESTERGREN, Micromyc. rar. sel. 33, 202, 595, 910; SYDOW, Mycoth. marchica 1234, 1527 (?).

**Vorkommen:** Deutschland, Schweden, Norwegen, Dänemark, Rußland.

SCHRÖTER fand den Pilz auf *Viola canina* L. und *Viola persicifolia* SCHR. var. *pratensis*. Die Gallen fanden sich besonders an der Rückseite der unteren Blätter und an den Blattstielen, ferner am unteren Teil des Stengels. Dort bildeten die perlenartigen Knötchen sogar eine kristallartige Kruste. Die Wärzchen sind halbkuglig, mit eingesenktem Scheitel. Die Nährzelle, die 250—300  $\mu$  Durchmesser erreicht, ist tief in das Gewebe eingesenkt und von den stark vermehrten Nachbarzellen umhüllt, die sich durch besondere Größe von den gewöhnlichen Epidermiszellen unterscheiden. Der kuglige Sorus füllt auch, wenn er ausgewachsen ist, die Wirtszelle nur etwa zur Hälfte aus; er ist meist in der Einzahl vorhanden. Bei sehr reichlicher Infektion sind oft zwei oder drei Sori in einer Zelle, die dann einfach etwas erweitert und vergrößert ist; eine Überwucherung durch die Nachbarzellen findet dann nicht statt. Die Nährzelle trocknet später zu einer braunen Kruste ein.

Die Dauersori sind kuglig und haben am Stengel meist einen Durchmesser von 140—170  $\mu$ , bei sehr reichlicher Infektion, besonders an den Blättern oft nur 60—80  $\mu$ . Die äußere Membran ist dick,

glatt, hellbraun; die innere farblos, zäh aber dünn. Im Frühjahr tritt der Sorusinhalt in Form einer Blase, von der ausgedehnten Innenmembran umgeben, aus der äußeren Membran; durch, wie es scheint, simultane, Teilung entstehen 150—200 Sporangien, die auch nachdem die gemeinsame Hülle gesprengt ist, noch eine Zeitlang im Zusammenhang bleiben und sich erst später voneinander trennen. Zwischen ihnen befindet sich ein feines Plasmanetz. Die einzelnen Sporangien sind vor dem Zerfall unregelmäßig polyedrisch, ihr Durchmesser beträgt 14—20  $\mu$ .

Die Schwärmsporen sind nach v. MINDEN (1911) kuglig oder breit eiförmig mit einem Durchmesser von 3—4  $\mu$ .

**Diagnose:** Tuberculis verruciformibus, solitariis vel crustaceo confluentibus; soris perdurantibus globosis plerumque in cellula matricis solitariis usque 170  $\mu$  diametro, subinde numerosis et tum 60—80  $\mu$  diam.; membrana externa bruneo-lutescenti; protoplasmate hyalino; singuli soris 150 bis 200 sporangii 14—20  $\mu$  diam.; zoosporis globosis vel ovoideis 3—4  $\mu$  diam.

**Hab.** in Germania, Austria, Suecia, Norwegia, Dania, Rossia in foliis caulibusque plantarum sequentium:

*Viola canina*, odorata, stagnina, silvatica, riviniana, persicifolia; *Potentilla reptans*, *Galium mollugo*, *Sonchus asper*, *Cirsium oleraceum*, *Achillea millefolium*, *Myosotis palustris*, *Veronica chamaedrys*, *scutellata*, *beccabunga*, *anagallis* (VON MINDEN).

## 22. *S. Holwayi* FARLOW (1885).

**Synonyme:** *Pycnochytrium Holwayi* (FARLOW) SCHRÖTER.

**Literatur:** FARLOW, W. G., *The Synchytria of the United States* (Bot. Gaz. X, 1885, p. 239). — SACCARDO, P. A., *Sylloge VII* (1888), p. 292.

**Exsiccata:** ELLIS and EVERHARD, N., *Americ. Fungi*, 2<sup>nd</sup> ser. Nr. 1807.

**Vorkommen:** Decorah (Jowa, N.-Amerika), Juli.

E. W. D. HOLWAY fand die Art auf den Blättern von *Monarda fistulosa*, FARLOW gab Namen und Diagnose. Der Pilz macht sich durch violette Flecke bemerkbar, diese enthalten halbkuglige Gallen, deren Oberfläche durch die papillösen hochgehobenen Nachbar-epidermiszellen ein auffallend strahlig-stacheliges Bild gibt (Abb. 45). Darin finden sich kuglige Dauersori von 70—90  $\mu$  Durchmesser, ihre Wandung ist glatt und dunkelbraun (Abb. 45).

Außerdem sind Sori (also wohl Sommersori) beobachtet, die größer werden (90—100  $\mu$  Durchmesser) und in der Wirtszelle reifen.

Weitere Entwicklung fehlt, Zuteilungen der Art zu *Haplochytrium* oder *Pleiochytrium* unsicher, nach der Sammelzeit Juli das erstere wahrscheinlich.

**Diagnose:** Maculis violaceis, tuberculis hemisphaericis vel subglobosis; soris perdurantibus sphaericis, 70—90  $\mu$  diam., membrana brunneofusca, levi; soris aestivis sphaericis 90—100  $\mu$  diam. in cellulis matricibus maturantibus.

**Hab.** in *Monardae fistulosae* foliis prope Decorah Americae borealis.

### 23. *S. mercurialis* (LIBERT) FÜCKEL (1866).

**Synonyme:** *Pycnochytrium mercurialis* (LIBERT) SCHRÖTER.

**Literatur:** FÜCKEL, *Fungi, Rhenani*, Supplem. Fasc. II (1866). — WORONIN, *Bot. Ztg.* (1868) p. 81, 97. — FÜCKEL, *Symb. myc.* (1869). — SCHRÖTER, COHN's Beiträge z. Biologie I (1870) p. 5. — FARLOW, *Bot. Gaz.* 10 (1885). — FISCHER, in RABENHORST's *Krypt.-Flora* I, 4 (1892) p. 61. — SCHRÖTER, in ENGLER-PRANTL I, 1 (1897) p. 74. — v. GUTTENBERG, PRINGSHEIM's *Jahrb.* 46 (1909) p. 455. — v. MINDEN, *Krypt.-Flora der Mark Brandenburg* V (1911) p. 306. — MAGNUS, *Pilze von Tirol* (1905) p. 14.

**Synonym:** *Sphaeronema mercurialis* LIBERT.

**Exsiccata:** FÜCKEL, *Fungi Rhen.* 1607; KRIEGER, *Fungi sax.* 98; SYDOW, *Mycoth. marchica* 2651; SYDOW, *Mycoth. germ.* 229, 571; SYDOW, *Phyc. et Protom.* 92, 137; *Krypt. exsicc.* 1196; ALL. et SCHNABL, *Fungi bav.* 357.

**Vorkommen:** Deutschland, Oesterreich, Böhmen, Tirol, Schweiz, Frankreich, Belgien, Holland, Rußland, Nordamerika.

Der Pilz wurde schon 1857 von v. HEUFFLER bei Wien auf *Mercurialis perennis* gefunden, aber nicht erkannt. Er ist wohl der einzige seiner Gattung, von dem ein wirkliches parasitisches Verhalten bekannt ist, d. h. ein so reichliches Auftreten, daß die Wirtspflanzen in ihrer Entwicklung gehemmt wurden (MAGNUS 1874).

Die glashellen, perlenartigen Gallen werden bis über 700  $\mu$  groß, im Durchschnitt beträgt der Längsdurchmesser ca. 250  $\mu$ . Sie ragen stark über die Oberfläche empor, denn die befallene Epidermiszelle wird fast immer ganz über das Niveau der übrigen Epidermiszellen emporgehoben. Sie ist stets von einer wulstförmigen Hülle von sehr durchsichtigen Zellen umgeben, ihr Scheitel bleibt aber zum großen Teil frei und ist auch glasartig durchsichtig, so daß der Parasit stets sehr deutlich zu sehen ist (Abb. 46). Zuweilen ist die Wirtszelle an der Basis verschmälert, so daß die Galle auf einem Stiel zu sitzen scheint. Die Nährzelle kann einen Durchmesser bis zu 200  $\mu$  erreichen. Sie hat einen auffallend großen Zellkern (bis

50 × 60  $\mu$ ); Nucleolus bis zu 20  $\mu$ , der nach v. GUTTENBERG (1909) stark gelappt und von Kanälen durchsetzt ist (vgl. auch S. 162).

Die Dauersori sind meist kurz eiförmig, gewöhnlich einzeln in einer Zelle, die sie nie ausfüllen. Sie werden 70—150  $\mu$ , lang; bei v. MINDEN widersprechen sich die Angaben: Nährzelle bis 260  $\mu$ , Sorus bis 272  $\mu$ . Die jungen Stadien haben eine dünne, hellgelbe Membran, die älteren wie üblich eine innere, zarte, farblose und eine äußere dicke, die hier glatt oder mit streifenartigen Leisten versehen ist. Die Wirtzelle und die sie überwuchernden Zellen vertrocknen später und bilden eine braune Kruste.

Nach der Ruhezeit erscheint in der äußeren Membran ein kleines Loch, die innere Membran dehnt sich, tritt als Blase heraus und füllt sich mit dem Inhalt des Sorus, der nun in 80—120 polyedrische Sporangien zerfällt, die 15—20  $\mu$  Durchmesser haben (Abb. 47). Die sich aus ihnen entwickelnden Zoosporen sind kuglig oder breit-oval und 3—6  $\mu$  groß.

**Diagnose:** Tuberculis praecipue in foliorum nervis confluentibus, hemisphaerics, viridibus, usque ad 700  $\mu$  diam.; soris perdurantibus ovoideis 70—150  $\mu$  longis, membrana externa laete brunnea, levi vel irregularibus costis praedita, protoplasmate hyalino; maturitate prodeuntibus; e cellula matricali membrana interna vestitis 80—120 sporangiis polyedricis 15—20 diam.; zoosporae globosae vel ovoideae 3—6  $\mu$ .

**Hab.** in *Mercurialis perennis* vel *Oenotherae biennis* foliis caulibusque in Europa et America boreali.

#### 24. *S. Niesslii* BUBAK (1898).

**Literatur:** BUBAK, Oester. bot. Ztschr. 48 (1898) p. 242. — SACCARDO, Sylloge XIV (1899) p. 442. — v. MINDEN, Pilze d. Mark V (1911) p. 301.

**Exsiccata:** SYDOW, Phycomyceten und Protomyceten Nr. 91.

**Vorkommen:** Mähren (Mai).

BUBAK hat die Art auf den Blättern von *Ornithogalum umbellatum* bei Hohenstadt in Mähren gefunden. Der Pilz bildet einfache Gallen, die mit bloßem Auge noch sichtbar, halbkuglig und schmutzig weiß, mit braunem Rand versehen sind. Sie treten einzeln oder zusammen auf. Im letzteren Fall kommt es zur Kräuselung des Blattes. Der Pilz bewohnt nur Epidermiszellen, die dadurch bauchig oder spindelförmig aufgetrieben werden. In ihnen sind kuglige Dauersori beobachtet, einzeln zu 2—10 oder auch bis 20 in einer Wirtzelle. Im letzteren Falle sind sie in 2 Reihen angeordnet, ohne indes durch gegenseitigen Druck die Kugelgestalt zu ver-

lieren. Ihr Durchmesser beträgt 50—60  $\mu$ . Sie besitzen eine braune mit streifenförmigen parallelen Warzen versehene äußere Membran und farbloses Protoplasma. Weitere Entwicklung des im Mai gesammelten Materiales, das nach dieser Sammelzeit wohl ein *Haplochytrium* sein dürfte, ist nicht bekannt. BUBAK betont eine Verwandtschaft mit *S. punctatum* (S. 200).

**Diagnose:** Tuberculis oculo nudo conspicuis, simplicibus, subglobosis, sordide albidis, sed intense brunneo-limitatis, solitariis vel aggregatis; cellulis epidermicis ventricosos-vel fusiformi-turgidis; soris perdurantibus semper perfecte globosis, solitariis, vel 2—10, usque ad 20 in quaque cellula aggregatis, 50—60  $\mu$  diam., membrana externa brunnea, verrucis striiformibus parallelis praeditis, protoplasmate hyalino. Sporangia, zoosporaeque incognita.

Hab. in *Ornithogali umbellati* foliis in Moravia.

#### 25. *S. punctatum* SCHRÖTER (1875).

**Literatur:** SCHRÖTER, in COHN's Beiträge z. Biologie I. (1870) p. 33 u. 40. — SCHRÖTER, Krypt.-Flora v. Schlesien (COHN) 1889, III, 1, p. 186. — SACCARDO, Sylloge VII (1888) p. 289. — FISCHER, Pilze in RABENHORST's Krypt. I, 4, (1892) p. 58. — VON MINDEN, Pilze in Krypt.-Flora v. Brandenburg V (1911) p. 301.

**Exsiccata:** SYDOW, Phycomyceten u. Protomyceten. Nr. 93. — SYDOW, Mycotheca marchica Nr. 2487. — SCHRÖTER, Pilze Schlesiens Nr. 256. — DE THÜMEN, Mycotheca universalis Nr. 128. — VESTER-GREN, Micromycetes rar. selecti Nr. 1076. — RABENHORST, Fungi europaei Nr. 1655.

**Vorkommen:** Schlesien, Brandenburg, Mähren.

SCHRÖTER hat den Pilz flüchtig beschrieben (1875), den er auf *Gagea pratensis* gefunden hatte. Die Gallen, die er oft massenhaft hervorruft, sind sehr klein, punktförmig, gelblich und einfach, d. h. bestehen nur aus einer mit farblosem Saft erfüllten Nährzelle, die blasig aufgetrieben ist. Es sind das Epidermiszellen, auch wohl Schließzellen der Spaltöffnungen.

Bekannt sind von dem Objekt nur die Dauerzustände (Sori), die braun, kuglig oder länglich, meist 50—70  $\mu$  groß sind (aber bis 150  $\mu$  lang und 100  $\mu$  breit sein können), solche in Schließzellen sind nach v. MINDEN weniger länglich, etwa 35:25  $\mu$ . Sie treten einzeln oder bis zu 10 in einer Wirtszelle auf. Ihre äußere Membran ist dick, braun und warzig, der Inhalt körnig und mit farblosem Öl versehen. Weiter ist nichts bekannt. Da schon vom Mai nur Dauer-sori vorliegen, dürfte es sich um ein *Haplochytrium* handeln.



**Diagnose:** Gallis minutis simplicibus; soris perdurantibus plerumque ovoideis, raro globosis, solitariis vel in cellula matricali numerosis, usque ad 150:100  $\mu$ , membrana externa, crassa, brunnea, punctata, protoplasmate oleoso hyalino.

Hab. in *Gageae pratensis* foliis in Germania et Austria.

26. *S. rubrocinctum* MAGNUS (1874).

**Literatur:** MAGNUS, Hedwigia XII (1874) p. 107. — SACCARDO, Sylloge VII (1888) p. 289. — FISCHER, Pilze in RABENHORST's Krypt.-Flora I, 4 (1892) p. 58. — v. MINDEN, in Krypt.-Flora der Mark Brandenburg V (1911) p. 302.

**Exsiccata:** RABENHORST, Fungi europ. 1459, (bez. als *S. aureum*!); VESTERGRÉN, Micromyc. rar. sel. 37.

Vorkommen: Bei Berlin (Mai), Schweden.

Der Pilz bildet auf den Blättern von *Saxifraga granulata* kleine, niedrige Wäzchen von roter Färbung, die einfache Gallen enthalten. Die Nährzelle, die reichlich roten Zellsaft enthält, ragt kaum über die anderen Epidermiszellen hervor, ihr Wachstum wird aber ein lebhaft nach innen ausgedehntes: mit den divergierenden Seitenwänden ragt sie dann über die Nachbarzellen hinaus in das darunterliegende Gewebe herein, wie etwa eine Cystolithenzelle. Dauersori sind beobachtet, sie füllen die Nährzelle ganz oder teilweise aus, sind kuglig 80—135  $\mu$  groß. Ihre äußere Membran ist grau, etwas rau, der Inhalt farblos. In der Kultur hat MAGNUS das Austreten des reifen Sorus im Januar beobachtet, der erst draußen sich teilt in Sporangien. Die Zoosporen sind nicht beschrieben. Da vom Mai an nur Dauersori bekannt sind, liegt ein *Haplochytrium* vor.

**Diagnose:** Gallis simplicibus minutis; cellulis epidermidis matricis succo intense rufo, in parenchymate subepidermale extensis soris perdurantibus globosis, protoplasmate hyalino, membrana externa grisea, aliquantum rugulosa, c. 80—135  $\mu$  diam., maturantibus extra cellulam hospitem in sporangia segregatis.

Hab. in *Saxifragae granulatae* foliis in Germania.

27. *S. achyroclines* SPEGAZZINI (1909).

**Literatur:** SPEGAZZINI, Mycetes Argentinenses ser. IV (Anal. del Mus. Nacional de Buenos Aires XIX p. 285). — SACCARDO, P. A., Sylloge XXI (1912), p. 840.

Vorkommen: Bei La Plata (September 1906).

Die Art wurde 1906 von SPEGAZZINI auf Blättern von *Achyrocline satureioides* (Compos.) vorgefunden, die davon äußerlich nicht beein-

flußt erscheinen. Das Objekt ist sehr klein: die Wärzchen auf der Blattfläche sind 150—200  $\mu$  groß, treten einzeln auf oder fließen zusammen, ja können auch fast das ganze Blatt bedecken, das dann rötliche Färbung erhält. Die vergrößerten Epidermiszellen enthalten Sori von halbkugliger, von Ei- oder unregelmäßiger Form und 40 bis 70  $\mu$  Durchmesser. Ihre Membran ist dünn, glatt, hyalin, sie sind also Sommersori. Ihr zart gekörnelttes Plasma ist gelb. Dauersori mit dickerer Membran sind nicht bekannt.

SPEGAZZINI stellt die Art zu *Pycnochytrium* — *Chrysochytrium*, schließt das offenbar nur aus dem gelben Inhalt. Da aber keine Dauersori bekannt sind, bleibt das fraglich. Es könnte auch ein *Pleiochytrium* sein.

Diagnose: Maculis nullis vel minutis obsoletissime pallescentibus; verruculis superficialibus, pusillis, 150—200  $\mu$  diam., tomento absconditis, rugulosis, flaccidulis; soris in cellulis epidermidis hypertrophicis, solitariis subglobosis ovatis vel irregularibus, 40—70  $\mu$  diam., membrana levi, tenui, hyalino, endoplasmate minute granuloso fulvo. Sori perdurantes non inventi, zoosporae incognitae.

Hab. in *Achyroclines satureioidis* foliis in America meridionali.

#### 28. *S. andinum* LAGERHEIM (1895).

Literatur: PATOUILLARD, N. u. LAGERHEIM, G., Champign. de l'Équateur, pug. IV (Bulletin de l'Herbier Boissier III, p. 61). — SACCARDO, P. A., Sylloge XIV (1899) p. 441.

Vorkommen: Chillogallo bei Quito in Ecuador.

Die Art wurde auf den Blättern eines *Ranunculus* von LAGERHEIM gefunden. Sie bildete rotbraune zusammengesetzte Wärzchen. Diese enthielten Sori von 60—110  $\mu$  Durchmesser mit zahlreichen Sporangien von unregelmäßigen (aneinander abgeplatteter) Gestalt und 40—60  $\mu$  Durchmesser. Ihr Inhalt war orangerot. Diese Sori müssen Sommersori mit Sporangien gewesen sein. Denn vereinzelt enthielt LAGERHEIM's Material auch noch Dauersori von 80 bis 120  $\mu$  Durchmesser und Kugelgestalt. Diese besaßen eine dicke, glatte, dunkelbraune Membran.

LAGERHEIM stellt die Art in die Nähe von *S. taraxaci*. Das ist denkbar. Ob aber ein *Haplo-* oder *Pleiochytrium* vorliegt, ist ohne Kenntnis der Zeit, in der das Material gesammelt wurde, unmöglich.

Diagnose: Verrucis multicellularibus rubrobrunneis, saepe confluentibus; soris globosis vel ellipsoideis, 60—110  $\mu$  in diam., sporangiis numerosis, irregularibus, e mutua pressione angulatis, 40—60  $\mu$  diam., contentu

*aurantiaco*, sporangiis perdurantibus solitariis, globosis, diam. 80—120  $\mu$ , membrana crassa, fusco-brunnea, levi cinctis.

Hab. in speciei *Ranunculi* foliis in America meridionali.

29. *S. asari* ARTHUR u. HOLWAY (1886).

Literatur: ARTHUR and HOLWAY, Rep. Bot. Minnes. (1886) p. 40. — SACCARDO, Sylloge IX (1891) p. 357.

Vorkommen: Vermilowlake, Nordamerika.

Der Pilz ist von ARTHUR u. HOLWAY an Blättern und Blattstielen von *Asarum canadense* gefunden worden, auf denen er unbestimmte Flecken bildet. Sori von gedrückt halbkugliger Gestalt sind beobachtet, daneben Dauersori von Kugelform 100—120  $\mu$  Durchmesser. Sie haben eine dunkelbraune, glatte Außenwand. Entwicklung ist nicht bekannt, Material habe ich nicht gesehen.

Diagnose: Maculis indistinctis; soris depresso hemisphaericis, sparsis; soris perdurantibus solitariis, sphaericis, 100—120  $\mu$  diam., membrana externa atro-brunnea, levi.

Hab. in *Asari canadensis* foliis in America boreali.

30. *S. athyrii* LAGERHEIM (1893).

Literatur: LAGERHEIM, Scheda zu VESTERGREN's *Micromycetes* rar. sel. 909. — SACCARDO, Sylloge XXI (1912) p. 841. — v. MINDEN, p. 302.

Exsiccata: VESTERGREN, *Micromyc. rar.* sel. 909.

Vorkommen: Nördl. Norwegen (August).

LAGERHEIM fand auf Blättern und Stielen von *Athyrium filix femina* dunkelbraune Häufchen. Diese enthalten dichtstehende Gallenmassen. Die Gallen sind aus je einer der Epidermiszellen gebildet, die stark vergrößert werden, keulig hervorragen und eine dicke Membran besitzen (Abb. 51). In ihnen sind einzeln oder zu 2—3 Dauersori beobachtet, die lose darin liegen. Sie haben Kugelgestalt und hellen Inhalt (s. Abb. 52). Weiter ist nichts bekannt.

Diagnose: Gallis simplicibus, saepius confertis (190:100  $\mu$ ), in cellulis epidermidis, epidermidis cellulis valde incrassatis, piliformibus vel pyriformibus, membrana nitida brunnea; soris perdurantibus singulis vel aggregatis (2—3), in cellula hospitali laxis, globosis (60  $\mu$  diam.), contentu hyalino.

Hab. in *Athyrii filicis feminae* foliis in Norwegia arctica.

31. *S. caricis* TRACY and EARLE (1895).

Literatur: TRACY and EARLE, Proc. Calif. Acad. V (1895) p. 731. — SACCARDO, Sylloge XIV (1899) p. 442.

Vorkommen: Utah, Nordamerika.

Die Autoren beschreiben das an Blättern von *Carex pyrenaica* gefundene Objekt in der Diagnose, die ich allein und nur von SACCARDO her kenne, wie folgt:

**Diagnose:** Soris amphigenis, ellipticis vel oblongis; maculis rubro-brunneis, distinctis, sparsis; sporangiis numerosis, globosis vel ovalibus, saepe angularibus, dilute luteis, 20—25:12—15  $\mu$ .

**Hab.** in *Caricis pyrenaicae* foliis in America boreali.

Danach halte ich die beschriebenen Stadien für Sommersori. Andere Sori oder Sporangienentwicklung ist nicht bekannt.

### 32. *S. collapsum* SYDOW (1907).

**Literatur:** SYDOW et BUTLER, Fungi Indiae orientalis (Ann. Mycol. V (1907) p. 510). — SACCARDO, Sylloge XXI (1912) p. 839.

**Exsiccata:** BUTLER, Fungi Indiae orientalis. Nr. 654.

**Vorkommen:** Wahjain, Assam, Ostind. (April).

An den Blättern eines *Clerodendron* fand BUTLER den Pilz, den die Brüder SYDOW als ein *Synchytrium* bestimmten. Auf beiden Blattseiten erscheinen Wärcchen, die aber klein bleiben, einzeln oder zusammenstehen. Die Wärcchen stellen zusammengesetzte Gallen vor. Die Nährzellen (in der Epidermis gelegen) werden überragt von den Nachbarzellen, so daß die Galle in der Mitte eingesenkt erscheint. Die Nährzelle enthält einen einzelnen Sorus (Dauersorus) von Kugelform oder Eiform, mit goldgelbem Inhalt, brauner ca. 3—6  $\mu$  dicker Membran und innerer farbloser Hülle. Der Durchmesser des Sorus beträgt 10—150  $\mu$ . Weitere Entwicklung ist unbekannt, Sammelzeit ist April.

**Diagnose:** Verrucis amphigenis, minutis, solitariis, compositis; sporis perdurantibus (verisimile: soris!) solitariis in cellula matricali et eam plerumque omnino expletibus, globosis subinde ellipsoideis, contentu aureo-flavo, membrana externa brunnea c. 3—6  $\mu$  crassa, interna hyalina c. 3—5  $\mu$  crassa, 90—150  $\mu$  diam.

**Hab.** in *Clerodendri* spec. foliis in India orientali.

### 33. *S. decipiens* FARLOW (1885).

**Synonyme:** *Uredo Leguminosarum* et *Uredo Fubae* in Herb. Curtis; *Uredo aecidioides* Peck; *Uredo Peckii* DE THÜMEN; *S. fulgens* var. *decipiens* FARLOW; *S. aecidioides* vel *aecidioides* LAGERHEIM.

**Literatur:** FARLOW, W. G., Bull. Bussey Inst. II p. 229. — FARLOW, W. G., The Synchytria of the United States (Bot. Gaz. X (1885) p. 240). — SACCARDO, P. A., Sylloge VII (1888) p. 292. — LAGERHEIM, G. DE, Champignons de l'Equateur, pug. I p. 13 (Bull. de l'Herb. BOISSIER).

**Exsiccata:** ELLIS, N., Americ. Fungi Nr. 201; DE THÜMEN, Mycotheca 538; KELLERMANN, Flora of Ohio Nr. 294; KELLERMANN, Flora of Kansas Nr. 818.

**Vorkommen:** Minnesota, Maryland, Massachusetts, Kansas, Ohio (März).

FARLOW hat die Species im März auf Blättern von *Amphicarpaea monoica* BUTL. gefunden, wo sie hellgelbe Flecken erzeugte; diese enthalten halbkugelige Gallen. Darin befinden sich kugelige Sori von 0,18—0,20 mm. Die Sporangien treten in großer Zahl auf und messen 0,15 mm. Es sind nur Sommersori mit unverdickter Membran bekannt.

**Diagnose:** Maculis luteis lucidis, tuberculis hemisphaericis, soris sphaericis, 180—200  $\mu$  diam., sporangiis c. 15  $\mu$  diam. valde numerosis. Sori perdurantes zoosporaeque ignotae.

**Hab. in** *Amphicarpaeae monoicae* foliis in America boreali.

Hierzu führt SACCARDO, XIV, S. 432 als eine *var. citrinum* an, was LAGERHEIM (s. S. 225, Bull. de l'Herbier BOISSIER 1895, S. 61) als *varietas citrinum* von *S. oecidioides*<sup>1)</sup> auf Desmodiumblättern von Ecuador beschreibt. Hier liegt nach SACCARDO eine durch den zitronengelben Inhalt der Sori ausgezeichnete Form vor. Ich kann die Identität nicht feststellen, da ich das Material nicht kenne, sehe jedenfalls nach LAGERHEIM'S Angaben keinen Grund dazu. Über das sog. *S. aecidioides* (PECK) LAGERHEIM vgl. S. 225.

#### 34. *S. dendriticum* FÜCKEL (1869).

**Synonyme:** *Chytridium dendriticum* FÜCKEL.

**Literatur:** FÜCKEL, Symb. myc. (1869) p. 74. — SACCARDO, Syll. VII (1898) p. 293.

**Exsiccata:** FÜCKEL Fungi rhen. 1608.

**Vorkommen:** Deutschland, Östricher Wald.

Die Species ist, soweit ich feststellen kann, bisher nur einmal, nämlich von FÜCKEL im Östricher Wald im Rheingebiet gefunden worden. Ich selbst kenne nur das Material aus dem Herbar von KEW. FÜCKEL bemerkt übrigens auch, daß der Pilz selten sei. Makroskopisch sieht man auf beiden Seiten der Blätter von *Dentaria bulbifera* sehr kleine hellbraune Flecken, die besonders die Blattnerven begleiten und daher in ihrer Gesamtheit bäumchenartig verzweigt erscheinen. Die einzelnen Pünktchen erheben sich kaum oder gar nicht über die Blattoberfläche; sie erscheinen von oben

<sup>1)</sup> SACCARDO schreibt statt dessen: *aecidioides*.

annähernd kreisförmig; die größten haben einen Durchmesser von 35—40  $\mu$ .

Der Querschnitt (Abb. 53) zeigt ein von anderen Synchronytrien sehr abweichendes Bild. Der Pilz ist nämlich nicht auf Ober- und Unterseite, sondern auch in dazwischenliegenden Zellschichten zu sehen. Die Nährzelle ist stark erweitert und hat eine stark verdickte goldgelbe Wand. In ihr ruht, meist ganz frei, ein kugeliges Sorus von 15—25  $\mu$  Durchmesser, ebenfalls mit einer dicken (ca. 1,5  $\mu$  Durchmesser) goldgelben Membran umgeben. Im Sorus konnte ich nur feinkörniges Plasma sehen und Öl, das ich für hellgelb halte, ich bin dessen aber nicht ganz sicher. — Die Species gehört vermutlich in den Formenkreis des *S. endobioticum*. Dann wären die beschriebenen Formen wohl Dauersporangien. Zoosporen nach FÜCKEL kugelig, durchsichtig, sehr klein.

**Diagnose:** Maculis minutissimis (25—40  $\mu$  diam.); chrysaureis, gallis per foliorum parenchyma sparsis; soris solitariis globosis 15—30  $\mu$  diam; membrana et cellulæ matricialis et sori crassa levi chrysaurea, zoosporis globosis minutissimis hyalinis.

**Hab.** in foliis *Dentariae bulbiferae* in sylva Oestrichiensi, Germaniae.

### 35. *S. echii* SPEGAZZINI (1909).

**Literatur:** SPEGAZZINI, C., *Mycetes Argentinenses ser. IV* (Anal. de Mus. Nacion. de Buenos Aires XIX p. 285). — SACCARDO, P. A., *Sylloge XXI* (1912) p. 839.

**Vorkommen:** Bei La Plata (September 1906).

Die Art wurde von SPEGAZZINI auf den Blättern von *Echium plantagineum* gefunden, auf denen es beiderseits undeutliche bleiche Flecken bildet. Die Gallen sind klein (250  $\mu$  diam.), wenig über die Epidermis erhaben, meist isoliert, selten zusammenfließend. Die Epidermiszellen sind vergrößert und elliptisch, sie enthalten Dauersori in der Einzahl von Kugelform und anfangs hellem, später dunkelndem Inhalt. Der Durchmesser wächst bei dieser Veränderung von 18—40  $\mu$  auf 40—70  $\mu$ . Im Inhalt findet sich viel gelbes Öl.

Weitere Stadien sind nicht bekannt.

SPEGAZZINI stellt die Art zu *Pycnochytrium—Chrysochytrium*, nach Fundort und Zeit liegt es, da nur Dauersori vorliegen, nahe, ein *Haplochytrium* zu vermuten (vgl. S. 164).

**Diagnose:** Maculis amphigenis obsoletis indefinitis pallescentibus; verruculis hypophyllis sparsis vel hinc inde gregariis, non raro confluentibus, superficialibus, subhemisphaericis, 250  $\mu$  diam., papillois, e cellulis epidermidis hypertrophicis ellipsoidis efformatis, testaceis; soris perdurantibus.

tantum adhuc notis, in cellulis solitariis globosis, primo hyalinis 18—40  $\mu$  diam., serius lateritiis et 40—70  $\mu$  diam., dense minuteque verruculosis, guttula maxima oleosa flava foetis. Membrana non descripta, sporangia incognita, zoosporae non inventae.

Hab. in *Echii plantaginici* foliis prope La Plata Americae meridionalis.

### 36. *S. innominatum* FARLOW (1885).

Literatur: FARLOW, W. G., The Synchytria of the United States (Bot. Gaz. 1885, p. 240). — SACCARDO, P. A., Sylloge VII (1888) p. 292.  
Vorkommen: Californien.

Das einzige mir bekannte Material ist aus dem Berliner Herbar und trägt die Bezeichnung: Herb. W. G. FARLOW; *Synchytrium on Malacothrix*, Santa Cruz, Cal. C. L. ANDERSON. Leider ist das Material sehr dürrtig und anatomisch schlecht erhalten, so daß danach keine genaue Beschreibung gegeben werden kann. Die Gallen befinden sich auf dem Stengel, auf der Unterseite und seitlich am Rande der Blätter; sie sind hell bis dunkelbraun und haben etwa bis 200  $\mu$  Durchmesser. Es handelt sich offenbar um eine zusammengesetzte Galle, bei der die Zellen des benachbarten Gewebes papillös auswuchern und braungelb gefärbt sind. Einen guterhaltenen Sorus habe ich nicht gesehen; wohl aber reichlich Sporangien, die gelbes Öl erkennen ließen, aber stark geschrumpft aussahen, so daß sich über Größe und Form nichts sicheres sagen läßt. Da nicht angegeben ist, wann das Material gesammelt wurde, so läßt sich aus dem Vorhandensein von Sporangien auch nicht entscheiden, ob es sich um ein *Haplo-* oder ein *Pleiochytrium* handelt.

Diagnose: Maculis obscure rufis; zoosporangiis perdurantibus globosis vel leniter ellipsoideis, 70—100  $\mu$  diam., episporio tenui, levi, cellula matricis immersis, dein superficiei foliorum evacuatis; soris luteis, circiter 120—150  $\mu$  diam., matrice immersis. Zoosporae incognitae.

Hab. in foliis *Malacothricis*, Santa Cruz Californiae.

### 37. *S. Johanssonii* JUEL (1893).

Literatur: JUEL, Bot. Notis. (1893) p. 244. — SACCARDO, Sylloge XIV (1899) p. 442.

Exsiccata: SYDOW, Phycomycten u. Protomycten Nr. 89.

Vorkommen: Schweden.

Der Pilz wurde zuerst von JOHANSSON 1884 oder 1885 an verschiedenen Stellen Schwedens auf *Veronica scutellata* gefunden. Die Gallen bilden winzig kleine braunrote Flecken, in deren Mitte man die hellen Sori durchschimmern sieht. Die Warzen sind einfach, oft kaum emporgehoben, die benachbarten Epidermiszellen oft nicht

einmal vergrößert. Der Sorus liegt tief eingesenkt und stets in der Einzahl am Grunde der Nährzelle, deren halsartiger oberer Teil von einem homogenen bräunlichen Inhalt erfüllt ist (Abb. 54). Ich habe nur Herbarmaterial gesehen (Herbar von KEW), das ausschließlich Dauersori enthielt. Sie hatten farblosen Inhalt, eine dicke hellbraune äußere Membran und waren ausgesprochen kugelig mit einem Durchmesser von 28—40  $\mu$ . JUEL hat offenbar größere Exemplare gesehen. Er gibt etwa folgende Darstellung:

**Diagnose:** Gallulae minutae unicellulares, interdum cellulis adjacentibus etiam affectis tuberculum parum elevatum formantes. Sori perdurantes globosae 48—55  $\mu$  diam., membrana externa fusca et massa irregulari cellulam matricalem explente tectae, protoplasmate (ut videtur) albo completae.

**Hab.** in foliis *Veronicae scutellatae* in Jemtlandia e Smolandia, Sueciae.

### 38. *S. montanum* ZOPF (1903).

**Literatur:** ZOPF, W., Annal. d. naturhistor. Hofmuseums Wien XVII (1903) p. 358. — SACCARDO, P. A., Sylloge XVII (1905) p. 513 (vgl. aber unten!) — MAGNUS, P., Pilze von Tirol (1905) p. 14.

**Exsiccata:** ZAHLBRUCKNER, Kryptog. exsicc. Cent. IX, Nr. 840.

**Vorkommen:** Tirol, Salzburg und Schwarzwald.

Die Art ist, wie es scheint, bisher nur selten gefunden, von W. ZOPF zuerst auf *Brunella grandiflora* in Tirol, im Salzburgischen und im Schwarzwald, anscheinend fehlt sie auf *Brunella vulgaris* am gleichen Standorte. (Die umgekehrte Angabe bei SACCARDO ist ein Irrtum, der von LINDAU gemachte Fund, bei MAGNUS erwähnt, ist zweifelhaft in der Art der Wirtspflanze). Der Pilz bildet auf den Blättern, Kelch und dem Stengel von *Brunella grandiflora* dunkelviolette bis bräunliche Flecke, die etwas Warzencharakter haben. Sie enthalten an dem vermutlich im August oder September gesammelten Material Dauersori, die einzeln oder bis zu vierein in einer Epidermiszelle erscheinen, Ei- bis Birnform besitzen und 176  $\mu$  lang, 154  $\mu$  breit sind. Ihr Inhalt ist hyalin und fetthaltig, die äußere Wand dick, glatt und farblos, die innere ebenfalls. ZOPF spricht in der Diagnose (vgl. unten) von „Membran“, „Exospor“ und „Endospor“, es ist nicht klar, was diese drei Teile bedeuten sollen (MINDEN hat die Angabe über die „Membran“ einfach fortgelassen). Man könnte an Fälle denken, wo der Sorusinhalt mit einer besonderen Membran austritt, aber ZOPF gibt nichts über Sporangienbildung usw. an. Die Entwicklung und Stellung in der Gattung ist also unklar.



**Diagnose:** Maculas atro-violaceas usque violacea-brunneas leviter elevatas formans; soris perdurantibus singulis v. bi-quaternis in quaque cellula epidermica, ovoideis v. piriformibus, usque 176 : 154; contentu omnino hyalino, oleoso; membrana crassa, solida, hyalina, exosporio crasso, levi, endosporio quoque crasso, hyalino.

**Hab.** in foliis, calycibus, rarius caulibus *Brunellae vulgaris* in Tirolia et Germania.

### 39. *S. muscicola* REINSCH (1875).

**Literatur:** REINSCH, Contrib. ad Algol. et Mycol. (1875) p. 97. — SACCARDO, Sylloge VII (1888) p. 294. — FISCHER in RABENHORST'S Krypt.-Flora I (1892) p. 62. — CORRENS, Unters. über die Verm. der Laubmoose 229 (1899). — v. MINDEN in Krypt.-Flora der Mark Brandenburg V (1911) p. 309.

**Vorkommen:** Vogesen, Schweiz.

Die Gallen sind kugelig, mit 50—100  $\mu$  Durchmesser, glatter brauner Membran und nach REINSCH gelbbraunem Inhalt. Die Sporangien werden vor Öffnung der Membran gebildet, es sind 12 bis 16 kugelige bis eckige Körper von 13—18,5  $\mu$  Durchmesser und farblosem Inhalt. Keimung nicht beobachtet. Von REINSCH auf *Neckera complanata* und *Homalia trichomanoides* entdeckt.

Ich muß einstweilen zu dieser Form zwei andere stellen, die von Herrn Prof. CORRENS mir freundlichst überlassen wurden. Sie befanden sich auf *Leucodon sciuroides* und auf *Hypnum fluitans*. Erstere wurde (CORRENS l. c.) bei Tübingen entdeckt und lag mir bei Beuron im Donautal 1901 gesammelt vor, letztere wurde von W. MOENKEMEYER 1902 im Fichtelgebirge gesammelt. Endlich hat CORRENS eine weitere ähnliche Form auf *Climacium dendroides* aus Schlesien, leg. Kern, beobachtet. Ich fand stets nur Gallen von kugelig bis eiförmiger Gestalt mit einer stielartigen Ansatzstelle und durchschnittlich 80—100  $\mu$  Durchmesser (Abb. 55). Der Sorus darin hatte 40—50  $\mu$  Durchmesser. Die Insertion der Gallen und ihr Bau entsprach durchaus den betreffenden Verhältnissen bei *S. pyriforme*, nur wenn auf Blattnerven befindliche Zellen infiziert waren, entstanden gehobene, etwas komplizierter gebaute Gallen. Ich bezweifle nach Analogie von *S. pyriforme* nicht, daß es sich tatsächlich um Synchytrien handelt. Gelben Inhalt in den Dauersporen habe ich aber nie sehen können, er ist mir um so unwahrscheinlicher, als der Inhalt der Sporangien auch bei REINSCH farblos genannt wird und sonst stets in den Sporangien ebensolches Öl vorkommt wie in den Dauersori.

**Diagnose:** Gallis plerumque simplicibus, rarius in nervis sitis compositis, pedicellatis, saepius pomiformibus 80—100  $\mu$  diam.; soris

perdurantibus 40—50  $\mu$  diam. solitariis, membrana externa brunnea, crassa, levi; 12—16 sporangiis in gallis formatis 13—18,5  $\mu$  diam., sori sporangiumque contentu hyalino (an secundum REINSCH in soris flavo?).

Hab. in *Neckeræ complanatae* et *Homaliae trichomanoidis* foliis, forsan et in *Leucodonte sciuroide*, *Hypno fluitante*, *Climacio dendroide* in Germania.

#### 40. *S. phegopteridis* JUEL (1893).

Literatur: JUEL, O., Bot. Notiser (1893) p. 244. — SACCARDO, P. A., Sylloge XIV (1899) p. 443.

Exsiccata: SYDOW, Phycomyceten u. Protomyceten Nr. 190. — VESTERGRÉN, Micromycetes rariores selecti Nr. 35. — Kryptogamae exsiccata leg. C. J. JOHANSSON Nr. 1451. — LAGERHEIM, Fungi Norvegiae arcticae o. Nr.

Vorkommen: Schweden.

Auf der Rhachis von Wedeln der *Phegopteris polypodioides* beobachtete JOHANSSON diesen Pilz, den JUEL gleichfalls (anderwärts als JOHANSSON) auffand und untersuchte. Er bildet hervorragende, meist mehrzellige Gallen, die gelegentlich zusammenfließen. In ihrer Mitte ist eine kugelige große Wirtszelle zu beobachten (150—200  $\mu$  Durchmesser), die um die anderen Zellen des Wirts eine becherartige Hülle bilden (Abb. 56). In der Zentralzelle entsteht ein Sorus, manchmal zwei, von eiförmiger Gestalt, 130—150  $\mu$  lang, 90  $\mu$  breit. Die äußere Membran ist zart, wenig gelb, darunter liegt eine helle, nicht dicke Substanz (innere Membran?) und farbloses Protoplasma.

Die Sori sind offenbar Dauersori, andere und Entwicklung der Sori zu Sporangien sind nicht bekannt. Die Sammelzeit ist auch August gewesen.

Diagnose: Gallulis prominentibus plerumque pluricellularibus, saepius confluentibus, cellula matricali centrali globosa 150—200  $\mu$  diam. Soris perdurantibus in cellulis centralibus gallarum singulis vel interdum binis, ovoideis, 130—150  $\mu$  longis, 90  $\mu$  latis, membrana externa tenui vix fusciscenti et materia alba haud crassa tectis, protoplasmate completis albo.

Hab. in foliis, praecipue in rhachide *Phegopteridis polypodioidis* in Suecia.

#### 42. *S. pluriannulatum* FARLOW (1885).

Synonyme: *Uredo pluriannulata* in Herb. CURTIS — *Uromyces pluriannulatus* B. u. C. — *Pyrnochytrium pluriannulatum* (CURTIS) SCHRÖTER.

Literatur: FARLOW, W. G., The Synchytria of the United States (Bot. Gaz. X, p. 240 1885). — SACCARDO, P. A., Sylloge VII (1888) p. 289.

Vorkommen: Zwischen Alboma u. Illinois (Californien).

Die Species bildet auf den Blättern von *Sanicula marylandica* und *menziesii* gelbbraune Flecken. Diese weisen gewöhnlich polsterartige oder scheibenförmige Gallen auf, die aus mehreren Wirtszellen zusammengesetzt sind. In einer Zelle sind dabei zahlreiche Dauersori zu sehen; diese sind kugelig oder leicht eiförmig, 0,04 bis 0,06 mm groß. Ihre Membran ist braun, dick und etwas rauh. Sporangien sind nicht bekannt, die Stellung des Objectes daher zweifelhaft.

**Diagnose:** Maculis luteo-fuscis; tuberculis plerumque pulvinatis vel discoideis, e pluribus seriebus cellularum in massam unicam aggregatarum formatis; soris perdurantibus numerosis (10—50) in quaque cellula, globosis vel ovoideis, 40—60  $\mu$  diam., membrana externa crassa, brunnea, rugosa.  
**Hab.** in *Saniculae foliis* in California.

#### 43. *S. puerariae* MIYABE (1907).

**Synonyme:** *Aecidium puerariae* P. HENN.

**Literatur:** MIYABE Bot. Mag. Tokyo XIX, p. 199 (1905<sup>1</sup>). — KUSANO, S., On the cytology of *Synchytrium* (Bakt. Centralbl. Abt. 2, Bd. XIX (1907) p. 539. — SACCARDO, P. A., Sylloge XXI, p. 839. — DUGGAR, B. M., Fungus diseases of plants (1910) p. 137.

**Exsiccata:** (E. D. MERILL) Flora of the Philippines Nr. 7424.

**Vorkommen:** Japan, Philippinen.

Nach KUSANO soll der Parasit auf der Leguminose *Pueraria thunbergiana* BENTH. in Japan sehr häufig sein an Blättern und jungen Stengeln, wo er Anschwellungen (Gallen) hervorruft. Er ist äußerlich dem *S. decipiens* ähnlich, seine sämtlichen Organe (Sori, Sporangien, Sporen) sind indessen viel größer. Eine auffallende Eigenschaft des Pilzes ist, daß er nicht in Epidermiszellen wohnt, sondern nicht chlorophyllführende Parenchymzellen darunterliegender Gewebe besiedelt. Die Infektion ist häufiger in subepidermalen Zellen an Stengel und Blattstiel und auf den Nerven als im Assimilationsgewebe. KUSANO hat sich bei Beobachtung dieser Tatsachen gefragt, wie die Infektion zustande komme. Er hat festgestellt, daß die Schwärmsporen durch die chlorophyllfreien Parenchymzellen chemotaktisch angelockt, durch die chlorophyllführenden dagegen zurückgestoßen werden. Der Autor nimmt an, daß die Sporen durch die Spaltöffnungen eindringen und von der Atemhöhle aus in die tieferen Zellen gelangen (s. S. 159).

Außerdem ist an dieser Art bemerkenswert, daß sie keine Dauersori erzeugt, sondern daß (nach KUSANO) „die Sporangien auf

<sup>1</sup>) citiert nach SACCARDO. Diagnose erst bei KUSANO 1907 veröffentlicht.

dem Stengel den Winter im Wirtsgewebe zubringen und im Frühjahr Schwärmsporen hervorbringen“. Das sind also offenbar dünnwandige (sog. Sommer-) Sori, die überwintern. Sie werden als halbkugelig oder kugelig beschrieben, erreichen bis zu 1 und 1,25 mm Durchmesser. Die einzelnen Sporangien sind durch gegenseitigen Druck abgeplattet, haben 19—34  $\mu$  Durchmesser und orange Farbe. Die Wand ist farblos. Die Schwärmsporen sind eiförmig, 6:10  $\mu$  groß und enthalten orangegelbe (Fett-?) Tropfen.

Trotz KUSANO's eingehender Untersuchung, deren Hauptinhalt im Abschnitt „Cytologie“ (S. 149f.) berührt wird, ist die Stellung der Art innerhalb der Gattung zweifelhaft, da die Entwicklungsfolge eines Sommers beobachtet sein müßte.

Diagnose: Sporangiorum soro globoso vel subgloboso, usque ad 1,25 mm diam., Sporangio polyedrico 19—34  $\mu$  diam., flavo-rubro colore, membrana hyalina; zoosporis ovoideis, 6:10  $\mu$ , flavo-rubroguttulatis.

Hab. in *Pucariae thunbergianae* foliis in Japonia.

#### 44. *S. pyriforme* REINSCH (1875).

Literatur: REINSCH, P. *Contributiones ad algologiam et fungologiam* I (Leipzig 1875) p. 97. — FISCHER, A., in RABENHORST's *Kryptogamenflora* I. Abt. 4, p. 62. — SACCARDO, P. A., *Sylloge* VII (1888) p. 293. — MINDEN, M. v. in *Krypt.-Flora der Mark Brandenburg* V, p. 309. — TOBLER-WOLFF, G., *Ueber Synchytrium pyriforme* REINSCH, *Ber. d. d. bot. Ges.* XXX (1912) p. 146.

Vorkommen: Westliche Vogesen (REINSCH). Am Vierwaldstättersee (Schweiz) bei Weggis, Emmeten, Seelisberg, Tellsplatte (CORRENS, September).

REINSCH beschrieb von altem Herbarmaterial des *Anomodon viticulosus* ein *Synchytrium*, von dem er Dauersori fand, die Entwicklung aber natürlich nicht weiter erkennen konnte. FISCHER machte dann Zweifel an der Natur des Objektes geltend, in dem er kein *Synchytrium*, vielleicht eher Brutknospen von Moosen sehen wollte, eine Ansicht, die auch neuerdings noch v. MINDEN aufnahm. Dagegen habe ich dann an neuem, von CORRENS gefundenem Material die Richtigkeit der von REINSCH gegebenen Beobachtungen und die Art als wirklich bestehend zeigen können (1912).

Das Objekt ist an den besiedelten Moospflanzen nur schwer zu erkennen, deshalb vielleicht auch so selten gefunden,<sup>1)</sup> aber mög-

<sup>1)</sup> Die genauen Fundorte, deren Angabe ich wiederum der Freundlichkeit des Finders, Prof. CORRENS, verdanke, sind: 1. An einem Baum bei Lützelau, an der Straße von Weggis nach Vitznau (1908 u. 1910); 2. Felsen vor Lützelau (1910);

licherweise mit *Anomodon* weiter verbreitet. Auf andere dazwischenstehende Moose geht der Parasit nicht über. Die Gallen des Pilzes erscheinen auf der Oberseite der Moosblattspreiten und vorzugsweise in den Blattwinkeln. Sie bilden hell- oder dunkelbraune, länglich-runde Körper.

Jede Galle besteht nur aus einer sehr stark aufgetriebenen und weit ausgestülpten Epidermiszelle, deren Nachbarzellen ohne Einfluß und unbeeinflusst sind (Abb. 57). Die Form der Wirtszelle, resp. der Galle, ist sehr auffallend insofern, als sie nur mit einem kleinen stielartigen Fuß zwischen den Nachbarzellen eingesenkt erscheint, und die Birnform der besiedelten Zelle veranlaßte REINSCH zur Namensgebung. Die Galle löst sich infolge ihrer Form leicht heraus beim Präparieren (Abb. 58) und daher mögen manche Autoren auf die Verwechslung mit Brutknospen gekommen sein.

Mittlere Gallen dieser Art vom September messen 60—70  $\mu$  zu 45—55  $\mu$ .

Die Gallen enthielten Dauersori von Kugelform und etwa 20 bis 30  $\mu$  Durchmesser. Im Raum der Wirtszelle befindet sich daneben farbloses, körniges Plasma und auffallend viel Chlorophyll. Dies ist reichlicher als in nicht infizierten Moosblattzellen, es muß bei der Gallentwicklung sich noch vermehren. In dem Sorus selbst liegt feinkörniges Plasma mit farblosen Fettkügelchen. (REINSCH, der das Plasma durch die braune Wand sah, nennt es dunkelgelb). Der Kern dieses Stadiums zeigt an fixiertem und gefärbtem Material das normale Bild.

An Kulturen ließ sich beobachten, daß im Januar der Sorus in Sporangien umgewandelt wurde. Jetzt füllte er die Galle fast ganz aus. Es erfolgte das Austreten mit einer Hülle (Abb. 59) aus der Wirtszelle. In der Wirtszelle bleiben nur Chlorophyll und körniges Plasma zurück. Die Sporangien waren ca. 30 an Zahl, rundlich und 15  $\mu$  groß. In ihnen war feinkörniges Plasma und Fett zu erkennen. Die Zoosporen sind sehr klein.

Es bleibt unentschieden, ob in einem Jahr mehrere oder eine Generation gebildet werden.

**Diagnose:** Tubercula pyriformia minuta (60—70:45—55  $\mu$  diam.) in *Anomodontis Siticulosi* foliis e singulis valde inflatis, basi attenuatis epidermidis cellulis formans; soris perdurantibus primum pro parte, dein omnino cellulam hospitem explentibus protoplasmate granuloso hyalino oleoso, cellula hospitalis protoplasmate granuloso maxime chloroplastis

3. Felsen am Weg von Weggis nach Greppen (1910); 4. Kirche bei Emmeten (1910); 5. zwischen Emmeten u. Seelisberg (1910); 6. bei und über der Tellsplatte (1910).

impleta, satis commode ex epidermidis parenchymate deliberanda. Sporangii c. 30 plus minus rotundatis, c. 15  $\mu$  diam., maturis omnibus communi velamine praeditis prodeuntibus, protoplasmate granuloso hyalino oleoso; zoosporis minutissimis.

Hab. in Germania et Helvetia.

45. *S. rugulosum* DIETEL (1895).

Literatur: DIETEL, Hedwigia XXXIV (1895) p. 292. — SACCARDO, Sylloge XIV (1899) p. 441.

Vorkommen: Ukiah, Mendocino Co., Californien (Mai).

Der Pilz ist gefunden von HOLWAY und BLASDALE auf Blättern und Stengeln einer unbestimmten Onagracee in Californien (1894). DIETEL beschreibt die Gallen als zusammengesetzte, deren Wand aus mehreren Schichten vergrößerter Zellen besteht. Sie heben sich scharf von der Nährpflanze ab, erscheinen perlartig, einzeln oder gehäuft. Die eigentliche Nährzelle in der Galle enthält roten Farbstoff. Beobachtet ist der Pilz im Stadium der Dauersori. Diese haben eiförmige Gestalt, treten einzeln auf und sind 170—190  $\mu$  breit. Die äußere Wand ist kastanienbraun, fein gekräuselt oder runzelig, der Inhalt farblos. Entwicklung des Objektes ist nicht bekannt. DIETEL vergleicht es mit *S. anemones*, dem gegenüber es aber durch Beschaffenheit der Gallen und Größe der Sori verschieden sei.

Diagnose: Soris perdurantibus ovoideis, in cellula matricis solitariis, 170—190  $\mu$  latis, membrana externa castanea, subtiliter crispata vel rugosa, protoplasmate hyalino. Gallis subrotundis, solitariis vel aggregatis, sessilibus, contentu rubro.

Hab. in foliis *Onagraceae* cuiusdam in California.

46. *S. Rytzii* SYDOW (1907).

Literatur: SYDOW u. BUTLER, Fungi Indiae orientalis (Annal. Mycol. V (1907) p. 510). — SACCARDO, Sylloge XXI (1912) p. 840.

Exsiccata: BUTLER, Fungi Indiae orientalis Nr. 653.

Vorkommen: Dehra Dun, Ostindien (November).

BUTLER fand den Pilz an der Labiate *Anisomeles ovata*, auf deren Blättern oder Blattstielen er kleine, einzelne, zusammengesetzte Würzchen bildet. Der Pilz besiedelt die sich stark vergrößernden Epidermiszellen. In diesen treten nicht völlig sie ausfüllend Dauersori auf, die kugelig- oder breiteiförmig sind. Ihr Inhalt ist goldgelb, die äußere Membran ca. 3  $\mu$  dick, die innere hyalin ca. 3—6  $\mu$ . Der Sorus hat 58—93  $\mu$  Durchmesser.

Die Entwicklung ist nicht bekannt.

**Diagnose:** *Verrucis amphigenis vel petiolicolis, minutis, solitariis, compositis; sporis (= soris?) perdurantibus solitariis in cellula matricali valde amplificata, eam non expletibus et globosis subinde late ovoideis, contentu aureo-flavo, membrana externa brunnea c. 3  $\mu$  crassa, interna hyalina, c. 3—6  $\mu$  crassa, 58—93  $\mu$  diam.*

**Hab.** in *Anisomelis ovatae* foliis petiolisque in India orientali.

SYDOW's geben an, daß die Form dem *S. wurthii* verwandt sei, ein Grund liegt dafür nicht vor (vgl. S. 178).

#### 47. *S. sanguineum* SCHRÖTER (1876).

**Literatur:** SCHRÖTER, Hedwigia XV (1876) p. 134. — SACCARDO, Sylloge VII (1888) p. 291.

**Exsiccata:** JAAP, Fungi selecti exs. Nr. 26 (1903).

**Vorkommen:** Schwarzwald (SCHRÖTER), Prov. Brandenburg (JAAP), Fyen? (ROSTRUP).

Der Pilz kommt auf den Wurzelblättern von *Cirsium palustre* vor, wo er eine Kruste dichtgedrängter in frischem Zustand (nach SCHRÖTER) blutroter Gallen bildet. Ich fand am JAAP'schen Herbarmaterial (gesammelt 4. Juni) fast nur leere Gallenhöhlungen, die einen Durchmesser bis zu 150  $\mu$  hatten. Größere Sori habe ich nur ganz selten gesehen, da die meisten Gallen leer waren; die vorhandenen waren sehr klein (Durchmesser ca. 50  $\mu$ ), hatten eine gelbe glatte Membran und enthielten neben dem Plasma farbloses Öl (doch könnte dies ursprünglich gelb gewesen sein, vgl. p. 165). Sie waren zweifellos Jugendstadien, denn in ganz vereinzelt Gallen fand sich das Plasma in etwa 14—18 unregelmäßige vieleckige Teile zerklüftet, deren größter Durchmesser auch schon ca. 45  $\mu$  betrug und die wohl je ein Sporangium vorstellten. — SCHRÖTER gibt 1876 eine gewisse Beziehung zu *S. taraxaci* an, bemerkt aber ausdrücklich, daß der Pilz nicht auf *Taraxacum* übergehe und von dem darauf vorkommenden spezifisch verschieden sei. 1889 (COHN, Krypt.-Flora von Schlesien) hebt er die Art zwar wieder auf und stellt sie zu *S. taraxaci*; doch sprechen spätere Infektionsversuche und Beobachtungen (LÜDI 1901) für die Nichtidentität.

Das *Synchytrium cirsii* Rostrup, gesammelt „Fyen, Skaarup 4.7.83“ (im Berliner Herbar) scheint mir damit identisch zu sein. Es ist meines Wissens ohne Diagnose benannt, der Name daher ohne Wert.

**Diagnose:** *Macula crustacea sanguinea congestis verrucis formans in Cirsii palustris foliis infimis, singulis verrucis usque ad c. 150  $\mu$  diam. Soris 14—18 irregulariter polyedrica sporangia continentibus, singulis sporangiis c. 45  $\mu$  diam. Sporae incognitae, evolutio haud satis cognita.*

48. *S. scirpi* DAVIS (1905).

Literatur: DAVIS, J. J., A new species of *Synchytrium* (Journ. of Mycol. III (1905) p. 154).

Exsiccata: Fungi Columbiani.

Vorkommen: Kenosha county, Wisconsin (August-September).

Das *S. scirpi* wurde auf Blättern von *Scirpus atrovirens* MÜHL gefunden an mehreren Uferstellen nahe dem oben genannten Orte. Es erscheint makroskopisch kaum sichtbar, sein Einfluß auf den Wirt dürfte gering sein. DAVIS fand in den Epidermiszellen „Dauersporen“ (soll heißen Dauersori) von eiförmiger Gestalt 50—75  $\mu$  breit und 60—110  $\mu$  hoch. Sie ragen wenig über die übrige Epidermis heraus, treten zerstreut oder in Haufen auf und erscheinen (mit der Lupe betrachtet) als braune Fleckchen. Die äußere Membran ist dunkelbraun, die innere (3—5  $\mu$  dicke) hellgefärbt. Der Inhalt der Dauersori besteht aus körnigem Protoplasma und Fett. Dieses im August und September gesammelte Material ließ sich in Kultur zur Bildung von Sporangien bringen, die etwa 20  $\mu$  Durchmesser besaßen. Ihre Weiterentwicklung ist nicht verfolgt. — Nach DAVIS' Abbildung ist die Wirtszelle dieser Art im wesentlichen nach innen zu ausgedehnt; sie ragt bis über die zweite Schicht unter der Epidermis in das Blattgewebe hinein und wohl deshalb so wenig über die übrigen Epidermiszellen hervor. Benachbarte Epidermiszellen nehmen an der Gallenbildung offenbar nicht teil, wohl aber werden darunter liegende beeinflußt. Der Sammelzeit nach dürfte ein *Haplochytrium* vorliegen, ob *Chryso-* oder *Leucochytrium* ist unsicher.

Diagnose: Maculis minutis, rufo-brunneis parum supra foliorum scirpi superficiem elevatis. Soris perdurantibus amphigenis, sparsis vel aggregatis, in epidermidis cellulis ovoideis vel ellipsoideis, membrana externa brunnea, interna 3—5  $\mu$  crassa, incolorata, 60—10:50—75  $\mu$  diam., protoplasmate granulato, acidi osmici ope nigricante. Sporangiiis rotundatis 20  $\mu$  diam. Zoosporae incognitae.

Hab. in *Scirpi atrovirentis* foliis in America boreali.

49. *S. shuteriae* P. HENNINGS (1895).

Literatur: HENNINGS P., Pilze in ENGLER, A., Die Pflanzenwelt Ostafrikas usw., Berlin 1895, Bd. V p. 30. — SACCARDO, P. A., Sylloge XIV (1899) p. 442.

Vorkommen: Deutsch-Ostafrika.

Dies *Synchytrium*, von VOLKENS im Kilimandscharogebiet gesammelt, bildet auf den Blättern von *Shuteria africana* fast immer größere Polster, die bis über 2 mm Durchmesser haben. Diese Polster bestehen aus einer schwammig-lockeren Gewebewucherung,



die oft höher ist als der Blattquerschnitt und die im Querschnitt rundliche oder eiförmige Höhlungen (200—270  $\mu$  Durchmesser) aufweisen, nur zum Teil (dies aber vielleicht nur bei Herbarmaterial) von einem hellgelben Sorus in einer dünnen, gelben, glatten Membran erfüllt. Wenn es sich hier wirklich um ein *Synchytrium* handelt, so wäre dies Stadium wohl als unreifer Sorus aufzufassen. Das Material ist im Juni gesammelt, so daß man bei einem nichttropischen Objekt ein *Haplochytrium* erwarten könnte, doch ist der ganze Turnus des Vegetationsjahres in den Tropen ja so ganz anders, daß sich über die Entwicklung des Pilzes hypothetisch nichts sagen läßt.

Auf demselben Blatt findet man außerdem, gleichfalls zu kleinen Gruppen vereinigt, bräunliche Becherchen, die z. T. noch eine große Menge farbloser, kleiner Plasmakörper von ca. 9—15  $\mu$  Durchmesser enthalten (Abb. 60). Diese sind es wohl, die HENNINGS als „Sporen“ beschreibt. Handelt es sich hier um ein Entwicklungsstadium des *Synchytrium*, so wären es Sporangien, allerdings in ganz ungewöhnlich großer Zahl, aber nicht Sporen. Doch ist es möglich, das entweder die beiden beschriebenen Wucherungen zusammengehören und beide kein *Synchytrium* sind, oder aber, daß außer dem *Synchytrium* noch ein anderer Pilz auf dem gleichen Blatt vorkommt.

**Diagnose:** Maculis pallidis rotundatis, tuberculis amphigenis, sparsis vel confluentibus, subhemisphaericis, applanatis, dein irregulariter rugosis, flavescenti-viridulis, dein subfuscescentibus, 0,3—1 mm diam., plerumque e pluribus cellulis perdurantibus formatis, sporis (= soris!) globosis vel subellipsoideis, saepe acutangulis, flavo-fuscescentibus, 10—15:9—13; membrana externa levi, 1—1½  $\mu$  crassa, subhyalina.

**Hab.** in foliis *Shuteriae africanae* in Africa tropicali (orientali germanica).

#### 50. *S. vaccinii* THOMAS (1889).

**Literatur:** THOMAS, F., Cranberry Leaf Galls (N. S. Department of Agric., Divis. of Entomol., Period. Bull. (1889) I p. 279. — SACCARDO, P. A., Sylloge IX (1891) p. 357. — MINDEN, M. v., Krypt.-Flora der Mark Brandenburg V p. 308.

**Exsiccata:** ELLIS u. EVERHART, N.-Am. Fungi, 2<sup>nd</sup> ser., Nr. 2432. — Flora of New-Foundland (ed. Harvard-Univ.) (1894), sec. v. MINDEN. Vorkommen: Nord-Amerika.

Die Species hat THOMAS zuerst in litteris ad Dr. HALSTED als neu aufgestellt, der Name wurde ohne Diagnose zuerst in dem genannten Exsikkat gegeben. Das Material hiervon ist Juli 1889 von Dr. B. D. HALSTED in Browns Mill N. J. gesammelt. Es handelt sich um einen Parasiten auf drei Wirtspflanzen: a) *Vaccinium macrocarpum*, b) *Kalmia angustifolia*, c) *Cassandra calyculata*.

Die Gallen haben auffallende becherförmige Gestalt (Abb. 61). Die Nährzelle liegt auf dem Boden der Grube der zusammengesetzten Galle. Darin liegt ein Dauersorus von 86—171  $\mu$  Durchmesser, mit brauner, glatter Wand, der Inhalt bildet z. T. gelbes Öl. Weitere Entwicklung ist nicht bekannt. THOMAS stellt es in die Nähe von *S. aureum*, betont aber den becherförmigen Bau der Galle als Differenz.

**Diagnose:** Gallis compositis calyciformibus, cellula matricali in fossa apicis sita. Soris perdurantibus singulis in cellula hospitali 86—171  $\mu$  diam., membrana brunnea, levi, contentu flavo-oleoso. Sporangia incognita.

**Hab.** in *Ericacearum* foliis in America boreali.

#### 51. *S. viride* SCHNEIDER (1871).

**Literatur:** SCHNEIDER, Scheda zu Herb. Schlesischer Pilze 205. — SCHRÖTER, Pilze Schlesiens (COHN'S Krypt.-Flora III, 1 (1889) p. 185. — SACCARDO, Sylloge VII (1888) p. 289. — v. MINDEN p. 306.

**Exsiccata:** SCHNEIDER, Herb. Schles. Pilze Nr. 205.

**Vorkommen:** Schlesien (Juni).

Das SCHNEIDER'sche Material beschreibt SCHRÖTER wie folgt: „Dauersporangien (Sori?) kuglig, bis 180  $\mu$  Durchmesser. Episporium hellbraun, glatt; Inhalt farblos. Inhalt der Nährzellen grün, Gallen warzenförmig, meist zu verbreiteten Krusten zusammenfließend.“ An *Lathyrus niger*-Stengeln. Die Beschreibung gibt betreffs des Pilzes keine wesentlichen Unterschiede von *S. globosum* an, für dessen Form SCHRÖTER es zu halten geneigt war. Nur das Verhalten der Wirtszellen ist biologisch beachtenswert. Da ich kein Material untersucht habe, wage ich nichts zu entscheiden. VON MINDEN hat den Pilz (aber gleichfalls ohne Untersuchung) zu *globosum* gestellt.

**Diagnose:** Soris perdurantibus globosis, 180  $\mu$  diam., membrana externa brunnea nitida, levi, protoplasmate hyalino, cellulis matricis protoplasmate viridi farctis, gallis tuberculiformibus, plerumque in crustas effusas confluentibus.

**Hab.** in *Lathyrī nigri caulibus* in Germania.

### Zweifelhafte Arten.

#### 52. *S.?* *australe* SPEGAZZINI (1881).

**Literatur:** SPEGAZZINI, C., Fungi argentini, pugellus IV (Buenos Aires 1881) p. 37. — SACCARDO, P. A., Sylloge VII (1888) p. 293.

**Vorkommen:** Südamerika.

SPEGAZZINI beschreibt auf Blättern und Stengeln von *Modiola prostata* am gleichen Standorte wie das zweifelhafte *S. bonaërense* rotviolette Knötchen, die auf der Blattunterseite besonders den Nerven ansitzend, einzeln oder gehäuft erscheinen und in feuchtem Zustand geschwollen aussehen. Sie enthalten etwa 25—30  $\mu$ :25  $\mu$  große (Dauer-?) Sori von Kugel- oder abgeeckter Form mit dicker, farbloser, glatter Wand und dichtem grobkörnigem Protoplasma. Weiter ist nichts bekannt. Die Art ist hiernach recht zweifelhaft, ja nicht einmal als ein *Synchytrium* mit Sicherheit anzusprechen, geschweige denn innerhalb der Gattung unterzubringen.

**Diagnose:** Soris (perdurantibus?) sparsis vel aggregatis saepius ad nervos in tubercula aurantio-violacea, hypophylla, uda tumida, sicca depressa confluentibus, epidermidi innatis, sphaeroideis v. mutua pressione angulosis, 25—30:25  $\mu$ , membrana crassa, hyalina, levi, protoplasmate dense ac grosse granuloso.

**Hab. ad caules foliaque *Modiolae prostratae* in herbosis el Parque de Palermo Americae australis.**

### 53. *S. bonaërense* SPEGAZZINI (1881).

**Literatur:** SPEGAZZINI, C., *Fungi argentini*, pugillus IV (Buenos Aires 1881) p. 37. — SACCARDO, P. A., *Sylloge VII* (1888) p. 293.

**Vorkommen:** Südamerika.

SPEGAZZINI fand den Pilz auf sumpfigen Wiesen bei el Parque de Palermo an *Hydrocotyle bonaërensis*. Er erscheint auf den Blättern in Gestalt bleich zimmetfarbener Knötchen, die sehr klein sind, aber dicht zusammenfließen und bisweilen das Blatt auf der Unterseite bedecken. Es finden sich (Dauer-?) Sori vor von kugliger Gestalt und etwa 50—70  $\mu$  Durchmesser. Ihre Wand ist dick, glatt, farblos, sie enthalten körniges Protoplasma von intensiv rotgelber Färbung. Weiter ist nichts bekannt! Nach dieser Beschreibung ist weder zu entnehmen, ob das Objekt wirklich ein *Synchytrium* ist und, wenn ja, mit welcher Art Beziehungen oder Identität bestehen könnte.

**Diagnose:** Soris (perdurantibus?) sparsis vel aggregatis, saepius in tubercula pallide cinnamomea, minute densissimeque aggregatis ac non rarius totum hypophyllum occupantibus, confluentibus, macula flavo-pallescens insidentibus, parenchymate innatis, sphaeroideis, 50—70  $\mu$  diam., episporio crasso, levi, hyalino, protoplasmate densissime granuloso, intense aurantiaco-fuligineo.

**Hab. ad folia *Hydrocotyles bonaërensis* in herbosis uliginosis prope el Parque de Palermo Americae australis.**

54. *S.?* *centranthi* RABENHORST (1871).

Literatur: RABENHORST, L., Übersicht der von Herrn Prof. HAUSKNECHT im Orient gesammelten Kryptogamen, Hedwigia X (1871) p. 17.

— SACCARDO, P. A., Sylloge VII (1888) p. 294.

Vorkommen: Achyrdagh bei Marasch (Persien, Juli).

Diese Art ist von L. RABENHORST aufgestellt nach Material, das HAUSKNECHT sammelte. Sie findet sich auf *Centranthus elatus* BOISSIER. Die Angaben sind (wie vielleicht auch das Material) sehr lückenhaft. Es sind beobachtet „Hynnosporangien“(?), womit vielleicht Dauersori gemeint sein können, einzeln oder (meist) zu 3—4. Sie haben polyedrische Form, etwas abgerundete Ecken und braungelbe Farbe. Ihr Durchmesser beträgt 21—33  $\mu$ . Hiernach ist das Objekt recht zweifelhaft. Die Größenangaben (21—33  $\mu$ ) stimmten eher für Sporangien als für Sori, andererseits wäre aber das Vorkommen einzelner Sporangien (oder zu 3—4) sehr auffallend. Es wäre noch denkbar, das die Sori in sehr jungen Stadien vorliegen. auf dem im Berliner Herbar befindlichen Originalmaterial habe ich nur wenige leere Gallen finden können. RABENHORST's Diagnose lautet:

„Hynnosporangiis plerumque 3—4, rarius singulis, polyedricis, angulis plus minus rotundatis, aurantio fuscis, diam. 0,0213—0,033 mm.

Hab. auf Blättern von *Centranthus elatus* in Persien.“

55. *S.?* *chrysospleni* SOROKIN (1873).

Literatur: SOROKIN, Arbeiten der Naturforscher bei der Universität zu Kasan II (1873).

Literatur und Material mir unbekannt.

56. *S.?* *cruciferarum* SPEGAZZINI (1911).

Literatur: SPEGAZZINI, C., Mycetes argentinenses ser. IV (Anal. del Mus. Nacional de Buenos Aires XIX p. 286. — SACCARDO, P. A., Sylloge XXI (1912) p. 838.

Vorkommen: Crucecita bei Mendoza (Mai 1903).

SPEGAZZINI fand die Art auf Blättern einer Cardamineart; sie bildete keine Flecken, kaum vorgewölbte, halbkuglige Häufchen von 150  $\mu$  Durchmesser. Die saßen den Nerven an, lagen zerstreut oder flossen hier und da zusammen. Ihre Farbe ist bleichgelb. In vergrößerten Wirtszellen erscheinen einzelne kuglige Dauersori von 40 bis 60  $\mu$  Durchmesser mit zarter glatter, farbloser oder schwach

grauer Membran und einfarbigem oder flockig gefärbtem Plasma-inhalt. Weitere Beobachtungen liegen nicht vor. Es könnten Dauer-sori eines *Leucochytrium* sein, die Zuteilung zu *Haplo-* oder *Pleiochytrium* ist unausführbar. SPEGAZZINI bemerkt selbst skeptisch dazu: „An oogonia *Cystopi candidi* in eadem planta vigentis?“ (Sollte das sich nicht haben entscheiden lassen?!). Er stellt indes das Objekt zu *Pycnochytrium*, *Leucochytrium*. Außerdem gibt er noch an:

„Mihi specimina e Chile in Capsella bursa pastoris parasitantia (a praecl. Prof. C. PORTER missa) adsunt, a typo sporis perduranti-bus crassissime tunicatis omnino hyalinis recedentia.“ Wenn die Spezies selbst zweifelhaft ist, ist es nutzlos über abweichende Formen zu diskutieren.

**Diagnose:** Maculis nullis; acervulis superficialibus subglobosis, 150  $\mu$  diam., verrucosis, pallide flavescentibus, nervisequiis, sparsis vel hinc inde laxe gregariis; soris perdurantibus in cellulis hypertrophicis, solitariis, globosis, 40—60  $\mu$  diam.; episporio tenui, levi, hyalino vel leniter fumoso, endoplasmate concolore vix nubiloso. Zoosporae incognitae. Species ab autore dubitata.

Hab. in foliis *Cardaminis* speciei prope Mendoza Americae meri-dionalis.

#### 57. *S.?* *groenlandicum* ALLESCHER (1897).

**Literatur:** ALLESCHER u. HENNINGS, Pilze aus dem Umanak-distrikt (1897) p. 1. — SACCARDO, Sylloge XIV (1899) p. 441.

**Exsiccata:** Flora groenlandiae boreali-occidentalis leg. E. VAN-HÖFFEN (im Berliner Herbar).

**Vorkommen:** Grönland (Umanakfjord).

Auf dem Berliner Herbarmaterial habe ich nichts *Synchytrium*-artiges finden können. ALLESCHER beschreibt es auf Blättern von *Saxifraga cornua*, *f. ramosa* wie folgt:

Tuberculis in statu immaturo flavo-virentibus, hemisphaericis vertice leniter depressis, saepe concavis, ca. 0,2—0,5 mm diam.; sporis perduranti-bus non visis.

Die Angaben sind zu dürftig, um irgend einen Schuß zu er-lauben, die Art bleibt völlig zweifelhaft.

#### 58. ? *S. marrubii* nov. spec.

**Literatur:** FARLOW, W. G., Bot. Gaz. X (1885) p. 240.

**Vorkommen:** ?

FARLOW beschreibt ein neues, aber wenig genau bekanntes und von ihm benanntes *Synchytrium* (?), wie folgt:

Kuglige Körper von 0,06—0,075 mm Durchmesser auf den Blättern von *Marrubium vulgare*. Vergrößerte Wirtszellen mit Dauersori(?), aber keine über die Oberfläche des Blattes hervorragenden Bildungen.

Diese Angaben genügen nicht zur Erkennung oder Bewertung des Objektes.

59. *S.?* *melicopidis* COOKE u. MASSEE (1892).

Literatur: COOKE u. MASSEE XX (1892) p. 120 (citirt nach SACCARDO, Sylloge XI, p. 247).

Vorkommen: Colenso, Neu-Seeland.

Aus der Literatur kenne ich nur die (statt Beschreibung) veröffentlichte Diagnose, die SACCARDO wiedergibt:

„Cellulis perdurantibus aggregatis, subconfluentibus, granuliformibus, violaceis, 20—25  $\mu$  diam., vulgo maculis orbicularibus, epiphyllis atropurpureis insidentibus.

Hab. in foliis *Melicopidis simplicis* in Nova Zeelandia.“

Das Herbarmaterial von KEW zeigt auffallende keulige, gestielte Gallen mit körnigem Inhalt. Darin habe ich Dauersori nie finden können, die MASSEE'sche Angabe gibt ganz auffallend kleine Maße dafür an. Das Objekt bleibt recht unsicher.

60. *S.?* *picrosiae* SPEGAZZINI (1912).

Literatur: SPEGAZZINI, C., *Mycetes argentinenses* ser. IV (Anal. del. Mus. Nacion. de Buenos Aires XIX, p. 286). — SACCARDO, P. A., Sylloge XXI (1912) p. 840.

Vorkommen: Bei La Plata (Oktober 1908).

Dies *Synchytrium* fand SPEGAZZINI auf den Blättern von *Picrosia longifolia* (Compositae), wo es wenig oder unbestimmt ausgedehnte Flecken von braunroter Färbung bildet. Diese enthalten Würzchen, die gelegentlich zusammenfließen, halbkuglig hervorragen und 150 bis 250  $\mu$  Durchmesser besitzen. Im Alter können sie braunrot rissig werden und sind dann leer.

Den Inhalt der Würzchen beschreibt SPEGAZZINI in einer auch im Original nicht völlig verständlichen Weise, wie folgt: In jedem Würzchen unterscheidet er 3—5 kuglige mit brauner Membran umgebene „Cystidien“ von 100—150  $\mu$  Durchmesser. Diese Cystidien enthalten entweder „Macrosporen“, die zu 3—8 erscheinen, 35—40  $\mu$  Durchmesser haben und mit zarter, glatter, hyaliner Membran umgeben sind; ihr Plasmainhalt ist reichlich, dicht- und feinkörnig, sowie voll gelber Tropfen. Oder es treten in den Cystidien statt dessen 20—50 Microsporen auf, die erst kuglig, dann aneinander

abgeflacht sind und 20—26  $\mu$  Durchmesser haben; ihre Membran ist zart, glatt und hyalin, das Plasma dicht, körnig und gelb. In einem Würzchen soll nach SPEGAZZINI eine Cystidie mit Macrosporen, die anderen mit Microsporen versehen sein.

Was der Autor „Cystidien“ nennt, müßten Sori, seine „Sporen“ aber Sporangien sein. Falls der beobachtete Größenunterschied und verschiedenartige Charakter zutrifft, dürfte wohl etwas anders als ein *Synchytrium* vorliegen. Es wäre aber auch denkbar, daß alle Cystidien Sori einer Art (wohl dann wegen der Jahreszeit Dauersori, vgl. S. 147) wären und sich nur in verschiedenen Zerklüftungsstadien gezeigt hätten. Da aber die weitere Entwicklung unbekannt ist, so kann darüber noch keine Entscheidung, wenigstens nicht ohne Material und Abbildung gefällt werden. Die Pflanze bleibt in ihrer Zugehörigkeit zur Gattung zweifelhaft. (SPEGAZZINI stellt die Art zu *Pycnochytrium*, *Chrysochytrium*.)

**Diagnose:** Maculis nullis vel effusis fumoso-purpurascensibus indefinitis; verruculis hinc inde laxè gregariis, hemisphaerico-prominulis, 150—250  $\mu$  diam., fusco-purpureis, rugulosis, per aetatem perforatis, vacuis; cystidiis (soris?) globosis, 3—5 aggregatis in quaque verrucula, membrana fusca anhiata vestitis, 100—150  $\mu$  diam., aliis macrosporis (sporangiiis!), ceteris microsporis; macrosporis 3—8 in quoque cystidio, globosis, 35—40  $\mu$  diam., membrana hyalina tenui levi vestitis, endoplasmate dense minuteque granuloso guttulato luteo farctis; microsporis (sporangiiis!) 20—50 in quoque cystidio, e globoso obtuse angulosis, 20 bis 26  $\mu$  diam., tunica tenui levi hyalina, endoplasmate dense granuloso, luteo repletis. Zoosporae incognitae. Species dubia.

Hab. in *Picrosiae longifoliae* foliis prope La Plata Americae meridionalis.

#### 61. *S. plantagineum* SACCARDO et SPEGAZZINI (1878).

**Literatur:** SACCARDO, *Mycologia veneta* Nr. 1125 (1873) — SPEGAZZINI, *Michelia* I (1878) p. 234. — SACCARDO, *Sylloge* VII (1888) p. 292.

**Vorkommen:** Conegliano (Italien). Nordamerika.

Von SPEGAZZINI wurde der Sitz auf den Blättern von *Plantago lanceolata* gefunden. Er bildet beiderseits Gallen, die zusammenliegen, körnig erscheinen, anfangs gelbrot, später schwärzlich aussehen. Sporangien (wohl = Sori) sind beobachtet 110—130  $\mu$  Durchmesser, kuglig, gelber Farbe. Im Innern sind gelbe Öltropfen zu sehen. Entwicklung wurde nicht gefunden. Mehrere Autoren (SCHRÖTER 1889, FISCHER 1892) nehmen an, daß diese Art zu *S. aureum* gehöre. Die Beschreibung ist zu mangelhaft, um das zu entscheiden. Vor

allem fehlt jede Angabe über die Art der Galle, ob einfach oder zusammengesetzt. SACCARDO stellt es in die Nähe von *S. succisae*.

**Diagnose:** Tuberculis amphigenis hinc inde dense gregariis, granuliformibus, initio ochraceo-rufis, dein nigricantibus, sporangius (?) sphaericis 110—130  $\mu$  diam., flavo-ochraceis, anhisto tunicatis, guttulis oleosis flavicantibus.

**Hab. in foliis** *Plantaginis lanceolatae*, in Italia.

### 62. *S. selaginellae* SOROKIN (1873)

**Literatur:** SOROKIN, Arbeiten der Naturforscher bei der Univ. zu Kasan II (1873).

**Literatur und Material** mir unbekannt.

### 63. *S. urticae* SOROKIN (1873).

**Literatur:** SOROKIN, Arbeiten d. dritten Vers. russ. Naturf. zu Kiew (1873) p. 39—42. — SACCARDO, P. A., Sylloge VII (1888) p. 293.

**Vorkommen:** Rußland.

Mir ist das (mit Abbildungen versehene) Original der Beschreibung so wenig bekannt geworden wie das Material selbst. Die Angaben sind offenbar sehr dürftige, denn SACCARDO sagt nur:

„Maculis flavis; cellulis perdurantibus reniformibus vel sphaeroideis, vel oblongis.

**Hab. in foliis** *Urticae dioicae* in Rossia.“

## Auszuschließende Arten.

### „*S. abnorme*“ SPEGAZZINI (1911)

**Literatur:** SPEGAZZINI, C., Mycetes argentineses ser. IV (Anal. del Mus. Nacional de Buenos Aires XIX p. 285). — SACCARDO, P. A., Sylloge XXI, p. 838.

**Vorkommen:** La Plata (September 1906).

Obwohl makroskopisch wenig auffällig, bedeckt diese Art auf den Blättern von *Cerastium vulgatum* mit ihren halbkugeligen 0,25 bis 0,75 mm großen Wärzchen von bleicher Farbe oft fast die ganze Blattfläche. SPEGAZZINI beschreibt „Sporen“ (es könnten höchstens Sori sein) wie folgt: sie sind anfangs kugelig, bleich gelb, dickwandig (70  $\mu$  Durchmesser) und enthalten goldgelbe Öltropfen in geringer Zahl, später brechen die Gebilde hervor und erhalten keilförmige bis becherförmige Gestalt (120  $\mu$ :10  $\mu$  diam.); der obere



Rand ist dann gewimpert, mit zahnartigen Zipfeln, die Wand reißt strahlig dabei auf, die Spitzen werden dünn und glatt. Alles dies deutet in keiner Weise auf eine Zugehörigkeit zur Gattung hin. SPEGAZZINI gibt an: „Species mihi perquam dubia; an caecidium anguillulae cuiusdam?“

**Diagnose:** Verruculis hemisphaericis 0,25—0,75 mm diam., saepius epiphyllis atque confluentibus, non raro fere totum folium obtegentibus; „sporis“ primo globosis pallide fulvis, crasse tunicatis, 70  $\mu$  diam., guttulis aureis, oleosis paucis fartis, mox erumpentibus, conoideo calyciformibus, 120:10  $\mu$  diam., margine supero exerto fimbriato, laciniis denticulatis, tunica deorsum crassa radiatim rugulosa, sursum sensim attenuata atque levi.

Hab. in foliis *Cerastii vulgati* prope La Plata Americae meridionalis.

„*S. aecidioides*“ (PECK) LAGERH.

**Synonyme:** *Uredo aecidioides* PECK. und Synonyme bei *S. decipiens* (S. 204).

**Literatur:** LAGERHEIM, Champignons de l'Équateur, pug. I p. 13.

**Exsiccata:** ROBINSON, Flora of the Philippines Nr. 6540.

**Vorkommen:** auf *Dolichos* spec. ? von Luyon (Januar 1909).

Das Objekt besitzt nach Berliner Herbarmaterial einen membranlosen Sorus ähnlich wie die Objekte auf *Psophocarpus* und *Vigna* (vgl. S. 226 u. 227).

