



## 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.

Princeton University Library



32101 074861731

8852  
.128  
v. 42

Library of



Princeton University.

Presented by  
Charles Williston M<sup>r</sup>. Alpin.  
Class of '88.









Pr

Max

**Archiv**  
für  
**Protistenkunde**

Begründet von

**Fritz Schaudinn**

herausgegeben von

**Max Hartmann** und **Adolf Pascher**

Berlin

Prag

**42. Band**

Mit 76 Abbildungen im Text und 19 Tafeln



Jena

Verlag von **Gustav Fischer**

1921

.....  
**Alle Rechte vorbehalten.**  
.....

# Inhaltsübersicht.

## Erstes Heft.

(Ausgegeben am 12. Januar 1921.)

Abhandlungen:	Seite
PRATJE, ANDRÉ: Noctiluca miliaris SURIRAY. Beiträge zur Morphologie, Physiologie und Cytologie. I. Morphologie und Physiologie. (Beobachtungen an der lebenden Zelle.) (Mit Tafel 1—5 und 9 Textfiguren) . . .	1
PRELL, HEINRICH: Zur Theorie der sekretorischen Ortsbewegung. I. Die Bewegung der Cyanophyceen. (Mit 11 Textfiguren) . . . . .	99
—: Zur Theorie der sekretorischen Ortsbewegung. II. Die Bewegung der Gregarinen . . . . .	157
<b>Kleinere Mitteilungen:</b>	
Voss, HERMANN von: Monocystis naidis n. sp., eine neue Cölomgregarine der Oligochäten . . . . .	176

## Zweites Heft.

(Ausgegeben am 15. Februar 1921.)

Zur Cellulose (1921)

Abhandlungen:	
REICHENOW, EDUARD: Die Hämococcidien der Eidechsen. Vorbemerkungen und I. Teil: Die Entwicklungsgeschichte von Karyolysus. (Mit Tafel 6—13 und 17 Textfiguren) . . . . .	179
SCHILLING, CLAUDIUS: Eine polymorphkernige Amöbe. (Mit 3 Textfiguren) . .	292
<b>Besprechungen:</b>	
KÖHN, A.: Untersuchungen zur kausalen Analyse der Zellteilung. I. Teil: Zur Morphologie und Physiologie der Kernteilung von Vahlkampfia bistadialis. (Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 46 1920.) Bespr. von KARL BELAR . . . . .	299
DOBELL, C. CL. and M. W. JEPPI: A study of the diverse races of Entamoeba histolytica, distinguishable from one another by the dimensions of their cysts. (Parasitology Vol. 10 1918.) Bespr. von KARL BELAR	301
BRUG, S. L.: Endolimax Williamsi: The amoeboid form of the jodinecysts (The Indian journal of medical research Vol. VI Nr. 3, Jan. 1919.) Bespr. von KARL BELAR . . . . .	302
MATHIS, C. et L. MERCIER: La schizogonie chez les entamibes de l'homme. (Bull. Soc. Path. Exot. Vol. 10 1917 p. 311.) Bespr. von KARL BELAR	303

**(RECAP)**

5252  
128  
Bd 42  
(1921)

185445

	Seite
<b>METZNER, P.:</b> Zur Mechanik der Geißelbewegung. (Biol. Centralbl. Bd. 40 1920.) Bespr. von <b>KARL BÉLAR</b> . . . . .	303
<b>DOFLEIN, F.:</b> Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. X. Über <i>Polytomella agilis</i> ARAGÃO, nebst Bemerkungen über die Kernteilung bei den Protozoen und den Stoffwechsel der Zuckerflagellaten. (Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. 41 1918.) Bespr. von <b>KARL BÉLAR</b> . . . . .	304

### Drittes Heft.

(Ausgegeben am 5. April 1921.)

#### Abhandlungen:

<b>STEMPELL, W.:</b> Haplosporidienstudien. I. Neue und wenig bekannte Parasiten aus <i>Herpetocypris strigata</i> O. F. MÜLL. (Mit 5 Textfiguren) . . .	307
<b>BUCHNER, PAUL:</b> Studien an intracellularen Symbionten. III. Die Symbiose der Anobiinen mit Hefepilzen. (Mit Tafel 14 und 4 Textfiguren) .	319
<b>REULING, F. u. E. RODENWALDT:</b> <i>Giardia</i> — <i>Lambli</i> a? (Mit 2 Textfiguren)	337
<b>REULING, FRITZ:</b> Zur Morphologie von <i>Trichomonas vaginalis</i> DONNÉ. (Mit Tafel 15 und 4 Skizzen) . . . . .	347
<b>BUSCH, WERNER:</b> Studien über Ciliaten des Nordatlantischen Ozeans und Schwarzen Meeres. I. (Mit Tafel 16 u. 17 und 13 Textfiguren) .	364
<b>LEBCHÉ, MARTIN:</b> Die Coccidiose der Schafe. (Mit Tafel 18) . . . . .	380

#### Kleinere Mitteilungen:

<b>WEISSENBERG, RICHARD:</b> Zur Wirtsgewebsableitung des Plasmakörpers der <i>Glugea anomala</i> -Cysten. (Mit Tafel 19) . . . . .	400
<b>PRATJE, ANDRÉ:</b> Die verwandtschaftlichen Beziehungen der Cystoflagellaten zu den Dinoflagellaten. Zugleich ein Referat über KOWOID's neue <i>Noctiluca</i> -Arbeit (1920). (Mit 8 Textfiguren) . . . . .	422

#### Besprechungen:

<b>TAUTE, M. u. F. HUBER:</b> Die Unterscheidung des <i>Trypanosoma rhodesiense</i> vom <i>Trypanosoma brucei</i> . (Arch. f. Schiffs- u. Tropenhyg. Bd. 24 1919.) Bespr. von <b>KARL BÉLAR</b> . . . . .	439
<b>CHATTON, EDOUARD:</b> Les cnidocystes du Peridinien <i>Polykrikos schwartzi</i> BÜTSCHLI. Structure. Fonctionnement. Autogenèse. Homologie. (Arch. de Zool. exper. et gen. T. 54 p. 157 1914.) Bespr. von <b>KARL BÉLAR</b>	440
<b>DOBELL, CLIFFORD C. and A. PRINGLE JAMESON:</b> The Chromosome cycle in <i>Coccidia</i> and <i>Gregarines</i> . (Proc. of the Royal Soc. London Ser. B Vol. 89 1917.) Bespr. von <b>KARL BÉLAR</b> . . . . .	441
<b>JAMESON, A. P.:</b> The chromosome cycle of <i>gregarines</i> , with special reference to <i>Diplocystis schneideri</i> KUNSTLER. (Quart. Journ. micr. science Vol. 64 1920.) Bespr. von <b>KARL BÉLAR</b> . . . . .	442
<b>BASTIN, A.:</b> Contribution à l'étude des <i>Gregarines monocystidées</i> . (Bull. biol. de la France et de la Belgique Tom. 53 1919.) Bespr. von <b>KARL BÉLAR</b>	444
<b>BUDER, JOH.:</b> Zur Biologie des <i>Bakteriopurpurinus</i> und der Purpurbakterien. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 58 p. 525 1919.) Bespr. von <b>KARL BOHNSCH</b>	444



Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.

***Noctiluca miliaris* SUBIBAY.**  
**Beiträge zur Morphologie, Physiologie und Cytologie.**

**I. Morphologie und Physiologie.**  
**(Beobachtungen an der lebenden Zelle.)**

Von

Dr. phil. nat. et med. **Andre Pratje.**  
Zoologisches Institut der Universität Breslau.

(Hierzu Tafel 1—5 und 9 Textfiguren.)

**Inhaltsübersicht.**

	Seite
A. Einleitung und Geschichte . . . . .	2
B. Morphologie und Physiologie der agamen Zelle . . . . .	5
I. Die Membran und die peripheren Organellen . . . . .	5
a) Die Membran . . . . .	5
Abwerfen der Hüllschicht (Regeneration) . . . . .	7
b) Die Organellen . . . . .	8
1. Das Staborgan . . . . .	8
2. Das Peristom . . . . .	11
3. Der Tentakel (Bandgeißel) . . . . .	11
Bewegung des Tentakels . . . . .	12
4. Zahn und Lippe . . . . .	14
5. Die Fadengeißel . . . . .	15
II. Protoplasmastruktur . . . . .	15
a) Plasmanets . . . . .	16
b) Zentralplasma . . . . .	20
III. Der Kern . . . . .	21
IV. Der Zellsaft . . . . .	22
V. Über das Vorkommen von Fett bei <i>Noctiluca</i> . . . . .	22
a) Bisherige Beobachtungen über Fett bei Protozoen . . . . .	23
b) Fett bei <i>Noctiluca</i> . . . . .	24

	Seite
1. Versuche . . . . .	25
$\alpha$ ) Lösungsversuche . . . . .	25
$\beta$ ) Färbungsversuche . . . . .	29
2. Deutung der Versuche . . . . .	32
$\alpha$ ) Ätherische Öle . . . . .	32
$\beta$ ) Lipoide . . . . .	33
$\gamma$ ) Cholesterinester . . . . .	34
$\delta$ ) Neutralfette . . . . .	36
3. Verbreitung des Fettes in der Zelle . . . . .	36
4. Entstehung des Fettes . . . . .	39
5. Bedeutung des Fettes . . . . .	43
VI. Biologie und Physiologie . . . . .	45
a) Lebensbedingungen . . . . .	45
b) Ernährung . . . . .	46
c) Inanitionerscheinungen . . . . .	48
d) Leuchten . . . . .	53
C. Fortpflanzungserscheinungen . . . . .	58
I. Teilung und Schwärmerbildungsteilungen . . . . .	58
a) Zellteilung . . . . .	58
b) Schwärmerbildungsteilungen . . . . .	63
II. Die freien Schwärmer . . . . .	67
III. Plasmogamie und Copulation . . . . .	74
a) Beobachtungen . . . . .	75
b) Kritik . . . . .	80
D. Zusammenfassung und Ergebnisse . . . . .	84
Literaturverzeichnis . . . . .	88
Tafelerklärung . . . . .	95

## A. Einleitung und Geschichte.

*Noctiluca miliaris*, der Organismus, welcher die Hauptursache des Meerleuchtens in den nordischen und vielen anderen Meeren darstellt, ist das Objekt von schon sehr zahlreichen eingehenden Untersuchungen gewesen. Ich habe noch einmal die gesamte über *Noctiluca* und die Cystoflagellaten erschienene Originalliteratur in einem Verzeichnis zusammengestellt (I, S. 88—91), welches nicht weniger als 70 Nummern aufweist. Auf die ältere Literatur näher einzugehen, kann ich mir versagen, da BÜTSCHLI (I, 1885 a) dieses bereits in ausgezeichneter Weise in seiner Bearbeitung der Protozoen in BRONN'S Klassen und Ordnungen des Tierreichs getan hat. Seitdem sind noch eine Anzahl Arbeiten erschienen: PLATE (I, 1889) macht einige kurze Bemerkungen über *Noctiluca*, über ihre Conjugation und das durch *Noctiluca* hervorgerufene Meerleuchten. Auf einige

seiner Beobachtungen werde ich weiter unten kurz zurückkommen. POUCHET machte (I) 1888 und 1889 einige kurze Mitteilungen in der Soc. de Biol. und in der Acad. des Sci. zu Paris. Seine Ergebnisse hat er (I) 1890 zusammenfassend dargestellt. Er hat zahlreiche kleine Beobachtungen gemacht über die Morphologie, die Neu- und Rückbildung der Organellen, über künstliche Ernährung mit gekochtem Eigelb, über Teilung, Schwärmerbildung und über den Einfluß verschiedener chemischer Mittel auf *Noctiluca*. MASSART (I, 1893) machte Experimente über die Reizbarkeit der Noctilucen, indem er den Einfluß verschiedener Reize und Chemikalien auf das Leuchtvermögen untersuchte. AURIVILLIUS (I, 1898) macht Angaben über das Vorkommen von *Noctiluca* im Skagerak. HAMBURGER (I, 1913) stellt die bisherigen Fundorte in den nordischen Meeren zusammen. EMMERLING (I, 1909) unterwirft die Eiweißstoffe einer eingehenden makrochemischen Analyse. WEITLANER (I, 1902) schildert die Erscheinungen des Meerleuchtens. Die Arbeiten von GOETHART und HENSIUS (I, 1892), TEMPÈRE (I, 1898) und BROWNE (I, 1902) standen mir nicht zur Verfügung. FAURÉ-FREMIET (I, 1910) bringt eine kurze Notiz, daß die kontraktile Fasern des Tentakels Mitochondrien seien. Die Arbeiten von ISHIKAWA (I, 1891, 1894 a u. b und 1899), CALKINS (I, 1899), DOFLEIN (I, 1900) und VAN GOOR (I, 1917 u. 1918) beschäftigen sich in der Hauptsache mit cytologischen Fragen, insbesondere mit der Kernteilung.

Trotz dieser häufigen und eingehenden Untersuchung waren noch eine große Anzahl von Problemen ungelöst, wie wir in der weiteren Arbeit im einzelnen sehen werden. Vor allem aber ist die Entwicklung und der Lebenszyklus von *Noctiluca* bisher noch ganz unbekannt.

Nicht nur die Lücken in der besonderen Morphologie, Anatomie, Physiologie, Entwicklungsgeschichte und Cytologie ließen eine Neuuntersuchung der *Noctiluca* lohnend erscheinen; auch zur Untersuchung allgemeiner Fragen und Probleme schien die *Noctiluca* ein sehr geeignetes Objekt zu sein. Schon seit längerer Zeit versucht man, die physiologischen Vorgänge der höheren Organismen auf die Funktionen der Zellen zurückzuführen. Hierzu wurden seit jeher die Protisten mit Vorliebe verwendet, da ihr Organismus aus einer einzigen Zelle besteht, welche allein lebensfähig ist, isoliert untersucht und den verschiedensten äußeren Bedingungen unterworfen werden kann. Unter den Protozoen gehört die *Noctiluca* zu den größten bekannten Formen, erreicht sie doch normalerweise eine Größe von  $\frac{1}{2}$ —1 mm Durchmesser, sogar solche von 2 mm

sollen vorkommen. Dabei tritt sie zu gewissen Jahreszeiten in großen Mengen auf und ist dann auf den biologischen Meeresstationen sehr leicht zu beschaffen. Obwohl sie ein Planktonorganismus ist, besitzt sie eine relative Widerstandsfähigkeit und läßt sich auch relativ leicht kultivieren. Ist es doch gelungen, sie 3—6 Wochen in Kulturgläschen zu halten. POUCHET (I, 1890) führte sogar Ernährung mit zerkleinertem gekochten Eigelb durch. Daß uns *Noctiluca* vielerlei Fragen, auch von allgemeinerem Interesse aufgibt, kann man auch daraus ersähen, daß CARNOY (I, 1884) in seiner „Biologie cellulaire“ die *Noctiluca* als Musterbeispiel dafür anführt, wie die verschiedenen Forschungsmethoden der Zellbiologie an einem konkreten Fall durchgeführt werden können. Unsere heutigen erweiterten Kenntnisse der Protozoenzelle, neuartige Methoden und die moderne physikalisch-chemische Betrachtungsweise der lebenden Substanz läßt außerdem manche alte Beobachtung in neuem Lichte erscheinen.

Alle diese Gesichtspunkte bestimmten mich, während eines Aufenthalts an der Biologischen Anstalt in Helgoland im Jahre 1913, die *Noctiluca* zu meinem Studienobjekt zu wählen. Die Fortsetzung und der Abschluß dieser Studien wurde leider durch den Krieg und meinen Eintritt in den Heeresdienst 5 Jahre unterbrochen. Erst im August-September 1919 konnte ich bei einem abermaligen sechswöchentlichen Aufenthalt auf Helgoland meine Untersuchungen an lebenden Organismen wieder aufnehmen.

An dieser Stelle möchte ich meinem hochverehrten Lehrer Herrn Prof. DOFLEIN meinen allerherzlichsten Dank aussprechen für die erste Anregung zur Wahl des Objektes, für die mannigfachen Ratschläge, mit denen er mich unterstützt und für das rege Interesse, welches er stets meiner Arbeit entgegengebracht hat. Vor allem aber habe ich von ihm gelernt, nicht einseitig zu werden, sondern das Objekt von den verschiedensten Seiten aus anzugreifen und die allgemeinen biologischen Probleme im Gesicht zu behalten.

Herrn Prof. HEINCKE danke ich für die mehrmalige Überlassung eines Arbeitsplatzes an der Biologischen Anstalt in Helgoland und auch den anderen Herren der Anstalt, die mir stets in jeder Weise entgegengekommen sind.

---

## B. Morphologie und Physiologie der agamen Zelle.

### I. Die Zellmembran und die peripheren Organellen.

Die älteren Autoren haben sich viel darüber herumgestritten, ob *Noctiluca* eine besondere Membran besitzt oder nicht. Die ersten Beobachter haben alle eine allseitig vorhandene Membran beschrieben; von den späteren Autoren auch QUATREFAGES, HUXLEY, DÖNITZ, VIGNAL und ROBIN; während CIENKOWSKI und BÜTSCHLI sich gegen das Vorhandensein einer besonderen Zellmembran aussprachen.

Heute hat sich unsere Auffassung über die Zellmembran grundlegend verändert. Wir wissen, daß wirklich „nackte“ Zellen überhaupt nicht existieren können, und selbst Formen wie Amöben besitzen eine Membran. Diese Membran kann allerdings außerordentlich dünn sein, bis zu  $0,6 \mu\mu$ . Solch dünne Membranen sind mikroskopisch natürlich nicht sichtbar. Trotzdem sind wir berechtigt, noch von einer Membran zu sprechen, da sie alle physikalischen Eigenschaften einer Membran besitzen. Es handelt sich um semipermeable Membranen, die für gewisse Substanzen durchlässig, für andere undurchlässig sind.

Daß wir in der äußeren Hüllschicht der *Noctiluca* nicht eine chemische Substanz vor uns haben, die ganz anders als die Substanz des übrigen *Noctiluca*-Körpers aufgebaut ist, wie etwa die Zellmembran der Pflanzen, steht wohl außer Frage. Die Hüllmembran der *Noctiluca* besteht auch aus Protoplasma, also aus Eiweißstoffen. Es gelang mir, mittels der MILLON'schen Probe eine deutliche Rotfärbung der äußersten Zellschicht zu erhalten, was zum Überfluß noch die Frage ganz einwandfrei beantwortet. Doch hindert die Beschaffenheit der Hautschicht aus Protoplasma keineswegs die Möglichkeit, daß wir trotzdem eine Membran vor uns haben.

Auch bei den Pflanzen ist übrigens die eigentliche Plasmamembran nicht die äußere aus Zellulose bestehende Zellmembran. Diese stellt hauptsächlich ein Stützorgan der protoplasmatischen Zelle dar. Erst die darunter befindliche feine Plasmamembran ist es, die für das Leben und die Funktion der Zelle von ausschlaggebender Bedeutung ist; denn sie reguliert den Stoffaustausch der Zelle.

Auf die verschiedenen bestehenden Theorien über die Natur dieser Plasmahaut will ich hier nicht näher eingehen. Die Lipoidtheorie und die Emulsionstheorie stehen auf der einen Seite, die Annahme von eiweißartigen Membranen oder einem Häutchen aus

anorganischen Kolloiden auf der anderen Seite. Ich persönlich neige zu der Ansicht, wenigstens für *Noctiluca*, daß die Zellmembran aus eiweißartigen Kolloiden besteht, in welche vielleicht Lipoide eingelagert sind. Doch ist die Zusammensetzung der Membran für unsere jetzige Betrachtungsweise nicht von ausschlaggebender Bedeutung. Manche Autoren sprechen lieber nur von einer Plasmagrenzschicht, von einer Hautschicht, anstatt von einer eigentlichen Membran. Das ist nur ein Streit um Worte. Physikalisch herrschen auf alle Fälle an der Oberfläche des Protoplasmas andere Bedingungen als im Innern, im physikalischen Sinne haben wir eine Membran vor uns.

Auch die Entstehung und Neubildung der Zellmembran ist physikalisch zu erklären. In der Physik hat das GIBBS'sche Theorem ziemlich allgemeine Anerkennung gefunden. Es besagt, daß ein gelöster Stoff positiv adsorbiert wird, wenn er die Oberflächenspannung erniedrigt; GIBBS hat diesen Satz für ein Gasgemisch abgeleitet, doch gilt er auch für flüssige Lösungen. Nun wird die Oberflächenspannung des Wassers in besonders hohem Maße durch Eiweißkörper und ihre Spaltungsprodukte, sowie durch Lipoide und Fette herabgesetzt; daher müssen diese Substanzen an der Oberfläche konzentriert werden, bis die Oberflächenspannung ihr Minimum erreicht hat. Diese Stoffe bilden die kolloidalen Oberflächenhäutchen.

An der Oberfläche, an den Teilen, welche mit dem umgebenden Wasser in Berührung stehen, tritt meist eine Gelatinierung des Protoplasmas ein, eine Art Gerinnung oder Koagulation. Dadurch wird eine noch größere Festigkeit der oberflächlichen Schicht erzeugt.

Die so entstandenen Grenzschichten sind aber immer noch Kolloide, deren Gelatinierung mehr oder weniger weit fortgeschritten ist; d. h. die eine geringere oder größere Festigkeit besitzen. Diese Kolloide behalten stets die Eigenschaft, quellbar zu sein. Sie können Wasser in sich aufnehmen oder auch abgeben, je nach den Verhältnissen der äußeren Umgebung. Die festen Gele können wieder in Sole überführt werden, eine Erscheinung, wie wir sie bei der Rückbildung der Organellen vor der Teilung und Schwärmerbildung bei *Noctiluca* beobachten können. Der umgekehrte Vorgang findet bei der Neubildung der Organellen statt. Es kann eine Adsorption und eine Einlagerung von Stoffen in die Membran stattfinden. Kurz, die physikalischen Verhältnisse der Membran sind in dauernder Veränderung, wir haben keineswegs ein starres physikalisches System vor uns.

Bei der *Noctiluca* ist die äußere Hüllmembran nicht sehr fein;

sondern im Gegenteil, sie ist ziemlich fest; denn die Noctilucen haben für Planktonorganismen eine relativ große Widerstandsfähigkeit gegenüber äußeren Einflüssen. An gewissen Teilen der äußeren Hautschicht ist die Festigkeit und die Dichte des Protoplasmas noch bedeutend größer, nämlich an den Organellen am Tentakel, im Zahn und dem Staborgan. Daß auch das Staborgan aus einer dichteren, festeren Protoplasmasubstanz besteht und nicht, wie BÜTSCHLI annahm, nur eine Hautfalte der übrigen Hautschicht darstellt, darauf werde ich im folgenden näher eingehen. Diese Organellen werden vor der Teilung und der Schwärmerbildung zurückgebildet bzw. eingezogen, d. h. die festere Protoplasmanasse wird in flüssigeres Protoplasma verwandelt, die Gele werden in den Solzustand übergeführt. Wir haben reversible Kolloide vor uns.

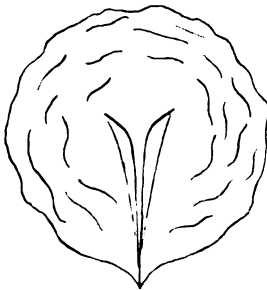
Einen augenscheinlichen Beweis für das Vorhandensein einer festeren Hüllmembran bietet auch jene Erscheinung, die bereits PLATE (I, 1889) und POUCHET (I, 1890) erwähnen, daß nämlich die *Noctiluca* auf äußere Reizung oder leichte Verletzung hin die äußere Hüllmembran abwirft, das flüssigere Protoplasma nach dem Innern zusammenzieht und sich mit einer neuen Membran umgibt (Taf. 1 Fig. 4 u. 5). Nun haben wir die abgeworfene Membran isoliert vor uns, die eine deutliche feste Beschaffenheit besitzt und in leichte Falten gelegt ist, da der innere Zelldruck zur Strafferhaltung der Membran fehlt. Dieses Abwerfen der äußeren Hüllschicht geschieht außerordentlich leicht, meist schon auf einen gelinden Druck hin, wie er z. B. durch ein aufgelegtes Deckglas erzeugt wird, welches mit nicht ganz genügend hohen Wachsfüßchen versehen ist. Doch wird diese Erscheinung nicht nur künstlich hervorgerufen, sondern man findet solche Stadien auch häufig unter den frisch aus dem Meere gefangenen Noctilucen.

Meist werden die lebenswichtigeren Organellen nicht mit abgeworfen, sondern sie bleiben im Zusammenhang mit dem übrigen *Noctiluca*-Körper, insbesondere Tentakel, Peristom und Flagellum; meist aber auch das Staborgan. Dieses ist bei der festeren Beschaffenheit der Organellen wohl verständlich, während es andererseits für den Organismus außerordentlich zweckmäßig ist, da diese Organellen für ihn von großer Bedeutung sind. Beim Abwerfen der Hülle zieht sich das feine Protoplasmanetzwerk, welches dicht unter der Hautschicht liegt, mit dem weitverzweigten Plasmanetz im Innern von der Membran zurück. Es bildet sich nun sofort eine neue Membran. Dieses kann man sich dadurch erklären, daß man annimmt, daß das flüssigere Protoplasma mit dem Wasser in

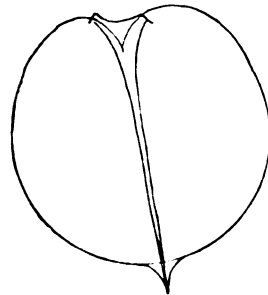


Berührung kommt und sich verschiedene Bestandteile des Plasmas und Lipoide an der Oberfläche ansammeln, um den Oberflächendruck zu vermindern, welche dann gelatiniert werden. Der so neugebildete *Noctiluca*-Körper ist natürlich viel kleiner als derjenige, aus dem er hervorgegangen ist. Daher stehen die von dem alten Körper beibehaltenen Organellen in einer ungleichen Proportion zum neuen *Noctiluca*-Körper, wobei dieser manchmal ganz absonderliche Formen annimmt (Taf. 1 Fig. 4 u. 5). Mit der Zeit nimmt das Individuum wieder an Größe zu und wir haben wieder normale Noctilucen vor uns. Es handelt sich hier wahrscheinlich um gewisse Regenerationsvorgänge und so wurden solche Stadien auch bereits von CIENKOWSKI, DÖNITZ, BÜTSCHLI und PLATE beschrieben und gedeutet. Diese Vorgänge sind äußerst zweckmäßig für den Organismus; aber andererseits können wir sie auf Gesetzmäßigkeiten der physikalischen Chemie zurückführen.

Ich konnte auch beobachten, daß das Staborgan mit abgeworfen wird und an der abgeworfenen Hüllmembran sitzen bleibt (Textfig. A). Hier zeigt es sich ganz deutlich, daß das Staborgan nicht nur, wie BÜTSCHLI annahm, eine einfache Falte der gewöhnlichen Zellhaut darstellt und im übrigen nur durch die zahlreichen hier ansetzenden



Textfig. A.



Textfig. B.

Protoplasmafäden gebildet wird. Es handelt sich vielmehr um einen bedeutend festeren, stark verdickten Teil der Zellmembran. Die feinere Struktur dieser Partie ist allerdings die gleiche wie die der übrigen Hautschicht, nur an den Rändern des Staborgans kann man nichts davon erkennen.

Individuen, welche ein großes Staborgan besitzen und die sich etwas zusammengezogen haben, lassen bisweilen das Ende des Staborgans als scharfen spitzen Stachel über die übrige Körperwand hervorragen (Textfig. B). Hierbei ist es ganz augenfällig, daß das

Staborgan ein festes Gebilde darstellt, sehr viel fester ist als die übrige Zellmembran, welche an der Stelle der Hervorragung durch die Spitze des Staborgans mit emporgezogen wird. Solche Bilder machen es einem unverständlich, wie BÜTSCHLI zu seiner Behauptung kommen konnte, daß sich keinerlei membranöse Verdickung nachweisen ließe und dabei scharf gegen die früheren Autoren polemisiert, die teilweise das Staborgan schon richtig gedeutet hatten. STEIN (I, 1883) bezeichnet es z. B. als „Stabplatte“, welche Bezeichnung ich für ziemlich treffend halte.

Die Dicke und Festigkeit des Staborgans ist allerdings etwas schwankend und nicht immer so kräftig wie in den eben besprochenen Fällen. Vor der Teilung wird das Staborgan bekanntlich zurückgebildet und später bei den Tochtertieren wieder neu erzeugt. Diese Neubildung des Staborgans nach der Teilung konnte ich genau im Leben verfolgen. Die Staborgane werden von den beiden Tochtertieren meist ganz symmetrisch und synchron gebildet (Taf. 1 Fig. 6). Zahlreiche Protoplasmafäden des inneren Protoplasmanetzwerkes treten an diesen Stellen an die Körperoberfläche; die Enden legen sich nebeneinander und verschmelzen miteinander. In diesem frühen Neubildungsstadium haben wir also Verhältnisse vor uns, wie sie BÜTSCHLI für die ausgebildeten Tiere annahm. Durch die verstärkte Ansammlung des Protoplasmas entsteht eine verdickte Stelle in der übrigen Zellmembran. Wahrscheinlich lagern sich durch die Berührung mit dem umgebenden Wasser und infolge der veränderten Oberflächenspannungskräfte festere Stoffe aus dem Protoplasma an der Oberfläche ab.

Das feine Plasmanetzwerk, welches sich an der Oberfläche des *Noctiluca*-Körpers befindet, hat BÜTSCHLI (I, 1885 a) eingehend beschrieben. Die Seiten dieser polygonalen Maschen sind nicht immer gleich lang, sondern wir finden an manchen Stellen der *Noctiluca*-Oberfläche auch ganz langgestreckte Maschen. Ihre Gestalt hängt nämlich ganz von den Plasmasträngen und Fäden ab, welche vom Körperinnern an die Oberfläche herantreten. Die letzten Ausstrahlungen dieser Plasmazüge setzen meist in den Schnittpunkten des oberflächlichen Plasmanetzes an. Ich habe den Eindruck, daß dieses oberflächliche Maschenwerk sich direkt unter der eigentlichen Körpermembran befindet, welche ihrerseits eine mehr gleichmäßige Struktur besitzt.

Zu dieser Annahme veranlaßt mich außer den oben dargestellten Gesichtspunkten auch die Beobachtung, daß beim Absterben der Zellen die Zellmembran ohne Plasmanetz erhalten bleibt, höchstens

mit einigen daraufsitzenden Fetttropfchen, während sich das feine Plasmanetz der Oberfläche zusammen mit den inneren Plasmazügen nach dem Zentralplasma zurückzieht. Die gleiche Erscheinung konnten wir bereits oben bei lebenden Organismen beobachten, welche ihre äußere Hülle abwerfen und Regenerationsstadien bilden.

Zu beiden Seiten des Staborgans befindet sich oft eine dichtere Protoplasmaansammlung. Dieses Plasma ist bisweilen von zahlreichen kleinen Vakuolen durchsetzt.

Die äußere Schicht der *Noctiluca* ist bei stürmischem Wetter oft ziemlich stark gefaltet, so daß die Tiere ein ganz unregelmäßiges Aussehen haben und bisweilen die absonderlichsten Formen bilden. Das konnte ich jedesmal an frisch gefangenen Tieren beobachten, wenn draußen stürmisches Wetter geherrscht hatte. Setzte ich solche Individuen in Kulturgefäße, so war bereits nach wenigen Stunden der innere Zelldruck wieder hergestellt und die Tiere hatten ihr normales rundliches Aussehen wieder erlangt.

Nachdem wir die allgemeine äußere Membran und das Staborgan bereits besprochen haben, bleibt uns noch übrig, über die Organellen in der Gegend des Peristoms einige Bemerkungen und Beobachtungen mitzuteilen.

Ich benutze diese Gelegenheit, um einige Abbildungen des ganzen Organismus zu geben, und zwar in der Ansicht von verschiedenen Seiten (Taf. 1 Fig. 1—3), um so das Verständnis des Baues der *Noctiluca* und der gegenseitigen Lage der einzelnen Organellen zu erleichtern. Der Hauptgrund hierzu war für mich die Tatsache, daß die Abbildungen, welche die meisten Lehrbücher von der *Noctiluca* geben, ziemlich ungenügend sind und keine klare Vorstellung von dem Bau dieser Tiere geben. Teils sind die Bilder sehr stark schematisiert, teils anscheinend nach konserviertem Material gezeichnet, an welchen die Strukturen nur noch mit Mühe zu erkennen sind. Ich erwähne nur einige Beispiele weit verbreiteter Bücher: HERTWIG (II, 1916) gibt in seinem Lehrbuch der Zoologie auf p. 190 eine Abbildung im Anschluß an CIENKOWSKI, bei welcher das Staborgan gar nicht dargestellt ist und nach der man von dem Peristom, Zahn und Lippe, von der Insertion des Tentakels und der Fadengeißel kaum eine richtige Vorstellung bekommt. Ähnlich liegen die Verhältnisse in der Darstellung im DOFLEIN'schen Lehrbuch der Protozoenkunde (I, 1916 p. 634). Die Abbildung in STEUER, Planktonkunde (II, 1910 p. 295) läßt Einzelheiten vermissen. VERWORN (II, 1915 p. 305) gibt in seiner „Allgemeinen Physiologie“ eine Weiß-schwarz-Zeichnung, auf der jene Organellen auch nicht

deutlich zu erkennen sind. Leider fehlt jegliche Angabe, wie diese Abbildung entstanden ist. Ist sie nach dem Leben gezeichnet oder auf Grund anderer Bilder, soll es ein leuchtendes Exemplar darstellen, ein Tier im Dunkelfeld, oder eine „negative“ Darstellung eines Individuums im durchfallenden Licht? Dies letztere scheint mir das wahrscheinlichste.

Die Abbildungen bei BÜTSCHLI (I, 1885 a) in BRONN'S Klassen und Ordnungen des Tierreichs geben zwar alle Einzelheiten ziemlich einwandfrei wieder, geben aber doch keine ganz genügend klare Vorstellung des lebenden Organismus. Die besten Abbildungen hat bisher wohl ROBIN (I, 1878) gegeben, die aber anscheinend ziemlich wenig bekannt geworden sind.

Das Peristom erscheint auf der Abbildung von BÜTSCHLI (I, 1885 a, Taf. 49 Fig. 14 b und I, 1885 b, Taf. 28 Fig. 34) wie eine Art Kragen, während es in Wirklichkeit nur eine Einsenkung der Kugeloberfläche darstellen soll, ähnlich der Einsenkung bei einer Aprikose oder einem Pflrsich. So senkrecht wie in BÜTSCHLI'S Abbildung sind die Seitenwände dieser Einbuchtung nicht immer, sondern meist mehr oder weniger flach. Betreffs der Lage der eigentlichen Mundöffnung (Cytostom) kann ich im wesentlichen die Beobachtungen BÜTSCHLI'S (I, 1885 a p. 1055) bestätigen. Sie liegt nämlich im Grunde des Peristoms und nimmt fast die ganze Länge ihres Grundes ein (Taf. 1 Fig. 3). Sie stellt also einen ganz langgestreckten Spalt dar, welcher vorn in der Nähe der sog. „Lippe“ zu beginnen scheint. Bei bestimmter Lage des *Noctiluca*-Körpers kann man in die Tiefe des Peristoms hineinschauen.

Die sog. „Bandgeißel“ oder der „Tentakel“ ist bereits genau von BÜTSCHLI (I, 1855 a p. 1055 ff. und I, 1885 b p. 572) beschrieben worden, so daß ich keine neuen Beobachtungen mehr hinzuzufügen habe. Namentlich das proximale Ende hat eine besonders harte Membran, die ihm eine ziemlich feste Beschaffenheit verleiht. Infolge dieser Starrheit und Steifheit kommt es gelegentlich vor, daß der ganze Tentakel in der Nähe seiner Basis abbricht und nur ein kurzer Stumpf übrig bleibt.

Die Neubildung des Tentakels nach der Teilung konnte ich in zahlreichen Fällen beobachten (Taf. 4 Fig. 30 u. 31). Er bildet sich aus der „Sphäre“, jener Protoplasmamasse, die bei der Teilung eine Rolle gespielt hat. Auch ISHIKAWA (I, 1899 p. 247) konnte bereits die Entstehung der Bandgeißel aus der „Sphäre“ oder, wie er es nennt, dem „Archoplasma“ feststellen. Zuerst bildet sich ein kleiner dicker Fortsatz, der die gleiche Struktur besitzt wie das

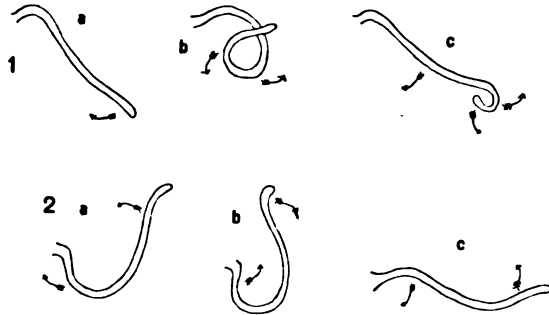
Protoplasma der Sphäre, von einer Querstreifung ist noch nichts zu erkennen. Allmählich wird dieser Fortsatz immer schmaler und länger, und nach ca. 12—24 Stunden hat er seine volle Länge erreicht und inzwischen auch seine Querstreifung angenommen. Er ist nun bereits dauernd in schlängelnder Bewegung. Nach ROBIN (I, 1878) sollen die ganzen Neubildungsvorgänge in nicht ganz einer Stunde vollendet werden; diese Beobachtungen kann ich nicht bestätigen; ich fand vielmehr, daß die erforderlichen Zeiten stets bedeutend größer sind.

ROBIN sagt, daß der Vorgang der Neubildung des Tentakels in der Weise vor sich gehe, daß in dem kegelförmigen Fortsatz, der sich von dem Zentralplasma aus gebildet hat, eine Öffnung, eine Öse entsteht. Dieser ösenartige Fortsatz wächst immer mehr in die Länge; das eine Schleifenende wird dicker als das andere, endlich löst sich die dünnere Hälfte von ihrem Untergrund los. Die so entstandene Bandgeißel soll sich dann in die Länge strecken und bewegen. Eine derartige Entstehung des Tentakels konnte ich in keinem einzigen Falle beobachten, obwohl ich eine große Anzahl von Teilungen genau verfolgen konnte. Ich fand vielmehr, daß die erste warzenartige Erhebung immer mehr in die Länge wächst und direkt zur Bandgeißel wird, ohne daß vorher die von ROBIN beschriebene Öse sich bildet (Taf. 4 Fig. 30 u. 31). Auf diese Neubildungsvorgänge werde ich bei der Besprechung der Teilung noch zurückkommen.

Wie die Neubildung des Tentakels konnte ich auch seine Rückbildung vor der Teilung zur Ausbildung des sog. „Ruhezustandes“ beobachten. Er wird nicht, wie ROBIN (I, 1878) vermutet, einfach abgeworfen, sondern vielmehr langsam zurückgebildet und eingezogen (Taf. 1 Fig. 8 d—f). Zuerst geht die Querstreifung verloren, man bemerkt nur noch undifferenziertes, granuliertes Protoplasma. Allmählich wird die Bandgeißel immer kürzer (Fig. 8 d u. e) und schließlich sind keinerlei Reste mehr zu erkennen. Es ist augenscheinlich eine Verflüssigung der Protoplasteile, besonders der membranartigen Verdickungen des Tentakels eingetreten und dieses flüssigere Protoplasma dann von dem Zentralplasma der Zelle aufgenommen worden.

Die Bandgeißel ist meistens in einer trägen Bewegung. Bald liegt sie ganz in das Peristom eingeschlagen, bald wird sie weit herausgestreckt. Die Zahl der Bewegungen beträgt meistens 2—4 in der Minute, doch ist die Geschwindigkeit manchmal etwas größer, so konnte ich 8—9 Schlag in der Minute zählen. Ich habe einige

Skizzen einiger aufeinanderfolgender Stadien der Bewegung angefertigt, die ich in Textfig. C wiedergebe; und zwar in der Ansicht von oben (1a—c) und in der Ansicht von der Seite (2a—c). Von oben erkennt man eine allmähliche Einrollung des distalen Endes (1a u. b); darauf streckte es sich wieder aus (1b u. c) und der ganze Tentakel schlägt ein wenig nach unten (1c u. a). Von der Seite gesehen beobachtet man deutlich das Einschlagen der Bandgeißel in das Peristom (2a u. b). Nun bewegt sich das proximale Ende nach oben, das distale nach unten (2b) und auf diese Weise streckt sich der Tentakel in die Länge und weit



Textfig. C.

aus dem Peristom heraus. Der erste Teil des Vorgangs verläuft sehr viel schneller als der letzte; im ausgestreckten Zustande tritt meist eine kurze Ruhepause ein, um dann das Spiel von neuem zu beginnen (2c u. a). Der ganze Vorgang macht den Eindruck einer Suchbewegung. Eine nennenswerte Fortbewegung erfolgt durch diese Geißelbewegung nicht. Doch konnte ich in meinen Kulturen beobachten, daß das Tier durch eine lebhafte Bewegung des Tentakels (8—9 Schlag in der Minute) in eine langsame Rotation gerät. Auch diese Erscheinung möchte ich als Suchbewegungen deuten; denn durch die Rotation kommt die Peristomgegend und der Tentakel mit den verschiedensten Partien des umgebenden Mediums in Berührung. Eine wesentliche örtliche Fortbewegung ist mit der Rotation jedoch nicht verbunden. Zwei Individuen, welche aus einer Teilung hervorgegangen waren, und deren Bandgeißeln sich in lebhafter Bewegung befanden, lagen selbst nach mehreren Tagen immer noch an der gleichen Stelle im Kulturglase nebeneinander, wo sie entstanden waren.

Ich bin der Ansicht, daß die *Noctiluca* überhaupt keine aktiven Schwimmbewegungen macht, weder durch Tentakel- oder Geißelbewegung, noch durch Kontraktion des Körpers und des Peristoms. Das Schwimmen an der Oberfläche erfolgt rein passiv dadurch, daß die *Noctilucen* ein geringeres spezifisches Gewicht besitzen, als das umgebende Seewasser. GOETHART u. HEINSIUS (I, 1892) und MASSART (I, 1893) haben es mit 1,014 bestimmt, während das umgebende

Medium ein spezifisches Gewicht von durchschnittlich 1,024—1,028 besitzt. Nur bei einer bewegten Wasseroberfläche werden die Tiere hierdurch etwas in die Tiefe getrieben, während sie sonst immer an der Oberfläche schwimmen. An ruhigen windstillen Tagen bedecken sie oft in einer mehrere Zentimeter dicken Schicht die Oberfläche des Meeres und bilden breite schmutzigrote Streifen, die weithin mit bloßem Auge zu sehen sind. Diese großen Ansammlungen von *Noctiluca* fand ich meistens an den sog. „Stromkanten“, also in den Gebieten des Wassers, wo die eigentliche Strömung aufhört oder wo Strömungen zusammentreffen. Das beweist uns, daß die Tierchen passiv durch den Strom fortbewegt werden und sich nun an den Ruhekanten des Stromes ansammeln. Außer durch Meeresströmungen können sie auch durch den Wind fortgetrieben werden.

An der Basis des Tentakels befinden sich zwei Falten in der Membran des *Noctiluca*-Körpers, die anscheinend eine festere Beschaffenheit als die übrige Membran besitzen und leistenartige Verdickungen darstellen. Sie verlaufen senkrecht zur Basis der Bandgeißeln und bilden so eine Stütze für sie (Taf. 1 Fig. 3). Außer diesen beiden senkrechten Falten erstreckt sich von der Basis des Tentakels in der Richtung der Mundöffnung eine kräftigere dicke Leiste, welche in einen zahnartigen Vorsprung übergeht, den sog. „Zahn“ (Fig. 3). Diese Zahnleiste liegt in einer Höhe mit der übrigen Zelloberfläche und überragt mit ihrem freien zahnartigen Fortsatz den tief sich nach unten erstreckenden Abgrund des Peristoms.

Diese leistenartige Verdickung, die sich von der Basis der Bandgeißel bis zum Zahn erstreckt, konnte ich bei allen lebenden, vegetativen agamen Individuen beobachten, während sie an konservierten Exemplaren, wie die anderen Peristomorgane, häufig nur mit Mühe zu erkennen waren. Das erklärt die Angabe von BÜTSCHLI (I, 1885 a p. 1058). Der sog. „Zahn“ besitzt meist drei Spitzen (Taf. 1 Fig. 3); doch können sie auch weniger ausgeprägt sein (Fig. 1). Diese Spitzen der Zahnleisten liegen nicht ganz in einer Ebene, wie man aus der Seitenansicht erkennt (Fig. 2), auf welcher gleichzeitig die „überragende“ Stellung des Zahnes deutlich hervortritt.

Auch der gegenüberliegende andere obere Rand der Peristomwand ist manchmal leistenartig verdickt und erstreckt sich bis an die Basis der Bandgeißel (Taf. 1 Fig. 1 u. 3); doch ist die Verdickung und die Erstreckung nach vorn auf dieser Seite nicht immer so stark ausgebildet.



In der Nähe des Zahnes am Anfang der eigentlichen Mundöffnung sehen wir einen zungenförmigen Vorsprung, der als „Lippe“ bezeichnet wird. Er liegt etwas tiefer als der „Zahn“. Die hintere Kante dieser Lippe geht direkt in die eine Seite der Mundspalte über (Fig. 3).

Die Fadengeißel (oder „Cilie“ der älteren Autoren) scheint mir nicht direkt an dieser Lippe zu entspringen. Ich sah sie immer unter dem „Zahn“ hervorkommen (Taf. 1 Fig. 1 u. 3). Sie inseriert jedoch nicht direkt am Zahn, sondern bedeutend tiefer an der Peristomwand. Häufig liegt die Geißel in das Peristom eingeschlagen und ist dann infolge der darüber befindlichen Zahnleiste nicht zu sehen. Sie ist nicht etwa in dauernder Bewegung, sondern sie liegt lange Zeit ruhig an dieser Stelle, von Zeit zu Zeit kommt sie jedoch hervor und führt schlängelnde Bewegungen aus. Man sieht kürzere und längere Wellen über die Cilie hingleiten.

Unterhalb der ganzen Ausdehnung der Mundöffnung von der Gegend der Lippe bis zum Ende des Peristoms soll sich nach BÜTSCHLI's Erfahrungen das Zentralplasma als längliche Masse erstrecken. In einigen Fällen konnte ich die gleiche Beobachtung machen, doch sehr häufig hat das Zentralplasma eine mehr rundliche Gestalt und liegt unterhalb eines Abschnitts der Mundöffnung, während sich gegen das andere Ende hin höchstens einige Ausläufer des Zentralplasmas erstrecken.

An dem dem Tentakel abgekehrten Ende des Peristoms beginnt das sog. „Staborgan“ (Taf. 1 Fig. 1—3). Nähere Einzelheiten darüber haben wir bei der Besprechung der Zellmembran kennen gelernt. Alle diese Organellen sind bereits von BÜTSCHLI (I, 1885 a) und zum Teil auch schon von den älteren Autoren dargestellt worden. Meine Beobachtungen weichen nicht wesentlich von ihnen ab. Da jedoch, wie bereits erwähnt, die weitverbreiteten Abbildungen die meisten dieser Organellen vermissen lassen, wollte ich zur Erläuterung der Abbildungen doch einige kurze Angaben machen.

## II. Protoplasmastruktur.

Nachdem ich meine Beobachtungen über die äußere Plasmanschicht, die Zellmembran und die damit in Zusammenhang stehenden Organellen mitgeteilt habe, wollen wir uns mit dem Zentralplasma und dem von ihm ausstrahlenden inneren Plasmanetz beschäftigen.

In neuester Zeit hat DOFLEIN (II, 1916) die Pseudopodien der

Rhizopoden mit dem modernen Verfahren der Dunkelfeldbeleuchtung einer Neuuntersuchung unterzogen und ist dabei teilweise zu sehr interessanten Ergebnissen gelangt. So schien es von einigem Interesse zu sein, auch das Protoplasmanetzwerk bei *Noctiluca* nach diesen Methoden zu untersuchen; denn bei *Noctiluca* handelt es sich um ein Plasmanetz innerhalb der Zelle, während das Plasmanetz bei den Rhizopoden mit dem umgebenden Wasser in Berührung steht. Die äußeren physikalischen Bedingungen sind also verschieden. Die Enden des *Noctiluca*-Protoplasmanetzes sind an der Oberfläche der Zelle befestigt, so daß die einzelnen Plasmafäden im Zellinnern aufgespannt sind, während bei den Rhizopoden die Enden der Plasmafäden meist nicht befestigt sind, sondern frei ins Wasser hinausragen. Es bestehen also ziemlich bedeutende Unterschiede zwischen beiden, die eine Untersuchung des *Noctiluca*-Protoplasmas als sehr wünschenswert erscheinen ließ.

Zur Dunkelfeldbeleuchtung benutzte ich den LERTZ'schen Spiegelkondensator. Dieser stellt einen sog. Zweiflächenkondensator dar. Ich gebrauchte die Ausführung B. Dieser ist in Plattenform hergestellt und kann auf jedem beliebigen Mikroskop verwendet werden.

Die *Noctiluca* ist zur Untersuchung im Dunkelfeld nicht so geeignet, wie die Pseudopodien der Rhizopoden. Die Objekte, die bei der Dunkelfeldbeleuchtung verwendet werden sollen, müssen möglichst dünn und durchsichtig sein. Das ist bei den Noctilucen nicht der Fall; denn sie besitzen meist eine ziemlich beträchtliche Dicke (durchschnittlich ca.  $\frac{1}{2}$  mm). Es läßt sich nur eine Ebene scharf einstellen; bei der Dunkelfeldbeleuchtung erzeugen die über oder unter der eingestellten Ebene befindlichen Punkte des Präparates größere Lichtkreise und Reflexe, die außerordentlich störend wirken. Drückt man den *Noctiluca*-Körper durch das Deckglas etwas zusammen, damit das Präparat flacher wird, so legt sich die Oberfläche des Tieres in Falten und jede einzelne dieser Falten leuchtet hell auf. Ferner sendet die dichte Zentralplasmamasse ein sehr helles Licht aus, welches das weniger helleleuchtende Plasmanetz überstrahlt und dadurch weniger deutlich erkennbar werden läßt. Denn die Dunkelfeldbeleuchtung beruht im wesentlichen auf einer scharfen Kontrastwirkung. Dieser Fehler ließ sich zum Teil dadurch ausgleichen, daß man das Zentralplasma mehr an den Rand des Gesichtsfeldes brachte und dann die Randstrahlen mittels einer Blende im Tubus abblendete.

Die angeführten Störungen machten sich besonders bei stärkeren Vergrößerungen bemerkbar, während sie bei den schwächeren Trocken-

systemen weniger in Erscheinung traten. Trotz dieser Schwierigkeiten konnte ich bei *Noctiluca* vermittels des Dunkelfeldes allerlei Beobachtungen machen, die zur Erklärung der Struktur des Protoplasmas bei *Noctiluca* beitragen. Zum Vergleich habe ich stets die Objekte auch im durchfallenden Lichte betrachtet.

Im *Noctiluca*-Körper konnte ich verschiedenartige Plasmastränge und Fäden unterscheiden. Die dicken vom Zentralplasma ausgehenden Stränge haben entweder eine mehr fibrilläre Natur und bestehen dann aus einer größeren Anzahl eng nebeneinander verlaufender Protoplasmafasern (Taf. 3 Fig. 15 u. 17 oben) oder aber sie bestehen aus einer mehr homogenen, flüssigeren, kolloidalen Substanz, in welche einzelne kleinere und größere Körner eingelagert sind (Taf. 3 Fig. 16).

In den feineren Plasmasträngen und Fäden konnte ich häufig einen helleren, stärker lichtbrechenden Achsenfaden erkennen, der im Dunkelfeld sehr hell aufleuchtet (Fig. 7, 17, 18 u. 19). Diese Achsenfäden hatten eine festere, widerstandsfähigere Beschaffenheit als das übrige Plasma; trotzdem schienen sie mir aber doch stets aus flüssigem Protoplasma zu bestehen und sich nicht im festen Aggregatzustand zu befinden. Sie waren also nicht ohne weiteres mit den aus „Stereoplasma“ bestehenden Achsenfäden der Rhizopoden-Pseudopodien zu identifizieren. Die Existenz solcher aus dickflüssiger Substanz bestehender Achsenfäden läßt sich dadurch erklären, daß diese Fäden innerhalb der Zelle ausgespannt sind und nicht frei in den Raum gestreckt werden, was auch den Unterschied zu den Rhizopoden-Pseudopodien aufhellt. An den ganz feinen Fäden konnte man an den Achsenfäden nur an einzelnen Stellen kleine Körnchen erkennen, die sich bisweilen darauf entlang bewegten (Fig. 21 u. 22). Dickere Fäden bildeten sich dadurch, daß sich größere Massen flüssigeren Protoplasmas am Achsenfaden ansammelten. Häufig bildeten sich im Plasma zahlreiche kleine Vakuolen (Fig. 18 u. 20).

An anderen Fäden war es nicht möglich, einen Achsenfaden nachzuweisen. Diese bestanden nur aus dünnflüssigerem Protoplasma (Fig. 16). Manchmal gingen Fäden der einen Art in Fäden der anderen Art über. Da es sich nur um verschiedene physikalische Zustände der gleichen Substanz, nämlich des kolloidalen Protoplasmas handelt, läßt sich dieser Übergang von dem zähflüssigeren in den dünnflüssigeren Zustand wohl verstehen. Das auf dem Achsenfaden befindliche dünnflüssigere Protoplasma erhebt sich an einigen Verästelungsstellen ein wenig von dem Achsenfaden und geht allmählich in den abgehenden Seitenast über (Fig. 7, 15, 16, 22).

Das innere Plasmanetz der *Noctiluca* macht auf den ersten Blick einen ziemlich unveränderlichen Eindruck. Beobachtet man aber die einzelnen Fäden und Verästelungen näher, dann bemerkt man, daß das Plasmanetz in dauernder Bewegung ist. Am deutlichsten wurde mir diese Veränderung klar, als ich anfing, die Plasmastrukturen zu zeichnen. Es war fast unmöglich, eine bestimmte Plasmaverteilung auf dem Papier festzuhalten; denn während man noch an einem Plasmafaden zeichnete, war im nächsten Augenblick das Bild unter dem Mikroskop ein ganz anderes geworden.

Bald kontrahieren sich einige Fäden und fließen zusammen; andere Fäden werden in die Länge gezogen und stärker gespannt; bald dehnen sich andere Plasmastränge wieder stärker aus. Man sieht dann ein Vorwärtsfließen der gesamten Plasmasubstanz der betreffenden Fäden, kenntlich an dem Vorwärtsgleiten der im Plasma eingeschlossenen kleinen Körnchen und größeren Fetttropfen.

Die zwischen zwei Fäden ausgespannten dünnen Plasmawände können durch Entfernen dieser Fäden allmählich immer schmaler werden (Fig. 7 u. 22 oben). Es bleibt nur eine schmale Brücke bestehen, die sich schließlich zu einem dünnen Faden auseinanderzieht. Durch stärkeres Auseinanderweichen benachbarter Plasmafäden können die verbindenden Fäden schließlich durchreißen. Sie fließen dann zu kleinen Tröpfchen am Ende des Fadens zusammen. In diesem Falle haben wir freie Enden der Plasmafäden vor uns, die jedoch nicht lange bestehen bleiben. Im übrigen wurden freie Enden nie beobachtet, sondern die Protoplasmafäden sind immer zwischen anderen Fäden, bzw. dem Zentralplasma und der Körperoberfläche ausgespannt.

BÜTSCHLI (I, 1885 b) will auch in den Plasmazügen des inneren verästelten Plasmanetzes ein feines Netzgefüge erkannt haben. Ich konnte von diesem am lebenden Protoplasma nichts erkennen, abgesehen von jenem obenerwähnten bisweilen auftretenden Vakuolen (Fig. 18 u. 20). BÜTSCHLI scheint seine Untersuchung hauptsächlich an (mit Osmiumsäure) konserviertem Material gemacht zu haben. Deshalb untersuchte ich zum Vergleich auch konserviertes Material und konnte nach Konservierung mit FLEMMING'schem Gemisch und Sublimat-Alkohol an manchen Stellen eine Wabenstruktur auch in den dickeren Plasmasträngen erkennen, ähnlich der, wie sie BÜTSCHLI abgebildet hat.

Ich glaube, daß es sich hier um Artefakte handelt; wenn es auch erklärbar wäre, daß diese feinen Plasmastrukturen im lebenden Zustand zwar vorhanden, aber nicht sichtbar, während sie nach der

Konservierung hervortreten. Denn durch die Fällung infolge der Fixierung werden die Lichtbrechungsverhältnisse in den einzelnen Teilen verschieden verändert und ihre Differenzen vergrößert. Hierdurch können feinere Strukturen sichtbar werden. Gleichzeitig tritt aber meist auch eine Koagulation und eine Ausflockung ein, die als stärkere Granulierung sichtbar wird, oft begleitet von einer Entmischung der flüssigen und festeren Bestandteile des Plasmakolloids, des Dispergens und der dispersen Phase. So kann auch nachträglich eine Vakuolisierung eintreten. Diese letzteren Erscheinungen stellen jedoch Artefakte dar.

Bei Hungerformen, die auch die übrigen Inanitionserscheinungen aufweisen, die weiter unten noch näher dargestellt werden, zeigte auch das Protoplasma deutliche Veränderungen. Das Protoplasma ist an Menge stark verringert und viel durchsichtiger geworden. Die Zahl der im Protoplasma vorhandenen Körnchen ist sehr viel geringer geworden; an den ausgespannten Plasmafäden sieht man an vielen Stellen große dicke Protoplasmatropfen (Taf. 3 Fig. 23). Sie sind augenscheinlich dadurch entstanden, daß die Seitenverzweigungen dieser Fäden zu größeren Tropfen zusammengefloßen sind.

Besonders hell leuchten die größeren und kleineren Fetttropfen im Dunkelfeld auf (Taf. 3 Fig. 16, 19, 22 u. a.). Sie liegen meist in dem dünnflüssigeren Protoplasma eingebettet. Oft kann man ganz dicke Tropfen auf äußerst dünnen Plasmafäden beobachten. Sie überragen dann die Oberfläche des Fadens sehr stark; doch scheinen sie stets mit einer, wenn auch sehr dünnen Plasmaschicht überzogen zu sein (Fig. 19 oben). Weiter unten werde ich auf diese Fetttropfen noch näher eingehen.

Besonderes Interesse verdient das Protoplasma, welches sich um die Nahrungskörper herum befindet (Taf. 3 Fig. 24). Der Nahrungskörper liegt in einer Vakuole, umgeben von der Vakuolenflüssigkeit. Diese kann aber sehr gering an Menge sein, so daß es den Anschein hat, als wenn das umgebende Protoplasma direkt auf dem Nahrungskörper darauf liegt; namentlich bei größeren Nahrungskörpern, großen Diatomeen, Würmern oder dergleichen. Das Protoplasma umgibt den Nahrungskörper mit einer mehr oder weniger dicken Schicht, welche sowohl peripherwärts wie zentralwärts in das allgemeine Protoplasmanetz übergeht (Fig. 24). Die Plasmafäden, welche den Nahrungskörper mit dem Zentralplasma verbinden, verkürzen sich mit der Zeit immer mehr und mehr. Dadurch wird der Nahrungskörper näher zum Zentralplasma hingezogen, wo anscheinend

die letzte Ausnutzung der Nährstoffe stattfindet. Ferner werden von ihm aus die unbrauchbaren Bestandteile, die leeren Schalen usw. durch die nahegelegene Mundöffnung wieder nach außen befördert, worauf ich weiter unten näher eingehen werde. Die Nahrungskörper und ihre Wanderung zeigen besonders deutlich die Veränderlichkeit des Protoplasmanetzes bei *Noctiluca*.

Das Zentralplasma liegt meist dicht unter der Oberfläche in der Nähe des Peristoms. Doch konnte ich bisweilen auch etwas andere Lagerungen im Inneren des *Noctiluca*-Körpers beobachten. Es kann sich seine Form und Größe ändern, da beständig Protoplasma vom Zentralplasma aus in die Plasmastränge und Plasmafäden des Plasmanetzes hin und wieder zurückwandert. Früher nahm man an, daß das Zentralplasma sich ziemlich unveränderlich an einer Stelle in der Nähe des Peristoms befinde. Nun konnte ich aber beobachten, daß auch das Zentralplasma ziemlich bedeutende Wanderungen ausführen kann. Bei einem vegetativen Individuum, dessen Zellmembran an der dem Peristom abgewandten Seite eingedrückt und anscheinend verletzt war, hatte sich das Zentralplasma nach der Richtung dieser Verletzung hin in Bewegung gesetzt, und zwar mit dem in ihm enthaltenen Kern. Von der nun ziemlich lang gestreckten Zentralplasmamasse aus strahlten sehr zahlreiche Protoplasmafäden an die beschädigte Stelle (Taf. 5 Fig. 47a). Dieser Vorgang ist anscheinend für den Organismus außerordentlich zweckmäßig; denn an der verletzten Stelle des Körpers wird neues Protoplasma gebraucht, um den Schaden wieder gut zu machen. Andererseits kann man den Vorgang auch nach physikalischen Gesetzen erklären. Infolge der Verletzung liegt an dieser Stelle dünnflüssigeres Protoplasma an der Oberfläche und steht mit dem umgebenden Medium direkt in Berührung. Wahrscheinlich findet eine Wanderung der festeren Bestandteile des Protoplasmas an die Oberfläche hin statt, um die entstehende Oberflächenspannung zu vermindern; kurz, es entsteht ein Strom, ein Zug, nach der verletzten Stelle hin. Dieser Zug bewirkt gleichzeitig ein Heranziehen der Zentralplasmamasse. Auf diese Weise kann man versuchen, auch die Bewegung des Zentralplasmas physikalisch zu deuten.

Nach einiger Zeit findet wieder eine Rückwanderung des Kernes mit der Hauptmasse des Zentralplasmas in die Gegend des Cytostoms statt. Es hat sich eine neue Plasmamembran an der Oberfläche gebildet und das Strömen und der Zug nach diesem Punkte hin hat aufgehört. Die jetzt vom Zentralplasma zur beschädigten Stelle hinführenden Plasmafäden sind stark verlängert und straff gespannt

(Taf. 5 Fig 47 b). Diese Beobachtungen zeigen uns, daß auch das Zentralplasma nicht fest an einem bestimmten Platz gebunden, sondern einer Wanderung fähig ist.

Die Ansichten über die Färbung des Protoplasmas waren bisher noch etwas geteilt. In der Regel ist das Plasma fast farblos und erscheint im auffallenden Lichte weißlich, im durchfallenden Lichte helldurchsichtig. Bei sehr vielen Individuen, auch in einzelnen Exemplaren, hatte aber das Zentralplasma einen deutlich rötlichen Farbton. Diese schwache Rotfärbung des Plasmas bewirkt jene schmutzig roten Streifen, die, wie bereits erwähnt, auf der ruhigen, windstillen Meeresoberfläche entstehen, wenn eine dicke Schicht von Noctilucen sich dort ansammelt.

### III. Der Kern.

In das Zentralplasma eingebettet oder auf der einen Seite des Zentralplasmas liegt der Kern.

Der Kern erscheint meist sehr hell und stärker lichtbrechend als das umgebende Protoplasma. Er ist ziemlich durchscheinend und meist von homogenem Aussehen. Bisweilen erkennt man auch eine feine Granulierung, welche aber wohl hauptsächlich auf geringe Protoplasamassen zurückzuführen ist, die fast stets den Kern bedecken. Eine Kernmembran ist vorhanden und stets scharf und deutlich zu erkennen. Sie scheint ziemlich dick zu sein und ist scharf konturiert.

Nur in seltenen Fällen kann man im lebenden Kern die größeren „Nukleolen“ schwach erkennen. Einigemal beobachtete ich, daß diese Nukleolen von einem hellen Hof umgeben waren. VAN GOOR (I, 1917 u. 1918, p. 166) behauptet, daß dieser helle Hof lediglich ein Artefakt bestimmter Fixierungen sei. Bei lebenden Organismen fand ich diesen hellen Hof bei sog. Inanitionsformen, welche längere Zeit gehungert hatten (vgl. unten). Ich nehme an, daß in diesem Falle eine geringe Entmischung der dispersen Phase und des Dispergens des Kolloides stattgefunden hat, Vorgänge, die immerhin keine ganz normalen Lebenserscheinungen sind. Andererseits sind es aber auch nicht einfache Absterbeerscheinungen. Daß die Tiere noch nicht abgestorben waren, erkannte ich daran, daß das Protoplasmanetz im Innern der Zelle noch vollständig ausgespannt war, während beim Absterben des Tieres, wie bereits erwähnt, Tropfenbildung an den Plasmasträngen und weiter ein Zusammenfließen und Zusammenziehen zum Zentralplasma hin stattfindet. Außerdem machte



ich Kontrollversuche, indem ich frische lebende *Noctiluca*-Exemplare durch gelinden Druck auf das Deckglas oder aber durch längeren Aufenthalt unter dem Deckglas zum Absterben brachte. In den allermeisten Fällen traten trotz des eingetretenen Todes nicht jene Entmischungserscheinungen auf, sondern die Kerne erschienen selbst nach vielen Tagen noch ganz homogen und durchsichtig.

#### IV. Der Zellsaft.

Ziemlich weit verbreitet ist die Ansicht, daß der *Noctiluca*-Körper in seinem Innern in den Zwischenräumen des Protoplasmanetzes von einer Gallertmasse erfüllt sei. So spricht z. B. R. HERTWIG (II, 1616) in seinem Lehrbuch von einer „Gallertkugel“. Die Substanz, welche das Zellinnere erfüllt, ist nun keineswegs eine feste Gallerte, etwa wie sie in dem Schirm der Medusen enthalten ist, sondern es ist eine dünne Flüssigkeit, die man als „Zellsaft“ bezeichnen kann, entsprechend der in der Botanik üblichen Terminologie. Ich brachte eine Anzahl von *Noctilucen* auf einen Objektträger und trocknete mittels Fließpapier das umgebende Wasser möglichst ab, dann zerdrückte ich mit einem Deckglas die Organismen. Es quoll aus ihnen eine wasserklare ungefärbte Flüssigkeit heraus. In ihr schwammen nur einige Protoplasma- und Fetttröpfchen, die anscheinend dem zerdrückten Plasmanetzwerk entstammten.

Ich versuchte mit der MILLON'schen Probe festzustellen, ob etwa in dieser Flüssigkeit Eiweißsubstanzen enthalten sind. Es gelang mir nicht, ein Resultat zu erzielen. Es ist ja sehr wahrscheinlich, daß trotzdem geringe Mengen von Eiweiß-Kolloiden in dem „Zellsaft“ vorhanden sind, welche sich jedoch nicht im „Gel“-Zustand (Gallerte) befinden, sondern vielmehr im „Sol“-Zustand. Auch andere Gründe sprechen dafür, das höchstens ganz geringe Mengen von Eiweißstoffen vorhanden sind; denn der Zellsaft ist sicher in erster Linie die Ursache des geringen spezifischen Gewichtes des *Noctiluca*-Körpers; daher muß das spezifische Gewicht des Zellsaftes sehr niedrig sein.

#### V. Über das Vorkommen von Fett bei *Noctiluca miliaris*.

Die älteren Autoren haben bereits verschiedene Plasmaeinschlüsse beschrieben und einige von ihnen haben einen Teil dieser Einschlüsse als Fetttropfen gedeutet; so z. B. DÖNITZ (I, 1868) ALLMANN (I, 1872) und VIGNAL (I, 1878). VIGNAL gibt bereits die Schwarzfärbung durch Osmiumsäure und eine Blaufärbung durch Quinolein an. Das

Quinolein ist wohl identisch mit dem Chinolinblau oder Cyanin, welches von RANVIER (III, 1888) zum Nachweis der Fette verwandt wurde. MICHAELIS sagt aber in der Enzyklopädie der mikroskopischen Technik (III, 1903 und 1910), daß sich wirkliches Chinolinblau nicht in Fett löst. Ebenso stellte EISENBERG (III, 1910) fest, daß das Cyanin als Fettfarbstoff nicht verwendbar ist. Nach den Abbildungen VIGANL'S (Taf. 18, Fig. 5) erscheint es mir allerdings etwas fraglich, ob er das Richtige als Fettsubstanzen gedeutet hat, oder ob es sich bei den dargestellten Gebilden nicht vielmehr nur um Plasmaansammlungen oder Plasmavakuolen gehandelt hat. ROBIN (I, 1878) beobachtete manchmal die Fetttropfen in größeren Mengen im Zentralplasma. Etwas nähere Angaben finden wir bei DOFLEIN (I, 1900), der sie als „Reservefett“ deutet, welches hauptsächlich in kopulierenden und Ruhestadien vorkomme, wo es gleichzeitig die Schwebefähigkeit der tentakellosen Stadien erhöhe. Auch hat er die ringförmige Anordnung der Fettkügelchen um die Kernspindel während der Kernteilung bereits beschrieben, auf die ich weiter unten noch zurückkommen werde.

Eine genauere Untersuchung dieser fettartigen Substanzen bei *Noctiluca* fehlte bisher, insbesondere die Anwendung der sog. Fett- und Lipoidfärbungsmittel sowie die Untersuchung der Löslichkeitsverhältnisse dieser Substanzen in verschiedenen Lösungsmitteln. Diese nähere Untersuchung der fraglichen Substanzen schien mir von besonderem Interesse zu sein, da sie bei *Noctiluca* bisweilen in großen Mengen auftreten und von großer Bedeutung für die Lebensvorgänge dieser Tiere zu sein scheinen und wahrscheinlich auch in Beziehung zu ihrem Leuchtvermögen stehen.

Schon bei einer größeren Anzahl von Protozoen sind Fettkügelchen und fette Öle als Plasmaeinschlüsse beschrieben worden; teilweise wurden allerdings auch stark glänzende Exkretkörperchen als Fette angesehen; oft fehlt nähere Identifizierung der Fette. Bei verschiedenen Ciliaten sind Fette nachgewiesen, bei *Opalina ranarum* von NUSSBAUM, bei *Nassula aurea* von SCHEWIAKOFF, bei *Philestes digitiformis* von FABRE, bei *Trichidinopsis* von ISSEL (III, 1905) (dieser wies sie durch Sudan III-Färbung und durch Osmiumschwärzung nach). Mit *Climacostomum* und *Stentor* machte MEISSNER (III, 1888) Versuche, mit *Paramaecium* NIRENSTEIN (III, 1909), welcher eine Fettspeicherung nach reichlicher Fütterung beobachten konnte. Unter den Sporozoen sollen bei Myxosporidien und Coccidien Fettkörnchen vorkommen (THÉLOHAN). Von den Gregarinen sind nach einer Angabe bei von WASIELEWSKI (III, 1896) die Clepsidridinen

häufig durch kleine Fettkügelchen verschiedener Größe und meist gelber Farbe ausgezeichnet; ferner bei den Coelomgregarinen der Insekten, bei *Stylocystis* und bei *Pterocephalus* werden reichliche Mengen von Fett als Plasmaeinschlüsse beschrieben. Bei Flagellaten wurden Fetttropfen bei *Zygoselmis* und *Oxyrrhis* beobachtet und als Reservesubstanzen in den *Euglena*-Cysten (KLEBS). Bei den Dinoflagellaten (Peridineen) findet man lebhaft gelb oder rötlich (Hämatochrom) gefärbte Fettkügelchen. Bei Trypanosomen hat DOFLEIN (III, 1910) Fett beschrieben, doch stehen noch nähere Fettreaktionen aus. Einen genauen Fettnachweis durch Sudan III-Färbung und durch Osmiumschwärzung lieferte DOFLEIN (III, 1918) an einer Phytomonadine (*Polytomella*), bei denen das Fett in größeren Mengen in den Cysten als Reservestoff auftritt und das sich ebenso bei frisch ausgeschlüpften Exemplaren findet. Es wird wahrscheinlich aus Stärke gebildet. BORBERT (III, 1909) beschreibt das Vorkommen von Fett bei Radiolarien (*Aulacantha*), insbesondere die Erscheinung fettiger Degeneration, wobei sich das gesamte Kernmaterial und vielleicht ein Teil des Protoplasmas in Fett umwandeln soll. Als Diagnostikum für das Fett benutzte er leider nur die Bräunung oder Schwärzung im Osmiumsäuregemisch und die Lösung des Fettes nach Fixierung mit Sublimateisessig in Alkohol (Proz.?). Er wandte dagegen keine der bekannten Fettfärbungen mit Sudan III, Scharlachrot oder Nilblau an, was wohl seine Ursache darin hat, daß ihm nur mit Osmiumsäuregemisch und mit Sublimateisessig fixiertes Material zur Verfügung stand, dagegen kein frisches oder Formol oder Kaliumbichromatmaterial. DOFLEIN fand ferner in bisher noch nicht veröffentlichten Untersuchungen Fettkörnchen bei Amöben und Chrysonomaden. GOLDSCHMIDT (III, 1907) macht eine Angabe über das Vorkommen von Öltropfen bei *Mastigina setosa*, eine Mastigamöbe.

Zu meinen Untersuchungen über das Fett der *Noctiluca* benutzte ich frisches, lebendes Material oder aber frisch konserviertes. Später wollte ich einige Vergleichsfärbungen ausführen und verwandte zu diesem Zwecke Material, welches schon längere Zeit in 3 Proz. Formol gelegen hatte. Bei solchen Individuen waren die Fettfärbungen lange nicht mehr so stark und die Resultate nicht immer so eindeutig, wie sie an frischem Material stets waren. Bei der Bräunung und Schwärzung durch Osmiumsäure kam es natürlich nicht darauf an, an möglichst frisch konserviertem Material zu arbeiten; im Gegenteil nach längerem Liegen im Alkohol wird die Schwärzung immer stärker und schärfer und die Unlöslichkeit der so entstandenen Osmiumverbindungen immer größer.

Ich will nun zunächst die verschiedenen angewandten Lösungsversuche und Färbungen beschreiben und ihre Resultate mitteilen und dann erst die Schlüsse daraus ziehen, was für Stoffe wir vor uns haben, wie sie im *Noctiluca*-Körper verteilt sind und wie sie entstehen.

Zur Feststellung, worum es sich bei diesen stark lichtbrechenden Tropfen handelt, welche im Protoplasmanetz und im Zentralplasma verteilt sind, benutzte ich verschiedene Färbemethoden und Lösungsmittel. Die starke Lichtbrechung und die leicht gelbliche Farbe ließen von vornherein vermuten, daß wir Fetttropfen vor uns haben. Doch kamen neben den eigentlichen Neutralfetten noch die ätherischen Öle und die sog. „Lipoide“ differentialdiagnostisch in Betracht.

Zunächst versuchte ich eine Anzahl der bekannten Fettlösungsmittel. Zu diesem Zwecke brachte ich einige lebende *Noctiluca*-Exemplare, welche sich durch eine größere Anzahl der stärker lichtbrechenden Tropfen und Körnchen auszeichneten, auf einen Objektträger und sog mittels Filtrierpapier das darauf befindliche Wasser möglichst vollständig ab, so daß die Noctilucen fast ganz trocken lagen. Trotz ihrer Zartheit vertrugen die Organismen es wenigstens für kürzere Zeit recht gut; sie blieben am Leben, was man deutlich an dem ausgestreckten Protoplasmanetz im Innern der Zelle erkennen kann, welches sich sofort beim Absterben von der Wand zurück nach dem Zentralplasma hin zusammenzieht. Durch das Absaugen des Wassers hat man den großen Vorteil, daß das Lösungsmittel fast ganz unverdünnt einwirken kann und man andererseits auch die Lösungsmittel etwas besser anwenden kann, welche sich mit Wasser schlecht mischen. In den Zellen selbst bleibt allerdings stets eine geringe Wassermenge enthalten. Die trockengelegten Noctilucen bedeckte ich nunmehr mit einem Deckglas mit Wachsfüßchen, damit sie nicht zerdrückt werden und beobachtete sie unter dem Mikroskop. Während ich unter dem Mikroskop den Vorgang betrachtete, fügte ich mit einer Pipette am Rande des Deckglases das Lösungsmittel hinzu. So konnte ich die ganzen Erscheinungen vor und nach der Einwirkung des Lösungsmittels dauernd unter dem Mikroskop beobachten und kontrollieren. Sämtliche Versuche wurden mehrmals ausgeführt, um eine genügende Sicherheit der Ergebnisse zu erzielen.

Die Neutralfette lösen sich nach GROSSMANN (III, 1913), GLIKIN (III, 1909), SCHUBERG (III, 1910) und der Enzyklopädie (III, 1903 und 1910) in: Absolutem Alkohol (evt. nur heiß), Äther, Chloroform, Schwefelkohlenstoff, Benzol, Tetrachlorkohlenstoff, Xylol, Aceton.

Trichloräthylen, Petroleum, Petroläther, flüchtigen Ölen und anderen Substanzen. Unlöslich sind die Fette dagegen in: Wasser, verdünnten Säuren, verdünnten Alkalien (Verseifung!) und die meisten Fette in kaltem Alkohol (eine Ausnahme bilden z. B. Ricinusöl, Krotonöl und Olivenkernöl). Ferner wird von ARTHUR MEYER (II, 1883) angegeben, daß sich Neutralfette in Chloralhydratlösung in Wasser (5:2) und in Eisessig nicht lösen, wodurch sie sich von den sog. „ätherischen Ölen“ unterscheiden.

Als spezifische Fettfarbstoffe werden angegeben: Alkannatinktur, Dimethylamidobenzol, Indophenol, Tetramethyldiamidoanthrachinon, Sudan III, Scharlach R., Nilblau-Chlorhydrat, Nilblau-Sulfat und viele andere. Eine Anzahl von diesen Lösungs- und Färbemitteln wandte ich bei *Noctiluca* an.

Zunächst ließ ich *Alcoholus absolutus* einwirken. Infolge der Wasserentziehung trat eine leichte Schrumpfung des gesamten *Noctiluca*-Körpers ein, die Fetttropfen wurden immer kleiner und kleiner; das umgebende Protoplasma kontrahiert sich weiter und verleiht den sich verkleinernden Fetttropfen eine unregelmäßige Oberfläche. Nach etwa 4 Minuten ist auch der letzte Rest der Fetttropfen gelöst und verschwunden. Die Tröpfchen lösen sich also in kaltem absolutem Alkohol außerordentlich leicht.

In 70 Proz. Alkohol trat, wenigstens bei kürzerer Einwirkungszeit, keine Lösung ein.

Als weiteres Fettlösungsmittel benutzte ich das Aceton. Nach Zusatz von Aceton nehmen die Zellen zunächst ein pralles Aussehen an, platzen dann teilweise; infolgedessen schrumpft die Zellmembran zusammen und der Plasmahalt quillt teilweise hervor. Das Plasmagetz im Innern zieht sich größtenteils zusammen. Auch der Kerninhalt schrumpft zusammen, es treten Entmischungserscheinungen auf. Die „Fetttropfen“ vergrößern sich zunächst etwas und werden durchsichtiger. Dann nehmen sie eine unregelmäßige Gestalt an und werden immer kleiner; sie lösen sich teilweise auf. Dieses Bild zeigt sich nach etwa 5 Minuten. Nach 8 Minuten sind auch die letzten Reste der in der Zelle vorhandenen stärker lichtbrechenden Tropfen gänzlich aufgelöst. Ebenso wie im absoluten Alkohol tritt in Aceton eine leichte und vollständige Lösung der Tröpfchen ein.

Die Einwirkung von *Aether sulfuricus* erwies sich als etwas schwieriger, da sich dieser schlecht mit Wasser mischt. Die im Zellinnern vorhandenen stark lichtbrechenden Tropfen werden immer durchsichtiger und nehmen an Größe zu, d. h. sie breiten sich aus. Das größere Lichtbrechungsvermögen nimmt ab; schließlich

haben sie fast die gleiche Durchsichtigkeit wie die umgebende Flüssigkeit. Mehrere Tropfen sind zusammengeflossen. Die Substanz der Tropfen ist augenscheinlich sehr viel dünnflüssiger geworden; aber sie schienen doch nicht ganz aufgelöst zu werden. Diese Erscheinung glaubte ich darauf zurückführen zu müssen, daß sich der Äther mit dem Wasser schlecht mischt.

Um so das Wasser aus den *Noctiluca*-Körpern besser zu entfernen, behandelte ich sie erst kürzere Zeit mit 70 Proz. Alkohol. Absoluten Alkohol und Aceton darf man hierzu in diesem Falle natürlich nicht verwenden, da sich in ihnen die Fetttropfen bereits auflösen, während dieses in 70 Proz. Alkohol nicht der Fall ist.

Nachdem der 70proz. Alkohol einige Minuten eingewirkt hatte, sog ich ihn mit Fließpapier möglichst vollständig ab und ersetzte ihn durch Aether sulfuricus. Auf diese Weise tritt eine stärkere Einwirkung ein. In vielen Fällen waren die „Fetttropfen“ in kurzer Zeit gelöst; in anderen Fällen flossen sie breit auseinander, vergrößerten sich und wurden durchsichtiger. Zum Teil nehmen sie unregelmäßige, auch birnförmige Gestalt an und zerfließen dann. Zahlreiche Tropfen fließen zu größeren unregelmäßigen Tropfen zusammen. Schließlich füllt die dünnflüssig und durchsichtig gewordene Substanz alle größeren Zwischenräume im Protoplasma aus. Also auch durch Schwefeläther tritt eine Verflüssigung und oft auch Auflösung der Substanz der stark lichtbrechenden Körnchen ein, wenn auch etwas weniger stark als durch absoluten Alkohol und Aceton.

Mit Xylol erhielt ich leider gar keine Resultate, da sich dieser mit Wasser überhaupt nicht mischt. Die geringe in der Zelle zurückbleibende Wassermenge genügte, um eine Einwirkung des Xylols unmöglich zu machen.

Als Differenzialdiagnostikum zwischen Neutralfetten und ätherischen Ölen werden Chloralhydratlösung und Eisessig angegeben. In beiden sollen sich Fette nicht lösen, während ätherische Öle von ihnen gelöst werden. Ich benutzte eine Lösung von 25 g Chloralhydrat in 10 ccm Wasser, welche ziemlich dickflüssig ist. Nach Zusatz kontrahieren sich die Individuen sofort ziemlich stark; ebenso zieht sich der Kerninhalt zusammen. Nach kurzer Einwirkung wird aber das gesamte Protoplasma und der Kern ganz durchsichtig und verschwindet fast vollständig. Namentlich vom Kern ist kaum noch etwas zu erkennen, während die Zellmembran noch schwach angedeutet sichtbar ist. Die stärker lichtbrechenden Tropfen hatten sich bei der ersten Kontraktion des Protoplasmas

in der Gegend des Zentralplasmas angesammelt. Nach dem Durchsichtigwerden des Plasmas breiten sie sich wieder in der ganzen Zelle aus, bleiben jedoch innerhalb der Zellmembran liegen. Auch die „Fetttröpfchen“ sind ein wenig durchsichtiger geworden, wahrscheinlich infolge der geänderten Brechungsverhältnisse des sie jetzt umgebenden Mediums. Sie sind aber noch sehr scharf zu erkennen und stellen die einzigen noch deutlich sichtbaren Reste der Zelle dar.

Nach etwa 15 Minuten langer Einwirkung sog ich längere Zeit destilliertes Wasser unter dem Deckglas durch und entfernte so die Chloralhydratlösung wieder. Das Protoplasma ist als ziemlich undurchsichtige Masse wieder sichtbar. Auch die Tropfen sind undurchsichtiger geworden und besitzen eine etwas granuliert Oberfläche, haben jedoch ihre normal rundliche Gestalt.

Um nun festzustellen, ob wir auch nach der Einwirkung des Chloralhydrat und des nachfolgenden Wassers immer noch Fettstoffe vor uns haben, wandte ich nun die Sudan III-Färbung an, die ich weiter unten noch näher beschreiben werde. Es ergab sich eine deutliche charakteristische Fettfärbung.

Bei diesen eben beschriebenen Versuchen hatte ich die Chloralhydratlösung nur 15 Minuten einwirken lassen. Es lag noch die Möglichkeit vor, daß zwar eine Lösung stattfindet, aber nur eine sehr langsame, welche längere Zeiten erfordert. Deshalb setzte ich vegetative Noctilucen längere Zeit, bis zu 24 Stunden der Einwirkung der starken Chloralhydratlösung aus. Stets blieben die Fetttröpfchen vollständig erhalten in ihrer ursprünglichen Form und Größe, als rundliche Kugeln. Hiernach scheint es sich also um Neutralfette, nicht um ätherische Öle zu handeln.

Als weiteres Differenzialdiagnostikum gegenüber ätherischen Ölen wird Eisessig angegeben. Sofort nach Zusatz des Eisessig tritt eine Kontraktion des Plasmanetzes und der Zellmembran ein. Beide werden stark aufgeheilt. Die Fetttröpfchen dagegen treten stark hervor. Doch bald nehmen sie etwas an Flächenausdehnung zu, um dann unregelmäßige Gestalt anzunehmen und immer kleiner zu werden. Nach 7 Minuten ist bereits ein großer Teil von ihnen gelöst und nach 10 Minuten langer Einwirkung sind auch die letzten Reste der Tropfen verschwunden und vollständig gelöst. Nun entfernte ich die Essigsäure, indem ich destilliertes Wasser unter dem Deckglas hindurchzog; aber auch im Wasser tritt keine Ausfällung der gelösten Fettsubstanzen ein. Dagegen sieht man an den Stellen, wo vorher die Fetttröpfchen gelegen haben, kleine rundliche Protoplasamassen. Zur Kontrolle versuchte ich wieder

die Sudan III-Färbung, die aber vollkommen negativ ausfiel, da in den Zellen keinerlei Körnchen oder Tropfen die charakteristische Sudan III-Fettfärbung zeigten.

Da sich meine Befunde betreffs der Löslichkeit der fraglichen Gebilde in Chloralhydratlösung und in Eisessig gegenseitig widersprechen entgegen den Angaben von SCHUBERG (III, 1910), suchte ich festzustellen, auf wen diese Angaben zurückgehen, und fand zunächst die gleichen Löslichkeitsverhältnisse von MAGNUS in der Enzyklopädie (III, 1903 und 1910) angegeben. Beide Autoren scheinen auf ZIMMERMANN, Botanische Mikrotechnik (III, 1892) zurückzugehen, welcher seinerseits die Angabe von ARTHUR MEYER (III, 1883) entnommen hat. In dessen Arbeit über das Chlorophyllkorn finden wir zum ersten Mal die Methode der Löslichkeit in Chloralhydratlösung und in Eisessig als Differenzialdiagnostikum zwischen Fetten und ätherischen Ölen angegeben. In einer späteren Arbeit (III, 1899) über das Reservefett der Bakterien sagt er dagegen: „Eisessig löst die Tröpfchen, wie er manche Fette löst.“ Dementsprechend läßt sich also der Eisessig nicht als Unterscheidungsmittel zwischen ätherischen und fetten Ölen anwenden.

Noch bessere und deutlichere Resultate als die Fettlösungsmittel geben die Fettfärbungen, von denen ich Sudan III und Nilblau anwandte.

Die Sudan III-Methode wurde von DADDI (III, 1896) in die mikroskopische Technik eingeführt und ist heute allgemein bekannt und schon bei den verschiedensten Tiergruppen mit positivem Ergebnis angewandt worden. Ich benutzte eine ähnliche Methode wie sie NIRENSTEIN (III, 1909) zum Nachweis der Fettspeicherung und Fettverdauung bei *Paramaecium* angewendet hat; jedoch mit einigen Abänderungen.

Ich gebrauchte eine konzentrierte Sudan III-Lösung in 70 Proz. Alkohol. Ich benutzte 70 Proz. Alkohol und nicht höher prozentigen, weil in diesem leicht eine ganze oder teilweise Lösung des vorhandenen Fettes stattfinden kann. Wie bei den Lösungsversuchen brachte ich eine Anzahl lebender *Noctiluca*-Individuen mit möglichst vielen Fetttropfen auf einen Objektträger und legte sie fast vollständig trocken. Dann goß ich eine größere Menge Sudan III-Lösung auf die noch lebenden Tiere und bedeckte sie mit einem Deckglas mit Wachsfüßchen. Wenn noch zu viel Wasser auf dem Objektträger ist, oder man zu wenig von der alkoholischen Sudanlösung hinzusetzt, tritt infolge des ziemlich verdünnten Alkohols eine starke Zusammenziehung der Zelle und des Plasmas ein. Die im



Plasma zerstreut liegenden Fetttropfen ziehen sich dabei mit nach dem Zentralplasma hin zusammen. Auf diese Weise erhält man dann ein verkehrtes Bild von der Verteilung des Fettes. Ist das Wasser aber ganz abgesogen und genügende Menge der alkoholischen Lösung hinzugefügt, so tritt eine plötzliche Fixierung des Tieres ein und das Protoplasma zieht sich nur sehr wenig zusammen.

Die Sudan III-Lösung ließ ich 15 Minuten einwirken und wusch dann mit 70 Proz. Alkohol aus, welchen ich nach kurzer Zeit durch Wasser ersetzte. NIRENSTEIN wusch direkt mit Wasser aus, wobei ich jedoch eine Ausfällung des Sudan-Farbstoffes aus der Farblösung in kleinen Körnchen erhielt, welches sehr störend wirkte. Bei Auswaschen mit Alkohol wurde dieses vermieden.

Bereits bei den im Wasser befindlichen gefärbten Noctilucen waren selbst die kleinsten orangerot gefärbten Fetttropfen deutlich zu erkennen. NIRENSTEIN hellt erst noch mit verdünnter Kalilauge auf; hierbei tritt aber, wie er auch selbst angibt, leicht ein Zusammenfließen der kleinen Fetttröpfchen zu größeren Tropfen ein, was dann ein falsches Bild von der Verteilung des Fettes erzeugt. Die zarten Noctilucen wurden selbst in ziemlich schwacher Kalilaugelösung ( $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{2}$  Proz.) in sehr kurzer Zeit aufgelöst. Füge ich dagegen einen kleinen Tropfen einer etwa 0,1 proz. Lösung zu dem Wasser unter dem Deckglas hinzu, so trat die Auflösung des Plasmas nicht ein, dagegen eine schwache Aufhellung.

Außer an frischen lebenden Zellen probierte ich die Sudan III-Färbung auch an mit 3 Proz. Formol und mit konzentriertem Sublimat fixierten Individuen, wobei Formol-Exemplare auch deutliche klare Bilder ergaben.

Mit Sudan III färbten sich die Fetttropfen im *Noctiluca*-Körper sehr kräftig zinnober- bis orangerot (Tafel 3 Fig. 20—24). Danach scheint es sich um echte Neutralfette zu handeln. Auf die Verteilung des Fettes in der Zelle komme ich zurück.

Weiter benutzte ich das Nilblau als Fettfärbungsmittel, nach den Angaben von EISENBERG (III, 1910) und zwar das Nilblau-Chlorhydrat. Bereits nach wenigen Minuten waren die „Fetttropfen“ tief orange-zinnoberrot gefärbt. Diese Färbung ist besonders intensiv, wenn man eine schwach ammoniakalische Lösung benutzt; dann wird das Protoplasma schwach rötlich gefärbt. Läßt man die Reaktion der umgebenden Flüssigkeit in „sauer“ umschlagen, so tritt sofort eine intensive Blaufärbung des gesamten Protoplasmakörpers

ein, während die Fetttropfen orangerot gefärbt bleiben. Jedoch verlieren diese langsam ihre Farbe wieder.

Verwendet man zur Färbung nicht eine ammoniakalische Nilblaulösung, sondern eine neutrale, so erhalten wir eine Blaufärbung des Protoplasmas, während die Fetttropfen nur schwach gelblich gefärbt sind. Nach 10 Minuten langer Färbung waschen wir mit neutralem (70 Proz.) Alkohol aus; es bleibt das gleiche Bild. Nach Hinzufügen von ein wenig ammoniakalischem Alkohol tritt sofort der Farbumschlag ein, das Protoplasma ist hellweinrot, die Fetttropfen dunkel-orangerot. Eine abermalige Änderung der Reaktion des Alkohols ergibt wieder Blaufärbung des Protoplasmas, während aber jetzt die orangerote Färbung der Fetttropfen längere Zeit erhalten bleibt. Schon EISENBERG gab an, daß die charakteristische Fettfärbung besonders deutlich bei alkalischer Reaktion auftritt. Daher kann man behaupten, daß bei *Noctiluca* die Nilblau-Chlorhydrat-Färbung ein positives Resultat ergeben hat.

Leider konnte ich erst später die neuerdings vielfach angeführte Färbung mit Nilblau-Sulfat ausprobieren (Methode von LORRAIN SMITH (III, 1906—07)), als mir nur Material zur Verfügung stand, das sich bereits längere Zeit in 3 Proz. Formol befand. Mit diesem alten Material gelang es mir leider nicht, klare Bilder und Resultate zu erzielen. Nach EISENBERG (III, 1910) können aber die gleichen Resultate mit Nilblau-Chlorhydrat erhalten werden, ja dieses soll sogar dem Nilblau-Sulfat noch überlegen sein.

Zum Schluß habe ich nun noch die Behandlung mit Osmiumsäure zu erwähnen. Ältere Autoren haben die Wirkung der Osmiumsäure auf die „Fettkügelchen“ bereits festgestellt, so VIGNAL (I, 1878) und DOPLEIN (I, 1900). Ihre Ergebnisse kann ich im wesentlichen bestätigen. Ich benutzte nicht reine Osmiumsäurelösung oder Dämpfe, sondern die bekannten Fixierungsgemische von FLEMMING in der starken und in der schwachen Modifikation, welche ich  $\frac{1}{2}$ , bis 24 Stunden einwirken ließ. Nach dem Auswaschen bemerkte man eine Braun- bis Schwarzfärbung, die im Alkohol und nach Einwirkung des Tageslichtes noch bedeutend verstärkt wurde. Die „Fetttropfen“ waren nun intensiv schwarz gefärbt. Ihre Löslichkeit in absolutem Alkohol und in Xylol hatten sie verloren. Zur Einbettung in Paraffin befanden sie sich längere Zeit in diesen Flüssigkeiten als Zwischenmedien; ebenso wie später die Schnitte. Aber auch dadurch war keine Lösung eingetreten. Auf den Schnitten waren die „Fetttropfen“ als dunkel schwarzbraune-schwarze Kügelchen deutlich zu erkennen (Taf. 1 Fig. 9). War jedoch ein anderes

Fixierungsmittel angewendet worden, so war auf den Schnitten nichts mehr zu sehen oder doch nur die Stellen, wo die „Fettropfen“ gelegen hatten.

Im lebenden Zustand sind die Fettropfen deutlich zu erkennen. Durch ihr starkes Lichtbrechungsvermögen fallen sie sofort in die Augen, besonders wenn sie in größerer Zahl vorhanden sind. Namentlich die größeren unter ihnen zeichnen sich schon im lebenden Zustande durch eine gelbe Färbung aus; die kleineren sind nur schwach gelb gefärbt oder erscheinen fast ganz farblos. Bei den kleinsten Körnchen fällt die Unterscheidung von anderen Granulationen und Plasmaeinschlüssen im lebenden Zustand oft schwer. Die „Fettropfen“ haben fast stets eine nahezu kugelige Gestalt. Die Substanz scheint sich in flüssigem Zustande zu befinden und strebt daher danach, die kleinste Oberfläche anzunehmen, nämlich die kugelige.

Nachdem ich die Ergebnisse der verschiedenen Lösungs- und Färbungsversuche an den stark lichtbrechenden Tropfen im *Noctiluca*-Körper mitgeteilt habe, müssen wir nun versuchen, aus diesen Ergebnissen Schlüsse zu ziehen, um über die Beschaffenheit dieser Substanzen Auskunft zu erhalten. Differentialdiagnostisch kommen vier verschiedene Gruppen von Substanzen in Betracht: Die echten oder Neutralfette, die ätherischen Öle, die Cholesterin-Ester und schließlich die Lipide im engeren Sinne. Bei der Beurteilung unserer Ergebnisse müssen wir die größte Vorsicht walten lassen, denn die verschiedenen Gruppenreaktionen sind an reinen Substanzen ausprobiert. In der Natur haben wir aber sicher nur in den seltensten Fällen „reine“ Substanzen vor uns, sondern wohl stets einige Beimengungen gewisser anderer Substanzen. So können den Lipoiden geringe Fettmengen beigemischt sein oder umgekehrt. Diese geringen Beimengungen können aber schon genügen, um die Gruppenreaktion anders ausfallen zu lassen, eine andere Färbung zu erzeugen. In der Natur liegen die Verhältnisse stets sehr viel komplizierter, als wir sie uns im Schema zurechtgelegt haben.

Die ätherischen Öle sind höchst komplizierte Verbindungen, die eine große Anzahl von Einzelverbindungen aus den verschiedensten Klassen enthalten (15 und mehr). Wir haben chemisch sehr indifferente Stoffe vor uns, die nur darum unter einem Namen zusammengefaßt werden, weil sie eine Anzahl physikalischer Eigenschaften gemeinsam haben.

Nach Angabe von ARTHUR MEYER (III, 1893) sollen sich, wie

oben bereits erwähnt, die ätherischen Öle in einer Lösung von 5 g Chloralhydrat in 2 ccm Wasser lösen. Nun werden aber die Tropfen im *Noctiluca*-Körper im Chloralhydrat nicht aufgelöst, sondern sie bleiben selbst nach 24stündiger Einwirkung erhalten. Dieses spricht dagegen, daß wir hier ätherische Öle vor uns haben. In dem Werke von GILDEMEISTER und HOFFMANN (III, 1899) finde ich leider keine näheren Angaben über diese Löslichkeitsverhältnisse. Die ursprünglich angegebene Unlöslichkeit der Fette in Eisessig fällt nach den späteren Ansichten von ARTHUR MEYER (III, 1899) fort.

Die bisher bekannten ätherischen Öle stammen fast ausnahmslos aus dem Pflanzenreiche, wo sie eine große Verbreitung besitzen und eine bedeutende Rolle spielen, während sie im Tierreich sehr selten oder gar nicht vorkommen. Die einzige Angabe in der Literatur finde ich bei KRUKENBERG (II, 1880), der bei Spongien ätherische Öle nachgewiesen haben will, worauf er auch den eigentümlichen Geruch der Spongien zurückführt. KRUKENBERG benutzte jedoch nur die ziemlich rohe Methode des „transparenten Fleckes“, den ein Ätherextrakt auf Papier ergibt und welcher über einem heißen Dampfbade wieder verschwindet. In der umfangreichen Monographie über die ätherischen Öle von GILDEMEISTER und HOFFMANN (III, 1899), in der alle ätherischen Öle einzeln beschrieben sind, finden wir lediglich ätherische Öle aus dem Pflanzenreiche, während kein einziges tierisches Produkt dargestellt ist. Sie nehmen an, daß die ätherischen Öle während des Lebensprozesses gebildete Ausscheidungen sind, die für den Stoffwechsel keine Bedeutung mehr haben und höchstens dazu benutzt werden, um Insekten anzulocken oder als Schutzmittel zu wirken. Fast die gleiche Ansicht äußert GROSSMANN (III, 1913). Wenn wir von diesen Gesichtspunkten aus die stark lichtbrechenden Tropfen im *Noctiluca*-Körper beurteilen, so wird die Annahme wahrscheinlicher, daß es sich in diesem Falle nicht um ätherische Öle handelt; denn wir werden noch sehen, daß wir bei *Noctiluca* höchst wahrscheinlich Nahrungs- und Reservestoffsubstanzen vor uns haben und keine sekundären Abbauprodukte.

Der Begriff der „Lipide“ wird von den verschiedenen Autoren sehr verschieden gefaßt. BANG (III, 1907) faßt den Begriff am allerweitesten und definiert die Lipidstoffe als „die Zellbestandteile, welche durch Äther oder ähnliche Lösungsmittel extrahiert werden können“. Es werden somit unter diesem Begriff zusammengefaßt: „Neutralfette und Fettsäuren, Farbstoffe, besonders Lipochrome, Cholesterin und Cholesterin-Ester, Phosphatide, Cerebroside, Cerebrinoside (Protagon) nebst verschiedenen weniger allgemein vor-

kommenen Körpern wie aromatischen Verbindungen, Alkaloiden usw.“ Die meisten Autoren fassen den Begriff der Lipide aber sehr viel enger und schließen die Neutralfette und Fettsäuren aus und benutzen den Ausdruck nur für die Cholesterine, Lecithine, Myelin und ähnliche Substanzen. Schließlich wird der Begriff der Lipide noch enger gefaßt und auch noch die Cholesterinverbindungen ausgeschaltet. Man spricht dann meistens von „Lipoiden im engeren Sinne“.

Zur Unterscheidung der verschiedenen Gruppen hat KAWAMURA (III, 1911) Gruppenreaktionen zusammengestellt: Neben optischen Methoden der Doppel- bzw. Einfachbrechung des Lichtes vor allem Färbemethoden mit Neutralrot, Nilblau und Sudan. Mit Nilblau sollen sich Glycerinester (= echte Fette) rot, Cholesterinester rötlich, und die Phosphatide und Cerebroside, also die Lipide im engeren Sinne, bläulich oder blau; mit Sudan die Glycerinester rot, Cholesterinester gelbrot und Lipide i. e. S. schwach gelbrot färben. Wir haben gesehen, daß sich die fraglichen Substanzen bei *Noctiluca* sowohl mit Sudan, wie mit Nilblau sehr intensiv zinnoberrot färben. Das würde mit ziemlicher Wahrscheinlichkeit dafür sprechen, daß sie nicht aus Lipoiden i. e. S. und auch wohl nicht aus Cholesterinverbindungen bestehen.

Nehmen wir nun außer den in der Pathologie üblichen Färbungsmethoden noch die verschiedenen Lösungsmittel zu Hilfe: Um Lecithin kann es sich nicht handeln, da die Substanzen bei *Noctiluca* in Aceton bei gewöhnlicher Temperatur löslich sind, während nach Angabe von BANG (III, 1907 u. 1911) das Lecithin in kaltem Aceton unlöslich ist (höchstens in heißem). Ebenso sind andere Lipide ausgeschlossen, so das Kephalin, das Cuorin, das Amidomyelin, das Sphingomyelin, das Neottin, das Cerebrin und Homocerebrin u. a., welche entweder in Aceton oder in Alkohol unlöslich oder doch nur schwer löslich sind (BANG III, 1911 und GLIKIN III, 1909). Die Angaben über die Löslichkeitsverhältnisse der einzelnen Stoffe sind leider teilweise ziemlich unvollständig in den bekannten Handbüchern der Biochemie usw.; teilweise fehlen sie sogar ganz, wie in der Bearbeitung der Fette von BRAHM (III, 1911) in ABDERHALDEN'S biochemischem Handlexikon.

Die Cholesterinverbindungen sind durch die erwähnten Lösungsmittel noch nicht ausgeschlossen. EMMERLING (I, 1909) untersuchte die Eiweißspaltungsprodukte von *Noctiluca*. Zu diesen Hydrolyseversuchen extrahierte er vorher mit heißem Äther. Dieser Ätherextrakt ergab „eine salbenartige Masse mit den Reaktionen des

Cholesterins“. Leider fehlen jegliche nähere Angaben, ob dieser salbenartige Rückstand näher untersucht worden ist und welche „Reaktionen des Cholesterins“ vorhanden waren, ob es Reaktionen waren, die nur den Cholesterinverbindungen zukommen, oder auch anderen fettartigen Stoffen. Auf eine briefliche Anfrage konnte mir der Verfasser leider auch keine näheren Angaben mehr machen. Ich halte es für sehr gut möglich, daß die „salbenartige Masse“ in der Hauptsache aus Neutralfetten bestanden hat mit geringen Beimengungen von Cholesterinverbindungen und Lipoiden, welche sicher in jeder Zelle vorkommen und welche dann vielleicht „die Reaktionen des Cholesterins“ bewirkt haben. Auf alle Fälle möchte ich aus diesen kurzen und ungenauen Angaben von EMMERLING keine Schlüsse auf die Zusammensetzung der stark lichtbrechenden Körnchen ziehen.

Bei KAWAMURA (III, 1911) findet sich eine Angabe, wonach sich osmierter Cholesterinester in den Geweben in Xylol und Toluol lösen soll, während dieses bei osmierten Fetten nicht der Fall ist. Ich habe oben bereits dargestellt, daß ich bei *Noctiluca* gefunden habe, daß sich auf Schnitten von Individuen, welche mit FLEMMING'schem Gemisch fixiert und hinterher nicht mit  $H_2O_2$  behandelt waren, das osmierte Fett auch dann nicht auflöste, wenn es längere Zeit in absolutem Alkohol und in Xylol gewesen war, sondern daß es noch deutlich schwarz gefärbt in den Präparaten zu sehen war (Taf. 1 Fig. 9).

Ferner sollen sich die Cholesterinester in den Geweben in frischem Zustande mit Sudan und mit Nilblau gelbrot bzw. rötlich färben. Beide Färbemittel ergaben aber bei *Noctiluca* im frischen Zustande eine intensiv rote-zinnoberrote Färbung. Nach diesen Befunden ist die Wahrscheinlichkeit auch nicht sehr groß, daß es sich bei *Noctiluca* um Cholesterinverbindungen handelt.

Um diese Frage endgültig zu entscheiden, benutzte ich die optische Methode der Doppel- bzw. Einfachbrechung. Sie wurde von KAISERLING zur Differentialdiagnose zwischen Fetten und Fettsäuren einerseits und Cholesterinverbindungen andererseits eingeführt. Nur diese letzteren sind doppelbrechend. Im polarisierten Licht bei „gekrenzten Nicols“, d. h. bei aufeinander senkrecht stehenden Polarisations Ebenen des Polarisators und des Analysators erscheint das Gesichtsfeld dunkel; die Doppelbrechung wird durch Aufleuchten erkennbar, Sphärokristalle zeigen das charakteristische dunkle Achsenkreuz.

Während meiner Untersuchungen an lebenden Noctilucen hatte ich leider keinen Polarisationsapparat zur Verfügung. Später habe

ich jedoch diese Untersuchung nachgeholt und zwar an mit Formol fixiertem Material. Solches soll uns jene optischen Differenzen meist noch ganz gut zeigen. Die stark lichtbrechenden Tropfen der *Noctiluca* leuchteten bei gekreuzten Nicols nicht auf und zeigten nicht jene charakteristischen Bilder der doppelbrechenden Substanzen. Wenn auch leider die Untersuchung an lebendem Material fehlt, so können wir doch wohl mit ziemlicher Sicherheit sagen, daß wir bei *Noctiluca* keine Cholesterinverbindungen vor uns haben.

So bleiben nur noch die eigentlichen Fette, die Neutralfette, welche Glycerinester der verschiedenen Fettsäuren darstellen. Dafür spricht die intensive zinnoberrote Färbung mit Sudan III und Nilblau; auch die Löslichkeit in den verschiedenen Lösungsmitteln steht mit dieser Annahme sehr gut im Einklang.

In den gewöhnlichen tierischen Fetten sind hauptsächlich drei Bestandteile enthalten: das Palmitin, das Stearin und das Olein. Die beiden ersteren haben einen ziemlich hohen Schmelzpunkt, sind also bei gewöhnlicher Temperatur fest, während das Olein flüssig ist. Unsere Beobachtungen am Lebenden haben uns bereits zu der Vermutung geführt, daß die „Fettropfen“ der *Noctiluca* sich in einem flüssigen Zustande befinden.

ALTMANN (III, 1894 p. 17) stellt fest, daß das Osmium nicht ein Reagens auf Fette im allgemeinen, sondern nur auf freie Ölsäure und Olein ist. HANDWERCK (III, 1898) hat das Verhalten der einzelnen Fettkörper zu Osmiumsäure und zu Sudan näher untersucht und kommt zu dem Ergebnis, daß Palmitin, Palmitinsäure, Stearin und Stearinsäure im festen Aggregatzustand keine Osmiumreaktion geben. Chemisch-reine Palmitin- und Stearinsäure, sowie deren Glykoside vermögen  $\text{OsO}_4$  nicht zu reduzieren. Das  $\text{OsO}_4$  sei aber ein feines Reagens auf Ölsäure und Olein. Ebenso soll das Verhalten gegenüber Sudan III sein. Palmitin- und Stearinsäure färben sich nicht rot; in geschmolzenem Zustande aber granatrot. Das Olein und die Ölsäure tun dies bereits im kalten.

Alle unsere Lösungs- und Färbungsversuche und die daran geknüpften Betrachtungen führen zu der Annahme, daß die stark lichtbrechenden Körper der *Noctiluca* aus Neutralfetten bestehen und zwar hauptsächlich aus Glycerinester der Ölsäure oder ähnlichen Substanzen.

Wir haben bereits erwähnt, daß die Fettropfen auch im lebenden Zustand scharf und deutlich zu erkennen sind, und daß sie fast stets eine ziemlich rundliche, kugelige Gestalt besitzen. Sehr viel

schärfer und deutlicher treten die Fettkügelchen selbstverständlich nach der Färbung mit Sudan III hervor. Deshalb wollen wir auch mit Sudan gefärbte Präparate dazu benutzen, um einiges über die Größe und die Verteilung dieser Gebilde zu erfahren (Taf. 2 Fig. 10 bis 14). Die Größe schwankt außerordentlich; bisweilen sind sie sehr klein und fein zerteilt (Fig. 10). Dann haben sie nur einen Durchmesser von  $\frac{1}{2}$ —2  $\mu$ . Am häufigsten findet man Tropfen in der Größe von 1—5  $\mu$ ; doch nicht selten nehmen sie noch bedeutend an Umfang zu (Fig. 11—14). Der größte, den ich beobachten konnte, hatte etwa einen Durchmesser von 30—35  $\mu$  (Fig. 13). Diese großen Fetttropfen sind nicht etwa erst postmortal entstanden, durch Zusammenfließen von mehreren kleineren Tropfen infolge der Einwirkung der schwachen Kalilauge oder anderer Reagentien, sondern waren bereits im lebenden Zustand in der gleichen Größe zu sehen.

Die Fetttropfen haben stets eine gleichmäßige homogene Beschaffenheit. Nur nach der Behandlung mit Alkalien (teilweise Verseifung) oder bei einigen anderen Reagentien erhalten die Fettkugeln eine granuliert Oberfläche. Nach Färbung mit Nilblau oder Sudan III erscheinen die größeren Tropfen infolge ihrer Größe und Dicke meist ziemlich intensiv rot, während die kleineren durchsichtig sind, und mehr zinnober-gelbrot aussehen.

Die meisten und vor allem die größeren Fetttropfen befinden sich im oder in der Nähe des Zentralplasmas (Fig. 9, 12, 25). Doch sind sie, namentlich die kleineren auch häufig im Plasmanetz fein verteilt (Fig. 10). Daneben befinden sich viele feine Tröpfchen in dem peripheren Plasma, oft sogar in die Plasmahaut eingelagert. Wir haben bereits bei der Betrachtung der Zellmembranen gesehen, daß beim Absterben der Organismen diese feinen Fetttropfen an oder in der Plasmahaut liegen bleiben, während sich das übrige Plasma nach dem Innern zurückzieht. Fig. 10 gibt ungefähr ein normales Bild von der Verteilung des Fettes im *Noctiluca*-Körper; die vorhandenen Mengen sind jedoch sehr häufig bedeutend geringer, bisweilen gelingt es sogar schwer, mit Sudaulösung geringe Körnchenmengen nachzuweisen. Im Gegensatz hierzu stellen die Fig. 11—14 Individuen dar, welche ausnahmsweise sehr große Fettmengen besaßen oder sich durch die Größe ihrer Fetttropfen auszeichneten. In Fig. 12 liegen sehr große Fettkugeln im Zentralplasma eingebettet. Fig. 13 stellt einen anormalen Fall dar, bei dem auffallend große Tropfen im peripheren Plasma liegen; gleichzeitig sind es die größten Fettgebilde, welche ich überhaupt bei *Noctiluca* beobachten konnte. Es ist aber der einzige Fall dieser Art. Auf



Fig. 14 sehen wir schließlich so große Fettmengen im Innern des *Noctiluca*-Körpers, daß diese die Gesamtmenge des Protoplasmas an Volumen bedeutend übertreffen.

Ich möchte noch besonders hervorheben, daß sämtliche Fettzeichnungen mit dem Zeichenapparat hergestellt sind, daß also sowohl die Zahl wie die Größe der Fetttropfen genau den tatsächlichen Verhältnissen entspricht.

Die Fettkügelchen findet man sowohl in den gewöhnlichen agamen Stadien, wie auch in den sog. „Ruhestadien“, welche die Organellen zurückgebildet haben und sich für die Teilung und Schwärmerbildung vorbereiten. Gerade bei diesen Stadien ohne Organellen kommt das Fett meist in größeren Mengen vor, was bereits DOFLEIN (I, 1900) beobachtet hat. Bei der Teilung werden die Fetttropfen auf die beiden Tochtertiere verteilt und bei der Schwärmerbildung bekommt jeder einzelne Schwärmer einige Tropfen mit. In den kleinen Schwärmern fallen die verhältnismäßig großen, stark lichtbrechenden Fetttropfen deutlich ins Auge (Taf. 4 Fig. 36—45).

Bei den zur Schwärmerbildung führenden aufeinanderfolgenden Kernteilungen befindet sich die größte Anzahl der Fettkörnchen in der Nähe der Kernspindeln. Die Körnchen sind meist ziemlich klein, von etwa 1—4  $\mu$  Durchmesser, während größere nur sehr selten vorkommen. DOFLEIN (I, 1900) stellte an mit Osmiumsäure konserviertem Material fest, daß sich während der Teilung die Fettgranula ringförmig um die Kernspindeln anordnen, entsprechend den vorhandenen physikalischen Kräften, entsprechend dem Druckgefälle. Die gleichen Beobachtungen konnte ich sehr gut am Lebenden machen (Taf. 4 Fig. 34 a), ich sah die ringförmige Gruppierung der Fetttropfen während der Metaphase; dieser Ring zog sich mit dem Auseinanderweichen der Tochttersphären in eine Spirale auseinander, entsprechend den nun geänderten Druck- und Zugkräften. Auch im lebenden Zustande waren die Spindelfasern, welche die Richtung dieser Kräfte zum Teil veranschaulichen, deutlich zu erkennen. Diese Dinge werden uns bei der Besprechung der Kernteilung noch näher beschäftigen.

Die einzelnen Fetttropfen, welche auf den feinen Fäden des Plasmanetzes liegen, überragen diese oft um ein beträchtliches; d. h. sie haben einen sehr viel größeren Durchmesser als der Querschnitt des Plasmafadens (Taf. 3 Fig. 19, 22, 24). Trotzdem liegen sie aber nie frei auf diesen Plasmafäden, sondern sind stets von einer wenn auch oft nur ganz dünnen Plasmahaut umgeben. Bei den Sudanpräparaten (Taf. 2 Fig. 10—14) ist dieses nicht immer deutlich zu

erkennen, weil hinterher kein besonderer Plasmafarbstoff angewandt wurde. Aber auch dann ist nur sehr wenig zu sehen, weil eben das Plasmahütchen so außerordentlich dünn und fein ist. Im Dunkelfeld gelang es manchmal, auch diese geringen Plasmamengen um die Fetttropfen herum zum Aufleuchten zu bringen. Die Fetttropfen leuchten im Dunkelfeld besonders hell und stark; sie sind dann von einem feinen, meist etwas unregelmäßigen Ring umgeben (Taf. 3 Fig. 19). Von dem Vorhandensein dieser dünnen Plasmahütchen kann man sich am besten überzeugen durch Anwendung der Fettlösungsmittel. Denn nachdem die Fetttropfen vollständig fortgelöst sind, befindet sich an dieser Stelle nicht einfach ein Nichts, sondern vielmehr ein dünnes Plasmahütchen, eine feine Cyste. Bei der Beschreibung des Lösungsversuches mit Eisessig habe ich bereits kurz darauf hingewiesen.

Wie entsteht nun dieses Fett? Über *Noctiluca* liegen noch keine Beobachtungen oder Vermutungen über Fettverdauung oder Fettspeicherung vor. Jedoch wurden mit anderen Protozoen insbesondere mit Ciliaten einige wenige Versuche gemacht, die ich hier kurz zusammenstellen möchte.

GREENWOOD (III, 1886) untersuchte Amöben und kommt zu dem Ergebnis, daß Fetttropfen von ihnen nicht verdaut werden; daß aber vielleicht eine geringe Fettverdauung bei *Actinosphaerium* stattfindet. FABRE-DOMERGUE (III, 1888), fütterte Paramäcien mit verdünnter Milch und beobachtete, daß die Fetttropfen unverändert entleert werden. Trotzdem bestreitet er nicht eine geringe Ausnutzung des Fettes; er vermutet, daß eine Verseifung stattgefunden hat. MEISSNER (III, 1888) fütterte Infusorien (*Climacostomum* und *Stentor*) und Amöben mit einer Fettemulsion von Olivenöl oder verdünnter Milch, welche durch Alkannatinktur vorher rot gefärbt war. Die Fetttropfen wurden häufig aufgenommen, aber nicht verändert, und bei den Infusorien oft nach kurzer Zeit wieder ausgestoßen.

In neuerer Zeit hat NIBENSTEIN (III, 1909) nähere Versuche an Paramäcien über Fettverdauung und Fettspeicherung gemacht. Er sah die verfütterten Fetttropfen in der wäßrigen, schwach alkalisch reagierenden Vakuolenflüssigkeit verschwinden und beobachtete eine Ablagerung völlig ungefärbter Fettkörnchen im Endoplasma bei Verfütterung einer mit Sudan intensiv gefärbten Ölemulsion und zieht daraus den Schluß, daß in den Nahrungsvakuolen eine Fettverdauung vor sich geht, indem es hier in seine wasserlöslichen Komponenten zerlegt wird, und daß diese dann nach ihrer Aufnahme

im Endoplasma wieder zu Neutralfetten synthetisiert werden. Das aufgespeicherte Fett entstammt nicht immer direkt der Nahrung, sondern kann sich auch bei reiner Kohlehydratnahrung oder auf Kosten von Eiweiß ansetzen. Die Fettkörnchen bei *Paramaecium* haben die Bedeutung eines Reservestoffes.

STANIEWICZ (III, 1910) hat in dem darauffolgenden Jahre diese Beobachtungen von NIRENSTEIN einer eingehenden scharfen Kritik unterzogen. Er kommt auf Grund seiner eigenen Untersuchungen und Experimente an Infusorien (hauptsächlich *Stentor Roeselii* und *Paramaecium caudatum*) zu der Behauptung, daß die Infusorien wohl Fett aufnehmen, aber nicht imstande sind, es zu verdauen; es also nicht abbauen können oder in eine genügend feine Emulsion verwandeln, welche eine direkte Assimilation möglich machte. Er konnte nämlich an den aufgenommenen vorher mit Sudan oder anderen Farbstoffen gefärbten Fettkügelchen keinerlei Veränderungen wahrnehmen. Diese wurden vielmehr nach einiger Zeit wieder unverdaut ausgestoßen. Trotzdem findet sich nach reichlicher Ernährung der Infusorien mit Eigelb, Milch und anderen Substanzen eine ziemlich vermehrte Anzahl von Fetttröpfchen im Endoplasma. STANIEWICZ nimmt an, daß dieses Fett aus anderen Substanzen aufgebaut ist, welche die Infusorien verdauen könne, in erster Linie aus Eiweißkörpern und Kohlehydraten.

DOFLEIN (III, 1918) hat eingehende Untersuchungen über den Stoffwechsel kleiner Flagellaten, von Phytomonadinen (*Polytomella agilis*) gemacht. Besonders in den Cysten traten bisweilen größere Mengen Fett auf, welche durch Sudan III und Osmiumsäure nachgewiesen wurden. Gleichzeitig mit der Zunahme des Fettes hat die Menge und Größe der Stärkekörner abgenommen. So kommt DOFLEIN zu dem Schluß, „daß in dem Cystenkörper ein eigenartiger Stoffwechsel vor sich geht, bei welchem aus Stärke auf irgendwelchen Umwegen Fett entsteht. Daß ein ähnlicher Zusammenhang im normalen Stoffwechsel des freilebenden Mastigophors eine Rolle spielt, können wir daraus entnehmen, daß in ihm stets neben der Stärke Fett in größeren und kleineren Tropfen nachweisbar ist“.

Bei Protozoen haben wir bisher keinen einzigen sicher verbürgten Fall von Fettverdauung. Das nachgewiesene Fett scheint meistens aus Kohlehydraten oder aus Eiweiß im Protoplasma synthetisch aufgebaut zu werden. Die Kritik von STANIEWICZ (III, 1910) an NIRENSTEIN müssen wir aber, meiner Ansicht nach, selbst wieder kritisch aufnehmen. Sicher ist dadurch das Nichtvorhandensein einer Fettverdauung noch nicht bewiesen. STANIEWICZ benutzte zu seinen

Versuchen verschiedenes tierisches und pflanzliches Fett, so Olivenöl, Kokosnußöl, Kabeljaufett und Butter. Es wäre doch möglich, daß diese Substanzen nicht ohne weiteres verdaut werden, während andere Fette ausgenutzt werden können; jene machen auch sicher nicht die gewöhnliche Nahrung der Paramäcien aus. Meist verfütterte er diese Stoffe in gefärbtem Zustande (mit Sudan, Scharlach R. usw.). Diese Farbstoffe können schon genügen, um diese Substanzen „ungenießbar“ zu machen. Auf alle Fälle wäre eine nochmalige gründliche Untersuchung sehr wünschenswert.

Bei Aktinien nimmt ARNDT (III, 1913) an, daß das reichlich vorhandene Fett direkt als Fett aus der aufgenommenen Nahrung von den Entodermzellen übernommen oder im Aktinienkörper aus dem Nahrungseiweiß entstanden sei; dagegen nicht aus Kohlehydraten, da der sichere Nachweis einer Kohlehydratverdauung bei Cölenteraten überhaupt noch fehlt.

Betrachten wir noch kurz die neueren Ansichten der (menschlichen) Physiologie über Fettverdauung und Fettspeicherung (vgl. TIGERSTEDT, III, 1911). ALTMANN und PFLÜGER haben die Annahme begründet, daß bei höheren Tieren eine direkte Resorption der feinen Fetttropfen nicht stattfindet, sondern erst nach Zerlegung als Fettsäuren oder als Seifen. Dennoch ist die Emulsionierung von Wichtigkeit, da hierdurch den Lipasen eine größere Oberfläche für ihre Wirkung geboten wird. Die Lipasen zerlegen die Fette in Glycerin und Fettsäuren.

Daß bei den höheren Tieren die größere Menge des vorhandenen Reservefettes direkt aus dem Fett der aufgenommenen Nahrung stammt (unter Zerlegung!), haben die Versuche von VOIT und PETTENKOFER, HOFMANN und MUNK einwandfrei erwiesen. Daneben wirken auch Kohlehydrate als Fettbildner, während nach den umfangreichen Versuchen von PFLÜGER und KUMAGAWA es nicht mehr anzunehmen ist, daß auch Eiweiß sich an der Bildung von Fett beteiligen kann oder höchstens in sehr geringem Umfange.

Nach unseren heutigen Kenntnissen erfolgt die Fettbildung bei Metazoen zum großen Teil direkt aus dem aufgenommenen Fett der Nahrung, wahrscheinlich unter Zerlegung (in Glycerin und Fettsäuren) und neuem Aufbau. Das Reservefett kann jedoch auch aus Kohlehydraten, bei manchen Tieren auch aus Eiweiß gebildet werden. Bei Protozoen ist bisher eine Fettverdauung noch nicht einwandfrei nachgewiesen, wenn sie auch darum nicht ausgeschlossen ist; Fettbildung nach reiner Kohlehydrat- oder Eiweißnahrung wurde dagegen beobachtet.

Wie entstehen die oft recht beträchtlichen Fettmengen bei *Noctiluca*? Ein sicheres, abschließendes Urteil läßt sich heute noch nicht darüber bilden; denn nur durch eine ausschließliche künstliche Ernährung mit reinen Fetten, Kohlehydraten oder Eiweiß läßt sich der sichere Nachweis erbringen, daß das Reservefett durch Fettverdauung entsteht, oder aus dem aufgenommenen Kohlehydrat oder aus dem Eiweiß. POUCHET (I, 1890 p. 110) machte allerlei künstliche Ernährungsversuche mit zerkleinertem getrocknetem Fischfleisch mit Milch, Blut, Stärkemehl und Lycopodiumsporen. Alle Versuche mißlangen, nur zerkleinertes gekochtes Eigelb wurde aufgenommen. Im Zustande der Verdauung sollen viele stark lichtbrechende Tropfen und Körner im Protoplasma entstehen, bald sieht man größere Tropfen in der Nachbarschaft des Kernes, sie haben lachsgelbe Farbe und werden durch Osmiumsäure geschwärzt. Es handelt sich also offenbar um die Fetttropfen. Eine künstliche Ernährung hoffe ich bei *Noctiluca* bei einem späteren Aufenthalt am Meere einmal durchzuführen, wenn sie auch große Schwierigkeiten haben wird<sup>1)</sup>. Man kann jedoch aus der Art der normalen Nahrungsstoffe und aus der Beschaffenheit, wie diese wieder ausgestoßen werden, Schlüsse ziehen über die größere oder geringere Wahrscheinlichkeit der einzelnen Annahmen.

Sehr interessant in dieser Beziehung ist nun der Fall, welcher in den Fig. 8a—f (Taf. 1) dargestellt ist. Unter den frisch aus dem Meere gefangenen Tieren fand ich ein Exemplar, welches einen für seine Größe riesigen Nahrungskörper aufgenommen hatte. Die sonst ziemlich rundliche Gestalt hatte sich ganz verändert und wurde durch den Nahrungskörper in die Länge gepreßt (Fig. 8a). Dieser war dicht angefüllt mit zahllosen großen und kleinen goldgelben stark lichtbrechenden Fetttropfen. Diese Fetttropfen verdeckten die übrige Organisation des Nahrungstieres, so daß es sich

<sup>1)</sup> Anmerkung während der Korrektur. Während eines kurzen Aufenthaltes in diesem Herbst (1920) an der Biologischen Anstalt in Helgoland ist es mir gelungen, die künstliche Ernährung bei *Noctiluca* in ähnlicher Weise wie POUCHET durchzuführen. Ich konnte die Tiere mehrere Wochen mit gekochtem Hühnereigelb ernähren. Am besten gelangen diese Versuche, wenn ich ausschließlich die Fettsubstanzen des Hühnereigelbes verwandte, welche sich als kleine gelbe Kügelchen an der Wasseroberfläche ansammelten. Nach wenigen Tagen waren eine große Anzahl der Noctilucen dicht mit den bekannten kleinen Fetttröpfchen angefüllt. Dies kann man wohl als einen sicheren Beweis dafür ansehen, daß tatsächlich eine Ausnutzung des Fettes der Nahrung stattfindet, und daß die im *Noctiluca*-Körper vorhandenen Fettsubstanzen auf alle Fälle auch nach ausschließlicher Ernährung mit Fett gebildet werden können.

nicht entscheiden ließ, zu welcher Gruppe es gehörte. Ich vermute, daß es ein Wurm gewesen ist, doch könnten es auch Reste einer Crustacee sein. Nach 4 Stunden war der Nahrungskörper zusammengebogen und verkleinert; er liegt in einer deutlichen Nahrungsvakuole, an deren Oberfläche zahlreiche kleine Fetttropfen sichtbar sind. Die äußere Gestalt der *Noctiluca* ist wieder ziemlich normal geworden (Fig. 8 b). Nach weiteren 4 $\frac{1}{2}$  Stunden ist der Rest des Nahrungskörpers ausgestoßen und liegt neben dem Tier in dem Kulturgläschen. Sein äußerer Umfang ist verkleinert und zusammengepreßt; doch birgt er im Innern noch zahlreiche dicke Fetttropfen. Die Ausnutzung der Nahrungsstoffe ist auf alle Fälle eine sehr unvollkommene gewesen, was zum Teil wohl auf die abnorme Größe des Nahrungskörpers zurückzuführen ist. Trotzdem sieht man im Innern der *Noctiluca*, vor allem in der Nähe des Zentralplasmas, wo sich vorher der Nahrungskörper befunden hatte, zahlreiche größere und kleinere Fetttropfen, und die Wahrscheinlichkeit ist sehr groß, daß eine direkte Ausnutzung des Fettes der Nahrung stattgefunden hat. Fig. 8 d—f zeigen dasselbe Individuum zu verschiedenen Zeiten am folgenden Tage. Man erkennt deutlich die Verteilung der Fettkörnchen. Diese Stadien werden uns noch in anderem Zusammenhang interessieren.

Die Nahrung der *Noctiluca* besteht meistens aus pflanzlichen Organismen, Planktonalgen, insbesondere Diatomeen. Durch diese Nahrung werden hauptsächlich Kohlehydrate aufgenommen; doch wird häufig auch tierische Nahrung aufgenommen, so daß außerdem sicher eine Eiweißverdauung vorkommt. POUCHET's Versuche scheiner gleichfalls dafür zu sprechen, daß eine Eiweißverdauung stattfindet, wenn auch im Eigelb neben Eiweißkörpern noch verschiedene andere Substanzen vorhanden sind. Welche Stoffe nun die Bildung und Ablagerung von Fetttropfen bewirkt, kann man nicht sagen.

Zum Schluß bleibt uns noch die Frage zu erörtern, welche Bedeutung die Fetttropfen im *Noctiluca*-Körper besitzen. DOFLEIN (I, 1900 p. 3) hatte bereits die Ansicht ausgesprochen, daß es sich um „Reservefett“ handelt. Die Beobachtung, daß vor allem die tentakel- und peristomlosen Stadien in besonders hohem Maße Fetttropfen enthalten, lassen diese Annahme sehr wahrscheinlich erscheinen. Denn diese organellenlosen Stadien vermögen keine Nahrungskörper aufzunehmen und sind daher auf die vorhandenen Stoffe angewiesen. Auch die Erscheinung, daß bei der Schwärmerbildung die jungen Schwärmer alle einige Fetttropfen mitbekommen, ist dadurch sehr verständlich. Um weiteres Beweismaterial für

diese an sich schon ziemlich wahrscheinliche Annahme zu erhalten, suchte ich ein vegetatives agames Individuum aus, welches zahlreiche kleine Fetttropfchen im Protoplasma enthielt, welche im lebenden Zustand deutlich zu erkennen waren. Dieses Individuum setzte ich in ein kleines Glasschälchen, ohne Hinzufügung von irgendwelchen Organismen, welche als Nahrung hätten dienen können, und beobachtete es längere Zeit hindurch. Schon nach wenigen Tagen nahmen die Fetttropfen an Zahl ab. Nach 10 Tagen ist ihre Anzahl sehr gering geworden. Nach 14 Tagen des Hungerns stirbt das Tier ab. Dieser Versuch beweist, daß diese Fetttropfchen aufgebraucht werden, wenn andere Nahrungsstoffe fehlen.

Es wird sich aber nicht nur um Reservesubstanzen handeln, sondern es besteht die Möglichkeit, daß wir auch direkte Bestandteile der aufgenommenen Nahrung vor uns haben. In diesen Fällen müßte aber das Nahrungsfett ohne Zerlegung, also in feiner Verteilung als Emulsion, von der *Noctiluca*-Zelle aufgenommen sein. Denn wenn es erst zerlegt wird in Glycerin und Fettsäuren und dann erst wieder zu Neutralfett synthetisiert wird, dann müßte man dieses richtigerweise schon als „Reservematerial“ ansprechen.

DOFLEIN (I, 1900 p. 4) hat noch die Vermutung ausgesprochen, daß das Fett als leichtere Substanz vielleicht auch mitwirke, die Schwebefähigkeit der tentakel- und geißellosen Stadien zu erhöhen. Ich glaube aber kaum, daß dies eine wesentliche Funktion der Fetttropfchen ist. Die Noctilucen besitzen an und für sich schon ein geringeres spezifisches Gewicht als das umgebende Seewasser. Infolgedessen schweben sie an der Oberfläche und werden höchstens passiv durch Wasserbewegungen in tiefere Regionen gebracht. MASSART (I, 1893) stellte ein spezifisches Gewicht von 1,014 fest, während das des Meerwassers etwa 1,024—1,028 beträgt. MASSART machte allerdings auch die Fetttropfen für das geringe spezifische Gewicht des Gesamtkörpers verantwortlich. Mir scheint diese Annahme nicht sehr wahrscheinlich, schon allein wegen des außerordentlich wechselnden Vorkommens des Fettes im Protoplasma, und weil Zellen ohne größere Fettmengen ebensogut an der Oberfläche schwimmen, wie solche mit viel Fett. Ich glaube eher annehmen zu müssen, daß der Zellsaft das geringe spezifische Gewicht bewirkt.

Wir werden später noch sehen, daß auch das Leuchten der *Noctiluca* mit Fettsubstanzen in Verbindung gebracht wird. Es handelt sich hierbei wohl kaum um eine physiologische Funktion der Organismen, die für das Leben dieser Tiere irgendwelche Be-

dentung besäße, sondern höchstens eine Nebenerscheinung des Stoffwechsels.

Es bleibt noch eine letzte Möglichkeit: Die Fettsubstanzen, wenigstens sofern sie in größeren Mengen auftreten, könnten eine „fettige Degeneration“ darstellen, entsprechend den Erscheinungen, welche BOGGERT (III, 1909) bei tripyleen Radiolarien beschrieben hat, und welche bei höheren Tieren eine weite Verbreitung besitzen. Nach allem, was wir bisher über die Verbreitung und Entstehung des Fettes bei *Noctiluca* gehört haben, besitzt diese Annahme kaum irgendwelche Wahrscheinlichkeit.

Legen wir die Terminologie von KAWAMURA (III, 1911 p. 122) zugrunde, so handelt es sich nicht um eine „pathologische Fettspeicherung (Steatosis pathologica)“, sondern um eine „normale Fettspeicherung (Steatosis physiologica)“ und zwar eine „Glycerinestersteatose“.

## VI. Biologie und Physiologie.

### a) u. b) Lebensbedingungen und Ernährung.

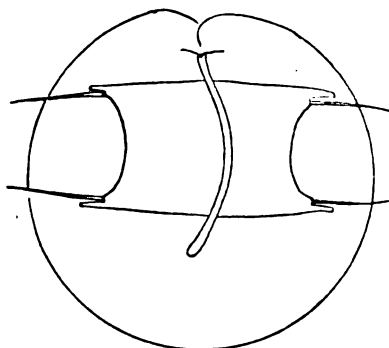
Ich nahm ursprünglich an, daß solche Planktonorganismen wie die *Noctiluca* außerordentlich empfindlich in der Kultur seien und stets reines frisches Wasser beanspruchten. Es stellte sich aber heraus, daß sich die Noctilucen ziemlich leicht halten lassen, über mehrere Wochen. Ich benutzte zur Kultur meist kleine Glasklötze mit Vertiefung, die ich mit etwas frischem Seewasser und entweder mit einzelnen Exemplaren oder mit einer größeren Anzahl von Noctilucen beschickte. Teilweise wechselte ich täglich das Wasser, teils ließ ich sie immer im gleichen Medium. Bei dem Wechseln des Wassers ergab sich der Übelstand, daß hierbei leicht Berührungen mit der Gefäßwand oder der Pipette entstehen, die auf die zarten *Noctiluca*-Körper von ungünstigem Einfluß sind. Meine Kulturen ohne Wasserwechsel hielten sich meist ebensogut und manchmal sogar noch besser, als die mit Wasserwechsel. Nach einigen Tagen traten meist in den Kulturen Bakterienansammlungen auf und es entwickelte sich eine größere Anzahl von Ciliaten und kleinen Flagellaten. Merkwürdigerweise hatte ihr Vorhandensein keineswegs einen ungünstigen Einfluß auf das Leben der Noctilucen. Selbst wenn sich tote, sich zersetzende Organismen am Boden befanden (was natürlich meistens vermieden wurde), wurden die Noctilucen keineswegs sichtlich ungünstig beeinflusst. Sie sind also nicht sehr empfindlich gegen nicht ganz frisches Wasser. Ich machte



sogar die interessante Beobachtung, daß die Noctilucen die betreffenden Ciliaten gefressen hatten.

Als Nahrungskörper beobachtete ich in den Nahrungsvakuolen der Noctilucen meistens Diatomeen, so vor allem die großen *Biddulphia* und *Coscinodiscus*, welche in den Monaten August und September bei Helgoland die Hauptmenge des Phytoplanktons ausmachten. Daneben kamen aber viele andere Planktonalgen vor. Häufiger waren auch Copepoden, Crustaceenlarven, kleine Würmer und sogar Fisch-eier gefressen worden. In einem Falle sah ich, daß eine andere kleine *Noctiluca* als Nahrung aufgenommen war; also wieder eine Beobachtung für die Tatsache, daß sich die gefräßigen Noctilucen bisweilen gegenseitig auffressen. In einem anderen Falle waren junge *Noctiluca*-Schwärmer als Nahrungsbestandteil aufgenommen worden.

Versuche, die Noctilucen in den Kulturen mit Planktonalgen zu füttern, sind mir bisher immer mißlungen. Fügte ich in den Kultur-gläsern frisch gefangene Diatomeen zu den Noctilucen, so sanken die Planktonalgen bereits nach kurzer Zeit zu Boden. Nun haben die Noctilucen, welche vermöge ihres geringen spezifischen Gewichtes stets passiv an der Oberfläche des Wassers schwimmen, keinerlei Möglichkeit, die Diatomeen usw. zu ergreifen, da sie nicht aktiv in die Tiefe zu wandern vermögen. Aber selbst wenn die Biddulphien längere Zeit auf oder direkt neben den Noctilucen lagen, wollten diese in meinen Kulturen die Planktonalgen nicht aufnehmen. So konnte ich leider keine näheren Beobachtungen über die Aufnahme der Nahrung machen, ein Vorgang, der bisher noch nicht näher erforscht ist. In



Textfig. D.

einem Falle sah ich unter den frischgefangenen Exemplaren eine *Noctiluca* mit einer großen *Biddulphia sinensis*, über welche sie den Tentakel gestreckt hatte (Textfigur D). Die Nahrungsaufnahme selbst konnte ich nicht verfolgen, doch vermute ich, daß hierzu der Tentakel benutzt wird.