Über *S. aecidioides* var. *citrinum* LAGH. vgl. bei *S. decipiens*.

„*S. bupleuri*“ KUNZE (1872).

**Literatur:** KUNZE, Schedae zu RABENHORST, Fungi europaei 1658 (1872). — MAGNUS, Hedwigia XII (1874) p. 109. — FISCHER, Phycomyceten (RABENHORST I, 4, 1892) p. 63.

**Exsiccata:** RABENHORST, Fungi europaei Nr. 1658. — v. THÜMEN, Fungi austriaci Nr. 1197.

**Vorkommen:** An *Bupleurum falcatum* in Prov. Sachsen und in Böhmen.

Nach RABENHORST'schem Exsiccata hat MAGNUS (1874) bereits gezeigt, daß der von KUNZE herausgegebene Pilz, der auf den Blättern schwarze Pünktchen bildet, dicht zu Kügelchen verbundene Mycelien enthält, also kein *Synchytrium* sein kann.

„*S. Jonesii*“ PECK (1880).

**Literatur:** PECK, Bot. Gaz. II p. 240.

**Exsiccata:** JONES, Flora of Utah Nr. 1874.

**Vorkommen:** In Californien auf *Zauschneria californica* und *Vicia americana*.

FARLOW hat (1885) festgestellt, daß der Pilz Hyphen besitzt, also mit *Synchytrium* nichts zu tun hat. Im Berliner Herbarmaterial fand ich Ascuslager, Pykniden und Aecidien auf den Blättern.

„*S. iridis*“ RABENHORST (1871).

Literatur: RABENHORST, L., Übersicht der von Herrn Prof. Dr. HAUSKNECHT im Orient gesammelten Kryptogamen. Hedwigia X (1871) p. 18. — SACCARDO, P. A., Sylloge VII p. 294.

Vorkommen: unbekannt.

Auf von HAUSKNECHT im Orient (Persien) gesammelten *Iris fumosa* BOISS. et HAUSKNECHT bildet die Art kleine braune Pünktchen, an denen jede einzelne Beobachtung fehlt. RABENHORST, der das Objekt auffand, gibt keine Diagnose oder weiteres an, setzt übrigens dem Gattungsnamen ein Fragezeichen hinzu.

„*S. psophocarpi*“ im Berl. Herb.

Synonym: *Uromyces psophocarpi* SYDOW, n. spec. (ubi?).

Vorkommen: Westafrika, Tschad-See.

Im Berliner Herbar befindet sich Material von zwei Sammlern mit der Bezeichnung *Uromyces*, an dem ich nur Stadien ähnlich dem an *Vigna* beobachteten finde. Ein *Synchytrium* ist es nicht, aber wohl auch nicht *Uromyces*, was wohl auch durch die Einreihung in den Faszikel *Synchytrium* bekundet wird.

„*S. trifolii*“ PASSERINI (1877).

Literatur: PASSERINI, Sceda in RABENHORST, Fungi europaei Nr. 2419 (1877). — MAGNUS, Bakt. Centralbl. 2. Abt. IX (1902) p. 895. — v. MINDEN, p. 237.

Exsiccata: RABENHORST, Fungi europaei Nr. 2419.

Vorkommen: Parma, an *Trifolium pratense* (Mai 1877).

PASSERINIS Diagnose lautet:

„Sporae globosae membrana exteriore lateo-fusca levi, interiore alba, gallae hemisphaericae epiphyllae.“

Ich finde einige membranlose Sori, die mit *Synchytrium* nichts zu tun haben. MAGNUS hat nachgewiesen, daß der Pilz als *Urophlyctis trifolii* zu gehen hat, nicht als *Olpidium trifolii* (SCHRÖTER, Krypt.-Flora von Schlesien, Pilze I, S. 181). Es kommen aber beide Pilze (ein *Olpidium* und eine *Urophlyctis*) auf *Trifolium* vor. Das *Olpidium* ist von LAGERHEIM gefunden und bei VESTERGREN, *Micromycetes rar. sel.* Nr. 706, herausgegeben (vgl. v. MINDEN).

„*S. vignicola*“ im Berl. Herb.

Synonyme: *Uromyces vignicola* P. HENNINGS.

Literatur: HENNINGS, Pilze von Ostafrika (1895).

Vorkommen: Usambara, an *Vigna sinensis* (Januar 1903, leg. ZIMMERMANN).

Nach dem Herbarmaterial von Berlin finden sich auf den Blättern usw. von *Vigna sinensis* Gebilde vor, die HENNINGS Pseudo-Äcidien nannte. Ich fand membranlose Sori, wie sie das Material auf *Psophocarpus* auch besitzt. Dies scheint mir eher in die Verwandtschaft von *Protomyces* zu deuten.

## Anhang.

### Artverzeichnis und Index.

- |                                    |                                    |
|------------------------------------|------------------------------------|
| (abnorme) S. 224.                  | endobioticum S. 167.               |
| achyroclines S. 201.               | fulgens S. 169.                    |
| (aecidioides) S. 225.              | galii S. 184.                      |
| alpicola S. 183.                   | geranii S. 170.                    |
| alpinum S. 192.                    | globosum S. 196.                   |
| andinum S. 202.                    | groenlandicum? S. 221.             |
| anemones S. 193.                   | Holwayi S. 197.                    |
| "    var. ranunculi S. 195.        | infestans S. 183.                  |
| anomalum S. 195.                   | innominatum S. 207.                |
| asari S. 203.                      | (iridis) S. 226.                   |
| athyrii S. 203.                    | Johanssoni S. 207.                 |
| aurantiacum S. 186.                | (Jonesii) S. 225.                  |
| aureum S. 179.                     | laetum S. 186.                     |
| australe? S. 218.                  | Marlothianum s. papillatum S. 172. |
| bonaërence? S. 219.                | marrubii? S. 221.                  |
| (bupleuri) S. 225.                 | melicopidis? S. 222.               |
| caricis S. 203.                    | mercurialis S. 108.                |
| centranthi? S. 220.                | montanum S. 208.                   |
| chryso splenii? S. 220.            | muscicola S. 209.                  |
| (cirsii) s. sanguineum S. 215.     | myosotidis S. 187.                 |
| citrinum s. decipiens S. 204.      | Nießlii S. 199.                    |
| collapsum S. 204.                  | oecidioides s. decipiens S. 204.   |
| (cupulatum) s. potentillae S. 189. | papillatum S. 171.                 |
| cruciferarum? S. 220.              | "    var. Marlothianum S. 172.     |
| decipiens S. 204.                  | phegopteridis S. 210.              |
| dendriticum S. 205.                | picrosiae? S. 222.                 |
| drabae S. 184.                     | pilificum S. 188.                  |
| echii S. 206.                      | plantagineum? S. 223.              |

- pluriannulatum S. 210.  
 potentillae S. 189.  
 (psophocarpi) S. 226.  
 puerariae S. 211.  
 punctatum S. 200.  
 punctum S. 190.  
 pyriforme S. 212.  
 ranunculi s. anemones S. 195.  
 rubrocinctum S. 201.  
 rugulosum S. 214.  
 Rytzii S. 214.  
 sanguineum S. 215.  
 saxifragae S. 182.  
 scirpi S. 216.  
 selaginellae? S. 224.  
 shuteriae S. 216.  
 (solani) s. endobioticum S. 169.  
 stellariae S. 175.  
 succisae S. 176.  
 taraxaci S. 172.  
 trichophilum S. 174.  
 (trifolii) S. 226.  
 ulmariae S. 191.  
 urticae S. 224.  
 vaccinii S. 217.  
 vignicola S. 227.  
 viride S. 218.  
 wurthii S. 178.

### Nährpflanzenverzeichnis von *Synchytrium*.

- Achillea millefolium*, S. *globosum* SCHRÖT.  
 — *ptarmica*, S. *aureum* SCHRÖT.  
*Achyrocline satureioides*, S. *Achyroclines* SPEG.  
*Adoxa moschatellina*, S. *anomalum* SCHRÖT.  
*Aegopodium podagraria*, S. *aureum* SCHRÖT.  
*Agrimonia odorata*, S. *aureum* SCHRÖT.  
*Ajuga reptans*, S. *aureum* SCHRÖT.  
*Amphicarpaea Edgeworthii* Var. *japonica*, S. *decipicus* FARLOW.  
*Amphicarpea monoica*, S. *decipiens* FARLOW.  
*Androsace chamaejasme*, S. *Saxifragae* RYTZ. (S. *aureum* SCHRÖT. s. l.)  
*Angelica silvestris*, S. *aureum* SCHRÖT.  
*Anemone nemorosa*,  
 — *ranunculoides*,  
 — *silvestris*,  
 — *virginica*, S. *anemones* WOB.  
*Anisomeles ovata*, S. *Rytzii* SYD.  
*Anomodon viticulosus*, S. *pyriforme* REINSCH.  
*Anthyllis vulneraria* (?), S. *alpicola* RYTZ. (S. *aureum* SCHRÖT. s. l.)  
*Asarum canadense*, S. *Asari* ARTH u. HOLW.  
*Atriplex hastatum*, S. *aureum* SCHRÖT.  
*Athyrium filix femina*, S. *athyrii* LAGERH.  
*Bellidiastrum Michellii*, S. *aureum* SCHRÖT.  
*Bellis perennis*, S. *aureum* SCHRÖT.  
*Betonica officinalis*, S. *aureum* SCHRÖT.  
*Betula odorata*, S. *aureum* SCHRÖT.  
 — *nana*, S. *aureum* SCHRÖT.  
 — *vulgaris* var. *alba*, S. *aureum* SCHRÖT.  
 — *verrucosa*, S. *aureum* SCHRÖT.  
*Bidens tripartitus*, S. *aureum* SCHRÖT.  
*Brunella grandiflora*, S. *aureum* SCHRÖT.  
 — —, S. *montanum* ZOPF.  
 — *vulgaris*, S. *montanum* ZOPF?  
 — —, S. *aureum* SCHRÖT.  
*Caltha palustris*, S. *aureum* SCHRÖT.  
*Campanula patula*, S. *aureum* SCHRÖT.  
 — *rotundifolia*, S. *aureum* SCHRÖT.  
 — *Schenchzeri*, S. *vulgatum* RYTZ. (S. *aureum* SCHRÖT. s. l.)  
*Cardamine amara*, S. *aureum* SCHRÖT.  
 — *palustris*, S. *aureum* SCHRÖT.  
 — spec., S.? *Cruciferarum* SPEG.  
*Carex pyrenaica*, S. *Caricis* TRACY u. EARLE.  
*Carum carvi*, S. *aureum* SCHRÖT.  
*Cassandra calyculata*, S. *vaccinii* THOM.  
*Centaurea jacea*, S. *aureum* SCHRÖT.  
*Centranthus elatus*, S.? *Centranthi* RABENH.  
*Cerastium triviale*, S. *aureum* SCHRÖT.  
*Chenopodium album*, S. *aureum* SCHRÖT.  
 — *polyspermum*, S. *aureum* SCHRÖT.  
*Chrysanthemum leucanthemum* var. *montanum*, S. *vulgatum* RYTZ. (S. *aureum* SCHRÖT. s. l.)  
*Chrysosplenium oppositifolium*, S. *chrysosplenii* SOBOKIN.  
*Cirsium heterophyllum*, S. *aureum* SCHRÖT.  
 — *oleraceum*, S. *anomalum* SCHRÖT.  
 — *palustre*, S. *sanguineum* SCHRÖT.

- Clerodendron spec.*, *S. collapsum* SYD.  
*Clethra spec.*, *S. vaccinii* THOM.  
*Climacium dendroides*, *S. muscicola*.  
*Cnidium venosum*, *S. aureum* SCHRÖT.  
*Cornus sanguinea*, *S. aureum* SCHRÖT.  
*Coronaria flos cuculi*, *S. aureum* SCHRÖT.  
*Crepis alpestris*, *S. aureum* SCHRÖT.  
*Daucus carota*, *S. aureum* SCHRÖT.  
*Dentaria bulbifera*, *S. dendriticum* FUCH.  
— *pinnata*, *S. dendriticum* FUCH.  
*Desmodium spec.*, *S. decipiens* FARL.-SACC.  
*Dolichos spec.?*, *S.?* *aecidioides* LAGERH.  
*Dryas octopetala*, *S. cupulatum* THOM.  
*Echinosperrum lappula*, *S. myosotidis*  
KÜHN.  
*Echium plantagineum*, *S. echii* SPEG.  
*Epilobium adnatum*, *S. aureum* SCHRÖT.  
— *davuricum*, *S. aureum* SCHRÖT.  
— *hirsutum*, *S. aureum* SCHRÖT.  
— *montanum* (?), *S. aureum* SCHRÖT., s.  
str. RYTZ.  
— *palustre*, *S. aureum* SCHRÖT.  
— *roseum*, *S. aureum* SCHRÖT.  
*Erigeron canadense*, *S. aureum* SCHRÖT.  
*Erodium cicutarium*, *S. papillatum* FARLOW.  
*Erythraea pulchella*, *S. globosum* SCHRÖT.  
*Euphrasia odontites*, *S. aureum* SCHRÖT.  
— *officinalis*, *S. aureum* SCHRÖT.  
*Ficaria ranunculoides*, *S. anomalum* SCHRÖT.  
*Filipendula hexapetala*, *S. aureum* SCHRÖT.  
— *ulmaria*, *S. aureum* SCHRÖT. (*S. ul-*  
*mariae* G. TOBLER.)  
*Frangula alnus*, *S. aureum* SCHRÖT.  
*Fraxinus excelsior*, *S. aureum* SCHRÖT.  
*Gagea arvensis*, *S. laetum* SCHRÖT.  
— *minima*, *S. laetum* SCHRÖT.  
— *lutea*, *S. laetum* SCHRÖT.  
— *pratensis*, *S. punctatum* SCHRÖT. (*S.*  
*laetum* SCHRÖT.)  
*Galeopsis tetrahit*, *S. aureum* SCHRÖT.  
*Galium asperum*, *S. galii* RYTZ.  
— — *var. anisophyllum*, *S. aureum* SCHRÖT.  
— *boreale*, *S. aureum* SCHRÖT.  
— *mollugo*, *S. globosum* SCHRÖT.  
— *palustre*, *S. aureum* SCHRÖT.  
*Genista tinctoria*, *S. aureum* SCHRÖT.  
*Geranium carolinianum*, *S. geranii* IDA  
CLENDENIN.  
*Geum urbanum*, *S. aureum* SCHRÖT.
- Glechoma hederacea*, *S. aureum* SCHRÖT.  
*Gymnopetalum cochinchinense*, *S. wurthii*  
RYTZ.  
*Heracleum spondylium*, *S. aureum* SCHRÖT.  
*Hieracium pilosella*, *S. aureum* SCHRÖT.  
*Hippocrepis comosa*, *S. alpicola* RYTZ.  
(*S. aureum* SCHRÖT. s. l.)  
*Homalia trichomanoides*, *S. muscicola*  
REINSCH,  
*Homogyne alpina*, *S. vulgatum* RYTZ.  
(*S. aureum* SCHRÖT. s. l.)  
*Humulus lupulus*, *S. aureum* SCHRÖT.  
*Hutchinsia alpina*, *S. Saxifragae* RYTZ.  
(*S. aureum* SCHRÖT. s. l.)  
—, *S. infestans* RYTZ (*S. aureum* SCHRÖT.  
s. l.)  
*Hydrocotyle bonaërense*, *S. bonaërense*  
SPEG.  
— *vulgaris*, *S. aureum* SCHRÖT.  
*Hypericum perforatum*, *S. aureum* SCHRÖT.  
s. str. RYTZ.  
*Isopyrum thalictroides*, *S. anomalum*  
SCHRÖT.  
*Kalmia angustifolia*, *S. Vaccinii* THOM.  
*Lappa officinalis*, *S. aureum* SCHRÖT.  
— *minor*, *S. aureum* SCHRÖT.  
*Lathyrus niger*, *S. viride* SCHNEIDER.  
*Leontodon hastilis*, *S. aureum* SCHRÖT.  
— *hispidus*, *S. aureum* SCHRÖT.  
— *spec.*, *S. saxifragae* RYTZ.  
*Linaria vulgaris*, *S. aureum* SCHRÖT.  
*Lithospermum arvense*, *S. myosotidis* KÜHN.  
*Lotus corniculatus*, *S. alpicola* RYTZ. (*S.*  
*aureum* SCHRÖT. s. l.)  
*Lysimachia nummularia*, *S. aureum* SCHRÖT.  
s. str. RYTZ.  
— *quadrifolia*, *S. aureum* SCHRÖTER.  
— *thyrsiflora*, *S. aureum* SCHRÖT.  
— *vulgaris*, *S. aureum* SCHRÖT.  
*Malachium aquatidum*, *S. aureum* SCHRÖT.  
*Malacothrix spec.*, *S. innominatum* FARLOW.  
*Melicope simplex*, *S. melicopidis* COOKE  
u. MASSEE.  
*Mentha silvestris*, *S. aureum* SCHRÖT.  
*Mercurialis pereunis*, *S. mercurialis* (LIB.)  
FUCH.  
*Modiola prostrata*, *S. australe* SPEG.  
*Moehringia trinervis*, *S. aureum* SCHRÖT.  
*Monarda spec.*, *S. Holwayi* FARLOW.

- Myosotis hispida*, *S. aureum* SCHRÖT.  
 — *palustris*, *S. aureum* SCHRÖT., s. str. RYTZ.  
 — —, *S. globosum* SCHRÖT.  
 — *stricta*, *S. Myosotidis* KÜHN.  
*Neckera complanata*, *S. muscicola* RRINSCH.  
*Oenanthe phellandrium*, *S. aureum* SCHRÖT.  
*Oenothera biennis*, *S. mercurialis* (LIB.) FÜCK.  
 — —, *S. fulgens* SCHRÖT.  
 — *muricata*, *S. fulgens*.  
*Onagracearum spec.*, *S. rugulosum* DIET.  
*Ornithogalum umbellatum*, *S. Nießlii* BUBÁK.  
*Oxalis stricta*, *S. aureum* SCHRÖT.  
*Parnassia palustris*, *S. aureum* SCHRÖT.  
*Pedicularis palustris*, *S. aureum* SCHRÖT.  
 — *silvatica*, *S. aureum* SCHRÖT.  
*Petasites frigida*, *S. aureum* SCHRÖT.  
 — *spec.*, *S. aureum* SCHRÖT.  
*Phegopteris polypodioides*, *S. phegopteridis* JUEL.  
*Phyteuma hemisphaericum*, *S. vulgatum* RYTZ. (*S. aureum* SCHRÖT. s. l.)  
*Picosia longifolia*, *S. picosiae* SPERG.  
*Pimpinella saxifraga*, *S. aureum* SCHRÖT.  
*Plantago lanceolata*, *S. plantagineum* SACC. et Sp. (*S. aureum* SCHRÖT.)  
 — *maior*, *S. aureum* SCHRÖT.  
 — *media*, *S. punctum* SOROKIN(?).  
*Polygala vulgaris*, *S. aureum* SCHRÖT.  
*Polygonum dumetorum*, *S. aureum* SCHRÖT.  
 — *laphathifolium*, *S. aureum* SCHRÖT.  
 — *viviparum*, *S. aureum* SCHRÖT.  
*Populus alba*, *S. aureum* SCHRÖT.  
*Potentilla argentea*, *S. cupulatum* THOM.  
 — *reptans*, *S. aureum* SCHRÖT., s. str. RYTZ.  
 — —, *S. globosum* SCHRÖT.  
 — *tormentilla*, *S. pilificum* THOM.  
*Primula elatior*, *S. aureum* SCHRÖT.  
 — *officinalis*, *S. aureum* SCHRÖT.  
*Prunus spinosa*, *S. aureum* SCHRÖT.  
*Pueraria thunbergiana*, *S. puerariae* MIYABE.  
*Ranunculus acer*, *S. aureum* SCHRÖT.  
 — *auricomus*, *S. aureum* SCHRÖT.  
 — *chaerophyllus*, var. *flabellata*, *S. anemones* var. *ranunculi* WOR.-SACC.  
*Ranunculus montanus*(?). *S. saxifragae* RYTZ. (*S. aureum* SCHRÖT. s. l.)  
 — *repeus*, *S. aureum* SCHRÖT.  
 — *spec.*, *S. andinum* LAGH.  
*Rhododendron spec.*, *S. vaccinii* THOM.  
*Rochelia stellulata*, *S. myosotidis* KÜHN.  
*Rubus arcticus*, *S. potentillae* LAGERH.  
 — *caesius*, *S. aureum* SCHRÖT.  
 — *dumetorum*(?), *S. aureum* SCHRÖT.  
*Rumex acetosa*, *S. anomalum* SCHRÖT.  
*Salix repeus*, *S. aurantiacum* G. TOBLER.  
*Sanguisorba minor*, *S. aureum* SCHRÖT.  
 — *officinalis*, *S. aureum* SCHRÖT.  
*Sanicula marylandica*, *S. pluriannulatum* (CURTIS) FARLOW.  
 — *Menziesii*, *S. pluriannulatum* (CURTIS) FARLOW.  
*Satureja clinopodium*, *S. aureum* SCHRÖT.  
*Saxifraga aizoides*, *S. saxifragae* RYTZ. (*S. aureum* SCHRÖT. s. l.)  
 — *androsacea*, *S. saxifragae* RYTZ. (*S. aureum* SCHRÖT. s. l.)  
 — *cernua*?, *S. groenlandicum* Altesch.  
 — *granulata*, *S. rubrocinctum* P. MAGNUS.  
 — *moschata*, *S. saxifragae* RYTZ. (*S. aureum* SCHRÖT. s. l.)  
 — *stellaris*, *S. Saxifragae* RYTZ. (*S. aureum* SCHRÖT. s. l.)  
 — *varians*, *S. saxifragae* RYTZ.  
 — *spec.*, *S. rubrocinctum* P. MAGN.  
*Sceptrum carolinum*, *S. aureum* SCHRÖT.  
*Scirpus atrovireus*, *S. Scirpi* DAVIS.  
*Scrophularia nodosa*, *S. aureum* SCHRÖT.  
 — *aquatica*, *S. aureum* SCHRÖT.  
*Scutellaria galericulata*, *S. aureum* SCHRÖT.  
*Selaginella spec.*, *S. selaginellae* SOROK(?).  
*Senecio vulgaris*, *S. aureum* SCHRÖT.  
*Shuteria africana*, *S. shuteriae* HENN?  
*Silaus pratensis*, *S. aureum* SCHRÖT.  
*Solanum dulcamara*, *S. aureum* SCHRÖT.  
 — *tuberosum*, *S. Solani* MASSEE.  
*Solidago virgaurea*, *S. aureum* SCHRÖT.  
*Sonchus asper*, *S. globosum* SCHRÖT.  
*Spiraea spec.*, *S. aureum* SCHRÖT.  
*Stellaria media*, *S. stellariae* FÜCKEL.  
 — *nemorum*, *S. stellariae* FÜCKEL.  
*Succisa pratensis*, *S. Succisae* DE BARY et WOR.

<i>Symphytum officinale</i> , S. <i>trichophilum</i> CORRENS u. G. TOBLER.	<i>Valeriana montana</i> , S. <i>aureum</i> SCHRÖT. — <i>officinalis</i> , S. <i>aureum</i> SCHRÖT.
<i>Taraxacum officinale</i> , S. <i>taraxaci</i> DE BARY et WOR.	<i>Veronica anagallis</i> , S. <i>globosum</i> SCHRÖT. — <i>beccabunga</i> , S. <i>globosum</i> SCHRÖT.
<i>Thalictrum alpinum</i> , S. <i>aureum</i> SCHRÖT. — <i>angustifolium</i> , S. <i>aureum</i> SCHRÖT. — <i>flavum</i> , S. <i>aureum</i> SCHRÖT.	<i>Veronica chamaedrys</i> , S. <i>globosum</i> SCHRÖT. — <i>scutellata</i> , S. <i>Johansonii</i> JUEL.
<i>Thlaspi rotundifolium</i> , S. <i>infestans</i> RYTZ. (S. <i>aureum</i> SCHRÖT. s. l.)	<i>Viola biflora</i> , S. <i>Saxifragae</i> RYTZ. (S. <i>aureum</i> SCHRÖT. s. l.) — —, S. <i>alpinum</i> THOM.
<i>Thymus chamaedrys</i> , S. <i>aureum</i> SCHRÖT.	— <i>calcarata</i> , S. <i>aureum</i> SCHRÖT.
<i>Trifolium minus</i> , S. <i>aureum</i> SCHRÖT. — <i>pratense</i> , S. <i>aureum</i> SCHRÖT.	— <i>canina</i> , S. <i>globosum</i> SCHRÖT. — —, S. <i>aureum</i> SCHRÖT.
<i>Tulipa silvestris</i> , S. <i>laetum</i> SCHRÖT.	— <i>hirta</i> , S. <i>aureum</i> SCHRÖT.
<i>Tussilago farfara</i> , S. <i>aureum</i> SCHRÖT.	— <i>odorata</i> , S. <i>globosum</i> SCHRÖT.
<i>Ulmus campestris</i> , S. <i>aureum</i> SCHRÖT.	— <i>persicifolia</i> , S. <i>globosum</i> SCHRÖT.
<i>Urtica dioica</i> , S. <i>Urticae</i> SOROK. — <i>urens</i> , S. <i>aureum</i> SCHRÖT.	— <i>pumila</i> , S. <i>globosum</i> SCHRÖT. — <i>Riviniana</i> , S. <i>globosum</i> SCHRÖT.
<i>Vaccinium macrocarpum</i> , S. <i>vaccinii</i> THOM. — <i>spec.</i> , S. <i>vaccinii</i> THOM.	— <i>silvatica</i> , S. <i>globosum</i> SCHRÖT. — <i>stagnina</i> , S. <i>globosum</i> SCHRÖT.
<i>Valeriana dioica</i> , S. <i>aureum</i> SCHRÖT., s. str. RYTZ.	— <i>tricolor</i> , S. <i>aureum</i> SCHRÖT.

## Literaturverzeichnis.

- Die Namen hinter dem Titel bezeichnen, daß dort die betreffende Art aufgestellt ist, resp. daß dort die Diagnose gegeben wurde.
- ALLESCHER, A. u. P. HENNINGS (1897): Pilze aus dem Umanakdistrikt. Botan. Ergebn. d. Drygalskischen Grönland-Exped. Bibl. Botan. 42. (*S. groenlandicum*.)
- ARTHUR u. HOLWAY (1886): Rep. Bot. Minnes. p. 40. (*S. asari*.)
- BALLY, W. (1911): Cytologische Studien an Chytridinen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 50 p. 95—157.
- BARY, A. DE u. M. WORONIN (1863): Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Chytridiaceen. Ber. d. naturf. Ges. Freiburg i. B. (*S. taraxaci, succisae*.)
- BARY, A. DE (1884): Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze. (Leipzig.)
- BRAUN, A. (1855/56): Über Chytridium, eine Gattung einzelliger Schmarotzergewächse. Monatsber. d. Berliner Akad. u. Abhandl. d. Akad. 1856.
- (1858): Über einige neue Arten der Gattung Chytridium und der damit verwandten Gattung Rhizidium. Monatsber. d. Berl. Akad.
- BUBAK, FR. (1898): Über ein neues Synchytrium aus der Gruppe der Leucochytrien Österr. botan. Zeitschr. Bd. 48 p. 242. (*S. niesslii*.)
- CHAMBERLAIN, C. J. (1903): Mitosis in Pellia. Bot. Gaz. XXXVI.
- CLAUSSEN, P. (1906): Über neuere Arbeiten zur Entwicklungsgeschichte der Ascomyceten. Ber. d. deutsch. bot. Ges. XXIV, p. (11).
- CLENDENIN, J. (1895): Synchytrium on Geranium carolinianum. Botan. Gaz. p. 29. (*S. geranii*.)
- COOKE u. MASSEE (1892): Grevillea XX, p. 120. (*S. helicopidis*.)
- CORRENS, C. (1899): Untersuchungen über die Vermehrung der Laubmoose durch Brutknospen und Stecklinge. Jena.
- CRUCHET, D. (1907): Champignons-Algues (Phycomycètes) vivant dans les plantes phanérogames et recueillis entre Yverdon et le Jura, spécialement à Montagny. Bull. de la Soc. vaudoise des sciences natur. 5. sér. XLII, p. 335.
- (1908): Contribution à la flore mycologique suisse. Phycomycètes (supplément) et Ustilaginées vivant dans les plantes phanerogamiques entre Yverdon et le Jura, spécialement à Montagny. Bull. de la Soc. vaudoise des scienc. natur. 5. sér. XLIV, p. 27.
- DANGEARD, P. A. (1890): Recherches histologiques sur les champignons. Le Botaniste Ser. 2 fasc. 2 p. 77—86.
- DAVIS, J. J. (1905): A new species of Synchytrium. Journ. of Micol. XI, p. 154—156. (*S. scirpi*.)
- DIETEL, P. (1895): Einige neue exotische Pilze. Hedwigia XXXIV, p. 291—292 (*S. rugulosum*.)
- DUGGAR, B. M. (1910): Fungus diseases of plants. New-York.
- FARLOW, W. G. (1885): The Synchytria of the Unites States. Botan. Gaz. X, p. 240. (*S. papillatum, Holwayi, innominatum, decipiens, pluriannulatum*.)
- (1908): Notes on Fungi. Rhodora p. 12. (*S. pluriannulatum*.)



- FISCHER, A. (1892): Die Pilze Deutschlands usw. in RABENHORST's Kryptogamenflora I. 2. Aufl. Leipzig.
- FUCKEL, L. (1866): Fungi Rhenani exsicc. Nr. 409. Nr. 1607. (*S. mercurialis*)  
— (1869/70): Symbolae mycologicae. Beiträge zur Kenntnis der rheinischen Pilze. Jahrb. d. nassauischen Vereins f. Naturwiss., Wiesbaden. (*S. stellariae*, *dendriticum*.)
- GRIGGS, R. F. (1908): On the cytology of *Synchytrium* III. The rôle of the centrosomes in the formation of the nuclear membrane. Ohio Nat. VIII, p. 277—286; Ref. Botan. Centralbl. CVIII, p. 275.  
— (1909): Some aspects of amitosis in *Synchytrium*. Bot. Gaz. XLVII, p. 127—138.  
— (1912): The development and cytology of *Rhodochytrium*. Bot. Gaz. LIII p. 127—173.
- GUTTENBERG, H. v. (1909): Cytologische Studien an *Synchytrium*-Gallen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 46 p. 453—477.
- HARPER, R. A. (1899): Cell-Division in Sporangia and Asci. Ann. of Bot. XIII, p. 467.
- HENNINGS, P. (1895): Pilze in A. ENGLER, die Pflanzenwelt Ostafrikas usw. Berlin, D. Reimer. Bd. V. (*S. shuteriae*.)
- IKENO, S. (1903): Die Sporenbildung von *Taphrina*-Arten. Flora X (II), p. 25.
- JUEL, H. O. (1893): Bidrag til Kännedomen af Skandinav. *Synchytrium*-Arter. Botan. Notiser p. 246. (*S. johansonii. phegopteridis*.)
- KÜHN, J. (1865): Mitteilungen d. landw. Instituts Halle. (*S. micschnerianum*.)  
— (1868): *Synchytrium myosotidis* n. sp. in RABENHORST, Fungi europ. exsicc. Nr. 1177. (Diagn. auch Hedwigia VII, p. 125.)
- KUNZE, O.: *S. bupleuri* in RABENHORST, z. Fungi europ. exsicc. Nr. 1658.
- KUSANO, S. (1907): On the cytology of *Synchytrium*. Centralbl. f. Bakt., 2. Abt., XIX, p. 538—543.
- KUSANO, F. (1909): A contribution to the cytology of *Synchytrium* and its hosts. Bull. College of Agric. of the Imp. Univ. Tokyo VII, p. 205—206.
- KÜSTER, E.: Die Gallen der Pflanzen. Leipzig 1911.
- LAGERHEIM, G. (1889): Über einige neue oder bemerkenswerte Uredineen. (Anm. zu *Uromyces arcticus* auf *Rubus arcticus* L.!) Hedwigia XXVIII, p. 109. (*S. potentillae*.)  
— (1905): *Synchytrium athyrii* n. spec. in VESTERGRÉN, Micromycetes rariores selecti N. 909. Kopenhagen.
- LÖWENTHAL, W. (1904): Tierversuche mit *Plasmodiophora brassicae* und *Synchytrium taraxaci* nebst Beiträgen zur Kenntnis des letzteren. Zeitschr. f. Krebsforschung III.  
— (1904): Weitere Untersuchungen an Chytridiaceen I. *Synchytrium anemones* Wor. Arch. f. Protistenk. V, p. 221—239.
- LÜDI, R. (1900): Ber. d. schweiz. bot. Ges. X, p. 111. (*S. drabae*.)  
— (1901/2): Beiträge zur Kenntnis der Chytridiaceae. Hedwigia Bd. 40 p. 1—44 u. Bd. 41 p. (1)—(10).
- MAGNUS, P. (1874): Über *Synchytrium rubrocinctum* im Sitz.-Ber. d. Ges. naturf. Freunde zu Berlin 20. Jan. Hedwigia XIII, p. 107.  
— (1893): Über *Synchytrium papillatum* FARLOW. Ber. d. deutsch. bot. Ges. XI p. 538—542.  
— (1902): Kurze Bemerkung über Benennung und Verbreitung der *Urophlyctis bohémica* BUBÁK. Centralbl. f. Bakt. 2. Abt. Bd. IX p. 895.

- MAGNUS, P. (1905): Die Pilze (Fungi) von Tirol, Vorarlberg und Liechtenstein. Dalla Torre und von Sarnsheim, Flora von Tirol Bd. III. Innsbruck.
- MASSEZ, G. (1910): Diseases of cultivated plants and trees. London.
- MINDEN, M. v. (1911): Chytridinae in Kryptogamenflora der Mark Brandenburg Bd. V Heft 1. Leipzig 1911.
- MIYABE, K. (1905): *Synchytrium puerariae* n. sp. Bot. Mag. Tokyo XIX, p. 199 u. (Diagnose) Bakt. Centralbl. 2. Abt. XIX, p. 539.
- NEMEC, B. (1911): Zur Kenntnis der niederen Pilze. I. Eine neue Chytridiacee. Bull. Inst. de l'Acad. des Sciences de Bohême 1911.
- PASSERINI, G. (1878): *Synchytrium trifolii* n. sp. in RABENHORST, L. Fungi europ. exsicc. Cent. V (25). (Diagn. auch Hedwigia XVII, p. 171.
- PATOUILLARD, N. u. LAGERHEIM, G. DE (1895): Champignons de l'Équateur. Pugillus IV. Bull. de l'Herbier Boissier. (*S. accidioides*, *S. andinum*.)
- PATOUILLARD, N. (1897): Catalogue raisonné des plantes cellulaires de la Tunisie p. 68. (*S. anemones* var. *Ranunculi*.)
- PAVILLARD, J. (1910): État actuel de la protistologie végétale. Progressus rei botan. VII, p. 474.
- PERCIVAL, J. (1910): Potato, wart Disease: the life history and cytology of *Synchytrium endobioticum* (SCHILB.) Perc. Centralbl. f. Bakt. 2. Abt. Bd. 25 p. 440. (*S. endobioticum*.)
- POTTER (1902): A new potato-disease. Journ. of Board of Agric. IX, p. 320.
- RABENHORST, L. (1871): *Synchytrium centranthi* n. sp. u. *S. ? iridis* n. sp. in Kryptogamensammlung, von HAUSSKNECHT bearbeitet. Hedwigia X, p. 17.
- REINSCH, P. (1875): Contributiones ad algologiam et mycologiam. Berlin 1875. (*S. muscicola*, *pyriforme*.)
- ROSEN, F. (1893): Beiträge zur Kenntnis der Pflanzenzellen. II. Studien über die Kerne und die Membranbildung bei Myxomyceten und Pilzen. COHN's Beitr. z. Biol. VI, p. 237—266.
- RYTZ, W. (1906): Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Synchytrium*. (Vorläufige Mitteilung.) Centralbl. f. Bakt. 2. Abt. XVI, p. 511—512.
- (1907): Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Synchytrium*. Centralbl. f. Bakt. 2. Abt. Bd. 18 Nr. 19—21 u. 24—25. (*S. wurthii*, *galii*, *alpicola*, *saxifragae*, *infestans*, *vulgatum*.)
- SACCARDO, P. A. (1873): Mycologiae Venetae Specimen. Venedig. (*S. plantagineum*.)
- (1888—1912): Sylloge fungorum. Bände VII, IX, XI, XIV, XVII, XXI. Padua.
- SCHILBERSZKY, K. (1896): Ein neuer Schorfparasit der Kartoffelknollen. Ber. d. deutsch. bot. Ges. XIV, p. 36—37.
- SCHNEIDER (1889): *Synchytrium viride* in Herb. SCHRÖTER. Diagn. in SCHRÖTER, J., Pilze 1889.
- SCHRÖTER, J. (1870): Die Pflanzenparasiten aus der Gattung *Synchytrium*. COHN's Beitr. z. Biol. d. Pflanzen I, p. 1—50. (*S. globosum*, *anomalum*, *lactum*, *punctatum*, *aureum*, *myosotidis* var. *potentillae*.)
- (1873): *Synchytrium fulgens* n. sp. in RABENHORST, L., Fungi europ. exsicc. Cent. XVII Nr. 16. (Diagn. auch Hedwigia XII, p. 141.
- (1876): Über neue von demselben beobachtete Arten resp. Standorte von Pilzen. Hedwigia XV, p. 134. (*S. sanguineum*.)
- (1889): Pilze in COHN's Kryptogamenflora von Schlesien. I.
- (1892): Chytridinae in ENGLER u. PRANTL, Natürl. Pflanzenfamilien Bd. I, 1. Leipzig.

- SERBINOW, J. Lc. (1907): Chytridiaceae. Script. Horti Bot. Univ. Petrop. XXIV, p. 5—173. Ref. Journ. of the R. microsc. Soc. 597.
- SORAUER, P. (1908): Handbuch der Pflanzenkrankheiten. 3. Aufl. Bd. II (die pflanzlichen Parasiten, bearbeitet von G. LINDAU). Berlin.
- SOBOKIN (1873); *Synchytrium selaginellae*, *Synchytrium chryso splenii*. Arb. d. Naturforscher bei der Universität Kasan Bd. II. Nicht gesehen. (Diagnosen unbekannt.)
- (1873): *Synchytrium urticae*. Arb. d. dritt. Vers. russ. Naturf. zu Kiew, p. 39—42. Nicht gesehen. (Diagnose bei SACCARDO VII, p. 293.)
- (1877): *Synchytrium punctum* n. sp. Hedwigia XVI, p. 113. (*S. punctum*.)
- SPEGAZZINI, C. (1873?): Fungi Veneti. Michelia I. (*S. plantagineum*.)
- (vor 1889): Fungi Argentinii pug. IV. Anal. del Mus. Nac. de Buenos Aires Band ? p. 37. Nach SACCARDO VII, 1888, p. 293. (*S. bonaërense, australe*.)
- (1909); *Mycetes argentinenses* Ser. IV. Anal. del Mus. Nac. de Buenos Aires XIX, p. 285—287. (*S. ? cruciferarum, ? abnorme, echii, picrosiae, achyroclines*.)
- SPECHNEU, N. N. (1897): Les parasites végétaux de la Cachetie. Arb. des Tiflis. Bot. Gartens II.
- STEVENS, F. L. u. A. CH. (1903): Mitosis of the primary nucleus in *Synchytrium decipiens*. Bot. Gaz. XXXV, p. 405—415.
- STEVENS, F. L. (1907): Some remarkable nuclear structures in *Synchytrium*. Ann. Mycol. V, p. 480—484.
- SYDOW, P. u. BUTLER, E. J. (1907): Chytridinae Indiae orientalis II. Annales mycologici V, p. 510. (*S. rytzii, collapsum*.)
- THOMAS, F. (1883): *Synchytrium piliifcum* n. sp. Ber. d. deutsch. bot. Ges. I p. 494—498.
- (1887): *Synchytrium cupulatum* n. sp. Botan. Centralbl. XXIX, p. 19—22.
- (1889): Cranberry Leaf-Galls. U. S. Department of Agric. Division of Entomology, Period. Bull. I, p. 279—280. (*S. vaccinii*.)
- (1889): *Synchytrium alpinum* n. sp. Ber. d. deutsch. bot. Ges. VII p. 255—258.
- (1892): Neue Fundorte alpiner Synchytrien. Sitz.-Ber. d. k. k. zool.-botan. Ges. Wien Bd. 42 1892.
- TOBLER-WOLFF, G. (1912): Über *Synchytrium pyriforme* REINSCH. Ber. d. deutsch. bot. Ges. XXX, p. 146—150.
- TRACEY, S. M. u. EARL, F. S. (1895): Proceedings of the Californ. Acad. p. 731. (*S. caricis*.)
- TREBOUX, O. (1912): Verzeichnis von Pilzen mit neuen Nährpflanzen. Hedwigia LII, p. 316.
- VILL, A. (1902): Einiges über Nährpflanzen des Gallpilzes *Synchytrium aureum*. Mitt. d. bayr. bot. Ges. p. 248.
- WILDEMAN, E. DE (1896): Census Chytridinearum. Bull. Soc. Roy. de Bot. de Belgique XXXV, p. 7.
- WORONIN, M. (1868): Neue Beiträge zur Entwicklungsgeschichte einiger Chytridien. Bot. Ztg. XXVI, Nr. 6 u. 7. (*S. anemones*.)
- ZOPF, W. (1903): *S. montanum* in ZAHLBRUCKNER, A., Cryptogama exsicc. Cent. IX N. 840. Ann. d. naturh. Hofmuseums XVIII, p. 358.

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel 10—13.

Wo nichts anderes bemerkt, sind die Originalpräparate nach FLEMMING fixiert und dreifach gefärbt. Die Seitenzahlen bedeuten die Textstellen, an denen die Bilder näher erklärt sind.

Abb. 1. *S. aurantiacum*, Gesamtbild eines unzerklüfteten Sorus vor der Mitose. Vergr. 555  $\times$ . LEITZ Öl-Imm.  $\frac{1}{12}$ , Oc. 1. (S. 148.)

Abb. 2. *S. pilificum*, primärer Kern aus einem Dauersorus. Vergr. 800  $\times$ . LEITZ Öl-Imm.  $\frac{1}{12}$ , Oc. 3. (S. 148.)

Abb. 3. *S. anemones*, primärer Kern aus einem jungen Dauersorus. Vergr. 1000  $\times$ . ZEISS Apochr. Öl-Imm. 2 mm, Comp. Oc. 8. (S. 148.)

Abb. 4 u. 5. *S. aurantiacum*, membranlose Kerne aus einem Dauersorus. Vergr. 800  $\times$ . LEITZ Öl-Imm.  $\frac{1}{12}$ , Oc. 3. (S. 148.)

Abb. 6. *S. anemones*, Centrum eines Dauersorus mit Kern. Vergr. 1000  $\times$ . LEITZ Öl-Imm.  $\frac{1}{12}$ , Oc. 4. (S. 148.)

Abb. 7. *S. mercurialis*, Teil eines Sorus mit Primärkern und Nucleolusderivaten. Vergr. 750  $\times$ . ZEISS Apochr. Öl-Imm. 2 mm, Comp. Oc. 6. (S. 148.)

Abb. 8. *S. aurantiacum*, Nucleolusderivate (Kerne?). Vergr. 1500  $\times$ . ZEISS Apochr. Öl-Imm. 2 mm, Comp. Oc. 12. (S. 148, 152.)

Abb. 9. *S. aurantiacum*, Nucleolusderivate (Kerne?) in frischem Zustande, Quetschpräparat. Vergr. 800  $\times$ . LEITZ Öl-Imm.  $\frac{1}{12}$ , Oc. 3. (S. 148.)

Abb. 10 wie Abb. 9, aber Präparat unter Deckglas fixiert, mit Xylol behandelt und mit Methylenblau gefärbt. (S. 148.)

Abb. 11. Nach KUSANO (1909) Abb. 23. Wie Abb. 11, frühe Metaphase; gefärbt nach FLEMMING. Vergr. 2250  $\times$ . ZEISS Apochr. Öl-Imm. 2 mm, Comp. Oc. 18. (S. 150.)

Abb. 12. Nach KUSANO (1909). Abb. 6. *S. puerariae*, stark vacuolisierter Primärnucleolus, sekundäre Nucleoli, chromatische und achromatische Substanz. Fixiert nach KEISER, gefärbt mit Hämatoxylin nach HEIDENHAIN. Vergr. 1500  $\times$ . ZEISS Apochr. Öl-Imm. 2 mm, Comp. 12. (S. 149.)

Abb. 13. Nach BALLY (1911) Abb. 5. *S. taraxaci*, einkernige Spore, den Austritt des Chromatins in die Kernhöhle und von da ins Cytoplasma zeigend; gefärbt mit Hämatoxylin. Vergr. 2000  $\times$ . ZEISS Apochr. Öl-Imm. 1,5 mm, Comp. Oc. 12. (S. 150.)

Abb. 14. Nach KUSANO (1909) Abb. 44a. *S. puerariae*, sekundärer Kern in der Metaphase, fixiert nach KEISER, gefärbt nach HEIDENHAIN. Vergr. 2250  $\times$ . ZEISS Apochr. Öl-Imm. 2 mm, Comp. Oc. 18. (S. 152.)

Abb. 15. Nach KUSANO (1909), Teil von Abb. 48. *S. puerariae*, Anaphase starke Streckung der Spindel. Fixierung, Färbung. Vergr. wie vor. (S. 152.)

Abb. 16. Nach KUSANO (1909), Abb. 56a. *S. puerariae*, Caryodermatoplast nahe dem Nucleus, alles andere wie vor. (S. 153.)

Abb. 17. Nach KUSANO (1909), Abb. 58b. *S. puerariae*, beginnende Membranbildung, alles andere wie vor. (S. 153.)

- Abb. 18. Nach KUSANO (1909), Teil von Abb. 59. *S. puerariae*, vollendete Membranbildung, alles andere wie vor. (S. 153.)
- Abb. 19. Nach KUSANO (1909), Abb. 62. *S. puerariae*, beginnende Zerklüftung, verbunden mit Schrumpfung des Sorus, fixiert nach FLEMMING, gefärbt nach HEIDENHAIN. Vergr. 300  $\times$ . (S. 154.)
- Abb. 20. Nach KUSANO (1909), Abb. 65. *S. puerariae*, simultane Zerklüftung, alles andere wie vor. (S. 154.)
- Abb. 21. *S. pilificum*, Schwärmsporangium in frischem Zustande, ungefärbt. Vergr. 335  $\times$ . (S. 155.)
- Abb. 22—24. *S. pilificum*, Schwärmsporangien fixiert und gefärbt. Vergr. 335  $\times$ . (S. 155.)
- Abb. 25. Nach KUSANO (1909), Abb. 78. *S. puerariae*, Teil eines reifen Sporangiums mit Sporenkernen; fixiert nach FLEMMING, gefärbt nach HEIDENHAIN. Vergr. ? (S. 156.)
- Abb. 26. Nach KUSANO (1909), Abb. 80. *S. puerariae*, freie Schwärmsporen; fixiert und gefärbt nach FLEMMING. in b die Öltröpfen gebleicht. Vergr. ? (S. 156.)
- Abb. 27. *S. endobioticum*, Dauersori. Vergr. 90  $\times$ . (S. 167.)
- Abb. 28. *S. papillatum*, Galle mit Dauersorus, daneben stehengebliebener Gallenstiel. Vergr. 100  $\times$ . (S. 171.)
- Abb. 29. *S. papillatum* var. *Marlothianum* nach MAGNUS (1893), Abb. 5. Galle mit Dauersorus. Vergr. 140  $\times$ . (S. 172.)
- Abb. 30. *S. stellariae*, Sporangiensorus. Vergr. 100  $\times$ . (S. 175.)
- Abb. 31. *S. succisae*, Sporangiensorus. Vergr. 100  $\times$ . (S. 161.)
- Abb. 32. *S. succisae*, Dauersori. Vergr. 45  $\times$ . (S. 177.)
- Abb. 33. *S. taraxaci*, nach DE BARY u. WORONIN (1863), Abb. 12, Taf. I, Eindringende Schwärmspore in die Haarbasis. Vergr. ca. 700  $\times$ . (S. 145.)
- Abb. 34. *S. taraxaci*, nach dens. Abb. 6 b, Taf. I. Sporangium mit gequollenen Ecken. Vergr. 390  $\times$ . (S. 173.)
- Abb. 35. *S. trichophilum*, Haar von *Symphytum officinale* mit Dauersorus. Vergr. 80  $\times$ . (S. 174.)
- Abb. 36. *S. trichophilum*, wie vorher. (S. 174.)
- Abb. 37. *S. trichophilum*, Sporangiensorus. Vergr. 250  $\times$ . (S. 175.)
- Abb. 38 u. 39. *S. anemones*, Dauersori. Vergr. 60  $\times$ . (S. 161, 194.)
- Abb. 40. *S. anemones*, junger Sorus. Vergr. ca. 600  $\times$ . (S. 194.)
- Abb. 41. *S. anemones*, Kern aus einer der Nährzelle anliegenden Zelle des Wirtes. Vergr. 1000  $\times$ . (S. 194.)
- Abb. 42 u. 43. *S. anemones*, Wirtszellenkerne (S. 162, 194.)
- Abb. 44. *S. aurantiacum*, Teil eines Dauersorus mit Wirtsgewebe. Vergr. 200  $\times$ . (S. 161, 186.)
- Abb. 45. *S. holcayii*, Dauersorus. Vergr. 80  $\times$ . (S. 161, 197.)
- Abb. 46. *S. mercurialis*, junger Sorus auf einem Blattnerven. Vergr. 60  $\times$ . (S. 161, 198.)
- Abb. 47. *S. mercurialis*, Sporangiensorus mit Initialzelle. Vergr. 180  $\times$ . (S. 199.)
- Abb. 48. *S. pilificum*, Habitusbild. Vergr. 12  $\times$ . (S. 188.)
- Abb. 49. *S. pilificum*, herauspräparierte Galle. Vergr. 35  $\times$ . (S. 188.)
- Abb. 50. *S. ulmariae*, Dauersori. Vergr. 180  $\times$ . (S. 161, 191.)
- Abb. 51. *S. athyrii*. Habitus. Vergr. 60  $\times$ . (S. 203.)
- Abb. 52. *S. athyrii*, Galle mit Dauersorus. Vergr. 105  $\times$ . (S. 203.)

- Abb. 53. *S. dentriticum*, Dauersori im Blatte von *Dentaria*. Vergr. 180  $\times$ . (S. 206.)
- Abb. 54. *S. johanssoni*, Querschnitt des Blattes von *Veronica* mit Dauersori. Vergr. 180  $\times$ . (S. 161, 208.)
- Abb. 55. *S. muscicola*, Galle, frei präpariert (von *Leucodon*). Vergr. 150  $\times$ . (S. 209.)
- Abb. 56. *S. phegopteridis*, Habitus. Vergr. 60  $\times$ . (S. 161.)
- Abb. 57. *S. pyriforme*, Galle in der Epidermis. Vergr. 280  $\times$ . (S. 160, 213.)
- Abb. 58. *S. pyriforme*, frei präparierte Galle mit Dauersorus. Vergr. 280  $\times$ . (S. 213.)
- Abb. 59. *S. pyriforme*, Sporangiensorus austretend. Vergr. 280  $\times$ . (S. 213.)
- Abb. 60. *S. shuteriac*, sog. Sporen? Vergr. 10  $\times$ . (S. 217.)
- Abb. 61. *S. vaccinii*, Gallen von *Cassandra* im Querschnitt, mit Dauersori. Vergr. 25  $\times$ . (S. 218.)
- Abb. 62. *S. potentillae*, offenes Becherchen mit Sorus. Vergr. 60  $\times$ . (S. 190.)
- Abb. 63. *S. myosotidis*, Gallen mit Sori. Vergr. 100  $\times$ . (S. 187.)
- Abb. 64. *S. aureum (vulgatum)*, Gallen im Querschnitt des Blattes von *Campanula scheuchzeri*. Vergr. 180  $\times$ . (S. 184.)
- Abb. 65—67. Synchroniumartiger Organismus, in den Atemhöhlen von *Salix repens* heranwachsend. Vergr. 150  $\times$ . (S. 159.)
-

*Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

Travail exécuté à l'Institut d'Anatomie comparée de l'Université de Cracovie. (Directeur M. le Prof. Hoyer.)

**Sur le cycle évolutif  
de *Chlamydothrix ochracea* (Kütz.) Mig.;  
contribution à l'étude de la structure des bactéries.**

II.

Par

**Boris de Petschenko.**

(Avec 2 photogravures et 3 figures dans le texte et les tableaux 14—16 hors texte contenant 89 figures.)

---

**Sommaire.**

I. Introduction.

II. Partie descriptive:

1. Matériaux et méthode.
2. Stade de végétation.
3. Stade de division.
4. Stade de dégénérescence.
5. Stade de formation des corpuscules sporoides.
6. Stade de formation des spores.

III. Partie théorique:

1. Comparaison des faits observés et conclusions.
2. Corpuscules métachromatiques et éléments nucléaires des bactéries.
3. Quelques remarques concernant la structure des bactéries et la théorie cellulaire.

Index bibliographique.

Explication des figures dans les tableaux.

---

## I. Introduction.

Les travaux consacrés à l'étude de la structure intime des bactéries qui, jusqu'à ces derniers temps, avaient un caractère purement morphologique, deviennent à présent de plus en plus pleins de données qui se rapportent au cycle d'évolution de ces microorganismes. Grâce à l'étude détaillée et méthodique des moments d'évolution de quelques espèces, des moments qui se suivent en ordre chronologique, quelques-unes des questions concernant la plus intime structure des bactéries et qui étaient inintelligibles jusqu'à présent, se sont élucidées en partie, et la possibilité de pénétrer plus profondément dans la biologie des bactéries nous a été donnée.

L'étude systématique d'une espèce déterminée des bactéries se fait d'une manière la plus sûre et la plus facile sur les milieux de culture stérilisés, comme il est, à présent, d'usage en bactériologie. Il est impossible de nier que la bactériologie soit grandement redevable de son rapide développement à la méthode des cultures pures adoptée dans la technique bactériologique. Cependant, en ce qui concerne l'élucidation de la structure et de l'évolution des microorganismes, comme plusieurs auteurs (MENCL, DOBELL) ont remarqué déjà, les milieux de culture „artificiels“ qui ne correspondent pas d'une manière stricte à tout le complexe des conditions vitales dans lesquelles vivent les espèces particulières des microorganismes dans la nature, peuvent devenir une source d'erreurs. Je ne rappelle que le pléomorphisme extraordinaire des bactéries, et la dépendance intime de leurs propriétés biologiques des facteurs extérieurs parfois impossibles à déceler.

Dans la nature, dans les conditions tout à fait normales, nous trouvons assez souvent des cultures presque pures de bactéries. C'est ce qui arrive d'habitude lorsque les microorganismes se développent d'une manière intense, et pendant longtemps, dans un milieu plus ou moins isolé. Pour un savant morphologiste les matériaux venant d'une telle source ont une grande valeur. Les résultats obtenus de l'étude des matériaux pareils, peuvent prétendre à une certaine précision, si l'on a une grande quantité de matériaux de comparaison concernant une espèce des bactéries, recueillis avec une exactitude scrupuleuse.

Lorsque, en hiver 1911, j'avais trouvé une espèce d'une bactérie filiforme en grande quantité dans un milieu naturel, en s'appuyant



sur les considérations ci-dessus mentionnées, je me suis résolu à l'étudier, d'autant plus que nous n'avons en général que peu de données concernant la cytologie des ferro-bactéries filiformes. Les résultats de cette étude sont exposés dans le travail présent.

## II. Partie descriptive.

### 1. Matériaux et méthode.

Dans le travail présent, je me suis servi, comme de matériaux d'étude, des bactéries filiformes que j'avais trouvées sur les truites (*Salmo fario* L.). Ces truites étaient écloses du frai et élevées en grande quantité au laboratoire dans un grand aquarium, à travers lequel passait un courant ininterrompu d'eau; l'eau y était amenée d'un robinet de la conduite d'eau et était préalablement épurée et aérée. Bientôt après l'éclosion des petits poissons du frai, lorsqu'ils avaient atteint une longueur d'un centimètre environ, on a remarqué chez plusieurs individus des fins entrelacements de fils qui sortaient des fissures branchiales. Ces touffes tenues chez quelques poissons même faisaient saillie aussi de la bouche. D'abord, elles étaient incolores, mais avec le temps elles commencèrent à prendre, à leur bout libre, une nuance jaunâtre qui ensuite passait en une couleur jaune foncée, rouilleuse. Les dimensions de ces touffes augmentaient à mesure de la croissance des poissons, et c'étaient les touffes qui sortaient des fissures branchiales qui s'accroissaient d'une manière particulièrement intense, en se ramifiant souvent fortement.

Dans le corps des poissons qui portaient des touffes sortant de leur bouche et de leurs fissures branchiales, dans le stade initial de leur développement, on ne remarquait rien de particulier. Avec le temps cependant, à mesure de l'accroissement et de l'augmentation de ces touffes, on observait, au niveau des arcs branchiaux, une rougeur causée par une hyperémie des feuillets branchiaux délicats. En apparence, l'organisme des poissons qui portaient des touffes de fils des petites dimensions, ne subissait pas des changements pathologiques considérables, et les poissons pareils, bien qu'ils devinssent un peu débiles, vivaient cependant encore une semaine environ et même davantage. Tandis que lors de l'apparition de l'hyperémie des feuillets branchiaux, les poissons atteints se mouvaient de moins en

moins, en respirant avec difficulté, restaient couchés immobiles au fond de l'aquarium et, à la fin, succombaient.

La culture des truites dont il s'agit a été installée vers le milieu du mois de janvier 1911, et vers le milieu du mois de mars, lorsque presque tous les poissons avaient été utilisés pour les buts pour lesquels ils avaient été cultivés, à peine quelques poissons vivants sont restés dans l'aquarium qui tous portaient des grandes touffes de fils ramifiées (fig. I et II) mais ils succombèrent aussi en quelques jours. Pendant tout le temps de l'existence de la culture des truites, à partir du moment que les poissons avaient atteint la taille d'un centimètre environ, chaque jour on pouvait trouver au fond de l'aquarium quelques poissons morts, avec des touffes de fils sortant de leurs avec branchiaux.



Fig. I.



Fig. II.

Fig. I. Photographie d'une truite vivante chloroformisée. De ses fissures branchiales sortent les fils bactériens ramifiés de *Chlamydothrix ochracea*.  $\times 3$ .  
Fig. II. Figure demi-schématique d'un amas de fils bactériens de *Chlamydothrix ochracea* pris dans les branchies d'une truite morte.  $\times 5$ .

Pour étudier d'une manière plus attentive et plus détaillée l'action des bactéries filiformes sur l'organisme des poissons, de même que la morphologie des bactéries qui se trouvaient dans la cavité buccale et dans les branchies des poissons morts, je faisais l'autopsie de ces derniers, et après des manipulations correspondantes préalables, j'en préparais des fines coupes transversales en séries au microtome de Minot. Une étude attentive de ces coupes a permis de conclure

que les bactéries filiformes occupaient dans le corps des poissons la cavité buccale et les arcs branchiaux. Les bouts des touffes isolées de bactéries se rencontraient même dans la portion inférieure du pharynx, mais je n'ai pas réussi à les trouver dans les parties plus profondes des voies digestives et respiratoires. La structure des organes divers des poissons infectés des bactéries filiformes ne présentait rien de spécial qui nous donnât une raison d'admettre une atteinte sérieuse portée à leurs fonctions normales.

Dans la cavité buccale, parfois toute pleine de bactéries, on a réussi de temps en temps à constater une augmentation du nombre des cellules épithéliales muqueuses caliciformes et de leur sécrétion. Dans les feuillets branchiaux qui pendant la vie des poissons avaient souffert le plus des bactéries, il était impossible de constater des lésions bien nettement caractérisées; ce n'était que par places qu'on pouvait trouver un état congestif peu prononcé.

On peut dire, en général, que les bactéries filiformes n'exerçaient, dans ce cas, sur l'organisme des poissons qu'une influence purement locale et de caractère surtout mécanique. L'association des poissons et de ces bactéries peut être considérée comme parasitisme, parce qu'une partie, c'est-à-dire les bactéries parasites vivaient, en apparence, aux dépens de l'oxygène tiré de l'organisme des poissons-hôtes, tandis que ceux-ci non seulement n'en profitaient d'aucune façon, mais périssaient même à cause de la disette, d'oxygène. On peut supposer que l'infection des poissons avec les bactéries se produisait pendant l'acte de la respiration. Pendant le processus de la filtration les bactéries filiformes de l'eau pouvaient être facilement arrêtées dans les délicats feuillets branchiaux, où, grâce à l'abondance d'oxygène, elles croissaient et se multipliaient d'une façon magnifique. Leur multiplication intense, pendant un temps prolongé, a conduit jusqu'à ce que les bactéries remplissaient les intervalles entre les feuillets branchiaux, toute la cavité buccale, et faisaient même saillie en dehors (fig. III). Alors, l'irritation des feuillets branchiaux produite par les bactéries provoquait leur hyperémie. Les intervalles entre les feuillets branchiaux étaient obstrués, l'air ne pouvait pénétrer en quantité suffisante dans les capillaires, et l'organisme peu à peu était asphyxié. Il faut ajouter encore à la cause mécanique susmentionnée de la mort des poissons une autre cause, de caractère chimique, sous l'aspect d'un oxyde de fer qui se formait dans les touffes plus âgées de bactéries filiformes. HOFER parle de l'action pernicieuse des facteurs mécaniques sur l'organisme des poissons, s'ils agissent pendant longtemps sur les branchies, et il

fait la remarque que cette action est particulièrement perniciieuse, si des facteurs de nature chimique s'y joignent. (Dans le nombre de ceux-ci, il indique aussi les composés de fer.)

Comme j'ai soupçonné que dans ce cas nous avons affaire avec un parasitisme des ferro-bactéries, j'ai exécuté quelques expériences avec ces bactéries, en faisant des réactions chimiques avec le ferrocyanure de potassium et l'acide chlorhydrique, d'après HALL, et le sulfocyanure de potassium, d'après MOLISCH. Les deux réactions ont confirmé bien nettement la supposition et ont démontré que nous y

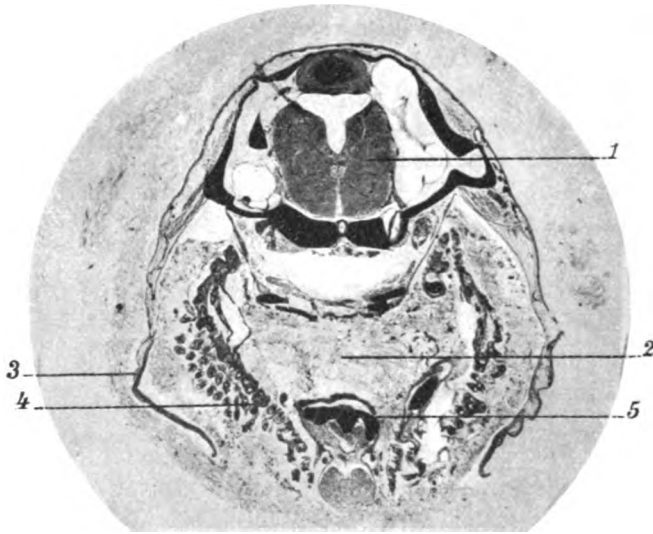


Fig. III.

Photographie d'une coupe transversale, dans la région de la tête, d'une truite infestée avec *Chlamydothrix ochracea*. La région des feuillets branchiaux et la cavité buccale sont remplies des bactéries.

1. cerveau; 2. cavité buccale; 3. opercule; 4. branchies; 5. langue.  $\times 20$  environ

avons en effet des ferro-bactéries. Ces réactions cependant ne se sont pas montrées bien adaptées aux recherches cytologiques délicates, parce qu'elles détruisent la fine structure des bactéries qui subissent facilement la plasmolyse. En ce cas, c'était sur des bactéries plus âgées, sur leurs gaines et surtout sur des individus morts que ces réactions chimiques ont apparu nettes et intenses.

Ces bactéries filiformes ne se développaient pas d'une manière satisfaisante sur les milieux de culture bactériologiques ordinaires,

comme gélose, gélatine, bouillon, etc. Un meilleur résultat a été obtenu d'une culture des bactéries filiformes dans une infusion très faible de foin, préparée avec de l'eau de la conduite d'eau municipale de Cracovie et stérilisée préalablement. Cependant, même dans ce milieu, les bactéries filiformes ne se développaient jamais d'une manière aussi intense que dans les branchies des truites.

Pour étudier la structure intime des bactéries, je les examinai vivantes dans la goutte suspendue, et pendant un temps prolongé j'en faisais des préparations stables. Les meilleures images de la structure fine ont été obtenues, non pas sur des coupes sus-mentionnées, mais sur des préparations fixées directement sur les lamelles couvre-objets. Sur celles-ci, les bactéries subissaient ensuite différentes méthodes d'examen admises dans la cytologie contemporaine. Il faut remarquer que les fixateurs qui se sont montrés les meilleurs quant à la conservation de la structure, n'étaient pas trop énergiques, étant dilués avec de l'eau, comme, par ex., solution concentrée de sublimé dans la solution physiologique de chlorure de sodium dilué à moitié avec de l'eau distillée. Les liquides fixateurs pareils, de faible tension osmotique, n'amenèrent pas la plasmolyse de la cellule bactérienne qui, en général, est au suprême degré plasmolysable. En ce qui concerne la coloration, les images les plus nettes et les plus différenciées de la structure des bactéries ont été obtenues après une action prolongée (jusqu'à 24 heures et plus) des solutions colorantes faibles; des teintures combinées, se sont montrées les meilleures celles où la coloration combinée s'obtient simultanément, et non progressivement, comme, par ex., mélange d'azurs et d'éosine de ROMANOWSKI d'après GIEMSA. Dans ce dernier cas, si la coloration se fait dans une solution faible (pas plus d'une goutte de solution concentrée originale de GRÜBLER pour 1 ccm d'eau), et si toute la procédure est conduite avec une propreté méticuleuse,<sup>1)</sup> on obtient une coloration nette et élective des différentes parties du corps des bactéries. Le protoplasme alors se colore d'habitude en bleu, avec un mélange plus ou moins prononcé de violet, et, dans les cas particuliers, en rose. Des inclusions intracellulaires diverses, de forme plus ou moins arrondie, se colorent en rouge de nuances différentes, depuis jaunâtre jusqu'à cerise foncé, et les formations filiformes en rose. Si la coloration se fait à l'aide d'une solution aqueuse de bleu

<sup>1)</sup> La préparation doit être lavée à l'eau distillée pure avec beaucoup de soin, et tous les instruments doivent être très propres. La présence d'une quantité minimale d'acide gâte toute l'affaire, surtout si l'on a recours à la coloration progressive qui, pour des objets très menus, donne les meilleurs résultats.

de méthylène (à  $\frac{1}{400}$  environ), le protoplasme se teint en bleu d'une nuance plus froide que dans le cas précédent, tandis que les inclusions intracellulaires se colorent en bleu foncé, en rouge brique et en rose. Le bleu de méthylène colore aussi la gaine des bactéries, mais très faiblement, tandis que celle-ci reste d'habitude incolore, si l'on se sert de mélange de GIEMSA. Pour en finir avec la question de la coloration, je crois convenable de dire quelques mots quant à la valeur de la coloration combinée. Maintenant que l'on peut considérer comme presque prouvé que, dans la coloration des objets microscopiques, nous avons affaire surtout avec le phénomène d'absorption (FISCHER), quelques savants nient tout à fait la valeur de la coloration, comme moyen de diagnostic différentiel. Il me paraît cependant qu'à cet égard il est impossible d'être si radical; et s'il est impossible d'admettre que la coloration, dans la technique microscopique, conduise au diagnostic chimique, qu'en s'appuyant sur telle ou telle nuance de teinte d'une partie quelconque de la cellule, il soit possible de parler de sa structure chimique, il reste néanmoins le fait acquis que la coloration différentielle nous donne une certaine notion de la morphologie des parties composantes de la cellule. Si dans un objet quelconque, dans une même ou bien dans plusieurs préparations faites d'une manière strictement définie, des endroits différents, après une coloration combinée, prennent toujours des teintes déterminées, mais différentes, nous avons tout le droit d'affirmer que ces endroits doivent différer l'un de l'autre en quelque-chose, et de cette façon cette coloration nous fournit un certain critérium, de caractère surtout morphologique, quant aux relations réciproques des parties composantes de la cellule.

\* \* \*

La forme de la bactérie que j'ai trouvée dans les branchies des truites, comme j'ai mentionné déjà, rappelle celle d'un fil. Cette forme de même que la présence de plusieurs individus dans une gaine commune (pluricellularité vraie, d'après A. FISCHER) plaident en faveur de ce que nous y avons affaire avec une des Trichobactéries. Les réactions de fer qui s'y sont montrées tout à fait nettes, ainsi que la couleur de rouille des vieux filaments étaient si caractéristiques qu'il était possible tout de suite de dire que notre bactérie appartient au groupe des ferro-bactéries. Si nous prenons en considération ses dimensions, l'absence des ramifications,<sup>1)</sup>

<sup>1)</sup> WINOGRADSKY décrit chez *Chlamydothrix* (*Leptothrix*) des fausses ramifications, mais, de même que MOLISCH, je n'ai pas réussi à les constater.

tant des vraies que des fausses, de même que son mode de multiplication, malgré quelques particularités dont nous parlerons plus loin, nous pouvons déterminer cette bactérie, d'après la diagnose de MIGULA, comme *Chlamydothrix ochracea* (Kütz.) Mig.

## 2. Stade de végétation.

Si, dans les branchies d'une truite, nous prélevons une parcelle de touffe de bactéries, et si nous l'examinons dans une goutte suspendue à un grossissement relativement faible, nous voyons alors un amas compact de fils fins et incolores qui s'entrelacent dans toutes les directions. A l'aide d'un bon objectif apochromatique à immersion homogène et d'un éclairage intense, on peut différencier les contours des fils particuliers et même des individus particuliers enfermés dans une gaine commune. Ceux-ci sont d'une largeur de  $1 \mu$  à  $2 \mu$ , et leur longueur atteint en moyenne  $4 \mu$ . Les bactéries

ont la forme typique de bacilles: elles se présentent sous l'aspect de bâtonnets courts aux bouts à peine arrondis. Enfermées dans une gaine commune, elles se touchent presque les unes les autres. Dans le protoplasme homogène des bactéries, on peut distinguer, à un fort grossissement, des formations de trois sortes: des gros corpuscules sphériques qui réfractent fortement la lumière, des petits grains mats et des vacuoles claires assez grandes. Les gros corpuscules sphériques se trouvent d'habitude dans les vacuoles, dans leur partie centrale ou à leur périphérie. Une bactérie en contient, pour la plupart, trois, ce qui correspond au nombre des vacuoles claires. Les petits grains mats

se trouvent aux divers endroits du corps des bactéries, directement dans le protoplasme, et leur nombre subit des grandes oscillations (fig. IV). En général, tout aussi le nombre que la configuration des parties composantes du corps des bactéries changent concurremment avec l'âge et le stade d'évolution des individus, ce dont nous parlerons plus loin d'une manière plus détaillée.

L'observation des bactéries à l'état vivant était accompagnée des grandes difficultés, à cause de leurs petites dimensions et de leur mobilité extraordinaire, et n'a pas permis d'élucider les détails



Fig. IV.

Trois individus vivants de *Chlamydothrix ochracea* dans la gaine. Il y a dans le protoplasme des vacuoles claires et des corpuscules brillants (métachromatiques).  $\times 3000$  environ.

de leur structure. C'est pourquoi j'étais obligé à recourir à l'étude des préparations fixées et colorées. La technique employée était modifiée en égard à ces détails de structure que l'on voulait expliquer dans les cas particuliers. Tout d'abord, la question s'est posée concernant les relations réciproques des individus distinctes dans un même fil et de la structure générale de leur corps. La coloration intensive des individus fixés au moyen des vapeurs d'acide osmique a montré que la bactérie étudiée par moi possède le protoplasme qui se divise nettement en endoplasme plus aqueux et en ectoplasme plus compact, comme d'ailleurs est admis, pour les bactéries en général, par plusieurs auteurs (BABÉS, WAGNER, EISENBERG, et d'autres). La couche d'ecto-

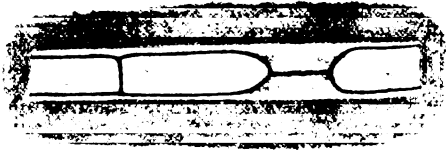


Fig. V.

Morceau d'un fil bactérien de *Chlamydothrix ochracea* fixé à l'aide des vapeurs osmiques et coloré avec l'hématoxyline de DELAFIELD. Sur le fond foncé de la préparation ressort nettement la gaine incolore des bactéries. A la périphérie des corps cellulaires des individus, on voit les fins contours de la couche d'ectoplasme, de couleur foncée, qui d'un ponticule étroit réunit deux individus. Entre les individus se trouve la substance intermédiaire légèrement colorée. Le protoplasme des individus présente une structure fine alvéolaire, ce qui dépend du caractère de l'exécution de la préparation.  $\times 4000$  environ.

façon, la couche ectoplasmique du protoplasme réunit organiquement des individus séparés dans une même gaine commune, formant ensemble une sorte de colonie d'individus équipollents. Les espaces libres entre les individus séparés dans une même gaine sont remplis avec de la substance intervallaire. Celle-ci est tout à fait amorphe; et à l'envers de la gaine elle se colore quoique faiblement. La gaine des bactéries, dans les préparations colorées, apparaît sous l'aspect des lignes parfaitement claires qui ressortent nettement sur le fond plus foncé de la préparation (image négative). Elle se montre de la manière la plus nette, si l'on obscurcit un peu le champ du microscope. En s'appuyant sur

plasma ne présente pas morphologiquement une formation à part; ce n'est en réalité que la couche la plus externe de protoplasme dont la consistance s'est modifiée. Cette couche mince recouvre chaque bactérie de tous côtés. Pendant la division, à un certain moment, elle délimite deux individus, forme entre eux une ligne de démarcation, et quand les deux individus se sont séparés, elle les réunit au moyen d'un mince ponticule (fig. V). De cette



quelques images de la structure des individus qui apparaissent dans le stade de dégénérescence, il faut admettre que la gaine de *Chlamydothrix ochracea* est formée de deux parties composantes. La première, externe, est de consistance plus fluide et gonfle facilement, tandis que la deuxième, interne, qui est attenante à l'ectoplasme, est plus ferme et de consistance plus compacte.

En passant maintenant à la description d'une série de changements de la corrélation des parties composantes du corps des bactéries sur les préparations destinées aux recherches cytologiques, je dois noter que les images obtenues sont très variables. Cette variabilité *ceteris paribus* (fixation, coloration, etc.) est stipulée par différents stades d'évolution dans lesquels se trouvent des individus particuliers sur les préparations, et par tout le complexe des conditions biologiques dans lesquelles ils vivent. Trouver la consécution immédiate des images isolées de structure des individus, découvrir le rapport de cause à effet dans cette consécution, démontrer une certaine influence des facteurs extérieurs sur le groupement des parties composantes du corps, voilà le problème que, dans ce cas, le savant doit tâcher à résoudre. Lorsque le schème général de cycle d'évolution d'un objet donné n'est pas encore plus ou moins définitivement arrêté, et qu'on est obligé de le construire d'après les préparations stables exclusivement, souvent on entend dire que la construction de ce cycle est alors artificielle et arbitraire à un haut degré. Il faut convenir que cette opinion n'est pas tout à fait sans fondement, et que le cycle d'évolution construit d'après les préparations stables contient toujours un peu d'élément subjectif. Mais là où il n'y a pas de possibilité d'étudier ce cycle sur les matériaux en vie, cette voie est parfaitement autorisée, comme la seule praticable. Je dois encore noter que l'étude des objets vivants, aussi menus et aussi mobiles que les bactéries, est, au point de vue de la technique, une affaire bien difficile; en outre, l'incertitude d'interprétation des effets optiques dans les objets non colorés conduit souvent à des résultats tout à faits erronés.<sup>1)</sup>

Dans mon exposé ultérieur, en décrivant les moments distincts d'évolution de *Chlamydothrix ochracea*, j'aurai en vue surtout le corps des bactéries. Je ne mentionnerai la gaine qu'alors que des particularités apparaissent dans sa structure, en comparaison de l'état normal.

Dans le stade végétatif de son évolution, stade qui peut être

---

<sup>1)</sup> V. A. ZIMMERMANN (71) § 575 et précéd.

considéré comme initial, *Clamydotrix ochracea* sur les préparations colorées a la forme de bâtonnet aux bouts arrondis. Le protoplasme homogène qui, dans le traitement avec le mélange de GIEMSA,<sup>1)</sup> se colore en bleu foncé avec une nuance violette, forme une bande dans la partie périphérique du corps cellulaire et, en traits irréguliers, pénètre dans sa partie centrale. Dans celle-ci il y a une série de vacuoles de forme irrégulière. Dans ces vacuoles, à leur limite avec le protoplasme, se trouvent les grains de couleur rouge brique et de forme arrondie assez régulière. En outre, dans deux vacuoles situées vers les deux bouts respectifs de la bactérie, on peut voir dans chacune un petit filament fin et coloré, tout près du bout duquel se trouve un des grains susmentionné (fig. 1).

Outre cette structure simple, pendant la période de végétation, nous voyons dans la structure de *Chlamydotrix ochracea* toute une série d'images plus compliquées. Sur les figures 2—11 est représentée une série de bactéries provenant d'un même fil. La forme extérieure de ces bactéries rappelle complètement l'individu précédent; elles n'en diffèrent que par leur structure interne. Le protoplasme de l'individu représenté sur la fig. 2 est homogène dans ses parties périphériques, tandis que la partie centrale du corps cellulaire est remplie de fines granulations colorées en rouge. Ces granulations ressortent d'une manière indéterminée sur le fond clair, bleuâtre. Les bactéries représentées sur les fig. 6 et 11 ont la même structure. Dans leur protoplasme on voit des vacuoles incolores, et à ces vacuoles sont attenants des corpuscules de grandeur différente et de forme sphérique régulière qui se cotorent en rouge cerise. L'individu sur la fig. 5 ne diffère des précédents qu'en ce que dans son protoplasme, outre vacuoles incolores et „corpuscules rouge cerise“, il y a une formation régulièrement sphérique de couleur rouge cerise clair. La bactérie représentée sur la fig. 10 a une structure un peu plus compliquée. Son protoplasme renferme trois corpuscules sphériques colorés en rouge cerise. Un de ceux-ci est situé tout près d'une vacuole rose clair, le deuxième au centre d'une autre vacuole semblable, et le troisième au centre d'un corpuscule sphérique coloré en bleu et délimité d'une manière assez brusque du protoplasme ambiant. Tout près de ce corpuscule il y a une petite formation arrondie de couleur rouge cerise clair, et vers le bout du corps cellulaire on aperçoit une vacuole incolore. Sur la

<sup>1)</sup> C'est ce colorant que j'aurai toujours en vue dans l'exposé ultérieur là où il n'y aura de mention spéciale.

fig. 3 est représentée une bactérie dont la structure est encore plus compliquée. Dans son protoplasme, à l'un des côtés de la cellule, il y a trois formations arrondies de couleur rose et de petites dimensions qui se touchent l'une l'autre. De l'autre côté, se trouve une vacuole claire en dedans de laquelle on aperçoit un petit filament coloré dont l'un des bouts touche le bord de la vacuole et l'autre un corpuscule sphérique de couleur rouge cerise. Dans la bactérie représentée sur la fig. 8 il y a trois vacuoles: les deux premières sont situées juste le long de la cellule et sont colorées en violet clair avec une nuance rose, tandis que la troisième, située plus obliquement, est colorée en rose clair. Dans celle-ci on voit deux petits filaments colorés,<sup>1)</sup> et dans le protoplasme au voisinage des vacuoles se trouvent „les corpuscules rouge cerise“. Dans l'individu représenté sur la fig. 7 il y a une vacuole incolore où l'on voit trois petits filaments colorés. Par un de leurs bouts ils se touchent au milieu de la vacuole, tandis que leurs bouts libres atteignent la périphérie de la vacuole. En dedans de la vacuole, au point où les filaments se touchent, il y a un corpuscule coloré en rouge cerise. Cinq autres corpuscules semblables se trouvent à la limite de la vacuole et du protoplasme, et trois de ceux-ci sont situés au voisinage des bouts libres des petits filaments colorés susmentionnés. En outre, un de ces corpuscules est placé directement dans le protoplasme et l'autre en dedans d'une formation arrondie qui ressort nettement par sa couleur bleue sur le fond foncé du protoplasme.

L'interprétation des images de structure des bactéries au stade végétatif que nous venons de décrire, ne présente aucune difficulté, si nous nous en tenons strictement aux faits et ne tâchons point d'expliquer ces images au point de vue d'une théorie preconçue quelconque concernant la structure des bactéries. L'individu qui a été décrit le premier à cause de simplicité de sa structure, présente une cellule végétale typique, abstraction faite de quelques particularités (grains chromatophiles). Nous y trouvons une couche pariétale de protoplasme et des bandelettes protoplasmiques tendues d'une face à l'autre de cette couche, en formant des espaces libres qui, chez les végétaux, sont remplis d'habitude du suc cellulaire. L'image de structure de cette bactérie correspond, jusqu'à un certain

<sup>1)</sup> Il est bien difficile de parler de la couleur des formations que j'appelle „petits filaments colorés“, car elles sont trop ténues, et leur couleur ne ressort d'une manière plus nette que dans les cas spéciaux dont nous parlerons plus loin, en étudiant le stade de dégénérescence.

degré, à la description et au dessin que BÜTSCHLI avait donné de *Cladotrix dichotoma*. Il n'y a de différence que dans le caractère de la structure du protoplasme. Cette différence est bien facile à expliquer, si l'on prend en considération que BÜTSCHLI avait fixé ses bactéries avec de l'alcool, et qu'il avait tâché de voir leur structure au point de vue de sa théorie alvéolaire du protoplasme.

Avant de passer à l'étude de la structure d'autres individus, nous nous occuperons d'abord d'un examen détaillé des diverses inclusions intracellulaires dont nous avons déjà parlé. Celles-ci peuvent être divisées en cinq groupes: granulations chromatophiles qui se colorent en rouge d'une manière intense, formations arrondies de couleur rose et rouge cerise clair, formations sphériques de couleur rouge cerise, petits filaments colorés très fins et formations arrondies qui se colorent en bleu. En ce qui concerne la genèse de ces formations, on peut dire ce qui suit: les granulations chromatophiles sont intimement unies au protoplasme; elles produisent l'impression d'une des parties composantes de celui-ci qui ne serait en isolée morphologiquement que dans des cas particuliers et exceptionnels. Les formations colorées en rose et en rouge cerise clair représentent des produits de transformation du suc cellulaire; dans les stades initiaux de leur développement, elles se présentent comme petites vacuoles dont le contenu se colore en rose et ensuite, avec le temps, augmente de volume et se colore d'une manière plus intense. Quant aux corpuscules sphériques de couleur rouge cerise, il faut supposer qu'ils tirent leur origine directement du protoplasme, car dans le protoplasme de certains individus on les trouve de volume minime (fig. 3); les petits corpuscules sont évidemment dans un rapport génétique avec les gros, et il est possible de réunir toute une série de formes intermédiaires entre ceux-ci et ceux-là. En ce qui concerne l'origine des formations de quatrième groupe, c'est-à-dire des petits filaments très fins, il est impossible de dire quelque-chose; leur relation avec les formations de deuxième groupe est plutôt d'un caractère accidentel. Les formations de dernier groupe présentent des corpuscules arrondis colorés en bleu qui ressortent nettement sur le protoplasme ambiant. Ceux-ci ne représentent pas une portion du protoplasme qui se colore d'une manière différente que le reste, comme on pourrait croire au premier coup d'œil, mais ils sont des formations *sui generis*, comme il ressort d'une manière plus nette dans les individus dans un autre stade de développement (fig. 47). Dans tous les cas où ils se trouvaient dans le corps

cellulaire des bactéries, on a réussi à constater dans leur milieu la présence d'un corpuscule arrondi coloré en rouge cerise.

Quant à la configuration des parties composantes du corps des bactéries dans la période de végétation, il faut noter que cette configuration n'est pas autant déterminée par leur corrélation interne, qu'elle dépend des propriétés physiques des composants de la cellule. Ainsi, la présence dans les vacuoles et dans le protoplasme juste au voisinage des parois des vacuoles, des corpuscules colorés en rouge cerise et des petits filaments fins, peut être expliquée d'une façon la plus simple par une action d'ainsi nommée membrane haptogène (Haptogenmembran) qui apparaît à la limite de deux corps qui se trouvent dans des phases différentes de la structure.

Le protoplasme des bactéries au stade de végétation a une structure homogène, mais il ne se colore pas de la même manière sur toute son étendue. La structure du protoplasme de certains individus produit l'impression que dans la masse fondamentale du protoplasme, plus claire, se trouve la substance chromatophile qui est la condition essentielle de sa coloration intense<sup>1)</sup> (fig. 9, 10). On peut le constater d'une manière particulièrement nette là où, dans la cellule, sur le fond plus clair, apparaît la substance chromatophile en forme de granulations en partie morphologiquement figurées.

Par conséquent, la période de végétation chez *Chlamydothrix ochracea*, comme nous l'avons vu, est caractérisée tout d'abord par une coloration intense du protoplasme, par sa chromatophilie. C'est ce qui saute aux yeux sur le coup, si lon compare les bactéries qui se trouvent dans la période végétatif de leur développement, aux individus des autres périodes. Dans le corps cellulaire des bactéries à ce stade nous trouvons constamment, en outre, des corpuscules arrondis colorés en rouge cerise. Leur nombre n'est pas constant, et leur volume est très variable. Ces corpuscules prennent naissance dans le protoplasma chromatophile. D'abord ils sont presque tout à fait imperceptibles de sorte que leur présence est bien difficile à constater, ensuite ils s'accroissent dans le protoplasme et, à la fin, atteignent des dimensions considérables. Ils apparaissent comme produits de l'activité vitale du protoplasme chromatophile. En ce qui concerne d'autres parties composantes du corps cellulaire de *Chlamydothrix ochracea* qui apparaissent pendant la durée de la période de végétation,

<sup>1)</sup> Bien que j'aie tâché de traduire sur mes dessins avec toute la précision possible le caractère de la structure de la préparation, c'est sur les préparations que cela apparaît d'une manière plus nette.

nous sommes obligés de dire que leur présence n'est pas caractéristique de cette période, parce qu'elle paraît plus accidentelle.