Die Ausstoßung der Nahrungsreste konnte ich dagegen in einer großen Anzahl von Fällen beobachten. Besonders interessant ist

dieser Vorgang, wenn es sich um sehr große Nahrungskörper handelt, deren Reste ausgestoßen werden, so von großen Crustaceenpanzern.

oder den *Biddulphia*-Schalen. Das Cytostom und das Peristom sind weit trichterförmig geöffnet. Der Nahrungsrest wird ganz langsam aus dem Peristom herausgepreßt, anscheinend durch eine geringe Kontraktion des umgebenden Protoplasmas. Der Tentakel ist während dessen in dauernd schlängelnder Bewegung, ohne aber selbst den Nahrungskörper irgendwie ergriffen zu haben. Infolge der lebhaften Tentakelbewegung rotiert das Individuum bisweilen langsam um seine Achse. Nach ungefähr einer halben Stunde ist der Vorgang selbst bei den großen Nahrungsresten beendet. Wenn mehrere große *Biddulphia*-Individuen aufgenommen waren, wurden sie meist nacheinander nach Verdauung des Weichkörpers wieder ausgestoßen in einem Zwischenraum von ungefähr einer Stunde.

Die Nahrungsbestandteile liegen im *Noctiluca*-Körper stets in einer Nahrungsvakuole, deren Flüssigkeitsmenge bisweilen aber sehr gering ist, so daß die Nahrung dann nur von einem dünnen Plasmahäutchen umgeben zu sein scheint (vgl. Taf. 1 Fig. 8 a u. b). In anderen Fällen ist die Flüssigkeitsmenge in der Nahrungsvakuole sehr viel bedeutender (Taf. 1 Fig. 1 und Taf. 3 Fig. 24). МЕТСНИКОФ (IV, 1889) teilt bereits mit, daß die Nahrungsvakuolenflüssigkeit bei *Noctiluca miliaris* neutral reagiere. Ich machte Vitalfärbungen mit Neutralrot in schwachen Lösungen. Hierdurch färbte sich der *Noctiluca*-Körper intensiv rot und zwar in der Hauptsache die Zellflüssigkeit, aber auch das Protoplasma, besonders stark der Tentakel; der Kern bleibt ungefärbt und auch die Nahrungsvakuolen waren ziemlich schwach rot gefärbt. Es lag jedoch kein gelber Farbton vor, so daß die Reaktion der Vakuolenflüssigkeit jedenfalls nicht sauer zu sein scheint.

Die Nahrungsvakuolen sind stets von einem dünnen Häutchen umgeben, an das sich mehr oder weniger große Protoplasmanmassen anschließen. Besonders deutlich tritt dieses umgebende Protoplasma im Dunkelfeld hervor (Taf. 3 Fig. 24).

Die Ausnutzung der aufgenommenen Nahrungsbestandteile ist meist sehr unvollkommen. Bereits bei dem gelegentlich der Besprechung der Fettverdauung erwähnten Fall (Taf. 1 Fig. 8 a—f) sahen wir, daß in den ausgestoßenem Nahrungsrest (Fig. 8c) noch sehr bedeutende Nahrungsstoffe, insbesondere Fetttropfen enthalten sind. Auch die ausgestoßenen Diatomeenschalen enthalten oft noch sehr beträchtliche Mengen von Protoplasma und Chlorophyll. Eine teilweise Ausnutzung dieser Bestandteile findet aber trotzdem sicher statt. Wir sehen, daß mit einer gewissen Verschwendung gearbeitet

wird, was bei der großen Gefräßigkeit der Noctilucen von keiner Bedeutung ist.

Daß höchstwahrscheinlich nur ein Teil der aufgenommenen Nahrungsstoffe als Fett gespeichert wird, haben wir oben bereits eingehend geschildert.

Die Verbreitung und das Vorkommen der *Noctiluca* ist von BÜTSCHLI (I, 1885 a) dargestellt worden. *Noctiluca* ist ein Kosmopolit. Ich möchte an dieser Stelle noch auf die weniger bekannte Zusammenstellung von HAMBURGER (I, 1913) im „Nordischen Plankton“ hinweisen, wo alle bisher gemachten Fundorte in den nordischen Meeren zusammengestellt wird.

Während *Noctiluca* in allen Meeren, hauptsächlich in den Küstenregionen in derselben Art vorkommt, also sehr große Verbreitung besitzt, ist im Gegensatz hierzu *Leptodiscus* nur, wenigstens soweit mir bekannt, von R. HERTWIG (I, 1877) bei Messina und LOHMANN (I, 1903) bei Syrakus gefunden worden.

LOHMANN (I, 1920) hatte in aller neuester Zeit eine neue sehr interessante Protozoenform beschrieben, die er anfänglich für eine *Leptodiscus*art hielt und die in der Tat Beziehungen zu den Cystoflagellaten aufweist. Es handelt sich um glocken- oder trichterförmige Protozoen mit freien, oft gelapptem Rande; sie besitzt also eine medusenähnliche Gestalt, die äußerlich einige Ähnlichkeit mit *Craspedotella* KOFOID hat. Nähere Untersuchung zeigte aber, „daß zwischen den Randläppchen je eine kurze, feine Geißel stand“. Nach diesen Befunden kann man die Form wohl nicht ohne weiteres an die Cystoflagellaten anschließen. Die systematische Stellung wird sich erst entscheiden lassen, wenn diese Organismen näher erforscht sein werden. LOHMANN fand sie in der Irmvinger See, im Golfstrom und im Guineastrom und ist der Ansicht, daß diese Tiere gar nicht selten sind.

### c) Inanitionserscheinungen.

Vegetative Individuen, welche längere Zeit in größerer Anzahl im kleinen Kulturgläschen gehalten wurden, ohne daß ihnen dort Nahrung zur Verfügung stand, zeigen nach etwa 10—14 Tagen deutliche Veränderungen; es entstehen Hungerformen, Inanitionserscheinungen.

POUCHET (I, 1890 p. 122) gibt an, daß in seinen Kulturen nach 42 Tagen eine große Anzahl Individuen das Protoplasma stark reduziert und den Tentakel und die „hintere Furche“ zurückgebildet hatten. Diese Angaben scheinen unseren nachfolgenden Beobachtungen zu entsprechen.

Läßt man die Noctilucen hungern, so findet man nach einigen Tagen keinerlei Nahrungsvakuolen oder Nahrungsreste mehr in der Zelle; die Nahrungsreste und unverdauliche Substanzen sind ausgestoßen worden. In diesen Hungerkulturen wurde ein Kannibalismus niemals beobachtet, wie ich überhaupt ein sich gegenseitiges Auffressen nur in einem einzigen Falle gesehen habe. Die Nahrungsstoffe selbst sind vollständig verarbeitet und verbraucht worden. Nachdem die Nahrungssubstanzen selbst aufgebraucht sind, müssen die Reservesubstanzen für den Stoffwechsel herangezogen werden. Wir sahen oben, daß die Fetttropfchen, welche im Protoplasma der *Noctiluca*-Zelle zerstreut liegen, höchstwahrscheinlich Reservestoffe darstellen. Läßt man die Tiere hungern, so verschwinden nach 8—14 Tagen diese Fetttropfchen immer mehr und schließlich sind nur noch ganz wenige oder gar keine mehr vorhanden. Da sowohl Nahrungskörper wie auch die Fettkügelchen im Protoplasma verschwunden sind, ist dieses außerordentlich viel durchsichtiger geworden.

Das Protoplasma selbst ist sehr stark verringert, sowohl das Zentralplasma wie das Plasmanetz im Innern des Körpers. Es gehen viel weniger Protoplasmastrahlen vom Zentralplasma zur Peripherie. Die einzelnen Plasmastränge und Strahlen sind bedeutend dünner geworden. Das Protoplasma hat augenscheinlich an Substanz abgenommen. Die mit Zellsaft angefüllten Zwischenräume zwischen den Protoplasmasträngen, die man auch als Vakuolen bezeichnen kann, haben entsprechend an Umfang zugenommen. Diese Erscheinung ist wohl dadurch zu erklären, daß nun das Protoplasma selbst für den Stoffwechsel der Zelle als Energiequelle herangezogen wird, da keinerlei Reservesubstanzen mehr vorhanden sind, und eine allmähliche Zersetzung des Protoplasmas greift Platz.

Eine bedeutendere Größenabnahme der Zellen selbst konnte ich nicht feststellen. Ich glaube das darauf zurückführen zu müssen, daß die Zellflüssigkeit, die den größten Teil des Zellinnern erfüllt, zugenommen hat.

Auch der Kern ist bedeutend durchsichtiger geworden und infolge des geringeren und durchsichtigeren Zentralplasmas, welches den Kern teilweise umgibt, sehr viel deutlicher zu sehen. Manchmal kann man in den Kernen solcher Hungerformen im lebenden Zustand die Nucleolen erkennen, die im Normalzustande kaum oder meist gar nicht sichtbar sind; bisweilen sind die Nucleolen von einem hellen Hof umgeben, der sich ebenso zwischen Kernmembran und eigentlichem Kerninhalt befindet. Es sind offenbar geringe Ent-

mischungserscheinungen der flüssigeren und festeren Kernsubstanzen eingetreten, oder aber es hat eine Flüssigkeitsaufnahme aus dem umgebenden Plasma bzw. aus dem Zellsaft in den Kern stattgefunden. Es handelt sich hierbei nicht etwa um Absterbeerscheinungen; die Tiere waren noch lebend, was man an dem gut ausgestreckten Protoplasmanetz erkennen kann.

An den ausgespannten Protoplasmafäden und -strängen bemerkt man häufig größere Tropfen Protoplasma, welche bereits oben bei Besprechung der Plasmastrukturen Erwähnung fanden (Taf. 3 Fig. 23). Ich nehme an, daß diese Plasmatropfen aus den Seitenverzweigungen der Fäden entstanden sind, welche sich in Tropfenform zusammengezogen haben. In größerer Anzahl tritt diese Erscheinung nur bei Inanitionsstadien auf, während normale Zellen sie fast nie zeigten.

Läßt man die Tiere nun noch weiter hungern, so treten weitere Umbildungsvorgänge ein. Nachdem bisher das innere, flüssigere Protoplasma für den Stoffwechsel ausgenutzt ist, werden jetzt auch die peripheren festeren Protoplasmasubstanzen teilweise wieder verflüssigt und verbraucht. Die Zellmembran ist sehr viel dünner geworden und weniger widerstandsfähig. Schon auf geringen Druck zerriß sie, legt sich in Falten und die Tiere gehen ein, während normale Formen keineswegs so empfindlich sind.

Die Organellen der Zellen, welche höher differenzierte, in festere Gele umgewandelte Plasmasubstanzen darstellen, werden nunmehr zum großen Teil zurückgebildet. Zuerst wird bei den Hungerformen das Staborgan reduziert. Dieses ist leicht verständlich, da das Staborgan nur eine verdickte Stelle der Zellmembran darstellt, welche ihrerseits dünner geworden ist, und da ferner das Staborgan durch zahlreiche Protoplasmafäden gebildet wird, welche vom Zentralplasma an die betreffenden Stellen der Peripherie ansstrahlen; diese Plasmafäden sind ja ebenfalls stark reduziert. Häufig wird auch der Tentakel, Zahn und Lippe zurückgebildet. Eine Peristomeinsenkung ist kaum noch vorhanden. Dagegen war das Cytostom in fast allen Fällen noch sichtbar.

Ließ ich die Tiere nun noch länger hungern (3 Wochen und darüber), so starben sie ab. Nachdem sämtliche Energiequellen aufgebraucht sind, muß der Hungertod einsetzen. Die Inanitionsformen durch Zurückbringen unter günstigere Lebensbedingungen wieder zur Reorganisation zu bringen, ist mir niemals gelungen; wie ich auch sonst bisher eine künstliche Ernährung noch nicht durchführen konnte.

Fassen wir unsere Ergebnisse der Hungerversuche bei *Noctiluca*

zusammen, so finden wir, daß im Hungerzustande zuerst die vorhandenen Nahrungsstoffe und Reservesubstanzen aufgebraucht werden und erst dann das Protoplasma im Innern der Zelle in Angriff genommen wird. Auch der Kern zeigt geringe Veränderungen. Nach dem flüssigeren Innenplasma wird das festere periphere Plasma als Energiequelle für den Stoffwechsel benutzt, sowohl Bestandteile der Zellmembran wie auch der Organellen, Staborgan, Tentakel, Zahn und Lippe.

Eine ähnliche Rückbildung der Organellen findet vor der Teilung und Knospenbildung statt. Es wäre demnach noch die Erklärungsmöglichkeit vorhanden, daß es sich um beginnende Teilungs- bzw. Knospenbildungsvorgänge handelt; daß aber die ungenügend ernährten Zellen nicht mehr die Kraft besitzen, die Teilungen durchzuführen. Wenn man sämtliche beobachtete Erscheinungen in Betracht zieht, scheint mir aber die Annahme eine sehr viel größere Wahrscheinlichkeit zu haben, daß es sich hier um Rückbildungen infolge ungenügender Ernährung handelt, infolge größeren Stoffverbrauchs als Stoffneubildung.

Sind in der Literatur schon ähnliche Erscheinungen bei anderen Protozoen beschrieben worden? Die unter dem Namen der „Depression“ oder der „Degeneration“ geschilderten Vorgänge haben mit den Hungerzuständen der *Noctiluca* kaum etwas Gemeinsames. Der Begriff der Degeneration wurde von MAUPAS (IV, 1888), der der Depression von CALKINS (IV, 1902 bis 1904) aufgestellt. R. HERTWIG (IV, 1900 u. 1904) beschrieb eingehend die Degenerationserscheinungen bei *Actinosphaerium* und POPOFF (IV, 1907 u. 1909) bei *Paramaecium* und anderen Infusorien.

Die einen Autoren sehen in den Depressionserscheinungen einen physiologischen Prozeß, der notwendig zu dem Lebenszyklus jedes Individuums gehört, während andere Forscher annehmen, daß die Depressions- und Degenerationserscheinungen auf ungünstige äußere Bedingungen zurückzuführen seien. So soll die Anhäufung von Exkretstoffen eine Ursache sein; in vielen Fällen treten die Erscheinungen bei Überfütterung auf. Das ist gerade die gegenteilige Ursache wie bei den Inanitionserscheinungen. Während der Depressionsperiode selbst ist allerdings auch keine Nahrungsaufnahme zu konstatieren; die Stoffwechselfvorgänge im Infusorienkörper kommen fast ganz zum Stillstand. Die im Körper noch vorhanden gewesene Nahrung ist nur unvollständig verdaut worden. Während dieser Vorgänge werden in der Zelle Fett- und Dottersubstanzen angehäuft. Die Kerne vergrößern sich meist sehr bedeutend und

nehmen teilweise (bei *Actinosphaerium*) an Zahl zu. Auch die bei der Besprechung des Stoffwechsels erwähnte Arbeit von BORGER (III, 1909) wäre hier anzuführen. Das Protoplasma wird in allen diesen Fällen dunkel und undurchsichtig. Es tritt eine Anhäufung der Fettsubstanzen in der Zelle ein; während bei den Inanitionserscheinungen diese Stoffe aufgebraucht werden.

Die Erscheinungen, welche MAUPAS (IV, 1888 u. 89) unter dem Namen der „senilen Degeneration“ insbesondere bei *Stylonychia* beschrieben hat, entsprechen schon etwas mehr den Inanitionsvorgängen. Bei der Degeneration tritt ein Verlust der Bewimperung ein. Eine der Ursachen soll der Hunger sein, welcher auch den Anlaß zur nachfolgenden Conjugation geben soll. Ähnlich sind die Beobachtungen von POPOFF (IV, 1907) an *Stylonychia*.

Nähere Untersuchungen über den Einfluß der Nahrung und des Hungers bei Ciliaten-Infusorien haben JOUKOWSKY (IV, 1898), KASANZEFF (IV, 1901) und WALLENGREN (IV, 1901) gemacht. JOUKOWSKY fand, daß die Größe von *Pleurotricha* im Hungerzustande von 200  $\mu$  auf 15—30  $\mu$  herabsinkt. Genauere Untersuchungen über Inanitionserscheinungen finden wir in den gleichzeitig erschienenen Arbeiten von KASANZEFF und WALLENGREN, welche beide hauptsächlich mit *Paramaecium* experimentierten.

Die Untersuchungen von WALLENGREN interessieren uns hier besonders, im Vergleich mit den Vorgängen bei *Noctiluca*. WALLENGREN hat bei *Paramaecium* die Erscheinungen des Hungerzustandes beschrieben: Zuerst verschwinden die Nahrungsvakuolen und die Nahrungsballen, dann die „endoplasmatischen kleinen Körnchen“; darauf nimmt das Entoplasma selbst an Menge ab und dadurch auch die Größe der Individuen. In der sog. zweiten Hungerperiode wird das Entoplasma stark vakuolisiert und das Ectoplasma mehr und mehr resorbiert, dann verschwinden die Trichocysten und Cilien teilweise. Schließlich treten auch im Kern (Macronucleus) durchgreifende Veränderungen ein. Abweichend von den *Noctiluca*-Hungerformen wäre hier nur die Abnahme der Körpergröße, das Auftreten der Vakuolen im Plasma und die Kernveränderungen. Daß sich bei *Noctiluca* die Verminderung des Entoplasmas nicht äußerlich in der Verminderung der Körpergröße bemerkbar macht, glaubten wir schon oben auf die großen Mengen flüssigen Zellsaftes zurückführen zu können. Die gleiche Ursache bedingt den Unterschied betreffs der Vakuolisation des Protoplasmas. Das Plasma der *Noctiluca* ist bereits im normalen Zustande sehr stark vakuolisiert, folglich wird eine teilweise Verflüssigung und Zerfall des Proto-

plasmas nicht als neue Vakuolenbildung sichtbar sein, sondern der vorhandene Zellsaft wird sich nur entsprechend vermehren (und vielleicht in seiner chemischen Zusammensetzung etwas verändern). Nur die Vorgänge im Kern sind grundverschieden. Hierbei darf man jedoch nicht vergessen, daß bei *Paramaecium* nur der Macronucleus durchgreifende Veränderungen erfährt, welcher keinen vollwertigen Kern darstellt, während der Micronucleus fast unberührt bleibt.

Die bei beiden Organismen gefundenen Stadien der Inanitionserscheinungen entsprechen auch durchaus den Vorstellungen, welche wir uns nach dem Stoffwechsel der höheren Tiere gebildet haben.

#### d) Das Leuchten.

Eine genauere Untersuchung einer leuchtenden *Noctiluca* bei stärkerer Vergrößerung hat bisher nur QUATREFAGES (I, 1850c) unternommen, dessen Abbildung (Taf. 5 Fig. 6) in sehr vielen Lehrbüchern und zusammenfassenden Arbeiten über die Lichtproduktion wiedergegeben wird. Mir erschien diese Abbildung ziemlich grob, deshalb versuchte ich diese Beobachtungen von neuem anzustellen und möglichst brauchbare Abbildungen anzufertigen. Die Beobachtung der leuchtenden Noctilucen bei stärkerer Vergrößerung ist keineswegs sehr leicht, da die Individuen in der Regel kein dauerndes Leuchten aufweisen, sondern nur auf Reizung hin einen kurzen Lichtblitz erzeugen. Deshalb ist es schwierig, die Organismen gerade in diesem Augenblick bei stärkerer Vergrößerung unter das kleine Gesichtsfeld zu bringen. Auch die Augen werden durch die geringen Lichtintensitäten einzelner leuchtender *Noctiluca*-Exemplare bei stärkerer Vergrößerung sehr bedeutend angestrengt. Nach einiger Übung gelang es mir jedoch, dieser Schwierigkeiten Herr zu werden. Die erhaltenen Abbildungen gebe ich auf Taf. 3 Fig. 26—29 wieder.

VIGNAL (I, 1878) behauptet, daß auch die ungeretzte *Noctiluca* dauernd ein schwaches, weißliches Licht aussende. Andere Autoren haben dieses bestritten und auch meine Beobachtungen zeigten, daß normale Individuen nur auf äußeren Reiz hin Licht aussenden, sonst aber vollkommen dunkel bleiben. Anders bei absterbenden Noctilucen, die ein dauerndes Leuchten aufweisen. Die Intensität dieses Dauerlichtes ist allerdings nicht so groß wie die der kurzen Lichtblitze der gereizten normalen Individuen. Das Absterben der Organismen kann man aber auch als einen Reiz, und zwar sogar als einen sehr starken Reiz auffassen; denn infolge der eingetretenen Beschädigungen kontrahiert sich das Protoplasma und zieht sich



nach dem Zentralplasma hin zusammen. ROBIN (I, 1878) erwähnt eine Auffassung, welche Kontraktionen als Ursache des Leuchtens bei niederen Organismen ansieht. Hierbei wird jedoch Ursache und Begleiterscheinung verwechselt. Mit den Fingern zerriebene *Noctiluca* leuchten noch ungefähr 2 Minuten hinterher.

Über die Frage, ob nur die Körperoberfläche oder das gesamte Plasma, also auch das Zentralplasma und das Plasmanetz, leuchten, darüber herrschten bei den früheren Autoren Meinungsverschiedenheiten. Letztere Ansicht vertrat VIGNAL (I, 1878). PLATE (I, 1889) dagegen behauptet, daß das Leuchten nur in dem peripheren Körperplasma auftrete. Ebenso nimmt BÜTSCHLI (I, 1885 a) an, daß vornehmlich die Wand leuchte; denn im anderen Falle müßte bei einer kräftigen *Noctiluca* das ganze Plasmanetz deutlich leuchtend hervortreten.

Ich fand, daß in einzelnen Fällen allerdings in der Hauptsache das periphere Plasma leuchtet; in der Mehrzahl der Fälle jedoch erkennt man außer der diffus leuchtenden Oberfläche der *Noctiluca* im Innern des Körpers eine stark leuchtende Stelle, die sich im durchfallenden Licht als der Ort des Zentralplasmas erweist (Taf. 3 Fig. 27). Das Zentralplasma ist also auf alle Fälle ebenfalls imstande zu leuchten; ich nehme an, daß es eine allgemeine Eigenschaft des *Noctiluca*-Protoplasmas ist, oder der in ihm enthaltenen Einschlüsse. Auch die Peristomwand, die sich in das Körperinnere einsenkt, leuchtet häufig ziemlich intensiv (Taf. 3 Fig. 28). Das im Innern der Zelle ausgespannte Plasmanetz ist meist so fein, daß sein Licht sehr leicht infolge des stärkeren Leuchtens der Gesamtoberfläche nicht so hervortritt oder an der Zellmembran reflektiert wird.

Ich bin zu der Überzeugung gelangt, daß ein großer Teil des von dem inneren Plasma ausgehenden Lichtes an der äußeren Zellmembran reflektiert wird, und diese Reflexion bedingt den weißen Grund, auf dem kleine, weiße leuchtende Pünktchen erscheinen und verschwinden, wie QUATREFAGES (I, 1850 c) die Erscheinung des Leuchtens bei 60facher Vergrößerung geschildert hat. Eine deutliche Reflexion des Lichtes erkennt man auch an der ziemlich senkrecht stehenden Peristomwand, welche dadurch hell aufleuchtet (Taf. 3 Fig. 28). Ein ganz ähnliches Bild kann man erzeugen, indem man eine *Noctiluca* im auffallenden Licht betrachtet. Mikrophotogramme solcher (konservierter?) Individuen im auffallenden Licht scheinen mir auch die Abbildungen darzustellen, welche THESING (V, 1912) in seinem Aufsatz über das „Meeresleuchten“ gibt. Leider konnte mir weder der Verfasser noch der Verlag

nähere Angaben über den Ursprung der betreffenden Photographien machen. Die Druckstöcke seien seinerzeit in England gekauft.

Dieses reflektierte Licht erzeugt einen ziemlich gleichmäßigen, weißen Untergrund, auf dem dann die einzelnen helleren, blitzartigen leuchtenden Punkte erscheinen und wieder verschwinden (Taf. 3 Fig. 29). Bei stärkerer Vergrößerung erweisen sich die leuchtenden Partien des *Noctiluca*-Körpers als zusammengesetzt aus zahllosen einzelnen kleinen, nebeneinander gereihten Pünktchen. Sie sind aber nicht so grob und groß, wie sie QUATREFAGES abgebildet hat. Auch auf meinen Abbildungen (Taf. 3 Fig. 26—29) sind die Lichtpunkte noch reichlich grob dargestellt, und zwar aus technischen Gründen. In Wirklichkeit handelt es sich um sehr viel kleinere, ganz feine Pünktchen; infolgedessen scheint das Leuchten bei etwas schwächerer Vergrößerung diffus über die ganze Oberfläche des Tieres verteilt zu sein. Oft leuchten einzelne wenige stärkere Lichtblitze für einen kurzen Augenblick auf, welche aber auch ihrerseits aus vielen einzelnen Pünktchen zusammengesetzt zu sein scheinen. Bei dem schwachen Dauerlicht der absterbenden Individuen erscheinen die Pünktchen besonders fein und klein; vielleicht nur wegen der Intensität des ausgesandten Lichtes.

Die Angaben der verschiedenen Beobachter über die Farbe des *Noctiluca*-Lichtes weichen sehr weit voneinander ab. GIGLIOLI (I, 1870) unterschied sogar drei verschiedene Arten nach den verschiedenen Farben des von ihnen ausgesandten Lichtes: *N. miliaris* soll trüb grünliches oder azurblaues Licht produzieren; *N. homogenea* grünliches und *N. pacifica* weißliches. Diese Trennung in verschiedene Arten hat man längst als willkürlich und ungenügend fallen lassen. Nach QUATREFAGES (I, 1850 b) soll das Leuchten der Meereswogen aus grünlichen und bläulichen Sternen bestehen; im Kulturglase erhielt er ein schönes reines Blau; fortgesetzte Reizung, Schütteln usw. verursachte eine Abschwächung des Lichtes und eine Änderung der Farbe; sie wird mehr und mehr weiß. Rötliches Licht wurde dagegen niemals beobachtet.

BÜTSCHLI (I, 1885 a) führt diese Verschiedenheiten der Angaben auf die geringe Intensität der Farbe zurück; ein schwaches Blau und Grün seien auch nur schwer voneinander zu unterscheiden. Das ist sicher eine Hauptursache. Weiter spielt es eine große Rolle, ob die Beobachtungen mit vollständig dunkel adaptierten Augen gemacht worden sind oder nicht (PÜTTER, V, 1912). Eine vollständige Dunkeladaptation tritt bekanntlich erst nach ungefähr 30 minutenlangem Aufenthalt im Dunkeln ein. Die Helligkeitswerte der Farben sind

für das dunkeladaptierte Auge andere als für das helladaptierte. Auch die Kontrastwirkung ist vom Einfluß auf die Intensität und die Farbe der Lichtwahrnehmung. Im Dämmerlicht wird das Leuchten lange nicht so hell erscheinen, wie im vollständig Dunkeln, und entsprechend erscheinen die Farben etwas anders. Unter dem Mikroskop bei stärkerer Vergrößerung erscheint die Farbe der leuchtenden Noctilucen wegen der geringen Lichtstärke farblos, fast rein weiß. Auch der sog. „simultane Farbenkontrast“ ist von Bedeutung. In der schwachen Dämmerung des letzten Tageslichtes schienen mir die Farben der leuchtenden Noctilucen bläulich zu sein; während sie bei dem abgeblendeten Schein einer elektrischen Glühbirne (Metallfaden) ein mehr grünliches Licht auszusenden schienen. In freier Natur sind auch die Strahlen des Mondes von Einfluß auf die scheinbare Farbe des Meerleuchtens.

Über den Einfluß des Wetters auf das Meeresleuchten ist schon viel geschrieben worden. Ein direkter Einfluß auf das Leuchten als solches scheint mir aber nicht vorzuliegen, auch nicht bei Gewittererscheinungen. Aber ein indirekter Einfluß ist insofern vorhanden, als sich bei ruhigerem Wetter die Noctilucen in größerer Zahl an der Meeresoberfläche ansammeln und an warmen, ruhigen Tagen auch anscheinend intensiver vermehren. Entsprechende Winde müssen wehen, um die Noctilucen in den betreffenden Gebieten zusammen zu treiben. Ich versuchte durch Ausfragen der eingeborenen Helgoländer festzustellen, bei welchen Winden besonders häufig Meeresleuchten aufträte. Ich mußte dabei aber die gleiche Erfahrung machen, wie bereits EHRENBETG (I) im Jahre 1834: die einen versicherten, daß das Meerleuchten nur bei Nordwind, andere nur bei Südwind aufträte, während noch andere Westwind für erforderlich hielten oder sagten, daß fast vollständige Windstille unbedingt nötig sei. Auf diese Angaben betreffs der Windrichtung konnte ich also keinerlei Wert legen. Gegenüber dem Jahre 1834 kommt übrigens noch hinzu, daß in jetzigen Zeiten in Helgoland das Meeresleuchten überhaupt nur sehr schwer zu beobachten ist da durch die elektrische Orts- und Strandbeleuchtung, welche die ganze Nacht hindurch brennt, das viel schwächere Licht des Meerleuchtens nur von wenigen Stellen aus gesehen werden kann, so daß viele Helgoländer das Meerleuchten nur selten oder gar nicht zu Gesichte bekommen. So muß ich mich auf meine eigenen wenigen Beobachtungen beschränken und auf Aufzeichnungen der Biologischen Anstalt in Helgoland, wo regelmäßig die Hauptzusammensetzung des Planktons notiert wird und andererseits auch genaue metereolo-

gische Daten. Hierbei stellte ich fest, daß in den Sommermonaten des Jahres 1919 das Meerleuchten (entsprechend zahlreichem Vorkommen von *Noctiluca* im Plankton) hauptsächlich bei Nordwestwind auftrat, zum Teil auch bei Nord und Nordost. Die Windstärke war meist ziemlich gering (durchschnittlich 0—4). Die Angaben des Barometers, der mittleren Temperatur und der Bewölkung ließen keine Verallgemeinerung zu. Obige Angaben gelten selbstverständlich nur für Helgoland.

Zum Schluß möchte ich noch kurz auf die Ursache des Leuchtens von *Noctiluca* eingehen. Seit den vortrefflichen Untersuchungen von RADZICZEWSKI (V, 1880) wissen wir, daß eine Reihe von organischen Verbindungen auch im Reagenzglas zu leuchten vermögen. So leuchten fast alle ätherischen Öle, die aromatischen Kohlenwasserstoffe, die fetten Öle und ihre einzelnen Bestandteile, diejenigen Alkohole, welche mehr als vier Kohlenstoffatome besitzen, Cholesterine, Gallensäuren und Protagon (Lecithin). Das Leuchten dieser einzelnen Stoffe soll sich etwas in der Farbe unterscheiden; in Amylalkohol gelöstes Lophin und Protagon in Toluollösung liefern ein grünes Licht, Terpentinöl ein gelbliches, die Fette ein fast ganz weißes. Nach unseren obigen Betrachtungen über die Farbe des *Noctiluca*-Lichtes sind wir wohl nicht berechtigt, irgendwelche Schlüsse auf die Natur der verursachenden Substanz zu machen.

Das Leuchten soll nur bei alkalischer Reaktion und bei Anwesenheit von Sauerstoff vor sich gehen. Die Färbung der lebenden Noctilucen mit Neutralrot hat uns ergeben, wie wir schon im Abschnitt über den Zellsaft gesehen haben, daß die Reaktion der Zellflüssigkeit neutral oder schwach alkalisch ist, auf alle Fälle nicht sauer, so daß die erste Voraussetzung gegeben ist.

Die Versuche der älteren Autoren (QUATREFAGES, VIGNAL, PRING u. a.), welche die Organismen unter Luftabschluß hielten und trotzdem zum Leuchten brachten, beweisen uns gar nichts; denn RADZICZEWSKI hat uns gezeigt, daß nur ganz geringe Mengen sowohl von leuchtender Substanz wie von Sauerstoff zum Leuchten erforderlich sind. Er gibt an, daß in einer Stunde für 0,000379 g Lophin 0,000607 g Sauerstoff nötig sind, um 25 ccm Flüssigkeit leuchtend zu erhalten. So geringe Sauerstoffmengen sind auch im Vakuum und unter Quecksilberabschluß noch vorhanden.

Daß die Individuen hauptsächlich auf äußere Reizung hin aufleuchten, glaubt RADZICZEWSKI darauf zurückführen zu müssen, daß sich die Tiere unter dem Einfluß verschiedener Erregungsmittel

krümmen und daß dadurch der in ihnen befindliche aktive Sauerstoff in direkte Berührung mit der leuchtenden Substanz käme.

Unsere obigen Untersuchungen über das Vorkommen von Fett bei *Noctiluca* haben uns ergeben, daß tatsächlich Stoffe, welche ein Leuchten hervorbringen können, bisweilen in größeren Mengen bei *Noctiluca* vorhanden sind. Es ist aber noch nicht ohne weiteres dadurch bewiesen, daß diese Stoffe tatsächlich das Leuchten hervorbringen, da noch viele andere organische Stoffe Licht produzieren können, Stoffe, die sicher ebenfalls im Protoplasma der *Noctiluca* vorkommen, wie Cholesterinverbindungen und Lipoide. Es brauchen ja nur ganz geringe Mengen zu sein. Auch umgekehrt darf man keinen Schluß ziehen aus dem Vorhandensein des Leuchtens auf die chemische Zusammensetzung jener „Fetttröpfchen“, da alle differenzialdiagnostisch in Betracht kommenden Substanzen Leuchten hervorbringen können.

Die einzige positive Tatsache, die ich zum Beweise anführen kann, ist die Beobachtung, daß das Zentralplasma der Noctilucen, in welches zahlreiche Fetttröpfchen eingelagert waren, besonders hell aufleuchtete. Häufig konnte ich aber Individuen mit sehr vielen Fetttropfen nicht zum Leuchten bringen. Bei seit längerer Zeit abgestorbenen Zellen mit großen Fetttropfen konnte ich weder durch mechanische noch chemische Reizung Lichtproduktion erzeugen.

Obwohl noch sehr wenige direkte Beweise vorliegen, scheinen mir die Erscheinungen der von RADZICZEWSKI im Reagenzglas untersuchten Stoffe so gut mit den Leuchtvorgängen und ihren Begleiterscheinungen bei *Noctiluca* übereinstimmen, daß man bis auf weiteres die Annahme vertreten kann, daß die Oxydation von fettartigen Substanzen bei *Noctiluca* die Ursache des Leuchtens ist.

## C. Fortpflanzungserscheinungen.

### I. Teilung und Schwärmerbildungsteilungen.

Die Fortpflanzung der *Noctiluca* durch Teilung ist schon von den verschiedensten Autoren beschrieben worden; bei QUATREFAGES (I, 1850) und KROHN (I, 1852) finden wir die ersten Andeutungen. BRIGHTWELL (I, 1857) und CIENKOWSKI (I, 1871 und 1873) machten nähere Angaben, während die beste ältere Untersuchung von ROBIN

(I, 1878) stammt. Die späteren Autoren haben sich dann hauptsächlich mit den cytologischen Verhältnissen bei der Teilung des Kerns beschäftigt. Trotz dieser mehrfachen Untersuchungen bestehen doch in einigen Punkten noch Meinungsverschiedenheiten unter den Autoren, so daß es sich wohl lohnt, wenn ich meine eigenen Beobachtungen mitteile.

BADDELEY (mitgeteilt durch BRIGHTWELL) (I, 1857) und CIENKOWSKI (I, 1873) behaupteten beide, daß die Teilung sowohl bei normalen, mit allen Organellen ausgerüsteten Exemplaren vorkomme, ebenso wie bei Formen ohne Bandgeißel, den sog. „Ruhestadien“. Im Gegensatz hierzu behauptete ROBIN, daß die Teilung stets in geißellosem Zustande vor sich gehe. Trotzdem hält BÜTSCHLI (I, 1885 a) die Angaben von CIENKOWSKI für sehr wahrscheinlich. Ich selbst habe eine sehr große Anzahl von Teilungsstadien beobachtet und in der Kultur weiter verfolgen können, stets hatten die sich teilenden Individuen sämtliche äußere Organellen zurückgebildet, es waren sog. „Ruhestadien“. Die Beobachtungen und Auffassungen von BADDELEY und CIENKOWSKI glaube ich dadurch erklären zu können, daß die Neubildung der Organellen nach der Kernteilung zu verschiedenen Zeitpunkten erfolgt, häufig schon, wenn die Tochtertiere noch in ziemlich großem Umfange zusammenhängen. Ich nehme an, daß jenen Beobachtern solche Formen oder Doppeltiere, die aus unvollständigen Teilungen hervorgehen, vorgelegen haben, die sie aber anders deuteten. Auf diese Erscheinungen werden wir noch zurückkommen.

Die beginnende Teilung wird durch eine Rückbildung der Organellen eingeleitet. Zuerst verschwindet langsam das Peristom, dann die Fadengeißel, der Zahn und die leistenartigen Verdickungen am Fuße der Bandgeißel und schließlich der Tentakel selbst. Es bestanden noch Unstimmigkeiten, ob die Bandgeißel einfach abgeworfen oder langsam eingezogen und resorbiert wird. Ich habe bereits oben bei der Besprechung des Tentakels (p. 13 u. Taf. 1 Fig. 8c—f) die Rückbildung des Tentakels des näheren geschildert und dargestellt, daß er normalerweise nicht abgeworfen, sondern resorbiert wird. Es tritt eine vollständige Rückbildung sämtlicher äußerer Organellen ein. Auf diese Weise erhalten wir kugelförmige, bläschenförmige Individuen, welche im Innern, meist etwas an der Peripherie der einen Seite gelagert, das Zentralplasma mit dem ansehnlichen Kern enthalten (Taf. 3 Fig. 25). In dem Zentralplasma befinden sich meistens zahlreiche kleine Fetttropfchen, welche den Kern umgeben. Vom Zentralplasma aus strahlt ein feines Plasma-

netz nach allen Seiten. Diese von den älteren Autoren als „Ruhestadien“ bezeichneten Formen stellen die Anfangsstadien der Zellteilung dar. Die gleichen Formen können wir auch als Endstadien der Zellteilung erhalten; das Muttertier hat sich in zwei bläschenförmige Tochtertiere durchgeschnürt, welche sich voneinander getrennt, aber noch keine neuen Organellen ausgebildet haben. Schließlich treten ebensolche Stadien auch noch im Beginn der Schwärmerbildung auf.

Da die Vorbereitungsstadien zur Zellteilung einfache kugelförmige Bläschen darstellen, kann man eigentlich nicht von einer bestimmten „Teilungsebene“ sprechen und daher erübrigt sich die alte Streitfrage über die Richtung, die Lage dieser Teilungsebene. Allerdings liegt das Zentralplasma mit dem Kern meist mehr an der Peripherie der Kugel, wodurch diese etwas unsymmetrisch wird. Durch die Zentralplasmamasse hindurch geht die Teilungsebene. Das Zentralplasma liegt aber an der Stelle der früheren Mundöffnung, welche sie demnach der Länge nach durchschnitten hätte, wenn sie noch vorhanden gewesen wäre.

Die Teilung des Individuums beginnt mit Veränderungen im Zentralplasma, welches sich zu einer sog. „Sphäre“ anordnet und zusammenballt und sich dann in die Länge streckt, hantelförmig wird und sich in zwei Tochterkugeln teilt, welche durch Spindelfasern miteinander in Verbindung stehen. Sowohl die Sphären, wie auch die Spindelfasern kann man im Leben manchmal sehr scharf und deutlich erkennen. Der Kern legt sich als ein Ring, der an einer Stelle offen ist, um die Spindelfasern herum und streckt sich langsam in die Länge (Taf. 4 Fig. 31). Die feinen Fetttropfchen ordnen sich während der Ana- und Metaphase in der Äquatorebene der Kernspindel an, während sie in der Telophase an der Oberfläche der Tochterkugeln liegen.

Während der Kern noch im Begriff ist, sich zu teilen, beginnt die Einschnürung des Plasmakörpers, indem sich zunächst eine ringförmige Einbuchtung rings um das Individuum bildet, wodurch die bekannten biskuitförmigen Stadien entstehen (Taf. 4 Fig. 35). Die Einschnürung des Plasmas geht weiter vor sich, in Richtung auf die Äquatorialebene der Kernteilung zu (Taf. 4 Fig. 31). Die Zentralplasmamassen mit den Tochterkernen, welche häufig eine Wanderung auf die andere Seite der Tochterkugeln gemacht haben, rücken weiter auseinander; die ringförmige Plasmaeinschnürung dringt tiefer ein. Es ist nur noch eine schmale Verbindungsbrücke

vorhanden, die sich weiter in die Länge zieht und schließlich durchreißt (Taf. 4 Fig. 30 a—c).

Meistens sind die so entstehenden Tochtertiere ziemlich gleichgroß. Doch gar nicht selten fand ich auch Individuen, bei denen die Tochtertiere erheblich in ihrer Größe voneinander abweichen. Als ich zuerst ähnliche Formen wie Fig. 30 a fand, hielt ich sie auf den ersten Blick für Copulationsstadien, bei welchen eine gewisse Anisogamie vorläge, zumal ich mehrere solcher Exemplare gleichzeitig fand. Weitere Kulturen ergaben dann aber, daß es sich in allen Fällen um gewöhnliche Teilungsstadien mit verschieden großen Tochtertieren handelte.

Der Zeitpunkt der Neuausbildung des Tentakels und der übrigen Organellen kann stark variieren. Meistens beginnt die Ausstülpung der Bandgeißel, während die Tochtertiere noch zusammensitzen; in einzelnen Fällen sogar, bevor der Kern vollständig geteilt ist (Taf. 4 Fig. 31). Ich konnte jedoch auch mehrmals beobachten, daß die Tochtertiere sich bereits trennen, bevor die Organellen ausgebildet sind. Wir haben dann einfache kugelige Individuen vor uns, die den Anfangsstadien der Teilung gleichen, nur durch geringere Größe von ihnen abweichen. Bisweilen erst nach mehreren (bis zu 24) Stunden begannen diese Individuen die Bandgeißel, das Staborgan und die übrigen Organellen auszubilden.

Zuerst beginnt die Ausstülpung des Tentakels in der Weise, wie ich bereits auf S. 11—12 näher geschildert habe. An der Basis des Tentakels bilden sich leistenartige Stützapparate, der Zahn, die Lippe usw. Das Peristom senkt sich langsam in die Tiefe. Auf der dem Tentakel abgewandten Seite des Peristoms bildet sich das Staborgan neu. Seine Entstehung konnte ich genau beobachten, und ich habe sie bereits oben (S. 9 u. Taf. 1 Fig. 6) geschildert.

Diese neuen Organellen entstehen nach der Teilung an den noch zusammenhängenden Tieren meist auf der entsprechenden Seite und ziemlich gleichzeitig bei beiden Tochtertieren; also z. B. auf beiden Unterseiten die Tentakel, auf den Oberseiten die Staborgane (Fig. 6). Ich fand jedoch auch einen umgekehrten Fall, bei dem ein Tochtertier lag das Staborgan oben, bei dem anderen das Peristom und die Bandgeißel. Diese Erscheinung kann jedoch auch durch eine Drehung in dem schmalen Verbindungsfaden, mit dem die Tochtertiere noch zusammenhängen, zustande gekommen sein.

Durch eine größere Anzahl von Einzelbeobachtungen suchte ich festzustellen, welche Zeiten für die einzelnen Abschnitte der Zellleitung erforderlich sind. In diesem Punkte weichen meine Be-



obachtungen wesentlich von den früheren Autoren ab. ROBIN (I, 1878) gibt an, daß die Teilung des Zentralplasmas mit dem Kern ungefähr 1 Stunde erfordere; POUCHET (I, 1890) sagt, daß die Teilung bis zum ausgebildeten Tentakel der noch zusammenhängenden Tiere 5 Stunden gedauert habe. Meine eigenen Beobachtungen ergaben, daß für die vollständige Teilung, d. h. vom Muttertier mit sämtlichen Organellen bis zu den beiden getrennten Tochtertieren, nach der Neubildung der Bandgeißel, des Peristoms und des Staborgans etwa 12—24 Stunden erforderlich sind. Gelegentlich bleiben jedoch die Tochtertiere mit vollständig ausgebildeten Organellen noch längere Zeit als 24 Stunden im Zusammenhang.

Vielleicht lassen sich diese verschiedenen Zeiten dadurch erklären, daß die Beobachtungen bei verschiedenen Außentemperaturen angestellt sind; es ist nicht unwahrscheinlich, daß die Individuen ROBIN'S und POUCHET'S wärmeren Meeresströmungen, etwa den Wässern des Golfstromes entstammen. Im wärmeren Medium laufen bekanntlich die Entwicklungs- und Teilungsvorgänge in der Regel sehr viel schneller ab als in kalter Umgebung.

Von einem Beispiel will ich genauere Angaben der Zeiten der einzelnen Phasen der Teilung machen: die eigentliche Kernteilung erforderte etwa 3 Stunden; bis zur beginnenden Einschnürung des Protoplasmakörpers und der weiteren Entfernung der Kerne vergehen 3 Stunden. Die Trennungswand zwischen den Tochtertieren ist nach weiteren 3 Stunden vollständig ausgebildet. Nun wird die Bandgeißel neu hervorgebracht, was wiederum 3 Stunden erfordert, und nach weiteren 2 Stunden war das betreffende Tier vollständig mit allen Organellen, auch mit Staborgan und Peristom versehen. Nach Ausbildung sämtlicher Organellen können die Tochtertiere noch kürzere oder längere Zeit zusammenhängen.

Von den jetzt geschilderten normalen Zellteilungsvorgängen kommen gar nicht selten bedeutende Abweichungen vor. Die Entstehung von Doppelindividuen mit zwei Tentakeln, zwei Staborganen usw. durch unvollständige Teilung werde ich in dem Abschnitt über Copulation und Plasmogamie noch eingehend behandeln. Dort sind noch andere Anormalitäten bei der Zellteilung zu erwähnen.

Hier möchte ich noch auf einen eigenartigen Fall eingehen. Ich fand eines jener biskuitförmigen Teilungsstadien, in dem Kerne und Sphären deutlich zu erkennen waren. Oben in der Nähe der Ringfurche hatten sich zwei ziemlich gleichgroße Nebenbläschen gebildet, welche mit den Hauptzellen kommunizierten. Nach gut 2 Stunden hatte sich der Kern vollständig durchgeteilt; die Tochter-

sphären mit den Kernhälften hatten sich weiter voneinander entfernt, die ringförmige Einschnürung war von der einen Seite aus weiter fortgeschritten, die bläschenförmigen Anhänge hatten sich vergrößert. Nach weiteren ungefähr 2 Stunden ist das Bild ein ähnliches. Die Öffnungen der bläschenartigen Anhänge, durch welche diese mit den Hauptzellen in Verbindung stehen, haben sich verkleinert. Am nächsten Morgen fand ich diese Anhänge als zusammengefallene abgestorbene Hüllen abgeworfen am Boden des Kulturglases liegen; während das Tier jetzt eine normale Teilung durchführte.

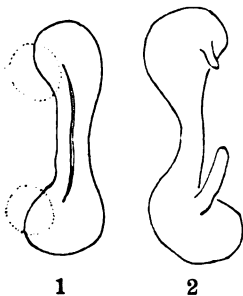
Diese anormalen Erscheinungen sind nach dem, was wir oben über die Beschaffenheit der Zellmembran der *Noctiluca* kennen gelernt haben sehr leicht verständlich. Die veränderliche Beschaffenheit der Membran aus reversiblen Plasmakolloiden erklärt diese Vorgänge. Ich nehme an, daß das sich teilende Muttertier leicht verletzt worden war; flüssiges Plasma ist aus dem Innern hervorgetreten, hat sich aber sofort mit einem neuen Plasmahäutchen umgeben und so die blasenförmigen Anhänge gebildet. Später sind diese abgeschnürt worden.

POUCHET (I, 1890) sah Abschnürungen von Plasmahaut bei der gewöhnlichen Zweiteilung als beginnende Vierteilung an; wohl aber nicht mit Recht, da keine vier Kerne entstehen. Auch CIENKOWSKI (I, 1873 fig. 49) bildet einen ähnlichen Fall ab, der wohl ebenso wie der unserige zu erklären ist.

Nun müssen wir noch etwas über die Knospungsvorgänge und die Ausbildung der Schwärmer mitteilen. Die ersten Stadien der Schwärmerbildung sind von denen der gewöhnlichen Zweiteilung kaum zu unterscheiden, nur daß die ringförmige Furche nicht so tief in den Plasmakörper einschneidet. Zunächst teilt sich die Sphäre und der Kern in zwei; diese wieder in vier. Nun beginnen sich die Stellen, wo die Kerne und Sphären liegen, ein wenig über die Oberfläche vorzuwölben. Die Teilung schreitet weiter fort zu 8, 16, 32 usw. Kerne. Die Teilung der Kerne erfolgt in ganz ähnlicher Weise wie bei der Zellteilung und wird uns in ihren Einzelheiten im cytologischen Teil dieser Arbeit näher beschäftigen. Hier will ich nur einige Beobachtungen an lebenden Individuen mitteilen. Denn gerade bei den Erscheinungen der mitotischen Kernteilung, die meist nur an fixiertem Material wahrgenommen werden können, ist es von ganz besonderem Interesse, festzustellen, welche Erscheinungen man auch an der lebenden, womöglich ungefärbten und unbeeinflussten Zelle wahrnehmen kann.

Ich gebe daher in Fig. 34 a u. b auf Taf. 4 zwei Abbildungen zweier aufeinanderfolgender Stadien, einer 4:8- und einer 4:16-Kernteilung, welche ich nach Beobachtungen am Lebenden angefertigt habe. Fig. 34 a ist ganz besonders interessant. Die Sphären haben sich bereits in 8 Tochttersphären geteilt. Sie sind fein granuliert, scharf begrenzt und deutlich zu erkennen. Die beiden Tochter-sphären sind verbunden durch die sog. „Spindelfasern“, diese sind an verschiedenen Stellen jedenfalls sehr deutlich sichtbar. Auch die „Mantelfasern“, welche von den Sphären zu den Enden des in die Länge gestreckten Kernes ziehen, kann man an einzelnen Kernspindeln im lebenden Zustande ebenfalls wahrnehmen (besonders an der Spindel am weitesten rechts). Die Kernmembran ist in der Ana- und in der Metaphase kaum zu sehen, meist gar nicht; in der Telophase tritt sie dagegen sehr scharf hervor. Besonders interessant ist das Verhalten der Fetttropfen während der Kernteilung; was ich bereits in dem Abschnitt über das Vorkommen des Fettes erwähnt habe (p. 38). Sie ordnen sich in der Metaphase ringförmig in der Äquatorialebene der Kernspindel rings um den Kern herum an (Fig. 34 a rechts); in der Telophase wird dieser Ring auseinander gezogen, er wird spiralförmig (Fig. 34 a unten), reißt dann auseinander und die Hälfte der Fetttropfen wandert zu der einen Tochttersphäre, die andere zu der anderen, welche sie rings umgeben. Die leichten Fetttropfen geben uns ein deutliches Bild von der Verteilung der Druck- und Zugkräfte während der verschiedenen Stadien der Kernteilung.

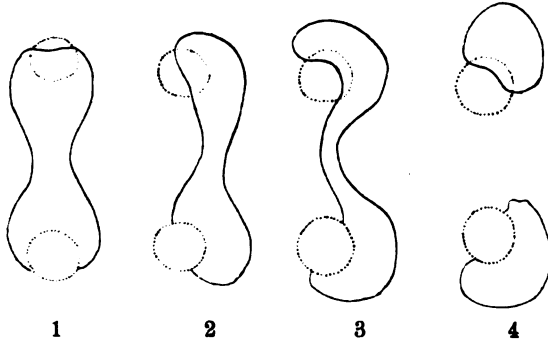
In der Telophase ziehen sich die beiden Hälften des Kernes auseinander, der Kern nimmt meistens eine ungefähr hantelförmige Gestalt an, mit meist zwei verdickten Enden, welche durch eine schmalere Brücke verbunden sind, die aber häufig Biegungen aufweist. Der die beiden Enden verbindende Teil kann aber auch aus mehreren Strängen bestehen, in dem sich in der Mitte ein oder mehrere Längsspalten bilden, wodurch sehr eigenartige Kernbilder entstehen können (Textfig. E 1 u. 2). Diese Bilder hatte ich früher an konserviertem Material häufiger gefunden, aber für Artefakte infolge schlechter



Textfig. E.

Konservierung gehalten. So war es für mich von besonderem Interesse, diese Bildungen auch in der lebenden Zelle nachweisen zu können. Die einzelnen Verbindungsbrücken zwischen den einzelnen

Kernhälften können zu verschiedenen Zeiten durchreißen (Textfig. E2). Die beiden Kernhälften führen in der Telophase, bzw. nach der Durchtrennung Wendungen aus, wodurch sie dann meist auf die Außenseite der Sphären zu liegen kommen (Textfig. F 1—4). In dieser Lage beginnt die nachfolgende Kernteilung.



Textfig. F.

Nachdem die Teilung in 8 Kerne vollendet ist und teilweise schon der nächste Teilungsschritt beginnt, bemerkt man eine deutliche Hervorwölbung der Körperoberfläche an den Stellen, wo die Kerne liegen. In dem obersten Teil der Vorwölbung liegt die Sphäre. Diese Hervorwölbungen stellen die beginnende Knospenbildung dar. An den vorgewölbten Knospen entstehen nunmehr eine Anzahl parallel gerichteter tiefer Einkerbungen (Fig. 34 b, die beiden rechten Kernspindeln). Diese Einkerbungen sind bereits von ROBIN (I, 1878) näher beschrieben worden. Sie sind nur an den jüngeren Knospentadien vorhanden und verschwinden etwa im 64:128 Kernstadium wieder. Es ist nicht recht einzusehen, welche Bedeutung diese Furchen besitzen, bzw. welcher Ursache sie ihre Entstehung verdanken.

Das Plasma konzentriert sich immer mehr um die Sphären und in den vorgewölbten Knospen. Auf diese Weise verschwindet das feine Protoplasmanetzwerk im Innern der Zelle immer mehr und mehr. Das Muttertier erscheint schließlich nur noch als ein leeres, oder richtiger gesagt, als ein nur mit Zellflüssigkeit angefülltes hohles Bläschen, auf deren Oberfläche meist kalottenförmig die Schwärmer sitzen.

Die Teilung der einzelnen Kernhälften erfolgt in den späteren Stadien in der Regel nicht synchron, sondern höchst unregelmäßig, indem sich einige Kerngruppen sehr viel schneller teilen als andere. Es können bedeutende Unterschiede vorkommen; bisweilen verlaufen

die Teilungen aber auch regelmäßiger. Infolge der unregelmäßigen Teilungen erhält man als Knospenzahl nicht immer die einfachen vielfachen von 2 (4, 8, 16, 32 usw. bis 256 oder 512), sondern bisweilen recht abweichende Zahlen. Auch ISHIKAWA (I, 1894 b) weist darauf hin, daß die Zahl der reifen Schwärmer sehr variiert, oft entsprechend der Größe der Individuen, da er bei sehr großen Tieren über 500, bei kleineren Individuen nur etwas über 300 reife Knospen zählen konnte.

Die Reifung der Schwärmer erfolgt je nach der Schnelligkeit der Kernteilung in den einzelnen Knospengruppen; nicht etwa immer im Zentrum zuerst und dann nach der Peripherie fortschreitend, wie CIENKOWSKI beschreibt. Auch die Ablösung der Schwärmer erfolgt zu den verschiedensten Zeiten, je nach ihrer Reifung; bald hier, bald dort, so daß die am Muttertier verbleibende Knospenscheibe an vielen Stellen große Lücken aufweist. Stark zurückgebliebene Knospenanlagen werden oft nicht mehr reif, sie sistieren in ihren Kernteilungen und gehen dann zugrunde. Wahrscheinlich ist irgendeine äußere Schädigung die Ursache.

Nach ROBIN nimmt jeder Teilungsvorgang  $1-1\frac{1}{2}$  Stunden in Anspruch, der gesamte Prozeß etwa 11—12 Stunden. Auch hier gelangte ich zu größeren Zahlen. Um die Kernteilungsgeschwindigkeit bei den Kernteilungen der Schwärmerbildung festzustellen, habe ich eine größere Anzahl von Beobachtungen angestellt. Ich isolierte zu diesem Zwecke Knospenbildungsstadien, die ich aus frisch gefangenem Material herausgesucht hatte, in kleinen Glasklötzen, die mit einer Glasscheibe zugedeckt wurden, in denen sie sich sehr gut hielten und weiter entwickelten. Von Zeit zu Zeit stellte ich fest, wie weit die Kernteilung fortgeschritten war. Aus diesen Beobachtungen ergab sich, daß jede Kernteilung etwa 3—4 Stunden dauerte, es wurden auch geringere Werte gefunden (ca. 2 Stunden); bisweilen waren auch größere Zeiten erforderlich, als Maximum kann man etwa 6—7 Stunden annehmen. Die Verteilung der Knospen auf der Oberfläche des Muttertieres kann ganz verschieden sein. Meistens sitzen sie dicht gedrängt als eine Kalotte an einem Pol des Muttertieres (Taf. 4 Fig. 32). In anderen Fällen fand ich die Schwärmer in gleichmäßigen Abständen über drei Viertel der Oberfläche des Muttertieres verteilt; bisweilen wird sogar ein noch größerer Raum von den Knospen eingenommen, so daß nur ein ganz kleiner Teil der Oberfläche freibleibt. CIENKOWSKI (I, 1871 Fig. 3) bildet eine gürtelförmige Anordnung ab.

Die Schwärmer sitzen am Muttertier häufig paarweise zusammen-

Diese sind aus einer Teilung hervorgegangen. Sie liegen mit ihren abgeplatteten bzw. konkaven Flächen zusammen; denn jede Knospe hat eine konvexe und eine leicht konkave Seite. Das äußere freie Ende ist etwas zugespitzt.

Die Geißeln der ausgebildeten Schwärmer sind schon lange vor deren Ablösung, während diese noch am Muttertier festsitzen, dauernd in vibrierender Bewegung. Trotz des Schlagens dieser vielen hundert Geißeln gerät das Muttertier nicht in Bewegung; nicht einmal geringfügige Rotation konnte ich wahrnehmen.

Wird die Mutterblase beschädigt, so schrumpft sie zusammen und der größte Teil von ihr wird als leere Hülle abgeworfen, genau ebenso wie wir es bereits im ersten Abschnitt von den vegetativen agamen Individuen kennen gelernt haben. Auf diese Weise wird die ganze Knospenscheibe im Zusammenhang frei, was CIENKOWSKI und ROBIN als eine Loslösung beschreiben. Die freie Scheibe zieht sich meist zu einer Kugel zusammen, und die einzelnen Schwärmer werden allmählich frei. Geschieht diese Abwerfung des Muttertieres, bevor ein gewisser Reifezustand erreicht ist, so geht meistens die ganze Knospenscheibe zugrunde.

Die Frage, was aus den nach der Ablösung der Schwärmer zurückbleibendem Mutterkörper wird, war noch nicht näher aufgeklärt worden. Ich konnte feststellen, daß sie in jedem beobachteten Falle zugrunde gingen, selbst auch dann, wenn einzelne Knospen mit ihren Kernen, welche sich nicht weiter teilten, an ihnen verblieben.

## II. Die freien Schwärmer.

Über die freien abgelösten Schwärmer liegen bisher nur Beobachtungen von zwei älteren Autoren vor, welche sich noch in wesentlichen Punkten widersprechen, nämlich von CIENKOWSKI (I, 1871 u. 1873) und ROBIN (I, 1878). BÜTSCHLI (I, 1885 a u. b) teilt ihre Ergebnisse mit und knüpft einige theoretische Erörterungen daran. Unsere Kenntnisse über die freien Schwärmer sind noch ziemlich ungenügend, insbesondere auch über die weitere Entwicklung und das Schicksal dieser Gebilde. Wir wissen bisher nichts Sicheres über die Entwicklungsgeschichte irgendeiner der Cystoflagellaten, und dabei wäre ihre Kenntnis von grundlegender Bedeutung für die Beurteilung der systematischen Stellung und Verwandtschaft dieser Protozoengruppe. Daher richtete ich während meines Helgoländer Aufenthaltes mein Hauptaugenmerk auf die Schwärmer der *Noctiluca* und ihre weitere Entwicklung. So oft ich ein lebendes

Knospenbildungsstadium fand, isolierte ich es und kultivierte es in kleinen Glasklötzen weiter. Die Tiere hielten sich sehr gut darin und die Kernteilungen nahmen ihren normalen Verlauf, so daß ich meistens dann am nächsten Tage die freien Schwärmer hatte. So ist es mir gelungen, fast sämtliche isolierte Individuen zur Reifung und Ablösung der Schwärmer zu bringen.

Während es relativ leicht war, die normalen agamen Noctilucen und auch ihre Teilungs- und Knospenbildungsstadien zu kultivieren, bereitete mir die Kultur der freien Schwärmer sehr viel größere Schwierigkeiten. Nachdem sich die Schwärmer vom Muttertier losgelöst hatten, krochen sie meist erst kurze Zeit auf der Oberfläche der Mutter herum, um dann aber ins freie Wasser hinauszuschwimmen. So frei im Wasser bewegten sie sich meist mehrere Stunden, manchmal noch am nächsten Tage nach 24 Stunden und mehr. Dann aber senkten sie sich zu Boden, lebten dort noch längere Zeit, indem sie langsam über den Boden des Kulturgläschens dahinglitten. Ob der Aufenthalt im freien Wasser oder auf einer Unterlage für die ausgebildeten Schwärmer der normale ist, kann ich nicht angeben, wenn mir auch das erstere bedeutend wahrscheinlicher erscheint. In meinen Kulturen wurden die Bewegungen der Tiere allmählich immer langsamer, schließlich bewegten sie sich gar nicht mehr, sondern blieben an einer Stelle liegen. Die Geißel floß am Ende knopfartig zusammen, um dann ganz zugrunde zu gehen. Der Körper des Tieres kugelte sich immer mehr und mehr ab, die Einzelheiten der Organisation verschwanden. Die Schwärmer waren abgestorben und nur kleine Plasmahäufchen zeigten noch die Stelle an, wo sie gelegen hatten. Länger als  $2\frac{1}{2}$  Tage konnte ich die Schwärmer niemals am Leben erhalten, während CIENKOWSKI (I, 1871) die Tiere meist nur wenige Stunden lebend erhielt, im günstigsten Falle brachte er es auf 12 Stunden. Wegen dieser schlechten Kulturmöglichkeit ist es auch mir nicht gelungen, das endgültige Schicksal der Schwärmer aufzuklären. Trotzdem konnte ich einige Beobachtungen machen, die ich im Nachfolgenden mitteilen will.

Anfänglich gelang es mir niemals, in den frischen Planktonfängen freie Schwärmer nachzuweisen. Nachdem ich sie aber häufiger durch die Kultur der Knospenbildungsstadien erzeugt hatte, fand ich auch gelegentlich im Plankton meist in den Oberflächenschichten freischwimmende Schwärmsporen der *Noctiluca*.

Sie besitzen meist eine Länge von 15—23  $\mu$ , eine Breite von durchschnittlich 12—15  $\mu$ . Meist sieht man Bilder wie Fig. 36

(Taf. 4). Sehr häufig bieten sie aber auch mehr die Ansicht der Fig. 38 u. 39. Nähere Untersuchungen zeigten dann aber, daß diese Ansichten, welche man in der Regel erhält, nicht richtige Flächenansichten waren, sondern schräg von der Seite gesehen. Die Schwärmsporen sind nämlich bilateral-symmetrisch gebaut. Eine reine Flächenansicht (von der Bauchseite) gibt uns Fig. 40 oder auch Fig. 41, während Fig. 42 die Seitenansicht darstellt. Gerade diese Seitenansicht zeigt uns, daß die Schwärmer deutlich bilateral-symmetrisch gebaut sind. Die Gestalt, von der Bauch- oder Rücken-seite gesehen, ist ovoid oder ellipsoid (Fig. 40 u. 41), das hintere Ende ist abgerundet oder auch leicht zugespitzt (Fig. 36, 38 u. 39). In seitlicher Lage erscheint das hintere Ende deutlich spitz, die Rückenseite ist konvex gewölbt, während die Bauchseite schwach konkav ausgehöhlt ist, wenigstens in dem größeren hinteren Teil (Fig. 42). Diese löffelartige Aushöhlung kann mehr oder weniger stark ausgeprägt sein. In der Ansicht schräg von der Seite (Fig. 38) macht sie bisweilen den Eindruck eines besonderen Organs, und ROBIN (I, 1878) und BÜTSCHLI (I, 1885a) vermuten, daß CIENKOWSKI die Verhältnisse nicht richtig erkannt und aufgefaßt und daher als „Stachel“ abgebildet habe, daß also die Konkavität infolge optischer Täuschung als Konvexität erschienen sei. Das mag in vielen Fällen zutreffen, auch ich konnte mich überzeugen, daß häufig diese Unterscheidung recht schwierig ist, zumal man die Tiere sehr selten in der Seitenansicht zu Gesicht bekommt. Bilder aber, wie die von CIENKOWSKI (I, 1871 Fig. 11 u. 12) kann man unmöglich hierdurch erklären. Wir werden weiter unten auch noch sehen, daß tatsächlich gelegentlich derartige stachelartige Bildungen vorkommen.

Diese Konkavität auf der Bauchseite des Schwärmers wird durch den Kopfteil überragt (Fig. 42). In der Bauchansicht erscheint diese Stelle als eine Furche, welche das obere Drittel des Schwärmers halbringförmig umgibt (Fig. 36—40). In der Mitte dieser Querfurche inseriert die Geißel (Fig. 40). Auf manchen Bildern (Fig. 38 u. 41) scheint sie noch oberhalb der Querfurche zu entspringen. Ich erkläre mir dies dadurch, daß in diesen Fällen der Kopfteil des Schwärmers stark nach vorn unten überfällt und die Furche sich entsprechend nach hinten (Rückenseite) oben erstreckt, daß also doch die Geißel an der hinteren Seite der Grenzfurche ihren Ursprung nimmt. Die Geißel ist ungefähr  $3\frac{1}{2}$ —4 mal so lang wie die Länge des Schwärmers selbst, besitzt also eine Länge von etwa 50—90  $\mu$ . Die Geißel ist in der Einzahl vorhanden. In ganz wenigen Ausnahmefällen konnte ich allerdings auch deutlich zwei Geißeln be-



obachten. Ich will nicht entscheiden, ob es sich um normale Zustände handelt oder nicht vielmehr um Anormalitäten, die etwa derart zu erklären wären, daß die letzte Teilung der Knospen nicht vollständig vollzogen ist, sondern die beiden Schwärmerhälften zusammen sitzen geblieben sind. Ähnliche Erscheinungen werden uns noch beschäftigen. Ein solches Individuum besaß außer den zwei Geißeln noch einen stab- oder zapfenartigen Fortsatz, der etwa dem „Stachel“ in der CIENKOWSKI'schen Darstellung entsprechen würde. Er stellt einen langen, schmalen Fortsatz des die Bauchseite überragenden Kopfteles dar. Einen ähnlichen, aber etwas kürzeren Fortsatz zeigt Fig. 44. Interessante Bildungen stellt die Fig. 45 dar. Ich fand im Laufe der Zeit vier derartige Individuen. Der Kopfteil ist oben etwas helmartig ausgezogen und trägt vorn auf der Bauchseite einen spitzen nach unten sich erstreckenden Fortsatz. Diese Formen entsprechen noch am meisten den von CIENKOWSKI abgebildeten, während ich in der Regel Individuen fand, die eine große Ähnlichkeit mit den von ROBIN beschriebenen aufwiesen. Es bestehen nun drei Möglichkeiten, diese beiden verschiedenen Arten der Schwärmer zu erklären; entweder handelt es sich tatsächlich um zwei verschiedene Schwärmersorten, was eine große Bedeutung für das weitere Schicksal der Schwärmer haben könnte, da es sich dann etwa um Anisogameten handeln könnte. Die beiden Formen können aber auch verschiedene Entwicklungsstadien einer Schwärmersorte darstellen und schließlich können die Formen mit dem stachelartigen Fortsatz nur Anormalitäten sein, was bei der geringen Zahl der beobachteten Fälle gar nicht so unwahrscheinlich ist.

Auch sonst fand ich einige Abweichungen von der normalen Körperform. Fig. 43 zeigt uns ein Individuum, welches bedeutend breiter und auf der Bauchseite stark vorgewölbt ist.

CIENKOWSKI (I, 1873 p. 65) beschreibt noch Formen, welche außer dem „Stachel“ noch ein „zylindrisches am Kopfe angeheftetes Anhängsel“ besitzen. Derartige Schwärmer habe ich niemals beobachtet.

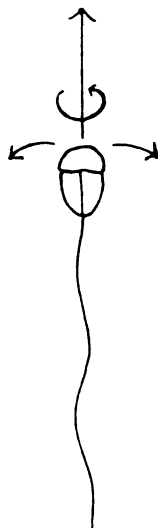
Das Innere der Schwärmer besteht aus einem gleichmäßig verteilten, fein granulierten Plasma, es ist also nicht vakuolisiert, wie bei der ausgebildeten *Noctiluca*. Gelegentlich fand aber auch bei den Schwärmern eine gewisse Vakuolenbildung statt, die ich jedoch auf Absterbeerscheinungen zurückzuführen geneigt bin. Der größte Teil des Schwärmerkörpers wird durch den ziemlich ansehnlichen Kern eingenommen; dieser ist stark lichtbrechend und erscheint

daher bedeutend heller und durchsichtiger als das Plasma. Der Kern ist in der Flächenansicht rundlich gestaltet (Fig. 40), in der Seitenansicht flach gedrückt und ellipsoid (Fig. 42).

Im Plasma verteilt liegen zahlreiche Fetttropfen, die durch ihren hellen Glanz und ihre leicht gelbliche Farbe hervortreten. ROBIN beschreibt noch eine kontraktile Vakuole, die ich jedoch niemals wahrnehmen konnte.

Eine Mundöffnung, ein Cytostom ist niemals beobachtet worden und auch wohl nicht vorhanden. Die Schwärmer vermögen also keine geformte Nahrung aufzunehmen. Es wurden auch niemals Nahrungskörper in den Schwärmersporen gefunden. Da sie kein Chlorophyll besitzen, können sie sich auch nicht autotroph aus anorganischen Nährstoffen ernähren. Es bleibt die Möglichkeit, daß sich die Schwärmer auf osmotischem Wege ernähren durch organische Bestandteile, welche im Wasser gelöst sind. Diese sind im freien Meere aber ziemlich gering. Die PÜTTER'sche (VI, 1907—1911) Theorie der Ernährung der Wassertiere durch gelöste organische Verbindungen hat bekanntlich kaum eine Bestätigung gefunden. Es ist das wahrscheinlichste, daß sich die jungen Schwärmer in ihren ersten Lebenstagen von den von dem Muttertier mitbekommenen Nährstoffen ernähren, und in der Tat haben wir gesehen, daß jeder junge Schwärmer zahlreiche hellglänzende Fetttropfchen enthält.

Während die ausgebildeten Schwärmer noch am Muttertier sitzen, befinden sich die Geißeln bereits in dauernder, schlängelnder Bewegung. Durch das Schlagen der Geißel bewegt sich der freie Schwärmer vorwärts. Die Geißel inseriert nicht wie bei den meisten Flagellaten am Vorderende des Tieres und geht entsprechend bei der Bewegung nicht voran, sondern sie ist nach hinten gerichtet. Solche nachgezogene Geißeln bezeichnet man im allgemeinen als „Schleppgeißeln“. Sie dienen in der Hauptsache wohl auch als Steuer. Die Vorwärtsbewegung des Schwärmers erfolgt durch Rotation des Tieres um seine Längsachse. Außer dieser rotierenden Bewegung macht das Tier noch Pendelbewegungen nach links und nach rechts. Dadurch entsteht eine leicht spiralförmige Bahn. Diese Pendelbewegung möchte ich als Suchbewegung deuten. Die Art der Bewegung des Schwärmers habe ich auch in der Textfig. G



Textfig. G.

schematisch dargestellt. Derartige Bewegungen sind bekanntlich von JENNINGS (VI, 1914) näher analysiert worden.

Um eine größere Anzahl der kleinen Schwärmer in meinen Kulturen zu erhalten oder zur nachfolgenden Fixierung, versuchte ich, die Schwärmer lebend zu zentrifugieren. Die kleinen zarten Organismen vertrugen aber diese Behandlung nicht, sondern die Mehrzahl starb dabei ab, nur noch wenige waren am Leben, und auch diese waren nicht ganz normal. Namentlich die Geißeln waren infolge des Zentrifugierens meist in kleine Tröpfchen zusammengeflossen, welche ein knopfartiges Ende der Geißel bildeten oder die Geißeln lagen unbeweglich in ganz unregelmäßigen Linien. Die Tiere hatten sich zum Teil abgerundet; einzelne Strukturen waren nicht mehr zu erkennen.

Welches ist das weitere Schicksal der Schwärmer und wie erfolgt ihre Entwicklung zur ausgebildeten *Noctiluca*? CIENKOWSKI und BÜTSCHLI nahmen eine direkte Entwicklung der Schwärmsporen zum ausgebildeten Tier an, ohne irgendwelche weitere Komplikation, wie etwa Copulation. Zur Erhärtung dieser Annahme wurde von den verschiedenen Autoren eine Identifizierung einzelner Organe der Schwärmer mit Organen des ausgebildeten Tieres vorgenommen. So vergleicht BÜTSCHLI (I, 1885 a) den sog. „Stachel“ der Schwärmer mit dem Staborgan der ausgebildeten Tiere. Diese Identifizierung erscheint mir außerordentlich unwahrscheinlich. Diese Ansicht entspricht weder der Ansicht BÜTSCHLI's über die Natur des Staborgans noch der oben von mir vorgetragenen Annahme. Denn weder sehen wir an diesen Stellen des Schwärmers besonders zahlreiche Plasmafäden ansetzen, noch bemerken wir irgendwelche Verdickungen der Zellmembran an dieser Stelle. Es scheint mir ein prinzipiell anderes Gebilde zu sein.

Die Geißel des Schwärmers ist der Fadengeißel oder „Cilie“ des ausgewachsenen Tieres gleichgesetzt worden. Auch das ist nicht berechtigt; denn einerseits ist die Lage eine ganz andere und andererseits ist die Geißel des kleinen Schwärmers über doppelt so lang als die Geißel der ausgebildeten großen *Noctiluca*. Ich halte die Geißel der Schwärmer für ein spezifisches Organ, welches mit den Organellen des ausgebildeten Tieres gar nichts zu tun hat, ganz unabhängig von der Streitfrage, wie die Weiterentwicklung der Schwärmer erfolgt, ob mit oder ohne Copulation.

BÜTSCHLI vergleicht außerdem noch das von CIENKOWSKI beschriebene zylinderförmige Anhängsel am Kopf der Schwärmer mit der Bandgeißel der Noctilucen. Dieses Anhängsel ist drehrund,

während die Bandgeißel flach ist. Vor allem aber kommt dieses Anhängsel in der Regel überhaupt nicht vor und ist auch von CIENKOWSKI nur für einzelne Fälle beschrieben worden.

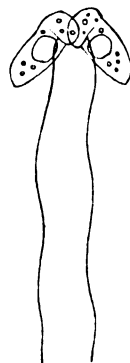
Ich bin der Ansicht, daß alle diese Identifizierungen reine Spekulationen darstellen. Die Organellen der Larven lassen sich nicht mit denen der ausgebildeten Tiere identifizieren. ROBIN vertritt die Annahme, daß kleine runde Noctilucen von 0,15 mm Durchmesser mit der Gestalt der sog. „Ruhestadien“ Entwicklungszustände seien. Aber BÜTSCHLI sagt schon mit Recht, daß „nicht der geringste Beweis vorliegt, daß diese kleinen Noctilucen einfache Weiterentwicklungszustände und nicht, was viel wahrscheinlicher ist, kleine ruhende Formen wären“.

Auch die mehrfach geäußerten und diskutierten Ansichten über die Verwandtschaftsbeziehungen der Cystoflagellaten, insbesondere mit den Dinoflagellaten, sind heute noch vollkommen müßig und entbehren jeder sicheren Grundlage, solange wir nicht über den Entwicklungszyklus dieser Formen vollständige Klarheit erlangt haben.

Auch mir ist es, wie bereits erwähnt, bisher noch nicht gelungen, die Entwicklung der Schwärmer bis zu Ende zu verfolgen. Doch weisen einige Beobachtungen in bestimmte Richtungen. MOROFF (I, 1906) hat zuerst die Ansicht geäußert, daß es das wahrscheinlichste sei, daß bei Noctilucen nicht die ausgebildeten Tiere kopulierten, sondern eher die Schwärmsporen. DOFLEIN (I, 1916) und HARTMANN (I, 1913) haben sich später diese Ansicht zu eigen gemacht.

Ich habe oben erwähnt, daß zwei verschiedene Arten von Schwärmern beobachtet worden sind. Es besteht die Möglichkeit, daß diese Anisogameten darstellen.

In meinen Kulturen fand ich verschiedentlich Doppelbildungen, welche ich als Copulation deuten zu können glaubte (Textfig. H). Es waren zwei Schwärmer, welche mit den Kopfsenden miteinander vereinigt waren, während die Hinterenden divergierten. Beide Geißeln wurden frei nach hinten nachgeschleppt. In vereinzelt Fällen glaubte ich drei und vier Geißeln wahrnehmen zu können. Diese mit den Kopfsenden aneinanderliegenden Doppelschwärmer bieten ein ganz ähnliches Bild wie konjugierende kleine Ciliaten. Diese Formen suchte ich weiter zu kultivieren und zu beobachten und konnte in einem Falle ein teilweises Ineinanderfließen der beiden Schwärmer wahrnehmen;



Textfig. H.

doch dann starben diese Tiere ab, so daß jenes Zusammenfließen auch einen pathologischen Vorgang dargestellt haben kann.

Diese Doppelformen habe ich leider niemals direkt fixiert, da es mir wichtiger erschien, den weiteren Verlauf erst einmal im lebenden Zustande zu verfolgen; doch dabei gingen mir die Tiere regelmäßig ein.

Meist hielt ich, wie bereits erwähnt, die Schwärmer eines Muttertieres isoliert. Doch in einer Anzahl von Fällen habe ich auch mehrere Knospenbildungsstadien in einem Kulturgläschen zusammengehalten und dementsprechend auch ihre Schwärmer, da die Möglichkeit besteht, daß Schwärmer, welche aus ein und dem



Textfig. J.

selben Muttertier entstanden sind, nicht miteinander copulieren, wohl dagegen Schwärmer verschiedenen Ursprungs.

Außer diesen beschriebenen, schräg aneinander liegenden Schwärmern fand ich auch solche, welche flach mit ihrer Bauchseite sich berührten (Textfig. J). Auch in diesen Fällen wäre natürlich eine Copulation nicht ausgeschlossen, doch erscheint mir die Annahme wahrscheinlicher, daß es sich hier um zwei aus einer Teilung hervorgegangene Schwärmer handelt, welche sich nicht voneinander losgelöst haben. Ich erwähnte bereits, daß die Schwärmer am Muttertier meist derartig paarweise aneinander sitzen.

Die Copulation der Schwärmer ist durch diese Beobachtungen noch nicht erwiesen; doch bilden sie wieder einen Wahrscheinlichkeitspunkt, der als Stütze für diese Annahme anzuführen ist.

### III. Copulation und Plasmogamie.

In dem letzten Kapitel dieses Teiles meiner *Noctiluca*-Arbeit will ich noch zu der oft erörterten Frage der Copulation der *Noctiluca* Stellung nehmen und einige Beobachtungen auf diesem Gebiete mitteilen. Leider werden die Begriffe „Copulation“ und „Conjugation“ von verschiedenen Autoren (PLATE, ISHIKAWA, MOROFF) nicht scharf voneinander geschieden. Von „Conjugation“ sollten wir nur reden, wenn eine vorübergehende Vereinigung zweier Individuen stattfindet, bei welcher Gelegenheit Kernbestandteile untereinander ausgetauscht werden, während man unter „Copulation“ eine vollständige Verschmelzung zweier Individuen versteht, ohne daß hinterher wieder eine Trennung stattfindet. Bei *Noctiluca* ist

nun von einer Anzahl Autoren solch eine „isogame Copulation“ beschrieben worden, bei welcher die beiden miteinander verschmelzenden „Gameten“, wenigstens äußerlich, gleichgebaut sind. Wesentlich für die „Copulation“ ist noch, daß nicht nur eine Verschmelzung der Individuen, sondern auch eine vollständige Vereinigung der Kerne stattfindet, eine wirkliche „Befruchtung“. Man darf in diesem Falle nicht von einer „wechselseitigen Kernbefruchtung“ sprechen.

Als ich im Jahre 1913 zum erstenmal eingehendere Beobachtungen an lebenden Noctilucen machte, fand ich Doppelindividuen, welche möglicherweise solche Copulationsstadien darstellten (Taf. 9 Fig. 46 a). Um diese Möglichkeit zu erweisen, isolierte ich diese Formen und brachte sie in einem hängenden Tropfen auf einen hohlgeschliffenen Objekträger. Um der Wasserverdunstung vorzubeugen, verschloß ich diese kleine feuchte Kammer mit Vaseline und beobachtete nun unter dem Mikroskop.

Bereits nach einer guten Stunde bemerkte ich, daß die Plasmakörper, welche vorher nur durch eine schmale Brücke in Verbindung gestanden hatten, begannen, miteinander zu verschmelzen; die „Sphären“ mit den Kernen hatten sich etwas einander genähert (Fig. 33 b). Nach weiteren  $1\frac{1}{4}$  Stunden waren die Plasmakörper der beiden Individuen fast vollständig miteinander verschmolzen und einheitlich geworden; die Kerne hatten sich stark genähert (Fig. 33 c). Weitere Veränderungen konnte ich nicht wahrnehmen; auch am nächsten Morgen war das Bild das gleiche. Nach ungefähr einem Tage traten Absterbeerscheinungen auf und das Tier ging zugrunde. Genau die gleichen Beobachtungen konnte ich damals noch mehrere Male machen. Ich war seinerzeit der Ansicht, daß es sich in diesen Fällen tatsächlich um eine Copulation gehandelt habe, daß aber die Lebensbedingungen in der feuchten Kammer zu ungünstig gewesen seien, und die Tiere nicht mehr die Kraft gehabt hätten, die Kernverschmelzung zu vollziehen.

Während meines Aufenthalts auf Helgoland im Jahre 1919 versuchte ich dieses Problem von neuem in Angriff zu nehmen. Inzwischen hatte ich mich in die Kultur der lebenden Noctilucen in kleinen Glasschälchen gut eingearbeitet. In diesen Kulturen konnte ich sehr häufig gewöhnliche Zellteilungen beobachten, doch niemals wollte es mir gelingen, derartige Verschmelzungen, wie ich sie 1913 gesehen hatte, zu Gesicht zu bekommen. Während der normalen Zellteilung treten Formen auf, welche von den Gebilden nicht zu unterscheiden sind, welche ich seinerzeit als Ausgangsmaterial für meine Untersuchungen über die Copulation verwendet hatte (vgl

Fig. 33 a u. 35 a). Ich fischte also solche Stadien (von denen ich selbst beobachtet hatte, daß sie durch Teilung aus einer gewöhnlichen agamen vegetativen Form entstanden waren) aus den Kulturschalen heraus und brachte sie in einen hängenden Tropfen auf einen hohlgeschliffenen Objektträger. Bereits nach einer guten Stunde waren die Plasmakörper zum großen Teil miteinander verschmolzen, die Sphären mit den Kernen hatten sich stark einander genähert, die zwischen ihnen ausgespannten Plasmafasern waren verkürzt. Am nächsten Morgen hatten sich die beiden Tochterindividuen zu einer einheitlichen Kugel abgerundet; die Plasmaleiber waren vollständig miteinander verschmolzen. Im Innern gewahrte man die beiden nicht vereinigten Kerne. In diesem Falle besteht kein Zweifel darüber, daß es sich nur um eine rückgängig gemachte Teilung handelt. Den gleichen Versuch habe ich noch verschiedentlich angestellt. In einer ganzen Anzahl von Fällen konnte ich immer wieder eine derartige Plasmaverschmelzung beobachten, zu einer Kernverschmelzung kam es aber kein einziges Mal.

Bei der Kultur im hängenden Tropfen unter dem Deckglas trat also verschiedentlich eine Plasmaverschmelzung ein, bei der Kultur in kleinen Schalen wurden dagegen niemals derartige Vereinigungen gesehen, außer bei einem gleich noch zu beschreibenden Falle. Wodurch sind diese Unterschiede zu erklären? Ich glaube annehmen zu müssen, daß durch den Druck, vielleicht auch schon durch eine einfache leichte Berührung unter dem Deckglas die Oberflächenspannungen verändert werden, und gerade die Oberflächenspannungsdifferenzen sind es, welche nach neueren Untersuchungen von SPEK (VI, 1918) eine der Hauptursachen der Zellteilung darstellen. Infolge der veränderten Oberflächenspannungen kann die Teilung nicht zu Ende durchgeführt werden, ja sie wird zum großen Teil wieder rückgängig gemacht. Vielleicht tragen hierzu auch andere ungünstige Lebensbedingungen, Anreicherung an Kohlensäure usw. bei.

Ich kam immer mehr zu der Überzeugung, daß eine echte Copulation vielleicht überhaupt nicht existiere, und daß es sich bei den früheren Autoren, welche eine Copulation beobachtet haben wollen, ebenfalls um derartige rückgängig gemachte Teilungen, vielleicht auch um Plasmogamien, aber ohne eine Kernverschmelzung gehandelt habe. Bestärkt wurde ich in meiner Ansicht noch durch die Tatsache, daß ich in meinem konservierten Material bisher niemals ein Kernverschmelzungsstadium gefunden habe, das als Copulation zu deuten wäre; und dabei habe ich sehr große Mengen von fixierten Noctilucen durchsucht und untersucht, unter denen

ich stets zahlreiche Teilungs- und Knospenbildungs-, nie dagegen Copulationsstadien fand.

Schließlich lassen sich in dieser Richtung noch zwei ganz besonders interessante Fälle anormaler Teilung und Entwicklung verwenden. Es handelt sich um die sog. Doppelindividuen. Bereits bei BRIGHTWELL und BADDELEY (I, 1857) finden wir Doppelwesen abgebildet, welche zwei Bandgeißeln, zwei Peristome usw. besitzen. ROBIN (I, 1878) hat eine nähere Beschreibung derartiger Formen gegeben. Sie sollen, seiner Ansicht nach, aus Doppelschwärmern hervorgegangen sein, aus Schwärmern, welche die letzte Teilung nicht ausgeführt haben, sondern im Zusammenhang geblieben sind. Die Doppelnatur soll also bereits im Knospenzustand angelegt sein und doch hat ROBIN niemals derartige Doppelknospen beobachtet.

Die von mir beobachteten Fälle werden zeigen, daß diese Deutung der Doppelwesen durch ROBIN nicht die richtige darstellt. Die verschiedenen Stadien des ersten Falles sind in Fig. 46 a—e (Taf. 5) wiedergegeben. Ich fand unter dem frisch gefangenen Material ein Individuum, welches augenscheinlich ein Teilungsstadium darstellte (Fig. 46 a). Es waren zwei vollständig getrennte Kerne vorhanden, die beiden Tochttersphären hatten sich voneinander entfernt, standen jedoch durch einige Plasmafasern noch miteinander in Verbindung. Der Zellkörper begann sich von einer Seite her einzuschnüren, während die entgegengesetzte Seite nur eine ganz schwache Einbuchtung aufwies. Aus dem Plasma der rechten Sphäre begann gerade die erste Anlage des Tentakels zu entstehen. Dieses Individuum brachte ich nicht in einen hängenden Tropfen, sondern in einen kleinen Glasklotz, wie ich sie auch sonst zur Kultur der Noctilucen verwendete. Nach  $1\frac{1}{2}$  Stunden zeigte es sich, daß die Einschnürung der einen Seite fast gänzlich wieder rückgängig gemacht worden war; die beiden Sphären, bzw. Zentralplasmamassen hatten sich wieder vollständig einander genähert, mit den an ihnen befindlichen Kernen (Fig. 46 b). Die Tentakelanlage war inzwischen etwas größer geworden. Dieser Vorgang war nach gut 2 Stunden weiter fortgeschritten, von einer Einschnürung in zwei Tochterindividuen war nichts mehr zu sehen, die Zentralplasmamasse, sowie die Kerne lagen dicht nebeneinander, waren jedoch noch deutlich voneinander zu unterscheiden (Fig. 46 c). Inzwischen waren zwei Tentakel entstanden, welche zwar noch nicht die endgültige Länge erreicht hatten, jedoch eine deutliche Querstreifung aufwiesen. Auch die Anlage eines bzw. zweier Peristome war sichtbar. Diese Beobachtung machte ich ungefähr um



11 Uhr abends. Sehr interessant war das Bild, welches sich mir am folgenden Morgen bot (Fig. 46 d u. e). Es war ein einheitliches rundliches Individuum entstanden von der normalen äußeren Gestalt einer *Noctiluca*. Es fiel jedoch sofort in die Augen, daß dieses Tier zwei lange ausgewachsene Tentakel besaß mit jenen Leisten, die als Stützorgane fungieren. Auch zwei „Zähne“ nebst zwei Faden-geißeln waren ausgebildet. Im Gegensatz hierzu war aber nur eine „Lippe“ vorhanden, welche in der Mitte des einen Endes des in der Einzahl entstandenen Cytostoms sich befand. Dieses Cytostom stellte, aber nicht wie sonst nur einen einfachen länglichen Spalt dar, sondern war etwas breiter als normal und wies an einem Ende zwei Ausbuchtungen auf, welche sich nach den beiden „Zähnen“ hin erstreckten. Es begannen sich auch zwei Staborgane auszubilden, die voneinander divergierten. Im Innern dieses Doppel-individuums sah man das Zentralplasma liegen, von dem aus sich nach allen Seiten das Plasmanetz erstreckte. Genauere Beobachtung ergab, daß dieses Zentralplasma nicht eine einheitliche Masse darstellte, sondern durch eine Längsfurche wurde es deutlich in zwei Hälften geteilt. Unterhalb des Zentralplasmas lagen zwei getrennte Kerne, die sich allerdings dicht nebeneinander befanden. In dieser Gestalt blieb das Tier noch mehrere Tage am Leben, ohne sich wesentlich zu verändern.

Bevor ich auf die Deutung dieser eigentümlichen Verhältnisse eingehe, will ich zuerst noch den zweiten Fall beschreiben. Dieses Mal fand ich in dem frischen Planktonfang ein Doppelwesen, welches bereits zwei kleine Tentakel besaß und fast vollständig dem in Fig. 46 c dargestellten Stadium des eben beschriebenen Falles entsprach, nur daß die Zentralplasmamassen und die Kerne etwas weiter voneinander entfernt lagen. Die weitere Entwicklung verlief jedoch anders als das erstemal. 4 Stunden später waren die kleinen kurzen Tentakel wieder rückgebildet, welche vorher bereits eine deutliche Querstreifung gezeigt hatten. Von oben her hatte eine Furche das Individuum halb durchgeschnürt, unten zeigte sich erst eine leichte Eindellung. Die der Einschnürung benachbarten Teile der Tochterzellen wiesen jederseits eine Furche auf, welche zwei wulstartigen Erhebungen ihren Ursprung gaben. Etwas tiefer bemerkte man zwei zahnartige Vorsprünge; doch schienen diese Bildungen nur aus der gewöhnlichen Zellhaut zu bestehen. Am nächsten Morgen zeigte es sich, daß diese wulstartigen Bildungen wieder zurückgegangen waren, und statt dessen hatte eine normale Zellteilung Platz gegriffen. Die Individuen standen nur noch durch

eine ganz schmale Plasmabrücke miteinander in Verbindung. Die Zentralplasmamassen beider Tochterzellen zeigten die bekannten Auswüchse, die die erste Anlage der Tentakel darstellen. Auch die weitere Teilung und die Neubildung der Organellen der Tochterindividuen nahmen ihren normalen Verlauf. Auf diese Weise sind aus den Doppelwesen doch noch zwei normale vegetative Noctilucen entstanden, allerdings mit dem Umwege der abermaligen Rückbildung der schon vorhanden gewesenen Organellen.

Bei dem erstbeschriebenen Falle sahen wir, daß bei Teilungsstadien die einsetzende Durchtrennung in zwei Tochterindividuen wieder rückgängig gemacht wurde, die Zentralplasmen und die Kerne rückten wieder nahe aneinander, ohne jedoch vollständig miteinander zu verschmelzen. Diese doppelten Kerne und Zentralplasmamassen bewirkten, daß trotz des einheitlichen äußeren Zellkörpers fast sämtliche Organellen in der Zweifzahl angelegt wurden und so jenes eigenartige Doppelwesen zustande kam. So werden auch die Doppelwesen von ROBIN durch eine unvollständige bzw. rückgängig gemachte Teilung entstanden und nicht bereits im Knospenzustand angelegt gewesen sein.

Überblicken wir einmal die Tatsachen, welche wir kennen gelernt haben! Welche Aufklärung geben sie uns in der Frage der Copulation? Eine richtige Copulation, d. h. eine Verschmelzung zweier ausgewachsener Individuen einschließlich einer Kernverschmelzung, wurde niemals beobachtet. Auch keinerlei Kernveränderungen traten auf, welche auf den Beginn oder auf den Ablauf einer Copulation oder einer Conjugation hindeuteten. Auch in konserviertem Material sind bisher keine Copulationsstadien gefunden worden. Dagegen konnte festgestellt werden, daß eine schon begonnene Teilung, bei welcher die Auseinanderwanderung der Tochter sphären und Kerne bereits eingetreten war, wieder rückgängig gemacht wurden, indem die entstandene Trennungsfurche rückgebildet, eine Plasmaverschmelzung eintrat und die Kerne nebst den Zentralplasmamassen sich wieder einander näherten. Dadurch entstehen entweder einfache zweikernige „Ruhestadien“ oder aber es kommt zur Ausbildung von Doppelwesen, welche die meisten Organellen in der doppelten Anzahl besitzen. Diese Doppelwesen können bisweilen ihre Organellen wieder rückbilden und dann doch noch die normale Zellteilung vollziehen. Fernerhin besteht die Möglichkeit, daß nicht die ausgebildeten Noctilucen miteinander verschmelzen, sondern ihre Schwärmerstadien, wozu einige Andeutungen vorhanden sind.

Nachdem ich zu diesen Ergebnissen gelangt war, schien es mir

wünschenswert, die bisher in der Literatur gemachten Angaben über die Copulation der *Noctiluca* kritisch durchzusehen und festzustellen, wie weit sie für das tatsächliche Vorhandensein einer Copulation der ausgewachsenen Tiere beweiskräftig und wieweit sie mit meinen eben dargelegten Beobachtungen und Ansichten vereinbar sind.

Die älteste Notiz über derartige Vorgänge gibt WEBB (I, 1855) Er fand bisweilen im ruhigen Wasser zwei Noctilucen "in apposition" und fährt dann fort "but I have never discovered any indications of conjunction, and looke upon the condition as one of mere adhesion". Er fand also wohl zusammenhängende Individuen, aber keine Anzeichen einer Verschmelzung und sieht die Adhäsion als die Ursache an.

CIENKOWSKI (I, 1871) macht zum erstenmal Angaben über eine wirkliche Copulation, welche der Schwärmerentwicklung vorangehen soll. Er prüfte „die bekannten biskuitförmigen Individuen genau auf ihr weiteres Verhalten“. „Nach sehr vielen resultatlosen Versuchen gelang es mir, auf dem Objektträger im Wassertropfen (von mir gesperrt, P.) die Verschmelzung zweier Individuen Schritt für Schritt zu beobachten.“ Dann folgt eine nähere Beschreibung der Copulation. Die copulierenden Individuen legen sich aneinander, es entsteht eine Plasmabrücke, die Einschnürung wird unmerklicher, die ursprüngliche Verbindungsbrücke zwischen den Zellinhalten „verkürzt sich immer mehr, bis die Nuclei zusammenstoßen und wie die Blasen in einen Körper verschmelzen“. Die Produkte der Copulation konnte er in ihrer Entwicklung nicht weiter verfolgen.

1873 kommt CIENKOWSKI noch einmal etwas ausführlicher auf die Copulation zu sprechen; im wesentlichen gibt er die gleiche Beschreibung. Von den Kernen schreibt er: „Die Nuclei bleiben gesondert oder vereinigen sich in einem Körper.“ „Die Copulationsprodukte blieben während 3 Tagen unverändert, wurden blaß, in haltsarm und gingen schließlich zugrunde.“

CIENKOWSKI schildert also eine Copulation. Trotzdem glaube ich, nach genauer Durchsicht jedes seiner Sätze die Ansicht vertreten zu können, daß sich alle seine Beobachtungen mit ganz geringen Ausnahmen auch mit der oben von mir dargestellten Annahme vereinigen lassen, daß es sich nicht um Copulation, sondern um rückgängig gemachte Teilungen bzw. Plasmogamien handelt. Er machte seine Beobachtungen auf dem Objektträger anscheinend im hängenden Tropfen. Meistens ging er von biskuitförmigen Individuen aus, welche er auf ihr weiteres Verhalten prüfte. Die Darstellung

der Zellverschmelzung paßt ausgezeichnet; doch will er teilweise auch eine Verschmelzung der Kerne beobachtet haben, was für die echte Copulation beweisend wäre. Doch ich habe oben bereits erwähnt, daß die Kerne oft sehr dicht nebeneinander liegen und einheitlich erscheinen, obwohl es noch getrennte Kernindividuen sind (Taf. 5 Fig. 46d). Außerdem sollen nach CIENKOWSKI's Auffassung die Kerne bei der Teilung und Schwärmerbildung verschwinden, was sie für ihn auch bei der Copulation hätten tun müssen.

Besonders interessant ist die Deutung, die CIENKOWSKI selbst von dem Copulationsvorgang gibt. Er gehöre „in die Reihe solcher Verschmelzungserscheinungen, die eine beschleunigte Assimilation bezwecken und mit dem Geschlechtsakt in keiner Beziehung stehen“, ähnlich dem Zusammenfließen von zwei Actinosphären in einen Körper oder von Myxomyceten. Heute würden wir sagen, er hielt es selbst für eine Plasmogamie. Allerdings kannte CIENKOWSKI noch nicht die Bedeutung der Kerne und ihrer Verschmelzung für den Geschlechtsakt, bzw. für die Copulation. Er unterscheidet vielmehr die Verschmelzungserscheinungen als Geschlechtsakt oder nur als vegetative Verschmelzung, je nachdem ob bei Ausschluß eines der copulierenden Glieder die Bildung der Frucht oder Spore ausbleibe oder nicht.

Bemerkenswert ist, daß ein so guter Beobachter wie ROBIN (I, 1878), der uns die besten Schilderungen der vegetativen Individuen, der Teilung und der Schwärmerbildung gegeben hat, Copulationen niemals beobachtet hat. Er schreibt vorsichtigerweise, daß er über die Tatsache der Copulation nichts aussagen wolle; einmal habe er Individuen gesehen, die aneinander lagen, wie sie CIENKOWSKI beschrieben hat, doch konnte er eine Verschmelzung nicht beobachten.

Im Gegensatz dazu gibt PLATE (I, 1889) wieder eine ausführliche Beschreibung der Copulation oder wie er sagt „Conjugation“. Einige Bemerkungen sind für uns von besonderem Interesse: „Merkwürdigerweise verschmelzen nun die Kerne nicht sofort miteinander, nachdem die zwischen ihnen liegenden Membranpartien resorbiert worden sind.“ Doch nach einiger Zeit „rücken die Kerne wieder aufeinander zu und vereinigen sich schließlich. Den Moment der Verschmelzung der Kerne habe ich einmal beobachtet. Eine Strukturveränderung erleiden sie nicht hierbei“. „Conjugationstiere, welche man in der feuchten Kammer hält, ermatten oft so sehr, daß sie nicht mehr imstande sind, die oft dicht genäherten Kerne zur Verschmelzung zu bringen.“ Das entspricht genau meinen Erfahrungen, nur deute ich sie anders. Beachtenswert scheint mir, daß PLATE

die Kernverschmelzung nur ein einziges Mal beobachtet haben will und daß dabei Strukturveränderung nicht vorkommen soll. Die Copulation scheint mir durch diese Beobachtungen noch nicht sicher erwiesen zu sein.

POUCHET (I, 1890) erwähnt nichts von Copulationserscheinungen.

1891 bringt ISHIKAWA „vorläufige Mitteilungen über die Conjugationserscheinungen bei den Noctilucaen“. Die Vereinigung der ruhenden Individuen beschreibt er in der gleichen Weise wie CIENKOWSKI. Es trat jedoch keine Verschmelzung der Kerne ein. So entstanden zweikernige Individuen. In einem anderen Fall trat gleich nach der Zellverschmelzung eine Teilung der beiden nicht vereinigten Kerne ein; die Kernmembranen blieben erhalten. Dann wird die Trennung des Tieres in zwei Individuen eingeleitet. Er gibt auch Abbildungen von dieser Conjugation mit nachfolgender Teilung. Diese Erscheinungen lassen sich mit Leichtigkeit durch eine Kombination der beiden oben von mir beschriebenen Fälle (p. 77—79 Taf. 5 Fig. 46) erklären. Es handelt sich einfach um eine rückgängig gemachte Teilung, die aber schließlich doch noch normal durchgeführt wird. Da keine Kernverschmelzung eintritt, kann man auch nicht von einer Copulation bzw. Conjugation reden. ISHIKAWA scheint übrigens selbst später an seinen Beobachtungen wieder irre geworden zu sein, denn in dieser vorläufigen Mitteilung sagt er, daß die genauere Darstellung der Details einer später im Journ. Coll. Sci. Tokio zu publizierenden Arbeit vorbehalten sei. In dieser (I, 1894b) spricht er aber nicht mit einem einzigen Wort von Copulations- oder Conjugationserscheinungen ebensowenig wie in der nachfolgenden Arbeit (I, 1899).

DOFLEIN (I, 1899 u. 1900) hat bereits darauf hingewiesen, daß ISHIKAWA Copulation und Teilung verwechselt habe, vertritt jedoch selbst die Ansicht, daß eine vollständige Copulation mit Kernverschmelzung stattfindet, wie sie CIENKOWSKI und PLATE beschrieben haben. Im einzelnen auf DOFLEIN's Darstellung der Copulation einzugehen, erübrigt sich, da er selbst später (I, 1916 p. 635) schreibt: „Doch scheint mir jetzt auch unsicher, ob die von mir beobachtete vollkommene Verschmelzung zweier Tiere und ihrer Kerne eine isogame Copulation darstellt und nicht vielmehr Plasmogamie.“

MOROFF (I, 1906) äußerte in einer Anmerkung zu Coccidienuntersuchungen die Ansicht, daß die bei *Noctiluca* beschriebenen Verschmelzungen in keiner Weise für eine Befruchtung (Conjugation) anzusehen seien, sondern eher als Teilungsstadien, und spricht die

Vermutung aus, daß die Schwärmsprößlinge die Geschlechtselemente darstellten, die sich paarweise miteinander vereinigten.

HARTMANN u. SCHÜSSLER (I, 1913) äußerten die gleiche Ansicht: „Die früher angegebene Conjugation, sowie Copulation erwachsener Tiere ist nicht sichergestellt, da es sich um Teilungsstadien oder Plasmogamien handeln kann.“

In neuester Zeit hat VAN GOOR (I, 1917 u. 1918) wieder das Vorkommen der Copulation bei *Noctiluca* beschrieben. Er will Teilungs- und Copulationszustände deutlich voneinander unterscheiden können: „Die Teilungszustände zeigen eine deutliche, die beiden Hälften trennende Protoplasmalinie. Die Kerne liegen dicht an dieser Trennungslinie. In Copulationszuständen sind die Hälften nicht durch eine Linie getrennt. Die Kerne liegen weit auseinander.“ Diese Unterscheidung ist durchaus unzutreffend. Bei Teilungsstadien ist die trennende Fläche nur dann vorhanden, wenn die Teilung entsprechend weit vorgeschritten ist. Danach richtet sich auch die Lage der Kerne. Eine rückgängig gemachte Teilung kann es in jedem Falle sein. Weiter schreibt VAN GOOR: „Zur Kernverschmelzung gelangten die Tiere nur selten. Sie scheinen von den abnormen Umständen so beeinträchtigt und abgeschwächt zu werden, daß sie bald ihren Vereinigungsdrang einbüßen.“ Nur einmal ist es ihm gelungen, eine Copulation bis zur Kernverschmelzung am Leben zu behalten. Es fehlt jedoch jegliche nähere Beschreibung und Abbildung dieses Vorganges. Am folgenden Morgen fand er ein kugelförmiges Individuum mit sternförmigem Protoplasma vor, welchen Zustand er für das Anfangsstadium der Sporulation hält. Hierfür liegt auch kein Wahrscheinlichkeitsbeweis vor, da es sich ebenso gut zu einem normalen vegetativen Individuum entwickeln oder das Anfangsstadium einer Zweiteilung sein könnte, oder auch eine pathologische Form, die sich nicht weiter entwickelt, was sie praktisch im Versuch getan hat. Die Lebendkulturen scheinen VAN GOOR überhaupt nicht sehr gut gelungen zu sein. Denn er schreibt als etwas Besonderes: „Bisweilen lebte ein Exemplar noch am folgenden Morgen.“ VAN GOOR hat auch weniger die lebenden Organismen untersucht, als vielmehr den ruhenden Kern und den Einfluß verschiedener Fixierungsmittel. Auch durch VAN GOOR'S Beobachtungen scheint mir die Copulation in keiner Weise mit Sicherheit bewiesen zu sein.

Überblicken wir noch einmal die bisher beschriebenen Beobachtungen einer Copulation, so kommen wir zu dem Schluß, daß sich fast alle diese Erscheinungen auch als rückgängig gemachte Teilungen

oder als Plasmogamien deuten lassen. Eine Kernverschmelzung soll nur gelegentlich von CIENKOWSKI und nur je einmal von PLATE und VAN GOOR gesehen worden sein. Es fehlen jedoch nähere Darstellungen, so daß diese wenigen Fälle noch keine genügende Beweiskraft besitzen. Andere, teilweise sehr gute Beobachter haben keine Copulationserscheinungen gefunden. Das Fehlen einer Copulation ist selbstverständlich auch durch alles von mir Mitgeteilte noch nicht vollständig bewiesen, wenn es auch sehr wahrscheinlich geworden ist; aber ein negativer Beweis läßt sich nicht so leicht erbringen.

Am besten lassen sich alle beschriebenen Beobachtungen als unvollständige oder rückgängig gemachte Teilungen oder als einfache Plasmogamien ohne Kernverschmelzung auffassen. Als Plasmogamie bezeichnet man die Verschmelzung von zwei oder mehreren agamen Individuen mit ihren Plasmakörpern, ohne daß eine Vereinigung der Kerne eintritt. Derartige Plasmogamien sind bereits bei einer Anzahl von Protozoen beschrieben worden. Ich erinnere an die Zellverschmelzungen bei *Actinosphaerium*, *Actinophrys*, bei Amöben, bei *Chlamydophrys*, bei *Arcella*, bei Mycetozoen, bei denen sich oft viele hundert Einzelindividuen zu großen „Plasmodien“ vereinigen.

Auf die Möglichkeit einer Copulation der losgelösten Schwärmer habe ich bereits im vorhergehenden Kapitel (S. 73) hingewiesen.

---

#### D. Zusammenfassung und Ergebnisse.

1. *Noctiluca* besitzt eine deutlich sichtbare, aus Protoplasma-kolloiden bestehende Zellmembran.

2. Auf äußere Reizung hin wird die Membran abgeworfen, das flüssigere Protoplasma zieht sich nach dem Innern zusammen und umgibt sich mit einer neuen Membran. Die so entstehenden Formen können wieder zu normalen Individuen auswachsen (Regeneration).

3. Das Staborgan stellt nicht eine einfache Falte der gewöhnlichen Zellhaut dar (BÜTSCHLI), sondern ist ein bedeutend festerer, verdickter Teil der Zellmembran, an dem zahlreiche Protoplasmafäden ansetzen. Diese verursachen auch seine Neubildung nach der Teilung.

4. Der Tentakel entsteht bei der Neubildung aus der „Sphäre“ durch einfaches Hervorwachsen, und nicht unter Bildung einer Öse (ROBIN). Bei der Rückbildung wird er langsam resorbiert, nicht

abgeworfen. Die Zahl der Bewegungen des Tentakels beträgt 2—4 in der Minute, bisweilen bis zu 8—9 Schlag. Eine Fortbewegung wird hierdurch nicht erzielt, wohl dagegen eine schwache Rotation.

5. Die Fadengeißel entspringt unterhalb des „Zahnes“; sie liegt lange Zeit ruhig oder man sieht kürzere oder längere Wellen über sie hingleiten.

6. Die Protoplasmastruktur des inneren Plasmanetzes wurde im Dunkelfeld und im durchfallenden Licht untersucht. Man kann dicke, mehr fibrilläre, und homogenere, leicht granuliert Stränge unterscheiden. Die feineren Fäden enthalten bisweilen einen stark lichtbrechenden, zähflüssigen Achsenfaden, der anderen Fäden fehlt. Das Plasmanetz befindet sich in dauernder Veränderung. Auch das Zentralplasma ist einer Wanderung fähig.

7. Der Kern ist im lebenden Zustand durchscheinend und homogen, höchstens fein granuliert. Die Kernmembran ist deutlich zu erkennen. In abnormen Fällen werden die Nucleolen sichtbar.

8. Im Innern in den Zwischenräumen des Protoplasmanetzes befindet sich ein dünnflüssiger Zellsaft, nicht eine feste Gallertmasse.

9. Zur Analyse der stark lichtbrechenden Plasmaeinschlüsse, der sog. „Fetttröpfchen“ wurden zahlreiche Fettlösungsmittel angewandt. In absolutem Alkohol, Aceton, Äther und Eisessig trat eine Lösung ein; in 70proz. Alkohol und Chloralhydrat bleiben sie ungelöst. Sudan III-Lösung ergab eine typische dunkel orangerote Färbung; ebenso Nilblau-Chlorhydrat, während das Plasma hierdurch blau gefärbt wird. Osmiumsäure färbt die „Fetttröpfchen“ intensiv schwarz, welche nunmehr in absolutem Alkohol und Xylol unlöslich sind. Im lebenden Zustande sind die Tröpfchen stark lichtbrechend und schwach gelb gefärbt. Die ätherischen Öle, die Lipoide und Cholesterinverbindungen lassen sich mit großer Wahrscheinlichkeit ausschließen; es handelt sich um Neutralfette, Glycerinester der Fettsäuren, insbesondere der Ölsäure.

10. Die Fetttröpfchen besitzen einen Durchmesser von  $\frac{1}{2}$ —5  $\mu$ , doch finden sich auch größere mit 30—35  $\mu$  Durchmesser. Meist sind sie im oder in der Nähe des Zentralplasmas gelagert, die kleineren liegen an der Peripherie und im Plasmanetz fein verteilt. In den sog. „Ruhestadien“ kommt Fett in größeren Mengen vor. Bei der Schwärmerbildung wird es auf die einzelnen Schwärmer verteilt.

11. Die Fetttröpfchen entstehen wahrscheinlich durch direkte Ausnutzung des Fettes der Nahrung, vielleicht auch aus Kohlehydraten und Eiweiß. Es handelt sich um Reservesubstanzen.



12. Die Noctilucen sind in der Kultur nicht sehr empfindlich, beanspruchen nicht stets reines, frisches Wasser und können sogar in stark bakterienhaltigem Wasser leben. Die Ausstoßung der Nahrungsreste erfolgt ohne Zuhilfenahme des Tentakels, sie werden langsam aus dem Peristom herausgepreßt. Die Nahrungsvakuolen färben sich mit Neutralrot schwach rot, die Reaktion ist neutral oder schwach alkalisch. Die Ausnützung der Nahrungsbestandteile ist sehr unvollkommen.

13. Durch längeres Hungern entstehen Inanitionsformen. Zuerst werden die vorhandenen Nahrungsstoffe und Reservesubstanzen aufgebraucht und erst dann wird das Protoplasma im Innern der Zelle in Angriff genommen. Nach dem flüssigeren Innenplasma wird das festere periphere Plasma als Energiequelle für den Stoffwechsel benutzt, sowohl Bestandteile der Zellmembran, wie auch der Organellen durch Rückbildung (Staborgan, Tentakel, Zahn und Lippe).

14. Frische Noctilucen senden ohne Reizung keinerlei Licht aus, wohl dagegen absterbende Individuen ein sehr wenig intensives Dauerlicht. In der Hauptsache leuchtet das periphere Plasma, aber häufig auch das Zentralplasma. Das vom inneren Plasma ausgegangene Licht wird zum großen Teil von der äußeren Zellmembran reflektiert. Dieses reflektierte Licht erzeugt einen ziemlich gleichmäßig weißen Untergrund, auf dem die einzelnen helleren, blitzartigen leuchtenden Punkte erscheinen und wieder verschwinden. Die leuchtenden Partien sind zusammengesetzt aus zahllosen sehr feinen Pünktchen. Bei schwächerer Vergrößerung scheint das Leuchten diffus über die ganze Oberfläche des Tieres verteilt. Die Farbe des Lichtes erscheint unter dem Mikroskop rein weiß, in der schwachen Dämmerung des letzten Tageslichtes bläulich, beim abgeblendeten Schein einer elektrischen Glühlampe grünlich. Das Meerleuchten trat in Helgoland hauptsächlich bei Nordwestwind, zum Teil auch bei Nord und Nordost auf. Das Leuchten entsteht wahrscheinlich durch eine Oxydation fettartiger Substanzen.

15. Vor der Teilung werden stets die Organellen zurückgebildet. Die entstehenden Tochtertiere können in der Größe sehr erheblich voneinander abweichen. Die Neubildung der Organellen nach der Teilung erfolgt, während die Tochtertiere noch zusammen sitzen, oder auch erst nach ihrer Trennung. Die vollständige Teilung erfordert 12—24 Stunden. Anormalitäten des Teilungsverlaufes sind nicht selten.

16. Bei der Kernteilung kann man im lebenden Zustande die „Sphären“, die „Spindelfasern“ und die „Mantelfasern“ deutlich

erkennen. Die Kernmembran ist in der Ana- und in der Metaphase meist nicht zu sehen, in der Telophase tritt sie scharf hervor. Die Fetttropfen ordnen sich in der Äquatorialebene der Kernspindel rings um den Kern an und werden in der Telophase spiralförmig auseinandergezogen. Beim Auseinanderziehen der Kernhälften entstehen bisweilen zwei und mehr Verbindungsbrücken.

17. Die Kernteilungen zur Schwärmerbildung erfolgen nur in den ersten Stadien synchron, später werden sie ganz unregelmäßig; entsprechend erfolgt auch die Ablösung der reifen Schwärmer zu ganz verschiedenen Zeiten. Jede Kernteilung erfordert durchschnittlich 3—4 Stunden. Die Schwärmer sitzen am Muttertier häufig paarweise zusammen. Der nach der Ablösung der Schwärmer zurückbleibende Mutterkörper geht zugrunde.

18. Die Kultur der freien Schwärmer gelingt nur schwer; sie sind 15—23  $\mu$  lang, 12—15  $\mu$  breit, bilateral symmetrisch gebaut, mit konvexer Rückenfläche, konkaver Bauchseite und überhängendem Kopfteil. Das Hinterende ist ein wenig zugespitzt. In der Mitte der Kopffurche inseriert die eine Schleppgeißel, sie ist  $3\frac{1}{2}$ —4 mal so lang als der Schwärmer selbst. Viermal wurden Individuen mit einem dünnen zapfenartigen Fortsatz an der Vorderseite des Kopfteles gefunden. Das Plasma der Schwärmer ist fein granuliert und nicht vakuolisiert; der größte Teil des Schwärmerkörpers wird durch den ansehnlichen Kern eingenommen. Im Plasma verteilt liegen kleine Fetttropfen. Eine kontraktile Vakuole wurde nicht beobachtet, ebenso kein Cytostom. Die bisher unternommenen Identifizierungen der Organellen der Schwärmer mit denen der ausgebildeten Tiere sind reine Spekulationen. Gelegentlich wurden paarweise aneinanderliegende Schwärmer gefunden. Es kann sich um Copulationsstadien gehandelt haben, was jedoch mit Sicherheit noch nicht erwiesen ist.

19. Eine richtige Copulation, d. h. eine Verschmelzung zweier ausgewachsener Individuen einschließlich einer Kernverschmelzung wurde niemals beobachtet. Auch im konservierten Material sind keine Copulationsstadien gefunden worden. Dagegen konnte festgestellt werden, daß eine schon begonnene Zellteilung, bei welcher die Auseinanderwanderung der Tochttersphären und Kerne bereits eingetreten war, wieder rückgängig gemacht wurde, indem die gebildete Trennungsfurche wieder zurückgebildet wurde, eine Plasmaverschmelzung eintrat und die Kerne nebst den Zentralplasmamassen sich wieder einander näherten. Dadurch entstehen entweder einfache zweikernige „Ruhestadien“, oder aber es kommt zur Ausbildung von Doppelwesen, welche die meisten Organellen in der doppelten

Anzahl besitzen. Diese Doppelwesen können bisweilen ihre Organellen wieder rückbilden und dann noch die normale Zellteilung vollziehen. Sämtliche bisher in der Literatur mitgeteilten Beobachtungen enthalten keinen sicheren Beweis für das Vorkommen von Copulation bei *Noctiluca*.

## Literaturverzeichnis.

### I.

#### Literatur über die Cystoflagellaten.

(Vollständiges Verzeichnis; nur wenige alte Literatur über das Meerleuchten ohne nähere Angaben über *Noctiluca* ist fortgelassen.)

- ALLMAN, G. J. (1872): Notes on *Noctiluca*. Quart. Journ. of micr. Sci. N. S. Vol. 12.
- AUBIVILLIUS, C. (1898): Vergleichende tiergeographische Untersuchungen über die Planktonfauna des Skageraks. in: Kgl. Svenska Vetenska Akad. Handl. Bd. 30 p. 21.
- BENEDEN, P. VAN (1846): Report sur le mémoire de M. le doct. Verhaeghe, ayant pour titre: Recherches sur la cause de la phosphorescence de la mer. in: Bull. Acad. roy. de Belgique Vol. 13.
- BRIGHTWELL, TH. and BADDELEY (1857): On self division in *Noctiluca*. in: Quart. Journ. of microsc. Sci. Vol. 5 p. 185—191.
- BROWNE (1904): Marine fauna isles of Scilly. in: Journ. of the roy. inst. of Cornwall Vol. 16.
- BUSCH W. (1851): Beobachtungen über Anatomie und Entwicklung einiger wirbelloser Seetiere. Berlin.
- BÜTSCHLI, O. (1885 a): Protozoa. in: BRONN's Klassen und Ordnungen des Tierreichs. I. 2, IV. Ordnung, Cystoflagellaten p. 1030—1097. Leipzig und Heidelberg.
- (1885 b): Einige Bemerkungen über die gewissen Organisationsverhältnisse der sog. Cilioflagellaten und der *Noctiluca*. Mit einem Beitrag von E. ASKENASY. in: Morphol. Jahrb. Bd. 10 p. 562—573.
- CALKINS, G. N. (1899): Mitosis in *Noctiluca miliaris* and its bearing on the nuclear relations of the Protozoa and Metazoa. in: Journ. of Morph. Vol. 15.
- CARNOY, I. B. (1884): La Biologie cellulaire. Vol. 1 p. 18—21 Lierre.
- CARUS, J. V. (1863): in: CARUS und GERSTÄCKER Handbuch der Zoologie Bd. 2 p. 567—568. Leipzig.
- (1868): Über *Noctiluca miliaris* SUR. in: Arch. f. mikr. Anat. Bd. 4 p. 351—352.
- CZENKOWSKI, L. (1871): Über Schwärmerbildung bei *Noctiluca miliaris*. in: Arch. f. mikr. Anat. Bd. 7 p. 131—139.
- (1873): Über *Noctiluca miliaris* SUR. Ibid. Bd. 9.
- DOPLEIN, F. (1899): Über die Fortpflanzung von *Noctiluca*. in: Sitz.-Ber. d. morph. u. phys. Gesellsch. München H. 3 p. 47—61.
- (1900): Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. IV. Zur Morphologie und Physiologie der Zell- und Kernteilung. Nach Untersuchungen an *Noctiluca* und anderen Organismen. in: Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. 14.

- DOPLEIN, F.** (1916): Lehrbuch der Protozoenkunde. 4. Aufl. Jena. Darin: Über Produktion von Licht p. 121—122. Cystoflagellaten p. 633—636.
- DÖNITZ, W.** (1868): Über *Noctiluca miliaris* SUR. in: Arch. f. Anát. u. Physiol.
- DOYÈRE, M. D. L. N.** (1846): Sur la *Noctiluca miliaris*. in: Soc. Phil. Extr. proc. verb. l'Institut XIV No. 677 p. 428.
- EHRENBERG, CHR. G.** (1834): Das Leuchten des Meeres. in: Abh. d. Berl. Akad.
- EMMERLING, O.** (1909): Hydrolyse der Meeresleuchtinfusorien der Nordsee. in: Biochem. Zeitschr. Bd. 18.
- ENGELMANN, TH. W.** (1863): Über die Vielzelligkeit von *Noctiluca*. in: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 12 p. 564—566.
- FAUBÉ-FREMIET, E.** (1910): Le tentacle de la *Noctiluca miliaris*. in: Bull. de la Soc. zool. de la France, Paris, T. 35.
- GIGLIOLI, E. H.** (1870): La fosforescenza del mare. Note pelagiche ed osservazioni fatte dur. un viaggio di circumnavigaz. 1865—1868 coll. descr. di due nuove noctiluche. Atti d. reale Acad. d. sc. di Torino Vol. 5.
- GOETHART u. HEINSIUS** (1892): Biologie von *Noctiluca miliaris*. in: Nederlandsche Staatscourant. S. Gravenhage.
- GOOR, A. C. J. VAN** (1917): *Noctiluca miliaris* SUR., eene cytologische Studie. Dissert. Amsterdam.
- (1918): Die Cytologie von *Noctiluca miliaris* im Lichte der neueren Theorien über den Kernbau der Protisten. in: Arch. f. Protistenk. Bd. 39.
- GOSSE, PH. H.** (1853): A naturalist's rambles on the Devonshire coast p. 250—257 London.
- HAMBURGER, CLARA** (1913): Flagellata des nordischen Planktons. in: BRANDT u. APSTEIN nordisches Plankton Bd. 13 p. 201—202. Kiel und Leipzig.
- HARTMANN, M. u. H. SCHÜSSLER** (1913): Flagellata. in: Handwörterbuch d. Naturwissenschaften p. 1224—1226. Jena.
- HENNEGUY, M.** (1888): Influence de la lumière sur la phosphorescence des Noctiluques. in: C. R. Soc. Biol. T. 37.
- HERTWIG, R.** (1877): Über *Leptodiscus medusoides*, eine neue, den Noctilucen verwandte Flagellate. in: Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. 11.
- HUXLEY, TH.** (1855): On the structure of *Noctiluca miliaris*. in: Quart. Journ. of microsc. Sci. Vol. 3 p. 49—54.
- ISHIKAWA, C.** (1891): Vorläufige Mitteilung über die Conjugationserscheinungen bei den Noctilucen. in: Zool Anz. Bd. 14.
- (1894 a): Über die Kernteilung bei *Noctiluca miliaris*. in: Ber. d. naturf. Ges. Freiburg i. B. Bd. 8. (Festschr. für WEISMANN.)
- (1894 b): Studies of reproductive elements. II. *Noctiluca miliaris* SUR., its division and sporeformation. in: Journ. Coll. Sci. Univ. Tokyo Vol. VI, 4.
- (1899): Further observations on the nuclear division of *Noctiluca*. Ibid. Vol. XII, 4.
- KENT, S.** (1880/81): A manual of the infusoria Vol. 1 p. 396—401. London.
- KOFOID, CH. A.** (1905): *Craspedotella*, a new genus of the Cystoflagellata an example of convergence. in: Bull. of the Mus. of compar. Zool. at Harvard Coll. Vol. 46.
- (1920): A new morphological interpretation of the structure of *Noctiluca*, and its bearing on the status of the Cystoflagellata (HAECKEL). in: Univ. of California publications in Zoology Vol. 19 p. 317—334.
- KROHN, A.** (1852): Notizen über die *Noctiluca miliaris* SUR. in: Arch. f. Naturgeschichte Bd. 18.

- LOBIANCO, S. (1903): *Agrosphaera pellucida*. in: *Le pesche abissali eseguite da S. A. Krupp col Yacht „Puritan“*. in: *Mitteil. d. Zool. Stat. Neapel* Vol. 16 p. 226—227.
- LOHMANN, H. (1903): *Neuere Untersuchungen über den Reichtum des Meeres an Plankton*. in: *wissenschaftl. Meeresuntersuchungen N. F. Abt. Kiel* Bd. 7 p. 37.
- (1920): *Die Bevölkerung des Ozeans mit Plankton*. in: *Arch. f. Biontologie* Bd. 4 H. 3 p. 598.
- MACARTNEY, J. (1810): *Observations upon luminous animals*. in: *Philosophical Transactions roy. soc.* p. 258—293.
- MASSART, J. (1893): *Sur l'irritabilité des Noctiluques*. in: *Bull. Scientif. de la France et de la Belgique* Vol. 25.
- MINGAZZINI, P. (1904): *Contributo alla conoscenza dei Cistoflagellati Radiozoum lobatum n. gen. n. sp.* in: *Ricerca Lab. Anat. Roma e altri Lab. Biologici* Vol. 10 Fasc. 2.
- MOROFF, TH. (1906): *Bemerkungen über den Kern der Aggregata FRENZEL*. in: *Zool. Anz.* Bd. 31.
- PLATE, L. (1888): *Studien über Protozoen. VII. Bemerkungen über Noctiluca miliaris und das durch sie hervorgerufene Meerleuchten*. in: *Zool. Jahrb. Abt. f. Anat.* Bd. 3 p. 174—180.
- POUCHET, G. (1882): *Sur l'évolution des Péridiniens et les particularités d'organisation, qui les rapprochent des Noctiluques*. in: *C. R. Acad. Sci. Paris* T. 95.
- (1883): *Contribution à l'histoire des Cilioflagellés*. in: *Journ. de l'anat. et de la physiol.* p. 436—438.
- (1885): *Nouvelle contribution à l'histoire des Péridiniens marins*. *Ibid.* T. 21 p. 76—79.
- (1888): *De la multiplication provoquée et de la forme des Noctiluques*. in: *Soc. de Biol.* 23. Juin.
- (1889 a): *Du cytoplasme et du noyau chez les Noctiluques*. in: *C. R. Acad. Sci. T.* 89 p. 706—707.
- (1889 b): *De la structure et des phénomènes nucléaires chez les Noctiluques*. in: *Soc. de Biol.* 9. Nov.
- (1890): *Contribution à l'histoire des Noctiluques*. in: *Journ. de l'anat. et de la physiol.* T. 26.
- PRING, J. W. (1849): *Observations and experiments on the Noctiluca miliaris, the anim. source of the phosphor. of the Brit. Seas*. in: *Rep. Brit. assoc. adv. 19. meet.*
- PRITCHARD (1861): *A history of Infusoria. Darin p. 385: Beobachtungen von J. MÜLLER von Noctiluca*.
- QUATREFAGES, A. DE (1850 a): *Mémoire sur la phosphorescence du port de Boulogne*. in: *C. R. Acad. des Sci. T.* 31 p. 618.
- (1850 b): *Observations sur les Noctiluques*. in: *Ann. des Sci. Nat. zool.* 3. Ser. T. 14 p. 226—235.
- (1850 c): *Mémoire sur la phosphorescence de quelques invertébrés marins*. *Ibid.* p. 236—281.
- ROBIN, CH. et LÉGROS, CH. (1866): *De l'action exercée per l'électricité sur les Noctiluques miliaires*. in: *Journ. de l'anat. et de la physiol.* T. 13 p. 558—559.

- ROBIN, CH. (1878): Recherches sur la reproduction gemmipare et fissipare des Noctiluques (*Noctiluca miliaris*). in: C. R. Acad. Sci. T. 86 p. 1482—86 und Journ. de l'anat. et de la physiol. T. 14 p. 563—629.
- SCHULTZE, M. (1866): Kleinere Mitteilungen. IV. Beobachtungen an *Noctiluca*. in: Arch. f. mikr. Anat. Bd. 2 p. 163—165.
- STEIN, F. VON (1878—83): Der Organismus der Infusionstiere. 3. Abt. 1. u. 2. Hälfte: Die Naturgeschichte der athrodelen Flagellaten. p. 26—28 und Taf. 25. Leipzig.
- SURIRAY (1836): Recherches sur la cause ordinaire de la phosphorescence marine et description du *Noctiluca miliaris*. in: Guérin, Magas. de Zool. 6. ann.
- TEMPÈRE (1898): La Noctiluque. in: Le micrographe préparateur T. 6.
- VERHARGHÈ (1848): Recherches sur la cause de la phosphorescence de la mer dans les parages d'Ostende. in: Mém. cour. et mém. des sav. étrang. Acad. roy. de Belg. T. 21 p. 1—31.
- VIGNAL, W. (1878): Recherches histologiques et physiologiques sur les Noctiluques *Noctiluca miliaris* SUR.). in: Arch. de physiol. norm. et pathol. 2. sér. T. 5 p. 415—454.
- WEBB, W. (1855): On the *Noctiluca miliaris*. in: Quart. Journ. micr. Sc. Vol. 3 p. 102—106.

## II.

Literatur zu den Abschnitten über die Zellmembran  
und Protoplasmastruktur.

- BECHHOLD, H. (1919): Die Kolloide in Biologie und Medizin. 2. Aufl. Dresden und Leipzig.
- DOFLEIN, F. (1916): Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. VII. Untersuchungen über das Protoplasma und die Pseudopodien der Rhizopoden. in: Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. Bd. 39.
- HERTWIG, R. (1916): Lehrbuch der Zoologie. 2. Aufl. Jena.
- STREUER, A. (1910): Planktonkunde. Leipzig und Berlin.
- VERWORN, M. (1915): Allgemeine Physiologie. 6. Aufl. Jena. Darin: Die Produktion vom Licht. p. 304—309. Ferner: p. 450, 455, 472, 521.
- ZANGGER, H. (1908): Über Membranen und Membranfunktionen. in: ASHER u. SPIRO, Ergeb. d. Physiol. Bd. 7.

## III.

## Literatur zu dem Abschnitt über das Vorkommen von Fett.

- ALTMANN, RICHARD (1894): Die Elementarorganismen und ihre Beziehungen zu den Zellen. 2. Aufl. Leipzig.
- ARNDT, WALTHER (1913): Über das Vorkommen von Fett bei Aktinien. in: Zool. Jahrb. Abt. f. allg. Zool. u. Physiol. Bd. 34.
- BANG, IVAR (1907): Biochemie der Zellipoide. in: ASHER u. SPIRO, Ergebn. d. Physiol. Bd. 6 p. 131—186.
- (1911): Phosphatide. in: Biochemisches Handlexikon von ABDERHALDEN Bd. 3. Berlin.
- BORGERT, A. (1909): Über Erscheinungen fettiger Degeneration bei triplyleen Radiolarien. in: Arch. f. Protistenk. Bd. 16.
- BRAHM, CARL (1911): Fette und Wachse. in: Biochemisches Handlexikon von ABDERHALDEN Bd. 3. Berlin.

- DADDI, L. (1896): Nouvelle méthode pour colorer la graisse dans les tissus. in: Arch. Ital. de Biol. Vol. 26 p. 142—146.
- DOPLEIN, F. (1910): Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. VI. Experimentelle Studien über die Trypanosomen des Frosches. in: Arch. f. Protistenk. Bd. 19.
- (1918): Dasselbe. X. Über *Polytomella agilis* ARAGAO. in: Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. Bd. 41.
- EISENBERG, PHILIPP (1910): Über Fettfärbung. Farbchemische und histologisch-technische Untersuchungen. Arch. f. Pathol. u. Anat. Bd. 199.
- Enzyklopädie der mikroskopischen Technik mit besonderer Berücksichtigung der Färbetechnik. Herausgegeben von PAUL EHRLICH u. a. Berlin-Wien 1903. 2. Aufl. 1910.
- FABRE-DOMERGUE, P. (1888): Recherches anatomiques et physiologiques sur les infusoires ciliés. in: Ann. des scienc. natur. zool. T. 5.
- GILDEMEISTER, E. u. F. HOFFMANN (1910): Die ätherischen Öle. Berlin 1899. 2. Aufl.
- GLIKIN, W. (1909): Fette und Lipide. in: Handbuch der Biochemie Bd. 1 p. 91—158.
- GOLDSCHMIDT, RICHARD (1907): Lebensgeschichte der Mastigamöben *Mastigella vitrea* n. sp. und *Mastigina setosa* n. sp. in: Arch. f. Protistenk. Suppl.- Bd. 1 (Festschr. f. R. HERTWIG).
- GREENWOOD, MARION (1886/87): On the digestive process in some Rhizopods. in: Journ. of Physiol. Vol. 7 and 8.
- GROSSMANN, H. (1913): Fette, Öle, Seifen. in: Handwörterb. d. Naturwiss. Bd. 3. Jena.
- HANDWERCK, C. (1898): Beiträge zur Kenntnis vom Verhalten der Fettkörper zu Osmiumsäure und zu Sudan. in: Zeitschr. f. wiss. Mikr. Bd. 15.
- ISSEL, R. (1905): Interno alla struttura ed alla biologia dell' infusorio *Trichidinopsis paradoxa*. in: Ann. d. Mus. civ. d. Genova t. 42 ser. 3a v. II.
- KAWAMURA, RINYA (1911): Die Cholesterinverfettung (Cholesterinsteatose). Eine differentialdiagnostische morphologische Studie über die in den menschlichen und tierischen Geweben vorkommenden Lipide. Jena.
- KRUKENBERG, C. FR. W. (1881): Vergleichend physiologische Studien 1. Reihe 2. Abt. Über Reservestoffe. I. Die Verbreitung der Glyceride im Tierreich. Heidelberg.
- MEISSNER, M. (1888): Beiträge zur Ernährungsphysiologie der Protozoen. in: Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. 46.
- MEYER, ARTHUR (1884): Das Chlorophyllkorn in chemischer, morphologischer und biologischer Beziehung. Leipzig 1883. Referiert in: Zeitschr. f. wiss. Mikr. Bd. 1 p. 302.
- (1899): Über Geißeln, Reservestoffe, Kern- und Sporenbildung der Bakterien. in: Flora.
- NIRENSTEIN, EDM. (1909): Über Fettverdauung und Fettspeicherung bei Infusorien. in: Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. 10.
- PROWAZEK, S. V. (1910): Einführung in die Physiologie der Einzelligen (Protozoen). Leipzig und Berlin.
- RANVIER, L. (1888): Technisches Lehrbuch der Histologie. Übersetzt von NIÇATI u. v. Wyss. p. 97 u. 326. Leipzig.
- SCHUBERG, W. (1910): Zoologisches Praktikum. Bd. 1. Berlin.
- SMITH, LOBBAIN (1906): The staining of the fat with basic anilin dyes. in: Journ. of Path. and Bact. Vol. 11.
- (1907): On the simultaneous staining of neutral fat and fatty acid by oxazine dyes. Ibid. Vol. 12.

- STANIEWICZ, W. (1910): Etudes expérimentales sur la digestion de la graisse dans les infusoires ciliés. in: Bull. Acad. Sci. Cracovie Cl. math. et nat. sér. B.
- TIGERSTEDT, ROBERT (1913): Lehrbuch der Physiologie des Menschen Bd. 1. 6. Aufl. 1911, 7. Aufl. 1913.
- WASIELIWSKI, TH. v. (1896): Sporozoenkunde. Jena.
- ZIMMERMANN, A. (1892): Botanische Mikrotechnik. Tübingen.

## IV.

## Literatur über Ernährung, Inanitions- und Depressionserscheinungen.

- BORGERT, A. (1909): Vgl. unter III.
- CALKINS, G. N. (1902a): Studies on the life history of Protozoa. I. The life cycle of *Paramecium caudatum*. in: Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 15.
- (1902b): Dasselbe. II. The effect of stimuli on the life cycle of *Paramecium caudatum*. in: Arch. f. Protistenk. Bd. 1.
- (1902c): Dasselbe. III. The 620th generation of *Paramecium caudatum*. in: Biol. Bull. Vol. 5.
- (1904): Dasselbe. IV. Death of the A series of *Paramecium caudatum*. Conclusions. in: Journ. of exper. Zool. Vol. 1.
- HERTWIG, R. (1900): Über physiologische Degeneration bei Protozoen. in: Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morphol. u. Physiol. München H. 1.
- (1904): Über physiologische Degeneration bei *Actinosphaerium Eichhorni*. in: Festschr. z. 70. Geburtstag von ERNST HAECKEL. Jena.
- JOUKOWSKY, D. (1898): Beiträge zur Frage nach den Bedingungen der Vermehrung und des Eintritts der Conjugation bei den Ciliaten. (Inaug.-Diss.) in: Verhandl. naturhist.-med. Verein zu Heidelberg N. F. Bd. 6.
- KASANZEFF, W. (1901): Experimentelle Untersuchungen über *Paramecium caudatum*. Inaug.-Diss. Zürich.
- MAUPAS, E. (1888): Sur la multiplication des infusoires ciliés. in: Arch. Zool. exper. et gén. sér. 2 T. 6.
- (1889): Le rajeunissement karyogamique chez les ciliés. Ibid. 2. sér. T. 7 p. 149.
- METCHNIKOFF, E. (1889): Recherches sur la digestion intracellulaire. in: Ann. Inst. Pasteur p. 25.
- POPOFF, M. (1907): Depression der Protozoenzelle und der Geschlechtszellen der Metazoen. in: Arch. f. Protistenk. Suppl.-Bd. 1 (Festschr. f. R. HERTWIG) p. 43.
- (1909): Experimentelle Zellstudien. III. Über einige Ursachen der physiologischen Depression der Zelle. in: Arch. f. Zellforsch. Bd. 4 p. 1.
- WALLENGREN, H. (1901): Inanitionserscheinungen der Zelle. Untersuchungen an Protozoen. in: Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. 1 p. 67—128.