### 3. Stade de division.

J'ai réussi à surprendre deux formes de la division chez *Chlamydotrix ochracea*. La première, plus simple, conduit à la formation des nouveaux individus qui, pour la plupart, restent dans une même gaine unis aux organismes-mères et passent immédiatement au stade de végétation. L'autre forme, plus compliquée, produit des individus qui, le plus souvent, se séparent du fil où ils ont pris leur naissance, qui et en se multipliant, forme des nouveaux fils. Ces individus présentent ainsi nommées formes gonidiales de certains auteurs. La première de ces formes pourrait être appelée forme végétative de la division, et l'autre — forme générative de la division, en écartant toute l'analogie de ces appellations avec des termes similaires adoptés dans les cycles d'évolution des protozoaires.

Les bactéries au stade de division, au premier coup d'oeil déjà, diffèrent des individus au stade de végétation par le volume qui est plus considérable et par une coloration plus claire du protoplasme. Leur protoplasme traité avec le mélange de GIEMSA prend une teinte bleue qui dans certains individus passe en bleu pigeon et dans d'autres individus acquiert une nuance violette. Les corpuscules arrondis qui d'habitude se rencontrent dans le corps cellulaire des individus à ce stade, se colorent d'une manière plus intense, en comparaison des corpuscules arrondis du stade précédent, et s'ils sont situés dans les vacuoles, ils y occupent pour la plupart une place au centre. Sur les fig. 12—19 est représentée une série d'individus aux stades initiaux de la division végétative. L'aspect extérieur de ces bactéries correspond à celui du stade de végétation. Ce qui les fait distinguer l'un de l'autre, c'est leur longueur. Cette longueur dépend du degré plus ou moins avancé de la division de l'individu. Immédiatement avant la division, les bactéries sont les plus longues, immédiatement après la division, elles sont les plus courtes. Passons maintenant à la description des individus isolés. Les bactéries représentées sur les fig. 12—16 et 18 ont la structure presque identique. Leur protoplasme est homogène et faiblement coloré; il contient de petites vacuoles. Quelques-unes de celles-ci sont tout à fait incolores, d'autres sont colorées en rose. Dans ces vacuoles on voit des corpuscules arrondis colorés en rouge cerise foncé. Chaque individu contient deux vacuoles semblables. Les corpuscules colorés en rouge cerise foncé présentent différentes

dimensions; ils sont d'habitude plus petits dans les individus qui viennent de se diviser, que dans ceux qui se préparent seulement à la division. Dans l'individu sur la fig. 12 deux corpuscules pareils se trouvent dans une vacuole l'un près de l'autre. Dans d'autres individus chaque corpuscule pareil se trouve seul dans une vacuole. La bactérie représentée sur la fig. 17 a une structure un peu différente. Dans la partie centrale de son corps cellulaire il y a une portion plus compacte de protoplasme. Dans les parties périphériques du protoplasme, on aperçoit quatre petits corpuscules colorés en rouge cerise foncé, dont deux se trouvent dans des vacuoles incolores et les deux autres — immédiatement dans le protoplasme. L'individu représenté sur la fig. 19 surpasse en longueur les bactéries que nous venons de décrire. Outre deux grands corpuscules colorés d'une manière intense qui se trouvent dans les parties terminales du corps cellulaire, on voit au milieu de l'individu, dans des petites vacuoles, des petits corpuscules rouges, deux dans chaque vacuole. Une de celles ci est colorée en rose. La structure intérieure des bactéries représentées sur les fig. 20 et 21 correspond tout à fait à la structure de l'individu susmentionné, avec cette différence que chacune de ces bactéries ne renferme dans chaque vacuole qu'un seul corpuscule coloré d'une manière intense. Les dimensions de ces bactéries sont approximativement deux fois plus petites que celles de l'individu de la fig. 19. Elles sont réunies les unes aux autres, en dedans de la gaine, au moyen d'un petit pont de protoplasme dans lequel des deux côtés pénètre l'espace libre en forme de fissure. Les bactéries représentées sur les fig. 22 et 23 correspondent, quant à leurs dimensions, à celles représentées sur les fig. 20 et 21, mais chacune d'elles est isolée. Dans les deux individus on trouve des corpuscules colorés d'une manière intense, mais en nombre différent. Dans un individu on aperçoit une vacuole rose. Dans le microorganisme représenté sur la fig. 24, nous voyons des vacuoles claires dans la partie central du protoplasme. Dans une d'elles il y a deux petits corpuscules rouges. Dans d'autres vacuoles, sur leur limite avec le protoplasme, on voit des corpuscules arrondis colorés en rouge cerise foncé. Les individus représentés sur les fig. 26 et 28 ont beaucoup de corpuscules colorés en rouge à l'aide du mélange de GIEMSA. Ces corpuscules sont beaucoup plus petits que ceux dans les individus précédents. Il y en a qui sont à peine visibles dans le protoplasme. Ils sont situés dans les vacuoles, à leur limite avec le protoplasme, et dans l'individu sur la fig. 30 un groupe de ces corpuscules se trouve dans une formation arrondie rose. La bactérie

représentée sur la fig. 27 est plus longue que la précédente. Approximativement à mi-longueur de son corps, des deux côtés, perpendiculairement à l'axe longitudinal du corps, partent des sillons qui pénètrent assez profondément dans le protoplasme. La structure intérieure de cet individu ne présente aucune particularité en comparaison des précédents. L'individu représenté sur la fig. 29 a une structure plus simple. Son protoplasme homogène renferme une vacuole claire et un grand nombre de petites granulations distinctes colorées d'une manière intense. Ces granulations se trouvent dans le protoplasme près des parois de la vacuole et, sans configuration définie, sont éparpillées par tout le corps cellulaire de la bactérie.

Comme nous l'avons vu ci-dessus, on constate dans le protoplasme de *Chlamydotrix ochracea*, pendant le stade de division végétative, des formations de trois sortes: corpuscules arrondis plus grands, colorés en rouge cerise foncé à l'aide du mélange de GIEMSA, corpuscules plus petits colorés en rouge et formations arrondies qui prennent une teinte rose. Ces dernières sont identiques avec les formations de la deuxième catégorie de la période de végétation, c'est pourquoi nous n'en parlerons plus. Elles apparaissent assez souvent au stade de division végétative sans qu'on y puisse établir une loi. Les corpuscules arrondis colorés en rouge cerise foncé présentent une grande ressemblance avec les formations arrondies colorées en rouge cerise qui sont incluses dans le protoplasme des bactéries au stade de végétation. Il faut croire que ces formations prennent naissance dans le protoplasma. Quelques images plaideraient en faveur de ce que ces corpuscules se multiplient par division et que, dans la division du corps cellulaire au stade de division végétative, ils jouent comme un rôle de noyau cellulaire (fig. 12, 20, 21), je n'ai pas réussi cependant à voir ces corpuscules directement dans la division, de même dans les bactéries vivantes que sur les préparations fixées et colorées. En outre, dans quelques individus en division il n'y a pas du tout de ces corpuscules (fig. 27). Leur présence donc dans les individus qui sont en train de se diviser a, par conséquent, un caractère accidentel et ne dépend du processus de la division. On peut dire la même chose de ces petits corpuscules colorés en rouge qui prennent quelquefois la forme de granulations. Ceux-ci non plus ne jouent aucun rôle dans la division des bactéries. Leur nombre dans la cellule est en raison inverse au nombre des corpuscules arrondis colorés en rouge cerise. Entre ceux-ci et ceux-là toute une série d'intermédiaires peut être trouvée, ce qui plaide en faveur de ce que les corpuscules colorés en rouge sont en rapport



étroit avec des corpuscules plus grands colorés en rouge cerise foncé et ne présentent pas des formations indépendantes.

Maintenant, si nous tâchons de comparer les images isolées de la structure *Chlamydothrix ochracea* dans le stade de division végétative, ce processus peut être résumé de la façon suivante. Les individus dont le corps contient, le plus souvent, deux corpuscules arrondis colorés d'une manière intense et, en outre, des inclusions plus petites, s'accroissent en longueur. Dans les individus allongés, apparaissent deux sillons (ou fentes) à mi-longueur du corps, des deux côtés, perpendiculairement à l'axe longitudinal du corps. Avec le temps, ces fentes pénètrent dans la profondeur du corps cellulaire et, à la fin, séparent se deux moitiés l'une de l'autre. Pendant l'accroissement et la division des bactéries, les dimensions des corpuscules arrondis colorés d'une manière intense diminuent. En même temps, augmente le nombre des petits corpuscules de teinte claire qui parfois, dans le corps de certains individus, peuvent prendre la forme de petites granulations. Ainsi donc, la division végétative chez *Chlamydothrix ochracea* est caractérisée, du côté morphologique, tout d'abord par la formation des fentes dans le corps cellulaire, fentes qui divisent une bactérie adulte en deux bactéries-filles. Parmi les processus des transformations intracellulaires celui qui se fait surtout remarquer c'est le processus de la déperdition de substance des corpuscules arrondis colorés d'une manière intense.

*Chlamydothrix ochracea* au stade de division générative se distingue des individus du stade végétatif et de celui de division végétative par une quantité plus petite de protoplasme dans le corps cellulaire et par une quantité et des dimensions plus considérables de vacuoles, c'est-à-dire, par ces traits, en général, qui caractérisent des cellules végétales plus âgées. La forme extérieure de ces individus diffère aussi un peu de celle des précédents en ce que les parties terminales de leur corps sont plus arrondies. J'ai représenté sur les fig. 30—47 une série d'individus au stade de division générative dont la description détaillée va nous occuper à présent. La bactérie représentée sur la fig. 30 a une forme allongée du corps aux extrémités arrondies. Le protoplasme homogène, faiblement coloré, occupe la partie périphérique de la cellule et d'une bande large passe au travers du corps à sa partie centrale. Des deux côtés de cette bande on voit deux vacuoles allongées qui occupent tout ce qui reste du corps cellulaire. Ces vacuoles sont colorées en rose clair. Dans la bande de protoplasme et dans les deux vacuoles, à leur limite avec le protoplasme, on voit un grand nombre de corpus-

cules colorés en rouge cerise à l'aide du mélange de GIEMSA. Ces corpuscules sont des dimensions variables: plus grands sont d'une forme arrondie plus régulière, plus petits ont l'aspect de petites granulations irrégulières. Les contours des „corpuscules“ sont fondus, peu nets; ils ne sont pas délimités franchement du protoplasme ambiant, surtout les corpuscules des dimensions plus petites qui, dans les parties périphériques, se confondent presque avec le protoplasme qui les entoure. Ces corpuscules sont distribués dans le corps cellulaire de la bactérie d'une manière assez régulière; à sa périphérie, ils sont placés par couples, un corpuscule près de chaque paroi du corps, dans sa coupe optique. Certains corpuscules opposés sont réunis l'un à l'autre avec des petits filaments fins colorés, à peine visibles. La structure de la bactérie représentée sur la fig. 31 ressemble, en général, à la structure de l'individu que nous venons de décrire, ses vacuoles seulement ne sont pas colorées en rose clair. En outre, dans la bande de protoplasme, qui se trouve dans la partie centrale du corps cellulaire de l'individu, presque perpendiculairement à l'axe longitudinal du corps, d'un bord du corps à l'autre est tendu un filament coloré arciforme qui se distingue franchement des „petits filaments fins“ susmentionnés.<sup>1)</sup> Le microorganisme représenté sur la fig. 32 a le même type de structure que les individus dont nous venons de parler, mais ce type y est plus nettement exprimé. La partie centrale de son corps est occupée par une vacuole claire ellipsoïde, et sa périphérie — par le protoplasme homogène. Dans ce protoplasme, on voit des corpuscules colorés en rouge cerise, disposés régulièrement par deux, un de chaque côté du corps. Au voisinage du bord supérieur de l'individu, il y a deux corpuscules pareils, des dimensions minimales, qui se distinguent à peine du protoplasme; de même, dans la partie inférieure du corps il y a deux corpuscules pareils. D'autres corpuscules ressortent d'une manière plus nette, colorés d'une manière plus intense, et ont une forme plus régulière. D'un corpuscule à l'autre sont tendus des filaments fins. Quelques-uns de ceux-ci réunissent les corpuscules opposés et passent presque perpendiculairement à l'axe longitudinal du corps; d'autres filaments réunissent des corpuscules situés plus bas à ceux situés plus haut et forment ainsi des lignes zigzagées; il y en a enfin qui en s'entrecroisant, forment des figures cruci-

---

<sup>1)</sup> La différence entre ces deux formations apparaît d'une manière beaucoup plus nettes dans les préparations que dans les dessins, parce qu'elle réfractent la lumière d'une manière différente.

formes. Ce qui mérite notre attention c'est que dans l'individu dont il s'agit, les corpuscules sont disposés par couples au nombre de 12 et donnent l'impression, comme s'ils résultaient de la division des corpuscules-mêmes. Dans le corps cellulaire de la bactérie représentée sur la fig. 35, près la paroi droite du corps, nous voyons quatre corpuscules arrondis colorés en rouge cerise foncé qui nous rappellent de près les mêmes corpuscules décrits déjà dans les individus au stade de division végétative. Outre ces corpuscules, on trouve, dans le protoplasme de la moitié supérieure de l'individu, des corpuscules de même coloration mais de forme irrégulière qui ressortent moins nettement sur le protoplasme ambiant. Presque au centre de l'individu, dans une vacuole incolore, on aperçoit un filament arciforme coloré en rose. La structure de l'individu représenté sur la fig. 34, nous offre, en comparaison des précédents, ces particularités que le filament arciforme, dont nous venons de parler, y est moins apparent, et que les corpuscules colorés d'une manière intense ont une structure plus irrégulière. Leurs contours sont tout à fait fondus et se perdent peu à peu dans le protoplasme ambiant. Les bactéries représentées sur les fig. 35 et 36 se distinguent des précédentes par leur forme extérieure. Elles ne se présentent plus comme bâtonnets aux bouts arrondis, d'une même largeur à toute leur étendue, mais leur corps cellulaire est un peu rétréci dans sa partie centrale, c'est pourquoi il est configuré en bissac. Le corps de l'individu se rétrécit d'habitude à cet endroit où, dans la partie centrale de la cellule, se trouve la bande de protoplasma. Souvent les parties de la cellule qui sont situées respectivement où-dessus et au-dessous du rétrécissement ne sont pas configurées de la même façon. Parfois, comme on le voit sur le dessin, une de ces parties est plus grosse et plus arrondie, et l'autre plus mince et plus allongée. Dans les deux individus on trouve des filaments colorés arciformes, un dans chaque individu, et en outre, d'autres formations qui ont été décrites déjà dans les individus précédents. Les individus reproduits sur les fig. 37 et 38, à proprement parler, présentent un individu avec la partie centrale du corps rétrécie. Le protoplasme y est disposé surtout en bande étroite à la périphérie du corps et par endroits, présente des prolongements qui pénètrent dans la partie centrale. Dans ce protoplasme il y a des corpuscules qui se colorent en rouge cerise au moyen du mélange de GIEMSA. Tantôt ils ressortent à peine sur le protoplasme ambiant et ont une forme tout à fait irrégulière, tantôt ils ont la configuration des corpuscules régulièrement arrondis qui ressortent nettement. Ils se trouvent

d'habitude dans le protoplasme, parfois, quoique rarement, apposés à des petits filaments minces colorés en rose. Ceux-ci s'aperçoivent en grande quantité, dans les deux individus; ils sont dirigés en tous les sens possibles et s'entrecroisent souvent. Un de ces filaments passe, le long de l'axe longitudinal des cellules, d'un individu à l'autre. Sur ce filament, juste à cet endroit où la cellule se rétrécit, se trouve un corpuscule de forme allongée, dans un ponticule mince de protoplasme. Les individus sur les fig. 39 et 40 sont encore réunis entre eux, mais le rétrécissement dans la partie centrale est plus avancée que dans le cas précédent. Dans leur protoplasme on voit des corpuscules arrondis et des petits filaments, et un filament arciforme assez gros sur la limite de deux individus. Le caractère de la structure des bactéries représentées sur les fig. 41 et 42 correspond, en général, à ceux des individus représentés sur les fig. 37 et 38. Le protoplasma est étendu en couche mince à la périphérie de leurs corps cellulaires et, au moyen des petits prolongements, pénètre dans la vacuole centrale incolore. Le nombre des corpuscules colorés en rouge cerise n'est pas grand. La plupart de ceux-ci sont des dimensions minimales et à peine perceptibles, car leur coloration les différencie très peu du protoplasme, comme par ex., trois corpuscules dans la partie supérieure de l'individu sur la fig. 41. Les extrémités libres des corps des individus sont assez effilées, tandis que les opposées, réunies entre elles à l'aide d'un ponticule de protoplasme, sont plus obtuses et arrondies. Dans ce ponticule de protoplasme on aperçoit un corpuscule ellipsoïde coloré d'une manière intense. Dans l'individu sur la fig. 43, nous voyons une grande quantité de petits filaments minces disposés en divers sens qui s'entrecroisent sous divers angles. En outre, dans le protoplasme il y a aussi des corpuscules arrondis colorés en rouge cerise. Cet individu, en comparaison des individus décrits plus haut au stade de division générative, présente cette particularité de la structure que, dans la partie centrale de la vacuole incolore de son corps, se trouve un corpuscule arrondi coloré en bleu clair contenant au centre un corpuscule arrondi de couleur rouge cerise qui est adossé d'un côté à la paroi protoplasmique et de l'autre au „petit filament“ (comp. fig. 7 et 10). Les bactéries représentées sur les fig. 44, 45 et 46 ont une structure plus simple, en comparaison des précédentes. On n'y aperçoit pas des petits filaments colorés (il n'y en a que deux dans l'individu sur la fig. 46), tandis que les corpuscules arrondis colorés en rouge cerise y sont plus gros et ressortent plus nettement. Le protoplasme non seulement s'y étend en couche

mince à la périphérie du corps cellulaire, mais il passe à travers la cellule, d'une paroi à l'autre, en forme des bandelettes, de telle sorte qu'au lieu d'une vacuole incolore il y en a plusieurs dans la cellule. Ces vacuoles contiennent une substance qui se colore en rose au moyen du mélange de GIEMSA. Les contours de cette substance sont irréguliers et se confondent avec la substance fondamentale incolore des vacuoles. Souvent on y trouve des corpuscules de forme irrégulière colorés faiblement en rouge cerise. Le protoplasme dans les parties supérieures terminales du corps des individus représentés sur les fig. 44 et 46 est coloré en rose, à l'inverse du reste de protoplasme qui prend une teinte bleue.

Tout le processus de la division générative peut être divisé, pour simplifier, en trois période: période préparative, période de division proprement dite et période consécutive. La période préparative de division générative est caractérisée par la présence dans la protoplasme d'un grand nombre comparativement de corpuscules arrondis colorés d'une manière intense. Ces corpuscules se trouvent dans le protoplasme souvent par couples en nombre pair, et certaines images de la structure des individus (fig. 32) donnent l'impression, comme si ces corpuscules venaient d'apparaître par la voie de division. Ces images se montrent parfois avec une telle netteté que l'on serait enclin à admettre ce mode de reproduction de ces corpuscules. Leurs dimensions cependant et leur configuration sont très variables dans des individus approximativement au même stade; en outre; je n'ai pas réussi à observer ces corpuscules dans les préparations directement à l'état de division. C'est pourquoi il faut admettre plutôt que ces corpuscules prennent naissance dans le protoplasme. Ils grandissent par la voie d'accroissement ou de condensation d'une substance particulière. Outre ces corpuscules colorés d'une manière intense, dans le protoplasme des individus à la première période de division générative, nous trouvons souvent des formations qui ont l'aspect de petits filaments fins qui réunissent d'habitude un corpuscule arrondi à un autre situé vis-à-vis et souvent, en se touchant par leurs bouts, forment une ligne zigzagüe (fig. 32). La chose la plus caractéristique cependant pour ce stade est la présence, dans le corps cellulaire, d'une formation ayant l'aspect de filament arciforme qui se trouve d'habitude dans la bande centrale de protoplasme, en touchant les deux parois opposées du corps. Il est bien difficile à résoudre si ce „filament“ serait une formation liée génétiquement à des „petits filaments fins“ ou bien quelque-chose qui se formerait dans le protoplasme par elle-même,

d'une manière indépendante. En tout cas, ce „filament“ se présente comme une formation sui generis qui se distingue morphologiquement des autres susmentionnées par sa grosseur, par sa configuration arciforme et par sa transformation qu'elle subit, comme nous l'avons vu, pendant la division. Avec l'apparition du filament arciforme dans la cellule, la première période de division arrive à sa fin, et la deuxième lui succède immédiatement. A l'endroit où se trouve le filament arciforme, des deux côtés du corps apparaissent des sillons qui pénètrent graduellement de plus en plus dans le protoplasme. En même temps, notre „filament“ s'épaissit et se met à la limite de deux individus-filles en formation. Dans le protoplasme des bactéries à l'état de division, on peut constater parfois une diminution considérable du nombre des corpuscules colorés d'une manière intense. La structure et la coloration du protoplasme ainsi que des corpuscules qui s'y trouvent, donne l'impression que ces corpuscules se dissolvent dans le protoplasme ambiant (fig. 38, 41 et 42). Avec le cours du processus de la division, la double entaille des deux côtés, entre les deux bactéries-filles en formation, pénètre dans le protoplasme si profondément que celles-ci ne sont réunies qu'au moyen d'un ponticule étroit de protoplasme. C'est dans ce ponticule que nous retrouvons le filament arciforme transformé en corpuscule ellipsoïde. Ensuite, les bouts du corps des bactéries-filles qui se touchent deviennent de plus en plus arrondis et les deux individus se séparent. Alors arrive la troisième période de division. La quantité de protoplasme dans le corps cellulaire des bactéries qui diminuait graduellement dans les deux premières périodes, commence à augmenter, et le protoplasme se réunit dans la partie centrale du corps. En même temps, dans les vacuoles incolores apparaît une substance qui se colore en rose, et augmentent les dimensions et le nombre des corpuscules arrondis colorés d'une manière intense. Du témoignage morphologique de la division qui vient de se produire sert la teinte rose du protoplasme à un des bouts du corps qui apparaît comme résultat des transformations du filament arciforme. Les bactéries divisés, ayant des bouts du corps arrondis, se séparent souvent du fil maternel: c'est sont ainsi nommées conidies. De telles formes conidiales chez *Chlamydotrix ochracea* n'ont pas d'organes de locomotion et sont d'une manière passive emportées par le courant d'eau.

Si nous tâchons de caractériser la période de division générative du côté des transformations intracellulaires qui ont lieu pendant la durée de cette période, nous sommes obligés à reconnaître, qu'à

proprement parler, cette division, à l'instar de la forme précédente, est caractérisée surtout par des signes extérieures. Il n'y a que l'apparition du filament arciforme dans la bande de protoplasme qui réunit les nouveaux individus en formation, qui peut être considérée comme phénomène intracellulaire synchrone avec la division cellulaire et spécifique. Moins caractéristique pour le processus de la division générative est la diminution, dans le protoplasme, du nombre des corpuscules colorés d'une manière intense, de même que de la quantité du protoplasme lui-même. Ces deux derniers processus, à la fin de la période de division générative, marchent en ordre inverse. Outre la formation que j'ai appelée „filament arciforme“, dans le corps cellulaire des individus à ce stade d'évolution, on peut constater la présence, parfois même en quantité considérable, des formations que j'ai nommées „petits filaments fins“. Je n'ai pas réussi à retrouver ces formations pendant le processus de la division végétative, et dans le stade de végétation, elles n'apparaissent jamais en aussi grande quantité que dans ce cas.

#### 4. Stade de dégénérescence.

Dans un des fils dont les bactéries m'ont servi pour étudier le processus de la division générative, j'ai réussi à trouver des individus qui, comme il faut supposer, étaient en voie vers la dégénérescence. Sur la fig. 48 est représentée la bactérie qui se trouve à un stade des plus initiaux de ce processus. Le corps cellulaire de cet individu a une forme d'un bâtonnet régulier aux bouts arrondis. Dans son protoplasme homogène qui se colore en bleu au moyen du mélange de GIEMSA, il y a une série de vacuoles. Deux vacuoles rondes sont situées dans les parties terminales du corps. Elles sont colorées en rose et contiennent, à leur limite avec le protoplasme, des corpuscules menus de forme irrégulière colorés en rouge cerise. Au voisinage des vacuoles susmentionnées on voit des vacuoles incolores de forme irrégulière qui sont séparées de celles-là des deux côtés avec des portions de protoplasme. Au milieu de ces vacuoles il y a une bande de protoplasme où l'on aperçoit des corpuscules assez réguliers colorés en rouge cerise. C'est dans la même portion, en partie d'ailleurs aussi dans le reste de la cellule, que se trouvent les petits filaments colorés qui s'entrecroisent en divers sens. Quelques-uns de ceux-ci sont nettement dessinés et plus fins, d'autres sont plus gros, comme gonflés, et par places, en s'entre-croisant, se confondent même les uns avec les

autres. Dans le corps cellulaire de la bactérie représentée sur la fig. 49 il y a trois vacuoles: deux, d'une forme plus régulière, rondes, s'étendent vers les bouts du corps, la troisième, au milieu du corps, occupe toute sa largeur, d'une bande irrégulière. Ces vacuoles sont incolores, mais, à leur périphérie, elles prennent une nuance rose après la coloration avec le mélange de GIEMSA. Elles renferment des corpuscules irréguliers colorés en rouge cerise de saturation variable: quelques-uns ressortent d'une manière tout à fait nette, d'autres sont à peine visibles, étant presque de la même couleur que la substance fondamentale de la vacuole où ils sont renfermés. Dans la vacuole inférieure, cinq corpuscules pareils sont réunis entre eux à l'aide de formations filiformes fines dont les contours sont vagues et à peine marqués. Deux formations semblables se trouvent au milieu des corpuscules dans la vacuole centrale, mais elles sont beaucoup plus nettes et ont une forme de bâtonnets irréguliers. Cette dernière vacuole présente, à son diamètre transversal, deux découpures assez nettes, vis-à-vis l'une de l'autre. Les individus représentés sur les fig. 50 et 51 ont une structure tout à fait identique et ne diffèrent l'un de l'autre que quant au nombre des vacuoles. La substance fondamentale de leurs vacuoles, si nous nous appuyons sur la coloration, n'est pas répartie d'une manière égale et est plus concentrée à la périphérie. Dans cette partie périphérique des vacuoles, à leur limite avec le protoplasme, on voit des corpuscules irréguliers. Quelques-uns de ceux-ci sont des dimensions minuscules, colorés presque de la même manière que la substance fondamentale des vacuoles et, par places, se confondent même avec celle-ci (v. vacuole supérieure de l'individu sur la fig. 50), d'autres, au contraire, sont plus gros, plus nets et ont une teinte plus foncée. Parfois il n'y a que deux corpuscules pareils dans les vacuoles, et alors ils sont situés le plus souvent près des parois opposées de la vacuole; mais d'habitude ils sont plus nombreux.

Dans la bactérie représentée sur la fig. 52, les vacuoles dont il s'agit occupent toute la largeur du corps cellulaire. Le protoplasme s'y trouve aux bouts du corps, en forme de deux calottes, et en deux bandes entre les vacuoles. Ses vacuoles ont le même caractère de la structure que les précédentes. Les corpuscules colorés d'une manière intense se trouvent non seulement à leurs périphérie, mais aussi à leur centre. La configuration générale du protoplasme et des vacuoles dans l'individu représenté sur la fig. 53 correspond tout à fait à la structure de l'individu précédent. La substance fondamentale de ses vacuole se colore en rose au moyen du mélange de



GIEMSA. A leur périphérie on trouve des formations, tantôt en forme de croissant, tantôt d'une forme irrégulière, colorées en rouge cerise de diverses nuances, parfois plus claires, d'autres fois plus foncées. Dans la partie centrale des vacuoles, il y a des corpuscules allongés, un dans chaque vacuole, colorés en rouge cerise qui occupent toute la largeur du corps cellulaire. L'individu représenté sur la fig. 54 a la dimension transversale un peu plus petite que les précédents. Dans la moitié supérieure de son corps, on trouve, directement dans le protoplasme même, des corpuscules allongés, colorés en rouge cerise foncé. Trois corpuscules pareils se trouvent dans la vacuole, dans la partie inférieure du corps, et se touchent presque les uns les autres. Le caractère de la structure de l'individu représenté sur la fig. 55 correspond à la structure de la bactérie de la fig. 53, à cette différence près que sa dimension transversale est plus petite et que sa vacuole n'est pas ronde, mais fortement allongée. La plus grande partie du corps de cet individu est occupée par la substance fondamentale des vacuoles, colorée en rose au moyen du mélange de GIEMSA. Le protoplasme de teinte foncée, par petites portions, se trouve dans les parties terminales du corps et dans la partie centrale, entre les vacuoles. Tandis que dans les individus susmentionnés du stade de dégénérescence la membrane cellulaire restait incolore après la coloration au moyen du mélange de GIEMSA, dans les bactéries représentée sur la fig. 56 qui se trouve évidemment dans une des phases terminales de la dégénérescence, cette membrane se colore. Sa partie externe, d'une forme irrégulière, est colorée en rose au moyen du mélange de GIEMSA. Son feuillet interne, en coupe optique, a l'aspect d'une ligne fine assez droite et prend une teinte plus foncée.<sup>1)</sup> Le protoplasme des corps cellulaires des individus isolés, coloré en rose, se confond avec la membrane cellulaire. Les individus isolés prennent alors une forme rectangulaire. Ses parties opposées de leurs corps se confondent par les bouts, de telle sorte que deux individus voisins ne sont séparés l'un de l'autre qu'à l'aide des fissures très étroites. Dans la partie centrale de leur corps cellulaire, le long de son axe longitudinal, on trouve des grains irréguliers, compacts et colorés en rouge cerise foncé. Ces individus, en comparaison des précédents, ont des dimensions encore plus petites.

---

<sup>1)</sup> On pourrait penser que ce feuillet représente la couche ectoplasmique du protoplasme, mais contre cette manière de voir parle ce fait que la ligne, dont il s'agit, est continue, sans interruption.

Si nous allons maintenant assembler les images de la structure des individus, pris isolément, dans leur succession réciproque, le processus de la dégénérescence chez *Chlamydothrix ochracea* peut être représenté de la manière suivante. Dans le protoplasme des bactéries adultes se forment des vacuoles dont la substance fondamentale, d'abord incolore, se colore ensuite en rose. Ces vacuoles ont tout d'abord une forme régulière ronde, ensuite elles s'accroissent et, sous l'aspect de formations ellipsoïdes, vont occuper toute la largeur du corps cellulaire des bactéries. Le processus s'avancant, au lieu du protoplasme fondamental dans la cellule reste une substance colorée en rose. En même temps, à la périphérie des vacuoles, se condense une substance qui prend une teinte plus foncée. D'abord elle ne présente que des contours vagues et se confond par places avec la substance vacuolaire; ce n'est qu'ensuite qu'elle prend une forme de corpuscules allongés colorés d'une manière intense. Ces corpuscules s'accroissent et, en occupant toute la largeur de la cellule, remplissent graduellement toute la vacuole. Plus tard, lorsque dans le corps cellulaire il n'y a plus de protoplasme de teinte foncée, ces corpuscules se plissent et prennent la forme de grains irréguliers. Dans les phases initiales du stade de dégénérescence, dans le protoplasme diminue le nombre des formations que nous avons décrites dans le chapitre précédent sous le nom de „filaments fins“. Ces formations disparaissent plus tard complètement, en se gonflant d'abord et en se dissolvant ensuite dans la substance fondamentale des vacuoles. De l'extérieur, le processus de la dégénérescence est caractérisé par une diminution progressive de la dimension transversale des individus. En ce qui concerne le métabolisme cellulaire, c'est la diminution de la quantité de protoplasme chromatophile dans la cellule qui apparaît comme phénomène le plus typique pour le stade de dégénérescence chez *Chlamydothrix ochracea*. Les produits de la transformation de ce protoplasme sont les corpuscules fortement chromatophiles, et ce processus conduit, à la fin, à la consommation totale du protoplasme chromatophile.

Outre le mode susmentionné du processus de la dégénérescence chez *Chlamydothrix ochracea*, j'ai réussi à observer encore un autre mode ce processus. Dans ce cas aussi, le résultat final consiste en formation d'individus dont la structure est la même que celle des individus dans la phase terminale du mode précédent, mais ce processus évolue dans une voie un peu différente de la précédente. Tandis que le premier mode du processus de la dégénérescence était observé par moi dans les individus qui étaient renfermés dans un

même fil avec des individus au stade de division générative, le deuxième mode se passe plutôt dans les formes végétatives. Les bactéries dont la dégénérescence se produit selon le deuxième mode, sont des petites dimensions et, au premier coup d'œil, se distinguent des individus aux autres stades par leur teinte claire. Sur les fig. 58, 59 et 60 sont représentées les bactéries dans une des phases initiales de ce stade. Elles ont une forme de minces bâtonnets aux bouts arrondis, souvent effilés. La masse fondamentale du protoplasme de leur corps se colore en rose au moyen du mélange de GIEMSA, et on y trouve par places une substance qui prend une teinte violette claire. Cette substance chromatophile, dans l'individu sur la fig. 60, est répartie d'une manière assez égale dans toute l'étendue du corps cellulaire. Dans les bactéries sur les fig. 58 et 59, elle ne se trouve que par places, au milieu de la substance fondamentale claire du protoplasme, en forme de petits nuages plus foncés. Dans le corps cellulaire de tous les trois individus, il y a des corpuscules colorés en rouge brique d'une manière intense. Ces corpuscules se trouvent, en petite quantité, dans chaque individu: dans les uns, directement dans le protoplasme même, dans les autres, au centre des vacuoles rondes, claires (fig. 60). L'individu représenté sur la fig. 61 a, dans la partie centrale de son corps, une vacuole allongée, plus claire que le protoplasme qui l'entoure. Celui-ci est coloré en rose dans toute son étendue, et ce n'est que vers le bout supérieur du corps, qu'il contient un petit nuage d'une substance d'une teinte plus foncée. Dans ce nuage se trouvent deux corpuscules minuscules colorés en rouge brique. Dans le protoplasme du bout inférieur du corps de la bactérie il y a un corpuscule plus gros de même couleur. La bactérie représentée sur la fig. 62 a les bouts du corps plus obtus et plus arrondis, en comparaison des précédentes. Le protoplasme de son corps cellulaire dans toute son étendue a pris une teinte rose claire homogène. Il contient des corpuscules menus colorés en rouge brique, sans configuration définie. Sur la fig. 63 on a représenté quelques individus de la phase suivante. Les limites entre eux se sont tout à fait effacées et ils se sont confondus en une bande continue, enfermée dans une gaine commune. Cette gaine est villeuse dans sa partie extérieure, tandis que sa partie intérieure se présente en forme d'une membrane fine. Dans le protoplasme clair on voit des grains de couleur rouge brique, éparpillés par toute son étendue. En général, la structure de ce fil rappelle celle du fil constitué de trois individus, représenté sur la fig. 56. Toute la différence consiste en ce que dans le fil sur la

fig. 63 la partie extérieure de la gaine est encore plus gonflée que dans le premier cas et est d'une teinte rouge sale. Sur la fig. 65 on a représenté la coupe optique de ce fil, c'est pourquoi dans le corps cellulaire des individus la partie villeuse de la gaine, en donnant passage à la lumière d'en haut, a pris sur le dessin l'aspect d'un réseau irrégulier ou des granulations très fines, compactes par places, qui ressortent, grâce à la coloration, sur le protoplasme clair. Sur la fig. 64 est représenté un morceau d'un fil des bactéries dans une des dernières phases de la dégénérescence. Sa substance fondamentale est si faiblement colorée qu'à peine elle ressort sur le fond de la préparation. Les corpuscules colorés en rouge cerise foncé y apparaissent. La gaine n'est plus visible.

Dans le deuxième mode du processus de la dégénérescence, dans la substance fondamentale du protoplasme, se différencie sa partie chromatophile qui, en même temps, y disparaît progressivement. Les corpuscules colorés d'une manière intense qui se trouvent en petite quantité dans le protoplasme, disparaissent aussi, ou bien ils se transforment en des corpuscules plus petits. Leur place est occupée par des granulations fines éparpillées par toute la cellule. Les individus particuliers, dans une même gaine, qui se touchent, se confondent avec leurs bouts et forment une bande commune continue. En général, les deux modes du processus de la dégénérescence conduisent à la formation des individus qui ont une structure semblable. Leur protoplasme se distingue par son achromatophilie, à l'inverse des menues formations qu'il renferme et qui se colorent d'une manière intense. Dans les deux cas, il se produit morphologiquement une différenciation du protoplasme chromatophile de l'achromatophile, de même que sa consommation partielle.

### 5. Stade de formation des corpuscules sporoides.

Pendant les stades que nous avons décrits, les parties composantes du corps cellulaires des bactéries subissent des transpositions, tandis que les individus eux-mêmes, en définitive, conservent leur intégrité. Cependant, au stade de formation des corpuscules sporoides, comme résultat des transformations intracellulaires, apparaissent des produits particuliers qui, à la fin de ce stade, sont excrétés dans le milieu ambiant, tandis que le reste du corps cellulaire des individus subit la dégénérescence définitive. Sur la fig. 65 est représentée une bactérie dans une des phases initiales du stade de formation des corpuscules sporoides. Son corps cellulaire a une forme de

bâtonnet aux bouts obtus et arrondis. Le protoplasme se colore en bleu au moyen du mélange de GIEMSA, et contient des vacuoles incolores. Sur les bords des vacuoles on aperçoit des menus corpuscules arrondis colorés en rouge cerise. L'individu représenté sur la fig. 66 est plus long. Le nombre de vacuoles y est plus considérable, et de même que dans le cas précédent, elles sont situées sur un rang dans la partie centrale du corps. Dans le protoplasme, au voisinage des vacuoles, il y a des corpuscules arrondis de grandeur variable colorés d'une manière intense, et au centre on voit des petits filaments fins colorés qui touchent d'un bout la périphérie. Les individus représentés sur les fig. 67 et 68 ont une structure analogue. Les bouts de leur corps sont un peu effilés. Les individus se touchent directement, et entre eux on voit un corpuscule aplati, coloré d'une manière intense, qui rappelle une des dernières phases de la transformation du „filament arciforme“ dans le stade de division générative. Les vacuoles dans le corps cellulaire des individus sont moins nombreuses que dans l'individu précédent et n'ont pas des contours aussi nettement dessinés. Quelques vacuoles sont complètement remplies d'un protoplasme réticulé, tandis qu'à la périphérie des autres vacuoles on voit un protoplasme moins compact que celui des parties périphériques du corps des bactéries. Dans le protoplasme des bouts du corps il y a des menus corpuscules colorés en rouge cerise clair, au moyen du mélange de GIEMSA, et plus près du centre du corps on y trouve des corpuscules arrondis plus gros colorés en rouge cerise foncé. Un corpuscule pareil dans la bactérie représentée sur la fig. 70 a, dans sa périphérie, une teinte plus foncée qu'au centre. Dans les bactéries représentées sur les fig. 69 et 70 nous trouvons encore moins de vacuoles qui sont situées dans un protoplasme homogène coloré en bleu au moyen du mélange de GIEMSA qui est dépourvu d'inclusions intracellulaires. Dans les deux individus on voit des gros corpuscules arrondis colorés en rouge cerise foncé qui occupent toute la largeur du corps cellulaire. Ces corpuscules sont plus clairs au centre et plus foncés à leur périphérie. Dans l'individu sur la fig. 69, outre le gros corpuscule, il y a dans les parties terminales du corps encore deux corpuscules à chaque bout du corps cellulaire, corpuscules plus petits et d'une teinte plus claire. Dans la bactérie représentée sur la fig. 70 le corpuscule arrondi, coloré en rouge cerise foncé, se trouve dans la partie terminale du corps cellulaire. La bactérie représentée sur la fig. 71 a l'aspect d'un bâtonnet aux bords égaux et aux bouts obtus. Son protoplasme est homogène dans toute son

étendue et ne renferme pas d'inclusions intracellulaires. Dans ce protoplasme on voit un corpuscule d'une forme ronde, régulière, coloré en rouge cerise foncé. Sa partie périphérique a l'aspect d'un anneau foncé qui entoure la partie centrale plus claire. Un autre corpuscule, de structure et teinte semblable, se trouve dans la partie inférieure du corps de l'individu. Au-dessus de lui, dans le protoplasme, s'aperçoit un corpuscule minuscule aux contours vagues coloré en rouge cerise clair. L'individu représenté sur la fig. 72 a la forme d'un bâtonnet dont les bouts sont coupés presque perpendiculairement à son axe longitudinal. Le protoplasme de son corps cellulaire est homogène dans toute son étendue et dépourvu de vacuoles. Des corpuscules arrondis dans le protoplasme occupent toute la largeur du corps cellulaire; ces corpuscules, colorés en rouge cerise foncé, ont la même structure que ceux dont nous avons parlé ci-dessus. Les mêmes corpuscules se trouvent dans les parties terminales du corps de la bactérie représentée sur la fig. 73. Ils sont plus grands que la dimension transversale de la cellule, de sorte que leurs bords font saillie en dehors du protoplasme. Celui-ci est homogène, d'une teinte violette claire, et sous l'aspect d'une bande est tendu d'un corpuscule à l'autre. Ses contours d'un côté présentent une ligne droite régulière, de l'autre ils sont incurvés et creusés dans la partie centrale. La fig. 74 représente, à proprement parler, non un corps cellulaire de la bactérie, mais ses restes. Il y a deux corpuscules pareils à ceux que nous venons de décrire, mais situés plus près l'un de l'autre que dans le cas susmentionné. Ils sont réunis entre eux à l'aide d'une bande étroite de protoplasme. Sur la fig. 75, ces corpuscules sont presque directement réunis entre eux avec un ponticule étroit de protoplasme. Les „corpuscules arrondis“ représentés sur la fig. 76 présentent une structure compliquée. Dans la substance fondamentale rose du corpuscule supérieur se trouve une formation ronde d'une teinte violette foncée, et tout le corpuscule est entouré d'une enveloppe foncée. Le corpuscule inférieur a une enveloppe colorée en violet, et dans sa substance fondamentale de teinte bleue se trouvent deux grains colorés en rouge brique. Les corpuscules sont réunis entre eux à l'aide d'une bandelette très mince de protoplasme incurvée en forme d'arc. Sur la fig. 77, deux corpuscules des dimensions un peu plus petites, avec des enveloppes foncées, sont réunis directement entre eux. Sur les fig. 78 et 79 nous voyons des corpuscules de même genre séparément placés. Le premier en est coloré d'une manière tout à fait correspondante à celle des corpuscules qui se trouvent dans les

individus décrits ci-dessus (fig. 72, 76). La substance fondamentale centrale du deuxième a pris une nuance bleue claire, tandis que sa partie périphérique a une teinte plus foncée. Je dois noter que les corpuscules arrondis dont il s'agit, outre les parties composites susmentionnées, dans les cas où ils ne sont plus situés dans le protoplasme du corps cellulaire des bactéries, possèdent une enveloppe incolore qui, si l'on obscurcit le champ du microscope, apparaît en forme d'une zone claire non colorée.

La fig. 82 représente une bactérie avec trois corpuscules arrondis colorés en rouge cerise foncé qui occupent toute la largeur de son corps cellulaire dont l'aspect est celui d'un bâtonnet régulier. Sur les fig. 83 et 84, des corpuscules pareils sont colorés d'une manière plus intense et ont le caractère de structure un peu différent; ils sont situés tous les trois immédiatement l'un auprès de l'autre.

Outre les corpuscules arrondis susmentionnés qui se colorent en rouge cerise foncé au moyen du mélange de GIEMSA et que j'ai appelés „corpuscules sporoides“, j'observais, dans le corps cellulaire de certaines bactéries, des formations semblables à celles qui viennent d'être décrites, mais d'une configuration irrégulière. Sur les fig. 80 et 81 sont représentées deux bactéries avec de telles formations. Leur protoplasme est coloré en bleu et sans vacuoles. Dans le premier individu il y a deux formations colorées en rouge cerise foncé. La supérieure est d'une forme irrégulièrement quadrangulaire. Sa largeur dépasse la dimension transversale de la bande de protoplasme où elle est située, de sorte qu'elle fait saillie en dehors de la cellule. Les parties périphériques de ce corpuscule ont une teinte plus foncée que sa partie centrale. La formation inférieure est d'une forme arrondie, plus régulière. Dans le deuxième individu, dans la partie centrale du corps cellulaire se trouve un corpuscule qui correspond au même corpuscule dans le premier individu, autant par sa forme que par sa situation dans la cellule et par le caractère de la coloration. Dans les bouts inférieur et supérieur du corps cellulaire, des deux côtés de ce corpuscule, on voit des corpuscules plus petits, de forme irrégulière, colorés en rouge cerise. Les gros corpuscules dans les deux individus sont entourés d'une fente étroite claire qui, comme on peut supposer, se serait formée pendant la fixation de la préparation.

Tout le processus de formation des corpuscules sporoides chez *Chlamydothrix ochracea* peut être représenté de la façon suivante. Dans le protoplasme du corps cellulaire des bactéries, dans les

phases initiales de ce processus, les vacuoles se remplissent graduellement de protoplasme, et, en même temps, dans le protoplasme diminue le nombre des corpuscules colorés d'une manière intense. Quelques-uns de ces corpuscules s'accroissent progressivement et prennent une forme régulière arrondie. Dans un même individu ils sont le plus souvent au nombre de deux, plus rarement d'un ou de trois. D'autres menus corpuscules disparaissent tout à fait du protoplasme; ils se dissolvent dans le protoplasme, autant que l'on peut juger d'après certaines images de la structure des individus respectifs (fig. 71). Les gros corpuscules arrondis, en augmentant de volume, occupent toute la largeur du corps des bactéries, sous l'aspect de grandes formations ayant une partie centrale plus claire et une zone plus foncée à la périphérie. Alors déjà on peut les appeler corpuscules sporoides. En même temps, le protoplasme du corps cellulaire des bactéries se ramasse, d'abord en sens longitudinal, ensuite en sens transversal, de sorte qu'il réunit entre eux les corpuscules sporoides d'un même corps cellulaire avec une bandelette étroite. Pendant que le protoplasme se ramasse ainsi, ces „corpuscules“ s'approchent progressivement l'un de l'autre et, à la fin, se confondent avec leurs surfaces. Vers la fin du processus, les corpuscules sporoides perdent leur propriété de se colorer d'une manière intense et manifestent alors une structure plus compliquée. A leur intérieur, apparaissent des corpuscules centraux, parfois des grains, fortement colorés. Les bactéries, dans les phases initiales du stade de formation des corpuscules sporoides, correspondent, quant à leur structure, aux individus du stade de végétation. Tout comme ceux-ci, elles contiennent des corpuscules colorés d'une manière intense. Dans les individus de la période de végétation ces corpuscules sont indifférents dans la vie de la cellule, tandis que dans le stade de formation des corpuscules sporoides, les mêmes corpuscules (ou bien, ce qui paraît plus vraisemblable, les corpuscules spécialement élaborés dans le protoplasme qui au début du processus, morphologiquement ne se distinguent pas des autres) acquièrent une signification particulière. Ce sont les seules formations qui persistent de tout le corps cellulaire des individus, et qui ont une structure morphologiquement déterminée.

## 6. Stade de formation des spores.

Pendant le stade de formation des spores, dans le corps cellulaire de *Chlamydothrix ochracea*, apparaissent des formations qui



morphologiquement correspondent aux endospores des bactéries. Ces formations sont situées d'abord dans la partie centrale de la cellule; ensuite, le protoplasme qui touche leurs deux bouts disparaît, et notre formation se trouve dans le milieu extérieur. Sur la fig. 86 nous voyons une formation pareille dans une des phases de son développement. Elle est située dans la partie centrale du corps cellulaire de la bactérie, en forme d'un corpuscule ellipsoïde. Sa substance fondamentale est colorée en rose, et la fine couche périphérique se colore en rouge sous l'action du mélange de GIEMSA. Dans la substance fondamentale, au voisinage immédiat de la couche périphérique, se trouvent quatre petits grains colorés en rouge cerise, et, en outre, il y a dans la partie centrale de cette formation deux gros corpuscules arrondis. Le protoplasma de l'individu est homogène et renferme des corpuscules colorés en rouge cerise dans ses vacuoles dont l'une a pris une nuance rose. Sur la fig. 87 cette formation est dépourvue déjà des parties protoplasmiques du corps qui l'entouraient. Sa substance fondamentale est colorée en bleu clair avec une nuance rose et contient deux corpuscules arrondis colorés en rouge cerise et situés l'un en face de l'autre. A la périphérie de la formation se trouve une couche mince colorée d'une manière intense, et à celle-ci est attenante une bordure claire à peine colorée. Nous voyons sur les fig. 88 et 89 que cette formation a pris l'aspect d'une spore véritable. Sa substance fondamentale ne s'est colorée qu'à peine en lilas clair. A l'intérieur de celle-ci on voit des corpuscules colorés en rouge cerise foncé. Dans la première formation, ces corpuscules sont plus gros et sont attenants un à un aux parties polaires opposées du corps, dans la deuxième, ils sont plus petits et sont au nombre de cinq. Dans les deux spores, une couche mince de protoplasme fortement colorée apparaît dans les parties périphériques des corps. Si l'on obscurcit le champ de vue du microscope, on peut apercevoir encore tout autour de cette couche fortement colorée une bordure incolore, gaine de la spore fortement réfringente.<sup>1)</sup>

Le processus de la formation des spores chez *Chlamydothrix ochracea* est donc caractérisé, du côté des transformations intracellulaires, par la formation, dans le corps cellulaire des bactéries des corpuscules ellipsoïdes qui ont un protoplasma achromatophile et des granulations chromatophiles.

\* \* \*

<sup>1)</sup> La couche interne fortement colorée de la spore correspond à ainsi nommé *endosporium* (algues, champignons) et la couche externe incolore à *exosporium*.

Dans la vie de *Chlamydothrix ochracea*, autant que j'ai pu l'étudier d'après mes matériaux, on peut distinguer cinq périodes de développement. J'ai donné plus haut la description des individus isolés de chaque stade et une brève caractéristique de chacun. Pour finir avec la partie descriptive, il nous reste à analyser la signification de chaque stade particulier. Quelques-uns de ces stades, comme par exemple stade de végétation, stade de division, s'expliquent par eux-mêmes. En ce qui concerne le stade de formation des spores, il faut remarquer que quoique je n'aie pas observé directement la germination des spores, cependant la morphologie des formations que j'avais appelées spores, ainsi que la régularité avec laquelle elles apparaissent dans tous les cas que j'avais observé, correspond complètement à la morphologie des spores chez les bactéries endosporées. C'est pourquoi j'ai dénommé ce stade — stade de formation des spores, bien que, autant que je sais, il n'y ait dans la littérature qu'une seule mention concernant la formation des spores chez les bactéries filamenteuses, notamment chez BILLET sur la formation des spores chez *Cladothrix dichotoma*. La situation de la spore dans le corps cellulaire chez *Chlamydothrix ochracea* correspond à la situation des spores chez *Bacillus subtilis*, *Bacillus megathérium*, etc.

Le stade de dégénérescence chez *Chlamydothrix ochracea* a été observé par moi assez souvent. C'est surtout dans les cultures vieilles en goutte suspendue, que j'ai observé plusieurs fois des amas compacts et amorphes des filaments fins de couleur jaune clair. A un grossissement plus fort, on pouvait apercevoir dans les filaments isolés des membranes gonflées et des groupes des individus à l'état de dégénérescence sans limites tracées entre les individus particuliers. Souvent, comme il avait été observé par VINOGRADSKY chez *Thiothrix nivea*, on pouvait trouver dans de tels filaments des espaces vides dans la membranes entre les groupes isolés des bactéries. Chez *Chlamydothrix ochracea*, les filaments dégénérés présentent des formations très constantes. Ils sont détruits peu à peu, lentement dans le courant de quelques semaines, et souvent ils deviennent si imbibés des composés de fer qu'il y est impossible de distinguer une structure quelconque à l'exception de membrane épaisse au double contour.

La dénomination „stade de formation des corpuscules sporoides“ n'est que provisoire, et ne représente pas la signification physiologique de ce stade. Il est impossible de dire quelque-chose de précis du rôle que jouent les corpuscules sporoides dans le cycle vital de *Chlamydothrix ochracea*. En s'appuyant sur ce que les corpuscules sporoides apparaissent dans le corps des bactéries en quantité

variable, et qu'ils sont de grandeur variable, il semblerait impossible de leur attribuer un certain rôle spécial dans la vie de la cellule. De l'autre côté cependant, contre ce jugement plaiderait ce que ces corpuscules pour la plupart ont une structure déterminée, une membrane nettement visible, et même dans quelques-uns d'eux on peut apercevoir une structure intime compliquée. Il est très probable que les corpuscules sporoides apparaissent dans ces cas comme formations non seulement analogues aux spores quant à leur structure, mais jusqu'à un certain degré et leurs homologues. Les formations qui correspondent morphologiquement aux corpuscules sporoides chez *Chlamydothrix ochracea*, étaient observées par divers auteurs chez des bactéries, ainsi par exemple, dans ces derniers temps, MENCL a observé la présence de tels corpuscules chez *Azotobacter chroococcum*, et ce non seulement à l'intérieur du corps cellulaire de la bactérie, mais aussi à l'extérieur.

\* \* \*

Dans la partie descriptive de mon étude, je me suis efforcé de représenter la marche du développement de *Chlamydothrix ochracea* d'une manière tout à fait objective, en employant des termes qui ne préjugent rien et ne résolvent point d'avance l'évacuation théorique des parties constituantes du corps cellulaire et de leur rôle dans les phénomènes de la morpholyse et de la morphogénèse cellulaires. Il nous reste encore, après avoir comparé les faits observés, d'en tirer des conclusions d'un caractère plus général, en prenant en considération les faits décrits dans la littérature correspondante, et qui s'y rapportent.

### III. Partie théorique.

#### 1. Comparaison des faits observés et conclusions.

Si nous comparons entre elles les images particulières isolées de structure de *Chlamydothrix ochracea* aux différents moments de sa vie, nous pouvons facilement remarquer que son corps cellulaire est constitué de deux composants principaux: de protoplasme qui se colore plus ou moins fortement <sup>1)</sup> et de toute une série de formations

<sup>1)</sup> Le protoplasme de *Chlamydothrix ochracea* pareillement au protoplasme de certains protozoaires, par. ex de trypanosomes, traité par le mélange de GIEMSA

que celui-ci renferme. Le protoplasme comme tel subit en général très peu de transformations. Dans des cellules plus jeunes, comme cela a lieu pendant les stades de végétation et de division végétative, sa quantité est plus considérable, celle-ci diminue par contre dans les cellules plus vieilles (stade de division générative). De la part qualitative, le protoplasme du corps cellulaire de *Chlamydothrix ochracea* présente une formation assez constante, et il semblerait que morphologiquement il ne serait constitué que d'une seule substance. Si cependant nous examinons avec soin, dans leur consécution réciproque, les dernières phases de la dégénérescence de la première forme et tous les processus du stade de dégénérescence de la deuxième forme, nous devons conclure que le protoplasme du corps cellulaire de *Chlamydothrix ochracea* est composé de deux substances. La première qui constitue la trame du protoplasme, se colore faiblement et est acidophile, la deuxième qui possède un caractère fondamental de la coloration et donne à tout le protoplasme une coloration intense, est distribuée d'une manière uniforme dans tout le protoplasme. Dans les cas normaux, les deux substances, achromatophile et chromatophile,<sup>1)</sup> sont si intimement liées l'une à l'autre qu'elles forment une substance homogène, et ce n'est que dans des cas spéciaux qu'elles se séparent nettement l'une de l'autre (stade de dégénérescence). Parfois la structure du protoplasme du corps cellulaire de certains individus dans le stade de végétation fait aussi l'impression comme si dans la première substance plus faiblement colorée était renfermée une autre substance colorée d'une manière plus intense. Comme produit de transformation de la partie chromatophile, apparaissent des corpuscules que l'on voit dans le protoplasme achromatophile aux dernières phases du stade de dégénérescence, et qui acquièrent ensuite un caractère granuleux de structure.

Les vacuoles contenues dans le protoplasme du corps cellulaire de *Chlamydothrix ochracea* se présentent tantôt en forme des grands espaces incolores, irréguliers, qui occupent toute la partie centrale de la cellule, comme cela a lieu pendant le stade de division

prend normalement une couleur indigo ou bleue avec une nuance violette, contrairement au protoplasme des métazoaires qui dans ce cas se colore en rose. Si l'on emploie une coloration régressive en ayant recours à une différenciation trop énergique ou prolongée, il arrive souvent alors que le protoplasme se décolore par trop et qu'il est coloré en rose (v. le chapitre: „Matériaux et méthode“.)

<sup>1)</sup> Les termes: achromatophile et chromatophile, ne sont employés par moi que dans leur signification purement morphologique.

généralive, tantôt en forme des petites formations arrondies dont le nombre est variable et dont les dimensions sont parfois presque infinitésimales. Il est évident que des vacuoles plus grandes se forment à cause de la croissance de la cellule, lorsque la quantité du protoplasme ne change pas. Les vacuoles plus petites, comme on peut le voir dans le corps des individus dans le stade de végétation, peuvent être remplies d'une substance particulière. Celle-ci, en s'amassant parfois dans une vacuole en grande quantité, lui donne le caractère d'une formation qui présente l'aspect d'un corpuscule régulièrement arrondi se colorant d'une manière toute spéciale. Règle générale, les formations diverses qui se trouvent dans le protoplasme: corpuscules, fils, grains et granulations, sont situées à la limite des vacuoles et du protoplasme, parfois à l'intérieur des vacuoles. On peut l'expliquer d'une manière mécanique, grâce aux propriétés des ainsi nommées „Haptogenmembran“ qui forment la limite des vacuoles et du protoplasme.<sup>1)</sup> Toutes ces formations se trouvent tantôt à la limite de la vacuole, tantôt à son intérieur, suivant les phases de structure atteintes par le milieu de la vacuole, le protoplasme ambiant et les formations situées dans le protoplasme, et suivant les dimensions de la vacuole et de ces formations.

Toute la série des formations qu'on aperçoit dans le protoplasme du corps cellulaire *Chlamydothrix ochracea*, peut être divisée, d'après leur aspect extérieur, en quatre catégories. A la première appartiennent les corpuscules très petits et colorés d'une manière intense, de forme irrégulière qui toujours apparaissent en grande quantité. Dans des cas très rares, ils ressortent faiblement dans le protoplasme pendant le stade de végétation, en forme des granulations extrêmement fines liées morphologiquement à la substance fondamentale. De ces granulations non différenciés morphologiquement, doivent être distinguées les granulations qui apparaissent pendant les stades de division végétative et de dégénérescence. Ce dernier type des granulations ressort d'une manière parfaitement nette sur le fond du protoplasme et est lié, par une série de transitions, à des corpuscules plus grands. Tandis que les granulations qui apparaissent pendant le stade de division végétative ne sont pas liées à la transformation apparente du protoplasme même, dans le premier cas elles

<sup>1)</sup> Je veux attirer l'attention sur ce que la formation décrite plusieurs fois par des auteurs sous le nom de noyau des bactéries composé d'un ou de plusieurs corpuscules renfermés dans une membrane, c'est-à-dire dans un halo clair, peut représenter une vacuole avec des corpuscules qui y ont pénétré d'une manière purement mécanique.

se montrent comme produit des transformations de la substance chromatophile du protoplasme.

A la deuxième catégorie des formations intracellulaires chez *Chlamydothrix ochracea* appartiennent les corpuscules de dimensions variables et de forme plus ou moins régulièrement sphérique. Le nombre de ces corpuscules dans la cellule est soumis à des oscillations. Il est intéressant que pendant le stade de division végétative, dans le protoplasme du corps cellulaire de l'individu qui est à l'état immédiatement précédant la division, ils sont parfois au nombre de deux, tandis que chez les individus qui viennent de se diviser ou même qui sont en train de se diviser, il n'y en a qu'un seul. Pendant le stade de végétation ces corpuscules apparaissent sans régularité définie, mais avec plus de constance pendant le stade de division. Dans les phases initiales du stade de division végétative, il sont pour la plupart plus grands, mais moins nombreux. Chez les individus qui se sont divisés, ils sont plus petits, mais plus nombreux et ils prennent alors l'aspect des granulations dont nous avons parlé plus haut. Pendant le stade de division générative, le nombre de ces corpuscules, dans le protoplasme des individus qui se sont divisés, est considérablement plus petit que chez les individus dans les phases précédentes de ce stade. Pendant ce stade, chez les individus qui sont en train de se diviser ou qui viennent de se diviser, on peut très bien voir, comment les corpuscules dont il s'agit se dissolvent dans le protoplasme. En ce qui concerne l'origine de ces corpuscules, on en peut dire qu'il la tirent du protoplasme, vu que c'est là qu'ils se trouvent sous l'aspect des formations minimes. Certaines images de la structure des bactéries plaident en faveur de ce que ces corpuscules peuvent se diviser en deux parties plus ou moins égales ou bien en plusieurs petites parties. De ces corpuscules qui se trouvent dans le protoplasme du corps cellulaire des bactéries dans les stades de végétation et de division et dans les phases initiales des stades de dégénérescence, de formation des spores et des corpuscules sporoides, se distinguent autant par leur origine que par le rôle qu'ils jouent dans la vie de la cellule, les corpuscules qui apparaissent pendant la première forme du stade de dégénérescence. Nous avons parlé plus haut de leur origine, ici je ne ferai que remarquer encore que tant par leur forme que par leur structure, ils se distinguent des corpuscules dont nous venons de parler. Ils ont une forme irrégulière, oblongue, et, vers la fin du processus, prennent l'aspect des granulations serrées.

Dans cette deuxième catégorie des formations contenues dans le

protoplasme de *Chlamydothrix ochracea* on peut classer aussi des formations que j'avais appelées corpuscules sporoides. Dans les phases initiales de leur développement ceux-ci ne se distinguent guère des corpuscules dont nous venons de parler qui apparaissent pendant d'autres stades, mais vers la fin de leur développement ils présentent une structure particulière, et leur sort dans la vie de la cellule est tout autre. Tandis que les premiers corpuscules sont liés aux phénomènes du métabolisme intracellulaire, qu'ils tantôt s'accroissent graduellement, tantôt diminuent, les derniers s'accroissent seulement et, une fois atteintes certaines dimensions restent intacts, quoique tout le reste du corps cellulaire de la bactérie subisse la destruction.

Les formations avec un corpuscule central en dedans, qui étaient observées par moi chez les bactéries dans les stades de végétation, de division générative et de dégénérescence, occupent la troisième catégorie des formations intracellulaires. Il est bien difficile de dire quelque-chose en ce qui concerne leur genèse, mais, en tout cas, ces formations chez *Chlamydothrix ochracea* présentent des composants des cellules qui ont une structure morphologiquement déterminé et non des formations fortuites. Le plus souvent il m'arrivait de les observer pendant le stade de végétation.

A la quatrième catégorie des formations intracellulaires se rapportent les corpuscules qui ont la forme des petits fils fins ou des petits bâtonnets étroits, de même qu'une formation particulière que j'ai appelée „fil arciforme“. Les corpuscules filiformes se rencontrent dans tous les stades du développement de *Chlamydothrix ochracea* à l'exception des stades de dégénérescence et de formation des spores. Ils sont les plus nombreux dans le protoplasme surtout pendant le stade de division générative. Dans les individus de ce stade ils forment souvent des lignes en zigzag ou bien tout un système des lignes qui se joignent l'une à l'autre et s'entre-croisent. Ils se montrent dans le corps cellulaire des bactéries sans régularité définie. Au début de leur développement, ils ont l'aspect des fils les plus fins de longueur minime et sont tendus d'un corpuscule arrondi de deuxième catégorie à un autre, le plus souvent en travers de la bactérie un peu obliquement. Ensuite, ils s'allongent, deviennent un peu plus gros et gisent parfois librement dans le corps cellulaire. D'autres fois ils apparaissent comme s'ils étaient gonflés, ils perdent alors la netteté de leurs contours et se dissolvent dans le protoplasme.

De ces formations fines et toujours plus ou moins rectilignes il

faut distinguer une autre formation qui ne se trouve qu'en nombre unique dans la partie centrale du corps des bactéries sous l'aspect d'un fil plus gros incurvé en forme d'un arc, et ce seulement pendant le stade de division générative. Cette formation n'est guère liée morphologiquement aux corpuscules arrondis, et les transformations auxquelles elle est soumise, sont en rapport intime au processus de la division de la bactérie.

\*       \*       \*

De la morphologie comparée des parties composantes du corps cellulaire de *Chlamydothrix ochracea* que nous venons de présenter, il résulte que de toutes ces parties différenciés relativement les plus constantes sont les formations de deuxième catégorie qui ont une forme sphérique plus ou moins régulière. Ces formations subissent une série de changements d'un caractère inconstant lesquels ne sont pas liés d'une manière cyclique aux processus génératifs de la cellule. C'est pourquoi il est impossible de les considérer comme éléments nucléaires de la cellule, dans le sens habituel de ce terme. Mais le nom d'éléments nucléaires est encore moins mérité par les autres parties composantes du corps cellulaire. Il n'y a que le protoplasme chromatophile qui, du point de vue de la cytologie élémentaire, peut être considéré, du côté de la physiologie, comme élément nucléaire chez *Chlamydothrix ochracea*. Comme nous l'avons vu, ce protoplasme est lié d'une façon organique aux phénomènes du métabolisme cellulaire, parce que c'est en lui que prennent leur origine les éléments figurés de la cellule. De même, il prend une part active dans les processus génératifs, car chacune des cellules-filles qui viennent de se séparer, contient une partie plus ou moins égale de ce protoplasme de la cellule-mère. Ayant, en règle générale, une structure tout à fait homogène, le protoplasme chromatophile est lié le plus intimement à la partie protoplasmique proprement dite du corps cellulaire. Ce n'est que dans les cas exceptionnels qu'une partie de celui-ci peut acquérir la forme des granulations les plus fines très faiblement différenciées morphologiquement. Comme homologue du noyau, chez *Chlamydothrix ochracea* apparaît donc la formation que j'avais appelée, dans mon dernier travail sur la structure des bactéries, partie nucléaire du protoplasme. Dans la cas donné, le partie nucléaire du protoplasme occupe tout le corps cellulaire de la bactérie, est liée à toute la masse du protoplasme dans le sens propre de ce terme. Du point de vue semblable de la structure des bactéries, il apparaît tout à fait naturel ce fait que pendant le processus de la



division nous ne voyons pas de transposition spéciale des composants de la cellule transposition spécifiquement liée à cet acte. Comme on sait, les arrangements morphologiques qu'on observe d'habitude pendant la division de la cellule, ne forment qu'une expression extérieure d'une transposition pareille des composants de la cellule, du noyau en particulier, laquelle donne la possibilité à chacune des cellules filles d'obtenir une certaine partie, plus ou moins égale, des composants essentiels de la cellule. Si ces composants sont distribués d'une manière uniforme dans tout le corps cellulaire, il n'y a plus de besoin de cette transposition, et le processus de la division se réduit alors, comme cela a lieu notamment chez *Chlamydothrix ochracea*, tout simplement à une séparation de la cellule en deux moitiés.

Dans la littérature récente concernant la structure des bactéries, nous trouvons une série de données qui montrent que les relations structurales, pareilles à celles décrites ci-dessus chez *Chlamydothrix ochracea*, apparaissent aussi chez d'autres bactéries. MITROPHANOW, dans les conclusions de son travail „Sur les parties composantes des organismes bactériens“, dit: „Le que je viens de dire me paraît suffisant pour justifier et expliquer la conclusion déjà précédemment, formulée, concernant le noyau des sulfobactéries colorées, regardé comme une formation morphologiquement inconstante, intimement liée, quant à l'origine de ses parties, à l'état physiologique et, peut être même, à l'accroissement du corps protoplasmique de l'organisme lui-même.“ Plus loin, en analysant les relations structurales „des éléments nucléaires“ au „corps protoplasmique“ des bactéries incolores, cet auteur écrit: „Tout cela parle en faveur d'une liaison organique intime entre les éléments nucléaires et le corps protoplasmique des bactéries incolores, et ressemble complètement à ce que nous avons vu chez les sulfobactéries colorées.“ R. HERTWIG dans son étude bien connue: „Die Protozoen und die Zelltheorie“ écrit de la structure des bactéries: „Die Bakterien und Cyanophyceen sind Organismen, bei denen aber das Protoplasma von einem Chromidialnetz durchzogen ist.“ GUILLIERMOND, en décrivant le cycle évolutif de *Bacillus radiosus* et de *Bacillus mycoides*, dit que le corps cellulaire des individus jeunes est constitué d'un „mélange intime“ de chromatine et de cytoplasme, et que, pendant la division, il se colore en totalité d'une manière intense et uniforme. AMBROŽ écrit que les individus jeunes de *Bacillus nitri* se colorent d'une manière homogène, de même que les individus en train de la division. SWELLENGREBEL, chez les sulfobactéries, à côté des images de

distribution de la chromatine dans le protoplasme, qu'il appelle „Chromatinnetz“ et „zentrale Chromatinansammlung“, décrit aussi „diffuse Chromatinverteilung“. L'acte de division de l'individu est lié à la désintégration de „Chromatinansammlung“ maternelle en deux parties. Et il dit: „Irgendwelche auf eine reguläre Teilung dieser Ansammlung hindeutende Vorgänge habe ich nirgends gesehen“. Ensuite, en tirant de ses données des conclusions théoriques, il écrit: „In den höchst entwickelten Formen tritt eine gewisse Differenzierung in chromatintragendes und chromatinfreies Plasma auf, die gewissermaßen mit der Differenzierung in Kern und Cytoplasma zu vergleichen ist, indem bei den weniger entwickelten Formen eine solche Differenzierung nicht erreicht wird und das Chromatin in einem indifferenten Amphiplasma eingebettet liegt.“

Chez *Bacillus paratyphi*, *B. typhi* et *B. coli*, VAY décrit la coloration intense et uniforme des individus jeunes et de ceux à l'état de division, et il conclut que leur corps cellulaire est constitué d'un mélange de cytoplasme et de chromatine. PÉNAU décrit la structure des jeunes individus de *Bacillus anthracis* comme „phase d'indifférenciation cellulaire“. Dans le corps cellulaire de l'organisme bactérien que j'avais découvert et décrit sous le nom de „*Drepanospira Mülleri*“, je distingue „la partie nucléaire du protoplasme“, chromatophile, tout à fait homogène qui en occupant toute la largeur de la cellule, passe graduellement en sa partie cytoplasmique. Quelques-uns de ces mêmes auteurs, tout en décrivant dans les formes plus adultes des mêmes bactéries les éléments chromatophiles, morphologiquement différenciés du protoplasme, qui présentent une forme arrondie plus ou moins régulière, ont cependant de l'inclination à attribuer exclusivement à ceux-ci la signification des noyaux véritables ou des éléments nucléaires (par ex. PÉNAU). Pour l'instant je laisse de côté la question, combien est difficile l'interprétation exacte de la nature et de la signification des éléments pareils, question dont je m'occuperai dans le chapitre suivant de ce travail; je veux remarquer seulement que les éléments nucléaires dans leur forme véritable doivent être cherchés notamment chez les jeunes individus qui se trouvent en plein épanouissement de leur activité vitale, et surtout chez des organismes comme les bactéries qui nous présentent des formes extraordinairement plastiques lesquelles passent rapidement par les phases particulières de leur développement.

Pendant la division, dans le corps cellulaire de *Chlamydothrix ochracea*, notre attention est attirée par une formation qui se trouve dans la partie centrale de la cellule sous l'aspect de fil arciforme,

qui ensuite se transforme en grain, et occupe alors un point situé sur la limite entre deux individus. L'apparition de cette formation est intimement liée à la division de l'individu et est le précurseur immédiat de la division qui va commencer. Du côté externe, cette formation rappelle celles qui étaient décrites par des auteurs pendant la division de plusieurs bactéries. Chez certaines bactéries elle apparaît sous l'aspect d'un seul grain qui en s'accroissant, donne l'origine à la cloison entre les individus-filles (*Bacillus Bütschli* d'après SCHAUDINN, *Bacillus nitri* d'après AMBROŽ, etc.). Chez d'autres bactéries, elle se montre comme deux grains qui en se confondant, forment la même cloison (*Bacillus sporonema* d'après SCHAUDINN, *Bacillus radicosus* et *Bacillus mycoides* d'après GUILLIERMOND etc.). Cette cloison se fend ensuite en deux moitiés et forme la paroi transversale de la cellule. Cependant la morphologie de la formation décrite par moi sous le nom de fil arciforme est tout autre. Au début de la division cette formation présente l'aspect de bâtonnet incurvé. Lorsque les individus viennent de se diviser, mais les cellules-filles ne se sont pas encore séparées l'une de l'autre, elle est située sur la zone de séparation, en forme de grain. Cette formation présente, peut être, l'homologue très lointain d'ainsi nommée „Zellplatte“ végétale ou de „Zwischenkörper“ animaux (FLEMMING, PRENAU). La signification plus précise du „fil arciforme“ dans le processus de la division n'est pas bien claire. Tout ce que l'on peut dire c'est que toujours, avant la division, il occupe cette place où la cellule se rétrécit, comme s'il déterminait d'avance l'endroit où a lieu la séparation de la cellule en deux moitiés. En tout cas, le fil arciforme n'est lié d'aucune manière au processus de la formation des cloisons transversales dans les cellules-filles.

Parmi les autres formations dans le corps cellulaire de *Chlamydothrix ochracea*, on rencontre le plus souvent celles qui ont l'aspect des petits filaments fin. Des formations semblables qui réunissent les unes aux autres les petites granulations agglomérées en corpuscule sphérique, avaient été décrites par SJÖBRING. Dans ces derniers temps PÉNAU a décrit des formations pareilles chez *Bacillus megatherium*. Voici ce qu'il dit concernant ces formations: „on observe des grains parfois épars dans le cytoplasme, mais souvent aussi agglomérés en tétrades ou en grappes. Ces amas ne tardent pas à s'épanouir, tandis que les couples libérés vont se séparer à leur tour; les deux granulations constituantes s'éloignent, tout en restant réunies l'une à l'autre par un fin tractus. En sorte que, finalement, la cellule se trouve barrée transversalement par un système de

travées claviculaires perpendiculaires au grand axe du bâtonnet cellulaire et par suite sensiblement parallèles entre elles." Ces „petits filaments“ ne constituent d'après PÉNAU qu'une partie composante de ce qu'il appelle „formation basophile“ ou „réticulum basophile“ qui est intimement lié à la formation des spores. Les formations filiformes chez *Chlamydothrix ochracea*; si l'on peut parler du caractère de la coloration des formations aussi fines; sont acidophiles et ont une affinité avec l'éosine, ce qui apparaît un peu plus nettement lorsqu'elles deviennent plus grosses. Temporairement elles sont réunies aux corpuscules basophiles, mais ensuite elles présentent des formations indépendantes. Le caractère basophile de leur coloration chez *Bacillus megatherium* d'après PÉNAU est apparu, peut être, grâce à la méthode de coloration employée. Il est très possible que ces formations se trouvent aussi dans le corps cellulaire des autres bactéries, mais qu'elles n'étaient pas aperçues à cause de leurs dimensions minimales. En ce qui concerne le rôle de ces formations filiformes dans la cellule, il paraît le plus probable que, chez *Chlamydothrix ochracea*, elles ne jouent aucun rôle spécial dans les phénomènes du métabolisme intracellulaire et dans les processus génératifs, mais qu'elles présentent une partie architectonique du protoplasme, dans le genre de cytomitome de FLEMMING.

De tout ce que nous venons de dire il s'ensuit que, chez *Chlamydothrix ochracea*, outre les éléments chromatophiles qui sont intimement liés à la substance fondamentale du corps cellulaire, nous trouvons toute une série de formations morphologiquement hétérogènes, et même aussi physiologiquement. Il est très probable que quelques-unes de ces formations présentent des parties constituantes de l'appareil nucléaire de structure complexe dont la partie la plus constante et la plus essentielle est formée, comme on peut supposer, par les éléments chromatophiles susmentionnés du corps cellulaire. Néanmoins, provisoirement, au point de vue de la cytologie contemporaine, ces derniers sont les seuls éléments que j'ai appelés nucléaires.

## 2. Corpuscules métachromatiques et éléments nucléaires des bactéries.

Comme nous l'avons vu ci-dessus, dans le corps cellulaire de *Chlamydothrix ochracea*, il y a des formations dont la présence dans le protoplasme est assez constante (corpuscules de deuxième catégorie

des stades de végétation et de division), mais dont les dimensions et la configuration sont soumises à des oscillations considérables. Pour déterminer d'une façon plus précise la nature de ces formations laissant de côté leur morphologie, nous devons fixer notre attention sur leur rôle dans la vie de la cellule. Si ces formations jouaient un rôle important dans les processus génératifs de la cellule, elles devraient évidemment pendant ces processus subir des transformations cycliques régulières, tandis que, dans le cas donné, nous ne le voyons pas. Si cependant nous prenons en considération que ces formations sont constamment soumises à des transformations en général dans la vie de la cellule, il nous reste à convenir qu'elles jouent un rôle dans ses processus de caractère végétatif. Rappelons encore que la masse commune des formations dont il s'agit, augmente avant la division, tandis qu'elle diminue pendant et immédiatement après l'acte de la division. Elles sont consommées par la cellule lorsque ses fonctions assimilatrices, du moins du côté externe, se retirent au dernier plan. Cette circonstance nous donne un fondement de convenir que les formations dont il s'agit, se montrent comme éléments des transformations intracellulaires intimement liés à la nutrition de la cellule. De ce côté, elles sont homologues avec des formations décrites par divers auteurs et connues, dernièrement, sous le nom de corpuscules métachromatiques ou de grains de volutine. Autant que je sais, c'est BABÈS qui le premier en 1887 a décrit dans le protoplasme de certaines bactéries des corpuscules qui traités par des solutions alcalines de bleu de méthylène, se coloraient d'une manière métachromatique en rouge („schwarzrot“). BABÈS a appelé ces formations „metachromatische Körperchen“, et après avoir attiré l'attention sur ce que leur présence dans le protoplasme des bactéries n'est pas bien constante, a émis l'opinion qu'elles jouent, peut être, un rôle quelconque dans les processus de la division et de la formation des spores. ERNST a trouvé des formations semblables dans d'autres bactéries, et après avoir pris en considération qu'elles prennent part à la formation des spores, les a appelées „sporogene Körner“ et était enclin même de leur attribuer la nature nucléaire. STEINHAUS a comparé les formations décrites par les deux auteurs cités avec les granulations qui apparaissent dans les cellules animales après leur coloration avec du bleu de méthylène. Après avoir attiré l'attention sur le caractère temporaire de ces formations chez les bactéries, il propose de substituer à la dénomination créée par ERNST une autre moins prétentieuse, celle de „granula“. BÜTSCHLI

a observé des formations semblables dans les sulfobactéries et les cyanophycées dans la partie centrale de leur corps qu'il a appelé „Centralkörper“. En identifiant cette partie du corps avec le noyau, BÜTSCHLI les a prises pour des grains de chromatine et les a appelées „rote Körnchen“, caractérisant ainsi leur coloration rouge à l'aide de l'hématoxyline acidulée de DELAFIELD. SJÖBRING distingue dans le protoplasme des bactéries, suivant la situation dans la cellule et suivant la coloration, deux genres des formations granuleuses. Les unes se trouvent à la périphérie du corps des bactéries sous la membrane, les autres occupent une situation plus centrale. Parmi les dernières il a observé des filaments les plus fins (noyau à l'état de repos) et de telles images de transposition qui ont une ressemblance avec la transposition des éléments nucléaires pendant la mitose. De même, TRAMBUSTI et GALEOTTI ont attiré l'attention sur les transformations diverses des corpuscules colorés dans le corps des bactéries, les ont considérées comme liées à l'acte de reproduction des bactéries et ont attribué à ces corpuscules une nature nucléaire. MITROPHANOW a décrit dans le corps cellulaire de quelques bactéries des petites formations granuleuses, à côté des formations plus grosses auxquelles il a attribué une nature nucléaire. Il compare celles-là aux granules des cellules des métazoaires et les considère comme éléments morphologiques qui serviraient d'indicateurs des transformations intracellulaires. En voulant déterminer d'une manière plus exacte la nature des corpuscules dont il s'agit, A. MEYER et son élève GRIMM ont exécuté leur analyse microchimique. Ils ont appelé volutine la substance de ces corpuscules et ont émis l'opinion que la volutine présenterait un des composés chimiques de l'acide nucléinique. MEYER cite toute une série de réactions de la volutine et de l'acide nucléinique qui corroborent cette opinion. A l'aide de ces réactions il a constaté la présence des corpuscules de volutine non seulement dans le protoplasme des bactéries, mais aussi dans les algues, les champignons et les fougères. Quant au rôle des corpuscules de volutine dans la vie de la cellule, MEYER admet qu'ils présentent des produits nutritifs de réserve. GUILLIERMOND a appelé ces formations „corpuscules métachromatiques“. Il les a trouvés non seulement dans les bactéries à côté des grains qui possédaient les propriétés de la chromatine, mais aussi dans le corps des Saccharomycètes et des Ascomycètes, et il a étudié de plus près leur sort dans la vie de la cellule. Notamment, ces corpuscules, au début de la sporulation, se trouvent dans le cytoplasme

en grand nombre. Dans la marche ultérieure du processus, leur nombre diminue graduellement. Ils se dissolvent dans le protoplasme ambiant, et disparaissent complètement lorsque la spore devient mûre. Prenant en considération que les corpuscules métachromatiques apparaissent dans la cellule comme „produits de réserve“, l'auteur s'incline vers l'opinion qu'ils jouent le rôle des produits de nutrition. GUILLERMOND étudie aussi de plus près la morphologie des corpuscules métachromatiques. A l'état vivant, ils sont fortement réfringents et se colorent à l'aide de Neutralroth; après la fixation, ils présentent une grande affinité avec les couleurs basiques. Traités avec les couleurs d'aniline bleues et violettes ou bien avec l'hématoxyline, ces corpuscules prennent une „couleur métachromatique rouge violacée“. Ils sont d'habitude de forme sphérique et se colorent au centre d'une manière plus faible qu'à la périphérie qui est très chromatophile. Dernièrement, les corpuscules métachromatiques ont été trouvés chez des protozoaires (*Opalina*, *Trypanosomes*), et c'est à eux que quelques auteurs ont rapporté des granulations basophiles observées dans Mastzellen et Plasmazellen. REICHENOW qui a étudié les corpuscules métachromatiques chez *Haematococcus* et dans une hémogrégarine, en s'appuyant sur ses observations, conclut que la vultine présente „Nucleinsäureverbindung“ et „daß es als ein besonderer Reservestoff für das Kerneiweiß (die Nucleoproteide) zu betrachten ist“. Ce produit de réserve et consommé par le noyau lorsque celui-ci n'a pas en quantité suffisante d'albumine riche en phosphore pour sa nutrition. M<sup>me</sup> ERDMANN a décrit des formations semblables aux corpuscules métachromatiques chez les sarcosporidies et a démontré que ces formations, qu'elle avait appelées „runde Körper“, microchimiquement et morphologiquement correspondent aux corpuscules métachromatiques des végétaux et des animaux inférieurs. Quant à leur rôle physiologique, elle dit que chez les sarcosporidies ces formations présentent des produits nutritifs de réserve ou bien des hébergeurs des enzymes toxiques (BEHRING et d'autres). SWELLENGREBEL décrit, dans les bactéries filamenteuses, des corpuscules de vultine à côté des formations auxquelles il attribue une nature nucléaire. Celles-ci, contrairement aux corpuscules de vultine sphériques et réguliers, sont de forme irrégulière aux bords couverts d'aspérités et donnent des réactions caractéristiques de la chromatine. DOBELL, dans son travail sur les bactéries où il décrit la structure de toute une série, comme il appelle, de „formes des bactéries“, mentionne aussi les corps métachromatiques. D'après lui, ils sont caractérisés par la coloration vitale en rouge

à l'aide de Neutralrot, du bleu de méthylène et de Brillantcresylblau. Ils présentent des formations métaplastiques, non vivantes, des matériaux nutritifs de réserve dans la cellule. A côté de ceux-ci cet auteur décrit des corpuscules auxquels il attribue une nature nucléaire, en s'appuyant sur leur morphologie.

Comme nous voyons de ce bref aperçu de quelques données de la littérature, les formations, auxquelles il est le mieux de donner le nom sans présentions de corpuscules métachromatiques, sont très répandues dans les cellules. Nous les rencontrons dans les bactéries si souvent qu'il devient inévitable de prendre toujours en considération leur présence dans le protoplasma des bactéries. Comme plusieurs auteurs décrivent dans le protoplasme des bactéries à côté des corpuscules métachromatiques d'autres corpuscules de la même grandeur et souvent aussi de la même forme auxquels ils attribuent une nature nucléaire, il sera intéressant de donner une caractéristique comparée de ces formations d'après ce que nous trouvons dans la littérature. Nous avons indiqué plus haut que MEYER et GRIMM avaient institué une série de réactions de la substance des corpuscules métachromatiques, c'est-à-dire de la volutine. Ces réactions, semblerait-il, pourraient nous servir de critérium pour distinguer les corpuscules métachromatiques de la chromatine. On a constaté cependant, comme ERDMANN a montré pour les corpuscules métachromatiques des sarcosporidies, que ces corpuscules en présentant les réactions spécifiques de la volutine, présentent en même temps aussi les réactions caractéristiques de la chromatine. Les données acquises à l'aide des méthodes de coloration, nous servent encore moins, comme DOBELL le mentionne. Ce n'est pas tout encore. Certains savants ont démontré que les corpuscules métachromatiques dans des objets différents donnent des réactions différentes. Voici ce qu'écrit REICHENOW à ce sujet: „Diese Verschiedenheit, die eine stärkere oder schwächere saure Reaktion zum Ausdruck bringt, beweist, daß eine völlige chemische Übereinstimmung der Volutine in verschiedenartigen Zellen nicht vorhanden ist. Der Name „Volutin“ ist also im chemischen Sinne ein Sammelbegriff und nur im physiologischen Sinne ein einheitlicher.“ Par conséquent, il faut convenir que la morphologie seule jusqu'à un certain degré, mais surtout le rôle physiologique dans la vie de la cellule (quoique quant à cela les opinions soient divisées), peuvent nous donner des caractères spécifiques pour reconnaître les corpuscules métachromatiques dans le protoplasme.