## V.

## Literatur über das Leuchten der Tiere.

- (Vgl. auch zahlreiche Arbeiten unter I. Weitere Literaturangaben über die ältere Literatur siehe bei DITTRICH (1888), über neuere bei PÜTTER (1905) und MANGOLD (1910—1914)).
- APSTEIN, C. (1905): Tierleben der Hochsee. Darin: Meerleuchten p. 19—23. Kiel.
- DARTOUS DE MAIRAN (1717): Sur la cause de la lumière de phosphore et des Noctiluques. Bordeaux.



- DELLA VALLE (1875): La luce negli animali. Diss. Neapel.
- DICQUEMARE, J. F. (1875 u. 78): Observations sur la lumière dont la mer brille etc. in: ROZIER, Journ. de Physique Vol. 6 u. 12.
- DITTRICH, R. (1888): Über das Leuchten der Tiere. Wiss. Beilage zum Programm des Realgymnasiums am Zwinger zu Breslau.
- EHRENBERG, CHR. G. (1859): Über das Leuchten und über neue mikroskopische Leuchtthiere des Mittelmeeres. in: Monatsber. d. kgl. Akad. d. Wiss. Berlin, 8. Dez., p. 727—738. Vgl. auch unter I, 1834.
- KERVILLE, H. G. DE (1893): Die leuchtenden Tiere und Pflanzen. Übersetzt von W. MARSHALL, Leipzig.
- KRUENBERG, F. C. W. (1887): Neue Tatsachen für eine vergleichende Physiologie der Phosphoreszenzerscheinungen bei Tieren und bei Pflanzen. in: Vergl. physiol. Studien 2. Reihe 4. Abt. p. 77—142. Heidelberg.
- MANGOLD, E. (1910—14): Die Produktion von Licht. in: Handb. d. vergl. Physiol. von H. WINTERSTEIN Bd. 3 2. Hälfte p. 225—392. Jena.
- MOLISCH, H. (1904): Leuchtende Pflanzen. Jena.
- PANCERI (1872): Etudes sur la phosphorescence des animaux marins. in: Ann. Sci. Nat. Zool. sér. 5 T. 16 Art. 8.
- PFLÜGER, E. (1875): Beiträge zur Lehre der Respiration. I. Über die physiologische Verbrennung in dem lebendigen Organismus. in: PFLÜGER's Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 10 p. 251—307.
- PROWAZEK, S. v. (1910): Einführung in die Physiologie der Einzelligen (Protozoen). Darin: Lichtproduktion der Protozoen p. 56—58. Leipzig u. Berlin.
- PÜTTER, A. (1905): Leuchten der Organismen. (Sammelreferat). in: Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. 5 p. 17—53.
- (1911): Vergleichende Physiologie. Darin: Die Produktion strahlender Energie. p. 481—88. Jena.
- (1912): Lichtproduktion durch Organismen. in: Handwörterb. d. Naturwiss. Bd. 6. Jena.
- RADZISZEWSKI, BR. (1877): Über das Leuchten des Lophins. in: Ber. d. deutsch. chem. Gesellsch. Bd. 10 p. 170.
- (1880): Über die Phosphoreszenz der organischen und organisierten Körper. in: LIEBIG's Annal. d. Chemie Bd. 203 p. 305—336.
- REINKE, J. (1898): Über das Leuchten von Ceratium tripos. in: Wiss. Meeresuntersuch. N. F. Bd. 3. Kiel.
- RIGAUT (1768): Observation sur les lumières scintillantes, qui paroissent de temps en temps dans l'eau de la mer, produites par des insectes et sur l'effet de l'acide nitreux sur ces insectes. in: Mém. d. l'Acad. de Paris Hist. p. 26.
- (1775): Mer lumineuse. in: Dict. d'hist. nat. de Valmont de Bomare T. 4 p. 118. Paris.
- SPIX, J. B. v. u. C. F. P. v. MARTIUS (1828): Reise in Brasilien von 1817—1820 Bd. 1 p. 31—34. München.
- STEURER, A. (1910): Planktonkunde. Darin: Lichtproduktion (Meerleuchten) und Lichtperzeption p. 291—331. Leipzig.
- THESING, C. (1912): Meeresleuchten. in: „Die Wunder der Natur“ Bd. 1. Deutsch. Verlagshaus Bong & Co., Berlin.
- TRAUTZ, M. (1905): Studien über Chemolumineszenz. in: Zeitschr. f. phys. Chemie Bd. 53 p. 1.
- VERWORN, M. (1915) siehe unter II.

- WEITLANER, F. (1902): Tagebuchnotizen eines Schiffsarztes über das Meerleuchten.  
in: Verhandl. d. zool. bot. Ges. Wien Bd. 52 p. 270—277.
- ZACHARIAS, O. (1905): Beobachtungen über das Leuchtvermögen von Ceratium  
tripos. in: Biol. Zentralbl. Bd. 25 p. 20—30.

## VI.

Literatur zu den Abschnitten über die Fortpflanzungs-  
erscheinungen.

Siehe hauptsächlich unter I, außerdem:

- JENNINGS, H. S. (1914): Die niederen Organismen, ihre Reizphysiologie und Psychologie. Autor. deutsche Übersetzung von E. MANGOLD. Leipzig u. Berlin.
- PÜTTER, A. (1907): Die Ernährung der Wassertiere. in: Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. 7.
- (1909): Die Ernährung der Wassertiere und der Stoffhaushalt der Gewässer. Jena.
- (1911a): Die Ernährung der Wassertiere durch gelöste organische Verbindungen.  
in: PFLÜGER'S Archiv Bd. 137.
- (1911b): Vergleichende Physiologie p. 284—294. Jena.
- SPREK, J. (1918): Oberflächenspannungsdifferenzen als eine Ursache der Zellteilung.  
in: Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 44.

## Tafelerklärung.

Taf. 1—5: Alle Figuren stellen *Noctiluca miliaris* SUR. dar.

## Abkürzungen für sämtliche Tafeln:

A = Achsenfaden	S = Sphäre
C = Cytostom	Sch = Schwärmerknospen
F = Fetttropfen	SF = Spindelfasern
FG = Fadengeißel	St = Staborgan
G = Geißel	T = Tentakel
H = abgeworfene Hülle	TA = Tentakelanlage
K = Kern	TR = Tentakel in Rückbildung
L = Lippe	V = Nahrungsvakuole
M = Mantelfasern	Z = Zentralplasma
N = Nahrungskörper	Za = Zahn.
P = Peristom	

## Tafel 1.

Fig. 1—3. Normale lebende vegetative Individuen. Vergr. 100fach.

Fig. 1. Ansicht, schräg von der Seite des Tentakels. Unter dem Zahn kommt die Fadengeißel hervor. Im Zentralplasma liegt der Kern. Vom Zentralplasma aus ziehen zahlreiche Plasmafäden nach dem auf der Rückseite befindlichen Staborgan. Links unten Nahrungsvakuole.

Fig. 2. Ansicht von der Seite des Staborgans.

Fig. 3. Ansicht in die Tiefe des Peristoms und des Cytostoms; dieses stellt einen schmalen Spalt dar.

Fig. 4 u. 5. Individuen, welche infolge leichter Berührung die äußere Hülle abgeworfen und das Plasma nach dem Innern zurückgezogen haben. Bandgeißel, Staborgan usw. sind erhalten geblieben. Vergr. 90fach.

Fig. 6. *Noctiluca* in Teilung. Der Plasmakörper hat sich fast vollständig durchgeschnürt. Neubildung der beiden Staborgane, indem zahlreiche Plasmafäden des inneren Protoplasmanetzwerkes an die Körperoberfläche treten und sich mit ihren Enden aneinander legen und verschmelzen. Oberflächenansicht, das tiefer liegende Zentralplasma usw. ist nicht mitgezeichnet. Vergr. 70fach.

Fig. 7. Ein Teil des inneren Protoplasmanetzwerkes im durchfallenden Licht. In den dickeren Plasmasträngen erkennt man teilweise feinere Achsenfäden.

Fig. 8a—f. Vegetatives Individuum, bei Verarbeitung der Nahrung. Vergr. 90fach. a Eine *Noctiluca* hat einen sehr großen Nahrungskörper aufgenommen, welcher zahlreiche dicke Fettkugeln enthält. Die äußere Gestalt der *Noctiluca* ist infolge der Größe des Nahrungskörpers ganz in die Länge gezogen. b Dasselbe Individuum 4 Stunden später, es hat wieder ziemlich normale Gestalt angenommen, da der Nahrungskörper inzwischen zusammengerollt und teilweise verarbeitet ist. An der Oberfläche der großen Nahrungsvakuole sieht man viele kleine Fetttröpfchen. c Weitere 4 Stunden später: Der ansehnliche Rest des Nahrungskörpers, welcher noch große Fettmengen enthält, ist ausgestoßen worden. Im Innern der *Noctiluca*, besonders im Zentralplasma liegen zahlreiche größere und kleinere Fetttropfen, welche augenscheinlich aus dem Nahrungskörper stammen. d u. e zeigen das gleiche Individuum am folgenden Morgen. Man sieht noch zahlreiche große und kleine Fettkügelchen. Der Tentakel beginnt sich langsam zurückzubilden. d ist die Ansicht von der Seite, e ist die Ansicht von oben auf die Insertionsstelle der Geißel. f 7 Stunden später: Der Tentakel ist vollständig zurückgebildet, vom Staborgan erkennt man noch die letzten Reste in Gestalt von Plasmafäsern.

Fig. 9. Schnitt durch eine vegetative *Noctiluca*, fixiert mit FLEMMING'S Osmiumsäuregemisch. Die zahlreichen Fetttropfen sind dunkel schwarz gefärbt.

#### Tafel 2.

Fettfärbungen bei *Noctiluca*, mit Sudan III-Lösung in 70proz. Alkohol, welche ich direkt auf die lebenden Individuen einwirken ließ; nur Fig. 11 war vorher in 3proz. Formol fixiert worden. Vergr. bei Fig. 10 u. 12—14 120fach, bei Fig. 11 75fach.

Fig. 10. Zahlreiche feine Fetttröpfchen im Plasmanetzwerk und im Zentralplasma verteilt. Gewöhnliche Verteilung des Fettes.

Fig. 11. Zahlreiche etwas größere Fetttropfen. Sudan III-Färbung nach vorheriger Formolfixierung.

Fig. 12. Einige wenige sehr große Fetttropfen im Zentralplasma.

Fig. 13. Außer im Plasmanetz verteilten Fetttropfen einige ausnahmsweise sehr große Fettkugeln an der Körperoberfläche. Vereinzelter Fall.

Fig. 14. Außerordentlich große Fettmengen, welche das gesamte Protoplasma an Volumen bedeutend übertreffen.

#### Tafel 3.

Fig. 15—25 sind bei Dunkelfeldbeleuchtung gezeichnet; Fig. 26—29 stellen leuchtende Individuen dar.

Fig. 15—23. Das Protoplasmanetzwerk im Innern der Zelle bei 200—300facher Vergrößerung. Im einzelnen wird auf den Text verwiesen (S. 17 ff.).

Fig. 24. Ganze vegetative *Noctiluca* bei Dunkelfeldbeleuchtung. In der Mitte Nahrungskörper in Nahrungsvakuole. Vergr. 100fach.

Fig. 25. Sog. „Ruhestadium“, nach Rückbildung aller äußeren Organellen. Im Zentralplasma neben dem Kern zahlreiche hellaufleuchtende Fettkügelchen. Vorbereitungsstadium zur Teilung oder Schwärmerbildung. Vergr. 115fach.

Fig. 26—29. Leuchtende Noctiluken. Vergr. 80fach.

Fig. 26. Gewöhnliche Ansicht einer leuchtenden *Noctiluca* unter dem Mikroskop. Die gesamte Körperoberfläche zeigt ein diffuses Leuchten, welches sich unter dem Mikroskop in zahlreiche ganz feine leuchtende Pünktchen auflöst.

Fig. 27. Auch das Zentralplasma ist imstande zu leuchten.

Fig. 28. Die Gegend des Peristoms kann ebenfalls hell aufleuchten, teils durch Selbstleuchten des dort befindlichen Plasmas, teils durch Reflexion.

Fig. 29. Bisweilen leuchten einzelne Stellen der Körperoberfläche besonders hell auf. Auch diese sind aus zahlreichen sehr feinen Lichtpünktchen zusammengesetzt.

#### Tafel 4.

Fig. 30a—c. Teilungsstadien. Die beiden Tochterindividuen haben sehr verschiedene Größe. Vergr. 100fach. a Die beiden Tochtertiere stehen noch durch schmale Plasmabrücken miteinander in Verbindung. b Dasselbe Individuum 5 Stunden später: Die Verbindungsbrücke hat sich weiter in die Länge gestreckt. c 16 Stunden später: Die Tochterindividuen haben sich getrennt. Das größere beginnt einen neuen Tentakel und ein neues Peristom zu bilden.

Fig. 31. Teilungsstadium. Der Kern befindet sich noch in Teilung; trotzdem ist der Plasmakörper schon halb durchschnürt und die rechte „Sphäre“ beginnt einen neuen Tentakel zu bilden. Vergr. 100fach.

Fig. 32. Schwärmerbildungsstadium. Auf der Oberfläche des Muttertieres sitzen kalottenförmig zahlreiche reife Schwärmer mit ausgebildeten Geißeln, welche sich dauernd in schwingender Bewegung befinden. Vergr. 70fach.

Fig. 33a—c. Fall einer rückgängig gemachten Teilung, welche ich anfangs als Copulation deutete (vgl. Text), in 1½ stündigen Pausen gezeichnet. Vergr. 75fach.

Fig. 34a—b. Aufeinanderfolgende Schwärmerbildungsteilungen, lebend. Vergr. 100fach. a 4:8 Kernstadium. In der lebenden Zelle sind die Sphären, Spindel-fasern und Mantelfasern deutlich zu erkennen. Die Fetttropfen ordnen sich um den Äquator der Kernspindel an. b Dasselbe Individuum 2 Stunden später. 8:16 Kernstadium. Die Knospen beginnen sich über die Oberfläche vorzuwölben und weisen mehrere Furchen auf.

Fig. 35a—c. Rückgängig gemachte Teilung. Im hängenden Tropfen kultiviert. b 1½ Stunden später als a, c 14 Stunden später als b. Vergr. 80fach.

Fig. 36—45. Verschiedene freie Schwärmer. Vergr. 1000fach.

Fig. 36—39. Die am häufigsten beobachteten Formen und Ansichten der Schwärmer, etwas schräg von der Seite gesehen.

Fig. 40. Ansicht genau von vorne.

Fig. 41. Ebenso, jedoch mit weit überhängendem Kopfteil.

Fig. 42. Seitenansicht.

Fig. 43—44. Abnorme oder selten beobachtete Schwärmerformen.

Fig. 45. Schwärmer, welcher am Kopfteil auf der Ventralseite einen überhängenden spitzen Fortsatz besitzt. Von dieser Form wurden bisher 4 Individuen beobachtet.

## Tafel 5.

Fig. 46 a—e. Ansbildung eines Doppelindividuums infolge rückgängig gemachter Teilung. Vergr. 100fach. a Aufgefundenes Teilungsstadium, das Plasma beginnt sich von oben her einzuschnüren; die rechte Sphäre bildet einen neuen Tentakel. b Dasselbe Individuum  $1\frac{1}{2}$  Stunden später: Die Einschnürung ist wieder zurückgegangen, die Zentralplasmen mit den Kernen haben sich genähert; die Tentakelanlage ist größer geworden. c 3 Stunden später: Es haben sich zwei Tentakel ausgebildet, welche bereits Querstreifung aufweisen, Zentralplasmen und Kerne liegen eng aneinander. d u. e Das gleiche Individuum 12 Stunden später in verschiedenen Ansichten. Es ist ein vollständiges Doppelindividuum ausgebildet worden, mit zwei langen Tentakeln, zwei Fadengeißeln, zwei Zähnen, zwei Staborganen, jedoch mit einem einheitlichen Cytostom und einer Lippe. Zentralplasmen und Kerne liegen getrennt dicht nebeneinander.

Fig. 47 a. Verletzte vegetative *Noctiluca*. Das Zentralplasma mit dem Kern ist in die Richtung der verletzten Stelle gewandert, nach der es zahlreiche Plasmafäden entsendet. b 1 Stunde später: Das Zentralplasma wandert wieder zurück in seine normale Lage unter dem Cytostom. Vergr. 60fach.

*Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

## Zur Theorie der sekretorischen Ortsbewegung.

I.

### Die Bewegung der Cyanophyceen.

Von

**Heinrich Prell** (Tübingen).

(Hierzu 11 Textfiguren.)

---

Den äußeren Anstoß zu der vorliegenden Mitteilung über die Bewegungserscheinungen der Cyanophyceen bot die Kenntnisaufnahme der Untersuchungen von HARDER über *Nostoc* und besonders von FECHNER über *Oscillatoria*. Die intensive Bearbeitung, welche die sekretorische Fortbewegungsweise hier an Objekten pflanzlicher Natur gefunden hat, ließ den Wunsch aufkommen, die gewonnenen Resultate auch für die Erklärung der sekretorischen Fortbewegung bei tierischen Organismen auszuwerten. Vorbedingung für diesen Endzweck war die genauere Betrachtung der bei den Cyanophyceen festgestellten Tatsachen. Das tiefere Eindringen in das Verständnis der hier anscheinend schon weitgehend geklärten Verhältnisse versprach die nötigen Anhaltspunkte zu liefern, um die vermutlich erheblich verwickelteren Zusammenhänge bei Tieren in Angriff nehmen zu können. Die Beschäftigung mit den Cyanophyceen kam also zunächst nur als Vorarbeit in Betracht.

Bei der Durchsicht der vorliegenden Literatur stellte sich aber bald heraus, daß auch in Bezug auf die Cyanophyceen noch keineswegs abgeschlossene Ergebnisse vorliegen. Eine Fülle von Tatsachen, durch Beobachtung oder Experiment ermittelt, harret noch der einheitlichen Verknüpfung. Es ergab sich daher von selbst als

nächstliegende Aufgabe, erst einmal über die Bewegungsweise der Cyanophyceen zu bestimmten Vorstellungen zu gelangen.

Einige Erwägungen theoretischer Natur schienen nun geeignet, als leitende Gesichtspunkte für die Deutung der biologischen Vorgänge herangezogen zu werden. Ein erheblicher Teil der einander oft widersprechend erscheinenden Angaben ließ sich so zu einem einheitlichen Bilde vereinigen. Ebenso fand sich für manche theoretisch zu verlangende Eigenschaft nachträglich auch der biologische Beleg. Dieses Ergebnis gibt mir die Veranlassung, im Folgenden eine Ableitung der Bewegungsverhältnisse bei den Cyanophyceen zu versuchen. Sie schließt sich naturgemäß eng an die Anschauungen früherer Autoren an, welche eine sekretorische Fortbewegung der Cyanophyceen annahmen. Trotzdem glaube ich, daß sie genügend viele neue Gesichtspunkte bietet, um ihre Behandlung zu rechtfertigen.

Bei dem Charakter der Erörterung nur als Versuch, gegebene Tatsachen zu verknüpfen, erschien die Anstellung eigener Experimente nicht erforderlich. Nur an einigen Punkten war es notwendig, durch weitere Versuche kleine Lücken im Tatsachenmaterial auszufüllen. Im übrigen darf es vielleicht gerade zugunsten der vertretenen Ansichten ausgelegt werden, wenn das reiche, bei anderer Gelegenheit zu anderen Zwecken und von anderen Seiten ohne vorgefaßte Meinung herbeigetragene Tatsachenmaterial sich zu ihrer Begründung als geeignet und ausreichend erweist.

Die eigenartige Fortbewegung der Cyanophyceen hat eine große Zahl von Erklärungsversuchen erfahren. Angesichts der Tatsache, daß bereits zu wiederholten Malen Zusammenstellungen darüber gegeben wurden, erübrigt es sich wohl, an dieser Stelle nochmals genauer darauf zurückzukommen. Erwähnt sei nur, daß die verschiedensten Gesichtspunkte dabei maßgebend waren. Bald wurde die Bewegung, in Analogie zu den Verhältnissen etwa bei den Fadenwürmern, als Folge der Kontraktilität angesehen, bald sollte extramembranär strömendes Protoplasma (ENGELMANN), bald das Vorhandensein protoplasmatischer Cilien (PHILIPPS) die Bewegung ermöglichen, bald schließlich sollten polar verschieden erfolgende osmotische Vorgänge (HANSGIRG) die Oscillarien vorwärts treiben. Von allen diesen Theorien hat sich keine auf die Dauer halten können. Bestand hatte nur die Theorie von der sekretorischen Fortbewegung der Cyanophyceen durch Absonderung von Gallert oder Schleim. Auch diese Theorie ist in mannigfaltiger Weise ausgebaut worden. Ursprünglich erblickte man in der Schleimabsonderung als solcher

den Bewegungsantrieb (LAUTERBORN); später trat die Vorstellung hinzu, daß Quellungsvorgänge am ausgeschiedenen Schleime die Hauptrolle spielten (SCHRÖDER). Stets wurde in irgendeiner Form eine aktive Beeinflussung der Bewegungsrichtung durch die Art der Schleimabsonderung angenommen; so wurde dabei, um nur die beiden jüngsten Ansichten zu erwähnen, vorausgesetzt, daß der Organismus die Quellungsrichtung des Schleimes beeinflussen könne (FECHNER) oder daß er seinen Schleim in einer bestimmten durch besondere Reizleitung im Plasma bedingten Weise ausscheidet (SCHMIDT). All diese Ansichten setzen in dieser oder jener Form einen erheblichen direkten Einfluß des lebenden Protoplasten auf die Fortbewegung voraus. Es soll im Folgenden nun versucht werden, mit möglichst wenigen komplizierten, im lebenden Plasma zu suchenden Faktoren zu arbeiten und die Bewegungserscheinungen weitgehend auf mechanische Folgen relativ einfacher Lebensvorgänge zurückzuführen.

### Die Herkunft der Gallert.

Über die Entstehung der Bewegungsgallert oder des Bewegungsschleimes<sup>1)</sup> bei den Cyanophyceen und über den Ort, wohin dieselbe zu verlegen ist, liegen verschiedene Anschauungen vor. Sie decken sich mit den Theorien über die Herkunft der Algengallert überhaupt.

Nach der einen Gruppe von Autoren entsteht die Gallert durch allmählich erfolgende Umwandlung der äußeren, von innen her dauernd ergänzten Membranwände. Die andere nimmt an, daß die Gallertsubstanz aktiv vom Protoplasma ausgeschieden wird und mit der Membran als solcher nichts zu schaffen hat.

Der ersten der genannten Ansichten schließt sich FECHNER an. „Betreffs der Entstehung der Gallertscheide der Oscillarien spricht GEORG KLEBS (86, S. 393) die Vermutung aus, daß sie sich durch Metamorphose der Zellhaut bildet. Ich möchte mich dieser Auffassung sowohl für die feste Scheide, als auch für den Schleim anschließen“ (S. 348). Zur Begründung weist er auf das Verhalten der Gallerte im polarisierten Lichte hin, wobei sie sich, ebenso wie die Zellwände selbst, als doppelbrechend erweist. Inwiefern aber

<sup>1)</sup> Es würde vielleicht richtiger sein, nur von Bewegungsgallert zu sprechen und die Bezeichnung als Schleim für die völlig verquollene und desorganisierte Substanz zu reservieren. Aber da diese Unterscheidung auch in der Literatur nirgends durchgeführt ist, werden auch hier beide Ausdrücke nebeneinander und gleichbedeutend Verwendung finden.



dadurch die Entstehung der Gallert aus der Zellwand wahrscheinlich gemacht werden soll, geht aus seiner Erörterung keineswegs hervor.

Die zweite Anschauung sucht neuerdings SCHMID zu vertreten. Nach ihm „muß die Schleimerzeugung im Plasma oder jedenfalls innerhalb der Zelle liegen“. Er stützt sich dabei auf das schon längst bekannte derartige Verhalten der Desmidiaceen. Seines Erachtens ist es undenkbar, daß die winzige Membranoberfläche im Spitzengebiet, von der nach FECHNER die Schleimbildung ausgehen soll, den Schleim für den ganzen Faden liefert. Aber wieso gerade das für eine Bildung des Schleimes vom Plasma aus sprechen soll, ist nicht recht ersichtlich.

Viel wichtiger erscheint das allgemeine biologische Verhalten, welches als Grund gegen die Schleimentstehung durch Membranverquellung herangezogen werden kann. Es ist kaum vorzustellen, wie die Fortbewegung durch mechanische oder auch photische Reize zum Stillstande gebracht werden kann, wenn der Bewegungsmechanismus durch eine automatisch erfolgende Quellung der Zellwände gegeben ist. Es ist unbegreiflich, wie durch äußere Reize die Quellungsrichtung des Schleimes geändert werden kann. Mindestens ebenso unbegreiflich ist es, wie etwa der Organismus in Reizbeantwortung aktiv die Quellungsrichtung ändern soll. Und schließlich ist es auch nicht ohne weiteres vorstellbar, wie der lebende Protoplast Einfluß haben kann auf Quellungsgrad oder Menge der von der Verquellung betroffenen Substanz.

Das alles scheint mir dringend gegen die Theorie der Membranverquellung zu sprechen, zumal da auch die vom Organismus getrennte Membran keineswegs bei genügend lange währender Beobachtung völlig oder wenigstens weitgehend verquillt, und da sie obendrein besondere Strukturen aufweist.

Die Bewegungsgallert der Oscillarien ist demnach als Sekretionsprodukt des lebenden Protoplasten anzusehen.

Es fragt sich nunmehr, wie die Gallert aus dem Protoplasten in die Außenwelt gelangt. Flüssigkeitsaustritt durch eine Membran kann erfolgen einmal durch präformierte Öffnungen in der Membran und dann durch Diffusion. Für den Schleim als kolloidale Substanz dürfte der Austritt direkt durch die Zellhäute unmöglich sein. SCHMID'S Ansicht, „unbedingt erforderlich erscheinen die Poren mir nicht“ (S. 374), ist daher kaum befriedigend. Theoretisch ist vielmehr das Vorhandensein besonderer, vielleicht außerordentlich feiner

Durchbohrungen in der Zellwand zu verlangen. Die weiter unten bei Besprechung der Rotation angeführten Mitteilungen von CORRENS über das Vorkommen von Tüpfeln bei den Oscillarien scheinen eine Bestätigung dafür zu enthalten. In derselben Richtung liegen die Ergebnisse, welche KOLKWITZ bei Durchtränkungsversuchen gewann. „Die Membranen der Oscillarien scheinen entsprechend der Struktur in Bezug auf Permeabilität inhomogen zu sein“ (S. 465).

Die Bewegungsgallert der Cyanophyceen tritt durch präformierte Poren aus.

Schließlich bleibt noch die Frage zu erörtern, welches der Ort der Ausscheidung für die Bewegungsgallert ist. FECHNER vertritt hier die Ansicht: „Der Schleim wird vorzugsweise an beiden Enden jedes Fadens ausgeschieden“ (S. 348). „Die Endzelle fungiert als Ausscheidungsorgan“ (S. 349). Dabei würden sich Schwierigkeiten ergeben, wenn ein Faden beiderseits verletzt wäre. „Da sich auch Fäden schnell bewegen können, welche . . . keine Endzellen besitzen, so müssen auch solche Zellen die Funktion der Schleimabsonderung übernehmen können, welche in dem mittleren Teil des Fadens liegen und vielleicht schon besonders prädestiniert sind“ (S. 349). Damit schränkt er seine eigene Theorie schon erheblich ein. Der Theorie von der lokalisierten Schleimabsonderung stellt SCHMID wieder diejenige der generellen gegenüber. Der Hinweis auf das spezielle Verhalten der Spitzenzellen bei verschiedenen Arten stützt seine Ansicht gut. Eine so bedeutungsvolle Zelle müßte besonders groß sein und besonders lebhaftere Lebensvorgänge aufweisen. Die geringe Größe derselben bei gewissen Arten oder ihre lang zugespitzte Gestalt bei anderen, spricht aber schon gegen eine derartige Bedeutung. Wichtiger ist, daß die Spitzenzelle nach BRAND sogar tot ist, sie kann also gar nicht die große physiologische Rolle spielen. Dazu kommen weiter die Versuche über die Bewegung selbständig gemachter Fadenteile, die unbedingt gegen eine spezifische Lokalisierung der Schleimbildung sprechen. Auch die Hilfhypothese, daß bei Zerlegung des Fadens in einzelne Teilstücke die jeweils am Ende gelegenen Zellen sich zu Spitzenzellen umwandeln, genügt nicht zur Erklärung der beobachteten Tatsachen. Die Bewegung kommt zu rasch wieder in Fluß, als daß eine so tiefgreifende Umwandlung in physiologischer Beziehung, wie sie dabei vorausgesetzt würde, stattfinden könnte. Das zwingt zu dem Schlusse: „Die wandernde Oscillarie ist in allen Teilen bewegt“ (SCHMID S. 373). Damit scheint FECHNER's Theorie genügend widerlegt zu sein.

Die Bewegungsgallert der Cyanophyceen wird in

der gesamten Länge des Algenfadens von den lebenden Algenzellen abgeschieden.

Von erheblichem Interesse ist es schließlich, in welcher Weise zeitlich der Schleim austritt. Es besteht die Möglichkeit, daß er in gleichmäßigem Flusse hervorkommt, oder daß er in kleinen Mengentößenweise abgegeben wird. Im ersten Falle würde also ein gleichmäßiges Fließen des Schleimstromes aus der sezernierenden Zelle anzunehmen sein. Das Verhalten wäre ähnlich dem Ausströmen eines Wasserstrahles aus der Wasserleitung, nur mit dem Unterschiede, daß es viel langsamer erfolgte. Im zweiten Falle wäre anzunehmen, daß der Schleim jeweils etwa aus Vakuolen abgegeben würde, welche sich periodisch füllen und dann wieder ihres Inhaltes entleeren. Das Verhalten würde an den Rhythmus der pulsierenden Vakuolen bei Protozoen erinnern. Zunächst ist vielleicht die Theorie der periodischen Sekretion die näherliegende. Als Analoga haben wir nicht nur das entsprechende Verhalten pulsierender Exkretionsvakuolen, sondern ebenso das Verhalten der einzelligen Schleimdrüsen bei höheren Organismen, welche sich periodisch zu entleeren pflegen, und schließlich kennen wir enorm quellbare Gallertsubstanzen bei Protozoen, welche ausgesprochen stoßweise abgegeben werden, in den Trichocysten vieler Infusorien. Ein gleichmäßiges Ausfließen von Schleim aus einzelligen Schleimdrüsen bei Metazoen scheint demgegenüber sonst nicht vorzukommen. Die Theorie der kontinuierlichen Sekretion hat danach scheinbar wenig für sich. Zu vermitteln zwischen den beiden Theorien, die sich anscheinend schroff gegenüberstehen, vermag vielleicht die Betrachtung der zusammengesetzten Schleimdrüsen bei den Metazoen. Hier findet sich zwar auch bei der Einzelzelle eine stoßweise erfolgende Entleerung; der Schleim sammelt sich aber zuerst in dem gemeinsamen Drüsenlumen und kann aus ihm in gleichmäßigem Strome ausfließen. Ähnliches mag bei den Cyanophyceen vorliegen. Daß der Cyanophyceenschleim ebenso, wie andere Schleimarten, in Vakuolen entsteht, ist naheliegend, obschon solche Vakuolen noch nicht beschrieben sind. Da die entstandene Gallert nicht an beliebiger Stelle der Körperoberfläche austreten kann, so wäre etwa anzunehmen, daß sehr feine Gallertvakuolen sich jeweils in der Nähe der Poren sammeln und dort miteinander verschmelzen. Jedes Hinzutreten neuen Schleimes würde dann wohl stoßweise erfolgen, die Abgabe des gesamten Schleimes nach der Außenwelt könnte dagegen in gleichmäßigem Strome stattfinden, wobei die Sammelvakuole gleichsam als Windkessel dienen würde. Eine wesentliche Unterstützung erfährt diese

Vorstellung durch den Vergleich mit den Verhältnissen bei den Gregarinen. Bei diesen findet sich, je nach der untersuchten Art in verschiedenem Umfange, vielfach ein subcuticularer Gallertraum, das sog. Sarcocyt, während man unter den reichlich im Entoplasma enthaltenen Granula sehr wohl auch die kleinen Primärvakuolen suchen kann. Die Annahme analoger Verhältnisse bei den Cyanophyceen kann vielleicht auch bei diesen zu einer Klärung der Vorgänge beitragen, und verleiht der Theorie von der kontinuierlichen Schleimsekretion eine erhebliche Wahrscheinlichkeit.

Der Gallertaustritt aus den Poren erfolgt primär in gleichmäßigem Strome.

Es bedarf keiner besonderen Erörterung, daß die Annahme dieser Theorie keineswegs verlangt, daß der Schleim nicht auch diskontinuierlich abgegeben werden könnte. Einerseits unterliegt die Abgabe noch der Regulation durch das Plasma. Andererseits wird die kontinuierliche Abgabe illusorisch, wenn die Schleimproduktion langsamer erfolgt als die Abgabe. Dieser Fall scheint bei den in der Richtung ihrer Längsachse vielfach vorwärts und rückwärts pendelnden jungen *Nostoc*-Hormogonien (HARDER) vorzuliegen; rhythmische Schleimabsonderung hat hier den wiederholten Wechsel zwischen Ruhe und Bewegung zur Folge, auf welchem, wie späterhin ausführlich erörtert werden wird, sich erst sekundär der Richtungswechsel aufbaut.

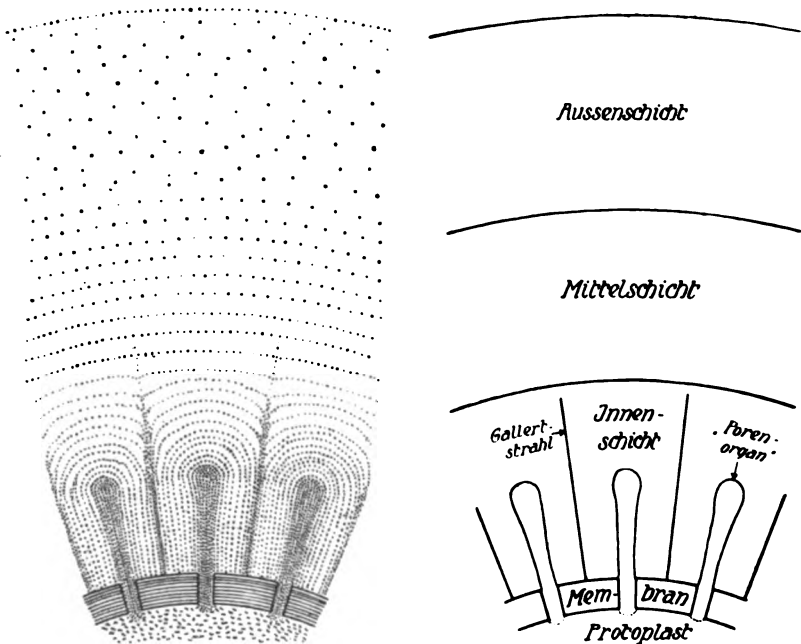
### Der Bau der Gallerthülle.

Die Ergebnisse über die Herkunft des Schleimes führen mit zwingender Notwendigkeit schon zu bestimmten Anschauungen über den Bau der Gallerthülle als Ganzes. Da die Verhältnisse bei den Cyanophyceen bereits recht verwickelt sind, ist es erforderlich, von Objekten mit einfacheren Verhältnissen auszugehen.

Bei den Desmidiaceen scheinen die Kenntnisse über den Bau der Gallerthülle schon am weitesten fortgeschritten zu sein. Es sei daher versucht, bei diesen an der Hand einer schematischen Figur im Anschluß an Abbildungen und Angaben von SCHRÖDER Aufbau und Genese der Gallerthülle zu verfolgen.

Die Desmidiaceen sind Algen, deren Membran von deutlich sichtbaren, relativ groben Poren durchbohrt ist. Viele von ihnen besitzen eine sie allseitig umgebende Gallerthülle. Diese Gallerthülle dient dann nicht der Bewegung; da ihre Abscheidung somit nicht in größerem Maßstabe zu erfolgen braucht, wäre es wohl

denkbar, daß sie durch Verquellung der Membran erfolgte. Trotzdem ist gerade hier der Austritt des Schleimes aus den Poren sichergestellt worden. Bei geeigneten Arten (*Cosmarium subtumidum*, SCHRÖDER Taf. II Fig. 7) „kann man hier in der Gallerthülle drei nahezu gleichdicke Gallertschichten unterscheiden, von denen besonders die äußerste von der mittleren nicht durch eine scharfe Linie getrennt war. Die innerste und wohl jüngste Schicht zeigte deutliche Stäbchenstruktur ... Die Stäbchen waren dicht an der Zellmembran am dicksten und nahmen an Stärke nach außen zu immer mehr ab. Die innerste Hülle wurde von einer zweiten nach



Textfig. 1. Schema der Gallerthstruktur bei Desmidiaceen.

außen umgeben, welche zwar die Stäbchenstruktur noch einigermaßen, aber schwächer zeigte ... aber außerdem noch ein feinkörnig punktiertes Aussehen zwischen den verblassenden Stäbchen aufwies ... Zu äußerst wurde ... noch eine dritte Gallerthülle sichtbar ... Ich halte diese äußere Hülle ... nicht für eine Hüllmembran, sondern für eine Hüllgallert, die am meisten desorganisiert ist ...; irgendwelche Struktur mangelt“ (S. 164). Außerdem finden sich bei manchen Arten (*C. bioculatum* SCHRÖDER Taf. II, Fig. 8) „Porenorgane“. „Da sie sich nur mit den Farbstoffen färben, die

auch die Gallert tingieren, so dürften sie sich auch aus nichts weiter als aus sehr dichter Gallert, die eben aus den Poren heraustritt, bestehend erweisen. Sie sind mitunter von den Strahlen der Gallert fast nicht zu unterscheiden und können in recht verschiedener Gestalt und Länge auftreten . . ." (S. 166). An anderen Formen (*Staurastrum pseudofurcigerum*) konnte SCHRÖDER bei Zellteilung feststellen, daß anfänglich die Porenorgane noch fehlen. Ihr starkes Hervortreten, wie auch eine gelegentlich auftretende Endverdickung, können dann wohl als Stauungserscheinung bei reichlicherem Gallertaustritt angesehen werden. Die radiäre Stäbchenstruktur ist jedenfalls unabhängig von den Porenorganen und damit vom Gallertaustritt. Sie müßte dann als Folge der geringen Lichtbrechungsunterschieden an der Grenze aneinandergrenzender Gallertsäulen gedeutet werden (Schlierenbildung). Wenn der stäbchenartige Aufbau nur durch geringe Verschiedenheiten in den Lichtbrechungsverhältnissen erklärt werden kann, so ist anzunehmen, daß er in dem Augenblicke undeutlich wird, wo die lichtbrechenden Flächen verschoben werden. Das ist der Fall, wenn ein Druck auf dieselben ausgeübt wird. Bei der Teilung koloniebildender Desmidiaceen bleiben feine „Verbindungsfäden“ zwischen den Tochterindividuen bestehen. Ob dieselben als Plasmodesmen anzusehen sind oder vielleicht als Homologa der „Gallertintercalare“ bei Diatomeen kann hier offen gelassen werden. Jedenfalls sind sie nicht, wie SCHRÖDER es annimmt, homolog mit den gewöhnlichen Porenorganen, da diese als Schleimsender einen zentrifugalen Druck ausüben müßten, während durch die Verbindungsfäden die Zellen gerade zusammengehalten werden, wobei ein zentripetaler Druck hervorgerufen wird. Durch den Zug der Verbindungsfäden werden nach dieser Auffassung die Gallerthüllen benachbarter Individuen gegeneinandergepreßt. Dieser minimale Druck müßte genügen, um die einzelnen Gallertsäulen etwas zu verbiegen und dadurch die optischen Verhältnisse für das Hervortreten einer Stäbchenstruktur zu beseitigen. In der Tat bildet SCHRÖDER eine Desmidiaceenkette ab (*Cosmocladium subramosum*), bei welcher die abweichende Verteilung der Stäbchenstruktur vielleicht in diesem Sinne zu deuten ist. Wie dem auch sei, jedenfalls ist aus optischen Gründen bei einer Verbiegung der brechenden Flächen eine tiefgreifende Veränderung in der Sichtbarkeit der Körpergrenzen zu fordern. Eine tatsächlich vorhandene Struktur wird somit unter Umständen nicht hervortreten, wenn die Bedingungen für ihre Sichtbarmachung ungünstig sind. Aus dem scheinbaren Fehlen des Strukturbildes darf nicht

ohne weiteres auf das Fehlen einer Struktur geschlossen werden, sondern es muß erst noch die Frage beantwortet sein, ob nicht irgendwelche andere Bedingungen die Sichtbarkeit der Struktur verhindern.

Es ist nicht anders zu erwarten, als daß bei den Cyanophyceen sich die Verhältnisse im Prinzip ähnlich verhalten, wie bei den Desmidiaceen. Der Vergleich mit den Desmidiaceen wird also Winke geben können, welche sachlich wichtige Schlüsse aus den früher ermittelten Unterlagen zu ziehen gestatten.

Auch bei den Cyanophyceen entsteht die Gallerthülle durch Austritt von gallertbildenden Substanzen aus dem Plasma, welche dann durch die Poren der Hüllmembran nach außen gelangen. Ein ähnliches Verhalten des Gallertorganes, wie bei den Desmidiaceen, vorausgesetzt, wird die Gallerthülle der Cyanophyceen nicht vollkommen homogen sein, sondern sich aus verschiedenen, jeweils aus einer Pore hervorgegangenen Gallertmassen zusammensetzen.

Die Gallerthülle der Cyanophyceen besteht aus einzelnen, den Poren in der Membran entsprechenden Gallertsäulen oder Gallertfäden (Theorie der Gallertfäden).

Die Struktur der Gallerthüllen bei den Desmidiaceen führte zu der Überzeugung, daß die Gallertsubstanz hier nicht in ihrer definitiven Gestalt austritt, sondern daß sie dieselbe erst durch eine nachträgliche Verquellung erreicht. Hieraus kann man schon mit einiger Wahrscheinlichkeit darauf schließen, daß auch die Gallertsubstanz der Cyanophyceen eine außerordentlich hohe Quellbarkeit besitzt. Das läßt sich unmittelbar durch Versuche mittels Austrocknung und erneuter Befeuchtung demonstrieren und führt zu dem Ergebnis, daß in der verquollenen Gallert von Nostocaceen „auf 1 Teil fester Substanz 200 und mehr Teile Wasser“ (SCHRÖDER S. 160) kommen. Angesichts des enormen Volumens der hüllbildenden Gallert gegenüber der Größe des Protoplasten selber muß man annehmen, daß die Gallertsubstanz in unverquollenem Zustande austritt und erst außerhalb des Algenkörpers ihr Volumen durch Wasseraufnahme vergrößert. Relativ geringe Mengen des von dem Protoplasten ausgeschiedenen unverquollenen Gallertmaterials genügen also, um eine überraschend große Menge verquollenen Schleimes zu liefern.

Die Gallertsubstanz der Cyanophyceen ist außerordentlich stark quellbar und verquillt erst nach ihrem Austritt.

Bei den Desmidiaceen scheint der Schleim ziemlich gleichmäßig

zu verquellen. Dafür spricht unter anderem auch das Vorkommen konzentrischer Schichtungslinien in der Gallerthülle, welche um die knopfartigen Endstücke der Porenorgane herum sichtbar werden können (SCHRÖDER Taf. II Fig. 8). Die einzelnen Gallertsäulen üben also gegenseitig einen nicht unerheblichen Druck aufeinander aus. Die Folge davon ist, daß sie dann, wenn nicht ein stärkerer Druck von außen her auf sie einwirkt, sich in radiärer Richtung einstellen. Die einzelne Gallertsäule nimmt bei dieser Gelegenheit, indem sie peripherwärts auch senkrecht zu ihrer Längsachse verquillt, eine kegelförmige, oder, da die einzelnen Gallertsäulen ja gegeneinander gepreßt sind, eine pyramidenförmige Gestalt an. Das Verhalten ändert sich, wenn die Gallert sich in radialer Richtung rascher ausbreitet, als in tangentialer. Ein solches Verhalten kann durch sehr lebhaftere Schleimproduktion von seiten des Organismus hervorgerufen werden. Erfolgt die Verquellung relativ langsam, während die Ausstoßung neuer Gallertmengen relativ rasch stattfindet, und ist der Abstand der einzelnen Poren voneinander genügend groß, so ist es möglich, daß die einzelnen Gallertsäulen oder Gallertkegel nicht miteinander in Berührung kommen. Sie werden dann frei als radiäre Strahlen von dem sezernierenden Körper abstehen können. Der gleiche Effekt würde erreicht werden, wenn die Gallert nicht nach allen Seiten gleichmäßig verquillt, sondern in radialer Richtung rascher, als in tangentialer. Das Vorkommen solcher ungleich quellender Gallertsubstanzen ist bekannt. Der Verschiedenheit in der Quellbarkeit entspricht auch eine Verschiedenheit im optischen Verhalten. Solche Gallertsubstanzen sind anisotrop. Es ist bemerkenswert, daß für die Gallert der Oscillarien Doppelbrechung nachgewiesen worden ist (FECHNER). Es liegt demnach ein gewisser Grund vor, mit FECHNER das Vorhandensein einer ungleichmäßig quellenden Gallert bei den Cyanophyceen anzunehmen.

Auf der anderen Seite soll nicht verhohlen werden, daß die Anisotropie des Gallertmantels der Oscillarien auch als eine Folge des Druckes angesehen werden kann, welchen die einzelnen Gallertfäden aufeinander ausüben. Ein derartiges Verhalten könnte man als sekundäre Anisotropie des Gallertüberzuges bezeichnen. Ob aber dieser Druck allein zur Erreichung des beobachteten optischen Verhaltens ausreicht, muß dahingestellt bleiben. Immerhin darf vielleicht ausdrücklich betont werden, daß es sehr wohl möglich ist, mit der Annahme eines primär isotropen Schleimes auszukommen. Die anscheinend ungleichmäßige Ausdehnung desselben kann durch die Kombination von Verquellung und Gallertnachschiebung, die Aniso-



tropie durch Druck, vielleicht auch unter Mitwirkung der Struktur (Gallertfäden mit „Strahlen“-flächen dazwischen) veranlaßt werden. Ja man kann sogar weitergehen und sagen, daß die Spannungsverhältnisse in einem Gallertüberzuge vom Bau und der Genese der Cyanophyceengallert mit größter Wahrscheinlichkeit Doppelbrechung verursachen werden. Wenn demnach auch die Möglichkeit der Zurückführung auf diese Basis besteht, so erleichtert doch die Annahme der primären Anisotropie das Verständnis nicht unerheblich. Vorwiegend aus diesem Grunde sei einstweilen, bis sichere Ergebnisse vorliegen, von der FECHNER'schen Theorie einer ungleichartigen Verquellung der Gallertsubstanz ausgegangen.

Die Bewegungsgallert der Cyanophyceen ist (vermutlich primär) anisotrop und quillt (wahrscheinlich) in zwei aufeinander senkrecht stehenden Achsen verschieden rasch.

Man kann die Deduktion auch umkehren und davon ausgehen, daß der Cyanophyceenschleim anisotrop ist, wie die optische Untersuchung ergab. Daraus lassen sich dann Schlüsse auf das Verhalten der Gallertsubstanz zur Zellmembran ziehen. Die stärkere Quellung des Schleimes erfolgt naturgemäß in der Richtung des Schleimaustrittes, die schwächere senkrecht dazu. Die Austrittsrichtung des Schleimes aber wird durch die Lage und Gestalt der Poren bestimmt.

Die (angenommene) Hauptquellungsrichtung der Cyanophyceengallert fällt primär mit der Achse der Porenkanäle zusammen.

Außerdem läßt sich daraus der Zustand der Gallerthülle ableiten, der vorher einmal hypothetisch angenommen wurde, und zu dessen Erklärung zuerst die ungleiche Quellbarkeit des Schleimes als Deutungsmöglichkeit herangezogen wurde.

Die Gallertfäden der Cyanophyceenhülle berühren einander ursprünglich nicht.

Es ist selbstverständlich, daß die feinen Gallertfäden, welche von der Zellmembran der Cyanophyceen entspringen, ihr nicht als igelstachelartige Gebilde aufsitzen. Der Vergleich mit dem Verhalten eines Kautschukschlauches, der etwa ähnliche Festigkeitsverhältnisse zeigen dürfte, vermag das zu erläutern. Läßt man einen Kautschukschlauch aus einer engen Öffnung allmählich vertikal nach oben hervortreten, so wird er zunächst seine Richtung beibehalten. Verlängert sich dann allmählich das freiliegende Stück, so kippt es um. In ähnlicher Weise mögen die Gallertfäden der Oscillarien, so lange

sie noch kurz sind, mehr oder weniger gerade in die Umgebung ausstrahlen. Werden sie länger, so kippen auch sie um. Dabei werden sie notgedrungen mit benachbarten Fäden in Berührung kommen. Durch Adhäsion oder lockere Verklebung werden sie mit diesen dann zusammenhaften und so eine einheitliche Masse zu bilden scheinen.

Die äußere Einheitlichkeit der Cyanophyceengallert kommt erst durch sekundäre Verklebung der Einzelfäden zustande.

Die Beobachtung scheint für diese theoretische Deduktion bereits einen Beleg erbracht zu haben. FECHNER hat „bei Färbung mit Safranin und hoher bzw. tiefer Einstellung eine deutliche Struktur bei *Oscillatoria caldariorum* sehen können. Allerdings war die Anzahl der . . . beobachteten Streifen verhältnismäßig gering . . . Jedenfalls konnte die . . . gesehene Struktur wegen der stark abweichenden Einstellung nicht der Membran angehören“ (S. 349).

Wenn diese Angabe auch nicht als vollkommen eindeutig bezeichnet werden kann, so geht doch aus dem Zusammenhange hervor, daß mit den Streifen augenscheinlich spiralige Linien innerhalb der Gallerthülle gemeint sind. Unentschieden bleibt es dabei, ob die Gallertfäden selbst als Ganzes oder nur ihre gegeneinanderstoßenden Randpartien, entsprechend den Strahlen in der Zone der Stäbchenstruktur bei den Desmidiaceen, sichtbar gemacht wurden.

Die Quellungsverhältnisse der Gallertfäden selbst werden durch Biegung und Verklebung naturgemäß in keiner Weise beeinflusst. Nach wie vor wird die größte Quellungsachse des Schleimfadens mit seiner Längsachse zusammenfallen. Kippt aber der Schleimfaden um, so verändert sich naturgemäß die Lage der Quellungsachse zu der Austrittsachse und damit zur Achse des ausscheidenden Organismus.

Die Quellungsrichtung des Schleimes in der Gallerthülle der Cyanophyceen ist sekundär und entspricht nicht der Quellungsrichtung des aus den Poren austretenden Schleimes.

Es ist demnach nicht möglich, unmittelbar aus der Quellungsrichtung des Schleimes in der Gallerthülle Schlüsse auf die Lage der Austrittsöffnung oder auf die primäre Richtung der Verquellungsachse zu ziehen.

Durch die Verbiegung der einzelnen Gallertfäden werden die Brechungsverhältnisse an den Stellen ihres Zusammentreffens mit Nachbarfäden außerordentlich kompliziert. Es treten also dieselben

Verhältnisse ein, welche früher für das Verhalten der Gallertfäden der Desmidiaceen, wenn sie unter Druck standen, angegeben wurden.

Der optische Nachweis einer Struktur der Gallert-hülle ist wegen der Art der Lagerung der einzelnen Gallertfäden in derselben nicht zu erwarten.

### Die fortschreitende Bewegung.

Die Ergebnisse über den Bau der Gallerthülle bieten die geeignete Unterlage, um auch über die Bedeutung der Gallerthülle als lokomotorischen Apparat und über die mechanischen Vorgänge dabei zu einer gewissen Vorstellung zu gelangen.

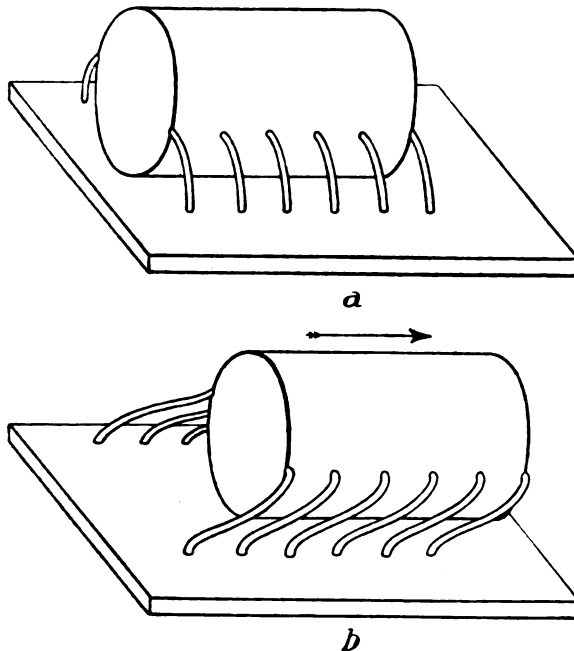
Um sich die mechanischen Vorgänge bei der Gallertbewegung ableiten zu können, ist es zweckmäßig, den Beginn der Gallert-ausscheidung als Anfangspunkt zu nehmen und zu verfolgen, wie der Gallertmantel allmählich sich herausbildet. Aus diesem Grunde sei von einem Cyanophyceenfaden ausgegangen, welcher bewegungslos daliegt und noch keinerlei Gallerthülle besitzt.

Beginnt bei dem nackten Cyanophyceenfaden die Gallertsekretion, so treten aus den verschiedenen Poren kleine Mengen quellbarer Substanz aus. Durch Wasseraufnahme quillt diese Substanz auf und nimmt nach der Schleimfadentheorie die Gestalt feiner isolierter Gallertfäden an. Diese Gallertfäden sind zunächst mehr oder weniger gerade und starren allseitig von dem sezernierenden Algenfaden in das umgebende Medium hinaus. Je nachdem wie dieses Medium geartet ist, oder unter welchen Bedingungen sich der zu untersuchende Faden befindet, gestaltet sich die weitere Entwicklung etwas verschieden. Ausgegangen sei daher von einem auf dem Boden liegenden, also von einer horizontalen Unterlage gestützten Faden. Die Ableitung der Verhältnisse für Fäden, welche an vertikalen oder anders gerichteten Unterlagen haften, ergibt sich dann ohne weiteres von selbst.

Treffen die vom Algenfaden ausstrahlenden Gallertfäden auf die Unterlage, so finden sie in derselben einen Widerstand und bleiben infolge ihrer Klebrigkeit daran haften. Die Enden der Gallertsäulen sind nun beiderseits befestigt, hier an ihrer Austrittsstelle aus dem Körper des abscheidenden Organismus, dort an der Unterlage durch Adhäsion oder Verklebung beim Auftreffen. Der Quillungsdruck der Gallertsäule ist dann naturgemäß bestrebt, seine beiden Unterstützungspunkte auseinanderzudrängen. Da von diesen die Unterlage jedenfalls nicht nachgeben kann, wird also der Faden

durch die Schleimsäulen von der Unterlage weggespreizt. Mit anderen Worten, man hat sich das Bild so vorzustellen, als ob der Faden auf seinen nach unten gerichteten Schleimsäulen gleichsam wie auf Füßen stände.

Die Sachlage ist dann, um bei dem schon einmal verwendeten Vergleiche des Gallertfadens mit einem Gummischlauche zu bleiben, dieselbe, wie wenn etwa ein Holzstab durch radial daran ansetzende Kautschuckschläuche, die allmählich aus Löchern der Unterlage



Textfig. 2. Schema zur Ableitung der Lokomotion (angenommen ist dabei das Vorhandensein von nur zwei diametral einander gegenüberliegenden geraden Porenreihen). a) Vor Beginn der Bewegung (radiäres Austreten der Gallertfäden, dann Absinken und Verkleben derselben mit der Unterlage). b) Nach Beginn der Bewegung (Verlängerung der Gallertfäden; nach vorübergehendem Anheben sind die Gallertfäden umgekippt und wirken nun in der Pfeilrichtung schiebend).

hervorgeschoben werden, angehoben werden solle. Sind die Kautschuckfüße kurz, so gelingt das Anheben ohne weiteres. Werden die wirksamen Kautschuckenden aber länger, so kommt ein neuer Faktor in die Rechnung, nämlich ihre außerordentliche Biegsamkeit. Unter dem Einfluß der Schwere des getragenen Holzstabes biegen sich die Kautschucksäulen um, und zwar wird diese Umbiegung in der Richtung des geringsten Widerstandes erfolgen, also in der

Richtung der Längsachse des Holzstabes. Die Richtung des Umkippen nach vorn oder hinten hängt von den äußeren Umständen ab, also von mehr oder weniger zufälligen Verhältnissen. Jedenfalls wird durch das Umkippen die Lage der beiden Fixpunkte für den wirksamen Teil des Kautschuckschlauches verändert. Während sie früher vertikal übereinander lagen, sind sie jetzt in horizontaler Richtung gegeneinander verschoben. Während also früher bei weiterer Verlängerung des Schlauches die gesamte dadurch aufgebraachte Kraft in vertikaler Richtung wirkte, wirkt jetzt ein erheblicher Anteil derselben in horizontaler Richtung. Durch eine weitere Verlängerung der Kautschuckschläuche wird der Stab also vorwärts geschoben; er scheint zu kriechen.

Noch einfacher ist ein Modell, das man sich jederzeit mit geringer Mühe herstellen kann. Man nimmt einen nicht zu schweren Nagel und knüpft um denselben zwei Roßhaare, je eines nahe dem Vorder- und dem Hinterende. Sodann bohrt man in entsprechendem Abstände zwei Paare nicht zu eng gestellter Löcher durch ein Kartenblatt und steckt durch diese die Roßhaare hindurch. Je nachdem ob der oberhalb des Kartenblattes befindliche Teil der Roßhaare kurz oder länger ist, wird der Nagel entweder angehoben, oder, nachdem er umgekippt ist, in seiner Längsrichtung vorwärts geschoben.

Kehrt man zur Bewegung der Cyanophyceen zurück, so findet man, daß ihre Grundbedingungen sich gut mit den Verhältnissen bei den herangezogenen technischen Beispielen in Einklang bringen lassen. Auch bei ihnen wird ein Stab durch Verlängerung zwischen ihm und seiner Unterlage befindlicher beiderseits befestigter außerordentlich biegsamer Säulen oder Fäden emporgehoben. Dabei ist es ganz gleichgültig, ob die Verlängerung durch Zuwachs von außen wie beim Nachschieben von Gummischlauch oder Neubildung von Gallertsubstanz, oder durch Zuwachs von innen durch Verquellung erfolgt; das entscheidende ist nur die Längenzunahme.

Aus der früher festgestellten hohen Quellbarkeit des Cyanophyceenschleimes läßt sich ohne weiteres ableiten, wodurch die Verlängerung der Gallertfäden bedingt ist. Ein Teil der Verlängerung wird jedenfalls durch ein erneutes Nachdrängen von Gallertsubstanz in den Gallertfäden hervorgerufen. Der Hauptanteil an der Verlängerung der Gallertfäden fällt aber der Verquellung derselben zu. Wenn aber die Verlängerung der Gallertfäden bestimmend für die Bewegungserscheinungen ist, so erfolgen auch diese im wesentlichen nicht durch Apposition neuer Gallertsubstanz, sondern durch Intussuszeption von Wasser in dieselbe.

Die Lokomotion der Cyanophyceen erfolgt durch den Quellungsdruck der Gallerthülle.

Gleichzeitig mit der Längenzunahme der Gallertfäden stellt sich ein Antagonismus entgegengesetzt wirkender Kräfte ein, welche auf den Algenfaden einwirken. Diese Kräfte sind einerseits der Druck der Schleimquellung, welcher den Faden von der Unterlage wegzuspreizen sucht, und andererseits, ihm entgegenwirkend, die Adhäsion des Fadens an seine Unterlage, sowie bei horizontaler Lage sein Eigengewicht. Auch bei den Cyanophyceen muß also, wenn die Gallertsäulen eine gewisse Länge erreicht haben, wie bei dem Modell mit den Gummischläuchen, eine Entlastung der Spannungsdifferenz durch Umkippen erfolgen, und damit die durch weitere Größenzunahme der Gallertsäulen geleistete Arbeit aus einem Heben in ein Vorwärtsschieben umgewandelt werden. Dieser Übergang zur fortschreitenden Bewegung wird beim Algenfaden noch deshalb besonders sicher eintreten, weil durch die größere Zahl und das gegenseitige Verkleben der Gallertsäulen ihr Ausweichen nach der Seite, das beim technischen Modell sich oft sehr störend geltend macht, ausgeschlossen wird, das Umkippen also nur in der Richtung der Fadenachse erfolgt. Auf Grund der Erfahrungen an dem technischen Modell ergibt sich die Richtung der Bewegungsachse des Algenfadens ohne weiteres.

Die Bewegungsachse des Algenfadens fällt mit seiner Längsachse zusammen.

Daß dem so ist, läßt sich jederzeit durch die unmittelbare Beobachtung bestätigen. Damit ist dann aber auch, vorausgesetzt, daß das Bild von dem technischen Modell tatsächlich zutreffend war, die Bewegungsachse des ganzen Algenfadens im Verhältnis zu den einzelnen die Bewegung hervorbringenden Gallertsäulen bestimmt.

Die Bewegungsachse des Algenfadens steht senkrecht auf der primären Lage der Längsachse oder Hauptquellungsachse der aus den Algenzellen austretenden Gallertsäulen.

Die Richtung des Umkippens, und damit auch die sekundäre Lage der Gallertsäulen, wird durch äußere Umstände bestimmt. Bei völlig gleichmäßigen Bedingungen im Milieu unterliegt sie dem Zufall. In der Richtung der Bewegungsachse kann der Algenfaden sich jedenfalls sowohl vorwärts wie rückwärts bewegen, je nachdem wie durch äußere oder innere Bedingungen die Hauptquellungsachse der Gallertfäden gelagert wird.

Die Bewegungsrichtung der Cyanophyceenfäden innerhalb der Bewegungsachse ist morphologisch in keiner Weise festgelegt.

### Die Rotation.

In den bisherigen Erörterungen wurde keine weitere Rücksicht auf die primäre Lage der Gallertsäulen genommen. Es wurde vielmehr einfach vorausgesetzt, daß die Gallertsäulen in radiärer Richtung vom Algenfaden ausstrahlen und daß sie ganz gleichmäßig auf der Algenoberfläche verteilt seien. Diese Annahmen bedürfen noch der Begründung oder Ergänzung.

Selbstverständlich würde die schiebende Wirkung der Gallertfäden an Umfang zunehmen, wenn nicht nur eine Komponente des Quellungsdruckes, sondern möglichst der gesamte Quellungsdruck von Anfang an in horizontaler Richtung angreifen würde. Das wäre bis zu einem gewissen Grade der Fall, wenn die primäre Lagerung der Gallertsäulen so beschaffen wäre, daß die einzelnen Säulen schräg, entgegengesetzt der Fortbewegungsrichtung, aus dem Algenfaden heraustreten. Eine derartige Richtungsbestimmung der Gallertfäden wäre wohl möglich, da der Verlauf der Porenkanäle ja über die Austrittsrichtung entscheidet. Man würde also nur eine schiefe Stellung der Porenkanäle anzunehmen brauchen, um die verlangte Arbeitersparnis zu erhalten. Setzt man eine solche als vorhanden voraus, so ist damit für den Algenfaden eine bestimmte Bewegungsrichtung morphologisch präjudiziert. Die Beobachtung lehrt aber, daß die Cyanophyceenfäden unter geeigneten Bedingungen in völlig gleicher Weise vorwärts und rückwärts kriechen können. Gleiche Arbeitsleistung nach beiden Richtungen ist aber nur möglich, wenn die bewegende Kraft in beiden Richtungen in gleicher Weise angreifen kann. Das kann nur erreicht sein, wenn die primäre Austrittsrichtung vollkommen indifferent ist.

Wie die Porenkanäle bei nur locker zusammenhängenden Cyanophyceenfäden wie etwa bei *Nostoc*, gelegen sind, ließ sich noch nicht unmittelbar feststellen. Die Wahrscheinlichkeit scheint mir dafür zu sprechen, daß sie radiär verlaufen. In diesem Falle wären die schräg nach vorn und schräg nach hinten austretenden Gallertfäden bis zu einem gewissen Grade Antagonisten und würden ihre richtungsbestimmenden Komponenten gegenseitig aufheben. Damit wären die geforderten Bedingungen erfüllt. Für die kettenbildenden Cyanophyceen darf man also annehmen, daß die Achsen der Porenkanäle für die Gallertfäden in radiärer Richtung verlaufen.

Bei den einheitliche Fäden bildenden Oscillarien sind die lateralen Wände der einzelnen Zellen in der Achsenrichtung nicht gebogen; sie bilden also Cylindermäntel. Die Gallertfäden werden hier am indifferentesten für die Vorwärts- und Rückwärtsbewegung sein und am gleichmäßigsten eine Bewegung nach beiden Richtungen ermöglichen, wenn sie jeweils senkrecht zu der mit der Körperachse zusammenfallenden Bewegungsrichtung, also in der Transversalebene austreten. Die Achsen der Porenkanäle für die Gallertfäden bei cylindrischen Cyanophyceen liegen somit jedenfalls zum mindesten in der Transversalebene.

Hieran läßt sich eine Reihe weiterer Überlegungen anknüpfen.

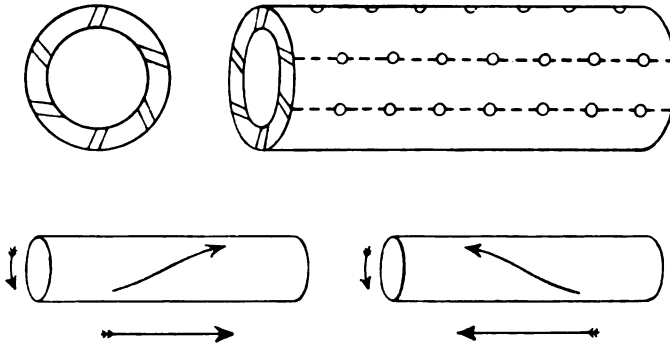
Ausgegangen sei von der Annahme, daß die Gallertfäden der cylindrischen Cyanophyceen, wie das für die kettenbildenden angenommen wurde, in radiärer Richtung, also senkrecht zur Fadenoberfläche austreten. Die Achsen der Porenkanäle würden dann nicht nur in der Transversalebene, sondern auch in der Radialebene gelegen sein. Wenn hierzu noch eine vollkommene Symmetrie der Austrittsstellen hinzukäme, so würde eine gegenseitige Aufhebung aller für die unmittelbare Ortsbewegung belanglosen, die Regelmäßigkeit der Bewegung aber störenden Komponenten des Gallertquellungsdruckes erfolgen, und somit eine vollkommen einheitliche Bewegung in gerader Richtung resultieren. Die Beobachtung hat gelehrt, daß das nicht der Fall ist, daß vielmehr neben der fortschreitenden Bewegung noch eine rotierende auftritt, daß sich also der Algenfaden nicht nur vorwärts bewegt, sondern sich zugleich um seine Achse dreht. Von den beiden vorläufigen Voraussetzungen, vollständig symmetrische Anordnung der Austrittsöffnungen und radiäre Richtung der Porenachsen muß also mindestens eine unzutreffend sein. Es fragt sich also, welche der beiden Voraussetzungen geändert werden muß, um eine kombinierte Vorwärts- und Rotationsbewegung auszulösen, und ferner welche Änderung geeignet ist die tatsächlich beobachteten Verhältnisse zu erklären.

Zunächst sei der Versuch gemacht, die Rotation durch Annahme nicht radialen Verlaufes der Porenachsen abzuleiten. Die Abweichung der Porenachse kann nach dem früher Gesagten nicht in der Radialebene stattfinden. Es ist daher anzunehmen, die Achse der Gallertporen sei in der Transversalebene gegen die Radialebene geneigt. Die austretenden Schleimfäden werden in diesem Falle ähnlich wirken, wie die austretenden Wasserstrahlen bei dem SEGNER'schen Wasserrade oder der davon abgeleiteten Turbine. Im Rahmen der früheren Ableitungsweise der Vorwärtsbewegung ergibt sich auch hierbei eine



**Kombination von Lokomotion und Rotation.** Nimmt man an, daß die Anfangsrotation rechtswendig erfolge, so wäre daraus zu schließen, daß also die Poren entgegengesetzt geneigt seien, also mit ihrer äußeren Öffnung im Sinne des Uhrzeigers gegen die Radialebene geneigt, wenn man in der Richtung der anfänglichen Bewegung des Fadens blickt. Ein Punkt auf dem Algenfaden bewegt sich dann in einer nach rechts vorn gerichteten, also rechtswendigen Spirale vorwärts.

Keht sich die Bewegungsrichtung um, so kehrt der Punkt nicht auf der alten Spirale zurück, sondern auf einer nach rechts hinten verlaufenden Spirale; diese Spirale aber ist, auf den Algenfaden bezogen, linkswendig. Betrachtet man die Rotation stets im Sinne der Vorwärtsbewegung, so erfolgt sie einmal rechts herum und einmal entgegengesetzt, also links herum.



Textfig. 3.

Schema zur Ableitung der Rotation durch die Annahme schiefergerichteter Poren.

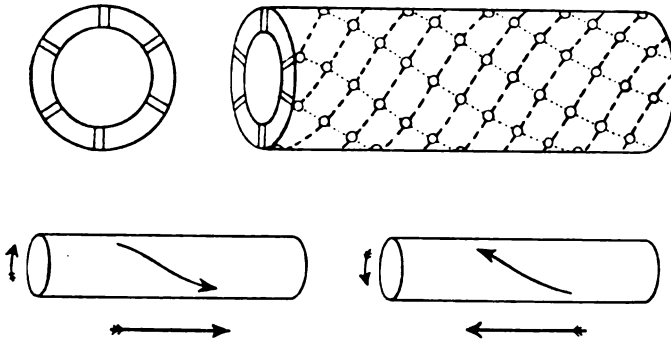
Oben: Schiefer Verlauf der Poren und Anordnung in (6) geraden Linien.

Unten: Drehungsweise des Fadens bei entgegengesetzten Bewegungsrichtungen (der Pfeil auf dem Zylinder bezeichnet die Bahn, die ein beliebiger Punkt bei der Rotation auf der Zylinderoberfläche zurückzulegen scheint).

Nunmehr sei versucht, durch die Annahme einer ungleichmäßigen Porenanordnung die Rotation zu erklären. Es sei also angenommen, daß die Poren nicht gleichförmig auf der Oberfläche des Fadens verteilt seien, sondern nach einem bestimmten Systeme angeordnet. Die Bewegungsweise des Fadens weist hier schon auf die spiralgige Anordnung hin.

Die Annahme einfacher Quincunxstellung der Poren auf dem Algenfaden, also die Anordnung der Poren in zwei unter gleichen Winkeln gegen die Fadenachse geneigten Spiralen, genügt nicht, da

hierdurch wieder eine völlig gleichförmige Verteilung der Poren erreicht wäre. Daß auch der objektive Befund gegen die Annahme einer regelmäßigen Porenverteilung auf dem Oscillarienfaden spricht, geht schon aus den Mitteilungen von CORRENS über den Bau der Zellmembran hervor. „Die Außenwände zeigen nach bestimmter Behandlung eine Netzstruktur, die Maschen sind in zwei sich kreuzenden, schräg ansteigenden Richtungen in zuweilen verzweigte Reihen geordnet. Die links ansteigenden Reihen bilden mit den Ansatzlinien der Querwände Winkel von  $18-35^\circ$ , die rechts ansteigenden solche von  $40-33^\circ$ , beide miteinander also einen Winkel von etwa  $58^\circ$ “ (S. 139). „Ich fasse aus verschiedenen Gründen die hellen Maschen als Grübchen, Tüpfel, auf und bringe sie vermutungsweise mit der Gallertausscheidung in Verbindung“ (S. 140). Wenn somit auch CORRENS nicht gerade angibt, die Poren selbst ge-



Textfig. 4.

Schema zur Ableitung der Rotation durch Annahme spiraler Porenanordnung. Oben: gerader Verlauf der Poren und Anordnung der (6) Porenreihen in zwei Spiralsystemen, deren linkswendige flacher, die rechtswendige steiler ist.

Unten: Drehungsweise des Fadens bei zwei entgegengesetzten Bewegungsrichtungen (der Pfeil auf dem Zylinder bezeichnet die Bahn, welche ein beliebiger Punkt bei der Rotation beschreibt).

sehen zu haben, so ist doch das Eine wohl sicher, daß die Poren in irgendeiner näheren Beziehung zu der von ihm gesehenen unsymmetrischen Spiralstruktur stehen und nicht eine Quincunxstellung aufweisen.

Die Gallertporen der Oscillarien sind an den Algenfäden in spiraler Anordnung verteilt.

Der Übersichtlichkeit halber sei davon ausgegangen, daß die Poren in einfacher Spirale um den Algenfaden angeordnet seien. Damit soll jedoch in keiner Weise behauptet werden, daß irgend-

welche sachlichen Gründe für das tatsächliche Vorhandensein einer einfachen Porenspirale sprächen. Es scheint vielmehr gerade aus den Angaben von CORRENS hervorzugehen, daß es stets deren mehrere sind, und KOLKWITZ meint, „daß an einem Faden . . . mehrere hundert Linien im Umfang aufsteigen“ (S. 429). Wiederholt man nun die früher angestellten Überlegungen über den Beginn der Bewegung nach dem ersten Austritt der Gallertfäden, so kommt man tatsächlich zur Ableitung einer Rotation des Fadens. Heben die Gallertfäden, welche in links vorwärts gewundener Spirale angeordnete Poren verlassen, den Algenfaden an, so ist beim Vorwärtsskippen das Ausweichen nicht einfach in axialer Richtung zu erwarten, sondern es stellt sich zugleich eine Beschleunigung in der Richtung senkrecht zur Porenspirale ein. Der Algenfaden wird also zugleich mit der Vorwärtsbewegung auch in eine Rotation versetzt, deren Richtung durch den Verlauf der Spirale bestimmt ist, und die im vorliegenden Falle also rechts vorwärts erfolgt. Die Annahme der spiraligen Porenanordnung genügt also zur Ableitung einer Rotation entgegengesetzt dieser Spiralenordnung.

Veranlaßt man irgendwie den Algenfaden, seine Bewegungsrichtung umzukehren, so erfolgt bei der Rückwärtsbewegung naturgemäß wieder eine Rotation. Auch diese Rotation ist durch den Verlauf der Porenspirale morphologisch festgelegt; auch sie erfolgt entgegengesetzt dem Verlaufe der Porenspirale, in vorliegendem Falle also links rückwärts. Da nun die Porenspirale bei Vorwärts- und Rückwärtsbewegung die gleiche bleibt, so muß auch die Spirale, die ein beliebiger Punkt der Fadenoberfläche beschreibt, die gleiche bleiben. Umkehr der Bewegungsrichtung hat also Umkehr der Rotation auf der gleichen Bahn zur Folge. Betrachtet man die Richtung der Rotation jeweils im Sinne der positiven Lokomotion, so erfolgt stets eine Drehung im gleichen Sinne.

Bei der theoretischen Ableitung der Rotation eines Algenfadens durch Annahme spiralig angeordneter Gallertporen oder schräggestellter Gallertporen ergibt sich also zunächst eine Übereinstimmung der resultierenden Bewegung. Erfolgt dagegen Bewegungsumkehr, so verhalten sich beide Möglichkeiten verschieden. Die unmittelbare Beobachtung des sich bewegenden Algenfadens muß entscheiden, welche der beiden Ableitungsmöglichkeiten tatsächlich realisiert ist. „Die einen Oscillarien drehen links, die anderen rechts, den Faden aufsteigend gedacht. Für ein- und dieselbe Spezies ist die Drehungsrichtung konstant, z. B. für *Oscillaria princeps* von 3 Standorten . . . links, für *Oscillaria Frölichii* var. *fusca* von

6 Standorten und für die meisten anderen Formen rechts“ (CORRENS S. 141).

Es ist selbstverständlich, daß bei der Annahme der Rotation infolge des Schleimaustrittes durch schiefe Poren ein Teil der Fäden in rechtswendiger, ein Teil in linkswendiger Phase sich befinden würde. Im Gesamtbild würde dabei zunächst der Mangel einer morphologisch fixierten Rotationsrichtung hervortreten. Das widerspricht der direkten Beobachtung. Die Annahme einer Rotation infolge von Gallertaustritt durch schiefe Poren läßt sich also mit den beobachteten Tatsachen nicht vereinigen. Als einzige Erklärungsmöglichkeit bleibt nur noch die Annahme der Rotation durch spiralgige Anordnung der Poren. Und daß eine solche vorhanden sei, scheint ja durch den morphologischen Nachweis einer Spiralstruktur im Membranbau gestützt zu werden.

Durch die morphologisch fixierte Anordnung der Poren ist auch die Art der Rotation für jede Spezies festgelegt (Theorie der Porenspirale).

Nun wäre noch daran zu denken, daß spiralgige Anordnung und schiefe Richtung der Poren nebeneinander vorkommen. Bei Annahme des Vorhandenseins schiefer Poren außer ihrer spiralgigen Anordnung würde die Bewegung in der einen Richtung durch die Neigung der Poren unterstützt, in der entgegengesetzten Richtung gehemmt werden. Die Beobachtung lehrte aber, daß die Bewegung in beiden Richtungen gleich rasch erfolgt. Die Poren können also auch nicht in der Transversalebene schief zur Radialebene gelegen sein, sondern sie müssen wie in der Transversalebene, so auch in der Radialebene gelegen sein.

Die Achse der Gallertporen bei den Cyanophyceen ist radiär gerichtet.

Dabei ist es theoretisch belanglos, ob die Poren als längere radiäre Kanäle die Membran durchbrechen, oder ob sie, was bei der geringen Wandstärke der Oscillarien näher liegt, nur kurz sind, und daher überhaupt kaum eine richtungsbestimmende Funktion besitzen können; entscheidend dafür ist naturgemäß das Verhältnis von Membrandicke und Porenweite.

Aus dem Nachweise eines radiären Austrittes der Gallertfäden ergibt sich des weiteren auch eine Bestätigung dafür, daß die Bewegungsachse der kriechenden Oscillarien, also die Längsachse der Algenfäden senkrecht auf der primären Austrittsrichtung der Gallert steht, was früher nur bedingungsweise angenommen werden konnte.

Von einem gewissen Interesse ist es vielleicht, auch über den

Verlauf der Porenspiralen in diesem Zusammenhange zu einer Vorstellung zu gelangen. Bei früherer Gelegenheit wurde gesagt, daß sich auf dem Oscillarienfaden nicht nur eine Porenspirale befände, sondern deren mehrere, und daß bei der unmittelbaren Betrachtung geradezu ein Maschenwerk einzelner, jedenfalls zu den Poren in engster Beziehung stehender Felder, nachzuweisen ist. Diese Maschen aber lassen eine Anordnung nach zwei einander kreuzenden Spiralen erkennen. Es ist also zu ermitteln, welche dieser Poren miteinander physiologisch enger verknüpft sind, und welches der beiden Spiralsysteme für die Bewegungserscheinungen größere Bedeutung erlangt. Auch hier genügen die früher herangezogenen Mitteilungen von CORRENS, um zu einem Resultat zu gelangen. Ist ein Oscillarienfaden rechtswendend, so mußte eine Anordnung der Poren in linkswendiger Spirale angenommen werden. Für die linkswendige Maschenspirale fand aber CORRENS einen Neigungswinkel von  $18^{\circ}$ — $25^{\circ}$  gegen die Transversalebene des Fadens gegenüber einem Winkel von  $40^{\circ}$ — $33^{\circ}$  für die rechtswendige Spirale. Daraus geht hervor, daß die flachere Spirale der Poren, bzw. der Membranmaschen, für die Bestimmung der Rotationsrichtung entscheidend ist. Der Grund für dieses Verhalten ist ohne weiteres ersichtlich. Die austretenden Gallertfäden werden bestrebt sein, möglichst parallel zueinander zu verlaufen, weil sie sich dann am wenigsten gegenseitig stören. Beim Umkippen werden sie diese relative Lage zueinander möglichst zu bewahren suchen; sie werden sich dann am wenigsten stören, wenn sie möglichst im rechten Winkel zur Porenspirale verlaufen. Schließlich bringt es die Vorwärtsbewegung des Algenfadens mit sich, daß die Gallertfäden bestrebt sein werden, sich möglichst in die Richtung der Bewegungsachse einzustellen. Alle diese günstigsten Bedingungen sind am besten erfüllt, wenn die Gallertfäden die von der flacheren Porenspirale abhängige Anordnung annehmen.

Die Rotation der Oscillarien erfolgt bei Anordnung der Poren in zwei sich kreuzenden Spiralsystemen entgegengesetzt den flacheren dieser Spiralen.

### Die Pendelbewegung.

Das Verhalten der Schleimfäden auf dem sezernierenden Oscillarienfaden bietet den Anschluß für die Erklärung einer sehr merkwürdigen Bewegungserscheinung der Cyanophyceen, nämlich für das Pendeln. Unter Pendelbewegung wird die Tatsache verstanden, daß nur unvollständig angeheftete Cyanophyceenfäden eigenartige Schwingungen

ausführen, welche den Bewegungen eines Kreispendels entsprechen; der pendelnde Fadenteil beschreibt dabei einen mehr oder weniger deutlich erkennbaren Kegelmantel oder Trichter.

Über die Entstehung des Pendels oder der Trichterbildung werden verschiedene Angaben gemacht. Nach CORRENS sind beide durch zwei Faktoren bedingt: „a) durch eine oft sehr geringe aber fixierte Krümmung der Enden, b) durch den Widerstand des Wassers“ (S. 142). Außerdem „müssen Spannkraften im Faden arbeiten, welche die Pendelungen hervorrufen und deren Schwingungsweite vorwiegend bestimmen“ (SCHMID, S. 349); als Vergleich werden die Bogenbildungen auf terminalen Reiz angeführt. „Das Pendeln ist nur als Wirkung des kontraktiven Zellfadens zu begreifen“ (SCHMID S. 377). Die Beziehung der Gallertsekretion zum Pendeln scheint dem gegenüber noch keine weitere Erörterung gefunden zu haben.

Was zunächst den Widerstand des Wassers als Ursache der Pendelbewegung anlangt, so ist es wohl nicht unmöglich, daß derselbe eine gewisse Rolle zu spielen vermag. Vielleicht genügt die Reibung mit dem Wasser schon, um die Spitze des elastischen Fadens dann, wenn sie nicht am Boden festgeklebt ist, aus der Bewegungsachse zu drücken. Aus der Kombination dieser Beschleunigung und der Rotationsbeschleunigung ergibt sich dann eine Resultante, welche eine mit der Rotation keineswegs unbedingt synchron verlaufende Kreisbewegung des Fadenendes veranlaßt. Daß dieser Möglichkeit aber eine Hauptrolle bei der Entstehung des Pendelns zukommt, ist zum mindesten wenig wahrscheinlich.

Weiterhin liegt es auf der Hand, daß beim Rotieren eines am Ende leicht umgebogenen Zylinders dieses Ende einen Kegel beschreiben muß. Dabei ist es belanglos, ob die Krümmung morphologisch präformiert ist, oder ob sie durch eine Kontraktionserscheinung des Fadens selber hervorgerufen wird.

Die Mehrzahl der direkten Beobachtungen scheint sich mit diesen Erklärungsweisen in Einklang bringen zu lassen. Die Schwingungsweite ist „abhängig von der Geschwindigkeit der Bewegung, also von der Stärke der Achsendrehung“, ebenso „von der Länge des freien, nicht haftenden Endes“. „Ein lebhaft drehend vorwärts wandernder Faden kann ganz ohne Pendeln sein, wenn er der ganzen Länge nach mit dem Bewegungsschleime an der Unterlage gehalten wird. . . . Ich sah Fäden, die nur mit einem Drittel ihrer Länge die Unterlage berührten, zwei Drittel war freies Ende und pendelte in weiten Bögen.“ „Das nachwandernde Ende . . . wird fast immer

Gelegenheit haben festzukleben, es pendelt meist nicht. Aber es kommt vor, daß auch dieser Fadenteil pendelt mit geringer Schwingungsweite“ (SCHMID S. 348).

Außer den genannten, mehr oder weniger von der Ortsbewegung abhängigen Gründen für das Pendeln, scheint theoretisch auch ein Pendeln ohne fortschreitende Bewegung möglich zu sein. Schwebt ein Algenfaden vollkommen frei im Wasser, so ist nicht unbedingt anzunehmen, daß er durch den allseitig gleichmäßig erfolgenden Gallertaustritt irgendwie bewegt wird, zumal da die Reibung zwischen Gallert und Wasser sehr gering ist. Stellt man sich aber vor, daß der Faden an irgendeiner Stelle irgendwie locker befestigt sei, so erscheint das Auftreten von Bewegungen selbstverständlich. So wäre zu vermuten, daß ein Algenfaden, der nur mit einem Ende locker an der Unterlage haftet, durch die ausströmende Gallert aus seiner Lage entgegengesetzt der Richtung des am weitesten spitzwärts austretenden Schleimes herausgedrängt und zugleich allmählich in Rotation versetzt wird. Dasselbe würde natürlich auch in gewissem Umfange gelten, wenn der Faden nicht nur mit seiner Spitze, sondern mit einem größeren Teile seiner Länge an der Unterlage haften würde. Vielleicht erklärt sich so die wiederholt gemachte Beobachtung, daß „der Faden von *O. curviceps* vorher pendelt, bevor er zu wandern beginnt“ (SCHMID S. 348).

Weitere Aufschlüsse über die Natur des Pendelns werden vielleicht die Versuche über die Pendelbewegung an der Wasseroberfläche haftender Oscillarienfäden zu geben vermögen. Bei einem am Oberflächenhäutchen hängenden Faden „pendelt nur das eine Ende beachtenswert, und zwar ruckweise; aber der Fußpunkt liegt nicht, wie beim bewegenden Faden, auf der vorderen Hälfte des Fadens, sondern in nur geringer Entfernung vom Ende, das nicht pendelt oder genauer gesagt, dessen Pendeln von der schwingenden Hauptlänge des Fadens bestimmt wird“. „Das kreisende Pendeln ist hier sehr bezeichnend“ (SCHMID S. 349). Hier scheint es sich um das Entstehen von Spannungsdifferenzen im Gallertüberzuge eines Algenfadens zu handeln, die sich ruckweise lösen und zu einem seitlichen Abdrängen führen, während die Länge des Fadens und der geringe Widerstand des Oberflächenhäutchens eine axiale Progression nicht zustande kommen lassen. Jedenfalls dürfte für das Pendeln hierbei sicher nicht die Ortsbewegung als veranlassendes Moment in Betracht kommen, sondern vielmehr schon der Austritt der Gallertfäden selber bedeutungsvoll sein.

Die Pendelbewegung ist weitgehend unabhängig von der fortschreitenden Bewegung und wird unmittelbar von der Gallertausscheidung selbst bestimmt.

### Die Aberration.

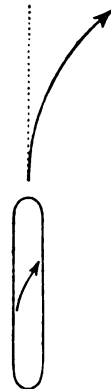
Aus der Tatsache, daß die kriechenden Oscillarien sich zugleich um ihre Längsachse drehen, lassen sich noch andere Bewegungserscheinungen erklären, deren Zustandekommen durch das Vorhandensein der Rotationsbewegung ermöglicht oder bedingt ist.

Von dem fliegenden Geschosse her ist es wohl bekannt, daß ein um seine Achse rotierender Körper keineswegs seine Bahn vollkommen innehält. Das mit Rechtsdrall versehene Geschloß, das sich also von links nach rechts um seine Achse dreht, weicht im Sinne seiner Drehungsrichtung aus der geraden Flugbahn ab. Es besitzt demnach auch eine rechtswendige Flugbahn.

Analoge Verhältnisse sind auch bei der kriechenden Oscillarie anzunehmen. Auch der Oscillarienfaden wird also eine Abdrängung aus der geraden Fortbewegungsrichtung erfahren müssen, wenn er keinerlei äußeren Reizen ausgesetzt wird. Die Folge davon wäre, daß eine rechtswendige Oscillarie auch als Gesamtbahn eine rechtswendige Kurve beschreiben müßte.

Die unmittelbare Beobachtung hat das bereits feststellen können. „Der bogenförmige Verlauf ist . . . eine für die Bewegung durchaus regelrechte Erscheinung. Jeder Oscillarienfaden bewegt sich, auch im frischbeweglichen Zustande und, wie ich übersehe, ungereizt durch chemische oder physikalische Umstände, bogenförmig“ (SCHMID S. 351). „Die Richtung der Bögen, bei *O. curviceps* rechtswendiger Richtung, ist abhängig von der Achsendrehung. *O. curviceps* dreht sich von links nach rechts in die Achse. . . . Die Beobachtung der Bogenbewegung auf Agar ist sehr leicht anzustellen und ermöglicht in bequemer Weise die Bestimmung der Drehungsrichtung“ (S. 355).

Die Aberration kriechender Oscillarienfäden aus ihrer geraden Bewegungsbahn im Sinne ihrer Rotationsrichtung erfolgt automatisch.



Textfig. 5.

Schema zur Darstellung der gleichsinnigen Rotations- und Aberrationsrichtung.



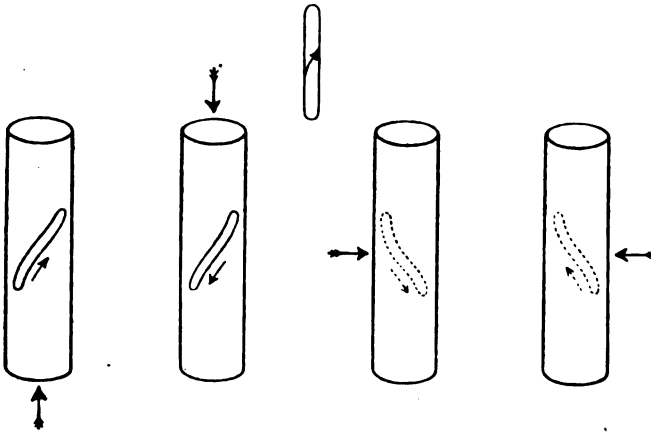
Der Krümmungsgrad der beschriebenen Bahn hängt naturgemäß ab von der Geschwindigkeit der Fortbewegung. Er wird bei größerer Geschwindigkeit sinken, bei geringerer steigen. Ebenso hängt er ab von der Verquellungsweise der Bewegungsgallert. Bei jungen Algenfäden mit rascher Gallertproduktion und leicht verquellender Gallert wird also eine geringere Neigung zur Aberration auftreten, als bei älteren Fäden. Das ist schon nach der direkten Beobachtung ermittelt worden (SCHMID).

Wahrscheinlich unabhängig davon ist aber die Vorliebe alternder Fäden, in Bogen-, Schleifen- und Zopfbildung überzugehen, die im gleichen Zusammenhange von SCHMID genannt wird. Hier kann es sich zwar auch um Folgen langsamerer Ausscheidung eines zäheren Schleimes handeln. Die fraglichen Ungleichmäßigkeiten der Bewegungsbahn beruhen im übrigen aber nicht auf rein physikalischer Grundlage, wie das bei der Aberration der Fall ist. Sie entstehen durch ungleichsinnige Bewegung verschiedener Fadenteile, die aus irgendwelchen Gründen, etwa wegen der Zähigkeit der Gallert, vielleicht auch wegen gesunkener Elastizität der Fäden, sich nicht ausgleichen können. Es handelt sich also nicht um regelmäßige Krümmungen, sondern um unregelmäßige Stauchungserscheinungen, wie sie auch bei heftig gereizten Fäden häufig zu beobachten sind. Besonders häufig sind sie bei *Nostoc*, da hier keine Elastizität des Fadens der Krümmung entgegentritt<sup>1)</sup>.

Nur als Sonderfälle der Aberration sind die Bewegungserscheinungen zu betrachten, welche unter gewissen abweichenden Verhältnissen der Umwelt zustande kommen können. Hierher gehört „das schraubenförmige Aufsteigen der Oscillarien in Röhren“ und die Tatsache, daß „Oscillarien den Windepflanzen ähnlich befähigt“ sind, „an dünnen Stützen emporzuklettern“ (SCHMID S. 357). Im

<sup>1)</sup> Die Feststellung, daß auch *Nostoc* zum Übergang in Kreisbewegung neigt, läßt den Verdacht aufkommen, daß auch hier eine spiralige Anordnung der Poren vorliegt, nur wegen der Perlschnurform keine ausgesprochene Rotation zustande kommt. Bei *Nostoc* beginnen die anfangs geraden Fäden nach einigen Tagen „bogenförmige Bewegungen auszuführen. Die Bogen haben anfangs einen großen Radius, der aber später kleiner wird. . . Einzelne Fäden beschreiben schließlich vollkommene Kreise. . . Die Bildung solcher Drehfäden wird durch senkrecht von oben oder von unten auf die Kultur fallendes Licht gefördert. . . , während stark von einer Seite einwirkendes Licht die Hormogonien in eine bestimmte Richtung lockt und die Bildung der Kreise verhindert“ (HARDEY S. 191). Daß hierfür eine spiralige Porenanordnung als bestimmend anzunehmen sei, ist naturgemäß nur als Hypothese anzusehen und sei mit größtem Vorbehalte erwähnt, da keinerlei direkte Bestätigungen dafür vorliegen.

ganzen handelt es sich also hierbei um das Kriechen auf der Außenseite von Cylindern oder auf der Innenseite von Hohlzylindern von verschiedener Dicke. Von den verschiedenen dabei in Betracht kommenden Möglichkeiten ist von weiterem Interesse wohl nur das Emporklettern an dünnen Cylindern. Wie schon SCHMID beobachtete, erfolgt hier nicht ein direktes, achsenparalleles Aufsteigen, sondern die Oscillarie windet sich in einer Spirale um den bekrochenen Cylinder auf. Die Richtung der Spirale wird durch die Anfangsrichtung des Algenfadens bestimmt. Dabei hat es den Anschein,



Textfig. 6. Schema zur Darstellung des Zusammenhanges von Rotations- und Windungsrichtung beim Emporklettern an einem Zylinder. Der außenstehende Pfeil deutet das Herantreten des Algenfadens an den Zylinder an; außer den achsenparallel herantretenden Fäden nehmen auch schräg herantretende den gleichen Weg; die punktierte Lagerung kommt praktisch kaum vor.

als ob die Spiralenbildung im Sinne der Rotation die Regel bildet. Hiervon kann man sich besonders leicht und schön überzeugen, wenn man das Verhalten der Oscillarien in einer mit *Vaucheria* verunreinigten Kultur beobachtet. Wenn dann die schlanken Vaucherienfäden nach einiger Zeit als feine mehr oder weniger vertikal aufsteigende Cylinder von der Unterlage emporgewachsen sind, beginnen die Oscillarien, an ihnen in die Höhe zu klettern. Die Aufwindung der Oscillarien erfolgt dann in einer Spirale im Sinne ihrer Rotation. Nur einmal beobachtete ich unter sehr vielen Fällen eine der Rotationsspirale entgegengesetzte Windungsspirale. Der Grund für dieses gleichmäßige Verhalten mag darin zu suchen sein, daß bei einer der Rotationsspirale entgegengesetzt gerichteten Windungsspirale Spannungen entstehen, welche einen Reiz auf den Oscillarien-

faden ausüben und seine Bewegungsumkehr veranlassen, während bei gleichgerichteten Spiralen solche Störungen ausbleiben. Schließlich können die ursprünglich um eine *Vaucheria* aufgewundenen Oscillarien sich auch gegenseitig so weit stützen, daß sie noch jenseits des Endes des Vaucherienfadens zusammenhalten. So entstehen frei emporragende, im Sinne der Rotation aufgewundene Oscillarienzüge, welche geradezu den Eindruck zierlicher, gedrehter venezianischer Säulen machen.

### Die Gallertbewegung.

Der Weg, welchen der einzelne Gallertfaden zurücklegt, und die Lage, welche er als Ganzes einnimmt, ist bei Erörterung der Bewegungsmechanik bereits kurz charakterisiert worden. Die Komplikation durch die Rotation macht es wünschenswert, darauf nochmals zurückzukommen.

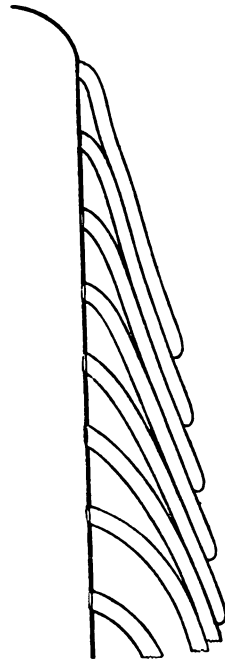
Der austretende Gallertfaden dehnt sich durch Quellung vorwiegend in seiner Längsachse aus. Die Richtung, in welcher er dabei vordringt, ist zunächst die radiale. Den Widerstand des Wassers vermag er leicht zu überwinden; die dabei entstehende Reibung scheint nur sehr gering zu sein. Trifft der Gallertfaden auf einen festen Gegenstand, so haftet er durch Adhäsion daran an. Erfolgt eine weitere Streckung, so ist nunmehr die Reibung so groß, daß nur ein Teil der Fadenverlängerung durch Weitergleiten auf der Unterlage ausgeglichen wird, während ein anderer durch Verschiebung der Austrittsstelle in Erscheinung tritt. Dreht sich der Algenfaden, so wird der Gallertfaden beim Vorwärtsschieben um den Algenfaden spiralg aufgewickelt, wobei sich sein Hinterende dann in Fortsetzung dieser Spirale allmählich rückwärts verschiebt. Gelänge es also, das hintere Ende des Schleimfadens irgendwie zu markieren, so müßte man sehen können, daß dasselbe sich auf dem Algenfaden entgegengesetzt von dessen fortschreitender (positiver) Bewegung rückwärts (negativ) bewegt. Nun ergibt es sich ganz von selbst, daß bei der Aufwicklung der Gallertfäden um den Algenfaden die Anfangsteile der Gallertfäden am weitesten nach innen, die Endteile am weitesten nach außen zu liegen kommen. Bringt man also auf der Außenseite der Gallerthülle kleine Marken an, so zeigt deren Bewegung zugleich die Bewegung der Endabschnitte der einzelnen Schleimfäden an. Dahinzielende Versuche sind wiederholt durch Ankleben von Tusche oder Karminkörnchen oder dgl. auf der äußeren Gallertoberfläche gemacht worden, zuletzt besonders ausgiebig von FECHNER. Ausdrücklich betont sei, daß durch diese

Körnchenmethode nach dem Gesagten nicht Verlauf und Bewegung des einzelnen Gallertfadens zur Darstellung gebracht werden kann, sondern nur die Bahn, welche die Endabschnitte vieler Gallertfäden beschreiben.

Es braucht, wie eingangs schon angedeutet wurde, nicht besonders hervorgehoben zu werden, daß die Klebrigkeit der Schleimfäden sich nicht nur gegenüber der Unterlage oder gegenüber etwa im Medium suspendierten Substanzbrocken, wie Tusche, Karminkörnchen u. a. äußert. Selbstverständlich haften auch die verquellenden Fäden aneinander fest. Diese gegenseitige Verklebung ist es ja schließlich, welche die ursprünglich einzeln heraustretenden Schleimsäulen soweit verbindet, daß sie nicht mehr voneinander zu unterscheiden sind und eine einheitliche Schleimhülle zu bilden scheinen. Die Fähigkeit und Neigung der Schleimfäden miteinander zu verkleben, muß nun theoretisch zu gewissen Unregelmäßigkeiten im Bau des Gallertüberzuges führen können. Das wird dann in Betracht kommen, wenn austretende Fäden von verschiedener Ausdehnungsgeschwindigkeit aufeinander treffen und miteinander verkleben.

Während die Oberfläche einer Kugel im Quadrate zunimmt, nimmt das Volumen im Kubus zu. Bei einem quellenden Schleimfaden von mehr cylindrischer Gestalt ist der Unterschied bei weitem nicht so groß, doch ist auch hier die Oberflächenzunahme geringer als die Volumenzunahme. Außerdem ist wohl anzunehmen, daß die Neigung zur Wasseraufnahme bei der frisch austretenden Schleimschubstanz größer ist als bei derjenigen, welche schon in gewissem Umfange verquollen ist. Das heißt mit anderen Worten, daß ein frisch austretender Schleimfaden rascher an Länge zunimmt als ein älterer.

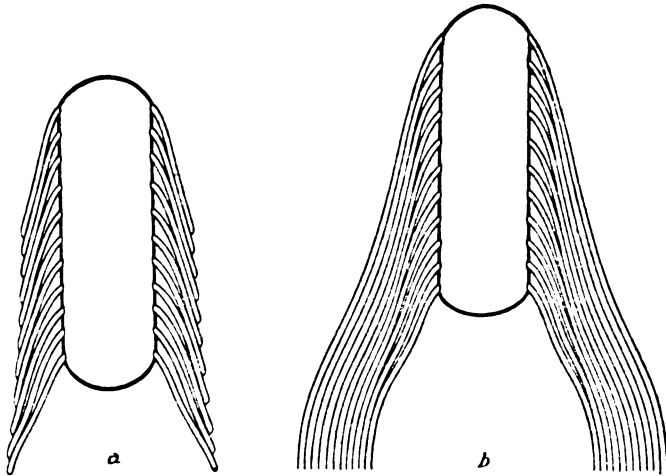
Verfolgt man nun die Zusammensetzung einer Gallerthülle von innen nach außen, so findet man, daß innen junge rasch zunehmende, außen ältere langsamer zunehmende Abschnitte der Gallertfäden liegen. Es ist also selbstverständlich, daß eine Spannungsdifferenz zwischen Außen- und Innenseite des Gallertmantels besteht. Der



Textfig. 7.  
Schema des Austritts  
und der Verklebung der  
Gallertfäden.

Außenteil mit seiner geringeren Ausdehnung wird den Innenteil an seiner stärkeren Ausdehnung zu hindern suchen. Die Folge davon müssen Stauchungen des Innenteiles sein. Diese wiederum müssen dazu führen, daß aufeinanderfolgende Schichten miteinander einen weniger spitzen Winkel zu bilden suchen, daß also der Gallertmantel nach außen auszuweichen sucht.

Ist das zur Rede stehende Hormogonium kurz, so wird sein umhüllender Gallertmantel demnach theoretisch keinen Cylinder bilden, sondern einen Hohlkegel. Für die Verschiebung angeklebter Fremdkörper muß sich dann mit zwingender Notwendigkeit theoretisch



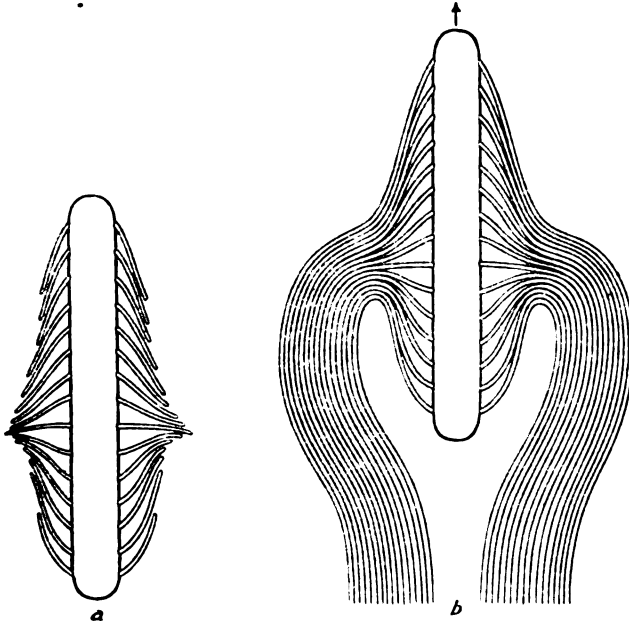
Textfig. 8.

Schema des Verlaufes der Gallertfäden bei einem kurzen Hormogonium (nur zwei Porenreihen sind angenommen; von der Rotation ist abgesehen). a) Bei Beginn der Lokomotion, b) während der Lokomotion: Bildung der Gallertspur.

ergeben, daß sie in zwei anfänglich schräg vom Organismus nach hinten zu abspreizenden Linien erfolgt. Für Cyanophyceen ist etwas Derartiges anscheinend noch nicht beschrieben, da Anklebeversuche an *Nostoc* scheiterten.

Viel komplizierter wird die Sache dann, wenn der Algenfaden länger ist. Rein konstruktiv ergibt sich, daß die einzelnen Schleimfäden bei der „Kegelbildung“ in immer stumpferem Winkel gegen die Algenoberfläche hervortreten werden; schließlich sind sie in der Transversalebene gelegen. Weiter darauffolgende werden sogar durch die Verklebung und die sich daran anschließenden Spannungsdifferenzen vorwärts gezogen, so daß im hinteren Teil des Hormogones die Fäden nach vorn, also entgegengesetzt der Bewegungs-

richtung verlaufen. Am Hinterende des Algenfadens müßte dann eine der Schleimbewegung am Vorderende entgegengesetzte Verschiebung der Schleimsäulen erfolgen. Die unmittelbare Beobachtung mit Hilfe des Tuscheverfahrens zeigt, daß tatsächlich das Hinter-



Textfig. 9.

Schema des Verlaufes der Gallertfäden bei einem längeren Hormogonium (nur zwei einander gegenüberliegende gerade Porenreihen sind angenommen; zwischen den gezeichneten Gallertfäden sind weitere weggelassene eingeschaltet zu denken). a) Bei Beginn der Lokomotion: deutliche Interferenzzone (die Verbindungslinien zwischen homologen Gallertfädenenden entsprechen etwa den Bahnen transportierter Körnchen), b) während der Lokomotion: Scheidenbildung.

ende eines Cyanophyceenfadens eine der fortschreitenden Bewegung entgegengesetzt gerichtete Beschleunigung erhält.

Die antagonistischen Bewegungen der Gallert-hülle am vorderen und hinteren Ende längerer Oscillarienfäden entstehen automatisch durch Spannungsdifferenzen zwischen verschieden stark verquollenen Gallertfäden.

Was für ein Hormogon mit einfacher Vorwärtsbewegung gilt, gilt natürlich in gleicher Weise für ein solches, das sich um seine Achse dreht. Konstruktiv kann man sich ein Bild vom Verlaufe der Gallertfäden machen, wenn man sich das für die einfache Be-

wegung entworfene Bild spiralg um einen Cylinder aufgerollt denkt. Umgekehrt kann man sich aber stets auch von jedem schraubend vorrückenden Hormogon die Gallertfäden in eine Ebene abgerollt denken. Aus rein zeichnerischen Gründen sollen dabei nur die Fäden zur Darstellung gebracht werden, welche aus Poren, die in zwei, um  $180^\circ$  gegeneinander verschobenen Spiralen stehen, austreten; bei zahlreichen Spiralen würde das Bild naturgemäß nur eine Wiederholung der gleichen Anordnung ergeben.

Überträgt man das für die Verhältnisse an längeren Algenfäden ermittelte Ergebnis auf einen derartigen sich schraubig bewegenden Cyanophyceenfaden, so müßte sich auf demselben die Richtung der Schleimbewegung nach einer gewissen Länge ändern. Beim gewählten Beispiele einer rechtsdrehenden Oscillarie bleibend, müßte man also annehmen, daß im vorderen Teile des Algenfadens eine linkswendige Schleimbewegung, auf der Oberseite des Fadens also von links vorn nach rechts hinten zu beobachten wäre, im hinteren dagegen eine rechtswendige, also von links hinten nach rechts vorn. Wenn mit dieser Schleimbewegung Körnchen getragen würden, so müßten sich dieselben in der Interferenzzone zwischen beiden fortschreitenden Bewegungen sammeln und dort eine Art Gürtel bilden. Es bedarf nur des Hinweises auf die Arbeiten über Körnchentransport, besonders von CORRENS und FECHNER, um das tatsächliche Vorkommen derartiger antagonistischer Strömungen und solcher Ringbildungen durch exakte Beobachtungen zu belegen. Das Schema der Strömungsrichtungen allerdings, das FECHNER für solche Fälle angibt, würde mit den theoretischen Erfordernissen nicht ganz harmonieren. Während er die Wanderungsspirale mit stets gleichförmiger Höhe angibt, wäre nach der theoretischen Ableitung zu erwarten, daß ihre Windungshöhe nach dem Ringe zu dauernd abnimmt.

Verfolgt man rein konstruktiv den Verlauf der Schleimfäden bei einem noch längeren Hormogon, so findet man, daß sich auch bei der rückläufigen Bewegung wieder Spannungsdifferenzen einstellen. Auch diese führen zu einer Art von Wirbelbildung, bei welcher die Enden der Schleimfäden sich nahezu in der Transversalebene um das Hormogon schlingen. Aber da die Bewegung nicht von beiden Seiten darauf zuströmt, werden sich hier nur in mäßigem Umfange Körnchen sammeln können. Dieser Gürtel wird also vielleicht weniger durch die absolute Menge der angehäuften Körnchen, als dadurch, daß vor und hinter der zweiten Wirbelzone die Körnchen abtransportiert werden, sich bemerkbar machen. Hieran kann sich dann, zum mindesten theoretisch, noch ein zweiter Stauungsgürtel

anschließen und so fort. Das Auftreten wiederholter „Ringbildung“ bei Versuchen mit aufgeklebten Farbstoffkörnchen ist bei den Oscillarien oft genug beobachtet worden.

Die Ringbildung als solche kommt durch Stauungserscheinungen zustande. Die dafür maßgebenden Verklebungen führen zu Spannungsdifferenzen, die sich aber gelegentlich lösen werden und dabei ihre Anordnung ändern können. Es ist also anzunehmen, daß sich die Wirbel auch verschieben können. Die Wanderung der Tuscheringe am Faden hin und her, welche durch etwas Derartiges bedingt würde, ist vielfach beschrieben worden.

Die Interferenzonen zwischen den antagonistisch gerichteten Gallertbewegungen können sich durch Änderungen der Spannungsverhältnisse verschieben.

Ein Abstreifen des Tuscheringes wird dann erfolgen können, wenn er durch Verquellung des die Tuschekörnchen zusammenhaltenden Schleimes relativ weit geworden ist. Er gelangt dann in den Bereich vollkommen verquollener Gallert, welche in der Strudelzone sich vom Algenfaden dauernd entfernt und aus welchem der Algenfaden allmählich und gleichmäßig herauskriecht. Die geringere noch übrigbleibende Beeinflussung durch die apikalwärts gerichtete Bewegung der hinteren Schleimfäden kann dann jedenfalls durch den Widerstand an der Unterlage überwunden werden.

Schließlich findet auf diesem Wege auch die FECHNER'sche Annahme, daß die wirksame Kraft für die Fortbewegung vorwiegend auf die Endzellen beschränkt sei, eine gewisse Erklärung. Tatsächlich ist hier die in der Bewegungsachse wirksame Komponente der Schleimquellung am größten, da hier die Schleimfäden schräg genug verlaufen, um in wesentlichem Umfange vorwärtsschieben zu können. Daß bei Zerteilung des Algenfadens diese günstigste Lagerung der Schleimfäden immer wieder zustandekommen muß, ist selbstverständlich. Die Frage der Bewegungsrichtung der Teilstücke wird dadurch allerdings noch nicht ohne weiteres entschieden, da sie von verschiedenen Faktoren abhängig ist. Sie wird nicht nur durch die ursprünglich an der betreffenden Stelle wirksame Beschleunigung, sondern auch unter anderem durch den mechanischen Reiz bei der Durchtrennung beeinflusst werden.

Durch das Auftreten von Spannungen innerhalb der Gallert-hülle wird selbstverständlich auch die Bewegung gestört; verschwinden die Spannungen, so muß die Geschwindigkeit heraufgehen. Eine lebhaftete Erschütterung, der die Schleimhülle einer Oscillarie ausgesetzt wird, wird nun die Lösung innerer Spannungen zwischen



den einzelnen Schleimfäden zur Folge haben. Kleinere gegenseitige Störungen der Schleimfäden, durch welche immerhin ein Teil der Quellungsenergie verbraucht und so die Bewegung der Oscillarien gehemmt wird, können dabei ausgeglichen werden. Die Folge muß sein, daß ein trotz normaler Schleimproduktion träge kriechender Faden mit einem Schlage eine größere Geschwindigkeit entwickeln kann. Übermäßig lange braucht diese Geschwindigkeitsvermehrung nicht andauern, da mehr oder weniger rasch sich neue störende Spannungsverhältnisse einstellen werden. „Man kann einem träge wandernden Faden von *O. curviceps* fast stets wieder zu einigen Minuten ansehnliche Bewegungstätigkeit verhelfen, wenn man das Präparat erschütterter, ein-, zweimal durch heftigen Schlag auf den Tisch, auf dem das Mikroskop steht“ (SCHMID p. 333). Nach dieser Auffassung stellt die Geschwindigkeitsvermehrung nach einzelnen Erschütterungen zunächst keine eigentliche biologische Reizbeantwortung dar, sondern einen rein mechanischen Vorgang. Ob außerdem eine Vergrößerung der Schleimsekretion infolge des Stoßreizes anzunehmen ist, muß dahingestellt bleiben; eine Notwendigkeit dafür scheint sich aus den Versuchen bisher nicht ergeben zu haben.

Demgegenüber kann die Summation zahlreicher rasch folgender Erschütterungen die Fortbewegung hemmen. Bei eine Stunde lang alle 5 Minuten heftig erschütterten Oscillarien „war die Bewegung stellenweise sehr schwach, im ganzen bedeutend geringer als im Anfang, jedoch waren auch einige regelrecht bewegliche Fäden zu sehen“ (SCHMID S. 336). „Die durch Stoß und Kontaktreize, z. B. öfters wiederholtes Rütteln, Klopfen usw. am Deckgläschen unter dem Mikroskope starr gewordenen Oscillarienfäden können nach einer kürzeren oder längeren Ruheperiode ihre frühere Reizbarkeit und Bewegungsfähigkeit wieder erhalten“ (HANSGIRG, zit. nach SCHMID S. 337). Hier liegt eine echte Reizbeantwortung auf mechanische (seismische) Reizung vor, die im Sistieren der Schleimabsonderung ihren Ausdruck findet. Nach einiger Zeit kommt dieselbe aber wieder in Gang, wenn auch die Nachwirkungsdauer der mechanischen Reizung manchmal recht lange zu währen scheint.

### Die Gallertscheide.

An dem schleimsezernierenden Oscillarienfaden werden dauernd vom Protoplasten neue Mengen quellbarer Substanz gebildet, ohne daß sich die Gallerthülle als Ganzes über einen gewissen Grad hinaus verdickt. Der Grund dafür liegt selbstverständlich in der

Gallertbewegung, welche die Gallertsubstanz von ihrem Entstehungs-orte wegströmen läßt. Da die Gallertsubstanz damit als solche nicht zum Verschwinden gebracht wird, ist es erforderlich, ihr weiteres Schicksal zu verfolgen. Als Objekt seien dabei die Verhältnisse bei einem längeren Oscillarienfaden herangezogen. Die Klärung der hier vorliegenden etwas verwickelteren Lage der Dinge ergibt dann von selbst die Deutung für die einfacheren Verhältnisse an kurzen Fäden (vgl. Textfig. 8 und 9).

Gelegentlich der Besprechung der Strömungsverhältnisse auf dem Oscillarienfaden mußte bereits einmal der Gallert gedacht werden, welche durch die Gallertbewegung in die Stauungszone gebracht und an dieser vom Algenfaden weggeschoben wird. Beim festgehaltenen Algenfaden, an welchem die Versuche über die Bewegung der Gallertsubstanz mit Hilfe des Transportes von Tuschkörnchen für gewöhnlich gemacht werden, tritt das nicht weiter hervor. Größere Bedeutung erhält diese sich allmählich entfernende Gallert beim kriechenden Faden.

Sowohl vom positiven wie in geringerem Umfange vom negativen Pole fließt die Gallert dauernd nach der Mitte zu, um dort in der Stauungszone zur Ruhe zu kommen. In der Stauungszone wird sich also ein etwas verdickter Ring von stärker verquollener Gallert um den Faden herum ansammeln.

Kriecht nun der Faden vorwärts, so wird dieser Ring durch die Reibung an der Unterlage gehemmt werden und sich daher rückwärts verschieben. Eine solche Verschiebung ist möglich, da er infolge seiner weiter fortgeschrittenen Verquellung einen etwas größeren Durchmesser besitzt, als die Gallerthülle des nachfolgenden Algenabschnittes. Während der Außenteil des Ringes zurückbleibt, wird von innen her neue Gallertsubstanz nachgeschoben, und auch diese verlangsamt dann nach außen zu ihre Bewegung gegenüber derjenigen des Algenfadens. Der gleiche Vorgang wiederholt sich dauernd in kontinuierlicher Folge. In Wirklichkeit ist es also kein einzelner Ring oder keine Reihe einzelner Ringe, was sich von der Stauungszone rückwärts über den Faden schiebt, sondern es ist eine zusammenhängende Schicht von ringförmigem Querschnitt. So entsteht in der Stauungszone eine zylindrische Scheide stärker verquollener Gallertsubstanz, aus welcher der Algenfaden allmählich herauskriecht, und welche er beim Herauskriechen dauernd weiter ergänzt.

Die Gallertscheide der Oscillarien entsteht durch das Abströmen der verquollenen Bewegungsgallert in der Stauungszone.

Aus der ganzen Genese der Gallertscheide ergibt sich, daß dieselbe mit dem Algenfaden oder dessen Überzug von fließender Bewegungsgallert nur in der Stauungszone in näherer Beziehung steht. Im übrigen umgibt sie das Hinterende des Fadens als eine schützende Hülle, ohne mit ihm unmittelbar verbunden zu sein. Nur dann ist es möglich, daß „durch eine Schwenkung des Fadens . . . der Schleim an einer Seite abgelöst“ wird (KOLKWITZ, S. 466). Besonders zu betonen ist, daß nach dieser Auffassung vor der Stauungszone eine gesonderte Gallertscheide nicht vorhanden sein kann, sondern daß sie erst durch Stauchung der rückläufigen Gallertfäden in der Stauungszone gebildet wird.

Versuche über das Verhalten der Körnchenströmung in Beziehung zur Scheidenbildung scheinen nur in geringem Umfange vorzuliegen. „In Indigowasser kriechende Fäden lassen hinter sich Stränge zurück aus zäher, etwas elastischer, farbloser, im Lichtbrechungsvermögen vom Wasser nicht wesentlich abweichender Substanz. Diese Stränge sind zuweilen direkt hinter den Fäden noch als Scheiden zu erkennen, sonst collabiert oder ausgezogen. Sie werden gewöhnlich nur durch die anhaftenden Indigoteilchen sichtbar, die hinter dem Faden zuweilen noch eine Strecke weit die spiralige Bewegung zeigen“ (CORRENS, S. 146).

Selbstverständlich braucht es keineswegs unter allen Umständen zur Bildung einer eigentlichen Gallertscheide zu kommen, also zur Bildung einer Röhre aus gallertiger Substanz, aus welcher der Algenfaden herauskriecht. Voraussetzung dafür ist ein geeignetes Verhalten der Gallertsubstanz bei ihrer Verquellung.

Wenn die verquellende Gallertsubstanz ziemlich rasch so viel Wasser aufnimmt, daß ihr innerer Zusammenhang gelockert wird, so wird sie nicht mehr imstande sein, eine eigentliche Gallertscheide zu bilden. Neigt die Gallert also zu rasch erfolgender vollständiger Desorganisation und zu Verschleimung und Lösung, so findet keine oder wenigstens nur eine sehr mangelhafte und unregelmäßige Scheidenbildung statt.

Oft genug werden demgegenüber die Gallertsubstanzen ein Verhalten zeigen, wie es schon eingangs bei Besprechung des Gallertmantels der Desmidiaceen erwähnt wurde. Die Gallert nimmt hier wohl auch reichlich Wasser auf, verliert dadurch aber keineswegs ihren inneren Zusammenhalt. Statt also nach außen hin allmählich zu verschleimen und sich zu lösen, bildet sie dort vielmehr eine scheinbar strukturlose, aber doch noch fest zusammenhängende „Hüllgallert“. Wenn man sich den Bau dieser Hüllgallert vorzustellen

versucht, so fühlt man sich an den Bau eines Badeschwammes erinnert. Bei diesem findet eine Volumenvergrößerung durch Wasseraufnahme statt, wenn er sich vollsaugt, und doch leidet der Zusammenhalt der organischen Grundsubstanz, des Spongengerüsts, dadurch keine Einbuße. Man kann sich nun vielleicht bildlich vorstellen, daß in ähnlicher Weise auch in der verquollenen Gallertsubstanz ein zusammenhängendes Wabenwerk organischer Substanz zwischen wasserhaltigen Hohlräumen erhalten bleibt. Der Unterschied gegenüber dem Badeschwamme ist nur der, daß die kolloidalen Waben durch das eingeschlossene Wasser direkt gespannt werden.<sup>1)</sup> Die Gallertsubstanz ist somit weich und plastisch, solange sie noch verquillt, und bildet eine elastische, bis zu einem gewissen Grade als widerstandsfähig zu bezeichnende Hüllgallert, wenn sie maximal verquollen ist. Und nur das Vorhandensein solcher Gallertsubstanzen kann zur Bildung eigentlicher Gallertscheiden durch die Cyanophyceen führen.

Von der Natur der Gallertsubstanz und des umgebenden Mediums hängt es also ab, ob überhaupt eine Scheidenbildung zustande kommt oder nicht. Neigt die Bewegungsgallert zu starker Verquellung, so wird die Gallertscheide nur sehr schwach entwickelt sein. Sie müßte fehlen, wenn die Bewegungsgallert in der Stauungszone sich vollkommen lösen würde. Hat die Bewegungsgallert nur ein beschränktes Quellungsvermögen und bleibt sie mehr oder weniger unverändert, wenn sie ihre maximale Verquellung erreicht hat, so wird sie eine deutlich erkennbare, relativ widerstandsfähige Scheide zu bilden vermögen. Diese Scheide wird auch noch erhalten bleiben, wenn der Algenfaden längst weitergekrochen ist, und wird den Weg zeigen können, welchen der Faden zurückgelegt hat.

Die zurückbleibende Gallertscheide der kriechenden Oscillarien bildet ihre Gallertspur.

Kriecht die Oscillarie bei der Vorwärtsbewegung aus ihrer Gallertscheide heraus, so übt sie nach hinten hin eine Art von Saugwirkung aus, etwa wie der Stempel, der im Pumpenrohr vorwärts gezogen wird. Diese Saugwirkung hat je nach den äußeren Umständen verschiedene Erscheinungen zur Folge.

Wenn der Oscillarienfaden sich im Wasser bewegt, so wird seine dünnwandige Scheide bald hinter dem Algenfaden durch den Druck des umgebenden Wassers zusammengepreßt werden, da der Druckausgleich von der Seite her leichter möglich ist, als durch Einströmen von Wasser vom Anfangsteile der Gallertscheide her.

<sup>1)</sup> Daß in Wirklichkeit die Dinge bei Kolloiden anders liegen, bedarf keiner besonderen Betonung.

Läßt man dagegen die Oscillarie in einem halbstarren Medium kriechen, also etwa in einem Gel von  $1\frac{1}{2}$ —5 prozentiger Gelatine, so kann keine Zusammenpressung mehr erfolgen. „Dabei entstehen wassergefüllte, sichtbar bleibende Kanäle, die gegen die Gelatine durch eine etwas stärker brechende Schicht allseitig abgegrenzt sind. Bei sehr alten Präparaten habe ich zuweilen die Grenze zwischen Gelatine und Kanal als Scheide gesehen, sichtbar gemacht durch die außerhalb und innerhalb wimmelnden Bakterien“ (CORRENS, S. 143). Die Saugwirkung als solche wird beim Kriechen in Gelatine naturgemäß nicht ausgeschaltet. „Die Kanäle sind durchschnittlich enger als die Fäden (z. B. um  $\frac{1}{5}$ ). Werden sie unter Wasser angeschnitten, so erweitern sie sich bis zur Breite des Fadens (und etwas darüber), wobei das Wasser einströmt . . . Das Wasser, das die geschlossenen Kanäle füllt, stammt (natürlich) aus der Gelatine. Schneidet man hinter einem kriechenden Faden den Kanal unter Indigowasser an, so strömen die Körnchen dem Faden nach, auch wenn die . . . geschilderte Wasserbewegung“, nämlich infolge des Anschneidens selber, „nicht mehr im Spiele sein kann“ (CORRENS, S. 143). Hebt man nachträglich die Ausschaltung des Seitendruckes wieder auf, so stellt er sich wie beim Kriechen in gewöhnlichem Wasser wieder ein. „Erwärmt man vorsichtig, so verschwinden die Kanäle in dem Augenblick, wo die Gelatine flüssig wird. War der Kanal aber mit Indigowasser gefüllt, so bleiben die Körnchen als Strang beieinander“, also innerhalb der zusammengepreßten Scheide aus Hüllgallert.

### Die Umkehr der Bewegungsrichtung.

Zu wiederholten Malen mußte bereits darauf hingewiesen werden, daß die Cyanophyceen in gleicher Weise vorwärts wie rückwärts zu kriechen imstande sind. Der Wechsel zwischen beiden Bewegungsrichtungen läßt sich am lebenden Objekt oft beobachten. Es fragt sich nun, wie dieser Wechsel in der Bewegungsrichtung zustande kommt, und wie er sich theoretisch mit den ermittelten oder angenommenen Daten vereinbaren läßt.

Die Bewegung wird durch Schleimsekretion hervorgebracht. Solange diese Schleimsekretion gleichförmig stattfindet, ist auch die vom Quellungsdruck des Schleimes erteilte Beschleunigung konstant; demnach muß die Ortsbewegung solange auch gleichförmig sein. Das gilt selbstverständlich nur bei konstanten Bedingungen in der Umwelt. Durch Änderung der physikalischen und chemischen

Bedingungen der Umwelt können die Quellungsverhältnisse des Schleimes beeinflußt werden und damit der Quellungsdruck und die durch ihn erteilte Beschleunigung sich ändern. Von den hierdurch bedingten Bewegungsänderungen sei vorerst abgesehen, da sie nur eine Änderung der Geschwindigkeit, nicht aber eine Änderung der Bewegungsrichtung hervorbringen können. „Auf Lichtreize wechselnder Intensität reagieren die Oscillarien durch Veränderung ihrer Geschwindigkeit. Bei Einwirkung schwächerer Intensität verlangsamte und bei Einwirkung stärkerer Intensität beschleunigt sich die Bewegung“ (NIENBURG, S. 192).

Die nächstliegende Erklärungsmöglichkeit für die Umkehr der Cyanophyceenfäden war diejenige durch Annahme einer andersgerichteten Schleimabsonderung. Damit wäre das Gleiche angenommen, wie es etwa bei den Infusorien bekannt ist, bei denen durch Änderung der Wimperschlagrichtung die Änderung der Fortbewegungsrichtung hervorgebracht wird. Die Anschauungen über die Mechanik der Fortbewegung nach der Schleimfadentheorie hat diese einfachste Deutungsweise bereits als unzutreffend ausgeschaltet, da ein unmittelbarer Zusammenhang der primären Austrittsrichtung des Schleimes mit der Bewegungsrichtung des Algenfadens abgelehnt wurde.

Eine weitere Möglichkeit der Erklärung für die Bewegungsumkehr läßt sich von dem Verlaufe der Gallertfäden am Algenfaden aus ableiten. Bei der Erörterung der Schleimbewegung hatte es sich herausgestellt, daß die Gallertfäden nicht am ganzen Algenfaden eine völlig gleiche Lage einnehmen, sondern daß sie im Vorderende mehr, nach der Mitte zu weniger gegen die Fadenachse geneigt stehen, und daß sie am Hinterende sogar vorwärts, entgegen der Bewegungsrichtung des Fadens, gerichtet sein können. Der Algenfaden erhält also unter normalen Verhältnissen durch die Schleimquellung an seinem Vorderende eine anders gerichtete Beschleunigung, als an seinem Hinterende.

Es liegt auf der Hand, daß Bewegungsrichtung und Geschwindigkeit abhängen von dem Verhältnis von positiver und negativer Beschleunigung. Wird dies Verhältnis von außen her beeinflußt, so muß das unter Umständen zu einer Bewegungsumkehr führen können. Eine Änderung des Verhältnisses zwischen positiver und negativer Beschleunigung würde beispielsweise dann eintreten, wenn etwa die Schleimsekretion aus den einzelnen Poren quantitativ verschieden verlief. Es sei daher die Annahme gemacht, daß der Algenfaden je nach der Stärke einer gegebenen Reizform seine Sekretion verändern könne. Wenn dann der Algenfaden in ein

gleichmäßiges Reizgefälle gebracht wird, so würde entsprechend der Richtung des Reizgefälles am einen Ende des Fadens eine stärkere, am anderen eine schwächere Schleimsekretion stattfinden müssen. Fände die stärkere Sekretion an dem schon vorher positiven Ende statt, so würde die Bewegungsgeschwindigkeit nur vergrößert werden. Fände sie dagegen am bisherigen negativen Ende statt, so würde dadurch die negativ wirkende Beschleunigung vergrößert werden. Das müßte zunächst einmal eine Verlangsamung der Bewegung zur Folge haben, die bei weiterer Vergrößerung der negativen Beschleunigung zur Sistierung der Bewegung, schließlich beim Überwiegen der negativen Beschleunigung zur Umkehr der Bewegung in die ursprünglich negative Richtung führen kann. Ob eine solche Unsymmetrie der Schleimabsonderung, derart, daß die durch die Einzelporen sezernierte Schleimmenge von einem zum anderen Pole des Algenfadens gleichmäßig abnimmt, tatsächlich vorkommt, muß dahingestellt bleiben. Die geringe Länge der Oscillarien und der geringe Abfall in einem gleichmäßigen Reizgefälle, der auf dieser Länge erfolgen könnte, macht die Annahme wenig wahrscheinlich. Jedenfalls aber ist die Ansicht mit der Theorie der Gallertfäden ohne weiteres zu vereinigen.

Einen Spezialfall der Möglichkeit ungleichmäßiger Schleimabsonderung stellt es dar, wenn man annimmt, daß durch geeignete Reize zeitweise vorübergehend die Schleimsekretion vollkommen oder weitgehend eingestellt wird. Wenn jetzt der Faden in ein sprunghaftes Reizgefälle gelangt und in einem Teile seiner Länge gereizt wird, in einem anderen aber ungereizt bleibt, so würde an der gereizten Stelle die Schleimsekretion mehr oder weniger weitgehend eingestellt werden, während sie an anderen, nicht gereizten Stellen in der alten Weise weiter erfolgt. Findet die Sekretionshemmung am negativen Ende statt, so wird dadurch nur die hemmende Wirkung der hinteren Schleimfäden aufgehoben. Die Bewegung könnte also höchstens beschleunigt werden. Findet die Sekretionshemmung in der Mitte des Algenfadens statt, so bleibt der Antagonismus vorwärts- und rückwärtstreibender Beschleunigung bestehen, und je nach ihrem Verhältnis wird Weiterbewegung in der ursprünglichen Richtung, Stillstand oder Umkehr der Bewegung resultieren müssen. Findet schließlich die Sekretionshemmung am Vorderende statt, so wird ein mehr oder weniger großer Teil der wichtigsten positiven Beschleunigung ausgeschaltet. Je nach dem Umfange der ausgeschalteten Partie wird also das Resultat wieder Verlangsamung, Hemmung oder Umkehr der Bewegung sein.

Bewegungsumkehr der Cyanophyceen kann durch vorübergehende partielle Hemmung der Schleimsekretion bedingt werden.

Durch das Verhalten bei partieller photischer Reizung (NIENBURG), wobei Verdunkelung als Reiz diente, scheint mir das theoretisch mögliche Vorkommen einer Bewegungsumkehr auf dieser Basis tatsächlich bestätigt zu sein. Aus diesbezüglichen Versuchen ging deutlich hervor, daß die Umkehrbewegungen der Oscillarien „einzig und allein auf die Helligkeitsverhältnisse zurückzuführen sind. Solange sich die Fäden im gleichmäßig hellen Licht befanden, krochen sie in den Versuchen in ein und derselben Richtung weiter. Wenn sie aus der hellen in eine dunkle Region geraten, wird die Bewegung sistiert, sobald ein kleinerer oder größerer Teil des Fadens verdunkelt ist. Darauf setzt eine Bewegung in umgekehrter Richtung ein, die den Faden in die helle Region zurückbringt“ (S. 170). Selbst länger dauernde Verdunkelung einer kurzen Spitze allein führte zu keiner Bewegungsumkehr, ebensowenig Verdunkelung beider Spitzen. Es ist also „klar, daß die Spitzen des Oscillarienfadens als besondere Perzeptionsstellen für den Lichtreiz nicht in Betracht kommen“ (S. 174). „Damit war die Frage: „Ist bei den Oscillarien die Lichtperzeption auf bestimmte Stellen beschränkt, oder sind wenigstens Stellen vorhanden, die für Lichtreize empfindlicher sind als andere?“ in negativem Sinne gelöst“ (S. 174). „Der Lichtreiz wird bei den Oscillarien nicht mit bestimmten Stellen ihres Körpers perzipiert, sondern der ganze Faden ist in gleicher Weise reizempfindlich“ (S. 192). Weitere Versuche ergeben „die Abhängigkeit der Geschwindigkeit von der Länge des verdunkelten Fadenstückes.“ „Der Reizerfolg bei konstanter Intensität ist abhängig von der Größe der gereizten Körperoberfläche“ (S. 178). „Der photische Reiz wirkt in erster Linie verlangsamt auf den Bewegungsmechanismus am peripheren Ende ein; erst hiernach kommt auf korrelativem Wege die Bewegung am negativen Ende zustande“ (S. 181). „Etwas tiefer kann man in das Problem der Leitung des Lichtreizes noch eindringen, wenn man versucht, eine Bewegungsumkehr der Oscillarien dadurch zu erreichen, daß man den größten Teil des Fadens von hinten beschattet und dabei die Spitze im Hellen läßt. Da festgestellt war, daß die Spitze nicht besonders reizempfindlich ist, und daß die Umkehrreaktion eintritt, wenn nur ein genügend großes Stück der Körperoberfläche gereizt wird, so konnte man bei diesem Versuch eine Änderung der Bewegungsrichtung erwarten . . . Trotzdem . . . änderte sich die Be-



wegungsrichtung nicht und auch in der Geschwindigkeit traten nur unwesentliche Schwankungen ein. Dieses Resultat, das bei Wiederholung des Versuches immer wieder eintrat, entsprach also nicht den Erwartungen . . ." (S. 181/82). Eine Erklärung dafür wird vergeblich gesucht, während sie nach den früher angestellten Erörterungen sich ganz von selbst ergeben würde. Das Fehlen einer Bewegungsverlangsamung, welche höchstens hervorzuheben wäre, erklärt sich dadurch, daß ja ein großer Teil des für die Bewegung ausgeschalteten Fadenteiles der fortschreitenden Bewegung entgegenwirkte, also durch die Beschattung in gewissem Umfange zugleich auch eine Beschleunigung erzeugt wurde.

Wenn vorher angenommen wurde, daß bei einem den Algenfaden partiell beeinflussenden Reize eine partielle Hemmung der Gallertsekretion stattfände, so folgt daraus von selbst, daß bei Ausdehnung dieses Reizes auf den gesamten Faden auch eine gesamte Hemmung der Gallertbildung eintritt. Hier wie dort ist dabei nicht an eine bleibende Sistierung der Gallertproduktion durch die neuen Bedingungen gedacht, sondern nur an eine vorübergehende durch den Einfluß der Faktorenänderung. Es sei also jetzt davon ausgegangen, daß eine vorübergehende Einstellung der gesamten Schleimsekretion durch äußere Reize oder innere Bedingungen veranlaßt worden sei. Es fragt sich, welchen Einfluß das auf die Gesamtbewegung haben wird.

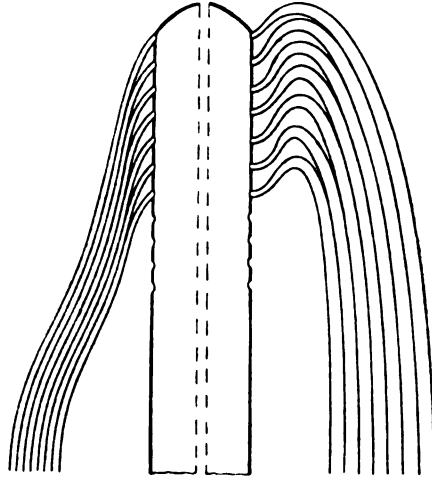
Zunächst einmal ist es selbstverständlich, daß mit dem Aufhören der Sekretion auch die Beschleunigung durch den Quellungsdruck allmählich erlischt. Die Fortbewegung in der alten Richtung muß also mit Sicherheit aufhören. Das ist aber nicht die einzige rein theoretisch zu erwartende Folge. Bei der Vorwärtsbewegung leistet die longitudinale Verquellung der Schleimfäden die motorische Arbeit; die geringe transversale Quellung spielt demgegenüber keine nennenswerte Rolle. Hört die Sekretion auf, so greift die Verquellung immer weiter auf die basalen Teile der Schleimfäden zurück. Durch diese Dickenverquellung wird eine Verschiebung der Fäden in der Richtung des geringsten Widerstandes erzwungen. Die Gallertfäden werden also am positiven Ende des Algenfadens durch die Transversalquellung nach vorn gedrängt und bilden nach dort eine geschlossene Schleimwand. Da bei der Bildung derselben wiederum die Richtung des Gallertfadenverlaufs geändert wird, würde die longitudinale Komponente des Quellungsdruckes der zuletzt verquellenden, der Membran genäherten Gallertteile geradezu in negativer Richtung angreifen. Im Wirbelgebiete werden die Gallert-

fäden auch weiterhin senkrecht zur Oberfläche des Algenfadens eingestellt bleiben können. Im Gebiete der negativen Beschleunigung werden die austretenden Schleimfäden durch den stärkeren Druck des vorwärts beschleunigenden Schleimes dauernd gestaucht; sie werden also, wenn die positive Beschleunigung nachläßt, diese Stauchung auszugleichen bestrebt sein. Durch die Ausgleichung würde also nunmehr eine stärkere negative Beschleunigung bedingt werden. Schließlich würde am negativen Ende selbst etwa dasselbe erfolgen, wie an dem positiven Ende, wenn auch wegen der Lage der neutralen Zone in geringerem Umfange. Außerdem werden am hinteren Ende die Gallertfäden nicht so leicht sich vollkommen zusammenschließen können, da sie

durch die umgebende Gallertscheide an der Änderung ihrer Lage weitgehend gehindert werden. Jedenfalls stellt sich während der Sekretionshemmung

automatisch eine ganz andere Kräfteverteilung ein, als sie vorher bestand, und da die jetzt wirksam werdenden Kräfte den vorher wirkenden entgegengesetzt gerichtet sind, so erfolgt durch dieselben sogar eine aktive Hemmung der Fadenbewegung.