De l'autre côté, si nous voulons distinguer les corpuscules méta-



chromatiques, dans le protoplasme des bactéries, des formations chromatiques, en s'appuyant sur les caractères particuliers de celles-ci, nous allons rencontrer aussi une série de difficultés. Tout d'abord il faut noter que les investigations microchimiques, malgré toute leur imperfection, ont amené à la distinction de plusieurs espèces de chromatine, tandis que la détermination de la chromatine dans la cytologie contemporaine a surtout un caractère morphologique. HEIDENHAIN écrit: „Daher ist Begriff des Chromatin zunächst geweblicher oder histologischer Natur, ein Symbol für gewisse Teile des lebendigen Kernplasmas.“ Si le critérium biologique est relativement facile à appliquer à la chromatine du noyau des cellules des métazoaires et des protozoaires, comme à la partie la plus caractéristique et la plus apparente du noyau qui par lui-même déjà présente une structure typique, ce critérium est sans comparaison beaucoup plus difficile à appliquer aux formations de chromatine, formations élémentaires, dans le protoplasme des bactéries. Rappelons pour n'omettre rien, que dans les bactéries nous avons affaire avec des formations dont les dimensions s'expriment en dixièmes de micron et dont la grandeur se trouve ainsi à la limite de la visibilité. Comme les formations de chromatine contenues dans le protoplasme des bactéries non seulement peuvent être identifiées avec la chromatine du noyau des cellules des métazoaires et des protozoaires, mais elles sont les seules formations qui peuvent être homologues du noyau, nous y allons appliquer alors le même critérium, principalement de caractère biologique, qui est appliqué ordinairement au noyau. Ce qui est relativement le plus étudié des fonctions végétatives du noyau, c'est justement la transformation de la chromatine. Chez les protozoaires qui, comme organismes unicellulaires, approchent plus près des bactéries, nous est connue la transformation de la chromatine en produits nutritifs de réserve de la cellule (chez *Aggregata* d'après MOROFF) ainsi qu'en d'autres formations métaplastiques. Le caractère biologique du noyau cellulaire, le plus typique et même absolument nécessaire, nous est présenté par des changements cycliques que subit le noyau dans toutes ses parties constituantes pendant la division, d'après l'axiome de la biologie contemporaine qui énonce que chaque cellule-fille doit contenir des parties du noyau de la cellule-mère. Quelques-uns des savants qui avaient étudié la cytologie des bactéries, non seulement ont décrit la division des formations de chromatine dans le protoplasme du corps cellulaire des bactéries, mais ils ont trouvé pendant ce processus dans le protoplasme les chromosomes, le fuseau achromatique

et les centrosomes (VEJDOVSKY, MENCL). Dans ces derniers temps, aucun des auteurs qui décrivaient la division des bactéries n'a plus observé des images de la mitose, et si quelqu'un écrit sur la division des formations de chromatine, il ne parle d'habitude que de leur bipartition simple, directe, de l' Amitose.<sup>1)</sup> Je dois noter que dans beaucoup de cas les descriptions de la division des formations de chromatine donnent l'impression, que la division des éléments de chromatine décrite par ces auteurs, si même elle a lieu, n'a pas toujours le caractère d'un phénomène strictement défini et intimement lié à la division de l'individu lui-même (MENCL, SWELLEN-GREBEL). D'un autre côté, si nous avons affaire avec les phénomènes de la division des formations si infiniment petites que pour la plupart les formations de chromatine dans les bactéries, il devient souvent impossible, en s'appuyant sur l'image microscopique, de résoudre s'il s'y agit de la division de la formation, de sa fragmentation régulière, ou bien simplement de sa bipartition accidentelle. Rappelons encore qu'il ne paraît pas improbable que les corpuscules métachromatiques, pareillement aux trophoblastes des cellules végétales, ne peuvent subir la division dans certains stades de leur développement, d'autant plus qu'entre ces deux espèces des formations on peut apercevoir une certaine ressemblance.

Il est donc pour le moment très difficile d'incliquer une différence nette entre les corpuscules métachromatiques et les formations de chromatine chez les bactéries, à cause de impossibilité de trouver un critérium tout à fait sûr pour ces formations. La question se pose d'elle-même si ces deux espèces des formations ne sont pas liées entre elles génétiquement d'une façon quelconque. Plusieurs auteurs ont décrit chez les protozoaires des cas d'une liaison génétique entre la chromatine du noyau et les produits de nutrition de la cellule. J'ai mentionné déjà plus haut les transformations de caractère végétatif dans le noyau chez *Aggregata*. LÉGER et DUBOSCQ ont lié aux transformations de la chromatine la formation chez les grégaires des grains de paramyle. D'après les observations de ces auteurs chez *Stylorinchus* apparaissent dans le deutomérite des granulations colorées qui sortent du noyau sous l'aspect des plasm-

<sup>1)</sup> Ainsi, par exemple, MENCL, auteur qui avait consacré plusieurs travaux à l'étude de la structure des bactéries, en 1904—1907 décrit un noyau typique chez les bactéries et les images de la division mitotique de ce noyau avec tous les attributs de la mitose classique; mais en 1911, il intitule son travail sur la structure des bactéries: „Nachträge zu den Kernstrukturen und Kernäquivalenten bei Bakterien.“

somes et donnent origine à ces produits de nutrition. DOFLEIN, dans son livre bien connu sur les protozoaires dans le chapitre. „Die Reservestoffe der Protozoen“, écrit: „Ich bin ferner geneigt in dem Chromatin der Kerne und besonders in den färbbaren Bestandteilen der Chromidien zum Teil Reservesubstanzen zu erblicken. Dafür spricht das Verhalten bei Teilung, bei Wachstum usw., auch das Vorhandensein eines glykogenartigen Kohlehydrats in manchen Chromidien.“ GUILLIERMOND a décrit chez les Cyanophycées la formation des corpuscules métachromatiques à l'intérieur du réseau chromatique du noyau. „Ces faits,“ dit-il, „semblent donc nous autoriser à penser que le noyau participe également à la sécrétion des corpuscules métachromatiques dans les autres organismes.“ Les mêmes rapports ont été constatés par moi entre „la partie nucléaire du protoplasme“ et les corpuscules métachromatiques chez *Drepanospira Mülleri*, organisme unicellulaire, parasite des paraméciums. Il semblerait cependant que contre les rapports intimes entre les éléments nucléaires et les corpuscules métachromatiques chez les bactéries parle ce fait que ceux-ci supportent la coloration vitale, tandis que ne se laissent colorer de la même façon que les parties paraplasmiques, mortes du protoplasme (EHRlich).<sup>1)</sup> On peut répliquer contre cela, que dans les processus du métabolisme de la cellule, dont l'expression extérieure consiste en métamorphose constante de ses parties constituantes, il existe une série de gradations. Le même élément composant de la cellule, à un certain moment, peut être une partie intégrale d'une substance vivante active, tandis qu'au moment suivant il se présente comme inclusion qui ne joue dans la vie de la cellule qu'un rôle défini.

Les corpuscules métachromatiques subissent, dans la vie de la cellule, une série de changements. Génétiquement ils doivent être liés à la partie vivante de la cellule, car si l'on leur attribue le rôle des produits de nutrition de la cellule, même dans un sens restreint, il est impossible de nier que leur substance, avant de prendre l'aspect des formations figurées qui servent spécialement à ce but, doit être soumise au processus de la naturalisation dans la partie vivante de la cellule. Il faut supposer que morphologiquement au processus de la formation des corpuscules métachromatiques

---

<sup>1)</sup> Il est remarquable que la coloration vitale des corpuscules métachromatiques change son caractère après la mort de la cellule. Ainsi, dans le cas de coloration vitale à l'aide de Neutralrot chez *Amoebidium parasiticum*, d'après RAABE, les corpuscules métachromatiques se colorent en rouge ou en rouge carmin, tandis qu'au moment de la mort de l'individu ils prennent une nuance rose diffuse.

dans la cellule participent et les éléments nucléaires à côté du protoplasme. Les corpuscules métachromatiques une fois formés peuvent se séparer en deux ou même en plusieurs parties, peut être même se diviser dans certains stades de l'évolution. Pendant les processus végétatifs dans la cellule, il se dissolvent graduellement dans le protoplasme. Participant sans doute aux phénomènes du métabolisme cellulaire, les corpuscules métachromatiques ne sont pas en rapport direct avec des processus génératifs de la cellule. A l'aide des méthodes d'examen contemporaines ils ne peuvent pas chez les bactéries être distingués avec précision des formations nucléaires. Il est bien possible que les corpuscules métachromatiques constituent une partie intégrale de l'appareil nucléaire des bactéries complexe et original, dont les parties particulières supportent diverses fonctions physiologiques dans la vie de la cellule.

### 3. Quelques remarques concernant la structure des bactéries et la théorie cellulaire.

Les opinions des divers auteurs concernant la structure des bactéries discordent pour le présent. A côté d'une opinion qui nie tout à fait l'existence des éléments nucléaires ou de leurs équivalents, une autre, toute opposée, est soutenue par quelques savants. c'est-à-dire que les bactéries possèdent un vrai noyau cellulaire. Entre ces deux opinions extrêmes, le milieu est occupé par une troisième opinion d'après laquelle les bactéries ont des éléments nucléaires plus ou moins différenciés. Enfin, il existe encore une opinion qui énonce que tout le corps cellulaire des bactéries est analogue au noyau cellulaire. Je vais passer maintenant à une définition plus précise des opinions particulières à l'aide des citations des travaux correspondants. Un des représentants de la première opinion concernant la structure des bactéries, A. FISCHER accepte que le corps des bactéries est constitué de protoplasme qui contient des grains colorés d'une manière intense. „Da aber ebenso oft mehrere,“ écrit-il, „selbst viele solcher Körner in einer Zelle enthalten sind (fig. 56 und andere), so fehlt jeder gute Grund, sie als Kerne zu deuten, solange nicht noch anderes als die kernähnliche Färbung dafür anzuführen ist. Auch zur Teilung der Zelle stehen die Chromatinkörner in keiner Beziehung. Man wird sie einstweilen als Reservestoffe, die Bakterienzelle als kernlos anzusehen haben.“ Parmi les représentants de la deuxième opinion les plus connus sont VEJDovsky et

MENCL,<sup>1)</sup> et tout récemment PÉNAU.<sup>2)</sup> Voici ce que dit celui-ci dans la conclusion de son deuxième travail sur bactéries: „Le noyau remarquablement typique, mais transitoire, du *Bacillus anthracis* semble donc participer aux phénomènes de divisions actives de la bactérie, à son expansion dans l'espace. Il constitue un noyau trophique, son rôle sous cette forme s'arrête là.“ Mais c'est la troisième opinion qui est admise pour le présent par la plupart des savants. La base de cette opinion avait été posée par SCHAUDINN dans ses deux travaux bien connus sur la structure des bactéries.<sup>3)</sup> Ensuite cette opinion s'était un peu élargie et a été adoptée par GUILLIERMOND et quelques autres savants. DOBBELL, un des adeptes de cette opinion, termine ainsi son grand travail sur la structure des bactéries: „The form of the nucleus is variable not only in different Bacteria, but also at different periods in the life-cycle of the same species. The nucleus may be in the form of a discrete system of granules (chromidia); in the form of a filament of variable configuration; in the form of one or more relatively large aggregated masses of nuclear substance; in the form of a system of illergutarly branched or bent short strands, rods or networks; and probably also in the vesicular form characteristic of the nuclei of many animals, plants and protists.“ Enfin, la quatrième opinion est professée pour la présent par RŮŽIČKA et par AMBROŽ. Celui-ci écrit à cet égard: „so scheint es mir am wenigsten gezwungen zu sein anzuerkennen, daß der *Bac. nitri*, indem er eines Zentralkörpers, eines ausgebildeten echten Kernes entbehrt und auch kein echtes Cytoplasma besitzt, des weiteren ein Gebilde ist, das, wie oben gezeigt, nichts Gemeinsames mit Chromidialsystem hat, am besten als ein relativ einfaches gebautes Gebilde, als eine Cytode

<sup>1)</sup> Des études de ŠULC (*Schizosaccharomycètes*) et des miennes (*Bacilopsis stylopygae*) il résulte que les organismes, sur lesquels ont été élaborées les opinions de VEJDovsky et primitivement de MENCL, forment un groupe systématique particulier, distinct des bactéries. C'est pourquoi je cite PÉNAU qui dans ses recherches avait affaire incontestablement avec les bactéries.

<sup>2)</sup> Ici aussi on peut rapporter l'opinion de HARTMANN qui mentionne l'existence chez les bactéries de „primären Karyosomkernes“.

<sup>3)</sup> SCHAUDINN a décrit un système chromidial dans les bactéries, en donnant à ce terme une signification purement morphologique, tandis qu'à présent ce terme a reçu une signification spéciale qui ne peut pas être appliquée à des formations colorées éparses dans le protoplasme des bactéries.

im Sinne HAECKEL's und gleichzeitig als ein in seinem Ganzen dem Zellkerne analoges Gebilde aufzufassen ist ...“ Comme nous voyons de ce brez aperçu des opinions particulières concernant la structure des bactéries, les opinions des divers auteurs sont directement opposées les unes aux autres. La cause principale de ces contradictions se trouve dans cette circonstance que la cytologie contemporaine n'a pas une définition précise de la notion du noyau cellulaire, tant au point de vue chimio-morphologique que biologique. SCHWANN avait donné la définition suivante: „der Zellkern ist ein Körperchen von sehr charakteristischer Form, durch welche er in der Regel leicht erkennbar ist“. Et nous devons convenir que même à présent, bien qu'il soit passé depuis soixante treize ans, les savants dans plusieurs cas ont recours à cette définition. Autant qu'il s'agit des formations aussi spécialisées que les sont les noyaux des cellules des métazoaires, cette diagnose peut être encore suffisante. Tandis que déjà chez les protozoaires nous rencontrons un tel polymorphisme de la formation homologue au noyau cellulaire des métazoaires et sa physiologie tellement complexe que même le présent niveau de nos connaissances ne nous donne aucune possibilité de nous y orienter. Je ne vais pas y toucher toute une série de causes de caractère historique et méthodologique qui ont beaucoup contribué à la formation des diverses opinions concernant la structure des bactéries et qui ont été citées brièvement par moi dans mon dernier travail sur la structure des bactéries.

Des données de la littérature concernant la structure des bactéries, malgré leurs conclusions théoriques contradictoires, nous pouvons extraire deux propositions, importantes pour la cytologie. Il faut reconnaître tout d'abord la variabilité extraordinaire des parties constituantes du corps cellulaire des bactéries, en dépendance de l'état physiologique de l'individu et de la place que celui-ci occupe dans la systématique, ensuite une liaison extrêmement intime entre la substance fondamentale du corps cellulaire et les éléments nucléaires qui y sont contenus. Cette liaison, en certains cas, a un tel caractère qu'il est impossible de parler des éléments nucléaires morphologiquement déterminés. Il n'y a pas alors de délimitation, au moins de caractère morphologique, entre deux parties constituantes de la cellule, son cytoplasme et son caryoplasme, dont l'existence simultanée sous l'aspect des formations individualisées, définit la cellule du côté morphologique (SCHULTZE). Le corps des bactéries ne peut alors être appelé cellule qu'au sens physiologique

(SCHENCK, HEIDENHAIN), comme organisme capable de vivre, comme „Elementarorganismus“ du sens attribué à ce terme par GURWITSCH. A ce point de vue, sont dépourvues de fondement toutes les analogies qui sont tracées souvent par des auteurs entre les parties constituantes des cellules des métazoaires, leur protoplasme et leur noyau, d'un côté, et le corps des bactéries de l'autre. Car en comparant, tant au général qu'au particulier, d'un côté le corps cellulaire des bactéries et de l'autre les composants de la cellule, on est obligé de se guider, en première ligne, au moyen du critérium physiologique et de parler tout d'abord de l'homologie. Par conséquent, il est impossible d'appeler les bactéries cytodes au sens de HAECKEL, car l'idée de cytode est apparu, comme résultat des conceptions théoriques de caractère purement morphologique. De même, il est impossible, en s'appuyant sur les mêmes considérations, de reconnaître les bactéries comme équivalents du noyau cellulaire. Il ne faut pas aussi comparer de trop près les composants du corps cellulaire des bactéries et les parties constituantes du corps des protozoaires, en s'appuyant uniquement sur leur ressemblance morphologique. Toutes ces comparaisons et ces analogies sont des survivances historiques de ce temps où toute la théorie cellulaire par excellence avait un caractère morphologique. Les mêmes considérations m'obligent de reconnaître comme inadmissible l'opinion suivant laquelle les bactéries représenteraient des organismes élémentaires libres (Autoblasten d'ALTMANN), équivalents à des organismes élémentaires théoriques dont les colonies constitueraient la cellule (Cytoblasten d'ALTMANN).

Les propositions posées ci-dessus concernant la structure des bactéries réunies à d'autres données de la cytologie, jettent quelque leur sur la physiologie du noyau cellulaire et sur sa morphologie. Dans les cellules des métazoaires, le noyau et la protoplasme ont un type de structure morphologiquement défini. Ce type se répète presque constamment, et il est identique dans diverses cellules, abstraction faite seulement de ces particularités de leur organisation qui apparaissent secondairement comme résultat d'une spécialisation bien avancée des cellules considérées isolément. La configuration de ces parties constituantes de la cellule change, dans les processus végétatifs et génératifs, suivant son type déterminé, la même pour toutes les cellules. Le type de structure de la cellule des protozoaires présente plus de diversité. Nous sommes donc obligés de parler de plusieurs types de structure des protozoaires. La corrél-

lation des parties constituantes de leur corps est soumise à des métamorphoses multiples. Les noyaux de ces cellules, dans les différents groupes systématiques, non seulement se distinguent morphologiquement les uns des autres, mais subissent divers changements dans les processus aussi importants que l'est celui de la reproduction. „Die Kerne und die Mitosen der Protistenzellen“ — écrit HARTMANN — „sind mithin, und das ist eines der wichtigsten Ergebnisse unserer Betrachtung, nicht miteinander homolog.“ Pour le moment, on ne peut guère parler de la cytologie comparée des bactéries, néanmoins il est possible de dire, avec une certaine part de probabilité, qu'il y a beaucoup de types de structure des bactéries, que leur type est complexe et très pléomorphe.

En s'appuyant sur ce que nous venons de dire, nous pouvons convenir que, dans son développement phylogénique, le noyau cellulaire est passé par les stades pendant lesquels non seulement il n'avait pas un type de structure déterminé et universel, mais dans le cycle vital de la cellule il accomplissait diverses fonctions physiologiques. Le type universel de structure des cellules des métazoaires ainsi que les fonctions physiologiques définies de leurs principales parties composantes, de noyau et de protoplasma, ne constituent pas des propriétés élémentaires originelles de la cellule. Ils ne sont apparus que comme résultat de phylogénèse de la cellule avec l'accroissement de la spécialisation de ses fonctions vitales principales. Par conséquent, nous n'avons aucun droit, à priori, de chercher dans les bactéries des éléments nucléaires qui auraient nécessairement la forme typique ou les parties constituantes du noyau cellulaire des métazoaires ou de l'appareil nucléaire des protozoaires. En déterminant les propriétés physiologiques de l'appareil nucléaire des bactéries dans la vie de la cellule, nous devons suivre les données de la cytologie comparée avec précaution, l'homologie de cet appareil avec les éléments nucléaires des organismes unicellulaires n'étant probablement que très éloignée.

\* \* \*

En s'appuyant sur les données actuelles concernant la structure des bactéries, il faut convenir que la partie essentielle de leur appareil nucléaire est constituée des éléments chromatophiles liés d'une manière organique à la substance fondamentale de leur corps cellulaire, qui en certains cas prennent l'aspect d'éléments de dimen-



sions et de forme variables, plus ou moins individualités morphologiquement. La morphologie de ces éléments, dans tous les cas, ne présente rien d'essentiellement caractéristique, mais elle est déterminée par la place de l'individu dans la systématique, par son âge et par son état physiologique. En conséquence de la particularité de leur rapport structural à la substance fondamentale de la cellule, les éléments chromatophiles ne subissent pas des transformations cycliques régulières pendant la division cellulaire. Une autre partie composante de l'appareil nucléaire des bactéries est constituée des corpuscules métachromatiques. Dans les stades terminaux de leur développement, ceux-ci sont en relation intime avec les processus végétatifs de la cellule, avec sa nutrition. Outre ces deux parties de l'appareil nucléaire des bactéries, on réussit, dans le corps cellulaire des bactéries, à mettre en évidence d'autres composantes qui constituent, peut être, une partie intégrale de cet appareil; mais en ce qui les concerne, nous avons trop peu de données de comparaison.

Au cours des recherches dont je viens de donner les résultats j'ai profité des ressources du Laboratoire d'Anatomie comparée de l'Université Cracovie. Qu'il me soit permis de présenter ici mes vives remerciements à M. le Prof. HOYER, directeur de cet établissement. Je remercie bien en même temps à ma épouse Mme BRONISLAVA pour son aide dans l'achèvement de ce travail.

Cracovie, l'hiver 1911.

---

### Supplément.

Pendant que mon travail, concernant la structure et le développement de *Chlamydothrix ochracea* se trouvait à l'imprimerie ont parues trois nouvelles traitant la structure des bactéries et méritant une grande attention.

PÉNAU, dont je fai mention dans le texte de mon travail de son étude sur la structure du *Bacillus megatharium* et du *Bacillus anthraxi* a publié un grand travail sous le titre: „Contribution à la cytologie de quelques microorganismes“ (Revue générale de Botanique A. 24, 1912). Dans ce travail l'auteur mentionne les données de ses deux dernières études sur la structure et le développement des bactéries endospore en les élargissant quelquefois et il

y ajoute des faits nouveaux sur les champignons inférieurs. Quant à la structure des bactéries, nous trouvons peu des nouveaux faits en comparaison avec les deux études précédentes, mais ce qui nous intéresse ce sont les tableaux, qui manquaient dans les travaux précédents. Malheureusement la reproduction de ces tableaux laisse beaucoup à désirer, il paraît, qu'ils ne donnent pas une image vraie des préparations, mais cependant ils nous permettent de connaître le matériel que l'auteur avait à sa disposition et sur lequel il basait ses théories. En considérant ces tableaux j'ai été frappé en voyant l'image, que l'auteur donne comme un noyau typique, renfermant le nucléo-hyaloplasme et le réseau chromatique, nommé „noyau vésiculeux“ une structure qui m'a paru la plus énigmatique. On doit supposer que cette structure n'est qu'une vésicule renfermant un amas intracellulaire, dont j'ai parlé dans mon travail. En comparant les bactéries représentées aux tableaux nous pouvons juger, que la présence et la configuration de cet amas n'est pas un phénomène stable et typique, mais dépend plutôt des conditions physiques, de divers stades de la structure des parties principales de la cellule. Pour pouvoir cependant énoncer son opinion définitive sur cette structure aussi bien que sur une autre que l'auteur nommé „noyau massif“ il faudrait refaire ses observations sur le même matériel, ou au moins voir ses préparations sous microscope.

Le second travail qui doit être mentionné ici, c'est un volumineux livre du professeur MEYER: „Die Zelle der Bakterien“. Ce livre contient non seulement la morphologie des bactéries, mais encore différentes questions qui concernent ce groupe intéressant. Mon intention n'est pas d'entrer dans les détails de ce livre intéressant, ce qui pourrait, trop nous éloigner de mon thème qui n'est nullement un travail polémique, mais je ne puis omettre quelques remarques concernant les questions du noyau des bactéries.

Dans les premiers chapitres de son livre MEYER discute le problème de la situation des bactéries dans la systématique. Après avoir analysé les avis des botaniciens et des zoologistes, il admet, que les bactéries (*Schizomycetes*) forment un groupe des champignons d'une provenance phylogénique la plus inférieure et affiliée aux ascomycètes. Plus loin il attaque ces botaniciens et zoologistes, qui, selon leur spécialité attribuent à la cellule des bactéries aussitôt toutes les qualités d'une cellule végétale, ou bien ceux d'une cellule animale. Néanmoins regardant les bactéries comme appartenantes au groupe des champignons, l'auteur tombe dans la même faute, il cherche et trouve des analogies bien fines entre la structure des

champignons et celle des bactéries. S'appuyant là-dessus il se sert dans la suite de la nomenclature propre au groupe des champignons p. ex. oïdium, sporangium etc.

Plus loin dans les chapitres sur la cytologie des bactéries, MEYER cite les avis d'un long rang d'auteurs. Les résultats des travaux ainsi que les opinions théorétiques des auteurs sont interprétés par l'auteur d'une façon toute personnelle; il semble quelquefois que les auteurs se contredisent eux-même en faveur des opinions de MEYER. Toute structure, de la manière qu'elle soit nommée par l'auteur, mais qui trahit la plus légère ressemblance avec le noyau au avec les corpuscules métachromatiques, est par M. rangée parmi ceux-ci. Au contraire une structure qui ne peut tomber entre une des catégories citées par l'auteur, il la regarde comme un produit artificiel. Les opinions des auteurs sont quelquefois citées incorrectement.

Je me bornerai à citer seulement les paroles, qui ont rapport au Prof. MITROPHANOW, de qui j'ai l'honneur d'être l'élève et dont les opinions sur la structure des bactéries ont formée la base de mon point de vue sur cet objet. MEYER écrit: „Eine ebenfalls unrichtige Ansicht vertrat NADSON (1895). Er sagt S. 72 von den kleineren Bakterien: „der undifferenzierte Protoplast solcher Bakterien enthält in sich potentiell nicht nur den Kern (Zentralkörper) allein sondern auch das Protoplasma. Er entspricht also dem ganzen Protoplasten anderer Organismen“. Ähnlich stellt sich MITROPHANOW die Sache vor (1893).“ Tandis que MITROPHANOW en parlant du noyau des bactéries dit: „Ainsi le noyau des chromatiums et des organismes leur ressemblant n'est pas une formation stable et bien différenciée comme nous sommes habituées de le voir dans les tissus des métazoaires, ou chez les unicellulaires menant une vie libre, au contraire, il change de forme selon l'état physiologique de l'organisme. Il existe un rapport de plus étroit entre le noyau et le protoplasme et même quelquefois on voit le noyau dispersé régulièrement dans le protoplasme.“ Plus loin, dans le courant du chapitre: „Le caractère du noyau des bactéries“ dit MITROPHANOW: „Tout ce qui a été énoncé nous permet la conclusion, qu'on ne peut nullement regarder les bactéries comme des organismes privés de noyau; de même qu'on ne peut les prendre pour de pures noyaux. Ce sont des cellules plus ou moins différenciées, aux noyaux plus ou moins distincts.

Il faut ajouter encore que l'opinion citée de MITROPHANOW et adoptée dans les derniers temps par GOTTSCHLICH (Handbuch der pathogenen Mikroorganismen. — W. KOLLE u. A. WASSERMANN.

II. Ergänzungsband 1909) fut minutieusement discutée par MEYER, lequel, je ne sais pas pourquoi, l'attribue à ZETTNOW (neue ZETTNOW'sche Theorie p. 39).

Ces quelques remarques, concernant les données bibliographiques du livre de MEYER suffiront, je voudrais maintenant présenter ses propres opinions sur la structure des bactéries.

Dans ses premiers études MEYER se servait d'une technique assez primitive. Il écrit: „Da die Kerne der Pilze Jod und Rutheniumrot leicht aufnehmen, versuchte ich auch diesen Kern (des bactéries) mit den beiden Stoffen zu färben und fand, daß dieser Kern gegen sie ebenso reagierte wie die Pilzkerne.“ Les bactéries ont été teintées au moyen de ces deux méthodes dans un état vivant, ou fixées avec de l'acide osmique. Quelquefois elles étaient colorées vivantes avec des solutions faibles du bleu de méthylène. La coloration des bactéries qui doivent servir aux études cytologiques dans un état vivant peut être admise seulement sous deux conditions nommées par MITROPHANOW.<sup>1)</sup> Lui le premier se servit du bleu de méthylène pour la coloration in vivo des bactéries: Il est avant tout d'une grande importance que le bleu de méthylène fût préparé spécialement pour la coloration in vivo afin, que la solution ne fût pas assez forte, ensuite il faut de temps en temps vérifier les bactéries sous microscope, pour pouvoir distinguer les stades normaux de ceux qui ne se montrent qu'après la mort. Quant à l'acide osmique, il faut le remarquer, que c'est le pire fixateur pour les bactéries, qui laisse paraître dans la cellule des structures artificielles (moi-même, je pus remarquer après avoir employé ce réactif-là, des structures artificielles alvéolaires, pareilles à celles de BÜTSCHLI). La même chose observait PRAŻZMOWSKI (A. PRAŻZMOWSKI: *Azetobacter-Studien*. Bull. Intern. de l'Acad. des Sciences de Cracovie 1912, No. 3 B). A l'aide des méthodes, nommées plus haut, MEYER étudiait la structure de *Bacillus asterosporus* et y voyait un noyau typique. C'est dans un sporangium vivant (d'après la nomenclature de MEYER) qu'il a pu voir „le noyau“ pour la première fois. Au moyen de la coloration il remarqua chez des individus végétaux un ou deux „noyaux“, tandis que ceux qui étaient en train de se diviser, en possédaient trois ou quatre. Chez des microorganismes jeunes, l'auteur ne voyait sus au contraire de „noyau“, de même

<sup>1)</sup> L'élève de MEYER GRIMM, à ce que dit dans son livre MEYER lui-même, attribua la priorité de l'adaptation de cette méthode à MEYER, mais il s'en servit pour la première fois en 1897, tandis que MITROPHANOW en usait pour colorer les bactéries en 1893.

que chez des individus vieux, qui entraînent dans la période de formation des spores il le voyait seulement rarement. — En 1899 MEYER se servit, pour étudier la cytologie des bactéries, du formol comme réactif et de la fuchsine pour la coloration (après la fixation il colorait les objets sans les laver). Cette méthode ne peut nullement être regardée comme une méthode cythologique, car formol peut être difficilement regarder comme un réactif histologique non seulement cythologique. Quant à la fuchsine elle donne des images peu fines, peu transparentes. C'est à l'aide de cette méthode que MEYER a pu trouver pour la première fois le „noyau“ pendant la période de la formation des spores chez *Bacillus tumescens*. Parmi les stades végétatives, voyait l'auteur dans les préparations fixées et colorées d'un à six „noyaux“.

C'est dans le même travail, que MEYER cite les observations qui lui ont permis de reconnaître la structure, dont nous avons parlé plus haut, pour un noyau typique. Cette structure, écrit l'auteur, ne peut être rien qu'un noyau, ou bien un produit ergastoplastique (ergastisches Gebilde). Le nombre constant et la constante grandeur de ces structures dans les cellules semblables, ainsi que leur apparition dans les spores et dans les embryons avant la formation de la graisse et leur permanence pendant le changement de la spore au sporangium dénie la seconde supposition. Au contraire, les changements qu'elles subissent pendant la formation des spores, laissent juger, que ces structures font analogie aux noyaux des autres champignons. La plus grande partie des spores renferme un seul „noyau“; pendant le développement de l'embryon le nombre des „noyaux“ se multiplie et on peut observer divers stades de leur division. „Wenn nun“ — conclue l'auteur — „auch mit alledem kein absoluter Beweis dafür erbracht ist, daß diese Kerne normale Zellkerne sind, so ist doch die Wahrscheinlichkeit für diese Annahme eine sehr große. Sollen sie keine Zellkerne sein, so mußten sie neue Organe der Zelle sein, welche die größte Aufmerksamkeit verdienen würden.“

Aréons-nous sur les conclusions citées de l'auteur. Il est nécessaire de remarquer, que le soi-disant „noyau“ de l'auteur, qu'il observait dans divers stades du développement des bactéries n'est qu'un individu morphologique conservant la même grandeur et la même place dans la cellule loin de conserver toujours les mêmes fonctions physiologiques. C'est sur le fait de la présence du „noyau“ chez les individus, entrants dans le procès de la formation des spores et dans les spores-mêmes, et de l'analogie de cette formation

avec le noyau des champignons, que l'auteur base son raisonnement. Un long rang d'auteurs (AMBROŽ, GUILLIERMOND, FRENZEL, PÉNAU, SCHAUDINN etc.) constatent chez les bactéries pendant les premières phases du procès de la formation des spores, un corpuscule rond, qui leur semble avoir quelques rapports à la formation des spores. La présence de ce corpuscule rond, spores chez les bactéries endospores qui, dans un certain moment se colore vivement était souvent observé mais les opinions sur sa signification manquent de conformité. Il serait difficile de lui accorder le nom de noyau, si ce n'est que pour cette cause qu'il change lui-même en une spore, selon tels auteurs que SCHAUDINN, SCHEPIELEWSKI etc. En général le moment de la formation des spores est le moins convenable à la solution du problème de l'existence du noyau dans les cellules des bactéries. Pendant cette période il est facile d'indiquer comme un noyau une structure liée génétiquement avec la spore même. A part cela, toutes les fonctions vitales de la cellule, étant, pendant le procès de la formation des spores, abaissées jusqu'au minimum, on ne pourrait vraiment s'attendre à trouver les parties de la cellule intactes.

Ce qui est le plus grave dans les observations de MEYER, c'est la division de ce soi-disant „noyau“ qu'il a pu observer. Ceci serait une preuve physiologique, que le corps observé a vraiment quelques analogies au noyau de la cellule; mais cette preuve serait quand même loin d'être irrécusable. Comme affirme MEYER lui-même il est bien difficile de suivre tous les stades de la division du noyau des bactéries et on peut bien commettre, une faute dans l'interprétation des figures étudiées. Il n'est pas exclu (à ce qui me paraît d'après mes études sur *Chlamydothrix ochracea*) que ce „noyau“ de MEYER est une structure toute spéciale ayant quelque ressemblance avec les trophoblastes des plantes qui, eux aussi, peuvent se multiplier. MEYER lui-même dans le phrase cité ne nié pas cette supposition. Enfin je trouve indispensable de remarquer que l'auteur n'a pas pu trouver un „noyau“ chez les individus jeunes de *Bacillus asterosporus*. C'est un fait d'une grande importance parce que le noyau, comme nous le savons, jouant un rôle indispensable dans les procès vitaux de la cellule, il ne pourrait pas manquer au moment où ces procès sont très intensives. Et pourtant aucun auteur qui prétend chez les bactéries l'existence d'un noyau distinct n'ont pu le trouver chez tous les individus jeunes. Ainsi PÉNAU en étudiant *Bacillus anthracis* et *Bacillus megathærrium* constate chez des individus au protoplasme basophile une „phase d'indifférenciation

cellulaire“, où il ne trouve point de noyau. De même PARŻMOWSKI après avoir trouvé un noyau typique chez *Azotobacter croococcum* parle ensuite de: „ein diffuses Stadium, in welchem die Kernsubstanz diffus im Zellplasma verteilt ist und vom individualisierten Zellkern oder von geformten Kernelementen in der Regel nichts zu sehen ist.“

Pour s'assurer de l'existence du noyau au moment de la formation des spores, MEYER étudiait encore le *Bacillus amylobacter*. Il se servait des bactéries vivantes ou bien fixées avec de l'eau bouillante ou avec le réactif de FLEMMING<sup>1)</sup> et colorées avec de l'hématoxyline, à l'aide des procédés, convenants peu aux études cytologiques sur le noyau cellulaire. Ces nouvelles observations ont données, selon l'auteur les mêmes effets, ce qui lui permit de garder son opinion, il serait alors inutile de s'y atarder.

Il suffit de mentionner, que dans ce travail ainsi que dans les précédents le point de départ des raisonnements de l'auteur étaient sur bases l'analogie de la cellule des bactéries avec celle des champignons et sur la présence du „noyau“ pendant la formation des spores.

MEYER cite dans son livre un long registre des réactions microchimiques, qui, selon lui permettent de différer la structure regardée par lui comme un noyau, des autres qui lui ressemblent par leur grandeur et leur forme, mais qui renferment la graisse, le glycogène et la volutine.

Serait-il même possible de distinguer à l'aide de ces réactions la graisse et le glycogène d'un part, du noyau, dont la nature biologique et chimique diffère tellement des substances nommées, il resterait à discuter la possibilité de la distinction à l'aide des méthodes microchimiques du noyau ou pour mieux dire la chromatine, de la volutine. J'ai discuté cette question dans un des chapitres du travail présent en parlant des corpuscules métachromatiques, il est donc inutile d'en parler maintenant. J'ajouterai seulement que MEYER me semble avoir trop de confiance dans les réactions microchimiques, tandis que chaque cytologue, spécialement lorsqu'il eut à faire avec les protozoaires peut le dire que leur signification est bien relative, particulièrement quand on étudie les objets dont la grandeur atteint à peine les dixièmes parties du microne (le „noyau“ des bactéries selon MEYER présente une grandeur de

<sup>1)</sup> La première méthode ne peut pas être employée pour les études cytologiques, la seconde spécialement pour la fixation des bactéries, manque souvent d'effet, de plus le réactif est difficile à laver.

0,3  $\mu$ ). Outre cela il faut toujours s'attendre à des grandes difficultés de la part des propriétés optiques de ces corps.

En parlant des publications récentes je ne dois pas oublier de citer un travail bien intéressant de PRAŽMOWSKI sur la bactérie *Azotobacter chroocorcum* ayant d'ordinaire la forme d'un bâtonnet ou d'un coc. Grâce à l'amabilité de l'auteur je pus observer quelques stades du développement de cet intéressant microorganisme sous microscope, mais ces observations ne me permettent dénoncer une opinion nette de la structure de cette bactérie. PRAŽMOWSKI étudiait les microorganismes vivants dans une goutte suspendue ou bien colorées *in vivo*, et sur les préparations stables. — Il employait comme colorant le bleu de méthylène (dont la solution était trop forte 1 : 10—30) et plus souvent encore d'une faible solution (il ne nomme pas sa concentration) du vert de méthylène et de la fuchsine. C'est surtout la seconde de ces méthodes qui a donné à l'auteur des images nettes, quoiqu'il est bien difficile de la nommée une coloration *in vivo*. L'auteur assure que les bactéries restent dans ces colorants longtemps vivants. Les méthodes de la fixation sont loins d'être irréprochables. Avant de plonger les objets dans des liquides fixateurs l'auteur les séchaient et les laissaient dans le thermostat à la température de 37 - 40° C pendant une heure. Chacun de ces procès doit nécessairement conduire à des changements graves dans la structure fine des cellules des bactéries, d'autant plus qu'elles inclinent facilement à la plasmolyse. Comme colorant pour les préparations stables PRAŽMOWSKI employait l'hématoxyline ferrique et l'alizarine SP. (d'après RAJMAN KRUIS, 1904). Toutes les deux appartenant aux méthodes régressives de la coloration ne devraient pas être employées pour les recherches fines de la cytologie des bactéries. En prolongeant ou raccourcissant le temps de la coloration on peut obtenir d'un seul objet des images bien différents, outre cela les produits artificiels sont avec ces méthodes plus fréquents qu'avec les autres. Mais la plus grande partie de ses études faisaient PRAŽMOWSKI sur des bactéries vivantes, aussi ses observations sont celles d'une grande importance. Néanmoins on ne doit pas oublier, que l'étude *in vivo* des objets très petits (de quelques microns) à l'aide de forts grossissements, peuvent facilement conduire à des fautes. C'est un fait connu de l'optique, que les objets teints donnent des images plus sûrs de la structure microscopique, que ceux qui restèrent incolores.

Dans toutes les phases du développement on voit l'*Azotobacter* sous deux modifications: „Die eine dieser Modifikation“ — écrit PRAŽMOWSKI —, welche durch körnige Beschaffenheit des Zellinhalts



und schwache Färbbarkeit des Protoplasten charakterisiert ist, haben wir als „Normalform“ bezeichnet . . .“ „Die zweite Modifikation, die als „Anpassungsform“ bezeichnet wurde, ist durch den Mangel an körnigen Zellelementen des Inhalts und die starke Färbbarkeit des Protoplasten gekennzeichnet.“ On trouve le premier type de la structure, chez des bactéries, qui vivent sous des conditions normales. Le second, au contraire, chez des individus de cultures vieilles. Mais chacune de ces modifications peut toujours dans des certaines conditions biologiques changer en une autre.

La description détaillée de la structure des bactéries commence PRAŽMOWSKI de même que MEYER par le stade de la formation des spores. Au commencement de ce procès on voit paraître dans la spore, dont la structure est réticulaire, des corpuscules sémilunaires qui se colorent vivement avec les colorants nucléaires et qui, selon l'auteur sont composés de la chromatine.

Ces corpuscules s'unissent ensuite et forment un corps brillant, situé dans la masse fondamentale homogène et entouré d'une membrane fine. Ce corps d'une structure aussi compliquée prend l'auteur pour un noyau cellulaire. Contre cette supposition je pourrais répéter tout ce que j'ai dit plus haut, à cause d'un avis semblable de MEYER.

Dans sa supposition croit PRAŽMOWSKI pouvoir s'appuyer sur le fait observé de la division de le dit corps en deux et ensuite en quatre corpuscules filiales ainsi comme c'est caractéristique aux cellules des saccharomycètes. Néanmoins il ajoute: „Doch habe ich die Teilungen des Zellkerns in den keimenden Sporen in allen Phasen und Einzelheiten nicht verfolgen können, weil die Azotobacterzellen in diesem Lebensstadium gegen starkes Licht sehr empfindlich sind und bei längerer intensiver Beleuchtung desorganisieren und absterben.“ Malgré tout les jeunes embryons ont au moment de quitter la spore régulièrement 4 grains chromatiques rarement davantage.

L'auteur nomme les formes contenant un plus grand nombre de grains des individus malades ou involuionnés, car il est facile de voir entre eux des marques de la dégénération. Dès le commencement de son développement acquiert l'*Azotobacter* de différentes formes, lesquelles on peut au point de vue cytologique diviser en trois types structurals: „1. ein diffuses Stadium, in welchem die Kernsubstanz diffus im Zellplasma verteilt ist und vom individualisierten Zellkern oder von geformten Kernelementen in der Regel nichts zu sehen ist, 2. ein alveoläres Stadium, welches mit dem von BÜTSCHLI, als „Zentralkörper“ bezeichneten, sich zum Teil deckt und durch Auftreten von geformten. als

Chromidien zu bezeichnenden Kernbestandteilen charakterisiert ist; 3. ein Stadium mit individualisiertem Zellkern.“ Dans le premier et le second type, comme le remarque l'auteur. „... Zellkern mit dem Plasma mehr oder weniger vermengt ist.“

Plus loin dans le texte de son travail, PRAŽMOWSKI ne s'occupe nullement du premier ni de second type, quoique, à ce qu'on peut juger des tableaux (pl. VII), les individus de ces types, se développent, multiplient et semblent toute à fait normals; ce sont seulement les individus aux „noyaux distincts“ qui intéressent l'auteur.

Chez les embryons qui contiennent des grains chromatiques, „le noyau“ apparaît aussitôt qu'ils prennent la forme des bâtonnets. Sa place dans la cellule n'est pas stable, quelquefois il se trouve au milieu du cytoplasme, tout près de la vacuole. „Seine Teilungen“ — dit l'auteur — „habe ich in wiederholten Malen in Tropfenkulturen direkt beobachtet.“ Les noyaux multiplient de la façon amitotique. Dans un certain moment on voit les noyaux-fils unis d'un fil chromatique très fin, ensuite la division marche son train et enfin nous voyons des individus en train de multiplication, contenant 4 „noyaux“. Quelquefois, pour la plupart dans les cultures vieilles on peut voir des individus en train de multiplier, ayant 2 „noyaux“ et à part cela un „chromidium“. Outre le noyau l'auteur voyait dans le protoplasme de l'*Azotobacter chroococcum* d'autres éléments cellulaires, qui sont habituels à la cellule bactérienne: le glycogène, la graisse et la volutine.

Il est intéressant de connaître, l'avis de l'auteur à propos de cette dernière substance. „Überhaupt scheint mir das von ARTHUR MEYER in die Bakteriologie eingeführte und als Reservestoff bezeichnete Volutin von sehr hypothetischer Natur zu sein, in vielen Fällen wird es sich wohl als unter bestimmten Bedingungen, stofflich metamorphosiertes Plasma oder Kernsubstanz erweisen.“ En niant la signification de la volutine comme d'un produit de la nutrition dans la cellule bactérienne, l'auteur va trop loin, parcequ'un long rang d'observations de divers auteurs parlent en faveur de cette hypothèse (voir le chapitre de mon travail présent, où je parle des corpuscules métachromatiques). Quand même il faut avouer qu'on emploie trop souvent le terme de volutine dans un sens morphologique et quelquefois on en désigne des structures dont la signification biologique est bien différente.

Les pages cités du travail de PRAŽMOWSKI ne nous fournissent pas encore une preuve définitive de l'existence du noyau typique dans les cellules des bactéries. L'avis de l'auteur que la structure

qu'il d'écrit est un noyau semble être conçu à priori plutôt que de résulter de faits observés, parce que, comme nous l'avons vu, beaucoup d'entre eux peuvent être aussi interprétés d'une autre façon.

Ces quelques mots ne peuvent nullement être considérés comme une critique des travaux de MEYER et de PRAŽMOWSKI. Pour cela il faudrait répéter les études de ces auteurs sur les mêmes objets, ce que j'espère de faire dans le temps prochain.

Je ne puis quand-même me dispenser d'ajouter quelques mots sur la méthodique des recherches cytologiques des bactéries.

Avant tout je voudrais parler du matériel selon, mon avis il paudrait toujours se servir des bactéries tirées d'un milieu qui leur est familier. Par ce moyen on gagne plus de sécurité qu'on a à faire avec des individus normals, dont la structure n'est pas changée par les influences du milieu. Si c'est indispensable d'avoir recours à des microorganismes des cultures il faut bien étudier leur biologie et les cultiver dans des milieux nutritifs leur spécialement favorables mais non tous de la même façon.

En observant les individus vivants il ne faut jamais oublier les propriétés optiques des corps microscopiques incolores, parce qu'autrement on court le danger d'étudier les images fausses et trompeuses. De même il faut se souvenir en étudiant un plus longtemps les bactéries vivantes que les propriétés biologiques de la goutte suspendue, ainsi que l'influence prolongée d'une lumière intense peuvent agir d'une façon peu favorable sur les bactéries (voir PRAŽMOWSKI p. 172 l. 22).

Ce qui concerne les observations des bactéries colorées in vivo j'en ai parlé, à propos de la technique de MEYER; mais tout ce qui a été dit un peu plus haut s'en rapporte. Il est donc plus sûr, vues les difficultés, que nous préparent les observations des bactéries vivantes, de travailler avec des préparations fixées et se servir des objets vivants pour contrôler ses observations.

La technique de la fixation doit être la plus minutieuse. Il n'est pas bon de sécher les bactéries ou de les laver avec de l'eau ni de les exposer à d'autres manipulations de ce genre. Tous ces procès-là peuvent être cause des changements dans la cellule bactérienne, laquelle comme nous le savons est bien accessible à la plasmolyse. Les objets devraient être fixées dans leur milieu naturel avec des meilleurs mélanges fixateurs. C'est l'expérience qui nous apprend à choisir les fixateurs, mais à priori on doit donner la priorité à ceux, dont la pression osmotique n'est pas trop grande.

Pour colorer les bactéries il faut avoir recours aux colorants

les plus raffinés. En étudiant le noyau il faut prendre ces colorants qui teignent d'ordinaire les noyaux des cellules animales ou végétales. Les colorants regressifs comme par exemple la hématoxyline ferrique ou celle de DELAFIELD après lesquelles viennent un décolorant dissolu dans l'acide hydrochlorique dilue ne doivent pas être employés pour colorer les éléments nucléaires. Comme il est difficile de suivre sous microscope l'action spontanée des colorants nucléaires et plasmatiques il est mieux de se servir des mélanges. Ces mélanges agissent mieux dans des solutions faibles, où les objets restent longtemps. On reçoit des images nettes et vifs, si on agit toujours avec une minutieuse et pédantique propriété. De tous ces mélanges les meilleurs services rend le bleu de méthylène avec de l'éosine de diverses concentrations p. ex. le mélange de GIEMSA d'après ROMANOWSKI. MEYER critique ce dernier, mais à ce qu'on peut juger de ces tableaux (20, 21), il n'a pas su s'en servir. Outre cela les objections faites par MEYER peuvent être adressées contre toutes les méthodes employées sans criticisme. La technique des recherches de la structure de la cellule bactérienne est simple, et il reste chose étonnante, que la plupart des auteurs l'omette. Il est plus difficile de trouver le critérium, qui nous permettrait de regarder une structure donnée pour un noyau et rien d'autre la morphologie seule n'y suffisant pas. Il faudrait avant tout se baser sur la cytologie comparée. La technique microscopique toute parfaite qu'elle est ne nous donne aucune réactions sûre pour trouver le noyau, aussi bien que nous ne connaissons pas sa structure plus minutieuse. Au point de vue de la morphologie le noyau des diverses cellules n'est pas une structure identique. Il suffit de se rappeler la diversité de ses formes chez les protozoaires. L'idée du noyau doit porter avant tout le caractère physiologique, correspondant à sa fonction dans la vie de la cellule.

En s'appuyant sur la conception du noyau, cité plus haut, nous pouvons à peu près présenter les changements qu'il devrait subir pendant le cycle vital de la cellule des bactéries sous la condition qu'il soit d'après sa forme et ses propriétés un noyau typiques.

Ce noyau devrait chez tous les individus de la même espèce garder la même grandeur, ainsi que la forme et la structure. La quantité de noyaux dans les cellules du même stade devrait être constante. Il devrait être distinctement visible pendant le procès de la division de la cellule et y prendre part. La division du noyau doit être liée à la division de la cellule d'une façon la plus proche.

C'est chez les microorganismes dans l'état végétal, qu'on devrait s'attendre à trouver un noyau bien distinct. Dans ce temps là, la cellule mène une vie plus intense, tandis que pendant la période de la formation des spores il serait plus admissible de voir un noyau changé et peu distinct, car à ce moment toutes les fonctions vitales sont plus ou moins arrêtées. Le noyau devrait enfin, de même que le protoplasme, être occupé, à la formation des structures qui jouent un rôle important dans la physiologie de la cellule, comme par ex. toutes les substances nutritives (les corpuscules métachromatiques). Divers états de la dépression doivent trouver un écho dans une modification de la relation entre le noyau et le protoplasme. Malheureusement la cytologie contemporaine dispose du peu de faits, concernant la structure du noyau dans les divers états du procès vital, spécialement de la vie végétale.

Cracovie, en été de 1912.

### Bibliographie.

- 1) AMBROŽ, A.: Entwicklungscyclus des Bacillus nitri n. sp, als Beitrag zur Cytologie der Bakterien. Centralbl. f. Bakter., Parasit. u. Infekt. Bd. 51 Abt. I 1909.
- 2) BABES, J.: Über isoliert färbbare Anteile der Bakterien. Zeitschr. f. Hygiene Bd. 5 1889.
- 3) BÜTSCHLI, O.: Über den Bau der Bakterien und verwandter Organismen. 1890.
- 4) —: Bemerkungen über Cyanophyceen und Bakteriaceen. Arch. f. Protistenk. Bd. I 1902.
- 5) DOBELL, C. C.: Contributions to the Cytology of the Bacteria. Quart. Journ. Micr. Sci. Vol. 56 1911.
- 6) DOPLEIN, F.: Lehrbuch der Protistenkunde. 1909.
- 7) ERDMANN, RH.: Kern und metachromatische Körper bei Sarkosporidien. Arch. f. Protistenk. Bd. 20 1910.
- 8) ERNST, P.: Über Kern- und Sporenbildung in Bakterien. Zeitschr. f. Hygiene Bd. 5 1889.
- 9) EHRlich, P., KRAUSE, R., MOSSE, M., ROSIN, H., WEIGERT, K.: Enzyklopädie der mikroskopischen Technik. II. Auf. 1910.
- 10) EISENBERG, PH.: Studien zur Ectoplasmatheorie. I. Über die Kapselbildung beim Miltzbrandbacillus. Centralbl. f. Bakter., Parasit. u. Infekt. Bd. 47 Abt. I 1908.
- 11) —: Studien zur Ectoplasmatheorie. II. Über das Ectoplasma und seine Veränderungen im infizierten Tier. Centralbl. f. Bakter., Parasit. u. Infekt. Bd. 49 Abt. I 1909.
- 12) —: Studien zur Ectoplasmatheorie. III. Weitere Methoden zur Darstellung des Ectoplasmas. Centralbl. f. Bakter., Parasit. u. Infekt. Bd. 53 Abt. I 1910.

- 13) EISENBERG, PH.: Studien zur Ectoplasmatheorie. IV. Zur Theorie der Gramfestigkeit. *Centralbl. f. Bakter., Parasit. u. Infekt.* Bd. 56 1910.
- 14) FANTHAM, H. B. and A. PORTER: *Bacillus arenicolae* n. sp. a pathogenic Bacterium from the gut-epithelium of *Arenicola ecaudata*. *Centralbl. f. Bakter., Parasit. u. Infekt.* Bd. 53 Abt. I 1909.
- 15) FISCHER, A.: Vorlesungen über Bakterien. 1897.
- 16) —: Fixierung, Färbung und Bau des Protoplasmas. 1899.
- 17) FLEMMING, W.: Zelle, Morphologie der Zelle und ihrer Teilungserscheinungen. *Ergebn. der Anatom. u. Entwicklungsgesch.* Bd. 3 1893.
- 18) GUILLIERMOND, A.: La Morphologie et la Cytologie des levures. *Bull. Inst. Pasteur* T. 3 1905.
- 19) —: La Cytologie des Bactéries. *Bull. Inst. Pasteur* T. 5 1907.
- 20) —: Contribution à l'étude cytologique des Bacilles endosporeés. *Arch. f. Protistenk.* Bd. 12 1909.
- 21) —: Observations sur la cytologie d'un Bacille. *C. R. Soc. Biol.* T. 67 1909.
- 22) —: A propos de la structure des Bacilles endosporeés. Reponse à M. E. MENCL. *Arch. f. Protistenk.* Bd. 19 1910.
- 23) —: A propos des corpuscules métachromatiques ou grains de volutine. *Arch. f. Protistenk.* Bd. 19 1910.
- 24) GURWITSCH: Morphologie und Biologie der Zelle. 1904.
- 25) HARTMANN, M.: Die Konstitution der Protistenkerne und ihre Bedeutung für die Zellenlehre. 1911.
- 26) HEIDENHAIN, M.: Plasma und Zelle. I. Lief. 1907 u. II. Lief. 1911.
- 27) HERTWIG, O.: Die Zelle und die Gewebe. 1907.
- 28) HERTWIG, R.: Die Protozoen und die Zelltheorie. *Arch. f. Protistenk.* Bd. 1 1902
- 29) HÖLLING, A.: Die Kernverhältnisse von *Fusiformis termitidis*. *Arch. f. Protistenk.* Bd. 19 1910.
- 30) HOFER, B.: Handbuch der Fischkrankheiten. 1904.
- 31) MENCL, E.: Dalú pozorováni . . . symbiotickijch bakterii. *Vestn. Kral. Česk. Společn. nauk. v. Praze* 1904.
- 32) —: Cytologisches über die Bakterien der Prager Wasserleitung. *Centralbl. f. Bakter., Parasit. u. Infekt.* Bd. 15 Abt. II 1905.
- 33) —: Nachträge zu den Strukturverhältnissen von *Bacterium gammari* VELD. *Arch. f. Protistenk.* Bd. 8 1907.
- 34) —: Eine Bemerkung zur Organisation der Periplaneta-Symbionten. *Arch. f. Protistenk.* Bd. 10 1907.
- 35) —: Über den Kern und seine Teilung bei Sarcinen und *Micrococcus ochraceus* (butyricus). *Arch. f. Protistenk.* Bd. 19 1910.
- 36) —: Nachträge zu den Kernstrukturen und Kernäquivalenten bei Bakterien. *Arch. f. Protistenk.* Bd. 21 1911.
- 37) —: Die Kernäquivalenten und Kerne bei *Azotobacter chroococcum* und seine Sporenbildung. *Arch. f. Protistenk.* Bd. 22 1911.
- 38) MEYER, A.: Orientierende Untersuchungen über Verbreitung, Morphologie und Chemie des Volutins. *Botanische Zeitung* 1904.
- 39) MIΟΥΛΑ, W.: System der Bakterien. Bd. 1 1897.
- 40) —: System der Bakterien. Bd. 2 1900.
- 41) Митрофановъ, П. И.: О составныхъ частяхъ бактеріальныхъ организмовъ. Работы изъ Зоотомической Лабораторіи Варшавскаго Университета. 1893.

- 42) MITROPHANOW, P. I.: Études sur l'organisation des bactéries. Journ. internat. d'Anatomie et de Physiologie T. 10 1893.
- 43) NAKANISHI, K.: Über den Bau der Bakterien. Centralbl. f. Bakter., Parasit. u. Infekt. Bd. 30 Abt. I 1901.
- 44) PÉNAU, M.: Cytologie de Bacillus megatherium. C. R. Acad. Sc. Paris T. 152 1911.
- 45) —: Cytologie de Bacillus anthracis. C. R. Acad. Sc. Paris T. 152 1911.
- 46) MOLISCH, H.: Die Eisenbakterien. 1910.
- 47) PETSCHENKO, B.: Sur la structure et le cycle évolutif de Bacillopsis stylopygae nov. gen. et nov. spec. Bull. de l'Acad. des Sc. de Cracovie 1908.
- 48) —: Къ вопросу о бактеріальныхъ организммахъ. Прилож. къ Работ. изъ Зоотом. Лабор. Варш. Унив. вып. XXXVII. 1909.
- 49) —: Drepanospira Mülleri n. g., n. sp., parasite des paraméciums; contribution à l'étude de la structure des bactéries. Arch. f. Protistenk. Bd. 22 1911
- 50) RŮŽIČKA: Struktur und Plasma. 1907.
- 51) MOROFF, TH.: Die bei den Cephalopoden vorkommenden Aggregataarten als Grundlage einer kritischen Studie über Physiologie des Zellkerns. Arch. f. Protistenk. Bd. 11 1908.
- 52) РАДЗЕ, H.: Amoebidium parasiticum СЕНК. II. part. Les corpuscules méta-chromatiques. Extrait des C. R. de la Soc. scientif. de Varsovie. Fasc. 6 1911.
- 53) SCHAUDINN, F.: Beiträge zur Kenntnis der Bakterien und verwandten Organismen. V. Arch. f. Protistenk. Bd. 1 1902.
- 54) —: Bacillus sporonema n. sp. Arch. f. Protistenk. Bd. 2 1903.
- 55) SCHENK, F.: Physiologische Charakteristik der Zelle. 1899.
- 56) SCHOTTELIUS: Beobachtungen kernartiger Körper im Innern von Spaltpilzen. Centralbl. f. Bakter. u. Parasitenk. Bd. 4 1888.
- 57) SCHULZE, M.: Über Muskelkörperchen und was man eine Zelle zu nennen habe. MÜLLER's Archiv 1861.
- 58) SCHWANN, TH.: Mikroskopische Untersuchungen über die Übereinstimmung in der Struktur und dem Wachstum der Tiere und Pflanzen. 1839.
- 59) SJÖBRING, N.: Über Kerne und Teilungen bei den Bakterien. Centralbl. f. Bakter. Bd. 9 1892.
- 60) SWELLENGREBEL, N. H.: Untersuchungen über Cytologie einiger Fadenbakterien. Arch. f. Hygiene Bd. 70 1909.
- 61) ŠULC, K.: Kermincola kermensina n. gen., n. sp. und Physokermis n. sp., neue Mikroendosymbiotiker der Cocciden. Sitz.-Ber. d. kgl. böhm. Ges. d. Wiss. in Prag 1906.
- 62) —: Symbiotische Saccharomyceten der echten Cicaden (Cicadidae). Sitz.-Ber. d. kgl. böhm. Ges. d. Wiss. in Prag 1910.
- 63) —: Pseudovitellus und ähnliche Gewebe der Homopteren und Wohnstätten symbiotischer Saccharomyceten. Sitz.-Ber. d. kgl. böhm. Ges. d. Wiss. in Prag 1910.
- 64) SCHMIDT, J u. FR. WEIS: Die Bakterien. 1902.
- 65) VAY, F.: Über körnchenartige Bildungen in Pestbakterien. Centralbl. f. Bakter., Parasit. u. Infekt. Bd. 52 Abt. I 1909.
- 66) —: Studien über die Strukturverhältnisse von Bakterien mit Hilfe von farbenhaltigen Nährboden. Centralbl. f. Bakter., Parasit. u. Infekt. Bd. 55 Abt. I 1910.

- 67) VEJDOVSKY, F.: Bemerkungen über den Bau und Entwicklung der Bakterien. Centralbl. f. Bakter., Parasit. u. Infekt. Bd. 6 Abt. II 1900.  
 68) —: Über den Kern der Bakterien und seine Teilung. Centralbl. f. Bakter., Parasit. u. Infekt. Bd. 11 Abt. II 1904.  
 69) —: Bemerkungen zum Aufsätze des Herrn Dr. K. ŠULC über *Kermincola kermensina* etc. Sitz.-Ber. d. kgl. böhm. Ges. d. Wiss. in Prag 1906.  
 70) WILSON, E. B.: The cell in development and inheritance. 1900.  
 71) Циммерманъ: Микроскопъ. 1896.

### Explicationes des tableaux.

Toutes les figures dans les tableaux représentent des individus isolés de *Chlamydothrix ochracea* ou leurs parties fixés dans du sublimé (solution concentrée dans la sol. à 0,75 p. 100 de NaCl diluée de son volume d'eau) et colorés progressivement à l'aide du mélange de GIEMSA d'après ROMANOWSKI. Les dessins ont été exécutés à l'aide d'un oculaire-micromètre à réseau monté sur un microscope de ZEISS muni d'un objectif apochromatique à immersion homogène de 2 mm et des objectifs 8 et 12. Une explication plus détaillée des figures correspondantes se trouve dans le texte du travail. Tous les dessins ont été exécutés à un grossissement de 3500 diamètres environ, à l'exception de la fig. 56 dont le grossissement est de 7000 diam.

#### Tableau 14.

Fig. 1—11. Stade de végétation. Les figures 2 à 11 viennent d'un même fil bactérien.

Fig. 12—29. Stade de division végétative. Tous les individus sont du même fil.

Fig. 30—36. Stades de division générative. Individus 30 à 32 d'un fil bactérien, 33 à 36 d'un autre fil.

#### Tableau 15.

Fig. 37—47. Stade de division générative. Individus 37, 38, 41—43 sont d'un fil, les autres d'un autre fil.

Fig. 48—56. Stade de dégénérescence: première forme. Tous les individus du même fil bactérien.

Fig. 58—64. Stade de dégénérescence: deuxième forme. Individus 58 à 62 d'un même fil.

#### Tableau 16.

Fig. 65—85. Stade de formation des corpuscules sporoides. Individus 65 à 72 d'un même fil.

Fig. 86—89. Stade de formation des spores.



Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.

## Kleinere Mitteilungen.

### Die Blutprotisten des Wasserfrosches und ihre Übertragung.

(Vorläufige Mitteilung.)

Von

Wilhelm Nöller, stud. med. vet.

Die Blutparasiten des Wasserfrosches haben in der Geschichte der Protozoologie eine große Rolle gespielt. Viele Arbeiten haben sich mit ihnen beschäftigt, doch ist es bis jetzt noch nicht gelungen, ihren natürlichen Überträger mit Sicherheit zu ermitteln. (Gelegentlich meines Ferienaufenthaltes im August, September und Oktober 1912 in der väterlichen Fischzuchtanstalt Dörnfeld-Gräfinau an der Ilm (Thüringen) bot sich mir Gelegenheit, meine seit 3 Jahren betriebenen Untersuchungen fortzuführen. Die Ergebnisse dieser Ferienarbeit möchte ich hier vorläufig mitteilen. Die endgültige Arbeit wird erscheinen, wenn ich die Bearbeitung des in Thüringen gesammelten Materials im Pathologischen Institut der Königl. tierärztlichen Hochschule zu München (Leiter Prof. Dr. KITT) vollendet habe.

#### 1. *Trypanosoma rotatorium* (MAYER).

Dieses Froschtrypanosoma ist bei den deutschen Wasserfröschen eine häufige Erscheinung. In Portugal hat FRANÇA 1908 durch den Egel *Helobdella algva* das kleinere *Tryp. inopinatum* SERGENT und vielleicht auch das *Tryp. rotatorium* übertragen. Doch sind die Ergebnisse FRANÇA's unsicher und für Deutschland nicht anwendbar, da hier *Helobdella algva* nicht vorkommt. Auch erklären sie nicht, wie die Vertreter der Gattungen *Bufo* und *Hyla*, die zum Teil vorwiegend terrestrisch leben, mit dem Froschtrypanosoma infiziert werden. Außerdem sind in den nördlicheren Ländern fast keine frischen Infektionen mit *Trypanosoma rotatorium* mit Teilungsformen im peripheren Blute beobachtet worden. Da ich bei ganz jungen Fröschen mehrfach starke Infektionen gefunden hatte, begann ich das Blut der Kaulquappen von *Irina esculenta* systematisch zu untersuchen.

DANILEWSKY (1886) und KRUSE (1890) geben das Vorkommen von Trypanosomen im Kaulquappenblute an. Neuere Untersucher (KONINSKI, 1901 und FINKELSTEIN 1908) konnten es nicht bestätigen. Ich fand die Trypanosomen bei zahlreichen Kaulquappen, besonders bei denen, die mit dem Rüsselegel *Hemiclepsis marginata* O. F. MÜLLER besetzt waren. Im Magen dieses Egels fand ich unveränderte Kaulquappentrypanosomen und Entwicklungsformen. Ich ließ junge Exemplare von *Hemiclepsis marginata*, die noch keine Nahrung aufgenommen hatten und stets trypanosomenfrei sind, an infizierten Kaulquappen saugen und nach Ablauf von 2 Wochen an anderen nicht infizierten Kaulquappen von *Rana esculenta*. Von den mit allen Vorsichtsmaßnahmen ausgeführten Übertragungsversuchen fiel ein ziemlich hoher Prozentsatz positiv aus. Zwar unterscheidet sich das Kaulquappentrypanosoma in seinem Habitus wesentlich von den *Rotatorium*-Typen. Doch stimmen Kernstruktur und Geißelbau gut überein. Im nicht infizierten Egel entwickeln sich die großen Froschtrypanosomen nicht (Verlust der Vermehrungsfähigkeit!). Trotzdem besteht kein Zweifel, daß beide Trypanosomenformen zu derselben Art gehören. Auf die Beweisgründe hierfür, auf die Entwicklung im Egel, die ähnlich wie bei den von ROBERTSON studierten Fischtrypanosomen verläuft, und auf die Folgerungen, die sich aus meinen Ergebnissen ziehen lassen, komme ich in der ausführlichen Arbeit eingehend zu sprechen. Vorläufig sei festgestellt, daß in Deutschland die Froschtrypanosomen (*Trypanosoma rotatorium*) durch *Hemiclepsis marginata* von Kaulquappe zu Kaulquappe übertragen werden. Ob auch die *Piscicola geometra* L., die gelegentlich Kaulquappenblut saugt, die Trypanosomen überträgt, habe ich noch nicht feststellen können.

## 2. *Dactylosoma splendens* LABBÉ.

In den neueren Protozoenlehrbüchern wird dieser Parasit meist mit *Lankesterella* vereinigt. Da ich bereits (1912) für *Lankesterella* ihre Hämogregarinnatur nachgewiesen habe, sei hier kurz auf die wichtigsten Unterschiede hingewiesen. FRANÇA, MATHIS und LÉGER haben den Parasiten in letzter Zeit aus südlicheren Gegenden teilweise richtig beschrieben. In Thüringen ist er eine Seltenheit, in der Umgebung von Berlin habe ich ihn bisher nicht aufgefunden. Von älteren Autoren hat KRUSE (1890) den Parasiten in Neapel ausführlich studiert. Der Umstand, daß der Parasit von zahlreichen Forschern mit *Lankesterella* in Zusammenhang gebracht worden ist, findet seine Erklärung darin, daß ihn bisher alle Autoren in GIEMSA-Trockenpräparaten untersucht haben. Auf die mehrfach richtig beschriebene Schizogonie, die unter dem Bilde der Gänseblümchen oder Fingerformen verläuft, gehe ich hier nicht ein. Die Ursache bot vielmehr ein zum Entwicklungskreise von *Dactylosoma* gehöriges Würmchenstadium, das im Leben aus den Erythrocyten herauskriecht und sich ähnlich wie *Lankesterella* bewegt. LAABÉ (1894) beschreibt dieses als *Drepanidium monilis*. Ich halte diese „Würmchen“ für Gametocyten. Von den *Lankesterella*-Würmchen unterscheiden sie sich im Leben durch das Fehlen der beiden Vacuolen neben dem Kern und durch die Abrundung des Vorderendes in der Ruhe (bei der Bewegung spitzt es sich zu). Im

feucht fixierten und gefärbten Präparat zeigt ihr Kern einen deutlichen, runden bis ovalen, mäßig stark gefärbten Binnenkörper, und um diesen durch einen hellen Hof getrennt einen schwachen, oft undeutlichen Ring von Außenchromatin, aus dem sich ein oder mehrere Chromatinbrocken scharf abheben und oft das Bild einer Chromatinausstoßung bieten. Näheres über diese cytologischen Verhältnisse bringt die Hauptarbeit.

*Dactylosoma* ist zu den Hämosporidien zwischen die Plasmodien und Piroplasmen zu stellen. Übertragungsversuche mit *Hemiclepsis marginata* sind ausgeführt, doch ist das Material noch nicht fertig aufgearbeitet worden.

### 3. *Lankesterella minima* CHAUSSAT (= *Lankesterella ranarum* LANKESTER).

Die Hämogregarinnatur dieses Parasiten habe ich bereits dadurch bewiesen, daß mir im histologischen Laboratorium der Kgl. tierärztlichen Hochschule zu Berlin (Leiter: Geheimrat Prof. Dr. SCHMALTZ) eine Neuinfektion gelang, bei der der Parasit eine typische Hämogregarinen-Schizogonie zeigte. In demselben Laboratorium habe ich im heißen Juli 1912 die Sommerrezidivschizogonie studiert; diese verläuft ähnlich wie die Schizogonie bei frischer Infektion in einer ovalen membranartigen Hülle, nur werden oft noch mehr und kleinere Merozoiten gebildet. Die Schizonten der Rezidivschizogonie fand ich nicht im peripheren Blute, sondern stets in Endothelien innerer Organe (vor allem in den „KUPFFER'schen Sternzellen“ = Zinnoberzellen der Leber und den großen Endothelien von Milz und Knochenmark). Über die Einwirkung des Parasiten auf die Organe des Wirtes, insonderheit auf die Pigmentbildung in Milz und Leber komme ich nach Abschluß meiner Untersuchungen zurück. Von den *Dactylosoma*-Gametocyten unterscheiden sich die *Lankesterella*-Merozoiten und -Gametocyten durch den Besitz der beiden Vacuolen neben dem Kern und durch die Kernstruktur: Das Chromatin ist in Brocken an der Peripherie angeordnet; in der Mitte zeigt sich meist ein deutliches Chromatinkorn, das kleiner und unregelmäßiger als der Binnenkörper der *Dactylosoma*-Gametocyten und von keinem hellen Hofe umgeben ist.

Versuche mit jungen Exemplaren von *Hemiclepsis marginata*, welche ich an *Lankesterella*-Fröschen saugen ließ, lassen keinen Zweifel darüber, daß dieser Egel der Überträger von *Lankesterella* ist. Die *Lankesterella*-Würmchen dringen in das Magenepithel dieses Egels ein und sind hier selbst nach 6 Wochen nachweisbar, auch wenn der Egel inzwischen *Lankesterella*-freies Blut gesogen hat. Ob geschlechtliche Vorgänge vorkommen, kann ich jetzt noch nicht mit Sicherheit angeben, da ich mein großes Egelmaterial noch verarbeiten muß.

### 4. Anhang: *Cytamoeba bacterifera*.

Dieser Parasit der Erythrocyten ist in Thüringen eine häufige Erscheinung. Nach den Ergebnissen aus feucht fixierten und gefärbten Präparaten kann ich KRUSE's Ansicht (1890), daß es sich um Bakterien

handele, bestätigen. In Hämalaunpräparaten bleibt der vacuolenartige Hohlraum größerer Parasiten ungefärbt und zeigt keine Kerne. An der Peripherie dieser Vacuole sind die Bakterienstäbchen in größerer oder geringerer Anzahl angeordnet. Wahrscheinlich handelt es sich also um Invasion eines Bakteriums, das bei seiner Vermehrung einen Bezirk im Erythrocyten peptonisiert. Was die Infektionsweise anlangt, so möchte ich auf eine Beobachtung hinweisen, die vielleicht von Wichtigkeit ist: In der Rüsselscheide und in der ersten Magenaussackung der *Hemiclepsis marginata* bildet ein ähnliches Bakterienstäbchen manchmal eine dichte Wandbekleidung. Es ist nicht unwahrscheinlich, daß diese Stäbchen mit denen der *Cytamoeba* identisch sind, besonders da *Hemiclepsis* sich in den betreffenden Teichen vorwiegend von Amphibienblut nährt.

---

## Besprechungen.

**Woodcock, H. M.** (1912): Notes on Sporozoa II, III, IV. *Quarterly Journal of Microscopical Science* Bd. 58 S. 171—270 2 Taf.

In dieser Arbeit behandelt WOODCOCK eingehend die Kernverhältnisse bei einigen Sporozoen, die in letzter Zeit häufig Anlaß zu Meinungsverschiedenheiten unter den Protozoologen gegeben haben.

Der erste Abschnitt behandelt die Kernstruktur von *Karyolysus lacertae* DANIL. und vergleicht die Ergebnisse mit denen, die der Verf. in Gemeinschaft mit MINCHIN an *Haemogregarina rovirignensis* festgestellt hat und eingehend mit den Befunden REICHENOW's an *Haemogregarina stepanovi*. Die Ergebnisse sind zum Teil aus GIEMSA-Präparaten gewonnen, in der Hauptsache aber aus feucht fixierten und mit Eisenhämatoxylin getärbten Ausstrichen. In den Eidechsenerythrocysten zeigt sich *Karyolysus* hauptsächlich in zwei Typen: Die einen zeigen den Kern in der Mitte des Körpers und werden von WOODCOCK für jüngere Entwicklungsstadien gehalten. Die zweite Gruppe zeigt den Kern ganz einem Ende zugerückt und ist in der Regel breiter und dicker. Die jüngeren Formen messen in Feuchtpräparaten  $8,0 \mu : 2,1 \mu$  bis  $9,5 \mu : 2,5 \mu$ , die älteren  $9 \mu : 2,25 \mu$  bis  $13 \mu : 4,5 \mu$ . Die größten bohnenförmigen Parasiten sind U-förmig zusammengeknickt. Die älteren Entwicklungsstadien sind in einer meist deutlich sichtbaren Kapsel eingeschlossen, die sie wohl selbst gebildet haben. Bezüglich der Kernstruktur fällt in Feuchtpräparaten bei den jungen Formen das häufige Vorkommen eines stark färbbaren Kernes auf, das meist in unmittelbarer Nähe des Kernes liegt. Dieser selbst besteht wie bei anderen Hämogregarinen aus einem Gerüstwerke, das kleine aber deutlich hervortretende Chromatinbrocken von vorwiegend peripherer Anordnung enthält. Die Begrenzung des Kernes ist scharf, ohne daß sich jedoch eine wirkliche Kernmembran zeigt. Manchmal sind zwei der stark färbbaren Körner an entgegengesetzten Seiten des Kernes sichtbar. Bei den älteren Parasiten zeigen sich diese Gebilde in der Regel nicht oder doch nur selten. Doch findet sich hier oft ein dunkel färbbares Körperchen auf der Oberfläche des Protoplasmas, gewöhnlich in der Mitte des Parasiten, das sich aber meist nicht so stark wie die Körner in den jungen Parasiten

färbt. Auf die Erythrocyten zeigt *Karyolysus* bekanntlich tiefgreifende Einwirkungen. Schon kurz nach dem Eindringen junger Parasiten wird der Erythrocytenkern hypertrophisch. Späterhin wird er auf die Seite geschoben und das Erythrocytenstroma wird blasser, bis es ganz verschwindet.

Was die Deutung der cytologischen Befunde anlangt, so bezeichnet WOODCOCK das stark färbbare Korn der jungen Formen als Caryosom. Dieses teilt sich nach seiner Ansicht in ungleiche Teile, und zwar durch Promitose. Die Verbindungsfibrille der Centrodosome bleibt ziemlich lange bestehen. Das kleinere der Tochtercaryosome wird bald in den Kern einbezogen und ist dann manchmal als stärker färbbares Centriol nachweisbar. Nun rückt der Kern schnell einem Ende zu und das größere der beiden Tochtercaryosome bleibt in der Mitte des Parasiten liegen, wird allmählich blasser und meist ganz aus dem Plasma ausgestoßen.

Nur manchmal bleibt bei alten Parasiten ein Caryosom erhalten. Dieses hat dann, wie WOODCOCK annimmt, die beschriebene Teilung nicht durchgemacht. Beim Vergleiche mit REICHENOW's Ergebnissen an *Haemogregarina stepanovi* kommt der Verf. zu dem Schlusse, daß sich die von ihm an *Karyolysus* gesehenen Kernvorgänge an zu Schizonten heranwachsenden Merozoiten abspielen. Gegen die Sporozoitenatur der jungen Ausgangsformen spricht das exzentrische Caryosom.

Von den vielen aus dem Eidechsenblute beschriebenen Hämogregarinen erkennt WOODCOCK nur *Karyolysus lacertae* mit starker Einwirkung auf die Erythrocyten an.

Im dritten Abschnitte vergleicht der Verf. die Kernstruktur von *Karyolysus* und anderen Hämogregarinen mit derjenigen der Coccidien unter Berücksichtigung der Caryosomfrage und des intranucleären Teilungszentrums. Der phylogenetische Zusammenhang beider Gruppen zeigt sich besonders bei der Betrachtung der Kernstruktur von Merozoiten und jungen Schizonten von *Barrouxia alpina* LÉGER, die von SIEDLECKI und JOLLOS als männliche *Adelea*-Schizonten beschrieben wurden. Der junge *Barrouxia*-Schizont zeigt ebenfalls ein exzentrisch gelagertes Caryosom auf einer Seite des Kernsystems. Später teilt sich das Caryosom und die beiden meist ungleichen Tochtercaryosome liegen an der Peripherie des Kernes einander gegenüber. Später können drei bis vier Tochtercaryosome vorhanden sein, die jedoch stets deutlich darstellbar sind, während bei den Hämogregarinen das kleine Tochtercaryosom meist unter den Chromatinbrocken des Kernes verschwindet. REICHENOW's Ansicht, die „Caryosome“ bei *Barrouxia* erhielten sich nicht durch Teilung, sondern entstünden neu, wird als Irrtum bezeichnet. Je nach dem Vorhandensein eines Caryosoms konstruiert dann WOODCOCK eine Verwandtschaftslinie mit den Coccidien, und zwar: *H. lutzi*, *H. gracilis* und *K. lacertae* mit Caryosom; *H. stepanovi* als Übergangsform; *H. nicoriae* ohne Caryosom. Dann wird REICHENOW's Ansicht über den Nucleolus behandelt. Der Verf. glaubt, der von REICHENOW bei *H. stepanovi* beobachtete Körper stelle in der Tat einen Nucleolus vor; er hält es aber für ungerechtfertigt, daß REICHENOW die Existenz eines im Kerne gelegenen Teilungszentrums bestreitet, weil er bei seiner Form kein Caryosom aufgefunden hat. Den Begriff Caryosom sollen wir nach WOODCOCK nur für ein wirkliches Chromatin haltenden

Kernkörper gebrauchen. Die Ansicht HARTMANN's, das Caryosom als kinetische Komponente des Kernes im Gegensatz zur generativen Funktion des übrigen Kernchromatins anzusprechen, wird für gezwungen erklärt. WOODCOCK glaubt vielmehr die achromatische Kernsubstanz als Sitz der kinetischen Funktionen annehmen zu müssen. Die Hantelfigur bei der Caryosomteilung betrachtet er als das Ergebnis der passiven Trennung der Hälften durch aktives Auseinanderweichen der achromatischen Centrodese. Er legt nach SIEDLECKI's Vorgang dem Caryosom vorwiegend die Funktion eines Speichers für Reservechromatin bei, das dann, wenn es bei Kernveränderungen benötigt ist, verwendet, wenn es dagegen nicht gebraucht wird, ausgestoßen werden kann. Das als Teilungszentrum fungierende Centrosom kann vom Caryosom getrennt selbständig vorhanden sein, aber auch im Caryosom liegen, was dann als Fortschritt aufgefaßt wird. Den Nucleolus (REICHENOW) bei *H. stepanovi* betrachtet der Verf. als Platinbestandteil eines ehemals vorhandenen Caryosoms, das sein Chromatin verloren hat.

Im letzten Abschnitte behandelt WOODCOCK die Kernverhältnisse von *Leucocytozoon* und *Halteridium* (= *Haemoproteus*) mit Rücksicht auf die Zweikernigkeit und Verwandtschaft mit den Hämosporidien. Bei „weiblichen“ Exemplaren dieser Parasiten kommt neben dem Kerne noch ein stark färbbares chromatisches Korn vor, das bei „männlichen“ Individuen meist fehlt. Die Kernverhältnisse des „weiblichen Gametocyten“ beschreibt WOODCOCK ebenso wie sie schon BERLINER angegeben hat. Manchmal hat er zwei kleinere, ungleiche chromatische Körner gefunden. Das bringt ihn zur Ansicht, daß auch diese Gebilde Caryosome darstellen und nicht etwa lokomotorische Kerne eines Flagellaten. Die „männlichen Gametocyten“ zeigen einen blassen Kern mit sehr fein verteilten Chromatinkörnern. An seiner Peripherie liegen oft ein größeres und zwei kleinere Gebilde, von denen die kleineren manchmal durch eine Fibrille verbunden sind und als Centrosome betrachtet werden.

Bei *Halteridium* gibt WOODCOCK die gleiche Kernstruktur wie bei *Leucocytozoon* an; auch hier zeigen sich ein, zwei oder drei caryosomartige Gebilde, von denen die kleineren auch hier centrosomartige Funktion haben sollen. Das größere soll das Caryosom vorstellen, das aus dem Kerne in das Plasma herausgerückt ist. Auf Grund dieser Ergebnisse rät er, die HARTMANN'sche Zusammenfassung der Trypanosomen mit den Hämosporidien aufzugeben. In einem Zusatze nimmt er Stellung zu PROWAZEK's Arbeit über den Geschlechtsdimorphismus von Trypanosomen und *Leucocytozoon* vom Huhne aus Sumatra. Die von PROWAZEK zum Beweise für einen Zusammenhang herangezogenen Bilder werden als ungenügend verworfen und der Versuch des Beweises wird als gescheitert angesehen.

So weit sei der Inhalt der Arbeit wiedergegeben. Anerkennenswert ist der Versuch, eine klare und alle beobachteten Erscheinungen berücksichtigende Theorie über die Kernkörper bei Hämosporidien und Coccidien zu schaffen. Doch können hierbei schwerwiegende Bedenken nicht unterdrückt werden. Zu bedauern ist der Mangel jeder Beobachtung am lebenden Objekt. Dann ist auszusetzen, daß der fast 70 Druckseiten langen Arbeit, die fast ausschließlich Kernvorgänge behandelt, nicht eine

einzig wirkliche Kernteilungsfigur zugrunde liegt, sondern nur einige „Caryosomteilungen“. Es ist aber unmöglich, ohne Beobachtung des gesamten Kernteilungsverlaufes ein theoriefreies Bild von den Caryosomverhältnissen zu gewinnen. Bezüglich der Auseinandersetzung mit REICHENOW ist zu bemerken, daß WOODCOCK nur mit Eisenhämatoxylin (nach HEIDENHAIN?) gefärbte Präparate benutzt, während REICHENOW vorwiegend aus DELAFIELD-Präparaten seine Ergebnisse gewann und auf die Unsicherheit der HEIDENHAIN-Methode ausdrücklich hinwies. Darum ist WOODCOCK'S Arbeit noch nicht geeignet, in diesem Kampfgebiete der heutigen Protozoencytologie Klarheit zu schaffen.

W. NÖLLER.

**Swellengrebel, N. H.** (1912). The life-history of *Pleistophora gigantea* THÉLOHAN (*Glugea gigantea* THÉL.): Parasitology Bd. IV S. 345—363. Mit 2 Tafeln u. 20 Textfig.

Der Verfasser beschreibt einen Vertreter der Microsporidiengattung *Pleistophora*, den er in einer Hautgeschwulst und im Mesenterium von *Crenilabrus melops* aufgefunden hat. (THÉLOHAN hat schon 1895 die Sporen dieses Parasiten aus demselben Fische unter dem Namen *Glugea gigantea* beschrieben.) Die betreffende Geschwulst bestand aus Subcutisgewebe und erreichte eine beträchtliche Größe. Zwischen dem Bindegewebe und den Riesenzellen des Tumors befinden sich cystenartige Hohlräume, welche ganz mit Sporen und Sporoblasten gefüllt sind. Auch verstreut im Bindegewebe finden sich Sporen.

Die jüngsten Entwicklungsformen sind rund oder oval, 6—11  $\mu$  lang, 5—10  $\mu$  breit und enthalten einen oder mehrere Kerne, die von einem helleren Hofe umgeben sind. Ihr Chromatin ist in Klumpen angeordnet. Manchmal ist ein zentrales Chromatinkorn vorhanden, das vielleicht als Caryosom zu betrachten ist. Bei der Teilung streckt sich der Kern und zeigt eine Chromatinanhäufung an den Polen. Das achromatische Gerüst zeigt fibrilläre Struktur; wenn ein caryosomartiges Korn vorhanden ist, teilt es sich auch. Andeutungen einer Äquatorialplatte sind in manchen Fällen sichtbar. Die Kerne vermehren sich in dem Parasiten, der manchmal intrazellulär gelagert zu sein scheint. Um eine größere oder kleinere Gruppe mehrkerniger Formen bildet sich dann eine Membran, die vielleicht von den peripher liegenden Tieren abgeschieden wird. In den einzelnen Pansporoblasten ordnen sich die Kerne zu Kernpaaren, die wohl aus einer Teilung hervorgegangen sind. Die Kernteilung, die diese Kernpaare bildet, ist eine einfache Durchschnürung, bei der keinerlei Innenstruktur in den Kernen zu beobachten ist.