Beginnt nunmehr erneut eine lebhaftere Schleimsekretion, so wird derselbe Vorgang stattfinden, wie er für den Beginn jeder Lokomotion angenommen wurde. Der erst indifferent wirkende Quellungsdruck wird in der Richtung des geringsten Widerstandes entlastet werden. Dieser wäre am negativen Ende des Algenfadens zu erwarten, wo infolge einer Art von Strudelbildung im Hohlraume der zurückbleibenden Gallertscheide nicht nur kein Gallertdruck wirksam ist, sondern sogar, wie früher erwähnt, eine Saugwirkung



Textfig. 10. Schema zur Ableitung der Bewegungsumkehr durch Sekretionshemmung (nur zwei einander gegenüberliegende Porenreihen sind angenommen, von denen nur ein Teil der Poren gezeichnet, und nur bei einigen der Gallertfäden dargestellt ist).

Links: Gallertfäden bei normaler Bewegung.  
Rechts: Veränderung der Gallertfäden und ihrer Lage nach der Sekretionshemmung.

zustande kommt. Der Gallertfaden erhält also eine Beschleunigung in negativer Richtung, er bewegt sich rückwärts.

Bewegungsumkehr der Cyanophyceen kann durch vorübergehende allgemeine Hemmung der Gallertsekretion bedingt werden.

Während somit die Umkehr der Bewegungsrichtung nach Bewegungsstillstand infolge von Sistierung der Schleimabsonderung die Regel bilden wird, muß es angesichts der verschiedenen an der Richtungsbestimmung beteiligten Kräfte gelegentlich vorkommen können, daß eine Weiterbewegung in der ursprünglichen Richtung erfolgt. Das Verhalten der Oscillariantäden bei totaler Verdunkelung (NIENBURG), bei welcher stets Bewegungsstillstand und meist Bewegungsumkehr erfolgt, scheint für diese Ableitungsweise zu sprechen.

Die Beobachtung, daß manche Oscillarien nicht in die alte Scheide zurückkehren, ist nicht dagegen anzuführen. Das Auftreten eines Hohlraumes und die Strudelbildung innerhalb der Gallertscheide am Hinterende des Fadens kommt nur als Auslösung für die Bewegungsrichtung in Betracht. Nach Beginn der Bewegung würde eine zu enge oder eine zusammengepreßte Gallertscheide immerhin erheblichen Widerstand leisten können. „Beim Zurückgehen kriecht der Faden nie mehr in die alte Scheide (den Strang), windet sie aber zuweilen, in Folge der „Trichterbewegung“, in links ansteigender Bewegung um sich, um sie wie andere anhaftende Fremdkörper weiter zu schaffen. Darauf beruht das unter solchen Verhältnissen oft beobachtete „Herumführen der Körnchen auf einem Spiralstreifen“ (CORRENS S. 146). Bei manchen Cyanophyceen (HARDER S. 224, HANSGIRG S. 832) ist demgegenüber die Rückkehr auf der alten Bahn, in der alten Scheide, sogar die Regel. Hier handelt es sich also wohl um Formen mit etwas steiferer Hüllgallerte oder elastischerer Gallertscheide.

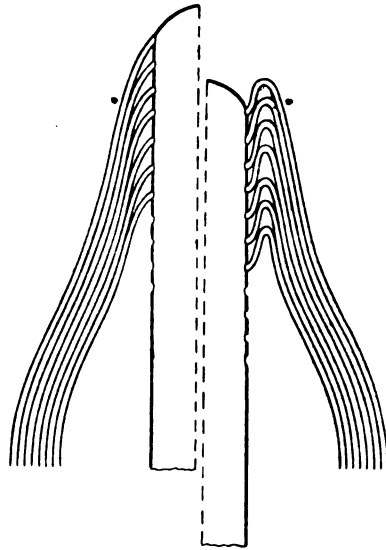
Im gleichen Sinne läßt sich die Bewegungsumkehr junger *Nostoc*-Fäden (HARDER) auf endogene Sekretionshemmung, Erschöpfung des jeweiligen Schleimvorrates und erneute Ausscheidung erst nach einer Pause, zurückführen. Auch die Bewegungsumkehr im Reizgefälle könnte durch allgemeine gleichförmige Sekretionshemmung unter dem Einfluß der sich verschlechternden Faktoren der Umwelt eine Erklärung finden.

Bei Annahme aktiver Sekretionshemmung als Reizbeantwortung handelt es sich um eine rein die Sekretion betreffende Reaktion, bei welcher eine Reizleitung anscheinend nicht stattfindet. „Der durch Beschattung hervorgerufene Reiz kann über ein beleuchtetes

Stück des Fadens nicht hinweggeleitet werden“ (NIENBURG S. 192). Das Ausbleiben der Reizleitung für die Auslösung der Sekretionshemmung spielt noch in anderer Hinsicht eine Rolle.

Es ist bekannt, daß Oscillarienfäden auf starke Reize durch Kontraktion reagieren. Wird ein Fadenende heftig gereizt, so zuckt es zunächst in axialer Richtung zurück. Dabei findet eine Fortpflanzung der Kontraktion durch den Faden statt, da gelegentlich auch noch das andere Fadenende, wenn auch schwächer, eine Verkürzung zeigt. Reizung des Fadens zwischen den Enden an einem mittleren Teile hat die gleiche Kontraktionsreaktion zur Folge.

Eine plötzlich erfolgende aktive Lageänderung des Oscillarienfadens hat nun auf die Lage der ihn bewegenden Gallertfäden einen erheblichen Einfluß. Wird der Faden mit einem Ruck zurückgezogen, so werden die Gallertfäden naturgemäß mit zurückgezogen und erfahren dadurch eine relativ scharfe Umbiegung. Es liegt auf der Hand, daß dabei eine nicht unerhebliche Kompression der Gallertfäden während der Umlegung stattfindet. Der dadurch geleistete Widerstand kann nur durch die Stoßwirkung des Ruckes überwunden werden. Dehnt sich der kontrahierte Faden nach Abklingen der Reizwirkung wieder aus, so stellen sich dem Fadenende überall entgegengerichtete Gallertsäulen in den Weg. Da die Rückdehnung nur langsam erfolgt, ist der Druck nicht imstande, die Umbiegung der Gallertfäden, welche durch den Kontraktionsruck hervorgerufen wurde, ohne weiteres wieder rückgängig zu machen. Die Ausdehnung des Fadens muß also anderweit ihre Entlastung finden, und führt daher zu einer geringen „Wellung“. War die anfängliche Reaktion nur relativ schwach, hatte sich also nur ein geringerer Teil der



Textfig. 11. Schema zur Ableitung der Bewegungsumkehr durch Kontraktion (nur ein Teil der Poren und Gallertfäden ist gezeichnet). Links: Gallertfäden bei normaler Bewegung. Rechts: Lage der Gallertfäden nach der Kontraktion (die mit \* bezeichnete Stelle der Gallerthülle hat ihre Lage nicht verändert).

Gallertfäden umgestülpt, so wird der Ausdehnungsdruck des Fadens im Verein mit dem Druck des nachdrängenden Fadenteiles imstande sein, den Widerstand der entgegengestellten Gallertfäden zu überwinden. Ist die Zahl der antagonistisch gewordenen Gallertfäden größer oder die Länge der umgestülpten Anteile beträchtlicher, so kann ihr Widerstand nicht überwunden werden. Nun ist die Gallertsekretion angesichts der Heftigkeit des angewandten Reizes vermutlich an der Reizstelle selbst eingestellt worden; dagegen ist sie bestimmt nicht, durch Reizleitung übertragen, auch an anderen Abschnitten des Algenfadens gehemmt worden. Es erfolgt also auch an dem zurückgezogenen Algenteile weitere Gallertsekretion. Die sekundäre Austrittsrichtung wird dabei durch die älteren Partien der Gallertsäulen bestimmt, der Quellungsdruck der neuen Gallertmengen greift also auch in negativer Richtung an. Der Algenfaden erhält dadurch an seinem positiven Ende eine negative Beschleunigung. Es resultiert eine gegensätzliche Bewegung des Vorderendes des Fadens gegen das Hinterende.

Ist die Biegungelelastizität des Fadens gering, der Faden also relativ starr, so wird die Spannung sich dadurch ausgleichen müssen, daß eine der Beschleunigungen die andere überwindet; der Faden wird also, wohl meist in negativer Richtung, sich mehr oder weniger geradlinig fortbewegen.

Bewegungsumkehr bei Cyanophyceen kann (ohne weitergehende Beeinflussung der Gallertsekretion) im Anschluß an Kontraktionserscheinungen bei heftiger Reizung automatisch ausgelöst werden.

Ist die Biegungelelastizität des Fadens groß, der Faden also relativ biegsam, so wird die bei teilweise bestehender Kontraktion zutage getretene Wellung in eine Entlastung der Spannung senkrecht zur Bewegungsachse übergehen. Der ursprünglich gerade Faden wird also seitlich ausweichen, er geht in „Bogenbildung“ über, und weiterhin in „Schleifenbildung“ oder gar in „Zopfbildung“. Derartige Erscheinungen sind nach der unmittelbaren Beobachtung häufig genug beschrieben. Nach Reizung des Vorderendes eines kriechenden Fadens wich der Organismus meist „sofort schnell mit der gereizten Spitze im Gesichtsfeld mehr oder weniger weit zurück. Nach kurzer Zeit, im allgemeinen nach wenigen Sekunden, bewegte sich aber die Spitze wieder um ein der plötzlichen Rückwärtsbewegung entsprechendes Stück im Gesichtsfeld vorwärts. Je nach dem Reizstoff konnte nun die Bewegung des Fadens in der ursprünglichen Richtung fortgesetzt werden, oder aber sie ging aus der-

positiven in die negative über“ . . . (S. 314/15). „Während ich anfangs in dem schnellen Zurückweichen der Spitze im Gesichtsfeld bei Beginn der Reizung ausschließlich eine Reizwirkung erblicken zu sollen glaubte, stellte es sich bald heraus, daß das erste plötzliche Zurückschnellen der Fadenspitze einen ganz anderen Charakter besitzt und mehr oder weniger passiver Natur ist. . . . Mein Verdacht, daß es sich hier nicht um eine Reizerscheinung, sondern um Kontraktionen handelte . . . , wurde durch Versuche bestätigt“ (S. 315). „Je nachdem das chemische Agens den Faden von der Seite oder nur an der Spitze berührte, war die Kontraktion stärker oder geringer, was aber auf den Einfluß der negativen Reaktion keinen Einfluß hatte“ (S. 316).

All diese Beobachtungen FECHNER's lassen sich so gut mit den eben abgeleiteten Vorstellungen vereinigen, daß weitere Voraussetzungen nicht mehr erforderlich sind. Insbesondere kann man absehen von der Vermutung, daß „eine vermehrte Schleimabsonderung an der dem gereizten Ende entgegengesetzten Seite des Fadens . . . als die eigentliche Reizreaktion aufzufassen“ (S. 357) ist, oder „daß die Empfindlichkeit der Oscillarien für chemische Reize an den Spitzen augenscheinlich am größten ist“ (S. 359); ebenso entfällt der Schluß: „Die Reizaufnahme geschieht hauptsächlich an den beiden Spitzen, die Reizreaktion stets an den entgegengesetzten Enden des Fadens; mithin findet eine Reizleitung statt“ (S. 362).

Versuche über die Beeinflussung des Körnchentransports auf der Schleimhülle durch chemische und andere Reize scheinen noch nicht vorzuliegen.

Kontraktionen scheinen bei Oscillarien durch heftige Reize verschiedener Art ausgelöst zu werden, kenntlich an heftigen zuckenden Bewegungen des Algenfadens, und können dann jeweils eine rückläufige Bewegung veranlassen. Insbesondere scheint Bewegungsumkehr infolge von Kontraktion dann vorzuliegen, wenn die Algenfäden auf heftige chemische Reizungen ihre Bewegungsrichtung ändern.

Bemerkenswert ist, daß bei Reaktion auf starke chemische Reize Wellung und Bogenbildung mit ihren weiteren Modifikationen eintritt (FECHNER), nicht aber bei photischer Reizung durch Dunkelreiz (NIENBURG). Das scheint für das Vorhandensein einer verschiedenen Mechanik bei der Bewegungsumkehr in diesen Fällen zu sprechen. Bewegungsumkehr kann also entweder bei unveränderter Fadengestalt durch partielle oder allgemeine Sekretionshemmung stattfinden, oder bei im allgemeinen unveränderter Sekretionsweise durch Gestaltsveränderung des Fadens infolge von Kontraktionen.

### Die Natur der Reizbeantwortung.

Nachdem bei der Besprechung der Bewegungsmechanik der Oscillarien wiederholt Reize und Reizbeantwortungen mit in die Diskussion gezogen werden mußten, erscheint es berechtigt, den Charakter der Bewegungsreaktionen der Oscillarien noch einmal kurz im Zusammenhange zu streifen und ihre Natur auf Grund der gewonnenen Anschauungen zu erörtern.

Bei den Bewegungserscheinungen der Oscillarien handelt es sich teils um Krümmungsbewegungen, teils um Ortsbewegungen. Treten diese Bewegungserscheinungen in einem gewissen Zusammenhange mit gegebenen Reizen auf, so liegt es außerordentlich nahe, in ihnen unmittelbare Reaktionen auf diese Reize zu erblicken. Man wird also zunächst damit zu rechnen haben, daß es sich bei solchen Krümmungsbewegungen der Oscillarien um Tropismen, bei den Ortsbewegungen dagegen um Taxieen handelt.

Es scheint keinem Zweifel zu unterliegen, daß bei den Cyanophyceen Reizbewegungen vorkommen, welche mit den tropistischen oder taktischen Bewegungen anderer Organismen in nähere Beziehung gebracht werden können. So liegen Beobachtungen vor, aus denen mit Sicherheit hervorgeht, daß beispielsweise durch geeignete Lichtreize Krümmungsbewegungen ausgelöst werden. Die normale Lage der Fäden von *Symploca muscorum* in einer Kultur, „gerade und parallel zum einfallenden Lichte“ ist „sofort, man möchte sagen augenblicklich, zu verändern durch eine andere Stellung zum Licht“. „Schon nach einer Viertelstunde zeigen die träge dahin wandernden Symplocafäden an der Spitze eine leichte Krümmung zur neuen Lichtrichtung. Nach einer Stunde ist die Krümmung beträchtlich, mehr noch nach einigen Stunden“ (SCHMID S. 375). Hier handelt es sich also augenscheinlich um einen Fall von echtem Tropismus <sup>1)</sup>.

<sup>1)</sup> Abgesehen von dieser Krümmungsbewegung von *Symploca* auf Lichtreiz sind Krümmungen an Oscillarienfäden auch sonst häufig zu beobachten. Die hier zunächst anzuführenden Erscheinungen, welche als Wellung, Schlängelung, Bogenbildung, Schleifenbildung oder Bildung von Doppelspiralen bezeichnet wurden, haben aber nur den Charakter von Stauchungserscheinungen. Man wird also kaum auf den Verdacht verfallen, daß es sich hierbei um echte Reizbewegungen handelt, und es ist wohl auch nicht der Versuch gemacht, diese Krümmungsbewegungen unter den Tropismen im weitesten Sinne einzuordnen. Viel bedeutungsvoller sind andere Erscheinungen, deren in diesem Zusammenhange zu gedenken ist, nämlich die Krümmungen und Bogenbildungen der Bewegungsbahn, welche bei der Aberration entstehen. Auf ihnen beruht vielleicht manche scheinbar taktische Bewegung, und es wird sorgfältige Untersuchung erfordern, um hier jeweils die Grenze zwischen Reizbeantwortung und physikalisch bedingtem Vorgange zu ziehen.

Treten solche Krümmungen in Verbindung mit eigentlicher Lokomotion auf, so muß das weiterhin zu Ortsveränderungen führen, welche in direkter Abhängigkeit von der Reizrichtung bzw. dem Reizgefälle stehen. Hier würden dann echte aktive „Einstellungen“ des Organismus auf die ihn beeinflussenden Reize erfolgen; man kann dann also von eigentlicher Taxis sprechen.

Abgesehen von diesen etwas isoliert dastehenden Sonderfällen ist noch eine große Zahl von Bewegungserscheinungen im Anschlusse an Reizungen irgendwelcher Art beschrieben worden, bei welchen von einem direkten Zusammenhange zwischen Reizrichtung und Reaktionsrichtung nicht gesprochen werden kann. So pflegt beispielsweise auf heftige chemische Reizung einer Oscillarie Bewegungsumkehr zu erfolgen, ganz gleichgültig, ob der Reiz an der Spitze oder von der Seite her gesetzt wird. Der Grund dafür ist offensichtlich darin zu suchen, daß die Richtung der lokomotorischen Reaktion durch die Achse des Algenfadens festgelegt ist.

Bei Krümmungsbewegungen oder Tropismen im weiteren Sinne unterscheidet man scharf zwischen denjenigen, bei welchen die Richtung der Reizbeantwortung durch die Reizrichtung bestimmt wird, und denjenigen, bei welchen die Reizbeantwortung in ihrer Richtung bereits vor Anbringung des Reizes festgelegt ist und bei welcher der Reiz nur noch als Auslösung wirkt, ohne auf die Richtung der Beantwortung mehr Einfluß zu haben. Man stellt also die Tropismen im engeren Sinne, als unmittelbare, den Nastieen, als nur ausgelösten Reizbeantwortungen, gegenüber.

Bei den Ortsbewegungen scheint eine entsprechende Sonderung in gleicher Weise erforderlich zu sein. Dabei kann es nicht genügen, wenn man zwischen tropistischer und nastischer Taxis unterscheidet, da diese Bezeichnungen nicht die erforderliche Eindeutigkeit besitzen. Tropistisch kann im Grunde genommen nur eine Taxis sein, welche auf tropistischer Basis beruht, welche also durch eine Krümmungsbewegung zustande kommt. Dadurch würde aber eine Grenze gezogen gegenüber den Bewegungserscheinungen starrwandiger Organismen, wie etwa der Bakterien, die keineswegs im Sinne des Ganzen gelegen ist. Im Anschlusse an die Differenzierung bei den Tropismen müssen daher auch bei den Taxieen nach dem gegenseitigen Verhältnis von Reizrichtung und Reaktionsrichtung zwei verschiedene Unterbegriffe unterschieden werden. Die Ortsbewegungen, welche eine direkte Bestimmung durch die Reizrichtung erfahren, wären als Taxieen im engeren Sinne gegenüberzustellen den Ortsbewegungen, bei welchen die Reizrichtung auf die Reaktions-



richtung keinen Einfluß hat, bei welchen die Reaktionsrichtung also durch andere Faktoren bestimmt wird oder vorher bestimmt ist und welche als Peithieen<sup>1)</sup> bezeichnet seien. Diese Einteilung fällt weitgehend mit derjenigen in die auf eigentlicher Einstellung beruhende „Topotaxis“ und die durch Schreckbewegungen bedingte „Phobotaxis“ zusammen, ohne durch die bei dieser aus biologischen Gründen kaum vermeidlichen Schwierigkeiten in der Durchführung einer scharfen Trennung gestört zu werden.

Es hat nun zunächst vielleicht den Anschein, als ob diese Gegenüberstellung für die Beurteilung der Bewegungsreaktionen bei den Oscillarien ausreiche. Man würde danach also beispielsweise scharf zu unterscheiden haben zwischen einer Phototaxis i. e. S., welche durch Krümmung und Bewegung zum Lichte hin bedingt wird, und einer Photopeithie, also der in ihrer Richtung festgelegten achsengleichen Bewegungsumkehr etwa bei Verdunkelung. In ähnlicher Weise würde man das Vorhandensein einer Chemopeithie, also der in ihrer Richtung festgelegten Reaktion in Gestalt der achsengleichen Bewegungsumkehr bei heftiger chemischer Reizung annehmen dürfen; eine Chemotaxis i. e. S., also eine gerichtete Einstellung etwa auf schwächere chemische Reize scheint demgegenüber zu fehlen, denn „niemals, weder bei den makroskopischen noch bei den mikroskopischen Untersuchungen war eine positive Reaktion zu beobachten“ (FECHNER S. 362).

Angesichts der Ergebnisse über die Natur der Bewegungsänderungen vermögen diese Unterscheidungen bei den Oscillarien nicht mehr zu befriedigen, wenn man sich auf den Boden der eingangs abgeleiteten Anschauungen stellt.

Bei früherer Gelegenheit hatte es sich als möglich erwiesen, die Fortbewegung der Oscillarien zurückzuführen auf das Verhalten der sezernierten Gallertsubstanz. Die Energie für die Bewegung liefert nicht der Organismus selbst unmittelbar, sondern erst mittelbar die automatisch erfolgende Verquellung der abgeschiedenen Gallertsubstanz. Die Bewegung der Oscillarien ist keine aktive durch eigene Kraft des Organismus, sondern eine passive, durch Verwendung außerhalb des Organismus sich abspielender physikalischer Vorgänge. Bewegungsänderungen können also auch nicht direkt vorgenommen werden, da der Organismus ja auf die physikalischen Vorgänge keinen Einfluß mehr hat. Sie müssen vielmehr indirekt dadurch bedingt werden, daß der Organismus die an sich unab-

<sup>1)</sup> Von *πειθεομαι* sich richten nach, gehorchen, *επειθεια* Gehorsam.

hängig sich entfaltenden Kräfte in der einen oder anderen Richtung festlegt und so sie ausnützt.

Das Verhältnis des Oscillarienfadens zu seinem Bewegungsmechanismus hat in diesem Sinne eine gewisse Ähnlichkeit mit dem Verhältnis des Menschen zu einer Dampfmaschine. An und für sich haben weder Dampfdruck noch Quellungsdruck etwas mit Bewegungserscheinungen zu tun. Erst dadurch, daß sie zwischen einem gegebenen Objekt und seiner Umwelt zur Entfaltung kommen, und dieses Objekt in seiner relativen Lage zur Umwelt verschieben, entstehen sekundär Bewegungen. Der Umfang der Bewegungen wird bestimmt durch den Grad des vorhandenen Druckes. Der Druck selbst aber ist eine gegebene Funktion der in Betracht kommenden Substanz, des Dampfes oder der Gallert. Er ist also proportional der Menge der betreffenden Substanz. Änderungen des Bewegungsgrades beruhen demnach in beiden Fällen auf einer Änderung in der Abgabe des bewegenden Substrates, hier quellbarer Gallert, dort expansionsfähigen Dampfes. Die Regulation der Bewegungsgeschwindigkeit erfolgt durch Regulation der Abgabe der verfügbaren Menge kraftpendender Substanz, hier des Dampfes durch den Menschen, dort der Gallert durch den Oscillarienfaden. Die Richtung der Bewegungen wird bestimmt durch die Richtung, in welcher die wirksamen Drucke angreifen. Änderungen in der Bewegungsrichtung sind abhängig von Änderungen in der Druckrichtung. Bei der Dampfmaschine erfolgen die Richtungsänderungen durch Umstellung von Ventilen. Mit dem Dampfdrucke als solchem hat die Richtungsänderung aber nichts weiter zu schaffen. Der Oscillarienfaden hat eine analoge Möglichkeit, nämlich die Stauchung der Gallertfäden durch Kontraktion und die dadurch bedingte Umkehr der Ausdehnungsrichtung der Gallertfäden. Außerdem führt noch die vorübergehende Sistierung der Gallertproduktion automatisch zur Bewegungsumkehr. Auch diese Arten der Richtungsänderung sind vollkommen unabhängig von dem Quellungsdruck der Gallert selber, und ebenso sind beide Vorgänge vollkommen unabhängig von der Bewegung als solcher.

Daraus geht ohne weiteres hervor, daß man gar nicht berechtigt ist, die Bewegungserscheinungen der Oscillarien, oder die Änderungen ihrer Bewegungserscheinungen unter dem Einflusse äußerer Reize, unmittelbar als Reizantwortungen anzusehen. Man ist vielmehr bei den Oscillarien in der Lage, die Bewegungsreaktion wieder auf andere einfachere Reaktionen zurückzuführen. Wenn aber die Bewegungsänderungen der Oscillarien gar keine unmittelbaren Reaktionen auf Reize sind, sondern erst Sekundärererscheinungen, so

ist es auch kaum berechtigt, sie noch unter den echten Reizbewegungen unterzubringen.

Unverkennbar besteht ein gewisser Parallelismus zwischen dem Verhalten einer Oscillarie und demjenigen einer Frucht von *Impatiens*. In beiden Fällen bringt der Organismus Verhältnisse hervor, in welchen eine nicht unerhebliche Energiemenge gespeichert ist. Bei der *Impatiens* besteht die Energieproduktion in der Herstellung von Spannungsverhältnissen innerhalb der Fruchthülle, die dadurch ermöglichte Arbeitsleistung in der Aufrollung der Fruchtblätter und der hierbei bewerkstelligten Abschnellung der Samen. Bei der Oscillarie besteht die Energieproduktion in Bildung und Abscheidung der stark quellbaren Gallertsubstanz, die dadurch ermöglichte Arbeitsleistung in der Verquellung der Gallert und der davon abhängigen Ortsbewegung.

Wenn man die Krümmungsbewegung an der *Impatiens*-Frucht nicht als Reizbewegung vom Charakter eines Tropismus anerkennt, so darf man auch die Ortsbewegung der Oscillarie nicht als Reizbewegung vom Charakter der Taxis bezeichnen.

Die (meisten) lokomotorischen Reizbeantwortungen der Oscillarien sind keine echten Taxieen.

Da für die lokomotorischen Reizbewegungen der Cyanophyceen eine allgemeine Benennung wünschenswert erscheint, mögen dieselben vorläufig als *Pseudotaxis* bezeichnet werden.

Bei Behandlung der Bewegungsumkehr war zuerst die Aufmerksamkeit auf die wichtigsten Reaktionen der Oscillarien auf äußere Reize hingewiesen worden. Als Ursache für die Bewegungsumkehr waren damals vorübergehende mehr oder weniger vollkommene Hemmung, also eine quantitative Änderung, der Gallertsekretion<sup>1)</sup> und Kontraktion des Algenfadens verantwortlich gemacht worden. Diese beiden Reaktionen dürfen vielleicht als die wichtigsten Reizbeantwortungen der Oscillarien angesehen werden.

Die fundamentalen Formen der Reizbeantwortung bei den Oscillarien sind die Sekretionsreaktion (quantitative Änderung in der Gallertabscheidung) und die Kontraktionsreaktion (Verkürzung des Algenfadens).

---

<sup>1)</sup> Von besonderem Interesse wäre eine Erörterung der Frage, ob es sich hier nur um eine Sistierung der Sekretion und nachherigen normalen Wiederbeginns derselben handelt, oder ob — ähnlich den Verhältnissen bei höheren Pflanzen — sich eine Art von Wellenbewegung einstellt. Dann würde der Sistierung eine über die Norm hinaus gesteigerte Sekretion folgen müssen. Durch geeignete Ausgestaltung der NIENBURG'schen Versuche würde sich das wohl entscheiden lassen.

Beide Arten der Reizbeantwortung sind nicht auf besondere Abschnitte des Algenfadens beschränkt, obschon der Nachweis der Reaktion gewöhnlich an den Fadenenden leichter gelingt, als in den dazwischenliegenden Fadenteilen.

Die einzelnen Zellen des Oscillarienfadens, abgesehen von den Spitzenzellen, scheinen sämtlich in gleicher Weise reizbar und reaktionsfähig zu sein.

Diese gleichartige Reizbarkeit aller Zellen ist der Grund für die merkwürdige Erscheinung, daß sich die Oscillarienfäden im Optimum des Reizgefälles unter Umständen nicht in die Richtung des Reizes einstellen, sondern senkrecht zu derselben. Nur dann befinden sich sämtliche Zellen unter annähernd gleichen optimalen Bedingungen. Diese transversale Einstellung wurde für photische Reize von PIEPER festgestellt und als „Diaphototaxis“ beschrieben. Daß ähnliches Verhalten unter entsprechenden Bedingungen sich auch gegenüber anderen Reizqualitäten wird nachweisen lassen, ist wohl anzunehmen.

Es hat nun den Anschein, als ob die einzelnen Algenzellen in ihrer Reizbarkeit und Reaktionsfähigkeit weitgehend unabhängig voneinander wären. Das Verhalten bei photischer Reizung lehrte, daß eine Sekretionshemmung nur in den Zellen eintritt, welche direkt von dem die Sekretion hemmenden Reize getroffen werden. Eine Weiterleitung des Sekretionshemmungsreizes von Zelle zu Zelle innerhalb des Algenfadens scheint mit Sicherheit nicht stattzufinden. Demgegenüber hat es zunächst den Anschein, als ob die Verhältnisse für den Kontraktionsreiz abweichend liegen. Wird der Algenfaden an einem Ende chemisch heftig gereizt, so kontrahiert er sich nicht nur an dem gereizten Ende, sondern in seiner gesamten Länge. Das würde eher für eine Weiterleitung des Kontraktionsreizes durch den gesamten Algenfaden sprechen. Wenn auch entscheidende Beweise für oder gegen diese Anschauung noch nicht vorzuliegen scheinen, so dürften doch Bedenken an ihrer Richtigkeit möglich sein. Das gleiche Verhalten des ganzen Algenfadens würde auch zustande kommen, wenn jede Einzelzelle jeweils mechanisch, nur durch die Kontraktion der Nachbarzelle, selbst wieder unmittelbar aufs neue gereizt würde. Von einer eigentlichen Reizleitung dürfte man dann jedenfalls kaum sprechen.

Reizleitungen innerhalb des Oscillarienfadens scheinen nicht stattzufinden.

Besteht nun die Reizbeantwortung der Oscillarien im wesentlichen nur in zweierlei Reaktionen, in der Kontraktion und der

Sekretionsänderung, so ist es vielleicht berechtigt, hieraus auf die Reizbarkeit des Organismus allgemeine Schlüsse zu ziehen.

Zunächst ist daran zu denken, daß die Sekretionshemmung die spezifische Reizbeantwortung für irgendeine Reizqualität sei. Diese Reizqualität, also etwa der photische Reiz, wäre dann der adäquate Reiz für die Sekretionshemmung. Andere Reizqualitäten, welche ebenfalls Sekretionshemmung zur Folge haben, wären dann nur inadäquate Reize, ebenso wie etwa ein mechanischer Reiz, Druck auf das Auge, ein inadäquater Reiz für das optische Sinnesorgan ist, und doch bei ihm ebenso, wie Beleuchtung, eine Lichtempfindung hervorruft. Diese Übertragung von Verhältnissen, wie sie bei höheren Organismen anzunehmen sind, auf so primitive, wie die Oscillarien, erscheint nicht ohne weiteres berechtigt.

Eigentlich nur graduell davon verschieden ist die weitere Möglichkeit, die Reizbarkeit des Organismus nicht nach der Natur der Reize zu beurteilen, sondern nach dem Verhalten des Organismus zum Reize. Das ist ein Standpunkt, wie er vielleicht primitiven Organismen gegenüber als der zweckmäßigere gelten kann. Sind doch schon bei höheren Organismen besondere Sinnesapparate, welche normalerweise auf sehr verschiedene Reizqualitäten ansprechen, als „Wechselsinnesorgane“ beschrieben worden. Über die qualitative Verschiedenheit der Reizempfindung bei verschiedenen einwirkenden Reizqualitäten ist es natürlich unmöglich, zu Klarheit zu kommen, da die allein feststellbaren Reaktionen darüber keinen Aufschluß zu geben vermögen. Es ist aber wohl anzunehmen, daß zum mindesten bei niederen Organismen die Zahl der Reizempfindungen einheitlicher und geringer ist, als die der möglichen Reizqualitäten. An der Stelle der spezifischen Sinnesempfindung, z. B. hell oder dunkel, steht noch die universelle Sinnesempfindung nur für angenehm und unangenehm. Legt man dagegen die Reizbeantwortung, die Reaktionsfähigkeit, zugrunde, so findet man, daß die Oscillarien nur eine Sekretionsreaktion und eine Kontraktionsreaktion zeigen können. Sie sind also empfänglich für einen Sekretionsreiz und für einen Kontraktionsreiz. Jeder dieser Reize kann qualitativ verschieden, also etwa chemisch, photisch oder mechanisch sein. Dabei ist Sekretionshemmungsreiz ein relativ leichter Reiz verschiedener Qualität, Kontraktionsreiz ein relativ heftiger Reiz verschiedener Qualität, der unter Umständen zu Schädigung des Protoplasten befähigt ist. Die äußerlich manifesten Reaktionen würden dann bei den verschiedenen Reizqualitäten immer die gleichen bleiben, wenn der relative Grad der Reize jeweils der gleiche ist. Es wäre also dem-

nach nicht danach zu fragen, welche Reaktionen ein Oscillarienfaden auf photische, chemische, mechanische Reize aufweist, sondern es wäre nur die Frage zu stellen, welche Grade eines photischen, chemischen oder mechanischen Reizes einander äquivalent sind, und wann etwa der Reiz die Schwelle überschreitet, welche ihn vom sekretionshemmenden zum kontraktionsauslösenden macht, oder was sonst für das Eintreten der einen oder der anderen Reaktion verantwortlich zu machen ist. Ob eine solche Betrachtungsweise sich auf die Dauer wird als brauchbar erweisen lassen, muß noch dahingestellt bleiben.

Auf einen Punkt darf bei der Gelegenheit noch hingewiesen werden, nämlich, daß als Reize selbstverständlich nur solche Verhältnisse der Umwelt in Betracht kommen, welche auch tatsächlich als Reize auf den Protoplasten des Oscillarienfadens einwirken. Ausdrücklich davon zu trennen sind alle die Verhältnisse der Umwelt, welche nicht den Protoplasten selbst beeinflussen, sondern für den Ablauf der physikalischen Vorgänge außerhalb des Protoplasten von Bedeutung sind. So wurde schon früher betont, daß die Beschleunigung der Lokomotion nach leichter Erschütterung keine Reizbeantwortung ist, sondern nur eine Folge einfachen Spannungsausgleiches. Und ebenso wird bei der Analyse der Reaktion auf thermische Reizung besonderes Augenmerk darauf zu richten sein, was dabei als Reizbeantwortung und was nur als Folge der thermischen Einflüsse auf den physikalischen Vorgang der Gallertverquellung anzusehen ist.

Selbstverständlich beziehen sich alle diese Erwägungen zunächst nur auf die lokomotorischen Reaktionen, welche als Pseudotaxis anzusehen sind. Eine gewisse Komplikation erfahren sie, wenn man auch die Reaktionen von taktischem Charakter einbeziehen will. Etwas prinzipiell Neues wird dabei kaum in die Erörterung hineingetragen<sup>1)</sup>. Die Sekretionshemmung kann graduell verschieden sein, also sowohl in totaler Sistierung, wie in partieller Einschränkung der Gallertsekretion bestehen; ebenso kann wohl auch die Kontraktion graduell verschieden sein und entweder die ganze Zelle gleichmäßig betreffen, wobei sie nur ein Zurückschnellen bewirkt, oder gewisse Teile der Zelle stärker betreffen, wobei sie zu tropis-

---

<sup>1)</sup> Wenn das aber der Fall ist, so würden vielleicht auch allgemein die Bewegungserscheinungen bei echter Taxis oder echtem Tropismus im Grunde genommen als sekundäre Vorgänge anzusehen sein, während primär nur etwa Änderungen der Wimperbewegung oder des Wachstums stattfänden.

tischen Krümmungen führt<sup>1)</sup>. Es kann und soll an dieser Stelle jedoch nicht der Versuch gemacht werden, hierauf des näheren einzugehen. Eine Untersuchung darüber würde den Rahmen einer vorwiegend theoretischen Erörterung weit übersteigen und müßte auf umfassenden neuen Experimenten aufgebaut werden.

Aber vielleicht ist es im Anschlusse an eine Theorie über den Charakter der Lokomotion bei den Cyanophyceen berechtigt, in großen Umrissen Stellung zu nehmen zum Charakter der Reizbeantwortung bei denselben, wenn durch die gewonnene Vorstellung von der Lokomotion eine abweichende Erklärung für die Reizbeantwortung bedingt wurde.

### Literaturverzeichnis.

- CORRENS, C.: Über die Membran und die Bewegung der Oscillarien. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1897 Bd. 15 p. 139—148.
- FECHNER, R.: Die Chemotaxis der Oscillarien und ihre Bewegungserscheinungen überhaupt. Zeitschr. f. Bot. 1915 Bd. 7 p. 289—364.
- HANSGIRG, A.: Bemerkungen über die Bewegungen der Oscillarien. Bot. Ztg. 1883 Bd. 41 p. 831—843.
- HARDER, R.: Über die Bewegung der Nostocaceen. Zeitschr. f. Bot. 1918 Bd. 10 p. 177—244.
- KOLKOWITZ, R.: Über die Krümmungen bei den Oscillariaceen. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1896 Bd. 14 p. 422—431.
- : Über die Krümmungen und den Membranbau bei einigen Spaltalgen. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1897 Bd. 15 p. 460—467.
- NIENBURG, W.: Die Perzeption des Lichtreizes bei den Oscillarien und ihre Reaktionen auf Intensitätsschwankungen. Zeitschr. f. Bot. 1916 Bd. 8 p. 161—193.
- PIEPER, A.: Die Diaphototaxis der Oscillarien. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1913 Bd. 31 p. 594—599.
- : Die Phototaxis der Oscillarien. Inaug.-Diss. Berlin 1915 p. 1—69.
- SCHMID, G.: Zur Kenntnis der Oscillarienbewegung. Flora, N. F. 1918 Bd. 11 p. 327—379.
- SCHRÖDER, BR.: Untersuchungen über Gallertbildungen der Algen. Verh. Naturhist.-Med. Ver. Heidelberg N. F. Bd. 7 p. 139—196.

<sup>1)</sup> Insbesondere die Verwendung photischer Reizqualitäten scheint geeignet zu sein, die verschiedenen Reaktionen der Oscillarien auf verschiedene Reizformen abzuleiten. Es hat wenigstens den Anschein, als ob heftiger Lichtreiz totale Kontraktion auslöst („negative Phototaxis“), leichter Lichtreiz partielle Kontraktion („positiver Phototropismus“ und gegebenenfalls „Diaphototaxis“), leichter Dunkelreiz partielle Sekretionshemmung (Bewegungsverlangsamung), maximaler Dunkelreiz totale Sekretionshemmung („negative Skototaxis“).

*Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

## **Zur Theorie der sekretorischen Ortsbewegung.**

### **II.**

#### **Die Bewegung der Gregarinen.**

Von

**Heinrich Prell** (Tübingen).

---

Bei den Gregarinen kann man deutlich zwei, ihrem Charakter nach grundverschiedene Arten von Bewegungserscheinungen unterscheiden. Einerseits sind die Tiere in weitgehendem Maße zu Gestaltsänderungen, peristaltischen Bewegungen und Krümmungsbewegungen, befähigt, welche durch Kontraktionen des Protoplasten oder seiner Myoneme bedingt sind, und welche zu Ortsbewegungen führen können, ohne jedoch stets mit ihnen verknüpft zu sein. Andererseits besitzen die Gregarinen bekanntermaßen die Fähigkeit, ohne sichtbare Gestaltsveränderung sich in eine charakteristische, gleitende Fortbewegung zu versetzen. Zu berücksichtigen ist dabei, daß die einzelnen Gregarinenarten sich in bezug auf die Lokomotion verschieden verhalten. Nach dem Vorhandensein oder Fehlen und nach dem Entwicklungsgrade der genannten beiden Arten der Bewegungsfähigkeit hat Sokolow vielmehr bereits versucht, eine Anzahl verschiedener biologischer Gruppen unter den Gregarinen zu unterscheiden. Ohne auf die dieser Einteilung zugrunde liegende Möglichkeit der Kombination verschiedener Bewegungsweisen einzugehen, möge im folgenden nur die bemerkenswerteste derselben, die Gleitbewegung, besprochen werden.

„Eine langsam vorwärtsschreitende Bewegung ohne sichtbare Kontraktionen der Leibeshülle“ (p. 32) hat wohl KÖLLIKER (1848)



zuerst beschrieben, und seitdem ist sie zu wiederholten Malen Gegenstand der Erörterung gewesen. Die Mechanik dieser Bewegung hat dabei recht verschiedene Erklärungen erfahren, auf die kurz eingegangen sei.

Am nächsten liegend ist der Versuch, die gleitende Gregarinenbewegung mit der Gestaltsveränderung in Beziehung zu bringen. So gewann RAY LANKESTER (1872) den Eindruck, daß *Monocystis sipunculi* "glides along in that rather mysterious manner, which . . . appears to be due to a slight but continuous undulation of the lateral margins of the body" (p. 314). Nachdem dann für einige Zeit die Beziehungen zwischen Gleitbewegung und Eigenbewegung geleugnet worden waren, wurden ähnliche Gedanken nochmals von CRAWLEY (1902) aufgegriffen und weiter ausgebaut (1905). Er glaubte bei verschiedenen Gregarinen den Nachweis geführt zu haben für "the fact, that gregarines show a movement which hitherto appears to have escaped observation. This I shall designate as the transverse movement. . . . It manifests itself as a shifting of the cuticular striations in a direction at right angles to the long axis of the animal. It may be seen to take place when gregarines are behaving in any of the ways already described" (p. 14). Die Ortsbewegung sei danach folgendermaßen zu erklären: "The muscular impulse, starting backward from the region of the septum, necessarily causes the contact of the gregarine with the cover-glass to be different in this region from what it is in the more posterior parts. Further, since the transverse movement takes place at the same time as the backward movement, that part of the gregarine's surface where the contact relations are temporarily different moves not only backward, but from side to side as well. It is not difficult to see how movements of this sort may produce locomotion, when it be recollected that gregarines are sticky. If a particular part of the surface be in close contact with the cover-glass or slide, a muscular movement which carries this particular part backward would not be followed by a mere slipping of this part, but by a movement of the gregarine in the opposite direction" (p. 18). Später sagt er dann, daß bei den Gregarinen „progression is effected in somewhat the same way as that of a snail. The presence of an adhesive substance on the surface may assist, but the primary factor is the alterations of the contour of the surface" (p. 97). „It appears to me that all the motor phenomena which Polycystidea display may be directly credited to contractions of the myocyte with the possible exception of the amoeboid movements of certain species, and the rotation" (p. 99). Diese

Deduktionen machen keinen sehr überzeugenden Eindruck, sind aber doch wiederholt zur Diskussion gestellt worden. Sie wurden (nach SOKOLOW) bestätigt von HALL (1907); wie sich LÜHE (1904) dazu stellt, ist nicht recht ersichtlich. Eine von dereben referierten in mancher Beziehung abweichende Ansicht vertritt SCHELLACK (1907). Auch er hält an der motorischen Bedeutung des Myocyts fest, meint aber: „vielleicht äußert sich die beobachtete kontrahierende Tätigkeit der Myoneme in einer schnellen Wellenbewegung der Epicyststreifen“. Er beobachtete, was später genauer zu behandeln sein wird, daß kleine Körnchen „mit großer Geschwindigkeit“ am Epicyst „bis zum Hinterende heruntergleiten. . . . Das läßt mit Sicherheit auf Bewegungsvorgänge am Epicyst schließen und ich möchte eben annehmen, daß dies längsverlaufende (transversale oder auch longitudinale) Wellenzüge sind, die aber noch sicherer nachgewiesen werden müßten. Die Bewegung an der Unterseite des Schneckenfußes ist vielleicht nicht ganz unähnlich“ (p. 308/9). Ob AWERINZEW (1910) diese Ansichten teilt, geht aus seinen kurzen darauf bezüglichen Bemerkungen nicht mit voller Klarheit hervor. Im ganzen darf man wohl sagen, daß die Theorien, welche die Gleitbewegung der Gregarinen auf die Eigenbewegung zurückzuführen suchen, mehr oder weniger unbefriedigend sind, da der so tiefgreifend verschiedene Charakter beider Bewegungsarten ihre Entstehung auf der gleichen Grundlage wenig einleuchtend erscheinen läßt.

Eigenartig und wohl völlig isoliert dastehend ist die Anschauung von FRENZEL (1892), welcher die Bewegung von *Gregarina bergi* auf die Nahrungsaufnahme zurückzuführen sucht. „Diese Aufnahme ist eine anziehende Funktion ihres Protoplasmas und sehr wahrscheinlich nicht eine einfach endosmotische, sondern eine auf einer chemischen Tätigkeit beruhende. Man könnte nun diese Tätigkeit mehr in das vordere Glied, in das Protomerit verlegen, . . . derartig, daß die aufzunehmenden Stoffe und das Protoplasma eine Anziehung aufeinander ausüben, die das Tier wie ein Magnet nach vorwärts treibt, bis zu einem Punkte; wo jene Stoffe in großer Menge angehäuft sind. Dorthin muß die Gregarine gelangen, um Nahrung aufzunehmen, woher sich vielleicht das sofort beobachtete plötzliche Anhalten der Bewegung erklärt. Ferner nimmt die Gregarine hierbei wahrscheinlich mehr Wasser auf, als sie bedarf, und gibt es in langsamem Strome nach hinten hin von sich, wodurch die vorwärtstreibende Kraft noch vermehrt wird“ (p. 289/90). Mehr als historisches Interesse kann diese Theorie kaum beanspruchen.

Eine dritte Richtung der Erklärungsversuche für die Gleit-

bewegung der Gregarinen baute sich auf dem Vergleiche mit pflanzlichen Organismen auf. KÖLLIKER beschrieb schon die „äußerst langsame Vorwärtsbewegung, ohne irgendwelche Kontraktion des Leibes, die der Bewegung mancher der einzelligen Pflanzen sehr ähnlich ist“ (p. 18). Ebenso verglich BÜTSCHLI (1882) unter Ablehnung der schon von ARMÉ SCHNEIDER (1875) bekämpften Ansicht von RAY LANKESTER die gleitende Bewegung der Gregarinen mit den überaus ähnlichen Bewegungserscheinungen bei den Diatomeen. Nun hat aber BÜTSCHLI die Bewegung der Diatomeen als eine sekretorische erkannt. Der Weg für die Theorie von der sekretorischen Fortbewegung der Gregarinen war damit gewiesen und bedurfte nur noch des weiteren Ausbaues.

Den ersten Schritt in dieser Richtung machte PLATE (1886), welcher annahm, „daß an gewissen Körperregionen Teilchen des umgebenden flüssigen Mediums in die Gregarine eintreten und an anderen durch Diffusion wieder abgegeben werden, und daß an den letzteren durch den Druck des austretenden Stromes das Tier weitergeschoben wird. Da sehr kleine Partikelchen irgendwelcher Art, welche sich unmittelbar neben einer dahingleitenden Gregarine befinden, ruhig liegen bleiben, werden wahrscheinlich die exosmotischen Ströme nicht an den Seiten, sondern auf der der Unterlage zugekehrten Fläche den Körper verlassen“ (p. 238). Ähnliche Vorstellungen scheint auch, obgleich er dagegen polemisiert, FRENZEL nicht ganz abzulehnen.

Genauere Auskunft über den Charakter der gleitenden Gregarinenbewegung als einer sekretorischen Fortbewegung geben vor allem die Untersuchungen von SCHEWIAKOFF (1894) an *Clepsidrina munieri* SCHNEID. „Was nun den eigentlichen Bewegungsvorgang anbetrifft, so haben wir uns denselben so zu denken, daß die Gregarine hyaline Gallert- resp. Schleimfäden von klebriger Beschaffenheit ausscheidet, welche bald erstarren; diese Fäden haften an der Fläche, auf welcher die Gregarine sich befindet. Der auf diese Weise gebildete Stiel wird durch fortwährende Ausscheidung von neuen Gallertmassen immer länger, und da er an der Unterlage fixiert ist, muß notwendigerweise eine Vorwärtsbewegung der Gregarine erfolgen. Demnach ist die Bewegung der Gregarinen keine aktive, welche durch besondere Bewegungsorgane hervorgerufen wird, sondern ist nur die unmittelbare Folge einer Ausscheidung von sehr zahlreichen zum Teil verklebten gallertigen Fäden, die in ihrer Gesamtheit einen Gallertstiel bilden, an dem die Gregarine gleichsam wie eine Pflanze an ihrem Stiele emporwächst“ (p. 347/48). „Die

Gallertfäden werden von der ganzen Oberfläche in den Furchen, welche zwischen den konvex vorspringenden Rippenstreifen liegen, ausgeschieden und bilden in ihrer Gesamtheit einen gallertigen Hohlzylinder“ (p. 346). „Es bleibt noch die eine Frage zu beantworten, auf welche Weise die Fäden durch die Cuticula hindurchtreten. Es lag ziemlich nahe anzunehmen, daß dies Heraustreten durch besondere in den Furchen liegende Poren geschähe. . . . Auf sehr dünnen Querschnitten . . . konnte ich auch ganz schmale porenartige Kanäle beobachten, welche die Cuticula ihrer ganzen Dicke nach durchsetzten und in die darunterliegende Gallertschicht führten. Auf Längsschnitten aber waren derartige Kanäle nur sehr selten, und dann auch meist undeutlich zu sehen. Gewöhnlich erschien die Cuticula vollkommen homogen. Ich vermute daher, daß wir es hier nicht mit einzelnen Öffnungen, d. h. Poren zu tun haben, sondern eher mit längsverlaufenden engen Spalten. Diese Annahme wird auch durch die Betrachtung dünner Flächenschnitte durch die Cuticula bestätigt. Wir können daher annehmen, daß sich am Grund der Furchen Längsspalten in die Cuticula einsenken, die bis zur Gallertschicht reichen und durch welche die Gallert austritt. Leider ist es mir nicht gelungen, die Ursachen zu ermitteln, welche nach dem Austreten der Gallerte die Bildung von Fäden bewirken“ (p. 352/53).

Eine wichtige Ausgestaltung erfuhr die Kenntnis von der sekretorischen Lokomotion der Gregarinen durch SOKOLOW (1912). „Die fortschreitende Bewegung der Gregarinen ist nicht als die Folge und nicht als die Ursache (wie CRAWLEY meint) der Abscheidung der gallertigen Substanz anzusehen“ (p. 313). „Die Hypothese von CRAWLEY ist demnach unannehmbar. Zweckmäßig erscheint die Hypothese (als eine Arbeitshypothese), wonach die fortschreitende Bewegung der Gregarinen durch die Kraft der Reaktion erklärt wird, welche bei der Abscheidung der gallertigen Substanz entsteht“ (p. 314). „Die gallertige Substanz wird von *Stenophora juli* in Form eines Bündels unregelmäßig angeordneter dünner Fäden abgeschieden. Die gallertige Substanz von *Stenophora juli* wird, im Gegensatz zu der Annahme von SCHEWIAKOFF, in 1 proz. NaCl rasch aufgelöst. Bei der Fortbewegung der Gregarinen bilden sich große Klumpen aus zusammengeklebten Karminkörnern, die hinter der Gregarine nachgeschleppt werden. Diese Tatsachen berechtigen uns, die Erklärung der Bewegung durch einen anwachsenden Gallertstiel zurückzuweisen und die Hypothese von SCHEWIAKOFF als unannehmbar anzusehen“ (p. 313). „Die gallertige Substanz ist in den Lösungen

von  $\text{CaCl}_2$  am schwersten löslich, hierauf in den sauren Lösungen von 1proz.  $\text{NaCl}$ ; am leichtesten löst sich dieselbe in Laktose und in Alkalien“ (p. 314). „Wenn die Gregarine sich in einer alkalischen Lösung fortbewegt, so werden fast gar keine Tuschekörnchen, die gewöhnlich an der Gallerte anhaften, hinter ihr hergezogen. Die Gallertfäden selbst sind gar nicht zu sehen und ihre Anwesenheit kann auch nicht nachgewiesen werden“ (p. 297). „Durch Säuren wird die gallertige Substanz zweifellos verändert, sie wird zäher und tritt deutlicher hervor. Oft konnte man sehen, wie eine Gregarine, die in schwache Lösung von Ameisensäure verbracht wurde, eine so starke Verklebung des vorderen mit dem hinteren Körperende aufwies, daß sie sich trotz aller Kontraktionen des Protomerits doch nicht wieder ausstrecken konnte“ (p. 297). Außer diesen allgemeineren Angaben weist er noch auf einige sehr bemerkenswerte speziellere Beobachtungen hin: „Bei längerem Verweilen der Gregarinen in Salzlösungen wie auch in alkalischen Lösungen verschwindet die Aktivität und die Bewegung wird zu einer ausschließlich passivgleitenden. Irgendwelche Kontraktionen der Myoneme sind nicht wahrzunehmen. In letzterem Falle wird bisweilen eine Rückwärtsbewegung beobachtet“ (p. 313). Und weiterhin betont er noch ausdrücklich, „daß die Rückwärtsbewegung nur bei den absolut passiven Gregarinen als Regel wahrzunehmen ist“ (p. 290).

Trotzdem SOKOLOW sich ziemlich scharf gegen die Ansichten von SCHEWIAKOFF ausspricht, ist seine Untersuchung weitgehend eine Bestätigung derselben. Und obwohl er SCHEWIAKOFF's Auslegung stellenweise mit Recht angreift, gibt er doch selbst eine neue Deutung, welche von der gleichen Basis ausgeht, nämlich von der Betrachtung der Gleitbewegung als einer sekretorischen Bewegung unabhängig von der Beweglichkeit durch Myoneme. SCHEWIAKOFF läßt die abgeschiedene Gallert sich am Hinterende des Tieres sammeln und durch Erstarrung daselbst die Gregarine fortschieben; SOKOLOW findet den Gallertstiel am Hinterende des Tieres nicht und läßt daher die Gallertmasse nur unter dem Körper des Tieres angreifen, hinter demselben aber sich auflösen. Beiden Autoren gemeinsam ist die Ansicht, daß die Gregarinen durch den Sekretionsdruck als solchen, also direkt durch das Austreten des Schleimes, bewegt werden — mag der Schleim nun sich am Hinterende zwischen Tier und Gallertstiel, diesen verlängernd, eindringen, oder mag sein Ausfließen unmittelbar durch Rückstoß den Körper vorwärtsdrängen. SOKOLOW bedauert sogar ausdrücklich, daß „infolge der mangelhaften Bearbeitung der Frage über das Ausströmen von Flüssigkeiten aus

Capillaren“ (p. 280) seine Arbeitshypothese vom Rückstoß des ausfließenden Schleimes noch nicht physikalisch solide begründet werden kann. Beide Autoren haben es nicht versucht, Veränderungen der Schleims substanz nach dem Austreten als Faktor für die Ortsbewegung in Rechnung zu stellen.

Nun hat sich bei den Cyanophyceen herausgestellt, daß der Austritt des Schleimes aus dem Protoplasten an sich nicht allein die bewegungserzeugende Beschleunigung hervorbringt. Der Sekretionsdruck mag wohl sehr groß sein und eine Komponente der vorwärtstreibenden Kraft darstellen. Wesentlich bedeutungsvoller ist es aber, daß der ausgetretene Schleim eine physikalische Veränderung erfährt. Beim Zusammentreffen mit dem umgebenden Wasser verquillt er stark. Durch die lebhaftere Wasseraufnahme wird sein Volumen erheblich vergrößert, und auf diese Weise wird der Austrittsort des Schleimes von der Stelle, wo der Schleim auf die Unterlage traf, weggedrängt. Kurz, der Quellungsdruck der stark hygroscopischen Gallertsubstanz ist es, welcher dem sezernierenden Körper seine Beschleunigung erteilt. So kommt der Organismus auf rein physikalischer Basis in Bewegung, ohne daß große vitale Kräfte des Protoplasmas, wie das beim direkten Sekretionsdrucke der Fall wäre, angenommen zu werden brauchten.

Nach diesen Erfahrungen erscheint es nicht nur denkbar, sondern unbedingt erforderlich, die Möglichkeit des Vorliegens entsprechender Verhältnisse auch bei den Gregarinen zu berücksichtigen. Unter dem Gesichtswinkel soll der Versuch gemacht werden, auch die gleitende Bewegung der Gregarinen als passiv anzusehen und sie durch Quellungsvorgänge an ausgeschiedenen Schleimfäden zu erklären.

Zunächst möge die Frage erörtert werden, auf welche Weise der Schleim die Bewegung ermöglicht. Nach den Beobachtungen von SCHEWIAKOFF setzt sich bei *Clepsidrina munieri* der Schleimstiel am Hinterende des Körpers aus zahlreichen Schleimfäden zusammen, deren jeder einer Längsfurche auf der Oberfläche der Gregarine entspricht. Innerhalb der Längsfurchen wird der Schleim ausgeschieden, in ihnen fließt er rückwärts, und an ihrem Ende tritt er schließlich offen zutage. Ebenso beobachtete SOKOLOW bei seiner *Stenophora juli* ein Fließen des Schleimes in den Furchen. Über den Charakter dieses Fließens und besonders über das weitere Schicksal der Gallertsubstanz gehen dann die Ansichten der beiden Autoren erheblich auseinander. SCHEWIAKOFF sah, wie erwähnt, bei seiner Art einen deutlichen Gallertstiel hinter der Gregarine. In Bezug auf das Fließen des Schleimes in den Furchen, das er be-

sonders untersuchte, erwähnt er nur, daß er schon vor der Ortsbewegung sichtbar ist, weiterhin aber nichts davon, daß es anders, etwa rascher, erfolge, als die Bewegung der Gregarine in entgegengesetzter Richtung. Bei der großen Sorgfalt, mit der seine Untersuchungen augenscheinlich angestellt wurden, ist anzunehmen, daß er auf eine Differenz der Geschwindigkeiten hingewiesen hätte, wenn sie einen nennenswerten Grad erreicht hätte. SOKOLOW fand demgegenüber, daß bei seinem Versuchsobjekte ein Schleimstiel nicht gebildet wurde, sondern daß nur ein kurzes Stück weit hinter dem Tier noch Reste der Gallertsubstanz sichtbar zu machen waren. Durch Zusatz von Alkalien zum Medium konnten auch diese Reste zum Verschwinden gebracht werden, obwohl sonst die Geschwindigkeit der Ortsveränderung dadurch jedenfalls nicht geschädigt wurde. Außerdem sah SOKOLOW auf der Oberfläche der Gregarine, also in den Furchen, die Schleimsubstanz rascher fließen, als das Tier vorwärtskam. Objektiv entsprechende Befunde dürfte SCHELLACK erhoben haben, wenn er angibt, daß Fremdkörper an dem Epicyt von *Echinomera* rascher rückwärts getrieben werden, als die Vorwärtsbewegung der Gregarinen erfolgt. Daß er nicht fließenden Schleim, sondern eine Wellenbewegung des Epicyts als Ursache des Körnchentransportes annimmt, ist für die Beurteilung der Versuchsergebnisse selbst naturgemäß ohne Belang. Von dem Vorhandensein eines Gallertstieles konnte sich auch SCHELLACK nicht überzeugen. CRAWLEY'S Angabe über das Fehlen eigentlicher Schleimfäden ist an dieser Stelle ebenfalls zu erwähnen.

Angesichts dieser wenig einheitlichen Resultate muß man zu der Annahme kommen, daß sich die verschiedenen Gregarinenarten in Bezug auf ihren Bewegungsmechanismus sehr ungleich verhalten, es sei denn, daß es gelänge, eine gemeinsame Grundlage bei allen festzustellen und besondere Gründe für den äußerlich verschiedenen Ausfall der Versuche heranzuziehen.

Als mutmaßliche Ursache für die Ungleichartigkeit der Ergebnisse kommen zunächst Verschiedenheiten in der Versuchsanordnung in Betracht, welche die Wechselwirkung zwischen Schleim und umgebendem Medium beeinflussen. SCHEWIAKOFF'S Untersuchungen fanden vorwiegend „in der zur Untersuchung von Entoparasiten bei uns gebräuchlichen Eiweißlösung (20 ccm Eiweiß, 1 g Kochsalz und 200 ccm Wasser)“ statt. Es liegt auf der Hand, daß der Schleim in solcher zähen, dem Milieu im Körper des Wirtsorganismus einigermaßen entsprechenden Flüssigkeit weniger leicht verquillt, als im Wasser oder schwachen Lösungen anorganischer Körper, wie sie

SOKOLOW anwandte. Demgegenüber erwähnt SCHEWIAKOFF ausdrücklich, daß „mit demselben Erfolge auch 1 proz. Kochsalzlösung verwendet werden“ (p. 342) kann und CRAWLEY berichtet über die Verwendung von Eiweißlösung bei seinen Versuchen.

Das würde wohl eher auf die zweite hier zu berücksichtigende Möglichkeit, auf eine Verschiedenheit im Verhalten des Schleimes selber hinweisen. In diesem Sinne wäre es zu versuchen, die Unterschiede in den Ergebnissen beider Autoren auf Verschiedenheiten in der Quellbarkeit und Viskosität des Schleimes bei den jeweiligen Untersuchungsobjekten zurückzuführen. Ist ein Schleim verhältnismäßig zäh und zeigt er nur geringere Neigung zum Verquellen, so wird er auf der Unterlage ziemlich fest haften. Das hat einerseits zur Folge, daß er unter dem Körper des Tieres im Gebiete der Furchen etwa da befestigt bleibt, wo er abgeschieden wurde, während das Tier vorwärts gleitet. Andererseits wird er auch dann noch nachweisbar sein, wenn das Tier bereits von ihm abgeglitten ist, und er als „Kriechspur“ offen daliegt. Das Verhalten eines solchen Schleimes entspräche also etwa SCHEWIAKOFF's Darstellung von dem, was er direkt beobachten konnte. Neigt der Schleim dagegen zu starker Verquellung, so wird er unter dem Tiere nicht so fest auf der Unterlage haften können, sondern abrutschen. Im Schleim enthaltene feste Teilchen oder auch Körnchen, welche außen auf dem verquellenden Schleime aufliegen, werden also bei der Verquellung auf der Unterlage rückwärts geschoben werden, während das Tier selbst nur durch einen Teil des Quellungsdruckes vorwärtsgedrängt wird. Zugleich wird zu erwarten sein, daß dann, wenn der relative Schutz wegfällt, welchen sie durch den Tierkörper gegen eine Verquellung erfährt, die frei mit dem Wasser in Berührung tretende Gallertsubstanz sehr rasch vollständig verschleimt, sich löst und damit unsichtbar wird. Ja man kann sogar vermuten, daß durch quellungsfördernde Substanzen, wie etwa Alkalien, das beschleunigt werden würde. Das alles ist ja gerade dasjenige, was SOKOLOW beschreibt, insbesondere wenn er sagt, daß „die gallertartige Substanz in der alkalischen Lösung weniger klebrig zu sein“ (p. 297) scheint, und wenn er ihre „schnelle Lösbarkeit“ (p. 273) hervorhebt.

Die Unterschiede zwischen SCHEWIAKOFF's und SOKOLOW's Befunden lassen sich also befriedigend durch die Annahme erklären, daß die Quellbarkeit der Gallertsubstanz bei den als Versuchsobjekt in Betracht kommenden Gregarinen verschieden war. Daß solche Verschiedenheiten sehr wohl denkbar sind, lehren die Verhältnisse bei den Cyanophyceen, bei denen neben den sichtbare Spuren



zurücklassenden „röhrenbildenden“ Arten auch scheinbar spurenlos kriechende „nackte“ Arten vorkommen. Und in diesem Falle ist die Homologie des bestehenbleibenden und des hinfalligen Gallertmantels kaum zweifelhaft. Auch SOKOLOW'S Erfahrungen mit Säurezusatz zum Medium lassen sich hiermit gut in Einklang bringen und seine Beobachtung über die eigentümliche „Zuckung“ (p. 278) die er im sauren Medium wahrnahm, erscheint durch Spannungsdifferenzen zwischen zäh gewordener peripherer und noch dünnflüssiger zentraler Gallert unter dem Tierkörper selber verständlich. Im Hinblick darauf ist man wohl berechtigt, von einer Bestätigung der aufgestellten Theorie durch die bereits vorhandenen Tatsachen zu sprechen.

Danach ist das Verhalten der Gallert hinter dem kriechenden Tiere für die Bewegung der Gregarinen belanglos, und so muß SCHEWIAKOFF'S Theorie von der lokomotorischen Bedeutung des Gallertstieles aufgegeben werden. Wirksam ist vielmehr nur die Gallert, welche auf der Oberfläche der Gregarine selbst strömt, wie das SOKOLOW bereits in anderem Zusammenhange angegeben hat. SOKOLOW'S Vermutung, daß dem Sekretionsdrucke größere Bedeutung beizumessen sei, scheint sich dagegen nicht zu bestätigen. In Analogie zu dem Verhalten der Cyanophyceen mußte vielmehr angenommen werden, daß die Bewegung der Gallert weniger durch die dauernde Sekretion einer Gallertsubstanz, als vielmehr vorwiegend durch Verquellung der schon vorhandenen hervorgebracht würde.

Die Lokomotion der Gregarinen erfolgt durch den Quellungsdruck des sezernierten Schleimes und sein dadurch bedingtes Fließen auf der Oberfläche des Tieres selbst.

Über die Art und Weise, wie die Quellung des sezernierten Schleimes erfolgt, lassen sich einwandfreie Resultate nicht ohne weiteres gewinnen. Die Angaben von SCHEWIAKOFF zeigen, daß trotz erheblicher Längenausdehnung des Gallertstieles eine Verdickung desselben nicht nennenswert in Betracht kommt. Das läßt sich im Sinne der Annahme auslegen, daß der Schleim in der Richtung der Körperachse stärker verquillt, als transversal dazu. Ähnliches wurde bereits für den Schleim der Cyanophyceen angenommen. Gerade bei Protozoen ist das Vorkommen in verschiedenen Richtungen verschieden stark verquellender Gallertsubstanzen eine weit verbreitete Erscheinung. Es braucht nur an die Trichocysten der Ciliaten erinnert zu werden, welche bei ebenso rascher wie ausgedehnter Verquellung in longitudinaler Richtung keinerlei Verdickung, also keine merkbare

transversale Verquellung erfahren. Die Gallertsubstanz der Gregarinen ist also möglicherweise anisotrop und verquillt in der Längsachse stärker als in der Transversalebene. Diese Annahme ist aber noch keineswegs erwiesen. Der Mangel einer Dickenzunahme des Schleimstieles kann sehr wohl darauf beruhen, daß der am Hinterende der Gregarine frei werdende Schleim bereits maximal verquollen ist und sich höchstens noch ganz auflösen kann; sein Längenwachstum beruht ja sowieso auch auf Apposition neuer Substanz, nicht nur auf Verquellung der alten. Das optische Verhalten der Gallert ist überdies bisher noch nicht näher untersucht. Sollte sich dabei Anisotropie ergeben, so kann diese auch allein durch die fädige Struktur und durch Spannungsverhältnisse bedingt sein. Es möge genügen, auf diese Dinge hingewiesen zu haben; jedenfalls dürften sie für das Weitere keine praktische Bedeutung besitzen.

Über die Herkunft des Gregarinschleims liegen reichlich Angaben vor. Er stellt ein Sekretionsprodukt des Cytoplasmas dar, welches in größerer Quantität unter dem Ectoplasma der Gregarinen als „Gallertschicht“ gespeichert ist. Über den Schleimaustritt ist bekannt, daß er nur in den Furchen der Außenhülle erfolgt. SCHEWIAKOFF nimmt dabei an, daß er durch feine Spalten ausgeschieden würde. Die Mehrzahl der vorliegenden Betrachtungen dürfte jedoch gegen diese Ansicht sprechen. Die Außenhülle der Gregarinen weist dicke parallele Längsleisten aus einer relativ festen Substanz auf, zwischen denen die Furchen gelegen sind. Es ist nun die Frage, ob in der Tiefe dieser Furchen das Plasma nackt zutage liegt, oder ob es doch noch von einer feinen aber festen Pellicula überzogen wird. Nimmt man mit SCHEWIAKOFF das Vorhandensein von Spalten an, so wären die einzelnen Leisten des Epicyts durch nacktes Protoplasma voneinander geschieden, sie wären also bis zu einem gewissen Grade frei voneinander. Dann müßte es gelingen, durch Druck auf den Gregarinenkörper die Spalten zu erweitern und schließlich sogar Teile des Zellinhaltes herauszuquetschen. Die Beobachtung zeigt aber, daß der Zellinhalt erst austritt, wenn an bestimmten Stellen eine förmliche Zerreißen der Außenwand erfolgt ist. Auch bei Verquellung der Gregarinen in geeigneten Medien erfolgt zunächst eine gesamte Auftreibung, welche für das Vorhandensein einer zusammenhängenden Hülle sprechen würde, und dann erst an einzelnen Stellen, wo augenscheinlich in den Furchen die Hülle einreißt, das Heraustreten von Gallertsubstanz und Plasma. Unter den Umständen erscheint die Annahme näherliegend, daß auch im Grunde der Furchen der Protoplast von einer zusammenhängenden Pellicula überzogen

ist. Die Gallertsubstanz kann demnach nicht einfach aus den Spalten austreten, sondern sie muß Poren in der Pellicula passieren.

Ob diese Poren, deren Vorhandensein auch SOKOLOW anzunehmen scheint, optisch unter geeigneten Umständen beim lebenden Tiere nachweisbar sind, mag dahingestellt bleiben. Vielleicht ist anzunehmen, daß sie wie die Austrittsstellen der Trichocysten normal geschlossen sind und bloß während des Gallertaustrittes sichtbar werden. Bei Gregarinen, welche im Kriechen rasch fixiert worden sind, würde es dagegen möglich sein, die Poren auf entsprechend gefärbten Schnitten direkt festzustellen. Das scheint PAEHLER in der Tat geglückt zu sein, wenn er berichtet: „Die ausgetretenen Gallerttropfen sieht man in den Fig. 21 u. 22 (Taf. VI) als schwarze Pünktchen in den Furchen zwischen den einzelnen Cuticularwülsten liegen“ (p. 69). Ich glaube wenigstens die von ihm beschriebenen und abgebildeten Gallerttröpfchen als die eben aus den Poren austretende Gallertsubstanz ansehen zu müssen und erblicke in seinem Befund die objektive Bestätigung für das Vorhandensein und die vermutete Lage der Gallertporen.

Die Gallertausscheidung der Gregarinen erfolgt durch Pelliculaporen in den Furchen des Epicyts.

Die einheitliche Bewegungsrichtung der Gregarinen legt die Vermutung nahe, daß der Schleimaustritt dafür bestimmend wirkt. Das würde dann der Fall sein, wenn dem Schleim beim Durchtritt durch einen engen Kanal eine gewisse Richtung erteilt würde. Tritt nun der Schleim nur durch Poren in einem außerordentlich feinen Fädchen aus, so ist eine Richtungsbestimmung nicht möglich. Er wird vielmehr einfach hervorquellen und sich mehr oder weniger senkrecht zur Pelliculaoberfläche auszudehnen suchen. Der Vorgang läßt sich vielleicht am besten vergleichen mit dem Bilde eines stark rinnenden Wasserbehälters, bei welchem das Wasser in geschlossenem Strahl durch das Loch hervorquillt. Je zäher die betrachtete Flüssigkeit ist, desto ausgesprochener wird der austretende Strahl säulenförmig erscheinen, und desto länger wird er diese Gestalt beibehalten. Darauf, daß zahlreiche nahe nebeneinander austretende solche Säulen oder Fädchen schließlich so fest miteinander verkleben und verschmelzen können, daß man ihre Grenzen nicht mehr nachweisen kann, wird später noch zurückzukommen sein. Man könnte sich also vorstellen, daß auf der Furchenpellicula sich bei Beginn des Kriechens zahllose kleine Gallertsäulen erheben. Durch die Ausdehnung der Gallertsäulen auf dem Wege der Verquellung würde der Gregarinenkörper von der Unterlage abgehoben werden, während

andererseits die Adhäsion der Leisten ihn an der Unterlage festzuhalten sucht. Die so entstehende Spannung kann entlastet werden, wenn eine Verschiebung der Leisten auf der Unterlage erfolgt. Durch dieses Ausweichen werden die weichen Gallertfäden seitlich umgekippt; ihre Längsachse wird dadurch parallel zu der Pelliculaoberfläche gerichtet. Die gleiche Umkipfung wird auch auf den übrigen Seiten erfolgen, wenn das Tier sich in einem zähflüssigen Medium, wie es etwa der Darminhalt eines Insekts ist, bewegt, und vielleicht sogar schon, wenn die Gallertsubstanz einen verquollenen Schleimüberzug geliefert hat, der einen gewissen Widerstand zu leisten vermag. Ist der Gregarinenkörper erst einmal nach einer Richtung ausgewichen, so wird er in dieser Richtung durch den Quellungsdruck des Schleimes fortgeschoben. Es resultiert also eine gleitende Bewegung.

Die primär senkrecht zur Körperoberfläche austretenden Gallertfäden werden sekundär umgelegt und liefern dann eine parallel der Körperoberfläche wirkende Beschleunigung.

Das Umkippen der austretenden überaus feinen Gallertfädchen kann theoretisch naturgemäß nach allen Seiten hin erfolgen. Nun findet der Gallertaustritt aber im Grunde der Furchen statt. Die Wände der Furchen setzen den Gallertfädchen einen unüberwindlichen Widerstand entgegen, während in der Richtung der Furchen ihnen ein Ausweichen ohne weiteres möglich ist. Daraus geht hervor, daß die Gallertfädchen in der Richtung der Furchen umkippen müssen, daß also auch die von ihnen nachher erteilte Beschleunigung in der Richtung der Furchen angreifen muß.

Durch den Verlauf der Leistenbildungen auf der Körperoberfläche ist die Bewegungsachse morphologisch festgelegt.

Es ist somit ausgeschlossen, daß eine Gregarine sich seitlich fortbewegt, eine Tatsache, welche sich bei der unmittelbaren Beobachtung schon längst herausgestellt hatte.

Die Fortbewegung der Gregarinen kann theoretisch innerhalb der gegebenen Bewegungsachse naturgemäß vorwärts oder rückwärts erfolgen, je nachdem, in welcher Richtung sich die Gallertfädchen umlegen. Praktisch findet sie fast nur in einer Richtung statt, nämlich vorwärts. Nur recht selten kommen auch Gregarinen mit gelegentlich rückwärts gerichteter Bewegung zur Beobachtung. Von solchen Ausnahmen abgesehen, überwiegt aber die Vorwärtsbewegung absolut.

Es ist also anzunehmen, daß die Gregarine imstande ist, die

Umkipprichtung der Gallertfädchen zu beeinflussen. Das Gegebene für derartige richtungsbestimmende Einflüsse sind Eigenbewegungen des Protoplasten. In der Tat ist der Protoplast ja auch zu Eigenbewegungen befähigt. Die meist relativ stark entwickelte Schicht transversaler Myoneme gibt ihm die Möglichkeit zu nicht unerheblichen peristaltischen Kontraktionen, welche ihrerseits ja sogar als Hauptursache der Ortsbewegung angesehen worden sind.

Wenn nun tatsächlich die Eigenbewegung des Protoplasten als lokomotorischer Faktor kaum in Betracht kommt, so darf es nicht möglich sein, durch Ausschaltung der Eigenbewegung die Lokomotion zum Stillstande zu bringen. Ist auf der anderen Seite die Eigenbewegung des Protoplasten bestimmend für die Bewegungsrichtung, so müßte bei ihrer Ausschaltung zugleich auch die ausgesprochen einseitig, protomeritwärts orientierte Polarisierung der Fortbewegungsrichtung wegfallen. Bei Aufhebung der Eigenbewegung müßte sich also Fortdauer der Lokomotion, jetzt aber verbunden mit dem Auftreten einer Progression bald in der einen, bald in der anderen Richtung der Längsachse, ergeben. Durch Überführung einer Gregarine in physiologischer Kochsalzlösung gelingt es nun, wahrscheinlich auf dem Wege einer leichten Verquellung, den Protoplasten soweit zu beeinflussen, daß er nicht mehr zu Eigenbewegungen imstande ist, und daß insbesondere seine Myoneme keine Kontraktionserscheinungen mehr zeigen. Die hierüber vorliegenden Versuche von SOKOLOW führten zunächst zu der Feststellung, daß die Lokomotion dadurch in keiner Weise geschädigt wurde. Außerdem ergaben sie aber als Nebenresultat die überraschende Tatsache, daß unter solchen Verhältnissen „bisweilen eine Rückwärtsbewegung beobachtet“ wurde, und daß das Auftreten derselben an ein absolut passives Verhalten der Muskulatur gebunden sei. Diese Befunde scheinen mir so eindeutig für die angenommene Funktion der Eigenbewegungen bei den Gregarinen zu sprechen, daß man die Theorie von der richtungsbestimmenden Bedeutung der Eigenbewegung wohl als bestätigt ansehen darf. Bei Ausschaltung der Eigenbewegung erlischt der richtungsbestimmende Faktor und die Bewegung erfolgt in der Längsachse gleichermaßen vorwärts wie rückwärts. Es darf in dem Zusammenhange vielleicht auch darauf hingewiesen werden, daß die Gregarinenart mit häufiger zu beobachtender freiwilliger Rückwärtsbewegung ein besonders schwach entwickeltes Myocyt besitzt (CRAWLEY), daß hier also die für die Rückwärtsbewegung erforderliche Vorbedingung, „das vollständige Fehlen einer Aktivität seitens der Gregarine“ (SOKOLOW, p. 276) von selbst nahezu erfüllt wird.

Die protomeritwärtige Bewegungsrichtung der Gregarinen wird durch Eigenbewegungen des Proto-plasten bedingt.

Daß durch diese Auslegung die Beteiligung der Eigenbewegung an der Lokomotion nicht vollkommen in Abrede gestellt werden braucht, ist ohne weiteres verständlich. Es mag sogar vorkommen, daß sie allein zur Lokomotion ausreicht. An der charakteristischen Gleitbewegung der Gregarinen als solcher hat sie aber so gut wie gar keinen unmittelbaren Anteil.

Noch ein weiterer Punkt bedarf der Erwähnung. Nach der eingangs behandelten Vorstellung über die Fortbewegungsweise gleitet die Gregarine auf den Leisten ihres Epicyts etwa wie ein Schlitten auf seinen Kufen. Das Bild wird vollständig zutreffen, wenn man den Schlitten nicht bergab gleiten läßt, sondern ihn auf horizontaler Fläche durch Abstoßen zwischen den Kufen mittels einer Stange vorwärts bewegt denkt („Peekschlitten“). Die Schleimfäden würden dann der abstoßenden Stange entsprechen. Ist nun ein Schlitten im Verhältnis zu seiner Breite sehr lang, so wird er seine einmal genommene Richtung unentwegt beibehalten, solange seine beiden Kufen parallele Gerade darstellen; bei einer Vermehrung der Kufen, wie bei den Gregarinen, müßte das in noch höherem Maße der Fall sein. Nun ist es von langen technischen Schlitten her bekannt, daß ein Abweichen aus ihrer Bewegungsrichtung auch dadurch erreicht werden kann, daß die Kufen parallel zur Seite gebogen werden („Bobsleigh-Steuerung“). Das Gleiche gilt auch für die Gregarinen, welche durch seitliches Abbiegen ihres Vorderendes ihre Bewegungsrichtung gegebenenfalls seitlich ablenken können. Auch in dieser Beziehung spielt also die Eigenbewegung eine gewisse Rolle. Beim Anstoßen an Widerstände im umgebenden Medium und dadurch bedingte Verbiegung der Leisten muß ebenfalls eine Richtungsänderung der Bewegung erfolgen, ohne daß durch die Hemmung eine Bewegungsumkehr erzwungen wurde. Willkürliche Richtungsänderung und Richtungsänderung beim Anstoßen gegen feste Körper lassen sich bei lebenden Gregarinen jederzeit beobachten.

Abweichungen aus der Bewegungsrichtung werden durch aktive oder passive Formänderung des Proto-plasten bedingt.

Das Gleiche muß naturgemäß auch gelten, wenn eine Krümmung des Gregarinenkörpers morphologisch festgelegt ist. „Beobachtet man . . . die Vorwärtsbewegung gewundener Formen (Gregarinen

aus *Amphiporus*), so kann man sehen, daß dieselben sich in der Richtung der kleineren Krümmung bewegen, d. h. dahin, wohin ihr Vorderende gekrümmt ist“ (AWERINZEW, p. 14).

Selbstverständlich braucht nicht jede Krümmung des Proto-  
plasten auch eine Änderung der Bewegungsrichtung zur Folge haben.  
Voraussetzung dafür ist vielmehr, daß der abgelenkte Körperteil  
der Unterlage aufliegt. Ist das nicht der Fall, und ragt der abge-  
lenkte Körperteil frei empor, so kann sich die Gregarine ungestört  
in der vorher innegehaltenen Richtung weiterbewegen. Der aus-  
drückliche Hinweis auf dieses Verhalten erscheint notwendig mit  
Rücksicht auf verschiedene Angaben von CRAWLEY. Nach ihm hat  
eine Ablenkung des Vorderendes nicht stets eine Bewegung des  
ganzen Tieres in dieser Richtung zur Folge, und ebenso kann eine  
Ablenkung des Hinterendes ohne merkbaren Einfluß bleiben. Wenn  
aber, wie er auch berichtet, einer Ablenkung des Hinterendes eine  
Richtungsänderung folgte, so geht daraus nur hervor, daß das ab-  
gelenkte Stück nachher allein auflag und so die Bewegungsrichtung  
bestimmte. Bei stark beweglichen Gregarinen scheinen Änderungen  
in den Auflageverhältnissen gleichzeitig mit Gestaltsänderungen  
häufig stattzufinden.

Der Vergleich mit einem Schlitten, welcher für die Gleitbewegung  
der Gregarinen deshalb am nächsten liegt, weil die herangezogenen  
mechanischen Verhältnisse hier ohne weiteres geläufig sind, ist viel-  
leicht nicht gerade derjenige, welcher am zutreffendsten ist. In  
Wirklichkeit gleitet ja die Gregarine nicht auf den festen Epicyt-  
leisten, wie der Schlitten auf seinen Kufen, sondern sie gleitet  
gerade auf dem in den Furchen fließenden Schleime. Die technische  
Einrichtung, welche diesem Verhalten nahezu vollkommen entspricht,  
ist das „caterpillar-system“, welches von schweren landwirtschaft-  
lichen Maschinen, insbesondere aber von den „tanks“ her bekannt  
ist. Wie hier eine rotierende Kette die treibende Maschine gleich-  
zeitig trägt und vorwärts bewegt, so unterstützt und bewegt die in  
der Epicytfurche strömende Gallert die Gregarine. Für die Ab-  
leitung der Bewegungsänderung aber ist es gleichbedeutend, ob man  
sich die Epicytstreifen oder die Epicytfurchen durch die Kontraktion  
der Myoneme gebogen denkt.

Erwähnt sei, daß das gleiche Prinzip, wie bei den Gregarinen,  
auch bei der Diatomee *Surirella* realisiert ist. Bei dieser wird die  
Gallertsubstanz augenscheinlich von den Plasmafortsätzen in den  
Pfeilern der vier Schalenflügel abgeschieden und strömt dann in  
dem Randkanal der Flügel entlang. Durch den von LAUTERBORN

nachgewiesenen Schlitz des Randkanales tritt der Gallertstrom in ähnlicher Weise mit der Umwelt in Beziehung, wie der Gallertstrom in der Epicytffurche einer Gregarine am oberen Rande der Furche. Es hängt dann nur von äußeren Umständen ab, ob die Gallert nach dem Prinzip des „trottoir roulant“ Tuschekörnchen transportiert, oder nach dem „caterpillar-system“ den ganzen Organismus fortschiebt.

Es bedarf wohl kaum einer besonderen Betonung, daß die Gallertfäden, welche am Hinterende des Gregarinenkörpers unter Umständen sichtbar werden, nicht identisch sind mit den feinsten Gallertfädchen, welche aus dem Gregarinenkörper austreten. Die Gallertfäden der Gregarinenspur stellen vielmehr, vergleichbar dem aus den Sekretfädchen zahlreicher Drüsen verklebten Gespinnstfaden einer Spinne, oder besser noch dem ähnlich entstehenden Byssusfaden einer Muschel, nur die Verklebungsprodukte zahlreicher feinsten Fädchen dar.

Die lokomotorische Bedeutung der Gallertfäden erschöpft sich im wesentlichen noch während ihrer Lage unter dem Gregarinenkörper, da sie nur solange nicht seitlich ausweichen können und den gesamten Quellungsdruck in den Dienst der Fortbewegung stellen. So kann es leicht geschehen, daß hinter dem Gregarinenkörper der zurückbleibende Schleim, welcher nur noch eine geringere Quellungsgeschwindigkeit hat oder vielleicht schon maximal verquollen ist, geradezu als Hemmschuh für die Bewegung wirkt. Bei der überlegenen Kraft des Quellungsdruckes unter der Gregarine muß das dazu führen, daß etwa hinter derselben zurückbleibende Gallertspuren stark angespannt und sogar zerrissen werden. „Der Faden . . . wird meist von der Gregarine nachgeschleppt, klebt an, wird wieder losgerissen und zieht verschiedene Fremdkörperchen mit sich fort. In gewissen Fällen (Gregarinen aus dem Darm von *Amphiporus*), kann man beobachten, wie der dünne, häufig abreißende, kurze, an ein Schwänzchen erinnernde schleimige Faden der Gregarine unter der Einwirkung von Strömungen in der umgebenden Flüssigkeit, welche durch die Fortbewegung der Gregarine hervorgerufen werden, gleichsam von einer Seite zur anderen pendelt“ (AWERINZEW p. 14). So läßt sich diese Erscheinung, welche auch für SOKOLOV und SCHELLACK den Hauptanstoß zu ihrer Ablehnung der SCHEWIAKOFF'schen Sekretionstheorie bot, doch mit der Theorie von der Bewegung durch Quellungsdruck des Schleimes ohne weiteres in Einklang bringen.

Über das feinere reizphysiologische Verhalten der Gregarinen



scheinen eingehendere Untersuchungen noch nicht vorzuliegen. Inwieweit sich solche bei der Natur des Objektes als Entoparasit überhaupt werden durchführen lassen, steht ganz dahin. Von besonderem allgemeinen Interesse würden hier genauere Angaben deshalb werden können, weil es bei den Gregarinen technisch möglich ist, die Reaktionsfähigkeit zu beeinflussen. Während die normale Gregarine ihre Bewegungsrichtung noch bestimmen kann, also die Fähigkeit zu echter Taxis auf tropistischer Basis besitzt, kann die in physiologischer Kochsalzlösung befindliche Gregarine das nicht mehr. Etwa auftretende Reizbewegungen wären dann also rein nastischer Natur und besäßen somit den Charakter der Peithie. Ob es möglich ist, an diesem Verhalten experimentell anzuknüpfen, wird noch zu ermitteln sein.

#### Literaturverzeichnis.

- AWERINZEW, S.: Studien über parasitische Protozoen. IV. Beobachtungen über die Entwicklungsgeschichte von Coccidien aus dem Darm von *Cerebratulus* sp. Arch. f. Protistenk. Bd. 18 1909 p. 11—47.
- BÜTSCHLI, O.: Protozoa. I. Abt.: Sarcodina und Sporozoa (in BRONN's Klassen und Ordu. d. Tierreichs), Bewegungsvorgänge und Ernährungsverhältnisse der Gregarinida. 1882 p. 518—522.
- CRAWLEY, H.: The progressive movement of Gregarines. Proc. Acad. Nat. Scienc. Philadelphia Vol. 54 1902 p. 4—20.
- : The movements of Gregarines. Proc. Acad. Nat. Scienc. Philadelphia Vol. 57 1905 p. 89—99.
- FRENZEL, J.: Über einige argentinische Gregarinen. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. 27 (N. F. XX) 1892 p. 233—336.
- HALL: A study of some Greg. Exp. Ref. *Hirmocystis rigida*. St. Z. Un. Nebr. No. 77, 1907 (mir nicht zugänglich; zitiert nach SOKOLOV).
- KÖLLIKER, A.: Beiträge zur Kenntnis niederer Tiere. I. Über die Gattung Gregarina. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 1 1848 p. 1—37.
- LANKESTER, E. R.: Remarks on the structure of the Gregarinae and on the development of Gregarina (*Monocystis*) *sipunculi* KÖLL. Quart. Journ. micr. Scienc. Vol. 12 1872 p. 342—351.
- LAUTERBORN, R.: Untersuchungen über Bau, Kernteilung und Bewegung der Diatomeen. Leipzig 1916 p. 1—165.
- LÜHE, M.: Bau und Entwicklung der Gregarinen. Arch. f. Protistenk. Bd. 4 1904 p. 88—198.
- PAEHLER, F.: Über die Morphologie, Fortpflanzung und Entwicklung von Gregarina *ovata*. Arch. f. Protistenk. Bd. 4 1904 p. 64—87.
- PLATE, L.: Untersuchungen einiger an den Kiemenblättern des *Gammarus pulex* lebenden Ektoparasiten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 43 1886 p. 175—241.

- PRELL, H.: Zur Theorie der sekretorischen Ortsbewegung. I. Die Bewegung der Cyanophyceen. Arch. f. Protistenk. Bd. 42 1920 p. 99—157.
- SHELLACK, C.: Über Entwicklung und Fortpflanzung von *Echinomera hispida* (A. SCHN.). Arch. f. Protistenk. Bd. 9 1907 p. 297—345.
- SCHWIAKOFF, W.: Über die Ursache der fortschreitenden Bewegung der Gregarinen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 58 1894 p. 340—354.
- SCHNEIDER, A.: Contributions à l'histoire des Grégarines des Invertébrés de Paris et de Roscoff. Arch. Zool. Expér. T. 4 1875 p. 493—604 (521).
- SOKOLOV, B.: Studien über Physiologie der Gregarinen. Arch. f. Protistenk. Bd. 27 1912 p. 260—314.
-

Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.

## Kleinere Mitteilungen.

---

***Monocystis naidis* n. sp.,  
eine neue Cölomgregarine der Oligochäten.**

Von  
**Hermann von Voss** (Düsseldorf).

Vorliegende Mitteilung ist ein kurzes Referat über eine Arbeit, die von mir im Jahre 1914 ans Archiv für Protistenkunde eingesandt wurde, auf der Post aber während der Mobilmachung verloren ging. Da mir zurzeit wohl eine Niederschrift des Textes, nicht aber die Figuren zur Verfügung stehen (sie, wie auch die Präparate liegen noch in Straßburg, wo die Arbeit gemacht wurde, und wann sie wieder in meine Hände gelangen, ist bei den herrschenden Schwierigkeiten nicht abzusehen), so ist Vorliegendes nur als eine vorläufige Mitteilung anzusehen.

EDM. HESSE (1909) hat die Angabe gemacht, daß sämtliche Familien der Oligochäten Vertreter der monocystiden Gregarinen als Parasiten beherbergten; von dieser Regel seien nur die Äolosomatiden und die Naiden ausgenommen, bei denen *Monocystis*-Arten bisher nicht nachgewiesen werden konnten. Auch in der übrigen Literatur, soweit sie mir zur Verfügung stand, konnte ich keine diesbezüglichen Angaben finden; es sei mir daher gestattet, diese Lücke teilweise auszufüllen durch die kurze Beschreibung des Trophozoitstadiums einer Gregarine, die ich bei Durchmusterung von Schnittpräparaten entdeckte. Es handelt sich um den Parasiten

einer *Nais*, und zwar entweder von *N. elinguis* oder von *N. obtusa*, doch spricht die Größe des Tieres für die erste Art (die Gestalt der Borsten konnte ich am Schnittpräparat zur Bestimmung nicht mehr benutzen); die Infektion war eine sehr starke, jedes Segment, das erste ausgenommen, beherbergte Dutzende von Parasiten. *Monocystis naidis*, wie ich diese neue Form nach ihrem Wirte nennen will, ist eine reine Cölogregarine, die nur in der Leibeshöhle vorkommt, hier entweder frei flottiert oder an der Wand, den Dissepimenten, den Chloragogenzellen befestigt ist.

Form gestreckt-spindelförmig, Vorderende nicht selten verjüngt bis spitz, Hinterende mehr oder weniger abgerundet. Meist solitär, hin und wieder trifft man Syzygien von zwei und von drei Tieren.

Größe zwischen 27 und 37  $\mu$  in der Länge und ca. 6–7  $\mu$  in der Breite; ausnahmsweise findet man Exemplare von 45 $\times$ 11  $\mu$ .

Formveränderungen des Vorderendes, Umbiegungen, Umknickungen sind häufig und lassen auf das Vorhandensein von Muskelfäden schließen.

Eine deutliche Pellicula (Epicyt) umgibt den ganzen Körper und ist auf der Oberseite zu einigen Längsleisten erhoben (vgl. *Monocystis striata*). Gut entwickelt ist auch der Sarcocyt, während weder die Gallertschicht, noch die wohl sicher vorhandenen (vgl. oben) Muskelfäden nachgewiesen werden konnten. Der Entocyt zeigt ein feinkörniges bis feinwabiges Plasma mit konstanten, mit Eisenhämatoxylin sich stark färbenden Einschlüssen.

Kern sphärisch oder etwas ellipsoid, bis zu 10  $\mu$  im Durchmesser; großes Caryosom und 2–4 größere Chromatinbrocken sind ins Liningerüst eingelagert. Die Kernmembran ist stets deutlich.

Die Befestigung der Gregarine an der Cölomwand ist meist eine oberflächliche und macht den Eindruck, als klebte die Gregarine infolge einer zähen Beschaffenheit ihrer Oberfläche an den Zellen der Cölomwand; dazwischen aber erfolgt die Anheftung dadurch, daß die Pellicula am Vorderende aufgelöst erscheint und das Endoplasma in Form von mehreren kurzen, aber relativ derben Pseudopodien vorgetreten ist, die an die Zellen der Leibeshöhlenwand ansetzen.

Solche Auflösungen der Pellicula, wie wir sie hier am Vorderende allein konstatieren, finden in einem bestimmten Stadium am ganzen Umfang des Gregarinenkörpers statt: das Individuum geht dabei aus der gestreckten in eine sphärische Form über, mit wellig begrenzter Oberfläche, mit vielfachen kleinen Zacken und Fortsätzen. Entoplasma stark vakuolisiert in diesem Stadium, peripher von einer

deutlichen Schicht hyalinen Ectoplasmas begrenzt, das wohl aus der Auflösung der Pellicula und dem Sarcocyt hervorgegangen sein dürfte.

Die so entstandenen, mehr amöboiden als gregarinenähnlichen Formen neigen sehr zur Verschmelzung, zu einer Plasmogamie, wobei zwei (oder selten drei) Individuen sich vereinigen. Wenn auch gewisse Unterschiede in der Plasmastruktur der vereinigten Individuen wahrzunehmen sind und die Verschmelzungslinie daher noch lange deutlich bleibt, so sind doch die Unterschiede nicht konstant genug, um hieraus auf eine prinzipielle Verschiedenheit oder gar einen sexuellen Prozeß schließen zu können, wie das wohl von anderen getan worden ist (vgl. LÉGER et DUBOSCQ 1903), auch spricht dagegen die, wenn auch selten zu beobachtende Verschmelzung von drei Tieren.

Die Kerne der „Plasmogameten“ wandern aufeinander zu und kommen schließlich dicht nebeneinander im Zentrum zu liegen. Sie zeigen ein typisch abweichendes Aussehen: das Caryosom hat ca. um 50 Proz. an Größe abgenommen, dafür sind die extracaryosomalen Chromatinansammlungen stark vermehrt und liegen vielfach dicht unter der Kernmembran, so daß die Möglichkeit einer Abwanderung chromatischer Substanz aus dem Caryosom ins Cytoplasma naheliegt.

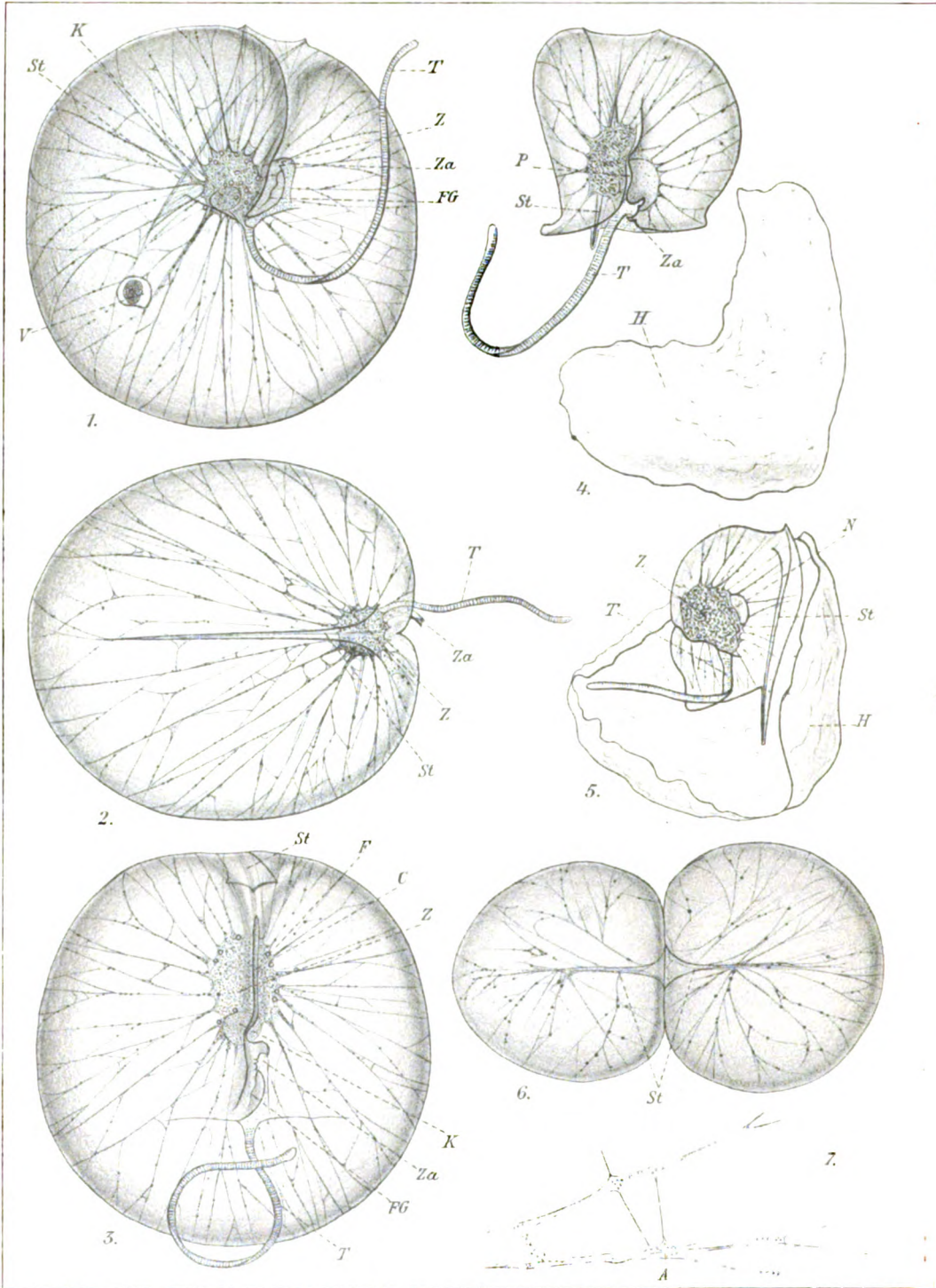
Düsseldorf, den 19. August 1920.

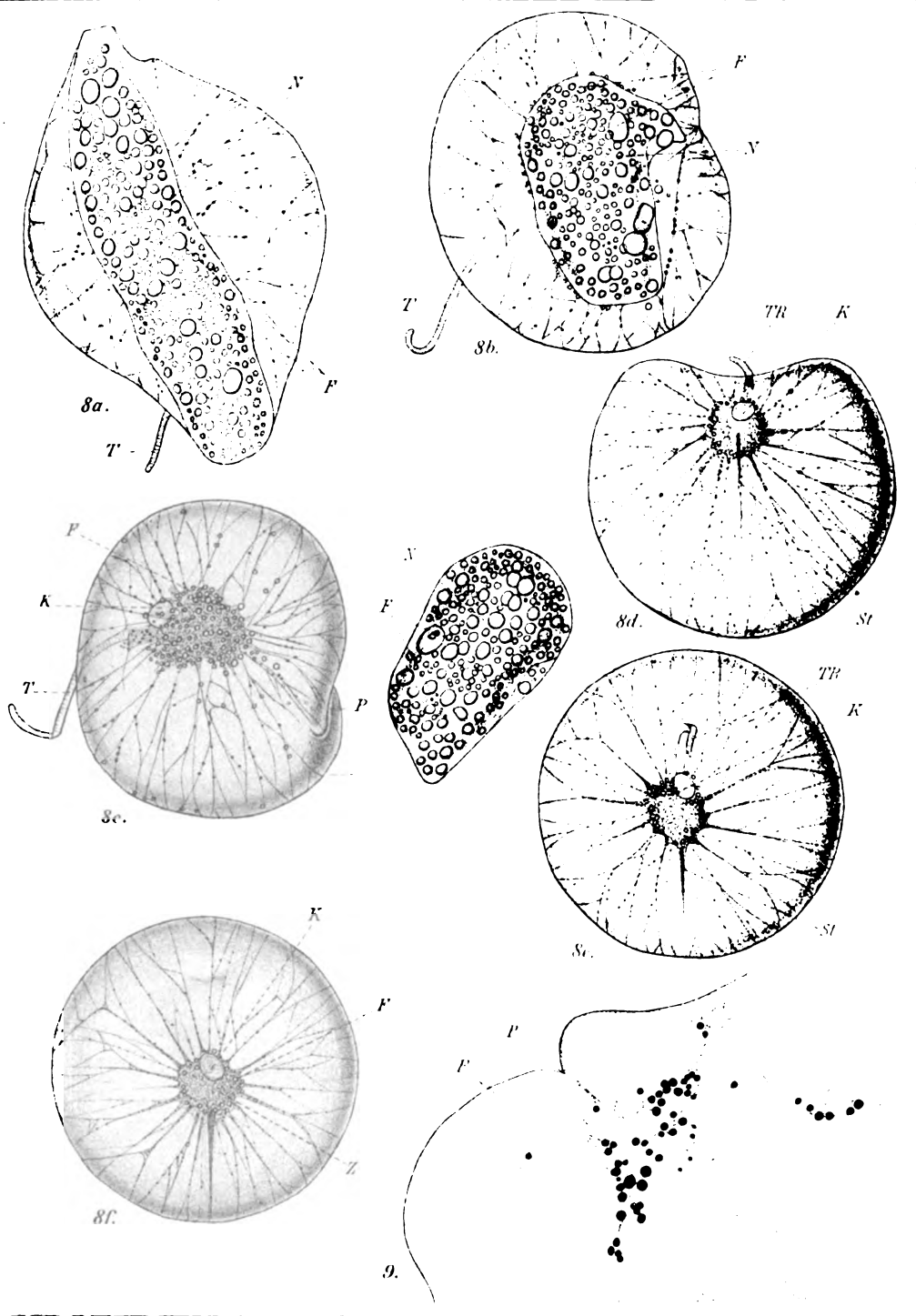
---

### Literaturverzeichnis.

- HESSE, EDM.: Monocystidées des Oligochaetes. in: Arch. Zool. expér. et génér. 5. Série T. 3 1909.  
LÉGER et DUBOSCQ: La reproduction chez Pterocephalus. Ibid. 4. Série T. 1 1903.  
SOKOLOW, B.: Liste des Grégarines décrites depuis 1899. in: Zool. Anz. Bd. 38 1911.
-

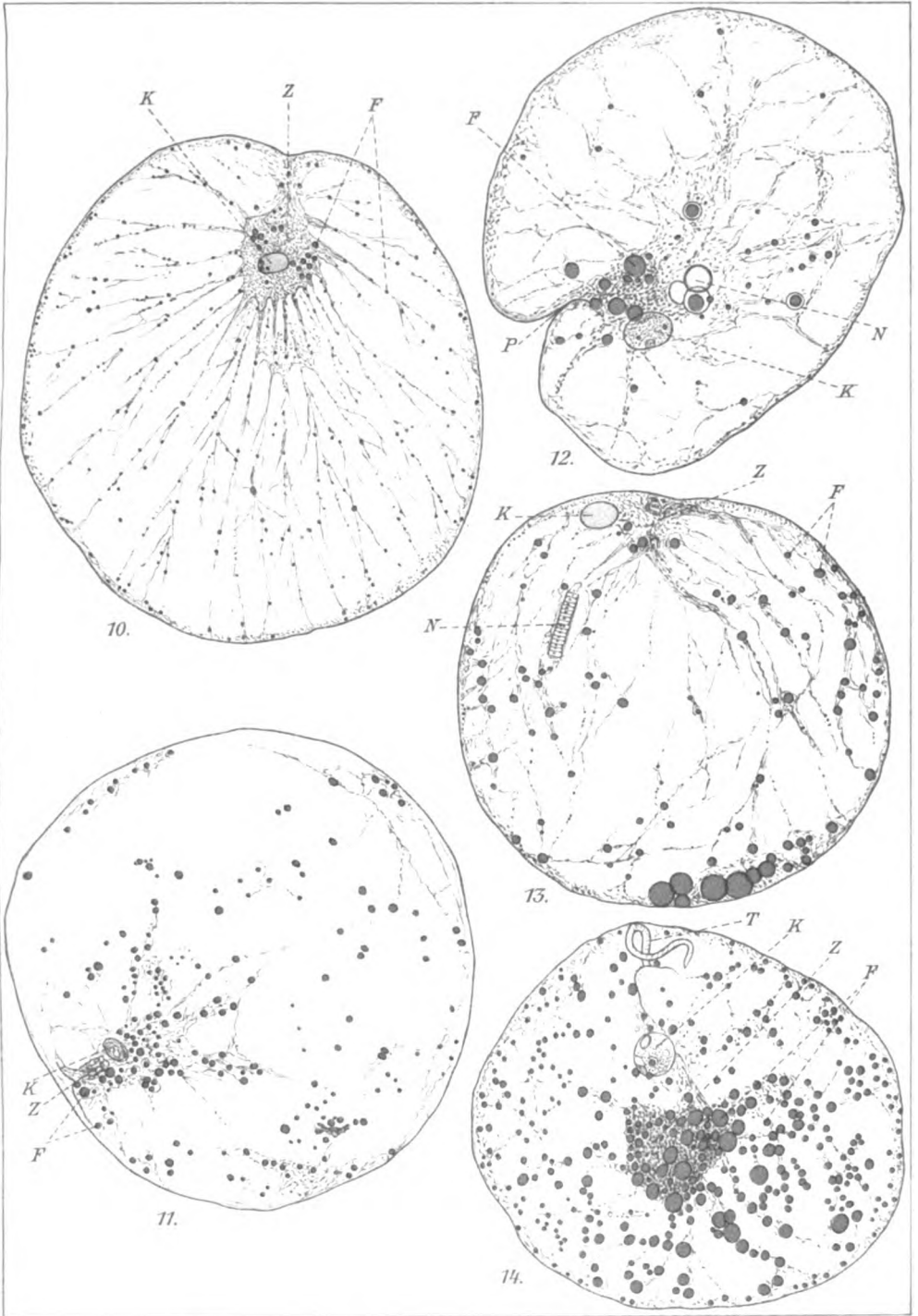






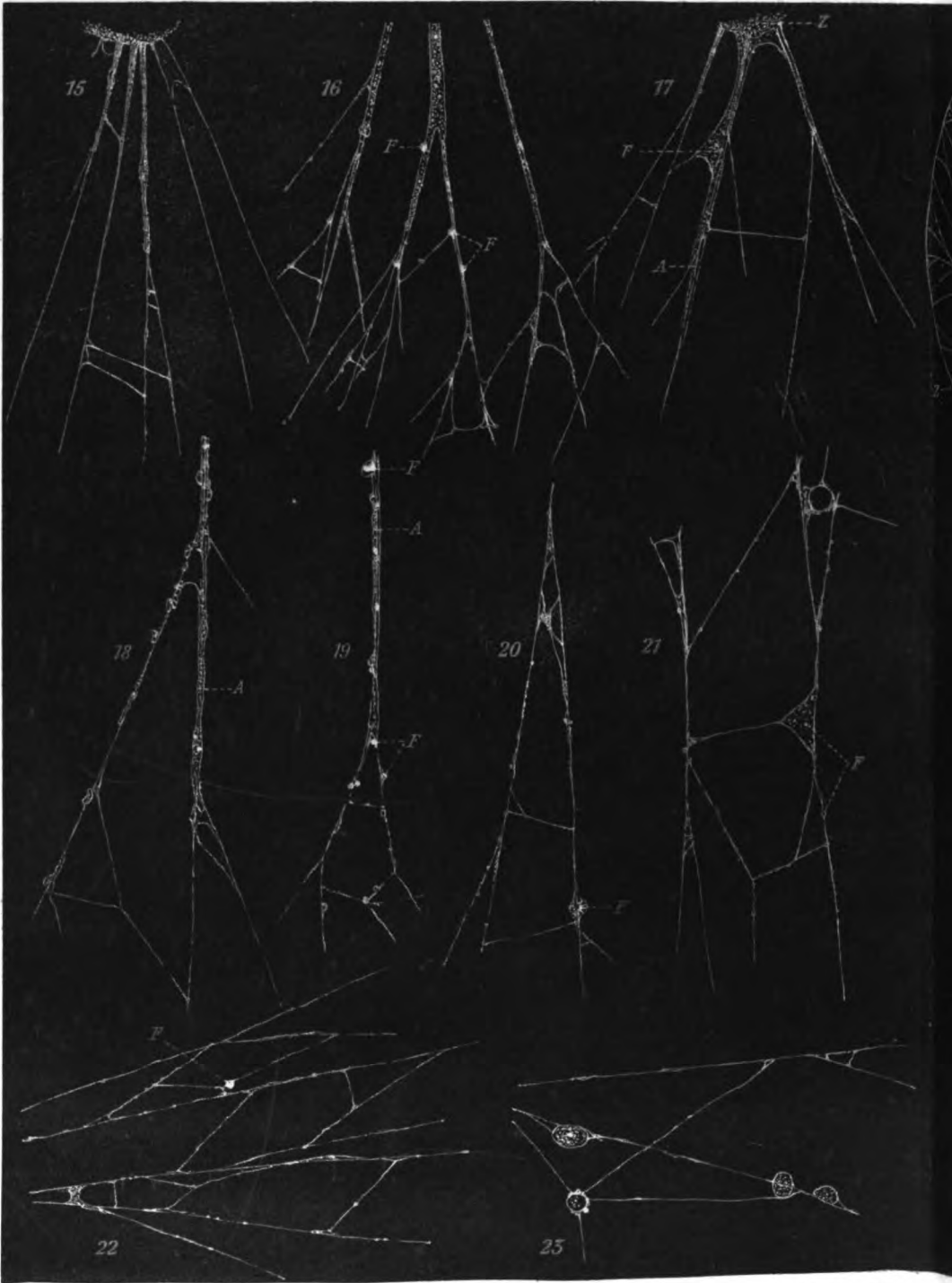






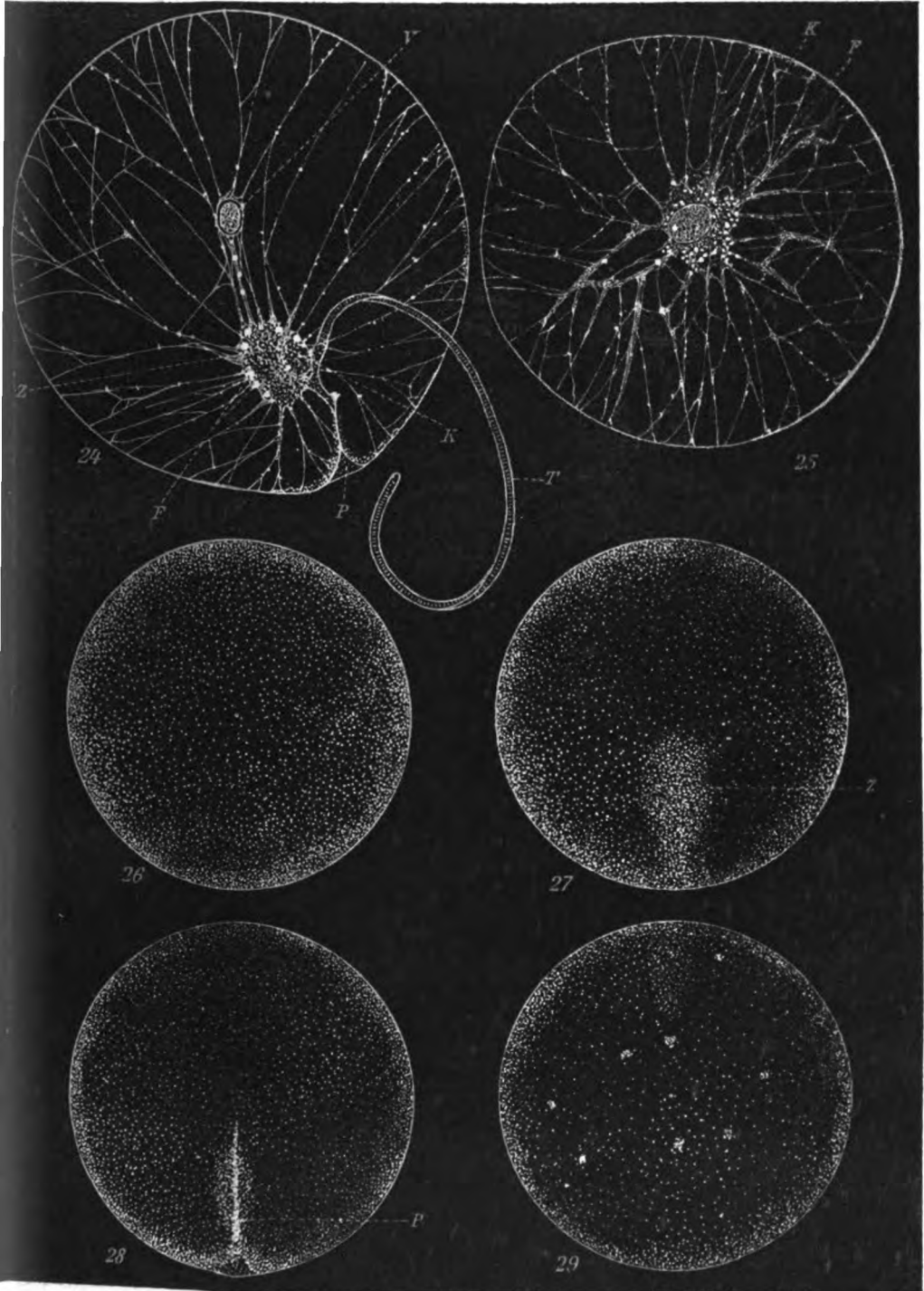






Andre Pratje gez.

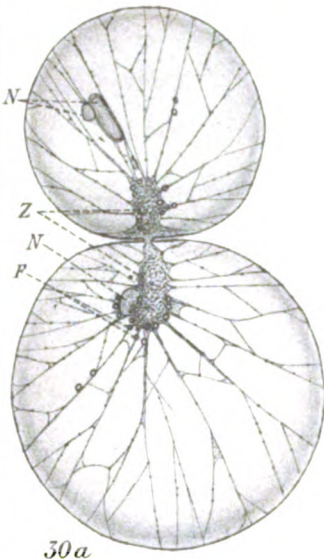
Verlag von Gustav Fischer



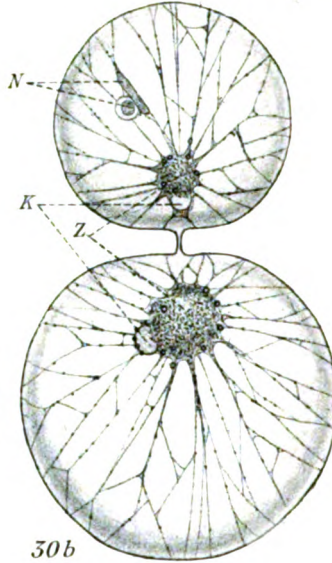




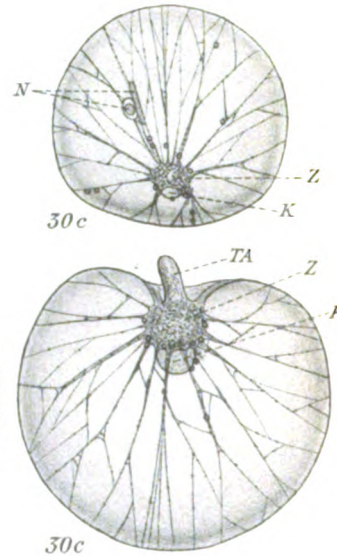




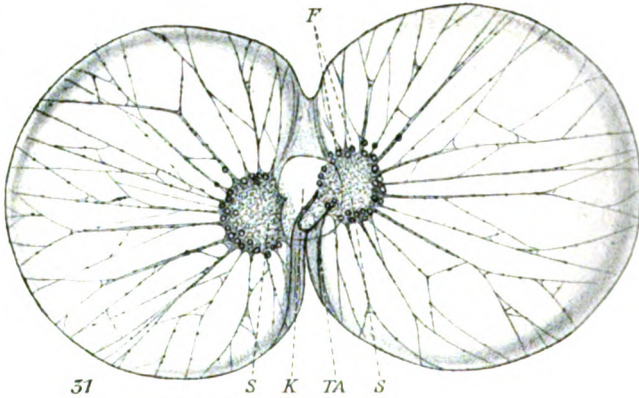
30a



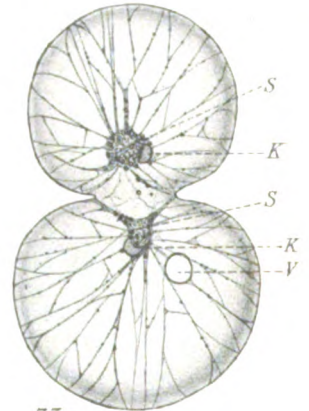
30b



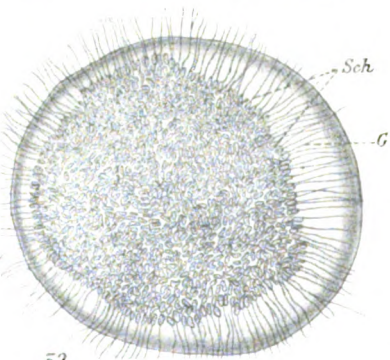
30c



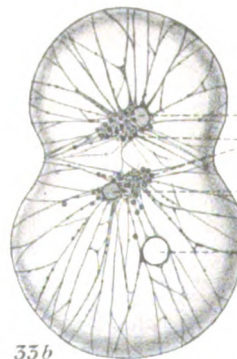
31



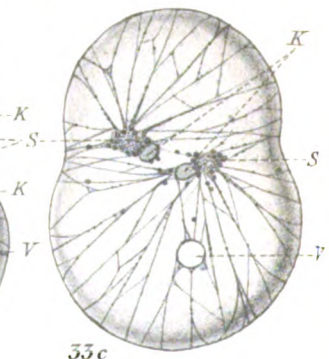
33a



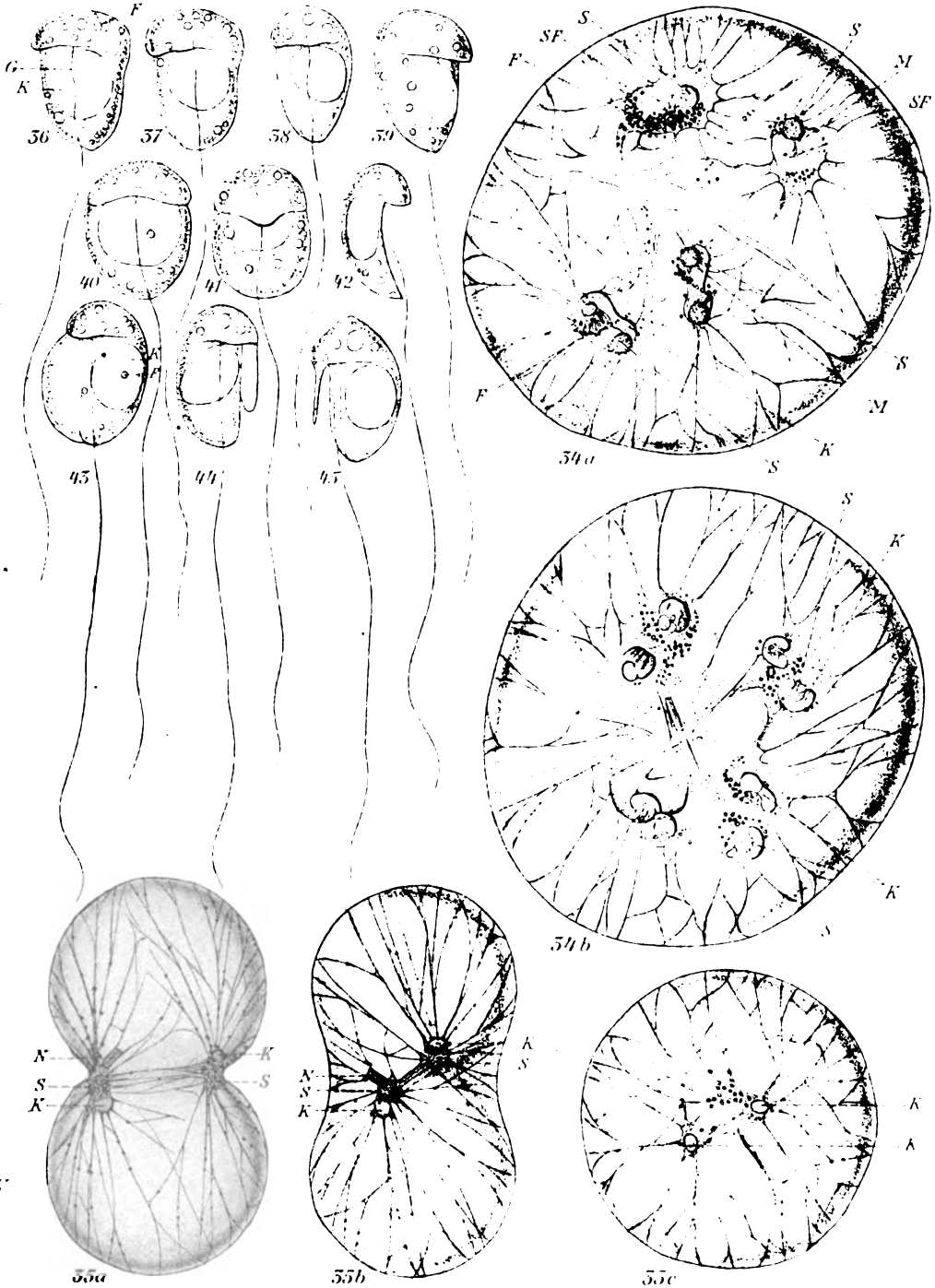
32



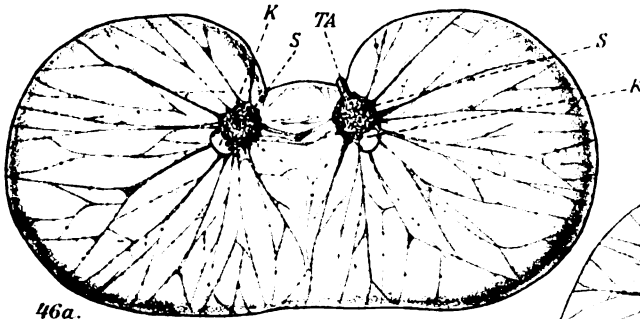
33b



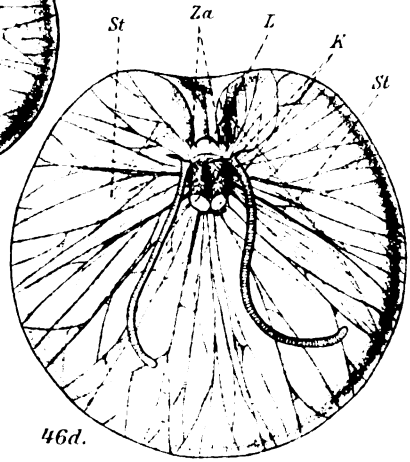
33c







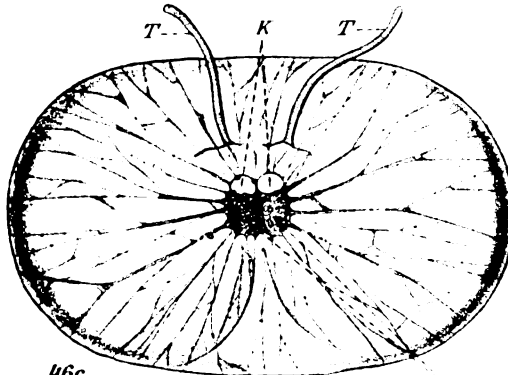
46a.



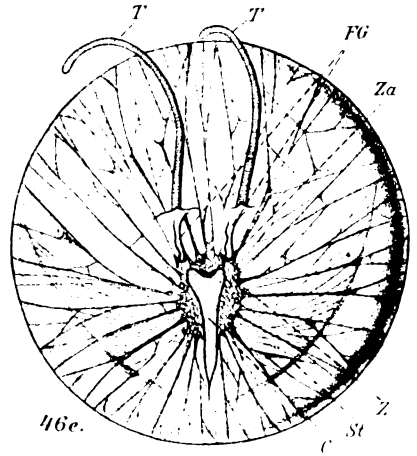
46d.



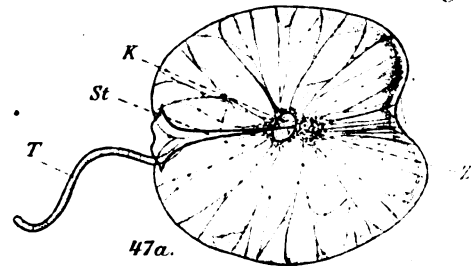
46b.



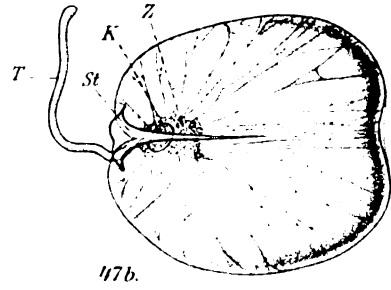
46c.



46e.



47a.



47b.



Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.

(Aus dem Museo Nacional de Ciencias Naturales in Madrid.)

**Die Hämococcidien der Eidechsen.**  
**Vorbemerkungen und I. Teil: Die Entwicklungsgeschichte**  
**von *Karyolysus*.**

Von  
**Eduard Reichenow.**

(Hierzu Tafel 6—13 und 17 Textfiguren.)

**Inhaltsübersicht.**

	Seite
Einleitung . . . . .	180
Der Überträger . . . . .	183
Technik . . . . .	191
I. Teil: Die Entwicklungsgeschichte von <i>Karyolysus</i> . . . . .	193
1. Überblick über den Zeugungskreis von <i>K. lacertae</i> und allgemeine Gesichtspunkte der Darstellung . . . . .	193
2. Das Schicksal der Gametocyten in der Milbe . . . . .	200
3. Conjugation und Microgametenbildung . . . . .	206
4. Befruchtungsvorgänge und Reduktionsteilung . . . . .	213
5. Der erste Abschnitt der Sporogonie: Die Sporokinetenbildung . . . . .	225
6. Die Sporokineten und die Ei-Infektion der Milbe . . . . .	232
7. Der zweite Abschnitt der Sporogonie: Die Sporozoitenbildung in der Tochtergeneration der Milbe . . . . .	239
8. Die Infektion der Eidechse . . . . .	247
9. Die Ausbreitung der <i>Karyolysus</i> -Infektion in der Eidechse . . . . .	254
10. Agamogonie und Gamogonie . . . . .	266
11. Pathologie und Phagocytose . . . . .	274
12. Chronische Infektion und Rezidive . . . . .	278
13. Chromosomen und Kernteilungsweise bei den Coccidien . . . . .	280
Literaturverzeichnis . . . . .	285
Tafelerklärung . . . . .	287

Anm.: In spanischer Sprache erschienen in: Trabajos del Museo Nacional de Ciencias Naturales, Serie Zoologica, Núm. 40, 1920.

### Einleitung.

In meiner Arbeit (1913) über *Karyolysus lacertae* mußte ich darauf hinweisen, daß der Antritt der Forschungsreise nach Kamerun mich zwang, schnell einen Strich unter meinen Hämococcidien-Untersuchungen zu ziehen. Manche wichtige Frage, die sich im Zusammenhange mit der Entwicklungsgeschichte von *Karyolysus lacertae* erhob, mußte damals ungelöst bleiben. Verschiedene Punkte der Beziehungen des Eidechsenparasiten zu seinem zweiten Wirte, der Milbe *Liponyssus saurarum*, konnten eine eingehende Darstellung nicht erfahren, da die Vorbedingung hierfür eine genaue anatomische und histologische Untersuchung der betreffenden Milbe war. Auch der Weg, auf dem sich die Infektion der Eidechse vom Darmkanal aus vollzieht, blieb unaufgeklärt, da experimentelle Infektionen in größerem Umfange nicht mehr ausgeführt werden konnten. Ganz unerörtert mußte ich die für die Systematik und Epidemiologie der Blutcoccidien grundlegende Frage lassen, ob *Karyolysus lacertae* auf die eine Eidechsenart *Lacerta muralis* beschränkt ist oder auch andere Arten befällt, und ob andererseits der gleiche Wirt noch weitere Coccidienarten in seinem Blute beherbergen kann.

Im ganzen Tierreiche finden wir kaum eine zweite Organismengruppe, deren Systematik sich in einem gleich trostlosen Zustande befindet, wie die der sog. „Hämogregarinen“. Von hunderten bisher beschriebener Arten ist das einzige Kennzeichen der Name des Wirtstieres, in dem man die Parasiten gefunden hat; denn die meisten Beschreiber betrachten jede in einer anderen Wirtsart gefundene Hämogregarine als besondere Art. Mehrfach sind auch aus dem gleichen Wirte verschieden aussehende Formen als getrennte Arten unterschieden worden. Am weitesten ist in dieser Richtung FRANÇA (1909, 1910 a, b) gegangen, der bei drei von ihm untersuchten Eidechsenarten, *Lacerta muralis*, *Lacerta ocellata* und *Tropidosaurus algira*, nicht weniger als 14 Arten und eine Unterart von Hämogregarinen unterscheidet, von denen sich 10 Arten in Portugal finden sollen. Den Gegensatz hierzu bietet WOODCOCK (1912), der alle aus *L. muralis* und *ocellata* beschriebenen Formen als eine einzige Art betrachtet.

Mein durch den Krieg herbeigeführter langer Aufenthalt in Spanien gab mir eine unerwartete günstige Gelegenheit, meine Untersuchungen auf diesem Gebiete in großem Maßstabe wieder aufzunehmen. Dank der weitgehenden Gastfreundschaft, die mir in

dem Museo Nacional de Ciencias Naturales zu Madrid gewährt wurde, und der großen Bereitwilligkeit, mit der der Kollege A. DE ZULUETA allen meinen Wünschen entgegenkam, war die technische Möglichkeit für diese Arbeiten in glücklichster Weise gegeben. Auch die Materialfrage gestaltete sich äußerst günstig, da in der näheren und weiteren Umgebung Madrids sechs Eidechsenarten vorkommen, bei denen allen ein Teil der Vertreter Coccidien im Blute beherbergt. Ich stellte mir daher die Aufgabe, neben der Ergänzung meiner Untersuchungen an *Karyolysus lacertae*, festzustellen, wieviele Hämococcidienarten in diesen sechs Wirten auftreten und wie sich die Parasitenarten auf die Wirtsarten verteilen.

Dabei ging ich von der Annahme aus, daß die Wahrheit, wie gewöhnlich, auch hier in der Mitte liegen würde. Ich vermutete nicht, nur eine Art zu finden, wie dies der Auffassung WOODCOCK'S entspräche. In meiner früheren Arbeit habe ich ja schon darauf hingewiesen, daß die von verschiedenen Forschern in den Erythrocyten von *L. muralis* beobachteten zweischenkligen Formen bei der von mir untersuchten Art nicht vorkämen; auch sind mir selbst damals kleine intraglobuläre Parasiten begegnet (abgebildet in Fig. 71 u. 72 der genannten Arbeit), von denen ich vermutete, daß sie einer anderen Art angehörten. Andererseits glaubte ich aber, daß die Artenfülle FRANÇA'S bei einer gründlichen, alle Entwicklungsstadien berücksichtigenden Untersuchung erheblich zusammenschrumpfen würde: Das Gegenteil hat sich ergeben. Die Zahl der von FRANÇA beschriebenen Arten verringert sich zwar etwas, da die von diesem Untersucher vertretene Ansicht, daß eine Parasitenart stets auf die gleiche Wirtsart beschränkt sei, in dieser Allgemeinheit nicht zutrifft — dafür habe ich aber, hauptsächlich bei *L. muralis*, verschiedene bisher nicht beschriebene Arten festgestellt. Im ganzen habe ich allein bei der Mauereidechse nicht weniger als acht im Blute vorkommende Coccidienarten unterscheiden können, unter denen sich die von mir in Rovigno untersuchte und als *Karyolysus lacertae* betrachtete Art noch nicht einmal befindet.

Höchstwahrscheinlich hätten sich in dem gleichen Wirte noch weitere Coccidienarten finden lassen, wenn ich noch Mauereidechsen von anderen Örtlichkeiten in den Kreis der Untersuchungen gezogen hätte. Da mir so das Material unter den Händen anschwell, mußte sich schließlich ergeben, daß eine Lösung der Aufgabe, die ich mir gestellt hatte, in allen Einzelheiten nahezu eine Lebensaufgabe darstellen würde. Nach zweijähriger Beschäftigung mit dem Gegen-



stande bringe ich daher die Arbeit zum Abschluß, nachdem die wichtigen Fragen wenigstens in den Grundzügen klargestellt worden sind.

Im Gegensatz zu dem Artenreichtum der Hämococcidien steht die Einförmigkeit, die uns bei der Betrachtung ihrer Entwicklung entgegentritt. Die große Mehrzahl der Arten stimmt in dieser Hinsicht mit *Karyolysus lacertae* grundsätzlich überein und ist daher in der gleichen Gattung unterzubringen. Nur drei Arten (davon zwei bei der Mauereidechse vorkommend) machen eine Ausnahme. Ich fasse diese Arten — die ihrerseits entwicklungsgeschichtlich übereinstimmen — in der neuen Gattung *Schellackia* zusammen, einer Gattung, die nahe verwandtschaftliche Beziehung zu *Lankesterella* zeigt, deren einziger sicherer Vertreter *L. minima* des Wasserfrosches ist (REICHENOW 1919). In *Schellackia* treten uns zum erstenmal — wenn wir das stark vom Typus abweichende und noch nicht genügend bekannte *Leucocytozoon* beiseite lassen — typische Vertreter der Eimerideen als Blutparasiten entgegen<sup>1)</sup>.

Das Ergebnis meiner Untersuchungen bringe ich in drei Teilen zur Darstellung. Der erste Teil enthält die Vervollständigung der entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen über *Karyolysus*. In erster Linie ist hier von Wichtigkeit die Berichtigung eines Irrtums, den ich bei der Deutung der Befunde an *Karyolysus lacertae* begangen habe. Es hat sich ergeben, daß die Bezeichnung der großen wurmförmigen Stadien, die in der übertragenden Milbe die Infektion der Eier vermitteln, als Ookineten unzutreffend ist. Im übrigen gehe ich besonders auf die Beziehungen der Parasiten zu der Milbe (Entwicklungsbedingungen, Art der Eiinfektion, Schicksal der Parasiten in der Nachkommenschaft) und zu der Eidechse (Weg der Infektion, Art der Ausbreitung im Wirt, Bedeutung der Phagocytose usw.) ein. Die Darstellung cytologischer Einzelheiten, soweit diese nicht zur Kennzeichnung der einzelnen Stadien notwendig sind, habe ich nur dort ausführlicher gestaltet, wo sich Befunde von allgemeinerem theoretischen Interesse ergeben. Dies gilt in erster Linie für die Frage des Vorkommens und der zahlenmäßigen Konstanz von Chromosomen; die sich in dieser Hinsicht ergebenden Gesichtspunkte habe ich daher am Schlusse des ersten Teils in einem besonderen Abschnitt zusammengefaßt.

Der zweite Teil der Arbeit bringt eine vergleichende Darstellung aller von mir in den sechs untersuchten Eidechsenarten

<sup>1)</sup> Auch für *Lankesterella minima* ist die Zugehörigkeit zu den Eimerideen inzwischen durch NÖLLER (1920) nachgewiesen worden.

festgestellten Coccidienarten, sowohl der zur Gattung *Karyolysus*, wie der zur Gattung *Schellackia* gehörigen. Insbesondere wird hierbei die Frage des Vorkommens der gleichen Parasitenart in mehreren Wirten behandelt. In diesem Teil werde ich auch die verwandtschaftlichen Beziehungen von *Karyolysus* besprechen.

Im dritten Teil wird die Entwicklungsgeschichte der drei *Schellackia*-Arten dargestellt. Den Schluß bildet eine allgemeine Betrachtung über die Entwicklung des Blutparasitismus.

---

### Der Überträger.

Die zur Familie der Gamasiden gehörige Milbe *Liponyssus saurarum* OUDMS., die ich in meiner früheren Arbeit als Überträger von *Karyolysus lacertae* festgestellt habe, spielt diese Rolle bei allen von mir in den Eidechsen gefundenen Blutparasiten. Ich habe an anderem Orte (1918 b, 1920) gezeigt, daß sie sogar die Übertragung von Darmparasiten, die gelegentlich in das Blut übertreten, wie *Eutrichomastix lacertae*, vermitteln kann. Ebenso wie früher in Rovigno habe ich auch in Madrid diese Milbe stets sehr zahlreich an den Eidechsen gefunden. Daneben habe ich nicht selten eine kleine orangerote Milbe, die offenbar einer *Trombidium*-Art angehört, sowie gelegentlich Larven und Nymphen von *Ixodes ricinus* beobachtet. Diese beiden Arten kommen für die Übertragung der *Karyolysus*-Arten nicht in Betracht; auf die Rolle, die sie nebenher als Überträger von *Schellackia* spielen können, werden wir im dritten Teil zu sprechen kommen.

Eine Beschreibung der Morphologie von *Liponyssus saurarum* findet sich bei OUDEMANS (1901); einige biologische Angaben habe ich in meiner früheren Arbeit (p. 325) gemacht, das für das Verständnis der Parasitenentwicklung unbedingt Erforderliche sei hier kurz wiederholt und in einigen Punkten ergänzt.

Die Milben verlassen die Eier als sechsbeinige Larven, bei denen der Darm noch nicht organisiert ist und die daher keine Nahrung aufnehmen. Bereits nach 1 oder 2 Tagen verwandeln sie sich durch Häutung in achtbeinige Nymphen. Nach einigen Tagen, wenn der Darm ausgebildet und die Dottersubstanz verbraucht ist, befallen diese Nymphen die Eidechsen, an deren Körper sie noch 1—4 Tage sitzen bleiben, ehe sie sich mit deren Blut vollsaugen. Nach dem Blutsaugen sind weibliche und männliche Nymphen deutlich durch ihre Größe unterschieden. Wenn sie von den Eidechsen

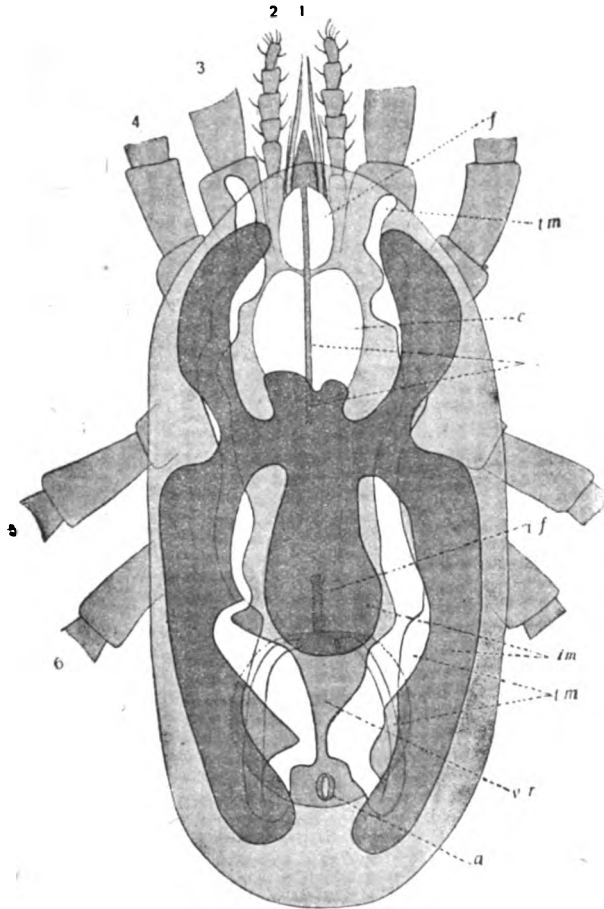
abfallen, sind sie meist schon gepaart: die größere weibliche trägt die kleinere männliche Nymphe auf ihrem Rücken. Das Pärchen sucht einen geschützten Ort auf und bevorzugt hierbei trockenen Eidechsenkot, zwischen dessen Chitintrümmern es sich festsetzt. Die Verdauung geht sehr schnell vor sich, wenn sie halb beendet ist — etwa nach 24 Stunden —, erfolgt die Verwandlung in geschlechtsreife Individuen und kurz darauf der Befruchtungsakt. Früher habe ich angegeben, daß das reife Männchen kein Blut mehr saugt; inzwischen habe ich aber in einigen Fällen beobachtet, daß es doch noch geringe Mengen Blut zu sich nimmt. Es kann auch noch andere Weibchen befruchten.

2—3 Tage nach der Befruchtung sucht das junge Weibchen zu neuer Nahrungsaufnahme eine Eidechse auf. Dieser Saugakt erfolgt gewöhnlich nachts, wenn die Eidechse schläft. Durch die Aufnahme verhältnismäßig großer Blutmengen gewinnt die weibliche Milbe, die vorher von ganz flacher und mäßig breiter Gestalt war, eine nahezu kugelförmige Form. 24—36 Stunden nach erfolgter Sättigung beginnt das Weibchen an einem geschützten Orte mit der Eiablage. Die Zahl der in der ersten Verdauungsperiode abgelegten Eier ist sehr verschieden und hängt ab von der sehr verschiedenen Blutmenge, die die einzelnen Milben beim ersten Saugakt nach der Metamorphose zu sich nehmen. Dem ersten Saugakte folgt nach 6—8 Tagen ein zweiter, diesem nach 10—14 Tagen ein dritter, daran kann sich in seltenen Fällen noch ein vierter schließen. Nach jeder Blutaufnahme legt die Milbe einen Teil ihrer Eier ab; ist die Ablage der Eier — etwa 50—60 — beendet, dann nimmt das Muttertier keine Nahrung mehr zu sich, bleibt unbeweglich und stirbt langsam ab. Bereits 5 Tage nach der Ablage eines Eies schlüpft die Larve aus.

Die obigen Zeitangaben beziehen sich auf Temperaturen zwischen 25 und 30° C. Wir sehen, daß die Entwicklungsgeschwindigkeit der Eidechsenmilbe in der Wärme außerordentlich groß ist. Sie ist in hohem Maße von der Temperatur abhängig, bei niedrigerer Temperatur also stark verlangsamt.

Da die anatomischen Verhältnisse von *Liponyssus* erheblich von denen abweichen, die bei verwandten Milben beschrieben worden sind, mußte ich sie einer ziemlich eingehenden Untersuchung unterziehen, die sich auch auf histologische Einzelheiten erstreckte. Nur bei einer genauen histologischen Kenntnis der Milbe kann man bei der Parasitenuntersuchung die Bilder in Zupfpräparaten richtig beurteilen und ist weniger auf Schnitte angewiesen, in denen man

niemals eine gleich gute Konservierung der Coccidien erzielt. Die Ergebnisse dieser Milbenuntersuchung werde ich in einer besonderen Arbeit im Zusammenhange darstellen; hier beschränke ich mich auf einige Angaben, die für das Verständnis des Folgenden unentbehrlich sind: auf eine kurze Beschreibung des Verdauungsorgans und



Textfig. A. Verdauungs- und Excretionsorgane eines jungen nüchternen Weibchens von *Liponyssus saurarum*. Vergr. 140. 1 Cheliceren, 2 Pedipalpen, 3—6 erstes bis viertes Beinpaar; a After, c Gehirn, e Ösophagus, f Pharynx, if Enddarm, im Mitteldarm, tm Malpighi'sche Gefäße, vr Rectalblase.

des Verdauungsvorganges, sowie auf eine solche der weiblichen Geschlechtsorgane.

Die Textfig. A stellt die Verdauungs- und Excretionsorgane einer

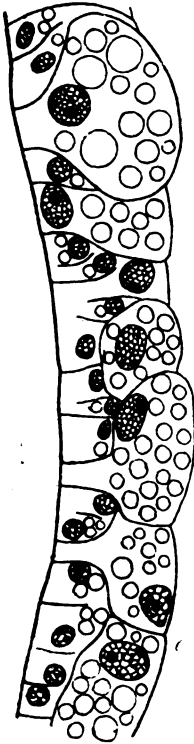
jungen noch nüchternen weiblichen Milbe nach der Rekonstruktion aus einer Schnittserie dar. Das von dem muskulösen Pharynx (*f*) angesaugte Blut ergießt sich durch den engen Ösophagus (*e*), der das Gehirn (*c*) durchbohrt, in den Mitteldarm (*im*). Der Mitteldarm ist, wie das allgemein bei den Arachnoiden der Fall ist, mit Blindsäcken versehen. Wie die Figur zeigt, finden wir jederseits eine Ausstülpung, die sich wieder in einen vorderen und einen hinteren Schenkel spaltet; außerdem bildet der Mittelteil einen flachen Blindsack, der nach vorn über die Einmündung des Ösophagus hinwegragt, und einen größeren Blindsack nach hinten. Alle diese Blindsäcke liegen der dorsalen Körperseite genähert, nur der zentrale Abschnitt des Mittelteiles zieht sich trichterförmig nach der Ventralseite hinunter, wo er nach hinten in den Enddarm (*if*) übergeht. Der Enddarm beteiligt sich nicht an der Verdauungstätigkeit; ihm fällt lediglich die Rolle zu, die Excremente in einen großen kugligen Behälter, die Rectalblase (*vr*) zu befördern, aus der sie durch den After (*a*) unmittelbar entleert werden können. Die Rectalblase stellt eine Kloake dar, da in sie auch die Excretionsorgane, die MALPIGHI'schen Gefäße (*tm*), einmünden.

Die MALPIGHI'schen Gefäße sind zwei einfache Schläuche, deren vorderes Ende jederseits in dem Basalgliede des ersten Beinpaares beginnt. Sie ziehen zunächst unter den vorderen seitlichen Darmblindsäcken nach hinten, dann steigen sie zur Dorsalseite empor und ziehen bis über die Rectalblase hinweg. Hinter der Rectalblase biegen sie nach unten und dann nach vorn herum und münden schließlich von der Unterseite in die Blase jederseits dicht neben der Öffnung des Enddarmes.

Der Mitteldarm dient in seinem ganzen Umfange in gleichartiger Weise der Verdauung, die auf intracellulärem Wege erfolgt (vgl. REICHENOW 1918 a). Da durch die sich hierbei abspielenden Vorgänge die Entwicklung der Parasiten, wie ohne weiteres einleuchtet, erheblich beeinflusst wird, so müssen wir diese Verhältnisse kurz besprechen. In der Textfig. B ist ein Schnitt durch einen Teil der Darmwand einer nüchternen jungen weiblichen Milbe wiedergegeben, und Textfig. C zeigt einen solchen auf dem Höhepunkt der Verdauungstätigkeit. Die Epithelzellen sind von sehr verschiedener Größe; die größeren, an der Peripherie kolbenförmig verdickten, überdecken die kleineren vollständig. Das Epithel sitzt einer strukturlosen Membran auf, die außen von einer Muscularis umgeben ist. Diese bildet keine zusammenhängende Schicht,

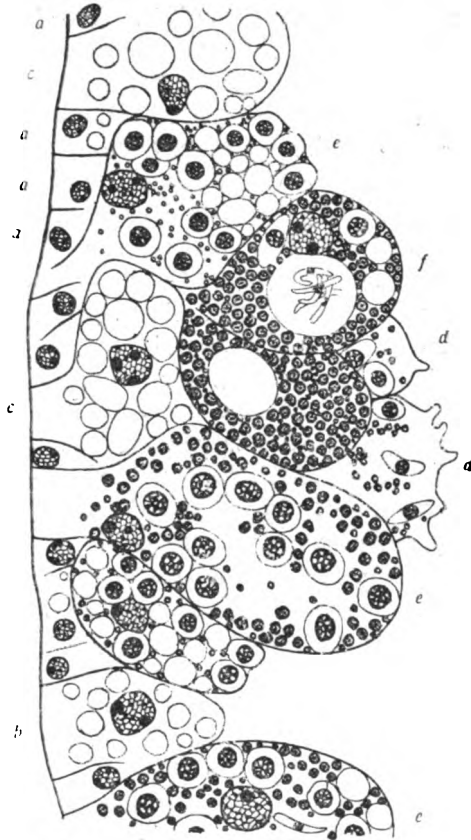
vielmehr verlaufen die einzelnen Muskelfasern in erheblichen Abständen voneinander, umgeben also gitterförmig den Darm.

Wenn sich der Mitteldarm gefüllt hat, dann bilden die größten kolbenförmigen Zellen Pseudopodien aus, mit deren Hilfe sie sich die Eidechsenblutkörperchen einverleiben (Textfig. Cd). Haben sie



Textfig. B.

Textfig. B. Schnitt durch ein Stück Darmwand von *Liponyssus* vor der Nahrungsaufnahme. Vergr. 800.



Textfig. C.

Textfig. C. Schnitt durch ein Stück Darmwand von *Liponyssus* während der Verdauung. Vergr. 800. (Erklärung im Text.)

sich mit diesen angefüllt, dann werden die Pseudopodien eingezogen und die Blutkörper werden verdaut; als unverdauliche Reste speichern sich große braune Pigmentkörner in der Zelle auf (e). Nach beendeter Verdauung setzt die Phagozytose von neuem ein und wieder-

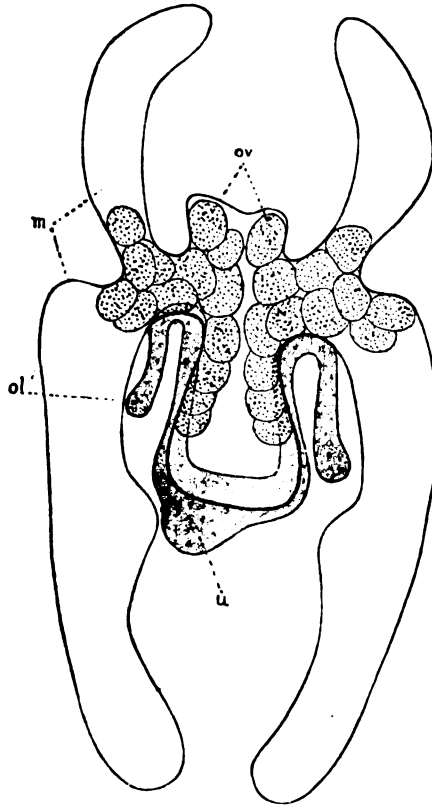
holt sich so oft, bis die Zelle mit Pigmentkörnern gänzlich vollgepfropft und damit zu weiterer Tätigkeit unfähig ist (*f* und die daneben liegende Zelle). Die verbrauchten Phagocyten lösen sich aus dem Epithelverbände los und schwimmen dann frei im Darm-lumen, wo sie zum Teil zerfallen (vgl. Textfig. O S. 246). Gegen Ende der Verdauung ist der Mitteldarm von großen Massen dieser abgestoßenen Zellen erfüllt. Durch die Kontraktionsbewegungen der Muskelfasern, die an den Blindschläuchen wellenförmig von der Peripherie nach dem Zentrum erfolgen, wird ein Teil der Zellen durch den Enddarm in die Rectalblase abgeführt; die meisten werden aber erst beim nächsten Saugakt aus dem Darne gewissermaßen hinausgespült. Die kleinsten Epithelzellen (Textfig. Ca) werden in dem Maße zur Mitarbeit herangezogen, wie die großen Phagocyten verbraucht werden. Sie treten in die Lücken (*b*) und wachsen ihrerseits zu kolbenförmigen Zellen heran. Die jüngeren kolbenförmigen Zellen (*c*) beschränken sich zunächst auf die Resorption flüssiger Nahrung. Eine Zellvermehrung findet im Darmepithel nicht statt, die Zellen werden bei der Verdauungstätigkeit also nach und nach sämtlich verbraucht; ihre Zahl reicht gerade aus, den Körper so lange mit Nahrung zu versorgen, bis alle Eier abgelegt sind. Dann ist der Darm senil, und die Milbe muß zugrunde gehen.

Normalerweise bleiben alle in den Mitteldarm aufgenommenen Blutkörperchen so lange erhalten, bis sie von den Phagocyten einverleibt werden. In manchen Fällen beobachtet man aber früher oder später eine Auflösung des Nahrungsbreies. Häufig läßt sich diese auf das Vorhandensein einer Bakterieninfektion zurückführen. Die Bakterien werden gleichfalls von den Epithelzellen aufgenommen und verdaut.

In meiner bereits erwähnten Arbeit (1918a) habe ich nachgewiesen, daß die intracelluläre Verdauung bei den Arachnoiden eine allgemeine Verbreitung besitzt. Man muß bei den blutsaugenden Milben, insbesondere bei den Zecken, daher die mannigfaltigen Bilder berücksichtigen, unter denen die halbverdaute Nahrung in den Darmepithelzellen erscheint, um auf der Suche nach Parasiten nicht in Irrtümer zu verfallen. Ein Beispiel solcher Irrtümer liefert eine Untersuchung FRANÇA'S (1909). Von einer Coccidienart, die er aus dem Blute von *Lacerta ocellata* unter dem Namen *Haemogregarina schaudinni* beschrieben hat, glaubte dieser Untersucher Entwicklungsstadien in Larven von *Ixodes ricinus* zu finden. Bei den von ihm beschriebenen und abgebildeten Stadien, die übrigens mit „Hämogregarinen“ eine recht geringe Ähnlichkeit haben, handelt es sich lediglich um intracelluläre Nahrungsreste.

Wie die Textfig. C uns zeigt, treffen wir auf dem Höhepunkt der Verdauung alle Stadien dieses Vorgangs nebeneinander an. Infolgedessen bietet der Mitteldarm cytologisch ein außerordentlich buntes Bild. Das Bild wird noch bunter dadurch, daß sich zwischen den Epithelzellen noch zwei andere Zellarten finden; es sind dies erstens Zellen, die mit stäbchenförmigen oder fadenförmigen Gebilden vollgepfropft sind, und zweitens Eier der Milbe.

Bei den stäbchenförmigen oder fadenförmigen Gebilden handelt es sich um Symbionten, wie sie zwar noch nicht bei Arachnoiden, aber bei zahlreichen Insekten bekannt geworden sind. Sie liegen an drei Stellen des Mitteldarmes: an der Ventralseite des mittleren hinteren Blindsackes und an der zentralen Seite der seitlichen hinteren Blindsäcke. Bei jungen Milben erkennt man, daß die diese Symbionten beherbergenden Zellen zwischen die Muscularis und das Epithel gelagert sind; der Verbrauch der Epithelzellen führt aber



Textfig. D. Lage der Ovarien (ov) von *Liponyssus* in ihrer Beziehung zum Mitteldarm (m). Unter dem Darm ist der Uterus (u) und der paarige Dotterstock (ol) sichtbar.

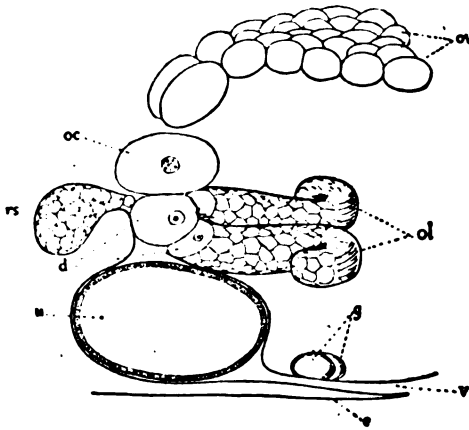
später oft dazu, daß sie das Darmlumen unmittelbar begrenzen und dann als Teile des Epithels erscheinen. Da die Symbionten regelmäßig auf die Nachkommenschaft übertragen werden, so findet man die Stäbchen oder Fäden auch innerhalb der Dotterschollen der Eier. Ich gehe auf diese Befunde in einer anderen Arbeit näher ein und habe hier nur kurz darauf hingedeutet, weil sie — besonders in den Eiern — zu Irrtümern Anlaß geben können.

Schließlich finden wir — wie gesagt — zwischen den Zellen



des Mitteldarms auch die Eier der Milbe, und dieser Befund führt uns zur Besprechung der weiblichen Geschlechtsorgane. Das paarige Ovar ist in sehr eigentümlicher Weise mit dem Mitteldarm verbunden, da es innerhalb der Muskelhülle des Darmes liegt. Ursprünglich ist die Lage der Eier wohl unterhalb der Epithelzellen anzunehmen, durch ihr schnelles Größenwachstum verdrängen sie aber frühzeitig die Darmzellen, so daß sie überall das Darmlumen unmittelbar begrenzen und damit völlig als ein Teil der Darmwand erscheinen (vgl. Textfig. O S. 246).

Die Lage der Ovarien in der Darmwand ist aus Textfig. D ersichtlich. Sie bedecken dorsal den Mündungsteil der seitlichen Blindsäcke und den ganzen vorderen Abschnitt des Mittelteiles. Dann ziehen sie in den Seitenwänden des mittleren hinteren Blindsackes zur Ventralseite und enden dort getrennt. Es sei bemerkt, daß sich Eier in gleicher Lagerung, wenn auch in geringerer Zahl und Größe, auch bei allen männlichen Milben vorfinden.



Textfig. E. Schematische Darstellung der weiblichen Geschlechtsorgane von *Liponyssus*. *d* Dotterzellen, *e* Epigynum, *g* Drüsen, *oc* Eizelle, *ol* Dotterstock, *ov* Ovarien, *rs* Receptaculum seminis. *u* Uterus mit einem Ei, *v* Legeröhre.

Die Eier treten aus den Ovarien einzeln in Zeitabständen von mehreren Stunden heraus und liegen dann zunächst frei in der Leibeshöhle unter dem mittleren hinteren Blindsack (Textfigur Eoc). Hier erfolgt die Befruchtung durch ein aus dem Receptaculum seminis (*rs*) austretendes amöboides

Spermatozoon; gleichzeitig wächst das Ei stark heran, hauptsächlich durch Verschmelzung mit mehreren Dotterzellen (*d*), die in dem paarigen Dotter-

stock (organum lyriforme, MICHAEL) (Textfig. D u. Eol) gebildet werden und sich vor den Uteruseingang schieben. Hat das Ei seine endgültige Größe erreicht, dann tritt es in den Uterus (*u*) über. Hier beginnt sofort die Entwicklung, die in den wenigen Stunden bis zur Ablage soweit geht, daß wir ein ausgebildetes Blastoderm und

auch Entodermzellen finden (Taf. 6, Fig. 8). Die Chitinhülle des Eies scheint lediglich ein Erzeugnis des Blastoderms — ohne Beitrag seitens des Muttertieres — zu sein. Die Ablage erfolgt durch die nach vorn gerichtete, von der beweglichen Genitalplatte (Epigynum, *e*) überdeckte Legeröhre (*v*). In die Röhre mündet ein Drüsenpaar (*g*), das derartig mit Muskeln verbunden ist, daß es sich bei der Öffnung der Röhre beim Eiaustritt entleert. Vermutlich gibt das Sekret dieser Drüsen dem Ei die klebrige Beschaffenheit, vermöge deren es an der Unterlage, auf die es von der Mutter gesetzt wird, haften bleibt.

---

### Technik.

Die gleichen Methoden, die ich in meinen früheren Hämococcidienarbeiten beschrieben habe, sind auch bei der vorliegenden Untersuchung zur Anwendung gelangt. Nicht genug kann betont werden, daß bei derartigen Arbeiten das Experiment im Vordergrund stehen muß, wenn man zu gesicherten Ergebnissen gelangen will. Die Beschreibung und Deutung von Parasitenformen, wie sie sich zufällig in aufgesammelten Wirten und Zwischenwirten finden, führt zu mehr oder weniger kühnen Hypothesen, die sich fast stets als unrichtig erweisen werden, da die Phantasie auch des kühnsten Theoretikers der Mannigfaltigkeit der Natur nicht gewachsen ist.

Die experimentelle Infektion sowohl der Milben als der Eidechsen bildet daher die Grundlage der folgenden Darstellung. Freilich ist dieser Weg mühsam und zeitraubend, und das erstrebenswerte Ziel, alle Befunde experimentell zu stützen ist wohl kaum je erreichbar, denn auch dem scheinbar einfachsten Experiment stellen sich bekanntlich bei der Durchführung zahllose Hindernisse in den Weg. Auf die Schwierigkeiten bei den Infektionsversuchen werden wir später einzugehen haben.

Verhältnismäßig leicht gestaltet sich, wie ich das bereits in meiner Arbeit über *Karyolysus lacertae* ausgeführt habe, die Züchtung der Milben. Den dort angegebenen Weg habe ich noch vereinfacht, indem ich die Kristallisierschälchen mit den Milben nicht zudeckte, sondern nur den Rand mit Vaseline bestrich. Die Schälchen stellte ich in größerer Anzahl zusammen mit einem Wasser enthaltenden Gefäße unter eine gemeinsame Glasglocke. Man muß dickwandige Schälchen mit abgeschliffenem Rande verwenden, damit die auf-

getragene Vaseline nicht bei höherer Temperatur an den Innenwänden hinunterläuft.

Bei den Versuchen experimenteller Infektion der Milben empfiehlt es sich, keine Vaseline zu verwenden, sondern über den Rand des Gefäßes, in dem man Eidechse und Milben zusammengebracht hat, ein straff gespanntes Tuch zu binden. Man findet dann am nächsten Morgen die vollgesogenen Milben zum größten Teil an dem Tuche sitzend. Hat die Eidechse im Glase Kot abgelegt, so muß man auch diesen zerstückeln und untersuchen, da die Milben gern darin einen Schlupfwinkel suchen (vgl. S. 184).

Bei der Untersuchung der Milben auf Schnitten bin ich früher zu keinen befriedigenden Ergebnissen gelangt, da ich damals nur eine beschränkte Zahl von Versuchen in dieser Richtung ausführen konnte. Bei den vorliegenden Untersuchungen habe ich eine gute Konservierung der Milben, wenn diese entweder nüchtern oder im Stadium vorgeschrittener Verdauung waren, mit CARNOY'S Gemisch erzielt, das im Reagenzröhrchen bis zum Aufbrausen erhitzt und dann schnell über das Tier ausgegossen wurde. Auch die Fixierung der Parasiten ist hierbei in allen Teilen des Milbenkörpers zufriedenstellend, wenn auch nicht ganz so gut wie im Zupfpräparat. Nur bei Milben, die noch ganz mit unverdaulichem Blute angefüllt sind — also etwa innerhalb der ersten 24 Stunden nach dem Saugen — läßt auch bei dieser Methode die Konservierung etwas zu wünschen übrig; auch brechen in diesen Fällen die Schnitte leicht, und vollständige Schnittreihen sind daher schwer zu erzielen.

Im übrigen verweise ich bezüglich der Konservierungsweise auf meine früheren Angaben. Auf die völlige Wertlosigkeit der Trockenfixierung, die auf dem Gebiete der Blutparasiten-Forschung soviel Unheil angerichtet hat, braucht wohl nicht mehr von neuem hingewiesen zu werden; sie ist bei den Hämococcidien selbst für die Artunterscheidung unbrauchbar und ist für diagnostische Zwecke überflüssig, da über das Vorhandensein einer Infektion viel schneller und besser die Untersuchung eines frischen Blutpräparates belehrt. Erfreulicherweise sind Beschreibungen, die sich auf diese rohe Methode gründen, in den letzten Jahren selten geworden.

Die Beschreibung der einzelnen Entwicklungsformen der verschiedenen Arten stützt sich auch in dieser Arbeit auf Präparate, die mit DELAFIELD'S Hämatoxylin gefärbt sind. In manchen Fällen geben andere Färbungen klarere Bilder und sind daher nebenbei zur Anwendung gelangt; mit keiner aber erzielt man so allgemein befriedigende Ergebnisse. Abgesehen davon besteht ein Hauptziel

der Beschreibung darin, die Formen der verschiedenen Arten vergleichen und unterscheiden zu können, und dies ist nur möglich, wenn man der Darstellung und vor allem den Abbildungen stets in gleicher Weise behandeltes Material zugrunde legt.

---

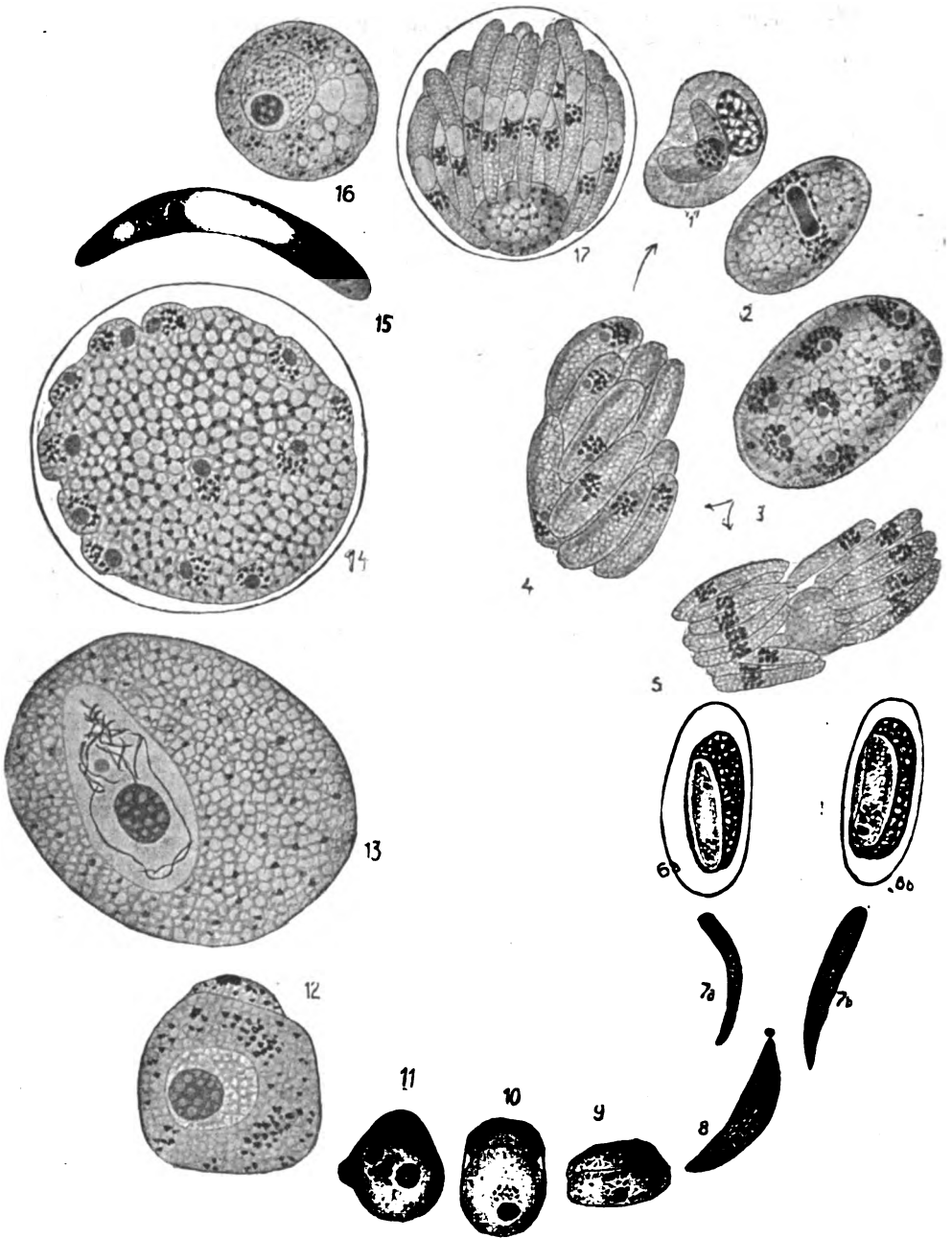
I. Teil:

**Die Entwicklungsgeschichte von *Karyolysus*.**

**1. Überblick über den Zeugungskreis von *K. lacertae* und allgemeine Gesichtspunkte der Darstellung.**

Da der erste Teil der vorliegenden Arbeit eine Fortsetzung meiner Untersuchungen an *Karyolysus lacertae* darstellt, so ist die Kenntnis des Zeugungskreises dieser Art, wie ich ihn in meiner vorläufigen Mitteilung der genannten Untersuchungen (1912b) geschildert habe, Voraussetzung für das Verständnis des Folgenden. Zur Erleichterung für den Leser erscheint es daher angebracht, den Zeugungskreis hier nochmals zu besprechen. Dabei füge ich gleich diejenigen Ergänzungen hinzu, die sich aus meinen neuen Untersuchungen ergeben haben.

Die Vermehrung durch Schizogonie in der Eidechse *Lacerta muralis* erfolgt vorzugsweise in den Blutkapillaren der inneren Organe, kann jedoch offenbar überall im Körper in kapillaren Blutgefäßen auftreten. Die Vermehrungsstadien entwickeln sich nicht innerhalb der Blutkörperchen, sondern im Endothel der Gefäße. Der frisch eingedrungene Merozoit (Textfig. F1) ist zunächst membranlos und daher zur Ausführung von Knick- und Streckbewegungen befähigt. Während des Wachstums wird die Gestalt plumper; im Plasma häufen sich Reservestoffe an, von denen im gefärbten Präparat hauptsächlich das Volutin ins Auge fällt. Kurz bevor der junge Schizont sich zur Kernteilung anschickt, umgibt er sich mit einer Membran. Der eingekapselte Schizont nimmt eine breite, eiförmige Gestalt an. Auf allen Stadien der schizogonischen Entwicklung, auch schon in den jüngsten Merozoiten, ist im Kern ein randständiger Binnenkörper nachweisbar, der bei der Kernteilung (Textfig. F2) gleichfalls durchschnürt wird. Während der Kernteilungen nimmt der Schizont noch erheblich an Größe zu (Textfig. F3). Die Zahl der aus ihm hervorgehenden Merozoiten beträgt zwischen 8 und 30; bei ihrer Abschnürung bleibt stets ein Restkörper übrig. Die Merozoiten bleiben



Textfig. F. Zengungskreis von *Karyolysus lacertae* Vergr. 1000.  
(Erklärung im Text.)

längere Zeit in der Cyste vereinigt und wachsen auf Kosten des Restkörpers heran, der daher in der reifen Cyste nicht mehr nachweisbar ist (Textfig. F 4). Schließlich öffnet sich die Cyste und die Merozoiten wandern in andere Endothelzellen ein, wo sie von neuem zu Schizonten heranwachsen.

Diejenigen Schizonten, aus denen bei vorgerückter Infektion die geschlechtlich differenzierten Formen hervorgehen, unterscheiden sich von den anderen dadurch, daß bei gleicher Zellgröße zahlreichere Merozoiten in ihnen gebildet werden. Diese Merozoiten bleiben klein, ein Binnenkörper ist in ihnen nicht nachzuweisen (Textfig. F 5). Geschlechtsunterschiede sind weder an den Schizonten noch an den jungen Gametocyten erkennbar. Die letzteren dringen in Erythrocyten ein und umgeben sich dort sehr bald mit einer kräftigen Membran. In den eingekapselten Parasiten rückt der Kern an das Ende der Zelle (Textfig. F 6 a u. b). Die weiblichen Formen wachsen etwas heran und in ihrem Kerne wird an dem dem Zellpole zugekehrten Rande ein Binnenkörper deutlich (Textfig. F 6 b). Doch bleiben die Geschlechter, solange die Parasiten in den Blutkörperchen enthalten sind, schwierig unterscheidbar, da zwischen den in Textfigur F 6 a u. b dargestellten Bildern alle Übergänge vorhanden sind.

Wenn im Darne eines Weibchens der Milbe *Liponyssus saurorum* die Geschlechtsformen frei werden und eine wurmförmige Gestalt annehmen, dann werden die Geschlechtsunterschiede deutlicher. Die weiblichen Formen, die Macrogameten (Textfig. F 7 b) sind durch einen mehr aufgelockerten Kern und großen Binnenkörper, sowie durch eine breitere Gestalt von den männlichen, den Microgametocyten (Textfig. F 7 a), in denen jetzt auch ein kleiner Binnenkörper nachweisbar wird, unterschieden. Je ein weiblicher und ein männlicher Parasit legen sich der Länge nach zu einem charakteristischen, an die Conjugationen der Infusorien erinnernden Gebilde aneinander (Textfig. F 8). Die so vereinigte Paare dringen in eine Darmepithelzelle ein, verkürzen sich dort (Textfig. F 9), umgeben sich mit einer gemeinsamen Membran und nehmen schließlich mehr oder weniger Kugelgestalt an (Textfig. F 10). Während der Macrogamet erheblich heranwächst, teilt sich der Kern des Microgametocyten einmal, und aus den beiden Tochterkernen (Textfig. F 10) gehen zwei Microgameten hervor, im Gegensatz zu allen anderen bisher bekannten Coccidien vom *Adelea*-Typus, bei denen eine zweimalige Kernteilung zur Bildung von vier Microgameten führt. Bei der Kernteilung im Microgametocyten bleibt der Binnenkörper unbe-

teilt in der Mitte liegen (Textfig. F10) und ist auch später in dem kernlosen Restkörper noch nachzuweisen (Textfig. F11).

Wenn die beiden Microgameten sich von dem Restkörper losgelöst haben, dann ist auch der Macrogamet zur Befruchtung reif. Sein Kern erscheint jetzt deutlich gegen das umgebende Plasma abgegrenzt und bläschenförmig, er liegt an einer Stelle der Zelloberfläche unmittelbar an. An dieser Stelle dringt der eine der Microgameten in den Macrogameten und in seinen Kern hinein, der zweite Microgamet bleibt an der Oberfläche der weiblichen Zelle liegen (Textfig. F11). In meiner früheren Darstellung habe ich angenommen, daß der befruchtete Macrogamet sich unmittelbar in eine bewegliche Form, einen Ookineten, umwandelt. Diese Auffassung ist irrtümlich. Vielmehr wächst die Oocyste stark heran (Textfig. F12), es kommt, wie bei allen Coccidien zur Bildung einer Befruchtungsspindel (Textfig. F13), und dann beginnt der Kern sich zu teilen. Die erste Kernteilung der Sporogonie ist — wie wir später ausführen werden — eine Reduktionsteilung. Während der Kernteilungen bleibt der Binnenkörper, wie bei der Schizogonie, dauernd erhalten und wird jedesmal gleichfalls durchschnürt. Nach Beendigung der Kernteilungen (Textfig. F14) zerfällt die Oocyste in große wurmförmige, an Reservestoffen reiche Gebilde (Textfig. F15). Diese Formen, die ich früher für Ookineten gehalten habe, sind auch keine Sporozoiten, da die Sporogonie noch nicht zum Abschluß gekommen ist: ich bezeichne sie als Sporokineten.

Die Sporokineten, die eine erhebliche Länge — 40—50  $\mu$  — erreichen, dringen in die Eier der Milbe ein, in deren Dottermasse sie sich anhäufen. Hier kugeln sie sich während der Entwicklung des Embryos ab und umgeben sich mit einer Membran. Die einkernige Cyste, die wir als Sporocyste zu bezeichnen haben, da in ihr die Sporozoiten entstehen, ist durch einen auffallend großen Binnenkörper ausgezeichnet (Textfig. F16). Bei den nun folgenden Kernteilungen wird, wie früher, der Binnenkörper gleichfalls durchgeschnürt. Etwa zu der Zeit, da die Kernteilungen der Sporozoitenbildung im Gange sind, schlüpfen die Milbenlarven aus dem Ei. Wenn sich die Larve zur Nymphe häutet, dann sind die Kernteilungen beendet und die Sporozoiten schnüren sich unter Zurücklassung eines Restkörpers ab (Textfig. F17). Die nüchterne Nymphe enthält bereits die reifen Cysten, deren Durchmesser etwa 20—25  $\mu$  beträgt und die 20—30 Sporozoiten enthalten. Nur wenn die Nymphen von Eidechsen gefressen werden, öffnen sich in deren Darne die Cysten. Die Sporozoiten sind im Darmsaft der Eidechse

lebhaft beweglich und gelangen durch das Darmepithel (wie in der vorliegenden Arbeit an einer verwandten Art gezeigt wird) in den Blutkreislauf. Die ersten Gametocyten findet man 6 Wochen nach der Infektion im Blute der Eidechsen.

An diesen kurzen Überblick über den Zeugungskreis von *Karyolysus lacertae* will ich noch ein paar Bemerkungen anknüpfen, die die allgemeinen Gesichtspunkte für die Form der Darstellung betreffen. Bei dem Entwurf des Zeugungskreises von *K. lacertae*, ebenso wie desjenigen von *Haemogregarina stepanowi* (1910), habe ich die klassische Anordnung beibehalten, die auf SCHAUDINN'S Untersuchungen an *Eimeria schubergi* beruht. Diese Übereinstimmung erleichtert den Vergleich. Wenn bei denjenigen Coccidien, deren gesamte Entwicklung auf einen Wirt beschränkt ist, die schizogonische Entwicklung an den Anfang gestellt wird, so ist hierfür lediglich der Umstand maßgebend, daß mit diesen Stadien die Infektion des Wirtes beginnt. Eine solche Anordnung führt ganz naturgemäß zur Unterscheidung einer dem Geschlechtsakte vorausgehenden und einer ihm folgenden Vermehrungsweise, die von SCHAUDINN noch besonders als ungeschlechtliche und geschlechtliche Fortpflanzung unterschieden worden ist. Es empfiehlt sich, diese Betrachtungsweise, die in der Folgezeit vielfach angenommen worden ist, fallen zu lassen, da sie unseren gegenwärtigen Vorstellungen nicht mehr entspricht. Wir wissen heute, daß die geschlechtliche Vereinigung ein Vorgang ist, der mit der Fortpflanzung — sofern man sie gleich Vermehrung versteht — nicht das geringste zu tun hat: die Verschmelzung zweier Zellindividuen bedeutet im Gegenteil eine Verminderung der Individuenzahl, und außerdem kann diesem Akte ebensowohl eine Hemmung wie eine Anregung der Vermehrung folgen (vgl. HERTWIG 1902, HARTMANN 1914).

Ebensowenig wie die Unterscheidung einer geschlechtlichen und einer ungeschlechtlichen Fortpflanzung ist aber diejenige einer Vermehrung vor und nach der Befruchtung berechtigt. Der Befruchtungsakt ist ein Anfang: nur durch die Vereinigung zweier Organismen wird ein neuer Organismus gebildet; alle aus den späteren Teilungen hervorgehenden Individuen sind nur Teile dieses einen Organismus, deren Gesamtheit wir zutreffend mit HAECKER (1912) der Keimbahn der Metazoen vergleichen können. Hier wie dort stellen das Ende der Entwicklung die geschlechtlich differenzierten Zellen dar.

Aus dieser Einsicht ergibt sich, daß die Sporogonie der Coccidien ein Vorgang ist, der den Beginn und nicht das Ende der Ver-



mehrfachstigkeit darstellt. Wenn bei den Coccidien der durch den Copulationsakt neu entstandene Organismus schon vor seinem Eindringen in ein neues Wirtstier zur Vermehrung schreitet, so erklärt sich dieses Verhalten zur Genüge aus den günstigeren Aussichten, die ein Zerfall in zahlreiche Teile für die Neuinfektion bietet. Das Auftreten sog. Dauerformen am Ende der Sporogonie darf uns ebenso wenig verführen, hierin den Abschluß einer Entwicklung zu sehen. Bei den blutbewohnenden Coccidien sind z. B. die Gametocyten, die monatelang im Blute ihres Wirtes kreisen können, die eigentlichen „Dauerformen“, während diese Arten auf dem Sporozoitenstadium nicht sehr lange verharren können, wie das besonders die vorliegende Arbeit zeigen wird.

Wenn wir bei der Darstellung der Lebensgeschichte von Coccidien diesen Zusammenhängen Rechnung tragen wollen, so müßten wir mit dem Stadium der erfolgten Befruchtung die Schilderung beginnen. Doch stellen die vor und nach der Befruchtung zur Beobachtung kommenden Bilder eine Kette von Vorgängen dar, die in der Beschreibung auseinanderzureißen nicht von Vorteil wäre. Für das Verständnis des jungen Organismus ist daher die Kenntnis der Eltern vonnöten, und so empfiehlt es sich, bei der Darstellung von den erwachsenen Geschlechtsformen auszugehen. In dieser Weise bin ich — allerdings aus praktischen Erwägungen — bereits bei meinen früheren Hämococcidienarbeiten verfahren. Der Beginn der Schilderung an dieser Stelle wird dadurch erleichtert, daß bei den wirtwechselnden Arten mit diesem Stadium die Entwicklung in dem einen der beiden Wirte ihren Anfang nimmt.

Bei den in der Umgebung Madrids untersuchten Eidechsenarten habe ich im ganzen acht Parasitenarten unterscheiden können, die auf Grund ihrer Entwicklungsgeschichte zu der Gattung *Karyolysus* zu stellen sind. Von der Mehrzahl dieser Arten habe ich die Entwicklung vollständig untersucht, von den übrigen wurde wenigstens eine Anzahl bezeichnender Entwicklungsstadien gewonnen. Wollte ich hier die bei den einzelnen Arten gewonnenen Ergebnisse nach der Reihe zur Darstellung bringen, so würde jede Entwicklungsgeschichte in den wesentlichen Punkten eine Wiederholung der vorhergehenden sein, da wir auf allen Entwicklungsstadien nur geringe Verschiedenheiten von grundsätzlich gleichartigen Vorgängen erblicken. Andererseits würde eine gemeinsame Besprechung der einzelnen Arten und eine Beschreibung der individuellen Verschiedenheiten auf jedem Entwicklungsstadium die Darstellung höchst unübersichtlich und verwirrend gestalten. Ich wähle daher in der

Hauptsache nur zwei Arten als Beispiele und erwähne andere Arten nur gelegentlich; was bei den verschiedenen Arten an charakteristischen Bildern besondere Erwähnung verdient, wird im zweiten Teil bei der systematischen Besprechung seinen Platz finden.

Trotz der grundsätzlichen Übereinstimmung auf allen Entwicklungsstadien können wir die *Karyolysus*-Arten doch in zwei Gruppen teilen, die dadurch gekennzeichnet sind, daß die erste ihre Entwicklung im Darne, die zweite in der Leibeshöhle der Milbe nimmt. Zu der ersten Gruppe gehört auch die von mir in Rovigno untersuchte Art. Da ich diese, wie ich schon in der Einleitung erwähnt habe, in der Umgegend Madrids nicht aufgefunden habe, so wähle ich als Vertreter der Gruppe eine andere Art aus *Lacerta muralis*: *Karyolysus bicapsulatus* (*Haemogregarina bicapsulata*, FRANÇA 1910).

Der Name dieser Art ist nicht ganz zutreffend gewählt, denn die reifen Gametocyten im Eidechsenblut, auf die er sich bezieht, sind, wie andere Arten auch, von einer Kapsel allseitig umgeben. Die Wand dieser Kapsel weist aber an beiden Polen eine kalottenförmige Verdickung auf, die durch eine starke Färbbarkeit mit basischen Farbstoffen ausgezeichnet ist. In halber Höhe der Kapsel springt von der Wand nach innen ein halbkugeliges, am lebenden Objekt stark lichtbrechendes Gebilde vor, das auch FRANÇA in seiner Beschreibung erwähnt. Es ist auch in konservierten Präparaten bei geeigneter Beleuchtung nachweisbar, färbbar ist es mit sauren Farbstoffen, z. B. Eosin. Die Eigentümlichkeiten des Baues sind am besten an leeren Kapseln zu erkennen (Textfig. G).

Textfig. G. Leere Kapsel eines Gametocyten von *Karyolysus bicapsulatus* nach Färbung mit DELAFIELD'S Hämatoxylin.  
Vergr. 2500.



Als Vertreter der zweiten Gruppe wähle ich die hauptsächlich bei *L. viridis* verbreitete Art *Karyolysus biretortus* (*Haemogregarina biretorta*, NICOLLE, 1904). Zu dieser Gruppe gehört auch die wiederholt aus *Lacerta muralis* beschriebene große zweischenklige Form *K. lacazei* (*Danilewskya lacazei*, LABBÉ, 1894), die wir hier gleichfalls mehrfach heranziehen müssen. Die zweischenkligen Parasiten sind keine Schizonten, wie WOODCOCK im Hinblick auf meine Befunde bei *Haemogregarina stepanowi* angenommen hat, sondern stellen die Gametocyten dieser Art dar.

## 2. Das Schicksal der Gametocyten in der Milbe.

Die Vorgänge, die sich im Darne der Milbe nach der Aufnahme *Karyolysus*-haltigen Eidechsenblutes abspielen, sind sehr viel zusammengesetzter und eigenartiger Natur, als dies nach den kurzen Angaben in meiner früheren *Karyolysus*-Arbeit erscheint. Dort habe ich geäußert, daß die Gametocyten durch die Auflösung der Erythrocyten bei der Verdauung frei werden. Eine Auflösung der Eidechsenblutkörper im Darmlumen ist aber, wie wir bereits festgestellt haben (S. 188), ein Ausnahmefall; in der Regel bleiben sie so lange erhalten, bis sie bei der phagocytären Tätigkeit der Darmepithelzellen an die Reihe kommen. Die Gametocyten von *Karyolysus* aber verlassen früher oder später ihre Behausung.

Der Zeitpunkt des Ausschlüpfens der Gametocyten ist bei den Arten verschieden. Am schnellsten erfolgt es bei denen, die zu ihrer Weiterentwicklung in die Leibeshöhle der Milbe überwandern müssen. So findet man bei *K. biretortus* und *lacazei* schon wenige Stunden <sup>1)</sup> nach Beendigung des Saugaktes der Milbe keinen Gametocyten mehr intraglobulär. Bei *K. bicapsulatus* und anderen Vertretern der „Darmgruppe“ setzt das Ausschlüpfen später ein und erfolgt auch nicht bei allen Individuen ungefähr gleichzeitig. 24 Stunden nach der Aufnahme des Blutes hat die Mehrzahl ihre Hülle verlassen. Man findet dann im Darminhalt die sehr widerstandsfähigen leeren Kapseln in ihrer Form gut erhalten vor; der Kapselwand liegt gewöhnlich, wie Textfig. G zeigt, noch der Rest des Erythrocytenkernes auf. Auch nach 48 Stunden sind intraglobuläre *bicapsulatus* noch zahlreich, vereinzelt kann man sie auch noch nach drei und vier Tagen beobachten. Es sind wohl hauptsächlich die noch nicht ganz reifen Gametocyten, die längere Zeit zögern, ihre Behausung zu verlassen. Zum Teil können sie, sofern sie einer frühzeitigen Phagocytose entgehen, ihre Reifung noch beenden. Damit erklärt sich, daß man später immer einige Formen findet, die in der Entwicklung mehr oder weniger zurück sind, während die große Mehrzahl ungefähr das gleiche Stadium zeigt.

Das verschiedene Verhalten der einzelnen Arten in bezug auf den Zeitpunkt des Ausschlüpfens ist aus den morphologischen Verhältnissen leicht erklärlich. *K. biretortus* und *lacazei* befinden sich schon innerhalb des Erythrocyten sozusagen in Marschbereitschaft.

<sup>1)</sup> Alle Zeitangaben beziehen sich, soweit nichts anderes bemerkt ist, auf Entwicklungsverhältnisse bei warmer Temperatur, die also etwa zwischen 25° und 35° C schwankt.

Sie haben dort bereits die gleiche Gestalt, die sie auch als frei bewegliche Würmchen zeigen (vgl. für *biretortus* Tafelfig. 107 u. 108 mit 16 u. 17, für *lacasei* Fig. 24 u. 25 mit 26—28). Auch sind sie nur von einer zarten Hülle umgeben. Dagegen liegt *bicapsulatus* in seiner kräftigen Kapsel als typische Ruheform, die besonders durch die endständige Lage des Kernes gekennzeichnet ist (Fig. 93—95). Vor Antritt der Wanderschaft muß der Kern in die Mitte rücken und die bei den meisten Macrogameten breite, kurze Körperform (Fig. 95) in eine schlankere, längere Würmchengestalt verwandelt werden (Fig. 9).

Unmittelbar nachdem sich die Milbe mit Eidechsenblut vollgesogen hat, setzt in stürmischer Weise die phagocytäre Tätigkeit der Darmepithelzellen ein (vgl. S. 187). Dadurch gelangen mit den Erythrocyten auch die von ihnen beherbergten Parasiten in das Innere der Zellen. Ebenso werden die bereits ausgeschlüpften Individuen von den Pseudopodien erfaßt und den Phagocyten einverleibt (Taf. 6, Fig. 2). Daß die Beförderung der Parasiten in das Darmepithel im wesentlichen ohne ihr Zutun erfolgt, beweisen die Massenansammlungen (Fig. 3), die sich häufig gerade in solchen Zellen finden, die eine sehr lebhafte Verdauungstätigkeit entfalten. Wenn ein aktives Eindringen der Gametocyten eine größere Rolle spielte, dann müßte man die Coccidien mehr oder weniger gleichmäßig in der Darmwand verteilt finden. Von den in das Innere der phagocytären Darmzellen geratenen Parasiten erliegen die nicht geschlechtlich differenzierten Formen und auch die noch unreifen Gametocyten, ebenso wie die cellulären Elemente des Eidechsenblutes, sehr schnell der verdauenden Tätigkeit der Zelle. Auch die reifen Gametocyten entgehen nicht alle diesem Schicksal.

Eigentümlicherweise ist der Prozentsatz der Gametocyten, die der intracellulären Verdauung entrinnen, in den einzelnen Milben ein sehr verschieden hoher. In zahlreichen Fällen gehen sie sämtlich zugrunde, so daß es überhaupt nicht zu einer Fortentwicklung in der Milbe kommt. Von den Ursachen, die diese Verschiedenheiten bedingen, ist die dem Verständnis zugänglichste die Temperatur. Zunächst bedarf *Karyolysus* überhaupt der Wärme zu seiner Entwicklung. Bei Temperaturen, die sich dauernd unter etwa 15° C bewegen, scheint es niemals zu einer Weiterentwicklung in der Milbe zu kommen. Die Jahreszeit an sich ist hierbei ohne Einfluß; ich habe im Dezember und Januar genau so gute experimentelle Infektionen wie im Sommer erzielt, wenn ich mit Eidechsen und Milben gearbeitet habe, die in Thermostaten gehalten wurden.

Aber auch bei höherer Temperatur kommt noch ein anderer Umstand in Betracht: Der Einfluß der Temperatur auf die Verdauungsgeschwindigkeit der Milbe ist nämlich auffallend stark (vgl. REICHENOW 1918 a), Verschiedenheiten von wenigen Graden bedingen hier merkliche Unterschiede. Da nicht anzunehmen ist, daß das Optimum für die Lebenstätigkeit des Parasiten mit dem für die Verdauungsleistung der Milbenzelle genau zusammenfällt, so wird das Schicksal der Gametocyten wesentlich davon abhängen, ob die zufällige Luftwärme sich mehr dem einen oder dem anderen Optimum nähert. Diesen Temperaturfaktor können wir zur Erklärung dafür heranziehen, daß der Erfolg von Infektionsversuchen, die an verschiedenen Tagen ausgeführt sind, ein sehr wechselvoller zu sein pflegt.

Daß aber auch unabhängig von äußeren Einflüssen ein verschiedenes Verhalten der einzelnen Milben in Betracht kommt, beweist der Umstand, daß gleichfalls in einer Reihe von Milben, die gleichzeitig an derselben Eidechse gefüttert und darauf alle in demselben Behälter untergebracht worden sind, das Infektionsergebnis im Einzelfalle ganz verschieden ist. Und zwar ist die Verschiedenheit eine derartige, daß in einer Reihe von 10—20 Milben die spätere Untersuchung der Eier nur selten eine annähernd gleichstarke Infektion zweier Individuen ergibt; in einem Falle kann man über hundert, in einem anderen nur ein oder zwei Parasiten im Ei finden, während gewöhnlich ein größerer oder geringerer Prozentsatz sich gänzlich parasitenfrei erweist.

Ich habe früher die Frage offen lassen müssen, ob der Umstand, daß bei zahlreichen Milbenweibchen ein Infektionsversuch erfolglos bleibt, vielleicht auf dem Vorkommen zweier sehr ähnlicher *Liponyssus*-Arten als Eidechsenparasiten beruht; nach meinen neueren Untersuchungen kommt eine Artverschiedenheit als Erklärung nicht in Betracht. Dies ergibt sich bereits aus der Tatsache, daß zwischen einer starken, der Zahl der mit dem Eidechsenblute aufgenommenen Gametocyten einigermaßen entsprechenden Infektion und einer völligen Sterilität alle Übergänge vorhanden sind; vor allem aber zeigt sich, daß von Milben, die dem gleichen Muttertier entstammen, ein Teil der Infektion zugänglich sein kann, der Rest dagegen nicht.

In einigen Fällen erklärt sich die schwache oder gänzlich ausbleibende Infektion der Milbe auch aus der erwähnten, nicht selten auftretenden Auflösung des Darminhaltes (S. 188). In dem bei der Auflösung der Blutkörperchen entstehenden, mehr oder weniger homogenen Nahrungsbrei sterben die noch nicht den Epithelzellen einverleibten Gametocyten regelmäßig ab; es ist also klar, daß je

nachdem, ob dieser Auflösungs Vorgang unmittelbar nach der Nahrungsaufnahme oder früher oder später während der Verdauung eintritt, entweder alle oder ein größerer oder geringerer Teil der Gametocyten zugrunde gehen.

Auch in Fällen, in denen die Verdauung der Milbe bis auf das letzte Blutkörperchen in völlig typischer Weise erfolgt, kann man beobachten, daß am Schlusse sämtliche Gametocyten verschwunden sind, während in anderen Milben der gleichen Versuchsreihe eine Weiterentwicklung erfolgt. Hierbei spielt der Umstand eine Rolle, daß auch bei gleicher Temperatur die Verdauungsgeschwindigkeit der Milben individuell verschieden ist. Schon äußerlich kann man dies daran erkennen, daß manche Milben schon ganz schwarz geworden sind, während andere noch deutlich rote Färbung zeigen. Die Untersuchung mehrerer Milben zum gleichen Zeitpunkt bestätigt die Tatsache. Es zeigt sich, daß die Erhaltungsbedingungen für die Gametocyten um so günstiger sind, je langsamer die Verdauung des Blutes vor sich geht. Ferner ist die Blutmenge, die eine Milbe während des Saugaktes in sich aufnimmt, sehr verschieden. Es ist klar, daß bei geringer Blutmenge unter sonst gleichen Verhältnissen die Verdauung viel schneller beendet ist. Ich habe den Eindruck gewonnen, daß in gut gesättigten Milben die Entwicklungsaussichten — besonders für *K. bicapsulatus* — günstiger sind. Auf derartige Ursachen habe ich schon früher bei *K. lacertae* die Tatsache zurückgeführt, daß in den sehr schnell verdauenden Nymphen der Milbe niemals eine Weiterentwicklung erfolgt. Die gleiche Beobachtung machen wir auch bei *K. bicapsulatus*.

Naturgemäß kommen für diejenigen *Karyolysus*-Arten, die in die Leibeshöhle der Milbe überwandern, die letzterwähnten Gesichtspunkte weniger in Betracht. Es überrascht daher nicht, daß wir bei *K. biretortus* und *lacazei*, besonders häufig bei ersterer Art, Entwicklungsstadien auch in den Nymphen von *Liponyssus* beobachten können. Von diesen Arten findet man niemals Massenansammlungen in den Darmepithelzellen, woraus hervorgeht, daß sie schnell durch das Epithel in die Leibeshöhle übertreten. Dieser Übertritt kann offenbar an beliebigen Stellen erfolgen.

Die Anzahl der Gametocyten, die man in der Leibeshöhle der Milbe vorfindet, stellt immer nur einen kleinen Prozentsatz der ursprünglich mit dem Eidechsenblut in den Darm gelangten Individuen dar. Offenbar gehen diese Coccidien stets zugrunde, wenn sie in eine der in phagocytärer Tätigkeit befindlichen Zellen geraten. Nur diejenigen, denen es gelingt, in eine jugendliche Epithelzelle oder

eine andere der das Darmlumen begrenzenden Zellen (Eier, Symbiontenzellen) einzudringen, gelangen wohlbehalten in die Leibeshöhle. Mit dieser Sachlage hängt es wohl auch zusammen, daß die Gametocyten dieser Artengruppe darauf eingerichtet sind, die sie beherbergenden Erythrocyten sehr schnell nach deren Aufnahme durch die Milbe zu verlassen und dadurch den Aufenthalt im Darne abzukürzen.

In der Leibeshöhle erwartet die Gametocyten eine neue Gefahr in Gestalt der dort vorhandenen Phagocyten. Phagocytäre Organe, wie sie bei manchen Arachnoiden vorkommen, habe ich bei *Liponyssus* nicht beobachtet, sondern nur einzelne, überall im Cölom ziemlich spärlich verteilte Zellen. Ob es sich hier durchweg um bewegliche, oder auch um festsitzende Zellen handelt, läßt sich ohne eine besondere eingehende Untersuchung nicht entscheiden, da die Phagocyten häufig der Hypodermis oder den verschiedenen Organen aufsitzen.

Wenn in der Leibeshöhle Gametocyten vorhanden sind, dann findet man in zahlreichen phagocytären Zellen als schwer verdauliche Reste der Parasiten kleine Chromatinklumpen und besonders die leuchtend roten Volutinkörner (in mit DELAFIELD'S Hämatoxylin gefärbten Präparaten) (Fig. 30). Daß es sich hierbei um verdante Gametocyten handelt, kann man den Resten allerdings nicht ansehen; dies ergibt sich aus dem gelegentlichen Befund noch gut erkennbarer Parasiten (Fig. 29). Da der Erfolg der phagocytären Tätigkeit einerseits von der Arbeitsenergie der Zellen, andererseits von dem Zeitraum abhängig ist, den die Gametocyten in der Leibeshöhle brauchen, bis sie innerhalb einer Zelle zur Ruhe kommen, so wird auch hier das Ergebnis im Einzelfalle sehr verschieden sein.

Zweifellos ist mit den hier angeführten Punkten die Zahl der Umstände, die eine Entwicklung von *Karyolysus* im Überträger verhindern oder einschränken, keineswegs erschöpft; die Ausführungen dürften aber zur Genüge gezeigt haben, daß wir sehr wenig damit sagen, wenn wir uns in derartigen Fällen mit der Erklärung helfen, daß ein gewisser Prozentsatz der Überträger gegen den Parasiten „immun“ sei. Ein derartiges Verhalten ist ja wiederholt beobachtet worden; bei Malaria Parasiten (*Tertiana*) fand SCHAUDINN (1902) nur in der Hälfte der Mücken eine Entwicklung, bei *Trypanosoma gambiense* infiziert sich sogar nur ein ganz geringer Prozentsatz der Glossinen, die trypanosomenhaltiges Blut gesogen haben. Eine eingehende Untersuchung der hierfür maßgebenden Umstände könnte bei den Krankheitserregern auch praktisch wichtige Ergebnisse zeitigen.

Kehren wir nun zur Betrachtung der weiteren Schicksale von *K. bicapsulatus* zurück. Die ausgeschlüpften Gametocyten ähneln im Aussehen sehr denen von *K. lacertae* und sind nur um ein Geringes kleiner (Länge 10—14  $\mu$ ). Weibliche und männliche Formen sind gut zu unterscheiden. Die letzteren sind schlanker und der Binnenkörper des Kernes ist bedeutend kleiner. Von *K. lacertae* weichen besonders die weiblichen (Macrogameten) dadurch ab, daß der Kern schon frühzeitig deutlich abgegrenzt ist. Er erscheint daher mehr bläschenförmig und die Chromatinmasse ist von einem hellen Hofe umgeben. Vielfach ist diese Kernform schon bei den noch eingekapselten Formen zu erkennen. Bei den männlichen Parasiten (Microgametocyten) ist die Abgrenzung des Kernes weniger deutlich.

Es fällt auf, daß die Individuen, die sich in größerer oder geringerer Zahl in den Epithelzellen ansammeln, fast ausschließlich Macrogameten sind (Fig. 3). Die Microgametocyten, wohl infolge ihrer größeren Beweglichkeit, leisten entweder den Angriffen der Pseudopodien erfolgreichen Widerstand oder sie brechen schnell wieder aus dem Gefängnis aus. Die intracellulären Anhäufungen der Coccidien findet man hauptsächlich vom 2. bis zum 4. oder 5. Tage nach der Aufnahme des Blutes. Die Protozoen liegen gewöhnlich alle in einer großen Vakuole vereinigt (Fig. 3), seltener und wenn sie weniger zahlreich sind, im Protoplasma der Zelle verteilt (Fig. 4). Während dieser Zeit beobachtet man keine Veränderungen, auch kein Wachstum, an den Gametocyten. Bei *K. lacertae* habe ich zwar ein starkes Heranwachsen der wurmförmigen Geschlechtstiere beschrieben, glaube aber, daß diese Annahme auch für die genannte Art nicht zutrifft. Die Formen, die ich in Fig. 8—10 meiner früheren Arbeit als solche herangewachsenen Stadien abgebildet habe, stimmen so genau mit den Gametocyten von *K. lacazei* überein, daß ich jetzt überzeugt bin, in Rovigno bei einigen Milbenexperimenten Mischinfektionen mit dieser Art erhalten zu haben. Zwar habe ich in den *Lacerta muralis*, die ich zur Feststellung der *Karyolysus*-Entwicklung in der Eidechse genauer untersucht habe, niemals *lacazei* gesehen, daß diese Art aber, wenn auch offenbar sehr selten, dort vorkommt, beweist der Umstand, daß Woodcock bei der einzigen von ihm in Rovigno untersuchten Eidechse gerade eine Mischinfektion von *lacertae* und *lacazei* vor sich gehabt hat.

Diejenigen Gametocyten, die in der Milbe zugrunde gehen, werden von den Epithelzellen schnell verdaut. Kommt es erst zu einer Anhäufung in den Zellen, so bleiben diese Parasiten auch gewöhnlich erhalten, und sie sind es, die später in die weitere Entwick-



lung eintreten. Aber auch von dieser Regel finden wir bei den verwickelten Verhältnissen in der Milbe Ausnahmen. In manchen Milben kann man beobachten, daß auch in derartigen Massenansammlungen die Gametocyten abzusterben beginnen (Fig. 5). Man findet dann in den oberflächlichen Teilen der großen Vakuole Individuen, die ein sichtlich pathologisches Bild bieten: verkürzte Körperform, grobvakuoliges Protoplasma und verklumptes Chromatin. Mehr oder weniger in der Mitte der Vakuole dagegen liegt ein zusammengedrängter Haufen völlig normaler Gametocyten. Ob diese letzteren erst später absterben, oder ob auch diesem Angriff ein Teil der Protozoen entgeht, ist schwer zu sagen. Die häufige Wiederkehr ganz gleichartiger Bilder könnte für die zweite Möglichkeit sprechen.

Solche Darmepithelzellen, die große Parasitenmassen in sich angehäuft haben, sind, wenn die Verdauungstätigkeit in der Milbe ihren Höhepunkt überschritten hat, gewöhnlich infolge der regen Verarbeitung von Eidechsen-Erythrocyten verbraucht; mit Pigmentkörnern vollgepfropft, treten sie in das Darmlumen über und zerfallen dort. Dadurch werden die eingeschlossenen Gametocyten wieder frei. In den Fällen, in denen die Zelle nicht zugrunde geht, treten vermutlich die in ihr enthaltenen Gametocyten durch Eigenbewegung heraus, sobald etwas ruhigere Verhältnisse im Darme eingetreten sind.

Jetzt erst ist für *Karyolysus bicapsulatus* der günstige Augenblick für den Beginn seiner Entwicklung in der Milbe gekommen.

### 3. Conjugation und Microgametenbildung.

Die Aneinanderlagerung je eines männlichen und eines weiblichen Individuums zu einem beweglichen Conjugationsstadium, die ich bei *K. lacertae* beschrieben habe, finden wir bei allen Arten der Gattung *Karyolysus* wieder. Am schnellsten tritt der Vorgang bei denjenigen Arten ein, die in die Leibeshöhle der Milbe übertreten, denn bei ihnen fällt der hemmende Einfluß weg, den im Darme die rege Tätigkeit der Epithelzellen auf die Entwicklung der Protozoen ausübt. Die einzelnen freien Gametocyten dieser Arten findet man daher nur kurze Zeit.

Die Gametocyten dieser Artengruppe sind von denen der Darmgruppe durch größere Länge unterschieden und fallen auch im allgemeinen durch eine schlankere Körperform auf. Der Größenunterschied ist weniger bedeutend bei *K. biretortus* (Länge 18—20  $\mu$ ), sehr

auffällig bei *lacasei* (25—32  $\mu$ ), dessen Gametocyten die größten unter den von mir beobachteten Arten sind und die man daher in Mischinfektionen leicht erkennt. Wie schon erwähnt, entspricht das Aussehen dieser freien Gametocyten ungefähr dem der intraglobulären, nur erscheinen sie noch etwas schlanker; bei *biretortus* (Fig. 16 u. 17) sind Vorder- und Hinterende spitzer ausgezogen, bei *lacasei* (Fig. 26 bis 28) erstreckt sich die Veränderung nur auf das Vorderende. Die scharfe Spitze, die wir hier auftreten sehen, läßt diese Art für ein schnelles Durchdringen des Darmepithels besonders gut ausgerüstet erscheinen. Die Kerne der Gametocyten sind bei beiden Arten durch das Fehlen einer scharfen Abgrenzung gegen das umgebende Protoplasma ausgezeichnet.

Bei *biretortus* ist weder intraglobulär noch im freien Zustande ein deutlicher Unterschied der Geschlechter wahrzunehmen, da zwischen offenbar männlichen (Fig. 17) und weiblichen (Fig. 16) Individuen Übergänge vorhanden sind. Erst nach erfolgter Conjugation ermöglicht der Vergleich der beiden Conjuganten stets eine sichere Geschlechtsbezeichnung. So ist in Fig. 18 der Macrogamet durch etwas lockereren Kern, größeren Binnenkörper und stärkeren Volutinreichtum von dem Microgametocyten unterschieden. Dagegen ist an den Gametocyten von *lacasei* der geschlechtliche Dimorphismus sehr deutlich ausgebildet (Fig. 26 u. 27 ♀, Fig. 28 ♂). Die viel schlankere Form der männlichen Individuen, die damit verbundene langgestreckte Kerngestalt, der bedeutend kleinere und blässere Binnenkörper, sind auch schon an den reifen intraglobulären Gametocyten im Eidechsenblut klar zu erkennen (Fig. 24 ♀, Fig. 25 ♂).

Bei *biretortus* kann die Conjugation schon im Darne der Milbe erfolgen, vielleicht ist dies sogar die Regel. Das schnelle Zusammentreffen der geeigneten Partner wird begünstigt durch die Neigung der ausschlüpfenden Gametocyten, sich an manchen Stellen im Blute in größerer Zahl anzusammeln. Diese Ansammlungen lassen sich nicht mit den intracellulären Anhäufungen von *bicapsulatus* vergleichen, denn sie erfolgen unbeeinflusst von der Verdauungstätigkeit des Darmes und liegen stets frei und oft weit von der Darmwand entfernt. Aus dem Eintritt der Conjugation im Darne erklärt es sich wohl, daß man nicht selten Entwicklungsstadien von *biretortus* auch im Darmepithel findet; in diesen Fällen gelangt das Conjugationsstadium auf seiner Wanderschaft offenbar gar nicht erst in die Leibeshöhle, sondern kommt bereits am Grunde des Epithels in einer der jugendlichen Epithelzellen zur Ruhe. Die Entwicklung im Darne tritt aber stets hinter der in der Leibeshöhle zurück. —

Bei *lacazei* scheint die Conjugation stets erst nach dem Übertritt in die Leibeshöhle zu erfolgen.

Die ersten Conjugationsbilder von *biretortus* kann man schon etwa 12 Stunden nach der Blutaufnahme durch die Milbe, diejenigen von *lacazei* nach 24 oder 36 Stunden finden. Ebenso zeitig beobachtet man aber neben freien Conjugationen auch schon intracellulär gelagerte. Schnittpräparate zeigen, daß frei in der Leibeshöhle liegende Conjugationen verhältnismäßig spärlich sind, während man sie innerhalb der Zellen, in ihrer langgestreckten Gestalt noch unverändert, häufiger antrifft. Daraus geht hervor, daß das Pärchen sehr schnell nach seiner Vereinigung sich eine Behausung sucht. Ein länger andauernder beweglicher Zustand, zu dessen Annahme ich in meiner früheren Arbeit neigte, findet sich nicht; dagegen bleibt die wurmförmige Gestalt der Conjuganten nach dem Eindringen in eine Zelle noch einige Zeit erhalten.

Als Wirtszellen für die Weiterentwicklung bevorzugt *biretortus* die Tracheenzellen und die Muskelzellen. Bei letzteren dringen die Parasiten nicht in die Muskelfaser, sondern nur in die oberflächliche Schicht nicht differenzierten Protoplasmas. Ferner finden sie sich in der Hypodermis, seltener in den Zellen der MALPIGHI'schen Gefäße und in den Speicheldrüsen. Einmal habe ich sie auch im Receptaculum seminis angetroffen. Dagegen habe ich die Befruchtung und die anschließende Sporogonie bei dieser Art niemals in den reifenden Eiern der Milbe gesehen. Ich betone das letztere deshalb, weil eine andere *Karyolysus*-Art, die wir im zweiten Teil besprechen werden, gerade die Ovarialeier mit Vorliebe befällt.

*K. lacazei* wählt als Sitz für seine Weiterentwicklung vorwiegend die Zellen der Hypodermis, seltener habe ich ihn in den Tracheen- und Muskelzellen gefunden.

Es dürfte am Platze sein, hier eine kurze Bemerkung über den Parasitismus der Coccidien in der Leibeshöhle bei den Arthropoden im allgemeinen einzuschalten. Bei den Insekten sind uns Fälle bei Orthopteren, Lepidopteren und Coleopteren bekannt (vgl. PÉREZ 1903, LÉGER 1904, MOROFF 1907). Zumeist sind diese Coccidien auf die Zellen des Fettkörpers beschränkt, bei *Adelea mesnili* aus der Motte *Tineola biseliella* hat aber PÉREZ Verhältnisse gefunden, die außerordentlich an die oben dargestellten der *Karyolysus*-Arten erinnern: Bei starker Infektion befallen die Coccidien auch die Pericardialzellen, Oenocyten, Zellen der MALPIGHI'schen Gefäße, der Muskeln und der Hypodermis. LÉGER hat besonders darauf hingewiesen, daß alle bisher als Parasiten der Leibeshöhle von Insekten bekannt ge-

wordenen Arten zu der Gattung *Adelea* (bzw. *Adelina*) gehören; für uns ist hier bemerkenswert, daß diese beiden Gattungen gerade zu denjenigen gehören, die der Gattung *Karyolysus* verwandtschaftlich am nächsten stehen. Außer den erwähnten Leibeshöhlenparasiten enthalten die Gattungen *Adelea* und *Adelina* auch Arten, wie *Adelea ovata* und *Adelina dimidiata* aus Tausendfüßen, die ausschließlich Parasiten des Darmepithels sind; sie stimmen also auch in diesem Punkte mit *Karyolysus* überein.

Wenden wir uns nun nach dieser Zwischenbemerkung den Conjugationsvorgängen bei *K. bicapsulatus* zu. Man könnte vermuten, daß die intracellulären Ansammlungen, die wir bei dieser Art im Epithel des Milbendarms beobachtet haben, eine günstige Gelegenheit für das Zusammentreffen männlicher und weiblicher Individuen böten. Allein man beobachtet in diesen Gametocytenhaufen nur selten Conjugationsbilder, und auch bei diesen ist es zweifelhaft, ob die Parasiten nicht bereits in conjugiertem Zustande von der phagocytären Zelle aufgenommen worden sind. Vereinzelt kommen nämlich auch schon Conjugationen im Darminhalt noch während der regen Verdauungstätigkeit der Milbe zustande. So kann man diese Stadien bereits vom 2. Tage nach der Blutaufnahme an beobachten. In der Hauptsache setzt aber die Conjugation erst ein, wenn gleichzeitig mit dem Abklingen der phagocytären Tätigkeit im Darne die verbrauchten Epithelzellen abgestoßen werden, im Darmlumen zerfallen und die eingeschlossenen Gametocyten in Freiheit setzen. Dieser Zustand ist etwa am 4. oder 5. Tage nach dem Saugen erreicht.

Schnittpräparate zeigen jetzt die Gametocyten überall im Nahrungsbrei verteilt und zwischen ihnen conjugierte Paare. Auch hier fällt es auf — ebenso wie bei den vorher besprochenen Arten — daß freie Conjugationen weniger häufig sind, im Verhältnis zu den bereits zum intracellulären Leben übergegangenen. Letztere sieht man meist sehr tief im Epithel, dicht an der Basis, liegen, da sie sich gewöhnlich die ganz jungen und kleinen Epithelzellen, auf alle Fälle aber solche, die noch nicht phagocytär tätig sind, als Wirtszellen aussuchen. Den Vorgang des Eindringens habe ich im Leben nicht verfolgt; es scheint hierbei aber jeder der beiden Conjuganten für sich allein in der bekannten, zuerst von SCHAUDINN (1900) beschriebenen Weise tätig zu sein, denn man findet nicht selten Bilder, die zeigen, daß ein frisch eingedrungenes Paar vorübergehend auseinandergeraten kann (Fig. 1).

Die Auswahl jugendlicher Epithelzellen durch die Conjuganten

ist für die weitere Entwicklung von Wichtigkeit, da die Entwicklung in der Epithelzelle zum Abschluß kommen muß, ehe diese — durch phagocytäre Tätigkeit verbraucht — abgestoßen und beim nächsten Saugakt der Milbe, oder auch schon vorher, in die Rectalblase befördert wird. Geraten Oocysten von *Karyolysus* in die Rectalblase, so entwickeln sie sich dort nicht weiter, sondern sterben ab. Dagegen habe ich in einigen Fällen den Enddarm mit Stadien der Befruchtung und späteren Stadien vollgepfropft gefunden, die sich dort extracellulär offenbar normal entwickelten. Diese Verhältnisse erklären sich wohl in der Weise, daß manche abgestoßenen Epithelzellen nicht im Darmlumen, sondern erst in der Rectalblase zerfallen und daß die hierbei frei werdenden Gametocyten in den Enddarm zurückwandern. Innerhalb des Enddarmepithels findet man sie niemals, sie können dort offenbar nicht eindringen. Sammeln sie sich aber im Lumen so stark an, daß sie den Enddarm verstopfen und dadurch eine feste Lage gewinnen, so erfolgt Befruchtung und weitere Entwicklung auch extracellulär.

Bei *K. lacertae* habe ich bereits festgestellt, daß sich gelegentlich Conjugationsstadien finden, bei denen ein weiblicher Parasit mit zwei männlichen vereinigt ist (Fig. 5 der betr. Arbeit). Diese Formen habe ich bei *bicapsulatus* ziemlich häufig gefunden. Seltener kommen hier auch Conjugationen mit drei, vereinzelt sogar mit vier Microgametocyten zur Beobachtung. Daß es sich hierbei tatsächlich um Conjugationen und nicht um zufällige Anhäufungen handelt, beweist das in Fig. 10 wiedergegebene Bild, das in einem Schnittpräparat frei und isoliert im Darminhalt gefunden wurde. Entsprechend diesen Bildern findet man dann auch intracellulär einen Macrogameten häufig von mehreren Microgametocyten umgeben, die alle zur Reifung und Microgametenbildung gelangen. Für die Befruchtung wird hierdurch eine Auswahl zwischen zahlreichen Microgameten gegeben, wodurch in diesen Fällen gewissermaßen ein Ausgleich stattfindet zu der geringen Zahl von Microgameten, die der einzelne Microgametocyt hervorbringt.

Die eigenartige Tatsache, die ich bei *K. lacertae* beobachtet habe, daß sich der Kern des Microgametocyten nur einmal teilt und daß auf diese Weise nur zwei Microgameten entstehen, findet sich nämlich bei allen Vertretern der Gattung *Karyolysus*. Überhaupt sind die der Conjugation folgenden Veränderungen so gleichartig und stimmen so völlig mit den bei *K. lacertae* beschriebenen Verhältnissen überein, daß wir hier mit wenigen Worten darüber hinweg gehen können. Stets entsteht um die in eine Zelle ein-

gedrungenen Conjuganten eine zarte Hülle (Fig. 31 — *lacazei*), so daß man sie nunmehr wie in einer Vakuole liegen sieht. Dann beginnt das Paar kürzer und breiter zu werden, wobei der Macrogamet schon etwas heranwächst (Fig. 19 — *biretortus*). Bei der Verkürzung der Conjuganten eilt bald der männliche, bald der weibliche Partner voraus, eine besondere Regel oder Artunterschiede bestehen in diesem Punkte nicht. Der Kern der Macrogameten wird größer, kugelig oder bläschenförmig, er setzt sich jetzt auch bei denjenigen Arten, bei denen dies vorher nicht der Fall war, deutlich gegen das Plasma ab. Das Bild, das die abgekugelten Conjuganten von *lacazei* zeigen, stimmt völlig mit dem in Fig. 7 meiner früheren Arbeit wiedergegebenen überein; auch dieses ist also von mir damals irrthümlich zu *lacertae* gestellt worden.

Wenn der Macrogamet eine kugelige Gestalt angenommen hat, dann rückt sein Kern unmittelbar an die Oberfläche; das Individuum ist nunmehr reif zur Befruchtung. Ist die Abkuglung des Microgametocyten erfolgt, dann teilt sich sein Kern. Die hierbei von mir beobachteten Bilder entsprechen bei allen Arten denen von *lacertae* (vgl. dort Fig. 11—14 u. 25). Feststellungen über die Zahl der Chromatineinheiten lassen sich dabei nicht machen (vgl. aber die im Eidechsenblut vorkommenden Kernteilungen in Microgametocyten, S. 279). Wenn die beiden Tochterkerne an die Oberfläche rücken, bleibt der Binnenkörper des ursprünglichen Kernes, wie bei *lacertae*, in der Mitte liegen und ist später in dem Restkörper meist noch längere Zeit nachzuweisen.

Auf den Bau der reifen Microgameten müssen wir etwas näher eingehen. Während ich früher bei *K. lacertae* keine Begeißelung habe finden können, habe ich jetzt bei allen näher untersuchten *Karyolysus*-Arten das Vorhandensein von zwei Geißeln festgestellt. Die Körperform der Microgameten ist ziemlich gedrungen (Fig. 13 u. 22 a), wie dies bei den Coccidien vom *Adelea*-Typus die Regel ist, während sie bei den Eimerideen schlank zu sein pflegt. Der Unterschied erklärt sich dadurch, daß bei letzteren die Microgameten weitere Wege zurückzulegen und Hindernisse (Zellen des Wirtes) zu überwinden haben, um zu einem Macrogameten zu gelangen.

Am Vorderende sind die *Karyolysus*-Microgameten breit abgerundet, am Hinterende zugespitzt; eine Zuspitzung am Vorderende, wie sie bei anderen Arten als Rostrum beschrieben worden ist, habe ich nicht beobachtet. In der Seitenansicht (Fig. 22 a — *biretortus*) zeigt sich eine starke Wölbung des Gameten nur nach einer Richtung (Dorsalseite?), während die entgegengesetzte Seite

(Ventralseite?) abgeflacht ist und bei der meist gebogenen Lage des Gameten konkav erscheint. Von der Seite erkennt man auch in der homogenen Chromatinmasse, der ventralen Oberfläche genähert, ein helles, ovales, vakuolenartiges Gebilde. Ein derartiges Gebilde in ganz gleicher Lagerung wurde zuerst von LÉGER (1898) bei *Echinospora* beschrieben. SCHAUDINN (1900), der es bei *Eimeria schubergi* gleichfalls beobachtete, betrachtete es als einen Protoplasmarest.

Die Größe der Microgameten ist bei den einzelnen *Karyolysus*-Arten nur unbedeutend verschieden. Bei dem in Fig. 13 dargestellten Individuum von *bicapsulatus* beträgt die Länge des chromatischen Teiles  $3 \mu$ , die Breite  $1,3 \mu$ ; die Geißeln sind etwa  $4 \mu$  lang.

Die Begeißelung ist nur bei einem kleinen Teile der Gameten nachweisbar. Am häufigsten beobachtet man die hintere Geißel, die als eine Fortsetzung des spitzen hinteren Körperendes erscheint (Fig. 13 u. 22 a). An der Basis zeigt sich die Geißel deutlich verdickt. Dieser Teil ist vermutlich noch nicht als zur Geißel gehörig zu betrachten, sondern stellt wohl das chromatinfreie protoplasmatische Körperende dar. Die vordere Geißel habe ich nur selten gesehen, in diesen Fällen war sie stets nach vorn gerichtet (Fig. 13 u. 20). Es ist anzunehmen, daß diese Geißel sich normalerweise, wie bei anderen Coccidien, gleichfalls nach hinten erstreckt. Sie wird nur leichter nachweisbar, wenn sie durch Anheften an irgendeinem Hindernis nach vorn gezerrt wird; andernfalls verklebt sie bei der Konservierung wahrscheinlich mit dem Körper.

Bei manchen Coccidien entspringen beide Geißeln frei am Vorderende. Auch bei den beiden einzigen Arten vom *Adelea*-Typus, bei denen Geißeln bisher nachgewiesen worden sind, ist dies der Fall: bei *Orcheobius herpobdellae* (KUNZE 1907) und *Klossia vitrina* (MOROFF 1911). Dagegen ist bei anderen Coccidienarten eine der beiden Geißeln des Microgameten mehr oder weniger weit mit der Körperoberfläche verwachsen; bei *E. schubergi* z. B. wird sie erst an der hinteren Körperspitze frei (vgl. SCHAUDINN'S Arbeiten, p. 333). Diese Verhältnisse lassen den Schluß zu, daß auch bei den Microgameten von *Karyolysus* sich die hintere Geißel an der Körperoberfläche entlang bis zum Vorderende zieht, um dort gemeinsam mit der anderen Geißel zu entspringen.

Es ist höchst unwahrscheinlich, daß in der gleichen Gattung einige Arten begeißelte Microgameten besitzen, während bei anderen Arten den sonst in ihrer Gestalt ganz gleichartigen Microgameten

die Geißeln fehlen sollten. Bei *K. lacertae* ist mir die Begeißelung wohl entgangen. Wahrscheinlich wird sich auch bei den meisten anderen Adeleiden das Vorhandensein von Geißeln an den Microgameten erweisen. Solange nur von der sehr großen Art *Orcheobius herpobdellae* begeißelte Gameten bekannt waren, konnte man vermuten, daß der sehr kurze Weg, den die Microgameten bei den Adeleiden bis zum Befruchtungspol des Macrogameten zurückzulegen haben, hier im allgemeinen das Vorhandensein von Geißeln überflüssig macht. Die Macrogameten von *Karyolysus* im Befruchtungsstadium gehören aber zu den kleinsten, die von Adeleiden bisher bekannt geworden sind; die Begeißelung der Microgameten bei den Vertretern dieser Gattung macht daher die obige Vermutung hinfällig.

Nur bei *Haemogregarina stepanowi* (REICHENOW 1910), die gleichfalls für eine Adeleide sehr winzige Macrogameten besitzt, ist eine weitgehende Rückbildung der männlichen Elemente zu verzeichnen. Hier kommt es offenbar überhaupt nicht zur Ausbildung beweglicher Microgameten; niemals kommen die charakteristischen schlanken, homogen-chromatischen Gebilde der anderen Coccidien zur Beobachtung. Die Befruchtungsbilder (vgl. die angegebene Arbeit, Fig. 34 u. 35) sprechen dafür, daß bei dieser Art einfach eine Überwanderung eines der vier Kerne des Microgametocyten in den Macrogameten erfolgt. Auch bleiben die drei nicht zur Befruchtung gelangenden Kerne — im Gegensatz zu dem, was man bei anderen Adeleiden beobachtet — stets dauernd im Zusammenhange mit dem Restkörper des Microgametocyten.

Daß die Gametengeißeln bei den Adeleiden so schwer nachweisbar sind, erklärt sich leicht aus dem Umstande, daß diese Microgameten zweifellos eine sehr viel kürzere Lebensdauer haben als die der Eimerideen. Sie unternehmen ja keine Wanderungen, wie die letzteren, und wenn der Macrogamet, neben dem sie sich entwickelt haben, befruchtet ist, so haben sie weiter keinen Lebenszweck. Es ist mir auch nicht geglückt, in frischen Präparaten von *Karyolysus* bewegliche Microgameten zu sehen, während diese Beobachtung bei starken Infektionen von Eimerideen leicht zu machen ist.

#### 4. Befruchtungsvorgänge und Reduktionsteilung.

Für die Untersuchung der geschlechtlichen Vorgänge habe ich in den verschiedenen *Karyolysus*-Arten ein ganz besonders günstiges Material gefunden. Die Vorzüge liegen einmal in der guten Konservierbarkeit der Oocysten, da deren Membran im Zusammenhang



damit, daß diese Stadien bei den vorliegenden Arten ja niemals in die Außenwelt befördert werden, äußerst zart ist. Sodann ermöglicht der Umstand, daß die große Mehrzahl der Parasitenindividuen in einer Milbe das gleiche Entwicklungsstadium zeigen, durch Konservierung der Milben einer Versuchsreihe in gewissen Zeitabständen die Aufeinanderfolge der beobachteten Bilder sicherzustellen, was bei den nicht wirtwechselnden Coccidien bekanntlich nicht möglich ist. Schließlich sind auch die cytologischen Eigentümlichkeiten bei *Karyolysus* derart, daß sie gerade über die ersten Befruchtungsstadien gute Aufschlüsse geben.

Dadurch war es nicht nur möglich, die bisher vollständigste Darstellung der Befruchtungsvorgänge bei Coccidien, die SCHELLACK und ich (1915) für *Adelea ovata* gegeben haben, wesentlich zu ergänzen, sondern vor allem die befruchtungstheoretische Bedeutung der eigenartigen Vorgänge, die in der Bildung der rätselhaften „Befruchtungsspindel“ gipfeln, aufzuklären. Hierbei haben sich bis in die Einzelheiten gehende Übereinstimmungen mit den Erscheinungen an den reifenden Geschlechtszellen der Metazoen und Metaphyten, sowie Beziehungen zu den Verhältnissen bei anderen Protozoen ergeben. Infolgedessen wird eine so eingehende vergleichende Darstellung notwendig, daß diese völlig aus dem Rahmen der vorliegenden Arbeit herausfällt und ich sie in einem besonderen Aufsatz geben muß. Ich beschränke mich daher hier auf eine kurze Andeutung der theoretischen Gesichtspunkte und auf eine Beschreibung der Verhältnisse bei den *Karyolysus*-Arten, die nur soweit eingehend ist, als dies für die Vollständigkeit der Entwicklungsgeschichte dieser Arten notwendig erscheint. Aus dem gleichen Grunde ziehe ich in diesem Abschnitt auch die einschlägigen Befunde bei anderen Coccidien nur soweit unumgänglich heran.

Eine Chromatinreduktion bei der Bildung der Gametocyten, oder in diesen selbst vor der Befruchtung findet nicht statt, vielmehr stellt die erste Teilung der Sporogonie eine Reduktionsteilung dar. Damit werden bei *Karyolysus* die Befunde DOBELL's und JAMESON's (1915) an *Aggregata* bestätigt. Der in den Macrogameten eingedrungene Microgamet wandelt sich in der Weise um, daß er einen dem weiblichen morphologisch völlig gleichartigen Kern ausbildet, genau so wie dies bei den Befruchtungserscheinungen der Vielzelligen zur Beobachtung kommt. Während nun bei den letzteren dieser diploide Kernzustand in der Regel dauernd bestehen bleibt und nur in der Keimbahn mehr oder weniger unmittelbar vor einer erneuten Kernvereinigung beseitigt wird, dauert die Doppelkernig-

keit bei den Coccidien nur bis zu der ersten Kernteilung in dem durch die Befruchtung entstandenen neuen Organismus an. Vor Beginn dieser Teilung bilden der männliche und der weibliche Kern lange fadenförmige Chromosomen aus, die sich mehr oder weniger parallel anordnen und sich dabei zu Paaren vereinigen: Dieser Zustand der Chromosomenconjugation, der also den eigentlichen Befruchtungsakt bedeutet, stellt sich uns als die „Befruchtungsspindel“ der Coccidien dar. Die Chromosomenpaare häufen sich darauf in gewundener Form an einem Pole des spindelförmigen Doppelkernraumes an und bilden so ein Fadenknäuel, das völlig dem Synapsis-stadium in den Geschlechtszellen der Metazoen und Metaphyten entspricht. Die Doppelchromosomen werden kürzer und dicker, und bei der unmittelbar anschließenden ersten Kernteilung wandern die einzelnen Paarlinge nach zwei Seiten auseinander.

Es ist klar, daß diese Verhältnisse bei den Coccidien eine starke Stütze bilden für die Auffassung, die in der Syndese in den Geschlechtszellen der Vielzelligen eine Conjugation väterlicher und mütterlicher Chromosomen erblickt, und hierin liegt die große befruchtungstheoretische Bedeutung der erwähnten Vorgänge. Den Zustand, in dem die Vererbungsträger zweifacher Herkunft gleich nach der Vereinigung der zwei Zellen zueinander in Beziehung treten, um sich darauf endgültig zu trennen, müssen wir als den ursprünglichen betrachten. Diesen Standpunkt vertreten auch manche Botaniker, während HARTMANN (1914) dazu neigt, die Reduktion in den Gameten als das ursprüngliche Verhalten anzusehen. Ein Weg zur Erhöhung der Organisation wird aber offenbar gerade dadurch gegeben, daß die beiden Komponenten mit ihren individuellen Verschiedenheiten nebeneinander bestehen bleiben, denn dadurch wird eine viel größere Mannigfaltigkeit in allen Lebensbetätigungen geschaffen. Sehr bemerkenswert ist, daß dieser Unterschied schon innerhalb der Protozoen zur Beobachtung kommt: Bei den höchstorganisierten Protozoen, den Infusorien, bleiben väterlicher Kern (Wanderkern) und mütterlicher Kern (stationärer Kern) dauernd gemeinsam erhalten (wenn auch morphologisch nicht trennbar); erst unmittelbar vor einem neuen Geschlechtsakt (Infusorienconjugation) findet die Conjugation väterlicher und mütterlicher Chromosomen (Sichelstadium des Kernes) und die Chromosomenreduktion statt. Auf alle diese Punkte werde ich, wie gesagt, an anderer Stelle näher eingehen.

Betrachten wir nun näher die Einzelheiten, die bei den Befruchtungsvorgängen an *Karyolysus* zur Beobachtung kommen. An

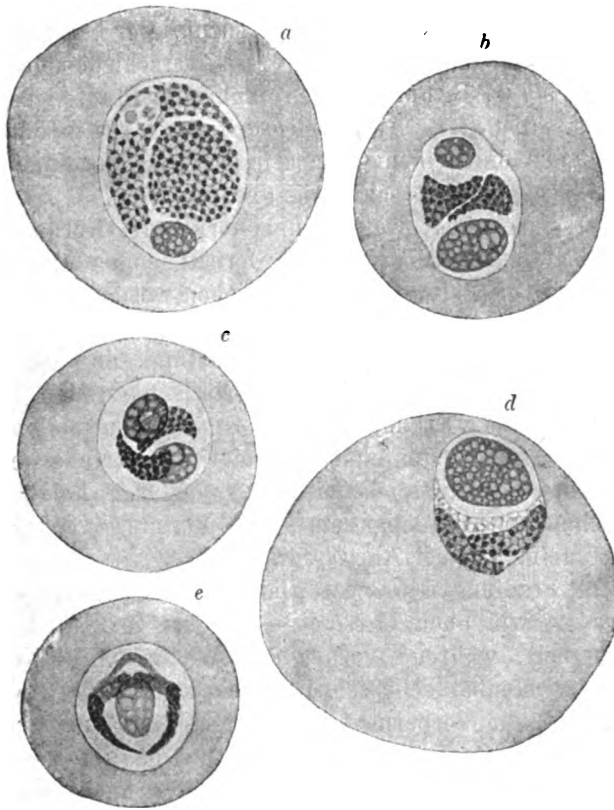
der Stelle, an der der Macrogametenkern der Zelloberfläche anliegt dringt ein Microgamet in den von der Kernmembran umgrenzten bläschenförmigen Raum hinein. Bei *bicapsulatus* habe ich ein Bild gefunden, das einen halb eingedrungenen Microgameten zeigt (Fig. 11). Der Microgamet erscheint wie durchschnitten von der Kernmembran und deutlich in einen intranucleären und einen extranucleären Teil geschieden. Das Bild läßt darauf schließen, daß das Chromatin Körnchen für Körnchen die Membran durchdringt. Der intranucleäre Teil ist bereits aufgelockert und erscheint als eine Anhäufung dichtgedrängter Chromatinbröckchen. Das Stadium mit einem völlig eingedrungenen Microgameten habe ich bereits in meiner früheren Arbeit abgebildet (s. dort Fig. 15). Da in der Figur die Abgrenzung des Macrogametenkernes nicht deutlich ist, so läßt sich die intranucleäre Lage des Microgameten dort nicht erkennen. Ein klareres Bild gibt das gleiche Stadium von *bicapsulatus*, das ich in Fig. 12 wiedergegeben habe. Hier liegt das männliche Chromatin kappenförmig der Kernmembran an, deutlich von dem weiblichen Kerninhalt unterschieden. Der Microgamet, bzw. der Microgametenkern, dringt also nicht in die Kernsubstanz, sondern nur in den Kernraum des Macrogameten ein. Hier schiebt er den Inhalt beiseite, so daß nunmehr weiblicher und männlicher Kern nebeneinander innerhalb der gleichen Kernmembran liegen.

Unmittelbar nach dem Eindringen des Microgameten beginnt die Copula schnell und erheblich heranzuwachsen. Entsprechend dem Wachstum des Zellkörpers nimmt auch das Kernbläschen an Größe zu. Diese Größenzunahme erfolgt hauptsächlich zugunsten des männlichen Kernes, dessen Chromatingerüst sich auflockert, bis es an Umfang und Struktur dem weiblichen völlig gleicht (Textfig. H a—c). Gleichzeitig wird in dem männlichen Kern ein neuer Binnenkörper gebildet. Das Frühstadium dieser Bildung zeigt am besten eine Figur von *lacazei* wegen der größeren Verhältnisse bei dieser Art (Textfig. H a).<sup>1)</sup> Man sieht hier, daß sich kleine „Nucleolentröpfchen“ in einer Vacuole sammeln, um dann offenbar zu einem einheitlichen Binnenkörper zu verschmelzen.

Der neue männliche Binnenkörper ist zunächst bedeutend kleiner als der weibliche (Textfig. H b), er nimmt aber schnell an Größe zu, bis er dem weiblichen, der seit dem Augenblicke der Befruchtung

<sup>1)</sup> Diese und alle folgenden auf die Befruchtungsvorgänge bezüglichen Textfiguren (mit Ausnahme von Textfig. M) sind nicht schematisch, doch ist in ihnen nur der Kern ausgeführt; von dem Protoplasmaleib sind nur die Größenverhältnisse angedeutet. Die Vergrößerung ist die gleiche wie in den Tafelfiguren.

auch seinerseits erheblich herangewachsen ist, völlig gleich geworden ist. Da man bei *bicapsulatus* auch die beiden Chromatingerüste meist noch deutlich unterscheiden kann, so haben wir jetzt das Bild zweier völlig gleichartig organisierter Kerne innerhalb ein und derselben Kernmembran (Textfig. Hc). Welches der männliche und welches der weibliche Kern ist, läßt sich jetzt nicht mehr feststellen.



Textfig. H. Stadien nach der Befruchtung: *a* von *Karyolysus lacazei*,  
*b—e* von *Karyolysus bicapsulatus*. Vergr. 1800.

Die beiden gleichen Binnenkörper verschmelzen schließlich miteinander, so daß der Kern der Oocyste nunmehr einen sehr großen Binnenkörper besitzt, dem die beiden Kerngerüste zunächst in Gestalt zweier Kappen anliegen (Textfig. Hd). Ein Bild, das gerade den Vorgang des Zusammenfließens der beiden Binnenkörper darstellt, ist in Fig. 14 wiedergegeben. Solche Stadien sind auch in

einem reichen Material äußerst selten; es ist einleuchtend, daß dieser Vorgang in sehr kurzer Zeit vonstatten geht.

Die Bildung eines männlichen Binnenkörpers und dessen Wachstum bis zur Größe des weiblichen habe ich bereits bei *K. lacertae* beschrieben (vgl. dort Fig. 16 u. 17). Auch das Stadium mit einem großen Binnenkörper habe ich dort gesehen (Textfig. 1 der betreffenden Arbeit) und daher die Verschmelzung der beiden Binnenkörper vermutet. Männliches und weibliches Chromatin habe ich bei *lacertae* nicht unterscheiden können. Die Abgrenzung der beiden Chromatinhäufen ist bei den einzelnen Arten sehr verschieden deutlich; bei *biretortus* ist sie z. B. nur auf den frühesten Stadien nachweisbar (vgl. Tafelfig. 20 u. 21). Auch bei *bicapsulatus* ist in den häufigen Fällen, in denen die beiden Chromatingerüste gegeneinandergepreßt liegen, ihre Trennung oft schwierig (Textfig. H b).

Die Verschmelzung zweier Binnenkörper im Kerne der Copula ist inzwischen auch bei einem so fernstehenden Coccidium wie *Eimeria stiedae* von REICH (1913) beschrieben worden. Der Verfasser verlegt dieses Bild allerdings hinter das Stadium der Befruchtungsspindel. Doch scheint mir schon der Umstand, daß es im Gegensatz zu dem Spindelstadium sich färberisch darstellen läßt, dafür zu sprechen, daß es vor das genannte Stadium zu stellen ist; denn die Färbbarkeit des Cysteninhalts nimmt in dem Maße ab, wie sich die Cystenhülle verstärkt. Damit dürfte es sich bei der Binnenkörperverschmelzung offenbar um einen Vorgang von gleicher Bedeutung handeln, wie bei *Karyolysus*.

In dem Stadium mit zwei gleichen Binnenkörpern verharret *bicapsulatus* — wie auch *lacertae* — längere Zeit (d. h. vielleicht 12—24 Stunden), während vorher das Wachstum des männlichen Binnenkörpers offenbar sehr schnell erfolgt. Man findet Bilder mit zwei gleichen Binnenkörpern viel zahlreicher, als solche mit zwei verschiedenen Größe. Dagegen habe ich bei *biretortus* — trotzdem ich auch hier mit starken Infektionen gearbeitet habe — ein Stadium mit zwei gleichen Binnenkörpern überhaupt nicht gefunden, und auch solche mit verschieden großen nur äußerst selten (Fig. 20). In den gleichen Präparaten, welche Formen unmittelbar vor und während des Befruchtungsaktes enthalten, finden sich immer schon solche mit einem großen Binnenkörper (Fig. 21). Bei dieser Art, deren ganze Entwicklung in der Milbe sich überhaupt durch auffallende Geschwindigkeit auszeichnet — worauf ich noch zurückkomme —, geht auch die Organisation des männlichen Kernes außerordentlich schnell vor sich. Vielleicht verschmilzt auch der männ-

liche Binnenkörper mit dem weiblichen schon, ehe er noch dessen Größe völlig erreicht hat.

Auf dem Entwicklungsstadium, das mit dem Verschmelzen der beiden Binnenkörper erreicht ist, kann *Karyolysus* viele Tage verharren. Dies ist vor allem bei niederen Temperaturen der Fall, d. h. bei solchen, die sich nur wenig und nur für kurze Tageszeit über 20° C erheben. Die später folgenden Vorgänge der Chromosomenconjugation scheinen mehr als andere Entwicklungsvorgänge hohe Temperaturen (25—30°) zu benötigen. Während dieser Zeit kommt das starke Wachstum des Zellkörpers, das mit dem Befruchtungsakte eingesetzt hat, zu einem vorläufigen Abschluß; erst mit dem Beginn der Sporogonie beginnt eine neue Größenzunahme. Die Oocysten haben jetzt einen Durchmesser von 18—25  $\mu$  erreicht; die Größe ist bei allen Arten trotz der verschiedenen Ausgangsgröße der Gametocyten ziemlich gleich. Die Oocyten von *bicapsulatus* sind zwar im Durchschnitt kleiner als die des häufig mit ihm zusammen auftretenden *lacazei*, doch gehen die Variationsgrenzen in der Größe beider Arten ineinander über. Die Form ist kugelig oder ganz schwach oval, die häufigen Abweichungen von dieser Gestalt (vgl. Textfig. Lb) sind stets die Folge von Zwangslagerungen, die entweder durch die histologischen Verhältnisse der Milbe oder durch die gegenseitige Beeinflussung mehrerer in der gleichen Wirtszelle sich entwickelnder Parasiten verursacht sind.

Während bei *biretortus* auf dem Stadium mit einem Binnenkörper das gesamte Chromatin schon frühzeitig ziemlich gleichmäßig in dem ganzen Kern verteilt zu sein scheint (Fig. 21, 22), kann man bei *bicapsulatus* die beiden kappenförmigen Chromatingebilde noch längere Zeit nebeneinander liegen sehen. Dann gehen sehr merkwürdige Veränderungen mit ihnen vor. Während sie an einem Ende miteinander in Berührung treten, strecken sie sich in die Länge, umfassen kranzförmig den Binnenkörper und treten auch am anderen Ende miteinander in Verbindung. Da in diesem Kranze noch Knickungen, Verdickungen einzelner Teile und Spaltungen auftreten, so entsteht ein ziemlich zusammengesetztes Gebilde. Seine symmetrische Form, die das noch getrennte Vorhandensein des männlichen und des weiblichen Chromatins beweist, ist daher nur bei einer günstigen Lage der Oocyste erkennbar.

Ein Bild, das sehr häufig wiederkehrt und daher nicht als zufällig betrachtet werden kann, ist folgendes (Textfig. He): Zwei Schenkel gehen, sich verbreiternd, im Bogen auseinander und umfassen von zwei Seiten den Binnenkörper, zusammen etwa einen

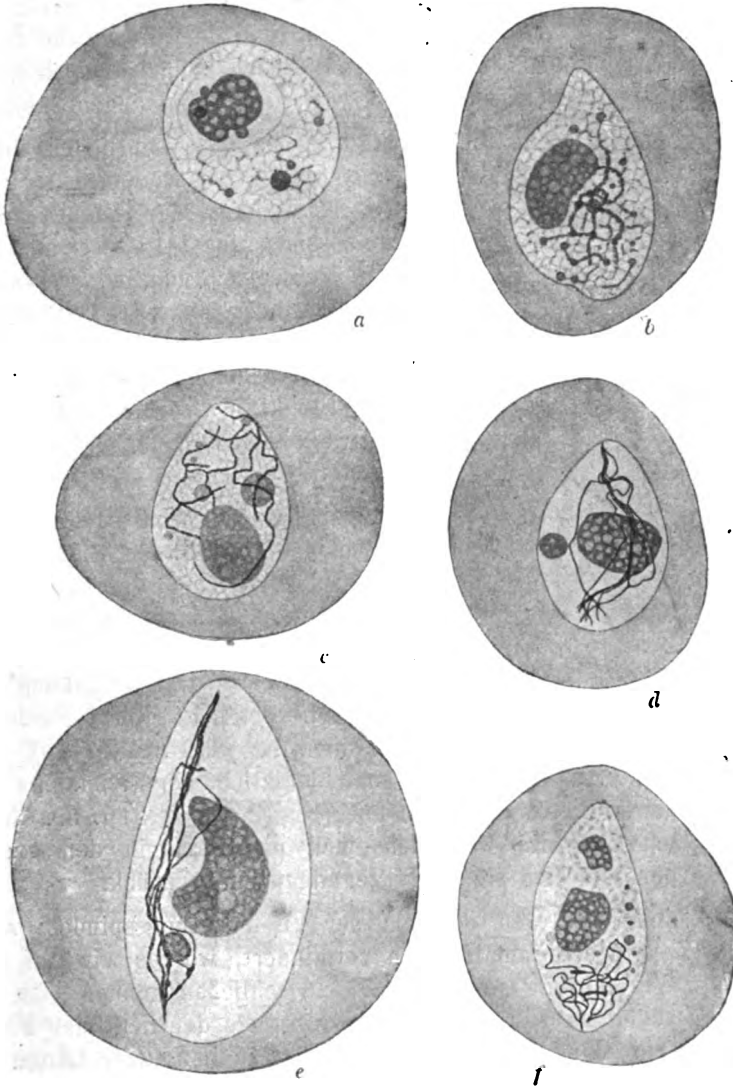
Halbkreis bildend. An den Enden dieser Schenkel entspringen zwei andere, die zunächst etwa senkrecht auf den vorigen stehen und sich dann unterhalb des Binnenkörpers zueinander hinbiegen bis zur Berührung. Neben diesen letzteren entspringen zwei weitere, an der Basis kaum von ihnen trennbar, die einen ähnlichen Weg beschreiben und sich in größerem Bogen vor ihnen gleichfalls vereinigen. Offenbar sind in diesen Gebilden die chromatischen Einheiten beider Kerne in aufgelockertem Zustande bereits getrennt vorhanden. Die eigentümlichen Figuren dienen wohl dazu, daß die einander entsprechenden Elemente männlicher und weiblicher Herkunft einigermaßen parallel zu liegen kommen, wodurch später nach Ausbildung der fadenförmigen Chromosomen die Vereinigung der zusammengehörigen Paare erleichtert wird.

Ehe die Oocyste zur Bildung der sog. Befruchtungsspindel schreitet, wird die chromatische Figur des Kernes unregelmäßig und löst sich auf. Die Chromatinkörner verteilen sich, immer feiner werdend, durch den ganzen Kernraum. Es entsteht so ein scheinbar fast ganz chromatinleerer Kern, in dem dafür aber der wabige Bau besonders deutlich hervortritt. Nur bei starker Färbung erkennt man in den Wabenwinkeln schwach gefärbte Körnchen verschiedener Größe (Tafelfig. 15); offenbar ist das Chromatin jetzt in feinsten Form durch die ganzen Wabenwände verteilt. Ob die Chromatinarmut des Kernes lediglich auf dieser feinen Verteilung beruht, oder ob auch eine Abnahme der Färbbarkeit hinzukommt, mag dahingestellt bleiben.

Nach der prozentualen Häufigkeit dieser Bilder zu schließen, verharrt der Kern in diesem Zustande einige Stunden lang. Dann beginnen zahlreiche winzige, aber unter sich verschieden große Nucleolen sich in dem Kernraume zu verteilen. Diese Nucleolen bilden sich, wie die zur Beobachtung kommenden Kernbilder zweifelsfrei lehren, durch Austritt aus dem großen Binnenkörper. Im Anfangsstadium, d. h. wenn noch keine oder erst eine geringe Zahl von Nucleolen in dem Kernraume verteilt sind, sieht man häufig ein, zwei oder drei Nucleolen knospenartig dem großen Binnenkörper aufsitzen (Textfig. Ia).<sup>1)</sup> Nachdem die Nucleolen ausgebildet sind, wird auch die chromatische Kernsubstanz wieder deutlicher. Man

<sup>1)</sup> Diese Figur bezieht sich auf eine *Karyolysus*-Art, die cytologisch mit *bicapsulatus* fast völlig übereinstimmt, die aber auf verschiedenen Stadien der Sporogonie größere und deutlichere Verhältnisse zeigt, weshalb wir sie hier mehrfach heranziehen müssen. Ich werde sie unter dem Namen *K. zuluetai* im II. Teil beschreiben.

sieht Chromatinkörnchen zunächst in kurzen Reihen angeordnet in den Wabenwänden auftreten. Die Enden dieser Reihen stehen oft mit den kleinen Nucleolen in deutlichem Zusammenhang (Textfig. I b) Der Kern nimmt während dieser Vorgänge eine spindelförmige Gestalt an, mit einem etwas spitzeren und einem etwas stumpferen



Textfig. I. Der Reduktionsteilung vorausgehende Stadien:  
*a* von *Karyolysus zuluetai*, *b*–*f* von *Karyolysus lacazei*. Vergr. 1800.



Pole und mit einer Aussackung an einer Seite, die dem beiseite geschobenen Binnenkörper zum Aufenthalte dient. Wo diese Aussackung nicht erkennbar ist, liegt das daran, daß sie von der Bildebene nach oben oder unten gerichtet ist. Die Chromatinreihen werden länger und homogener, fadenartig, während die Zahl der Nucleolen abnimmt und der wabige Kernbau an Deutlichkeit verliert (Textfig. 1c). Schließlich finden wir in dem Kerne die fadenförmigen Chromosomen, über deren Zahl sich zunächst noch nichts Sicheres aussagen läßt, mehr oder weniger parallel angeordnet.

Während in dem Nucleolenstadium keine wesentlichen Unterschiede zwischen den hier besprochenen Arten zu bemerken sind, kommt die deutliche, getrennte Entstehung der fadenförmigen Chromosomen nur bei *lacazei* und *biretortus* zur Beobachtung, bei *bicapsulatus* (und anderen Arten, s. II. Teil) erfolgt die Organisation des Chromatins mehr auf einem Klumpen (Textfig. K); die fädige Struktur wird hier erst erkennbar, wenn dieser Klumpen sich auseinanderzieht.



Textfig. K. Befruchtungsspindel  
von *Karyolysus bicapsulatus*.  
Vergr. 1800.

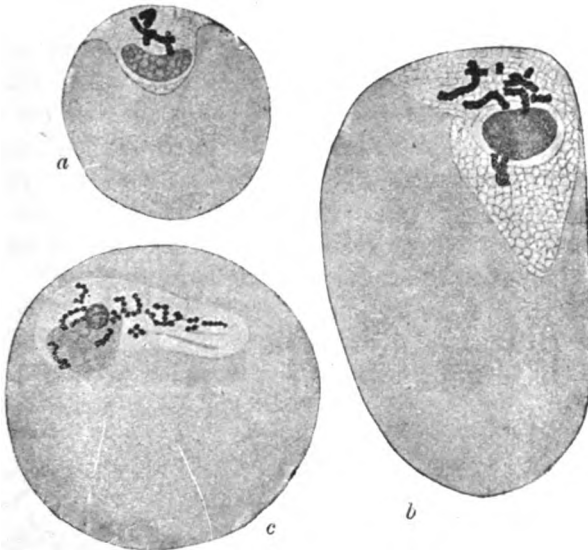
Auch in dem Verhalten der kleinen Nucleolen während der Bildung der Spindelfigur weichen die Arten voneinander ab. Bei *lacazei* treten die Nucleolen zusammen und verschmelzen miteinander, so daß schließlich nur noch ein ziemlich großer Nucleolus vorhanden ist (Textfig. Id u. e). Bei den anderen Arten beobachtet man lediglich eine Abnahme der Zahl bis zum völligen Verschwinden (Fig. 23 u. Textfig. K). Vielleicht treten hier die Nucleolen nach und nach in den großen Binnenkörper, aus dem sie hervorgegangen sind, zurück.

Auf einem späteren Stadium der „Befruchtungsspindel“ zeigt sich die Zahl der Chromatinfäden vermindert, woraus wir auf eine paarweise Vereinigung je zweier Fäden schließen können. In der Textfig. 1e können wir am stumpfen Kernpole deutlich vier Fäden unterscheiden, einer von diesen ist noch fast in ganzer Länge gespalten und läßt so die Doppelnatur der Fäden gut erkennen. Die Vierzahl der Chromosomen wird uns im Laufe der Darstellung noch öfter begegnen; eine zusammenfassende Besprechung der

Chromosomenfrage bei den Coccidien kann ich erst am Schlusse dieses Teiles geben.

So deutliche Bilder, wie das in Textfig. Ie wiedergegebene, sind selten; gewöhnlich legen sich die einzelnen Fäden ganz eng aneinander, so daß ein stabförmiges Gebilde entsteht. Am gedrunge-  
sten ist dies bei *biretortus* entwickelt (Fig. 23).

Die weitere Entwicklung geht in der Weise vor sich, daß sich die Fäden nach dem stumpfen Kernpole hinziehen, wobei sie ihre gestreckte Form in eine vielfach gewundene umwandeln. So entsteht an diesem Pole ein dichtes, unentwirrbares Fadenknäuel (Textfig. If). Die enge Vereinigung der Chromosomenpaare scheint sich hierbei zu lockern; wenigstens kann man oft parallellaufende Fäden eine Strecke weit verfolgen.



Textfig. L.

Reduktionsteilung: a von *Karyolysus bicapsulatus*, b u. c von *Karyolysus lacazei*.  
Vergr. 1800.

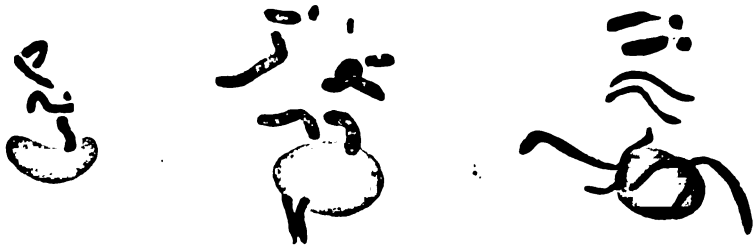
Die Fäden werden nunmehr dicker und kürzer, bis sie sich schließlich zu kurzen, plumpen, typischen Chromosomen umgewandelt haben (Textfig. La), die ich, wie gleich zu erörtern, als Doppelchromosomen anspreche. Diese Doppelchromosomen bleiben nicht lange unverändert erhalten, sehr bald beginnen die beiden Komponenten auseinander zu treten (Textfig. Lb). Dieser Umstand, sowie

der, daß alle Doppelchromosomen von verschiedener Größe sind, ferner ihre häufige Berührung und Überkreuzung bereiten der Feststellung ihrer Zahl große Schwierigkeiten. Dazu kommt noch, daß sie nicht scharf umgrenzt, sondern sichtlich aus dicht gelagerten Chromatinbröckchen zusammengesetzt sind.

Diese Chromosomen, die ich auch bei *K. lacertae* festgestellt hatte (vgl. dort Textfig. 3 u. 4), sind bereits mehrfach beschrieben worden, zuerst von SCHUBERG und KUNZE (1906) bei *Orcheobius herpobdellae*, später von MOROFF (1911) bei *Klossia vitrina*, von SCHELLACK und mir (1915) bei *Adelea ovata* und von DOBELL und JAMESON (1915) bei *Aggregata eberthi*, deren Zugehörigkeit zu den Coccidien jetzt durch DOBELL (1914) und PIXELL-GOODRICH (1914) endgültig erwiesen ist. Nur bei der letztgenannten Form konnte bisher die Zahl der Chromosomen sicher ermittelt werden: sie beträgt in diesem Falle 6.

Bei *Karyolysus* habe ich durch Vergleich zahlreicher Chromosomenbilder, besonders solcher, bei denen offenbar ein Auseinandertritt der einzelnen Chromosomen noch nicht erfolgt ist oder bei denen die gleichwertigen Chromosomen durch ihre Lage noch erkennbar sind (Fig. 36), mit Sicherheit vier verhältnismäßig große Doppelchromosomen bzw. Chromosomenpaare feststellen können. Daneben habe ich meist noch ein ziemlich kleines Gebilde beobachtet, das vermutlich noch als ein fünftes Chromosom zu betrachten ist.

Die in Textfig. La u. b, sowie Tafelfig. 36 abgebildeten Chromosomenverhältnisse habe ich in Textfig. Ma—c verdeutlicht, indem



Textfig. M. Schematische Wiedergabe der Chromosomen aus den Figuren La (*K. bicapsulatus*), Lb (*K. lacazei*) und Fig. 36 auf Taf. 8 (*K. biretortus*). Vergr. 2500.

ich die einzelnen Elemente, soweit sie sich im Bilde decken, nebeneinander gezeichnet habe. Stellen diese letzteren Figuren somit lediglich subjektive Deutungen dar, so muß doch betont werden, daß die mikroskopischen Bilder wesentlich bessere Aufschlüsse geben, als dies aus den Textfig. La u. b hervorgeht, da die einander

kreuzenden Chromosomen sich in ihrem Verlauf mit Hilfe der Mikrometerschraube vielfach ziemlich sicher verfolgen lassen.

Es soll nicht behauptet werden, daß die Gesamtzahl der Chromosomen bei *Karyolysus* sicher fünf beträgt. Es ist nicht ausgeschlossen, daß hier ganz die gleichen Chromosomenverhältnisse vorliegen, die DOBELL bei *Aggregata* festgestellt hat, wo die Chromosomen sehr viel größer sind als bei *Karyolysus*. Das sechste Chromosom bei *Aggregata* ist im Verhältnis zu dem größten so winzig, daß es bei *Karyolysus* — ein gleiches Größenverhältnis vorausgesetzt — kaum noch der Beobachtung zugänglich sein dürfte. Auch das fünfte Chromosom bei *Aggregata* ist bereits so klein, daß es sehr gut dem kleinen von mir beobachteten und als Chromosom angesprochenen Gebilde entsprechen kann.

Diese Zweifel sind für die theoretischen Gesichtspunkte, auf die es hier hauptsächlich ankommt, von geringer Bedeutung; das Wichtigste ist, daß die Vierzahl deutlicher chromatischer Einheiten, die wir auf diesem Stadium festgestellt haben, uns, wie wir sehen werden, im Laufe der Entwicklung immer wieder begegnet. Auch in den jungen Gametocyten ist dies der Fall. Daraus ergibt sich, daß die erste Teilung der Sporogonie eine Reduktionsteilung ist, denn sonst müßten wir hier acht Chromosomen antreffen. Die Doppelnatur der in diese Teilung eintretenden Chromosomen ist bei *Karyolysus* zwar morphologisch nicht erkennbar, doch können wir hier zum Vergleich die Verhältnisse von *Aggregata* heranziehen. Dort hat DOBELL das Vorhandensein der doppelten Chromosomenzahl und den Zusammentritt je zweier gleichwertiger Chromosomen vor der Teilung festgestellt.

##### 5. Der erste Abschnitt der Sporogonie: Die Sporokinetenbildung.

Die frühesten Veränderungen im Protoplasma der Oocyste, die auf die Sporogonie Bezug haben, machen sich schon vor der Chromosomen-Conjugation — während des Auftretens der kleinen Nucleolen oder schon auf dem Stadium mit „homogenem“ Kern — bemerkbar. Sie bestehen in dem Auftreten eines homogenen Reservestoffes, der zunächst in Form einiger großer Tropfen erscheint (Fig. 15) und später in großen Mengen das ganze Protoplasma durchsetzt, so daß es an Stelle der wabigen jetzt eine grobvakuolige Struktur aufweist.

Ein derartiger Reservestoff ist in den Sporonten der Coccidien ganz allgemein verbreitet; er zeichnet sich durch seine Neigung zu sauren Farbstoffen aus, verhält sich färberisch aber nicht in allen

Fällen gleich. Seine Bedeutung tritt erst am Ende der Sporogonie in die Erscheinung, da stets eine gewisse Menge davon in die Sporozysten eintritt. Dieser dotterartige Stoff ist es wohl hauptsächlich, der die Sporozysten für längere Zeit von der Nahrungszufuhr unabhängig macht.

Neben diesem Reservestoff fällt besonders das Volutin in die Augen. In geringer Menge ist es ja schon in den Macrogameten vor der Befruchtung vorhanden. Während des ganzen Wachstums vor und nach der Befruchtung kann man eine Zunahme dieses Stoffes beobachten; kurz vor Beginn der Sporogonie wird die Volutinvermehrung besonders lebhaft. Die Hauptmasse des Volutins bildet jetzt meist im ganzen Zellkörper verteilte Häufchen (Fig. 15 u. 36; vgl. auch Textfig. 3 u. 4 in meiner Arbeit über *K. lacertae*). Diese Anhäufungen scheinen dafür zu sprechen, daß im Protoplasma bestimmte Zentren für die Organisation des Volutins bestehen.

Da das Volutin mit basischen Farbstoffen sich viel leichter und stärker färbt, als die chromatische Substanz, so können die beschriebenen Volutinhäufchen sehr leicht mit Kernen verwechselt werden; besonders wenn die angewandte Technik keine färberische Unterscheidung von Volutin und Chromatin ermöglicht. In der Coccidienliteratur lassen sich zahlreiche Beispiele der Verwechslung beider Substanzen finden; ich beschränke mich auf den Hinweis, daß zahlreiche Angaben über multiple Kernteilung, sowie Befunde über einen verschiedenartigen Verlauf der Kernteilung in dem gleichen Stadium (z. B. bald mitotisch, bald amitotisch) auf diese Weise ihre Erklärung finden.

Auf vorgerückten Stadien der Sporogonie nimmt bei *Karyolysus* die Volutinmenge wieder ab, in dem Maße wie dieser Reservestoff bei der Chromatinvermehrung verbraucht wird; die einzelnen Körner finden sich dann auch wieder mehr gleichmäßig im ganzen Protoplasma verteilt (Fig. 32—35, 38—40).

Wenn wir uns nun der ersten Kernteilung der Sporogonie zuwenden, so haben wir die Bildung der Doppelchromosomen und die Trennung der einzelnen Paarlinge bereits im vorigen Abschnitt vorausgenommen. Wenn die Doppelchromosomen die kurze gedrungene Gestalt angenommen haben, zieht sich der Kern längs der Zelloberfläche in zwei Spitzen aus. Die so entstehende neue Spindelfigur liegt der Oberfläche stets dicht an und steht zu der „Befruchtungsspindel“ senkrecht. Sie bildet sich gewöhnlich schon, ehe noch die frühere Spindelfigur ganz zurückgebildet ist (Textfigur Lc).

Bei *Adelea ovata* haben SCHELLACK und ich darauf hingewiesen, daß die erste Kernteilung an demjenigen Zellpole erfolgt, der dem Befruchtungspole entgegengesetzt ist. Bei *Karyolysus* sprechen zahlreiche Bilder für ein gleiches Verhalten. In Fig. 36 ist z. B. der Befruchtungspol noch durch den ansitzenden, beim Befruchtungsakt zu spät ans Ziel gelangten Microgameten kenntlich.

Der Kernraum bleibt bei der ersten Teilung, wie auch auf den späteren (mehrkernigen) Stadien, gegen das Protoplasma deutlich abgegrenzt; die Kernmembran bleibt also offenbar erhalten. Das Innere des Kernraums läßt gewöhnlich einen zarten wabigen Bau erkennen. Gelegentlich beobachtet man, daß die Waben mehr oder weniger deutlich in Reihen liegen, die nach den Spindelpolen hin gerichtet sind (Fig. 36 u. Textfig. Lb). Auch einzelne Faserzüge kommen hier und da zur Beobachtung (Textfig. Lc), niemals aber habe ich einen typischen Spindelfaserapparat gesehen, wie er bei dieser Teilung von einigen Coccidien (*Orcheobius*, *Klossia vitrina*, *Aggregata eberthi*) beschrieben worden ist.

Wenn die Chromosomen nach den Spindelpolen auseinander-rücken, dann lockern sie sich sehr bald auf und zerfallen in eine stets wachsende Zahl immer kleiner werdender Körnchen (Textfig. Lc — *lacazei*). Gegen Ende der Teilung findet man nur noch zahllose kleine, mehr oder weniger deutlich in Reihen liegende Chromatinkörnchen (Fig. 37 — *biretortus*). Der Verlauf der Teilung entspricht in dieser Hinsicht also völlig dem, wie er bei verwandten Formen (*Orcheobius*, KUNZE 1907; *Adelea ovata*, SCHELLACK u. REICHENOW 1915) beschrieben worden ist.

Außer dem Chromatin findet sich in dem Kerne des *Karyolysus*-Sporonten, der sich zur ersten Teilung anschickt, noch der große Binnenkörper. Die kleinen Nucleolen, die früher im Kerne vorhanden waren, sind vor Beginn der Teilung verschwunden; auch bei *lacazei* ist der große Nucleolus, der bei dieser Art aus dem Zusammentritt der kleinen entsteht, im Chromosomenstadium meist nicht mehr nachzuweisen; nur ausnahmsweise kann man ihn sogar noch während der Teilung finden, wie in Textfig. Lc. In dieser Figur liegt er dem großen Binnenkörper dicht an, was vielleicht dafür spricht, daß er im Begriff ist, mit diesem wieder zu verschmelzen.

Der große Binnenkörper des Kernes wird bei der Teilung gleichfalls geteilt. Seine Durchschnürung erfolgt ziemlich spät, wenn die chromatische Substanz sich schon nach den Polen zu gesondert hat. Auffallend ist, daß die beiden Teilstücke selten etwa gleich groß,

oft aber sehr stark an Größe verschieden sind (Fig. 37). Diese Ungleichheit der Teilstücke macht sich auch während der späteren Teilungen bemerkbar. Eine weitere Eigentümlichkeit ist, daß die Teilstücke des Binnenkörpers in der Zwischenzeit zwischen den Teilungen nicht heranwachsen. So kommt es, daß mit der Zunahme der Kernzahl im Sporonten die in den Kernen enthaltenen Binnenkörper immer winziger werden. Aus diesen Verhältnissen geht klar hervor, daß dem Binnenkörper während der Kernvermehrung keinerlei aktive Rolle zufällt, daß er vielmehr rein passiv unter die entstehenden Kerne aufgeteilt wird.

Im Zusammenhang hiermit ist es sehr bemerkenswert, daß während der Sporogonie in den Kernen ein zweites ziemlich kleines, meist sehr blaß gefärbtes nucleolenartiges Gebilde auftritt. Am deutlichsten ausgeprägt habe ich es bei *K. zuluetai* (vgl. Anmerkung auf S. 220) gefunden (Fig. 33 n). Das früheste Stadium, auf dem ich dies Gebilde feststellen konnte, ist gegen Ende der ersten Teilung während der Organisierung der Tochterkerne (Fig. 37 n — *biretortus*). Daß es sich hierbei offenbar nicht um erhalten gebliebene Nucleolen aus früheren Stadien handelt, geht bereits aus den weiter oben hierüber gemachten Bemerkungen hervor. Allerdings kann man bei *bicap-sulatus* und *biretortus* manchmal im Zweifel sein, ob in den Teilungsstadien ein kleines rundliches Gebilde als fünftes Chromosom oder etwa als Nucleolus anzusprechen ist (vgl. Textfig. La, b); die Gründe, weshalb ich die Nucleolen in den Tochterkernen für Neubildungen halte, stützen sich hauptsächlich auf die Verhältnisse bei *lacazei*. Bei dieser Art ist der eine Nucleolus, der auf dem Stadium der „Befruchtungsspindel“ noch erhalten ist, so groß und deutlich, daß sein dauernder Fortbestand während der ersten Teilung der Beobachtung nicht entgehen könnte.

Ich nehme daher an, daß nach der Reduktionsteilung die nunmehr wieder einfachen Kerne einen Nucleolus neu ausbilden. Diesem fällt die Rolle zu, während der Kernvermehrungen die chromatische Substanz zu organisieren. Er wird bei jedem Teilungsakt gleichmäßig auf die Tochterkerne verteilt und wächst bis zur nächsten Teilung wieder zu seiner Ausgangsgröße heran. Seine Durchmesser geht der des großen Binnenkörpers gewöhnlich voraus (vgl. Fig. 32 n). Daß diesem Nucleolus etwa eine Rolle als Teilungszentrum zufiele, dafür haben sich keine Anhaltspunkte ergeben (vgl. in meiner Arbeit über *K. lacertae* den Abschnitt: Der Binnenkörper der Coccidien). Warum nebenher der ursprüngliche Binnenkörper als eine Art Fremdkörper durch die Kerngenerationen mit-

geführt wird, das wird uns bei der Betrachtung späterer Stadien verständlich werden.

Über den Verlauf der zweiten und der folgenden Kernteilungen ist im übrigen nicht viel Besonderes mitzuteilen. Es ist eine allgemeine Regel bei den Coccidien, daß die Kernteilungen dicht an der Oberfläche des Zellkörpers erfolgen und daß die Kerne parallel zur Oberfläche mehr oder weniger abgeplattet, gewissermaßen gegen die Oberfläche gepreßt sind. Von dieser Regel finden wir auch bei den *Karyolysus*-Arten keine Ausnahmen. Während der Teilungen sehen wir die Chromatinkörnchen — wie oft von anderen Coccidienarten beschrieben — zu Fäden aneinandergereiht (Fig. 32 — *lacazei*), ohne daß die Chromosomen als deutlich abgegrenzte, zählbare Einheiten in die Erscheinung treten. Auch in den ruhenden Kernen ist vielfach, am deutlichsten bei *biretortus*, eine fädige Anordnung des Chromatins wahrnehmbar (Fig. 38).

Bei *K. biretortus* ist die Zahl der Kernteilungen gering und die Kerne behalten bis zuletzt ihren bläschenförmigen Bau. Die Zahl der Keime (Sporokineten) beträgt meist vier oder acht, seltener sechs, manchmal kommt auch die Bildung von nur zweien zur Beobachtung (Fig. 41), so daß in diesem Falle der ganze erste Abschnitt der Sporogonie lediglich durch die Reduktionsteilung dargestellt wird. Solche Fälle lehren uns übrigens, daß hier für die Chromosomenreduktion eine einzige Kernteilung genügt, was ja auch theoretisch verständlich, bisher aber wohl nur bei Myxomyceten nachgewiesen worden ist (vgl. JAHN 1911).

Ist die endgültige Kernzahl im Sporonten erreicht, dann verkürzen sich im Kern die Chromatinfäden, in denen wir zweifellos die Chromosomen zu erblicken haben, während der Kern selbst nunmehr seine platte in eine mehr kugelige Gestalt verwandelt. Dadurch daß die verkürzten, gedrunghenen Chromatineinheiten sich im Kerne radiär anordnen, kommen die für die Coccidien so charakteristischen sternförmigen Chromatinfiguren zustande (Fig. 38). Die Zahl der Radien läßt keine Schlüsse auf die Chromosomenzahl zu; wenn auch die Chromosomen sich nicht durchweg deutlich trennen und daher nicht mit Sicherheit zählen lassen, so beobachtet man doch, daß sie keineswegs alle gerade bis zum Mittelpunkte verlaufen, sondern sich verschiedentlich überkreuzen. Die Lagerung der Chromosomen ist wohl so zu deuten, daß jedes einzelne einen bestimmten Kernsektor in Besitz nimmt; denn während jetzt durch Vorwölbung der Zelloberfläche die Sprossung der Keime beginnt, lockern sich die Chromosomen auf und ihre Chromatinkörnchen ver-



teilen sich, so daß sie schließlich gleichmäßig den ganzen Kern durchsetzen (Fig. 39).

Die breiten, knospenartigen Vorwölbungen der entstehenden Keime liegen zunächst über die Zelloberfläche ziemlich gleichmäßig verteilt (Fig. 39). In dem Maße aber, wie sie heranwachsen, verschieben sie sich alle nach einem Zellpole hin, so daß die sich herausbildenden wurmförmigen Keime zunächst alle parallel gelagert sind (Fig. 40). In die Keime treten als Reservestoffe Volutinkörner und zahlreiche Vakuolen des homogenen Reservestoffes ein. Letztere fließen sehr bald zu größeren Räumen zusammen (Fig. 41).

Daß die Keime, die in dieser Vermehrungsperiode entstehen, wurmförmige, bewegliche Parasiten darstellen, habe ich bereits in der Übersicht über den Zeugungskreis von *Karyolysus* kurz angedeutet (S. 196). Da aus diesen Parasiten später erst die Sporocysten hervorgehen, die dann in Sporozoiten zerfallen, so entsprechen sie genau den Sporoblasten anderer Coccidienarten. Es ist ein ganz neuartiger und überraschender Befund, daß dieses Stadium bei *Karyolysus* durch eine bewegliche Form dargestellt wird. Da diese Form an einen anderen Ort wandert, um dort die Sporogonie zu vollenden, so wähle ich für sie, in Analogie zu SCHAUDINN'S Bezeichnung „Ookinete“ für die bewegliche Copula, den Namen „Sporokinet“.

Die Bildung der Sporokineten zeigt bei *K. bicapsulatus* einige erhebliche Abweichungen gegenüber *biretortus*; wir müssen daher auf diese Verhältnisse hier noch eingehen. Bei *bicapsulatus* wird eine erheblich größere Zahl von Kernen gebildet; ich habe bis zu 64 gezählt, was einer sechsmaligen Kernteilung entspricht. Im Zusammenhang damit wächst der Sporont während der Kernteilungen noch erheblich heran (Fig. 34), während bei *biretortus* die Größenzunahme unbedeutend ist oder — bei Bildung von nur zwei oder vier Sporokineten — ganz unterbleibt. Es wurde bereits gesagt, daß auch bei *bicapsulatus* in frühen Stadien die Kerne bläschenförmig sind. Wenn zahlreiche Kerne vorhanden sind, ist aber eine Abgrenzung der Kerne gegen das Protoplasma nicht mehr wahrnehmbar; die chromatische Substanz scheint frei im Plasma zu liegen. Der kleine Nucleolus ist in diesen Kernen nicht mehr mit Sicherheit nachzuweisen, dagegen sind die Teilstücke des alten Binnenkörpers wegen ihrer guten Färbbarkeit stets deutlich erkennbar (Fig. 34 b).

Bei der Bildung der Sporokinetenknospen beobachtet man eine ähnliche Wanderung nach einem Pole hin, wie bei *biretortus* (Fig. 110,

35; 111). Im Zusammenhang mit der viel größeren Zahl der Keime sind — trotz des stärkeren Wachstums der Mutterzelle — die jungen Sporokineten wesentlich kleiner als bei *biretortus*. Sie bleiben daher noch einige Zeit in der Hülle vereinigt und wachsen auf Kosten des Restkörpers etwas heran (Fig. 112, 113). Da sie von Anfang ihrer Entstehung an beweglich sind, so findet man sie in der Cyste wirr durcheinander liegend. Die Fig. 115, die annähernd reife Sporokineten noch vereinigt zeigt, gibt ein Bild wieder, wie man es im wesentlichen bei allen *Karyolysus*-Arten findet. In allen Fällen ist die Cyste bei freier Lagerung kugelig; infolge der Zartheit ihrer Membran nimmt sie aber durch Zwangslagerung meist unregelmäßige Formen an.

In Milben, die längere Zeit nach beendeter Verdauung hungern, kann man bei *bicapsulatus* eine sehr bemerkenswerte Abweichung in der Sporokinetenbildung beobachten. Während bei dieser Art auch schon unter gewöhnlichen Verhältnissen die Kerne der knospenden Sporokineten durch das Vorhandensein einer sehr geringen Zahl von Chromatinkörnchen ausgezeichnet sind, verklumpt in dem erwähnten Falle häufig das Chromatin jedes Chromosoms vollständig. Wir können jetzt mit großer Deutlichkeit wieder das Vorhandensein von vier Chromatineinheiten feststellen. Die Fig. 35, 110 u. 111 zeigen diese Verhältnisse. In Fig. 110 sehen wir, daß die Verklumpung nicht in allen Kernen vollständig zu sein braucht. Auch die jüngsten Sporokineten, kurz nach ihrer Abschnürung vom Restkörper, besitzen noch diesen Kernbau (Fig. 47, 112 u. 113).