Darauf zerfallen die Pansporoblasten in die einzelnen Sporoblasten, die stets zweikernig sind. Jeder Pansporoblast liefert 3—6 Sporoblasten. Die zweikernigen Sporoblasten messen 3,5—4,9  $\mu$ , umgeben sich mit einer Membran und verdichten ihr Protoplasma. Die jungen Sporen sind noch deutlich zweikernig; in älteren zeigt sich nur ein Kern, so daß jedenfalls eine Kernverschmelzung stattfindet. Manchmal wurden in Sporen Volutinkörnchen mikrochemisch nachgewiesen. Die reifen Sporen sind 4,4—5,6  $\mu$  lang und 3,4—4,6  $\mu$  breit. Eine Polkapsel fehlt. Polfäden sind durch keine der gebräuchlichen Methoden nachweisbar.



Von anderen *Pleistophora*-Arten weicht der Parasit dadurch ab, daß die Sporen nicht innerhalb der Pellicula des Pansporoblasten gebildet werden. Doch sieht der Verf. bei der weitgehenden Übereinstimmung in anderen Punkten von der Aufstellung einer neuen Gattung ab. Hervorgehoben wird das Vorkommen der pädogamen Autogamie bei der Sporenbildung.

W. NÖLLER.

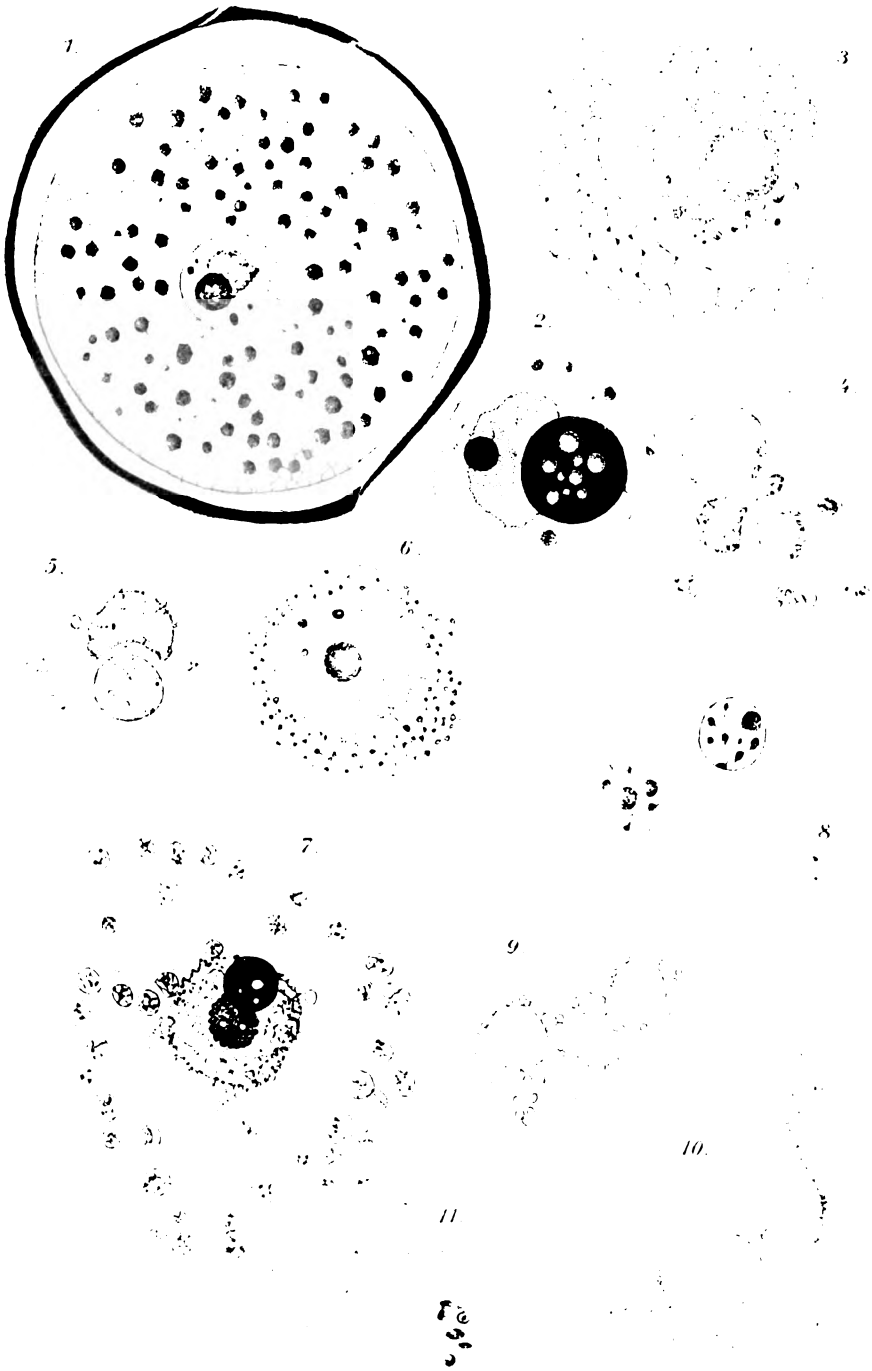
**Ohmori, J.** (1912): Zur Kenntnis des Pebrin-Erregers, *Nosema bombycis* NÄGELI. Arbeiten aus dem Kaiserl. Gesundheitsamte Bd. 40 S. 108—122 1 Taf.

Die Arbeit OHMORI's behandelt die cytologischen Verhältnisse bei *Nosema bombycis*. Einleitend gibt der Verf. eine Übersicht über die geographische Verbreitung dieser Seidenraupenseuche und behandelt die allgemeinen Krankheitserscheinungen. Die japanischen Raupenrassen sind nach ihm gegen *Nosema* viel widerstandsfähiger als die europäischen. Zur Untersuchung wurden gesunden Seidenraupen *Nosema*-Sporen durch den After in den Verdauungskanal eingespritzt und die Raupen nach verschiedenen Zeiten fixiert. Die Färbung dünner Schnitte erfolgte nach der SCHUBERG'schen Feucht-GIEMSA-Methode. Von den zahlreichen für *Nosema* beschriebenen Teilungsarten beobachtete OHMORI in der infizierten Darmmuskulatur, die günstige Verhältnisse bietet, nur eine einzige: Die jüngsten Entwicklungsformen in den Muskelfasern sind kleine einkernige oder zweikernige rundliche oder unregelmäßige Gebilde, die nicht von einem Hohlraume umgeben sind. Ältere Parasiten verlängern sich und vermehren ihre Kernzahl bis auf acht. Gewöhnlich liegen dann mehrere Parasiten beieinander und sind von einem deutlichen Hohlraume umgeben. Bei den achtkernigen Formen ordnen sich die Kerne zu vier Paaren und der Parasit zerfällt wahrscheinlich in vier zweikernige Teile, eine Annahme, die durch das Vorkommen von vier zweikernigen Gebilden in einem Hohlraume gestützt wird. Auf Grund des gelegentlichen gleichzeitigen Vorkommens von zweikernigen Parasiten mit einkernigen Stadien schließt OHMORI, daß die zweikernigen in zwei einkernige Formen zerfallen. Die ganze Vermehrung bezeichnet er als Schizogonie. Das Heranwachsen zu achtkernigen Parasiten mit vier Kernpaaren, der folgende Zerfall in vier zweikernige Formen und deren Teilung in zwei einkernige läßt sich mit den Ergebnissen von STEMPELL und SCHRÖDER gut vereinigen; nur hält SCHRÖDER den Zerfall noch nicht achtkerniger Formen für möglich. OHMORI hält seine Ansicht für die richtige, weil sie ein einheitliches und regelmäßiges Entwicklungsbild gibt und er die von STEMPELL angegebene Knospung und Vielteilung nicht gefunden hat. Die Sporenbildung erfolgt ohne Zwischenschaltung eines Pansporoblasten. Der Sporoblast ist einkernig und bekommt bei der Sporenbildung eine Vacuole. Bezüglich des Sporenbauers stellt der Verf. die Ansicht von STEMPELL, LÉGER, HESSE, MERCIER und O. SCHRÖDER, die besondere Polkapsel-, Schalen- und Amöboidkerne angeben, der von SCHUBERG gegenüber, der die Existenz der Polkapsel in Abrede stellt und die Microsporidienspore (auch den Sporoblasten) für einkernig hält. Bei der Kleinheit der *Nosema*-Sporen ist eine Entscheidung über den Bau schwer. Von einer Polkapsel hat der

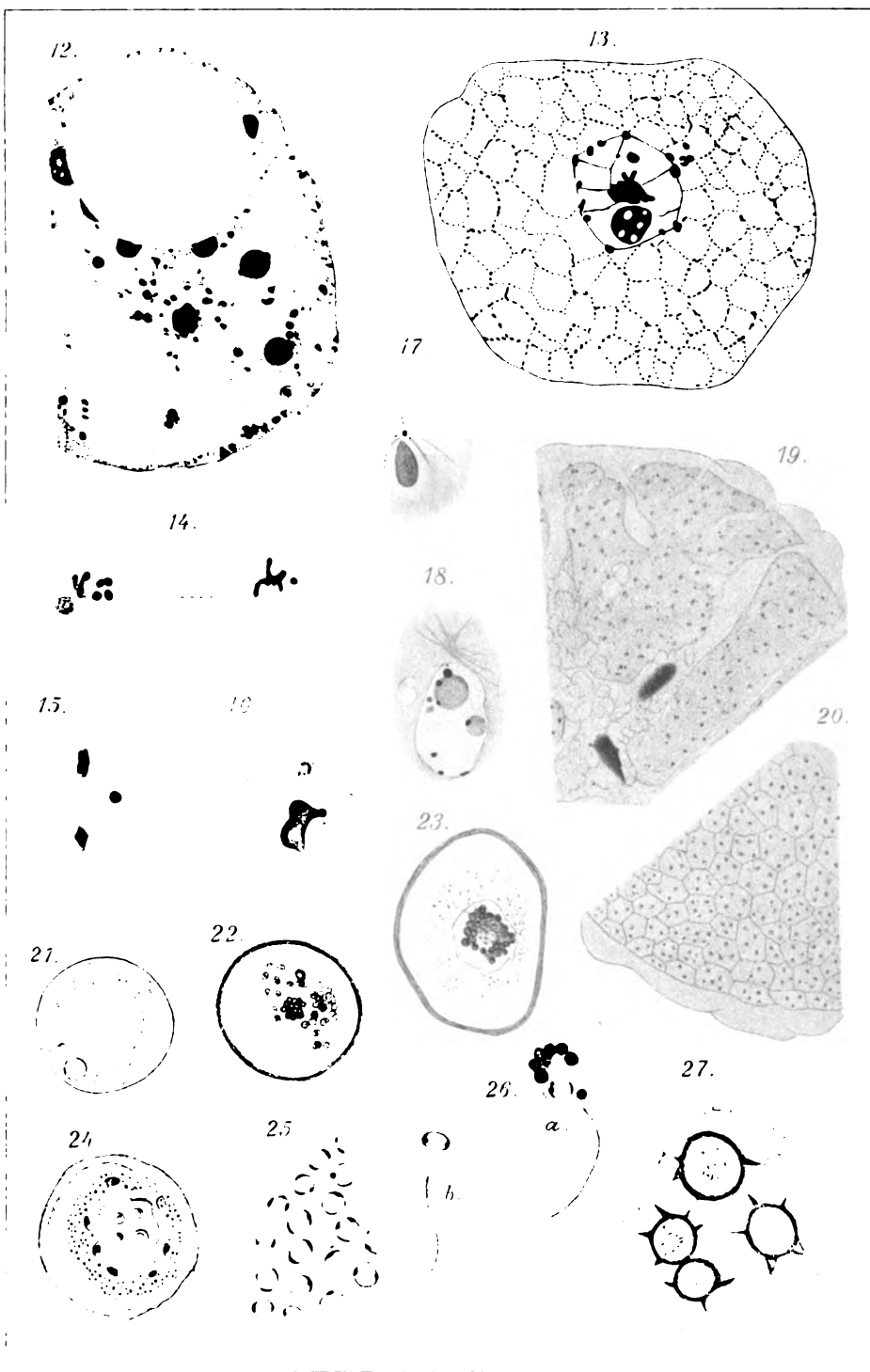
Verf. nichts gefunden. Die Sporen enthalten nach ihm nur ein bis zwei Kerne. Dagegen sind in den Vacuolen noch unregelmäßig verteilte Körnchen vorhanden, die er (wie SCHUBERG bei *Pleistophora longifilis*) für metachromatische Körnchen hält. Bezüglich der einkernigen und zweikernigen Sporen schließt er sich der Meinung SCHUBERG's an, der die einkernigen Sporen als die jüngeren hinstellt, aus denen durch Kernteilung die zweikernigen entstehen. Eine der Sporenbildung vorhergehende Copulation der Kerne (Autogamie) stellt er in Abrede.

Diesen Ergebnissen gegenüber stehen die von SWELLENGREBEL an *Pleistophora gigantea* beobachteten (s. vorstehendes Referat), auf die hier hingewiesen sei.

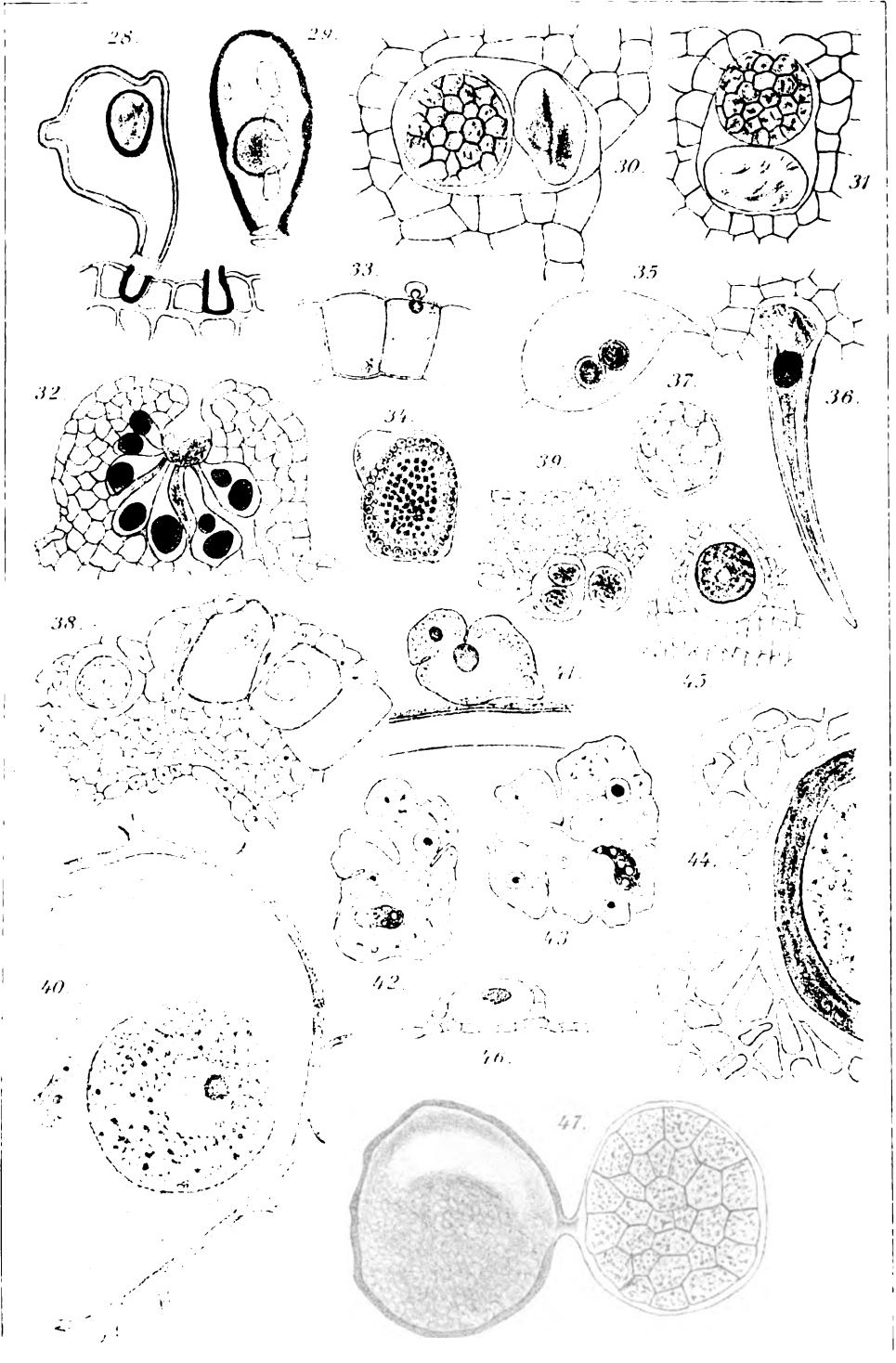
W. NÖLLER.





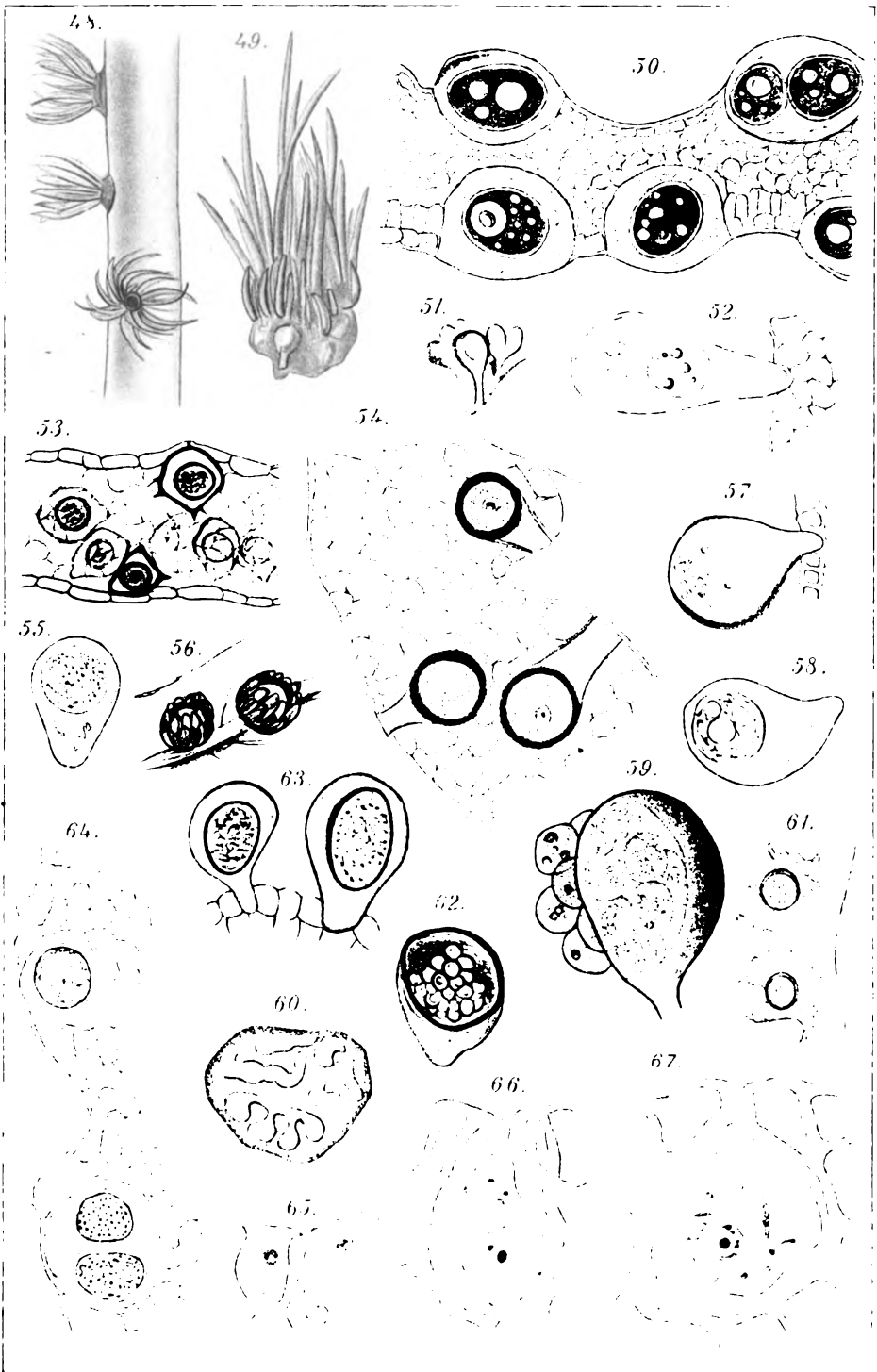




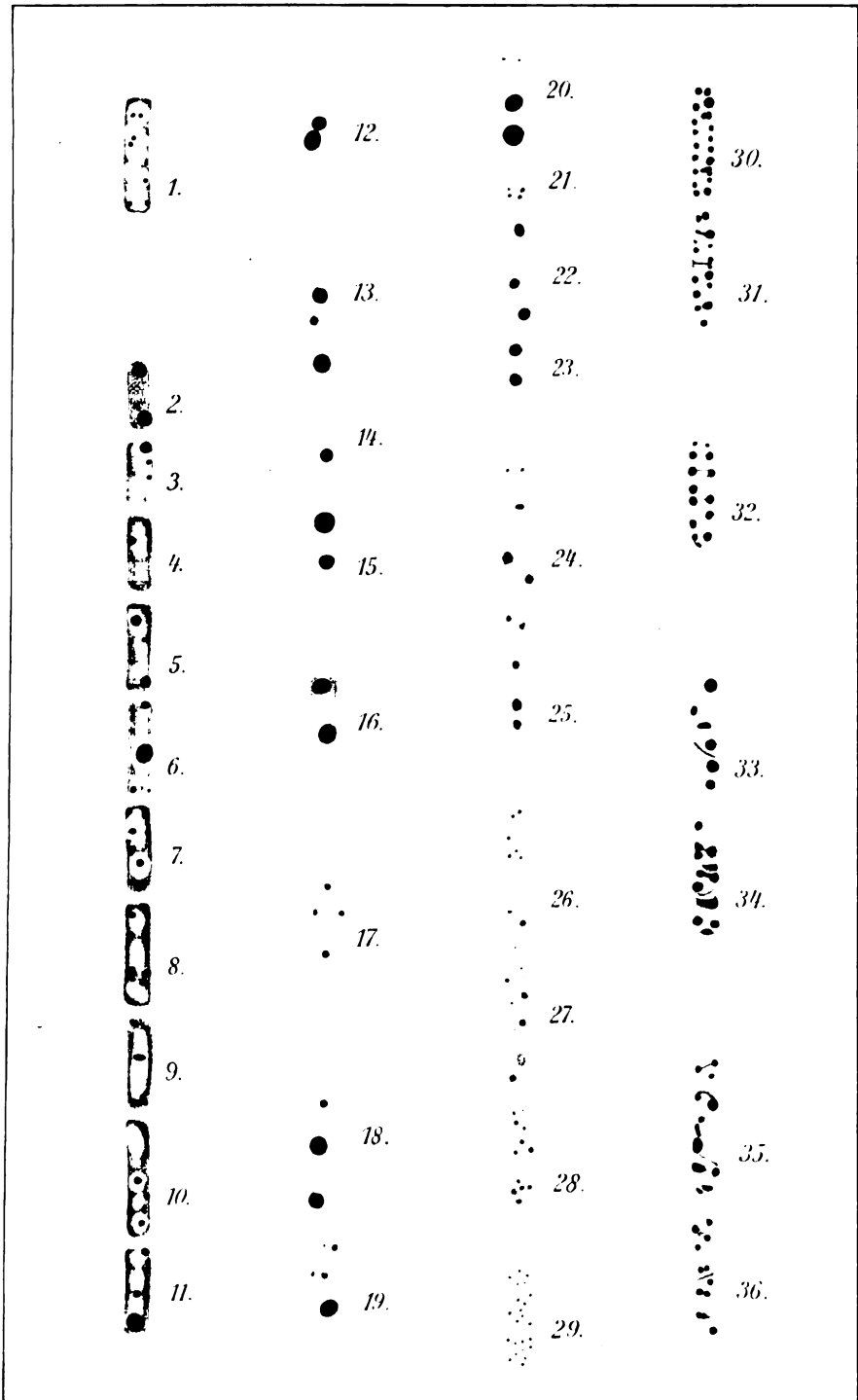




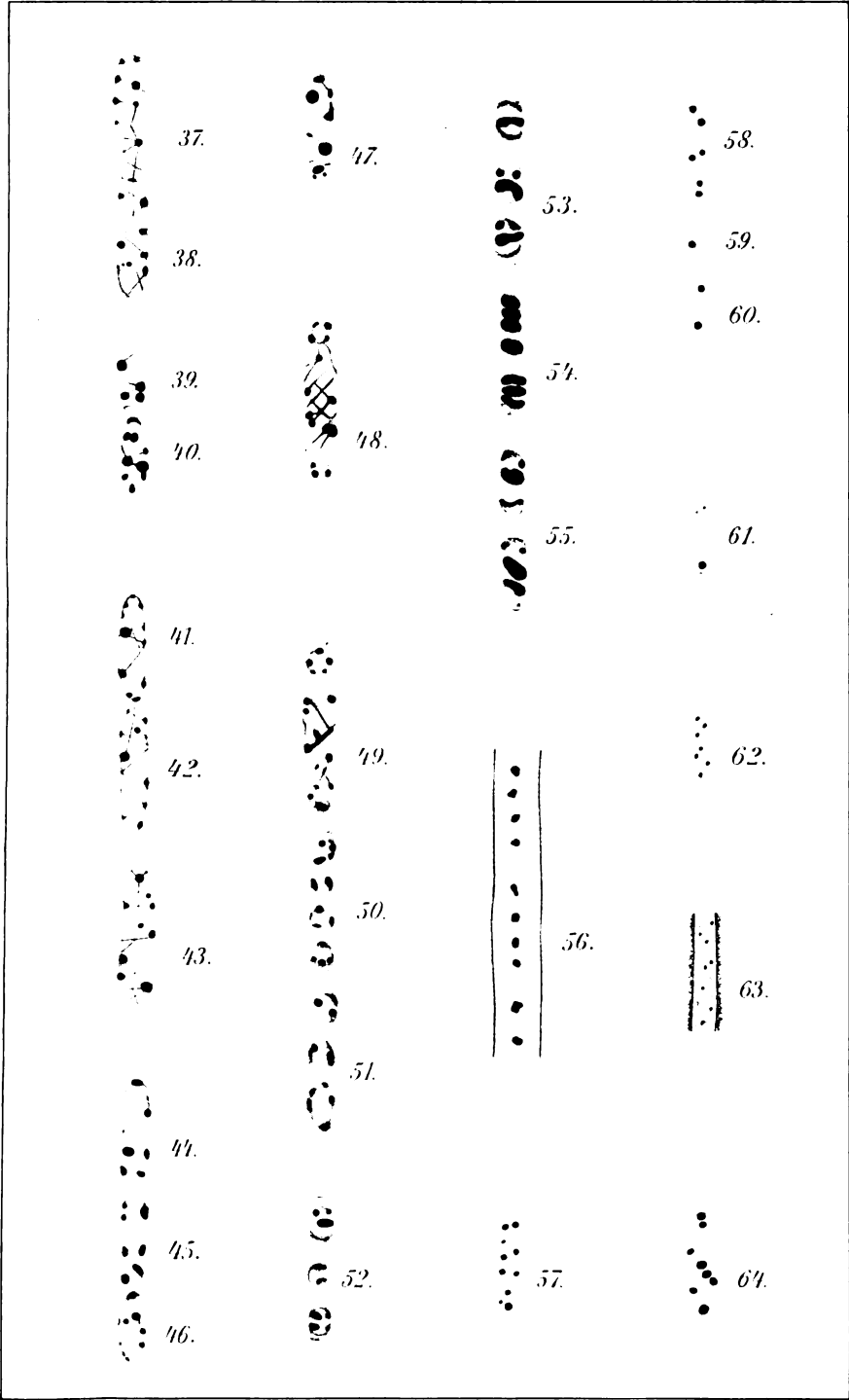










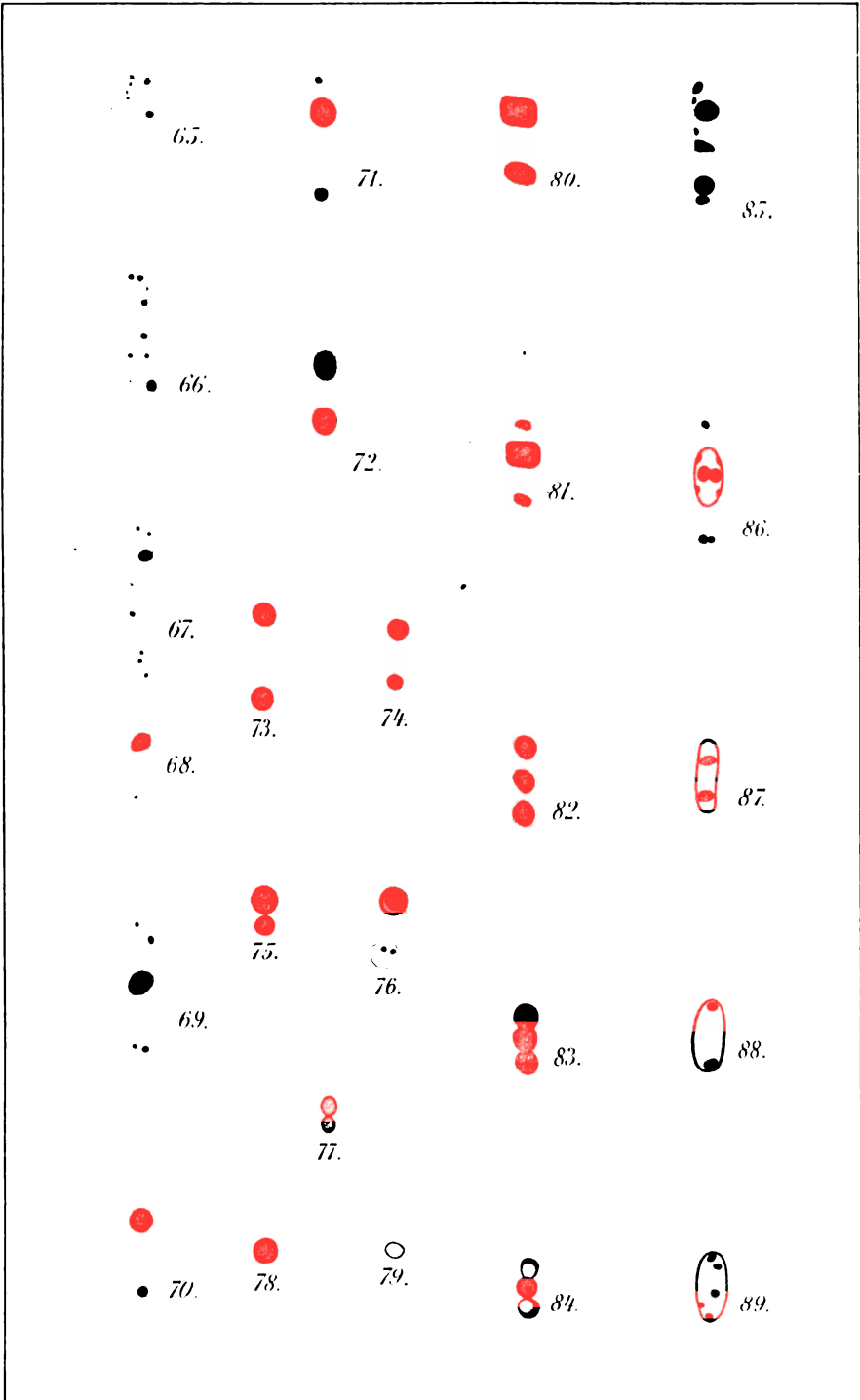


Petschenko.

Verlag von Gustav Fischer in Jena

Preis 1,50 M.





Petschenko.

Verlag von Gustav Fischer in Jena

Original in Berlin, 1900





*Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

(Aus dem Zoologischen Institut zu Heidelberg.)

## **Über die Verbreitung der Süßwasserprotozoen durch die Luft.**

Von

**B. M. Puschkarew.**

(Hierzu Tafel 17 u. 18 und 5 Textfiguren.)

### I.

SCHEWIAKOFF hat in seiner Arbeit „Über die geographische Verbreitung der Süßwasserprotozoen“ (1893) gezeigt, daß die Einzelligen des Süßwassers Kosmopoliten sind. Es fragt sich daher natürlich sofort, wie die Süßwasserprotozoen, diese kleinen, mikroskopischen Tierchen, sich so weit verbreiten konnten, daß die gleichen Formen in entfernten Ländern, wie z. B. Amerika und Europa, überall zu finden sind? Wie konnten diese zarten Gebilde solche riesigen Hindernisse, wie Wüsten, das für ihr Leben ungünstige salzige Wasser des Atlantischen Ozeans usw. überschreiten, um in entfernten Ländern ihre weitere Verbreitung zu finden? — SCHEWIAKOFF beschreibt in seiner oben erwähnten Arbeit verschiedene Mittel, welche die Protozoen bei ihrer Wanderung, wenn ich so sagen darf, benutzen könnten und unter diesen Mitteln finden wir auch Übertragung der Protozoencysten durch Luftströmungen.

Die Idee, daß in der atmosphärischen Luft verschiedene kleine, sogar unsichtbare Lebewesen verbreitet sind, stammt aus uralten Zeiten. So lesen wir bei EHRENBURG (1848 a, p. 327), der zu dieser Frage ein reiches historisches Material gesammelt hat, folgendes:

„Unsichtbare, oder nur sehr kleine giftige, in der Luft fliegende Tierchen (Fliegen) als Ursache pestilenzartiger Krankheiten anzusehen, ist eine uralte Erklärungsweise, welche zur Zeit Christi und lange vorher nachweislich als eine Wirkung des Teufels, des Baal Sebul (Herrn der Fliege, Belzebul) betrachtet wurde. Elaeon in Ägypten und Accaron in Palästina, zwei große Städte, erzeugten dem pestbringenden Fliegenteufel, um ihn sich günstig zu erhalten, göttliche Verehrung. Ganze Städte wurden solcher Fliegen, d. h. wohl der oft wiederkehrenden Pest, halber, im Altertum verlassen und Völkerschaften wanderten aus ihren Sitzen der Pestfliegen halber aus, Megora in Griechenland, Myus in Phrygien, Aterna in Mysien, sind Städte, welche in dieser Beziehung als verwüstet genannt werden, und die Rhizophagen wanderten der Fliegen halber von ihren Wohnsitzen am Astabaras in Indien, oder vielleicht aus Äthiopien aus, so wie der Perserkönig Saporen durch die pestbringenden Fliegen gezwungen wurde, die Belagerung von Nisib aufzuheben“ usw.

Demnach stammen die Gedanken, daß die Luft Träger eines unsichtbaren Lebens sei, aus grauen Vorzeiten und wurden immer von verschiedenen Naturforschern aufgefrischt und modifiziert. Ich will aber hier die historische Entwicklung dieser Gedanken nicht weiter verfolgen, da es schon EHRENBURG getan hat; ich erwähne nur noch, daß zu LINNÉ's Zeit die Vorstellung, daß die Luft mit unsichtbaren kleinen Lebewesen gefüllt sei, so eingebürgert war, daß selbst LINNÉ im Jahre 1767 in der zwölften Auflage seines *Systema Naturae* die hypothetischen, von niemandem gesehenen, luftbewohnenden Lebewesen der Tierwelt beizählte und sie als Genus Chaos bezeichnete.

Rein wissenschaftlich behandelte unsere Frage zuerst EHRENBURG. Er wollte mit Hilfe des Mikroskops feststellen, ob wirklich die niederen Pflanzen und Tiere durch die atmosphärische Luft verbreitet werden können; welche Pflanzen und Tiere das durchzumachen imstande sind und in welcher Weise es geschieht. Am Anfang seiner Arbeit (1848 a), vermutete EHRENBURG, daß keine Luftflora oder Luftfauna existiere, sondern, daß alles, was er in der Luft finden würde, vom Wasser oder von der Erdoberfläche stamme und nur durch Luftströmungen in die Atmosphäre gebracht sei. In dieser Annahme hat er seine Arbeit angefangen, die in mikroskopischer Untersuchung des Staubes und des Regenwassers bestand, und im Jahre 1848 in den *Abhandl. d. K. Akademie zu Berlin* erschien. EHRENBURG hat wirklich im Staub viele Organismen gefunden; am zahlreichsten waren niedere Pflanzenarten und mikroskopische Teilchen von höheren Pflanzen; erst an zweiter Stelle kamen die Tiere. Bevor ich aber seine Resultate kritisiere, will ich zuerst in kurzen Worten die Methoden, welche EHRENBURG benutzte, beschreiben. Zuerst erhebt sich die Frage: wo und wie hat er Staub und Regen-

wasser gesammelt. Auf p. 337 lesen wir bei ihm folgendes: ... „Die 5 ersten Beobachtungsreihen beziehen sich auf Dacherde der Häuser und Mauern. Nr. 1 betrifft Dachrinnensand aus einer etwa 45 Fuß hoch gelegenen Dachrinne des 3stöckigen Hauses“ ... usw.

Nr. 2 betrifft Dachmoos ... vom Dach eines etwa 65 Fuß hohen Hauses. ...

Nr. 4 bezieht sich auf Moos von einer etwa 10 Fuß hohen Gartenmauer in Charlottenburg, besonders dessen erdige Unterlage.

Nr. 6 ist von einer Eiche im inneren Tiergarten in der Gegend von Kempershof, nach Bellevue zu.

Nr. 14 ist vom Boden des Hauses Nr. 84 der Zimmerstraße 4 Treppen hoch.

Also der Staub, auf dessen Untersuchungen EHRENBURG seine Resultate basiert, stammte entweder von Dachrinnen oder von Baumstämmen oder endlich vom Boden einiger bewohnter Häuser. Alle solche Orte werden gewöhnlich sehr oft von Insekten, Vögeln, Katzen und auch von Menschen besucht. Wir wissen aber: 1. aus der Arbeit von J. DE GUERNE (1888), daß die Vögel sehr oft an den Füßen Cysten von Protozoen und Sporen niederer Pflanzen tragen; 2. aus der Arbeit von W. MIGULA (1888), daß auch die Wasserkäfer zur Verbreitung der Protozoen beitragen können; 3. SCHEWIAKOFF vermutet, daß auch die Amphibien und besonders gewisse Säugetiere bei ihren Wanderungen Protozoencysten mitzuschleppen vermögen. Leider haben wir bis jetzt keine experimentelle Arbeit über letztere Verbreitungsmöglichkeit, aber SCHEWIAKOFF's Vermutung hat so viel für sich, daß wir sie ohne weiteres annehmen dürfen. In den großen Gebieten von Sibirien z. B. wandern verschiedene Hirscharten, wie *Rangifer tarandus* L., *Cervus canadensis-siaticus* SEVERZ. = *Cervus maral* SEVERZ., im Sommer sehr gern und legen dabei riesige Strecken zurück; bei diesen Wanderungen müssen die Tiere oft Sümpfe überschreiten, sowie Flüsse und Bäche durchschwimmen. Selbstverständlich sind im Schlamm der Sümpfe, der in großer Menge an dem dicken Fell der Tiere anklebt, viele Protozoencysten, sowie niedere Pflanzen, vorhanden; in dieser Weise können die Keime von Einzelligen von einem Ort zum anderen übertragen werden. Dasselbe gilt auch für andere Tiere, z. B. unsere Haustiere usw. Endlich trägt auch der Mensch wahrscheinlich an seinen Schuhen viele entwicklungsfähige Keime der niederen Organismen, die er bei Spaziergängen am Ufer der Flüsse, Teiche u. dgl. unwillkürlich sammelt und dann in seine Wohnung hineinbringt. Dies alles zeigt uns, daß EHRENBURG beim Sammeln des Staub-

materials einen erheblichen Fehler gemacht hat, indem er den Staub von solchen Orten nahm, welche sicher oft von verschiedenen Tieren besucht wurden; deswegen haben die Resultate seiner Arbeit keinen überzeugenden Wert.

Mit dem Sammeln von Regenwasser steht es nicht besser. Da man damals — zu EHRENBURG'S Zeit — von der Widerstandsfähigkeit der Protozoencysten gegen Wärme, Kälte, Eintrocknen, Reagentien usw. noch sehr wenig wußte, so waren die Sterilisationsmethoden noch ganz primitiv. Auf p. 371 lesen wir bei EHRENBURG, daß er die Gefäße, welche er zum Sammeln des Regenwassers benutzte, mit destilliertem Wasser auswusch, um die Gefäße zu sterilisieren. Jetzt wissen wir, daß solche Sterilisation keinen Wert hat, und deshalb können wir EHRENBURG'S Resultate nicht als maßgebend betrachten. Welche Fehler bei derartigen Arbeiten passieren können, erfahren wir aus der Untersuchung von SILVESTRI<sup>1)</sup>, der im März 1869 lebende, schwimmende Infusorien direkt in frisch aufgefangenem Regenwasser beobachtete. Nun weiß aber jeder, der mit Protozoen gearbeitet hat, ganz gut, daß die Einzelligen ziemlich viel Zeit (ein paar Stunden) brauchen, um aus ihren Cysten auszukriechen; andererseits ist es nach dem gegenwärtigen Stande der Protozoenforschung unmöglich, lebende Protozoen ohne Cysten in der atmosphärischen Luft anzunehmen. Die lebenden, schwimmenden Infusorien, welche SILVESTRI beobachtete, stammten also wahrscheinlich nicht vom Regenwasser, sondern waren irgendwie durch unsaubere Arbeit hineingeraten.

EHRENBURG hat bald selbst bemerkt, daß seine Staubsammelmethoden wissenschaftlich nicht einwandfrei sind. In demselben Jahre (1848 b) hat er eine andere Methode ausgearbeitet, indem er die Luft mittels einer Luftpumpe durch destilliertes Wasser leitete, aber über die Resultate dieser Versuche teilt er leider gar nichts mit.

Nach EHRENBURG beschäftigte sich mit unserer Frage zuerst SCHEWIAKOFF (1893), ohne jedoch experimentelle Versuche zu machen; er hat die Frage theoretisch behandelt. Deswegen will ich an dieser Stelle seine Angaben nicht kritisieren; ich komme später darauf zurück.

Die letzte Arbeit, die meinem Thema nahe steht, wurde im Jahre 1899 vom Generalarzt a. D. v. LINDNER veröffentlicht. Er sammelte Regenwasser und untersuchte es auf Protozoen. Dabei hat er einige

<sup>1)</sup> Aus EHRENBURG (1871).

Vertreter der Einzelligen gefunden, leider aber nicht alle bestimmt, und die Arten, die er bestimmte, sind recht mangelhaft beschrieben und so primitiv abgebildet, daß man nach seiner Beschreibung und seinen Abbildungen die Tiere nicht wieder erkennen kann. Außerdem bemerkt er selbst, daß er als Nichtfachmann in der Zoologie nicht sicher sei, ob seine Bestimmungen zutreffend sind; diese Frage überlasse er den Fachzoologen, die aber bis jetzt kein Wort über die LINDNER'sche Arbeit ausgesprochen haben und das wahrscheinlich nie tun werden, weil man, wie ich schon bemerkte, aus LINDNER's Beschreibungen und Abbildungen die Tiere nicht wieder erkennen kann, was natürlich eine Kontrolle vollständig ausschaltet. Außerdem spricht LINDNER bei der Beschreibung seiner Methoden des Regenwassersammelns immer von „reinen“ Gefäßen und nie von sterilisierten. Vielleicht hat er sich nicht ganz klar ausgesprochen und mit sterilisierten Gefäßen gearbeitet, jedoch von „reinen“ gesprochen. Heutzutage wissen wir, daß ein großer Unterschied zwischen einem „reinen“ und sterilisierten Gefäß besteht; ich bin deshalb gezwungen, die LINDNER'schen Resultate beiseite zu lassen und im folgenden nicht weiter zu berücksichtigen.

In solcher Verfassung war die Frage über die Verbreitung der Süßwasserprotozoen durch die Luft, als ich im Herbst 1910 diese Arbeit auf Vorschlag des Herrn Prof. BÜTSCHLI anfang. Bevor ich aber die Resultate, die ich dabei erzielte, besprechen werde, will ich kurz die Methoden mitteilen, welche ich verwendete. Zuerst habe ich, wie seinerzeit auch EHRENBURG, Staub gesammelt, untersuchte aber nicht den Staub selbst, sondern machte mit sterilisierten Flüssigkeiten Infusionen daraus, die untersucht wurden. Beim Sammeln achtete ich immer darauf, daß der Staub nur von Orten genommen wurde, wo man mit großer Sicherheit sagen durfte, daß er nur vom Winde hingebracht worden sei und nicht von Menschen, Vögeln, Insekten usw. Die Gefäße, in welche ich den gesammelten Staub brachte, der Pinsel, der mir als Besen diente, waren immer gut sterilisiert — die Gefäße in einem Wärmeschrank bei 120° C, der Pinsel mit absolutem Alkohol und Äther. Überhaupt alle Gegenstände, die mit dem gesammelten Material oder mit meinen Kulturen in Berührung kamen, waren immer sorgfältig sterilisiert, nach den in der gegenwärtigen Bakteriologie üblichen Methoden. Den Staub schüttete ich in kleine Kolben (von 200 ccm Inhalt) und setzte etwa 80 ccm irgendwelcher sterilisierten Nährlösung dazu; als Nährlösungen habe ich folgendes gebraucht: Stroh-, Heu- und Erbsenaufgüsse oder Fleischbouillon mit Pepton und Kochsalz. Nach

2—4 Tagen waren die Kulturen zur mikroskopischen Untersuchung bereit.

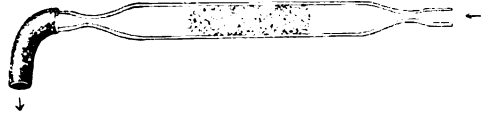
Aber beinahe überall, wo ich den Staub gesammelt hatte, konnte ich bei genauer Betrachtung Spuren von Vögeln, Insekten, manchmal auch von kleinen Säugetieren (z. B. von Mäusen) bemerken. Deswegen habe ich das Staubsammeln bald aufgegeben — ich konnte nie ganz sicher sein, daß der Staub wirklich nur durch den Wind hingeweht und nicht von Tieren verschleppt worden sei. Bei der weiteren Darstellung der Resultate meiner Arbeit hätte ich deshalb gar keinen Wert auf die Erfolge der Staubuntersuchungen gelegt, wenn diese nicht von den Ergebnissen der weiter zu besprechenden Luftproben bestätigt worden wären. Jetzt aber dienen die Staubuntersuchungen auf Protozoen als eine Kontrolle der Resultate und Schlüsse meiner Arbeit, die ich auf Grund anderer Methoden erhielt.

2. Eine sterilisierte Nährlösung stellte ich in einer gleichfalls sterilisierten Kristallisationsschale auf einige Tage irgendwo ins Freie und überdeckte sie mit einer Drahtglocke, um meine Flüssigkeiten vor dem Besuch von Vögeln und Insekten zu schützen. Je nach der Jahreszeit und nach dem Wetter bedeckte sich die Oberfläche der Nährflüssigkeit in 3—25 Tagen mit einer Kalmhaut, die aus Bakterien, Pilzen und Protozoen bestand, deren Keime zusammen mit dem Staub aus der Luft fielen, oder durch den Wind hineingebracht wurden. Dann goß ich die Flüssigkeit in sterilisierte Kolben und untersuchte sie auf Protozoen. Mit dieser Methode habe ich meistens positive Resultate erhalten und kann sie am besten empfehlen.

3. Mittels eines großen sterilisierten Trichters sammelte ich den Regen in einem sterilen Kolben. hierauf gab ich etwas sterilisierte Nährflüssigkeit zum Regenwasser; nach einigen Tagen waren solche Kulturen zur mikroskopischen Untersuchung bereit, indem sie mit einer Kalmhaut bedeckt und etwas trüb waren. Manchmal blieben sie jedoch durchaus klar und ihre Oberfläche war vollständig frei von Bakterien usw., darauf komme ich später nochmals zurück.

Die 4. und letzte Methode bestand auf Vorschlag von Prof. BÜTSCHLI in folgendem: in ein 25 cm langes und 2 cm weites Glasrohr brachte ich Watte so hinein, daß sie die Mitte des Rohres auf etwa 9—10 cm erfüllte; dann wurden die beiden Enden des Rohres so ausgezogen, wie es auf der Textfig. A gezeichnet ist. Die beiden Öffnungen wurden mit je einem Wattebausch zugestopft; in solchem

Zustande kamen die Röhren in den Wärmeschrank, wo sie eine Stunde lang bei der Temperatur von 105° C sterilisiert wurden (bei etwas höherer Temperatur verkohlt die Watte). Nachdem die Röhren so vorbereitet waren, leitete ich mit einer Luftpumpe die atmosphärische Luft durch sie hindurch in der Richtung, die auf meiner Fig. A angegeben ist. Dann wurden die beiden Enden des Rohres mit einer Spiritusflamme zugeschmolzen und aufbewahrt, bis ich Zeit hatte, aus der Watte Aufgüsse zu machen und diese zu untersuchen. Diese Methode zeigte sich sehr bald als unpraktisch in dem Sinne, daß in die Watte nur wenig und relativ selten Protozoencysten aus der Luft gelangen. Aber in einer anderen Beziehung hat mir diese Methode wichtige Ergebnisse geliefert — ich konnte nämlich den Luftinhalt quantitativ auf Protozoencysten durchforschen. Ich habe während meiner Arbeit 55 der oben beschriebenen Glasröhren gebraucht. Die ersten 6 habe ich systemlos benutzt, nur um die Methode auszuprobieren. Als aber die Resultate dieser ersten 6 Proben negativ waren,



Textfig. A.

d. h. als darin keine Protozoen gefunden wurden, habe ich meine Röhren für lange Zeit zur Seite gelegt und kam zu ihnen erst im August 1911 zurück. Um diese Zeit waren viele Sümpfe wegen der langen, großen Hitze ausgetrocknet, Wind war immer vorhanden und die Luft stets staubig; also — die Umstände waren äußerst günstig. Ich habe während dieser Zeit folgende Versuche gemacht: ich pumpte die staubige Luft durch meine Röhren hindurch, zuerst 15 Minuten, dann 25, 35, 45 und endlich 60 Minuten. Die Resultate waren folgende:

durch 10 R.	pumpte ich die Luft	während 15 Min.;	Prot.-Cyst. wurden in 0 R. gefunden.
" 10 "	" " " " " "	" 25 "	" " " " " 1 " "
" 10 "	" " " " " "	" 35 "	" " " " " 3 " "
" 9 "	" " " " " "	" 45 "	" " " " " 5 " "
" 10 "	" " " " " "	" 60 "	" " " " " 9 " "

Alle Röhren wurden an demselben Ort (am rechten Ufer des Neckar, von Heidelberg etwas flußabwärts), bei derselben Windrichtung, nur nicht zur gleichen Zeit benutzt. Uns interessieren hauptsächlich die 10 letzten Proben; 4 davon wurden am gleichen Tag durchlüftet und in allen 4 wurden Einzellige gefunden, aber, und das ist für uns sehr wichtig, in jedem Rohr war nur je eine Protozoenart; in 2 anderen Röhren war die gleiche Art und in den

3 letzten, die auch zur gleichen Zeit durchlüftet wurden, wurden 2 Protozoenarten gefunden, aber wieder in jedem Rohr nur eine einzige Art. Überhaupt habe ich bei den Untersuchungen der Röhren nie in derselben Kultur zweierlei Arten gefunden, es war immer nur eine einzige. Das gibt uns das Recht mit einer gewissen Sicherheit zu behaupten, daß in jedem Rohr nur je eine Cystenart vorhanden war. Eine indirekte Bestätigung dieser Erfahrung finden wir in der relativ sehr langsamen Vermehrung der Protozoen in den Kulturen, welche aus staubhaltiger Watte der Röhren hergestellt wurden. Während in Kulturen, die ich durch Übertragung von Protozoencysten samt Bakterien mittels einer Platinöse aus einer alten Kultur herstellte, nach 2—3 Tagen schon eine Unmasse von Individuen vorkamen, mußte ich immer 6—10 Tage warten, bis die Watteaufgüsse so weit waren, daß man die kleinen Protozoen ohne große Mühe studieren konnte, bis die Tiere also in relativ erheblicher Zahl da waren, und man nicht zuviel Zeit darauf verwenden mußte, um sie unter dem Deckglas zu finden. Wenn es aber richtig ist, daß in je einem Rohr wirklich nur je eine Cyste war, so können wir ungefähr ausrechnen, auf wieviele Liter Luft bei günstigen Bedingungen eine Protozoencyste kommt. Der Inhalt der verwendeten Luftpumpe (eine der zum Aufblasen von Radreifen dienenden Pumpen) ist ungefähr 120,4 ccm; in einer Minute stieß der Pumpenkolben die Luft 54 mal aus; das macht in einer Minute 6501,9 ccm und in einer Stunde 390 096 ccm oder ungefähr 390 Liter. Also bei günstigen Bedingungen finden wir in 390 Liter atmosphärischer Luft 1 Protozoencyste, oder in 1 cbm ungefähr 2,5 Cysten.

Nachdem ich die Methoden beschrieben habe, muß ich noch einige rein äußere Faktoren besprechen, welche auf meine Arbeit einflußreich sein konnten. Das ist 1. die geographische Beschaffenheit der Heidelberger Umgebung, 2. Wetter und 3. Wind. Was die geographische Beschaffenheit Heidelbergs und seiner Umgebung anbetrifft, so waren sie für meinen Zweck sehr günstig. Wie bekannt, liegt Heidelberg an der Mündung des Neckartales in die Rheinebene. In der Rheinebene, nicht weit von Heidelberg treffen wir nicht wenige Sümpfe und einige seeartige Wasserbecken, die das alte Rheinbett ausfüllen; hier und dort finden wir eine reich entwickelte Protozoenfauna. Bei der Regulation des Neckarlaus wurden mehrere Uferbecken gebildet mit entweder sehr langsam fließendem oder sogar ganz stehendem Wasser; in diesen Wasserbecken finden die Süßwasserprotozoen recht günstige Verhältnisse und gedeihen darin gut. Bei stets regnerischem Wetter steht das Wasser in allen



Wasserbecken am Neckar, den Sümpfen der Rheinebene und den Seen am Rhein immer hoch und die Protozoencysten kommen nicht in Berührung mit der Luft und werden durch den Wind nicht fortgetragen. Herbst und Winter 1910/11 waren nun zum Teil sehr regnerisch und also ungünstig für meine Arbeit. Nun kam aber das Frühjahr 1911 mit relativ wenig Regen und endlich der Sommer mit seiner großen Hitze; viele Sümpfe waren ganz ausgetrocknet, das Wasser in Flüssen und Seen stand kolossal niedrig; der meistens mit Algen bewachsene Fluß- und Seeboden war zum Teil von Wasser befreit; die ausgetrockneten Algen waren mit Protozoencysten bedeckt und die Luftströmungen konnten letztere, zusammen mit feinen Schlammteilchen, vom Boden in die Höhe reißen und zu entfernten Orten transportieren.

Was den Wind anbelangt, so habe ich in dieser Beziehung Glück gehabt — stille, windlose Tage waren relativ selten, sonst aber war der Wind immer da und überschüttete die ganze Gegend mit feinem Staub. Die entlang dem Neckar, als eine beinahe kontinuierliche Mauer liegenden Gebirge spielen eine große Rolle in der Bestimmung der Windrichtung, die immer parallel zu dem Neckar verläuft, und wir haben in Heidelberg im großen ganzen zwei vorwiegende Windrichtungen SW und NO. Die Luftströmungen, die von NO nach SW verlaufen, brachten den feinsten Staub von den ausgetrockneten Ufern des Neckars und von dessen Wasserbecken. SW Wind brachte dagegen alles, was ihm seine Transportkraft erlaubt, von den Rheinufern, an ihnen liegenden Seen und von den Sümpfen der Rheinebene. Wir sehen also, daß die äußeren Faktoren, welche auf den Erfolg meiner Arbeit einen großen Einfluß ausüben konnten, im Sommer 1911 sehr günstig waren. Sie waren so, als ob sie für meine Arbeit speziell eingerichtet wären; weshalb ich annehmen möchte, daß die Resultate meiner Arbeit, zu welchen ich jetzt übergehen werde, nicht ohne Wert sind.

Wie ich schon oben sagte, sammelte ich Regenwasser (Methode 3) und untersuchte es auf Protozoen; dabei gelang es mir experimentell festzustellen, was auch theoretisch leicht verständlich ist, daß der Regen ein hervorragendes Mittel zur Reinigung der Luft von Staub, Protozoencysten u. dgl. ist. Ich habe während meiner Arbeit 10 mal Proben von Regenwasser gesammelt, von denen 4 gleich am Anfang des Regens und die übrigen 6 erst dann, nachdem es schon 4—12 Stunden geregnet hatte. In den 4 ersten Fällen, wenn das Regenwasser gleich zu Beginn des Regens gesammelt war, konnte ich immer Protozoen finden, während in den 6 übrigen Kulturen keine Protozoen auf-

traten, wohl aber Bakterien und Pilze; doch waren auch die beiden letzteren nicht immer vorhanden. Diese Beobachtungen lehren uns, daß bei dauernd regnerischem Wetter die Aufgabe, welche ich mir stellte, vollständig unausführbar gewesen wäre und die dabei erhaltenen Resultate unzutreffend geworden wären, da, wie ich schon vorhin bemerkt habe, dann keine Protozoencysten aus den Sümpfen in die Luft gelangen können, und die Cysten, die von irgendwelchem anderen Ort durch die Luftströmungen zugetragen werden, mit dem ersten Regen niedergeschlagen werden. Regentropfen reinigen die Luft rein mechanisch, sie umfließen die relativ größeren Staubpartikelchen und ziehen sie herunter; die kleinsten in der Luft schwebenden harten Partikelchen kleben an den Wassertropfen fest an und fallen mit ihnen zum Boden. Das zeigt uns, daß es beim Sammeln des Regenwassers nicht auf die Masse des gesammelten Wassers ankommt, sondern auf die Menge der Luft, welche durch das betreffende Regenwasser gereinigt wurde: um aber möglichst viel Luft auszunutzen, müssen wir eine große Sammeloberfläche nehmen, d. h. wir müssen entweder einen riesigen Trichter dazu benutzen, oder zur gleichen Zeit viele kleinere. Einen sehr großen Trichter steril zu bekommen und steril zu bewahren ist gar nicht leicht; zweitens wird dabei sehr viel Wasser gesammelt, was auch sehr unbequem ist, weil es sehr schwer ist mit großen Massen einer Flüssigkeit steril zu arbeiten. Dasselbe wird der Fall sein, wenn wir zur gleichen Zeit viele kleinere Trichter aufstellen — dann wird man gezwungen sein, sehr viele Kulturen zu untersuchen und steril zu bewahren, was die Arbeit sehr erschwert und kolossal verlangsamt. Bei Ausnutzung der kleinen Menge Luft, wie ich das getan habe, wird entsprechend wenig Material gesammelt, was meine Beobachtungen bestätigen: ich habe bei der Untersuchung des Regenwassers nie mehr als 2 Arten in derselben Probe gefunden, dagegen habe ich bei der 2. Methode des Materialsammelns oft in derselben Kultur 5 sogar 6 verschiedene Arten gehabt, was aus nebenstehender Tabelle klar hervortritt.

Wie oben gesagt wurde, stellte ich die sterilisierten, flachen Schalen mit einer sterilisierten Nährlösung irgendwo ins Freie und ließ sie da so lange stehen, bis die Oberfläche der Flüssigkeit mit Kahlhaut bedeckt war. Aus der Tabelle sehen wir, daß das nicht immer in gleichem Zeitraum geschieht; so braucht man im Winter 20—25 Tage dazu, dagegen im Sommer nur 5 oder 7. Daran sind zwei verschiedene Faktoren schuld: 1. die Temperatur; 2. die Menge der Bakterien- und Protozoenkeime in der atmosphärischen Luft. Wie

Jahr	Monat	Zahl der Proben	Wie viel Tage waren die Proben aufgestellt?	In wie vielen Proben waren keine Protozoenarten?	Wie viel Protozoenarten wurden in derselben Probe gefunden?
1910	November	2	25	1	1
"	Dezember	3	25—20)	2	1
1911	Jannar	2	20	—	1
"	Februar	2	20	—	1
"	März	3	20—15	1	2, 1, 1
"	April	2	15	—	2, 1
"	Mai	3	10	—	2, 2, 3
"	Juni	5	3 Pr. 7, 2 Pr. 5	—	6, 5, 4, 5, 4
"	Juli	4	2 Pr. 7, 2 Pr. 5	—	5, 4, 4, 4
"	August	2	5	—	4, 4
"	September	1	5	—	3

bekannt, entwickeln sich die meisten Bakterien und Protozoen besser bei Temperaturen von 15—25° C, als bei niederen. Im Sommer muß sich also die Kahlhaut schneller bilden. Andererseits ist es klar, daß die Kahlhaut sich um so schneller bildet, je mehr Bakterien- und Protozoenkeime in der Luft sind, wenn die anderen Bedingungen gleich bleiben. Aus meiner Tabelle kann man aber nicht feststellen, ob im Winter weniger Protozoenkeime in der Luft sind, als im Sommer. Freilich sehen wir, daß im November, Dezember und im März, obwohl die Nährflüssigkeiten 20—25 Tage im Freien standen, in einige Proben gar keine Protozoencysten gelangten; da aber die Monate November, Dezember und März sehr reich an Niederschlägen waren, welche nach meinen Untersuchungen die Luft reinigen, so wäre es voreilig zu schließen, daß die Luft in diesen Monaten sehr arm an Protozoencysten gewesen sei. Theoretisch können wir den Mangel an Protozoencysten in der Winterluft leicht begründen aus der geringen Vermehrung der Protozoen in dieser Jahreszeit; es werden also auch wenig Cysten gebildet, die in die Luft gelangen könnten. Eine Andeutung davon gibt die vorstehende Tabelle in der Rubrik „wie viel Protozoenarten wurden in derselben Probe gefunden“. Wir sehen, daß im November, Dezember, Januar und Februar in jeder Probe nur je eine einzige Protozoenart vorkam, obwohl die Nährflüssigkeiten 20—25 Tage exponiert waren.

Während meiner Arbeit habe ich mit allen 4<sup>1)</sup> früher be-

<sup>1)</sup> Ich betone nochmals, daß Staubuntersuchungen mir nur als Kontrollversuche dienten und daß alle Arten, die ich im Staub fand, auch in dem nach den übrigen 3 Methoden gesammelten Material beobachtet wurden.

sprochenen Methoden nur 13 verschiedene Arten von Protozoen gefunden, darunter 4 neue. Diese 13 Arten sind folgende:

1. *Amoeba polyphagus* n. sp.
2. *Amoeba* sp.
3. *Dimastigamoeba bistadialis* n. sp.
4. *Monas vivipara* STEIN
5. *Bodo globosus* STEIN
6. *Bodo repens* KLEBS
7. *Bodo celer* KLEBS
8. *Bodo parvus* n. sp.
9. *Dinomonas vorax* KENT
10. *Polypseudopodius bacterioideus* n. sp.
11. *Petalomonas* sp.?
12. *Colpoda cucullus* O. F. M.
13. *Colpoda steinii* MAUPAS.

Im Jahre 1893 berechnete SCHEWIAKOFF 653 bekannte Arten von Süßwasserprotozoen. Seit 1893 sind viele neue Gattungen und Arten beschrieben worden. Wenn wir aber die Zahl der uns bekannten Süßwasserprotozoen noch heute auf 653 schätzen und nur die von mir entdeckten 4 neuen Arten dazu zählen, so finden wir, daß die von mir gefundenen 13 Arten nur 1,9% der gesamten Zahl der bekannten Süßwasserprotozoen darstellen. Wenn wir alle seit 1893 neu beschriebenen Arten dazu gerechnet hätten, so würde der erwähnte Prozentsatz sicher noch bedeutend kleiner werden.

Dieser geringe Prozentsatz der in der Luft beobachteten Protozoenarten zeigt uns, daß die Luftströmungen nur eine winzige Rolle in der geographischen Verbreitung der Süßwasserprotozoen spielen können, und, wenn man die Frage stellt, ob die Protozoen ihren Kosmopolitismus der Verbreitung durch die Luft verdanken, müssen wir verneinend antworten. Die Luftströmungen haben damit jedenfalls sehr wenig zu tun, und es müssen andere Mittel im Spiel sein.

Wenn wir die Frage über die Verbreitung der Protozoen durch die Luft nur theoretisch behandeln, wie das z. B. SCHEWIAKOFF getan hat, so könnte man, wie dieser, zu dem gerade umgekehrten Resultat gelangen.

SCHEWIAKOFF stellte sich den Vorgang so vor: in verschiedenen Wasserbehältern, wie Flüssen, Seen, Teichen, Sümpfen usw. entwickeln sich die verschiedenen Protozoenarten unter günstigen Bedingungen sehr reich und in großen Mengen; wenn aber die günstigen

Bedingungen aufhören, erfolgt bekanntlich Encystierung vieler Protozoen. Wenn kleine Teiche, Sümpfe u. dgl., in welchen viele Protozoencysten vorhanden sind, allmählich austrocknen, so werden alle im Wasser befindlichen Gegenstände und mit ihnen auch die Cysten der Einzelligen der Wirkung der Luft ausgesetzt. Die Luftströmungen können den feinsten Staub mitreißen und in die Höhe bringen. Zum feinsten Staub können wir auch die Protozoencysten rechnen, weil sie nach ihrem Volumen und Gewicht sich gar nicht von kleinen Staubpartikelchen unterscheiden und so ist es ganz klar, daß mit dem Staub auch die kleinen Cysten durch den Wind verbreitet werden. Die Protozoencysten kommen aber meistens nicht frei im Wasser vor, was SCHEWIAKOFF und viele andere nicht beachteten. SCHEWIAKOFF bemerkt im allgemeinen ganz richtig, daß die Protozoen zur Cystenbildung immer eine feste Unterlage brauchen; als solche benutzen sie gewöhnlich verschiedene im Wasser liegende oder schwimmende Objekte, woran sie festkleben. Daß keine Cysten frei im Wasser gebildet werden, bestätigt die Tatsache, daß bei den Untersuchungen des Planktons — vorausgesetzt, daß das Plankton da gefangen wird, wo keine Kahmhaut und keine schwimmenden, festen Gegenstände vorhanden waren — in der Regel keine Cysten beobachtet werden, wohl aber die frei schwimmenden Protozoen. An den Wänden der Glasgefäße, in welchen man die Protozoen kultiviert, kann man sehr oft die festklebenden Cysten finden und, wenn man sie von den Glaswänden loslösen will, so muß man schon einige Kraft anwenden; durch Abspülen mit Wasser kann man die Gefäße nicht von Cysten befreien, man muß sie abkratzen, — so fest sitzen sie darauf. Um mich zu überzeugen, daß auch in der freien Natur dasselbe geschieht, daß nämlich die Cysten auch da an verschiedenen Gegenständen festsitzen, habe ich folgenden Versuch gemacht: Anfangs September 1911 sammelte ich am Neckarufer bei niederem Wasserstand frei liegende, ausgetrocknete Algen; das gesammelte Material teilte ich in zwei Hälften. Eine brachte ich in ein sterilisiertes Gefäß und übergieß sie mit abgekochtem und abgekühltem Wasser; die andere Hälfte habe ich auch zu einer Infusion verwendet, nachdem ich sie zuerst in folgender Weise behandelt hatte: mit Hilfe eines Strickes hängte ich die Algen an den Hahn der Wasserleitung so, daß der Wasserstrahl sie traf, und ließ dann das Wasser während 5 Minuten mit voller Kraft der Wasserleitung fließen. Die beiden Infusionen wurden nachher parallel untersucht und ergaben beinahe keinen Unterschied; an demselben Tage erschienen in beiden Kulturen die gleichen Protozoenarten und in der

Zahl der Individuen war auch keine erhebliche Differenz vorhanden. Dieser Versuch zeigt, wie fest die Protozoencysten an der Unterlage, an welcher sie gebildet werden, haften. Die Folge davon ist, daß der Wind es nicht mit losen, mikroskopisch kleinen Cysten zu tun hat, sondern mit relativ großen und schweren Objekten wie Bruchstücken von Baumästen u. dgl. Solche Gegenstände kann sogar ein sehr starker Wind nicht vom Boden in die Höhe bringen und an andere Orte übertragen, seine Kräfte reichen nicht dazu.

Die Cysten werden nun auch in der Kahmhaut gebildet. Um festzustellen, ob eine solche Kahmhaut beim Austrocknen in ihre Bestandteile zerfällt oder eine kompakte Masse bildet, sammelte ich sie auf der Oberfläche der Neckarwasserbecken und ließ sie sehr langsam in einer flachen Schale im Schatten austrocknen. Die ausgetrocknete Haut bedeckte als eine ziemlich dicke Lage den Schalenboden und wurde von feinen Rissen in viele Stückchen zerrissen, aber die Oberfläche dieser Stückchen ist immer einige Quadratmillimeter groß und, was besonders wichtig ist, es kleben die Hautstückchen am Boden fest. In diesem Fall hat es also der Wind wieder nicht mit losen Cysten zu tun, sondern mit fest am Boden sitzenden Partikelchen, deren Gewicht relativ zu groß ist, um von einem Windwirbel mitgerissen und fortgetragen zu werden.

Ich habe die Jahresberichte der Großh. Badischen meteorologischen Zentralstation zu Karlsruhe und die Jahresberichte für Meteorologie und Hydrographie (im Großh. Baden) für mehrere Jahre durchgesehen, um festzustellen, welche maximale Schnelligkeit der Wind in unserer Umgebung haben kann. Aus Windstärketabellen sieht man, daß die stärksten Winde unserer Gegend etwa 13 Meter in 1 Sek. erreichen. KAISER bringt im 1. Bd. seines Lehrbuches der Geologie die Angaben von SOKOLOW über die Transportfähigkeit des Windes. Diese Angaben sind in folgender Tabelle zusammengestellt:

Windstärke	Durchmesser der Sandkörner
4,5— 6,7 Sekundenmeter	0,25 mm
6,7— 8,4            "            "	0,50   "
9,8—11,4           "            "	1,0    "
11,4—13,0          "            "	1,5    "

Die größte Schnelligkeit des Windes unserer Gegend ist also 13 m in 1 Sek. und aus der SOKOLOW'schen Tabelle sehen wir, daß ein so starker Wind Sandkörner im Durchmesser 1,50 mm transportieren kann. Ich habe oben gesagt, daß die eingetrockneten

Zoogloeastückchen eine Oberfläche von einigen Quadratmillimeter haben und also von unserm maximalen Winde wohl nicht mitgerissen werden können. Freilich ist das spezifische Gewicht der Sandkörner größer, als das von Hantstückchen, aber der Unterschied des spezifischen Gewichtes wird durch den Volumenunterschied zum Teil ausgeglichen. Vor allen Dingen aber kommt in Betracht, daß die Zoogloea auf der Unterlage fest klebt.

In solcher Weise erkläre ich mir die geringe Verbreitung der Protozoencysten in der atmosphärischen Luft. SCHEWIAKOFF, wie frühere Forscher, haben dies nicht gewußt und sind daher zu der falschen Vorstellung gekommen, daß die Luftströmungen eine sehr wichtige Rolle beim Zustandekommen des Kosmopolitismus spielen. Natürlich spielt der Wind eine gewisse Rolle dabei; sie ist aber so unwichtig, wie ich es oben zu zeigen versuchte, daß man in der Tat kaum darauf Rücksicht zu nehmen braucht.

Ausnehmend starke, mit einer enormen Transportkraft versehene Winde, d. h. Zyklone, die manchmal Fisch- und Froschregen verursachen, können natürlich auch die Klümpchen der ausgetrockneten Kahlhaut, sowie mit Cysten bedeckte Holzstückchen u. dgl. vom Boden fortreißen und in andere Gegende transportieren. Nun sind aber solche Naturerscheinungen erstens sehr selten, zweitens auf gewisse Stellen der Erdoberfläche lokalisiert; sie können daher nicht als ständig wirkender Faktor betrachtet werden, und ihre Mitwirkung für die kosmopolitische Verbreitung der Süßwasserprotozoen kann nur lokal sein.

Die Resultate meiner Arbeit kann ich hier kurz so zusammenfassen. Die Verbreitung der Süßwasserprotozoen durch die Luft findet in so kleinem Maßstab statt, oder, wenn wir theoretisch (experimentell wissen wir gar nichts darüber) annehmen, daß Zyklone viele Cysten übertragen könnten, nur in einem so begrenzten Teil der Erdoberfläche, daß man auf die Frage, ob der Kosmopolitismus der Protozoen des Süßwassers mittels Luftströmungen zustande gekommen sei, verneinend antworten muß. Um die kosmopolitische Verbreitung der Einzelligen über die Erdoberfläche zu erklären, muß man daher andere Faktoren in Betracht ziehen. Was für Faktoren das sein können und wie sie wirken, das werden weitere Arbeiten auf diesem Gebiete zu zeigen haben. Heutzutage wissen wir experimentell beinah nichts darüber.

Außer Protozoen fand ich in meinen Kulturen immer Bakterien, niedere Pilze und Hefezellen. Alle diese pflanzlichen Lebewesen kamen gewöhnlich in großer Individuenzahl vor, die Zahl der Arten aber war nicht besonders reich, was mich auf den Gedanken führt, daß auch die Verbreitung der niederen Pflanzen durch die Luft gewöhnlich überschätzt wird. Ich muß jedoch gleich bemerken, daß meine Kulturmethode ziemlich einseitig waren, was vielleicht der Grund ist, warum ich immer denselben kleinen Kreis der Arten in verschiedenen Luftproben fand.

Am Schluß der Erläuterung der Resultate dieser Arbeit sei es mir gestattet, meinem hochgeehrten Lehrer, Herrn Prof. O. BÜTSCHLI, für seine ständige Teilnahme und Unterstützung herzlich zu danken; außerdem spreche ich Herrn Prof. TH. V. WASIELEWSKI meinen verbindlichsten Dank aus, in dessen Laboratorium ich viele bakteriologische und protistologische Kulturmethode kennen lernte.

## II.

In diesem Teil bringe ich die Beschreibung der einzelnen, von mir beobachteten Protozoenarten. Auf einige Formen, welche ich seltener beobachten konnte, gehe ich hier nicht näher ein. Außerdem erwähne ich, wie oft ich die betreffenden Protozoenarten bei den Untersuchungen nach Methoden 2, 3 und 4 zur Beobachtung bekam.

### *Amoeba polyphagus* n. sp.

Taf. 17 Fig. 1—3.

Die Größe der Amöbe schwankt im abgekugelten Zustande zwischen 10—13  $\mu$ .

Diese Amöbenart fand ich zum erstenmal im Regenwasser, wo sie sich reich entwickelte und viele sehr auffallend gebaute Cysten bildete. Da in demselben Regenwasser noch eine andere Amöbe auftrat, isolierte ich eine einzige Amöbencyste und brachte sie auf eine Platte von 1 Proz. Agar, wo nach einigen Tagen viele lebende, bewegliche Amöben sich beobachten ließen. Die Bewegung der *Amoeba polyphagus* geschieht sehr langsam und wird durch breite, lappige Pseudopodien verursacht, die manchmal in größerer Zahl vorhanden sind; oder man sieht nur ein einziges, großes Pseudopodium, das zum größten Teil aus Ectoplasma besteht, und in das nur an seiner Basis das Entoplasma etwas hineinragt (Fig. 2). Sehr oft



beobachtete ich, daß die Amöbe während 5—10 Min. ohne irgendwelche Bewegung auf dem Objektträger liegt. Pseudopodien sind jedoch vorhanden; sie werden auf der ganzen Körperoberfläche gebildet und sind nach allen Seiten des Raumes gerichtet; nur während des Vorwärtskriechens pflegen alle Pseudopodien in der gleichen, der Unterlage parallelen Ebene zu liegen. Außer diesen großen, lappigen Pseudopodien sieht man sehr oft die ganze Körperoberfläche mit feinen, fadenförmigen, kurzen, nach der Basis zu sich etwas verbreiternden Pseudopodien bedeckt (Taf. 17 Fig. 1), welche wahrscheinlich zur Nahrungsaufnahme dienen, wie es bei *Dimastigamoeba bistadialis* der Fall ist (s. p. 342).

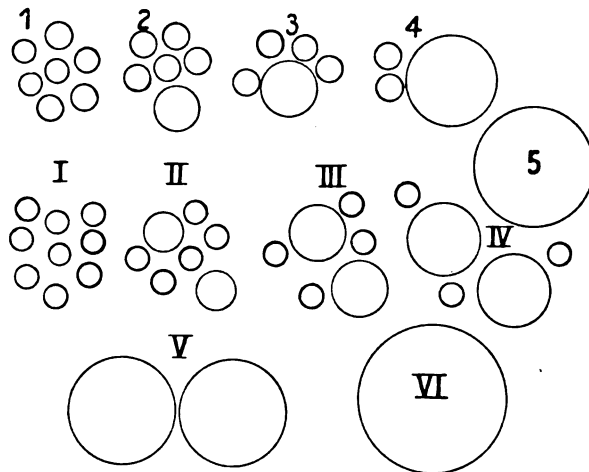
In dem feinkernigen Protoplasma liegen in großer Zahl Nahrungsvacuolen (*Nv*), eine kontraktile Vacuole (*Cv*) und ein Kern (*K*), der aus zwei Teilen — Binnenkörper und Kernsaftzone — besteht.

Im Binnenkörper sieht man auf ungefärbten Präparaten ein paar (1—3) hellere Punkte (Fig. 2), die sich mit der ROMANOWSKY-GIEMSA Methode etwas rötlich färben, wogegen sich der übrige Teil des Binnenkörpers dunkelblau bis beinah schwarz färbt. Die rot gefärbte Kernsaftzone zeigt eine schöne einreihige Wabenstruktur (ähnlich Taf. 18, Fig. 2); die Wabenwände sind radiär angeordnet. Die Kernsaftzone ist im ungefärbten Zustande immer etwas heller als das Zellplasma und deswegen gut sichtbar. Die Kernmembran ist sehr fein und nicht immer unterscheidbar; der Kernumriß in der Regel rund, doch oft durch mechanische Einwirkung verändert. Dabei behält aber der Binnenkörper seinen runden optischen Durchschnitt und an der Umrißveränderung nimmt nur die Kernsaftzone teil. Als mechanische Kraft, welche die Veränderung im Kernausssehen verursacht, dienen in erster Linie die Nahrungsvacuolen. Sie sind gewöhnlich in sehr großer Zahl vorhanden. Dabei üben sie einen starken Druck auf den Zellkern aus, welcher eine polygonale Form annimmt. Wenn die Amöbe zwischen zwei anderen oder zwischen zwei Sandkörnchen, welche sehr nah aneinander liegen, kriecht, so wird der Kern sehr stark gedehnt, woran auch der Binnenkörper teilnimmt.

Die zahlreichen Nahrungsvacuolen sind in der Regel von Bakterien erfüllt. Sie stoßen bei der Protoplasmaabewegung oft aneinander, wobei häufig zwei verschmelzen. Die neugebildete rundet sich bald ab und fließt wieder mit einigen anderen zusammen. In solcher Weise bildet sich schließlich eine riesige Nahrungsvacuole, die nicht mehr imstande ist, sich abzurunden, und die Form einer Wurst annimmt. Wenn der Verdauungsprozeß schon sehr weit vor-

gerückt ist, so verschwindet die Flüssigkeit der Nahrungsvacuole und die unverdauten Nahrungsreste geraten in das Plasma hinein.

Bei der Bewegung der Amöbe liegt die kontraktile Vacuole gewöhnlich im Hinterende. Im allgemeinen pulsiert sie 6mal in 30 Minuten, die Zwischenräume zwischen den einzelnen Kontraktionen aber sind sehr wechselnd, 3, 5, 6—8 Minuten. Die kontraktile Vacuole wird durch Verschmelzung mehrerer kleiner Flüssigkeitstropfen gebildet, die sofort an der Stelle der verschwundenen erscheinen. Die Verschmelzung dieser Tropfen zu einer pulsierenden Vacuole geschieht, wie ich es schematisch auf Textfig. B dargestellt habe, in zweierlei Weise. Entweder (1—5) es gibt nur ein Ver-



Textfig. B.

schmelzungszentrum, indem sich 2 dicht aneinander liegende Flüssigkeitstropfen vereinigen und nach und nach diese größere Vacuole in Berührung mit allen übrigen kommt, um mit ihnen zusammenzufießen; oder (I—VI) zu gleicher Zeit verschmelzen unabhängig voneinander 2 mal 2 Flüssigkeitstropfen und bilden 2, wenn ich so sagen darf, Vacuolenanlagen, welche durch die Verschmelzung mit den sie umgebenden, sowie aus dem Protoplasma neu ausgeschiedenen Flüssigkeitstropfen in ihrer Größe zunehmen und so 2 große Vacuolen bilden, die sich in der Regel kurz vor der Kontraktion vereinigen; manchmal, aber sehr selten, kontrahieren sich diese beiden Vacuolen selbständig, eine nach der anderen. Die Größe, welche die kontraktilen Vacuolen erreichen können, übertrifft die des Zellkernes bedeutend.

Die Cysten (Taf. 17 Fig. 3,) haben 2 Hüllen, von denen die eine und zwar die innere (*i. Ch.*) relativ dünn und nicht immer deutlich sichtbar ist. Sie liegt unmittelbar auf dem Plasma; die äußere Cystenhülle (*a. Ch.*) ist dagegen viel dicker, sowie sehr mannigfaltig verschrumpt und gefaltet, wobei sie sich zum Teil von der inneren abhebt. Der Kern (*K*) ist in der Cyste immer gut zu sehen, besonders scharf und klar tritt der Binnenkörper hervor und ist von einer schmalen, hellen Kernsaftzone umgeben, die jetzt keine Kernmembran aufweist und viel schmaler geworden ist, als bei den freien Individuen. Das Protoplasma enthält eine Menge kleinerer Körperchen, die regelmäßig verteilt sind. Manchmal findet man in den Cysten noch die kontraktile Vacuole, um welche herum, sowie an der inneren Cystenhüllwand, man sogar in ungefärbten Präparaten die feinen Waben sieht, deren Wände senkrecht zur Vacuolen- bzw. zur Cystenhülloberfläche gestellt sind. Ich beobachtete nicht selten auch Cysten mit nur einer Hülle und in solchen Cysten pflegt die kontraktile Vacuole nicht zu fehlen. Wie aber aus solcher Cyste mit glatter Oberfläche der Hülle eine geschrumpfte und gefaltete zustande kommt, kann ich nicht erklären, da meine Beobachtungen dazu nicht ausreichen. Ob die Cysten von *Amoeba polyphagus* analog denen von *Bursaria* (BÜTSCHLI 1880—88, p. 1657) sind, kann ich auch nicht sagen.

*Amoeba polyphagus* fand ich in meinen Kulturen zweimal.

Sie ist nach der Art der Pseudopodienbildung der *Amoeba cirrifera* PENARD (PENARD 1890, S. 130) am nächsten verwandt, unterscheidet sich aber von ihr 1. durch die relative Kürze der fadenförmigen Pseudopodien, 2. durch die Einzahl der kontraktilen Vacuole und 3. durch den Bau der Cystenhüllen.

### *Amoeba* sp.?

Taf. 17 Fig. 4—5.

Diese kleine Amöbenart fand ich im Regenwasser zusammen mit *Amoeba polyphagus*. Es gelang sie zu isolieren und auf eine Agarplatte zu übertragen. Hier, auf der Agarplatte, vermehrte sie sich so kolossal schnell, daß die Amöben am dritten Tage die ganze Oberfläche des Agars bedeckten. Nach 4 Tagen aber fand ich nur einzelne langsam bewegliche Exemplare, die bei Übertragung auf eine neue Agarplatte oder in verschiedene Nährflüssigkeiten sich gar nicht weiter entwickelten, sondern in kurzer Zeit abstarben. Auch im Regenwasser, aus welchem ich die Amöben isoliert hatte,

fand ich weder lebende Tierchen mehr, noch Cysten. So gelang es mir trotz aller Bemühungen nicht, die Amöbe sp.? weiter zu kultivieren und bei den fortgesetzten Untersuchungen erhielt ich sie nie wieder. Glücklicherweise machte ich mir aus der ersten gelungenen Agarkultur einige Dauerpräparate, aber leider reichten sie nicht, um diese Amöbe genau zu bestimmen. Ich kann nur sagen, daß diese Amöbe nach ihrem Aussehen zu der Limaxgruppe gehört, was aus Fig. 4 und 5 Taf. 17 klar hervorgeht. Ihre Größe schwankt zwischen 7—8  $\mu$ ; sie besitzt einen bläschenförmigen Kern und eine kontraktile Vacuole, die sich stets im Hinterende befindet. Sie ist sehr beweglich und ändert ihre Kriechrichtung sehr oft, was dadurch zustande kommt, daß an der Basis des großen breiten vorderen Pseudopodiums neue Pseudopodien gebildet werden, von denen sich eins sehr schnell vergrößert und die Bewegungsrichtung bestimmt (Fig. 4).

*Dimastigamoeba bistadialis* n. sp.

Taf. 17 Fig. 6—13.

Die äußere Form dieser Dimastigamöbe ist höchst veränderlich und nur unter gewissen Umständen zeigt sie einen mehr oder weniger konstanten Umriß. Dies tritt bei schnellem Vorwärtsschwimmen mittels der Geißeln ein. In diesem Fall streckt sich der Körper in der Bewegungsrichtung und bewahrt diese Form so lange, bis die Bewegung an Schnelligkeit abnimmt. Jetzt ist *Dimast. bist.* 12 bis 20  $\mu$  lang. Das Ectoplasma tritt dabei nur am Vorderende auf, das die Form eines Kegels hat (Taf. 17 Fig. 9). Da wo das Ectoplasma in das Entoplasma übergeht, liegt der Kern, dessen Vorderende in das Ectoplasma hineinragt. Sobald sich die Bewegung verlangsamt, verändert sich die äußere Form, indem auf der Oberfläche nach und nach äußerst feine Pseudopodien hervortreten, die wenigstens an ihrer Basis mit Pellicula bedeckt sind (Fig. 10). Diese feinen, aber nicht sehr langen Pseudopodien haben mit der Bewegung selbst nichts zu tun und dienen nur zur Nahrungsaufnahme, die in folgender Weise vor sich geht: die Bakterien, welche als Nahrung dienen, geraten beim Hin- und Herschwimmen



Textfig. C.

zwischen die feinen Pseudopodien (Textfig. C), deren periphere Enden sich einander nähern, um schließlich miteinander zu verschmelzen. Wenn das geschehen ist, befinden sich die Bakterien

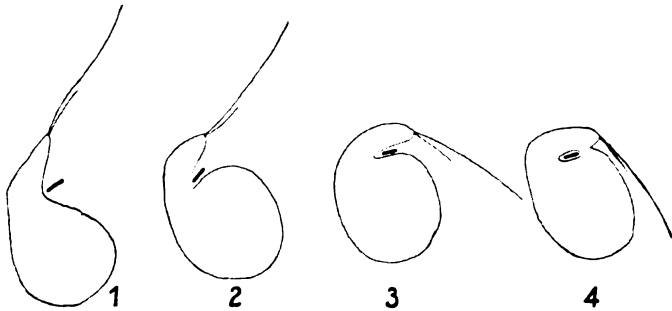
im Körper des Tieres in einem Tropfen der Flüssigkeit. Solche vereinzelt aufgenommene Bakterien nehmen im Innern an der Plasmaströmung teil; sie stoßen dabei aneinander, wobei die sie umhüllende Flüssigkeit zusammenfließt und Nahrungsvacuolen bildet, in denen man nach einiger Zeit die Bewegung der Bakterien beobachten kann. Was bei der Nahrungsaufnahme mit der Pellicula geschieht, welche, wie ich oben bemerkte, die Pseudopodien wenigstens an ihrer Basis, vielleicht aber ganz bedeckt, konnte ich leider nicht feststellen, da die Pseudopodien sehr klein sind und die Nahrungsaufnahme weniger als eine Minute erfordert.

Während der Vorwärtsbewegung befinden sich die beiden Geißeln an der Spitze des vorderen ectoplasmatischen Kegels, der in die Bewegungsrichtung eingestellt ist. Je mehr die Bewegung verlangsamt wird, desto ruhiger schlägt die größere Geißel und endlich bewegt sich nur ihr distaler Teil schraubenartig, der proximale Teil dagegen wird in der Bewegungsrichtung gestreckt und bleibt ganz starr. In diesem Moment funktioniert die große Geißel schon nicht mehr als Bewegungsorganelle, sondern dient aller Wahrscheinlichkeit nach als Tastorganelle, wie es GOLDSCHMIDT (1907 p. 105) bei *Mastigella vitrea* vermutet. Wenn die große Geißel an irgend einen Fremdkörper anstößt, wendet sie sich etwas zur Seite und hierauf bewegt sich das Tier in der Richtung, welche die Geißel angenommen hat. Eine solche Bewegung beobachtete ich oft stundenlang bis die Vorwärtsbewegung überhaupt aufhört. Die kleinere Geißel ist während der Bewegung nicht sichtbar; ich bin überhaupt zweifelhaft, ob sie bei der Bewegung mitwirkt.

Wie ich oben sagte, spielt die größere Geißel beim langsamen Vorwärtskriechen wahrscheinlich nur die Rolle eines Tastorganells und die Bewegung selbst wird wie bei allen gewöhnlichen Amöben durch die innere Plasmaströmung verursacht. Dabei nimmt das Tier die Form einer *Amoeba limax* an: der Körper wird wieder in die Bewegungsrichtung ausgezogen und am Vorderende ist ein Pseudopodium, an dessen Spitze die Geißeln sitzen. Während bei *Amoeba limax* die Pseudopodien immer abgerundet sind, haben wir hier am Vorderende stets ein kegelförmig zugespitztes Pseudopodium. Das kann man in folgender Weise erklären: 1. die Pellicula ist ziemlich stark; 2. (was die Hauptsache ist) übt die schraubige Bewegung des Geißelendes auf die Geißel selbst und natürlich auch auf die Pellicula, an der sie befestigt ist, einen Zug aus, so daß das Pseudopodienende sich kegelförmig zuspitzen muß.

Endlich hört die Vorwärtsbewegung vollständig auf und dann

werden einige große, lappige Pseudopodien gebildet. Diese werden bald wieder eingezogen, um im nächsten Moment von neuem zum Vorschein zu kommen. Sie verursachen stärkere Änderungen im Aussehen des Tiers als das Kriechen; sie werden an sehr verschiedenen Körperstellen gebildet und man bemerkt fast stets, daß, wenn die Flagellate mittels eines Pseudopodiums ihren früheren Ort verlassen hat, sie mittels eines anderen im folgenden Augenblick wieder annähernd an den früheren Ort zurückkehrt. Das Ende der größeren Geißel setzt seine Bewegungen fort; diese Bewegungen haben schon keine Kraft mehr, um das ganze Tier schwimmen zu lassen, reichen jedoch noch aus, um den Plasmakegel an der Geißelbasis zu bilden und zu erhalten. Die Plasmaströmungen, welche die breiten, lappigen Pseudopodien bilden, bewirken, daß die Geißelbasis samt dem Ectoplasmakegel über die ganze Oberfläche des Körpers herum wandern, wie es GOLDSCHMIDT (1907, S. 103) bei *Mastigella vitrea* und PLENGE (1899, S. 220) bei Schwärmzellen der Mycetozen beschrieben haben. Im Gefolge der Geißel wandert auch immer der Kern, woraus wir schließen dürfen, daß der Kern mit den Geißeln zusammenhängt, worüber ich später sprechen werde.



Textfig. D.

Bei der Wanderung bildet der ectoplasmatische Geißelkegel häufig einen scharfen Winkel mit der Körperoberfläche, in welchen sehr oft Bakterien hineinschwimmen. Wenn dies geschieht, so verkleinert sich der Winkel und das Ende des ectoplasmatischen Kegels verschmilzt endlich mit der Körperoberfläche, wodurch die Bakterien samt etwas Kulturflüssigkeit in das Plasma aufgenommen werden. Diesen Prozeß habe ich schematisch auf Textfig. D abgebildet. Die aufgenommenen Bakterien nehmen an der inneren Plasmaströmung teil, wobei durch ihre Vereinigung Nahrungsvacuolen

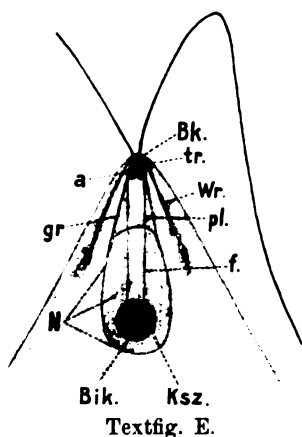
gebildet werden, wie dies schon oben für die mittels der Pseudopodien aufgenommene Nahrung geschildert wurde.

Wenn der Dimastigamöbe viel Nahrung zur Verfügung steht so wirft sie die beiden Geißeln ab; in solchem Zustand ist sie nicht von gewöhnlichen Amöben zu unterscheiden, was aus Fig. 6 und 7 klar hervorgeht. Die Amöben kriechen mittels großer, breiter Pseudopodien, die oft mit feinen zugespitzten Pseudopodien bedeckt sind, hin und her; mit Hilfe der feinen Pseudopodien nimmt sie Nahrung in sich auf. Je mehr Bakterien aufgenommen werden, desto langsamer werden die Bewegungen, worauf endlich die breiten, lappigen Pseudopodien ganz eingezogen werden. Der abgerundete Körper der Dimastigamöbe liegt ruhig an derselben Stelle und wird nur von feinen zugespitzten Pseudopodien bedeckt.

In solchem Zustande verbleibt sie so lange, als die Nahrung in der Umgebung noch reichlich ist. Sobald das nicht mehr der Fall ist, bildet sie neue Geißeln und setzt sich wieder in Bewegung. Jetzt verläuft aber der Bewegungsvorgang umgekehrt, indem zuerst Bewegung durch Pseudopodien und ohne Geißeln auftritt, und erst später der Übergang zur Geißelbewegung stattfindet. Die Amöben fangen an bald nach dieser, bald nach jener Seite zu kriechen, als ob sie sich eine günstige Bewegungsrichtung aussuchten; in dieser Zeit werden die Geißeln gebildet, deren Befestigungsstelle über die ganze Oberfläche des Tieres wandert und den Kern hinter sich herzieht. Nach und nach nimmt aber die Bewegung der Amöbe eine bestimmte Richtung an. Die größere Geißel ist durch die schraubige Bewegung ihres Endes in der Bewegungsrichtung ausgezogen und betastet den vorliegenden Weg. Die Bewegung selbst wird aber noch durch Plasmaströmung verursacht, die in einer Entfernung von etwa  $\frac{1}{3}$  der Körperlänge vom Hinterende anfängt und der Mittellinie entlang bis zur Basis des ectoplasmatischen Kegels verläuft. Während dieser amöboiden Bewegung nähert sich der Verdauungsprozeß gewöhnlich seinem Ende, die Nahrungsvacuolen im Inneren des Tieres sind verschwunden. Nach und nach wird die Bewegung der Geißeln intensiver und die Amöbe geht allmählich von der kriechenden zur schwimmenden Bewegung über. Wenn *Dim. bistad.* in einer Heuinfusion zusammen mit irgendwelchen Bakterien (ich habe sie immer mit *Bacterium coli* kultiviert) gezüchtet wird, so sammelt sie sich in der Kahlhaut an; in Präparaten, die von solchen Kulturen hergestellt wurden, fand ich immer nur geißelfreie amöboide Formen; die Geißeln wurden nur dann gebildet, wenn die Individuen lange Zeit unter dem Deckglas verblieben, wo nicht sehr viel Bakterien

vorhanden waren. Dies scheint uns zu zeigen, daß die Bildung und das Abwerfen der Geißeln mit dem Vorhandensein oder dem Mangel der Nahrung zusammenhängt.

Der Geißelapparat ist sehr kompliziert. An lebenden, ungefärbten Tieren sehen wir folgendes (Taf. 17, Fig. 9): an der Basis der Geißeln liegt ein großer, eiförmiger Körper, der zum großen Teil aus einem mit einer gut sichtbaren Membran versehenen Zellkern besteht; dicht an der Geißelbasis sieht man eine stark lichtbrechende und deswegen etwas dunkler erscheinende Partie des Plasmas, deren Form man auf ungefärbten Exemplaren nicht näher bestimmen kann. Zwischen dieser stark lichtbrechenden Plasmapartie und der Kernmembran liegt etwas Plasma, das sich nach seiner Lichtbrechung



gar nicht vom gewöhnlichen unterscheiden läßt. Dieser kleine Plasmateil ist vom übrigen Plasma durch zwei feine Streifen abgegrenzt (Textfig. E. *gr*), welche der Kernmembran ähnlich sind und ihre Fortsetzungen zu sein scheinen. Das ist alles, was man auf ungefärbten Präparaten vom Geißelapparat zu sehen bekommt. Färbungen mit Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN, DELAFIELD'S Hämatoxylin und Alaunkarmin ergeben nicht viel. Hervorragende Resultate habe ich bei Anwendung der ROMANOWSKY-GIEMSA-Färbung erreicht. Der ganze komplizierte Geißelapparat färbt sich nach dieser Methode

grell rot und hebt sich von dem bläulich gefärbten Plasma scharf ab. Wie auf Textfig. E schematisch und auf Taf. 17, Fig. 8, der Wirklichkeit entsprechend abgebildet ist, befindet sich dicht an der Pellicula, an der Stelle, wo die Geißeln entspringen, ein etwa trapezförmiges Gebilde (Textfig. E *tr*), dessen größere Basis nach dem Innern des Körpers gerichtet ist. Die kleine Basis des Trapezes wird von zwei Basalkörperchen (*Bk*) der Geißeln, die größere aber von zwei kugelartigen Körperchen (*a*) gebildet. Zwischen beiden Trapezbasen befindet sich ein strukturloses Plasma, das sich mit ROMANOWSKY-GIEMSA ziemlich stark rot färbt. Die Plasmapartie (*pl*), die wir auf ungefärbten Präparaten zwischen dem trapezförmigen Gebilde und dem Kern fanden, hat wahrscheinlich mit dem Geißelapparat gar nichts zu tun; es färbt sich auch so, wie das ganze übrige Protoplasma.



Von den beiden Basalkörperchen (*Bk*) der Geißeln geht je ein Würzelchen in das Plasma hinein. Diese Würzelchen (*Wr*) spalten sich bald in äußerst feine Fädchen, die aber nie lang werden und im Plasma allmählich verschwinden. Ähnliches beobachtete GOLDSCHMIDT bei *Mastigella vitrea*, bei welcher die Würzelchen sich manchmal verzweigten, was ich bei *Dim. bist.* nie gesehen habe.

Der Kern, der auch zum Geißelapparat gehört, besteht aus einem chromatinhaltigen Binnenkörper (*Bik*) und aus einer ihn umgebenden Kernsaftzone (*Ksz*), die vom Plasma durch eine derbe, immer gut sichtbare Kernmembran abgegrenzt ist. Der Binnenkörper hat gewöhnlich im optischen Schnitte die Form eines Kreises, oder dehnt sich ab und zu in einer Richtung aus, was jedoch mit einer Kernteilung gar nichts zu tun hat. Manchmal sieht man im Binnenkörper kleine intensiver gefärbte Körperchen (Taf. 17, Fig. 8). Der Binnenkörper ist mittels zweier ganz feiner Fäden (*f*) mit den runden Körperchen (*a*) der inneren Basis des trapezförmigen Gebildes verbunden. Diese feinen Fäden färben sich mit ROMANOWSKY-GIEMSA-Lösung in etwas dunklerem, roten Ton, als die Kernsaftzone; ungeachtet dessen ist es wegen ihrer Feinheit ziemlich schwer sie zu unterscheiden und zu verfolgen.

Die Kernsaftzone scheint in ungefärbten Präparaten immer etwas heller als das Plasma. An lebenden Tierchen kann man keine Struktur in der Kernsaftzone unterscheiden, dagegen sieht man auf fixierten und gefärbten Präparaten, daß sie aus einer Reihe Waben besteht. Der Kern von *Dimast. bistad.* hat gewöhnlich im amöboiden Stadium im optischen Durchschnitt die Form eines Kreises; im Flagellatenstadium dagegen streckt er sich etwas aus und wird eiförmig. Doch besitzt er zuweilen auch im Flagellatenstadium einen kreisrunden Durchschnitt. Der Binnenkörper bleibt immer ohne irgendwelche Veränderung.

Was die Basalkörperchen der Geißeln und auch die Würzelchen angeht, so dienen sie wohl zur Befestigung der Geißeln, wie es MAIER (1903, p. 148—155) für die Basalkörperchen klar und ausführlich gezeigt hat. Die Streifen, die vom trapezähnlichen Gebilde zu der Kernmembran ziehen, dienen wohl zur festeren Verbindung zwischen diesen beiden, was bei der Wanderung des Kernes mit den Geißeln sehr nötig ist. Welche Rolle die Körperchen *a*, der Binnenkörper und die feinen Fäden *f* spielen, ist mir ganz unklar und ich habe darüber vorläufig nichts zu sagen.

Wie oben bemerkt, sieht man die kleinere Geißel in ungefärbtem Zustande gar nicht. In fixierten und gefärbten Präparaten liegt

sie dicht an der Oberfläche des Tierkörpers; ihre Länge ist ungefähr  $= \frac{1}{3}$  der Länge der großen. Letztere ist etwas länger als der Körper des freischwimmenden Tieres. Über den Bau der Geißeln kann ich folgendes mitteilen. Die Geißeln sind denen von *Bodo globosus* (siehe weiter unten) ähnlich; sie bestehen also aus einem Achsenfaden und aus einer plasmatischen Hülle, die den ersteren umschließt und nur einen kleineren distalen Teil frei läßt. Das habe ich öfter sehr gut an solchen Geißeln beobachtet, deren plasmatische Hülle bei der Fixierung in einige Stücke zerrissen war. Auf Taf. 17 Fig 11 sehen wir eine bei der Fixierung verletzte Geißel abgebildet; bei *a* sieht man das von der plasmatischen Hülle freie Ende der Geißel; bei *b* die unverletzte Hülle, also ein normales Aussehen der Geißel; endlich bei *c* den Achsenfaden ohne Hülle. Bei *Dimast. bistadialis*, wie auch bei *Bodo globosus* färbt sich der Achsenfaden nach der ROMANOWSKY-GIEMSA-Methode weniger intensiv als die Plasmahülle und das freie Ende ist deswegen nicht immer sichtbar.

Die Veränderungen des Geißelapparates beim Übergang aus dem Flagellaten- in das Amöbenstadium ließ sich unter dem Mikroskop nicht direkt verfolgen; meine Beobachtungen darüber stützen sich auf fixierte und gefärbte Präparate. Zuerst reißen die Streifen, welche den basalen Teil des trapezförmigen Gebildes mit der Kernmembran verbinden, zusammen mit den Fäden *f* ab; dann werden die beiden Geißeln abgeworfen und der Kern rundet sich ab. Die Fäden *f* reißen gewöhnlich dicht am Binnenkörper ab und sie verschwinden am schnellsten. Nach den Fäden *f* gehen die oben erwähnten Streifen *gr* verloren, und um diese Zeit werden die Wurzeln *wr*, die vom Basalkörper entspringen, immer dünner und dünner und nehmen auch an Länge ab. Die übrigen Teile des Geißelapparates bleiben noch immer unverändert und nur dann, wenn die Wurzeln beinahe ganz verschwunden sind, bemerkt man, daß sich das ganze trapezförmige Gebilde schwächer färbt und an Schärfe der Umrisse verliert; allmählich schwindet es auch im Plasma und vom Geißelapparat ist nichts mehr zu sehen. Am längsten bleiben die Körperchen *a* erhalten. Beim Wiederauftreten der Geißeln muß der Geißelapparat von neuem gebildet werden. Wie dies aber geschieht, aus welchem Material die verschiedenen Bestandteile gebaut werden, wie die Verbindung zwischen dem Binnenkörper und dem trapezförmigen Gebilde zustande kommt, diese Fragen gelangen mir nicht zu beantworten.

*Dimast. bist.* hat nur eine einzige kontraktile Vacuole, die bei

einem sich bewegenden Tier (im Flagellaten- und Amöbenstadium) immer hinten liegt. Im Amöbenstadium beim ruhenden Tier findet sich die kontraktile Vacuole immer in der Nähe des Kernes. Die Größe der Vacuole ist variabel; die höchste Größe, die sie überhaupt erreichen kann, übertrifft etwas die des Kernes; sie entsteht durch die Verschmelzung einiger kleinen Vacuolen.

*Dimast. bist.* läßt sich ganz gut in Heuinfusion und noch besser auf 0,75 Proz. Agar-Agar in PETRI Schalen kultivieren. Meine Agar-Nährböden bereitete ich nach WASIELEWSKI-HIRSCHFELD'S Methode und die Kulturen ließ ich auf meinem Arbeitstisch bei Zimmertemperatur stehen. Nach 5 - 6 Tagen (manchmal etwas später) werden auf der Agaroberfläche unzählige Cysten gebildet. Ihr Umriß ist in der Regel kreisrund, manchmal aber trifft man auch ellipsoidische und sehr selten kommen auch vieleckige Cysten vor; die letzteren werden nur dann gebildet, wenn sehr viele *Dimast. bistad.* sich dicht nebeneinander encystieren. Die Cystengröße schwankt zwischen 8 und 11  $\mu$ , die ellipsoidischen aber erreichen 13  $\mu$  in der Länge und 9  $\mu$  in der Breite. Die Cysten besitzen zwei Hüllen; die innere ist dünn, die äußere ist immer dick, doppelt konturiert. Gewöhnlich liegen beide Cystenhüllen dicht aneinander, so daß man sie nur bei genauester Untersuchung unterscheiden kann, da ihr Lichtbrechungsvermögen beinahe dasselbe ist. Ab und zu, aber sehr selten, hebt sich die äußere Hülle von der inneren ab und in einem solchen Fall sehen wir die letztere als eine feine, stark lichtbrechende Linie und die äußere als ein relativ breites, homogenes Band. Der Kern ist in den Cysten nicht immer sichtbar. Wenn er aber hervortritt, so kann man leicht feststellen, daß die Massenverhältnisse zwischen Binnenkörper und Kernsaftzone — im Vergleich mit denen der nicht encystierten Formen — sich stark verändert hat. Die Kernsaftzone welche bei letzteren die Hauptmasse darstellt, bildet jetzt nur einen schmalen Ring um den unveränderten Binnenkörper. In fixierten und gefärbten Präparaten sieht man in der Kernsaftzone eine feine Wabenstruktur, wobei die Waben einreihig um den Binnenkörper angeordnet sind. Das Plasma der Cysten ist meist mit intensiv lichtbrechenden Körperchen erfüllt. Ihre Größe ist sehr variabel nicht bloß von Cyste zu Cyste, sondern auch in derselben Cyste, ihre Zahl variiert ebenfalls: es gibt selten Cysten, denen sie fehlen, in anderen erfüllen sie das ganze Plasma und bedecken den Kern, der dann unsichtbar wird. Die Form dieser Gebilde ist meist annähernd kuglig, doch auch hantelförmig, ellipsoidisch bis polygonal. Selten finden wir in den Körperchen helle Einschlüsse, die Vacuolen

ähnlich sind. Die Körperchen färben sich mit Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN gar nicht. Nur ab und zu treffen wir in den Cysten eine kontraktile Vacuole.

Wenn man die Cysten in eine neue Heuinfusion, oder auf eine frische Agarplatte, oder einfach in Wasser bringt, so treten die Amöben in einigen Stunden aus und bleiben, wenn in der neuen Kultur viele Bakterien sind, im Amöbenstadium oder bilden, wenn keine Nahrung vorhanden ist, Geißeln und schwimmen lebhaft hin und her. Bleiben aber die Cysten für längere Zeit in der alten Kultur liegen, so verändern sie sich. Zuerst erreicht die innere feine Cystenhülle die Dicke der äußeren, oder aber bekommt die encystierte Amöbe noch früher, als das geschieht, ihre kontraktile Vacuole wieder, die sich dann ganz regelmäßig einmal in 4 Min. kontrahiert. Als Resultat der Tätigkeit der Vacuole verkleinert sich das Volumen des Tierkörpers und füllt den inneren Cystenraum nicht mehr aus. Dabei werden aus dem Plasma auch kleine harte Teilchen ausgestoßen, die wegen ihres starken Lichtbrechungsvermögens den oben beschriebenen Körperchen oder richtiger deren Bruchteilen (die ausgestoßenen harten Teilchen sind kleiner als die oben erwähnten Körperchen) ähnlich sind. Dieser Vorgang dauert mehrere Stunden, bis das Volumen des Tierkörpers ungefähr auf  $\frac{1}{4}$  des inneren Cystenraumes herabsinkt. Nun bildet der Cysteninhalt eine neue doppelt konturierte Hülle um sich. Der Kern ist jetzt leicht zu sehen, sowie Binnenkörper, Kernsaftzone und Kernmembran gut zu unterscheiden sind. Die stark lichtbrechenden Körperchen sind im Plasma beinahe ausnahmslos nicht vorhanden; die kontraktile Vacuole fehlt immer. Alles, was aus dem Tierkörper ausgestoßen wurde, liegt als ein formloses Klümpchen zwischen der inneren und äußeren Cystenhülle. Nach Beendigung des eben beschriebenen Prozesses besitzen die Cysten 3 oder 2 Hüllen. Das letztere ist dann der Fall, wenn der weitere Umwandlungsprozeß schon angefangen hat, bevor eine feine innere Hülle gebildet wurde war letzteres aber der Fall, so haben wir Cysten mit 3 Hüllen.

Am Schluß will ich noch die für *Dimast. bist.* sehr charakteristische Widerstandsfähigkeit gegen Sauerstoffmangel erwähnen. In mit Paraffin zugeschmolzenen Präparaten findet man manchmal nach 10—12 Stunden lebende und sich ziemlich lebhaft bewegende Individuen, wenn alle anderen Flagellaten- und Amöbenarten schon längst abgestorben, aufgequollen und zum Teil zerflossen sind.

*Dimastigamoeba bistadialis* steht vorläufig ganz isoliert. Wir kennen freilich noch 2 Arten von Dimastigamöben, die von MOROFF

(1904) entdeckt und beschrieben wurden, aber mit diesen beiden Arten hat *Dimast. bist.* nur die beiden Geißeln gemeinsam; die äußere Form aber und besonders der feinere Bau des Geißelapparates und Kernes sind so verschieden von denen der *Dimast. simplex* und *agilis* MOROFF, daß es unmöglich scheint sie mit letzteren zu identifizieren. Ich verzichte aber darauf *Dimast. bist.* zu einer neuen Gattung zu erheben, da dies bei unseren mangelhaften Kenntnissen der Mastigamöben wertlos scheint. Erst wenn man die Familie besser durchforscht hat, wird man imstande sein ein mehr oder weniger natürliches System der Mastigamöben aufzustellen.

### *Monas vivipara* STEIN.

Diese kleine Flagellate bekam ich dreimal zu sehen, in nach der Methode 2 gesammeltem Material. Die Individuenzahl war aber immer sehr klein und es gelang mir nach den typischen Cysten, die von PROWAZEK (1903) beschrieben und abgebildet wurden nur, die Art zu bestimmen.

### *Bodo globosus* STEIN.

(Taf. 17, Fig. 14—15; Taf. 18, Fig. 1—3.)

Die Größe von *Bodo globosus* schwankt zwischen 9 und 12  $\mu$  in der Länge und 6 bis 11  $\mu$  in der Breite.

Diese Flagellate besitzt 2 Geißeln, die am Vorderende so dicht aneinanderstehen, daß man bei der Betrachtung der ungefärbten Präparate meinen kann, daß sie an ihrem Ursprung verschmolzen seien. Die große Geißel ist  $2\frac{1}{2}$  mal so lang als die kleine. Nach BÜTSCHLI (1880—88, S. 828) ist für Bodoarten die Erscheinung sehr charakteristisch, daß die Bewegung nur durch die kleinere Geißel verursacht und die größere dagegen beim Schwimmen nachgeschleppt wird und dabei teils als Steuer, teils zur Anheftung dient. In Präparaten pflegen die Flagellaten sich entweder am Deckglas oder am Objektträger zu befestigen und die beiden Geißeln führen dabei wellenartige Bewegungen aus. Durch die Arbeit der kleineren Geißel bewegt sich *Bodo globosus* in einem Kreis herum, dessen Zentrum der Anheftungspunkt der größeren bildet; die Kontraktionen der letzten aber nähern und entfernen das Tierchen von der Anheftungsstelle. An lebenden Tieren sieht man in der Regel beide Geißeln recht gut, besonders wenn man das Licht ziemlich stark abblendet. Die beste Geißelfärbung erreichte ich nach Fixie-

rung mit Osmiumsäuredämpfen mittels Dahliaviolett und nach der ROMANOWSKY-GIEMSA-Methode. Beide Farbstoffe färben die Geißeln sehr intensiv und lassen die feinere Struktur besser studieren als die sonstigen Färbungsmethoden.

Dicht unter der feinen Pellicula bildet jede Geißel je eine Anschwellung, ähnlich dem Köpfchen einer Stecknadel. Die beiden Anschwellungen oder Basalkörper (Taf. 17, Fig. 14) liegen sehr dicht aneinander, doch zeigt die genaue Untersuchung an Individuen, deren Basalkörperchen nicht aufeinander liegen, daß gesonderte Basalkörper existieren. Die von PROWAZEK (1903, p. 199) bei *Bodo sp.*? beschriebene und Taf. 5, Fig. 36, 37 und 39 abgebildete basalkernartige Verdichtung, von der die beiden Geißeln entspringen, habe ich nie gesehen. — Von dem Basalkörper entspringt jede Geißel als ein überall gleichdicker Faden, der sich nach ROMANOWSKY-GIEMSA-Methode intensiv rot färbt. Das distale Ende der Geißeln färbt sich nach der obengenannten Methode äußerst schwach oder manchmal sogar garnicht; es verengert sich allmählich und endet etwas zugespitzt. Solche sich schwach färbende Enden der Geißeln bzw. der Cilien sind in der Protozoenliteratur schon längst unter dem Namen „freie Enden“ bekannt.

Sie wurden von LÖFFLER (1889—1890) entdeckt und dann von verschiedenen anderen Forschern eingehend beschrieben. So fanden sie KÜNSTLER (1889) und FISCHER (1894) bei einigen Flagellaten, SCHUBERG (1905) hat sie auch bei verschiedenen Ciliaten nachgewiesen. In der letzten Zeit schildert sie HAMBURGER (1911) bei *Euglena viridis*, bei welcher sie schon BÜTCHLI (1902) kurz beschrieben hat. Nach HAMBURGER besteht die Euglenageißel aus einem Achsenfaden, der sich mit verschiedenen Farbstoffen (auch mit E. H. H., wie mir Frl. Dr. HAMBURGER freundlich mitgeteilt hat) intensiv färben läßt, und aus einem plasmatischen Saum, der den größten Teil der Geißel spiralig umwickelt und nur ein kurzes Ende frei läßt. Dieser plasmatische Saum färbt sich mit E. H. H., wie das Plasma überhaupt, schwach grau.

Den feineren Bau der Geißeln bei *Bodo globosus* muß man sich anders vorstellen. Hier wird der Achsenfaden allseitig von Plasma umhüllt, er liegt also in einer plasmatischen Hülle, aus der nur ein relativ kurzer Teil hervortritt (Taf. 18, Fig. 3). Einen solchen Bau der Geißeln direkt unter dem Mikroskop zu sehen, gelang mir trotz aller Bemühungen nicht. Wenn man aber den feineren Bau der Geißeln bei *Bodo globosus* ähnlich dem von *Euglena viridis* annehmen würde, so hätte man bei der starken Vergrößerung und bei der intensiven Färbung die Geißeln nicht überall gleichdick sehen können, weil bei der Biegung des plasmatischen Saumes um

den Achsenfaden herum einige Stellen von vorn, einige aber von der Seite gesehen werden; und in dem letzten Fall müßte an den Geißeln eine Verdünnungsstelle beobachtet werden. Außerdem gelang es mir bei der Vergleichung der Präparate, die mit HEIDENHAIN'schen Eisenhämatoxylin und nach der ROMANOWSKY-GIEMSA-Methode gefärbt wurden, festzustellen, daß die Geißeln auf den EH.-Präparaten immer dünner waren, als auf den ROMANOWSKY-GIEMSA-Präparaten. Das möchte ich in folgender Weise deuten: wie schon oben bemerkt wurde, färbt sich nach HAMBURGER der Achsenfaden intensiv mit EH., der plasmatische Saum dagegen entfärbt sich bei der Differenzierung sehr stark und ist daher im Kanadabalsam ganz unsichtbar. Nur ein- oder zweimal gelang es mir, die schwache Andeutung einer Plasmahülle zu sehen, was meine Vorstellung über den feineren Bau der *Bodo globosus*-Geißeln bestätigte und mir das Recht gab eben Besprochenes zu behaupten.

Es ließ sich ziemlich oft beobachten, daß *Bodo globosus* die größere Geißel abwirft und nur mittels der kleineren herumschwimmt. Dies kommt hauptsächlich dann vor, wenn das Tierchen in die Bakterienhaufen hineindringt; aber auch in Präparaten, in welchen die Bakterien sehr spärlich vorhanden waren, sah ich Individuen mit nur einer Geißel nicht gerade selten.

Die äußere Körperform ist in hohem Grad veränderlich. Die Veränderungen hängen hauptsächlich mit der Bewegung und der Art der Nahrungsaufnahme zusammen. Wenn das Tier in Ruhe ist, oder langsame Bewegungen um die Befestigungsstelle der größeren Geißel ausführt, so ist der Körper kugel- oder birnenförmig. Wird die Bewegung beschleunigt, so streckt sich der Körper allmählich. Das Hinterende wird aber dabei immer etwas breiter als das vordere, wie Taf. 18, Fig. 1 zeigt. Bei sehr schneller Bewegung habe ich nie Pseudopodienbildung beobachtet, dagegen bildet *Bodo globosus* bei langsamen Schwimmen oder in der Ruhe fast immer Pseudopodien und nimmt dabei ein Aussehen an, das dem einer Mastigamöbe sehr gleicht. Die Pseudopodien sind gewöhnlich breit und lappig, verschwinden bald und erscheinen wieder an derselben oder an anderer Stelle. Als eine mehr konstante Erscheinung muß man jene Pseudopodien betrachten, welche zur Nahrungsaufnahme dienen. Sie können auf der ganzen Körperoberfläche auftreten; am häufigsten aber an den seitlichen Körperpartien. Diese Pseudopodien haben das Aussehen eines Kölbchens, das mit seinem Hals (Taf. 17, Fig. 15) an dem Körper des Tieres anliegt und aus Ectoplasma besteht, das überhaupt nur in den Pseudopodien auftritt. Die Anschwellung am

Pseudopodiumende dient zur Nahrungsaufnahme (Fig. 15 IV, V, VI). Bei der Berührung des Pseudopodiumendes mit Bakterien oder Coccen wird der angeschwollene Teil des Pseudopodiums zuerst etwas abgeflacht und fängt dann an, den fremden Körper zu umfließen. Dabei muß man, wie es schon öfters ausgesprochen wurde, daran denken, daß die Oberfläche der Pseudopodien die fremden Körperchen festzukleben vermag. Wenn Coccen oder Bakterien vollständig vom Ectoplasma umflossen sind, wird das Pseudopodium nach und nach eingezogen. Zuerst verschwindet die Halspartie, dann das übrige. Um die aufgenommenen Nahrungspartikelchen werden keine Vacuolen gebildet, vielmehr liegen sie unmittelbar im Plasma, das jetzt keine Differenzierung mehr in Ecto- und Entoplasma aufweist. Ich habe einmal die Nahrungsaufnahme während der Teilung beobachtet; es war ein spätes Teilungsstadium, als die Kernteilung schon vollendet und der Tierkörper schon bisquitförmig war. Eine Zuspitzung des Vorderendes, welche KLEBS (1893) in seiner Arbeit beschrieben hat, habe ich nie beobachtet. Außerdem kann ich mit KLEBS nicht übereinstimmen, daß die Hauptnahrung für *Bodo globosus* der Inhalt von grünen Algenzellen sei. In meinen Kulturen waren nie Algen vorhanden; trotzdem vermehrte sich *Bodo globosus* kolossal schnell, bildete ganz normal Cysten, die bei Übertragung in neue Nährflüssigkeit sich weiter entwickelten und in kurzer Zeit die ganze Oberfläche bedeckten.

Der Zellkern liegt in der vorderen Hälfte des Tierkörpers und besteht aus einem Binnenkörper, der keine feinere Struktur zeigt, und aus einer Kernsaftzone, die den Binnenkörper gleichmäßig auf allen Seiten umgibt. Auf gut gelungenen, gefärbten Präparaten sieht man, daß die Kernsaftzone aus einer Wabenreihe besteht, deren Wände radiär angeordnet sind (Taf. 18, Fig. 2). Die einzige kontraktile Vacuole liegt entweder im Hinterende, oder etwas seitlich, aber immer in der hinteren Körperhälfte; sie wird durch das Zusammenfließen einiger kleinen Vacuolen gebildet.

Die Cysten von *Bodo globosus* sind kuglig und zeigen zwei Hüllen; die äußere (*a. Ch.* Taf. 18, Fig. 4) ist sehr dünn und wird nur dann sichtbar, wenn sie sich von der inneren abhebt. Die innere Hülle (*i. Ch.*) ist sehr dick und doppelt konturiert. Bei der Encystierung wird zuerst die äußere, feine Hülle gebildet, später erscheint die innere. Der Kern ist in Cysten immer sehr deutlich zu sehen, er ist etwas kleiner als in freischwimmenden Individuen und bricht das Licht etwas stärker, als im nicht encystierten Flagellaten, was eine



Verdichtung des Kerns bei der Encystierung verrät. In der Kernsaftzone sieht man die feine Wabenstruktur oft und deutlich sogar an unfixierten und ungefärbten Präparaten.

Im feinkörnigen Plasma der Cysten sind stets rundliche Körnchen in großer Menge zerstreut. Nur die Partie der Cysten, welche exzentrisch gegenüber dem Kern liegt, ist immer von solchen Körnchen frei. An dieser Stelle beobachtete ich ab und zu eine kontraktile Vacuole.

Ich kultivierte *Bodo globosus* in Heu- oder Erbseninfusion und auf Agarplatten. Auf Agarplatten vermehren sie sich mit ungeheurer Schnelligkeit und encystieren sich auch bald (in 2—3 Tagen), indem sie einen dichten Rasen von Cysten bilden.

*Bodo globosus* fand ich beinahe in allen Kulturen, die ich bei Aufstellung steriler Nährflüssigkeiten im Freien bekam. Auch in einigen Luftproben nach Methode 4 konnte ich ihn nachweisen.

### *Bodo repens* KLEBS.

(Taf. 18, Fig. 8.)

Diese Flagellate mißt 9—14,5  $\mu$  in der Länge und 5—8  $\mu$  in der Breite.

Was bei der Untersuchung dieses *Bodo* zuerst auffällt, ist seine große Empfindlichkeit gegen die Quantität des Sauerstoffs im Präparat. Die Präparate lebender Protozoen pflegte ich so zu machen, daß ein kleiner Tropfen der Kulturflüssigkeit auf einen Objektträger gebracht und mit einem Deckglas (mit oder ohne Wachsfüßchen) überdeckt wurde; hierauf wurde das Deckgläschen mit Paraffin umrahmt. In solchen Präparaten lebten alle Einzelligen, die bei meiner Arbeit zur Untersuchung gelangen, gewöhnlich mehrere Stunden. nahmen Nahrung auf und vermehrten sich. *Bodo repens* aber bleibt in solchen Präparaten höchstens 20 Min. am Leben, quillt dann stark auf, wobei die feine Zellmembran zerplatzt und ihren Inhalt entleert. Nur um Luftblasen bleiben die Tierchen etwas länger (40 bis 60 Min.) lebendig, was klar verrät, daß sie nur aus Mangel an Sauerstoff sterben.

*Bodo repens* hat zwei Geißeln. Die eine ist beinahe 2mal so lang als der Tierkörper und oft nach vorn gerichtet, häufiger jedoch wird sie nachgeschleppt und dient dann zum Steuern. Die beiden Geißeln entspringen dicht nebeneinander und bilden an ihrer Basis je einen Basalkörper.

Die Körperform ist veränderlich, was teils von der verschiedenen Schnelligkeit der Bewegung, teils von der Pseudopodienbildung abhängt. Während der Ruhe oder bei langsamer Bewegung tritt die Form auf, die Taf. 18, Fig. 8 darstellt. Das Vorderende erscheint dabei schräg zur Längsachse abgestutzt. Die Geißeln entspringen dabei nicht am vordersten Körperende, sondern in einem kleinen Geißelgrübchen, das etwas seitlich liegt. Bei schneller Vorwärtsbewegung streckt sich der ganze Körper in die Länge und seine beiden Enden spitzen sich etwas zu; die Geißelbasis wird nach vorn verschoben. Pseudopodien werden am Hinterende gebildet, ihre Gestalt ist sehr mannigfaltig; sie bestehen aus Ectoplasma, welches dabei zum Vorschein kommt. Manchmal wird das Hinterende stark in die Länge ausgezogen, wobei in der Regel keine Differenzierung in Ecto- und Entoplasma festzustellen ist.

Der Kern, der aus einem Binnenkörper und einer Kernsaftzone besteht, liegt in der vorderen Körperhälfte, unweit der Geißelbasis. In gut fixierten und gefärbten Präparaten tritt in der Kernsaftzone eine schöne einreihige Wabenstruktur hervor. Eine kontraktile Vacuole ist vorhanden; ihre Lage wechselt etwas; am häufigsten liegt sie in gleicher Entfernung von beiden Körperenden, etwas seitlich von der Längsachse; ab und zu ist sie weit nach hinten verschoben, wo sie fortwährend ihre Lage ändert. Das feinkörnige Plasma enthält gewöhnlich sehr viele Einschlüsse, hauptsächlich als Nahrung aufgenommene Bakterien; sie liegen unmittelbar im Plasma ohne Nahrungsvacuolen. Außerdem bemerkt man im Hinterende des Körpers fast immer ein stark lichtbrechendes, bläulich-grün gefärbtes Körperchen ohne feinere Struktur.

Die Cysten haben eine dicke, doppelt konturierte Hülle; sie sind in der Regel kuglig; nur selten wurden ellipsoidische beobachtet. In letzteren Cysten fanden sich zwei Zellkerne in den gewöhnlichen kugeligen nur einer mit einem relativ großen Binnenkörper und einer schmalen Kernsaftzone, in der man im ungefärbten Präparate die Wabenstruktur tadellos beobachten konnte.

*Bodo repens* erhielt ich 5 mal.

#### *Bodo celer* KLEBS.

Die Flagellate ist 8,5—10  $\mu$  lang, 4—5  $\mu$  breit.

Sie läßt sich gut auf Agarplatten kultivieren; besonders schöne Kulturen erhält man, wenn man sie mit verschiedenen Coccen kultiviert, die in großer Menge verzehrt werden. Die Nahrungsauf-

nahme erfolgt mittels Pseudopodien, die auf der ganzen Körperoberfläche gebildet werden können. Mehr als drei Pseudopodien werden gleichzeitig nicht gebildet. Das von KLEBS (1893, p. 313) beschriebene Aussaugen von Bakterien oder anderer Protozoen konnte ich nicht beobachten; Algen waren in meinen Kulturen nicht vorhanden. Die reiche Entwicklung bei Fütterung mit Coccen zeigt, daß die Nahrungsaufnahme durch die Pseudopodien ganz normal ist und wir müssen deshalb diese Art der Nahrungsaufnahme als gleichwertig mit dem Aussaugen bezeichnen. Im übrigen stimmen meine Beobachtungen mit denen von KLEBS überein.

*Bodo celer* fand ich 4 mal, aber stets in geringerer Individuenzahl.

### *Bodo parvus n. sp.*

Taf. 18, Fig. 7 a u. b.

Die Länge dieser Flagellate schwankt zwischen 5 und 7  $\mu$ .

Sie besitzt zwei Geißeln, deren Länge verschieden ist, die eine ist 2 mal so lang als die andere, die etwas länger als der Tierkörper wird. Die äußere Form ist nicht konstant. Während der Ruhe ist der Körper nahezu kuglig, während der Bewegung aber stets gestreckt (Fig. 7 a). Das Hinterende befestigt sich ab und zu an Fremdkörpern und wird dann bedeutend ausgezogen. Manchmal werden fingerförmige, nicht lange Pseudopodien gebildet. Das Vorderende ist schräg zur Längsachse abgestutzt; die beiden Geißeln entspringen etwas seitlich (Fig. 7 a). Sie bilden an ihrer Basis je eine Verdickung (Basalkörper) (Fig. 7 b). Die kleinere Geißel ist nicht immer nachweisbar; so gelang es mir nie, sie bei der Bewegung des Tieres zu beobachten, weshalb ich nicht entscheiden kann, ob sie am Schwimmen teilnimmt oder nicht. Die größere Geißel führt dabei zweierlei Bewegungen aus: eine peitschen- und eine wellenartige. Die Bewegung des Tieres ist geradlinig. Beim Schwimmen dreht es sich um seine Längsachse. Oft sieht man die Flagellate in Bakterienhaufen ruhig an einem Platze liegen, wobei die größere Geißel ihre welligen Bewegungen langsam fortsetzt. In diesem Falle pflegen die Pseudopodien nicht zu fehlen; sie dienen zur Nahrungsaufnahme. Dieser Vorgang, den ich aus Dauerpräparaten erschließen konnte, vollzieht sich so, wie es bei *Bodo globosus* der Fall ist. Der Zellkern befindet sich immer im Vorderende des Körpers, unweit der Geißelbasis. In ihm unterscheidet man einen Binnenkörper und eine Kernsaftzone. Die kontraktile Vacuole liegt

im Hinterende. Ebenda findet man stets einige aufgenommene Coccen, die unmittelbar im feinkörnigen Plasma liegen. Außerdem sieht man ab und zu an der Pellicula zu beiden Seiten des Kernes je einen länglichen, stark lichtbrechenden Körper (*a*), der sich mit Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN sehr intensiv färbt. Die Teilung geschieht längs. Die Flagellate vermehrt sich riesig schnell und läßt sich auf Agarplatten gut kultivieren.

*Bodo parvus* steht am nächsten zu *Bodo repens*; unterscheidet sich von ihm 1. durch geringe Größe, 2. durch die Anwesenheit der Körper (*a*) und 3. dadurch, daß die größere Geißel das Vorwärtsschwimmen verursacht und nur ausnahmsweise nachgeschleppt wird.

Die Flagellate habe ich 3 mal in meinen Kulturen getroffen.

### *Polypseudopodius bacterioides* n. sp.

Taf. 18, Fig. 5—6.

Die Länge des Tierchens schwankt zwischen 4—5  $\mu$ .

Diese Form gleicht, bei schwacher Vergrößerung untersucht, einer größeren Bakterienart (Fig. 5); aber auch bei starker Vergrößerung (Obj. 2 mm und Ocular 8—12) sieht man an lebenden Individuen, besonders während des Hin- und Herschwimmens nicht viel mehr. Am zugespitzten Vorderende beobachtet man 2 Geißeln; eine davon ist bedeutend kleiner als die Körperlänge, die andere ist etwas länger als der Körper (Fig. 5). Die beiden Geißeln entspringen sehr dicht aneinander. Gleich unter der Geißelbasis befindet sich eine kontraktile Vacuole (Fig. 6). Der Kern ist in lebenden, ungefärbten Tierchen gar nicht sichtbar, erst nach Fixierung und Färbung tritt er hervor; er ist ein typischer Bläschenkern und liegt beinahe in der Mitte der Länge. Im Hinterende befinden sich immer einige aufgenommene Coccen und außerdem ein größerer stark lichtbrechender Körper (*a*).

Die Bewegung der Flagellate ist sehr lebhaft und außerordentlich unregelmäßig. Es gibt eigentlich keine bevorzugte Bewegungsrichtung, vielmehr schlägt das Tierchen in jedem Augenblick einen neuen Weg ein, um ihn im nächsten Moment wieder aufzugeben. Das Schwimmen wird hauptsächlich durch die größere Geißel verursacht, welche dabei wellige Bewegungen zeigt; die kleinere Geißel macht auch ähnliche Bewegungen.

Während des langsamen Schwimmens werden an verschiedenen Stellen des Körpers oft Pseudopodien gebildet. Ihre Form variiert sehr. Manchmal sind sie lappig, bald kolben- bis fingerförmig. Ihre

Zahl schwankt auch; gewöhnlich treten gleichzeitig mehrere, verschieden gestaltete Pseudopodien auf. Sie werden oft eingezogen, um in nächsten Augenblick wieder zu erscheinen; überhaupt verändert sich die äußere Form des Tierkörpers während der Ruhe oder der langsamen Bewegung unaufhörlich; er wird bald abgerundet, bald wieder in die Länge ausgedehnt, bald bohnenförmig, bald ganz unregelmäßig. Nach dem Tode pflegt der Tierkörper sehr schnell aufzuquellen, wobei eine äußerst feine Pellicula hervortritt.

Diese Flagellate habe ich 2 mal in meinen Kulturen gefunden.

Die systematische Stellung von *Polypseudopodius bacteriod.* ist nicht ganz sicher. Die Flagellate scheint den Bodoarten verwandt zu sein, doch unterscheidet sie sich von ihnen dadurch, daß die größere Geißel nach vorn gerichtet ist, die Vorwärtsbewegung verursacht und nie nachgeschleppt wird. Da aber nach BÜTSCHLI (1880 bis 1888, p. 828) die Schleppeiße ein Hauptmerkmal für die Bodoarten ist, so kann ich mich nicht entschließen *Polypseud. bacteriod.* den letzteren anzureihen. *Bodo parvus* mag als Übergangsform von Bodoniden zu *Polypseud. bacteriod.* dienen, indem bei ihm die größere Geißel bald nach vorn gerichtet ist und am Schwimmen teilnimmt, bald aber nachgeschleppt wird.

#### *Dinomonas vorax.* KENT.

Diese kleine Flagellate, deren Stellung im System nach BÜTSCHLI (1880—1888, p. 831) noch unsicher ist, konnte ich 3 mal in meinen Kulturen konstatieren, aber die Individuenzahl war immer so gering und die Tierchen so lebhaft beweglich, daß es mir nicht gelang sie genauer zu studieren.

#### *Colpoda cucullus* O. F. M. u. *C. Steinii* MAUPAS.

Diese beiden Ciliaten traten nicht selten in den Kulturen auf. Sie lassen sich auf Agarplatten tadellos kultivieren, wo sie sich in kurzer Zeit massenhaft vermehren und zahllose Teilungs- und Dauerzysten bilden. Was die letzteren angeht, so habe ich nie die von RHUMBLER beschriebenen Sporocysten gesehen, obwohl ich mehrere Tausende von Cysten untersucht habe. Die Cysten, die ich studierte, stammten entweder von Agarplattenkulturen oder von besonders für diesen Zweck angesetzten Heuinfusionen. Da in einer so großen Zahl von untersuchten Colpodacysten keine sog. Sporocysten zum

Vorschein kamen, so stimme ich den Beobachtungen von DOFLEIN (1902) zu, daß die von RHUMBLER für Sporocysten gehaltenen Gebilde nichts anderes waren, als Cysten von Myxomycetenschwärmern. was BÜTSCHLI schon längst (1880—1888, p. 1666) vermutet hatte.

Heidelberg im Mai 1912.

### Literaturverzeichnis.

- 1880—88 BÜTSCHLI, O.: Protozoa. BRONN's Klassen u. Ordn. d. Tierreichs. Bd. 1. Leipzig u. Heidelberg 1880—88.
- 1902 —: Bemerkungen über Cyanophyceen und Bacteriaceen. Arch. f. Protistenk. Bd. 1 1902.
- 1902 DOFLEIN, F.: Das System der Protozoen. Arch. f. Protistenk. Bd. 1 1902.
- 1848 a EHRENBERG, CHR. G.: Mitteilungen neuer Beobachtungen über das gewöhnlich in der Atmosphäre unsichtbar getragene formenreiche Leben. Verh. d. kgl. preuß. Akad. d. Wiss. zu Berlin 1848.
- 1848 b —: Untersuchungen der Luft auf Organismen mittels Leitung derselben durch destilliertes Wasser. Ibid. 1848.
- 1871 c —: Übersicht der seit 1848 fortgesetzten Untersuchungen über das von Atmosphäre unsichtbar getragene reiche organische Leben. Ibid. 1871.
- 1894 FISCHER, A.: Über die Geißeln einiger Flagellaten. Jahrb. wiss. Bot. Bd. 26 1894.
- 1907 GOLDSCHMIDT, R.: Lebensgeschichte der Mastigamöben *Mastigella vitrea* n. sp. und *Mastigina setosa* n. sp. Arch. f. Protistenk. Suppl. I 1907.
- 1888 DE GUERNE, J.: Sur les disséminations des organismes d'eau douce par les Palmipèdes. Compt. rend. hebdomad. des séances d. l. Soc. de Biol. Paris 1888.
- 1911 HAMBURGER, C.: Studien über *Englena Ehrenbergii*, insbesondere über die Körperhülle. Sitz.-Ber. d. Heidelberger Akad. d. Wiss., 4. Abh. 1911.
- 1909 KAYSER, E.: Lehrbuch der Geologie. Bd. 1. Stuttgart 1909.
- 1880—81 KENT, S.: A manual of the Infusoria. London 1880—81.
- 1893 KLEBS, G.: Flagellatenstudien. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 55 1893.
- 1889 KÜNSTLER, J.: Recherches sur la morphologie des Flagellés. Bull. scient. T. 20 1889.
- 1899 LINDNER, G.: Die Protozoenkeime im Regenwasser. Biol. Centralbl. Bd. 19 1899.
- 1889 LÖFFLER, F.: Eine neue Methode zum Färben der Microorganismen, im besonderen ihrer Wimperhaare und Geißeln. Centralbl. f. Bakter. usw. Bd. 6 1889.
- 1890 —: Weitere Untersuchungen über die Beizung und Färbung der Geißeln bei den Bakterien. Ibid. Bd. 7 1890.
- 1903 MAIER, H.: Über den feineren Bau der Wimperapparate der Infusorien. Arch. f. Protistenk. Bd. 2 1903.

- 1888—89 MIGULA, W.: Die Verbreitungsweise der Algen. Biol. Centrbl. Bd. 8 1888—89.
- 1904 MOROFF, T.: Beitrag zur Kenntnis einiger Flagellaten. Arch. f. Protistenk. Bd. 3 1904.
- 1890 PENARD, E.: Études sur les Rhizopodes d'eau douce. Mem. d. l. Soc. d. Phys. et d'hist. nat. d. Genève T. 31 1890.
- 1899 PLENKE, H.: Über die Verbindungen zwischen Geißeln und Kern bei den Schwärmzellen der Mycetozoen und Flagellaten usw. Verh. d. nat.-med. Vereins Heidelberg 1899.
- 1903 PROWAZEK, S.: Flagellatenstudien. Arch. f. Protistenk. Bd. 2 1903.
- 1888 RUMBLER, L.: Die verschiedenen Cystenbildungen und die Entwicklungsgeschichte der holotrichen Infusoriengattung Colpoda. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 48 1888.
- 1893 SCHEWIAKOFF, W.: Über geographische Verbreitung der Süßwasserprotozoen. Mém. l'acad. Impér. des sciences d. St. Petersburg 7° Serie T. 41 No. 8 1893.
- 1905 SCHUBERT, A.: Über Cilien und Trichocysten einiger Infusorien. Arch. f. Protistenk. Bd. 6 1905.
- 1878 STEIN, F.: Der Organismus der Flagellaten. Leipzig 1878.
- 1909 v. WASIELEWSKI, TH. u. HIRSCHFELD, L.: Zur Technik der Amöbenuntersuchung. Hygien. Rundschau Nr. 16 1909.

### Tafelerklärung.

<i>K</i> = Kern	<i>a. Ch</i> = äußere Cystenhülle
<i>Cv</i> = kontraktile Vacuole	<i>i. Ch</i> = innere Cystenhülle
<i>N</i> = Nahrungspartikelchen	<i>Bik</i> = Binnenkörper
<i>Bk</i> = Basalkörper	<i>Ksz</i> = Kernsaftzone
<i>Nv</i> = Nahrungsvacuolen	<i>Ww</i> = Wabenwände.

### Tafel 17.

Fig. 1. *Amoeba polyphagus* n. sp. mit vielen feineren Pseudopodien, die wahrscheinlich zur Nahrungsaufnahme dienen.

Fig. 2. Dieselbe im Moment langsamen Vorwärtskriechens.

Fig. 3. Dieselbe. Cyste mit 2 Hüllen.

Fig. 4. *Amoeba* sp. ändert ihre Bewegungsrichtung. Die punktierte Linie zeigt die nächste Lagerung des Pseudopodiums.

Fig. 5. Dieselbe im Moment ruhiger Vorwärtsbewegung; das Tierchen nimmt die charakteristische Form einer Limaxamöbe an.

Fig. 6 u. 7. *Dimastigamoeba bistadialis* n. sp. Freikriechende, geißellose Form.

Fig. 8. Dieselbe (vgl. mit der Textfig. E). Der Geißelapparat ist sichtbar. *a* kuglige Gebilde, die die größere Basis des Trapezes darstellen; *Wr* Wurzeln, die von den Gebilden *a* abgehen; *f* feine Fäden, welche die Trapezbasis mit dem Binnenkörper *Bik* vereinigen; *Bkk* die etwas dunklerer gefärbten Körnchen im

Binnenkörper. Das Präparat war mit Osmiumsäure (1proz.) auf Agarplatte nach WASILEWSKI-HIRSCHFELD-Methode fixiert und mit ROMANOWSKY-GIEMSA-Lösung gefärbt.

Fig. 9. Dieselbe beim schnellen Schwimmen.

Fig. 10. Dieselbe beim langsamen Schwimmen. Der Körper ist mit kleinen, relativ feinen Pseudopodien bedeckt, die zur Nahrungsaufnahme dienen.

Fig. 11. Distaler Teil einer Geißel von *Dimastigamoeba bistadialis*. a „freies Ende“ der Geißel; b plasmatische Hülle; c von plasmatischer Hülle befreiter Achsenfaden.

Fig. 12. Cyste von *Dimastigamoeba bistadialis* mit einer Hülle.

Fig. 13. „ „ „ „ „ „ zwei Hüllen.

Fig. 14. *Bodo globosus* STEIN.

Fig. 15. „ „ die Nahrungsaufnahme mittels Pseudopodien.

#### Tafel 18.

Fig. 1. *Bodo globosus* STEIN. Freischwimmendes Individuum.

Fig. 2. „ „ Kern mit umgebendem Protoplasma.

Fig. 3. „ „ Distaler Teil einer Geißel.

Fig. 4. „ „ Cyste.

Fig. 5. *Polypseudopodius bacterioideus* n. sp. Das Tierchen während der schnellen Bewegung; beobachtet bei schwacher Vergrößerung.

Fig. 6. „ „ „ bei langsamer Bewegung.

Fig. 7a. *Bodo parvus* n. sp.

Fig. 7b. „ „ Vorderende des Tieres.

Fig. 8. *Bodo repens* KLEBS.



Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.

# Die Conjugation von *Stentor coeruleus* und *Stentor polymorphus*.

Von  
Walter Mulsow (München).

(Hierzu Tafel 19—22 und 3 Textfiguren.)

## Inhaltsübersicht.

	Seite
Einleitung . . . . .	364
Material . . . . .	364
I. <i>Stentor coeruleus</i> . . . . .	365
a) Allgemeines, Beobachtung am lebenden Objekt . . . . .	365
b) Fixierung, Methoden . . . . .	366
c) Verhalten des Protoplasmas . . . . .	367
d) Verhalten des alten Macronucleus . . . . .	367
e) Verhalten der alten Micronuclei . . . . .	368
1. Wachstumsperiode . . . . .	368
2. „Vermehrungsteilungen“ . . . . .	368
3. Reifungsperiode . . . . .	371
4. Bildung der Geschlechtskerne . . . . .	372
5. Übertritt des Wanderkernes . . . . .	373
6. Befruchtung . . . . .	373
7. Zweite Teilung . . . . .	374
8. Trennung der Copula . . . . .	374
9. Differenzierung des neuen Macro- und Micronuclei . . . . .	374
10. Vermehrung der neuen Micronuclei . . . . .	374
11. Ausbildung des neuen Macronucleus . . . . .	375
12. Pathologische Entwicklung . . . . .	276
II. <i>Stentor polymorphus</i> . . . . .	376
a) Allgemeines . . . . .	376
b) Verhalten der Micronuclei . . . . .	377

	Seite
1. Wachstum und Vermehrungsteilungen . . . . .	377
2. Reifungsperiode . . . . .	378
3. Bildung der Geschlechtskerne . . . . .	378
4. Übertritt des Wanderkernes . . . . .	379
5. Befruchtung . . . . .	379
6. Erste Teilung . . . . .	380
7. Zweite Teilung . . . . .	380
8. Dritte Teilung . . . . .	380
9. Differenzierung der neuen Macro- und Micronuclei . . . . .	380
10. Trennung der Copula . . . . .	381
11. Ausbildung der neuen Micronuclei . . . . .	381
12. Ausbildung des neuen Macronucleus . . . . .	382
c) Macronuclei und Micronuclei . . . . .	383
d) Chromosomen und Reduktion . . . . .	384
III. Abnorme Conjugation von drei Tieren . . . . .	384
Schluß . . . . .	385
Literaturverzeichnis . . . . .	385
Tafelerklärung . . . . .	386

Über die Conjugation der Stentoren finden sich in der bisherigen Literatur nur kurze Angaben von STEIN, BALBIANI und JOHNSON und eine eingehendere Arbeit von HAMBURGER. Während den früheren Autoren nur sehr geringes Material vorlag, konnte HAMBURGER 55 Copulae von *Stentor coeruleus* untersuchen und kam zu folgenden Anschauungen. Von den vielen Micronuclei machen wahrscheinlich nur zwei Reifungsteilungen durch, die also acht Kerne ergeben. Über die Befruchtung war nichts festzustellen. Im Exconjuganten fanden sich mehrere Placenten auf verschiedenen Stadien des Wachstums. Die Differenzierung der neuen Macronuclei und Micronuclei konnte HAMBURGER nicht beobachten, ebensowenig die völlige Rekonstruktion des Kernapparates, die nach BALBIANI 8 bis 10 Tage beansprucht. Da es HAMBURGER im Laufe von zwei Jahren niemals gelang, Conjugationen in größeren Mengen zu finden, so nimmt sie an, daß man bei *Stentor* von Conjugationsepidemien nach Art anderer Infusorien nicht sprechen könne.

Im Mai 1911 fand ich zufällig Conjugationen von Stentoren in solchen Massen, daß ich mich entschloß, das Material zu verarbeiten. Ich hatte aus einem Teiche bei Possenhofen Stentorenmaterial ins Institut gebracht, um es als Futter für Kulturen von *Actinosphaerium Eichhorni* zu verwenden. In den Gefäßen befand sich außer den

Stentoren noch reiches Material von anderen Infusorien, Cladoceren, Copepoden und anderen Tiergruppen. Dagegen waren keinerlei höhere Pflanzen darin, und das Wasser wurde auch nicht erneuert. Nach Verlauf von 8—10 Tagen, nachdem das Material ins Institut gebracht war, begann unter den Stentoren eine starke Conjugations-epidemie. Es ist das deswegen erwähnenswert, weil auch JOHNSON sein Material unter ganz analogen Bedingungen und zu derselben Jahreszeit fand. In meinem Kulturglase traten gleichzeitig auch bei Paramäcien und Frontonien Conjugationsepidemien auf. Außerdem gelang es mir noch je einmal im Juni und im Herbst 1911 Conjugationsmaterial auf demselben Wege zu erhalten. Jedesmal befand sich in den Gefäßen eine reiche Fauna, der kein Futter neu zugeführt wurde, und jedesmal trat nach 6—10 Tagen die gewünschte Conjugationsepidemie auf. In kleinerem Umfange konnte ich denselben Vorgang noch mehrfach im Institut beobachten. Dagegen habe ich bisher niemals in frisch gefangenem Stentorenmaterial eine Conjugation gefunden.

Experimente zur Hervorrufung von Conjugationen habe ich nicht in genügender Zahl gemacht und kann daher nach meinen Erfahrungen nur die Vermutung aussprechen, daß ungünstige Bedingungen die Stentoren zur Conjugation veranlassen. Dafür spricht es auch, daß in den Kulturen, wenn man sie sich selbst überläßt, schon wenige Tage nach der Conjugationsepidemie kein einziger Stentor mehr am Leben bleibt. Jedenfalls steht fest, daß auch bei Stentor ausgesprochene Conjugationsepidemien vorkommen und zwar unter ähnlichen Bedingungen wie bei anderen Infusorien. Übrigens wurden im hiesigen zoologischen Institut auch früher mehrfach ähnliche Epidemien bei Stentor beobachtet.

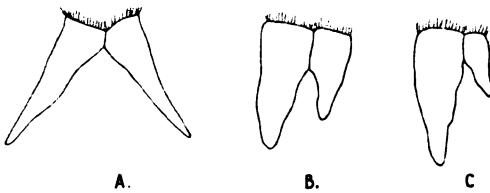
Außer *Stentor coeruleus*, von dem ich etwa 3000 Copulae zur Verfügung hatte, fand ich in bedeutend geringerer Zahl auch Copulae von *Stentor polymorphus*. Ich werde im folgenden zuerst meine Befunde an *St. coeruleus*, dann die an *St. polymorphus* beschreiben.

### I. *Stentor coeruleus*.

Am lebenden Objekt ist über die Conjugation von *Stentor coeruleus* wenig festzustellen. Zwei Tiere legen sich, wie das schon von früheren Autoren beschrieben wurde, mit ihren adoralen Enden seitlich aneinander und verkleben ziemlich fest miteinander. Wenn die

Tiere auf der Unterlage festsitzen, so bilden ihre Längsachsen einen rechten oder spitzen Winkel miteinander (Textfig. A); wenn sie frei umherschwimmen, liegen die Längsachsen annähernd parallel (Textfig. B). Häufig sind die beiden Tiere von verschiedener Größe; die Differenz wird manchmal extrem (Textfig. C), wie dies auch von JOHNSON beschrieben wird. Ich möchte dem aber keine besondere Bedeutung beimessen, da gut die Hälfte aller Copulae zwei Tiere von ziemlich gleicher Größe zeigt. Dagegen scheinen ganz allgemein die conjugierenden Stentoren kleiner zu sein als die vegetativen.

Die Dauer der Conjugation ist schwer festzustellen, da es nur durch einen glücklichen Zufall gelingen könnte, den Moment zu beobachten, in dem sich zwei Tiere zur Copula vereinigen. Ich isolierte wiederholt Tiere, die sich schon in der Copula befanden und untersuchte, wie lange sie nach der Isolation noch darin verblieben. Mehrfach blieben die Tiere noch 24—30 Stunden;



aber über 30 Stunden vereinigt. Die normale Dauer der Conjugation dürfte daher ungefähr 30 Stunden betragen.

HAMBURGER hatte Exconjuganten in Uhrschildchen in der feuchten Kammer nur bis zum fünften Tage am Leben erhalten. Ich benutzte zur Kultur der Exconjuganten kleine Zylindergläser mit 3—4 cm Wasserhöhe. In diesen konnte ich bei sorgfältigem Wasserwechsel mehrfach Exconjuganten bis zu 20 Tagen nach der Conjugation züchten.

Da die Kernverhältnisse, wenigstens das Verhalten der Micronuclei, am lebenden Objekt nicht untersucht werden können, wurden die Copulae meist sofort fixiert.

Zur Fixierung wurden vorwiegend Sublimatgemische, besonders die SCHAUDINN'sche Flüssigkeit, daneben auch Pikrinessigsäure, FLEMING'sche Lösung und anderes benützt. Das Protoplasma verhielt sich sehr verschieden; es war selten tadellos, häufig schlecht fixiert. Dagegen gaben die Kerne, besonders bei Anwendung SCHAUDINN'scher Flüssigkeit, fast immer befriedigende Bilder.

Totalpräparate, auch Quetschpräparate, sind zur Untersuchung feinerer Einzelheiten ziemlich unbrauchbar; eingehende Studien erlaubt nur die Schnittmethode.

Ich habe etwa 2000 Copulae in Paraffin eingebettet und einzeln in Schnittserien von 7,5  $\mu$  oder 5  $\mu$  Dicke zerlegt. Zur Färbung

wurde vorwiegend mit gutem Erfolg Hämatoxylin nach HEIDENHAIN benutzt; andere Färbungen ergaben weniger gute Bilder.

Die Untersuchung bietet manche Schwierigkeiten. Einmal sind die wichtigsten Objekte, Micronuclei und deren Mitosen, sehr klein. Außerdem weiß man nie, in welchem Stadium sich die vorliegende Copula befindet, und eine richtige Seriierung der Bilder ist daher erst möglich, wenn überall möglichst viele Übergangsstadien gefunden sind. Schließlich verlaufen die interessantesten Vorgänge, die Befruchtung und die unmittelbar vorher und nachher stattfindenden Veränderungen des Kernapparates, sehr rasch und finden sich demnach im Material sehr selten, während Ruhestadien und dergleichen in den Präparaten sehr viel vorkommen.

Auf den Schnittpräparaten zeigt sich, daß die Art der Verschmelzung beider Tiere sehr variabel ist. Das Protoplasma kann durch eine mehr oder weniger dicke Scheidewand getrennt sein (Fig. 4, 5 u. 10); es kann aber auch eine schmale oder breite Protoplasma-Brücke von einem Tier in das andere führen. Das geht so weit, daß häufig in der Mitte Macronucleusteile oder Micronuclei liegen, von denen man nicht feststellen kann, zu welchem Tier sie gehören. Diese Protoplasma-Brücke erscheint ganz unabhängig von dem Entwicklungsstadium der Copula, bald auf früheren, bald auf späteren Stadien. Erwähnenswert ist noch folgendes. Wenn zur Zeit der Überwanderung des Wanderkerns eine solche Protoplasma-Brücke besteht, so wird sie von dem Wanderkern nicht benutzt; vielmehr wandert dieser an eine Stelle, wo eine Membran zwischen beiden Tieren besteht, und durchbricht sie in der Art, wie ich es später beschreiben werde.

Schließlich ist noch festzustellen, daß jedesmal vor der Befruchtung nicht nur der Wanderkern, sondern auch eine erhebliche Menge Protoplasma von einem Tier in das andere eindringt. Es ist dies der „Hof“ von homogenem, dichtem Protoplasma, der hinter dem Wanderkern den Übertritt mitmacht und dann im Plasma des anderen Tieres aufgeht (Fig. 6, 8 und 9).

Der Macronucleus erfährt während der Conjugation folgende Veränderungen. Nachdem in den jüngsten Stadien noch die „Rosenkranzform“ des vegetativen Stentors bestanden hat, zerreißen schon früh die dünnen Verbindungsstränge zwischen den einzelnen Gliedern des Rosenkranzes. Die Glieder selbst, etwa 12—15 an der Zahl, nehmen eine kuglige Gestalt an und bleiben so, stets stark färbbar, während der ganzen Dauer der Conjugation und in der ersten Zeit nach der Trennung der Copula erhalten. Erst wenn die zu neuen

Macronuclei bestimmten Placenten im Exconjuganten ungefähr die Größe normaler Macronucleusglieder erreicht haben, verlieren die alten Macronuclei ihre Färbbarkeit und degenerieren bald darauf. Fig. 29 zeigt einen degenerierenden alten Macronucleusteil, Fig. 27 neue Macronucleusanlagen zu derselben Zeit. Etwa 24—30 Stunden nach der Exconjugation findet dieser Vorgang statt, und einige Stunden darauf ist von den alten Macronuclei keine Spur mehr vorhanden. Es ist demnach anzunehmen, daß bei Stentor die alten Macronuclei ihre Funktion so lange fortsetzen, bis die neuen Macronuclei sie übernehmen können. Der vegetative Stentor besitzt etwa 50—70 Micronuclei, die meist in der Nähe des Macronucleus liegen, etwa wie dies Fig. 31 zeigt, teils auch unmittelbar am Macronucleus anliegen. Es sind kuglige, stark färbbare Körper, die keinerlei Struktur erkennen lassen. Eine Kernmembran kann, je nach der Fixierung, sichtbar sein oder fehlen. Die Größe der Micronuclei im normalen Zustand entspricht der in Fig. 31.

Bald nach Beginn der Conjugation geben die Micronuclei den Zusammenhang mit dem Macronucleus auf und liegen frei im Protoplasma verteilt. Dabei beginnen sie ein intensives Größenwachstum. Fig. 1 zeigt ein frühes Stadium dieser Wachstumsperiode; hier sind noch alle Kerne stark gefärbt. Später, mit wachsender Größe, wird die Färbbarkeit geringer. Die Micronuclei sind in den Präparaten wenig, mitunter fast gar nicht gefärbt und erscheinen völlig homogen. Das Chromatin ist offenbar so fein und gleichmäßig verteilt, daß es sich der Wahrnehmung entzieht. Die Größe übertrifft die der normalen Micronuclei sehr bedeutend. Bis zu diesem Stadium des Heranwachsens kommen alle Micronuclei eines Tieres, ohne daß Unterschiede sichtbar werden. Sobald aber die maximale Größe erreicht ist, ändert sich das. Man sieht dann häufig in den Präparaten Micronuclei, die zu mehreren (bisweilen über 10) verklumpt von einer Vacuole umgeben sind und offenbar degenerieren. Unter den übrigen Kernen treten nun bald Teilungen auf, die ich zum Unterschied von späteren Teilungen „Vermehrungsteilungen“ nennen will, ohne damit über ihre Bedeutung zu urteilen. Ich konnte oft gleichzeitig in einem Tier bis zu 20 Mitosen beobachten, daneben dann noch bis zu 40 Ruhekerne. Es ist wahrscheinlich, daß alle Kerne diese Teilungen durchmachen; beweisen läßt es sich nicht, weil es nicht ganz a tempo geschieht. Auch darüber, ob in diesen Teilungen schon eine erste Reifungsteilung zu erblicken ist, kann ich nicht entscheiden. Ich halte dies nach dem Charakter der späteren Reifungsteilungsstadien für unwahrscheinlich. Dagegen halte ich es

für möglich, daß jeder Kern mehrere „Vermehrungsteilungen“ durchmacht, bevor er in die Reifungsperiode tritt.

Die Zahl der Kerne ist auf diesem Stadium sehr variabel; bei niedrigen Zahlen kommt es vor, daß sich alle Kerne gleichzeitig teilen. Am häufigsten trifft man die Mitosen auf dem Stadium der Äquatorialplatte, in dem sie anscheinend ziemlich lange bleiben; alle anderen Stadien der Mitose sind selten und scheinen demnach rasch zu verlaufen. Fig. 2 und 3 zeigen das gesamte Kernmaterial zweier Copulae zur Zeit der Vermehrungsteilungen. In stärkerer Vergrößerung ist der Verlauf der Vermehrungsteilungen in Fig. 36—65 dargestellt.

In dem vorher völlig homogen erscheinenden Kern sammelt sich das Chromatin an einer Seite, während sich gegenüber eine Spitze allmählich ausbildet (Fig. 36). Diese Spitze bildet später den einen Pol der Spindel. Das Chromatin wird nun anscheinend durch Zugfasern, die von der Spitze ausgehen (Fig. 37—40), zum Äquator gezogen. Dabei befindet sich meist nur an der Peripherie Chromatin, das schließlich als Ring den Äquator des Kernes umgibt (Fig. 40 u. 41). Der zweite Pol der Spindel wird erst bedeutend später ausgebildet als der erste.

Diese Art der Ausbildung der Äquatorialplatte erscheint mir sehr wichtig zum Verständnis anderer Erscheinungen. Einmal kann man daraus das Auftreten heteropolarer Mitosen erklären, wie sie in Fig. 42—47 abgebildet sind, und wie sie auch sonst ziemlich häufig in den Präparaten vorkommen.

Ferner werden dadurch die Kerne verständlich, von denen auf Fig. 5 und Fig. 67 je vier Exemplare gezeichnet sind, und die später noch mehrfach zu erwähnen sind. Diese Kerne haben folgendes Aussehen. Innerhalb der Kernmembran findet sich ein Kegel von feinen Fasern, dessen Basis und Spitze die Kernmembran berühren. An der Basis liegt in unregelmäßigen Klumpen, eng gedrängt, das Chromatin. Gegenüber laufen die Fasern in einer meist scharfen Spitze zusammen. Nach den Bildern, die ENRIQUES (1907) von *Opercularia coarctata* veröffentlicht hat, könnte man annehmen, daß diese Kerne eben aus der Mitose hervorgegangene Tochterkerne und die Fasern der Rest der Spindelfasern sind. Diese Annahme ist aber für *Stentor coeruleus* völlig unhaltbar. Erstens ergibt das vergleichende Studium meiner Präparate, daß diesen Stadien kaum Mitosen vorausgegangen sein können; es zwingt vielmehr zu der Annahme, daß diese Kerne sich nach einem Ruhestadium im Zu-

stande der Degeneration befinden. Zweitens zeigen die Telophasen (vgl. Fig. 64 und 65) ein ganz anderes Aussehen.

Dagegen haben jene degenerierenden Kerne die größte Ähnlichkeit mit den in Fig. 36–38 abgebildeten Vorbereitungsstadien der Vermehrungsteilungen. Ich nehme daher an, daß diese Kerne beginnen, sich zu teilen, aber degenerieren, bevor sie das Stadium der Äquatorialplatte erreicht haben.

Auf das Auftreten dieser degenerierenden Kerne werde ich weiter unten, bei der Besprechung der Reifungsteilungen, nochmals zurückkommen.

Wenn bei den Vermehrungsteilungen das Chromatin den Äquator als Ring erreicht hat (Fig. 41), so wandert es von der Peripherie auch in die Mitte der Äquatorialebene, worauf die Ausbildung der Chromosomen beginnt. Gleichzeitig ist an den Polen der Spindel eine Veränderung zu bemerken. Es erscheinen helle Polkappen, die scharf gegen den übrigen Spindelkörper abgesetzt sind (Fig. 48–56). Die Spindelfasern sind nur vom Äquator bis zu dem Rande der Polkegel zu verfolgen; diese selbst durchziehen sie nicht.

Im Polkegel sind auf diesem Stadium bisweilen Centriole sichtbar (Fig. 49–52). Es sind kleine, kuglige, schwach gefärbte Körper, die nicht genau am Pol, sondern etwas tiefer in der Polkappe liegen. In meinen Präparaten sind Centriole äußerst selten nachweisbar. Nur in vereinzelt Spindeln erscheinen sie scharf und dunkel gefärbt und auch dann meist nur an einem Pol der Spindel deutlich (Fig. 49–52). Verschwommene dunkle Flecke, wie auf Fig. 48 und 53 finden sich etwas häufiger. Gewöhnlich findet sich jedoch in meinen Präparaten auf entsprechenden Stadien zwar deutlich die helle Polkappe aber keine Spur von Centriolen; wie auf Fig. 54–56.

Ich habe wenigstens 200 Copulae untersucht, die Spindeln enthielten auf Stadien, die denen der Fig. 48–56 entsprechen. Darunter waren nur 5 oder 6, in deren Spindeln ich Centriole nachweisen konnte. Wo sie sichtbar sind, zeigen aber gewöhnlich alle oder doch viele Spindeln der betreffenden Copula Centriolen. So sind z. B. auch die Bilder 49–52 nach Spindeln einer einzigen Copula gezeichnet. Dieser Umstand spricht dafür, daß die Färbung und Differenzierung die Centriolen in diesen Fällen dargestellt haben, gewöhnlich aber versagen. An der Centriolennatur dieser Körperchen ist nicht zu zweifeln, und ein zufälliges vereinzelt Auftreten von Centriolen ist undenkbar. Dagegen ist es sehr einleuchtend daß ein so winziges Körperchen, wie es das Centriol bei *Stentor*



*coeruleus* ist, bei der Differenzierung leicht verschwinden oder bei der Untersuchung übersehen werden kann.

Aus häufig auftretenden Bildern wie Fig. 48 und 53 könnte man ableiten, daß die Centriole sich hier nur für kurze Zeit konzentrieren und sich dann wieder auflösen. Ich lege diesen Bildern jedoch wenig Wert bei, zumal da die genaue Serierung dieser Stadien bei den diffizilen Chromosomenverhältnissen höchst unsicher ist. Die Zahl der Chromosomen der Vermehrungsteilungen konnte ich nicht feststellen; sie dürfte ungefähr 80 betragen. Die Chromosomen sind jedoch so klein, daß diese Zahl nur als ziemlich unsichere Schätzung anzusehen ist. Es ist außerdem bei den geringen Dimensionen (die ganze Spindel ist nur 9–10 $\mu$  lang) im einzelnen Falle nicht deutlich zu erkennen, ob die Chromosomen sich schon in die Tochterchromosomen geteilt haben oder nicht. Bevor die Tochterplatten auseinanderweichen, ändert sich die Gestalt der ganzen Spindel. An Stelle der Spindelform tritt eine Tönnchenform (Fig. 57–60). Die Polkegel werden breiter und flacher; schließlich nimmt die Spindel eine langgezogene fast oder ganz zylindrische Form an (Fig. 61 u. 62). Inzwischen haben die Tochterplatten ihre Wanderung vom Äquator zu den Polen begonnen. Dabei ist zu bemerken, daß das Stück der Spindel zwischen den Tochterplatten frei von Fasern und bedeutend heller erscheint als die Stücke zwischen den Polen und Tochterplatten, in denen Zugfasern sichtbar sein können; (Fig. 60; vgl. auch Fig. 10). Das Chromatin erreicht die Pole noch in Form von Körnchen, die sich dann bald zu kompakten, stark färbbaren Halbkugeln konzentrieren (Fig. 64 u. 65). Der lange, meist etwas gewundene Spindelkörper degeneriert im Protoplasma.

Nach Abschluß der Wachstums- und Vermehrungsperiode folgt die Periode der Reifungsteilungen. Dieses Stadium bietet der Untersuchung die größten Schwierigkeiten. Wie schon oben gesagt, ist es möglich, daß die von mir als „Vermehrungsteilungen“ beschriebenen Teilungen schon Reifungsteilungen sind. Jedenfalls folgen ihnen andere Teilungen, die sich durch etwas geringere Größe auszeichnen. Gleichzeitig treten nun bis zur Ausbildung der Geschlechtskerne die beschriebenen degenerierenden Kerne, deren Kegelform ich als Rudiment einer Mitose erklärt habe, massenhaft auf. Jedoch macht im Anfange der Reifungsperiode anscheinend noch eine ziemlich große Zahl von Kernen Teilungen durch, die völlig zu Ende geführt werden. Am Ende der Reifungsperiode finde ich Bilder wie das Fig. 4 dargestellte. Die Spindeln sind bedeutend kleiner als die der Vermehrungsteilungen (vgl. Fig. 2 u. 4). Daneben liegen überall degenerie-

rende Kerne. Es ist möglich, daß die beiden auf Fig. 4 dargestellten langen Telophasen schon die Bildung der Geschlechtskerne bedeuten. Über die Zahl und den Verlauf der Reifungsteilungen bei *St. coeruleus* kann man, da die Zählung der Chromosomen gänzlich unmöglich erscheint, nur durch Vergleichung der Zahl und Größe der Mitosen unter Berücksichtigung der degenerierenden Kerne genaueres feststellen. Gelegentlich weiterer Untersuchungen, die ich über die Reifungsteilungen von *Stentor polymorphus* anzustellen beabsichtige, werde ich versuchen, auch die Reifungsteilungen bei *St. coeruleus* näher zu studieren. Nach meinem bisherigem Material kann ich erst über den Abschluß der Reifungsperiode, die Bildung der Geschlechtskerne, wieder genauere Angaben machen.

Die letzte Mitose (vor der Befruchtung), die den Stationärkern und Wanderkern liefert, kann ich mit Bestimmtheit nachweisen. Fig. 5 zeigt ein derartiges Stadium; zwei Mitosen auf dem Stadium der Äquatorialplatte, je eine in jedem Tier. Daneben liegen auch hier wieder degenerierende Kerne von der beschriebenen Form. Zu beachten ist die erheblich verringerte Größe; Fig. 66 zeigt eine dieser Mitosen in derselben Vergrößerung, wie Fig. 36—65. Es ist ohne weiteres ersichtlich, daß die Masse des Chromatins und des Achromatins stark verkleinert ist. Die Zahl der Chromosomen ist auch hier leider nicht gut feststellbar; ich schätze sie auf höchstens 20. Auf die Frage der Reduktion werde ich bei der Besprechung von *St. polymorphus* näher eingehen. Aus dieser Teilung gehen Stationär- und Wanderkern hervor. Der Stationärkern bleibt frei im Protoplasma, jedoch nicht weit von der Grenze beider Tiere liegen, während der Wanderkern sich sogleich an die Grenze anlegt (Fig. 6). Beide Kerne, von sehr geringer Größe, zeigen das Chromatin zu einer dichten Masse vereinigt. Der Wanderkern wird bald umgeben von einer Kalotte dichten Protoplasmas, die an ähnliche Gebilde erinnert, die PRANDTL bei *Didinium nasutum* beschrieben hat. Dieser Hof von homogenem Protoplasma zeichnet sich im Präparat immer durch seine gleichmäßige, etwas dunkle Färbung aus und lenkt bei der Untersuchung sofort die Aufmerksamkeit auf den Wanderkern, der sonst, besonders wenn er sich flach an die Scheidewand preßt, leicht wegen seiner geringen Größe übersehen werden könnte. Ob diesem eigenartigen Protoplasma eine aktive Rolle zukommt, indem es den Wanderkern vor sich herschiebt, oder ob es ihm nur passiv folgt, ist ungewiß; die früheren Stadien sprechen für die erste, die späteren für letztere Annahme. Der Wanderkern auf Fig. 6 befindet sich unmittelbar vor dem Übertritt.

Vor dem andrängenden Wanderkern zerreißt die trennende Membran und der Wanderkern bewegt sich in dem anderen Tiere in der Richtung auf dessen Stationärkern. Dabei tritt nicht nur der Wanderkern, sondern auch die ganze hinter ihm liegende dichte Protoplasmakalotte durch die Öffnung hindurch und dringt ein Stück weit in das andere Tier ein. Diese Bewegungen erfolgen anscheinend sehr rasch; denn während sich in meinen Präparaten der Wanderkern kurz vor dem Übertritt sehr häufig findet, konnte ich ihn zwischen Übertritt und Befruchtung nur wenige Male beobachten. Fig. 7 zeigt einen Wanderkern in dieser Zwischenzeit. Er erscheint beträchtlich aufgelockert, und es hat den Anschein, als ob er vorher nur passiv unter dem Druck der Protoplasmakalotte die dichte Gestalt der Fig. 6 angenommen habe, die er nach Aufhebung dieses Druckes sofort wieder aufgibt. Das Chromatin ist polar angeordnet; an der dem Stationärkern zugewandten Seite liegt mehr, an der ihm abgewandten Seite weniger Chromatin. Diese Polarität ist noch stärker ausgebildet auf dem etwas späteren Stadium, das Fig. 9 zeigt. Das Chromatin ist nach vorn konzentriert; nach rückwärts gehen von ihm strahlige Fäden aus. Auf Fig. 9 bemerkt man gleichzeitig die Durchbruchsstelle in der Scheidewand der beiden Tiere, sowie das homogene Protoplasma, das mit dem Kern übergewandert ist und sich noch deutlich von dem übrigen Protoplasma unterscheidet. Fig. 8 zeigt einen Schnitt von dem anderen Tiere derselben Copula. Auch hier ist der Rest des homogenen Protoplasmahofes sichtbar. Der Wanderkern hat hier den Stationärkern bereits erreicht. Auffallend ist die Ähnlichkeit mit der Befruchtung bei Metazoen; der Stationärkern ist groß und aufgelockert wie ein weiblicher Vorkern bei Metazoen.