Daß es sich hierbei nicht etwa um pathologische Verhältnisse handelt, geht daraus hervor, daß wir später in den Sporozysten normalerweise der gleichen Zusammensetzung des Kernes aus vier klumpigen Chromosomen begegnen (vgl. Fig. 65). Wir haben lediglich eine Anähnlichung der Sporokinetenbildung an den späteren Vorgang der Sporozystenbildung vor uns, die mit einer Verzögerung der Entwicklung zusammenhängt. Wie dies bei den Sporozysten normalerweise durch den Entwicklungsgang bedingt ist, bleiben in diesen Fällen auch die Sporokineten lange in ihrer Hülle vereinigt und warten die für ihre weitere Entwicklung günstigen Bedingungen ab. Sie wachsen offenbar ohne beweglich zu werden zu ihrer endgültigen Größe heran, denn man findet in den hungernden Milben die reifen Sporokineten — im Gegensatz zu den oben dargestellten Verhältnissen — in regelmäßigen Bündeln vereinigt liegen (Fig. 114), was eine weitere Übereinstimmung mit den Sporozysten ist. Durch diese parallele Anordnung der

langgestreckten Keime erhält dann die Cyste naturgemäß eine lang-ovale Gestalt.

Während des Heranwachsens der Sporokineten lockern sich die Chromosomen auf und zerfallen in eine größere Anzahl Chromatinkörper; den Beginn dieses Vorganges kann man schon in einigen Sporokineten der in Fig. 113 abgebildeten Cyste erkennen. Es ist leicht, in den Präparaten alle Übergänge dieser Kernumwandlung aufzufinden. In den Fig. 48—50 sind einige solche Bilder dargestellt; Fig. 48 läßt die Vierzahl der Chromatineinheiten noch deutlich erkennen.

Die in den hungernden Milben ausgebildeten Sporokineten sind viel schlanker und dementsprechend auch bedeutend länger als die unter gewöhnlichen Verhältnissen entstehenden. Wir werden uns auch mit ihnen im folgenden Abschnitt noch zu beschäftigen haben.

## 6. Die Sporokineten und die Ei-Infektion der Milbe.

Ehe wir in der Beschreibung der Entwicklungsvorgänge fortfahren, müssen wir die bisherigen Ergebnisse bei der Sporogonie mit der Darstellung vergleichen, die ich in meiner Arbeit über *K. lacertae* von diesen Verhältnissen gegeben habe. Obgleich ich schon damals alle wesentlichen Stadien des ersten Abschnittes der Sporogonie zutreffend beobachtet habe (vgl. in der betr. Arbeit Textfig. 1—5 u. Tafelfig. 33), bin ich doch hinsichtlich der Deutung der Sporokineten zu einer völlig irrthümlichen Auffassung gelangt, indem ich sie als Ookineten angesprochen habe.

Ist an diesem Irrtum auch teilweise der durch die Verhältnisse bedingte eilige Abschluß der betreffenden Untersuchungen schuld, so ist es doch sehr lehrreich, wie leicht ein voreiliger Analogieschluß auf Irrwege führen kann, selbst wenn man mit den besten Absichten, vorgefaßte Meinungen beiseite zu lassen, an die Arbeit herantritt. Als ich die großen wurmförmigen Gebilde bei *K. lacertae* entdeckte, lag nichts näher, als sie für Ookineten anzusprechen, besonders da ein gleiches Stadium bei anderen „Hämosporidien“ ja allgemein verbreitet ist (*Plasmodium*, *Halteridium*, *Leucocytozoon*). Dazu kam noch, daß bei dem *Hepatozoon perniciosum* der Ratte, einer Art, die so zahlreiche Berührungspunkte mit *Karyolysus* bietet, von MILLER (1908) gleichfalls das Vorkommen von Ookineten angegeben worden war.

In den Präparaten fanden sich zwischen der kugeligen Copula und den jungen „Ookineten“ scheinbar die schönsten Übergänge.

Diese Bilder, die in den Fig. 18—21 der Arbeit dargestellt sind, geben aber in Wirklichkeit ledige, mehr oder weniger herangewachsene Macrogameten wieder. Derartige Macrogameten, die keinen Partner gefunden haben, habe ich jetzt auch bei anderen *Karyolysus*-Arten häufig und zahlreich feststellen können. Sie dringen häufig in Epithelzellen ein (vgl. Fig. 6) und nehmen dort eine kurze ovale Form an. Bei *K. lacertae* wird die Verwechslung mit bereits befruchteten Macrogameten dadurch erleichtert, daß der Kern, der bei dieser Art zunächst keine scharfe Abgrenzung besitzt und der erst während der Vorbereitung zur Befruchtung bläschenförmig wird, das gleiche Aussehen auch bei den herangewachsenen ledigen Macrogameten gewinnt.

Daß ich die beobachteten Sporogoniestadien auf eine abnorme Entwicklung zurückführen konnte, hängt damit zusammen, daß sie nicht regelmäßig festzustellen waren. Bei *K. lacertae* setzt die Sporokinetenbildung gerade in dem Augenblick ein, wenn die Milbe sich neu mit Blut gefüllt hat; gerade dann ist infolge der großen Mengen unverdauten Blutes die Untersuchung besonders erschwert. Außerdem verläuft der Vorgang — wie auch bei manchen anderen *Karyolysus*-Arten — sehr rasch; so konnte er wiederholt unbeobachtet bleiben.

Nur wenn die infizierten Milben nach beendeter Verdauung längere Zeit hungern, beginnt die Sporogonie schon vor erneuter Nahrungsaufnahme und nimmt dann einen langsameren Verlauf (vgl. die Angaben über *K. bicapsulatus* im vorigen Abschnitt). Der Umstand, daß ich die Stadien gerade in hungernden Milben — also unter abnormen Verhältnissen — fand, bestärkte natürlich die Vermutung, daß es sich hierbei um eine von der normalen Entwicklung abweichende Sporozitenbildung in der Muttermilbe, statt im Ei, handelte.

Auch noch, als ich bei meinen neu aufgenommenen Untersuchungen diese Sporogoniestadien mit großer Regelmäßigkeit in den Muttermilben feststellte, blieb ich mir über deren Bedeutung lange im Unklaren. Ich glaubte immer noch, daß es sich um eine Sporozitenbildung handeln müsse und kam zu der Ansicht, daß diese bei manchen Arten in den Eiern, bei anderen in der Muttermilbe erfolge. Erst die Untersuchung der Entwicklung von *K. bivertus* brachte Klarheit. Diese Art erwies sich als bei weitem die günstigste zur Feststellung des Entwicklungsganges in der Milbe, da erstens alle *Lacerta viridis* nur mit einer und derselben Art infiziert waren und zweitens der Entwicklungsverlauf bei dieser Art

so schnell ist, daß er völlig zum Abschluß kommt, lange bevor die Milbe ihre Verdauung beendet hat. Nachdem bei dieser Art einmal das Rätsel gelöst war, bot es keine Schwierigkeit mehr, festzustellen, daß bei allen anderen *Karyolysus*-Arten der Vorgang der gleiche war.

Wenden wir uns nun wieder den Sporokineten zu und beginnen wir mit denen von *biretortus*. Während der Ausbildung dieser Sporokineten erfolgen im Kerne sehr eigenartige Umwandlungen. Schon ehe die Keime vom Restkörper völlig abgeschnürt sind, beobachtet man meist, daß die Chromatinkörner sich von der Kernoberfläche nach dem Mittelpunkt hin zurückziehen (Fig. 41). In den jungen Sporokineten findet man deutlich mindestens eine Wabenschicht zwischen Kernoberfläche und Chromatin ausgebildet (Fig. 52). Auf einem späteren Stadium hat sich das Chromatin weiter zusammengeballt und ist jetzt durch mehrere Wabenschichten von der Oberfläche getrennt. Besonders bemerkenswert ist, daß nunmehr in diesem oberflächlichen Wabenwerk gleichfalls kleine Chromatinkörnchen auftreten (Fig. 53). So entsteht das sehr charakteristische Bild der reifen Sporokineten dieser Art, deren Kern stets im Mittelpunkt einen deutlich abgegrenzten Klumpen von Chromatinkörnern aufweist (Fig. 54).

Der kleine blasse Nucleolus, der während der Sprossung der Keime meist in der Nähe des Binnenkörpers nachzuweisen ist (Fig. 40 u. 41), macht die Verlagerung des Chromatins nach Innen mit und bestätigt damit klar seine Zugehörigkeit zu diesem (Fig. 52 u. 53 n). Er läßt sich in der stark zusammengeklumpten Chromatinmasse nicht immer feststellen, sondern nur, wenn er im Bilde zufällig eine günstige Lage an einem Seitenrande hat. Der stets lebhaft gefärbte Binnenkörper dagegen bleibt an der Oberfläche des Kernes liegen und läßt dadurch seine Beziehungen zu der äußeren Kernschicht erkennen. Es ergibt sich so ein sehr eigenartiges Bild, das den Eindruck zweier ineinander geschachtelter Kerne erweckt.

Diese Verhältnisse lassen meiner Meinung nach nur eine Erklärung zu, die, wenn sie zutrifft, ein besonders augenfälliges Beispiel für die von SCHAUDINN und anderen vertretene Hypothese des Kerndualismus darstellt (vgl. SCHAUDINN 1905). Nach dieser Hypothese sind bekanntlich im Kern zwei verschiedene Chromatinarten vereinigt: vegetatives und generatives Chromatin. In den Sporokineten von *K. biretortus* erhält sich offenbar das die Chromosomen zusammensetzende Chromatin, also das „generative“, unverändert, während in der oberflächlichen Kernschicht „vegetatives“ Chromatin

neu organisiert wird, dem die Funktionen des Kernes während des beweglichen Stadiums zufallen. Die Organisation dieses vegetativen Chromatins geht vielleicht von dem Binnenkörper aus. Auf diese Weise erhalten wir das außergewöhnliche Kernbild, in dem generatives und vegetatives Chromatin deutlich morphologisch gesondert sind.

Eine Erklärung dieser Besonderheit scheint mir in der sehr schnellen Entwicklung von *K. biretortus* in der Milbe zu liegen. Es wird hier im Kern des Sporokineten gewissermaßen ein „Provisorium“ eingerichtet, durch das eine zweimalige völlige Änderung der Organisation des Kernes im Zusammenhang mit der Einschaltung eines beweglichen Stadiums umgangen wird. Hierdurch wird offenbar eine schnellere Ausbildung der Sporokineten, sowie auch eine schnellere Wiederaufnahme der Kernteilungen, sobald der Sporokinet zur Ruhe gekommen ist, erreicht. Die Dauer des Sporokinetenstadiums ist auch bei *biretortus*, wie wir gleich sehen werden, besonders kurz.

Dérartige Kernbilder, wie bei *biretortus*, habe ich in den Sporokineten anderer *Karyolysus*-Arten nicht gesehen. Bei der Reifung der Sporokineten von *bicapsulatus* beobachtet man außer einer Auflockerung des Kernes keine wesentlichen Veränderungen in diesem (Fig. 42—45). Der Kern bleibt bei dieser Art überhaupt verhältnismäßig kleiner. Die spärlichen Chromatinkörner, bei denen ein bestimmtes Zahlenverhältnis nicht nachzuweisen ist, liegen ziemlich gleichmäßig verteilt. Manchmal beobachtet man zwar einen gewissen Abstand von der Kernoberfläche (Fig. 44), doch lassen sich daraus keine weiteren Schlüsse ziehen.

Der kleine Nucleolus (Fig. 44 u. 45 n) ist zwischen den Chromatinkörnern meist schwierig und oftmals gar nicht herauszufinden. Dagegen zeichnet er sich bei *K. zuluetai* (vgl. S. 220 Anmerkung), von dem ich einen Sporokineten in Fig. 46 abgebildet habe, stets durch große Deutlichkeit aus.

Der Binnenkörper des Kernes ist bei allen Arten, besonders in jungen Sporokineten, von sehr verschiedener Größe, was mit seiner früher dargestellten ungleichhäftigen Verteilung bei den Kernteilungen zusammenhängt. In den jungen Sporokineten von *bicapsulatus* ist er durchschnittlich kleiner als in denen von *biretortus*; das wird aus der größeren Anzahl der bei ersterer Art aus einem Sporonten entstehenden Individuen verständlich. Später gleichen sich die Größenunterschiede aus, da die Binnenkörper während des Sporokinetenstadiums heranwachsen. Dieses Heranwachsen entgegen

ihrem früheren passiven Verhalten ist ein weiterer Beweis, daß sie nunmehr in Funktion getreten sind.

Das Wachstum der Sporokineten bis zu ihrer endgültigen Größe geschieht größtenteils, während sie noch in der Cystenhülle vereinigt sind. Die Größenzunahme beruht hauptsächlich auf einer starken Vermehrung des homogenen Reservestoffes, der im Protoplasma zu immer größeren Vakuolen zusammenfließt. Wenn die freiwerdenden Sporokineten sogleich Milbeneier vorfinden, in die sie eindringen können, dann erfolgt die Überwanderung sehr rasch. In diesem Falle behalten sie bei allen Arten eine ziemlich plumpe, gedrungene Gestalt und sind dadurch ausgezeichnet, daß der homogene Reservestoff sich in wenigen sehr großen Räumen, manchmal sogar nur in einem, vereinigt findet (vgl. Fig. 43—46 u. 54). In dieser typischen Form haben die Sporokineten von *biretortus* eine Länge von etwa 40  $\mu$  und eine größte Breite von 5—6  $\mu$ ; diejenigen von *bicapsulatus* messen etwa 27 zu 4  $\mu$ .

Sind die Sporokineten zum längeren Verweilen in der Muttermilbe gezwungen, dann verändert sich ihr Aussehen sehr bedeutend. Wir haben im vorigen Abschnitt bereits einen abweichenden Vorgang der Sporokinetenbildung bei *bicapsulatus* in hungernden Milben besprochen, der zur Bildung sehr schlanker in Bündeln zusammenliegender Formen führt. Auch die freien Sporokineten nehmen eine schlanke, sehr langgestreckte Gestalt an (Fig. 48—51). Ihre Länge beträgt dann meist zwischen 40 und 60  $\mu$ , das in Fig. 51 wiedergegebene Individuum mißt 65  $\mu$ . Die größte von mir gemessene Länge eines Sporokineten war 85  $\mu$ . Im allgemeinen sind diese Sporokineten um so schlanker, je länger sie sind, doch beruht die große Länge offenbar nicht lediglich auf der schlankeren Gestalt, vielmehr erfolgt bei ihnen auch während des Aufenthaltes in der Leibeshöhle der Muttermilbe bereits eine Größenzunahme, welche die schnell in die Eier überwandernden Sporokineten erst nach dem Eindringen ins Ei erfahren. Diese langen Sporokineten sind dadurch ausgezeichnet, daß in ihnen der homogene Reservestoff auf zahlreiche Vakuolen verteilt ist.

Das geschilderte Verhalten der Sporokineten habe ich besonders häufig bei denen von *bicapsulatus* beobachtet, die oft eine Milbe in ungeheuren Massen durchsetzen; doch kommen ähnliche Bilder auch bei anderen *Karyolysus*-Arten vor. Das Aussehen dieser Sporokineten erscheint auf den ersten Blick so fremdartig, daß ich lange geglaubt habe, es müsse sich um eine andere Art handeln.

Die Infektion der Milbeneier erfolgt, wenn diese aus dem Ovar

ausgetreten sind und nun zunächst frei in der Leibeshöhle liegen, ehe sie in den Uterus übertreten (vgl. S. 190). Während dieser Zeit verschmelzen die Eier mit den Dotterzellen, die sich vor den Uteruseingang schieben, und wachsen bis zu ihrer endgültigen Größe heran. In dieser freien Lage übt das Ei offenbar eine chemotaktische Wirkung auf alle zurzeit reifen Sporokineten aus. Schnittpräparate zeigen, daß die Hauptmasse der Sporokineten rings um das Ei in dessen Nähe in der Leibeshöhle liegt. Bei starken Infektionen findet man auch hier und da an der Eioberfläche einen halbeingedrungenen Parasiten. Offenbar kann das Eindringen in das Ei an beliebigen Stellen erfolgen. Ausnahmsweise beobachtet man, daß ein Sporokinet in eine neben dem Ei liegende, in Verschmelzung mit ihm begriffene Dotterzelle eingedrungen ist.

Wir haben früher erwähnt, daß bei manchen *Karyolysus*-Arten die conjugierten Gametocyten neben anderen Zellen der Milbe auch die Eierstockeier infizieren. Man könnte nun vermuten, daß die auf diese Weise bereits in Eiern entstehenden Sporokineten dort gleich verbleiben; das ist jedoch nicht der Fall. Auch die in den Eierstockeiern sich entwickelnden Sporokineten treten von dort in die Leibeshöhle über, um in das gerade heranreifende Ei einzudringen. Niemals beobachtet man die Infektion eines Eies mit reifen Sporokineten, ehe es aus dem Ovar ausgetreten ist. Da während der Zeit, da das Ei in der Leibeshöhle liegt, auch seine Befruchtung erfolgt, so ist es nicht ausgeschlossen, daß erst das befruchtete Ei die Anziehung auf die Sporokineten ausübt.

Bei den meisten *Karyolysus*-Arten (vgl. auch *K. lacertae* in meiner früheren Arbeit) erfordert die Entwicklung in der Muttermilbe soviel Zeit, daß die ersten Sporokineten erst nach einem ernenten Saugakt der Milbe ausgebildet werden. Sie pflügen in den Eiern frühestens 2—3 Tage nach der neuen Nahrungsaufnahme seitens ihres Wirtes aufzutreten. Selten findet man bereits die ersten während der neuen Verdauungsperiode abgelegten Eier infiziert. Wie mehrfach erwähnt, hat die Temperatur auf die Entwicklung einen großen Einfluß; durch niedrigere Temperaturen kann sie so verzögert werden, daß man die Sporokineten erst nach dem dritten Saugakt der Milbe in den Eiern findet.

Bei *K. biretortus* erfolgt dagegen die Entwicklung so schnell, daß sie während einer Verdauungsperiode des Wirtes völlig zum Abschluß kommt. Bei dieser Art tritt die Sporokinetenbildung bereits 4 Tage nach der Aufnahme des infizierten Blutes durch die Milbe ein, und man findet dementsprechend die Sporokineten vom



5. Tage an in den Eiern. Wenn die Milbe zu neuer Blutaufnahme schreitet, hat sie sich gewöhnlich völlig von ihrer Infektion gereinigt.

Da *biretortus* dadurch ausgezeichnet ist, daß er auch in den Nymphen zur Entwicklung kommt, so sind weibliche Milben, die als Nymphen infiziert wurden, bereits im Besitze reifer Sporokineten, wenn sie ihre ersten Eier ablegen. In diesem Falle können also schon die ersten von der Milbe abgelegten Eier Sporokineten enthalten. Entwicklungsstadien von *biretortus* in männlichen Nymphen



Textfig. N. Bein eines weiblichen *Liponyssus*; die Räume zwischen den Muskelfasern sind mit Sporokineten von *K. bicapsulatus* angefüllt. Vergr. 300.

Eine Zunahme ihrer Zahl erfolgt dagegen nicht, wie überhaupt in erwachsenen Milben keine Zellvermehrungen zur Beobachtung kommen.

Befindet sich in der Leibeshöhle kein heranreifendes Ei — also am Ende einer Verdauungsperiode — dann irren die Sporokineten ziellos im Milbenkörper umher. Besonders reichlich sammeln sie sich dabei in den Beinen an, aus denen sie offenbar nicht leicht

gehen natürlich für die Art verloren, da die entstehenden Sporokineten sich nur in Eiern weiterentwickeln können.

Es liegt sowohl im Vorteil des Parasiten wie des Wirtes, daß die Sporokineten schnell in die Eier übertreten. Die in der Leibeshöhle freien Sporokineten fallen in großer Zahl der Tätigkeit der Phagocyten zum Opfer. In diesen Zellen kann man sie in mehr oder weniger verdautem Zustande beobachten (Fig. 116)

Bei starken Infektionen erreichen die Phagocyten infolge ihrer lebhaften Tätigkeit eine riesige Größe.

wieder den Ausweg finden. Bei starken Infektionen können sie diese derartig anfüllen, daß die Milbe zu jeder Bewegung unfähig wird (Textfig. N). Auch sonst bewirken die sich massenhaft in der Milbe anhäufenden Sporokineten Funktionsstörungen des Wirtes. Man kann beobachten, daß Milben, wenn sie sich neu mit Blut gefüllt haben, dieses nicht zu verdauen vermögen und schließlich langsam zugrunde gehen.

Abgesehen von diesem Falle offenbar rein mechanischer Wirkung verursacht *Karyolysus*, auch in starken Infektionen, keine Schädigung der befallenen Milben.

### 7. Der zweite Abschnitt der Sporogonie: Die Sporozoitenbildung in der Tochtergeneration der Milbe.

Die in das Milbenei eingewanderten Sporokineten dringen bis in den mittleren Teil vor und bleiben dort zwischen den Dotterschollen liegen. Die große Mehrzahl von ihnen findet man dort zu einem oder zu mehreren Klumpen angehäuft. Fig. 8 stellt einen Schnitt durch ein noch im Uterus befindliches Ei dar, das mit Sporokineten von *bicapsulatus* infiziert ist. Die Lage der Parasiten, sowie ihr Größenverhältnis zum Ei wird durch das Bild anschaulich gemacht. Ein längeres Herumwandern im Ei findet nicht statt, vielmehr wird von den Sporokineten sehr bald und noch ehe sie ihre Gestalt verändert haben, eine zunächst zarte Membran abgeschieden (Fig. 45 u. 54). In den frisch abgelegten Eiern sind bereits alle Sporokineten mit dieser Membran versehen. Man beobachtet in frischen Präparaten daher keine Ortsbewegung mehr, sondern nur Knickbewegungen innerhalb der nachgiebigen Hülle. In Zupfpräparaten von weiblichen Milben trifft man häufig Formen, die bereits von einer Membran umgeben sind; dies sind Individuen, die schon in ein Ei eingewandert waren und durch dessen Zerstörung bei Herstellung des Präparates wieder frei geworden sind.

Es ist eine allgemeine Erscheinung bei den wirtwechselnden Parasiten, daß jedesmal beim Übertritt in eine neue Umgebung ein Teil der Individuen zugrunde geht. Bei *Karyolysus* haben wir gesehen, daß beim Übergang der Parasiten aus dem Eidechsenblut in den Milbdarm diese Erscheinung in sehr bedeutendem Umfange eintritt. Das Eindringen der Sporokineten in die Milbeneier stellt nun offenbar gleichfalls einen Wechsel des Mediums, wenn auch nicht so einschneidender Art wie der eben erwähnte, dar. Von diesem Gesichtspunkte aus wird uns erklärlich, daß wir unter den

Sporokineten im Milbenei nicht selten degenerierende Individuen beobachten. Unter diesen sind besonders häufig kernlose Formen. Meist läßt sich über das Schicksal des Kernes nichts aussagen; in einigen Fällen habe ich aber gefunden, daß der Kern als Ganzes aus dem Zellkörper ausgetreten war und neben ihm innerhalb der Cystenmembran lag.

Ebenso wie ich bei *K. lacertae* festgestellt habe, finden wir auch bei den anderen *Karyolysus*-Arten, daß die in dem Milbenei befindlichen Parasiten die Entwicklung des Embryos in keiner Weise stören, selbst wenn ihre Zahl mehrere Hunderte beträgt. In seltenen Fällen kommt es aber vor, daß die Sporokineten im Ei nach Tausenden zählen. Dann ist das Ei von ihnen derartig vollgestopft, daß tatsächlich rein mechanisch kein Platz mehr für die Entwicklung des Embryos verbleibt, und in diesen Fällen muß das Ei zugrunde gehen.

Betrachten wir nun die weitere Entwicklung der Sporokineten im Ei. Nach Abscheidung der Hülle verkürzen sie sich allmählich und nehmen schließlich eine Form an, die derjenigen annähernd entspricht, welche später die reife Cyste zeigt. Bei *biretortus* ist diese Form beispielsweise langoval, bei *bicapsulatus* kreisrund (vgl. Fig. 70 u. 59). Die Veränderungen im Protoplasma bestehen in einem Zerfall der großen Reservestoffräume in zahlreiche Vakuolen und in einer starken Zunahme des Volutins. Ich habe diese Umwandlungen bereits bei *K. lacertae* eingehend dargestellt (vgl. dort Fig. 26—30). Die Vorgänge, die sich am Kerne vor der ersten Teilung abspielen, habe ich bei *K. lacertae* nur unvollkommen beobachtet; wir wollen sie daher bei *K. biretortus* näher betrachten.

In den etwas verkürzten Sporokineten finden wir das „generative“ Chromatin nicht mehr in der Mitte des Kernes zusammengehäuft, sondern gleichmäßig durch den ganzen Kernraum verteilt (Fig. 57). Manche Kernbilder sprechen dafür, daß diese Änderung in der Weise vor sich geht, daß sich das „generative“ Chromatin zunächst nach der der Lage des Binnenkörpers entgegengesetzten Kernseite zurückzieht, während umgekehrt das „vegetative“ Chromatin sich dicht neben dem Binnenkörper ansammelt (Fig. 55 u. 56). Später ist von dem „vegetativen“ Chromatin dann nichts mehr nachzuweisen. Vielleicht wird es von dem Binnenkörper aufgenommen; dafür würde der Umstand sprechen, daß der Binnenkörper gerade zu dieser Zeit sehr erheblich heranwächst (vgl. Fig. 54 mit 57 u. 70).

Während das „generative“ Chromatin von dem Binnenkörper abbrückt, lockert es sich bereits auf und läßt nun eine fädige An-

ordnung deutlich erkennen (Fig. 55, 56). Bei der späteren feineren Verteilung der Chromatinkörnchen geht dieser fädige Bau aber — wenigstens für den Beobachter — wieder verloren (Fig. 57). Im Kerne ist der kleine Nucleolus jetzt gewöhnlich gut erkennbar, häufig findet man bereits einen zweiten Nucleolus vor (Fig. 57 n).

Wenn die Verkürzung des Sporokineten beendet ist, liegt in der nunmehr als Sporocyste zu bezeichnenden Zelle der Kern in der Nähe eines Poles. Die Nucleolen sind vermehrt und zum Teil herangewachsen; man kann gewöhnlich drei oder vier unterscheiden. Der Kern wird jetzt schnell chromatinreicher, das Chromatin zeigt wieder deutlich eine fädige Anordnung (Fig. 70). Dieses Bild bietet viel Übereinstimmung mit denen, die wir früher vor der Reduktionsteilung kennen gelernt haben (vgl. Textfig. I a, b), nur ist die Zahl der Nucleolen geringer. Es ist möglich, daß die Zahl der Nucleolen derjenigen der Chromosomen entspräche, und daß sie demzufolge jetzt halb so groß wäre, als vor der Reduktionsteilung. Entscheiden kann ich diese Frage nicht, da sich nicht in jedem Falle sicherstellen läßt, ob ein gefärbtes Körnchen im Kerne ein Chromatinkorn oder einen kleinen Nucleolus darstellt. Die Entstehung der Nucleolen erfolgt genau wie vor der Reduktionsteilung durch Austritt aus dem Binnenkörper (Fig. 58). Ob unter ihnen der bereits früher vorhandene Nucleolus erhalten bleibt, läßt sich natürlich nicht sagen.

Mit dem zunehmenden Chromatinreichtum werden die Chromosomen als sehr lange, vielfach gewundene Fäden deutlich. Die Abgrenzung des Kernes gegen das Protoplasma geht verloren und die Chromosomen verbreiten sich dicht unter der Zelloberfläche über einen ziemlich erheblichen Raum (Fig. 71). Die Anzahl der Chromosomen läßt sich nicht bestimmen, da diese sich vielfach überkreuzen und da auch offenbar ihre Spaltung schon frühzeitig beginnt. Während dieser Vorgänge verschiebt sich der ganze Kernapparat wieder mehr nach dem „Äquator“ zu. Hier wandern die Chromosomen in querer Richtung auseinander. Von einem Spindelapparat ist nichts wahrzunehmen. Wenn das Auseinanderrücken der Chromosomen bereits deutlich erkennbar ist, schnürt sich auch der Binnenkörper durch (Fig. 72). In den beiden Kernen, die aus dieser Teilung hervorgehen, behält das Chromatin seine fädige Anordnung; eine Abgrenzung der Kernsubstanz gegen das Protoplasma erfolgt nicht (Fig. 73). Einen Nucleolus neben dem großen Binnenkörper, wie derjenige, der im ersten Abschnitt der Sporogonie eine Rolle spielt, habe ich weder bei der ersten Teilung noch auf späteren Stadien — ebensowenig bei den anderen *Karyolysus*-Arten — nachweisen können.

Wie wir sehen, fehlt bei der Sporozoitenbildung, im Gegensatz zu dem Verhalten im ersten Abschnitt der Sporogonie, von Anfang an eine Kernmembran. Daß auch in dieser Beziehung Abweichungen zwischen den einzelnen Arten vorkommen, beweist der Umstand, daß ich bei *K. lacertae* während der ersten Teilung noch eine deutliche Abgrenzung des Kernes gesehen habe, während eine solche bei der zweiten Teilung bereits fehlt (vgl. dort Fig. 31 u. 32).

Wenn wir mit den bei *biretortus* zur Beobachtung kommenden Kernbildern diejenigen bei *bicapsulatus* und dem mehrfach erwähnten *zuluetai* vergleichen, so treten uns hier grundsätzlich gleichartige Vorgänge entgegen. Die beiden letztgenannten Arten verhalten sich fast völlig übereinstimmend; nur die ganz jungen Sporocysten sind dadurch leicht zu unterscheiden, daß bei *zuluetai* im Kerne der Nucleolus verhältnismäßig groß und deutlich ist (Fig. 59 n), ein Verhalten, durch das ja, wie erwähnt, auch der Sporokinet dieser Art ausgezeichnet ist (Fig. 46). Von den Figuren 59—64 beziehen sich 59 u. 60 auf *zuluetai*, die übrigen auf *bicapsulatus*.

Wenn sich der Sporokinet in die Sporocyste umgewandelt hat, beginnen die Chromatinkörnchen des Kernes zu mehreren voneinander getrennten Häufchen zusammenzutreten (Fig. 59). Bei dem sich anschließenden Austritt der Nucleolen aus dem Binnenkörper ergeben sich sehr charakteristische Bilder (Fig. 60). Die entstehenden Nucleolen sind ziemlich groß; sie scheinen alle ziemlich gleichzeitig als ein Bündel von Knospen an einer Stelle hervorzusprossen. Die Nucleolen treten in Verbindung mit den Chromatinhäufchen, doch läßt sich nicht entscheiden, ob jedem Häufchen nur ein Nucleolus entspricht, da Nucleolen und Chromatin einen dichten Klumpen bilden, in dem sich Einzelheiten nicht unterscheiden lassen. Sehr häufig kann man deutlich vier große Chromatinklumpen und daneben noch eine kleine Chromatinansammlung erkennen.

Wenn die fadenförmigen Chromosomen ausgebildet sind, geht auch hier die Abgrenzung des Kernes gegen das Protoplasma verloren; die Bilder der ersten Teilung zeigen große Ähnlichkeit mit denen bei *biretortus* (vgl. Fig. 61 u. 72). Die Vierzahl der Chromosomen ist häufig mit ziemlicher Sicherheit nachzuweisen, da die Fäden bedeutend kürzer sind, als bei *biretortus*. Bei der Durchschnürung des Binnenkörpers beobachtet man vielfach ziemlich unregelmäßige Figuren, was mit der ungleichhäftigen Teilung dieses Gebildes zusammenhängt (Fig. 62).

Die zweite Kernteilung erfolgt in genau derselben Weise wie

die erste. Die Chromosomen spalten sich (Fig. 63 cc) und rücken auseinander, die Binnenkörper teilen sich gleichfalls.

Übereinstimmend findet man bei allen *Karyolysus*-Arten — auch bei *K. lacertae* habe ich darauf hingewiesen — daß man von den Sporocysten höchstens bis zum vierkernigen Stadium (Fig. 64) eine einwandfrei gute Konservierung und Färbung erhält. Dann wird die Cystenmembran so kräftig, daß beim Fixieren meist Schrumpfungen entstehen. Eine Färbung läßt sich zwar auch dann noch durch mehrtägige Einwirkung des Farbstoffes erzielen, doch sind die so gewonnenen Bilder zur Feststellung feinerer cytologischer Verhältnisse nicht brauchbar. Beobachten läßt sich, daß der Binnenkörper auch die weiteren Teilungen mitmacht und so bis zum Schluß erhalten bleibt.

Während der Abschnürung der Sporozoiten vom Restkörper wandern in den kreisförmigen Sporocysten alle Knospen nach einer Seite hin, in den ovalen verteilen sie sich auf die beiden Pole. Dementsprechend liegen in den reifen Cysten von *bicapsulatus* alle Sporozoiten in einem Bündel angeordnet, in denen von *biretortus* in zweien (Fig. 65 u. 74). Diese Anordnung beobachtet man mit Regelmäßigkeit allerdings nur kurz nach der Ausbildung der Sporozoiten; besonders bei den ovalen Formen findet man in älteren Cysten die Sporozoiten infolge zeitweilig von ihnen ausgeführter Bewegungen wirr durcheinander gelagert.

Ich habe von „kreisförmigen“ und „ovalen“ und nicht von „kugeligen“ und „ellipsoiden“ Sporocysten gesprochen; denn übereinstimmend bei allen Arten habe ich gefunden, daß die Sporocysten mehr oder weniger abgeflacht sind. In Zupfpräparaten liegen sie naturgemäß gewöhnlich auf einer flachen Seite; um sich über ihre Gestalt klar zu werden, muß man die Sporocysten im frischen Präparat rollen lassen oder Schnittpräparate des Wirtes untersuchen (Textfig. O). Am stärksten von allen Arten habe ich die Abflachung bei *bicapsulatus* gefunden. Bei einem größten Durchmesser der Sporocyste von etwa 20  $\mu$  beträgt die Achse zwischen den abgeflachten Seiten nur 13—14  $\mu$ . Bei den Sporocysten von *biretortus* schwankt die Länge meist zwischen 30 und 35  $\mu$ , die größte Breite zwischen 20 und 23  $\mu$ , während die Abflachung hier 2—3  $\mu$  ausmacht.

Die Zahl der Sporozoiten beläuft sich bei *bicapsulatus* meist auf 14, bei *suluetai* beträgt sie mit großer Regelmäßigkeit 16, sehr selten weniger; bei *biretortus* finden wir etwa 30, ausnahmsweise 40 und mehr.

Wie schon aus den Kernverhältnissen in den reifenden Sporocysten

cysten gefolgert werden kann, enthalten die Kerne der Sporozoiten offenbar stets einen Binnenkörper. Dieser ist bei *biretortus* zwar nicht immer, aber in gut differenzierten Präparaten doch in zahlreichen Fällen nachzuweisen (Fig. 74 b). Bei *bicapsulatus* habe ich ihn nicht in den Cysten, sondern nur bei den im Eidechsendarm frei gewordenen Sporozoiten feststellen können (Fig. 66 b); bei dieser Art zeigt der Kern der Sporozoiten stets deutlich vier große runde Chromatinbrocken (Fig. 65), hier bleiben also die Chromosomen scharf gesondert in einer kompakten Form erhalten. Die Sporozoitenkerne von *biretortus* setzen sich dagegen aus einer größeren nicht näher bestimmbar Zahl von Chromatinkörnern zusammen. Es bleibt unbestimmt, ob hier die Chromosomen lediglich in einer lockeren Form vorhanden und daher nicht voneinander zu trennen sind, oder ob sie völlig aufgelöst werden. Neben dem Kerne enthalten die Sporozoiten eine mit dem wiederholt erwähnten homogenen Reservestoff angefüllte Vakuole. Bei *bicapsulatus* ist diese Vakuole ziemlich beträchtlich und von ovaler Gestalt, bei *biretortus* ist sie klein und rund, manchmal ist sie überhaupt nicht nachzuweisen.

Ich beschränke mich hier auf diese kurzen Angaben, da ich eine genaue vergleichende Beschreibung von den reifen Sporocysten der verschiedenen *Karyolysus*-Arten, sowie Abbildungen lebender Sporocysten, im zweiten Teil der Arbeit geben werde.

Wir wenden uns nun den Beziehungen zwischen den vererbten Parasiten und ihren neuen Wirten zu. Die Angaben, die ich bei *K. lacertae* über das Verhältnis der Sporozoiten-Entwicklung zu der Entwicklung der jungen Milben gemacht habe, sind in gleicher Weise auch für die anderen *Karyolysus*-Arten zutreffend. Wenn die Larve das Ei verläßt, haben sich in ihr alle Sporokineten in Sporocysten verwandelt und die Kernteilungen haben zum Teil bereits begonnen. Zur Zeit der Verwandlung der Larve in die Nymphe sind die Kernteilungen in den Sporocysten beendet; und wenn die Nymphe einige Tage später zur ersten Blutaufnahme eine Eidechse aufsucht, enthält sie völlig reife *Karyolysus*-Cysten.

Irrtümlich habe ich früher angegeben, daß die Sporocysten in der Leibeshöhle der jungen Milben liegen. Da sie aber bis zum Schluß in der Dottersubstanz verbleiben und da diese in den älteren Embryonen und auch noch in den Larven und jungen Nymphen den Darm erfüllt, so ist es klar, daß die Sporocysten im Darmlumen liegen müssen. Und zwar findet man sie hier in reifen Nymphen nicht frei im Lumen, sondern intracellulär in den Darmepithelzellen. Es scheint, als wenn das Darmepithel unmittelbar aus den Dotterzellen

hervorgeht. Wahrscheinlich werden die im Dotter liegenden *Karyolysus*-Cysten hierbei gleich von vornherein auf die Epithelzellen verteilt. Möglich wäre allerdings, daß die Cysten zunächst zurückbleiben und daß ihre intracelluläre Lage die Folge der ersten phagocytären Tätigkeit des Darmepithels ist. Nach meinen Schnittpräparaten kann ich diese Frage nicht entscheiden, da, solange noch Dotter vorhanden, eine Darmhöhle nicht erkennbar ist.

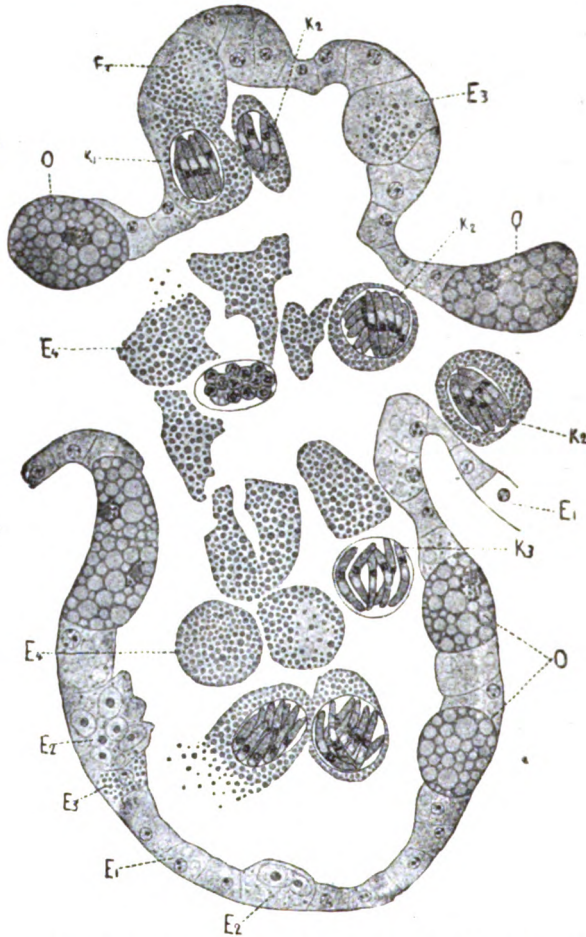
Sobald die Dottersubstanz in den Darmepithelzellen verbraucht ist, schreitet die Nymphe zur ersten Blutaufnahme. Wir erinnern uns, daß die Nymphen sich nach dieser Blutaufnahme in geschlechtsreife weibliche und männliche Tiere verwandeln (vgl. S. 183). Wenn die befruchteten Weibchen ihrerseits zum ersten Male Blut gesogen haben (also zum zweiten Male in ihrem Leben), dann trifft man in ihnen von den ererbten *Karyolysus*-Cysten nur sehr selten noch einzelne Vertreter an. Die Ursachen dieses Verschwindens, auf das ich auch bei *K. lacertae* hingewiesen habe, ohne es damals näher untersuchen zu können, sind leicht festzustellen, wenn wir infizierte Nymphen nach der Blutaufnahme während der Verdauung auf Schnitten untersuchen.

Textfig. O gibt einen Horizontalschnitt durch den mittleren Darmteil einer mit *bicapsulatus*-Cysten infizierten Nymphe wieder, bei der die Verdauung nahezu beendet ist. Das cytologische Darmbild haben wir bereits bei der Besprechung der intrazellulären Verdauung der Milbe erläutert (vgl. S. 188 u. 190). Wir finden hier fast alle *Karyolysus*-Cysten innerhalb der verbrauchten und abgestoßenen Epithelzellen ( $K_2$ ) oder infolge von deren Zerfall frei im Darmlumen liegend ( $K_3$ ). Nur an einer Stelle sehen wir eine Sporocyste in einer noch im epithelialen Verbände befindlichen Zelle enthalten ( $K_1$ ). Auch diese Zelle läßt durch den reichen Gehalt an Pigmentkörnern erkennen, daß sie nahezu verbraucht ist. Bei solchen Nymphen, wie die, der die Figur entnommen ist, findet man regelmäßig auch eine Anzahl Cysten bereits in der Rectalblase.

Während der nächsten Blutaufnahme werden alle die im Darmlumen befindlichen Sporocysten mitsamt den abgestoßenen Zellen zunächst in die Rectalblase gepreßt und dann mit dem Kot entleert. Daß die auf diese Weise in die Außenwelt gelangenden Sporocysten für die Infektion der Eidechse eine Rolle spielen können, ist höchst unwahrscheinlich, da sie keine Austrocknung vertragen. Es käme höchstens in Betracht, daß ein während des Saugens etwa auf die Eidechsenhaut abgelegter Kotballen von der Eidechse unmittelbar aufgeleckt würde, in ähnlicher Weise wie dies NÖLLER (1912) für



die Übertragung der Rattentrypanosomen nachgewiesen hat. Dafür wäre aber Voraussetzung, daß die Eidechsen durch den Saugakt der Milben sich belästigt fühlten; man beobachtet aber nie, daß sie sich um die an ihnen festsitzenden Milben bekümmern.



Textfig. O. Schnitt durch den mittleren Darmteil einer Nymphe von *Liponyssus* mit Sporocysten von *Karyolysus bicapsulatus*. E1 noch nicht phagozytierende Epithelzellen, E2 Zellen mit aufgenommenen Eidechsen-Erythrocyten, E3 Zellen mit Pigmentkörnern, E4 verbrauchte Zellen, O Eizellen der Milbe, K1-3 Sporocysten von *K. bicapsulatus*. Vergr. 600.

Die Tatsache, daß wir die *Karyolysus*-Cysten ausschließlich in solchen Epithelzellen finden, die bereits bei der ersten Blutaufnahme in phagozytäre Tätigkeit getreten sind, während die noch in einem

jünglichen Zustände verharrenden Zellen frei von Cysten sind, könnte zugunsten der Annahme sprechen, daß die Cysten erst infolge der Phagocytose dem Epithel einverleibt worden sind. Mir scheint aber dieses Verhalten auch umgekehrt in der Weise erklärlich, daß gerade diejenigen Zellen, welche Sporocysten enthalten, durch diese Einschlüsse einen Anreiz zu schnellerem Wachstum erhalten und infolgedessen zu denen gehören, die als erste reif für die phagocytäre Tätigkeit sind.

Wie dem auch sei, dadurch daß die Sporocysten in denjenigen Epithelzellen liegen, die am frühesten verbraucht werden, wird die schnelle Reinigung der weiblichen Milben von der ererbten Infektion erklärt, und es wird verständlich, warum wir später nur noch ausnahmsweise in ihnen *Karyolysus*-Cysten antreffen. Die männlichen Milben nehmen ja nach dem erstmaligen Saugakt als Nymphe höchstens noch ganz geringe Nahrungsmengen auf (vgl. S. 184). Bei ihnen erfolgt daher keine so gründliche Säuberung des Darmes, und die *Karyolysus*-Cysten verschwinden bei ihnen nicht.

### 8. Die Infektion der Eidechse.

Bei *Karyolysus lacertae* habe ich den Nachweis erbracht, daß die Infektion der Eidechsen durch den Darmkanal erfolgt. Es wurde festgestellt, daß sich die Sporocysten unter dem Einflusse des Darmsaftes öffnen und daß die Sporozysten in dem Darmsaft lebhaft beweglich sind. Auch die experimentelle Infektion einer Eidechse auf diesem Wege wurde mit Erfolg ausgeführt. Was damals nicht untersucht wurde, ist der Weg, auf dem die Sporozysten aus dem Darminhalt in das Blutgefäßsystem gelangen, und die Art und Weise, wie sie sich dort durch den ganzen Körper der Eidechse ausbreiten.

Schon LABBÉ (1894) hat in seiner eingehenden Besprechung aller Möglichkeiten für die Übertragung der Blutparasiten von Wirbeltier zu Wirbeltier darauf hingewiesen, daß für eine Infektion vom Darmkanal aus zwei Wege in Betracht kommen: die Durchwanderung des Darmepithels und die Wanderung die Gallengänge aufwärts in die Leber. Auf unseren besonderen Fall angewandt, könnte für den letzteren Weg die Tatsache sprechen, daß man bei infizierten Eidechsen besonders zahlreiche Vermehrungsstadien in der Leber findet. Doch können wir auch noch einen dritten Weg in Frage ziehen: den aus der Kloake durch die Ureteren in die Nieren; denn auch die Niere ist, wie schon zahlreiche Untersucher festgestellt haben, ein bevorzugter Ort für die Vermehrungsstadien der

Blutcoccidien. Setzen wir aber voraus, daß die Infektion einfach auf dem kürzesten Wege mittels Durchwanderung des Epithels erfolgt, so bleibt noch zu entscheiden, in welchem Teile des Verdauungssystems (Magen, Mitteldarm, Blinddarm, Enddarm, Kloake) sich dieser Vorgang abspielt, denn der weitere Weg im Blute wäre je nachdem ein sehr verschiedener.

Ohne Frage ist die Untersuchung der Frühstadien einer Infektion der mühsamste Teil einer entwicklungsgeschichtlichen Arbeit über parasitische Protozoen. Es kann daher nicht überraschen, wenn wir in der Literatur nicht nur der Coccidien (vgl. hierzu die Bemerkungen SCHELLACK'S 1913, p. 284), sondern der parasitischen Protozoen überhaupt diese Frage etwas stiefmütterlich behandelt finden. Von besonderer Wichtigkeit ist die Kenntnis der Verhältnisse beim Infektionsbeginn gerade bei den blutbewohnenden Coccidien, weil uns hierdurch erst die Entwicklung des Blutparasitismus verständlich werden kann. Da es sich somit um die Ausfüllung einer empfindlichen Lücke handelte, erschien mir die Aufklärung dieser Verhältnisse wichtig genug, um ihr eine recht erhebliche Arbeitszeit zu widmen.

Um die Stadien eines Parasiten, noch ehe eine Vermehrung eingetreten ist, in dem großen Organismus eines Wirbeltieres aufzufinden, ist es nötig, einerseits mit möglichst kleinen Versuchstieren zu arbeiten, andererseits eine sehr starke Infektion zu erzielen. Ich wählte für die Versuche ganz junge *Lacerta muralis*, die ich sammelte, sobald die ersten frisch ausgeschlüpften Individuen zu finden waren. Die Verwendung ganz junger Tiere hat auch den Vorteil, daß man mit großer Wahrscheinlichkeit eine bereits in der Natur erfolgte Infektion ausschließen kann. Für die Untersuchung der allerersten Stadien, d. h. der Sporoziten und ihrer Wanderung, ist dieser Punkt übrigens ohne Bedeutung.

Bei der früher von mir ausgeführten Fütterung einer ausgewachsenen *muralis* mit 28 Nymphen, die reife Sporocysten von *K. lacertae* enthielten, hatte ich nur eine ziemlich schwache Infektion erzielt (vgl. die frühere Arbeit p. 345). Ich nahm an, daß die Verwendung junger Tiere und einer noch größeren Nymphenzahl das Ergebnis verbessern würde; der Erfolg entsprach den Erwartungen nicht. Die zahlreichen Fütterungsversuche verliefen völlig negativ, mit Ausnahme eines — auch noch zweifelhaften — Falles bei einer *L. viridis*, auf den ich später zu sprechen komme. Ich verzichte auf eine Anführung all der negativ verlaufenen Experimente und gebe hier nur den entscheidenden Versuch wieder, durch den bewiesen wurde, daß der

bisher eingeschlagene Weg den natürlichen Infektionsbedingungen nicht entsprechen konnte:

*L. muralis* iuv. Nr. 9 wurde mit 331 Nymphen gefüttert<sup>1)</sup>, die von 40 eine Versuchsgruppe bildenden weiblichen Milben stammten und von deren Zahl mindestens drei Viertel stark mit Sporocysten von *K. bicapsulatus* infiziert waren. Die Fütterungen verteilten sich in folgender Weise über acht Tage:

4. Dez. 1917	12 h	mittags:	14	Nymphen		
5. "	12 h	"	22	"	4 h	nachm.: 20 Nymphen
6. "	12 h	"	25	"	4 h	" 25 "
7. "	12 h	"	30	"	4 h	" 30 "
8. "	12 h	"	30	"	4 h	" 30 "
9. "	12 h	"	34	"		
10. "	12 h	"	24	"	4 h	" 27 "
11. "	12 h	"	20	"		

Am 11. Dez. nachmittags 5 Uhr wurde die Eidechse getötet. Der Verdauungstractus wurde in seiner ganzen Länge auf Schnittpräparaten untersucht. Es fanden sich in Magen, Mitteldarm, Enddarm und Kloake zahlreiche Nymphen vor. Alle Nymphen waren völlig unversehrt und auch histologisch gut erhalten. Die *Karyolysus*-Cysten in ihrem Darne waren sämtlich geschlossen; kein Sporozoit hatte seine Cyste verlassen. Auch der Darminhalt wies weder freie Cysten noch Sporozoitien auf, ebensowenig beobachtete man Sporozoitien in den Geweben. Es braucht kaum noch hinzugefügt zu werden, daß auch im Blut, in Leber, Niere und Lunge das Suchen nach Sporozoitien vergeblich war.

Aus diesen Befunden geht klar hervor, daß die Eidechse in keinem Teile ihres Verdauungssystems fähig ist, die Nymphen zu zerstören und damit die Cysten in Freiheit zu setzen oder doch die Verdauungssekrete bis zu ihnen gelangen zu lassen, wodurch — wie wir wissen — das Ausschlüpfen der Sporozoitien herbeigeführt würde. Eine Infektion kann daher nur ausnahmsweise zustande kommen, wenn etwa zufällig eine verschluckte Nymphe schon durch die Kiefer zerquetscht oder durch die Wirkung großer und spröder Chitintrümmer im Darminhalt beschädigt wird, welcher letztere Fall gerade bei erwachsenen Eidechsen größere Wahrscheinlichkeit besitzt.

Die Mißerfolge der Fütterungsversuche mit infizierten Nymphen ließen vorübergehend die Vermutung aufkommen, daß vielleicht erst

<sup>1)</sup> Die Methode der Fütterung habe ich in meiner früheren Arbeit beschrieben. Da in Madrid keine Mehlwürmer erhältlich sind, wurden die Nymphen an den Inhalt von Fliegenpuppen oder auch an Stücke zerzupfter Fliegen angeklebt.

die mit dem Milbenkot abgelegten Cysten die Infektion der Eidechse vermittelten. Die Gründe, die gegen diese Annahme sprechen, haben wir bereits am Schlusse des vorigen Abschnittes kennen gelernt.

Ich ging dann dazu über, zu versuchen, ob nicht die Nymphen leichter im Eidechsendarme zerstört werden, wenn man sie vorher Blut saugen läßt, ehe man sie verfüttert. Hiermit war in der Tat auf die denkbar einfachste Weise das Rätsel gelöst. Haben sich die Milben — gleichgültig ob Nymphen oder Weibchen — mit Blut vollgesogen, dann befindet sich die Chitinhülle in einem Zustande so starker Spannung, daß schon ein geringer Druck genügt, sie zum Platzen zu bringen. Verfüttert man derartige Nymphen und sorgt man noch dafür, daß mit ihnen nicht nur weiche Teile, sondern auch größere Chitinstücke in den Darm gelangen, wie es ja den natürlichen Verhältnissen entspricht, so findet man im Kot der Eidechse nur äußerst selten ein Individuum, das unbeschädigt den Weg durch den Verdauungskanal vollendet hat. Bei diesem Vorgehen bietet auch die experimentelle Infektion der Eidechsen keine Schwierigkeiten mehr; ich habe auf diese Weise stets Infektionsstärken erhalten, die der Menge der verfütterten Cysten durchaus entsprachen.

Offenbar werden auch unter natürlichen Verhältnissen die bluterfüllten Nymphen viel häufiger von Eidechsen verschluckt, als die nüchternen, da sie viel mehr in die Augen fallen: sie haben sich durch die Blutaufnahme stark vergrößert und sind zudem meist schon gepaart, d. h. die weibliche Nymphe trägt eine, manchmal auch zwei männliche auf ihrem Rücken; ferner sind sie von leuchtend roter Farbe; auch ihre Bewegung ist langsam und schwerfällig.

Das Material für die Beobachtung des Beginns und der ersten Ausbreitung der Infektion in der Eidechse lieferten drei Fütterungsversuche, deren Anordnung ich nachstehend wiedergebe:

*L. muralis* iuv. Nr. 17, gefangen 30. Juli 1918 bei Madrid, gefüttert mit 109 Nymphen, die fast alle stark mit *K. bicapsulatus* infiziert waren. Die Nymphen entstammten Muttertieren, die teils in der Nacht 15./16. Juli, teils in der Nacht 17./18. Juli an einer infizierten Eidechse, dann in der Nacht 25./26. Juli an einer nicht infizierten Eidechse gesogen und darauf die infizierten Eier abgelegt hatten. Am 5. August wurden die reifen Nymphen alle gleichzeitig mit einer nicht infizierten Eidechse zusammengebracht und an den folgenden Tagen diejenigen, die bluterfüllt vorgefunden wurden, verfüttert. Die Fütterungen verteilten sich folgendermaßen:

6. August 7 h nachm.:	50 Nymphen
7. „ 12 h mittags:	34 „
8. „ 5 h nachm.:	25 „

Am 9. August 11 Uhr vorm. wurde die Eidechse getötet. In diesem Tiere waren also 1, 2 und 3 Tage alte Stadien der Infektion zu erwarten.

*L. muralis iuv.* Nr. 18, gefangen in Madrid am 3. August 1918; gefüttert mit 249 Nymphen, die zwei Versuchsgruppen von Muttertieren entstammten. Das Fütterungsmaterial wurde in ähnlicher Weise gewonnen, wie im vorigen Versuche angegeben. Fast alle Nymphen enthielten zahlreiche Sporocysten von *K. bicapsulatus*; ein Teil daneben in geringerer Zahl Sporocysten von *lacazei*. Die Fütterungen verteilten sich über 6 Tage wie folgt:

18. August 10 h 30' vorm.:	77 Nymphen
19. „ 10 h „	46 „
20. „ 4 h 30' nachm.:	15 „
21. „ 11 h vorm.:	32 „
22. „ 11 h „	45 „
23. „ 11 h „	34 „

Am 27. August 6 h nachm. wurde die Eidechse getötet. In diesem Tiere waren somit 4—9 Tage alte Stadien zu erwarten.

*L. muralis iuv.* Nr. 20, gefangen Anfang August in Madrid, gefüttert am 9. September 10 h 30' vorm. mit 40 bluterfüllten Nymphen, die fast sämtlich stark mit *bicapsulatus*-Cysten infiziert waren. Diese Eidechse wurde am 15. September 10 h 30' vorm. getötet, sie konnte also lediglich 6 Tage alte Stadien enthalten.

Aus den obigen Fütterungsversuchen ergab sich, daß der Mitteldarm der Eidechse in seiner ganzen Länge für den Übertritt der Sporozoiten in die Blutbahn in Betracht kommt; alle übrigen Teile des Verdauungssystems spielen dabei keine Rolle. Untersuchen wir die histologischen Verhältnisse des Mitteldarms, so finden wir, daß die Schleimhaut zahlreiche Längsfalten bildet, die im vorderen Teile sehr hoch sind und nach hinten niedriger werden. Unter dem Cylinderepithel erstreckt sich eine Bindegewebsschicht, in die ein weitmaschiges Netz von Muskelfasern eingelagert ist. Das Bindegewebe ist von zahlreichen Blutkapillaren und Lymphspalten durchzogen. In der Tiefe sind die beiden Wände der Falte meist durch größere Lymphräume voneinander getrennt. Einen wichtigen Punkt bilden die Lymphocyten. Ihre Menge ist je nach dem Ernährungszustande der Eidechse sehr verschieden. Sie finden sich vereinzelt

überall in der Bindegewebsschicht der Mucosa und in den Spalt-räumen. Stellenweise beobachtet man größere Ansammlungen, die man als Lymphknötchen bezeichnen kann. Diese Knötchen liegen meist am Grunde der Falten (teilweise in der Submucosa), doch findet man sie auch höher in den Falten selbst eingelagert.

In den Mitteldarm münden dicht hinter dem Magen nebeneinander die Gallen- und Pancreasgänge. In diesen Gängen habe ich keine *Karyolysus*-Sporozoitcn gefunden. Dagegen habe ich bei *L. m. i.* 17 eine Anzahl innerhalb des Cylinderepithels des Mitteldarms angetroffen. Diese Sporozoitcn waren sämtlich senkrecht zum Epithel, mit dem die Reservestoffvakuole tragenden Vorderende nach der Basis hin gerichtet; ein Beweis, daß sie innerhalb des Epithels nicht verweilen, sondern es auf dem kürzesten Wege durchwandern. Ob diese Wanderung durch das Innere der Cylinderzellen oder zwischen ihnen erfolgt, ist schwer zu entscheiden. Die von mir gesehencn Bilder sprechen teils für die eine, teils für die andere Möglichkeit, weshalb ich glaube, daß beide Wege eingeschlagen, beziehungsweise miteinander verbunden werden können.

Der einzige Befund, der meines Wissens hier zum Vergleich herangezogen werden kann, ist der von MOROFF (1907) bei *Adelea sonula*, einer Art, die im Fettkörper der Larven des Käfers *Blaps mortisaga* schmarotzt, deren Sporozoitcn also bei neuen Infektionen das Darmepithel durchwandern müssen. Wie MOROFF nach experimenteller Infektion beobachtete, finden sich auch in diesem Falle die Sporozoitcn teils innerhalb der Epithelzellen, teils zwischen ihnen. Bei *Haemogregarina stepanowi*, deren Sporozoitcn gleichfalls die Darmwand des Egels *Placobdella catenigera* durchwandern (REICHENOW 1910, p. 285), habe ich in den seltenen Fällen, in denen ich sie innerhalb des Epithels angetroffen habe, über ihren Sitz nichts Sicheres feststellen können.

Wenn die Sporozoitcn von *Karyolysus* die Epithelschicht des Eidechsendarms durchdrungen haben, gelangen sie zum Teil unmittelbar in eine Blutkapillare und werden von dem Blutstrom fortgetragen. Die übrigen durchwandern das Bindegewebe der Schleimhautfalten, bis der Zufall sie gleichfalls in ein Blutgefäß führt oder bis sie von einem Lymphocyten aufgenommen werden. Solche frei in dem Bindegewebe verstreuten Sporozoitcn habe ich bei *L. m. i.* 17 sehr zahlreich gefunden. Am häufigsten aber beobachtet man die Sporozoitcn im Innern von Lymphocyten. Insbesondere die Lymphknötchen wirken gleichsam als Fallen; in ihnen habe ich oft mehrere Parasiten dicht nebeneinander getroffen (Fig. 67). Die Einverleibung

durch die Lymphocyten hat zur Folge, daß man die Sporozoiten noch mehrere Tage nach der Verfütterung der Cysten in der Schleimhaut nachweisen kann. Auch bei *L. m. i.* 18, also vier Tage nach der letzten Cystenfütterung, habe ich zahlreiche Sporozoiten in den Mitteldarmfalten gesehen; dagegen habe ich bei *L. m. i.* 20 — 6 Tage nach der Fütterung — dort keine mehr finden können. Es ist besonders bemerkenswert, daß die Lymphocyten die von ihnen aufgenommenen Parasiten in keiner Weise schädigen. In allen Fällen, auch bei *L. m. i.* 18, bei der also die Sporozoiten sicher schon mehrere Tage innerhalb der Lymphocyten lagen, waren sie von völlig normalem Aussehen (vgl. Fig. 67). Wenn also die Parasiten später aus den Darmwänden verschwinden, so folgt daraus, daß die infizierten Lymphocyten allmählich abwandern.

Es wurde schon gesagt, daß die Sporozoiten an beliebigen Stellen des ganzen Mitteldarmes das Epithel durchwandern können. Immerhin sind sie an bestimmten Punkten besonders zahlreich anzutreffen, nämlich am Anfang des Mitteldarms, ferner dort, wo er am Ende des Pancreas eine scharfe Biegung macht und dort, wo er in den Enddarm übergeht. Diese Befunde sind leicht zu erklären. Die am Anfang des Mitteldarmes das Epithel durchdringenden Sporozoiten stammen offenbar aus Sporocysten, die sich bereits im Magen geöffnet haben, die anderen beiden Stellen aber sind solche, an denen der Darminhalt eine besonders starke Stauung erfährt.

Wenn auch bei jeder Fütterung der Eidechsen viele Tausende von Sporozoiten in die Verdauungsorgane gelangt sind, so ist doch der Mitteldarm von über 1 cm Länge mit seinen Falten ein gewaltiges Gebiet, über das sie sich verteilen. Man muß daher in den Schnittpräparaten gewöhnlich mehrere Minuten suchen, bis man auf Sporozoiten stößt. Dabei fällt es dann auf, daß man regelmäßig mehrere Parasiten nahe beieinander, teils auf dem gleichen Schnitte, teils an derselben Stelle der Nachbarschnitte findet. Diese Tatsache ist wohl nur so zu erklären, daß die aus einer Cyste freiwerdenden Sporozoiten nicht im Darminhalt verweilen, sondern schnell in die Mucosa eindringen. Infolgedessen bleiben sie einander ziemlich nahe. Im Gegensatz zu dieser Annahme hat MOROFF bei *Adelea zonula* festgestellt, daß die aus der Cyste ausgeschlüpften Sporozoiten 12—15 Stunden frei im Darne verweilen.

Die Sporozoiten im Epithel (Fig. 66) und im Bindegewebe, sowie diejenigen in den Lymphocyten (Fig. 67) sind an Größe alle noch denen in den Sporocysten gleich. Auch im Aussehen beobachtet man keine wesentlichen Abweichungen. In vielen Fällen findet man



neben der großen Reservestoffvakuole eine oder zwei kleinere, die sich vielleicht von ersterer abgetrennt haben. Der Kern zeigt stets deutlich die 4 runden Chromatinkörner; bemerkenswert ist, daß jetzt fast bei allen der Binnenkörper (Fig. 66 b) deutlich nachzuweisen ist.

### 9. Die Ausbreitung der *Karyolysus*-Infektion in der Eidechse.

Die nach der Durchwanderung des Darmepithels in die Blutkapillaren übergetretenen Sporozoiten gelangen mit dem Pfortaderkreislauf in die Leber. Denselben Weg nehmen wohl — wenigstens zum großen Teil — auch die in Lymphocyten eingeschlossenen Keime, indem ihre Wirtszellen in die Blutbahn überwandern. Andere gelangen vielleicht durch die Lymphbahnen dorthin. In den Lymphbahnen, die vom Darne ausgehend das Pancreas durchziehen, habe ich häufig in Lymphocyten eingeschlossene Sporozoiten beobachtet. Bei den engen Beziehungen des Pankreas zur Leber vermute ich, daß diese Lymphbahnen sich in die Leber fortsetzen. Auch in Lymphknötchen der Leber habe ich stellenweise Sporozoitenansammlungen gesehen. Im übrigen kamen bei *L. m. i. 17* — dem Versuchstier mit 1 bis 3 tägiger Infektion — in den Blutkapillaren der Leber ziemlich zahlreiche Sporozoiten, keine dagegen in anderen Organen zur Beobachtung. Besonders die Niere habe ich auf Schnittpräparaten eingehend, aber erfolglos untersucht.

Die Sporozoiten in der Leber von *L. m. i. 17* waren nur ausnahmsweise frei in den Blutkapillaren zu finden; manche befanden sich in Lymphocyten, die große Mehrzahl aber war in gewissen pigmentierten Zellen eingeschlossen, den sog. KUPFFER'schen Sternzellen.

Über diese Zellen, die bei Amphibien, Sauropsiden und Säugtieren in Leber und Milz beobachtet worden sind, gibt es ein ziemlich umfangreiches Schrifttum, das man bei OPPEL (1900, S. 987) zusammengestellt findet. Die wichtigste Arbeit ist die von KUPFFER (1899), dessen Ausführungen neuerdings von KYES (1915) im wesentlichen bestätigt und in einigen Punkten ergänzt worden sind. Während in den größeren Gefäßen der Leber die Wände lediglich aus den typischen platten Endothelzellen bestehen, findet sich in den Kapillaren neben diesen in geringerer Zahl eine zweite Zellform, die weit in das Lumen vorgewölbt ist und einen runden, bläschenförmigen Kern besitzt (Fig. 75). Diese Zellen hat KUPFFER unter dem Namen Sternzellen beschrieben. In ihnen findet man

meist braune Pigmentkörner in sehr verschiedener Menge und häufig aufgenommene Erythrocyten (Fig. 76 E). Die Pigmente entstehen durch die Verdauung der Erythrocyten, eine Tatsache, auf die wohl zuerst LABBÉ (1894) hingewiesen hat. Die Analogie dieser Zellen mit den Darmepithelzellen der Milben springt in die Augen; und wir können uns vorstellen, daß Parasiten, die in einem Wirte eine Widerstandskraft gegen derartige Zellen erworben haben, bereits günstige Vorbedingungen für die Anpassung an den zweiten Wirt mitbringen. Die Phagocytose der Blutkörper ist offenbar die wichtigste, aber nicht die einzige Aufgabe der Sternzellen. Sie wirken als eine Art Reusenapparat, der den Blutstrom von allerlei mitgeführten Fremdkörpern reinigt. Beispielsweise findet man Karmin oder Zinnober, das man in die Blutbahn eingespritzt hat, in diesen Zellen gespeichert.

Die obigen kurzen Hinweise genügen, um uns verständlich zu machen, warum wir die in den Pfortaderkreislauf geratenen Sporozoiten gerade in den Sternzellen wiederfinden und wie es kommt, daß sie alle — oder fast alle — bereits in der Leber festgehalten werden. Die Parasiten gelangen offenbar rein passiv in die Zellen; um so bemerkenswerter ist es, daß sie auch durch diese — ebenso wie durch die Lymphocyten — keinerlei Schädigung erfahren. Wir werden weiter unten sehen, daß spätere Entwicklungsstadien von *Karyolysus* nicht die gleiche Widerstandskraft gegen die Verdauungstätigkeit der Sternzellen besitzen.

Die in den KUPFFER'schen Zellen eingeschlossenen Sporozoiten gleichen an Größe und Aussehen denen, die wir in der Mucosa des Mitteldarms beobachtet haben (Fig. 75). Sie verharren in den Zellen mehrere Tage, nehmen aber während dieser Zeit nicht an Größe zu. Bei *L. m. i.* 17 habe ich nur diese unveränderten Sporozoiten gefunden. Auch in der Leber von *L. m. i.* 20 — also 6 Tage nach der Fütterung — zeigte ein großer Teil der Sporozoiten noch das gleiche Bild; andere dagegen hatten die Sternzellen verlassen und sie mit einer der typischen flachen Endothelzellen vertauscht. Hier hatten sie sich in eine kürzere und breitere Ruheform verwandelt und zu wachsen begonnen. In Fig. 68 habe ich eines der am weitesten vorgeschrittenen Stadien dargestellt, die ich in der genannten Eidechse gefunden habe. Die Wirtszelle zeigt nicht ihre typische Gestalt, da das Bild einem Zupfpräparat entstammt. Im Protoplasma des Parasiten finden wir den Reservestoffkörper in eine Anzahl Vakuolen zerteilt. Der Kern ist jetzt deutlich bläschenförmig, der Binnenkörper stark herangewachsen, die Vierzahl der Chromatin-

einheiten ist nach wie vor erhalten. Die Chromatingebilde lassen jetzt bereits ihre Zusammensetzung aus zahlreichen dichtgedrängten Körnchen erkennen und zeigen im Zusammenhang damit statt der rundlichen eine etwa würfelförmige Gestalt.

Das Eindringen des Sporozoiten in eine Endothelzelle ist der springende Punkt bei der Entwicklung der *Karyolysus*-Arten in der Eidechse. In der Endothelzelle erfolgt Wachstum und Schizogonie, und die freiwerdenden Merozoiten wandern wieder in neue Endothelzellen ein. Abgesehen von einigen Ausnahmen, auf die wir später eingehen werden, spielt sich die ganze Entwicklung von *Karyolysus* im Endothel der Blutgefäße ab und erst die geschlechtlich differenzierten Merozoiten wählen zu ihrer Wirtszelle einen Erythrocyten. Wir sehen, ebenso wie in der Milbe bewahrt *Karyolysus* auch in der Eidechse den allgemeinen Coccidiencharakter des Parasitismus in epithelialen Geweben. Auf die phylogenetischen und anderen Gesichtspunkte, die sich aus dieser Erkenntnis ergeben, werde ich im zweiten und dritten Teile der Arbeit näher einzugehen haben.

Die weitere Entwicklung der Sporozoiten können wir in *L. m. i.* 18 verfolgen, in der wir bis zu 9 Tagen alte Stadien antreffen. Nachdem die Sporozoiten 5 bis 6 Tage gezügert haben, ehe sie mit dem ersten Schritt zur weiteren Entwicklung beginnen, überrascht es, daß nunmehr Wachstum und Schizogonie mit großer Geschwindigkeit erfolgt. Wir finden in der Leber von *L. m. i.* 18 neben den aus *L. m. i.* 17 und 20 beschriebenen Sporozoiten alle Stadien des Wachstums und der Schizogonie bis zur fertigen Ausbildung der Merozoiten. Entsprechend der großen Zahl an diese Eidechse verfütterter Milben ist die *Karyolysus*-Infektion sehr stark. In der nebenstehenden Tabelle habe ich 100 Entwicklungsstadien zusammengestellt, so wie ich sie bei der Durchsicht von Leberschnitten nacheinander gefunden habe.

Als „einkernige Cysten“ habe ich dort alle die Parasiten bezeichnet, die — wie Fig. 68 zeigt — bereits die breite Ruheform angenommen haben, wenngleich bei diesen jüngsten Stadien noch keine Membran nachzuweisen ist. Während des weiteren Wachstums dieser Formen nimmt der Binnenkörper sehr erheblich an Größe zu, während in den Chromatinverhältnissen keine Veränderung eintritt (Fig. 69). Bereits nach einer mäßigen Größenzunahme der Parasiten setzt die erste Kernteilung ein, bei der — wie bei der Sporogonie — auch der Binnenkörper durchschnürt wird (Fig. 79). Vergleichen wir dieses Bild mit den reifen Schizonten (Fig. 81), so finden wir daß das Wachstum vor Beginn der Kernteilungen verschwindend ist

im Verhältnis zu der riesigen Vergrößerung, die der Schizont während der Kernvermehrung erfährt.

Leber von *Lacerta muralis iuv.* Nr. 18.

Cysten	Im Ganzen	Von diesen stehen am Ende der Kernvermehrung	Von diesen haben Merozoiten ausgebildet
<b>Einkernig</b>	11	—	—
I. Teilungsperiode (2 Kerne)	3	—	—
II. Teilungsperiode (4 Kerne)	8	—	—
III. Teilungsperiode (5—8 Kerne)	7	2	1
IV. Teilungsperiode (9—16 Kerne)	20	3	2
V. Teilungsperiode (17—32 Kerne)	20	3	—
VI. Teilungsperiode (33—64 Kerne)	13	4	2
VII. Teilungsperiode (65—128 Kerne)	18	10	1
	100	22	6

Leber von *Lacerta muralis iuv.* Nr. 2.

Cysten	Im Ganzen	Von diesen stehen am Ende der Kernvermehrung	Von diesen haben Merozoiten ausgebildet
<b>Einkernig</b>	12	—	—
I. Teilungsperiode (2 Kerne)	3	—	—
II. Teilungsperiode (4 Kerne)	2	—	—
III. Teilungsperiode (5—8 Kerne)	3	—	—
IV. Teilungsperiode (9—16 Kerne)	11	8	8
V. Teilungsperiode (17—32 Kerne)	22	19	17
VI. Teilungsperiode (33—64 Kerne)	32	28	23
VII. Teilungsperiode (65—128 Kerne)	14	14	12
VIII. Teilungsperiode (über 128 Kerne)	1	1	1
	100	70	61

Schon vor Beginn der Kernteilungen hat sich der Schizont mit einer Membran umgeben, die sehr bald so kräftig wird, daß eine Färbung der Cysten in Zupfpräparaten auch nach langer Einwirkung des Farbstoffes nur unvollkommen gelingt. Auf Schnittpräparaten erhält man zwar gute Färbungen, die Konservierung ist dort aber nicht so gut, wie dies auf den oben geschilderten Stadien der Sporogonie zu erzielen war. Was man bei den Kernteilungen der Schizogonie beobachten kann, entspricht dem bereits bei *K. lacertae* dargestellten. Offenbar stimmen die Chromatinverhältnisse mit denen bei den Sporogonieteilungen völlig überein. Ich verzichte daher auf eine nähere Beschreibung und erwähne lediglich, daß die Beständigkeit des Binnenkörpers auch während der Schizogonie dauernd gewahrt bleibt.

Die Zahl der zur Ausbildung kommenden Merozoiten und im Zusammenhang damit die Größe der reifen Schizonten ist ganz außerordentlich verschieden. Die geringste von mir beobachtete Merozoitenzahl betrug 8 (vgl. Fig. 80), die größte 188; von der Cyste, die diese Anzahl beherbergt, stellt Fig. 81 einen Durchschnitt dar. Aus der Tabelle von *L. m. i.* 18 entnehmen wir die bemerkenswerte Tatsache, daß diese große Verschiedenheit bereits zwischen den aus den Sporozoiten hervorgehenden Schizonten auftritt, daß sie also in keinem Zusammenhange mit dem Alter der Infektion steht. Wenn ich behaupte, das alle in dieser Eidechse vorhandenen Schizogoniestadien noch von den Sporozoiten herzuleiten sind, so schließe ich dies aus dem völligen Fehlen freier Merozoiten, die von den zahlreich in den Präparaten vorhandenen Sporozoiten leicht durch das Fehlen des Reservestoffkörpers zu unterscheiden wären.

Hier wird man einwerfen, wie es zu erklären sei, daß die in geringer Zahl — etwa 8—16 — zur Ausbildung gelangten Merozoiten sich nicht längst voneinander getrennt haben, während in gleichaltrigen Schizonten ein erheblich stärkeres Wachstum und die Entstehung von über 100 Merozoiten vor sich geht. Die Erklärung liegt in der Tatsache, daß die Merozoiten nach ihrer Ausbildung noch lange Zeit in der Cystenhülle vereinigt bleiben. Sie leben hier offenbar hauptsächlich auf Kosten des Restkörpers, der anfangs von erheblicher Größe ist und der allmählich aufgebraucht wird. Dabei können sie bis zu einem gewissen Grade heranwachsen. Auf die Größenunterschiede zwischen den Merozoiten werden wir im nächsten Abschnitt zurückzukommen haben.

Diese Neigung der Merozoiten zu längerem Aufenthalt in der Muttercyste, auf die ich auch bei *K. lacertae* hingewiesen habe, ist nicht etwa eine Besonderheit von *Karyolysus*, sie ist vielmehr bei den Coccidien ziemlich allgemein verbreitet. Bei *Barrouxia schneideri* sind SCHELLACK und ich besonders darauf eingegangen. Betrachten wir die Verhältnisse bei *K. bicapsulatus*, so finden wir in *L. m. i.* 18 in der Tabelle allerdings nur 6 Proz. reifer Cysten; hier sind eben erst wenige Schizonten am Ende ihrer Entwicklung angelangt. Ein ganz anderes Bild tritt uns entgegen, wenn wir die darunter stehende Tabelle von einer Eidechse mit weit vorgeschrittener Infektion zum Vergleich heranziehen. *L. m. i.* 2 wurde etwa 14 Tage nach dem ersten Auftreten intraglobulärer Formen im Schwanzblute konserviert; die Infektion in diesem Tiere ist daher ungefähr 2 Monate alt. Hier betragen die Cysten mit ausgebildeten Merozoiten nicht weniger als 61 Proz. aller Wachstumsstadien. Daraus geht hervor, daß die

Merozoiten einen längeren Zeitraum in der Muttercyste vereinigt bleiben, als wie die gesamte Entwicklung vom Merozoiten bis zur reifen Cyste erfordert.

Ich habe weiter oben besonderen Nachdruck auf den Umstand gelegt, daß das hauptsächlichste Wachstum des Schizonten erst nach Beginn der Kernvermehrung erfolgt. Im Gegensatz hierzu äußert sich SCHAUDINN in seiner Übersicht des Zeugungskreises von *Eimeria schubergi* (Arbeiten, p. 218) folgendermaßen: Der Sporozoit „wächst, nachdem er in eine Darmepithelzelle sich eingenistet hat, zu einer kugeligen Zelle, dem ausgebildeten Coccidium, heran. Am Ende ihres vegetativen Lebens zerfällt die erwachsene Coccidie, nachdem sich ihr Kern durch wiederholte Zweiteilung vermehrt hat, in eine verschieden große Anzahl von Teilstücken . . .“ Mit dem Zeugungskreis dieser Art ist auch die Vorstellung von dem „erwachsenen Coccidium“ in alle Lehr- und Handbücher übergegangen. Spätere Untersucher der Entwicklung von Coccidien haben dann wiederholt darauf aufmerksam gemacht, daß bei den ihnen vorliegenden Arten noch während der Kernvermehrung ein mehr oder weniger erhebliches Wachstum erfolgt (vgl. hierüber die Bemerkungen bei SCHELLACK u. REICHENOW (1913, p. 47) und bei LÉGER u. DUBOSCQ (1917 a). Tatsächlich findet sich wohl bei keinem einzigen Coccidium als Regel ein Wachstum des Schizonten vor Beginn der Kernteilungen bis zu seiner endgültigen Größe. Auch bei *Eimeria schubergi* hat SCHAUDINN selbst Kernvermehrungen bei noch wenig herangewachsenen Keimen beobachtet (vgl. seine Fig. 17–19) und er hat wohl lediglich vergessen, diese Stadien auch in der Übersicht des Zeugungskreises zu erwähnen.

Die Bedeutung des hier behandelten Punktes leuchtet uns sofort ein, wenn wir nach dem Vorgange DOFLEIN's (Lehrbuch, 1916, p. 244) ein bestimmtes Entwicklungsstadium als „das Coccidium“ bezeichnen wollen, damit nicht, wie der genannte Forscher sich treffend ausdrückt, „vor lauter Stadien das Tier selbst verschwindet“. DOFLEIN sieht nun im Anschluß an die erwähnte SCHAUDINN'sche Darstellung „das Coccidium“ in der unbeweglichen ovalen oder kugeligen Zelle, als die uns die verschiedenen Arten unmittelbar vor Beginn der Kernvermehrung entgegentreten. Ich glaube, die Befunde bei *Karyolysus* weisen besonders deutlich darauf hin, daß diejenigen Formen, die gegenüber den anderen ständig ineinander übergehenden Entwicklungsstadien eine gewisse Beharrlichkeit bekunden und die deshalb als die Vertreter der Art zu betrachten sind, die kleinen beweglichen Würmchen, die Sporozoiten und Merozoiten, sind.

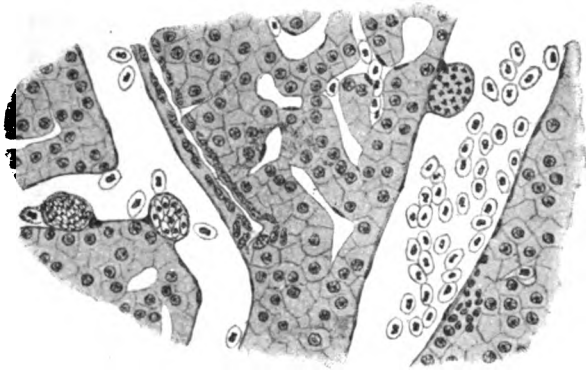
Daß die Sporozoiten in ihrer Cyste lange unverändert verharren können, ist altbekannt; die Fütterungsversuche mit *Karyolysus* haben uns aber gezeigt, daß sie auch nach dem Ausschwärmen und nach dem Eintreffen an ihrem Bestimmungsorte noch tagelang ihre Größe und Gestalt bewahren. Ein ähnliches Verhalten haben wir bei den Merozoiten innerhalb der Cystenhülle festgestellt; ob auch sie nach dem Verlassen der Hülle noch längere Zeit unverändert bleiben, ist schwer zu entscheiden; gegen ein längeres freies Leben spricht ihre geringere Widerstandskraft gegenüber den Phagocyten der Eidechse, worauf wir später eingehen werden. Am ausgesprochensten zeigt sich die Fähigkeit der Merozoiten, lange Zeit unverändert zu verharren, dann, wenn sie uns als geschlechtlich differenzierte Formen entgegentreten. Die Macrogameten und Microgametocyten, die innerhalb der Erythrocyten mindestens monatelang erhalten bleiben, bewahren dauernd den würmchenförmigen Charakter der Merozoiten; in dieser Form begegnen sie uns ja auch noch im Darne der Milbe.

Im Gegensatz zu der Beständigkeit der würmchenförmigen Parasiten gehen die Veränderungen, sobald jene sich in das unbewegliche Schizontenstadium umgewandelt haben, mit großer Geschwindigkeit vor sich. Die beiden Tabellen auf S. 257 zeigen übereinstimmend, daß die einkernigen Schizonten nur einen geringen Prozentsatz aller Entwicklungsstadien darstellen, daß sich hier also kein Dauerzustand findet und daß das Wachstum dieser Formen lediglich als Einleitung der Kernvermehrung zu betrachten ist. Der Vergleich der Verhältnisse in *L. m. i.* 18 und 20 lehrt uns, daß der ganze Schizogonievorgang sich in dem kurzen Zeitraum von 3—4 Tagen abspielen kann und bei der Sporogonie haben wir (bei *K. biretortus*) einen noch schnelleren Verlauf kennen gelernt.

Im Zusammenhang mit der Entwicklungsgeschwindigkeit sei noch auf den besonders geringen Prozentsatz der 2—8 kernigen Schizonten in beiden Tabellen aufmerksam gemacht. Es geht daraus hervor, daß die ersten Kernteilungen schneller aufeinanderfolgen, als die späteren.

Der endotheliale Sitz der Schizonten kommt nur dort mit voller Klarheit zum Ausdruck, wo wir Entwicklungsstadien in größeren Gefäßen finden. Das Stück eines Leberschnittes von *L. m. i.* 2, das ich in Textfigur P wiedergegeben habe, zeigt zwei solcher Gefäße längsgetroffen. In dem linken sehen wir zwei reife Cysten mit Merozoiten, in dem rechten einen vielkernigen Schizonten in der Gefäßwand sitzen. Die Parasiten wölben sich mit samt ihrer Wirtszelle, die sie wie eine dünne Haut umspannt, weit in das Gefäßlumen vor.

Je größer die Gefäße sind, um so seltener findet man in ihrer Wand *Karyolysus*-Schizonten, und es herrschen dann auch die jüngeren Stadien vor. In der Pfortader habe ich überhaupt keine Entwicklungsstadien beobachtet. Dagegen findet man die Stadien der Schizogonie besonders häufig in den Kapillaren. Da sie hier meist das ganze Lumen ausfüllen, so ist es im einzelnen Falle oft schwer zu entscheiden, ob sie in der Kapillarwand stecken oder mit samt ihrer Wirtszelle — die in Schnittpräparaten stets nachzuweisen ist — frei im Lumen liegen.



Textfig. P. Leberschnitt von einer Manereidechse mit zwei Blutgefäßen, deren Endothel Schizogoniestadien von *Karyolysus* enthält. Vergr. 300.

Es ist zweifellos, daß ein großer Teil der in den Blutkapillaren befindlichen Stadien durch den Blutstrom dorthingetragen und infolge der Enge des Gefäßes dort festgehalten ist. Es läßt sich nämlich nachweisen, daß manche der infizierten Endothelzellen sich von der Gefäßwand loslösen. Man findet gelegentlich solche Endothelzellen, nicht nur mit ganz oder fast reifen Cysten, sondern auch mit noch einkernigen Schizonten in den Gefäßen frei zwischen den Blutkörperchen. Wenn wir in der Figur betrachten, wie die Parasiten als ein Hindernis für die Blutzirkulation weit in das Gefäßlumen hineinragen, so können wir uns leicht vorstellen, daß bei dieser Ablösung der Blutdruck eine wesentliche Rolle spielen wird. Diese Kraft wird um so wirksamer sein, je größer das Gefäß und je stärker dementsprechend der Blutdruck ist.

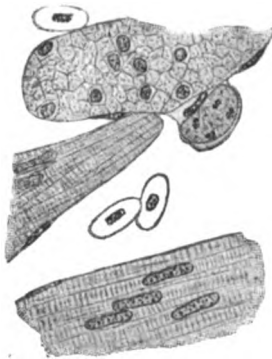
In diesen Vorgängen erkennen wir den wichtigsten Weg, der zur Ausbreitung des *Karyolysus* durch den ganzen Eidechsenkörper führt. Die aus den Cysten ausschwärmenden Merozoiten spielen hierbei zweifellos eine wesentlich geringere Rolle, da sie, wie



schon oben bemerkt, wegen der ihnen von den Phagoocyten drohenden Gefahr offenbar nicht auf ein langes extrazelluläres Leben eingerichtet sind. Man findet sie auch, selbst bei starken Infektionen, nur sehr selten frei im strömenden Blute.

Es erhebt sich hier die Frage, ob nicht die Sporozoiten, für die ja die betreffs der Merozoiten geltendgemachten Einschränkungen nicht bestehen, die Infektion bereits über die Leber hinaustragen können. Wir können vermuten, daß die Sporozoiten nicht alle schon in der Leber zur Ruhe kommen, besonders da sie ja offenbar ohne Schwierigkeiten aus den Sternzellen, von denen sie bei ihrer Fahrt im Blutstrom durch das Kapillarsystem der Leber aufgenommen werden, wieder auswandern können. Das Blut, das das Kapillarsystem der Leber durchflossen hat, sammelt sich in der Vena hepatica und wird durch die Cava inferior dem Herzen zugeführt. Dort haben wir also zunächst nach weiteren Parasiten zu suchen; und wirklich habe ich bei *L. m. i.* 18 in der Herzkammer — dagegen nicht in den Vorkammern — zahlreiche Entwicklungsstadien angetroffen.

Die Herzkammer der Eidechse wird in ihrem peripheren Teile von einem sehr ausgedehnten schwammartigen Gerüst von Muskelbündeln zusammengesetzt, dessen kapillare Zwischenräume Fortsetzungen des zentralen Kammerraumes darstellen. In dem Endothel, das diese Spalträume zwischen den Muskelbündeln auskleidet, habe ich die Schizogoniestadien gefunden. In der Textfig. Q sehen wir zwei Muskelbündel annähernd längs und ein drittes quer durchschnitten; in dem



Textfig. Q.

Textfig. Q. Schnitt durch ein Stück Herzkammerwand einer Mauereidechse. Das die Kapillarräume zwischen den Muskelbündeln auskleidende Endothel enthält einen vierkernigen *Karyolysus*-Schizonten.

Vergr. 625.

Endothel, das letzteres umhüllt, enthält eine Zelle einen vierkernigen Schizonten. Es ist sehr bemerkenswert, daß hier durchweg jugendliche Stadien zur Beobachtung kommen. Die meisten sind einkernig, nicht selten finden sich zwei- und vierkernige, spärlicher achtkernige. Es ist klar, daß hier durch die lebhaft bewegte Blutbewegung die Schizonten verhältnismäßig frühzeitig losgerissen werden. Stellen, an denen solche freien Schizonten festgehalten werden — wie in den Kapillaren der Organe — finden sich in der

Herzkammer aber nicht, denn die Spalträume verändern im Zusammenhang mit den rhythmischen Muskelkontraktionen ihr Volumen ständig in erheblichem Maße. Ich habe daher bei der Durchsicht etwa der halben Herzkammer auf Schnitten nur einmal einen älteren Schizonten angetroffen. Dieser, der etwa 100 Kerne enthielt, saß ganz in der Tiefe des Muskelgerüsts, dicht unter dem Epicard, also an einer Stelle, an der die Blutbewegung den geringsten Einfluß auf die infizierte Endothelzelle ausüben kann.

Der Umstand, daß wir in den Vorkammern keine Entwicklungsstadien finden, erklärt sich aus der schwachen Entwicklung des Muskelgerüsts in diesen dünnwandigen Organen, sowie daraus, daß dort der Blutwechsel viel lebhafter erfolgt; denn bei jeder Kontraktion der Vorkammer wird annähernd die ganze Blutmenge herausgepreßt.

Natürlich werden auch im Herzen noch nicht alle Sporoziten zur Ruhe kommen. Diejenigen die mit dem Blutstrom weiterwandern, verteilen sich nun aber derart durch den ganzen Körper, daß wir trotz der starken Infektion nicht mehr damit rechnen können, sie irgendwo anzutreffen. Anders steht es mit den Schizonten, die sich im Herzen oder an sonstigen Stellen von der Gefäßwand losgelöst haben. Von ihnen müssen wir erwarten, daß sie sich an Orten im Eidechsenkörper, an denen ausgedehnte Kapillarsysteme vorhanden sind, ansammeln. Ich habe bei *L. m. s.* 18 von weiteren Organen noch Niere und Lunge untersucht.

Sehr lehrreich sind die Verhältnisse, die wir bei diesem Versuchstier in der Niere beobachten. Mit Ausnahme eines einkernigen Schizonten, den ich mit seiner Endothelzelle frei in einem größeren Nierengefäß angetroffen habe, sitzen dort alle Entwicklungsstadien in den Kapillaren. In keinem Falle ist ein Festsitzen in der Endothelwand nachzuweisen. Es handelt sich offenbar durchweg um Stadien, die erst als Schizonten in das Kapillarsystem der Niere hineingeschwemmt worden sind. Demgemäß finden wir fast ausschließlich ältere Schizonten; einkernige sind selten, und unveränderte Sporoziten fehlen völlig. Im Anschluß hieran sei erwähnt, daß ich auch bei der sehr gründlichen Untersuchung des Darmes einmal in einer Kapillare der Submucosa eine etwa dreißigkernige Cyste gefunden habe. Da — wie gesagt — sonst keinerlei Weiterentwicklung der Sporoziten im Darne zur Beobachtung kommt, so handelt es sich hierbei zweifellos gleichfalls um einen nachträglich dort hingetragenen Schizonten.

Die an eine bestimmte Körperstelle geratenen Parasiten ver-

mehren sich dort später natürlich weiter. So zeigt uns beispielsweise die Niere von *L. m. i. 2* ein ganz anderes Bild, als das oben besprochene. Hier finden wir zahlreiche verstreute Merozoiten, sowie Schizonten jeden Alters, die deutlich in den Wänden der Gefäße liegen.

Sehr auffällig ist, daß ich sowohl bei *L. m. i. 18* als bei *L. m. i. 2* nur ganz vereinzelte Entwicklungsstadien in der Lunge angetroffen habe. Man könnte dies mit dem viel stärkeren Blutdruck im kleinen Kreislauf erklären, wenn nicht bei anderen *Karyolysus*-Arten — z. B. bei *K. biretortus*, auf den wir gleich noch zu sprechen kommen — gerade in der Lunge die Formen der Schizogonie besonders häufig wären. Es müssen hierbei also noch andere Umstände mitsprechen.

Wenn die *Karyolysus*-Infektion ihren Höhepunkt erreicht hat, können wir Vermehrungsstadien in mäßiger Zahl fast in jedem beliebigen Teile des Eidechsenkörpers antreffen. Bei *L. m. i. 2* z. B. habe ich spärliche Schizonten auch in Milz und Pankreas gefunden. Doch gibt es bemerkenswerte Ausnahmen. Im Gehirn, das doch durch ein besonders feines Blutkapillarsystem ausgezeichnet ist, habe ich keinen einzigen Schizonten entdecken können. Wie dieses Fehlen zu erklären ist, kann ich nicht sagen; sicher ist, daß es für den Wirt eine große Bedeutung hat, denn bei starker Infektion müßten die großen *Karyolysus*-Cysten in den Gehirnkapillaren von verhängnisvoller Wirkung sein. Auch im Knochenmark von *L. m. i. 2* habe ich keine Vermehrungsstadien beobachtet, was um so bemerkenswerter ist, als für andere Coccidienarten, wie z. B. *Haemogregarina stepanowi*, gerade dort der Sitz der Vermehrungsstadien ist.

Je älter die Infektion ist, um so zahlreicher finden sich naturgemäß die Formen der Schizogonie auch in den peripheren Teilen des Blutgefäßsystems. Man trifft sie dann nicht selten in den Präparaten, die man durch Auspressen des Blutes aus der Schwanzspitze gewonnen hat. Es leuchtet ein, daß in den die Schwanzmuskulatur durchziehenden Gefäßen die Bedingungen für die Schizogonie besonders günstige sind, denn in ihnen ist die Blutbewegung schwächer als an irgendeiner anderen Stelle im Eidechsenkörper.

Bei der bisherigen Darstellung der *Karyolysus*-Entwicklung in der Eidechse habe ich mich auf *K. bicapsulatus* beschränkt, da ich die Verhältnisse bei dieser Art am eingehendsten untersucht habe und da in den oben erörterten Punkten alle Arten große Übereinstimmungen zeigen. Um noch ein weiteres Beispiel nicht nur von einer anderen Parasiten-, sondern auch von einer anderen Wirtsart zu geben und um auch die Entwicklungsgeschichte von *K. biretortus* vollständig darzustellen, sei auch diese Art noch kurz besprochen.

*K. biretortus* tritt uns in *Lacerta viridis* gleichfalls als ein Endothelparasit des ganzen Blutgefäßsystems entgegen. Ich habe die Infektionsverhältnisse bei einer erwachsenen Eidechse mit starker Infektion von unbestimmtem Alter mit denen bei einer jungen Eidechse verglichen, welche letztere 2 Wochen nach dem ersten Erscheinen von Parasiten in den Erythrocyten des Schwanzblutes konserviert wurde. Diese junge *viridis* war 40 Tage vor dem Parasitennachweis mit 46 infizierten — aber nüchternen! — Nymphen gefüttert worden. Ob die sehr schwache Infektion dieser Eidechse auf die Fütterung zurückgeht, ist zweifelhaft (vgl. S. 248); dafür könnte sprechen, daß vier andere junge *viridis*, die am gleichen Orte und zu gleicher Zeit — 4 Tage vor der erwähnten Fütterung — gefangen wurden, dauernd parasitenfrei blieben. Die Frage ist hier von geringer Bedeutung; denn da die junge Eidechse am Tage des Fanges erst wenige Tage alt war — eine Woche vorher gab es an dem Fundorte noch keine — so müßte die Infektion unmittelbar vorher erfolgt sein.

Bei den beiden eingehend untersuchten Eidechsen stimmten die Befunde überein. Als einen Unterschied zu *bicapsulatus* habe ich schon erwähnt, daß die Stadien der Schizogonie sich am häufigsten in der Lunge finden. Des weiteren ist hervorzuheben, daß sie auch im Knochenmark vorkommen, wo ich sie besonders bei der erwachsenen *viridis* sehr zahlreich angetroffen habe. Im übrigen habe ich die Schizonten weder in Niere, Leber, Milz, Pankreas, noch im Herzen vermißt. Fügen wir hier an, daß LAVERAN u. PETTIT (1908), die in den von ihnen untersuchten *L. viridis* zweifellos *K. biretortus* vor sich gehabt haben, wengleich sie die Selbständigkeit der Art nicht erkannten (näheres hierüber im II. Teil), betreffs des Vorkommens von Vermehrungsstadien folgendes angeben: Bei drei *L. viridis* wurde Schizogonie dreimal in der Leber, zweimal in Niere und Lunge, keinmal in Milz und Knochenmark gefunden.

Im Kerne der Merozoiten und einkernigen Schizonten von *K. biretortus* (Fig. 82—84) ist ebensowenig wie bei den Sporozoiten die Zahl der Chromosomen erkennbar — im Gegensatz zu *bicapsulatus* — stets finden wir zahlreiche deutliche Chromatinbrocken. Dagegen habe ich während der Kernteilungen auch bei der Schizogonie die fädige Anordnung des Chromatins mehrfach deutlich gesehen, weil bei dieser Art manche Schizonten sich auch in Zupfpräparaten gut färben (Fig. 85). Die Zahl der Chromosomen läßt sich jedoch auch hier nicht mit Sicherheit ermitteln. Die Fig. 85 zeigt uns außerdem — ebenso wie Fig. 47 in meiner Arbeit über *K. lacertae* — daß

die Teilung des Binnenkörpers immer erst erfolgt, wenn die Chromosomen schon auseinander gerückt sind.

Die Zahl der Merozoiten, in die ein Schizont zerfallen kann, ist bedeutend geringer als bei *bicapsulatus*, nur ausnahmsweise beträgt sie mehr als 64. Dagegen habe ich recht häufig weniger als 8, einmal sogar nur 2 Merozoiten mit Restkörper in einer Cyste gefunden (Fig. 99). Unter den ausgebildeten, und schon unter den in Abschnürung begriffenen Merozoiten kann man zwei sehr verschiedene Formen unterscheiden. Auf die Bedeutung dieses Dimorphismus gehen wir im nächsten Abschnitte ein.

### 10. Agamogonie und Gamogonie.

Je nachdem aus einer Schizogonie Coccidien hervorgehen, die sich wieder zu Schizonten entwickeln, oder solche, die zu geschlechtlich differenzierten Formen werden, haben wir zwei verschiedene Vorgänge zu unterscheiden, für die HARTMANN die Bezeichnungen Agamogonie und Gamogonie geprägt hat. Diese Unterscheidung ist um so notwendiger, als es Coccidien gibt, bei denen bereits die entsprechenden Schizonten Verschiedenheiten aufweisen. Bei *Haemogregarina stepanowi* habe ich gezeigt, daß diejenigen Schizonten, aus denen die jungen Gametocyten hervorgehen, sich während ihrer ganzen Entwicklung deutlich von denen unterscheiden, die in ungeschlechtliche Merozoiten zerfallen. Die gleiche Beobachtung hat ROBERTSON (1910) bei *H. nicoriae* gemacht.

Ähnliche Befunde haben LÉGER u. DUBOSCQ (1910) bei *Selenococcidium intermedium* erhoben, und dies ist wohl bisher der einzige Fall dieser Art bei einem nicht blutbewohnenden Coccidium. Nicht verwechseln darf man mit der ebenerwähnten Tatsache eine andere Verschiedenheit zwischen den Schizonten oder auch den Merozoiten, die zahlreiche Coccidienuntersucher festzustellen glaubten. Dabei handelt es sich um eine geschlechtliche Differenzierung, d. h. eine Unterscheidbarkeit männlicher und weiblicher Individuen entweder schon von Anfang der Schizogonie an (*Cyclospora caryolytica*, SCHAUDINN 1902), oder aber doch mehrere Generationen vor Eintritt der Befruchtungsvorgänge (*Adelea ovata*, SIEDLECKI 1899; *Chagasella hartmanni*, CHAGAS 1910; zahlreiche „Hämogregarinen“). Diese geschlechtliche Differenzierung ist in keinem der Fälle wirklich erwiesen. Auch wo es sich nicht um die Vermengung zweier Arten handelt, wie bei *A. ovata* (vgl. SCHELLACK u. REICHENOW 1912, 1915), ist niemals der oben (S. 258) besprochene Umstand in Rechnung ge-

zogen, daß die Merozoiten lange miteinander vereinigt bleiben und dabei Größe und Gestalt verändern können. In allen Fällen, wo nach Angabe der Untersucher die Differenzierung nicht von Anfang an besteht, sondern erst im Laufe der Entwicklung auftritt, erhebt sich natürlich auch die Frage, ob nicht anstatt eines Unterschiedes zwischen männlichen und weiblichen Formen ein solcher von Agamogonie und Gamogonie vorliegt. Diese beiden kritischen Erwägungen kommen besonders in Betracht in den zahlreichen Fällen, in denen wir in der Literatur der Blutcoccidien (Hämogregarinen im alten Sinne) der Unterscheidung von Macro- und Microcysten mit entsprechenden Keimen begegnen.

Im Gegensatz zu *H. stepanowi* habe ich bei *K. lacertae* gefunden, daß sich die Unterschiede zwischen ungeschlechtlichen Merozoiten und Gametocyten erst nach der Abschnürung der Keime herausbilden. Ein Unterschied zwischen den Schizonten läßt sich nur insofern feststellen, als nach Beendigung der Kernteilungen in gleichgroßen Schizonten die Zahl der Kerne bei der Gamogonie größer ist als bei der Agamogonie. Wenden wir uns nun den Verhältnissen bei den beiden Arten zu, die uns bei der gegenwärtigen Untersuchung als Beispiele dienen.

Wenn in einem Schizonten von *K. bicapsulatus* die endgültige Zahl von Kernen gebildet ist, dann nimmt in diesen das Chromatin die charakteristische Form an, die uns schon mehrfach begegnet ist; es klumpt sich zu vier kugeligen, deutlich voneinander trennbaren Gebilden zusammen, neben denen der kleine blasse Binnenkörper nicht immer deutlich nachzuweisen ist. Die gleiche Kerngestalt behalten auch die ausgebildeten Merozoiten bei (Fig. 80, 81). Zwar findet man auch Kerne mit mehr als vier Chromatinkörnern, von denen sich dann ein Teil durch geringere Größe auszeichnet (vgl. die Figuren); eine vergleichende Betrachtung lehrt jedoch, daß diese Abweichungen nur darauf beruhen, daß die eine oder andere der Chromatineinheiten eine weniger kompakte Form angenommen hat. Derartige Kerne zeichnen nicht besondere Schizonten aus; vielmehr zeigen in allen Schizonten, bzw. Merozoitenbündeln die große Mehrzahl der Kerne den typischen Bau. Es folgt daraus, daß eine Verschiedenheit in den Chromatinverhältnissen zwischen ungeschlechtlichen Merozoiten und jungen Gametocyten nicht besteht.

Da durch die von SCHELLACK und mir teils getrennt, teils gemeinsam ausgeführten Untersuchungen zahlreicher Coccidienarten (*Adelea ovata*, *Adelina dimidiata*, *Haemogregarina stepanowi*, *Karyolysus lacertae*, *Barrouxia schneideri*, *Eimeria lacazei* und *schubergi*) zur Ge-

nüge nachgewiesen worden ist, daß eine Chromatinreduktion in den Macrogameten vor der Befruchtung in keinem Falle erfolgt<sup>1)</sup>, so haben wir wiederholt die Meinung vertreten, die Reduktion müsse bereits während derjenigen Kernteilungen vor sich gehen, die zur Bildung der jungen Gametocyten führen. Die sehr klaren Chromosomenverhältnisse bei *bicapsulatus* haben mich überzeugen müssen, daß diese Ansicht unhaltbar ist, und haben mich notwendigerweise dazu geführt — noch ehe mir die Untersuchung von DOBELL und JAMESON an *Aggregata* bekannt wurde — die Kernreduktion auf einem Stadium nach der Befruchtung zu suchen.

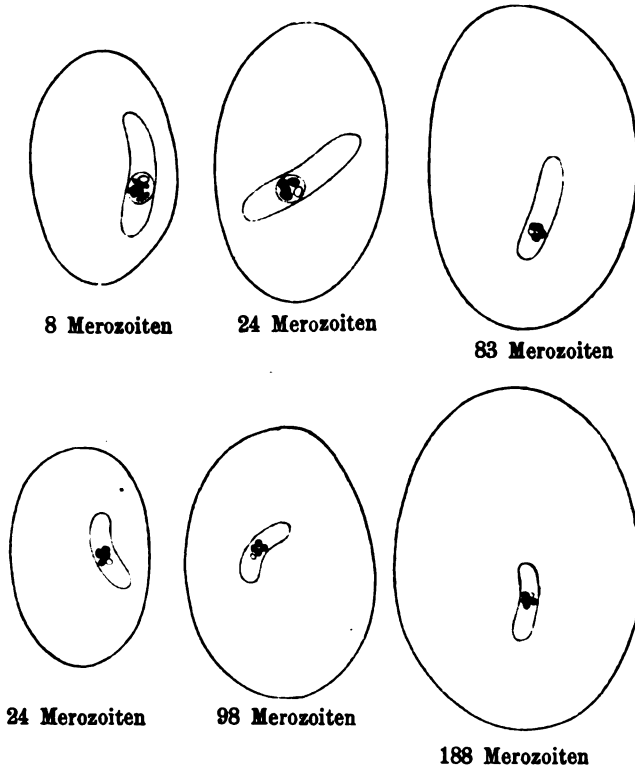
Prüfen wir nun weiter die Verschiedenheiten, die sich an den Schizonten entdecken lassen. Wenn die Zahl der Kerne in einem reifen Schizonten gering ist, dann liegen sie alle dicht unter der Oberfläche des Zellkörpers, bei sehr großer Zahl finden wir dagegen Kerne in jeder Tiefe der Zelle. Dieser Befund erklärt sich in der Weise, daß an großen Schizonten eine Zerklüftung eintritt und daß sich infolgedessen die Oberfläche spaltförmig in das Innere senkt. Bei mäßig großer Kernzahl (etwa 64) ist die Zerklüftung gering; sind 100 und mehr Kerne vorhanden, dann durchsetzt sie den ganzen Körper. Solche Bilder, die bei Coccidien selten sind (sie finden sich hauptsächlich bei *Aggregata* und verwandten Formen), erinnern sehr an die Teilungsvorgänge bei Gregarinen. Es ist klar, daß dieser Verschiedenheit zwischen kleinen und großen Schizonten keine besondere Bedeutung zukommt und daß sie eben nichts weiter als die Folge des Größenunterschiedes ist: die entstehende Kernzahl ist proportional dem Volumen; und da der größere Körper eine verhältnismäßig kleinere Oberfläche hat, so bietet diese nicht mehr genügend Platz für alle vorhandenen Kerne und muß daher durch Zerklüftung der Zelle vergrößert werden.

Die Merozoiten zeigen ebensowenig wie im Kernbau in ihrer sonstigen Gestaltung bezeichnende Unterschiede, dagegen beobachten wir eine starke Verschiedenheit in der Größe. Schon wenn sich die Keime vom Restkörper abschnüren, sind sie in verschiedenen Schizonten etwas verschieden groß. Die Unterschiede vergrößern sich aber dadurch, daß die Merozoiten zum Teil innerhalb der Cyste erheblich heranwachsen. Hierbei wird der Restkörper, der anfangs stets vorhanden ist, mehr oder weniger vollständig aufgebraucht. Diejenigen Keime, die merklich herangewachsen sind, können wir

---

<sup>1)</sup> Lediglich die von SCHAUDINN bei *Cyclospora caryolytica* beschriebenen Reduktionsteilungen sind noch unaufgeklärt und bedürfen dringend der Nachprüfung.

nun mit Bestimmtheit als ungeschlechtliche Merozoiten ansprechen, denn die geringe Größe der frisch in ein Blutkörperchen eingedrungenen jungen Gametocyten (Fig. 90) zeigt uns, daß diese, solange sie noch innerhalb der Cyste vereinigt sind, wenig oder gar nicht wachsen. Wie die in Textfig. R wiedergegebenen Merozoiten lehren, beobachten wir aber in den Cysten alle Größenübergänge, so daß eine scharfe Scheidung zwischen geschlechtlichen und ungeschlechtlichen Formen auch durch die Größe nicht möglich ist.



Textfig. R. 6 Schizogoniecysten von *K. bicapsulatus*. In jeder Cyste ist einer der Merozoiten als Beispiel ihrer Größe wiedergegeben. Vergr. 1800.

Aus dem Vergleich der sechs in Textfig. R dargestellten Cysten entnehmen wir jedoch einen anderen Unterschied zwischen Agamogonie und Gamogonie, der darin besteht, daß in etwa gleich großen Cysten die Zahl der Merozoiten bedeutend größer ist, wenn es sich um junge Gametocyten handelt. Diese Beobachtung wird dadurch bestätigt, daß solche Cysten wie die in der unteren Reihe angeordneten, die also im Verhältnis zu ihrer Größe sehr zahlreiche Merozoiten



enthalten, in der Versuchseidechse *L. m. i.* 18 — also bei einer jungen Infektion — überhaupt nicht vorkommen. Wir entnehmen daraus, daß in einem Schizonten ein oder zwei Kernteilungsperioden mehr erfolgen, wenn die Schizogonie zur Bildung von Gametocyten führt, als bei gleicher Größe auftreten, wenn ungeschlechtliche Merozoiten daraus hervorgehen. Gut stimmt hiermit überein, daß wir in den Tabellen auf S. 257 bei *L. m. i.* 18 nur sieben, bei *L. m. i.* 2 dagegen acht Teilungsperioden finden.

Wenn uns an den jungen Merozoiten eine scharfe Unterscheidung von ungeschlechtlichen und geschlechtlichen nicht möglich ist, so brauchen wir kaum noch hinzuzufügen, daß wir auch männliche und weibliche Formen anfangs nicht unterscheiden können. Alles in allem sind die hier besprochenen Verhältnisse bei *K. bicapsulatus* sehr ähnlich denen, die ich früher bei *K. lacertae* gefunden habe, nur ist hier der Unterschied zwischen ungeschlechtlichen und geschlechtlichen Formen noch geringer als bei der genannten Art; denn bei *lacertae* unterscheiden sich die herangewachsenen ungeschlechtlichen Merozoiten außer durch ihre Größe auch durch ihre breitere Gestalt, ihren lockeren Kern und ihren großen Binnenkörper von den Gametocyten (vgl. Fig. 49 u. 50 in meiner früheren Arbeit).

Sehr lehrreich ist es, wenn wir nun einen Blick auf die entsprechenden Verhältnisse bei *K. biretortus* werfen. Feststellungen über die Chromosomenzahl in den Merozoiten können wir bei dieser Art nicht machen, denn wir finden die Kerne aller Merozoiten aus zahlreichen Chromatinkörnchen zusammengesetzt. Zwar zeigen uns die Körnchen vielfach eine deutlich fädige Anordnung (Fig. 82, 87) — besonders gut nach GIEMSA-Färbung (Fig. 98, 99) —, woraus wir schließen können, daß auch hier die Chromosomen in organisierter Form vorhanden sind, doch ist eine Feststellung ihrer Zahl nicht möglich. Im Gegensatz zu den Befunden bei *bicapsulatus* können wir bei *biretortus* ungeschlechtliche Merozoiten und junge Gametocyten stets deutlich an der Körperform unterscheiden (Fig. 87 u. 89). Bei etwa gleicher Länge sind die letzteren nur etwa halb so breit wie die ersteren. Infolge dieser schlanken Gestalt ist bei den Gametocyten der Kern langgestreckt und der Binnenkörper ist derart zwischen den dichtgedrängten Chromatinkörnern verborgen, daß er bei den noch in der Cyste vereinigten Keimen meist nicht sicher nachzuweisen ist. Dagegen haben die breiten ungeschlechtlichen Merozoiten einen kreisrunden Kern, der noch nicht einmal die ganze Breite der Zelle einnimmt und an dessen Rande wir den

Binnenkörper stets leicht entdecken. Die Ähnlichkeit der jungen Gametocyten mit den Sporozoiten (Fig. 74) springt in die Augen.

Die hier angegebenen Unterschiede zwischen ungeschlechtlichen und geschlechtlichen Formen sind schon erkennbar, während die Keime sich noch in Abschnürung befinden. Die Abschnürung erfolgt, wie bei der Sporogonie, in der Richtung nach den beiden Polen der ovalen Cyste; bei sehr großer Keimzahl geht diese bipolare Anordnung in eine fächerförmige über (Fig. 86 u. 88). Bei der Entstehung ungeschlechtlicher Merozoiten bilden sich von vornherein ziemlich breite Knospen, in welche die Kerne in unveränderter Form hineintreten (Fig. 86); bei der Entstehung der Gametocyten dagegen sind die Knospen schlank und dementsprechend müssen die Kerne von Anfang an eine längliche Gestalt annehmen (Fig. 88).

Bei der Agamogonie ist die Zahl der Keime durchschnittlich geringer (2—24) als bei der Gamogonie (6—64, selten mehr). Wir finden auch bei dieser Art im letzteren Falle eine größere Keimzahl im Verhältnis zur Cystengröße, doch sind die Unterschiede geringer als bei *bicapsulatus*; eine Cyste mit 24 ungeschlechtlichen Merozoiten und eine solche mit 32 jungen Gametocyten sind etwa gleich groß.

Die Beispiele von *K. lacertae*, *bicapsulatus* und *biretortus* lehren uns, daß bei den verwandten Arten in dem Grade der Unterschiede, die sich zwischen Agamogonie und Gamogonie entdecken lassen, eine große Mannigfaltigkeit besteht. Weitere Beispiele werden wir im zweiten Teil bei der Besprechung der einzelnen *Karyolysus*-Arten kennen lernen. In welchem Umfange derartige Unterschiede bei den nicht blutbewohnenden Coccidien vorkommen, ist, wie eingangs des Abschnittes ausgeführt wurde, noch eine offene Frage. Sicher ist, daß bei verschiedenen genau untersuchten Coccidien Unterschiede zwischen geschlechtlichen und ungeschlechtlichen Merozoiten nicht nachweisbar sind, z. B. bei *Eimeria schubergi*, *Barrouxia schneideri* und *Adelea ovata*. Die allgemeine Verbreitung derartiger Verschiedenheiten bei den Blutcoccidien dürfen wir daher als eine besondere Anpassung betrachten, insofern hier die jungen Gametocyten in freie Zellen von verhältnismäßig geringer Größe einzudringen und in diesen ihren dauernden Wohnsitz zu nehmen haben.

Wenn wir uns nunmehr dem letzten Abschnitt der *Karyolysus*-Entwicklung in der Eidechse, der Infektion der Blutkörper durch die jungen Gametocyten zuwenden, so müssen wir einen wichtigen Punkt von vornherein betonen: sowohl *bicapsulatus* als *biretortus* wandern nur ausnahmsweise in einen reifen Erythrocyten ein; in der Regel befallen sie Erythroblasten oder jugendliche

Erythrocyten. Diese Zellformen sind natürlich je nach dem Grade ihrer Ausbildung von sehr mannigfaltigem Aussehen. Die jungen Erythrocyten unterscheiden sich von den reifen durch einen größeren Kern von mehr lockerem Bau; ihr Protoplasma zeigt entweder wabige Struktur (Fig. 90) oder ist je nach der Hämoglobinentwicklung mehr oder weniger homogen (Fig. 104); aber auch wenn es ganz homogen ist, nimmt es etwas Hämatoxylinfärbung an und erscheint daher etwas grau, während der Körper der reifen Erythrocyten bei reiner Hämatoxylinfärbung die gelbe Farbe wie im Leben beibehält (Fig. 82). Die jüngeren Stadien — Erythroblasten — sind meist von runder flacher, seltener von spindelförmiger Gestalt (Fig. 98, 102, 103). Sie sind vielfach von lösgelösten Endothelzellen, die gleichfalls in diesen beiden Gestalten auftreten können, nicht zu unterscheiden. Bei infizierten Zellen könnte man schließen, daß diejenigen, welche junge Schizonten beherbergen (Fig. 83, 98), Endothelzellen und die mit jungen Gametocyten (Fig. 101—103) Erythroblasten sind; in den meisten Fällen wird dieser Schluß zutreffen, aber nicht in allen: Schnittpräparate zeigen, daß man gelegentlich Gametocyten sogar in feststehenden Endothelzellen findet, und andererseits kann ausnahmsweise auch ein junger Schizont in einen zweifellosen Erythrocyten eindringen (Fig. 82).<sup>1)</sup>

Infolge dieses Verhaltens kommt es bei starken Infektionen vor, daß wir in der gleichen Wirtszelle einen jungen Schizonten und einen jungen Gametocyten miteinander vereinigt finden (Doppeler oder auch Dreifachinfektionen einer Zelle mit gleichartigen Parasiten sind natürlich viel häufiger). Solche Bilder, wie das in Fig. 100 wiedergegebene, habe ich bei *biretortus* nicht selten angetroffen. Offenbar sind derartige Befunde höchst verführerisch, darin die Einleitung zu einem Geschlechtsakte zu erblicken (vgl. MARCEAU (1901)); man muß die echten Conjugationsbilder der Art kennen (Fig. 18, 19), um hier eine Mißdeutung vermeiden zu können.

Da man bei starken Infektionen zahlreiche losgelöste Endothelzellen mit ein- und mehrkernigen Schizonten im kreisenden Blute findet, da ferner diese Endothelzellen von Blutkörperchen schwer zu unterscheiden sind und da schließlich gelegentlich ein Schizont in einer sicher als Erythrocyt anzusprechenden Zelle sich findet, so ist hinreichend erklärt, warum bisher alle Untersucher von *Karyolysus*

<sup>1)</sup> Die Kerndegeneration in diesem Erythrocyten hat mit der Infektion nichts zu tun; es handelt sich hier, wie auch bei dem Erythrocyten, den die KUPFFER'sche Zelle (Fig. 76 E) enthält, um die Bildung sog. „TODD'scher Körper“, auf die wir im II. Teile eingehen werden.

— soweit sie überhaupt diese Frage erörtern — angenommen haben, daß sich die ganze Entwicklung dieses Parasiten in den Erythrocyten abspielt. Abweichungen in Form und Struktur der Zelle und des Kernes, Fehlen des Hämoglobins usw. hat man auf Einwirkungen des Parasiten auf seine Wirtszelle zurückgeführt. So habe ich bei *K. lacertae* angegeben, daß die jungen Schizonten in anderer Weise auf die Erythrocyten einwirken, als die Gametocyten, insofern als in den von jenen befallenen Blutkörperchen eine grobwabige Struktur auftritt (vgl. Fig. 37—40 der betreffenden Arbeit); tatsächlich handelt es sich bei diesen Beobachtungen um freie Endothelzellen, denen eine grobwabige Plasmastruktur eigentümlich ist.

Einen besonderen Hinweis verdienen noch diejenigen Fälle, in denen wir Parasiten in spindelförmigen Endothelzellen oder Erythroblasten finden (Fig. 98, 101, 102). Solche Bilder erinnern uns lebhaft an diejenigen, welche uns von den Leukocytozoen der Vögel bekannt sind. Ich muß mich hier auf den bloßen Hinweis beschränken; auf das, was diese Übereinstimmung uns lehrt, werden wir im dritten Teil bei der Besprechung der Entwicklung des Blutparasitismus zurückkommen.

Die in ein Blutkörperchen eingedrungenen Gametocyten erfahren noch einige Veränderungen, ehe sie dort endgültig zur Ruhe kommen: Sie wachsen etwas heran und umgeben sich mit einer Cystenhülle. Bei *K. bicapsulatus* ist die Cyste von langovalem Umriß; betrachtet man ein infiziertes Blutkörperchen von der Kante, so sieht man, daß die Cyste stark abgeplattet ist (Fig. 96). Die Wandung zeichnet sich durch starke Widerstandsfähigkeit aus, die eine gute Konservierung der intracellulären Gametocyten sehr erschwert. Erst nach der Ausbildung der Cystenhülle entstehen die beiden bereits früher (S. 199) erwähnten Kalotten an den Polen, und zwar eine nach der anderen. Fig. 91 zeigt einen jungen Gametocyten, der erst ein solches chromatisches Gebilde besitzt, Fig. 92 einen etwas weiter entwickelten Parasiten, an dessen Kapsel eben die erste Spur eines zweiten derartigen Gebildes auftritt. Noch später erscheint das gleichfalls bereits erwähnte stark lichtbrechende halbkugelige Gebilde, das in halber Höhe der Kapsel von der Wand nach innen vorspringt (vgl. Fig. 93—95 u. Textfig. G). Während des Wachstums kann man bei einem Teil der Gametocyten beobachten, daß sich die Vierzahl der Chromosomen in eine größere Zahl von Chromatinkörnern auflöst (Fig. 91, 95); es sind dies die Macrogameten, während die Microgametocyten auch im ausgebildeten Zustande noch die Vierzahl der Chromatineinheiten erkennen lassen (Fig. 93, 94, 96), sofern

nicht infolge einer stärkeren Zusammenklumpung nur zwei oder drei Chromatinhäufen unterscheidbar sind. Bei den Microgametocyten erfolgt die Auflösung der Chromosomen erst, wenn sie in der Milbe aus ihrer Kapsel auswandern. Außer durch den Kernbau unterscheiden sich die Microgametocyten auch durch schlankere Körperform von den Macrogameten, man findet sie selten gestreckt (Fig. 93), meist ist das Hinterende zu einem zweiten Schenkel umgebogen (Fig. 94). Unter den Macrogameten kommen gleichfalls zweischenkligere Formen vor, aber seltener; gewöhnlich sind sie von breiter gedrungener Gestalt (Fig. 95). Übereinstimmend bei beiden Geschlechtern liegt in den ausgebildeten Gametocyten der Kern nahe dem einen Pole, der das Vorderende des Parasiten darstellt (vgl. im übrigen das S. 205 über die Gametocyten Gesagte).

Im Gegensatz zu *bicapsulatus* ist die Cystenhülle der Gametocyten von *biretortus* zart und bietet der Konservierung keine Schwierigkeit. Die Hülle steht auch bei den ausgebildeten Formen weit vom Körper des Parasiten ab (Fig. 105—108) und ist sichelförmig gebogen, indem sie um die beiden Enden des langgestreckten Kernes der Wirtszelle herumgreift. Entsprechend dieser Kapselform zeigt auch der Gametocyt gewöhnlich beide Körperenden mehr oder weniger stark umgebogen; seltener beschränkt sich diese Umbiegung auf eines der Körperenden, und dann handelt es sich zumeist wohl um noch nicht ganz ausgebildete Individuen (Fig. 105, 106). Nach dieser äußerst charakteristischen Lagerung der Gametocyten hat NICOLLE (1904) den Namen der Art gewählt. Nicht minder kennzeichnend ist eine andere Eigentümlichkeit der Körperform bei den ausgebildeten Gametocyten, die in einer bauchigen Auftreibung der Körpermitte besteht. Diese Auftreibung rührt daher, daß der Kern sich auflockert und eine kuglige Gestalt anzunehmen strebt. Die Individuen, bei denen die Auftreibung sehr stark entwickelt ist (Fig. 108), haben wir wohl als Macrogameten zu betrachten, während diejenigen mit schwächerem „Bauch“ offenbar Microgametocyten sind (Fig. 107). Doch haben wir bereits ausgeführt (S. 207), daß bei dieser Art eine sichere Geschlechtsunterscheidung erst nach erfolgter Conjugation möglich ist.

## 11. Pathologie und Phagocytose.

Bei *Karyolysus lacertae* habe ich festgestellt, daß die von diesem Parasiten befallenen Eidechsen auch in Fällen sehr starker Infektion keinerlei Krankheitserscheinungen erkennen lassen. Dieselbe Feststellung können wir auf alle anderen *Karyolysus*-Arten ausdehnen.

Die infizierten Eidechsen sind weder magerer als uninfizierte, noch wenig munter, noch weniger freßlustig, noch zeigen sie in der Gefangenschaft geringere Widerstandsfähigkeit und kürzere Lebensdauer. In Hinblick auf Leben und Entwicklung des Wirtstieres sind die *Karyolysus*-Arten also als völlig harmlose Parasiten zu bezeichnen.

Etwas mehr ist über diese Frage zu sagen, sobald wir sie vom rein pathologisch-anatomischen Standpunkte betrachten. Im Vordergrund steht hier natürlich das Blutbild. Da in der Art und Weise, wie die Parasiten auf die von ihnen befallenen Blutkörperchen einwirken, bezeichnende Abweichungen zwischen den einzelnen Arten bestehen, so müssen wir die Erörterung der Frage, inwieweit die befallene Zelle geschädigt oder in ihrer Funktion beeinträchtigt wird, auf den zweiten Teil der Arbeit verschieben.

Die Entwicklung der von mir beobachteten *Karyolysus*-Arten ist auf die Endothelien des Blutgefäßsystems beschränkt. Niemals dringen die Merozoiten in die Zellen der einzelnen Organe ein, wie bei manchen Blutcoccidien der Säugetiere oder wie bei dem von WENYON (1908) als *Haemogregarina gracilis* beschriebenen Parasiten der Eidechse *Mabuia quinquetaeniata*, den ich (1912a) gleichfalls zur Gattung *Karyolysus* gestellt habe und bei dem nach WENYON die Schizogonie in den Zellen der Leber erfolgt. In der Regel ist daher bei den uns hier beschäftigenden Parasiten von einer Schädigung der Organe nichts zu bemerken. Auf Ausnahmen, die man unter gewissen Bedingungen in der Leber beobachtet, werden wir gleich zu sprechen kommen.

Wenn wir von den Befunden an den zellulären Elementen des Blutes absehen, so stehen alle pathologisch-anatomischen Bilder, die wir in der Eidechse finden, in Zusammenhang mit der Phagocytose. Die Phagocytose ist die einzige Art von Reaktion, die man seitens des Wirtstieres gegenüber der Ausbreitung der Parasiten beobachtet. In wirksamer Weise scheint sie nur von den KUPFFER'schen Sternzellen ausgeübt zu werden. Gelegentlich findet man wohl auch Merozoiten in Lymphocyten oder Polymorphonucleären (Fig. 78), doch muß es dahingestellt bleiben ob sie aktiv oder passiv dort hineingeraten sind, sowie, ob sie in diesen Zellen zugrunde gehen. Bei Gametocyten, die unter dem Deckglas aus ihrer Kapsel ausgewandert sind, habe ich wiederholt beobachtet, daß sie von Lymphocyten aufgenommen werden und in diesen schnell absterben, was aus Veränderungen der Form und der Struktur hervorgeht. Diese Verhältnisse ähneln denen, die ich bei *H. stepanovi* genauer beschrieben habe (vgl. dort S. 305 u. 306).

Im Innern der KUPFFER'schen Zellen findet man, entsprechend der Stärke der Infektion des Tieres, stets zahlreiche Merozoiten (Fig. 76). Die Zellen haben ihren Sitz außer in der Leber auch in der Milz und dem Knochenmark der Eidechse, auf diese Organe sind daher auch die Bilder massenhafter Phagocytosen beschränkt. Vereinzelte Zellen mit Pigmentkörnern und gelegentlich auch mit noch unverdauten Erythrocyten kann man zwar überall im Blute, wie im Herz- oder Schwanzblute, manchmal auch etwas zahlreicher in der Submucosa des Darmes, antreffen; es sei dahingestellt, ob diese aus den oben genannten Organen stammen oder ob es sich um Phagocyten anderer Herkunft handelt, die nur infolge gleichartiger Funktion — Verdauung von Erythrocyten — im Aussehen mit den KUPFFER'schen Zellen übereinstimmen.

Ein gewisser Grad von Widerstandsfähigkeit gegenüber den KUPFFER'schen Zellen ist zweifellos auch den Merozoiten eigen. Die Zahl allem Anschein nach noch unversehrter Keime, die wir in den Phagocyten antreffen, ist zu groß, als daß es wahrscheinlich wäre, diese seien alle erst unmittelbar vor der Konservierung des Materials aufgenommen worden. Da also offenbar eine sofortige Verdauung nicht erfolgt, so ist nicht gesagt, daß wirklich alle in die Zellen geratenen Parasiten zugrunde gehen müssen und daß sie nicht zum Teil der Falle wieder ent schlüpfen können. Immerhin findet man — im Gegensatz zu dem, was wir bei den Sporozoiten von *bicapsulatus* beobachtet haben (S. 255) — zweifellose Verdauungsbilder. Fig. 77 zeigt uns z. B. eine KUPFFER'sche Zelle, die neben einem anscheinend noch normalen Merozoiten mehrere Kernreste enthält, die noch deutlich die typische Zusammensetzung der Merozoitenkerne erkennen lassen. Alles in allem zeigt das Verhalten der KUPFFER'schen Zellen zu *Karyolysus* viel Ähnlichkeit mit dem der Darmepithelzellen von *Liponyssus* (vgl. das S. 201 u. 255 Gesagte).

In besonders auffälliger Weise treten uns die Phagocytosebilder an solchen Stellen entgegen, an denen gerade eine Schizogoniecyste ihre Merozoiten entleert hat. An derartigen Punkten bilden sich Massenansammlungen der Sternzellen. Ich vermute, daß die Zellen chemotaktisch dorthingezogen werden, wenn sich die Cyste öffnet; ähnlich wie ich dies früher (1910, S. 299) einmal am lebenden Objekt bei Leucocyten gegenüber einer Cyste von *Haemogregarina stepanowi* beobachtet habe. Solche Anhäufungen KUPFFER'scher Zellen sind durchaus charakteristisch für die Coccidieninfektion; auf Schnitten durch normale Organe findet man die Zellen stets ziemlich gleichmäßig in den Blutkapillaren verteilt. Daß die Erscheinung lediglich

als Reaktion auf das Ausschwärmen der Merozoiten erfolgt, beweisen die Befunde bei frischer *Karyolysus*-Infektion (in den Versuchstieren *L. m. i.* 17 u. 20): in diesen Fällen verhalten sich die Sternzellen wie in nicht infizierten Tieren. Das gleiche ist sogar noch in *L. m. i.* 18 zu beobachten, bei der wir in den Leberkapillaren zahlreiche Schizogoniestadien finden; aber, wie früher erörtert, gibt es hier noch keine freien Merozoiten.

Bei erwachsenen Eidechsen habe ich keine Schädigung der Organzellen durch derartige Thrombenbildungen in den Kapillaren beobachtet, wohl aber bei jungen Tieren. Hier beobachtet man in der Leber, daß häufig durch Zerstörung einiger Lobuli der von der Zellanhäufung eingenommene Raum vergrößert und so ein kleiner pathologischer Herd gebildet ist. Einen derartigen Herd aus *L. m. i.* 2 stellt die Figur 109 dar; sie ist aus der Figurenerklärung hinreichend verständlich. Der ganze Zellkomplex geht später zugrunde — soweit nicht ein Teil der KUPFFER'schen Zellen etwa wieder abwandert — und es entsteht an der Stelle ein mit blasigen Resten erfüllter Hohlraum, der vermutlich später infolge Regeneration des Gewebes verschwindet.

Das hier besprochene pathologische Bild ist, abgesehen von seiner unbedeutenden Ausdehnung, von Grund aus verschieden von demjenigen, das *Eimeria stiedae* in der Kaninchenleber hervorruft; denn im letzteren Falle geht die Infektion von den Gallengängen aus und die zerstörende Wirkung auf die Gewebezellen ist eine Folge von Wucherungen dieser Gänge.

Die Tatsache, daß die *Karyolysus*-Individuen von den KUPFFER'schen Zellen aufgenommen und verdaut werden, hat bereits LABBÉ (1894) richtig beobachtet und scharf betont. LAVERAN und PETTIT (1908), die später gleichfalls sowohl Merozoiten als auch Cysten innerhalb dieser Zellen gesehen haben, lassen es unentschieden, ob es sich dabei um Phagozytose oder um eine Entwicklung in diesen Zellen handelt. Die von mir oben beschriebenen Anhäufungen der Sternzellen halten sie für vielkernige Riesenzellen. Neuerdings hat PHISALIX (1913) auch von der „Hämogregarine“ eines *Python* verschiedene Entwicklungsstadien innerhalb der pigmentierten Zellen der Leberkapillaren gefunden. Alle die genannten Untersucher bezeichnen die fraglichen Phagozyten zwar nicht als KUPFFER'sche Zellen, die Beschreibungen lassen aber keinen Zweifel, daß es sich um solche handelt.

Da die KUPFFER'schen Zellen einerseits freie Parasiten, andererseits Erythrocyten — wie man wohl annehmen kann, solche, die



funktionsuntüchtig geworden sind — aufnehmen, so liegt die Vermutung nahe, daß sie mit *Karyolysus* infizierte Blutkörperchen besonders bevorzugen würden. Das ist nicht der Fall. Es ist mir nicht gelungen, in einer Sternzelle ein infiziertes Blutkörperchen zu beobachten. Bei der schnellen Verdauung, der offenbar die Erythrocyten unterliegen, ist hiermit nicht gesagt, daß ein derartiger Vorgang nicht stattfindet, sondern nur, daß eine besondere Auswahl infizierter Blutkörper seitens der KUPFFER'schen Zellen nicht besteht. Wäre es anders, so würde wohl auch das Blut sehr schnell von den Gametocyten gereinigt werden. Die Tatsache gibt uns einen Fingerzeig für die Beurteilung des Einflusses der Gametocyten auf ihre Wirtszelle, wir werden daher im zweiten Teil auf sie zurückzukommen haben.

## 12. Chronische Infektion und Rezidive.

Die Coccidien, im allgemeinen betrachtet, zeigen in bezug auf ihre Vermehrung ein zweifaches Verhalten. Bei einem Teil der Arten hört die Vermehrung zu einem gewissen Zeitpunkte auf und alle nunmehr entstehenden Individuen werden zu Geschlechtsformen. Bekannte Beispiele von Arten mit einem akuten Infektionsverlauf sind *Eimeria schubergi* und *Cyclospora caryolytica*, sowie das Kaninchencoccidium *Eimeria stiedae*. Bei anderen Coccidien dagegen schreitet immer nur ein Teil der Individuen zur Bildung von Geschlechtsformen, die übrigen fahren fort, sich durch Schizogonie zu vermehren; bei diesen Arten kommt es also zu einer chronischen Infektion. Ein Beispiel, bei dem dieser chronische Entwicklungsverlauf in sehr hohem Grade ausgebildet ist, haben SCHELLACK und ich in *Barrouxia schneideri* eingehend beschrieben. Auch bei den *Karyolysus*-Arten finden wir ein derartiges Verhalten. Ich habe an der von mir experimentell mit *K. lacertae* infizierten Eidechse schon früher gezeigt, daß die Schizogonie noch lange nach dem ersten Auftreten der Gametocyten fort dauert. Man bedarf für diese Feststellung gar keiner experimentell infizierten Tiere. Bei Eidechsen, die man monatelang in der Gefangenschaft gehalten und vor der Möglichkeit einer Neuinfektion geschützt hat, trifft man regelmäßig noch immer Schizogoniestadien an, wenngleich meistens spärlicher als bei frischen Infektionen.

Ähnliche Beobachtungen hat man an zahlreichen anderen Reptilien gemacht. Besonders lehrreich sind die Befunde an ausländischen Reptilien, die jahrelang in zoologischen Gärten gelebt haben und

während dieser Zeit ihre Coccidieninfektion im Blute bewahrt haben. Es erhebt sich nun die Frage, ob wir solche langanhaltenden Infektionen auf eine ununterbrochene Reihe von Schizogonieperioden zurückzuführen haben, oder ob wir nicht vielmehr das Vorkommen von Rezidiven annehmen müssen, die von Individuen ausgehen, welche längere Zeit in einer Art Ruhestadium verharnt haben. Solche Rezidive — d. h. das erneute Einsetzen einer Schizogonie nach längerer Pause — kennen wir von den Malaria Parasiten. Aber auch bei dem Darmcoccidium *Barrouxia schneideri* spricht das periodische Auftreten der Sporogonie in ziemlich großen Zeitabständen zugunsten dieser Annahme.

Man weiß, daß SCHAUDINN die Malariarezidive auf eine Umbildung von Macrogameten in Schizonten zurückführt, einen Vorgang den er für *Plasmodium vivax* des näheren beschreibt. Bei *Karyolysus* ergeben sich nun verschiedene Gesichtspunkte, von denen aus eine derartige Auffassung begründet erscheint. Die Gametocyten sind als solche nur von beschränkter Lebensdauer, und zwar verschwinden die Microgametocyten schneller aus dem Blute, als die Macrogameten. Diese Tatsache, die SCHAUDINN schon beim Tertianaparasiten beobachtet hatte, habe ich auch bei *Haemogregarina stepanowi* festgestellt (1910, S. 327). Bei *Karyolysus bicapsulatus* habe ich das Schicksal der überreifen Microgametocyten weiter verfolgen können. Wiederholt habe ich im Blute stark infizierter Eidechsen derartige Bilder wie das in Fig. 97 wiedergegebene angetroffen. Wir finden hier bei einem noch in der Kapsel befindlichen Microgametocyten den Kern geteilt, geradeso als ob die Zelle zur Bildung der beiden Microgameten schreiten wolle. Von den typischen Formen der Microgametenbildung weichen diese Bilder im Blute insofern ab, als hier der Binnenkörper nicht zwischen den Kernen liegen bleibt, sondern einem der Tochterkerne zugeteilt ist; auch sind die Kerne lockerer und die vier Chromosomen sind daher deutlich zu unterscheiden. Zum Abschluß scheint diese Entwicklung im Blute nie zu kommen, denn ich habe weder Microgameten noch etwa merozoitenartige Keime aus derartigen Microgametocyten hervorgehen sehen. Dagegen sprechen manche Bilder dafür, daß diese Stadien nach der Kernteilung zugrunde gehen. Eine gewisse Parallele zu diesem Ansatz einer Weiterentwicklung der Microgametocyten ohne vorherige Coniugation mit einem Macrogameten bilden die Beobachtungen PEREZ' bei *Adelea mesnili*. bei dieser Art können zwei Microgametocyten miteinander conjugieren und dann zur Microgametenbildung schreiten.

Ebenso wie der Microgametocyt, der nicht zu einer Vereinigung mit einem Macrogameten gelangt, schließlich auch ohne diesen Anreiz zur Kernteilung schreitet, wird vielleicht auch der Macrogamet, wenn der Anreiz des Befruchtungsaktes ausbleibt, unter Umständen durch andere Einflüsse den Anstoß zu einer Weiterentwicklung erhalten. Der Microgametocyt ist offenbar zu einseitig differenziert, um noch zur Hervorbringung lebensfähiger indifferenter Keime imstande zu sein; der Macrogamet aber ist von vornherein darauf angelegt, zahlreiche Keime aus sich hervorgehen zu lassen. Da wir jetzt wissen, daß eine Chromosomenreduktion bei der Entstehung der Macrogameten nicht erfolgt, so stellen diese Stadien im Grunde nichts anderes dar, als Merozoiten, bei denen zunächst die Weiterentwicklung eine Hemmung erfahren hat und eines besonderen Anreizes bedarf, zu dem der Befruchtungsakt der gewöhnliche, aber nicht einzig mögliche Weg ist.

Welcher Art die hier vermuteten Anreize sind und ob für eine Weiterentwicklung etwa besonders diejenigen Macrogameten in Frage kommen, die nicht in freie Blutkörperchen, sondern in festsitzende Endothelzellen eingedrungen sind <sup>1)</sup>, bleibe dahingestellt. Die ganze Frage — die ja von großer Bedeutung für alle verwandten Sporozoen, insbesondere für die Krankheitserreger ist — dürfte bei den Eidechsen wohl einer experimentellen Lösung zugänglich sein, nachdem einmal durch die genaue Kenntnis der Infektions- und Entwicklungsbedingungen des Parasiten die Grundlage hierfür gegeben ist.

### 13. Chromosomen und Kernteilungsweise bei den Coccidien.

In *Karyolysus bicausulatus* haben wir eine Coccidienart kennen gelernt, die auf allen Stadien, abgesehen von denen der Kernvermehrung, fast ständig in ihrem Kerne vier Chromosomen deutlich erkennen läßt. Sporozoiten und Merozoiten zeigen diese Chromosomen stets, die aus ihnen hervorgehenden Schizonten bis zum Beginn der Kernteilungen; bei den Gametocyten finden wir sie in den Microgametocyten in der Regel bis zu dem Zeitpunkt, in dem diese im Milbdarm die Macrogameten aufsuchen, in den Macrogameten lösen sich die Chromosomen etwas früher auf. Unter Umständen sind sie auch auf dem Stadium der Sporokinetenbildung deutlich. Während der Kernteilungen ist die Chromosomenzahl nur bei der

<sup>1)</sup> Die Malariaresidive können bekanntlich durch kalte Douchen auf die Milzgegend ausgelöst werden, was dafür spricht, daß die als Verursacher in Betracht kommenden Parasiten in der Milz festsitzen und nicht im Blute kreisen.

ersten Teilung der Sporogonie — der Reduktionsteilung — deutlich festzustellen, aber auch bei den anderen Teilungen, bei denen die Chromosomen ihrer langen fadenförmigen Gestalt wegen schwer voneinander zu trennen sind, können wir wenigstens entscheiden, daß es „ungefähr“ vier sein müssen.

Eine derartige Feststellung einer dauernd vorhandenen stets gleichen Anzahl von Chromosomen ist zuerst DOBELL und JAMESON (1915) bei *Aggregata eberthi* gelungen. Soweit man aus den schematischen Figuren der vorläufigen Mitteilung schließen darf, müssen hier die Chromosomen von hervorragender Deutlichkeit sein. Sie sind bei dieser Art in allen Teilungen ihrer Zahl nach festzustellen. Die genannten Verfasser glauben ihre Befunde verallgemeinern zu dürfen und nehmen an, ein gleiches Chromosomenverhalten müsse sich bei allen Coccidien feststellen lassen. Die Angaben von „Amiotosen“ führen sie auf abnorme oder degenerative Bedingungen in den untersuchten Organismen oder auf fehlerhafte Technik zurück.

Die Aggregaten zeigen in ihren cytologischen Einzelheiten so viele Besonderheiten gegenüber anderen Coccidien, daß sie mir gerade die ungeeignetsten Objekte zu sein scheinen, um an ihnen festgestellte Tatsachen als typisch für die Gesamtheit der Coccidien betrachten zu können. War es doch nötig, erst die Art des Befruchtungsvorganges sicherzustellen, um zu entscheiden, daß diese Protozoen nicht zu den Gregarinen, sondern zu den Coccidien gehören. Eine *Eimeria* oder eine *Adelea* wird kein Fachmann für eine Gregarine halten, auch wenn er den Befruchtungsvorgang nicht beobachtet.

Auch ich bin bei der Untersuchung der verschiedenen *Karyolysus*-Arten zu der Überzeugung gekommen, daß eine konstante Chromosomenzahl allen Coccidien zukommt, andererseits hat mich aber gerade diese Untersuchung belehrt, daß die Feststellung nicht nur der Chromosomenzahl, sondern überhaupt des Vorhandenseins der Chromosomen als gesonderte Einheiten bei den Coccidien nur ausnahmsweise möglich ist. Die Ursache für diese Schwierigkeit liegt in dem lockeren Zusammenhang, den die zu einem Chromosom gehörigen Chromatinteilchen in der Regel besitzen. So finden wir bei allen *Karyolysus*-Arten während der Kernteilungen lange Fäden von locker aneinandergereihten Chromatinkörnchen, Fäden, über deren Zahl wir nichts Sicheres feststellen können; im ruhenden Kern zeigt ein Teil der Arten dagegen, wie *bicapsulatus*, das Chromatin in vier scharf umgrenzten kugligen Gebilden angeordnet, bei einem anderen Teil, wie *biretortus* und *lacazei*, enthält der ruhende Kern zahlreiche

Chromatinkörnchen. Dieser Unterschied kann bei so nahe verwandten Arten naturgemäß nicht auf tiefgründigen cytologischen Verschiedenheiten beruhen, er erklärt sich einfach dadurch, daß bei der ersteren Gruppe die zu einem Chromosom gehörigen Chromatinkörnchen im ruhenden Kern miteinander verklumpen, bei der letzteren Gruppe dagegen nicht.

Bilder die für das Vorhandensein von Chromosomen sprechen, finden wir bei anderen Coccidien in mehr oder weniger bezeichnender Art. So habe ich bei *Haemogregarina stepanowi* (1910, p. 311) beobachtet, daß auf allen Stadien dieser Coccidienart, auf denen eine Kernvermehrung eingeleitet wird, sich das Chromatin zu einem „Fadenknäuel“ anordnet. Es entsteht hier also ein gleiches Kernbild, wie es vor einer echten Mitose auftritt. Später aber zerfallen diese Fäden in große kuglige Chromatingebilde, die an die kugligen Chromosomen im ruhenden Kern von *bicapsulatus* erinnern. Ich möchte sie aber wegen ihrer großen Zahl nicht als Chromosomen ansprechen, glaube vielmehr, daß mehrere davon zu einem Chromosom gehören. Wenn die beiden Kernhälften auseinander treten, beobachten wir nichts weiter, als eine reihenförmige Anordnung der vorhandenen Chromatinkörnchen. In diesen Reihen haben wir, genau wie in den ähnlichen Gebilden bei *Karyolysus* die Chromosomen zu erblicken.

Eine reihenförmige Anordnung der Chromatinkörnchen bei der Kernteilung ist bei sehr zahlreichen Coccidien beschrieben und abgebildet worden. Bei *Klossia vitrina* bezeichnet MOROFF (1911) diese Chromatinanordnungen geradezu als Chromosomen. Er kann ihre Zahl nicht sicher feststellen, glaubt aber, daß es acht sind; auch scheint es ihm, als ob sie sich bei der Teilung der Länge nach spalten. Von anderen Coccidienuntersuchern sind, glaube ich, Angaben über die Chromosomenzahl bei der Schizogonie nicht gemacht worden. Bei sehr chromatinarmen Coccidienkernen, wie z. B. bei den ersten Schizogonieteilungen von *Barrouxia schneideri*, treten während der Teilung nicht einmal diese Körnchenreihen auf; hier entziehen sich die Chromosomen also völlig der Beobachtung. Daß sie trotzdem auch hier vorhanden sind, können wir aus den späteren Teilungen im Schizonten schließen: nachdem in den Kernen Körnchen chromatischer Substanz wieder nachweisbar geworden sind, zeigen sie bei der Teilung die gleiche reihenförmige Anordnung wie bei anderen Coccidien.

Ein Stadium, auf dem wohl bei allen Coccidien die Chromosomen eine gedrungene, ziemlich scharf umgrenzte Form besitzen, ist der Beginn der Reduktionsteilung. Hier sind sie ja auch bereits bei

einer Reihe von Arten den Untersuchern aufgefallen. Wo sie sich nicht nachweisen lassen, liegt dies daran, daß unmittelbar nach der Befruchtung eine sehr kräftige Oocystenhülle ausgebildet wird, welche Konservierung und Färbung aller späteren Stadien erschwert. Diejenigen Arten, bei denen deutliche Chromosomen bei der ersten Sporogonieteilung beschrieben worden sind (vgl. S. 224), sind sämtlich durch eine zarte Oocystenhülle ausgezeichnet.

Eine Besprechung alles dessen, was in dem umfangreichen Coccidienschrifttum an Kernteilungsbildern beschrieben worden ist, würde hier viel zu weit führen; ich glaube, die kurzen Bemerkungen genügen, um es wahrscheinlich zu machen, daß allen Coccidien eine bestimmte konstante Zahl von Chromatineinheiten zukommt, ohne daß wir deshalb nötig haben, mit DOBELL und JAMESON in allen Fällen, in denen keine Chromosomen beschrieben worden sind — d. h. so ziemlich in der ganzen Literatur —, pathologische Bilder oder mangelhafte Technik zu vermuten. Freilich muß man den genannten Forschern darin beipflichten, daß sich in den Beschreibungen von Kernvermehrungen bei Coccidien zahlreiche Irrtümer finden, die nicht nur auf den oben erwähnten Ursachen, sondern auch auf anderen, wie Verwechslung von Chromatin und Volutin (s. S. 226), falscher Kombination der gefundenen Bilder usw., beruhen. Auf manche derartige Fälle wurde bereits in früheren Arbeiten hingewiesen (vgl. SCHELLACK u. REICHENOW 1913 p. 49; 1915 p. 434 u. 444). Keineswegs liegen solche irrtümlichen Darstellungen aber überall dort vor, wo seitens des Untersuchers das Wort „Amitose“ zur Bezeichnung des Teilungsvorganges angewandt worden ist, wie dies DOBELL und JAMESON offenbar annehmen. Bei derartigen Bezeichnungen handelt es sich vielfach nur um eine verschiedene Auffassung der Terminologie; das gleiche Kernteilungsbild kann ein Forscher als mitotisch, ein anderer als amitotisch bezeichnen. Gehen wir daher auf den Mechanismus der Kernteilung bei den Coccidien noch mit einigen Worten ein.

Daß der Binnenkörper des Kernes, sofern er überhaupt während der Teilung erhalten bleibt, kein Kernteilungsorgan darstellt, dafür hat die vorliegende Untersuchung weitere Beispiele gebracht. Ebenso wie bei *K. lacertae* erfolgt auch bei den anderen *Karyolysus*-Arten die Durchschnürung des Binnenkörpers später als der Auseinandertritt der Chromosomen (s. S. 265, 266). Ferner habe ich auch bei diesen Arten weder in dem Binnenkörper, noch während der Kernteilungen an den Polen Centriolen färberisch nachweisen können. Daß mir derartige Gebilde, die von der HARTMANN'schen Schule bei den

winzigsten Protozoen gefunden worden sind, bei meinen zum Teil recht deutlichen Objekten, insbesondere den Bildern von der Reduktionsteilung, entgangen sein sollten, wenn sie hier vorkämen, ist nicht sehr wahrscheinlich. Ich habe daher in diesen Punkten meinen früheren Ausführungen nichts Neues hinzuzufügen (vgl. 1913 p. 355, betreffs der ganzen Centriolenfrage siehe besonders GLÄSER 1912).

Bei den Aggregaten erfolgt die Kernteilung unter dem Bilde einer typischen Mitose (LÉGER u. DUBOSCQ 1908, MOROFF 1908, DOBELL u. JAMESON 1915); es wird eine Spindel mit achromatischen Fasern ausgebildet, in der sich die Chromosomen vor der Teilung zu einer Äquatorialplatte anordnen. Abgesehen von diesem Falle sind Spindelfasern bisher nur sehr selten beobachtet worden; KUNZE (1907) und MOROFF (1911) beschreiben ihr Vorkommen bei *Orcheobius herpobdellae* und *Klossia vitrina* bei der ersten Teilung der Sporogonie (der Reduktionsteilung). Auch hier müssen wir also die Teilung als mitotisch bezeichnen.

In den Teilungsbildern, die wir allgemein bei den Coccidien, auch bei *Karyolysus* beobachten, ist von irgendeinem Teilungsapparat nichts zu erkennen. Man beobachtet einfach ein Auseinanderrücken der mehr oder weniger deutlich als Chromosomen kenntlichen Chromatingebilde. Doch gibt es hiervon Ausnahmen. Zu Beginn der Reduktionsteilung finden wir bei *Karyolysus*, daß der Kern eine spindelförmige Gestalt annimmt, ohne daß diese durch die Anordnung des Chromatins verursacht sein kann; dieselbe Beobachtung machen wir schon vorher bei der Ausbildung der Befruchtungsspindel (S. 221 u. 226). Hier muß offenbar ein kinetisches Prinzip außerhalb der Chromosomen am Werke sein. Zweifellos leiten derartige Bilder zu denen einer typischen Mitose über. Man darf aber sie selbst — und noch weniger die vorerwähnten — als Mitose ansprechen, denn das Bezeichnende einer Mitose ist gerade das Vorhandensein einer Faserspindel. Andererseits möchte ich aber auch die Bezeichnung Amitose, die ich in früheren Arbeiten, ebenso wie zahlreiche andere Untersucher, für die Teilungsweise der Coccidien angewandt habe, nicht aufrecht erhalten. Je mehr wir erkennen, daß hier die Form der Kernteilung von der mitotischen nicht grundsätzlich, sondern nur dem Grade nach verschieden ist, um so weniger erscheint es angebracht, sie durch die Vorsilbe „A“ in einen Gegensatz zur Mitose zu stellen. Auch muß man eine Teilungsform, die zu einer erbgleichen Verteilung der generativen Elemente führt, von den typischen Amitosen begrifflich trennen, bei denen, wie z. B. bei dem Macronucleus der Infusorien, eine derartige Gleichheit offenbar nicht notwendig ist.

Auf die Kernteilung der Coccidien — mit Ausnahme der oben erwähnten Fälle von Mitose — können wir die von NÄGLER (1909) eingeführte Bezeichnung Promitose anwenden, wenn wir ihr einen erweiterten Sinn geben und von NÄGLERS Begriffsbestimmung: „Kernteilung, die weder ausgesprochene Mitose noch Amitose ist und sich charakterisiert durch die Teilung eines Nucleocentrosoms, des Caryosoms“ — den zweiten Teil des Satzes bei Seite lassen. Dadurch wird der Begriff auch unabhängig von hypothetischen Anschauungen über die Zusammensetzung des Kernes. Hypothesen sind dem Wechsel unterworfen; für einen Terminus technicus ist es aber wünschenswert, daß er solchen Wechsel überdauert.

### Literaturverzeichnis.

- CHAGAS, C. (1910): Cytologische Studien über *Adelea hartmanni*. Mem. Inst. Oswaldo Cruz Bd. 2 p. 168.
- DOBELL, C. (1914): Le cycle évolutif de l'Aggregata. Bull. Inst. Océanogr. No. 288.
- DOBELL, C. u. A. P. JAMISON (1915): The chromosome cycle in *Coccidia* and Gregarines. Proc. Roy. Soc. Ser. B. T. 89 p. 83.
- FRANÇA, C. (1909): Sur les Hématozoaires des Sauriens. I. Hémogregarines de *Lacerta ocellata*. Arch. Inst. Bact. Camara Pestana T. 2 p. 339.
- (1910a): Desgl. II. Parasites endocellulaires du *Psammodromus algirus* de Portugal. Arch. Inst. Bact. Camara Pestana T. 3 p. 1.
- (1910b): Desgl. III. Hémogregarines de „*Lacerta muralis*“. Arch. Inst. Bact. Camara Pestana T. 3 p. 21.
- GLÄSER, H. (1912): Untersuchungen über die Teilung einiger Amöben. Arch. f. Protistenk. Bd. 25 p. 27.
- HAECKER, V. (1912): Zeugungslehre. Handb. d. Morphol. d. wirbellosen Tiere Bd. 2 p. 51.
- HARTMANN, M. (1914): Der Generationswechsel der Protisten und sein Zusammenhang mit dem Reduktions- und Befruchtungsproblem. Verh. Deutsch. Zool. Ges. Freiburg i. B. p. 15.
- HERTWIG, R. (1902): Über Wesen und Bedeutung der Befruchtung. Sitz.-Ber. math.-phys. Klasse d. kgl. bayr. Akad. d. Wissenschaften Bd. 32 S. 57.
- JAHN, E. (1911): Myxomycetenstudien. VIII. Der Sexualakt. Ber. Deutsch. Bot. Ges. Bd. 29 p. 231.
- KUNZE, W. (1907): Über *Orcheobius herpobdellae*. Arch. f. Protistenk. Bd. 9 p. 382.
- KUPFFER, C. v. (1899): Über die sogenannten Sternzellen der Säugetierleber. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 54 p. 254.
- KYES, P. (1915): The physiological destruction of erythrocytes in Birds. Internat. Monatschr. f. Anat. u. Physiol. Bd. 31 p. 543.
- LABBÉ, A. (1894): Recherches zoologiques et biologiques sur les parasites endoglobulaires du sang des Vertébrés. Arch. Zool. exper. Sér. 3 T. 2 p. 55.



- LAVERAN, A. et A. PETTIT (1908): Sur les formes de multiplication endogène de *Haemogregarina lacertae*. C. R. Acad. Sci. T. 147 p. 1378.
- LÉGER, L. (1898): Sur la morphologie et le développement des microgamètes des Coccidies. Arch. Zool. exper. Sér. 3 T. 6 N. et R.
- (1904): Sporozoaires parasites de l'*Embia Solieri*. Arch. f. Protistenk. Bd. 3 p. 361.
- et O. DUBOSCQ (1908): L'évolution schizogonique de l'*Aggregata eberthi*. Arch. f. Protistenk. Bd. 12 p. 44.
- — (1910): *Selenococcidium intermedium*. Arch. Zool. exper. Sér. 5 T. 5 p. 187.
- — (1917): Sporozoaires de *Glossobalanus minutus*. Ann. Inst. Pasteur T. 31 p. 60.
- MARCEAU, F. (1901): Note sur le *Karyolysus lacertarum*. Arch. Parasit. T. 4 p. 135.
- MILLER, W. W. (1908): *Hepatozoon perniciosum*, a haemogregarine pathogenic for white rats. Treasury Dep. U. S. Publ. Health and Marine-Hosp. Service. Hyg. Lab. Bull. 46, Washington.
- MOROFF, T. (1907): Untersuchungen über Coccidien. I. *Adelea zonula*. Arch. f. Protistenk. Bd. 8 p. 17.
- (1908): Die bei den Cephalopoden vorkommenden *Aggregata*arten als Grundlage einer kritischen Studie über die Physiologie des Zellkernes. Arch. f. Protistenk. Bd. 11 p. 1.
- (1911): Untersuchungen über Coccidien. II. *Klossia vitrina*. Arch. f. Protistenk. Bd. 23 p. 51.
- NÄGLER, K. (1909): Entwicklungsgeschichtliche Studien über Amöben. Arch. f. Protistenk. Bd. 15 p. 1.
- NICOLLE, CH. (1904): Sur une Hémogrégarine de *Lacerta ocellata*. C. R. Soc. Biol. Paris T. 56.
- NÖLLER, W. (1912): Die Übertragungsweise der Rattentrypanosomen durch Flöhe. Arch. f. Protistenk. Bd. 25 p. 386.
- OPPEL, A. (1900): Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Wirbeltiere. III. Teil. G. Fischer, Jena.
- OUDEMANS, A. C. (1901): Notes on Acari. Third series. Tijdschr. d. Nederlandsche Dierk. Vereen Ser. 2 Bd. 7.
- PÉREZ, CH. (1903): Le cycle évolutif de l'*Adelea Mesnili*. Arch. f. Protistenk. Bd. 2 p. 1.
- PHISALIX (1913): Sur une Hémogrégarine du Python moulure et ses formes de multiplication endogène. C. R. Soc. Biol. Paris T. 74 p. 1052.
- PIXELL-GOODRICH, H. (1914): The sporogony and systematic position of the *Aggregatidae*. Quart. Journ. micr. Sci. Vol. 60 p. 159.
- REICH, F. (1913): Das Kaninchencoccid *Eimeria stiedae* nebst einem Beitrage zur Kenntnis von *Eimeria falciformis*. Arch. f. Protistenk. Bd. 28 p. 1.
- REICHENOW, E. (1910): *Haemogregarina stepanowi*. Die Entwicklungsgeschichte einer Hämogregarine. Arch. f. Protistenk. Bd. 20 p. 251.
- (1912a): Die Hämogregarinen. Handb. d. pathog. Protozoen von S. v. PROWAZEK Bd. 2.
- (1912b): Der Zeugungskreis von *Karyolysus lacertae*. Sitz.-Ber. Ges. Naturf. Freunde Berlin p. 468.
- (1913): *Karyolysus lacertae*, ein wirtwechselndes Coccidium der Eidechse *Lacerta muralis* und der Milbe *Liponyssus saurarum*. Arb. a. d. kais. Gesundheitsamte Bd. 45 p. 317.
- (1918a): Digestion intracellular en un Acaro. Bol. R. Soc. Esp. Hist. Natural T. 18 p. 258.

- REICHENOW, E. (1918b): *Eutrichomastix lacertae* en la sangre y en ácaros hematófagos. Bol. Inst. Nac. Hig. Alfonso XIII Año 14 p. 183.
- (1919): Der Entwicklungsgang der Hämococcidien *Karyolysis* und *Schellackia* nov. gen. Sitz.-Ber. Ges. Naturf. Freunde Berlin p. 440.
- (1920): Los Hemococcidios de los Lacertidos, 1a Parte. Trabajos Mus. Nac. Cienc. Nat., Ser. Zoolog., Nr. 40.
- ROBERTSON, M. (1910): Studies on Ceylon Haematozoa. II. Notes on the life-cycle of *Haemogregarina nicoriae*. Quart. Journ. micr. Sci. Vol. 55 p. 741.
- SCHAUDINN, F. (1900): Untersuchungen über den Generationswechsel der Coccidien. Zool. Jahrb., Abt. Morphol., Bd. 13 p. 197.
- (1902a): Studien über krankheitsserregende Protozoen. I. *Cyclospora caryolytia*. Arb. a. d. kais. Gesundheitsamte Bd. 18 p. 378.
- (1902b): Desgl. II. *Plasmodium vivax*. Ibid. Bd. 19 p. 169.
- (1905): Neue Forschungen über die Befruchtung bei Protozoen. Verh. d. Deutsch. Zool. Ges. p. 16.
- (1911): Arbeiten. Hamburg und Leipzig, L. Voß.
- SHELLACK, C. u. E. REICHENOW (1912): Coccidien-Untersuchungen I. *Barrouxia schneideri*. Arb. a. d. kais. Gesundheitsamte Bd. 44 p. 30.
- (1913): Desgl. II. Die Entwicklung von *Adelina mididiata*. Ibid. Bd. 45 p. 269.
- u. E. REICHENOW (1915): Desgl. III. *Adelea ovata*. Ibid. Bd. 48 p. 425.
- SCHUBERG, A. u. W. KUNZE (1906): Über eine Coccidienart aus dem Hoden von *Nephelis vulgaris*. Verh. d. Deutsch. Zool. Ges.
- SIEDLECKI, M. (1899): Etude cytologique et cycle évolutif de *Adelea ovata*. Ann. Inst. Pasteur T. 13 p. 169.
- WENYON, C. M. (1908): Report of travelling pathologist and protozoologist. Wellcome Res. Lab. Rep. 3. Khartoum.
- WOODCOCK, H. M. (1912): Notes on Sporozoa. Quart. Journ. Micr. Sci. Vol. 58 p. 171.

### Tafelerklärung.

Die Figuren stellen Vergrößerungen mit Zeiß Apochr. Immers. 2 mm und meistens Comp. Oc. 12 in Objektischhöhe dar. Wo andere Okulare verwendet sind, ist dies in der Erklärung der betreffenden Figur vermerkt.

Die Vergrößerung beträgt bei Oc. 4 = 625, Oc. 8 = 1300, Oc. 12 = 1800, Oc. 18 = 2500. Es sind also bei Oc. 4 = 0,6 mm, Oc. 8 = 1,3 mm, Oc. 12 = 1,8 mm, Oc. 18 = 2,5 mm gleich 1 Micron.

Die Färbung ist bei Fig. 98 u. 99 GiemsaLösung, bei allen anderen Delafields Hämatoxylin.

Abkürzungen: ♂ männlich, ♀ weiblich, b Binnenkörper, N Kern, n Nucleolus, B Restkörper. Betreffs der übrigen Abkürzungen vgl. die betreffenden Figurenerklärungen.

### Tafel 6.

#### *Karyolysis bicapsulatus*.

Fig. 1. Zwei jugendliche und eine kolbenförmige Darmepithelzelle von *Lipomyscus*, letztere einen Macrogameten und einen Microgametocyten enthaltend. Oc. 8.

Fig. 2. Verdauende Darmepithelzelle der Milbe mit Erythrocyten von *Lacerta muralis* und Gametocyten. Ok. 8.

Fig. 3. Darmepithelzelle nach beendeter Verdauung. Die aufgenommenen Gametocyten sind fast alle in einer großen Vakuole vereinigt. Ok. 8.

Fig. 4. Darmepithelzelle nach beendeter Verdauung mit wenigen im Plasma verteilten Gametocyten. Ok. 8.

Fig. 5. Darmepithelzelle mit einer Anhäufung von Gametocyten, welche zum Teil degeneriert sind. Ok. 8.

Fig. 6. Macrogamet, der ohne männlichen Coniuganten in eine Epithelzelle eingedrungen ist. Ok. 8.

Fig. 7. Teil einer Epithelzelle mit einem Coniugationsstadium.

Fig. 8. Milbenei kurz vor der Ablage mit Sporokineten im Dotter. Vergr. 800fach.

#### Tafel 7.

##### Fig. 9—15 *K. bicapsulatus*.

Fig. 9. Macrogamet im Milbendarm kurz vor dem Ausschlüpfen aus dem Erythrocyten der Eidechse.

Fig. 10. Coniugation eines Macrogameten mit vier Microgametocyten.

Fig. 11. Befruchtungsstadium. Ein Microgamet ist halb in den Macrogameten eingedrungen.

Fig. 12. Befruchtungsstadium. Ein Microgamet ist ganz in den Kern des Macrogameten eingedrungen.

Fig. 13. Microgamet. Ok. 18.

Fig. 14. Copula. Männlicher und weiblicher Binnenkörper sind im Begriff zu verschmelzen, männliches und weibliches Chromatin sind deutlich getrennt.

Fig. 15. Copula. Die Binnenkörper sind verschmolzen, das Chromatin hat sich in sehr feine Körnchen aufgelöst.

##### Fig. 16—23 *K. biretortus*.

Fig. 16. Freier Macrogamet im Darminhalt der Milbe.

Fig. 17. Freier Microgametocyt im Darminhalt der Milbe.

Fig. 18. Freies Coniugationsstadium.

Fig. 19. Intracelluläres Coniugationsstadium; der Macrogamet herangewachsen.

Fig. 20. Nach der Befruchtung; männlicher und weiblicher Kern deutlich unterscheidbar.

Fig. 21. Copula. Männlicher und weiblicher Binnenkörper verschmolzen, männliches und weibliches Chromatin nicht mehr zu unterscheiden.

Fig. 22. Copula. Das Chromatin hat sich in zahlreiche kleine Körnchen verteilt.

Fig. 22a. Der Microgamet von Fig. 22 stärker vergrößert. Ok. 18.

Fig. 23. Befruchtungsspindel.

##### Fig. 24—31 *K. lacazei*.

Fig. 24. Intraglobulärer Macrogamet im Eidechsenblut.

Fig. 25. Intraglobulärer Microgametocyt im Eidechsenblut.

Fig. 26 u. 27. Freie Macrogameten im Darminhalt der Milbe.

Fig. 28. Freier Microgametocyt im Darminhalt der Milbe.

Fig. 29. Phagocyt in der Leibeshöhle der Milbe mit aufgenommenen Gametocyten.

Fig. 30. Phagocyt in der Leibeshöhle der Milbe mit fast verdauten Resten eines Gametocyten.

Fig. 31. Coniugationsstadium in einer Hypodermiszelle.

## Tafel 8.

Fig. 32. Zweite Teilung der Sporogonie von *K. lacazei*.

Fig. 33. Dreikernige Oocyste von *K. zuluetai*.

Fig. 34. Vielkernige Oocyste von *K. bicapsulatus*.

Fig. 35. Knospung der Sporokineten von *K. bicapsulatus*.

Fig. 36—41 *K. biretortus*.

Fig. 36, 37. Reduktionsteilung.

Fig. 38. Ende der Kernvermehrung in der Oocyste. Verkürzung der fadenförmigen Chromosomen und sternförmige Lagerung.

Fig. 39. Beginn der Sporokinetenknospung; Auflockerung der Chromosomen.

Fig. 40. Abschnürung von acht Sporokineten (vier sichtbar).

Fig. 41. Entstehung von nur zwei Sporokineten.

## Tafel 9.

Fig. 42 u. 43. Jugendliche Sporokineten von *K. bicapsulatus*.

Fig. 44 u. 45. Reife Sporokineten von *K. bicapsulatus*.

Fig. 46. Reifer Sporokinet von *K. zuluetai*.

Fig. 47—51. Sporokineten von *K. bicapsulatus* aus hungernden Milben.

Fig. 52 u. 53. Jugendliche Sporokineten von *K. biretortus*.

Fig. 54. Reifer Sporokinet von *K. biretortus*.

Fig. 55 u. 56. Kernumwandlungen im Sporokineten von *K. biretortus* beim Übergang in die Sporocyste im Milbenei. Ok. 18.

Fig. 57. Verkürzter Sporokinet von *K. biretortus* aus einem Milbenei.

Fig. 58. Nucleolenausritt aus dem Binnenkörper in einem verkürzten Sporokineten von *K. biretortus*. Ok. 18.

## Tafel 10.

Fig. 59 u. 60 *K. zuluetai*, Fig. 61—69 *K. bicapsulatus*.

Fig. 59. Durch Abkugelung des Sporokineten entstandene einkernige Sporocyste.

Fig. 60. Sporocyste. Nucleolenausritt aus dem Binnenkörper.

Fig. 61 u. 62. Erste Kernteilung in der Sporocyste.

Fig. 63. Beginn der zweiten Kernteilung in der Sporocyste. cc Spaltung eines Chromosoms.

Fig. 64. Vierkernige Sporocyste. Die beiden Kerne NN liegen auf der Unterseite und sind deshalb blasser gezeichnet.

Fig. 65. Sporocyste mit reifen Sporozoiten.

Fig. 66. Sporozoit aus dem Darmepithel von *Lacerta muralis*.

Fig. 67. Stück eines Schnittes durch ein Lymphknötchen des Darmes von *Lacerta muralis*. Zwei Lymphocyten enthalten Sporozoiten.

Fig. 68. Sporozoit, der in eine Endothelzelle der Leber eingedrungen ist und sich dort in einen jungen Schizonten umgewandelt hat. 6 Tage nach der Infektion der Eidechse.

Fig. 69. Herangewachsener Schizont, der aus einem Sporozoiten hervorgegangen ist.

Fig. 70—74 *K. biretortus*.

Fig. 70. Aus einem Sporokineten hervorgegangene ovale Sporocyste in einem Milbenei.

Fig. 71—73. Erste Kernteilung in der Sporocyste.

Fig. 74. Sporocyste mit reifen Sporozoiten.

## Tafel 11.

Fig. 75. Stück eines Schnittes durch eine Leberkapillare von *Lacerta muralis*. In der Kapillare sieht man eine KUPFFER'sche Sternzelle, die einen Sporozoiten von *K. bicapsulatus* und den Rest eines verdauten Erythrocyten enthält. Daneben liegt ein freier Erythrocyt. Oben und unten im Bilde sind Zellen zweier Leberlobuli getroffen.

Fig. 76. KUPFFER'sche Sternzelle aus der Leber von *Lacerta viridis*, vier noch gut erhaltene Merozoiten (junge Gametocyten) von *K. biretortus* und einen Erythrocyten (E) enthaltend.

Fig. 77. KUPFFER'sche Sternzelle aus der Leber von *Lacerta muralis* mit einem noch gut erhaltenen Merozoiten und zahlreichen Kernresten verdauter Merozoiten von *K. bicapsulatus*.

Fig. 78. Polymorphonucleärer Leucocyt von *Lacerta viridis* mit einem jungen Gametocyten von *K. biretortus*.

Fig. 79—81 *K. bicapsulatus*.

Fig. 79. Erste Kernteilung in einem Schizonten.

Fig. 80. Cyste mit 8 reifen Merozoiten.

Fig. 81. Schnitt durch eine Cyste mit 188 Merozoiten.

Fig. 82—89 *K. biretortus*.

Fig. 82. Ungeschlechtlicher Merozoit in einem Erythrocyten.

Fig. 83 u. 84. Einkernige Schizonten in Endothelzellen der Leber von *L. viridis*.

Fig. 85. Schizogonie.

Fig. 86. Ungeschlechtliche Merozoiten in Abschnürung.

Fig. 87. Cyste mit ungeschlechtlichen Merozoiten.

Fig. 88. Junge Gametocyten in Abschnürung.

Fig. 89. Cyste mit jungen Gametocyten.

## Tafel 12.

Fig. 90—97 *K. bicapsulatus*.

Fig. 90. Junger Gametocyt in einem Erythroblasten.

Fig. 91 u. 92. Heranwachsende Gametocyten. Bildung der beiden chromatischen Kalotten.

Fig. 93 u. 94. Ausgebildete Microgametocyten.

Fig. 95. Ausgebildeter Macrogamet.

Fig. 96. Blutkörperchen mit Microgametocyt, von der Kante gesehen.

Fig. 97. Erfolgte Kernteilung in einem überreifen Microgametocyten des Eidechsenblutes.

Fig. 98—108 *K. biretortus*.

Fig. 98. Ungeschlechtlicher Merozoit in spindelförmiger Zelle (Erythroblast?).

Fig. 99. Entstehung von nur 2 Merozoiten aus einem Schizonten.

Fig. 100. Doppelinfection durch einen ungeschlechtlichen Merozoiten und einen jungen Gametocyten. Wirtszelle vermutlich eine Endothelzelle.

Fig. 101. Freie Zelle aus dem Eidechsenblut, vermutlich eine losgelöste Endothelzelle, mit einem jungen Gametocyten.

Fig. 102. Junger Gametocyt in spindelförmigem Hämatoblasten.

Fig. 103 u. 104. Junge Gametocyten in Erythroblasten.

Fig. 105—108. Ausgebildete Gametocyten.

## Tafel 13.

Fig. 109. Schnitt durch einen pathologischen Herd in der Leber einer jungen *Lacerta muralis*; a) Blutkapillaren, b) Gallenkapillaren, c) normale Leberzellen, d) zerstörte Leberzellen, e) KUPFFER'sche Zellen mit Merozoiten von *K. bicapsulatus*. Ok. 8.

Fig. 110—114. Sporokinetenbildung von *K. bicapsulatus* in hungernden Milben. Ok. 8.

Fig. 115. Oocyste mit reifen Sporokineten von *K. bicapsulatus* unter gewöhnlichen Verhältnissen.

Fig. 116. Phagocyt aus der Leibeshöhle der Milbe mit halbverdauten Sporokineten von *K. biretortus*.

*Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

(Aus dem Institut „Robert Koch“, Tropenabteilung.)

## **Eine polymorphkernige Amöbe.**

Von  
Prof. Dr. **Claus Schilling**,  
Abteilungsvorsteher.

(Hierzu 3 Textfiguren.)

In einer Wasserprobe aus einem Teiche des Berliner Tiergartens fanden sich im April d. J. einige Exemplare einer großen, sehr lebhaft beweglichen Amöbenart, die lange, nach einem Pole hin fließende Formen (*Vahlkampfia*-Typus) bildete. Kulturen auf dem Frosch-schen Amöbenagar gelangen unschwer und werden seit 10 Monaten ununterbrochen weiter gezüchtet.

Der Grund, weshalb ich diese Amöben beschreibe, ist die eigenartige Form des Kerns, die aus den beigegebenen Figuren ersichtlich ist.

Für die Erkennung wichtig an dieser Amöbenart, die ich als „polymorphkernige“ (p. m. K.) bezeichnen möchte, ist

1. die gleichmäßige Struktur des Protoplasmas. In eine hyaline Grundsubstanz sind Körnchen und Stäbchen (Coccen, Bacillen und ihre Reste und ähnliches) eingeschlossen, die niemals die Größe etwa einer Sarcine überschreiten. Unter den Begleitbakterien auf den Platten sind verschiedene Arten, die größere Formen bilden, aber von den Amöben nicht aufgenommen werden. Diese Einschlüsse sind sehr gleichmäßig über den Protoplasmaleib verteilt, nur die Randpartien sind etwas weniger granuliert und dadurch heller. Eine scharf abgesetzte Ectoplasmaschicht läßt sich bei der ruhenden Amöbe weder im nativen noch im gefärbten Präparate erkennen.

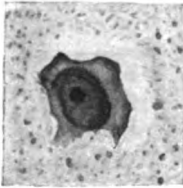
Während der Bewegung aber, die in ganz frischen Präparaten mit Brunnenwasser im hängenden Tropfen sehr lebhaft ist, werden diese Körnchen mit großer Energie in dem anscheinend sehr dünnflüssigen Protoplasma herumgewirbelt. Die in der Bewegung nach vorn gerichtete Partie ist glashell. Oft wird ein langes Lobopodium



Textfig. 1.  
Photogramm der Amöbe. Vergr. 1000.



Textfig. 2.  
Kriechende Amöbe.



Textfig. 3.  
Kernformen.

von etwa  $\frac{1}{6}$  der Körpermasse vorgeschoben, und erst dann wirbelt das granulierte Protoplasma in die Vorwölbung hinein. Am hinteren Ende, das an der lebhaften Formänderung des Protoplasmas nicht teilnimmt, sieht man strahlige Borsten oder lappige Anhänge (sog.



Zottenbesatz); sie sind wohl als Protoplasmateile oder -einschlüsse zu betrachten, welche zur Abstoßung bestimmt sind.

2. Vakuolen sind entweder gar nicht oder nur in der Einzahl vorhanden. Dadurch unterscheiden sich die polymorphkernige Amöbe sehr bestimmt von einer anderen, stark vakuolisierten Art, welche in den gleichen Kulturen in großer Zahl vorkommt.

Unterm Deckglas stellen die Amöben nach etwa 15 Minuten ihre Bewegung ein, es folgt ein Stadium, wo sie zwar noch kurze Lobopodien ausstrecken und wieder einziehen, aber keine Bewegungen vom Orte mehr machen. Dann hört auch diese Bewegung des Protoplasmas auf; der unregelmäßig gestaltete, annähernd kugelige Körper ist völlig unbeweglich. Im hängenden Tropfen dauern die Bewegungen wesentlich länger an.

3. Der Kern bildet im Protoplasma eine annähernd kreisrunde helle Stelle. Wenn die Amöbe voll beweglich ist, kann man eine Kernmembran nicht erkennen. An absterbenden Exemplaren aber tritt die Kernmembran schärfer hervor. Innerhalb dieser Stelle ist ein rundlicher, scharf begrenzter Körper wahrnehmbar, der etwas dunkler als die Kernsaftzone erscheint: das Caryosom. Seine Größe entspricht der des Caryosoms in den gefärbten Präparaten. Der helle Fleck des Kernes wird in der Strömung des Plasmas zwar auch ständig verschoben, aber viel langsamer als irgendeiner der anderen Einschlüsse; an dieser schwächeren Bewegung ist er leicht zu erkennen. Er rollt etwa wie ein Kiesel in einem schnell strömenden Bache.

Wegen der schnellen Bewegung und der Zartheit der Kernmembran ist nicht zu erkennen, ob das Kernbläschen seine Form als Kugel beibehält. Häufig ist die helle Kernstelle langgestreckt; doch kann dies auch durch die Protoplasmaströmung erklärt werden; ähnlich wie z. B. rote Blutkörperchen, die selbst festgeklebt sind, durch eine vorbeischießende Strömung oft lang ausgezogen werden. Auch das Caryosom erscheint oft oval, wie plattgedrückt; aber auch daraus kann man noch nicht auf selbständige Bewegungen schließen. Nun kommt es aber gar nicht selten vor, daß die Amöben am Rande des hängenden Tropfens entlang kriechen und dabei an Stellen geraten, wo der Tropfen sehr „seicht“ wird; dann drängt sich der weiche Protoplasmakörper in diese Stelle hinein und seine Bewegung wird behindert. An solchen gleichsam gepreßten Exemplaren ist nun der Kern als helle, nur selten schärfer begrenzte Lücke und das Caryosom als etwas dunklerer Körper sehr deutlich zu erkennen.

Und hier kann man nun mit Sicherheit beobachten,

daß das Caryosom innerhalb der hellen Lücke (der Kernsaftzone) selbständige Bewegungen ausführt. Auch die Form des Kernes selbst verändert sich, aber da die Kernmembran nur ganz ausnahmsweise als ungemein feine Linie erkennbar ist, so ist eine scharfe Abgrenzung des Kernes gegen das Protoplasma im frischen Präparat meist nicht möglich. Um so besser kann man aber an dem bei geeigneter Abblendung deutlich hervortretenden Caryosom die Gestaltsveränderung wahrnehmen: bald ist der dunklere Fleck ziemlich genau rundlich, bald keilförmig, bald mehrzackig ausgezogen. Die Bewegung ist eine ziemlich rasche, so daß in wenigen Sekunden die Gestalt sich völlig verschieben kann.

Nun ist es auch möglich, innerhalb des Caryosoms eine Struktur zu erkennen: meist in Form eines einzigen winzigen Körnchens, selten in Form eines unregelmäßig gestalteten Häufchens von Körnchen, die heller sind als die Substanz des Caryosoms.

Daß diese Bewegung des Kernes und besonders des Caryosoms nicht etwa durch Protoplasmaströmungen vorgetäuscht, in Wirklichkeit aber nur eine passive ist, kann man an solchen Amöben beobachten, deren Protoplasma ganz zur Ruhe gekommen ist: auch in solchen Exemplaren bleibt der Kern und besonders das Caryosom gut beweglich.

Am besten kann man die Bewegungen des Kernes mit denen einer mäßig langsam beweglichen Amöbe vergleichen: also ein amöboid beweglicher Kern in einer Amöbe.

4. In den fixierten und gefärbten Präparaten ist rings um den Kern das Protoplasma frei von Granulationen und schwach gefärbt. Diese perinucleäre Zone geht ohne scharfe Grenze in das stark granulierte Protoplasma über. Sie ist ungleichmäßig breit, oft liegt der Kern in ihr exzentrisch. Bei manchen Exemplaren fehlt sie gänzlich.

5. In vielen Exemplaren ist der Kern im gefärbten Zustand eine kreisrunde Blase, begrenzt von einer scharf gezogenen feinen Linie, der Kernmembran. Das Caryosom, in stark gefärbten und schwach differenzierten Präparaten kompakt und ohne Innenstruktur, läßt in stärker differenzierten Präparaten eine Scheidung in eine dicke, den Farbstoff lange festhaltende Außenschicht und ein mehr entfärbtes Zentrum erkennen. In einigen Präparaten ließ sich im Innern des Caryosoms eine etwas dunklere Masse erkennen, die entweder in kleinen Krümeln ohne regelmäßigen Bau im Caryosom verteilt lag, oder als einzelnes Körnchen imponierte. Doch ist diese Innenstruktur des Caryosoms keine konstante Erscheinung: in den

meisten Präparaten, in denen überhaupt eine Differenzierung im Caryosom wahrnehmbar war, war der helle zentrale Teil leer.

Zwischen Kernmembran und Caryosom in der hellen Kernsaftzone liegen färbare Kernbestandteile in verschiedener Menge und Anordnung. Manchmal sind zwischen Kernmembran und Caryosom feine Fäden erkennbar, denen etwas stärker gefärbte Körnchen ansitzen (Liningerüst und Außenchromatin); aber es kommen auch Bilder vor, in denen die färbare Substanz der Kernsaftzone ganz unregelmäßig, in staubartigen Häufchen angeordnet ist. Dadurch, daß solche färbaren Partikelchen dem Caryosom von außen oder der Kernmembran von innen anliegen, werden deren Konturen zackig, wie ausgefranst.

6. Sehr eigenartig und bisher meines Wissens noch nicht beschrieben sind aber Kernformen, wie sie die Abbildungen am besten klarmachen. Ihre äußere Form läßt sich am besten mit Amöben vergleichen. Bemerkenswert ist, daß sich auch das Caryosom an diesen Verzerrungen der Kugelgestalt beteiligt, wenn auch in geringerem Grade als die Kernblase als Ganzes. Das Außenchromatin läßt die Kontur des Kernes stets scharf und klar erscheinen; diese ist in sonderbarster Weise, oft an ein Elchgeweih erinnernd, ausgezackt.

7. Auf Kernteilungsfiguren machte mich Herr Dr. BĚLAŘ aufmerksam, dem ich dafür zu lebhaftem Danke verpflichtet bin. In Kulturen, die älter als 2—3 Tage sind, kommen sie nicht mehr vor, und auch in jungen Kulturen sind sie nicht sehr zahlreich. Die Kernteilung verläuft im ganzen nach dem Typus, wie ihn JOLLOS für *Hartmanella* beschrieben hat. Das Caryosom liefert eine Äquatorialplatte (besser: Äquatorialring), die achromatische Substanz eine sonnenförmige Spindelfigur.

Unsere polymorphkernige Amöbe ist also als *Hartmanella* zu bezeichnen.

8. Niemals habe ich eine Encystierung gesehen. Wohl werden die Amöben auf älteren Kulturen träger und sind meist ungefähr kugelförmig. Wenn man die Amöben in frisches Leitungswasser bringt, so findet man nach wenigen Minuten lebhaft bewegliche Formen, und manchmal kann man den Übergang aus einer Kugel-form in eine *Vahlkampfia*-Form beobachten.

Derartige Kernformen sind bisher, soweit ich feststellen konnte, bei Rhizopoden nicht beschrieben. BÜTSCHLI sagt: „Bandförmig verlängerte oder gar verästelte Kerngestalten, wie sie in anderen

Protozoenklassen zuweilen auftreten, sind hier noch nie beobachtet worden.“ DOFLEIN erwähnt nichts Vergleichbares.

Wie sind die eigenartigen Kernbilder zu deuten? An Degenerationsformen müßten sich doch auch noch andere Zeichen des Absterbens erkennen lassen, wie Unschärfe der Konturen, Andeutung eines Zerfalls in Körnchen oder Bröckel, Auflösung oder Blasigwerden des Protoplasmas, irreparable Abrundung der Körperform und ähnliches. Nichts davon ist der Fall. Die auffallendsten Bilder enthalten Präparate einer Plattenkultur vom 11. Tage nach der Aussaat mit vielen polymorphkernigen Amöben, außerdem einer geradezu ungeheueren Menge von kleineren, stark vakuolisierten Amöben und von kleinen Flagellaten.

Um zu entscheiden, ob das Alter der Kultur einen Einfluß auf das Auftreten der polymorphen Kerne hat, wurden von einer Kultur vom ersten Tage an täglich Klatschpräparate angefertigt, nach HEIDENHAIN-ROSENBUSCH gefärbt und dann gezählt, wobei ein Schema zugrunde gelegt wurde, das die Kernkonturen von der Kugel- bzw. Kreisform bis zu den bizarrsten Formen in vier Stadien teilte. Am 3. Tage nach der Aussaat war das Verhältnis der Stadien I—IV wie 38:49:13:0, am 6. Tage wie 17:63:19:1, am 11. Tage wie 30:43:24:3, am 19. Tage wie 54:36:5:0. In dieser Kultur waren extreme Formen also sehr selten, weitaus die Mehrzahl hatte rein oder fast rein bläschenförmige Kerne. Doch zeigt sich auch in dieser Tabelle eine Verschiebung zugunsten des III. Stadiums. Würde es sich aber um Degenerationserscheinungen handeln, so müßten diese mit dem Alter der Kultur zunehmen, was nicht der Fall ist.

Die polymorphen Kerne treten nicht in allen Kulturen auf. Die Bedingungen, unter welchen sie auftreten, habe ich zu ermitteln versucht, indem ich die Versuchsbedingungen variierte; aber es war bisher noch nicht möglich, den Polymorphismus der Kerne künstlich zu steigern. Theoretisch läßt sich folgendes sagen:

Die Formveränderungen des Protoplasmas bei Amöben ist nach den Versuchen von RHUMBLER (1898) und BERNSTEIN (1900) eine Folge von Veränderungen der Oberflächenspannung. Ebenso wie das Protoplasma der Amöbe als ein Flüssigkeitstropfen, in einer anderen Flüssigkeit schwebend, aufgefaßt werden muß, ebenso können wir den Kern der Amöbe als einen Tropfen, im flüssigen Protoplasma schwimmend, betrachten. Dann ist es ohne weiteres klar, daß auch hier die Gesetze, die sich auf die Oberflächen zweier Flüssigkeiten beziehen, gelten müssen; die örtliche Veränderung der Oberflächenspannung muß eine Bewegung und Verzerrung der Kugel-

gestalt des Tropfens erzeugen. Bei unserer Amöbe ist das Verhältnis zwischen Protoplasma und Kerntropfen offenbar ein derartiges, daß schon winzige Änderungen in der Zusammensetzung des Protoplasmas (Salzgehalt, Strömungen und ähnliches) genügen, um eine starke Änderung der gegenseitigen Spannungsverhältnisse an der Berührungsfläche hervorzurufen und so die normale Kugelform des Kernbläschens abzuändern.

Das gleiche, was hier von den Spannungsmomenten zwischen Kernbläschen und Protoplasma angenommen wurde, dürfte dann auch für die Berührungsfläche des Kernsaftes und des Caryosoms gelten: auch hier können Spannungsunterschiede und damit Bewegungen eintreten.

Dieses physikalische Verhältnis vom Protoplasma zum Kern, und vom Kernsaft zum Caryosom ist für die Beurteilung der gesamten physiologischen Beziehungen dieser Organellen von Bedeutung. Aus der Literatur ist dem Verfasser keine Mitteilung bekannt, wo sich diese Relationen morphologisch so klar nachweisen ließen wie im vorliegenden Falle.

---

### Literaturverzeichnis.

- BÜTSCHLI: in BRONN's Klassen u. Ordn. d. Tierreichs Bd. 1 p. 112.  
 RHUMBLER: Arch. f. Entwicklungsmechanik 1898 Bd. 7.  
 BERNSTEIN: PFLÜGER's Archiv 1900 Bd. 80 p. 628.  
 DOFLEIN: Lehrbuch der Protozoenkunde. Jena (G. Fischer) 1914.  
 JOLLOS: Arch. f. Protistenk. 1917 Bd. 37 p. 251 ff.

## Besprechungen.

**A. Kühn:** Untersuchungen zur kausalen Analyse der Zellteilung. I. Teil. Zur Morphologie und Physiologie der Kernteilung von *Vahlkampfia bistadialis*. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 46 1920.

Die Fragestellung lautet: 1. sind die Chromatinelemente, die die Äquatorialplatte der Amöben bilden, gleichwertig den Metazoenchromosomen, kann man auch für jene Individualität postulieren und gilt für sie das Gesetz der Zahlenkonstanz? 2. In welcher Weise ist die Teilungsstruktur des Binnenkörpers mechanisch tätig und in welchen Beziehungen steht er zu der Teilung der Chromatinelemente (oder -segmente)? Zunächst wird versucht durch weitgehende Analyse der normalen Kernteilung der bereits gründlich erforschten Amöbe diese Fragen teilweise zu beantworten. (Neu ist die hier angewandte „iterative“ Eisenhämotoxylinfärbung: wiederholtes tagelanges Beizen und Färben, ev. mit zwischengeschalteten Ruheperioden in Kanadabalsam.) Resultate: 1. die Chromatinsegmente, die nur während eines kurzen Abschnittes (der Metaphase) des Kernteilungsvorganges deutlich gesondert sind, treten stets in bestimmter Größe und Zahl auf, diese schwankt zwischen 16—18 (da man nie Polansichten der Äquatorialringe zu Gesicht bekommt, ist eine ganz exakte Zählung fast unmöglich). 2. Der Binnenkörper nimmt von Beginn der Teilung bis zur Mitte der Anaphase an Volumen zu, das „Mittelstück“, welches sich in eine parallelfaserige Spindel umwandelt, scheint zu verquellen; während der Ana- und Telophase nehmen die Polkappen an Volumen ab, so daß schließlich der Status quo des Volumens erreicht wird. Einzelne, von der Norm leicht aberrante Teilungsbilder, bei denen Teile der Spindel ungleich ausgebildet werden, lassen den Schluß zu, daß die Spindelfasern eine Art Längenwachstum besitzen und so eine Druckwirkung gegen die Polkörper zu ausüben. Das Vorhandensein von Centriolen wird für die vorliegende Form abgelehnt. — Tiefere Einblicke gestatten abnorme Kernteilungsfiguren, die in bestimmten Typen auftreten. Ausgelöst werden sie — jedoch nicht unbedingt — durch starke Abplattung der Amöben, entweder durch Kultur auf hochkonzentriertem Agar (dünne Wasserschicht) oder durch längeres Auflegen von Deckgläschen auf die Agaroberfläche. Die Abnormitäten sind: 1. Unterdrückte Zellteilung, 2. Verschmelzung der Tochterkerne nach erfolgter Kernteilung, 3. Mehrpolige Mitosen. Kombiniert mit 1. dienen hauptsächlich diese letzteren der Analyse. Sie zerfallen in zwei Haupttypen: dreipolige und vierpolige Mitosen. Erstere treten häufiger auf und zwar 1. als Dreistrahler; der Binnenkörper bildet schon in der Prophase eine dreilappige Figur, in deren Winkeln sich das Chromatin anhäuft, im weiteren Verlauf bilden sich drei Binnenkörpersäulen, die in der Mitte unter  $120^{\circ}$  zusammenstoßen (die Spindelfasern

reichen bei jeder nur bis daher), die Chromatinsegmente sind in drei Halbringen angeordnet, teilen sich und werden auf 3 Tochterplatten verteilt. Auf jede derselben kommen ca. 10—12 Segmente. Wenn die drei Binnenkörpersäulen sich nicht gleichmäßig weiterentwickeln (T-Figur), so entfallen auf den oder die vorausseilenden relativ mehr Chromatinsegmente als auf die oder den Zurückbleibenden. 2. Dreiecke. Prophase ebenso, wie beim Dreistrahler. Die eine der drei Binnenkörpersäulen (der „Hauptpol“) eilt in der Entwicklung bedeutend voran, erst dann beginnt der Rest des ursprünglich dreilappigen Binnenkörpers sich geradezustrecken und bildet so die Basis des Dreiecks („Nebenspindel“), die Schenkel entstehen durch Spaltung des Mittelstückes des Hauptpols („Hauptspindelhälften“). Die Chromatinsegmente ordnen sich zunächst zu einem großen Ring um die Hauptspindel (der später mit ihr gespalten sind) und einem kleinen Ring um die Nebenspindel. In ihrer Entwicklung halten sie Schritt mit der Ausbildung der Binnenkörpersäulen; ihre zahlenmäßige Verteilung entspricht der Größe der Ringe. Es entstehen wieder drei Tochterplatten, die des Hauptpols aus den Segmenten der beiden „Hauptspindelhälften“, die der Nebenseite mit den Segmenten je einer von diesen und den eigenen der Nebenspindel. Die Zahl dieser schwankt zwischen 4 und 1. 3. Zweistrahler. Sind Dreiecke mit fehlender Nebenspindel. In der Prophase kenntlich durch Fehlen des Chromatins zwischen den Nebenseiten. Alle diese drei Typen sind vom regelmäßigen Dreistrahler ableitbar; je früher sich ein Pol vor dem anderen entwickelt, desto mehr Chromatinsegmente „reißt er an sich“. — Die vierpoligen Mitosen zerfallen in: 1. Vierstrahler. Entstehung und Verlauf mutatis mutandis wie beim Dreistrahler, die Binnenkörpersäulen bilden ein rechtwinkliges, gleichschenkliges Kreuz. Jede der vier Tochterplatten enthält ungefähr 8—9 Chromatinsegmente. Auch hier gibt es ungleichmäßige Entwicklung der Spindeln, der ebenfalls die Verteilung der Segmente folgt. 2. Rhomben mit oder ohne Diagonalspindel. Prophase wie bei 1. Zwei einander diagonal opponierte Pole eilen voran, die nachfolgende Streckung der beiden anderen (Nebenseite) spaltet die Hauptspindeln; falls — wie beim Zweistrahler — die Spindelbildung zwischen den Nebenseiten unterbleibt, so fehlt die Diagonalspindel. In letzterem Fall erhalten wieder Haupt- und Nebenseite gleichviel Segmente, wie in 1., also 8—9. Wenn aber eine Diagonalspindel zur Ausbildung gelangt, so erhalten die Nebenseite mehr Segmente als die Hauptpole. 3. Rechtecke. Der vierlappige Binnenkörper streckt sich in der Prophase zunächst nur bipolar, die (zweiwertigen) Pole dieser Figur trennen sich erst später voneinander unter Ausbildung von rechtwinklig dazu stehenden Spindeln, die nun kleine Äquatorialringe erhalten, da aber alle 4 Pole schließlich gleichwertig sind, ist auch die Zahl der Segmente in allen 4 Tochterplatten gleichgroß, wie bei 1. — Wenn nach mehrpoliger Mitose die Zellteilung unterbleibt, so können sich die Tochterkerne wieder teilen und zwar meist synchron. Diese neuen (normal bipolaren) Mitosen zeigen nun — entsprechend den diversen Typen der Segmentverteilung — von der Normalzahl abweichende Segmentzahlen, so daß der Schluß gerechtfertigt erscheint (nota bene! Einzelverfolgung abnormer Amöben im Leben ist ja unmöglich, alle Beobachtungen nur an Präparaten gemacht), daß „in jedem Kern die Zahl der Segmente,

die er in der Prophase hervorbringt, abhängt von der Segmentzahl, die in ihn eingegangen ist“. Ebenso zeigen abnorme große Mitosen, die vermuten lassen, daß sie aus verschmolzenen Tochterkernen entstanden sind, annähernd die doppelte Normalzahl von Chromatinsegmenten. Das Gesetz der Zahlenkonstanz ist also so gut wie bewiesen. — Weitere Schlußfolgerungen: 1. „Die Anordnung der chromatischen Masse in der Prophase wird von der Binnenkörperfigur bestimmt“, es besteht eine „Verknüpfung zwischen dem Tempo, in dem sich die Pole sondern und die Menge des Chromatins, das im Bereich der Pole angesammelt ist“. 2. Diese orientierende Wirkung des Binnenkörpers kann rein physikalisch sein. 3. Die gestreckte Form der Segmente ist nicht Eigengestalt, sondern durch den Mechanismus der Teilung aufgezungen. 4. „Die Ausbildung einer bestimmten Anzahl von Chromatinsegmenten ist eine autonome Funktion der chromatischen Masse.“ 5. „Die Gesamtzahl der entstehenden Chromatinsegmente ist unabhängig von der räumlichen Verteilung der unsegmentierten chromatischen Masse über die Teilungsfigur.“ Eine Regulation der abnormen Chromosomenzahl findet nicht statt. Zur Frage der Polarität: 6. „Die Differenzierung der Polkörper aus der Binnenkörpermasse und ihre räumliche Trennung voneinander ist von der Verteilung der chromatischen Masse unabhängig“; ebenso auch davon, ob sich eine Spindel zwischen ihnen ausbildet oder nicht. 7. Die Ausbildung einer Spindel zwischen zwei Polkörpern ist abhängig von dem Vorhandensein von Chromatinsegmenten zwischen demselben. 8. Daß der Mechanismus der Spindelstreckung und damit der Anaphase auf Druckwirkung beruht, zeigen die „T-Figuren“ (ungleichmäßig entwickelte Dreistrahler), wenn der Querbalken des „T“ zufällig an die Zelloberfläche stößt, es wird in diesem Falle der Längsbalken eingedrückt, so daß aus dem T eine Ankerfigur wird. — Schließlich versucht Verf. eine Klärung und Präzisierung des Begriffs „lokomotorische Komponente“ und kommt zu dem Resultat, daß bei *Vahlkampfia* der „entwicklungsphysiologische Faktor, der die Entwicklung der Teilungsstrukturen in erster Linie bestimmt, in den Binnenkörper zu verlegen und der Binnenkörper als Ganzes, als Teilungsorganell zu bezeichnen“ ist.

KARL BĚLAŘ, Berlin-Dahlem.

C. Cl. Dobell and M. W. Jepps: A study of the diverse races of *Entamoeba histolytica*, distinguishable from one another by the dimensions of their cysts. *Parasitology*, Vol. 10. 1918.

Das Material der Verf. stammte von 200, zum größten Teil subakuten Dysenteriefällen, die in London untersucht wurden. Vorausgeschickt werden genaue vergleichende Untersuchungen über die Größenveränderungen, welche die Cysten durch verschiedene Einschluß- und Konservierungsmittel erleiden. Am besten fixiert Sublimatalkohol nach SCHAUDINN mit einem geringen Zusatz von Eisessig; die Größenabnahme, welche so fixierte und in Kanadabalsam eingeschlossene Cysten den lebenden gegenüber zeigen, ist auf Rechnung des Unsichtbarwerdens der Cystenmembran zu setzen; addiert man zu dem Durchmesser der fixierten Cyste 10 Proz., so erhält man den der lebenden. Phys. Kochsalzlösung und verd. Lugolsche Lösung ändern nichts an der Größe. Die auf dieser Basis



durchgeführten Messungen zeigten das Vorhandensein von 4 Größenkategorien von Cysten: 6,5  $\mu$ , 8,3  $\mu$ , 13,3  $\mu$ , 15  $\mu$ ; die Größenvariation innerhalb jeder Kategorie überschritt nie den Betrag von 1  $\mu$ . Von den untersuchten Fällen zeigten 4 nur je eine Kategorie, deren Maße sich durch 7,5 Monate hindurch konstant erwiesen; andere Fälle wiesen 2 Kategorien durcheinander gemengt auf (als Mischinfektion gedeutet). Eine leichte Größenzunahme wurde bei durch Emetinbehandlung hervorgerufenen Rezidiven konstatiert; 13  $\mu$  vor, 15  $\mu$  nach der Behandlung, es handelte sich jedoch hier um Degenerationsformen. Verf. kommen daher zu dem Schluß, daß *E. histolytica* eine Sammelspezies ist, welche mindestens 4 verschiedene Linien — erkennbar in dem einzigen konstanten Entwicklungsstadium, der Cyste — enthält, deren geographische Verbreitung sich auf das ganze Verbreitungsgebiet der Dysenterie erstreckt. Wenn man bei einem Fall die Cystendurchmesser auf der Abszisse, die Anzahl der von jeder Kategorie gefundenen Cysten auf der Ordinate aufträgt, so erhält man eine Kurve, deren Gipfelzahl die Zahl der an der Infektion beteiligten reinen Linien angibt; bei Infektion mit nur einer Linie ist diese Kurve sehr kurz und steil. Die von KUENEN und SWELLENGREBEL gegebene flache Kurve mit dem Frequenzmaximum bei 13  $\mu$  ist nach den Verf. nicht richtig, da sie auf Messungen von nur je 100 Cysten pro Fall basiert, und eine Täuschung durch Degenerationsformen bei dieser geringen Zahl leicht möglich ist. Für die Praxis ergibt sich aus vorstehenden Resultaten die Möglichkeit, Fehlerquellen, die durch Verwechslung von Stuhlproben leicht unterlaufen, durch Messung einer genügenden Anzahl von Cysten und Aufzeichnen der Variationskurve zu vermeiden. Das Vorkommen eines sexuellen Größendimorphismus bei den Cysten (Mikro- und Makrocysten von MATHIS u. MERCIER) wird bestritten.

(Hierzu ist zu bemerken, daß diese Arbeit trotz ihrer Exaktheit und des großen Beobachtungsmaterials dieselbe schwache Seite aufweist, wie die meisten der durch die klassische *Paramaecium*-Arbeit von JENNINGS angeregten und auf der biometrischen Methode basierenden Untersuchungen: daß nämlich nicht in Betracht gezogen wird, ob und inwieweit die Dimensionen des Untersuchungsobjektes von Außenbedingungen abhängig sind. D. Ref.)

KARL BĚLAŘ, Berlin-Dahlem.

**S. L. Brug:** *Endolimax Williamsi*: The amoeboid form of the jodine-cysts. (The Indian journal of medical research, Vol. VI. Nr. 3, Jan. 1919.)

Verf. sucht den Nachweis zu führen, daß die von WENYON zuerst beschriebenen „jodine Cysts“ aus menschlichen Faeces in den Entwicklungskreis einer Entamoë gehören, die er in Java bei seltenen Fällen von Diarrhöe gefunden hat und mit *Entamoeba williamsi* PROW. identifiziert — somit nicht pflanzlicher Natur sind, wie WENYON vermutete. Die Amöbe zeigt einen Kern vom *Vahlkampfsia*-Typus und wird daher zu dem von KUENEN und SWELLENGREBEL aufgestellten Genus *Endolimax* gestellt. (Die Notwendigkeit einer solchen Trennung des Genus *Entamoeba* würde sich erst dann erweisen, wenn auch die Kernteilung solcher Formen nicht dem Entamöbenschema folgte. Der Ref.) Die Cysten zeigen außer einer großen jodophilen Vakuole einen Caryosomkern mit exzentrischem Außenchromatin. Der Nachweis der Zusammengehörigkeit von Amöbe und Cyste

wird durch die morphologische Übereinstimmung beider, sowie das in allen beobachteten (4) Fällen durch Laxativa provozierte Aufeinanderfolgen von Amöben auf Cysten zu führen gesucht. Es werden weder Kernteilung noch sonstige Entwicklungsprozesse beschrieben. (Die Identität dieser Form mit *E. williamsi* scheint in Anbetracht der Angaben PROWAZEKS, der die Encystierung seiner Form im Leben verfolgt hat und differente Cysten beschreibt, nicht ganz sicher zu sein. Der Ref.)

KARL BĚLAŘ, Berlin-Dahlem.

**C. Mathis et L. Mercier:** La schizogonie chez les entamibes de l'homme. (Bull. Soc. Path. Exot. Vol. 10 1917 p. 311.)

Auf Grund von Messungen unterscheiden die Verf. bei *Entamoeba coli* zweierlei Arten von Cysten: Gamogonie- und Schizogoniecysten. Erstere haben eine dicke, doppelkonturierte Membran, feingranuliertes, siderophiles Cytoplasma und nie mehr als 8 untereinander gleiche Kerne. Sie entstehen stets aus einkernigen Amöben, die ihre Nahrungskörper ausstoßen, sich dann — stets vor der Kernteilung — encystieren, worauf durch 3 aufeinanderfolgende Kernteilungen 8 Kerne gebildet werden. Es werden 2 Kategorien unterschieden: Microcysten von 14  $\mu$  und Macrocysten von 15,5  $\mu$  Durchmesser; es wird vermutet, daß darin eine sexuelle Differenzierung zum Ausdruck kommt und daß aus diesen Cysten amöboide Gameten ausschlüpfen, die dann miteinander kopulieren. Die Schizogoniecysten variieren der Größe nach viel mehr (14—26  $\mu$ ), ihre Membran ist viel dünner, das Cytoplasma ist alveolär gebaut, die Kerne von ungleicher Größe und Zahl (bis zu 16). Sie entstehen aus ein- bis vielkernigen Amöben, deren Kerne sich durch heteropole Knospung (?) vermehren; die Cystenbildung kann in einem beliebigen Zeitpunkt eintreten. Durch spontane Zellteilung entstehen kleine, einkernige Amöben, die als Schizonten aus der Cyste ausschlüpfen. Ob diese Schizogonie auch schon bei den freien vielkernigen Amöben eintreten kann, ist nicht sicher. Bei *E. histolytica* bestehen dieselben Verhältnisse, nur fehlt die Schizogonie. Die biometrische Methode ermöglicht eine vollkommen sichere Unterscheidung von Gam- und Schizogonie, da die Größenvariation innerhalb sehr enger Grenzen sich bewegt. Anhangsweise werden die Ursachen der engen Verbreitung von *E. histolytica* und der weiten von *E. coli* aus den Verschiedenheiten der beiden abgeleitet. Für erstere soll 1. das Fehlen der Schizogonie, 2. die Abwesenheit der für ihre Entwicklung nötigen, in ihrer Verbreitung an die Tropen und Subtropen gebundenen, Bakterienflora maßgebend sein.

(Die stillschweigende Voraussetzung dabei ist natürlich die Annahme einer unwahrscheinlich weitgehenden Konstanz der Dimensionen — Unterschiede von 1—1,5  $\mu$  sollen schon ausschlaggebend sein — sowie deren Unabhängigkeit von äußeren Einflüssen. Der Ref.)

KARL BĚLAŘ, Berlin Dahlem.

**P. Metzner:** Zur Mechanik der Geißelbewegung. Biol. Centralbl. Bd. 40 1920.

Verf. erörtert das Problem an Hand von 1. theoretischen Erwägungen, 2. Versuchen mit „Geißelmodellen“ und 3. Beobachtungen am lebenden

Objekt. 1. a) Wenn der rotierende Körper (die Geißel) in einem Winkel  $\beta$  zur Rotationsachse geneigt ist, so wird in den so gebildeten kegelförmigen Rotationsraum Wasser hineingesogen und zwar mit um so größerer Geschwindigkeit, je kleiner  $\beta$  ist. b) Ist der rotierende Körper nicht gerade, sondern schraubig gewunden, so wird bei einer in der Schraubenwindung gleichläufigen Rotation Wasser in den Rotationsraum hineingesogen, bei entgegengesetzt gerichteten Wasser hinausgestoßen. (Eine dem rotierenden Körper anhaftende Masse (das Flagellat) wird sich also im ersten Falle mit der Geißel voranbewegen, im zweiten Falle die Geißel nachschleppen.) Das Maximum der Strömungsgeschwindigkeit wird bei dem Wert von  $54^\circ$  für den Winkel  $\beta$  erreicht. c) Ist der rotierende Körper zwar gerade, aber nicht starr, sondern biegsam, so nimmt er infolge der Reibungswiderstände passiv Schraubengestalt an, was aber nur bei den optimalen Werten des Steigungswinkels deutlich wird. 2. Die Richtigkeit dieser theoretisch abgeleiteten Resultate wird an „Geißelmodellen“ — rotierenden Drähten — bewiesen. Die Strömungen im Wasser werden durch electrolytisch erzeugte Gasblase sichtbar gemacht. Es zeigt sich, „daß eine ausgiebige Ortsbewegung (Strömung) auch ohne Schraubengestalt der Geißel zustande kommen kann durch einfaches Umschwingen eines kegelförmigen Raumes“. Bei einer biegsamen Geißel, welche bei der Rotation passiv Schraubengestalt annimmt, wächst mit wachsender Winkelgeschwindigkeit die Stabilität dieser Gestalt, so daß eine starre Schraubengestalt vorgetäuscht werden kann. Umkehr der Bewegungsrichtung (siehe 1 b) ist nur bei einer starr schraubig gewundenen Geißel möglich. 3. Verf. hebt zunächst hervor, daß eine tatsächliche Rotation der Geißel gegenüber dem Körper des Flagellats nie vorkommt, die Orientierung jener zu diesem bleibt immer dieselbe. Hat nun die Geißel elliptischen Querschnitt, so wird dadurch der Rotationsraum ebenfalls elliptisch. Die Geißeln der Flagellaten sind weiche, biegsame Gebilde mit nur passiv erzeugter Schraubengestalt, ihr basaler Teil rotiert in einem Kegelmantel. Bei Bakterien ist der Fall 1 b nur bei *Chromatium okenii* realisiert, sonst ist die passive Torsion ebenso vorherrschend, wie bei den Flagellaten, und die Energieentwicklung erreicht ihren größten Wert in der Nähe der Geißelbasis.

Zur inneren Mechanik der Geißelbewegung bemerkt Verf. nach Aufzählung aller Schwierigkeiten, die den bisherigen Anschauungen im Wege stehen, daß die Vorstellung eines Aufbaues der Geißel aus zahlreichen Fibrillen, die streng metachron sich kontrahieren, zwar eine gute Erklärung abgibt, jedoch bisher nur bei den „Zopfgeißeln“ der Spirillen morphologisch nachgewiesen und berechtigt erscheint. Doch scheint gerade bei diesen Organismen die Geißel nur mittelbar (indem sie die Rotation des Körpers erhält) an der Bewegung beteiligt zu sein. Immerhin scheint diese Annahme die brauchbarste zu sein, da sie sowohl die rasche Bewegung als auch die um vieles komplizierteren Verhältnisse bei der langsamen Geißelbewegung zu erklären vermag.

KARL BÉLAŘ, Berlin-Dahlem.

**F. Doflein:** Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. X. Über *Polytomella agilis* ARAGÃO, nebst Bemerkungen über die Kernteilung bei

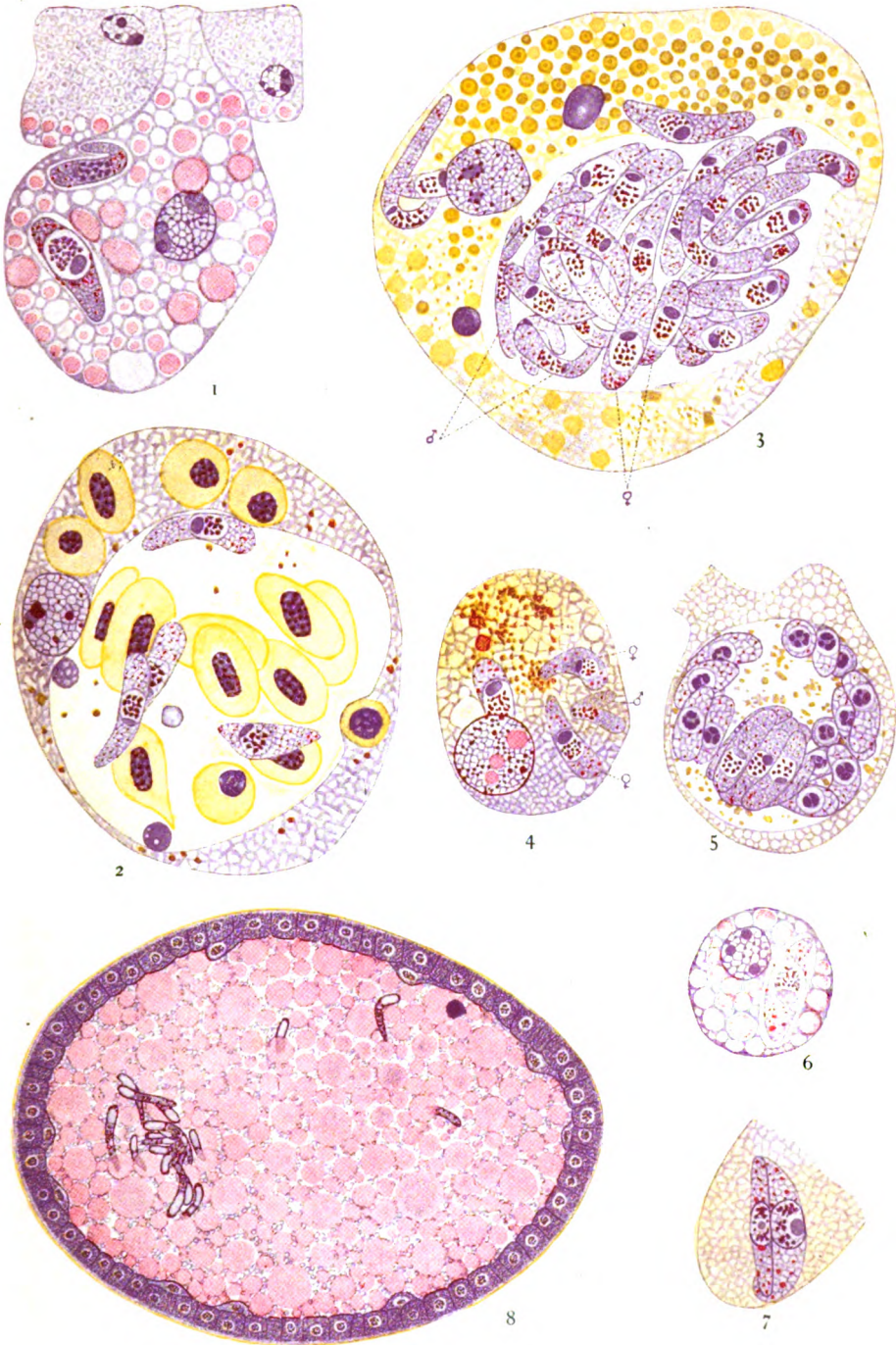
den Protozoen und den Stoffwechsel der Zuckerflagellaten. Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. 41 1918.

Die Arbeit zerfällt in einen morphologischen und einen physiologischen Teil. Die Ergebnisse des ersteren sind: *Polytomella* ist eine farblose Phytomonadine (also keine Amphimonadine), da sie als Reservestoff (außer Volutin) echte Stärke (Jodreaktion) produziert, ein Stigma besitzt, von einer kräftigen, durch Plasmolyse leicht darstellbaren Membran umgeben ist und der Kernbau dem der übrigen Phytomonadinen sehr ähnelt. Letzterer wird zum Gegenstand einer eingehenden Untersuchung gemacht, die folgendes ergibt: Schon im ruhenden Kern (der Kern ist ein typischer Caryosomkern) zeigt sich ein Belag von Körnern der Kernmembran dicht angelagert. In der Prophase der Teilung erfährt ihre anfangs ziemlich große Zahl eine allmähliche Reduktion (die einzelnen Körner vereinigen sich zu größeren), bis schließlich zehn deutlich zählbare chromosomenartige Bildungen resultieren. Das Caryosom quillt zunächst auf und zerfällt entweder beim Beginn der Metaphase in mehrere Brocken, die aufgelöst werden, oder aber es streckt sich in die Länge, ohne zu zerfallen, nimmt das Zentrum der Spindel ein und teilt sich hantelförmig, womit eine mehr oder weniger weitgehende partielle Verflüssigung Hand in Hand geht. Diese letztere Beobachtung wurde an Präparaten gemacht, die mit alkoholischer Eisenalaun-Hämatoxylinfärbung behandelt waren. Verf. zieht daraus den Schluß, daß die Spindel wenigstens zum großen Teil aus dem verflüssigten Caryosom hervorgeht (?). Die Metaphase ist charakterisiert durch eine deutliche intranucleäre Spindel mit spitzen Polen, an denen nie Centriolen nachweisbar waren (siehe hingegen die positiven Angaben bei *Polytoma*, *Chlorogonium* und *Eudorina* von ENTZ u. HARTMANN). Die zehn Chromatinelemente (nicht selten paarweise dicht aneinandergelagert) sind zu einer Äquatorialplatte angeordnet und sollen bei der Anaphase ohne vorherige Teilung in zwei Hälften zu je fünf Elementen auseinanderweichen, die in die Tochterkerne übergehen. Diese entstehen in der gewöhnlichen Weise, unter Schwund der alten Kernmembran usw. Etwaige Reste des Caryosoms scheinen die Grundlage für den Aufbau der Tochtercaryosome zu geben, in anderen Fällen wird eine Umwandlung der Poleile der Spindel zu diesen wahrscheinlich gemacht. Verf. nimmt nun an, daß die Normalzahl der Chromosomen fünf ist, in der Prophase eine vorzeitige Zweiteilung derselben erfolgt (sie verschmelzen aber doch vorher aus einer weit größeren Anzahl von Elementen! Der Ref.), die eventuell in der Metaphase durch Aneinanderlagerung der Teilungsprodukte verwischt wird, und vergleicht dies mit der von TSCHENZOFF bei *Euglena* und von DEHORNE bei höheren Lebewesen beobachteten Teilung der Chromosomen in der Telophase jeder Kernteilung (wobei aber zu bemerken ist, daß Verf. nicht eine einzige Äquatorialplatte in Polansicht abbildet, die ja allein eine einwandfreie Zählung der Chromosomen ermöglicht. Außerdem geben sämtliche Untersucher der Kernteilung der Phytomonadinen (DANGEARD, ENTZ, HARTMANN) übereinstimmend die Teilung der Chromosomen erst in der späten Metaphase und Anaphase an. Der Ref.). In einem allgemeinen Teil diskutiert Verf. die Ergebnisse der bisherigen cytologischen Untersuchungen an Phytomonadinen, polemisiert gegen die „Centriolenlehre“ und verwertet seine Beobachtungen als neuerliche Stütze seiner seit einiger

Zeit vertretenen Ansichten über den Aufbau der Caryosomkerne, nach denen die lokomotorische Komponente stets aus dem Caryosom entsteht. Schließlich wird Cystenbildung, Cystenbau und das Ausschlüpfen aus der Cyste eingehend geschildert. Die fertige Cyste ist von drei Hüllen umgeben: Entocyste, Ectocyste und dem „Schleier“ (die äußerste Lamelle der vorbergehenden), alle mit konzentrischer Schichtung. Viele Cysten sind zweikernig. Die Cyste enthält außer Stärke und Volutin noch Fetttropfen und ist gegen Austrocknen resistent. Beim Benetzen quillt die Entocyste stark auf, wird sodann an einer Stelle verflüssigt und sprengt die Ectocyste, worauf das Flagellat, welches sofort vier Geißeln ausbildet, ausschlüpft. Während dieser Vorgänge schwindet zunächst die Stärke völlig (wird vielleicht in Fett umgewandelt). Volutin und Fett bleiben länger erhalten, werden jedoch ebenfalls verbraucht, falls dem Organismus keine Möglichkeit zur Bildung neuer Stärke geboten wird.

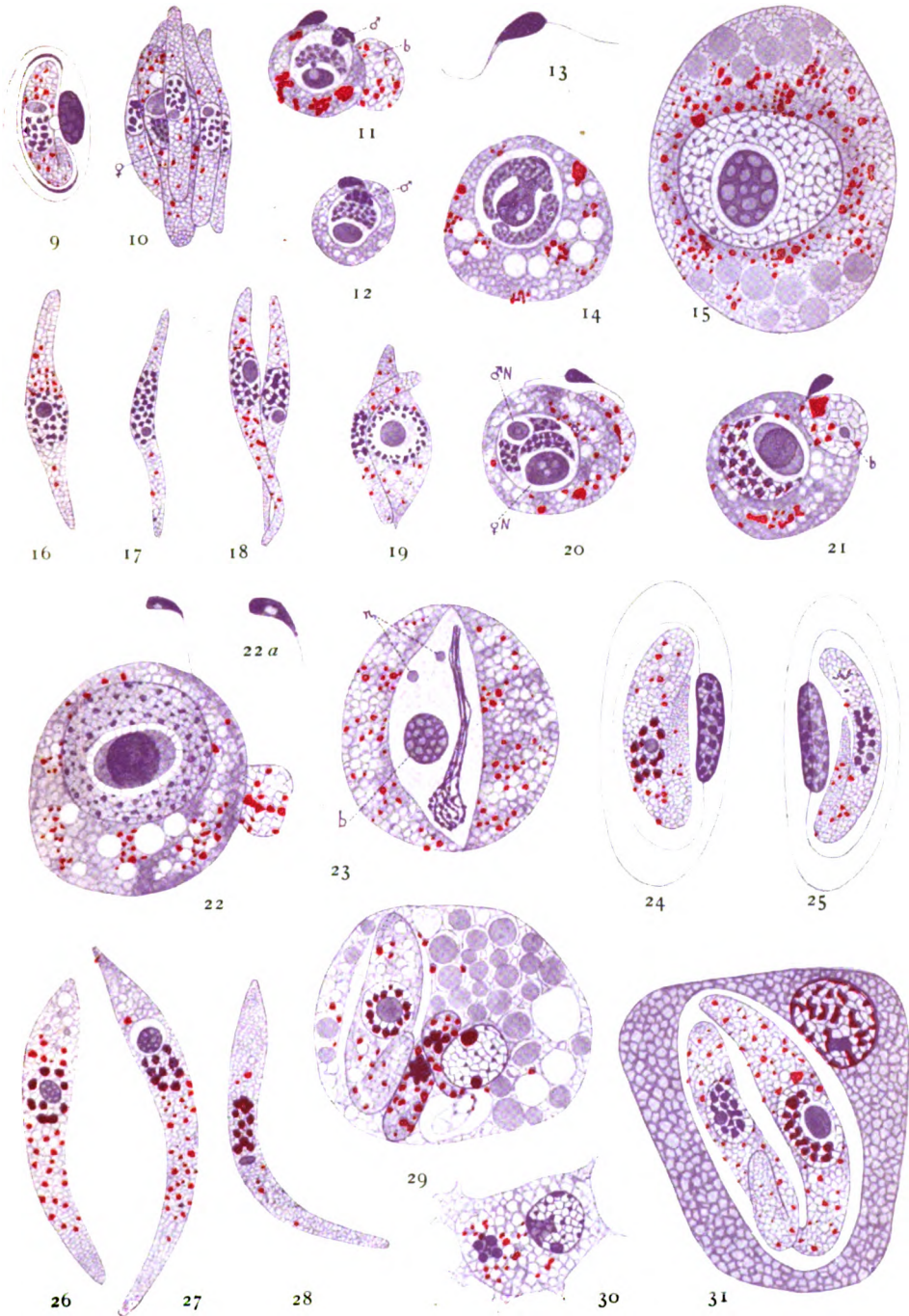
Im zweiten Teil wird der Stoffwechsel des Flagellaten untersucht. Nachdem *Polytomella* weder animalisch sich ernährt, noch Kohlensäure zu assimilieren vermag, muß ihr eine andere Stärkequelle zur Verfügung stehen, und das sind Zuckerlösungen. Vorauszuschicken ist, daß Verf. nicht mit absoluten (d. h. bakterienfreien) Reinkulturen arbeitet. Reservestofffreie „Hungerformen“ zeigen nach 24 stündigem Aufenthalt in optimal 1 proz. Lösungen verschiedener Zuckerarten (Traubenzucker, Rohrzucker, Xylose, Arabinose, Lävulose, Milchzucker, Dextrin) reichliche Stärke-, Volutin- und Fettbildung. Am besten gediehen sie in Rohrzucker, der wahrscheinlich vor der Aufnahme invertiert wird. Maltose war ebenfalls sehr günstig. Auch Glycerin und andere Alkohole (Mannit, Erythrit) scheinen ausgewertet werden zu können. Während Stärke und Fett in umgekehrtem Verhältnis an Menge zu- resp. abnehmen (s. oben), geht die Vermehrung des Volutins Hand in Hand mit der Stärkebildung, wenngleich in den verschiedenen Zuckerarten unter verschiedenen Erscheinungsformen. 0,1—0,5 proz. Zusatz von Natriumphosphat beschleunigte die Volutinbildung erheblich. Da nun in allen Infusionen (aus Stroh), in denen *Polytomella* auftrat, Xylose nachgewiesen werden konnte, ist die hier analysierte Ernährungsweise als normal anzusehen und Verf. faßt unter dem Namen „Zuckerflagellaten“ eine physiologisch scharf charakterisierte Gruppe von Protisten zusammen, welche alle farblos (aber chlorophyllführenden Formen nahestehend) sind, als Reservestoff Stärke aus Zuckerlösungen bilden und in ihrer Verbreitung daher an deren Vorkommen gebunden sind: es gehören hierher außer *Polytomella* noch *Polytoma* und die farblosen *Carterien* und *Chlamydomonaden*, vielleicht auch *Chilomonas paramaecium*, nicht hingegen die farblosen *Euglenoiden*. (Die Richtigkeit der aus diesen Ergebnissen auf die Ernährungsphysiologie der „Zuckerflagellaten“ gezogenen Schlüsse wird durch die (zum Teil unveröffentlichten) Untersuchungen PRINGSHEIM's sehr in Frage gestellt. PRINGSHEIM hat für *Polytoma uvella* festgestellt, daß dieses Flagellat sich lediglich von Fettsäuren + Ammoniak (also durch Bakterienwirkung produzierte Zersetzungsprodukte des Zuckers) zu ernähren vermag, hingegen (in absoluten Reinkulturen!) nicht von Zucker. Es ist also anzunehmen, daß auch die Ernährung von *Polytomella* auf demselben Wege vor sich geht. Der Ref.)

KARL BĚLAŘ, Berlin-Dahlem.



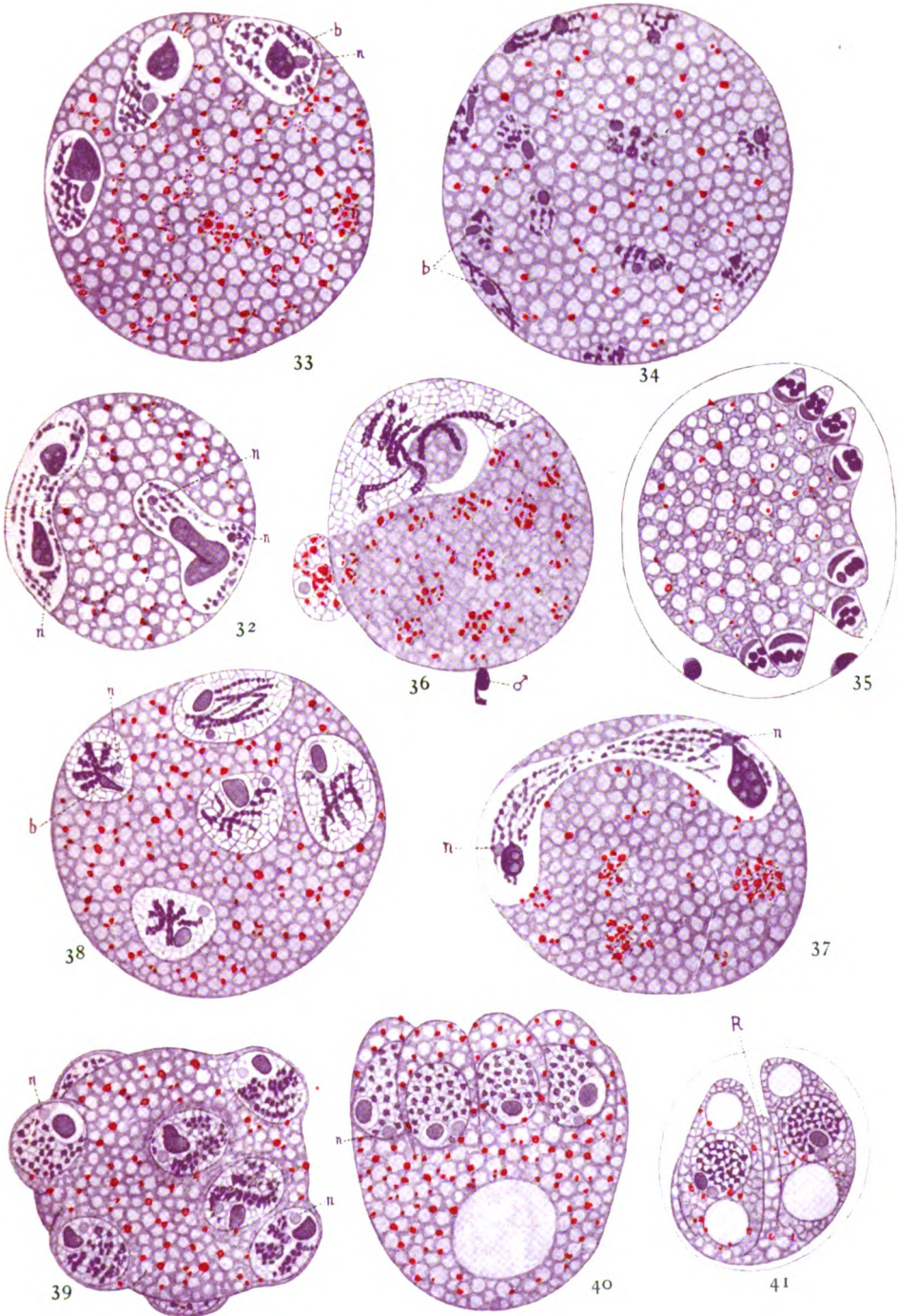




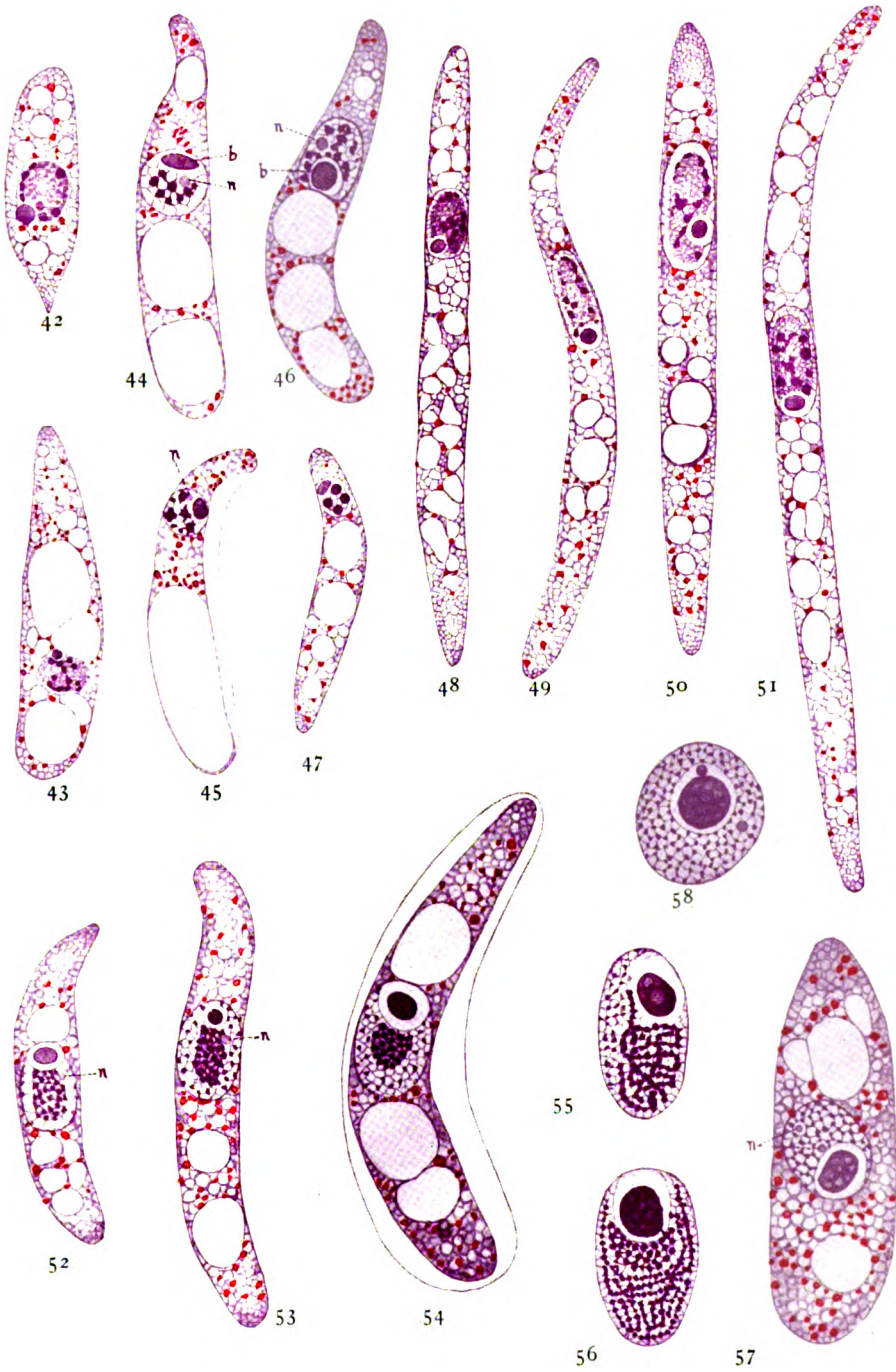






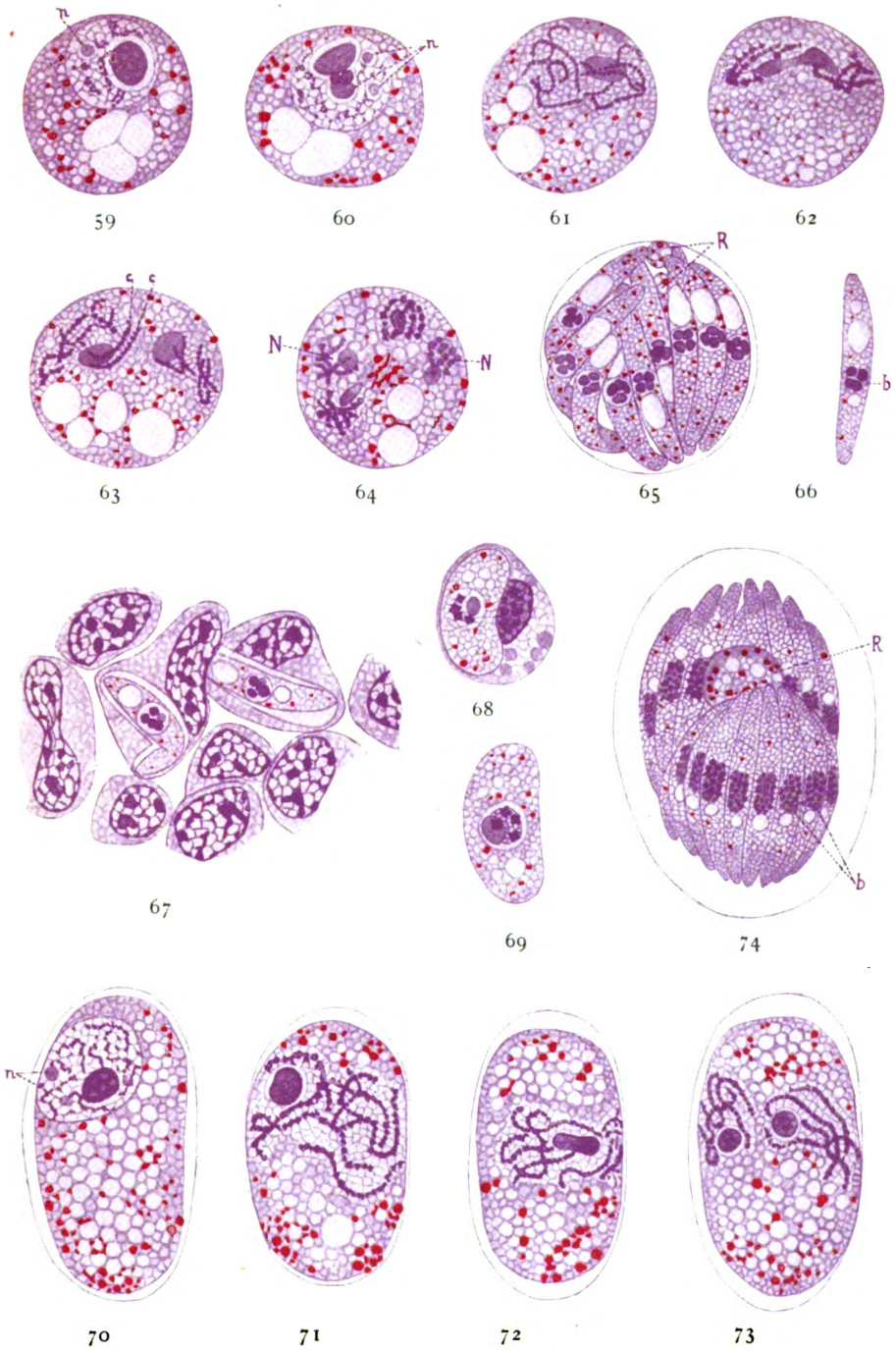




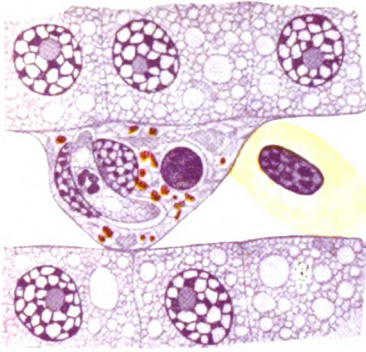








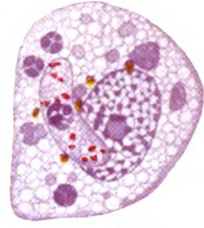




75



76



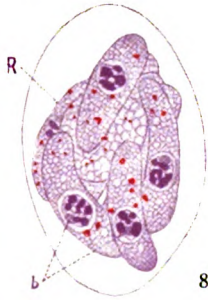
77



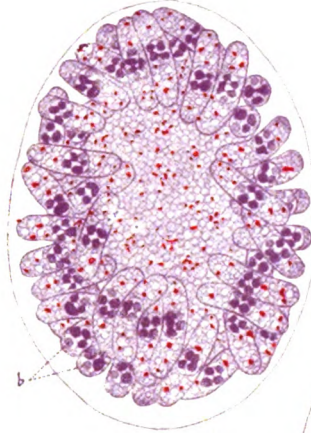
78



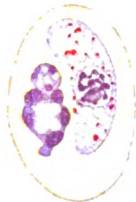
79



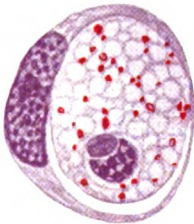
80



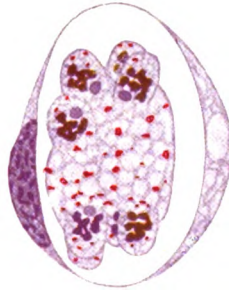
81



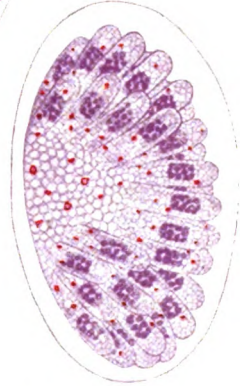
82



84



86



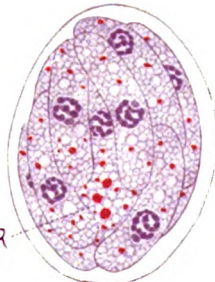
88



83



85



87



89

*E. Reichenow, gez.*







90



91



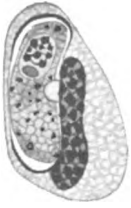
92



93



94



95



96



97



98



99



100



101



102



103



104



105



106

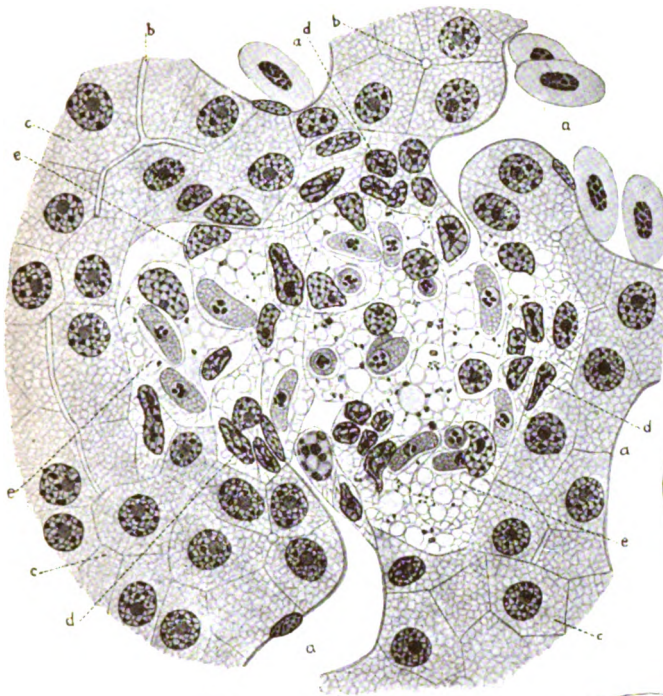


107

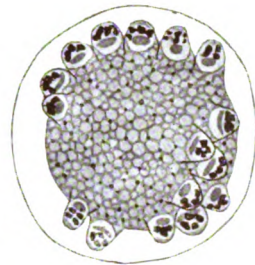


108





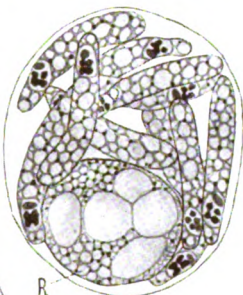
109



110



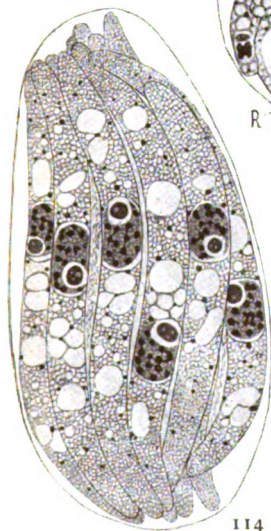
111



112



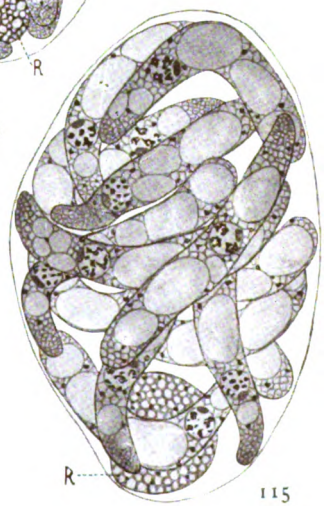
113



114



116



115

*E. Reichenow, gez.*



Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.

## Haplosporidienstudien.

### I. Neue und wenig bekannte Parasiten aus *Herpetocypris strigata* O. F. MÜLL.

Von

W. Stempel in Münster i. W.

(Hierzu 5 Textfiguren.)

Die niederen Krebse und die im Wasser lebenden Insektenlarven, Arachnoiden und Würmer bieten auch heute noch eine unerschöpfte Fundgrube für tierische Parasiten. Seitdem L. PFEIFFER (1891, 1895)<sup>1)</sup> in seinem verdienstvollen Werk zuerst nachdrücklich auf diese Fundgrube hingewiesen hat, ist sie doch bisher auffallend wenig ausgebeutet worden. Es liegt dies zum Teil daran, daß die Vertreter längst bekannter und praktisch wichtiger Sporozoengruppen, wie die Coccidien, Haemosporidien usw., das Interesse und die Arbeitskraft der Protozoenforscher zu vollständig absorbierten, teilweise aber auch daran, daß hier meist Sporozoen zur Betrachtung kamen, die man zunächst nicht bequem klassifizieren konnte, und die man, da sich ihr Entwicklungszyklus nur unvollständig feststellen ließ, in den großen Sammeltopf der „Sporozoa incerta“ warf. Etwas besser wurde es erst in letzterer Hinsicht, als CAULLERY und MESNIL (1905)<sup>2)</sup> es unternahmen, eine besondere Gruppe der „Haplosporidien“ aufzustellen, in die sie viele dieser unsicheren und vernachlässigten Formen aufnahmen. Gewiß war und ist auch noch

<sup>1)</sup> Die Protozoen als Krankheitserreger. Jena 1891. Nachträge 1895.

<sup>2)</sup> Recherches sur les Haplosporidies. in: Arch. zool. expér. et gén. 4. Ser. Tome 4. 1905.

heute der vollständige Entwicklungszyklus der meisten dieser Formen unbekannt; aber es war doch nun wenigstens eine gewisse Basis geschaffen, auf der man weiterbauen konnte. Da gerade auf diesem Gebiet jede Feststellung von Wert ist und weiter helfen kann, und derartige Forschungen zudem auch leicht den zufälligen Erfolg haben können, uns irgendein lange gesuchtes Zwischenstück aus dem Entwicklungskreis eines bekannteren Parasiten aufzudecken, so habe ich mich entschlossen, das ziemlich reichhaltige Material an Haplosporidien, das ich teils selbst gesammelt habe, teils der freundlichen Bereitwilligkeit der Herren Kollegen Geh. Rat Prof. Dr. G. W. MÜLLER-Greifswald und Prof. THIENEMANN-Plön verdanke, so weit zu bearbeiten, als das Material es eben zuläßt.

Die vorliegende Mitteilung beschränkt sich auf 4 Parasiten des a überall häufigen Ostrakoden *Herpetocypris strigata* O. F. MÜLL., und zwar stammen die infizierten Tiere aus der Umgebung von Greifswald (Eldena, Mai 1903). Es wurde lebendes Material untersucht, und ferner wurden Deckglasausstriche von Zupfpräparaten frischen Materials hergestellt. Als Konservierungsmittel dienten Formollösung, Chromessigsäure, Sublimat, Alkohol und Hermannsche Flüssigkeit; gefärbt wurde vorwiegend mit Haematoxylin-Delafield und nachfolgender Differenzierung, Eisenhämatoxylin und Safranin-Lichtgrün (nach JOLLOS 1917<sup>1)</sup>). Mit konserviertem Material wurde so verfahren, daß die Krebse zunächst oberflächlich zerzupft und auf das Vorhandensein von Parasiten hin untersucht werden. Alle infizierten Stückchen wurden dann zusammen unter Zuhilfenahme einer Handzentrifuge gefärbt, differenziert, entwässert und aus Kreosot in Kanadabalsam überführt, wo sie dann eventuell noch weiter zerzupft wurden. Man erhält so meist bessere Resultate als durch die Schnittmethode, da die verschiedene Lagerung der Parasiten in den Stückchen alle möglichen Abstufungen der — ziemlich schwierigen — Färbung und Differenzierung zustande kommen läßt, die man nur wünschen kann, und auch so gut wie kein Material verloren geht. Von allen Stadien wurden unter Benutzung von ZEISS' Apochromat Öl-Immersion (1,5 mm und Komp. Okular 4) Zeichnungen mittels des ABBE'schen Zeichenapparates bei genau bekannter Vergrößerung hergestellt, so daß die Zeichnungen direkt zur Ausmessung der Größe verwandt werden können.

*Herpetocypris strigata* scheint geradezu ein Eldorado für Haplosporidien zu sein. Fand ich doch in dem keineswegs übermäßig

<sup>1)</sup> Untersuchungen zur Morphologie der Amöbenteilung. in: Arch. Protistenkunde Bd. 37. 1917.

reichlichen Material, das mir zu Gebote stand, außer einem sehr häufigen Microsporid im Schizocoel dieses Ostrakoden nicht weniger als vier verschiedene Arten, die wohl sämtlich unbedenklich zu den Haplosporidien (speziell zu den Coelosporidien) zu rechnen sind, und darunter allein drei meines Wissens noch nicht bekannte Arten, für die zwei neue Gattungen aufgestellt werden mußten! Ich gebe in Nachfolgendem eine kurze Beschreibung meiner — leider noch etwas lückenhaften — Befunde.

### 1. *Blanchardina cypricola* WIERZEJSKI.

(Fig. 1 a—n.)

WIERZEJSKI (1890)<sup>1)</sup> beschrieb zuerst als *Blanchardia cypricola* einen Parasiten des Schizocoels von *Cypris (Candona) candida*. Er unterschied zunächst ein vegetatives, amöboides Stadium, in dem er keine Kerne nachweisen konnte, und das sich unter Bildung perlschnurförmiger Ketten vermehrte, und ferner Dauerstadien, die durch Abrundung aus den einzelnen Gliedern der Kette unter Schalenbildung hervorgehen und schließlich zu dickschaligen, spindelförmigen, längsgerieften Cysten werden. In diesen 38—54  $\mu$  großen Cysten konnte er auch Vakuolen und „granulations“ nachweisen, welche letztere sich mit zunehmender Cystenreife vermehren. In den reifen Cysten beobachtete er kugelige Körperchen, die er aber nicht ausdrücklich als Kerne ansprach.

So weit WIERZEJSKI. PFEIFFER (1895 l. c. p. 15) hat dann unter dem Namen *Serumsporidium notodromadis* eine „eigenartige Amöbe“ beschrieben, die er, obgleich sie nach seinen Abbildungen mit der *Blanchardia cypricola* eine sehr geringe Ähnlichkeit hat, doch mit dieser synonymisiert. Möglicherweise ist PFEIFFER hier ein Irrtum unterlaufen, denn die *Blanchardia* ist bei weitem ähnlicher dem von PFEIFFER eine Seite vorher aus „*Cypris* nov. spec. *ichtershausensis*“ beschriebenen *Serumsporidium cypridis* IV und wahrscheinlich diesem und ferner noch dem (p. 1—14) von PFEIFFER beschriebenen *Serumsporidium cypridis* II (*Mülleri*) aus *Cypris ornata* gleichzusetzen. LABBÉ, der (1899 p. 121)<sup>2)</sup> die WIERZEJSKI'sche Art mit dem *Serumsporidium notodromadis* PFEIFFER und ferner mit dem *Serumsporidium cypridis* IV PFEIFFER gleichsetzt, ändert den Gattungsnamen in *Blanchardina*, da *Blanchardia* schon von BUCHECKER für einen

<sup>1)</sup> Note préliminaire sur le *Blanchardia cypricola* nov. gen. nov. sp. in: Bull. Soc. Zool. France T. 15 p. 192—198. 6 Fig. 1890.

<sup>2)</sup> Sporozoa. in: Tierreich 5. Liefg. 1899.



Schmetterling vergeben war. CAULLERY und MESNIL haben dann (l. c. p. 163) die WIERZEJSKI'sche Art mit den anderen Serumsporidien PFEIFFER's unter dem Gattungsnamen *Serosporidium* (WASIELEWSKI) unter Vorbehalt in ihre Gruppe der Haplosporidien und zwar in der Nähe von *Coelosporidium*, *Polycaryum* und *Blastulidium* eingereiht. Aus dieser etwas verwickelten Nomenklaturbetrachtung geht also hervor, daß der richtige Name *Blanchardina cypricola* WIERZEJSKI zu lauten hat. —

In den Greifswalder *Herpetocypris strigata* war der Parasit nicht allzu häufig; ich fand ihn nur in drei Exemplaren und verfügte daher nicht über so reichliches Material, um einen Einblick in den ganzen Entwicklungszyklus gewinnen zu können. Immerhin kann ich die Angaben WIERZEJSKI's und PFEIFFER's in vielen Punkten vervollständigen. Die jüngsten Formen, die ich fand, waren keine kettenförmigen vegetativen Stadien mehr, sondern wohl schon jüngere Cysten. Sie haben eiförmige Gestalt, sind 18—28  $\mu$  groß (im längsten Durchmesser) und besitzen einen großen Kern, der zuweilen sehr lockeres Kerngerüst zuweilen dichtere Chromatinsubstanz mit Vakuolenbildung aufweist (Fig. 1 a—f). Selten ist eine dünne Hülle erkennbar. Andere Stadien, in denen diese deutlicher ist, lassen bei gelungener Färbung stets drei Kerne, nämlich einen größeren, zentral gelegenen „Hauptkern“ und zwei, an den Polen gelegene, meist blasser färbbare, kleinere Kerne erkennen, die wohl als Schalenkerne zu deuten sind, da sie in den dickschaligen, reifen Cysten verschwinden (Fig. 1 g, h). Das Vorkommen solcher Schalenkerne, das uns auch noch bei anderen, ähnlichen Parasiten (s. u.) begegnet, ist insofern von Wichtigkeit, als sie die schon längst vermutete Verwandtschaft unserer Formen mit den Cnidosporidien fast zur Gewißheit werden läßt. Ob die Schalenkerne aus dem Hauptkern durch heteropole Teilung, also durch eine Art Kernknospung, wie ich sie ja jüngst auch für die Myxosporidien nachgewiesen habe<sup>1)</sup>, aus dem „Hauptkern“ hervorgehen, habe ich nicht sicher feststellen können; doch deuten einige Bilder darauf hin, und es ist ja auch an sich sehr wahrscheinlich.

Die übrigen, von mir gesehenen Stadien sind schon als Cysten zu bezeichnen. Sie zeigen stets eine Zuspitzung an den Polen, haben also spindelförmige Gestalt, sind 40—50  $\mu$  groß, und ihr Inhalt läßt

<sup>1)</sup> STEMPPELL, Über *Leptotheca coris* n. sp. und *Nosema marionis* Thél. in: Mitt. a. d. zool. Inst. d. Westf. Wilh.-Univ. Münster, Heft 1, 1918; STEMPPELL, Untersuchungen über *Leptotheca coris*, n. sp. und das in dieser schmarotzende *Nosema marionis* Thél. in: Arch. f. Protistenk. Bd. 40 Heft 2 1919.

stets zahlreiche Kerne erkennen (Fig. 1 c). Wie diese Kerne vermutlich entstehen, darüber gibt vielleicht des in 1 h abgebildete Stadium Aufschluß, in dem außer dem „Hauptkern“ und den beiden Schalenkernen noch mehrere kleinere Kerne im Protoplasma vorhanden sind; man wird also auch hier wieder wohl an Kernknospung

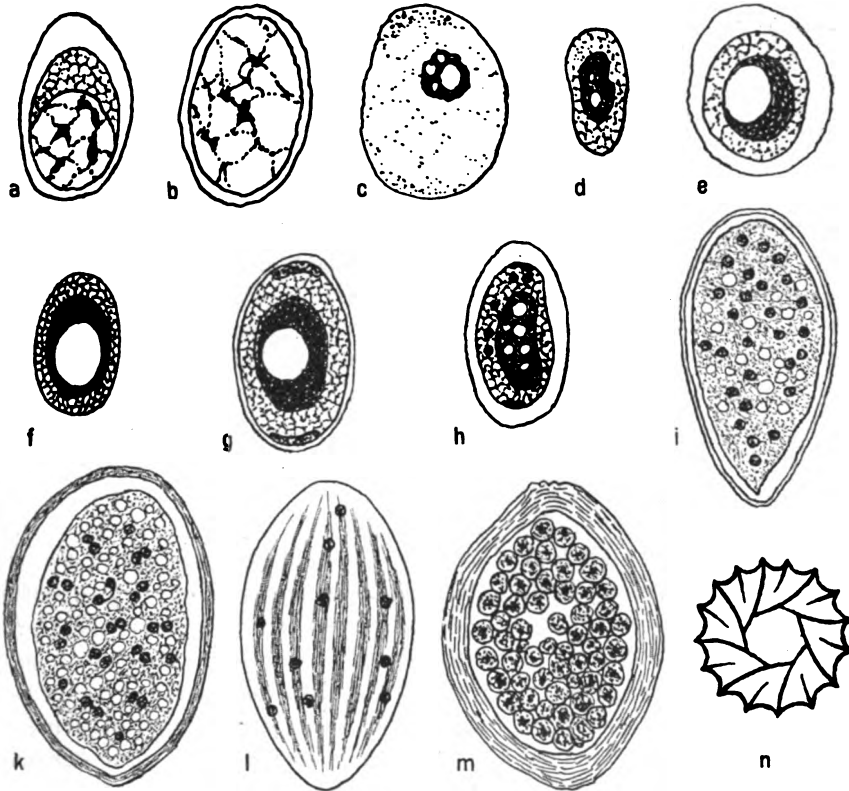


Fig. 1. *Blanchardina cypricola* WIERZEJSKI. Verschiedene Entwicklungsstadien. 870:1. a-f Jugendstadien mit einem Kern, g Stadium mit Schalenkernen, h dasselbe mit beginnender Ausbildung der Sporozoitenkerne, i, k unreife Cysten mit vielen Sporozoitenkernen im optischen Schnitt, l dasselbe (Oberflächenstruktur der Cyste), m reife Cyste mit Sporozoiten, n Cyste von einem Pol aus gesehen. n nach dem Leben, alles andere nach Material, das mit Hämatoxylin gefärbt war.

zu denken haben — es sei denn, daß es sich um irgendwelche mit Kernfarbstoffen färbbare Reservestoffe handelt. Die zahlreichen färbbaren Inhaltskörper der Cysten sind aber zweifellose Kerne und sie vermehren sich auch später noch durch Zweiteilung (Fig. 1 k) die, wie es scheint, eine wenig modifizierte direkte Kernteilung ist.

Zwischen diesen Kernen finden sich die schon von WIERZEJSKI beschriebenen Vakuolen. Allmählich bildet sich an der gelbbraunen Cystenhülle die charakteristische, von allen bisherigen Beobachtern beschriebene Längsriefung aus. Es sind 16—20 ziemlich scharfkantige Längsrippen vorhanden, die von einem Pol zum andern ziehen (Fig. 1 l) aber die Pole gewöhnlich nicht ganz erreichen, indem sie nahe denselben aufhören bzw. seitlich abbiegen (Fig. 1 n). In den Längsfurchen springen die Cysten leicht auf. Am seltensten trifft man ganz reife Cysten mit sehr dicker Hülle, deren Inhalt in zahlreiche, kugelige — wohl einkernige — Sporozoite zerfallen ist (Fig. 1 m).

Wie man sieht, zeigt die ganze Entwicklung eine sehr große Ähnlichkeit mit derjenigen der von CAULLERY und MESNIL (l. c.) in der Familie der Coelosporidien untergebrachten Haplosporidien (den Gattungen *Coelosporidium* MESNIL und MARCHOUX, *Polycaryum* STEMPPEL und *Blastulidium* PÉREZ). Man wird also auch die Gattung *Blanchardina* ohne Bedenken hier einordnen können.

## 2. *Serumsporidium oviforme* n. sp.

(Fig. 2 a—z, 3.)

Die von PFEIFFER (l. c. 1895 p. 11) aufgestellte Gattung *Serumsporidium*<sup>1)</sup> wird wohl kaum so, wie sie ist, aufrecht zu erhalten sein. Denn die als „*Serumsporidium cypridis* I“ bezeichnete Form ist wohl zweifellos ein Microsporid, *Serumsporidium cypridis* II und *Serumsporidium cypridis* IV dürften, wie oben auseinandergesetzt, mit *Blanchardina cypricola* zu identifizieren sein, *Serumsporidium gammari* gehört der Form des Sporen usw. nach ebenfalls zu *Blanchardina*, *Serumsporidium cypridis* III ist überhaupt nicht genügend charakterisiert, *Serumsporidium notodromadis* ließe sich auch dann schwer definieren, wenn es nicht PFEIFFER selbst schon mit *Blanchardina cypricola* identifiziert hätte, und *Serumsporidium Leydigii* endlich ist ebenfalls von PFEIFFER selbst mit *Botellus typicus* Moniez identifiziert worden. Ich schlage daher vor, den Gattungsnamen *Serumsporidium* allein anzunehmen für einen von mir ziemlich oft in *Herpetocypris strigata* gefundenen, meines Wissens bisher noch nicht beschriebenen Parasiten, der zweifellos mit der oben beschriebenen *Blanchardina*

<sup>1)</sup> Übrigens ein etwas unglücklicher Name für Blutparasiten, da Serum ja nicht gleich Blutflüssigkeit zu setzen ist.

sehr nahe verwandt ist, und für den ich wegen der eiförmigen Gestalt seiner Cysten den Speziesnamen *oviforme* gewählt habe.<sup>1)</sup>

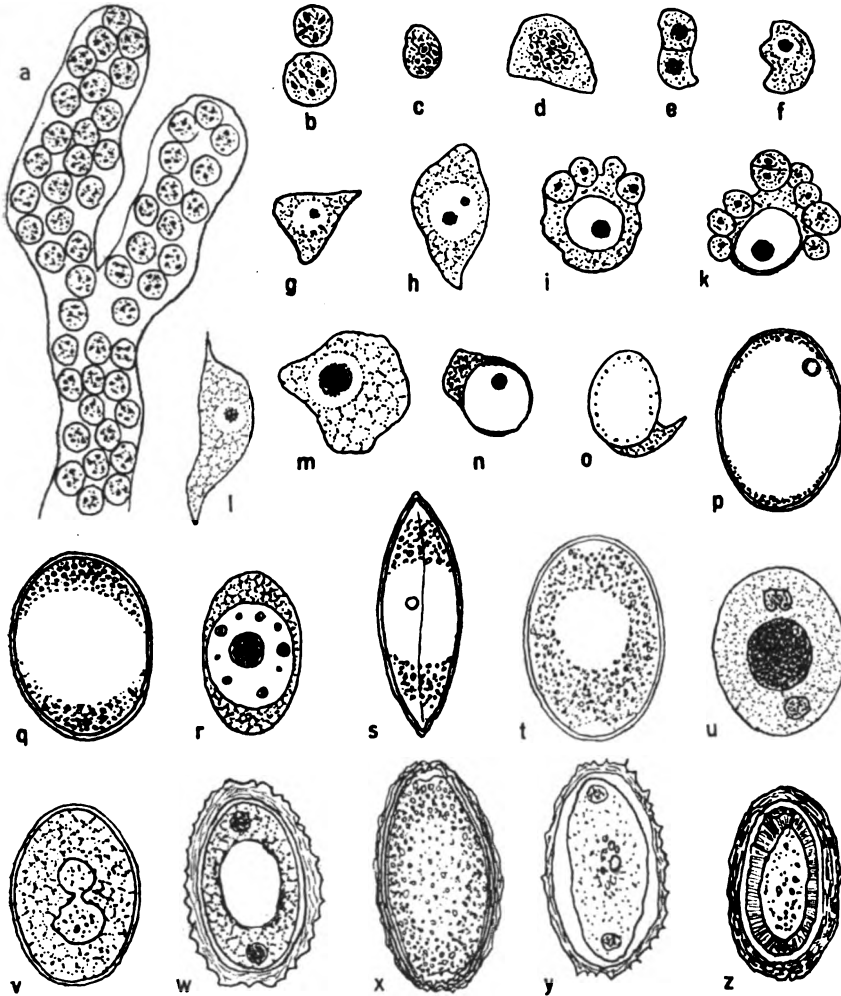


Fig. 2. *Serumsporidium oviforme* n. sp. 870:1. a Schlauchförmiges vegetatives Stadium mit vielen Schizonten, b—o ein- und mehrkernige Schizonten verschiedener Wachstums- und Teilungsstadien, darunter einige (g—o) mit beginnender blasiger Auftreibung des Kernes, p—z Cysten (s—u, w—z mit einem „Hauptkern“ und zwei Schalenkernen), a—o, r, u gefärbt mit Hämatoxylin DELAFIELD, v gefärbt mit Safranin-Lichtgrün (Kern rosa, Protoplasma hellgrün), w, y, z gefärbt mit Eisen-hämatoxylin, s nach ungefärbtem Formolmaterial, p, q, t, x nach dem Leben.

<sup>1)</sup> Nach Fertigstellung der Arbeit wird mir bekannt, daß neuerdings NÖLLER (Arch. f. Protistenk. Bd. 41 Heft 2 1920 p. 183) einen Parasiten aus *Simulium*

In den meisten infizierten Exemplaren, die sich von normalen nur sehr schwer — höchstens durch eine etwas bräunliche Verfärbung<sup>1)</sup> — unterschieden, fanden sich außer Cysten auch vegetative Stadien, so daß es mir hier gelungen ist, ein, wenn auch nicht vollständiges, so doch ausführlicheres Bild des Entwicklungszyklus zu entwerfen. Diese vegetativen Stadien bilden meist vielfach verästelte Schläuche (seltener isolierte Kugeln), die außen von einer dünnen Membran umgeben sind, und deren Inhalt in zahlreiche, etwa  $4,6 \mu$  große rundliche Protoplasmakörper zerfallen ist (Fig. 2a). Letztere lassen meist 4 dunkler färbbare Inhaltkörper, zuweilen, wenn sie bereits isoliert liegen (Fig. 2b, c, d) auch mehrere solcher in ihrem dichten, mit Hämatoxylin sich stark färbenden Protoplasma erkennen. Daß es sich bei jenen Inhaltkörpern um Kerne handelt, wird durch gelegentliche Beobachtung von hantelförmigen Teilungsstadien (Fig. 2d) wenigstens wahrscheinlich. Die etwas größeren, bis  $18 \mu$  messenden vegetativen Stadien, die eine unregelmäßige Kontur und im Leben vielleicht Pseudopodienbildung zeigen (Fig. 2e—o), sind dann zum größten Teil einkernig, sie gehen jedenfalls durch Teilung aus den mehrkernigen Jugendstadien hervor (vgl. Fig. 2e) und sind durch eine recht auffallende, blasige Auftreibung ihres Kerns, der häufig Nukleolen enthält, gekennzeichnet. Zuweilen findet man auch einzelne Individuen, die schon diese Veränderung aufweisen, während ihre noch mit ihnen zusammenhängenden Geschwister noch kleine, kompakte Kerne besitzen (Fig. 2i, k).

Hat das Wachstum und die blasige, wohl auf Wasseraufnahme beruhende Auftreibung des Kernes ihren Höhepunkt erreicht, so verwandeln sich die vegetativen Stadien in meist eiförmige, selten spindelförmige, etwa  $28-34 \mu$  im größten Durchmesser messende Cysten (Fig. 2p—z, 3). An den jüngeren derselben ist der Kern zu einem sehr wasserreichen, nur selten Nucleoli enthaltenden, kugeligen Gebilde geworden, das den größten Teil des Cysten-Innenraumes ausfüllt, während das körnige Protoplasma auf zwei schmale Polkappen beschränkt ist (Fig. 2p—r, 3). Mit zunehmender Reife streckt sich dann die ganze Cyste mehr in die Länge, die Hülle wird dicker

(*Melusina*) *reptans* L. als *Serumsporidium melusinae* n. sp. beschrieben hat. Da aber dieser Parasit, der dem oben geschilderten wenig ähnlich ist und keinesfalls mit ihm in der gleichen Gattung vereinigt werden könnte, zudem nach NÖLLER'S Ansicht mit der von DRBAISIEUX (C. R. Soc. biol. T. 82 1919 p. 899) beschriebenen Chytridinee *Coelomyxidium simulii* identisch ist, so wäre die Gattungsbezeichnung *Serumsporidium* für die NÖLLER'sche Art auch einzuziehen.

<sup>1)</sup> Im Gegensatz zu der stets weißlichen Verfärbung bei Microsporidien-Infektion.

(bis  $4\mu$ ) und bekommt eine runzelige Oberfläche, und der Kern zieht sich etwas zusammen, während gleichzeitig an den reifsten Cysten eine auch schon an lebendem Material sichtbare feine radiäre Streifung des ihn umgebenden Protoplasmas auftritt (Fig. 2z). Der wasserreiche Kern der jüngeren und älteren Stadien ist natürlich mit Kernfarbstoffen schwer färbbar (vgl. z. B. Fig. 2w und z); doch nimmt er solche, wie z. B. Safranin deutlich an. Seine Verkleinerung scheint teilweise zusammenzuhängen mit der Ausbildung zweier an den Polen — also ganz ähnlich wie bei *Blanchardina* — liegenden Schalenkerne (Fig. 2s, t, u, w, y, z), die jedenfalls an der Bildung der Schale beteiligt sind und die nahe Verwandtschaft unseres Parasiten mit der Gattung *Blanchardina*, und damit auch seine Zugehörigkeit zu den Coelosporidien

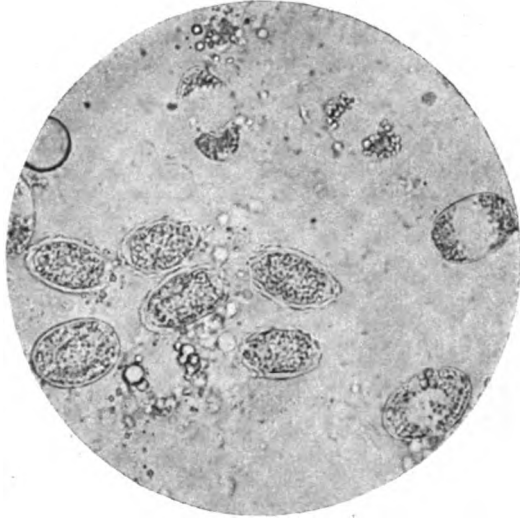


Fig. 3. *Serumsporidium oviforme* n. gen. n. sp.  
Unreife und reife Cysten nach dem Leben.  
Mikrophotogramm. 330:1.

(s. o.) dokumentieren. Allerdings habe ich bei vorliegender Form niemals einen Zerfall des Cysteninhalts in mehrere Sporozoite nachweisen können; aber das scheint mir deswegen von nicht ausschlaggebender Bedeutung, weil bei manchen anderen Coelosporidien, wie bei dem weiter unten noch zu beschreibenden *Trachysporidium Pfeifferi*, außer Cysten mit mehreren Sporozoiten auch einzellige vorkommen. Warum soll letzteres nicht bei manchen Arten die Regel sein?

### 3. *Trachysporidium Mülleri* n. gen. n. sp.

(Fig. 4 a—v.)

Der vorliegende Parasit hat ebenso wie der folgende eine zweifellos große Ähnlichkeit mit den von mir (1902, 1903)<sup>1)</sup> aus *Branchipus*

<sup>1)</sup> *Polycaryum branchipodianum* n. g. n. sp. in: Zool. Jahrb. Abt. Syst. Geogr. Biol. Bd. 15 p. 591—596 1902, und: Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Polycaryum* in: Arch. f. Protistenk. Bd. 2, 1903.

*Grubei* und *Daphnia longispina* beschriebenen *Polycargum*-Arten; doch unterscheiden sie sich von diesen durch die recht charakteristische Form ihrer allseitig mit Leisten versehenen Cysten, und ich schlage daher vor, beide in einer neuen Gattung der Coelosporidien unterzubringen, die ich *Trachysporidium* nenne. Beide sind in dem Greifswalder Material nicht so häufig wie *Serumsporidium oviforme*; doch ist die hier zunächst beschriebene Art, die ich mir erlaube, nach Herrn Geh.-Rat Prof. Dr. G. W. MÜLLER *Tr. Mülleri* zu nennen, immerhin häufiger als das weiter unten behandelte *Tr. Pfeifferi*.

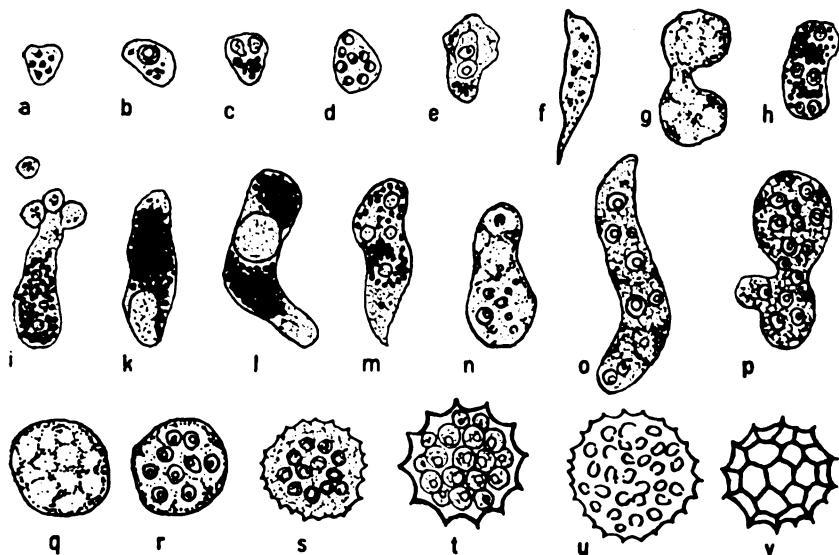


Fig. 4. *Trachysporidium Mülleri* n. gen. n. sp. 870:1.

a—p ein- und vielkernige vegetative Stadien (schwarze Körnchen in a—c, e, h—m = Fett), b, k und l einkernig, g und p Zweiteilungsstadien (?), i Knospungsstadium. r—v jüngere und ältere Cysten im optischen Schnitt (t und u mit Sporozoiten), q, v Oberflächenstruktur.

a—c, e, h—m, t Safranin-Lichtgrünfärbung nach Konservierung in HERMANN'Scher Flüssigkeit (Kerne rot, Protoplasma grün, Fett schwarz), d, f, g, n, q, r, t, u, v Formol- bzw. Sublimatkonservierung, Färbung mit Safranin-Lichtgrün (Protoplasma hellgrün, Kerne meist dunkelgrün, kleinste Körnchen rot, Cystenhüllen hellrot, Leisten der Cystenhüllen dunkelrot).

Die jüngsten, etwa  $3\ \mu$  messenden vegetativen Stadien scheinen einkernig zu sein; doch macht sich bei der Mehrzahl der Individuen bald eine Kernvermehrung bemerkbar, und man hat den Eindruck, als ob diese mehrkernigen — wohl im Leben amöboid beweglichen — Formen sich ziemlich lebhaft durch Zweiteilung und Knospung ver-

mehrten (vgl. Fig. 4 a—p). Immerhin trifft man zuweilen auch größere, bis  $32\ \mu$  messende, meist langgestreckte Formen an, die nur einen einzigen großen Kern aufweisen (Fig. 4 k, l). Daß es sich bei allen diesen Inhaltskörpern um Kerne handelt, ist durch Safranin-Lichtgrün-Färbung nach Konservierung in HERMANN'Scher Flüssigkeit, wobei sich diese Inhaltskörper leuchtend rot, die Protoplasmasubstanzen grün färbten, ziemlich sicher gestellt (Fig. 4 a—c, e h—m, t). Außerdem kommen aber in den vegetativen Stadien noch zahlreiche kleinste Körnchen vor, die nach Formol- bzw. Sublimatkonservierung bei bestimmten Graden der Differenzierung allein die rote Farbe annehmen, während die eigentlichen Kerne dunkelgrün waren (Fig. 4 d, f, g, n, q). Ich möchte auch diese Körnchen, die nach der Konservierung in dem Osmiumgemisch nicht deutlich hervortreten (wohl, weil sie durch das noch zu erwähnende Fett verdeckt werden) als Kernderivate und zwar als Chromidien ansprechen. Sie stehen wohl sicher in Beziehung zur Bildung der Cystenhülle, wie besonders durch Vergleich der Fig. 4 q und 4 v deutlich wird, wo sie (in q) in ihrer Anordnung an der Oberfläche den späteren dickeren Leisten der Cystenhülle (in v) entsprechen. Sie vertreten also hier wohl die Schalenkerne. Außer diesen Chromidien fällt nach Osmiumkonservierung noch ein weiterer Inhaltsbestandteil besonders auf: zahlreiche, intensiv geschwärzte Tröpfchen, die offenbar Fett sind (Fig. 4 a—e, h—m). Diese massenhaften Fetteinlagerungen, die bei der Ausbildung der Sporozoite verschwinden, deuten — selbst abgesehen von der Form der vielkernigen Cysten — besonders auf die Verwandtschaft mit *Polycaryum* und *Coelosporidium* hin, bei denen sie ebenfalls nur in den unreifen Formen vorkommen. Die Kerne der vegetativen Stadien zeigen ebenso wie diejenigen der Cysten häufig im Innern eine gewöhnlich excentrisch gelegene Vakuole (Fig. 4 b, d, e, h, n, o, p, r, s), und es scheint, als ob sie aus dem ursprünglichen, nicht vakuolisierten Kern durch eine Art von Kernknospung hervorgehen (Fig. 4 e).