Das nächste Stadium, das ich finden konnte, ist das der Befruchtungsspindel; dargestellt auf Fig. 10. Eine Unterscheidung des Chromatins vom männlichen und weiblichen Kern, wie sie bei anderen Infusorien von HERTWIG und HAMBURGER bei *Paramaecium*, von PRANDTL bei *Didinium* beschrieben wird, ist hier nicht mehr möglich. Die Mitose selbst ist auf diesem Stadium den Vermehrungsteilungen ähnlich; die Telophase zeigt eine etwas gedrungene Gestalt (Fig. 11). Die daraus hervorgehenden zwei Kerne sind auf Fig. 12 abgebildet; jeder enthält ein großes Caryosom.

In dieser Zeit ist die Befruchtungsspindel und ebenso die zwei daraus resultierenden Kerne und Spindeln stets umgeben von einem Hof dichteren Protoplasmas (Fig. 10, 12, 13 u. 14). Besonders klar tritt dies auf Fig. 13 hervor, die den Beginn der zweiten Teilung

zeigt. Das Protoplasma des Stentors enthält hier zahlreiche Granula, die den homogenen Protoplasmahof als dichter Ring umgeben und in weiterer Entfernung nur spärlich auftreten. Die Ausbildung der Spindel erfolgt hier besonders schön in der oben beschriebenen Weise; die Chromosomen sind an einer Seite des Kernes schon gebildet und von ihnen aus laufen Fasern zu dem gegenüberliegenden spitzen Pol.

Der weitere Verlauf der zweiten Teilung ist an der Hand der Bilder (Fig. 14—17) leicht zu verfolgen. Auf dem Stadium der Äquatorialplatten (Fig. 14) zeigen sich auch hier die beschriebenen hellen Polkegel. Auch die frühen Telophasen entsprechen denen der Vermehrungsteilungen (Fig. 15). Dann allerdings geht die Entwicklung etwas abweichend weiter. Die Tochterkerne werden relativ groß und lassen keinerlei Struktur erkennen; der Rest des Spindelkörpers reißt ab und degeneriert im Protoplasma (Fig. 17). Die zweite Teilung nach der Befruchtung liefert demnach vier völlig gleichartige Kerne. In den anfangs gleichmäßig hellen Kernen (Fig. 17) bilden sich Caryosome aus, und auch auf diesem Stadium sind alle vier Kerne durchaus gleichmäßig ausgebildet (Fig. 18).

Ungefähr zu dieser Zeit, bisweilen etwas früher, bisweilen etwas später, tritt die Trennung der beiden Conjuganten ein. Die Entwicklung geht nun im jungen Exconjuganten, besonders in den ersten 6 Stunden, sehr rasch weiter.

Zwei von den vier Kernen beginnen ein stetiges Wachstum; sie sind zu neuen Macronuclei bestimmt. Die beiden anderen bilden sich zur Spindel um; allerdings etwas anders, als bei den früheren Teilungen. Im Anfang ist die ganze Spindel gleichmäßig stark färbbar (Fig. 20); später gelang es zwar, eine Äquatorialplatten- und eine Tochterplattenspindel herauszudifferenzieren (Fig. 21), aber die dunklen Teile der Spindel waren auch hier völlig homogen: Chromosomen waren nicht erkennbar. Im weiteren Verlauf finden sich dann anfangs meist vier ziemlich große (Fig. 23, 25, 26), später mehrere und kleinere Micronuclei. Auf älteren Stadien habe ich nur noch einmal (Fig. 28), 2—4 Tage nach Trennung der Copula. Mitosen von Micronuclei gesehen: diesmal mit scharfer Ausbildung von Chromosomen. Da diese Teilungen schnell verlaufen dürften, ist es wohl erklärlich, daß ich sonst keine in der großen Zahl der untersuchten Exconjuganten gefunden habe. Ich nehme an, daß auch die weitere Vermehrung der neuen Micronuclei durch mitotische Teilung geschieht. Etwa 8 Tage nach Trennung der Copula haben die neuen Micronuclei meistens wieder die Größe und Lage

(in der Nähe des Macronucleus), allerdings nicht immer die Zahl der Micronuclei im vegetativen Stentor.

Bedeutend unregelmäßiger verläuft die Ausbildung des neuen Macronucleus. Nachdem in den ersten Stunden stets zwei Placenten zu finden sind, die zum Macronucleus heranwachsen, treten bald darauf ganz regellose Zahlenverhältnisse auf. So finde ich einen Tag nach Beendigung der Conjugation Exconjuganten mit einer, zwei, drei, vier und mehr, bis zu zehn Macronucleusplacenten. Ich erkläre das daraus, daß die Placenten schon jetzt die Fähigkeit haben, einerseits miteinander zu verschmelzen, andererseits sich amitotisch zu teilen. Das Chromatin, vorher in den verschiedensten Formen sichtbar, bald in Netzform verteilt, bald als Caryosom oder in chromosomenähnlichen Teilchen ausgebildet, tritt kurze Zeit fast völlig zurück. Dann erscheinen, beim weiteren Wachstum, Nucleolen in wachsender Zahl im Kern (Fig. 27 u. 28). Am Ende der ersten Woche haben die Placenten, soweit sie sich normal entwickeln, die Struktur, nicht aber die Form des normalen Macronucleus erreicht.

Vorher, nach Ablauf des ersten Tages, sind, wie ich schon erwähnte, die alten Macronucleusglieder verschwunden. Während der ganzen Dauer der Conjugation und im jungen Exconjuganten liegen sie als kuglige, stark färbbare Körper im Tier zerstreut, offenbar noch in Funktion befindlich. Sobald aber die neuen Macronucleusanlagen eine ähnliche Größe erreicht haben, degenerieren die alten Glieder (Fig. 29) und werden sehr schnell vom Protoplasma abgebaut.

Die Wiederherstellung der normalen Rosenkranzform des Macronucleus muß auf zwei Wegen erfolgen. Einmal dadurch, daß die vorhandenen Placenten sich einschnüren und so in die Glieder des Rosenkranzes zerfallen. Solche Einschnürungen (Fig. 30) habe ich sehr häufig beobachtet. Besonders wenn nur eine langgestreckte Placenta vorhanden ist, treten manchmal mehrere Einschnürungen gleichzeitig auf. Schwieriger ist das Entstehen der Rosenkranzform zu verstehen, wenn der Exconjugant zahlreiche, meist ovale Placenten enthält. Ogleich ich nur wenig Bilder gesehen habe, die ähnliche Gebilde zeigen, nehme ich doch an, daß in diesem Falle die Placenten durch Auswüchse miteinander in Verbindung treten. Eine andere Erklärung als die, daß diese zahlreichen Placenten verschmelzen, ist nicht möglich. Eine Verringerung der Zahl der Placenten durch Teilung des Tieres, wie sie von anderen Infusorien beschrieben wurde, findet bei *Stentor* nicht statt. Die früheste Teilung eines Exconjuganten, die in meinen Kulturen auftrat, fand 10 Tage nach

Trennung der Conjuganten statt, und der Kernapparat war hier schon völlig ausgebildet, der Macronucleus rosenkranzförmig.

Jedenfalls bestätigen hier meine Untersuchungen die Angaben BALBIANI'S. Nach 10 Tagen ist der Kernapparat wieder normal, und die später von mir fixierten Exconjuganten unterscheiden sich in nichts von vegetativen Stentoren.

Es seien hier noch einige Bilder beschrieben, wie sie häufig auftreten, wenn der Exconjugant noch mehrere Tage nach der Trennung nur eine oder wenige riesige Placenten enthält. Fig. 32 zeigt eine Placenta, die im allgemeinen noch einen normalen Charakter zeigt. Beachtenswert ist hier, daß sich in der Placenta ein scharf begrenzter Körper, gewissermaßen ein eingeschachtelter Kern befindet, der seinerseits wieder Nucleolen enthält. Solche Bilder konnte ich mehrfach beobachten. Beispiele von starker Nucleolenbildung in großen Placenten sind in Fig. 33—35 abgebildet. Den Placenten der Fig. 35 haften die Micronuclei an, wie einem normalen Macronucleus. Vielleicht könnten sich diese Kerne noch normal entwickeln. Wenn dagegen die Nucleolen wie in Fig. 34 auftreten, so glaube ich, daß solche Kerne als pathologisch aufzufassen sind und zur Regeneration und Weiterentwicklung unfähig sind.

---

## II. *Stentor polymorphus*.

Die Conjugation von *Stentor polymorphus* verläuft im allgemeinen ähnlich wie die von *St. coeruleus*. Ich kann daher dort, wo Übereinstimmung herrscht, auf die genauere Beschreibung der Vorgänge bei *St. polymorphus* verzichten und auf meine Ausführungen über *St. coeruleus* verweisen.

*St. polymorphus* unterscheidet sich in einigen für die Untersuchung wichtigen Punkten von *St. coeruleus*.

Erschwert wird die Untersuchung bei *St. polymorphus* durch die massenhaft auftretenden Symbionten, die Zoochlorellen und Bakterien. Besonders die Zoochlorellen stören dadurch, daß sie den Micronuclei des Stentors auf gewissen Stadien der Entwicklung an Größe und Färbbarkeit sehr ähnlich sehen. Da außerdem oft noch Nahrungsteile Schwierigkeiten machen können, ist es beispielsweise bei Exconjuganten häufig unmöglich, die Zahl der Micronuclei mit Sicherheit zu bestimmen.

Andererseits ist das Kernmaterial bei *St. polymorphus* bedeutend angenehmer zu untersuchen als bei *St. coeruleus*.

Die Micronuclei sind etwas größer und zeigen Chromosomen in bedeutend kleinerer Zahl und in größeren Dimensionen. Der Vergleich meiner Bilder von Mitosen des *St. coeruleus* und des *St. polymorphus* (vgl. Fig. 52 mit Fig. 99; Fig. 66 mit Fig. 106 u. 107; Fig. 10 mit Fig. 81; Fig. 14 mit Fig. 86) zeigt das deutlich. Während es bei *St. coeruleus* meist völlig unmöglich ist, die Zahl der Chromosomen auch nur annähernd zu bestimmen, gelingt die Zählung bei *St. polymorphus* häufig ziemlich leicht. Dabei ist dann allerdings die festgestellte Zahl selten brauchbar, da auch bei *St. polymorphus* schwer zu unterscheiden ist, ob die gezählten Chromosomen als Mutter- oder Tochterchromosomen aufzufassen sind. Nur selten erfolgt die Teilung der Chromosomen so gleichzeitig, wie in der unteren Spindel der Fig. 106. Meist findet man in der Äquatorialplatte geteilte und ungeteilte Chromosomen nebeneinander (Fig. 100, 101, 104, 107) und es wird daher auch bei *St. polymorphus* noch eingehender Untersuchungen bedürfen, bevor die Zahl der Chromosomen völlig einwandfrei genau festgestellt werden kann. Immerhin sind aber auch die annähernd richtigen Zahlen, die ich bisher finden konnte, so interessant, daß ihre Veröffentlichung berechtigt erscheint.

Über die Beobachtung der Conjugation am lebenden Objekt, über die angewandten Untersuchungsmethoden am fixierten Material, über das Verhalten des Protoplasmas und des alten Macronucleus bei *Stentor polymorphus* brauche ich nicht eingehend zu berichten, da hier mutatis mutandis dasselbe gilt, was ich auf S. 365—367 über *Stentor coeruleus* ausgeführt habe.

Die Wachstumsperiode der Micronuclei verläuft ebenfalls ganz wie bei *St. coeruleus*, und auch hier schließen sich die „Vermehrungsteilungen“ an. Fig. 68 zeigt das Micronucleusmaterial eines Copulanten auf diesem Stadium. Auf Fig. 97—99 sind „Vermehrungsteilungen“ bei stärkerer Vergrößerung dargestellt. Die Ausbildung der Chromosomen erfolgt noch vor der Äquatorialplatte (Fig. 97).

Die achromatischen Bestandteile der Spindeln werden bei *St. polymorphus* selten gut fixiert. Ich fand niemals helle Polkegel und noch weniger Centriolen. Dagegen sind die Chromosomenverhältnisse fast immer ziemlich klar. Selbstverständlich ist aus einer einzigen Äquatorialplatte, wie Fig. 98, keine genaue Zahl festzustellen, denn offenbar liegen hier geteilte und ungeteilte Chromosomen nebeneinander, ohne daß man beide in jedem Falle unterscheiden könnte.

Die Untersuchung einer größeren Anzahl von „Vermehrungsteilungen“ ergab Chromosomenzahlen zwischen 50 und 60 als wahrscheinlich.

Die Reifungsperiode ist auch bei *St. polymorphus* dadurch charakterisiert, daß zahlreiche Micronuclei in der beschriebenen Art degenerieren. Eine verringerte Zahl von Kernen macht die Reifungsteilungen durch.

Die Kerne der Reifungsperiode, wenigstens der späteren, sind leicht zu erkennen. Sie sind nicht, wie die der Wachstumsperiode, homogen schwach gefärbt, sondern enthalten ein deutliches achromatisches Netzwerk, in dem das Chromatin bald in einer zusammenhängenden Masse, bald in einzelnen Stücken liegt (Fig. 69). Die Kerne sind von einem Hof dichten Protoplasmas umgeben, der besonders dadurch auffällt, daß er im Gegensatz zu dem umliegenden Protoplasma von symbiotischen Zoochlorellen und Bakterien völlig frei bleibt (Fig. 70). Die Micronuclei der Wachstumsperiode üben keine derartige Wirkung auf das Protoplasma aus.

Zahl und Art der Reifungsteilungen bei *St. polymorphus* konnte ich noch nicht genau feststellen, da dazu das untersuchte Material zu gering war.

Die Zahl der Chromosomen wird in den Reifungsteilungen gegenüber der in den „Vermehrungsteilungen“ zweifellos vermindert. Besonders Fig. 101 zeigt das sehr deutlich. Sobald ich Gelegenheit habe, beabsichtige ich mit Hilfe weiteren Materials die Reifungsteilungen bei *Stentor* eingehender zu untersuchen. Wenn auch, wie schon erwähnt, bei *St. coeruleus* wenig Aussicht ist, zu ganz exakten Ergebnissen zu kommen, so darf ich doch hoffen, bei *St. polymorphus*, dank seinen weit günstigeren Chromosomenverhältnissen, das Ziel zu erreichen.

Am Ende der Reifungsperiode finden sich auch hier ähnliche Kernverhältnisse wie bei *St. coeruleus* (Fig. 71), neben einer Anzahl von degenerierenden Kernen in jedem Tier eine Mitose; die letzte, die die beiden Geschlechtskerne liefert. Allerdings kommt es bisweilen vor, daß noch ein zweiter Kern bis zur regulären Ausbildung der Äquatorialplatte kommt. Dieser dürfte aber dann auch bald degenerieren, denn in jedem Falle wird nur ein Stationärkern und ein Wanderkern ausgebildet. Die degenerierenden Kerne zeigen übrigens (Fig. 71) dasselbe Aussehen, wie es bei *St. coeruleus* (Fig. 67) beschrieben wurde.

Die letzte, die Geschlechtskerne liefernde Mitose bei *St. polymorphus* ist in den Fig. 72—74 und 102—107 abgebildet. Die Spindel



liegt meist etwas schräg gerichtet in einem Hof von dichtem homogenem Protoplasma an der Grenze der beiden Tiere. Die Zahl der Chromosomen ist gering; sie dürfte ziemlich sicher mit 14 anzugeben sein. Ihre Teilung erfolgt quer, wie Fig. 106 in der unteren Spindel besonders schön zeigt. In Fig. 107 sind die Chromosomen teils geteilt, teils ungeteilt. Die Chromosomen der Fig. 104, die die beiden Mitosen in Polansicht zeigt, sind als Tochterchromosomen aufzufassen.

Die Tochterchromosomen wandern an die Pole, verschmelzen dort zu einer zusammenhängenden Chromatinmasse und später zu kugligen Kernen (Fig. 73 u. 74). Einer von diesen Kernen liegt schon jetzt dicht an Grenze beider Tiere; es ist der Wanderkern. Der Stationärkern liegt etwas tiefer im Protoplasma und behält seine kuglige Form, während der Wanderkern sich an der Zellwand zu einer dünnen Scheibe abplattet. Beide Kerne sind von Höfen dichten Protoplasmas ohne Symbionten umgeben (Fig. 75).

Der Wanderkern baucht die Scheidewand vor sich aus (Fig. 76), sprengt sie und tritt in das andere Tier über.

Das nächste Stadium, das ich finden konnte, ist in Fig. 77 abgebildet. Im oberen Tiere liegt auf dem großen, stark gewachsenen und schwach gefärbten weiblichen Kern der ebenfalls gewachsene, aber doch kleinere männliche Kern, in dem das Chromatin ähnlich angeordnet ist, wie in den entsprechenden Kernen von *St. coeruleus*. Von der Peripherie des weiblichen Kernes gehen Strahlen aus, darunter links unten eine distinkte, stark gefärbte Faser.

Im unteren Tier der Fig. 77 ist nach der Kernmembran zu urteilen schon ein einheitlicher Kern vorhanden. In seinem Innern sind aber zwei Caryosomen vorhanden, die zweifellos das chromatische Material des männlichen und weiblichen Kernes gesondert repräsentieren. Noch schärfer tritt dies in der Copula der Fig. 78 hervor; in jedem Tier ein einziger Kern von annähernd kugliger Gestalt, der in seinem Innern zwei dicht beieinander liegende Caryosomen enthält. Frühere Autoren (HERTWIG, PRANDTL und andere) konnten bei anderen Infusorien die männlichen Kernelemente bis in die erste Spindel getrennt verfolgen.

Es muß nun eine Auflösung der Caryosomen erfolgen, die ich nicht beobachtet habe. Darauf beginnt die Ausbildung der Chromosomen (Fig. 79 u. 80), zunächst durch Auftreten weniger großer Chromatinbrocken, die dann in die Chromosomen zerfallen, welche sich im Äquator der inzwischen entstandenen Spindel anordnen (Fig. 81). Die Spindel zeigt zwar breite Pole, in denen man viel-

leicht zwei Spitzen sehen könnte (Fig. 108), sonst ist aber eine Unterscheidung zwischem männlichem und weiblichen Anteil unmöglich.

Die Zahl der Chromosomen bei dieser Befruchtungsspindel ist wieder bedeutend größer als die der letzten Mitosen vor der Befruchtung. Eine genaue Zahl kann ich nicht angeben.

Das Resultat dieser ersten Teilung sind zwei Kerne, die sich völlig gleich sehen. In jedem findet sich ein Caryosom, von dem aus achromatische Fäden zur Kernmembran ziehen (Fig. 82 u. 83). Diese Kerne sind noch immer von homogenem Protoplasma umgeben (Fig. 82), das erst im Laufe der zweiten Teilung verschwindet.

Die Caryosomen des zweikernigen Stadiums werden wiederum aufgelöst, und es beginnt die Ausbildung der Chromosomen für die zweite Teilung, die ich mehrfach beobachtete.

Dies Stadium (Fig. 84) ist besonders interessant. Die Chromosomen werden nämlich oft gleichmäßig über den ganzen ziemlich großen Kern verteilt angelegt. Da die Chromosomen nirgends allzu sehr gehäuft sind und eine charakteristische, bohnenähnliche Gestalt haben, sind sie ziemlich leicht zählbar. Ich glaube die Zahl mit einiger Sicherheit auf 56 angeben zu können, obgleich hier und da höhere Zahlen (bis 62) wahrscheinlicher schienen. Auf die Bedeutung dieser und der übrigen erwähnten Chromosomenzahlen komme ich später eingehend zurück.

Die zweite Teilung ergibt vier ebenfalls untereinander völlig gleiche Kerne, die nun nicht mehr von besonderen Höfen von Protoplasma umgeben sind. Auch hier erfolgt die Ausbildung von Caryosomen (Fig. 85) wie vorher und auch später. Das Stadium der Caryosomen dauert jedesmal relativ lange und findet sich häufig in den Präparaten.

Es folgt die dritte Teilung, dargestellt in Fig. 86. Alle vier Kerne teilen sich gleichzeitig und gleichmäßig, wenigstens in allen wesentlichsten Punkten. Allerdings können, wie in Fig. 87 oben, auch verschiedene Phasen der Spindel gleichzeitig getroffen werden; es sind dies aber dann die späteren, schnell verlaufenden Phasen.

Die Zahl der Chromosomen beträgt auch hier jedenfalls über 50.

Fig. 87, unten, zeigt Telophasen der dritten Teilung. Das Resultat ist auch hier noch, daß acht Kerne entstehen, die sich in bezug auf Lage und anfangs auch Aussehen völlig gleich verhalten.

Bald ändert sich jedoch diese Gleichartigkeit, und es beginnt die Differenzierung der acht Kerne in solche, die bestimmt sind, den neuen Macronucleus zu bilden und in solche, die sich zu Micronuclei

entwickeln. Bei der Schilderung dieses äußerst interessanten Processes werde ich zunächst nur immer die normalen oder idealen Zahlenverhältnisse, die am häufigsten auftreten, anführen und die Abweichungen davon später erwähnen. Normal bilden sechs Kerne den neuen Macronucleus und zwei die neuen Micronuclei.

Zunächst (Fig. 88) finden sich die sechs Kerne, die sich übrigens der Lage nach nicht von den beiden anderen unterscheiden, auf dem Stadium der Ausbildung eines kompakten Caryosoms. Gleichzeitig werden in den zwei Kernen die Chromosomen für eine vierte Teilung angelegt.

Diese vierte Teilung, die nur von den zwei schneller sich entwickelnden Kernen durchgemacht wird, ist in Fig. 89 und, bei stärkerer Vergrößerung, in Fig. 109 gezeichnet. Die Mitosen unterscheiden sich im Habitus nicht von denen der ersten, zweiten oder dritten Teilung. Auch hier ist die Chromosomenzahl groß; vermutlich beträgt sie 56.

Während diese vierte Teilung der künftigen Micronuclei beginnt, werden in den sechs Macronucleusanlagen die Caryosome zu größeren Anhäufungen chromatischer Körnchen aufgelockert (Fig. 89). Zur Zeit der Telophase der vierten Teilung der Micronucleusanlagen sind die sechs Macronucleusanlagen vollständig gleichmäßig von chromatischen Zügen durchsetzt, die sich deutlich zu einem Spirem anordnen (Fig. 90). In Fig. 91 ist die Entwicklung weiter fortgeschritten. Aus den zwei Mitosen sind vier Tochterkerne hervorgegangen, die nun im Habitus schon ganz den Charakter von Micronuclei zeigen. In jedem der sechs Macronucleusanlagen erscheint ein Spirem, das in der Zeichnung nur unvollkommen wiedergegeben werden konnte. Anscheinend liegt ein einheitlicher Spiremfaden vor.

Gleichzeitig haben die Macronucleusanlagen ein stetiges Wachstum begonnen, wie aus dem Vergleich hervorgeht.

Ungefähr zu dieser Zeit erfolgt die Trennung der Copula. Fig. 90 u. 91 sind noch nach Tieren gezeichnet, die sich in Conjugation befanden, Fig. 92—96 nach Exconjuganten.

Im jungen Exconjuganten finden wir also normal vier Micronuclei und sechs Macronucleusplacenten.

Die Entwicklung der Micronuclei bietet weiter nichts Besonderes. Teilungen habe ich in Exconjuganten nicht gefunden, wohl nur, weil mein Material dazu zu wenig zahlreich war. Da aber in späteren Stadien mehr als vier Micronuclei auftreten, so darf man annehmen, daß auch diese durch mitotische Teilungen, analog den bei *St. coeruleus*

*leus* beschriebenen, gebildet werden. Später finden sie sich auch bei *St. polymorphus* in der Nähe der Macronucleusglieder oder diesen unmittelbar anliegend (vgl. Fig. 96).

Die Macronucleusanlagen verließen wir auf dem Stadium des einheitlichen Spirems (Fig. 91). Dieses Spirem wird bald zerlegt in einzelne Teile, die man ihrem Aussehen nach als Chromosomen bezeichnen muß (Fig. 92).

Zur Fig. 92 und den folgenden ist zu bemerken, daß hier von jeder Macronucleusanlage nur ein dünner Schnitt, also nur ein Teil der Chromosomen abgebildet wurde.

Die Chromosomen (Fig. 92) sind bald stabförmig gerade, bald gebogen und von verschiedener Länge, aber gleicher Dicke. Schon auf Fig. 92 kann man in vielen Chromosomen das Auftreten eines deutlichen Längsspaltcs beobachten. Zur vollen Ausbildung ist der Spalt in den auf Fig. 93 dargestellten Macronucleusanlagen gekommen. Hier findet sich überhaupt kein einheitliches Chromosom mehr, sondern stets zwei parallel liegende Stäbchen. Die Zahl der Chromosomen der Fig. 92 und der Chromosomenpaare der Fig. 93 ist ziemlich hoch. Es ist sehr wahrscheinlich, daß auch sie mit etwa 56 anzugeben ist.

Die gespaltenen Chromosomen der Fig. 93 haben an Masse und Färbbarkeit gegenüber denen der Fig. 92 schon bedeutend verloren. Gleichzeitig beginnt sich im Innern der Macronucleusanlage ein Körper zu bilden, der sich auf den folgenden Stadien klarer findet, ein homogen schwach gefärbter Körper, der innen chromatisch gefärbte Brocken enthält und nach außen nicht scharf begrenzt ist.

Dieser Körper, vermutlich aus Plastin bestehend, erscheint später, außen scharf konturiert und innen größere chromatische Massen enthaltend, regelmäßig in allen Macronucleusanlagen. Bei der weiteren Entwicklung tritt zunächst die plastinartige Substanz zurück, und später verschwinden auch die chromatischen Einschlüsse. Über die Bedeutung und Funktion dieser Zentralkörper in gewissen Entwicklungsstadien der Macronucleusanlagen kann ich keine Angaben machen.

Die Chromosomen verlieren, bald nachdem sie gespalten sind, ihre regelmäßige Anordnung, ihre Form und Färbbarkeit. Auf Fig. 94 sehen wir nur noch unregelmäßige chromatische Züge, unter denen kein Chromosom mehr unterschieden werden kann, und dazwischen neu auftretende Nucleolen. Die Reste der Chromosomen verschwinden völlig, und in dem durchweg homogen erscheinenden Macronucleuskern liegen auf Fig. 95 neben dem beschriebenen zentralen

Körper nur Nucleolen. Über die weitere Ausbildung des neuen Macronucleus von diesem Stadium aus gilt dann dasselbe, was bei *St. coeruleus* gesagt wurde.

Auch bei *St. polymorphus* müssen die Macronucleusanlagen früh die Fähigkeit haben, miteinander zu verschmelzen oder sich amitotisch zu teilen. Da der Exconjugant der Fig. 92 z. B. vier Micronuclei enthält, so ist die Zahl seiner Macronucleusanlagen (acht statt sechs) nur durch die Annahme amitotischer Teilungen zu erklären. Im Anschluß hieran ist mitzuteilen, daß die oben durchgeführten Zahlenverhältnisse (sechs Macronucleusanlagen und zwei, später vier Micronuclei) sich oft modifiziert zeigen. Im oberen Tier der Fig. 89 sehen wir einen Kern, der schon eine Äquatorialplatte gebildet hat; zwei Kerne, die Chromosomen zerstreut ausbilden; zwei Kerne mit lockerem und drei Kerne mit kompaktem Caryosom. Zweifellos wird der erstgenannte Micronuclei bilden; es ist aber nicht zu entscheiden, ob von den zwei folgenden Micronuclei oder Macronucleusanlagen abzuleiten sind. Es zeigt sich denn auch in späteren Stadien eine erhebliche Variabilität. So enthält der Exconjugant der Fig. 93 nur zwei Micronuclei aber sieben Macronucleusglieder, und auch Abweichungen in umgekehrter Richtung (mehr Micronuclei, weniger Macronuclei) kommen vor.

Alle diese Tatsachen machen es wahrscheinlich, daß die acht Kerne, die aus der dritten Teilung hervorgehen (Fig. 87 unten), tatsächlich noch gleichwertig sind, und daß das verschiedene Tempo der Entwicklung (beginnend auf Fig. 88) entscheidet, welche Kerne zu Macronucleusteilen, welche zu Micronuclei werden. Wodurch die Differenz im Entwicklungstempo veranlaßt wird, ist nicht zu sehen.

Ein Teil der Kerne entwickelt und teilt sich schnell auf Kosten des Größenwachstums; das sind die zukünftigen Micronuclei.

Der andere Teil wächst schnell und versucht offenbar langsam eine mitotische Teilung auszuführen. Anders kann man die exakte Ausbildung des Spirems, der Chromosomen und der Chromosomen-spaltung nicht verstehen. Die Teilung kommt jedoch nicht zur Vollendung. Dagegen zeigt ihre Vorbereitung (Spirem, Längsspalt) eine solche Höhe der Entwicklung, wie wir sie sonst beim *Stentor* nicht finden.

Diese äußerst interessanten Vorgänge legen natürlich phylogenetische Spekulationen über die Entstehung der Macro- und Micronuclei über die Entwicklung der mitotischen Teilung der Infusorien und andere Punkte nahe.

Hier soll nur eine Frage näher besprochen werden, die des Wertes der Chromosomen und der Reduktion bei Stentor.

Wie beschrieben, beträgt die Zahl der Chromosomen in der Geschlechtskernteilung (Fig. 106) höchstwahrscheinlich 14. In den Reifungsteilungen (Fig. 101) können wir 28 annehmen und in den Vermehrungsteilungen sowie den Teilungen nach der Befruchtung ist die Zahl 56 wahrscheinlich. Daß sich überhaupt auf gleichen Stadien konstante Chromosomenzahlen finden, ist nicht sicher bewiesen, aber nach meinen bisherigen Untersuchungen sehr wahrscheinlich.

Wir hätten demnach bei *St. polymorphus* — und bei *St. coeruleus* scheinen die Verhältnisse ähnlich zu liegen — eine zweimalige Reduktion der Chromosomenzahl anzunehmen. Genauere Angaben über den Modus der Reduktion werden erst nach der beabsichtigten eingehenden Untersuchung der Reifungsteilungen möglich sein.

In neuerer Zeit wird häufig versucht, den Chromosomen der Infusorien überhaupt den Wert als Chromosomen abzusprechen. Die sonderbaren Zahlenverhältnisse bei Stentor werden vermutlich auch als Beweis für diese Anschauung angeführt werden.

Mit einem so weitgehenden Urteil sollte man jedenfalls sehr vorsichtig sein. Bei Stentor sind jedenfalls die als Chromosomen beschriebenen Gebilde sowohl da, wo sie in der niedrigsten Zahl (14?) auftreten (Fig. 106), als auch da, wo die vierfache Zahl erscheint (Fig. 86, 92, 83 u. 99), so hoch entwickelt, daß es näher liegt, sie mit den Chromosomen der Metazoen zu vergleichen.

---

### III. Abnorme Conjugation von drei Tieren.

Als Abnormität traten in meinem Material mehrfach Conjugationen von drei statt zwei Tieren auf. Ähnliche Fälle sind bei anderen Infusorien (besonders von PRANDTL) beschrieben. Ich habe diese Copulae nach längerer Beobachtung im Leben fixiert und untersucht. Es ergab sich, daß alle drei Tiere gleichmäßig aneinander geheftet waren, ebenso wie bei normalen Copulae. Außerdem hatten auch jedesmal alle drei Tiere die für die Conjugation charakteristischen Veränderungen des Micronucleusmaterials begonnen. Die Micronuclei befanden sich auf dem Stadium des Wachstums oder in „Vermehrungsteilungen“. Spätere Stadien konnte ich leider nicht finden, so daß ich die interessante Frage, ob in diesem Falle nur

zwei Tiere befruchtet werden und das dritte leer ausgeht, oder ob alle drei sich befruchten, bisher nicht beantworten kann. Möglich sind ja beide Fälle.

Übrigens fanden sich während der Conjugationsepidemien in meinem Material auch sonst vielfach Abnormitäten, meist Einzeltiere von abenteuerlichem Bau, die schon durch ihre Bewegung auffielen.

Am Schlusse meiner Abhandlung angelangt, erfülle ich die angenehme Pflicht, meinen verehrten Lehrern, Herrn Geheimrat RICHARD HERTWIG und Herrn Professor GOLDSCHMIDT, für die Liebenswürdigkeit, mit der sie mich in das Studium der Zoologie einführten, und für das Interesse, das sie meinen späteren Arbeiten entgegenbrachten, meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

### Literaturverzeichnis.

- BALBIANI, E. G.: Recherches sur les phénomènes sexuelles des Infusoires. Journ. de Physiol. T. 4 1861.
- : Les Protozoires. Leçons faites au Collège de France. Journ. de Micrographie T. 6 1882.
- : Nouvelles recherches expérimentales sur la mérotomie des Infusoires ciliés. Ann. des Micrographie T. 4 1892.
- BÜTSCHLI, O.: Protozoa. BRONN's Klassen u. Ordn. 1887—89.
- CALKINS, G. N. and S. W. CULL: The Conjugation of *Paramecium aurelia* (caudatum). Arch. f. Protistenk. Bd. 10 1907.
- ENRIQUES, P.: La coniugazione e il differenziamento sessuale negli Infusori. Arch. f. Protistenk. Bd. 9 1907.
- : Die Conjugation und sexuelle Differenzierung der Infusorien. Zweite Abhandlung: Wiederconjugante und Hemisexe bei *Chilodon*. Arch. f. Protistenk. Bd. 12 1908.
- HAMBURGER, C.: Die Conjugation von *Paramecium bursaria* Focke. Arch. f. Protistenk. Bd. 4 1904.
- : Zur Kenntnis der Conjugation von *Stentor coeruleus* nebst einigen allgemeinen Bemerkungen über die Conjugation der Infusorien. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 90 1908.
- HERTWIG, R.: Über die Conjugation der Infusorien. Abh. d. kgl. bayr. Akad. d. Wiss. Kl. 2 Bd. 17 (1) 1889.
- : Über Befruchtung und Conjugation. Verh. d. deutsch. zool. Ges. 1892.
- HOYER, H.: Über das Verhalten der Kerne bei der Conjugation des Infusors *Colpidium colpoda* Sr. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 54 1899.
- JOHNSON, H. P.: A Contribution to the morphology and biology of the Stentors. Journ. of Morph. Vol. 8 1893.
- MAUPAS, H.: Le rajeunissement kariogamique chez les ciliés. Arch. Zool. expér. et gén. ser. II T. 7 1889.

- PRANDTL, H.: Die Conjugation von *Didinium nasutum* O. F. M. Arch. f. Protistenk. Bd. 7 1906.
- PROWAZEK, S.: Protozoenstudien. I. Arb. a. d. zool. Inst. Wien Bd. 11 1899.
- STEIN, F.: Der Organismus der Infusionstiere. Leipzig 1859—83.
- STEVENS, N. M.: The Chromosomes and Conjugation in *Boveria subcylindrica* var. *concharum*. Arch. f. Protistenk. Bd. 20 1910.

### Tafelerklärung.

Sämtliche Zeichnungen sind mit dem Zeichenapparat nach **ABBÉ** entworfen. Alle Figuren nach Schnittpräparaten. Das Protoplasma wurde nur dargestellt, wenn ein einziger Schnitt oder wenige Schnitte kombiniert abgebildet sind. Wo es weggelassen wurde, ist die Grenze zwischen zwei Tieren einer Copula durch eine horizontale Linie markiert.

Komb. bedeutet, daß aus der betreffenden Copula oder dem betreffenden Exconjuganten aus sämtlichen Schnitten alle Kerne der erwähnten Art (Micronuclei oder Befruchtungskern und dessen Abkömmlinge, die den neuen Kernapparat bilden) dargestellt, die zur Degeneration bestimmten Teile des alten Macronucleus aber weggelassen sind.

Ma. = Macronucleus oder Macronucleusglied.

Mi. = Micronucleus.

Die hinter dem Wort Exconjugant in Klammern [ ] angefügten Zahlen geben an, wieviel Stunden zwischen der Trennung der betreffenden Copula und der Fixation des Exconjuganten vergangen sind.

#### Tafel 19.

*Stentor coeruleus*, Copulae, sämtliche Bilder sind mit **ZEISS** homog. Imm. 2 mm, Comp. Oc. 6 in Höhe des Arbeitstisches gezeichnet ( $\times 1200$ ).

Fig. 1. Komb. Das gesamte Micronucleusmaterial einer Copula auf einem frühen Stadium der Wachstumsperiode.

Fig. 2 u. 3. Dasselbe, spätere Stadien. Vermehrungsteilungen.

Fig. 4. 3 Schnitte komb. Reifungsperiode?

Fig. 5. 2 Schnitte komb. Die beiden letzten Mitosen, die die ♂ u. ♀ Kerne liefern. Daneben degenerierende Kerne.

Fig. 6. Schnitt. Wanderkern, kurz vor dem Übertritt; gegenüber der Stationärkern des anderen Tiers.

Fig. 7. Schnitt. Wanderkern nach dem Übertritt. Links unten wäre (auf einem anderen Schnitt) der Stationärkern zu suchen.

Fig. 8. Schnitt. Befruchtung. Der Wanderkern hat den Stationärkern erreicht; rechts der Protoplasmahof.

Fig. 9. Schnitt; dieselbe Copula wie 8. Wanderkern, Protoplasmahof und Durchbruchsstelle.

Fig. 10. 2 Schnitte komb. Erste Mitose des Befruchtungskernes.

Fig. 11. Dasselbe, Telophase.



- Fig. 12. Schnitt. Zweikerniges Stadium.  
 Fig. 13. Schnitt. Dasselbe, Vorbereitung zur zweiten Mitose  
 Fig. 14. 2 Schnitte komb. Zweite Mitose, Äquatorialplatten.  
 Fig. 15—17. Komb. Dieselben auf späteren Stadien.

Tafel 20.

*Stentor coeruleus*, Fig. 18 u. Fig. 36—67 Copulae; Fig. 19—35 Exconjuganten.  
 Fig. 18—35 sind mit ZEISS hom. Imm. 2 mm, Comp. Oc. 6; Fig. 36—67 mit ZEISS hom. Imm. 2 mm, Comp. Oc. 12 in Höhe des Arbeitstisches gezeichnet. Fig. 1—35  $\times$  1200; Fig. 36—67  $\times$  2150.

- Fig. 18. Komb. Das gesamte neue Kernmaterial einer Copula.  
 Fig. 19. Komb. Dasselbe von einem Exconjuganten [0—24 Stunden].  
 Fig. 20. Komb. Dasselbe [0—2 $\frac{1}{2}$  St.]. Differenzierung weiter fortgeschritten.  
 Fig. 21. Komb. Dasselbe [0—2 $\frac{1}{2}$  St.]. 2 Ma. wachsen; 2 Mi. in Mitose.  
 Fig. 22. Komb. Dasselbe [0—24 St.]. 2 Ma., 4 Mi.  
 Fig. 23. Komb. Dasselbe [0—20 St.]. 2 Ma., 4 Mi.  
 Fig. 24. Komb. Dasselbe [0—20 St.]. 8 Ma., 2 Mi.  
 Fig. 25. Komb. Dasselbe [0—20 St.]. 2 Ma., 4 Mi.  
 Fig. 26. Komb. Dasselbe [0—20 St.]. 2 Ma., 4 Mi.  
 Fig. 27. Komb. Dasselbe [25—45 St.]. 2 Ma., 3 Mi.  
 Fig. 28. Komb. Dasselbe [48—96 St.]. 2 Ma., 4 Mi., davon 3 in Mitose.  
 Fig. 29. Schnitt durch einen degenerierenden alten Macronucleusteil; Exconjugant [24—32 St.].  
 Fig. 30. Schnitt durch eine Macronucleusanlage, die sich einschnürt; Exconjugant [240—264 St.].  
 Fig. 31. Komb. Ein Teil des rekonstruierten Kernapparates. Exconjugant [240—264 St.].  
 Fig. 32—35. Schnitte durch große Macronucleusanlagen.  
 Fig. 36—65. Mitosen im Anschluß an die Wachstumsperiode (Vermehrungsteilungen).  
 Fig. 36—41. Aus einer Copula, derselben, nach der Fig. 2 gezeichnet ist. Ausbildung der Äquatorialplatte.  
 Fig. 42—47. 6 heteropolare Mitosen (aus einem Tier).  
 Fig. 48—52. Ausgebildete Äquatorialplatten; Centriole (meist nur an einem Pole) deutlich sichtbar. Helle Polkappen.  
 Fig. 53. Verschwinden der Centriole. Tochterchromosomen?  
 Fig. 54—56. 3 Mitosen auf demselben Stadium wie Fig. 49—52. Helle Polkappen: keine Centriole sichtbar.  
 Fig. 57 u. 58. Verbreiterung der Polkappen, die Tochterchromosomen weichen auseinander.  
 Fig. 59—63. Die Spindel wird zum Zylinder; die Tochterplatten wandern zu den Polen.  
 Fig. 64 u. 65. Telophasen.  
 Fig. 66. Letzte Mitose (die den Stationärkern und Wanderkern liefert) in derselben Vergrößerung wie Fig. 36—65.  
 Fig. 67. 4 degenerierende Kerne.

Tafel 21.

*Stentor polymorphus*, Copulae; sämtliche Bilder sind mit ZEISS hom. Imm. 2 mm, Comp. Oc. 6 in Höhe des Arbeitstisches gezeichnet ( $\times 1200$ ).

Fig. 68. Komb. Das gesamte Micronucleusmaterial eines Tieres in der Wachstumsperiode.

Fig. 69. Komb. Das gesamte Micronucleusmaterial einer Copula in der Reifungsperiode.

Fig. 70. Schnitt. 2 von den Kernen der Fig. 69 mit dem sie umgebenden Protoplasma.

Fig. 71. Die letzten Mitosen, die die ♂ und ♀ Kerne liefern, und degenerierende Kerne.

Fig. 72. Schnitt. Die letzten Mitosen, Bildung der Tochterplatten.

Fig. 73. 3 Schnitte komb. Dasselbe, Telophasen.

Fig. 74. 2 Schnitte komb. Dasselbe.

Fig. 75. 2 Schnitte komb. Stationärkerne und Wanderkerne gebildet; Wanderkerne an die Grenze gerückt.

Fig. 76. Schnitt. Wanderkern kurz vor dem Übertritt.

Fig. 77. 2 Schnitte. Befruchtung.

Fig. 78—80. Schnitte komb. Nach der Befruchtung.

Fig. 81. Schnitt. Erste Mitose des Befruchtungskernes.

Fig. 82 u. 83. Zweikernige Stadien.

Fig. 84. Schnitte komb. Ausbildung der zweiten Mitosen.

Fig. 85. Komb. aus einem Tier einer Copula, vierkerniges Stadium.

Fig. 86. Komb. Dasselbe; dritte Mitosen.

Tafel 22.

*Stentor polymorphus*; Fig. 87—91 u. 97—109 Copulae; Fig. 92—96 Exconjuganten. Fig. 87—96 sind mit ZEISS hom. Imm. 2 mm, Comp. Oc. 6, Fig. 97—109 mit ZEISS hom. Imm. 2 mm, Comp. Oc. 12 in Höhe des Arbeitstisches gezeichnet Fig. 87—96  $\times 1200$ , Fig. 97—109  $\times 2150$ .

Fig. 87. Komb. Dritte Mitose auf verschiedenen Stadien.

Fig. 88. Komb. Differenzierung der neuen Ma. und Mi.

Fig. 89. Komb. Dasselbe, später.

Fig. 90. Komb. Aus einem Tier einer Copula, 6 Ma., 2 Mi.-Spindeln.

Fig. 91. Komb. Aus einem Tier einer Copula, 6 Ma., 4 Mi.

Fig. 92. Komb. Exconjugant [0—24 St.]. 8 Ma. [von jedem nur ein dünner Schnitt gezeichnet) und 4 Mi.

Fig. 93. Exconjugant [0—24 St.]. 3 Ma. (vorhanden sind 7 Ma. u. 2 Mi.).

Fig. 94. Exconjugant [0—24 St.]. 2 Ma. u. 2 Mi. (vorhanden 7 Ma. u. ? Mi.).

Fig. 95. Komb. Exconjugant [0—24 St.]. 6 Ma. u. 4 Mi.

Fig. 96. Komb. Exconjugant [32—45 St.]. 5 Ma. u. 5 Mi.

Fig. 97—99. Vermehrungsteilungen. Fig. 97 Ausbildung der Chromosomen. Fig. 98 Äquatorialplatte vom Pol, Fig. 99 von der Seite.

Fig. 100—101. Äquatorialplatten von Reifungsteilungen.

Fig. 102—107. Letzte Mitosen, Bildung der Geschlechtskerne.

Fig. 108. Befruchtungsspindel; Stadium der Fig. 81.

Fig. 109. Spindel der Mi.-Anlage; Stadium der Fig. 89.

Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.

(Aus dem Zoologischen Institut Würzburg.)

## Über den Bau der Amöben.

Von  
**Paul Vonwiller.**

(Hierzu Tafel 23.)

---

Die vorliegende Untersuchung wurde auf Anregung von Herrn Professor BOVERI im Sommer 1911 im Zoologischen Institut Würzburg ausgeführt. Es ist meine angenehme Pflicht, meinem hochverehrten Lehrer für die stets liebenswürdige Unterstützung und Anregung herzlich zu danken. Bei meiner Übersiedelung nach Genf ermöglichte mir mein verehrter Vorgesetzter Herr Professor A. C. F. ETERNOD eine Reihe von Kontrollversuchen mit *Amoeba proteus* in seinem Laboratorium auszuführen, wofür ich ihm ebenfalls aufs beste danke. Den Herren Professoren LANG und HESCHELER in Zürich bin ich für die Erlaubnis zur Benützung ihrer Bibliothek aufs beste verpflichtet.

---

Im Frühling 1911 traten in einem Süßwasseraquarium des Zoologischen Instituts Würzburg vielkernige Amöben in großer Zahl auf, währenddem früher im gleichen Aquarium immer nur *Amoeba proteus* gefunden worden war. Diese vielkernigen Amöben zeigten überraschende Ähnlichkeit mit den von GARY N. CALKINS beobachteten Tieren. Beim Versuch, die von ihm beschriebenen Vorgänge nachzuprüfen, drängte sich aber die Überzeugung auf, daß jene

Deutung in unserem Falle unzulässig sei, und daß es sich überhaupt um eine von *Amoeba proteus* deutlich verschiedene Amöbe handle.

Die Beobachtung erstreckte sich über  $2\frac{1}{2}$  Monate. Zur Vergleichung wurden jeweils typische Exemplare von *Amoeba proteus* aus einem in der Nähe des ersteren aufgestellten Aquarium untersucht. Bei allen möglichen Untersuchungen lebender und fixierter Tiere zeigten sich Unterschiede, auf Grund deren es stets möglich war, die vielkernige von *Amoeba proteus* sicher zu unterscheiden. Der völlige Mangel von Übergängen zwischen beiden Formen läßt daher mit größter Wahrscheinlichkeit darauf schließen, daß es sich wirklich um zwei verschiedene Species handelt.

Freilich gelang es nicht, bei der vielkernigen Amöbe sichere Zeichen von Kernteilung nachzuweisen. Die Art derselben wird neuerdings zur Aufstellung neuer Formen als nötig erachtet. Sollte dieser Grundsatz sich als berechtigt erweisen, so müßte die Diagnose in sehr vielen Fällen unterbleiben.

Im Aquarium, wo die vielkernigen Amöben lebten, wurden manchmal auch Exemplare von *Amoeba proteus* gefunden. Dagegen fanden sich nie vielkernige in dem von *Amoeba proteus* reichlich bevölkerten, noch in anderen auf Amöben untersuchten Aquarien in der Nähe der beiden genannten.

### Untersuchung der lebenden Amöben (ungefärbt).

Die Beobachtung geschah in Wasser bei aufgelegtem Deckglas, das durch Haarstückchen gestützt war, wenn es galt, das frei bewegliche Tier zu untersuchen, oder ohne Stütze, wenn es in möglichst dünner Schicht ausgebreitet beobachtet werden sollte.

Unter diesen Umständen sah die vielkernige Amöbe der *Amoeba proteus* in der Tat sehr ähnlich: Größe, Bewegungen, Zahl und Verteilung der Inhaltskörper schienen gleich, nur waren eben viele kleinere statt eines großen Kernes vorhanden. Diese waren sehr durchsichtig und zeigten außer randständigen Bröckeln wenig deutliche Einzelheiten. Die Bewegungen des Protoplasmas waren sehr lebhaft und seine Form äußerst wechselnd. Außer den Kernen sah man Nahrungsballen, Eiweißkugeln, Kristalle, kleinste Körner, Vacuolen und hier und da einen Zottenfortsatz am hinteren Körperende.

Um wenn möglich festzustellen, ob und wie eine Teilung der Amöben stattfindet, wurden mehrere Amöben jede für sich in reinem Wasser in ZIMMERMANN-Schalen isoliert und von Zeit zu Zeit nach-

gesehen. Auch wurden einzelne mit den in dem Aquariumwasser suspendierten und durch Zentrifugieren gesammelten pflanzlichen und tierischen Elementen zusammengebracht, um ihnen Gelegenheit zur Nahrungsaufnahme zu geben. Es gelang, einzelne bis gegen 4 Wochen am Leben zu erhalten, aber Teilung trat nie ein.

Folgendes Versuchsprotokoll möge als Beispiel dienen:

- 30./V. mit vielen Pseudopodien,
- 2./VI. langgestreckt mit seitlichem breitem Pseudopodium,
- 5./VI.  $\surd$  förmig verzweigt mit Nebenästen,
- 8./VI. länglich mit vier seitlichen Pseudopodien,
- 10./VI. Pseudopodien kurz,
- 12./VI. dasselbe,
- 14./VI. dasselbe,
- 19./VI. ungefähr dreieckig ohne Pseudopodien,
- 22./VI. lang wurstförmig.

Einige Male glaubte ich unter dem Mikroskop Teilung beobachten zu können. Mehrmals floß das Protoplasma in zwei ungefähr gleichstarken Hälften in entgegengesetzter Richtung und ließ nur eine schmale Verbindungsbrücke dazwischen. Einmal lag die kontraktile Vacuole mitten in dieser Brücke, nur von einem feinsten Protoplasmahäutchen überdeckt, und doch fand keine Teilung statt, sondern die beiden Teile vereinigten sich wieder völlig.

Bei Druck auf das Deckglas entstehende künstliche Teilung läßt sich bei vielen Amöben hervorbringen und war auch hier und da zu beobachten.

### Vitalfärbung.

Es wurden folgende Farbstoffe angewandt:

- Methylenblau,
- Bismarckbraun,
- Neutralrot.

### Methode.

Ungefähr ein Dutzend Amöben wurden in einer ZIMMERMANN-Schale in 8—10 ccm Wasser aus dem betreffenden Aquarium gebracht und ein bis zwei Tropfen einer Lösung des Farbstoffes in destilliertem Wasser (1 : 400) zugesetzt. In diesem kaumgefärbten Wasser blieben die Tiere bis zum folgenden Tag auf dem Laboratoriumstisch.

### Methylenblau.

Diese Versuche ergaben nur wenig Bemerkenswertes. Es gelang mir zuerst nur, die Nahrungsvacuolen zu färben und zwar bei beiden Amöbenarten. Bei späteren Untersuchungen an *Amoeba proteus* schienen sich ausnahmsweise wenige kleine Eiweißkugeln zu färben. Das genügt aber schon, um die Behauptung von SCHUBOTZ zu widerlegen, wonach das Methylenblau selbst nach tagelanger Einwirkung nicht in den Amöbenkörper eindringen soll. Meine Beobachtungen geschahen an lebhaft sich bewegendem Amöben und es kann keine Rede davon sein, daß es sich etwa um Zeichen des Absterbens handelte. Tote Amöben nehmen bekanntlich das Methylenblau reichlich auf, besonders im Kern und den Eiweißkugeln. Der Kern war aber im angeführten Fall völlig farbfrei, die Eiweißkugeln meistens ebenfalls.

Immerhin muß ich zugeben, daß diese Färbung viel weniger leicht gelingt als mit den beiden anderen Farbstoffen.

PENARD gelang es, gewisse Inhaltkörper von *Amoeba terricola* zu färben, die wir vielleicht den Nahrungsvacuolen unserer Amöben gleichsetzen dürfen.

### Bismarckbraun.

Besonders stark lassen sich damit die Nahrungsballen färben, und zwar färben sie sich um so stärker braun, je weiter die Verdauung fortgeschritten ist, wie zuerst HOFER beobachtet hat.

Außer den genannten Körpern färbten sich auch die Eiweißkugeln teils heller, teils dunkler braun. Manche blieben ungefärbt.

Auch gewisse Vacuolen an den Kristallen lassen sich färben, was schon SCHUBOTZ angegeben hat.

### Neutralrot.

Der Farbstoff erscheint schon nach  $\frac{1}{4}$  bis  $\frac{1}{2}$  Stunde in den Nahrungsvacuolen. Meist wurden über Nacht gefärbte Amöben untersucht. Die beiden Amöbenarten zeigten dabei wichtige Unterschiede.

Die vielkernige Amöbe war (Fig. 1 und 2) stärker gefärbt und zwar ließen sich bei weit getriebener Färbung vier gefärbte Elemente unterscheiden. Von den Versuchen mit den beiden anderen Farbstoffen her kennen wir die Nahrungsvacuolen als Orte, in denen ein zu Vitalfärbung geeigneter Farbstoff unverändert aufgenommen

werden kann. Das trifft auch beim Neutralrot zu und zwar wird die Farbe hier gespeichert und erzeugt das Bild dunkelroter Kugeln. Offenbar verhält es sich wie mit dem Bismarckbraun; je weiter die Verdauung fortgeschritten ist, desto stärker die Farbspeicherung. Andererseits kann man zuweilen noch unverändert grüne Algen in der hellroten Vacuolenflüssigkeit antreffen. Hier hat offenbar die Verdauung noch nicht begonnen (Fig. 2).

Neben den Nahrungsvacuolen zeichnen sich die Eiweißkugeln durch stark rote Färbung aus. Sie sind fast durchweg gefärbt und tragen durch ihre große Anzahl sicherlich das meiste dazu bei, die Amöben bei Betrachtung auf dunklem Grund und schwacher Vergrößerung leuchtend rot erscheinen zu lassen, währenddem *Amoeba proteus* dabei mehr rost- bis orangerot gefärbt ist.

Bei stärkerer Vergrößerung gewahrt man indessen, daß die Eiweißkugeln nur etwa die Hälfte der den Körper erfüllenden gefärbten Teile ausmachen. Eine mindestens ebensogroße Zahl fällt auf hellrote, richtiger leicht orangerot gefärbte Kugeln, die sich in vielfacher Weise von den Eiweißkugeln unterscheiden. Einmal sind sie größer, dann ist ihr Rand weniger scharf, ferner tragen sie einen Kristall in ihrer Wand und endlich ist ihr Inhalt flüssig.

Untersucht man ungefärbte oder eben erst gefärbte Amöben, so sind diese Kugeln nicht zu sehen. Bei zunehmender Färbung erscheinen sie als schwer sichtbare, kaum gefärbte Gebilde, aber schon von gleicher Größe wie später; sie scheinen nicht zu wachsen. Das ließe vermuten, daß sie schon im ungefärbten Körper bestehen. Jedoch gelang es mir trotz eifrigen Suchens nie sie dann zu entdecken und man muß entweder plötzliche Entstehung bei Färbung oder Unsichtbarkeit im ungefärbten Zustand annehmen, was ja durch gleiche Lichtbrechung der Kugeln mit ihrer Umgebung leicht erklärlich wäre. SCHUBOTZ nimmt ihre Entstehung unter dem Einfluß des Farbstoffes an. Er führt unter anderem den Grund an, daß längst nicht alle Kristalle eine solche Vacuole besitzen, was in unserem Falle nicht zutrifft. Bei uns waren Kristalle ohne Vacuole eine seltene Ausnahme. Übrigens bezieht sich die Angabe von SCHUBOTZ auf Bismarckbraun und er behauptet: „bei Anwendung der Neutralrotlösung treten um die Kristalle keine derartigen Vacuolen hervor“. Vielleicht ist die von ihm benutzte Neutralrotlösung von anderer Beschaffenheit gewesen als die unsrige.

Bei zunehmender Färbung werden die Kugeln deutlicher; der der Wand eingefügte Kristall schimmert gelblich durch, ist aber selbst nie gefärbt. Man kann jetzt sehr deutlich die gegenseitige

Lage der Kugel und des Kristalls studieren. Bewegt sich die Amöbe nicht, so bleibt die gegenseitige Lage von Kristall und gefärbter Kugel unverändert. Bei gewissen Lagen kann der Anschein entstehen, als ob der Kristall mitten in die Blase schwimme und allseitig von der gefärbten Flüssigkeit umgeben sei. Beginnt sich aber das Tier zu bewegen, so erkennt man das Trugbild; denn jetzt erscheint der Kristall bald da, bald dort am Umfang der Kugel und wandert von einem Punkt desselben zum entgegengesetzten, bald auf der zugewendeten, bald auf der abgewendeten Halbkugel. Es muß daher für sicher gelten, daß der Kristall niemals in der Blase schwimmt, sondern immer ihrer Wand angefügt ist. Seine äußere Fläche liegt der Blasenwand von innen an (Fig. 3 u. 4).

Die eigentümliche gegenseitige Lage ist offenbar bisher verkannt worden. Ich beobachtete sie bei beiden Amöbenarten; und es ist notwendig, das Verhältnis genau zu beschreiben, um Verwechslungen vorzubeugen. Denn daß Amöben in Vacuolen frei schwimmende Einschlüsse enthalten können, hat PROWAZEK gezeigt. Eine kleine Amöbe aus Triester Seewasser enthielt nach PROWAZEK in ihren „Excretkörnchenvacuolen“ zwei Arten von Körnern, die größeren lagen peripher, die kleineren zentral und zeigten Molekularbewegungen.

Das vierte gefärbte Element in den vielkernigen Amöben waren sehr kleine Körnchen, die sich in der Regel im hintersten Teil der Amöben in größerer Menge ansammelten, ja es schien, daß sie ständig einen gewissen Bezirk innehielten, der sich bei den mannigfaltigen Bewegungen und Richtungsänderungen immer wieder am hintersten Teil des Körpers fand und häufig den Sitz des Zottenfortsatzes bildete oder gar fast seinen ganzen Inhalt ausmachte. Häufig fand sich auch die kontraktile Vacuole im Bereich dieser Körnchen, oft deren mehrere (Fig. 2).

Diese Körnchen zeigten einen deutlichen Stich ins Violette. Bei der erstmaligen Beobachtung wurde an eine Verunreinigung mit einem anderen Farbstoff gedacht, wobei nur Methylenblau in Betracht kommen konnte. Aber, wie wir schon wissen, gelingt es nur schwer, damit die größeren Inhaltkörper zu färben und unter Vorsichtsmaßregeln zum Ausschluß dieses Farbstoffes wiederholte Neutralrotversuche ergaben wieder dasselbe Bild. So muß also die interessante Tatsache für sicher gelten, daß diese kleinsten Körner das Neutralrot aufnehmen und derart beeinflussen, daß es violett erscheint.

Damit sind wir am Ende der mit Neutralrot färbbaren Teile der vielkernigen Amöbe angelangt. Es bleibt noch übrig, das Schick-



sal des Farbstoffs am absterbenden Tier zu verfolgen. Die Farbe wie im Leben behalten nur die Eiweißkugeln und die Nahrungsvacuolen. Fixiert man ein Tier mit Alcohol absolutus, so behalten die Eiweißkugeln genügend lange die tiefrote Farbe, um mittels des Zeichnungsapparates eine Zeichnung aufnehmen zu können und festzustellen, daß sich bei nun folgendem Methylenblauzusatz dieselben Körper tief blauschwarz färben, eine Feststellung, deren wir uns später erinnern werden.

Ganz anders verhalten sich die Kugeln um die Kristalle. Bei der Auflösung der Amöbe platzen sie und verschwinden augenblicklich, wobei sich ihr Inhalt in das umgebende, bisher ungefärbte Plasma ergießt und es schmutzig rotbraun färbt. Von einer eigenen Wand der Kugeln ist nichts wahrzunehmen. Die Kristalle bleiben zunächst bestehen. Die bisher farblosen Kerne färben sich sogleich wie das Plasma. Eine vitale Färbung der Kerne trat nie ein. Der geschilderte Vorgang zeigt, daß die Kugeln um die Kristalle flüssigen Inhalt haben. Bei *Amoeba terricola* gelang es mir in einer halben Stunde die „boulettes“ (PENARD) sehr stark zu färben. Die Membran ist also durchlässig!

Betrachten wir jetzt den Ausfall der Färbung bei *Amoeba proteus*. Nahrungsvacuolen und Kristallkugeln verhalten sich wie bei der vielkörnigen Amöbe. Nur sind die letzteren etwas größer. Auch ist die Form der Kristalle etwas verschieden. Dagegen verhielten sich die Eiweißkugeln abweichend. Die kleineren waren gleichfalls stark gefärbt wie bei der vielkernigen, erreichten aber ihre Größe nicht. Alle übrigen waren völlig farblos, von dem bekannten matten Milchglanz. Violette kleine Körner fehlten völlig (Fig. 4).

Aus dem Vorausgehenden lassen sich eine Reihe von Schlüssen über Methode und Wertung der Ergebnisse der Vitalfärbung bei Amöben ziehen. Verschiedene Aussagen unserer Vorgänger lassen sich nun allgemeiner fassen und manche Widersprüche verschwinden. So hatte SCHUBOTZ für unmöglich erklärt, die Kristallkugeln mit Neutralrot zu färben. In unserem Fall gelang es regelmäßig. Nach demselben Autor dringt Methylenblau in die lebenden Amöben überhaupt nicht ein. Jedenfalls wird es zu empfehlen sein, daß ein Autor, der bei Vitalfärbung die positiven Angaben eines Vorgängers nicht zu bestätigen vermag, sein Mißtrauen eher in seinen Farbstoff als in jene Angaben setzt.

Wir gelangen zu folgendem Ergebnis:

## Es färben sich

mit Neutralrot	Nahrungsvacuolen	Eiweißkugeln	Kristallkugeln	kleine Körner
mit Bismarckbraun	"	"	"	—
mit Methylenblau	"	?	—	—

Auch diese Ergebnisse bedeuten sicher noch nicht den Abschluß der Erfahrungen auf unserem Gebiet, sondern zeigen in Verbindung mit den Angaben in der Literatur deutlich, auf welchem Wege weiter gesucht werden kann und welche Größen dabei in Betracht kommen:

1. Die Zeit der Einwirkung und die Masse der Farbe: In Genf brauchte ich mit einer Neutralrotlösung von 1 : 1000 ungefähr doppelt soviel Zeit wie in Würzburg mit einer Lösung von 1 : 400, um dasselbe Resultat zu erreichen, d. h.: gibt man nur die halbe Dosis, so braucht der Vorgang die doppelte Zeit.

2. Das Optimum der Zeit und der Farbstoffmenge muß gesucht werden. Eine gewisse Schwelle muß überschritten sein, um eine Wirkung zu erzeugen. SCHUBOTZ ist vielleicht mit Methylenblau unter dieser Schwelle geblieben und hat vielleicht mit Neutralrot das Optimum nicht erreicht, wenn überhaupt die Farbstoffe genau dieselben waren.

3. Es muß darauf geachtet werden, ob der Farbstoff überhaupt aufgenommen, ob er gespeichert und ob er dauernd oder vorübergehend festgehalten wird.

4. Es muß festgestellt werden, ob er chemische Veränderungen erleidet, die es erlauben, auf die Natur des Gefärbten, z. B. auf saure oder alkalische Reaktion zu schließen, oder ob Entfärbung eintritt, wie dies beim Methylenblau möglich sein soll.

5. Die äußeren Einflüsse, Licht, Wärme, Nahrung usw., müssen beachtet werden.

### Ergebnisse anderer Methoden und Vergleich mit den in der Literatur niedergelegten Angaben.

#### Technik.

Die mit Hilfe der Lupe und feiner Glaspipetten aus dem Schlamm herausgesuchten Amöben wurden in Sublimatessig, ZENKER'scher und FLEMMING'scher Flüssigkeit, Alcohol absolutus, 70proz. Jodalkohol oder Formol fixiert. Bei der Anwendung von Formol blähten sich die Pseudopodien als ganzes oder perlschnurartig auf und infolgedessen wurde dieses Reagens nicht zur Anfertigung von Dauerpräparaten verwendet. In einzelnen Fällen diente Essigkarmin und Osmiumsäure.

Aus den sublimathaltigen Flüssigkeiten wurden die Amöben am folgenden Tage der Reihe nach in Alkohol 70 Proz., Jodalkohol 96 Proz., wieder Alkohol 70 Proz. und Boraxkarmin gebracht. In der Farbe blieben sie in der Regel bis zum folgenden Morgen, häufig länger. Danach brachte ich sie in Alkohol 70 Proz., Alkohol 70 Proz. + HCl, wobei der Fortschritt der Differenzierung mit der Lupe überwacht wurde, dann in Alkohol 70 Proz., 96 Proz., absolutus, Nelkenöl, Balsam. An Stelle von Nelkenöl diente zuweilen Xylol.

Um die Beschädigung der Objekte durch Druck auf das Deckglas zu verhüten, wurden jeweils kleine Haarstückchen in die Nähe der Amöben gebracht und erst dann das Deckglas aufgelegt.

An Stelle des Boraxkarmins wurde auch Alaunkarmin versucht, allein mit weniger Erfolg; Euparal anstatt Canadabalsam bewährte sich ebenfalls weniger gut.

Zum Nachweis der Eiweißkugeln wurde essigsäures Hämatoxylin nach SCHUBOTZ' Angabe angewandt, zuweilen mit nachfolgender Differenzierung in salzsaurem Alkohol 70 Proz. und Methylenblau.

Schwierig gestaltete sich die GIEMSA-Methode, besonders wegen der im Farbgemisch auftretenden Niederschläge, woraus man oft nur mit Mühe die Amöben wieder herausfinden konnte. Dennoch ergab die Methode der einzeln mit der Pipette übertragenen Amöben bessere Resultate, als wenn sie, an Deckgläsern klebend, mit diesen weiter behandelt wurden, was z. B. nach Fixierung mit CARNOY'scher Flüssigkeit leicht gelingt. Die Kernbilder wurden bei dem ersten Verfahren deutlicher. Die besten Bilder lieferte folgendes Verfahren: Fixieren der unter dem Deckglas abgeplatteten Tiere mit Alcohol absolutus 5 Minuten bis 1 Stunde, Übertragen mittels Pipette oder, wenn festhaftend, samt Deckglas in die Farblösung für ungefähr 1 Stunde, rasches Durchziehen durch Alkohol 70 Proz., 96 Proz., absolutus, Xylol, Balsam.

Zu Schnittpräparaten wurden mit FLEMMING'scher Flüssigkeit und mit Alcohol absolutus fixierte Amöben verwendet. Mit Boraxkarmin vorgefärbt oder nicht, wurden sie nach der von BOVERI für das Einbetten zahlreicher kleiner Objekte angegebenen Methode aus 50proz. Alkohol mittels Pipette auf ein viereckiges Stückchen abgeworfener Salamanderhaut in 70proz. Alkohol übertragen, in der Mitte gesammelt, die Haut darüber zusammengefaltet und ein Säckchen gebildet, in dessen tiefstem Teil die Amöben lagen. Das Ganze wurde in Alcohol absolutus, Benzol, Benzolparaffin, Paraffin gebracht und der fertige Block in Serien zu 5  $\mu$  geschnitten. Darauf

wurden die Schnitte nach der HEIDENHAIN'schen Methode gefärbt. Die alkoholfixierten Amöben wurden ebenfalls in Schnitte von  $5\ \mu$  zerlegt und mit essigsauerm Hämatoxylin gefärbt.

### Das Protoplasma.

In bezug auf den Bau des Protoplasmas schließen wir uns auf Grund vieler Ganzpräparate und Schnitte der Meinung von BÜTSCHLI, SCHUBOTZ und AWERINZEW an, welche ihm eine alveoläre Struktur zuschreiben. Dagegen vertritt KLEMENCIEVIČ einen tädigen Bau.

Die Art dieser alveolären Struktur unterscheidet sich aber in meinen Präparaten weitgehend von der von AWERINZEW beschriebenen. Sie ist ungemein viel feinmaschiger. Auch konnte ich keine deutliche Schichtung wahrnehmen, wie dieser Autor.

### F e t t.

Die älteren Autoren erwähnen oft fettähnliche Einschlüsse in Amöben. In der Regel scheinen sie damit die Eiweißkugeln zu meinen, deren Aussehen dafür sprechen könnte, deren Reaktionen aber diese Ansicht ausschließen.

Da die Aufnahmefähigkeit für Vitalfarbstoffe mit dem Vorhandensein fettähnlicher Substanzen in Beziehung gebracht wird, so war es wichtig, nach solchen Stoffen zu forschen. Ich bediente mich dazu der Osmiumsäure in flüssiger und in Dampfform. Bei beiden Verfahren färbte sich im ganzen Amöbenkörper nichts schwarz oder grau. Herr Professor BOVERI teilte mir mit, daß er ebenfalls mit demselben Verfahren umsonst nach Fett im Amöbenkörper gesucht habe.

Demnach kann es als sicher gelten, daß die Amöben kein mit Osmiumsäure nachweisbares Fett enthalten.

### Die Eiweißkugeln.

Schon im Abschnitt über Vitalfärbung haben wir das Verhalten der Eiweißkugeln berührt. Es bleibt uns nun noch genauer nachzuweisen, daß sich diese Gebilde bei beiden Amöbenarten wirklich und trotz ihres leicht verschiedenen Verhaltens entsprechen, sowie einige Bemerkungen über den Verlauf ihrer Reaktionen anzubringen.

Bei beiden Amöbenarten waren sie am lebenden ungefärbten Tier zu sehen und entsprachen der Beschreibung von SCHUBOTZ.

Sie zeigten einen „eigentümlich matten Glanz mit einem schwach milchbläulichen Schimmer“. Nach HOFER sollen sie dagegen im lebenden Zustand wegen des gleichen Brechungsindex mit dem Protoplasma unsichtbar sein.

Bei der vielkernigen Amöbe schwankte ihre Größe nur innerhalb enger Grenzen etwa  $2-5\mu$  im Durchmesser, währenddem sie bei *proteus* sehr verschieden groß waren und ihr Durchmesser sich zwischen  $1\mu$  und  $10\mu$  Durchmesser bewegte. SCHUBOTZ gibt Grenzen von  $1-7\mu$  an.

Durch Druck auf das Deckglas konnte man sie aus dem Protoplasma herauspressen und es war dann möglich, sie ziemlich stark zusammenzudrücken, ohne daß sie barsten. Beim Nachlassen des Druckes nahmen sie ihre ursprüngliche Gestalt wieder an. Auch SCHUBOTZ weist auf die große Elastizität dieser Gebilde hin. Allein sie hat doch ihre Grenzen und ich konnte bei den größeren Kugeln nach stärkerem Druck wenig tiefe radiäre Risse in größerer Anzahl feststellen.

Durch Behandlung mit Alcohol absolutus ändert sich die Konsistenz der Kugeln vollständig in wenigen Minuten. Wie schon SCHUBOTZ berichtet, werden sie dadurch sehr hart und zerspringen bei Druck unter Bildung radiärer, verschieden tiefer Spalten. Dieser Versuch gelang bei beiden Amöben. Bei der vielkernigen entstand gewöhnlich nur ein Riß in jeder Kugel, was wegen ihrer Kleinheit erklärlich ist.

Wenden wir uns noch einmal kurz zu den Ergebnissen der Vitalfärbung (Fig. 3 u. 4). Bei der vielkernigen Amöbe färbte sich die große Mehrzahl der Eiweißkugeln. Immerhin erwähnen verschiedene Versuchsprotokolle auch ungefärbte neben den gefärbten. Bei *Amoeba proteus* nahmen nur die kleinen Eiweißkugeln den Farbstoff auf, während die mittleren und großen ungefärbt blieben. Die leicht eintretende und starke Färbung der Kugeln mit Neutralrot hebt auch SCHUBOTZ hervor. Jedoch waren sie in seinem Falle nicht gleichmäßig gefärbt wie bei uns, sondern zeigten hellere und dunklere Teile, besonders war die Rinde stärker gefärbt. Für das etwas ungleichmäßige Verhalten der Eiweißkugeln sprechen auch die Beobachtungen von STOLČ. Es gelang ihm Nahrungsvacuolen und Kristallkugeln zu färben. Überdies färbten sich in seinen Versuchen zuweilen auch besondere glänzende Kügelchen, die im Protoplasma zahlreich verstreut waren und aussahen wie Fettkörper, es aber chemisch untersucht nicht waren. Da die Färbung nicht konstant eintrat, so ließ sie STOLČ im weiteren unberücksichtigt. Nach seiner Beschreibung kann es sich nur um

Eiweißkugeln handeln. Bismarckbraun und Methylenblau färben, ganz besonders letzteres, weniger leicht und allgemein.

Prüfen wir noch einige weitere Reaktionen der Eiweißkugeln nach SCHUBOTZ' Vorgang. Nach ihm färben sie sich mit Jod kastanienbraun. In unserem Fall färbten sich die mittleren Eiweißkugeln von *A. proteus* mit Jod braun, die kleineren und größeren gelblich oder gar nicht, diejenigen der vielkernigen Amöbe blieben farblos. Der Wert dieser Reaktion scheint also fraglich.

Bei Zusatz von Ammoniak sollen die Eiweißkugeln sich auflösen. Setzt man nun konzentrierte Ammoniaklösung zu, so löst sich die Amöbe sogleich auf und gerade die Eiweißkugeln bleiben noch eine Zeitlang erhalten. Um ihre Auflösung bequem verfolgen zu können, muß man also vorerst den Amöbenkörper flüchtig fixieren, z. B. mit Formol oder 70 proz. Jodalkohol während einer Minute. Darauf färbt man mit essigsauerm Hämatoxylin und setzt dann erst Ammoniak zu. In einzelnen Fällen kann man dann unter dem Mikroskop das Quellen und schnelle Verschwinden der Eiweißkugeln verfolgen. Es ist aber die Ausnahme. Meistens bedarf es bis zum Verschwinden der Kugeln längerer Zeit, zuweilen bis zu einer Stunde. Färbt man nach Auswaschen mit Wasser mit essigsauerm Hämatoxylin oder Methylenblau nach, so überzeugt man sich vom endgültigen Verschwinden der Kugeln.

Sowohl bei der vielkernigen als bei *Amoeba proteus* gelang es leicht, die Kugeln mit 1  $\frac{1}{2}$  proz. Kalilauge zum Verschwinden zu bringen. Auch in diesen Fällen waren die Tiere vorher rasch fixiert und gefärbt worden. Beim Zusatz der Lauge verschwanden die Kugeln und erschienen beim Nachfärben nicht mehr.

15 proz. Salzsäure und Salpetersäure brachten bei *Amoeba proteus* die erstere in 3, die zweite in 5 Minuten die Eiweißkugeln zum Verschwinden. Die Nachfärbung mit essigsauerm Hämatoxylin verlief in bezug auf sie negativ. Dasselbe gilt für die vielkernige Amöbe. Zuweilen braucht die Auflösung etwas länger.

Nun könnte man aber einwenden, daß alle diese Reaktionen nur die Färbbarkeit der Kugeln zerstören und daß die an Stelle der stark gefärbten Kugeln zurückbleibenden farblosen Gebilde nicht Hohlräume, sondern eben immer noch Eiweißkugeln seien. Um diesen Einwand hinfällig zu machen, kann man die nur flüchtig fixierten Amöben nach dem Versuch mit Alcohol absolutus behandeln. Unter dessen energischer Wirkung sieht man die kugligen Hohlräume alsbald verstreichen. Wären die zähelastischen Eiweißkugeln noch vorhanden, so wäre dies unmöglich und es müßten die glasartig harten

Gebilde entstehen, welche die Alkoholwirkung aus ihnen schafft. Wir kommen also zu dem Schluß, daß wirklich die Substanz der Kugeln selbst sich so stark färbt und daß sie durch Ammoniak, Kalilauge und Säuren völlig aufgelöst werden.

Schneidet man mit Alcohol absolutus fixierte und mit essigsauerm Hämatoxylin gefärbte *Amoeba proteus*, so stellt man fest, daß die Kugeln durch und durch gleichmäßig gefärbt sind und keine Struktur erkennen lassen. Dagegen beobachtet man bei den Auflösungsreaktionen hier und da, daß die Farbe in den peripheren Teilen zäher haftet, also die Substanz dort etwas länger standhält. Auch SCHUBOTZ gelangt zur Ansicht einer dichteren Beschaffenheit der Oberfläche. Eine wirkliche Membran ist aber nicht nachzuweisen.

Nach LAUTERBORN soll die vitale Färbung ähnlicher Kugeln bei Diatomeen mit Methylenblau möglich sein (zitiert bei SCHUBOTZ). Auch wir glaubten sie ganz ausnahmsweise zu sehen. In Übereinstimmung mit SCHUBOTZ fand ich dagegen ganz besonders starke und immer eintretende Färbung mit diesem Farbstoff an totem und fixiertem Material. SCHUBOTZ beschreibt sie mit einem Stich ins Violette. Ich sah sie häufig fast schwarz.

Womöglich noch kräftiger lassen sich die Kugeln nach SCHUBOTZ Vorgang mit essigsauerm Hämatoxylin färben. Eine elektive Färbung erzielt man nach Fixierung mit Alcohol absolutus oder CARNOY'scher Flüssigkeit mittels der GIEMSA-Methode. Sie sind dann die einzigen Körperteile, die sich gelbrötlich färben und somit vom blauen und blauvioletten übrigen Körper sehr stark abheben.

Borax- und Alaunkarmin färben die Kugeln nicht.

Fassen wir die Ergebnisse der Färbeversuche zusammen, so können wir die Kugeln als stark farbenspeichernd bezeichnen und zwar am Leben gegenüber Neutralrot, tot und fixiert gegenüber Methylenblau, essigsauerm Hämatoxylin und Eosin aus GIEMSA-Lösung. Die Speicherung von Neutralrot, von Eosin aus GIEMSA-Lösung und das ablehnende Verhalten gegenüber den Karminen, verbunden mit den Lösungs- und Strukturverhältnissen zeigt deutlich, wie falsch BRANDT's Ansicht war, sie für kernhaltige Gebilde zu halten.

Nach den obigen Untersuchungen kann kein Zweifel mehr bestehen, daß wir bei beiden Amöben tatsächlich „Eiweißkugeln“ vor uns haben. Die leichten Abweichungen, wie z. B. das Ausbleiben der Färbung mit Neutralrot bei den mittleren und größeren Kugeln bei *Amoeba proteus* kann die Diagnose nicht erschüttern und findet ja auch Bestätigung in der Literatur. Die bald leichtere, bald

schwerere Löslichkeit in Ammoniak usw. weist auf leichte Verschiedenheiten in ihrem Bau wohl mehr physikalischer als chemischer Natur.

### Kristalle.

Bei beiden Amöbenarten waren Kristalle in großer Anzahl vorhanden. Ihre Form war leicht verschieden, indem sie bei der vielkernigen Amöbe spitzige vierseitige Doppelpyramiden, bei *Amoeba proteus* dagegen beiderseits abgestutzte Doppelpyramiden darstellen (Fig. 3 u. 4). Von dem von GREEFF beschriebenen seitlichen Knöpfchen ließ sich nichts nachweisen. Die verschiedensten Autoren haben sich darüber ausgesprochen (CARTER, WALLICH, GREEFF, BÜTSCHLI, SCHEWIAKOFF) und sie bald für oxalsauren, bald für kohlsauren, bald für phosphorsauren Kalk erklärt. STOLČ hielt sie für Leucin, was nach SCHUBOTZ unrichtig ist; dagegen sollen Calcium und Phosphorsäure sicher darin enthalten sein. (Näheres siehe bei SCHUBOTZ.)

Das morphologische Verhältnis zu den bei Vitalfärbung auftretenden Kugeln haben wir schon berührt. Dagegen läßt sich über den Chemismus der Kugeln noch etwas wesentliches beitragen, das möglicherweise zu der Beurteilung der Kristalle mithelfen kann. Wir sahen, daß der Inhalt der Kugeln nicht frischweg rot war, sondern einen deutlichen Stich ins Orangerote bis Gelbliche zeigte: die Natur der Farbe hat sich verändert. Nun wissen wir, daß Neutralrotlösung unter dem Einfluß von Alkalien gelb wird und auf Grund dieser Tatsache dürfen wir wohl annehmen, daß der Inhalt der Kugeln leicht alkalisch ist.

### Die kleinen Körner und die Vacuole.

In der hintersten Körperregion der vielkernigen Amöbe, da wo sich häufig der Zottenfortsatz bildete und oft die kontraktile Vacuole, zuweilen deren mehrere, befand, zeigten sich oft, wie oben beschrieben, bei vitaler Neutralrotfärbung violett gefärbte kleine Körnchen in großer Zahl. Die auffallende Tatsache wird durch folgende Umstände dem Verständnis näher gebracht.

Erstens wissen wir durch die Untersuchungen von METCALF, daß bei gewissen Amöben tatsächlich in der Gegend der Vacuole eine Körnerart vorkommt, die sich von den übrigen Inhaltskörpern scharf unterscheidet. In METCALF's Fall lagen sie bei *Amoeba proteus* immer in der Gegend der kontraktilen Vacuole. Sie waren von gleicher Größe wie die übrigen Cytomicrosomen. Bei entleerter



Vacuole standen sie aber viel dichter als im übrigen Körper, während dem sie von der wachsenden Vacuole bis auf eine einzige Lage auseinandergedrängt wurden und keinen fortlaufenden Besatz mehr um sie bildeten. Ganz genau so verhielt es sich nun zwar in unserem Falle nicht. Erstens war die Vacuole nicht durchaus immer im hintersten Teil der Amöbe, sondern wanderte zuweilen mit den übrigen Inhaltskörpern, ohne die Körner mitzureißen, und andererseits wurden die Körner nie von ihr so weit auseinandergedrängt; dazu waren sie viel zu zahlreich. Auffallend war hier und da ihre Anordnung gewissermaßen wie auf der Oberfläche mehrerer kleiner, dicht gedrängter, farbloser Kugeln, ohne daß es gelang, diese selbst irgendwie zu färben. Jedenfalls waren es keine Vacuolen. Auch im Zellkörper verstreut fanden sich einzelne violette Körnchen, allein nur an der bezeichneten Stelle häuften sie sich in auffallender Weise an. METCALF betont ausdrücklich, daß es ihm nie gelungen sei, die Körner elektiv zu färben. Am toten Objekt war dies in unserem Fall ebensowenig möglich, wohl aber, wie gesagt, am lebenden.

Weiterhin lehrt das Verhalten in den Kugeln um die Kristalle, daß ein Vitalfarbstoff durchaus nicht immer seine ursprüngliche Farbe beim Aufenthalt im lebenden Körper zu behalten braucht. Eine deutliche Verstärkung des Farbentons, was er saurer Reaktion zuschreibt, und nachträgliches Umschlagen in gelb, was er ebenfalls als alkalische Reaktion auffaßt, beobachtete auch NIRENSTEIN<sup>1)</sup> an den Nahrungsvacuolen bei *Paramaecium*.

Den Grund zu diesem Umschlag finden wir in der chemischen Natur des Neutralrotes, wie dies FAURE-FRÉMIET jüngst genau auseinandergesetzt hat. Neutralrot wird tatsächlich unter Wirkung gewisser Säuren tiefrot bis violett und mit Alkalien gelb.

Es ergibt sich also, daß tatsächlich bei gewissen Amöben am Hinterende des Körpers eine leicht kenntliche Ansammlung kleinster Körner in mehr oder weniger beständiger Beziehung zur kontraktilen Vacuole vorkommt. Man kann sie mit der Funktion der kontraktilen Vacuole in kausalen Zusammenhang bringen, wie METCALF, oder darin bloß ein örtliches Zusammentreffen sehen, wozu unsere Beobachtung zu führen scheint, — jedenfalls unterscheiden sie sich von den anderen Inhaltskörpern durch ihre Lage und die Fähigkeit, sich mit Neutralrot violett zu färben.

Bei der Vacuole der vielkernigen Amöbe fiel es auf, daß oft ihrer mehrere statt einer vorhanden waren, bis zu vieren.

<sup>1)</sup> Citirt bei PROWAZEK (Einführung usw., p. 64).

### Der Zottenfortsatz.

Nach SCHUBOTZ darf man auf seine Anwesenheit keinen zu großen systematischen Wert legen. Bei der vielkernigen Amöbe war er häufig zu beobachten und bildete sich in der Regel in der Gegend der kleinsten Körner. Einmal wurde er auch bei *Amoeba proteus* beobachtet. BÜTSCHLI und SCHUBOTZ machten ebenfalls dieselbe Beobachtung. Beiden Arten gemeinsam war, daß er nicht einen ständigen Teil des Körpers bildete, sondern plötzlich entstand und nach einiger Zeit wieder verschwand. Seine Fixation gelang nie ganz befriedigend, am besten noch mit Osmiumsäure.

Bei der vielkernigen Amöbe fiel es auf, daß die „Pseudopodien“ des Fortsatzes oft so dicht gedrängt standen, daß sie offenbar durch gegenseitigen Druck vielseitigen Querschnitt bekamen und dadurch Kristallen ähnlich sahen. Nach und nach wurden sie dann lockerer und nahmen runden Querschnitt an.

Fig. 5 zeigt den ersteren, Fig. 6 den letzteren Zustand. Fig. 6 verdanke ich Herrn Prof. BOVERI.

### Die Kerne.

Der Bau des Kernes von *Amoeba proteus* darf als bekannt vorausgesetzt werden. An meinen Präparaten von Würzburg und Genf konnte ich die Richtigkeit der von AWERINZEW und DOFLEIN gegebenen Bilder bestätigen. Gestalt und Verteilung des Chromatins und des Binnenkörpers fand ich übereinstimmend mit diesen Autoren.

An Hand dieses Vergleichsobjektes läßt sich nun der Bau bei der vielkernigen Amöbe erläutern.

Vor allem waren sie bei dieser Form immer in der Mehrzahl vorhanden und zwar schwankte (Fig. 7) diese Zahl zwischen 4 und 49, je nach der Größe der Tiere. Eine Zählung der Kerne von 50 Amöben ergab, daß Kernzahlen unter 7 und über 25 Ausnahmen sind. Zwischen diesen Grenzen verteilen sich die Amöben der Kernzahl nach ziemlich gleichmäßig. Das mathematische Mittel war 17. Ein Vorherrschen der paarigen Zahlen konnte nicht festgestellt werden.

Ihre Gestalt ist ellipsoid. Sie sind bedeutend kleiner als die Proteuskern, für welche PENARD ein Mittel von 35  $\mu$  Durchmesser angibt. Die Kerne der vielkernigen Amöbe messen im größten Durchmesser 15  $\mu$ , ihre Dicke beträgt 10  $\mu$ .

Sie liegen regellos durch (Fig. 1) das Plasma zerstreut und sind im Leben blaß und nicht leicht zu sehen. Bei raschen Bewegungen

sieht man sie hie und da die Gestalt ändern und dann wieder in die frühere zurückkehren, ebenso bei Druck auf das Deckglas, sie scheinen eine elastische Hülle zu besitzen.  $5\mu$  dicke Schnitte nach Osmiumfixierung und nach HEIDENHAIN gefärbt, überzeugen uns von dem wirklichen Vorhandensein einer ununterbrochenen, sehr dünnen Kernmembran.

Hier und da stößt man auf etwas kleinere Kerne, was vermuten läßt, daß zuweilen Kernteilungen stattfinden. Jedoch gelang es leider nie, Kerne in sicheren Teilungszuständen aufzufinden, auch nicht bei zu allen möglichen Stunden der Nacht fixierten Amöben. Auch Zellteilung konnte, wie oben berichtet, niemals beobachtet werden. Jedenfalls muß angenommen werden, daß beide Vorgänge hier voneinander unabhängig sind.

Der feinere Bau des Kernes läßt sich erst am fixierten Tier beobachten. Die Beschreibung stützt sich auf Tiere, die mit Sublimatessig fixiert und mit Boraxkarmin gefärbt waren, ferner auf mit GIEMSA, Methylenblau und essigsauerm Hämatoxylin nach Alkoholfixierung gefärbte, und auf Schnittbilder von mit FLEMMING-scher Flüssigkeit fixierten und nach HEIDENHAIN gefärbten Präparaten.

Bei den Boraxkarminpräparaten fiel sogleich in die Augen, daß zwei Arten färbbarer Substanz vorhanden waren. Man sieht dunkelgefärbte, scharf abgesetzte Chromatinbröckel dem Rand des Kernes inwendig in gewissen Abständen aufsitzen. Dreht man die Micrometerschraube, so erkennt man, daß es nicht vereinzelte, etwa kugelige Körper sind, sondern Teile eines Netzes, das den ganzen Kern umspinnt. Die Substanz erinnert an Chromosomen und ist in Form von langen Bändern, oft mit seitlichen Ästen, von drei- und viereckigen Brocken mit langausgezogenen Enden und eingezogenen Grenzlinien angeordnet. Nirgends häuft sie sich zu größeren Massen an (Fig. 8).

Innerhalb dieses Netzes zeigen die Boraxkarminpräparate eine zweite, viel weniger stark färbbare Substanz, die dicht gedrängt beinahe den ganzen Kern ausfüllt. Sie scheint aus feinen Körnchen zusammengesetzt, ohne daß es möglich wäre, ihre Grenzen genau zu sehen. Wenige Körner von der Färbbarkeit des peripheren Chromatins liegen im Innern dieser Masse oder in dem von ihr freigelassenen Kernraum.

In der Tat füllt diese, die wir Binnenkörper nennen wollen, den Kern nicht völlig aus, wie es an manchen Kernen scheinen möchte (Fig. 10). Vielmehr sieht man häufig an einer Längsseite einen linsenförmigen Raum, der außen von der Kernmembran und

innen von der eingezogenen Grenzfläche des Binnenkörpers abgeschlossen wird und der, abgesehen vom Randchromatin und seltenen, im Innern liegenden Körnchen derselben Substanz leer erscheint. Im Leben müssen wir ihn uns offenbar von Kernsaft erfüllt denken. Der Binnenkörper hat also schüsselförmige Gestalt (Fig. 9).

Seltener findet sich ein Binnenkörper mit zwei einander gegenüber liegenden Dellen. Das periphere Chromatin verhält sich dabei wie sonst. Dagegen sieht man da und dort feinste, kaum sichtbare Fäden vom Binnenkörper zur Kerumembran ziehen und die ungenau begrenzten Körner des Binnenkörpers in queren Reihen stehen (Fig. 11).

Eine dritte Kernansicht zeigt Randchromatin wie die übrigen, einen kreisrunden Binnenkörper und keine Delle bei (Fig. 10) ebenfalls kreisförmigem Kernumriß. Dieses Bild entspricht der Aufsicht, die anderen beiden sind Seitenansichten.

Vergleichen wir nun diese Kerne mit denen von *Amoeba proteus*, so finden wir sehr viel geringere Größe, Vorkommen immer in der Mehrzahl, das randständige Chromatin in weit voneinander abstehenden Zügen und Brocken angeordnet, einen schüsselförmigen Binnenkörper, der fast auf dem ganzen Kernumfang bis dicht an ihn heranreicht und nur eine linsenförmige seichte Delle, seltener zwei einander gegenüberliegende, frei läßt. Im Gegensatz dazu besitzt *Amoeba proteus* Chromatin in Form kleiner, dicht gedrängter Kügelchen am Kernumfang und einen viel schlankeren, abgeplatteten, kreisrunden, stärker färbbaren Binnenkörper, der den Kernumfang nicht berührt und durch Zacken oder Fäden radspeichenartig mit demselben verbunden ist.

### Vergleichung der vielkernigen Amöbe mit den Fällen anderer Autoren.

Es sind schon eine größere Anzahl vielkerniger Amöben bekannt. Eingehendere Berichte verdanken wir GRUBER, SCHUBOTZ, BÜTSCHLI, CALKINS, PENARD.

Die von den ersten drei Forschern beschriebenen Formen können nicht mit der hier untersuchten identisch sein was vor allem aus dem Kernbau hervorgeht.

Die von CALKINS unter dem Namen von *Amoeba proteus* bekannt gegebenen Bilder und Beschreibungen fesseln uns schon viel eher; denn dort treffen wir in der Tat schon viel Übereinstimmendes.

Mit SCHUBOTZ halten wir die Annahme von CALKINS, daß er *A. proteus* vor sich gehabt habe, für unrichtig. SCHUBOTZ glaubt, daß *Amoeba villosa* vorliege. Nach ihm soll der CALKINS'schen Amöbe der Binnenkörper fehlen. Wenn der Text für diese Meinung zu sprechen scheint, so lassen die Bilder lebhaft daran zweifeln und ein Vergleich mit den Figuren der vorliegenden Arbeit erklärt vielleicht manches. Nehmen wir Fig. 13, 14 u. 16 der ersten CALKINS'schen Publikation und vergleichen sie mit Fig. 9, 10 u. 11 unserer vorliegenden Arbeit, so könnte man in Fig. 13 CALK. oben rechts vielleicht eine Delle vermuten, in Fig. 14 den Binnenkörper und in Fig. 16 das periphere Chromatin wiedererkennen. Doch lohnt es sich kaum, zuviel Gewicht auf diese Vermutungen zu legen — eine sichere Identifizierung wäre nur bei genaueren Angaben über das lebende Tier möglich. Die Hypothese über die Kernvermehrung nach CALKINS wird nach den Untersuchungen von AWERINZEW, NÄGLER, LISTON u. MARTIN, POPOFF immer unwahrscheinlicher und es ist höchst fraglich, ob die von CALKINS (Fig. 14) und uns (Fig. 10) beobachteten Bilder irgendwie mit Teilung etwas zu tun haben.

---

Noch näher steht unserer vielkernigen Amöbe sicherlich die von PENARD unter dem Namen *Amoeba nobilis* beschriebene Form. Ich hatte die Ehre, meine Präparate Herrn PENARD vorzulegen und die seinigen genau zu untersuchen. Dabei stellte es sich heraus, daß es sich mit größter Wahrscheinlichkeit um dieselbe Species handelt. Die Größe des Körpers und der Kerne ist ähnlich, peripheres Chromatin vorhanden, ähnlich wie in unserem Fall, der Binnenkörper etwas weniger deutlich. Die Angaben PENARDS über das lebende Tier passen größtenteils auch auf unseren Fall. Wir müssen deshalb unsere vielkernige Amöbe ebenfalls als *Amoeba nobilis* bezeichnen. Die Beschreibung von PENARD liefert den Beweis, daß es möglich ist, die Diagnose einer Amöbenart genügend sicher zu fassen, um weitere Fälle danach zu identifizieren. Bei dieser Beschreibung muß also immer den Merkmalen des lebenden Tieres ein sehr breiter Raum gewährt werden. Nur nach Merkmalen toter Amöben läßt sich kaum eine Diagnose stellen.

---

## Literaturverzeichnis.

- AWERINZEW: Beiträge zur Kenntnis der marinen Rhizopoden. *Mitteil. a. d. zool. Station Neapel* Bd. 16 H. 3 1903.
- : Über die Teilung bei *Amoeba proteus*. *Zool. Anz.* Bd. 27 1904.
- : Beiträge zur Struktur des Protoplasmas und des Kernes von *Amoeba proteus*. *Zool. Anz.* Bd. 32 1908.
- BRANDT: Färbung lebender einzelliger Organismen. *Biol. Centralbl.* Bd. 1 1881.
- BÜTSCHLI: Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zellteilung und die Conjugation der Infusorien. *Abh. d. Senckenb. naturf. Ges.* Bd. 10 1876.
- CALKINS, GARY N.: Evidences of a sexual-cycle in the Life-history of *Amoeba proteus*. *Arch. f. Protistenk.* Bd. 5 1905.
- : The fertilization of *Amoeba proteus*. *Biol. Bull.* Vol. 18 No. 4 Sept. 1907.
- CARTER: On *Amoeba princeps* and its reproductive cells compared with *Aethalium* etc. *The annals and magazine of natural history* Ser. 3 Vol. 12 1863.
- DOPLEIN: Lehrbuch der Protozoenkunde 1909.
- FAURÉ-FREMIET: Sur la valeur des indications microchimiques fournies par quelques colorants vitaux. *Anat. Anz.* 1912.
- FISCHEL: Vitale Färbung. *Encyclopädie der mikroskopischen Technik.*
- GREEFF: Über einige in der Erde lebende Amöben und andere Rhizopoden. *Arch. f. mikr. Anat.* Bd. 2 1866.
- : Über den Organismus der Amöben. *Biol. Centralbl.* Bd. 11 1891.
- : Über Amöben. *Biol. Centralbl.* Bd. 12 1892.
- GRUBER: Über Teilungsvorgänge bei einigen Protozoen. *Zeitschr. f. wiss. Zool.* Bd. 38 1883.
- : Studien über Amöben. *Zeitschr. f. wiss. Zool.* Bd. 41 1884.
- HARTMANN u. CHAGAS: Über die Kernteilung von *Amoeba hyalina*. *Mem. do Inst. Oswaldo Cruz* Bd. 2 Fasc. II 1910.
- HOFER: Experimentelle Untersuchungen über den Einfluß des Kernes auf das Protoplasma. *Jena (Fischer)* 1889.
- KLEMENSIEWICZ: Neue Untersuchungen über den Bau und die Tätigkeit der Eiterzellen. *Mitteil. d. Vereins d. Ärzte in Steiermark* Jahrg. 35 1898.
- LANG: Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere.
- LEIDY: *Freshwater rhizopodes of N. America* 1879.
- LISTON u. MARTIN: Contribution of the study of pathogenic *Amoebae* from Bombay. *Quart. Journ. of Micr. sc.* November 1911.
- MARTIN: A note of the early stages of nuclear division of a large *Amoeba* from liver abscesses. *Quart. Journ. of Micr. sc.* November 1911.
- METCALF: a) Studies upon *Amoeba*. I. b) The life-cycle in *Amoeba*. *The Journ. of exper. Zool.* Vol. 9 1910.
- MÖBIUS: Bruchstücke einer Rhizopodenfauna der Kieler Bucht. *Abh. d. kgl. Akad. d. Wiss. zu Berlin* 1888.
- NÄGLER: a) Entwicklungsgeschichtliche Studien über Amöben. b) Studien über Protozoen aus einem Almtümpel. *Arch. f. Protistenk.* Bd. 15, 22 u. 23 1909 u. 1911.

- PENARD: Faune rhizopodique du bassin du Léman. Genève 1902.
- : Les amibes et le genre Amoeba. Revue suisse de Zool. T. 13 1905.
- : Observations sur les amibes à pellicule. Arch. f. Protistenk. Bd. 6 1905.
- POPOFF: Über den Entwicklungscyclus von Amoeba minuta. Arch. f. Protistenk. Bd. 22 1911.
- PRANDTL: Der Entwicklungskreis von Allogromia. Arch. f. Protistenk. Bd. 9 1907.
- PROWAZEK: Vitalfärbungen mit Neutralrot an Protozoen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 63 1897.
- : Amöbenstudien. Biol. Centralbl. Bd. 17 1897.
- : Einführung in die Physiologie der Einzelligen. Berlin (Teubner) 1910.
- PUSCHKAREW: Zur Technik des Amöbenstudiums. Zeitschr. f. wiss. Mikr. Bd. 28 H. 2 1911.
- SCHAUDINN: Über die Teilung von Amoeba binucleata. Sitz-Ber. d. Ges. naturf. Freunde zu Berlin 1895 Nr. 6.
- : Untersuchung über die Fortpflanzung einiger Rhizopoden. Arb. a. d. kais. Gesundheitsamte Bd. 19 1903.
- SCHEEL: Beiträge zur Fortpflanzung der Amöben. Festschr. zum 70. Geburtstag von C. v. KUPFFER 1889.
- SCHEWIAKOFF: Über die Natur der sog. Excretkörner bei Infusorien. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 17 1893.
- SCHUBOTZ: Beiträge zur Kenntnis der Amoeba blattae (BÜRSCHLI) und Amoeba proteus (PALL.). Arch. f. Protistenk. Bd. 6 1905.
- STOLÉ: Über das Verhalten des Neutralrots im lebendigen Protoplasma. Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. 1 1902.
- WALLICH: On an undescribed indigenous form of Amoeba. Ann. u. magazine of natural history Vol. 11 ser. 3 Jan. 1863.
- : Further Observations on an undescribed indigenous Amoeba. Ann. and mag. of nat. hist. Vol. 11 ser. 3 1863 p. 365 u. 434.
- : Further observations on the distinctive characters and reproductive phenomena of the Amoebæan rhizopodes. Ibid.
- : On the value of the distinctive characters in Amoeba. Ibid. Vol. 12.

### Tafelerklärung.

Fig. 1. Vielkernige Amöbe. Vitale Neutralrotfärbung. Nahrungsballen, Eiweiß- und Kristallkugeln gefärbt, kleine Körner dagegen nicht. Ca. 16 Kerne durchscheinend, ungefärbt. Vacuole hinten.

Fig. 2. Vielkernige Amöbe. Stärkere Färbung mit Neutralrot; die kleinen Körner deutlich violett. Einige grüne Algen im Innern. Vacuole von den violetten Körnern getrennt. Nahrungsballen und Eiweißkugeln rot, Kristallkugeln orange.

Fig. 3. Vielkernige Amöbe. Vitale Neutralrotfärbung. Die meisten Eiweißkugeln stark gefärbt, drei ungefärbt, einzelne Kristalle ohne, die übrigen mit orangeroten Kugeln. Violette kleine Körner. Vergr. 1240.

Fig. 4. *Amoeba proteus*. Dieselben Bedingungen. Nur die kleinsten Eiweißkugeln gefärbt, die übrigen ungefärbt, bläulich. Vergr. 1240. Fig. 3 u. 4 mit Zeichenapparat aufgenommen.

Fig. 5 u. 6. Zottenfortsatz der vielkernigen Amöbe. Fig. 6 von Herrn Prof. BOVERI gezeichnet.

Fig. 7. Vielkernige Amöbe. Gesamtbild eines 12kernigen Exemplars, die übrigen Inhaltkörper nur zum Teil eingetragen. Sublimatessig, Boraxkarmin. LEITZ Oc. 1, Obj. 7. Zeichenapparat.

Fig. 8. Vielkernige Amöbe. Kern mit deutlich sichtbarem peripherem Chromatin. GIEMSA-Präparat. Vergr. 1240, ebenso Fig. 9, 10, 11.

Fig. 9. Vielkernige Amöbe. Kerne. Boraxkarmin. Delle. Peripheres Chromatin. Binnenkörper.

Fig. 10. Dasselbe, Aufsicht.

Fig. 11. Andere seltenere Seitenansicht mit zwei Dellen. Fäden vom Binnenkörper zur Kernmembran.

Fig. 3, 4, 8—11 ZEISS Imm 2,0. Ap. 1,3; Oc. 6. Zeichenapparat.



Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.

## Besprechungen.

---

**Calkins, G. S.:** Regeneration and Cell-Division in *Uronychia*. Journal of Experimental Zoology. Vol. X, 1911. Pag. 95—116.

*Uronychia* gehört zu den Infusorien, welche einen sehr kleinen Micronucleus und viele Macronuclei besitzen. Ein großer Brocken des Macronucleus befindet sich in dem hinteren Anhangslappen. Außerdem ist *Uronychia* noch durch eine große Anzahl von Cirren an dem Vorderende ausgezeichnet. Die Teilung dieses Tieres geht so vor sich, daß die Anhänge rückgebildet werden und der Macronucleus sich zu einem Stück kondensiert. Hierauf erfolgt eine mitotische Teilung des Micronucleus und eine amitotische Teilung des Macronucleus. Wenn die Zelldurchschnürung beendet ist, so zerfällt der neue Macronucleus wieder in viele Teile, und das zuletzt gebildete Stück wandert in einen Endanhang.

Die Durchschneidungsexperimente, welche zu verschiedenen Perioden des vegetativen Zellebens ausgeführt wurden, ergaben verschiedene Resultate. Wird *Uronychia* sofort oder kurz nach der Teilung durchschnitten, ehe der Macronucleus zerfallen ist, so ist die Regenerationskraft der Zelle gering; es erfolgt nur Regeneration, wenn beide Kernarten vorhanden sind. Auch einige Fälle, bei denen keinerlei Regeneration beobachtet wurde, beschreibt der Autor. Werden die Zellen gerade in der Mitte der Teilungsperiode zerschnitten, so ist die Regenerationskraft stärker als sofort nach der Teilung. Wenn die Zellen gerade während des Teilungsprozesses durchschnitten wurden, so traten verschiedene Regenerationsmöglichkeiten auf je nach dem Stadium, in welchem sich das Tier befand. Wenn das Tier durchschnitten wurde, ehe der Macronucleus sich kondensiert hatte, und der Schnitt so geführt wurde, daß das größere Teilstück den Micronucleus enthielt, so regenerierten alle Fragmente zu normalen Organismen, von denen eins keinen Micronucleus hatte. Das große Teilstück teilte sich nach dem ideellen Teilungsplan.

Wurde aber das Tier durchschnitten, wenn es sich gerade in der Periode des kondensierten Macronucleus befand, so konnten unter Umständen alle Zellen zu vollständigen Organismen regenerieren, doch zeigten sich verschiedene Größenverhältnisse, z. B. war nach 24 Stunden ein Tier normalgroß, dagegen zwei Tiere besaßen nur  $\frac{1}{3}$  der Normalgröße und waren nicht vollständig mit allen Organen versehen. In späteren Teilungsstadien, nach einem doppelten Schnitt starb das Vorderende in 24 Stunden, dagegen regenerierte das Hinterende vollständig.

Diese Experimente zeigen, daß die Regenerationskraft bei *Tronychia* am größten zur Zeit der Teilung ist. Sie weisen weiter nach CALKINS's Meinung darauf hin, daß etwas sich in der Zelle befinden müsse, was sich zu keiner anderen Zeit als während der Teilung in ihr befindet. Nach der Teilung hat das Tier nur geringe Regenerationskraft, die an das Vorhandensein der beiden Kernteile geknüpft ist. Die vegetative Periode zeichnet sich also durch ganz schwache Regenerationskraft aus. Von 24 Fällen gaben nur 2 vollständige Doppelregenerate. Es ist also möglich, daß der Micronucleus aus dem Macronucleus regeneriert wird, oder es müssen sich Stoffe in der Zelle befinden, die zur Bildung des Micronucleus geeignet sind. Die günstigen Ergebnisse der Regeneration während der Teilung bestärken nach CALKINS die Ansichten von DE VRIES und HERTWIG, daß der Kern während des Wachstums Stoffe an das Plasma abgibt, welche vielleicht Enzymcharakter haben. Diese sollen dann erschöpft sein, wenn die Teilung ausgeführt ist. Dagegen glaubt CALKINS nicht, daß die Zellteilung nur durch das veränderte Verhältnis von Kern und Zellgröße ausgelöst wird.

ERDMANN (Berlin).

**Calkins, G. N.** (1911): Effects produced by cutting *Paramecium* cells. Biological Bulletin. Vol. XXI. N. 1 p. 36—67.

Im Anschluß an seine Arbeit über *Tronychia* untersucht CALKINS das Regenerationsvermögen von *Paramecium*. Gleichzeitig mit CALKINS hat PEEBLES dasselbe Problem bearbeitet, beide Autoren stimmen im großen und ganzen in ihren an demselben Objekt gefundenen Resultaten überein.

Die Hauptergebnisse CALKINS sind folgende: In verschiedenen Rassen von *Paramecium* ist das Regenerationsvermögen verschieden. Oft regeneriert nur 1 Proz. der operierten Tiere, im anderen Fall 10 oder 30 Proz. Bei einer Rasse von großen *Paramecien* kann nach CALKINS sogar jedes Tier regenerieren. Die Operation wurde so ausgeführt, daß mit einem scharfen Messer das Tier in verschiedenen Regionen durchschnitten wurde. Wenn der Kern durch das Messer verletzt ist, so lebt kein Teilstück weiter. Ist der Kern intakt geblieben, so vermögen 30 Proz. der operierten Tiere weiter zu leben, und zwar nur die größeren kernhaltigen Stücke. Die kleineren Stücke gehen fast alle nach 24 Stunden zugrunde. Im Widerspruch zu den weiter unten referierten Ergebnissen von PEEBLES sollen nach CALKINS die Tiere gleich gut regenerieren, ob sie am Vorderende oder am Hinterende getroffen sind. PEEBLES meint gefunden zu haben, daß die *Paramecienzellen*, welche am Vorderende operiert worden sind, schlechter regenerieren, da das Peristom und der Wimperkranz getroffen ist.

Unter Regeneration soll nicht ein vollständiges Auswachsen des Tieres auf die vor der Operation vorhandene Größe verstanden werden, sondern ein einigermaßen genügender Wundverschluß.

Die Teilung solcher operierter Formen verläuft nun nach verschiedener Weise. CALKINS versucht sich dies durch folgende Annahme zu erklären. In den zur Teilung bereiten *Paramecien* befindet sich ein Teilungsgürtel, der in der Mitte der Zelle gedacht wird. Wird nun die Zelle vor oder hinter diesem Gürtel durchtrennt, so teilt sich das große Bruchstück nach dem ursprünglichen Teilungsplan in ein normal großes Tier und in einen kleinen Teil. Das Schicksal dieser beiden Teilstücke ist nun verschieden; das normalgroße Tier zerfällt natürlich wieder in normalgroße Teilstücke. Das kleinere Tier kann sich wieder unsymmetrisch teilen und es resultiert wieder ein normalgroßes und ein kleineres Teilstück. Doch es können auch monströse Bildungen nach unterdrückter Teilung entstehen. Je länger der Teilungsprozeß eines kleinen operierten Tieres, das sich ungleich teilte, beobachtet wird, je regelmäßiger werden die Teilstücke, so daß nach mehreren Generationen wieder zwei gleich große Tiere entstehen und so die Folgen der Operation aufgehoben sind. Es geht also ohne weiteres aus diesen Experimenten hervor, daß die Rassengröße unter bestimmten Umständen die Tendenz zeigt, konstant zu bleiben.

Besonders weist CALKINS darauf hin, daß die Zellteilung und die Zellregenerationen in keinem Zusammenhang miteinander stehen, da sich die Mehrzahl der Großstücke ohne vollkommene Regeneration teilt. In anderen oben schon erwähnten Fällen kann das operierte Tier sich asymmetrisch teilen und die kleinere Zelle kann vor der neuen Teilung wieder zu der Rassengröße heranwachsen. Nach CALKINS also braucht die Zelle keine vollkommene Regeneration, um sich teilen zu können. Sie kann aber regenerieren, ehe sie sich teilt. Aus seinen Experimenten schließt CALKINS, daß Plasma und Zelle gleich wichtig für das physiologische Gleichgewicht des Tieres sind, denn ein kleiner Plasmaverlust führt schon zu unregelmäßiger Teilung, zur Bildung monströser Formen und auch zum Tod. Das verschiedene Verhalten der Zellteilung bei operierten Tieren kann nicht durch die Annahme einer bestimmten Kernplasmarelation erklärt werden, denn sonst müßten alle Tiere erst vollständig wieder zur Rassengröße heranwachsen, ehe sie sich teilen. Besonders beschränkt ist die Regenerationskraft in Zellen, welche gerade conjugiert haben. Die Ergebnisse CALKINS in bezug auf die theoretisch wichtige Frage, ob die Gestalt einer Rasse durch die Entfernung von Plasma verändert werden kann, zwingen zu einer Verneinung dieser Frage, im Gegensatz zu den Ansichten POPOFF's, der bei *Frontonia leucas* und *Stentor coeruleus* feststellte, daß kleinere Rassen aus verkleinerten Tieren entstehen können.

ERDMANN (Berlin).

**Peebles, Fl.:** Regeneration und Regulation in *Paramecium caudatum*.  
Biological Bulletin Vol. 23 1912 p. 154—170.

Gleichzeitig mit CALKINS (Effects Produced by Cutting *Paramecium Cells*“) hat die Verfasserin die Regeneration und Regulation bei *Paramecium caudatum* untersucht. Sie schließt sich im großen ganzen CALKINS

Meinungen an. Wurden die Paramaecien so getroffen, daß das vordere Ende entfernt wurde, so regenerierten 34 Proz. der Tiere die Cilien und teilten sich erst, nachdem die normale Größe wieder erreicht war. War aber das hintere Ende abgeschnitten, so regenerierten 62 Proz. der Experimentiere und bildeten wieder ein Normaltier, das sich wie gewöhnlich in zwei gleiche Teile teilte. Das ganze abgeschnittene Plasmastück wurde hier aber nicht regeneriert, es fand nur Wundteilung statt. Die Operation, welche am Vorderende ausgeführt wurde, störte also das Gleichgewicht des Organismus im größeren Maße. Es lag wahrscheinlich daran, daß das vordere Ende differenzierter (Mund, Peristom) als das Hinterende ist. Bei manchen am Vorderende operierten Tieren war die spätere Teilung nicht normal. Es entstanden bei 5 Proz. der Tiere ein kleines Tier aus dem Vorderende und ein größeres aus dem Hinterende des behandelten Tieres. Das kleinere Tier wuchs aber oft aus, bis es sich zum zweitenmal teilte und bildete dann zwei gleiche Teile, oder ein größeres und ein kleineres. Die kleineren Tiere bildeten pathologische Formen aus oder gingen zugrunde. Im allgemeinen aber wuchsen nach mehreren Teilungen die kleinen Tiere wieder zur Normalgröße der Rasse heran.

Werden aber die Paramaecien genau in der Mitte geteilt, so sterben die Tiere gewöhnlich, weil der Kern durch den Druck des Messers aus dem Plasma getrieben wird. Bleibt aber zufällig der Kern in einem der Teilstücke, so regeneriert das Tier und es findet eine Teilung statt, wenn das Tier annähernd normal groß ist. Die Bildung von pathologischen Formen findet stets dann statt, wenn mehr als die Hälfte des Protoplasmas dem betreffenden Stück verbleibt, niemals entwickeln sich abnorme Formen, wenn das Plasma halbiert ist. Werden Zellen während der Teilung durchschnitten, so erfolgt eine Regeneration der verlorenen Teile um so eher, je weiter die Teilung vorgeschritten ist. Es kommt auch vor, daß die Teilung so weitergeht, wie man sie erwartet haben würde, wenn die Operation nicht stattgefunden hätte. Aber diese Fälle sind sehr selten. Operiert man die Tiere während der Conjugation, so stirbt das Tierpaar, welches keinen Kern enthält, kurz nach der Operation, während die größeren Teilstücke mit Kernen zusammenbleiben oder sich sofort trennen. Diese Exconjuganten regenerieren sehr langsam, und die spätere Teilung ist stark verzögert. Verschiedene Rassen verhalten sich in bezug auf ihre Regenerationsmöglichkeit verschieden. Auch der physiologische Zustand, wie er durch die Ernährung und die Umgebung bedingt ist, hat selbstverständlich Einfluß auf die schnellere oder langsamere Möglichkeit der Regeneration.

Die theoretisch wichtige Frage, ob die Gestalt einer Rasse durch die Entfernung von Cytoplasma verändert werden kann, verneint die Verfasserin im Gegensatz zu den Ansichten POPOFF's, der bei *Frontonia leucas* und *Stentor caruleus* feststellte, daß kleinere Rassen aus kleineren Tieren entstehen könnten. Im Einverständnis mit JENNINGS behauptet die Verfasserin nach sorgfältig geführten Einzelkulturen, daß operierte Tiere entweder sofort oder nach mehreren Generationen auf die normale Größe dieser Rasse heranwachsen. Durch ihre Versuche hat die Verfasserin weiter den Beweis erbracht, daß das vordere Ende stärker physiologisch differenziert ist und infolgedessen die Regenerationsmöglich-

keit bei der Entfernung des vorderen Endes sich vermindert. Das hintere Ende, als das weniger differenzierte kann leichter regeneriert werden, und es findet die normale Teilung statt. Ob die Kerne sich während der Operation verkleinert haben, hat die Verfasserin nicht beobachtet. Es wäre eine interessante Parallele zu der in diesem Archiv erschienenen Arbeit von GRUBER über biologische und experimentelle Untersuchungen an *Amoeba proteus* gewesen. Die Verfasserin spricht von einem „ideellen“ Teilungsplan (normale Teilungslinie des ausgewachsenen nicht operierten Tieres), der bei den meisten regenerierten Tieren nicht eingehalten wird. Dieser „ideelle“ Teilungsplan soll nicht durch das Verhältnis von Kern und Plasma bestimmt sein, denn nach der Wundheilung, wenn eine Verminderung des Plasmas stattgefunden hat, findet die Teilung statt, ehe das Tier die normale Größe erreicht hat.

ERDMANN (Berlin).

**Baitsell, Alfred:** Experiments on the Reproduction of the Hypotrichs Infusoria. I. Conjugation between closely Related Individuals of *Stylonychia pustulata*. Journal of Experimental Zoology Vol. 13 1912. p. 47—73.

Der Verfasser untersuchte den Einfluß verschiedener Kulturflüssigkeiten auf das Wachstum der *Stylonychia pustulata*. Er gebrauchte Fleischextraktlösung und Heuinfusion. Drei Kulturreihen von *Stylonychia* wurden beobachtet, die, unter den gleichen Temperaturbedingungen gehalten, von demselben Tier abstammten. Die erste Fleischextraktkultur starb nach der 403. Generation, nachdem eine Conjugationsepidemie aufgetreten war. Die zweite Kultur starb nach der 572. Generation und war in Heuinfusion aufgezogen. Bis zur 150. Generation waren diese Kulturen auch in Fleischextrakt gewesen. Von dieser wurde bei der 360. Generation ein Stamm abgezweigt und wieder in Fleischextrakt aufgezogen. Auch sie starb bei der 507. Generation nach einer Conjugationsepidemie. Auffallend ist also, daß nur in den Fleischextraktlösungen Conjugation auftrat, dagegen in der Heuinfusion die Tiere ausstarben, ohne daß Conjugationserscheinungen auftraten. Doch zeigte sich der schlechte Zustand der Kultur in einer Verminderung der Teilungsrate an. Der Verfasser glaubt nicht, daß diese bestimmte Anzahl von Teilungen in dem Lebenszyclus der *Stylonychia* überhaupt nur auftreten können, sondern meint, daß irgendeine schädigende Zusammensetzung der Heuinfusion das Aussterben bewirkt hätte. In einer späteren Veröffentlichung wird er dieses beweisen.

Es ist auffallend, daß bei in den Fleischextraktlösungen aufgezogenen Tieren die Conjugation auftrat, und daß nach so kurzer Zeit (3 Wochen) nach ihr alle Tiere, welche nicht conjugiert hatten, in den Kulturen ausstarben. Auch die conjugiert habenden Tiere starben nach 48 Stunden, ohne daß sie sich geteilt hatten. Nach der Conjugation zeigten sich degenerative Veränderungen. Die Kerne waren, nach den Bildern zu urteilen, sehr stark chromatisch und brockig. Auch das Cytoplasma war vacuolisiert. Die Gestalt der Macronuclei glich nicht den Formen bei normalen Tieren. Der Autor deutet seine Experimente so, daß

durch äußerliche Bedingungen die Conjugation auftritt, daß sie aber kein integrierender Bestandteil des Lebenscyclus ist. Die merkwürdigerweise auftretende „Unfruchtbarkeit“ der Exconjuganten glaubt er darauf zurückführen zu können, daß zu gleichartiges Protoplasma conjugierte. Diese Arbeit kann mit ihren Resultaten noch nicht in die auf diesem Gebiete vorhandenen Ergebnisse vollständig eingeordnet werden, weil sonst bei langen asexuellen Kulturen von Paramaecien keine Conjugation beobachtet wurde (WOODRUFF, JENNINGS). Neue Untersuchungen des Verfassers müssen das Auftreten der Conjugation hier zu begründen suchen.

ERDMANN (Berlin).

**Woodruff, L. L.:** A Summary of the Results of Certain Physiological Studies on a Pedigreed Race of Paramaecium. *Biochemical Bulletin* Vol. I. 1912. p. 396—412.

Der Autor faßt seine an Paramaecien gewonnenen Resultate der letzten 5 Jahre noch einmal zusammen und gibt in kurzen Zügen die Erfolge seiner experimentellen Arbeit an. Das Protoplasma einer einzelnen Zelle kann sich nach ihm unter günstiger Umgebung bis ins Ungemessene teilen, und deshalb ist nach ihm Conjugation oder Copulation kein unbedingt notwendiges Ereignis in dem Leben der Generationenfolgen. Seine Zuchten haben keinen Anhalt gegeben, daß unter beständigen Umweltbedingungen verminderte Aktivität des Zellebens oder sogar Degeneration auftritt. Diese Erscheinungen sind nach ihm nur durch schlechte äußere Aufzuchtbedingungen ausgelöst. Dagegen betont WOODRUFF, daß die Teilungsrate der Paramaecien sich zu bestimmten Zeiten verlangsamt, daß sich also Rhythmen in der Teilungsrate dieser Tiere befinden, die aus Gründen innercellulärer Natur auftreten. Die Teilungsgeschwindigkeit erhöht oder vermindert sich bei veränderten Temperaturen im Einklang mit dem VANT-HOFF'schen Gesetz. Die Exkretionsprodukte von Paramaecium haben, wenn sie sich in den Zuchten ansammeln zur Folge, daß die Teilungsrate sich vermindert. Auf weitere Einzelheiten gehe ich hier nicht ein, weil ich eine Reihe Arbeiten dieses Autors schon früher an gleicher Stelle referiert habe.

ERDMANN (Berlin).

**Woodruff, L. L.:** Observations on the Origin and Sequence of the Protozoan Fauna of Hay Infusions. *Journal of Experiment. Zoology* Vol. 12. 1912. p. 205—264.

**Fine, M. S.:** Chemical Properties of Hay Infusions, with special Reference to the Titratable Acidity and its Relation to the Protozoen Sequence. *Journal of Experiment. Zoology* Vol. 12. 1912. p. 267 bis 281.

Beide Autoren untersuchen Heuinfusionen in bezug auf die in ihnen auftretenden ökologischen Erscheinungen. WOODRUFF findet, daß eine bestimmte Folge von Protozoen-Species regelmäßig nacheinander maximal in Heuaufgüssen sich zeigt; zuerst „Monaden“, dann *Colpoda*, Hypotrichen, Paramaecien, Vorticellen und Amöben. Diese bestimmte Reihen-

folge findet sich nur an der Oberfläche. In der Mitte und auf dem Grunde des Zuchtglases wechselt die Fauna nicht so regelmäßig. Besonders die freischwimmenden Formen befinden sich in der Mitte, sie sind im allgemeinen Oberflächenbewohner. Auf dem Grunde befinden sich sehr oft nur die Formen, welche von der Oberfläche herabgesunken sind. Nur die Amöben halten sich fast immer am Grunde auf.

FINE dagegen untersucht die Bedeutung des Säuregehalts der Heuinfusionen für das Auftreten der Formen. Er findet, daß die Bakterien Säuren produzieren und daß der Säuregehalt nicht durch die Protozoen selbst hervorgerufen wird. Infolgedessen besteht kein Parallelismus in der Höhe des Säuregehaltes und dem Auftreten bestimmter Protozoenformen. Aus WOODRUFF's Arbeit läßt sich schließen, daß die Zusammensetzung der Heuinfusionen durch das Auftreten der betreffenden Formen und der dazu gehörenden Bakterien so verändert wird, daß diese Species austerben muß und neue Species im Maximum erscheinen können.

ERDMANN (Berlin).

**Jahn, E.:** Myxomycetenstudien. 8. Der Sexualakt. Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch. Bd. 29. 1911. p. 231—247. 1 Tafel.

Nach den früheren Arbeiten des Verfassers stellt sich der Entwicklungsgang der Myxomyceten so dar, daß aus den haploiden Sporen Schwärmer hervorgehen, die Amöben und später haploide Plasmodien liefern. Bei Beginn der fruktifikativen Periode, der Sporangienbildung, führen sie eine Kerncopulation (autogam) aus, und werden damit diploid. Der haploide Zustand wird durch eine Reduktionsteilung bei der Sporenbildung wieder eingeleitet.

Zur Nachprüfung wurde mit *Badhamia utricularis* experimentiert, die sich als ausgezeichnete Laboratoriumsorganismen erwies. Es konnte zunächst eine allgemeine Caryogamie nicht beobachtet werden, und copulierende Kerne wurden nur in dem degenerierenden Teil des Plasmas der Sporangienanlage gefunden. Damit lag der Verdacht nahe, daß die Kernverschmelzung nur eine Folge der Degeneration sei.

Eine Klärung der Kernverhältnisse wurde dadurch gebracht, daß es schließlich gelang vegetative Kernteilungen im Plasmodium zu beobachten. Darüber lagen bisher nur Angaben von LISTER vor, der direkte Teilungen beschrieben hatte. Verf. stellt fest, daß Mitosen vorliegen, die mit der diploiden Anzahl der Chromosomen ausgeführt werden. Die Angaben LISTER's über amitotische Teilungen der Kerne werden als Fusionen gedeutet, wie sie bei degenerierenden Kernen häufig beobachtet werden. Damit war Verf.'s frühere Anschauung, die Plasmodien seien haploid, entgültig widerlegt. Es stand also fest, daß die Schwärmer haploid, die Plasmodien diploid sind. Der Sexualakt kann somit nur bei Beginn der Plasmodienbildung erfolgen. Es wurden Versuche mit *Physarum didermoides* angestellt. Die Schwärmer führen vor der Amöbenbildung eine Anzahl Teilungen aus. Die Plasmodienbildung beginnt an ganz bestimmten einzelnen Stellen, und die jungen Plasmodien fressen die ihnen begegnenden Sporen und Amöben auf. Es läßt sich eine Copulation von Amöben mit Kernverschmelzung feststellen, und der Vergleich der Kernteilungsfiguren

und die Zählung der Chromosomen ergibt, daß die Amöbenkerne haploid, die Kerne der jungen Plasmodien diploid sind. Ihre Kernvermehrung erfolgt von Anfang an durch Caryokinese, und die Kernzahlen sind meist Potenzen von 2. Der Entwicklungsgang eines Myxomyceten verläuft somit in der Weise, daß aus den haploiden Sporen Schwärmer und Amöben mit derselben Chromosomenzahl hervorgehen. Die Amöben copulieren und liefern diploide Plasmodien, deren Kerne sich wiederholt caryokinetisch teilen, und in denen bei Beginn der Sporenbildung durch eine Reduktionsteilung der haploide Zustand wieder hergestellt wird. Hierzu wird nur eine Teilung ausgeführt, und zwei Sporen gebildet (eine Ausnahme: vier Sporen bei *Ceratiomyxa*).

Zum Schlusse kommt Verf. auf die Stellung der Myxomyceten im System zu sprechen, und sucht ihre nächsten Verwandten bei den höchsten Rhizopoden.  
F. SCHNEIDER (Berlin).

**Claußen, P.:** Zur Entwicklungsgeschichte der Ascomyceten. *Pyronema confluens*. Zeitschr. f. Botanik. 4. Jahrg. 1912. p. 1—64. 6 Tafeln und 13 Textfiguren.

Nach den Untersuchungen von HARPER wird im Zeugungskreis von *Pyronema confluens* eine zweimalige Kernverschmelzung angenommen. Die erste sollte im weiblichen Sexualorgan, dem Ascogon, die zweite bei der Bildung des Sporenschlauches, des Ascus, erfolgen. Das Resultat muß somit ein Kern mit der vierfachen Chromatinmasse sein, und es muß angenommen werden, daß von den drei Teilungen im Ascus zwei Reduktionsteilungen seien. Da aber bei allen Teilungen die gleiche Chromosomenzahl gefunden wurde, mußte die Frage, wo die zweimalige Reduktion liege, unentschieden bleiben. Miss FRASER sprach die erste Teilung für eine Reduktionsteilung an, die zweite für eine gewöhnliche mitotische, und die dritte für eine abgekürzte heterotypische, bei der nur halb so viel Chromosomen, wie bei den vorhergehenden, auftreten sollten.

Nicht nur der Widerspruch dieser Angaben, sondern vor allem die großen Schwierigkeiten, die die ganze Auffassung einer einheitlichen Betrachtung der Generationswechsellehre entgegen stellen, veranlaßten den Autor zu einer Nachprüfung, deren wichtigsten Resultate bereits in einer vorläufigen Mitteilung (1907) veröffentlicht wurden. Die vorliegende ausführliche und außerordentlich sorgfältige Arbeit behandelt zunächst Kultur, Mycel- und Sexualorganentwicklung, und geht schließlich auf die Kernverhältnisse ein. Wie alle Zellen des Mycels, so enthalten auch die männlichen und weiblichen Sexualorgane viele Kerne, von denen schließlich die weiblichen größer werden, als die männlichen. Es tritt eine offene Verbindung zwischen den Geschlechtsorganen auf, die männlichen Kerne wandern durch diese Öffnung über, und legen sich den weiblichen an, ohne jedoch mit ihnen zu verschmelzen. In dem weiblichen Organ treten also zu dieser Zeit Paare aus einem größeren weiblichen und einem kleineren männlichen Kern auf. Bald danach sprossen aus ihm Hyphen hervor, die ascogenen Hyphen, in die die Kernpaare einwandern. Sie können sich conjugiert teilen, d. h. dieselben Teilungsphasen gleichzeitig durchlaufen, wobei zwölf Chromosomen auftreten. Am Ende der ascogenen



Hyphen entstehen schließlich als Vorstufen für den Ascus hakenartige Gebilde. Das im Haken vorhandene Kernpaar teilt sich conjugiert, und durch zwei Wände wird ein Stiel, ein Hakenbogen und eine Haken spitze abgeschnitten. Es erhält dann der Bogen zwei verschiedengeschlechtliche Kerne, die beiden anderen verteilen sich auf Hakenstiel und Spitze. Diese beiden Kerne können sich schließlich auch aneinanderlegen, und dann sind zwei Zellen mit je zwei verschiedengeschlechtlichen Kernen vorhanden. Sie liefern von neuem ascogene Hyphen, die denselben Vorgang ein- oder mehreremal wiederholen, und durch diese eigentümliche Regulation entstehen zahlreiche Ascii. Schließlich verschmelzen die beiden Kerne und liefern den primären Ascuskern. Er schreitet alsbald zur Reduktionsteilung, bei der sich Synapsis und Diakinese beobachten lassen, und in diesem Stadium können bis zu zwölf Chromatinklümpchen (Doppelchromosomen) gezählt werden. Es treten Centriolen an den Polen auf, und in der Äquatorialplatte zwölf Chromosomen. Jetzt erfolgt ihre Spaltung und die Kernmembranen werden aufgelöst. Während dieser ganzen Vorgänge blieb der Nucleolus erhalten, und es gibt keine Anhaltspunkte, daß er an der Spindel- oder Chromosomenbildung beteiligt sei. Nachdem die Tochterkerne regeneriert sind, teilen sie sich wieder. Hierbei kann aber weder Synapsis noch Diakinese beobachtet werden. Die dritte Teilung liefert acht Kerne, die bald einen schnabelartigen Auswuchs bekommen, von dem ein Polstrahlensystem ausgeht, das zur Bildung der Ascosporenmembran führt (freie Zellbildung).

Damit ist festgestellt, daß im Zeugungskreis von *Pyronema* nur eine einmalige Kernverschmelzung stattfindet, und da der Verfasser noch eine ganze Anzahl ihrer Verwandten untersucht hat, so kann dieser Schluß auf die ganze Gruppe der Discomyceten ausgedehnt werden. Die Annahme einer zweimaligen Reduktion ist unnötig geworden, und der Autor kann nun diese Pilze unter dem Gesichtspunkt des allgemeinen Generationswechselschemas betrachten. Die haploide Generation, der Gametophyt, wird dargestellt durch Spore, Mycel und Sexualorgane. Der Sporophyt beginnt mit der Paarung der Kerne im Ascogon und besteht aus den ascogenen Hyphen mit den Ascii. Er ist vom Gametophyten nicht — wie gewöhnlich — getrennt, und statt der Kerne mit doppelter Chromosomenzahl führt er bis kurz vor der Reduktion Paare aus je einem männlichen und einem weiblichen Kern. Die Chromatinmasse steckt nicht in einer, sondern in zwei Kernmembranen, die ihre Zusammengehörigkeit durch conjugierte Teilungen dokumentieren. Auffällig ist dabei die außerordentlich verzögerte Sexualkernverschmelzung, die erst ausgeführt wird, wenn sie unbedingt notwendig ist, also vor der Reduktion. Sie steht aber doch nicht ganz isoliert da, und wird auch sonst bei Pflanzen (Uredineen und anderen Pilzen), und Tieren (*Amoeba diploidea* und ähnlich bei *Cyclops*) angetroffen. Der einkernige Ascus entspricht der Sporenmutterzelle, und die über die Erzeugung von vier Sporen hinausgehenden Teilungen im Ascus sind ohne Bedeutung für die Generationswechsellehre.

F. SCHNEIDER (Berlin).

**Kurssanow L.:** Über Befruchtung, Reifung und Keimung bei *Zygnema*. Flora, Neue Folge. Bd. 4. 1911. p. 65—84. 4 Tafeln.

**Tröndle, A.:** Über die Reduktionsteilung in den Zygoten von *Spirogyra* und über die Bedeutung der Synapsis. Zeitschr. f. Botanik. Bd. 3. 1911. p. 593—619. 1 Tafel und 20 Textfiguren.

Nach den Untersuchungen von CHMIELEWSKI (1890 u. 1904) wurde für die Familie der Conjugaten eine zweimalige Kernverschmelzung in der Zygote angenommen. Der durch die Copulation entstandene primäre Zygotenkern sollte sich in vier teilen, zwei von ihnen degenerieren, die beiden anderen zum sekundären Zygotenkern verschmelzen.

Der Annahme einer solchen doppelten Befruchtung stehen große theoretische Bedenken entgegen, und die neuen Arbeiten zeigen auch, daß die Verhältnisse wesentlich anders liegen. Übereinstimmend geben beide Autoren an, daß nur eine einmalige Kernverschmelzung zu beobachten ist, daß danach in der Zygote eine Reduktionsteilung stattfindet, durch die vier Kerne erzeugt werden, von denen drei im weiteren Verlauf degenerieren. Die keimfähige Zygote enthält dann einen einzigen haploiden Kern, aus dem die ebenfalls haploide Pflanze hervorgeht.

Im einzelnen bieten sich bei *Spirogyra* und *Zygnema* mancherlei Unterschiede dar.

KURSSANOW untersuchte *Zygnema cruciatum* AG. ausführlich, daneben auch *Z. stellinum* KIRCHN.

Bei der Gametenvereinigung wird zunächst die Achse des männlichen Protoplasten um 90° gedreht, so daß beim Durchschwärmen des Copulationskanals zuerst ein Chromatophor, dann der Kern und schließlich das zweite Chromatophor hindurchgeht. In der jungen Zygote sind also vier völlig gleiche Chromatophoren in einer Ebene oder in den Ecken eines Tetraeders vorhanden. Die beiden weiblichen liegen in der Längsrichtung der Zelle, die männlichen — durch die Drehung ihres Protoplasten — quer dazu. Es findet nun — im Unterschied von *Spirogyra* — die Kernverschmelzung bald nach der Gametenvereinigung statt, bei *Z. stellinum* jedoch bedeutend später, wie bei *Z. cruciatum*. Die beiden männlichen Chromatophoren zerfallen jetzt, und die Zygote ist einer vegetativen Zelle nicht unähnlich. Der durch die Kernverschmelzung entstandene primäre Zygotenkern unterwirft — im Gegensatz zu *Spirogyra*, wo alle Teilungsvorgänge sich im Kernkörperchen, dem alleinigen Träger des Chromatins, abspielen — das Kerngerüst einer Reduktionsteilung. Die Chromosomen entwickeln sich aus der Chromatinschnur der Synapsis in diploider Anzahl, und in der Diakinese können 25—28 gezählt werden, die die diploide Zahl darstellen. In der Prophase erscheinen nur vierzehn Chromosomen, die haploide Anzahl für *Z. stellinum*. Es muß also angenommen werden, daß sie sich paarweise vereinigt haben. Dies vollzieht sich jedoch so rasch, daß die Verschmelzung nicht beobachtet werden konnte, und aus den Zahlenverhältnissen erschlossen werden mußte. Bei allen diesen Vorgängen spielt das Kernkörperchen eine passive Rolle und verschwindet schließlich. Die Art und Weise der Reduktionsteilung lehnt sich an die von amerikanischen Forschern geschilderten Vorgänge der Telosynapsis an, wo die Chromatinschnur einfach bleibt und die Doppelchromosomen

sich durch Vereinigung mit den Enden bilden (end-to-end fusion), im Gegensatz zu dem gewöhnlichen Fall der Parasynapsis, wo die doppelte Schnur der Synapsis sogleich in die haploide Anzahl zerfällt. Die erste Kernspindel legt sich quer zur Längsrichtung der Zelle und die zweite Teilung erfolgt sofort nach der ersten in beiden Schwesterkernen gleichzeitig, so daß in der Zygote vier Kerne vorhanden sind. Einer von ihnen fängt zu wachsen an und wird zum Großkern, während die drei anderen degenerieren. Eine Verschmelzung zweier sekundärer Kerne (zweite Verschmelzung CHMIELEWSKI's) findet nicht statt. Es kommt vor, daß nur zwei oder nur ein Kern degeneriert, und es wurde beobachtet, daß eine zweikernige Zygote einen zweikernigen Keimling liefert.

Diese eigentümliche Erscheinung, sowie die normalerweise auftretende Degenerierung dreier Kerne gibt dem Verfasser Veranlassung zu interessanten phylogenetischen Spekulationen, die zur Aufstellung einer Reduktionsreihe in der Familie der Conjugaten führen. Die primitivste Gruppe, die Mesotaeniaceen entwickeln in ihrer Zygote vier Keimlinge. Bei den Desmidiaceen werden noch vier Kerne ausgebildet, aber es entstehen nur zwei Keimlinge mit je einem Kern, so daß in dieser Gruppe zwei Kerne degenerieren. Bei den Zygnemaceen endlich werden zwar noch die zwei Kernteilungen ausgeführt, aber drei von den entstandenen vier Kernen degenerieren, und als Anklang an die Verhältnisse bei den anderen Gruppen tritt hier und da noch eine Zygote mit zwei oder drei Kernen auf. Eine weitere Stütze seiner Ansicht erblickt der Verfasser in der Orientierung der Kernspindel der heterotypischen Teilung. Nach den vorhandenen Figuren schließt er, daß sie auch in den anderen Gruppen quer zur Längsrichtung der Zellen liege.

*Spirogyra* unterscheidet sich von *Zygnema* dadurch, daß bei ihr der Nucleolus der alleinige Träger des Chromatins ist, und demgemäß aus ihm die Differenzierung der Chromosomen erfolgt.

Nach TRÖNDLE's Untersuchung geht bei ihr die Reduktionsteilung nach zwei verschiedenen Typen vor sich. *Sp. calospora* und *Sp. longata* führen die Reduktion erst beim zweiten Teilungsschritt aus, und unterscheiden sich dadurch wesentlich von den anderen im Pflanzenreich beobachteten Fällen, *Sp. neglecta* dagegen folgt dem allgemeinen Typus und reduziert bereits beim ersten Teilungsschritt. Im allgemeinen Teil kommt der Autor, was die phylogenetische Ableitung von *Spirogyra* anbelangt, zu denselben Ergebnissen wie KURSSANOW.

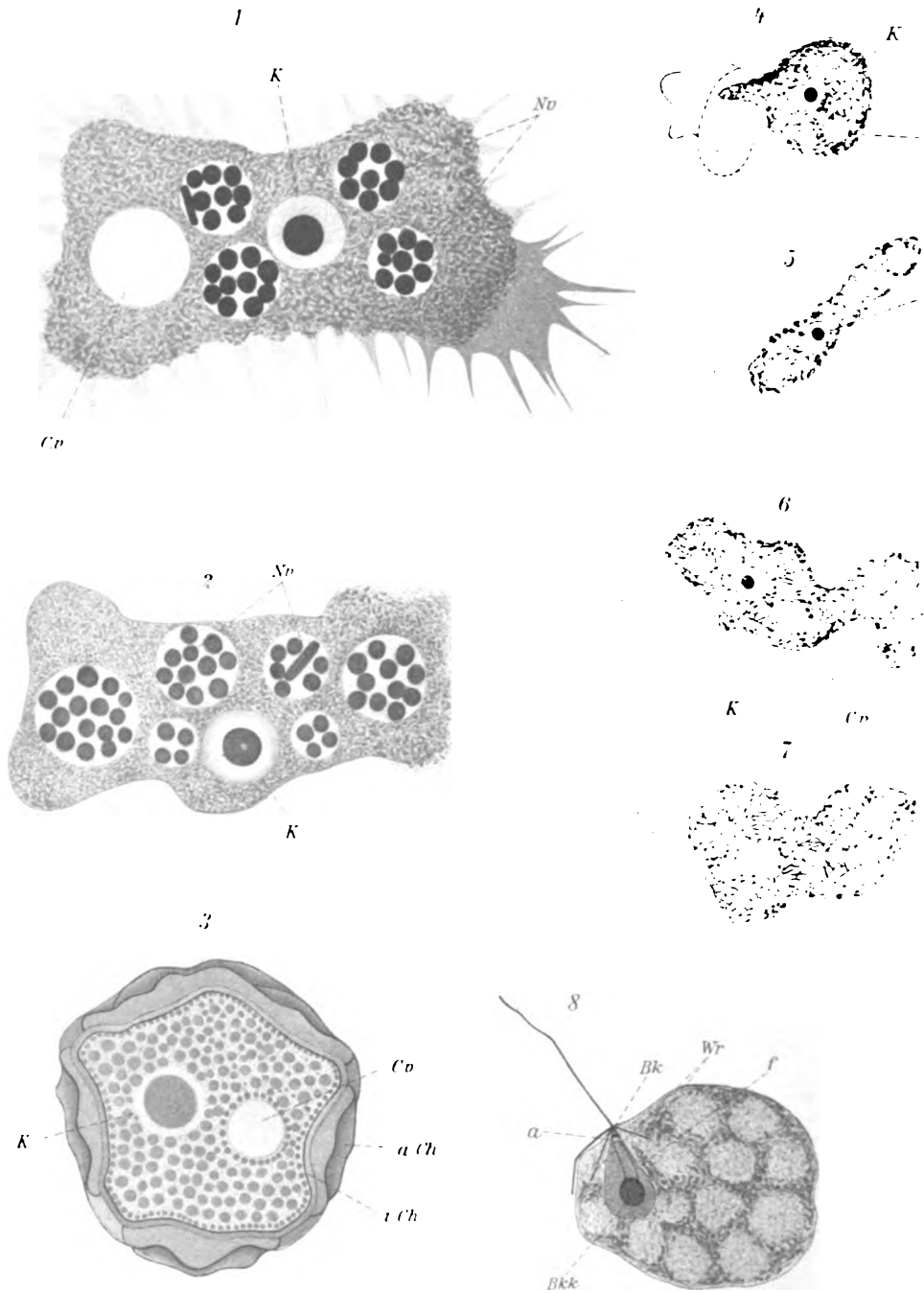
Der dritte Teil der Arbeit beschäftigt sich mit der Bedeutung der Synapsis. Dieser Zustand tritt bei *Spirogyra* nie im Verschmelzungskern, sondern in den Gametenkernen vor der Copulation auf, wobei seine einzelnen Phasen sehr genau mit den von GRÉGOIRE beschriebenen übereinstimmen. Es ist klar, daß dann der Zweck der Synapsis nicht die Verschmelzung von väterlichem und mütterlichem Chromatin sein kann, und Verfasser glaubt sich berechtigt auch der Synapsis der Prophase der heterotypischen Teilung diese Bedeutung abzuspochen, und meint, sie sei auch bei der Bildung der bivalenten Chromosomen nicht beteiligt.

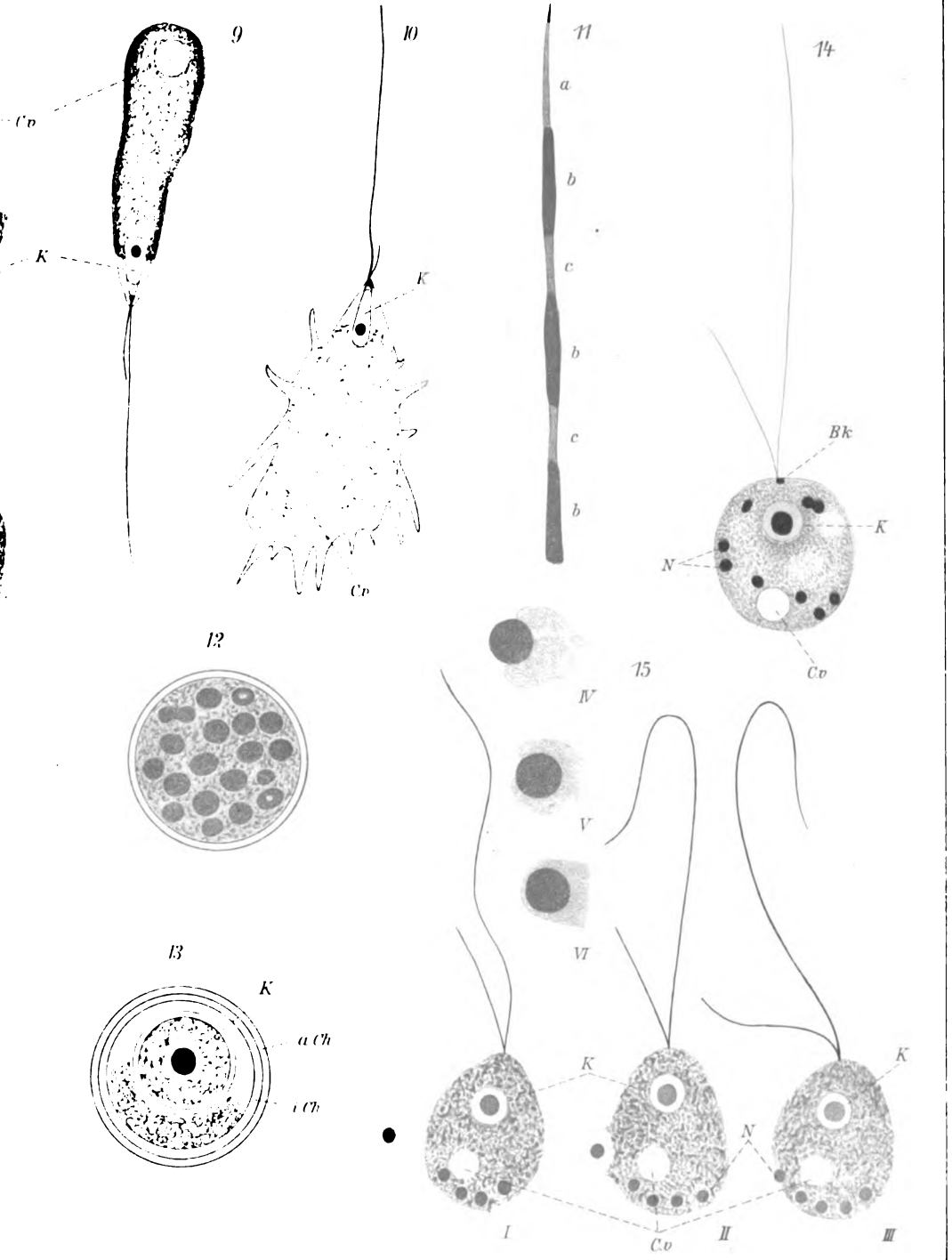
F. SCHNEIDER (Berlin).

### **Berichtigung.**

**Article de A. GUILLERMOND, Nouvelles observations sur la sexualité des Levures (Bd. 28 Heft 1 p. 69): Légende de la Figure E ligne 1, au lieu de germination des spores dans *Torulaspora Delbrückii*, lire: germination des spores dans *Torulaspora Rosei*.**

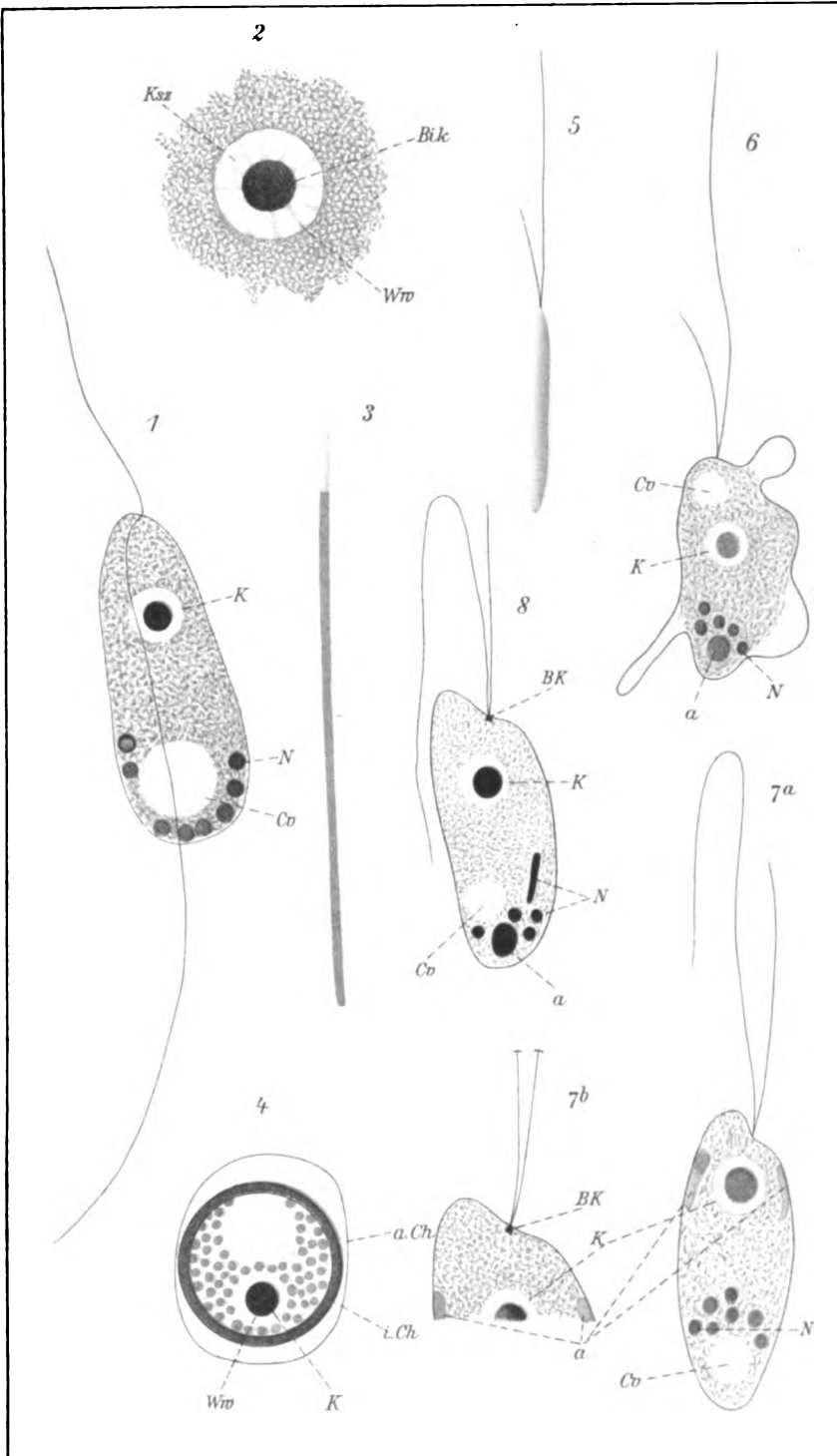






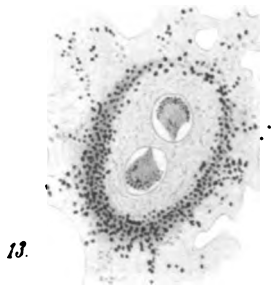
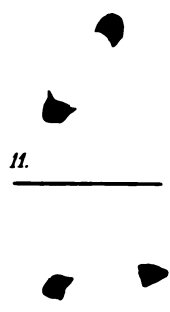
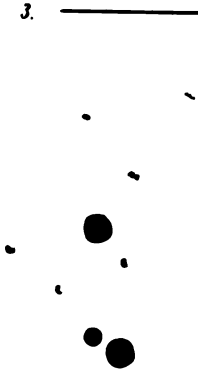
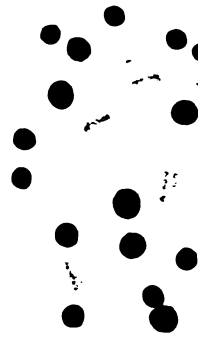
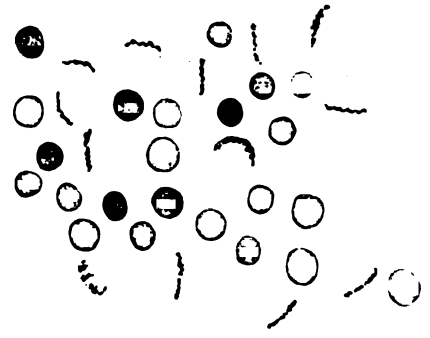
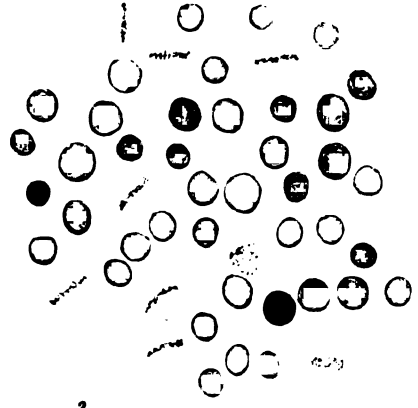
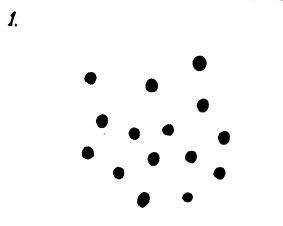
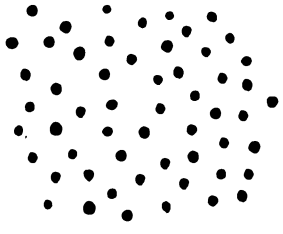


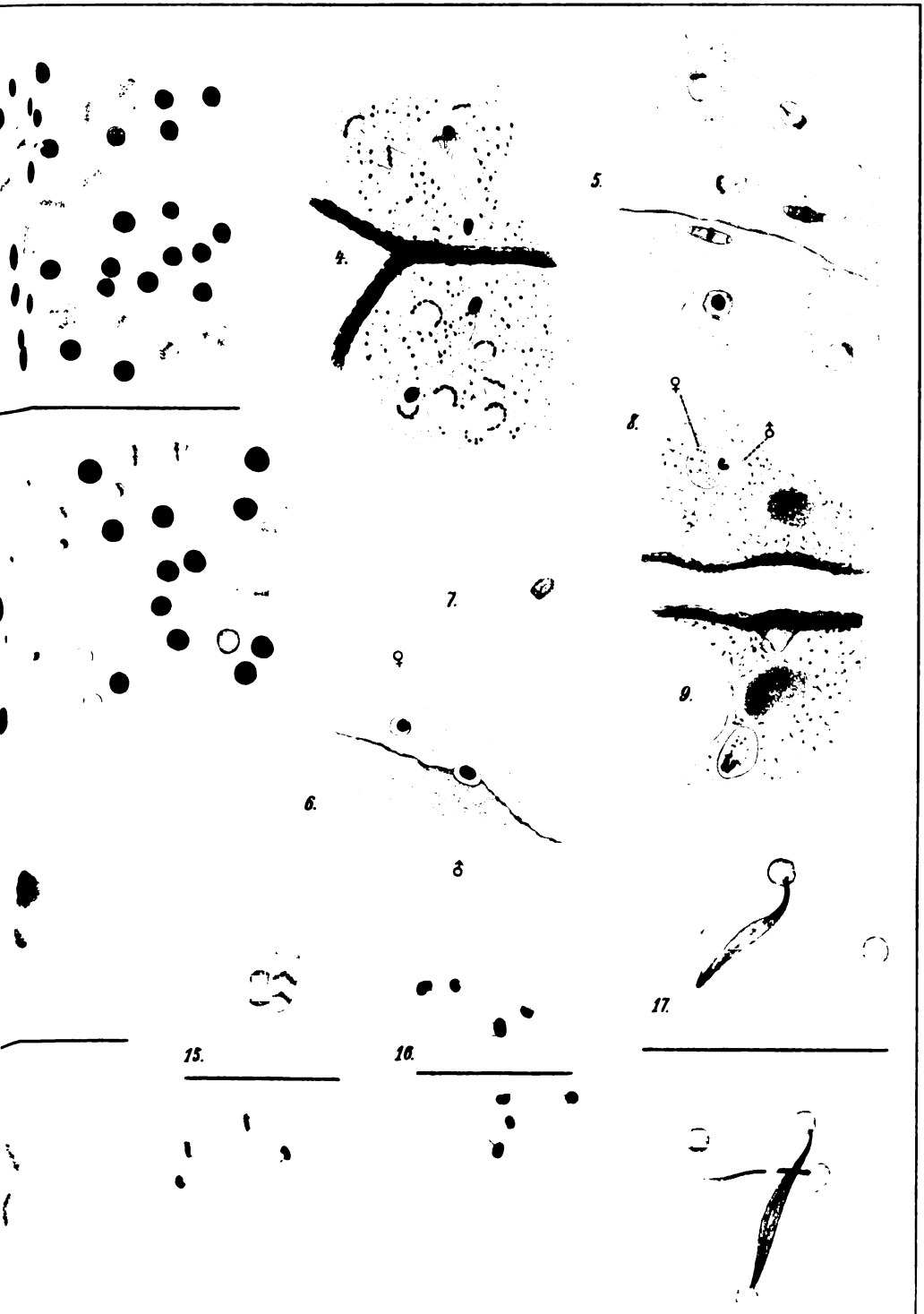






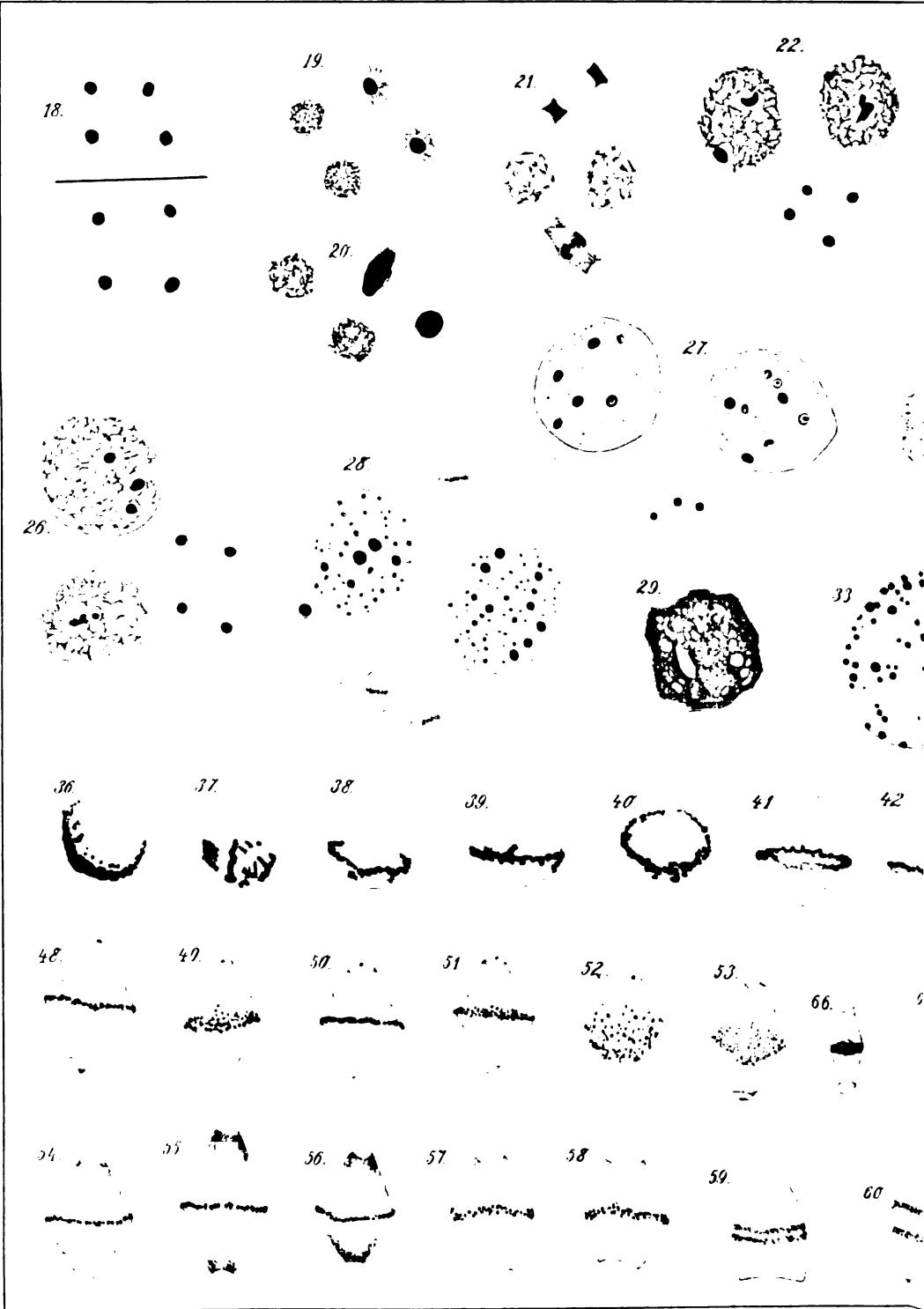




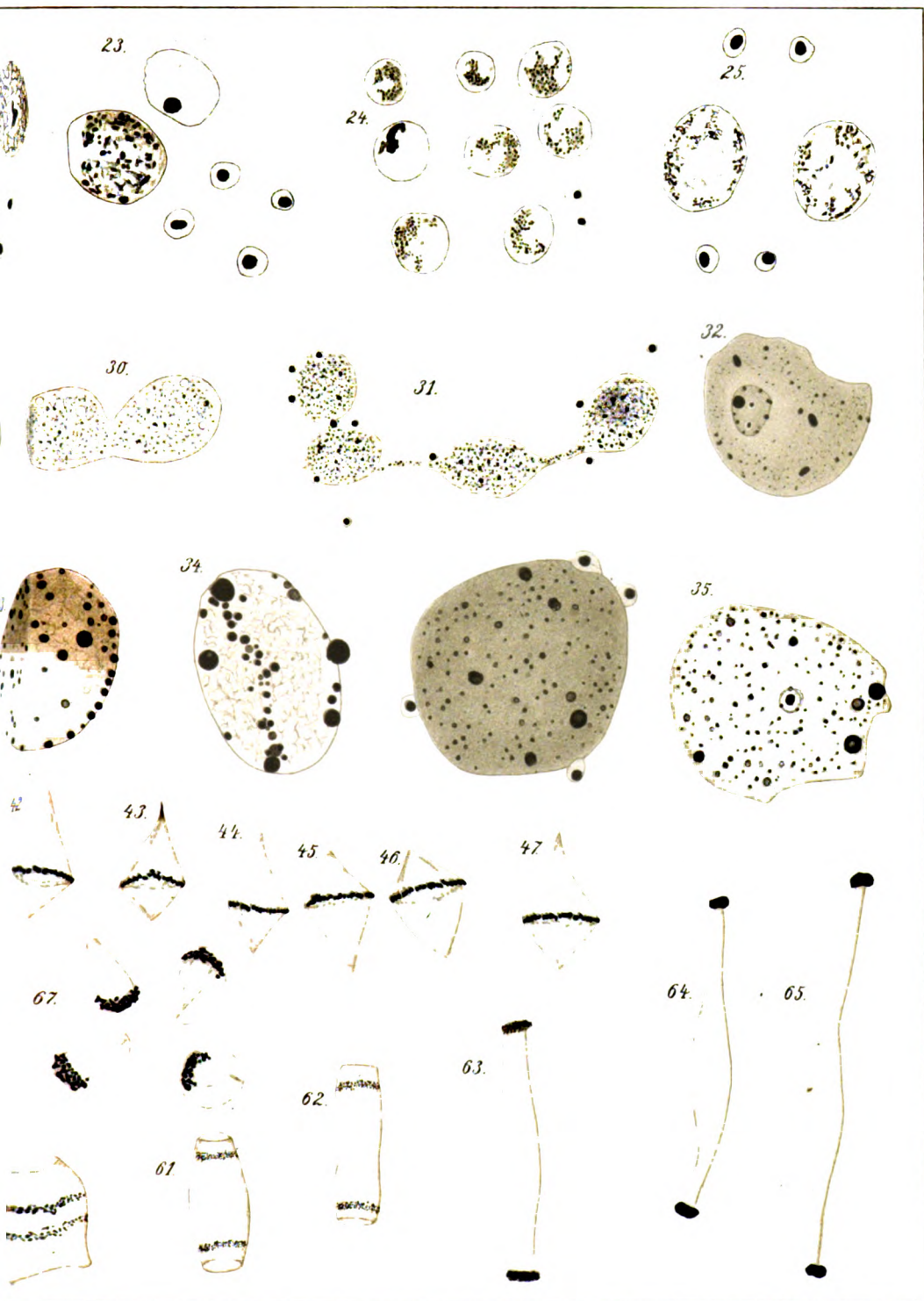


















71.



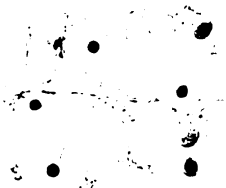
72.



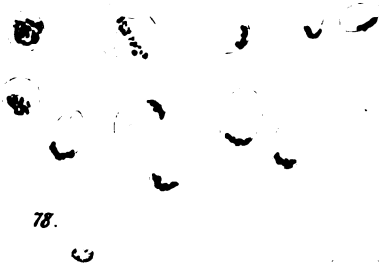
73.



74.



78.



79.



80.



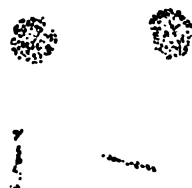
84.



85.



86.



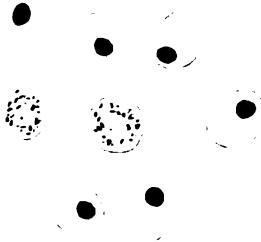




87.



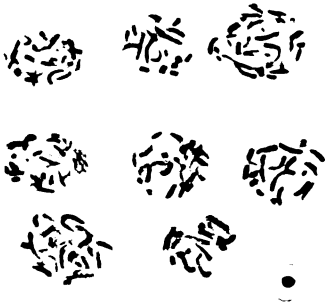
88.



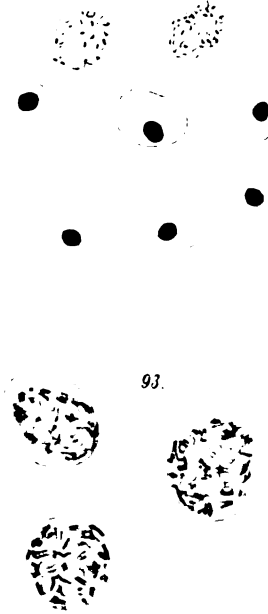
89.



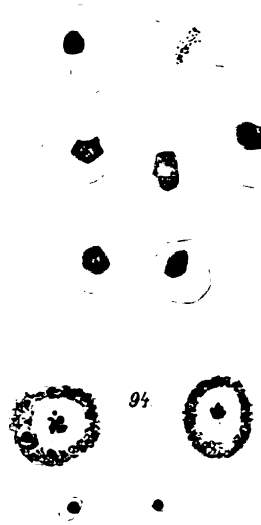
92.



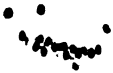
93.



94.



97.



98.



100.



102.



104.



99.



101.



103.

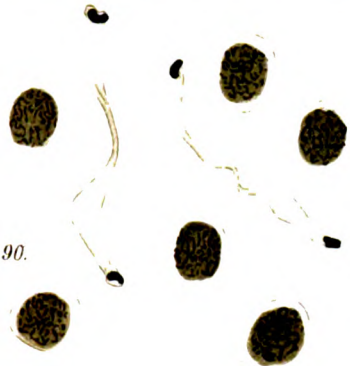


105.





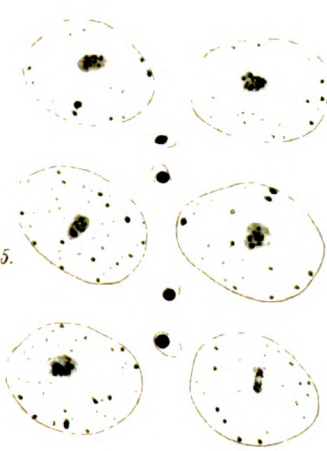
90.



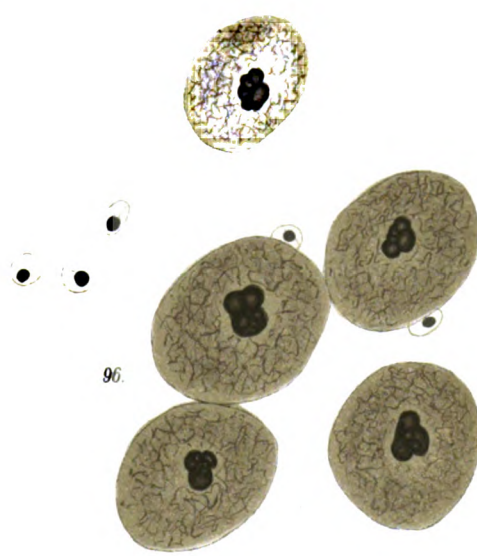
91.



95.



96.



106.



107.



108.



109.



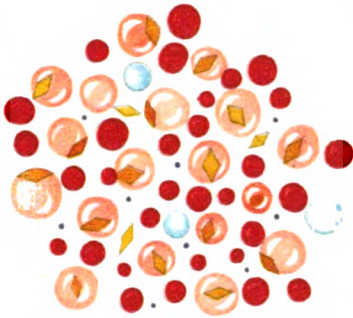




1.



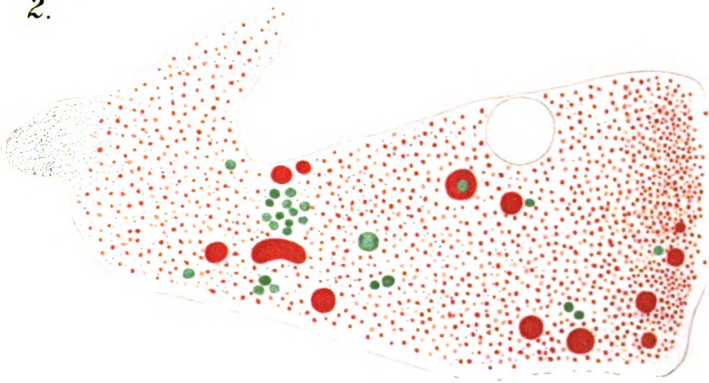
3.

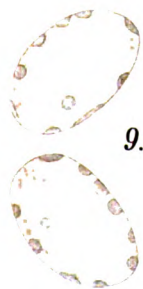
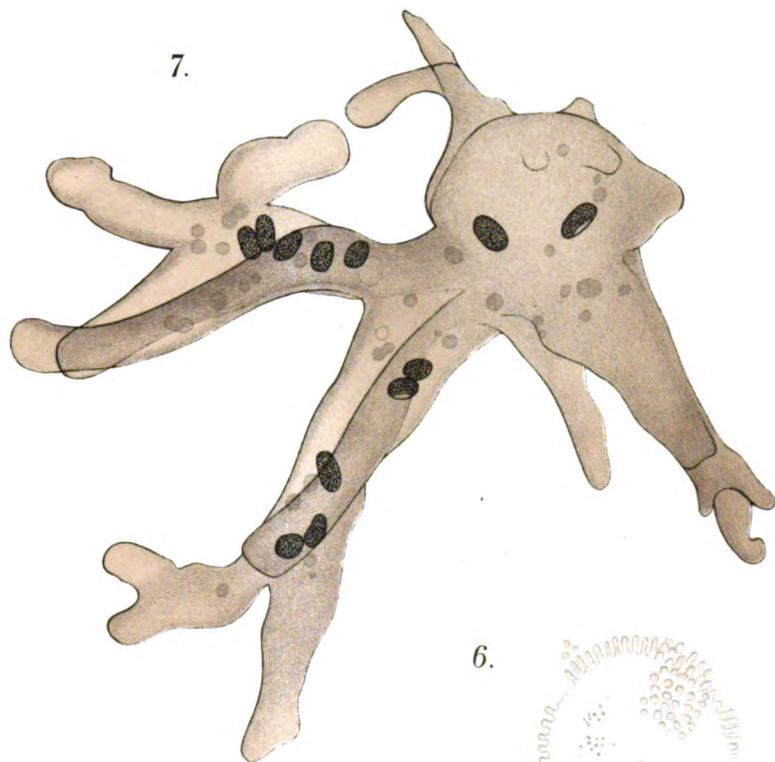


4.



2.



















Princeton University Library



32101 074861590