Die Cysten sind kugelig,  $14\text{--}20\ \mu$  groß und erinnern durch den Besitz von starken leistenförmigen Vorsprüngen ihrer Oberfläche etwas an die durch — allerdings einseitige — Leisten ausgezeichneten Cysten von *Polycaryum branchipodianum* (Fig. 4 s—v); ihre Hülle färbt sich stark in Safranin. Der Cysteninhalt ist zuerst vielkernig (Fig. 4 r, s); später zerfällt er in eine große Anzahl wohl einkerniger Sporozoite, die erst kugelig sind, deren Form aber in ganz reifen, dickwandigen Cysten nicht genau feststellbar ist (vgl. Fig. 4 u).



4. *Trachysporidium Pfeifferi* n. gen. n. sp.

(Fig. 5 a—s).

Die vorliegende Spezies habe ich nur in drei Ostrakoden gefunden; sie stimmt in der Größe ungefähr mit der oben beschriebenen überein. Die Kerne der vegetativen, oft den Muskeln ansitzenden, einkernigen oder vielkernigen Stadien zeigen besonders deutlich die Neigung zur Vakuolisierung (Fig. 5 d, l). Auch hier scheinen diese

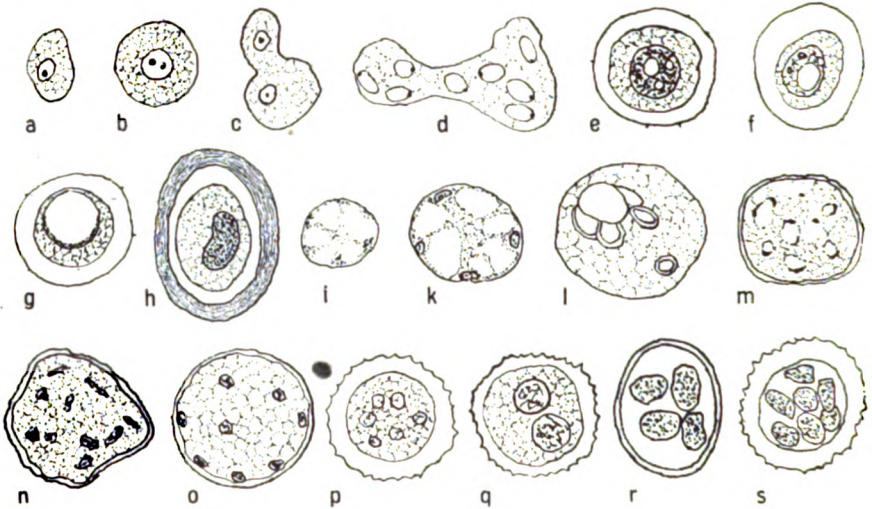


Fig. 5. *Trachysporidium Pfeifferi* n. gen. n. sp. 870:1.

a—d ein- und mehrkernige vegetative Stadien, e—h einkernige Cysten, i—s mehrkernige jüngere und ältere Cysten, deren Inhalt in r und s bereits in Sporozoite zerfallen ist. Alle Präparate nach Formol- oder Sublimatkonservierung mit Hämatoxylin DELAFIELD gefärbt.

Kerne durch Kernknospung aus größeren Kernen hervorzugehen (Fig. 5 l). Die als Schalenchromidien zu deutenden Körnchen finden sich auch hier und liegen auch hier gewöhnlich der Peripherie des oft stark vakuolisierten Protoplasmas an, wo sie sich oft zu wirklichen Kernen verdichten (Fig. 5 i, k). Das Vorkommen von Fett habe ich, da mir kein in Osmiumgemischen konserviertes Material zur Verfügung stand, bei dieser Art leider nicht feststellen können. Merkwürdig ist, daß die Zahl der in einer Cyste entstehenden Kerne, bzw. Sporozoite zwischen 1 und etwa 8 schwankt (Fig. 5 e—h, m—s). Die Cystenhülle zeigt unregelmäßigere und nicht so stark vorspringende Leisten wie bei *Tr. Mülleri*, die mit vorliegender Art nahe verwandt, aber doch wohl von ihr zu trennen ist.

Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.

## Studien an intracellularen Symbionten.

### III. Die Symbiose der Anobiinen mit Hefepilzen.

Von

Prof. Paul Buchner, München.

(Hierzu Tafel 14 und 4 Textfiguren.)

Bereits seit 20 Jahren wissen wir, daß *Anobium paniceum*, ein in den verschiedensten Speisevorräten, vor allem aber in Kleie sich findender kleiner Käfer, regelmäßig in einem begrenzten Teile seines Darmepithels fremde Mikroorganismen beherbergt. KARAWAJEW beschrieb 1899 eigentümliche Blindsäcke, die sich am Anfang des Mitteldarmes ausbuchteten und deren Zellen zum großen Teil mit Gebilden vollgepfropft sind, die er für Flagellaten hielt. Da er nie einen Käfer fand, der frei von diesen Eindringlingen gewesen wäre, drängte sich bereits ihm der Gedanke auf, daß es sich vielleicht hier doch nicht um Parasiten handle, sondern ein geregeltes Zusammenleben vorliege, das durch einen unbekanntem Vorteil zu erklären sei, den die Wirtstiere bei ihrer Verdauung von den Symbionten hätten. Diese Vermutung nahm schon 1900 ESCHERICH auf, der mit Entschiedenheit erklärte, daß von Parasiten nicht die Rede sein könne und daß zweifellos ein merkwürdiger Fall von Symbiose vorliege, eine Erscheinung, die damals, als man die beträchtliche Verbreitung derartiger Vorkommnisse noch nicht ahnte, noch ganz vereinzelt dastand. ESCHERICH'S Untersuchung stellt vor allem darin einen Fortschritt dar, daß er die Symbionten als Hefepilze erkannte und daß es ihm gelang, diese auch auf künstlichen Nährböden zu züchten. Außer diesen beiden Autoren hat sich niemand mit der Frage beschäftigt. BIEDERMANN würdigt in seiner Physiologie des Stoffwechsels

ihre Beobachtungen eingehend und hält die Annahme ESCHERICH'S für recht wahrscheinlich; in CALWER'S Käferbuch (6. Auflage, von C. SCHAUFUSS verfaßt) findet man, ohne nähere Begründung, die Bemerkung, daß es zweifelhaft sei, ob man hier von Symbiose reden kann.

Schon seit einer Reihe von Jahren habe ich Beobachtungen über die Anobiensymbiose gesammelt und gelegentlich einiges darüber mitgeteilt (1912, 1913, 1920). Es galt eine Reihe von Lücken auszufüllen, die KARAWAIEW und ESCHERICH noch gelassen hatten; vor allem fehlte noch die Kenntnis der Übertragungsweise der Pilze von einer Generation auf die andere, ferner bot sich hier, wo das Darmepithel selbst bewohnt wird, eine Schwierigkeit, die in den bisher bekannten Fällen einer intracellularen Symbiose bei Insekten wegfiel, indem bei der Metamorphose die behafteten Zellen zugrunde gehen und der Darm der Imago aus zunächst pilzfreien Zellen neu aufgebaut wird. Auch hatte man bisher nur das *Anobium* (besser *Sitodrepa*) *paniceum* untersucht und besaß keinerlei Aufschlüsse über den Umfang des Vorkommnisses. Und schließlich wird noch nicht einmal der Versuch gemacht, über die Art des Nutzens eine genauere Vorstellung zu gewinnen. Da ich nun in der Lage bin, wenigstens ein gut Teil dieser Fragen zu beantworten, seien im folgenden meine Erfahrungen im Zusammenhang dargestellt.

### 1. Die Mitteldarmdivertikel und ihre Bewohner in der Larve, Puppe und Imago.

Die Anobienlarve besitzt einen schon von KARAWAIEW genauer geschilderten infolge seiner relativen Länge zu Windungen gezwungenen Darmkanal, der in der gewohnten Weise in Vorder-, Mittel- und Enddarm zerfällt. Der Vorderdarm schwillt nach hinten zu allmählich flaschenartig an und springt, wie das auch sonst bei Insekten zu beobachten ist, mit einer Falte in das Lumen des Mitteldarmes vor. Sein Bau hängt mit der Ernährungsweise der betreffenden Form innig zusammen. Die meisten Anobien leben in trockenen Hölzern, in Stämmen, Balken, Zapfen und ähnlichem und nähren sich wahrscheinlich in erster Linie von dem in diesen aufgespeicherten Stärkemehl; eine Ausnahme hiervon macht lediglich *Sitodrepa panicea* L., die Hölzer meidet und dafür alles erdenkliche andere aussucht. Bei den Holzfressern beteiligt sich nun auch der Vorderdarm als Kaumagen noch an der so nötigen Zerkleinerung der Nahrung, denn er ist von scharfen nach rückwärts gerichteten Zähnen dicht ausgekleidet und hinter seinem Epithel ist eine mächtige

Ringmuskulatur entwickelt. Dies ist z. B. bei *Ernobius abietis* der Fall, dessen Larve in der Spindel und der Schuppenbasis von Fichtenzapfen miniert. Bei *Sitodrepa panicea* L., deren Nahrung ohne so große Schwierigkeiten zugänglich ist, fehlt eine solche Funktion des Anfangsdarmes; er ist hier dünnwandig, nur mit einer feinen Chitinmembran begrenzt, ohne daß es zu einer Zahnbildung käme, und die Muskulatur ist entsprechend ungleich schwächer entwickelt; nur nach dem Mitteldarm zu nimmt sie an Stärke um wenigstens zu; sie hat hier nur für Schluckbewegungen, nicht für das Zerkleinern zu sorgen, das von den Mandibeln allein in hinlänglicher Weise durchgeführt werden kann.

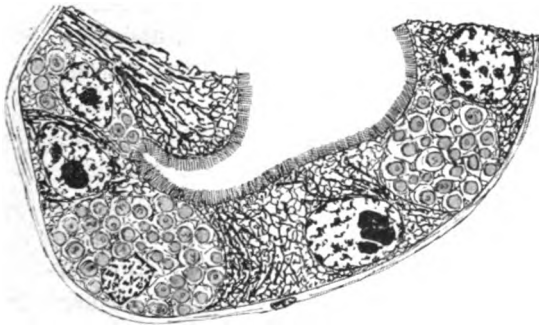
In beiden Fällen gelangt ein wohl vorbereiteter Speisebrei in den Mitteldarm, der nun gleich bei seinem Beginn eine ganz merkwürdige Entfaltung zeigt. Er stülpt hier allseitig gedrungene Blindsäcke aus, die selbst wieder durch Einschnürungen in Unterabteilungen zerfallen, so daß dieser Abschnitt einen traubigen Charakter bekommt. Die Medianebene wird von diesen Ausbuchtungen nicht berührt, schon KARAWAJEW hat beobachtet, daß ein Schnitt durch diese Region nichts von ihnen zeigt; die Faltungsstellen sind vielmehr ziemlich regelmäßig seitlich angeordnet. Nach hinten zu geht dieser Abschnitt unvermittelt in den übrigen Teil des Mitteldarms über, von dem nichts Besonderes zu sagen ist. Diese Darmbuckel stellen den Sitz der Symbionten dar. Im Totalpräparat wie auf Schnitten fallen sofort zwei ganz verschiedene Zellsorten auf, typische Epithelzellen, wie sie der übrige Mitteldarm besitzt, und dazwischen eingesprengte große, angeschwollene Zellen, die in sich in Menge die Hefepilze beherbergen.

Während die Kerne der pilzfreien Zellen denen der übrigen Mitteldarmzellen gleichen und rundliche oder ovale Gestalt besitzen, sind die Kerne der verpilzten Zellen unregelmäßig vieleckig geworden, indem sich an der ganzen Oberfläche zum Teil recht tiefe Nischen in sie einsenken. Auf Totalpräparaten kommt dies allerdings viel schöner zum Ausdruck, als auf Schnitten. Die Nischen werden von den Hefepilzen eingenommen und sie entstehen möglicherweise unmittelbar unter dem mechanischen Einfluß der sich allseitig drängenden Symbionten (Taf. 14, Fig. 4). Solche Kernformen sind auch bei den Mycetocyten vieler anderer Tiere zu finden, sie sind z. B. typisch für manche Schildläuse, Cicaden und Cicadelliden. Ein weiterer merkwürdiger Unterschied zwischen den beiden Zellsorten bezieht sich auf die dem Lumen zugewandte Oberfläche, die pilzfreien Zellen schließen hier mit einem hohen, sehr deutlichen

Bürstenbesatz ab, wie auch im übrigen Mitteldarm, die pilzbewohnten lassen ihn durchweg vermissen. Es ist auffallend, daß dies von den bisherigen Untersuchern nicht auch schon bemerkt wurde, verständlich wird es aber, wenn man sieht, wie oft ein solcher Saum auch bei den Mycetocyten durch Schnitte vorgetäuscht wird, die nicht genau durch die Mitte gehen und bei denen nach dem Lumen zu noch der Rand der hier eng die Mycetocyte umfassenden pilzfreien Nachbarzellen mitgetroffen wird. Auf solche Weise können auch Bilder entstehen, die glauben lassen, daß die pilzhaltigen Zellen oft gar nicht bis an die Oberfläche aufsteigen, aber auch dies ist tatsächlich nie der Fall. Ein dritter Unterschied bezieht sich, wie schon kurz erwähnt, auf die Form der Zellen. Diese ist aber im Epithel der Larve und der Imago bei *Sitodrepa* recht verschieden. In der Larve von *Sitodrepa* ist das Epithel der Blindsäcke überall annähernd gleich hoch, die Pilzzellen sind im Verhältnis zu den pilzfreien weniger zahlreich, aber viel voluminöser. Sie bauchen sich seitlich weit aus, werden so oft fast rundlich und deformieren die benachbarten Zellen, die typische Cylinderepithelzellen darstellen, zum Teil aber zwischen Mycetocyten eingekeilt aus Platzmangel nur einen schlanken Fußteil entwickeln und sich erst oben etwas ausdehnen können. In flächenhafter Ansicht erscheinen sie in Regionen, wo Mycetocyten reichlich vorhanden sind, netzartig angeordnet und man gewinnt dann den Eindruck, wie wenn ihre Funktion nur noch daran bestände, Pfeilerartig die, wie wir gleich sehen werden, protoplasmaarmen und flüssigkeitsreichen Nachbarn zu stützen. Tatsächlich aber üben alle einigermaßen wohl entwickelten Epithelzellen der Blindsäcke, soweit sie pilzfrei sind, sichtlich auch noch die Funktionen des normalen Mitteldarmepithels aus. Ich muß das daraus schließen, daß sie ihnen strukturell völlig gleichen, daß sie insbesondere auch in älteren Larven die gleichen charakteristischen Einschlüsse in Menge enthalten wie diese. Es handelt sich um Haufen kleiner, intensiv z. B. mit DELAFIELD'schem Hämatoxylin färbbarer Granula, die allmählich heranwachsend zu kleinen Hohlkugeln werden, und später um eine innere Hohlkugel noch eine zweite viel größere, blässere herumlegen. Auch der in gleicher Weise ausgebildete mächtige Bürstenbesatz legt eine gleichartige Funktion nahe.

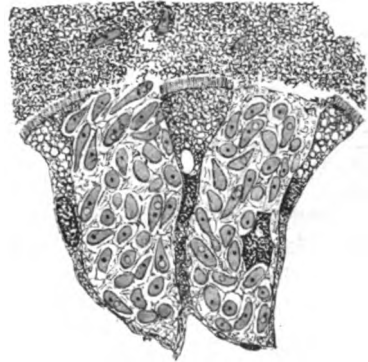
Die Entfaltung der Mycetocyten ist keineswegs bei allen Arten die gleiche. Vergleicht man *Sitodrepa* mit *Ernobius abietis*, so ist der Unterschied nicht sehr beträchtlich, Textf. 1 gibt von dieser Form einen Ausschnitt wieder, auf dem auffällt, wie hier die Kerngröße der pilzfreien Zellen die der pilzhaltigen bei weitem übertrifft. Ich

habe jedoch noch eine andere Anobiine untersucht, die leider nicht näher bestimmt wurde, und in einem alten Stuhl ihre Gänge trieb. Bei ihr erreichte der Pilzreichtum einen ganz ungeheuerlichen Umfang. Die mächtigen Säcke hinter dem mit starker Muskulatur versorgten Vorderdarm waren fast ausschließlich von Pilzzellen gebildet, die die der anderen Arten bei weitem an Größe übertrafen. Die pilzfreen Zellen blieben fast, durchweg nur als schlanke Pfeiler stehen und waren meist erst bei genauerem Zusehen zu erkennen. Wo aber einmal besser entfaltete Epithelzellen sich erhielten, besaßen sie auch hier die Einschlüsse der übrigen Mitteldarmzellen. Die Bürstenbesätze fehlten auch hier den Mycetocyten vollkommen. Die Deformation des Kernes erreicht den Höhepunkt. Die Textf. 2 gibt von alledem kein entsprechendes Bild, hier ist eine Stelle mit relativ kleinen Mycetocyten wiedergegeben, um den säulenförmigen Charakter der dazwischenstehenden Zellen zu zeigen.



Textfig. 1.

Textfig. 1. Ausschnitt aus den Darmblindsäcken der Larve von *Ernobius abietis*.



Textfig. 2.

Textfig. 2. Ausschnitt aus den Darmblindsäcken der Larve einer Anobiine aus einem Stuhl.

Die Imagines besitzen wohl die gleichen Aussackungen an der entsprechenden Stelle, aber das Epithel ist unter Umständen etwas anders geartet. Bei *Sitodrepa* sind seine Zellen nun nicht mehr gleich hoch, sondern es wechseln Gruppen höherer und niederer Zellen ab; sie sind jetzt fast alle schlank und keulenförmig geworden, auch die Mycetocyten, während sie in der Larve breiter wie hoch waren; Sträußen gleich ragen jetzt ihre Gruppen in das Lumen der Blindsäcke, die eingesprengten pilzfreen Zellen sind mehr in den Hintergrund gerückt, als bei der Larve, auch sie sind entsprechend anders

gestaltet (Taf. 14, Fig. 6). Die Kerne der Mycetocyten sind nicht mehr so polymorph, zeigen nur hie und da eine kleine Nische, oft rücken sie in den verbreiterten distalen Teil hinauf, Bürstenbesätze besitzen jetzt weder sie noch die pilzfrienen Zellen, die entsprechend auch im übrigen Mitteldarm nun nackt bleiben. Bei der unbestimmt gebliebenen Form aus einem Möbelstück und bei einer weiteren, die ich in den getrockneten Pflanzen eines Herbariums fand, fehlen dagegen solche weitgehenden Unterschiede zwischen Larve und Imago.

Man kann also zusammenfassend sagen, daß der Reichtum an Hefepilzen und die Einzelheiten im Aufbau des von ihnen bewohnten Darmabschnittes bei den verschiedenen Arten und Gattungen verschieden sein können, daß auch zwischen dem Bau der Blindsäcke in Larve und Imago ein und derselben Spezies Unterschiede bestehen können, daß aber offenbar bei allen Vertretern der ganzen Gruppe die gleiche Symbiose vorkommt. ESCHERICH meint, daß entsprechend der Intensität der Nahrungsaufnahme bei *Sitodrepa* in der Larve sich mehr Pilze fänden, als in der Imago; ich kann aber wesentliche Differenzen kaum finden, zudem ist es nicht ganz leicht, die Masse vergleichend abzuschätzen. Jedenfalls aber gilt die Regel, daß pilzreiche Arten in der Larve und im fertigen Insekt viele Pilze führen, pilzärmere in beiden entsprechend weniger.

Die Mycetocyte ist allemal gleichmäßig von den Hefen durchsetzt und zwar so reichlich, daß ihr Protoplasma nur auf spärliche Maschen beschränkt ist, in denen die Fremdlinge liegen, und auf Schnitten viel heller und flüssigkeitsreicher erscheint als das der pilzfrienen Zellen. Das mag der Grund sein, warum KARAWAIEW zu der Auffassung kommt, daß in ihnen auf Schnitten bei starker Vergrößerung kein Protoplasma zu finden ist, sondern nur „eine homogene, durchsichtige, schleimige Masse“.

Die Pilze selbst sind typische Hefepilze. Zerzupft man die Zellen im Leben, so kann man sie am schönsten zur Darstellung bringen. Man erkennt dann, daß sie bei *Sitodrepa* vornehmlich tropfenförmig sind, manchmal mehr birnförmig oder oval, und daß ein wesentliches Charakteristikum eine einzige, mächtige Vakuole ist, die manchmal den größten Teil des Pilzkörpers erfüllt. Ständig trifft man einen Teil derselben in Knospung. Die Knospe sitzt aber nicht terminal, sondern ist etwas nach der Seite gerückt; sie kann am spitzeren oder stumpferen Ende entstehen. Wie sich bei näherem Zusehen ergibt, daß die Hefen einer jeden Schildlausart sich von denen einer anderen unterscheiden lassen, so auch hier; ich bilde noch die in *Ernobius abietis* lebenden ab, die breiter sind, oft ganz eiförmig,

manchmal auch zitronenförmig und deren Knospen genau terminal abgeschnürt werden. So auffallende Vakuolen fehlen hier, wenn auch hier und da eine zu Gesicht kommt, dafür sind ziemlich große, lichtbrechende Einschlüsse vorhanden, allemal ein einziger in jeder Zelle. Die Hefen aus der einen unbestimmten Form (Stuhl) sind wieder ganz anders gestaltet, lang und schmal wie Zigarren, die aus dem Herbarium ganz besonders klein. Auf die Fragestellungen, die sich aus solchen Unterschieden hinsichtlich einer möglichen Umwandlung der Symbionten im Wirt oder einer vielfach vorgekommenen Parallelinfektion ergeben, soll an einem anderen Ort an der Hand eines reicheren Materials eingegangen werden.

Wie ich schon eingangs betonte, ergibt sich nun bei den Anobien eine Schwierigkeit, die bei keinem der vielen übrigen mit Symbionten versorgten Insekten besteht. Die Anobien sind die einzigen unter ihnen, bei denen die pflanzlichen Organismen das Darmepithel selbst bewohnen. Wo es sonst noch auf den ersten Blick den Anschein hat (*Camponotus*, *Haematopinus*), stellt sich bei genauerer Prüfung heraus, daß nur dicht hinter dem Darmepithel liegende, wenn auch zwischen die Epithelzellen sich vordrängende Zellen von wohl stets mesodermaler Herkunft pilzbewohnt sind. Zwischen dem Mitteldarmepithel der Larve und der Imago aber besteht nun bei den Insekten bekanntlich keine Kontinuität. Bei der Metamorphose geht das erstere völlig zugrunde und wird von den imaginalen Kryptenzellen neu aufgebaut. Bei unseren Käfern geht die Metamorphose recht unauffällig vor sich. Die Kryptenzellen vermehren sich und bilden schließlich eine ununterbrochene Schicht hinter dem alten Epithel. Dieses zieht sich nach den Beobachtungen KARAWAIEW'S, nachdem schon vorher der ganze Darminhalt entleert wurde, zu einem dünnen Rohr zusammen, das sich vom neuen Epithel löst. Später zerfällt es in die einzelnen Elemente, die frei in der Darmflüssigkeit schwimmen und allmählich völliger Degeneration verfallen. Wie die entsprechenden Vorgänge sich an den Blindsäcken abspielen und wie insbesondere die Kontinuität der Mycetocyten gewahrt wird, konnte KARAWAIEW nicht beobachten.

Die entscheidenden Prozesse gehen bereits in alten Larven vor sich; ich fand eine solche, bei der die Bildung des imaginalen Mitteldarmes eben einsetzte, der Prozeß beginnt an den Aussackungen und läuft erst allmählich nach hinten zu weiter, so daß vorne bereits eine an das alte Epithel dicht anschließende zusammenhängende Zellschicht entstanden ist, während im übrigen Teil die Kryptenzellen sich erst zu vermehren beginnen. Zu dieser Zeit tritt ein im Ver-



hältnis zur ganzen Masse geringer Teil der Hefen in die jugendlichen Zellen, die sich durch ein viel dichteres, stärker färbbares Plasma auszeichnen, über. Auf dem in Fig. 5 (Taf. 14) gezeichneten Stadium erkennt man fünf solche neu infizierte Zellen; das larvale Epithel ist stark zusammengeschrumpft und nur noch arm an Mycetocyten. Gleichzeitig schwimmen im Darmlumen zahlreiche degenerierende Plasmafetzen mit ihren Kernen. Wir werden nicht fehl gehen, wenn wir annehmen, daß dies aus dem epithelialen Verbands der Blindsäcke gestoßene Elemente sind, die sich ihrer Einmieter entledigt haben. Schon in jüngeren Larven kann man nämlich die Zellen verlassende und zwischen dem Speisebrei schwimmende Pilze finden (vgl. Textf. 2) und wir werden sogleich noch zu zeigen haben, wie der Übergang der Symbionten in das Freie auch zu anderen Zeiten unter Umständen in Massen vor sich geht. Wenn das alte Epithel in der jungen Puppe abgestoßen worden ist, bilden die imaginalen Zellen wieder regelrechte Säcke aus, die zunächst nur als solide Buckel hinter dem zusammengezogenen Larvendarm angelegt waren; sie formieren ein Epithel, ähnlich dem in jüngeren Larven, mit Mycetocyten, die allmählich zahlreicher werden, aber die pilzfreien Zellen nicht mehr so sehr an Größe übertreffen, wie in der Larve. Ob die Vermehrung der Mycetocyten nur durch Teilung der schon vorhandenen geschieht, oder ob zu dieser Zeit auch Infektionen von noch pilzfreien Nachbarzellen vorkommen, kann ich nicht sicher sagen. Der Umstand, daß ich immer nur gleichmäßig gefüllte Zellen angetroffen habe, spricht gegen diese letztere Möglichkeit. Alle Elemente des Puppenepithels sind gleich hoch, der oben geschilderte Zustand des Epithels in den Blindsäcken der Imago kommt erst in dieser zum Vorschein.

## 2. Die Übertragungsweise der Anobien-Symbionten.

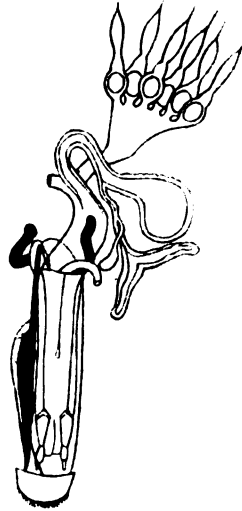
Die Frage, wie die Hefepilze der Anobien von einer Generation auf die andere übertragen werden, wird in den Arbeiten KARAWAIEW'S und ESCHERICH'S nicht beantwortet. Letzterer meint, daß wahrscheinlich die Eier bereits infiziert werden und BIEDERMANN schließt sich dieser Vermutung an. Nachdem man inzwischen von so vielen Insekten die Infektion der Eier durch die Symbionten kennen gelernt hat, mußte dies erst recht für das naheliegendste gehalten werden. Bereits 1912 konnte ich jedoch durch Untersuchung ausgewachsener Eier feststellen, daß die Erwartung nicht zutrifft. Die Anobien sind tatsächlich die einzigen bisher bekannten Insekten, bei denen die Pilze

nicht wie bei allen symbiontisch lebenden Hemipteren, Blattiden, Hymenopteren, Pediculiden in die Eier übertreten. Es blieb damit nur die Möglichkeit einer jeweiligen Neuinfektion durch den Mund der Larve. Weitere Studien haben dies nun bestätigt und gezeigt, daß diese an sich natürlich bei weitem nicht so sichere Übertragungsweise durch eine Reihe von Einrichtungen und Instinkten doch zu einer äußerst genau arbeitenden gemacht wird.

Untersucht man die abgelegten Eier (ich benutzte hier ausschließlich *Sitodrepa panicea*) in einem Tropfen Wasser, so findet man zwischen den kugelförmigen, die ganze Oberfläche bedeckenden Höckern überall zerstreut Hefezellen haften, die zweifellos mit den im Muttertier lebenden identisch sind (Taf. 14, Fig. 1). Sie haben die typische Tränengestalt und die große Vakuole, sind aber nur sehr selten in Knospung begriffen.

Über die Art, wie sie dahin gelangen und warum man keine nicht mit Pilzen besudelten Eier antrifft, gibt der Bau des Geschlechtsapparates Aufschluß. Bereits der alte, klassische Untersucher der weiblichen Geschlechtsapparate der Käfer, STEIN, gibt eine sorgfältige, allerdings auf *Anobium pertinax* sich beziehende Abbildung derselben (1847) (Textfigur 3). Das Hinterende des Abdomens, das an seiner Spitze übereinander gelagert die Mündung des Enddarmes und der Vagina trägt, ist, wie bei allen Käfern, tief in das Innere zurückgezogen, was dadurch ermöglicht wird, daß die Verbindungshaut zwischen den zurückgezogenen und den scheinbar letzten Segmenten, bzw. Segmentteilen außerordentlich entwickelt ist und nach rückwärts einschlagend ein röhrenförmiges Futteral bildet; in diesem liegt erst das eigentliche Ende des Abdomens verborgen und kann gewöhnlich nur durch Druck hervorgeschoben werden. In diesem Abschnitt, den STEIN das Scheidenmastdarmrohr nennt, treten die beiderlei Ausführwege ein und an ihrem Ende mündet unter einer das letzte Segment darstellenden Analplatte der Enddarm und darunter von zwei weniggliedrigen Palpen seitlich begrenzt, die Scheide.

Diese entsteht durch Vereinigung der beiden Eileiter und nimmt hierauf noch die unpaare Begattungstasche auf, in die neben einer



Textfig. 3.  
♀ Geschlechtsapparat  
von *Anobium pertinax*  
nach STEIN.

Anhangsdrüse das Receptaculum seminis einmündet. Dazu kommen nach STEIN noch zwei akzessorische Drüsen, paarige, „gefäßartige“, die nach seiner Abbildung in der Gegend der Umschlagsstelle einmünden und eine größere unpaare, lang eiförmige, die er in der Nähe der Hinterleibsspitze enden läßt.

Letztere kann ich bei *Sitodrepa panicea* nicht auffinden, wohl aber die paarigen „akzessorischen Drüsen“ STEIN's. Tatsächlich stellen sie allerdings keine Anhangsdrüsen der Vagina dar, sondern es handelt sich um lange, wurmförmige Schläuche, die in der Imago mit den Symbionten prall gefüllt sind. Ihre Wandung besteht keineswegs aus Drüsenzellen, sondern wird von einem dünnen abgeplatteten Epithel geliefert, das ein feines Chitinhäutchen absondert (Fig. 7, Taf. 14). Auch münden sie überhaupt nicht in die Vagina, sondern öffnen sich in den Winkel, in dem das eingezogene Hinterleibsende in die nach vorne ziehende Verbindungshaut übergeht, also tatsächlich auf die Oberfläche des Körpers. Zweifellos stellen sie Reservoirs dar, von denen die Hefen geliefert werden, die bei der Eiablage auf die Eischale gelangen und repräsentieren somit eine ganz eigentümliche im Zusammenhang mit der Symbiose stehende Neubildung am Insektenkörper. STEIN gibt selbst an, daß er ähnliche Drüsen bei verwandten Formen nicht konstatieren konnte (er untersuchte *Ptinus fur* und *Dorcatoma flavicornis*).

Auf welchem Wege gelangen nun die Pilze von den entlegenen Darm-Blindsäcken in diese Einstülpungen hinein? Eine Wanderung durch das Fettgewebe und eine rückwärtige Durchbohrung ist ziemlich ausgeschlossen, es bleibt nur ein Übertreten in das Darmlumen und ein Austreten durch den Darm auf die Oberfläche des Tieres und von hier in die Schläuche hinein. Tatsächlich findet man nicht nur, wie schon erwähnt, im Darmlumen der Larven freie Hefen, sondern auch in dem von älteren Puppen, die wieder reichlich Mycetocyten gebildet haben. Diese müssen das Material hierzu darstellen, denn in den Puppen wird ja bereits die Entwicklung des Geschlechtsapparates vollendet und werden auch schon die Schläuche gefüllt. Die Einzelheiten dieser Vorgänge habe ich jedoch nicht näher untersuchen können. Zum Teil wird auch die tatsächlich zu beobachtende Vermehrungstätigkeit der Pilze an Ort und Stelle zur Füllung beitragen. Wünschenswert wären noch nähere biologische Beobachtungen über den Vorgang der Eiablage, um zu sehen, wie der Inhalt an die Eier gebracht wird. Man wird sich vorstellen müssen, daß vor allem bei dem Vortreten des röhrenförmigen Hinterleibsendes seine mit feinen Haaren besetzte Oberfläche mit Hefepilzen verunreinigt wird und

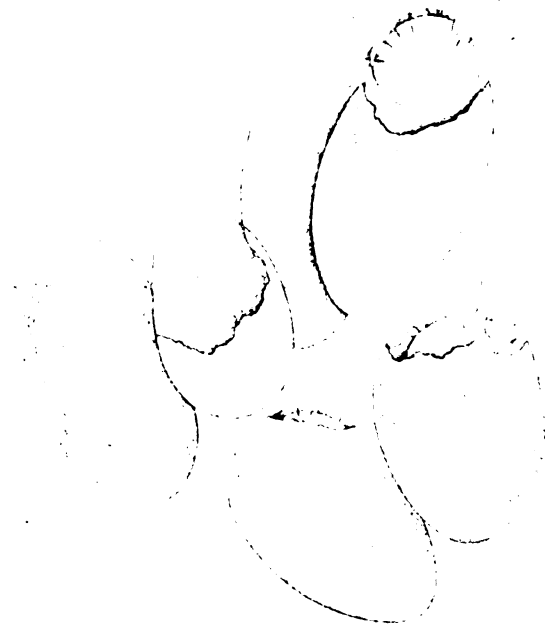
diese auf das abgelegte Ei übertragen werden. Tatsächlich konnte ich auf Schnitten schon in eingestülptem Zustand diese Teile mit Pilzen behaftet sehen. Unterstützt mag die Besudelung noch dadurch werden, daß auch in den geschlechtsreifen Tieren ständig Hefen das Darmepithel verlassen und zum Teil sicher auch auf die Oberfläche der Genitalregion gelangen. Besondere Einrichtungen, die pumpenartig auf den Inhalt der Schläuche wirken könnten, habe ich nicht gefunden. Es ist aber ohne weiteres anzunehmen, daß die mit der Eiablage im Zusammenhang stehenden Kontraktionen des Abdomens und der Druck der durch diese enge Stelle gleitenden Eier eine den teilweisen Austritt der Pilze befördernde Wirkung haben wird.

Die Einrichtungen zur Versorgung der Eischale mit Hefen, wie wir sie bei *Sitodrepa* entwickelt sehen, werden jedoch bei anderen Anobiinen noch an Zweckmäßigkeit übertroffen. STEIN hat bei *Anobium pertinax* noch eine weitere unpaare akzessorische Drüse gesehen, die nach ihrer Mündungsstelle zu schließen, im Darmscheidenrohr selbst liegen muß; bei *Sitodrepa* ist wie gesagt nichts derartiges vorhanden, aber bei der nicht weiter bestimmten Form, die ich in einem alten Stuhl fand und die ungleich mehr Symbionten im Darmepithel birgt, liegen auch in diesem Teil des Abdomens zwei weitere, fast den ganzen eingezogenen Abschnitt durchziehende Schläuche von ganz ähnlicher Beschaffenheit, die ebenfalls prall mit Symbionten gefüllt sind. Ihr Epithel ist noch flacher, die Chitinauskleidung aber stärker. Sie münden dicht bei der weiblichen Geschlechtsöffnung an der Innenseite der Basis der diese flankierenden Genitalpalpen. Hier handelt es sich um einen wesentlich vollkommeneren Übertragungsmodus, denn diese Schläuche müssen notwendig beim Durchtritt des Eies zum Teil ausgestreift werden und ihr Inhalt muß sich unmittelbar auf die Oberfläche des Eies ergießen. Auf Schnitten durch die Mündungsstelle ist zu erkennen, daß hier die Hefen durch eine kittartige Masse verbacken sind, die am lebendigen Objekt sicher dazu dient, die Pilze auf der Eischale gut haften zu lassen.

Der unpaare Schlauch, den STEIN bei *Anobium pertinax* beschreibt, hat ganz die gleiche Gestalt und Lage und stellt wahrscheinlich eine ähnliche Einrichtung dar. Es verspricht noch manche interessante Einzelheit, wenn man es unternehmen würde, diese Beschiervorrichtungen vergleichend zu untersuchen und durch biologische Beobachtungen zu ergänzen.

Es bleibt nun noch festzustellen, wie die Hefen von der Eioberfläche in den larvalen Mitteldarm, beziehungsweise dessen Epithel

gelangen. Es fällt nicht schwer, die Larven von *Sitodrepa* beim Ausschlüpfen zu beobachten. Man sieht dann, wie sie zunächst mit einem Stück ihres Kopfes zum Vorschein kommen und die Ränder der Öffnung allmählich immer weiter abfressen, bis etwa die halbe Eischale verzehrt ist (Textfig. 4). Dann verlassen sie den Rest und beginnen andere Nahrung aufzusuchen. Daß sie sich damit aber bereits infiziert haben, beweisen Schnitte durch solche noch in der Eischale sitzende oder eben sie verlassende Lärvcchen. Man kann bei sorgfältigem Suchen in ihrem Darmkanal nicht nur die zermalmtcn Schalenreste finden, sondern dazwischen auch hier und da einmal



Textfig. 4.

Ausschlüpfende Larven von *Sitodrepa panicea* beim Fressen der Eischale.

eine Hefezelle. Der Anfangsteil des Mitteldarmes zeigt zu dieser Zeit noch keinerlei Besonderheit. Die Ausbuchtungen werden nicht etwa bereits vorausschauend angelegt, sondern das jetzt noch recht niedere Epithel zeigt hinter der Einmündung des Ösophagus ganz den gleichen Charakter wie im übrigen Mitteldarm. Die Larven, bei denen ich mit Sicherheit Hefezellen bereits intracellulär feststellen konnte, waren etwa einen Tag alt. Von jüngeren boten sich mir nur Bilder, deren

Deutung nicht ganz einwandfrei war. Fig. 2 und 3 (Taf. 14) zeigen solche Infektionen. Von Interesse ist es dabei, zu sehen, wie stets nur diejenigen Zellen infiziert werden, die an der Stelle der künftigen Ausstülpungen liegen, nie etwas weiter rückwärtige. Wir haben die gleiche Gesetzmäßigkeit vor uns, wie sie auch bei der Übertragung der Eier der Hemipteren zu beobachten ist, wo stets nur ein ganz beschränkter sich durch nichts unterscheidender Teil des Follikels als Einfallspforte in das Ei selbst benutzt wird. Zunächst besitzen

diese jungen Darmzellen, auch soweit sie infiziert sind, noch ihren Bürstenbesatz; die vereinzelt Hefezellen liegen in gesonderten Vakuolen und die eingangs geschilderten Zustände, die scharfe Sonderung von Mycetocyten und pilzfreen Zellen und die Aus-sackungen des infizierten Epithels entwickeln sich erst allmählich. Diese allein dadurch erklären zu wollen, daß die Mycetocyten so sehr heranwachsen und insbesondere auch ihre Basalfäche vergrößern (KARAWAIEW), geht wohl nicht an, zu diesem untergeordneten Moment muß vor allem eine besonders rege Vermehrung der Zellen in dieser Zone hinzukommen.

Zweifellos finden sich in den von den Anobien durchwühlten Speisen auch zahlreiche freigewordene Hefezellen vor und werden solche gelegentlich mit der Nahrung wieder aufgenommen. Wir dürfen vermuten, daß solche Pilze dann auch noch in der Lage sind, in die Epithelzellen einzudringen und bei einer zufällig einmal mangelhaft funktionierenden Beschmierung der Eier noch eine Infektion der Larven herbeizuführen.

Der Zyklus der Anobiensymbiose ist damit geschlossen. Zu keiner Zeit ist an der Hefe Sporenbildung zu beobachten, so wenig, wie bei den Hefen, die in Schildläusen und Cicaden leben, und an anderen symbiontisch lebenden Microorganismen. Es handelt sich stets um asporogene Rassen, wie diese auch sonst unter gewissen Bedingungen erzielt werden können, oder doch wenigstens bei solchen Formen, die wie die vorliegende so zahlreich in die Außenwelt zurückkehren um asporogene Perioden, denn im letzten Fall muß man annehmen, daß unter geeigneten Lebensbedingungen auch im Freien rege Vermehrung eintritt und Sporenbildung einsetzt.

Die Anobiensymbiose steht, mit den übrigen intracellularen Insektensymbiosen verglichen, ganz einzig da. Wenn auch jede der sonst Symbionten beherbergenden Gruppen ihre Besonderheiten hat, so besitzen sie doch auch Vergleichspunkte, zum mindesten in der Art der Infektion der Eier und in dem Sitz der Symbionten im Bereich des mittleren Keimblattes; bei dem vorliegenden Objekt aber wohnen die Pilze im Entoderm und geschieht die Übertragung in Gestalt einer Neuinfektion durch den Mund, unterstützt durch ganz eigentümliche Hilfseinrichtungen am Abdomen. Beide Besonderheiten stehen zweifellos in Abhängigkeit voneinander, denn für Darmepithelbewohner liegen offenbar organisatorische Schwierigkeiten vor, in die heranwachsen-den Eier zu gelangen. Es scheint mir von besonderem Interesse, zu sehen, wie hier die um ihre Mittel nie verlegene Natur trotzdem, von der gegebenen Straße des Darmkanals ausgehend, eine Einrichtung

zu schaffen vermag, die an Sicherheit der Übertragung nichts zu wünschen übrig läßt. Es wäre höchstens noch an die Möglichkeit zu denken, daß die Pilze aus dem Darm in die Scheide übertreten, hier bis zu den Ovarien hinaufwandern und ein Infektionsorgan bilden, ähnlich etwa den eigentümlichen Ovarialampullen der Läuse, deren Bedeutung ich vor kurzem aufklären konnte. Vielleicht findet man eines Tages noch Insekten mit darmbewohnenden Symbionten, bei denen dies verwirklicht ist.

Man muß sich eigentlich wundern, daß das Darmepithel bei den so sehr zur Aufnahme intracellulärer Symbionten neigenden Insekten — gibt es ja sogar Formen unter ihnen, die zwei ganz verschiedene Pilze beherbergen — sonst nirgends Sitz der Symbionten wird, obwohl von hier aus eine günstige Beeinflussung der Verdauung am ehesten gegeben erschiene und wiederholt der Drang, die Pilze dicht an dem Darm und weit unter ihm ausgedehnt zu lokalisieren, zu Tage tritt (*Pediculus*, *Haematopinus*, *Camponotus*). Ich glaube, daß hier die eben betonte Schwierigkeit der Eiinfektion eine Rolle spielt, die vor allem auch überall dort einem Übertragungsmodus wie bei den Anobien vorzuziehen sein wird, wo die Eier bzw. Embryonen starken Frösten und insbesondere auch der Trockenheit ausgesetzt sind, was z. B. bei den Phytophthiren vielfach der Fall ist. Wissen wir doch von den freien Hefen, die überall, vor allem auf faulenden Früchten und an anderen Pflanzensäften vorkommen, daß sie im Winter allerorts in den oberflächlichen Schichten (etwa bis in 30 cm Tiefe) der Erde zu treffen sind, im Sommer aber infolge der Trockenheit nur in größeren Tiefen sich zu halten vermögen. Bei den Anobien fallen solche Bedenken nicht ins Gewicht. Meines Wissens überwintern bei keiner Form die Eier, sondern stets die im Holz, in Zapfen oder Trieben minierenden Larven, die bereits nach einer kurzen Pause dem Ei entschlüpfen.

Während wir, wie gesagt, unter den übrigen intracellulären Symbiosen bei Insekten bis heute nirgends Vergleichbares finden, sind wir durch eine vorzügliche Studie PETRI'S über die Symbiose der Olivenfliege (*Dacus*) mit im Darmlumen frei lebenden Bakterien unterrichtet, die auffällig viel Ähnliches bietet. Hier leben die Symbionten der Larve in Ausstülpungen des Anfangsteiles des Mitteldarmes, also an ganz identischer Stelle. Die Gefahren der Metamorphose aber werden dadurch umgangen, daß ein kleiner Teil sich in eine unpaare Schlundtasche im Kopfe der Imago rettet. Die Übertragung wird ebenfalls durch „Beschmierdrüsen“ bewerkstelligt, die in größerer Anzahl seitlich und dorsal in den Enddarm

münden, kurz bevor er sich mit der Vagina vereinigt. Bei der Eiablage wird hier lediglich die Micropylengegend behaftet, deren seltsam lakunenartig erweiterte Hohlräume sich allmählich völlig mit Bakterien füllen. Schon bevor jedoch die Larve die Eischale verläßt, aber erst nach Bildung des Darmrohres, ist diese bei *Dacus* infiziert; hier unterscheiden sich also beide Formen wesentlich. Ob bei der Olivenfliege die Bakterien aktiv die Dotterhaut, die die längste Zeit intakt bleibt, durchbohren, oder vom Insekt verursachte Risse benutzt, bleibt ebenso unsicher, wie die Bedeutung des ganzen Zusammenlebens.

Jedenfalls geht aus dem Vergleich der beiden Formen, Anobien und *Dacus*, hervor, daß gerade das, was bei ersteren als primitive Einrichtungen auffällt, enge Beziehungen mit der ursprünglicheren *Dacus*-Symbiose aufweist, und daß man sich auch bei den Anobien leicht einen ähnlichen Zustand vorausgegangen denken kann.

Wenn unter den innigen Insektensymbiosen eine Neuinfektion durch den Mund außer bei Anobien nirgends vorkommt, so kennen wir doch bei niederen Tieren ähnliche Übertragungsweisen. Die an grüne Flagellaten eng angepasste *Convoluta roscoffensis* legt symbiontenfreie Eier in eine Kapsel vereint ab, diese aber ist äußerlich und innerlich von den Flagellaten, zu *Chlamydomonas* zu stellenden Formen, verunreinigt und beim Ausschlüpfen gelangt der eine oder andere Symbiont alsbald in die jungen Würmer hinein, die daraufhin jede weitere Nahrungsaufnahme einstellen und nur noch auf Kosten ihrer Inwohner leben. Bei ihnen handelt es sich allerdings um Organismen, die auch sonst an den betreffenden Lokalitäten außerordentlich häufig sind, so daß eine Infektion auch bei künstlich flagellatenfrei den Kapseln entnommenen Tieren mit großer Sicherheit zu erwarten ist. Immerhin kann man die Anbahnung ähnlicher Zustände, wie bei den Anobien, in dieser Einrichtung der *Convoluten* sehen. Völlig auf jedesmalige Neuinfektion durch den Mund sind ja auch die meisten mit Zooxanthellen lebenden Cölenteraten angewiesen — bei verschwindend wenigen nur werden die Eier infiziert —, hier besteht nirgends eine Kontinuität zwischen den gelben Zellen des Muttertieres und denen der Nachkommen, sondern die Flagellatenstadien derselben sind im Meere so außerordentlich verbreitet, daß es nicht lange dauert, bis in deren Mund der eine oder andere Symbiont gelangt, der sich, in das Wirtsgewebe aufgenommen, lebhaft vermehrt und zu dem sich immer neue hinzugesellen. Es sind eben alle erdenklichen Zustände des gegenseitigen Abhängigkeitsverhältnisses und der gegenseitigen



Sicherung entwickelt, unter denen die hier für die Anobien klargelegten zu den interessantesten gehören.

### 3. Die Bedeutung der Anobiensymbiose.

Daß es sich bei dem Zusammenleben der Anobien mit Hefen um wirkliche Symbiose handelt, daran wird wohl niemand zweifeln, der die voranstehenden Einzelheiten der gegenseitigen Anpassung kennen gelernt hat, auch ohne daß zunächst ein wirklicher Beweis für die Bedeutung der Pilze im Haushalt der Käfer erbracht ist. Tatsächlich ist aber vielleicht gerade bei diesem Objekt ein solcher in besonders hübscher Weise zu bringen. Denn hier liegt noch am ehesten die Möglichkeit vor, den Wirt auf experimentellem Wege pilzfrei zu machen, ohne zu gefährlichen und schwierigen Exstirpationen schreiten zu müssen. Ich denke an die Aussichten, die abgelegten Eier durch Waschungen mit geeigneten Mitteln keimfrei zu machen und die Lebensfähigkeit der in pilzfreier Nahrung ausschlüpfenden Larven mit der in ebensolcher befindlicher aber infizierter Larven zu vergleichen. Ich habe die ersten Vorversuche in dieser Richtung bereits angestellt und hoffe, daß sich dies auf ähnliche Weise erreichen läßt, wie man etwa pilzfreie Samen durch Spülung mit Kaliumpermanganat oder Wasserstoffsperoxyd gewinnt. Ich zweifle nicht daran, daß man hierbei ähnliche Resultate bekommen wird, wie bei jenen Convoluten, die man, bevor sie sich infizieren konnten, aus ihrem Kokon befreite und die in symbiontenfreiem Seewasser dahinsichten, durch rechtzeitige Algenfütterung aber am Rande des Todes noch gerettet werden konnten.

Auch hinsichtlich der Frage nach der spezifischen physiologischen Leistung ergeben sich einige Anhaltspunkte. Daß es sich um eine für den Wirt günstige Beeinflussung des Speisebreies handelt, geht schon aus den topographischen Verhältnissen hervor. Bevor die Nahrung in den eigentlichen verdauenden Teil des Mitteldarms gelangt, passiert sie die Region der Blindsäcke und füllt auch diese selbst aus. In dem unmittelbar vorangehenden Kaumagen wird die Nahrung erst noch gründlich durchgeknetet und schon hier sicher mit Stoffen, die in den Blindsäcken ausgeschieden werden, reichlich durchmengt. Die Nahrung selbst besteht bei allen Anobiinen mit Ausnahme von *Sitodrepa* in Holzsubstanz; die *Hedobien-* und *Xestobium-*Larven leben in abgestorbenem Laubholz, in Buchen, Haseln, Apfel-, Lindenbäumen und so fort, *Ernobius-*Larven vor allem im Mark von Coniferenzapfen, *Ernobius mollis* schädigt Balken und

Hausgeräte, die Anobien hausen mit Vorliebe in ganz altem Holz von Möbeln und Balken, die bekannte Totenuhr ist ja eine *Anobium*-Art (*Anobium pertinax*). Nur *Sitodrepa* hat sich von der ursprünglichen Lebensweise abgewandt und ist in die menschlichen Vorratskammern eingedrungen, wo sie vor allem Kleie bevorzugt, aber auch an alles erdenkliche andere geht. In CALWERS Käferbuch kann man lesen, daß sie sich an Biskuits, Pfefferkuchen, Schokolade, Nudeln, Ölkuchen, Kopra, Rizinuskerne macht, aber auch Farbwurzeln, Alkanna und Krapp, scharfe Gewürze, wie Ingwer, Drogen aller Art, Papiermaché und anderes verzehrt.

Als hauptsächliche Nahrung, die sich den Holzfressern bietet, wird die Stärke zu nennen sein, die die Bäume im Herbst in ihrem Holz aufspeichern. Nun besitzen die Insekten bekanntlich keine Zellulose lösenden Stoffe, nur der Inhalt derjenigen Zellen ist ihnen zugänglich, die von den Mandibeln oder den Zähnen des Kaumagens teilweise zerstört worden sind. Man könnte daran denken, daß die symbiontische Hefe ein Holzsubstanz lösendes Ferment liefert. Eine andere Möglichkeit legt die große Stickstoffarmut der zur Verfügung stehenden Nahrung nahe, es ist jedenfalls auch der Frage näher zu treten, ob nicht die Hefen den Stickstoff der Luft, den ihnen die die Ausstülpungen des Darmes versorgenden Tracheen zur Verfügung stellen könnten, zu assimilieren vermögen. Wir wissen zur Zeit weder etwas von Zellulose vergärenden Hefen noch ist Sicherheit darüber vorhanden, ob es Luftstickstoff assimilierende gibt. Nach Erfahrungen von ZIKES u. KOSSOWICZ (1912) sollen tatsächlich solche vorkommen. Wenn sich mit Saccharomyceten vertraute Gärungsphysiologen der *Anobium*-Hefen annehmen und ihre Eigenschaften in Kulturen außerhalb des Wirtes studieren würden, deren Herstellung bereits ESCHERICH gelungen ist, so müßte sich diese Frage lösen lassen.

### Literaturverzeichnis.

- BIEDERMANN, W.: Physiologie des Stoffwechsels. Handb. d. vergl. Physiol. von WINTERSTEIN Bd. 2 1911.
- BUCHNER, P.: Studien an intracellularen Symbionten. I. II. Arch. f. Protistenk. Bd. 26 u. 39 1912, 1918.
- : Neue Erfahrungen an intracellularen Symbionten bei Insekten. Naturw. Wochenschrift Bd. 12 1913.
- : Neue Beobachtungen an intracellularen Symbionten. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Physiol. München 1919.
- : Zur Kenntnis der Symbiose niederer pflanzlicher Organismen mit Pedikuliden. Biol. Zentralbl. Bd. 39 1920.
- : Tier und Pflanze in intracellulärer Symbiose. Berlin 1921.
- CALWER'S Käferbuch. Verfaßt von C. SCHAUFUSS. 6. Aufl. 1916.
- ESCHERICH, R.: Über das regelmäßige Vorkommen von Sproßpilzen in dem Darmepithel eines Käfers. Biol. Zentralbl. Bd. 20 1900.
- KARAWAIKOW, W.: Über Anatomie und Metamorphose des Darmkanals der Larve von *Anobium paniceum*. Biol. Zentralbl. Bd. 19 1899.
- PETRI, L.: Ricerche sopra i batteri intestinali della Mosca olearia. Mem. R. Staz. Patol. veget. Roma 1909.
- STEIN, FR.: Die weiblichen Geschlechtsorgane der Käfer. Vergleichende Anatomie und Physiologie der Insekten. 1. Monographie. Berlin 1847.

### Tafelerklärung.

#### Tafel 14.

Alle Figuren sind mit Ölimmers. ZEISS 2 mm und Comp. Oc. 8 auf Objektischhöhe gezeichnet.

Fig. 1—8 von *Sitodrepa panicea*.

Fig. 1. Oberfläche eines abgelegten Eies, die Hefen liegen zwischen den Höckern, nach dem Leben.

Fig. 2 u. 3. Erste Infektionsstadien des Mitteldarmepithels in ganz jungen Larven, die die Eischale vor kurzem verlassen haben.

Fig. 4. Mycetocyten aus den Blindsäcken einer älteren Larve.

Fig. 5. Bildung des imaginalen Epithels an den Blindsäcken einer alten Larve. Neuinfektion desselben.

Fig. 6. Mycetocyten aus den Blindsäcken einer Imago.

Fig. 7. Stück eines pilzerfüllten Sackes am Abdomen der ♀ Imago, der zum Besmieren der Eier dient.

Fig. 8. Die Hefezellen aus der Larve, nach dem Leben.

Fig. 9. Die Hefezellen aus der Larve von *Ernobius abietis*, nach dem Leben.

Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.

## *Giardia - Lamblia?*

Von

F. Reuling und E. Rodenwaldt.

(Hierzu 2 Textfiguren.)

ALEXEIEFF ist 1914 dafür eingetreten, daß das Genus „*Lamblia*“ als synonym mit „*Giardia*“ in Fortfall kommen müsse. Seinem Vorschlag sind fast alle Autoren gefolgt, die seitdem über *Lamblia* gearbeitet haben. So erscheint „*Lamblia intestinalis*“ nicht nur in protozoologischen Arbeiten, auch in den Statistiken, welche vor allem in England und Frankreich während des Krieges in ausgedehntem Maße bei darmkranken Soldaten erhoben worden sind, unter dem Namen „*Giardia intestinalis*“.

Nach ALEXEIEFF's Angabe soll bereits im Jahre 1882 KUNSTLER für *Giardia agilis* alle morphologischen Kennzeichen gegeben haben, welche in Hinblick auf eine Genusdiagnose auch für *Lamblia* charakteristisch sind, die Ausbildung eines Saugnapfes (Peristom) im Vorderende des Körpers, die acht Geißeln, das Vorhandensein von vier Rhizoplasten (sic!), zwei Axostylen und zwei Mittelkörpern (Parasalen). Die Arbeiten KUNSTLER's über *Giardia*, welche uns zugänglich waren, beginnen mit dem Jahre 1883. Weder hier noch in späteren Arbeiten mit GINESTE zitiert KUNSTLER eine frühere Arbeit aus dem Jahre 1882, während er sonst alle eigenen Arbeiten sorgfältig zitiert. Auch ALEXEIEFF gibt kein genaues Zitat jener Arbeit aus dem Jahre 1882.

In den Arbeiten KUNSTLER's seit 1883 und den Arbeiten mit GINESTE fehlt jedoch die Beschreibung der Axostyle, ebensowenig ist darin von Rhizostylen die Rede, noch auch einer als solche zu

deutenden Formation gedacht, auch von der Beschreibung von Mittelkörpern (Parabasale) ist nichts zu finden.

Indessen würde das Fehlen dieser Angaben dem nicht im Wege stehen, das Genus *Lambliia* aufzuheben, wenn in der Tat die Organisation von *Giardia* sich jetzt als weitgehend parallel mit der Organisation der *Lambliia* erweisen sollte.

Bereits GRASSI und SCHEWIAKOFF ist die Ähnlichkeit der beiden Genera aufgefallen, sie neigen dazu, sie zusammenzulegen, sind aber über die Organisation in den Einzelheiten noch nicht im Klaren.

KUNSTLER selbst erörtert mit GINESTE die Frage der Zusammenlegung der Genera, betont aber die große Verschiedenheit der äußeren Gestalt, die Giardien seien „plus fluettes“, und erwähnt unter anderem, daß der Saugnapf der Giardien nicht nierenförmig sei, wie der Saugnapf der Lamblien, sondern rund.

Über Einzelheiten der Organisation bestanden damals noch zahlreiche Unklarheiten, welche eine endgültige Entscheidung nicht zuließen.

Es soll hier ganz davon abgesehen werden, ob es heute noch zweckmäßig ist, einen in der Literatur eingeführten Namen wie *Lambliia*, der von großer praktischer Bedeutung in der menschlichen Pathologie geworden ist, zugunsten einer literarisch-zoologischen Erwägung umzustößen. Die Praxis hat aber gezeigt, daß der Name *Giardia* in der Literatur sehr rasch wieder Eingang gefunden hat, unseres Erachtens allerdings, indem man sich der Entscheidung ALEXEIEFF's ohne die nötige Kritik unterworfen hat.

Wenn man die Gattungsdiagnose ALEXEIEFF's annehmen müßte, würden sich allerdings auch die Lamblien (*L. intestinalis*, *cuniculi*, *muris* (BENSEN), *microti*, *ardeae* usw.) ohne weiteres in das Genus *Giardia* einordnen lassen, in dem sie alsdann als Spezies neben *Giardia gracilis* und *Giardia alata* (die ALEXEIEFF gegen KUNSTLER und GINESTE als synonym mit *Giardia agilis* ansieht) stehen würden.

Diese Gattungsdiagnose lautet: *Giardia* KUNSTLER (Synonym *Lambliia* BLANCHARD): Körper abgeplattet und gekrümmt. Vorderende verbreitert und ausgehöhlt in Form einer Kuppel. Drei Paare von Vordergeißeln: a) ein vorderes Paar, ausgehend von zwei Rhizoplasten, die, nachdem sie sich gekreuzt haben, jede an einem Basalkorn endet; b) zwei seitliche Geißeln, welche von zwei sehr dicken Rhizoplasten ausgehen, die den Flagellatenkörper schräg durchziehen; c) zwei mediane Geißeln von stets parallelem Zuge (action synérgique).

Das hintere Geißelpaar entspringt von zwei miteinander verschmolzenen Axostylen. Eine Peristomfibrille, der die Rhizoplasten

der zwei vorderen Geißeln angelegt sind. Zwei Mittelkörper, die für *A.* identisch sind mit dem Parasale JANICKI'S. Ein fibrillärer Apparat erhält die Form des peristomalen Saugnapfs. Diese Fasern (besonders im Leben sichtbar) schließen sich einer transversalen Aufreihung (rangée) siderophiler Körnchen an, die an der hinteren Grenze der Kuppel gelegen sind. Zwei Kerne im Zentrum der Kopfvertiefung gelegen; diese Kerne zeigen meist ein zentral gelegenes granuliertes Caryosom und nur wenig peripheres Chromatin, welches mitunter auf ein einziges vorderes Korn reduziert ist, das in Form einer Calotte abgeplattet ist. Periplast gut entwickelt, besonders auf der Rückenfläche und im Grunde der Kuppel. Keine Teilung im freien Zustand. Einzige Vermehrungsart: Zweiteilung in der Cyste. In der Cyste bleiben die Axostyle bestehen, die peristomale Fibrille bildet die spangenförmigen Körper (RODENWALDT). Der Parasalkörper bleibt bestehen. Die beiden Kerne teilen sich auf sehr einfache Weise. Die von einigen Autoren angegebene Copulation ist mehr als zweifelhaft. Die beiden Mediankörper können vielleicht, falls die Homologisierung mit dem Parasale nicht richtig ist, den Pseudochromidien von *Prowazekella lacertae* oder *Monocercomonas bufonis* verglichen werden. Gewisse Bilder scheinen auf einen Entwicklungsvorgang sehr besonderer Art bei diesen Mittelkörpern zu deuten (Alex. Fig. 4 F u. G).“

Unsere eigenen Untersuchungen an *Giardia agilis* aus Kaulquappen der Heidelberger Umgebung und vergleichende Beobachtungen mit *Lamblia intestinalis* und *Lamblia cuciculi* lassen es als nicht gerechtfertigt erscheinen, die verschiedenen Species von *Giardia* und *Lamblia* in einem Genus zu vereinigen. Selbst wenn ALEXEIEFF'S Annahme zutreffen sollte, daß *Giardia agilis* und *Giardia alata* identisch seien, bleiben doch unter dem Namen *Lamblia* mehrere Species bestehen. Zwar legt ALEXEIEFF auch hier *Lamblia cuciculi* und *Lamblia muris* zusammen, worüber hier nicht diskutiert werden soll, aber er erkennt doch *Lamblia intestinalis* und *Lamblia cuciculi* als verschiedene Species an. Hierzu kommen die verschiedenen neuen Species, die in den letzten Jahren von KOFOLD und CHRISTIANSEN und von NOELLER beschrieben worden sind, Species des alten Genus *Lamblia*, die sich so weitgehend gleichen, daß es auch heute noch Autoren gibt, die sie sämtlich für identisch halten. Wir teilen diese Ansicht nicht, meinen vielmehr, daß diese in verschiedenen Wirten ganz verschiedener Tierklassen lebenden Lamblien trotz ihrer großen Ähnlichkeit gute Arten sind.

Stellt man nun diese Reihe nahe verwandter und sich unter-

einander sehr ähnlicher Species der Gattung *Lambli*a in morphologischer Vergleichung der *Giardia agilis* gegenüber, so klapft eine Lücke. Jene sind untereinander viel verwandter, als jede einzelne von ihnen der *Giardia*. Es wäre gewaltsam, diese nahe verwandten Arten mit einer in vielen Punkten der Organisation von ihnen abweichenden Art in demselben Genus einzureihen.

Zunächst scheinen allerdings, wenn man von der ja gewiß für die Frage der Trennung der beiden Genera nicht entscheidenden allgemeinen Form absieht — *Giardia* sehr schlank, *Lambli*a gedrungen gebaut — die Ähnlichkeiten in der Zahl und Anordnung der Organellen sehr groß zu sein. Beide besitzen einen ausgesprochenen Saugnapf (Peristom), beide haben 2 Achsenstäbe und 8 Geißelpaare, von bei beiden wohl gleicher Anordnung und Ursprung, beide haben zwei Kerne und bei beiden ist ein Körper nachweisbar, der mit dem Parasale JANICKI's identifiziert werden kann. Während aber diese Organellen und ihre Anordnung bei den Species der Gattung *Lambli*a einander so ähnlich sind, daß es schwer ist, die Species voneinander überhaupt zu trennen, verhalten sie sich bei den Giardien in vielen Punkten ganz anders.

Schon KUNSTLER hat auf den Unterschied im Bau des Saugnapfs (Peristoms) hingewiesen. Er ist bei *Lambli*a ausgesprochen nierenförmig gestaltet, da, wie RODENWALDT kürzlich schrieb, die Peristomfibrille zwar vorn das Peristom in einem Bogen umzieht, in ihrem hinteren Abschnitt aber eine nach vorn und bauchwärts konvexe Biegung bildet, unter welcher die Achsenstäbe und Seitengeißeln nach vorn zu den im Grunde des Peristoms liegenden Basalkörnern hinziehen. Eine solche Biegung fehlt bei *Giardia* vollständig. Auch auf den Abbildungen ALEXIEFF's ist deutlich zu sehen, daß das Peristom auch in seinem hinteren Abschnitt gleichmäßig gerundet ist, es zeigt stets eine leicht querovale Gestalt, die von der Nierenform des Peristoms bei *Lambli*a deutlich abweicht. In diesem Zusammenhang muß die Frage der Peristomfibrille noch einmal genauer erörtert werden. Bekanntlich kann man bei *Lambli*a *intestinalis* eine solche Fibrille deutlich darstellen, wenn auch zuzugeben ist, daß sie sich färberisch anders verhält, wie die Geißelfibrillen, mitunter stärker, mitunter deutlich schwächer den Eisenfarbstoff annimmt. Noch weit schwächer färbt sie sich bei *Lambli*a *cuniculi*, erscheint mitunter nur als eine zarte Begrenzungslinie des Peristoms, so daß man versucht sein könnte anzunehmen, hier läge gar keine Fibrille, sondern nur eine Knicklinie des Periplasts an der Circumferenz des Peristoms vor.

Gar nicht darstellbar ist eine Peristomfibrille bei *Giardia*. Besonders bei feuchter Giemsa-Färbung läßt sich kein irgendwie den Geißeln ähnliches fibrilläres Gebilde zur Darstellung bringen, obwohl bei dieser Färbung das querovale Peristom sehr deutlich sichtbar wird. Auch bei Eisenhämatoxylinfärbung ist das Peristom stets deutlich zu sehen, ohne daß auch hier eine Fibrille sichtbar würde. Dafür sieht man, wie dies auch ALEXEIEFF darstellt, in seiner hinteren Biegung eine breitere schwarze Linie, die wie eine Fibrille erscheint, aber wohl lediglich eine stärkere Ablagerung von Eisenfarbstoff in der hinteren Peristomumgrenzung darstellt. Sie verschwindet, wenn man stärker differenziert, auch dann schon, wenn die Geißeln noch deutlich sichtbar sind. Ist sie sichtbar, so zeigt sie gerade durch ihren straff queren Verlauf deutlich den Unterschied zwischen *Lamblia* und *Giardia* an.

Für das Fehlen einer Peristomfibrille bei *Giardia* könnte sprechen, daß in den von ALEXEIEFF abgebildeten Cysten von *Giardia* die spangenförmigen Körper fehlen, die RODENWALDT bei *Lamblia* als Rest der Peristomfibrille gedeutet hat.

An sich wäre es also möglich, daß diese Fibrille bei *Giardia* doch vorhanden wäre, jedoch infolge tiefer Lagerung im Plasma nicht zur Darstellung zu bringen wäre. Denn die Begrenzung des Peristoms der *Giardia* ist auch abgesehen vom Kontur ganz anders als bei *Lamblia*. Dort ein flaches schüsselförmiges Peristom, hier ein von einem starken Rundwulst umgebenes tiefes maularartiges Gebilde. Eine Stütz fibrille könnte möglicherweise innerhalb dieses dicken Rundwulstes liegen und daher nicht darstellbar sein.

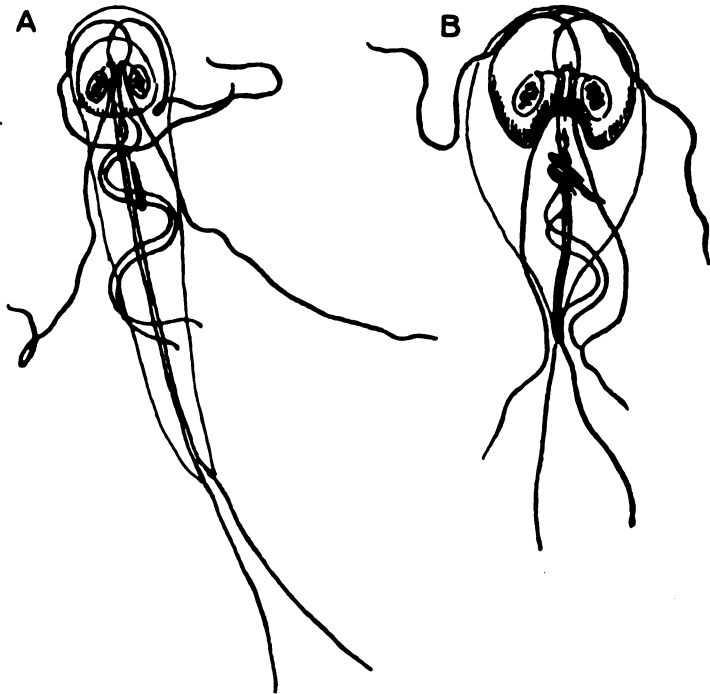
Dieser kompakte kopfartige Vorderkörper der *Giardia*, der auch durch eine deutliche Taille von dem Hinterkörper abgesetzt ist, setzt sich seitlich noch in zwei ziemlich voluminösen sich allmählich nach hinten verjüngenden Körperpartien fort, welche zwischen Vorderkörper und den seitlichen Geißeln liegen, das dazwischenliegende Hinterende ist flach gebaut. Eine derartige Gliederung des Körpers fehlt bei *Lamblia* ebenfalls (Textfig. 1 und 2).

Sehr deutlich ist bei *Giardia*, vor allem bei Anwendung der feuchten Giemsa-Färbung zu sehen, daß die am Körper verlaufenden Teile der Vordergeißeln nicht am Rande des Peristoms verlaufen, wie ALEXEIEFF beschreibt, sondern weiter nach vorn dem Peristomwulst angelagert sind. Sie sind also durchaus unabhängig von der Peristomumgrenzung, wie dies auch für *Lamblia* gilt.

ALEXEIEFF benennt die am Körper der Giardien und Lamblien



liegenden Teile der Geißeln als Rhizoplasten und gibt an, daß sie, besonders bei den mittleren Geißeln sehr stark seien. Das ist eine offenbare Täuschung durch die Eisenhämatoxylinfärbung. Vergleicht man verschieden differenzierte Präparate und besichtigt man feuchte Giemsa-Präparate, so kann man feststellen, daß diese am Körper liegenden Teile der Geißeln keineswegs stärker an Kaliber sind als die freien Teile der Geißeln. Es handelt sich, wenn sie stärker erscheinen, lediglich um Apposition von Eisenfarbstoff. Es ist deshalb falsch, diesen Geißelabschnitten die Bezeichnung Rhizoplast

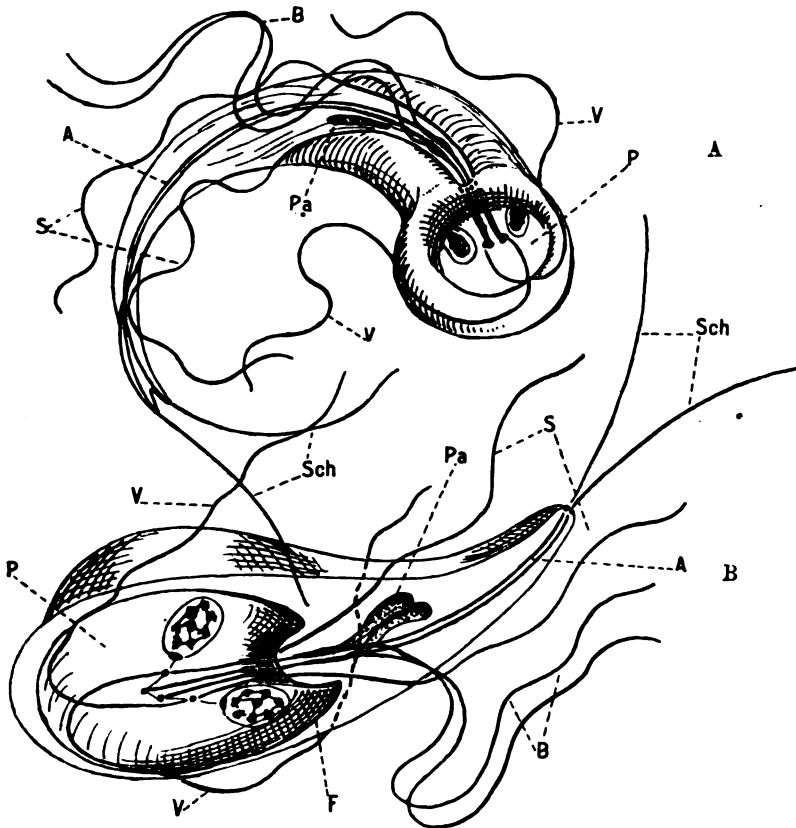


Textfig. 1. A. *Giardia agilis* KUNSTLER. B. *Lamblia intestinalis* BLANCHARD. Hom. Immers.  $\frac{1}{12}$ , Comp. Oc. 12, Tubusauszug 15, mit ABBE'schem Zeichenapparat auf den Tisch entworfen.

zu geben, besonders da auch zwischen diesem Teil und dem freien Teil der Geißel, mit Ausnahme der Schwanzgeißel kein Basalkorn eingelagert ist.

Während die vier Basalkörner im Boden des Peristoms bei *Lamblia* meist deutlich darstellbar sind und auch der Verlauf der Geißeln und Achsenstäbe zu ihnen deutlich zu sehen ist, lassen sich diese Verhältnisse in dem voluminösen Kopfteil der *Giardia* viel

schwerer zur Darstellung bringen. Es ist schon nicht mit völliger Sicherheit auszumachen, ob hier in der Tat ebenfalls vier Basalkörner oder jederseits nur eines vorhanden ist. Wenn es aber auch zwei jederseits sind, wofür uns manche Bilder zu sprechen scheinen, so liegen sie sehr nahe beieinander und zeigen keineswegs die charakteristische Anordnung in zwei vordere und zwei hintere wie bei



Textfig. 2. A. *Giardia agilis* KUNSTLER (schematisch). B. *Lamblia intestinalis* BLANCHARD (schematisch). P = Peristom, Pa = Parabasale, F = Peristomfibrille, A = Achsenstäbe, V = Vordergeißeln, S = Seitengeißeln, B = Bauchgeißeln, Sch = Schwanzgeißeln.

*Lamblia*. Die Zuteilung der fibrillären Organellen zu ihnen bleibt ungewiß, sicher ziehen aber die Vordergeißeln zu den seitlich liegenden Basalkörnern.

In der Lage und Gestalt der Kerne, der Anordnung der Achsenstäbe, dem Ursprung der Bauchgeißeln und dem Ursprung der

Schwanzgeißeln bestehen keine wesentlichen Unterschiede zwischen *Lambli*a und *Giardia*, wenn man von den bei *Giardia* viel größeren Längen absieht. Nur haben wir, was auch schon KUNSTLER erwähnte, bei zahlreichen Exemplaren eine Spaltung des Hinterendes unter Auseinanderweichen der Achsenstäbe kurz vor dem Ursprung der Schwanzgeißeln bei *Giardia* beobachten können, die bei *Lambli*a nicht vorkommt.

Gänzlich anders erscheint der Mittelkörper, der neuerdings mit dem Parabasale (JANICKI) identifiziert zu werden pflegt, bei beiden Genera. Bei *Lambli*a ein stets doppeltes, mitunter dreifaches schräg-quer im Körper von rechts oben nach links unten liegendes Gebilde, bei dem man nur in manchen Fällen einen fibrillären Zusammenhang mit den Achsenstäben ahnen kann. Bei *Giardia* ein stets einfacher Körper von der Gestalt einer Schwungkeule, welcher in der linken Körperseite liegt und fast längs gestellt ist, sich dem Achsenstab nahe anschmiegt und mit einem vorderen spitzen Ende, das vielleicht in eine zarte Fibrille ausgeht, nach vorn hin Anschluß findet. Hier ist die Ähnlichkeit mit einem Parabasale sehr in die Augen springend, die bei *Lambli*a noch etwas gesucht erscheint. Im ganzen betrachtet, aber ein durchaus anderes Bild als bei *Lambli*a, trotzdem beide Körper zweifellos homologe Gebilde sind.

ALEXEIEFF stellt in Textfig. 4, *F* und *G* rundliche Gebilde dar, das eine Mal mehr im Vorderende, das andere Mal mehr im Hinterende liegend, von denen er die Vermutung ausspricht, sie hätten mit der Entwicklung des Parabasale etwas zu tun. Das ist ein Irrtum. Diese Gebilde haben wir mehrfach gesehen. Der Körper der *Giardia* unterscheidet sich außer seiner Schlankheit auch dadurch vom gedrungenen Körper der *Lambli*a, daß er offenbar einen viel zarteren Periplast besitzt und viel leichter löslich ist. Beim Übergang in ein anderes Milieu, vielleicht auch durch mechanische Verletzungen beim Präparieren bilden sich bei zahlreichen Exemplaren buckelartige Hernien aus. Lebende Individuen werden dadurch in ihrer Beweglichkeit zunächst nicht gehemmt. Bei der Färbung nehmen diese Hernien den Farbstoff begieriger auf und geben ihn schwerer ab. Solche Hernien sind auch die von ALEXEIEFF dargestellten Körper. Bei *Lambli*a haben wir dergleichen niemals gesehen.

Was einen beim ersten Anblick lebender Exemplare gar nicht auf den Gedanken kommen läßt, *Lambli*a mit *Giardia* irgendwie zusammenzustellen, ist die grundverschiedene Art der Bewegung. Bei *Lambli*a eine schaukelnde Bewegung, die in erster Linie durch die lebhaftige Tätigkeit der beiden Bauchgeißeln bewirkt wird, während

alle anderen Geißelpaare gewissermaßen nur als Schwebedorsten das Gleichgewicht erhalten. Hingegen ist bei *Giardia* alles in Bewegung. Alle Geißeln spielen mit größter Lebhaftigkeit. Daß die Seitengeißeln, dem Rande des Hinterkörpers sich anlegend, bei lebenden Exemplaren geradezu das Bild undulierender Membranen vortäuschen können, hat ebenfalls KUNSTLER schon gesehen. Vor allem aber führt der Körper der *Giardia* die kompliziertesten Verbiegungen und Krümmungen nach Bauch und Rückenseite, besonders nach dieser hin aus und verharret mitunter Sekunden in diesen verkrümmten Stellungen, ein eigenartiges Bild, das wir bei *Lambliä* nie sehen, die sich nur ganz leicht nach rückwärts zu verbiegen pflegt, ohne daß je Schwanz und Kopfende sich berühren, was bei *Giardia* fort-dauernd der Fall ist.

Also verschiedene Körperform, verschiedene Form des Peristoms, Verschiedenheiten in der Lage der Basalkörner, der Lage und Form des Parabasale, der Gestalt des Hinterendes, der Bewegungsart, genug erhebliche Unterschiede, die beide Genera trennen.

Es ließe sich allenfalls rechtfertigen, beide Parasiten einem Genus einzuordnen, obwohl auch dann noch die Unterschiede recht groß wären, wenn es nur eine Spezies des bisherigen Genus *Lambliä* gäbe. Aber die verschiedenen, so nahe verwandten und sich so ähnlichen Spezies des bisherigen Genus *Lambliä* mit den Giardien in ein Genus zu stellen, geht keinesfalls an. Zum mindesten wäre, wenn man den Gattungsnamen „*Giardia*“ angesichts der vielen Ähnlichkeiten der Organisation als den übergeordneten aus der Literatur hervorzuholen wünscht, die Aufstellung zweier **Subgenera** notwendig, eines Subgenus *Giardia s. str.*, schlanke Formen mit kopfartigem Vorderende, querovalen maulartig vertieftem Peristom und kolbenartigen längsgestellten Parabasale mit charakteristischen Krümmungsbewegungen und das Subgenus *Lambliä*, gestauchte birnförmige Flagellaten mit nierenförmigem Peristom, Vorderkörper flach schalenförmig, Parabasale schräg quergestellt und spangenförmig, Bewegung schaukelnd.

## Literaturverzeichnis.

- 1) **ALLEXIEFF, A.** (1914): Notes parasitologiques. Zool. Anz. Bd. 44 Nr. 5.
- 2) **BENSEN, W.** (1908): Bau und Arten der Gattung Lamblia. Zeitschr. f. Hyg. u. Infektionskrankh. Bd. 41 p. 109.
- 3) **GRASSI, B. u. SCHEWIAKOFF, W.** (1888): Beitrag zur Kenntnis des Megastoma entericum. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 46 H. 2.
- 4) **KOFOID (CHARLES ALWOOD) and CHRISTIANSEN (ELISABETH BOHN)** (1915): On Giardia microti sp. nov. from the Meador House. Univ. Californ. Publicat. in Zoolog. Vol. 16, 2.
- 5) — — (1915): On binary and multiple Fission in Giardia muris. Ibid. p. 30—54.
- 6) — — (1915): On the Life-History of Giardia. Proc. Nat. Acad. Sci. Vol. 1 Nr. 11.
- 7) **KUNSTLER, J.** (1883): Recherches sur les infusoires parasites. Sur quinze Protozoaires nouveaux.
- 8) — (1883): Infusoires parasites. Annal. des scienc. nat. Jahrg. 2 Memoires Nr. 4.
- 9) **KUNSTLER, J. et GINESTE, CH.** (1907): Giardia alata n. sp. C. R. Acad. Sci. Fevr. 25.
- 10) — — (1907): Megastoma, Lamblia, Giardia? Bull. Soc. Zool. de France T. 32 p. 28.
- 11) **NÖLLER, W.** (1920): Kleine Beobachtungen an parasitischen Protozoen. Arch. f. Protistenk. Bd. 41 H. 2.
- 12) **RODENWALDT, E.** (1920): Darmflagellaten. in: Handb. d. pathog. Protozoen Bd. 2. (Im Erscheinen begriffen.)

*Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

(Aus dem hygienischen Institut der Universität Heidelberg.)  
Direktor: Geh. Hofrat Prof. Dr. H. Kossel.

**Zur Morphologie  
von *Trichomonas vaginalis* DONNÉ.**

Von  
**Fritz Reuling.**

(Hierzu Tafel 15 und 4 Skizzen.)

---

Über die Morphologie von *Trichomonas vaginalis* DONNÉ ist außer der Arbeit BENSEN's in den letzten Jahrzehnten in Deutschland keine eingehende Arbeit erschienen. Die Arbeiten von HÖHNE und SEITZ, SCHRÖDER und LÖSER gehen im wesentlichen nur auf die Klinik der durch das Flagellat angeblich hervorgerufenen Erscheinungen ein. Auch die Arbeit BENSEN's enthält über *Tr. vaginalis* nur einen ganz kleinen Abschnitt. Während des Krieges ist in Amerika eine Arbeit von LYNCH erschienen. Leider stand mir diese nicht im Original zur Verfügung. Bei meinen Untersuchungen über die Morphologie der *Tr. vaginalis* wurden einige Beobachtungen erhoben, die wohl schon von früheren Beobachtern gemacht worden waren, aber nicht genügend beachtet wurden und die zeigen, daß der Bau der *Tr. vaginalis* von dem bei anderen Trichomonaden bisher beschriebenen Bau abweicht. Der Liebenswürdigkeit der Herren Dr. AMERSBACH und Dr. KELLER der hiesigen Universitätsfrauenklinik verdanke ich die Gewinnung meines Materiales während der Sprechstunde der Poliklinik. Es wurde das Secret von 250 Frauen untersucht, die mit Klagen über Ausflußbeschwerden die Klinik aufgesucht hatten. Dabei wurde in 46 Fällen die Anwesenheit von *Tr. vaginalis* festgestellt, d. h. in rund 20 Proz. der Fälle. Wenn diese Zahl nicht

so hoch ist, als die von anderen Autoren angegebenen Zahlen, so kann das zu einem kleinen Teil vielleicht daran liegen, daß viele Frauen, die mit Klagen über Ausfluß die Klinik aufgesucht hatten, sich kurz vorher eine Scheidenausspülung gemacht hatten und infolgedessen weder Secret noch Trichomonaden hatten. Das Vorkommen der *Tr. vaginalis* ist, wie das ja auch alle Autoren betonen, an das Vorhandensein eines sauer reagierenden Secretes gebunden. Ferner wird immer betont, daß das Trichomonaden enthaltende Secret einen schaumigen Charakter habe, was ohne weiteres auf die Anwesenheit der Trichomonaden geschoben wird. Diese Secretbeschaffenheit führen SCHRÖDER und LÖSER auf den *Micrococcus alcalescens gazogenes* zurück, den sie fast aus allen schaumigen Trichomonadensecreten gezüchtet haben. Allerdings behaupten diese Autoren, daß durch die alkalisierende Wirkung dieses Kokken ein für die Trichomonaden besonders guter alkalischer Nährboden geschaffen würde, auf dem ein üppiges Gedeihen der Tiere erfolge, obwohl es seit KÜNSTLER bekannt ist, daß *Tr. vaginalis* nur im saueren Secret lebt.

Das Material wurde gewonnen, indem ich nach Spreizung der Labien von dem aus der Vulva hervorquellenden Secret einen Tropfen entnahm, auf einen Objektträger brachte und gleich mit Ölimmersion nach Bedeckung durch ein Deckglas betrachtete. Waren reichlich Trichomonaden in Secret, so konnten diese nach Umfettung des Deckglases im Brutschrank von 23° noch etwa 24 Stunden am Leben erhalten werden. Mitunter entnahm ich auch aus dem Rinnenspekulum Secret und machte dabei die Erfahrung, daß die Trichomonaden nicht so leicht bei Berührung mit kalter Flüssigkeit ihre Gestalt verändern, wie das von verschiedenen Autoren beschrieben wird. Denn auch in dem in dem Spekulum befindlichen Secret konnten beim sofortigen Untersuchen Trichomonaden nachgewiesen werden, obgleich diese Speacula in Quecksilberoxycyanat lagen und beim Einführen stets einige Tropfen davon in die Scheide eingeführt wurden.

Zur Herstellung gefärbter Präparate wurden Deckglasausstriche hergestellt; ein mit der Platinöse entnommener Tropfen kam auf die eine Deckglasseite und wurde mit einem zweiten schräg gestellten Deckglas in derselben Weise wie ein Blutpräparat ausgestrichen. Dadurch bekam man gleichmäßige Ausstriche und gute Bilder, ohne daß die Gestalt der Tiere verletzt wurde. Die gewöhnliche Verbreiterung des Secrettropfens mit der Platinöse führte zu ungleich dicken Präparaten, die immer nur an einigen Stellen gut zu differen-

zieren waren. Zu den Kulturen wurden drei bis vier Platinösen Secret auf 6 ccm Nährlösung genommen. Einige Male wurde auch mit der Pipette Secret entnommen.

Zur Fixierung wurde heiße Schaudinnlösung, einige Male auch FLEMMING'S Gemisch verwendet. Ein Abwerfen der Geißeln, wie es bei zu heiß angewendeter Fixierflüssigkeit mitunter beobachtet wurde, kam nicht vor. Als Farbstoff wurde Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN, einige Male auch das Eisenhämatoxylin nach BREINL-ROSENBUSCH benutzt. Diese Farben wurden nur schwer angenommen und die verschiedenen Organellen konnten beim Differenzieren nur schwer gleichzeitig zur Darstellung gebracht werden. Deswegen wurde später nur die feuchte Giemsa-Methode verwendet, mit der sehr gute Bilder aller Organellen erzielt wurden. Um Einzelheiten über den Kern zu bekommen, wurde der Versuch mit Safranin-Lichtgrün gemacht, wie es JOLLOS in diesem Archiv Bd. 37 1917 beschreibt. Leider konnten weder mit der von JOLLOS angegebenen wässerigen noch mit verschieden stark alkoholigen Lösungen gute Bilder hervorgerufen werden, da der Kern der Trichomonaden das Safranin kaum annahm. Auch aus den Kulturen konnten weder mit E.-H.- noch mit Giemsa-Lösung gute Bilder erzielt werden. Die Differenzierung wurde durch das Netz der geronnenen Nährlösung so stark gestört, daß man keine klaren Bilder bekommen konnte. Ein Versuch durch Verdünnung der für Präparate bestimmten Nährlösung durch RINGER'SCHE Lösung und daran anschließendes Zentrifugieren half nicht über das Hindernis hinweg.

In der oben erwähnten Arbeit von LYNCH wird auch berichtet, daß Kulturen von *Trichomonas* in angesäuertem Bouillon gewachsen seien. Ferner berichtet BOYD, daß ihm in Bouillon die Züchtung von *Trichomonas* nicht gelungen sei, wohl aber in physiologischer Kochsalzlösung. OHIRA und NOGUCHI ist die Kultur von *Tetratrichomonas hominis* in einer Nährlösung gelungen, die zur Hälfte aus Ascites und zur Hälfte aus RINGER'SCHER Lösung bestand. Ich versuchte die Kultur in verschiedenen Nährlösungen, sowohl in den oben erwähnten, als auch in Ringer + Organewebe, physiologischer Kochsalzlösung + Organewebe, Salatbouillon und anderen. In allen Nährlösungen mit Ausnahme der Ringerlösung + Ascites waren die Trichomonaden nach 24 Stunden abgestorben. Es war gleich, ob ich frischen Ascites oder durch Chloroform sterilisierten benutzte. Um den nötigen Säuregrad zu erreichen, säuerte ich jede Kultur mit 15 Tropfen 1proz. Essigsäure an. Da die Kulturen mitunter sehr schnell verschwunden waren, so war es nötig, täglich mit der



Pipette Subkulturen anzulegen, und die Trichomonaden konnten auf diese Weise 7 Tage am Leben erhalten werden, wenn sie im Brutschrank bei 37° standen. Im Anfang konnten erst am vierten Tage nach Anlegen der Kultur Tiere nachgewiesen werden, später gelang es dann von Anfang an Tiere zu beobachten, die sich lebhaft vermehrten. Die Vermehrung erreichte in der ursprünglich angelegten Kultur gegen den vierten bis fünften Tag ihren Höhepunkt. Wenn es so weit gekommen war, kam es vor, daß nach wenigen Stunden alle Trichomonaden aus der Kultur verschwunden waren. Nur in den Subkulturen lebten die Tiere noch einige Tage weiter. Einen Fall will ich noch erwähnen, bei dem es auf merkwürdige Weise gelang, eine Kultur am Leben zu erhalten. In einer Kultur waren am vierten Tag Trichomonaden in sehr großer Anzahl bis zu 50 im Gesichtsfeld zu sehen. Ein Deckglaspräparat davon, das sehr viele Tiere enthielt, wurde umfettet und in den Brutschrank bei 23° gestellt. Die Kultur kam in den Brutschrank von 37°. Am nächsten Morgen war in der Kultur keine einzige Trichomonade mehr zu sehen, weder tot noch lebend. Das Deckglas, an dem noch sehr viele lebende Tiere hingen, wurde mit Ringerlösung abgespült und eine neue Subkultur angelegt, die noch 4 Tage am Leben blieb. Wodurch das Verschwinden der ersten Kultur so rasch erfolgte, kann ich nicht sagen. Man muß annehmen, daß bei der höheren Temperatur im 37er Brutschrank Stoffe, vielleicht Stoffwechselprodukte der Tiere selbst, entstanden, die zu schnellem Untergang der Tiere führten, während dieser Vorgang im 23er Brutschrank sich langsamer vollzog und die Tiere durch neue Nährlösung am Leben blieben.

Im Präparat sieht man die Trichomonaden meist in birnförmiger Gestalt, d. h. an der Ursprungsstelle der Geißeln sind sie breit und leicht gewölbt, um gegen das Hinterende zu sich zu verjüngen. Diese Form behalten die Tiere jedoch nicht lange bei; nach 3—4 Stunden geht diese Form in die Tropfenform über. Aber nicht immer haben die Trichomonaden diese Gestalt, oft bemerkt man eine deutliche Metabolie, besonders wenn ihnen ein Hindernis in den Weg kommt, wie Leucocyten, Epithelien oder in den Kulturen Bakterienrasen. Sie verändern dann ihre Gestalt; man kann wurstförmige oder in der Mitte bis auf eine schmale Plasmabrücke eingedrückte oder anders deformierte Tiere beobachten. Besonders in Deckglasausstrichen sieht man solche Formen häufig sich um Leucocyten herumlagern. Diese starke Metabolie des Körpers der *Tr. vaginalis* läßt uns schließen, daß dem Tiere nur eine ganz zarte

Periplasthülle zukommt, die dem kleinsten auf sie einwirkenden Drucke nachgibt. Der sog. „bord ondulant“ KÜNSTLERS d. h. eine über den Körper hinziehende Bewegung des Protoplasmas wurde nicht beobachtet. Auf den gefärbten Präparaten ist ein Periplast nicht nachzuweisen (die Umrandungslinie der Zeichnungen ist etwas zu stark ausgezogen). Das Hervorschießen von Pseudopodien, wie es verschiedene Autoren gesehen haben, konnte nicht beobachtet werden. Es kam vor, daß Teile des Trichomonadenkörpers, die mit der umliegenden Materie verbacken waren, bei der Vorwärtsbewegung der Tiere hängen blieben und sich etwas auszogen, so daß pseudopodienähnliche Bilder entstanden. Die Bildung von Pseudopodien ist ja auch nur bei gequetschten Tieren beobachtet worden.

Das Protoplasma der vegetativen Form macht einen stark gekörnten Eindruck, wodurch es unmöglich ist, Einzelheiten des inneren Baues zu sehen. Nur am Vorderende fällt einem ein stark lichtbrechender Punkt in die Augen, der Basalkörper. Mitunter kann man auch am Hinterende des Tieres durch das Protoplasma hindurch den Achsenstab ein Stück weit in den Körper hinein verfolgen, wie dies schon KÜNSTLER gesehen hat. Vom Vorderende des Tieres gehen vier ziemlich lange Geißeln aus, die mitunter die Körperlänge übertreffen. Diese Geißeln sind an ihrem Austritt aus dem Protoplasma miteinander und zwar meist zu zwei und zwei verbacken, manchmal liegen sie auch auf der ganzen Strecke so eng beieinander, daß eine Trennung für das Auge nicht möglich ist. Durch solche oft vorkommende Bilder sind wohl manche Autoren, so auch BÜTSCHLI und BLOCHMANN, veranlaßt worden, *Trichomonas vaginalis* als dreigeißlig zu bezeichnen. Es liegt auch keine Täuschung vor, wie es etwa durch eine abgerissene undulierende Membran entstehen könnte. Die Fig. 1, 2, 3, 4 u. 8 zeigen deutlich das Vorhandensein von vier Geißeln. Wenn auch BENSEN *Tr. vaginalis* als dreigeißlig zeichnet, so kann ich mir nicht erklären, wie diese Bilder entstanden sind, auf denen weder Costa noch undulierende Membran zu sehen sind und einige nicht näher bezeichnete Fibrillen über den Körper ziehen. Durch den wiederholt erbrachten Nachweis der Viergeißlichkeit der *Tr. vaginalis* (KUNSTLER, MARCHAND, ferner HÖHNE und SEITZ) wäre es notwendig ihre Stellung im System zu ändern. *Trichomonas vaginalis* DONNÉ hat als erster beschriebener Vertreter des Genus *Trichomonas* als Typ für die Gattungsdiagnose gedient. Diese Diagnose gibt drei Geißeln für das Genus *Trichomonas* an. Für viergeißlige Formen ist inzwischen das Genus *Tetratrichomonas* geschaffen worden (PARIS). Hieraus folgt, daß entweder die Gattungsdiagnose

für *Trichomonas* in dem Sinne geändert werden muß, daß vier Geißeln angenommen werden, mit der Konsequenz, daß dann fast alle bekannten Trichomonaden aus dem Genus *Trichomonas* entfernt werden müßten und für sie ein neues Genus zu schaffen wäre. Das Genus *Trichomonas* wäre alsdann für die bisher als *Tetratrichomonas* bezeichneten Formen beizubehalten. Oder *Trichomonas vaginalis* wäre trotz ihres Prioritätsnachweises aus dem Genus *Trichomonas* zu entfernen und bei *Tetratrichomonas* einzureihen.

Das Schlagtempo der Geißeln ist nicht gleichmäßig, sondern sie schlagen verschieden rasch, je nachdem ob das Tier sich irgendwo verankert hat oder frei herumschwimmt. Die Bewegung erfolgt etwas rotierend nach der undulierenden Membran zu in ziemlich raschen Schlägen, so daß die Geißeln eine kegelförmige Figur beschreiben. Dann werden sie wieder etwas langsamer in die Ausgangsstellung heraufgeholt, um aus einer etwas über die gestreckte Linie herausgehenden Stellung von neuem zu schlagen. Ist das Tier im freien Medium und durch nichts behindert, so erfolgt durch die Geißeltätigkeit eine Vorwärtsbewegung in einer schaukelnden Weise. Sitzt das Tier irgendwo fest, so kann es sich durch energische Geißeltätigkeit frei machen, wobei die behinderte Vorwärtsbewegung in eine leicht rotierende Bewegung übergeht. Beim ermatteten Tier, das sich schon der Tropfenform nähert, ist die Geißeltätigkeit bedeutend langsamer. Die Geißeln liegen dann ausgestreckt längs des Körpers und werden nur ab und zu zu langsamen Schlägen herausgeschleudert, wobei nicht einmal alle Geißeln beteiligt sind.

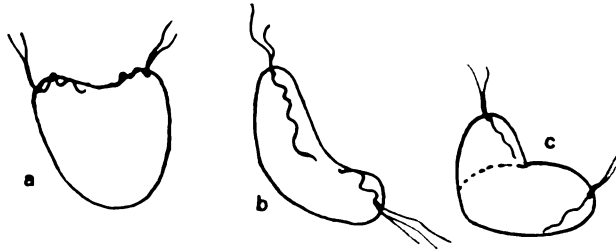
Außer den Geißeln sieht man beim lebenden Tier noch die Schwingungen der undulierenden Membran, die ebenfalls ihren Ausgangspunkt vom Basalkörper hat. Beim frischen Tier schlägt die Membran so schnell, daß man die einzelnen Wellen kaum wahrnehmen kann, aber schon nach kurzer Zeit werden die Bewegungen langsamer und man sieht die einzelnen Wellen deutlich vom Basalkörper nach dem Stachel zu in Bewegung. Die Bewegungsfrequenz der undulierenden Membran scheint in hohem Maße von der Assimilation des Protoplasmas abhängig zu sein. Wenn nämlich an den Rand des Deckglases neue Ringerlösung gesetzt, und dadurch eine neue Zufuhr von Nährmaterial bewirkt wurde, so konnte auch bei ganz schlecht gewordener Undulation eine lebhafte Tätigkeit hervorgerufen werden. Durch die Bewegung der undulierenden Membran wird also sicher dem Tiere neues Nährmedium zugeführt, durch das andererseits das Tier wieder imstande ist, die Membran in Bewegung zu erhalten. Wenn durch neu zugeführte Nährlösung

eine lebhaftere Tätigkeit der undulierenden Membran hervorgerufen war, so begannen auch die Geißeln sich lebhafter zu bewegen.

Der Achsenstab der *Tr. vaginalis* läuft in einen aus dem Protoplasma hervortretenden Stachel aus, der sehr fein zugespitzt ist, viel feiner und länger als bei Nagertrichomonaden. Ein röhrenförmiges Klaffen (KUCZYNSKI) wurde nie beobachtet. Dem Stachel kommt, wie das schon von KUNSTLER und auch von KUCZYNSKI für andere Trichomonaden beobachtet worden ist, eine hohe Klebkraft zu, wodurch es dem Tiere möglich ist, sich im Epithel oder an Eiterkörperchen oder an sonstigen Bestandteilen des Secretes zu verankern. Meist bekommt man infolge der Klebkraft des Stachels diesen nicht frei zu Gesicht, sondern sieht ihn um ein beträchtliches Stück durch anhaftende zähe Fäden verlängert. Wie KUNSTLER schon beschreibt, kann man auch oft fünf bis sechs Tiere und mehr beobachten, die mit ihren klebrigen Stacheln zusammenhängen.

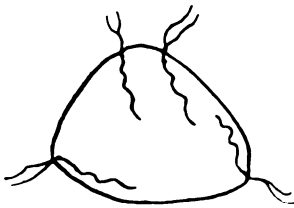
Die Tiere in den Kulturen unterschieden sich in nichts von den im Vaginalsecret beobachteten Formen, nur fiel eine stärkere Metabolie auf, die wohl durch die etwas dichtere Beschaffenheit des Mediums bedingt war. In den Kulturen konnten auch Teilungsfiguren beobachtet werden, sowohl Zwei- wie Vierteilungsfiguren. Solche Formen hat auch schon MARCHAND beschrieben und abgebildet. M. schreibt: „erstens Individuen mit zwei Kernen, welche mehr oder weniger genähert waren, außerdem unregelmäßige, z. T. sehr große Formen mit weit auseinandergerückten Kernen, welche hie und da durch eine ebenfalls färbbare Linie von der gleichen Beschaffenheit wie die Längslinie oder der zentrale Faden in Verbindung standen.“ Trotz mehrstündiger Beobachtung war es nicht möglich Teilungsvorgänge bis zum Ende zu verfolgen. Die Form des Tieres war zu Beginn der Beobachtung wie Skizze 1 zeigt, beide Basalkörper mit der undulierenden Membran ziemlich nahe beieinander liegend. Nach Verlauf von 20 Minuten waren beide Basalkörper auseinander gerückt, das Tier war gestreckt und an jedem Pol war ein Basalkörper zu sehen. Nach 40 Minuten war eine Mattigkeit der undulierenden Membran und der Geißeln vorhanden, weswegen, wie oben erwähnt, neue Nährlösung hinzugefügt wurde. Die Folge war erneute lebhaftige Geißeltätigkeit und die Tiere machten den Eindruck als wollten sie sich auseinander bewegen. Die Stellung der Tiere hatte sich ebenfalls geändert, sie standen senkrecht aufeinander und das eine Tier lag in einer anderen Ebene. Um diese Zeit glaubte ich schon eine feine Begrenzung im Protoplasma zu beobachten, die zwei getrennte Tierkörper erkennen ließ. Leider

begann das Präparat auszutrocknen und durch neu hinzugefügte Nährlösung wurde die Teilungsform dem Gesichtsfeld entzogen.



Skizze 1.

Bei a sind die Basalkörper nahe beieinander gelegen, bei b ist das Tier gestreckt, die Basalkörper an den beiden Polen, bei c scheint sich das Protoplasma zu trennen.

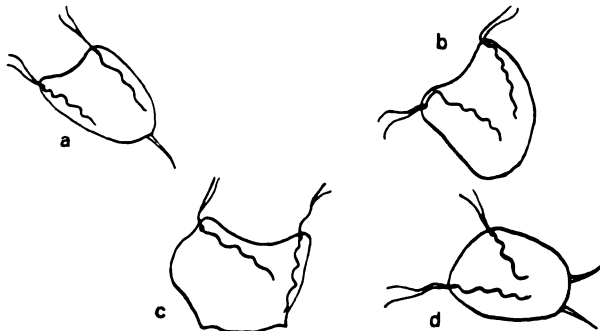


Skizze der Vierteilung.

Eine Vierteilungsfigur wurde nur einmal beobachtet und nur für kurze Zeit, da sie durch einen herumschwimmenden Bakterienhaufen verdeckt wurde.

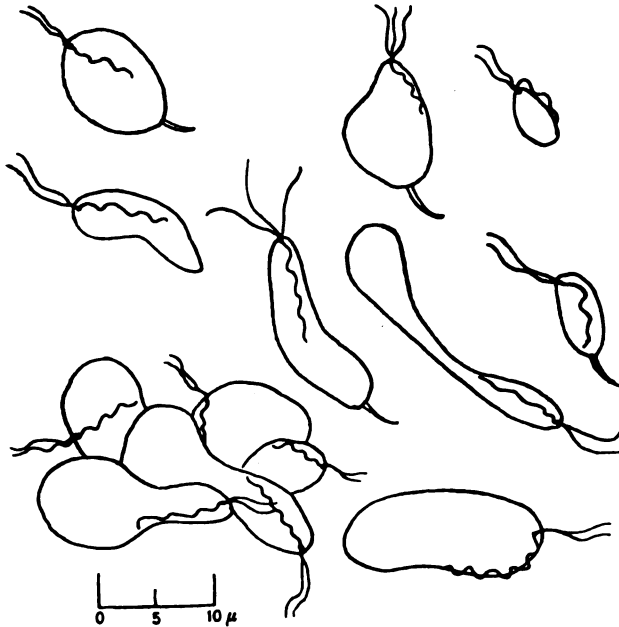
Eine andere Zweiteilung konnte einige Stunden beobachtet werden. Der Teilungsvorgang verlief wie der oben geschilderte, nur hatte das Tier bei

Beginn der Beobachtung einen Stachel, der während der Beobachtung schwand, um zwei neuen Stacheln Platz zu machen. Zuerst erschienen an zwei Ecken Vorbuchtungen des Protoplasmas, bald danach schob sich eine Spitze heraus und nach etwa 15 Minuten waren zwei neue Stachel gebildet, während welcher Zeit der alte Stachel verschwunden war.



Skizze 2.

Bei a und b ist noch der alte Stachel vorhanden, c Protoplasmavorwölbung an der Durchtrittsstelle der neuen Stachel, d neue Stachel ausgebildet.



Skizzen über die Metabolie aus einer Kultur  
(mit Zeichenapparat auf den Tisch skizziert, LEITZ Ölimmm.  $\frac{1}{12}$ , ZEISS Comp. Oc. 4).

Die Größe der *Tr. vaginalis* entspricht den Zahlen, die MARCHAND angegeben hat. Die Länge des Tieres beträgt 0,010—0,03 mm, die Breite im Durchschnitt 0,01—0,015 mm.

Wie bereits erwähnt, läßt die Dichte des Protoplasmas Einzelheiten nur sehr schwer erkennen. Den Kern sah ich nur dreimal durchschimmern. Aufgenommene Bakterien konnte ich nicht feststellen. Einmal glaubte ich auch ein Cytostom zu sehen. Das Cytostom betreffend sagt KUCZYNSKI: „Jedoch stellt es kein Dauerorgan dar, sondern entsteht wahrscheinlich erst unter dem Einfluß der Funktion. Daher fehlt dem Cytostom auch die scharfe Begrenzung.“ Es wäre möglich, daß der *Tr. vaginalis* fakultativ eine Cytostombildung zukommt.

Schon am lebenden Tier fällt einem ein am Vorderende des Tieres befindlicher Körper durch seine starke Lichtbrechung auf, der Basalkörper. Es nimmt einem Wunder, daß dieser Punkt nicht schon älteren Autoren aufgefallen ist. Im gefärbten Präparat, sowohl im E.-H.- wie im Giemsa-Präparat ist er stark gefärbt und es gelingt durch vorsichtiges Differenzieren nicht, Einzelheiten über den Aufbau zu erkennen. Da der Basalkörper (Blepharoplast) Ausgangs-

punkt aller fibrillären Bildungen ist, so besteht er wahrscheinlich, wie dies ja auch für andere Trichomonaden angenommen wird, aus mehreren Basalkörnern, d. h. jede Fibrille, die von hier ausgeht, hat ihr entsprechendes Körnchen, wie es besonders bei *Tr. augusta* gut darzustellen ist.

Vom Basalkörper gehen nach vorn vier Geißeln, die im E.-H.-Präparat ganz zart gefärbt erscheinen, während man sie bei der Giemsa-Färbung, wie überhaupt alle fibrillären Gebilde, deutlich darstellen kann. Die Geißeln sind alle gleich lang, allerdings bekommt man ab und zu Bilder, bei denen eine oder mehrere Geißeln kürzer erscheinen, die wohl bei der Fixierung abgebrochen sind. Auch die im Lebendpräparat beobachtete Verklebung der distalen Enden von zwei Geißeln sieht man häufig im gefärbten Präparat.

Von der Ursprungsstelle der Geißeln aus verläuft am Körper entlangziehend der Randfaden der undulierenden Membran, der sich ebenfalls besonders im Giemsa-Präparat kräftig färbt. Wie schon BLOCHMANN und MARCHAND schreiben, erstreckt sich die undulierende Membran nur bis zur Mitte des Körpers, während man nach dem Bilde des Lebendpräparates KÜNSTLER beipflichten möchte, daß diese wie bei anderen Trichomonaden bis zum Austritt des Achsenstabes aus dem Körper verläuft. Aber die meisten Präparate lassen nur eine bis zur Mitte und oft nicht einmal so weit reichende Fibrille erkennen. Man muß also annehmen, daß eine Duplikatur des Periplasts, in deren vorderen Teil der Randfaden der undulierenden Membran verläuft, durch dessen Schwingungen bis zum Stachel in Bewegung gesetzt wird. Ein Abreißen des Randfadens, wie es bei anderen Trichomonaden beschrieben wird, wurde nicht beobachtet.

Unterhalb des Randfadens der undulierenden Membran verläuft ebenfalls stark färbbar die Rippe (Costa, Rückenleiste, chromatische Basis, chromatische Linie). Sie streckt sich bei *Tr. vaginalis* ebenso weit nach hinten wie der Randfaden. Wie aus den Figuren 3, 4, 6 und 8 zu ersehen ist, hat es oft den Anschein, als ob der Randfaden an seinem Ende mit der Rippe verlötet wäre. Die Bedeutung der Costa wäre sowohl Stützorgan für die Fibrille des Randfadens als auch gewissermaßen eine Parierstange für das Protoplasma gegen die Stöße der undulierenden Membran. Die bei E.-H.-Färbung hier meist vorhandene Körnchenreihe deutet darauf hin, daß an dieser Stelle besonders starke Erschütterungen stattfinden, die rein physikalisch zur Ansammlung der schweren Körnchen führen.

Wenn man im E.-H.-Präparat nach dem Achsenstab (Axostyl) sehen will, so ist er oft, wie schon KÜNSTLER erwähnt, von einer

großen Zahl Körnchen bedeckt, die mitunter Einzelheiten kaum erkennen lassen. Anders verhält es sich im Giemsapräparat, in dem diese Körnchen nur schwach gefärbt sind und der Achsenstab deutlich zu sehen ist. Hier und da sieht man auch im E.-H.-Präparat, daß der Achsenstab aus mindestens zwei Fibrillen besteht, von denen eine sich um den Kern herum legt. Auch schon MARCHAND hat bei seinen Präparaten solche Fibrillen gesehen. Er schreibt: „nicht selten sieht man auch zwei Längslinien, welche in verschiedener Weise zueinander angeordnet sind, zuweilen eine langgestreckte, spindelförmige Figur begrenzend, in deren vorderen Teil der Kern eingeschlossen ist, zuweilen auseinanderweichend und nicht in derselben Ebene gelegen. Ich möchte nur noch hinzufügen, daß ich manchmal Bilder fand, welche darauf hindeuten, daß vom Kerne aus verschiedene Streifen nach hinten durch den Körper ausstrahlen.“ Diese „Streifen“ kommen besonders schön im Giemsapräparat zur Geltung und man kann erkennen, daß es lediglich Fibrillen sind, welche den Achsenstab der *Tr. vaginalis* bilden. Nach sorgfältiger Durchmusterung der Präparate ist sicher anzunehmen, daß der Achsenstab der *Tr. vaginalis* aus vier Fibrillen besteht. Die beigegebenen Bilder (Fig. 6—8) lassen diese Fibrillen deutlich erkennen. Eine Verwechslung mit zurückgeschlagenen Geißeln oder sonstigen aus der normalen Lage gekommenen Fibrillen ist ausgeschlossen, da diese Bilder die volle Equipierung mit allen anderen Organellen erkennen lassen. Vielleicht hat auch BENSEN einige von diesen Fibrillen gesehen, da er auf seinen Bildern nicht näher bezeichnete Fibrillen über den Körper verlaufend darstellt.<sup>1)</sup> Besonders eine sich um den Kern herumlegende Fibrille und so die „spindelförmige Figur“ MARCHAND's zeigend, sieht man sehr oft. Die in den Publikationen der letzten Jahre (KUCZYNSKI) vertretene Ansicht vom hyalinen Aufbau des Achsenstabes der Trichomonaden trifft demnach für den Achsenstab der *Tr. vaginalis* meines Erachtens nicht zu. Man kann annehmen, daß der Achsenstab in unserem Falle aus ebenso vielen Fibrillen besteht, wie das Tier Geißeln besitzt. Da nun der Randfaden der undulierenden Membran als eine im Körper verlaufende Geißel anzusprechen ist, so ist auch wohl die Rippe nichts anderes als die zugehörige Fibrille. *Tr. vaginalis* besitzt also fünf Geißeln, von denen vier frei sind und eine als Randfaden der undulierenden

<sup>1)</sup> BENSEN's Bilder schienen bisher in die Darstellung der Trichomonadenmorphologie nicht hineinzupassen. Wie die hier niedergelegte Beobachtung zeigt, hat er die Verhältnisse zwar nicht erschöpfend, aber nicht unrichtig beobachtet.



Membran im Periplast oder dessen Duplikatur gelagert ist. Die zu den fünf Geißeln gehörenden Basalkörper sind im Basalkörper zu suchen, die Stützfibrillen der vier freien Geißeln schließen sich zu dem Achsenstab zusammen, die zum Randfaden der undulierenden Membran gehörige bildet die Rippe. Ebenso wie an der letzteren verschiedene Körnchen angelagert sind, so sind auch längs des Achsenstabes, der ja die Stöße der Geißeln auffängt, besonders in dessen vorderen Teile Körnchen eingelagert. Der Aufbau des Achsenstabes der *Tr. vaginalis* wäre also schematisch dem von *Calonympha*, wie ihn JANICKI beschreibt und abbildet, ähnlich, nur daß in unserem Falle die fünf zu den Karyomastigonten gehörenden Kerne zu einem Kern verschmolzen sind. Die durch die Fibrillen um den Kern gelegene Spindelfigur umgrenzt eine sich etwas heller färbende Zone, die, besonders wenn die Fibrillen nahe beieinander liegen, den Eindruck hyaliner Beschaffenheit machen. Eine besondere Verankerung des Achsenstabes beim Durchtritt durch das Protoplasma wie es bei anderen Trichomonaden durch einen Schlußring angedeutet ist, kann man bei *Tr. vaginalis* nicht beobachten. Das Fehlen eines solchen Schlußrings dokumentiert sich auch darin sehr deutlich, daß man bei vegetativen Formen niemals das Plasma in Form einer Manchette vorgeschoben oder vorgezogen findet, wenn infolge der Metabolie des Körpers die Spitze des Achsenstabes weit hervortritt. Im gefärbten Präparat sieht man überhaupt den Stachel des Tieres selten. Anscheinend ziehen sich die elastischen Fibrillen beim Fixieren etwas zurück, da man sie meist innerhalb des Protoplasmas endigen sieht; außerdem sieht man sie dann oft aufgesplittert (Fig. 8).

Der fibrilläre Aufbau des Achsenstabes der *Tr. vaginalis* läßt uns schließen, daß der hyaline Achsenstab der Nagertrichomonaden, wie ihn KUCZYNSKI neuerdings, gegen seine frühere Auffassung vom fibrillären Aufbau annimmt, in der Entwicklungsreihe durch Verschmelzung mehrerer Fibrillen entstanden ist. Man kann annehmen, daß alle fibrillären Bildungen, die vom Basalkörper aus interplasmatisch verlaufen, analoge Bildungen sind. ALEXEIEFF, der überhaupt gern den interplasmatischen Verlauf von Fibrillen als Besonderheiten anspricht (*Giardia*), schreibt bei der im Plasma verlaufenden Fibrille bei *Trichomonas legeri*: „De prime abord on serait tenté d'homologuer cette dernière à la côte des trichomonas; mais ici cette baguette étant située à l'intérieure même du cytoplasme, on doit par conséquent l'assimiler à un axostyle.“ Die ähnliche ebenfalls intraplasmatische Fibrille bei *Rhizomastix gracilis* dagegen

bezeichnet er als Rhizostyl und schreibt: „Sa fonction n'est pas analogue à celle de l'axostyle“. Sowohl die Fibrille bei *Trichomonas legeri* als das Rhizostyl der *Rhizomastix* sind zum Geißelapparat gehörige Bildungen, denen wahrscheinlich die Aufgabe zukommt, Widerlager gegen die Stöße der Geißeln zu sein. Auch die Costa ist diesen Bildungen gleich zu stellen, denn der Randfaden der undulierenden Membran ist als eine unter dem Periplast hinziehende und ihn abhebende Geißel aufzufassen, der funktionell eine andere Aufgabe zukommt als den übrigen Geißeln. Die ihr zugehörige Fibrille, die Costa, hat, wie die anderen Fibrillen ebenfalls die Aufgabe, die Stöße der Geißeltätigkeit aufzufangen und abzuschwächen.

Da nun die vorliegenden Untersuchungen ergeben haben, daß der Achsenstab der *Tr. vaginalis* aus vier Fibrillen besteht, so kann man meines Erachtens annehmen, daß diese Fibrillen, die gleiche Bildungen sind wie Rhizostyl, Costa und ähnliche Fibrillen, die die Aufgabe haben, die Geißeltätigkeit abzuschwächen. Eine besondere formgebende Funktion kommt jenen Bildungen wohl nicht zu, wohl aber einem Achsenstab, sei es, daß er aus mehreren Fibrillen zusammengesetzt ist, sei es daß er als hyaliner Stab durch den Körper zieht. Mit dieser Funktion bekommt der Achsenstab in reiner endgültiger Ausbildung auch eine besondere Verankerung durch den Schlußring am Hinterende des Tieres. *Tr. vaginalis*, die diesen Schlußring noch nicht hat und bei der man mitunter die Fibrillen aufgesplittert, rhizostylähnlich durch das Protoplasma laufen sieht, stellt somit den Übergang zwischen Achsenstabbildung und Rhizostylbildung dar. Der vollentwickelte Achsenstab der Nagertrichomonaden erscheint als das Endglied einer Entwicklungsreihe, an deren Anfang zarte Rhizostylbildungen (*Rhizomastix*arten) stehen, in deren Mitte etwa *Tr. vaginalis* einzugliedern ist, deren aus mehreren Fibrillen eng zusammengesetztes Axostyl noch gelegentlich (durch mechanische Läsion) in vier einzelne Fibrillen aufsplintern kann.

Dadurch, daß die fünfte Geißel zum Randfaden der undulierenden Membran geworden ist, hat auch die ihr zugehörige Fibrille eine Lage eingenommen, in der sie am besten die Stöße der schlagenden Geißel auffangen kann und verläuft als Costa parallel zum Randfaden. Die Sonderfunktion dieser Geißel als Randfaden der undulierenden Membran bedingt auch ein abweichendes morphologisches und physiologisches Verhalten ihrer zugehörigen Fibrille, die eben zur Rippe wird.

Der Kern der *Tr. vaginalis* enthält, wie es Fig. 2 zeigt, einen Binnenkörper, der von einer hellen Kernsaftzone umgeben ist. An

diese schließt sich eine Zone, die erfüllt ist mit zahlreichen Granula, die von der Kernmembran umschlossen wird. Solche Bilder bekommt man nur selten zu Gesicht. Einmal konnte ich einen solchen Kern auch am lebenden Tier beobachten. Meist aber ist der Kern erfüllt von einer großen Zahl größerer und kleinerer Granula. Da der Zweck der Arbeit vor allem dem Aufbau des Körpers galt und sich der Aufklärung der Kernverhältnisse färberische Schwierigkeiten entgegenstellten, wurde von Kernstudien abgesehen.

Inwieweit der *Tr. vaginalis* ein Rhizoplast, d. h. eine Verbindung zwischen Basalkörper und Kern zukommt, läßt sich schwer entscheiden, da wahrscheinlich oft eine Fibrille des Achsenstabes, besonders wenn die anderen Fibrillen nicht zu sehen sind, einen Rhizoplasten vortäuschen kann. Wiederholt hatte es den Anschein, als ob ein Rhizoplast vorhanden wäre, aber bei genauer Auflösung mit starkem Okular war stets eine Fortsetzung dieses zweifelhaften Gebildes unterhalb des Kernes festzustellen.

Auch einen Parabasalapparat sieht man ab und zu, sowohl bei Tieren, die sich teilen, als auch bei ruhenden. Er stellt sich als ein schlauchförmiges Gebilde dar, der innerhalb der Achsenstabfibrillen sich erstreckt und ähnliche sich stark färbende Körnchen enthält wie der Kern. Was für eine Bedeutung diesem Organell zukommt, ist bekanntlich noch ungewiß.

Das Protoplasma der *Trichomonas vaginalis* ist besonders im E.-H.-Präparat stark gekörnt. Eine Vakuolisierung, wie es JOLLOS für *Tr. intestinalis* beschreibt, ist nicht vorhanden. Die Grundsubstanz erscheint ziemlich homogen. Einschlüsse aufgenommener Bakterien oder Zellreste sind nicht mit Sicherheit nachzuweisen, doch machten Präparate aus den Kulturen, die Einzelheiten schwer erkennen ließen, oft den Eindruck, als seien Streptokokken im Plasma aufgenommen. Die Ernährung erfolgt wohl durch Osmose. Passende Stoffe entstehen doch sicher genug bei der bakteriellen Zersetzung des Vaginalschleims. Andererseits ist es auch denkbar, daß der *Tr.* beim Fehlen solcher Zersetzungsprodukte die Aufnahme von Bakterien fakultativ möglich ist, wofür ja die allerdings nicht ganz sicheren Beobachtungen aus den Kulturen sprächen. Über den Teilungsvorgang bei *Tr. vaginalis* kann ich nach meinen Untersuchungen folgendes angeben. Zuerst erfolgt die Teilung des Basalkörpers, mit der ziemlich gleichzeitig die Bildung der neuen Rippe und des Randfadens erfolgt. Zwischen den zwei durch diese Teilung entstandenen Basalkörpern spannt sich eine stark färbbare Fibrille aus, eine Centrodosome. Der eine Basalkörper umwandert

nun den Kern, in dem wohl in der Zwischenzeit eine Teilung der Kernbestandteile stattgefunden hat. Auch in den Giemsa-Präparaten sah man chromosomenähnliche Bilder, aus denen man die Zahl von acht Chromosomen annehmen kann, doch enthalte ich mich bei der Schwierigkeit solche Bilder zu deuten jeder weiteren Äußerung. Auch die Bildung der Geißeln scheint ziemlich rasch zu erfolgen; wie die alten Geißeln auf die neuen Basalkörper verteilt werden, konnte ich nicht beobachten. Ist nun die Teilung so weit erfolgt, daß neue Geißeln, Basalkörper, Rippe und undulierende Membran entstanden sind, so beginnen die neuen Kerne auseinander zu rücken. Jetzt wachsen auch aus den Basalkörpern neue Fibrillen hervor, die zwei neue Achsenstäbe entstehen lassen. (Fig. 5). Mit dieser Beobachtung, daß der alte Achsenstab verschwindet und zwei neue gebildet werden, befinde ich mich im Einklang mit KUCZYNSKI und im Gegensatz zu KOFOID und SWEZY, die eine Teilung des alten Achsenstabes annehmen. Dagegen sprechen ja auch die Bilder, die das Auswachsen neuer Achsenstäbe zeigen. Der alte Achsenstab ist in der Zwischenzeit der Resorption anheimgefallen. Wenn die Teilung so weit fortgeschritten ist, wird auch die Centrodosome aufgelöst. Man sieht zwei Tiere in einer Protoplasmaumhüllung, die nach deren Durchtrennung zwei neue Tiere abgeben.

Cysten oder cystenähnliche Bilder wurden nicht gesehen. Der Annahme KUCZYNSKI's, daß die BENSEN'schen Bilder Eintrocknungsformen seien, kann ich nicht zustimmen, da auch ich ab und zu Eintrocknungsfiguren zu Gesicht bekam, die ganz anders aussahen, als die Bilder BENSEN's. Es ist nicht ausgeschlossen, daß BENSEN vielleicht zu einer anderen Jahreszeit als ich gearbeitet hat und sich unter dem Einfluß niedriger Temperaturen die Formen der Trichomonaden geändert hatten.

Die Arbeit wurde auf Veranlassung von Prof. E. RODENWALDT in dessen Laboratorium gemacht. Allen Herren, die mir bei meiner Arbeit zur Seite standen, besonders Herrn Prof. RODENWALDT für seine liebenswürdigen Ratschläge und wertvolle Mitarbeit, sage ich hiermit meinen herzlichsten Dank.

---

### Literaturverzeichnis.

- 1) ALEXEIEFF, A. (1910): Sur les Flagellés intestinaux des Poissons marins. Arch. de Zool. expér. et gén. T. 6.
- 2) — (1911): Notes sur les Flagellés. Ibid. T. 6.

- 3) BENSEN (1909): Untersuchungen über *Trichomonas intestinalis* und *vaginalis* des Menschen. Arch. f. Protistenk. Bd. 18.
- 4) BLOCHMANN, F. (1884): Bemerkungen über einige Flagellaten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 40.
- 5) BOYD, MARK F.: (1918): A Note on the cultivation of *Trichomonas intestinalis*. Journ. Parasit. Vol. 4 No. 4.
- 6) DOFLBIN, F. (1916): Lehrbuch der Protozoenkunde.
- 7) ESCOMEL, E. (1917): Quelques remarques à propos des trichomoniasés intestinale et vaginale. Bull. Soc. Path. exot. Vol. 10.
- 8) HÖHNKE, O. (1916): Die Trichomonaskolpitis. Jahreskurse f. ärztl. Fortbildung. Juliheft.  
— (1916): *Trichomonas vaginalis* als häufiger Erreger einer typischen Colpitis purulenta. Zentralbl. f. Gyn. Nr. 1.
- 10) — (1916): Die Behandlung der Trichomonascolpitis. Ibid. Nr. 6.
- 11) JANICKI (1915): Untersuchungen an parasitären Flagellaten. II. Teil. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 112.
- 12) JOLLOS, V. (1913): Darmflagellaten des Menschen. in: Handb. d. path. Microorganismen von KOLLE-WASSERMANN.
- 13) KOFOD and SWEZY (1915): Mitosis and multiple fission in Trichomonad Flagellates. Proc. Amer. Acad. a. Sc. Vol. 51, 8.
- 14) KUCZYNSKI, MAX H. (1914): Untersuchungen an Trichomonaden. Arch. f. Protistenk. Bd. 33.  
— (1919): Über die Teilungsvorgänge verschiedener Trichomonaden. Ibid. Bd. 39.
- 16) KUNSTLER (1885): *Trichomonas vaginalis* DONNÉ. Journ. de Microgr.
- 17) LYNCH, KENNETH, M. (1915): *Trichomonas* of the Vagina and the Mouth Cultivation of the causative Organism and experimental infection. Amer. Journ. Trop. Dis. Prev. Med. Vol. 2.
- 18) — (1915): Clinical and experimental Trichomoniasis of the Intestine. With Cultivation of the causative Organism. New York Med. Journ. Vol. 101 Nr. 18.
- 19) MARCHAND, P. (1894): Über das Vorkommen von *Trichomonas* im Harne eines Mannes, nebst Bemerkungen über *Trichomonas vaginalis*. Zentralbl. f. Bakt. u. Parasitenk. Bd. 15.
- 20) MACKINNON, D. (1913): Studies on Parasitic Protozoa. Quart. Journ. III. Sc. Vol. 59 N. S. 1914.
- 21) OHIRA, TOKUZO and NOGUCHI, HIDEYO (1917): The Cultivation of *Trichomonas* of the human Mouth. Journ. exper. Med. Vol. 25 p. 341/347.
- 22) PARISI, B. (1910): Su alcuni flagellati endoparassiti. Arch. f. Protistenk. Bd. 19.
- 23) v. PROWAZEK u. WERNER (1914): Zur Kenntnis der sog. Flagellaten. Arch. f. Schiffs- u. Tropenhyg. Beih. 18.
- 24) RODENWALDT, E. (1911): Flagellaten. in: Handb. d. path. Protozoen von v. PROWAZEK.
- 25) SEITZ (1919): Über die klinische Bewertung der Trichomonascolpitis. Münch. med. Wochenschr. Nr. 30.
- 26) SCHRÖDER u. LÖSER: Die Trichomonadencolpitis. Monatsschr. f. Geburtshilfe Bd. 49 H. 1.

**Tafelerklärung.****Tafel 15.**

Die Zeichnungen sind von dem Heidelberger Maler O. NEUMANN mit Zeichenapparat auf den Tisch gezeichnet. Als Beleuchtungsquelle diente eine ZEISS'sche Liliputlampe. Tubusauszug 15, LEITZ'sche Ölimmers.  $\frac{1}{12}$ , ZEISS Comp. Oc. 12. Die Präparate waren mit Sublimatalkohol fixiert. Fig. 2 ist mit Eisenhämatoxylin, alle übrigen mit GIEMSA-Lösung gefärbt. Das Photogramm ist von Herrn Prof. LAUBENHEIMER in Vergrößerung 1:800 angefertigt und nicht retouchiert.

Fig. 1 und Photogramm. Eine im oberen Teil etwas deformierte *Trichomonas vaginalis* mit vier Geißeln, Costa, Randfaden und Achsenstabfibrillen.

Fig. 2. Vier Geißeln, distal zwei und zwei verklebt. Randfaden, Costa, Caryosomkern. Achsenstab durch Granula verdeckt.

Fig. 3. Vier Geißeln, Randfaden, Costa, Achsenstab als ganz zarte Fibrille nicht ganz durchziehend.

Fig. 4. Vier Geißeln, Randfaden, Costa, Achsenstab. dessen eine Fibrille sich spindelförmig um den Kern legt.

Fig. 5. Teilungsfigur. Man sieht bei erhaltener Centrodesmose bei beiden Tieren neue Achsenstabfibrillen auswachsen.

Fig. 6—8. Tiere mit vier Geißeln, Randfaden, Costa. Der Achsenstab in drei bis vier Fibrillen gesplittert. Besonders auf Fig. 8 deutlich vier Fibrillen zu sehen, die sich in das Protoplasma zurückgezogen haben.

*Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

## **Studien über Ciliaten des Nordatlantischen Ozeans und Schwarzen Meeres.**

I.

Von

**Dr. med. et phil. Werner Busch, Hamburg.**

(Hierzu Tafel 16 u. 17 und 13 Textfiguren.)

Im Juli 1914 konnte ich mich an einer Fahrt des Reichsforschungsdampfers „Poseidon“ in den Nordatlantischen Ozean beteiligen. Nach der Durchfahrt durch den Pentland-Fjord wurden an folgenden Stationen unter anderem Wasserproben verschiedener Tiefe konserviert: Ir. 4, 60° 8' nördliche Breite, 6° 34' westliche Länge; Ir. 3, 60° 23' n. Br., 9° 58' w. L.; Ir. 2, 60° 22' n. Br., 12° 46' w. L.; Ir. 1, 59° 14' n. Br., 7° 5' w. L.

Da mir gemeinsam mit Herrn Dr. MÜLLER die Ausführung und Konservierung der Netzfänge und das Beobachten des lebenden Netzplanktons oblag, verfüge ich nicht über Lebendbeobachtungen an den unten näher behandelten Ciliaten-Arten. Jedoch hat sich die von Dr. WULFF vorgenommene Konservierung des Wassers aus Schöpfproben verschiedener Tiefe mittels Flemmingschen Gemisches (durch GRAN eingeführt) sehr gut bewährt. Außerdem sollen einige Beobachtungen an Ciliaten des Schwarzen Meeres mitgeteilt werden. Während einer kurzen Tätigkeit als Kommandanturarzt im Mai 1918 konnte ich an der Spitze der Hafentmole von Konstanz etwas Oberflächenwasser konservieren. Wenn ich mich auf die Mitteilung weniger Befunde beschränken muß, so liegt das hauptsächlich an dem Materialmangel. Infolge der Teilnahme am Feldzuge konnte

erst im Sommer 1919 die Untersuchung des konservierten Materials wieder aufgenommen werden. Es wurden bis 100 ccm des mit dem Schöpfapparat von KRÜMMEL geschöpften Wassers abzentrifugiert. Bisher erschien es als ziemlich aussichtslos, das einmal hergestellte Präparat aufzubewahren, da trotz der Umrahmung des Deckglases mit einem Wachs- oder Paraffinrand, der Inhalt in kurzer Zeit eintrocknete. Diesem Übelstand ließ sich aber auf eine einfache Art abhelfen. In der zuerst von LOHMANN (5) genauer beschriebenen Art und Weise wird der Bodensatz des in eine Spitze ausgezogenen Zentrifugengläschen mittels einer lang ausgezogenen Pipette auf den Objektträger gebracht und mit einem breiten Deckglase bedeckt. Nachdem an die Ecken des Deckglases je ein Tropfen Cedernholzöl gebracht ist, werden damit die Längsseiten vorsichtig bestrichen. Ein so hergestelltes Präparat hält sich unbeschränkt, da die Verdunstung infolge des überall dicht abschließenden Verschlusses verhindert ist. Mir haben sich solche Präparate schon über ein Jahr vollkommen unverändert gehalten. Es kommt noch hinzu, daß mit dieser Methode zum ersten Male „quantitative“ Präparate erhalten werden. Bei dem bisher geübten Verfahren, den Rand des Deckglases mit einer Wachseleiste zu versehen, blieb es bisher unvermeidlich, daß größere Partien des Gesichtsfeldes verdeckt und die Zählungsergebnisse ungenau wurden. Im Gegensatz hierzu läßt der Cedernholzölrand kaum etwas beim Zählen entgehen. Bei zu geringen Mengen des Untersuchungsmaterials wird allerdings meist das Öl unter das Deckglas gesogen und die sich dann bildende Emulsion kann recht störend wirken. Im folgenden sollen zunächst einige morphologische Beobachtungen über *Strombidium*-Arten mitgeteilt werden.

ANIGSTEIN (1) hat 1914 eine Zusammenstellung der bisher bekannten marinen *Strombidium*-Arten mit der Beschreibung einer neuen Art (*Str. testaceum* AN.) gegeben. Danach teilt KAROLINE LEEGAARD 1915 (3) die Ergebnisse ihrer Untersuchungen über Plankton-Ciliaten des Meeres mit, wobei sie hauptsächlich eine Reihe neuer Arten der Gattung *Laboea* aufstellt. 1916 weist WULFF (7) überzeugend nach, daß die von LOHMANN (5) 1908 begründete *Laboea* sowie die von MEUNIER 1907 bis 1910 aufgestellte Gattung *Conocylis* hinfällig und die zu ihr gehörigen Arten zu *Strombidium* zu ziehen sind. Dieser Auffassung WULFF's schließe ich mich durchaus an.

*Strombidium (Laboea) conicum* (LOHMANN) WULFF.

Diese in der Kieler Förde zeitweise recht häufige Art konnte WULFF (8) in der Barentsee nicht antreffen. Dagegen stellte



LEEGAARD (3) ihr Vorkommen in dem gesamten Gebiete der Nordsee, dem Skagerrak, den Dänischen Gewässern und der Ostsee (Bottnischer Meerbusen) fest. Entsprechend diesen Befunden konnte GRAN (2) 1912 die Strombidien in der Nordsee, dem Färöer-Shetland-Kanal, Skagerrack und den Dänischen Gewässern finden. Es hat mir den Eindruck gemacht, als ob die Exemplare aus dem Ozean erheblich länger und schlanker als die aus der Förde sind. Ähnlich trifft LEEGAARD (3) die von ihr neu aufgestellte Varietät *elongata* weiter nördlich an (65° 22' n. Br., 10° 6' w. L.). Vielleicht läßt sich *Strombidium conicum* f. *elongata* als Hochseeform, aus dem Atlantischen Ozean stammend, auffassen.

Die Trichocysten liegen unregelmäßig zerstreut und konvergieren nach dem spitzen Pol des Ciliaten hin. Auch läßt sich das Vorhandensein und die Lage des „Trichocystentrichters“ bestätigen, jedoch sind hierbei einige Bemerkungen notwendig. Durch die vorzüglichen Untersuchungen von TÖNNIGES (7) über *Frontonia leucas* (EHRBG.) sind wir über die Entstehung, Lage, Wanderung und Funktion der Trichocysten bei *Frontonia* genau unterrichtet. Danach findet die Entstehung im Kern und die Wanderung in den plasmatischen Wänden der Vakuolenschicht des Entoplasmas statt. Genau den gleichen Weg scheinen die sich bei *Frontonia* aktiv fortbewegenden Trichocysten auch bei den marinen *Strombidium*-Arten einzuschlagen. ANIGSTEIN (1), der noch der von BÜTSCHLI vertretenen Anschauung huldigt, daß der Entstehungsort der Trichocysten in den Alveolenkanten des corticalen Plasmas zu suchen sei, macht trotzdem die Beobachtung, daß die trichocystenähnlichen Einschlüsse des aboralen Körperteils von *Strombidium testaceum* „oft tief im Entoplasma liegen“ (1). Darin scheint mir in Bestätigung der Anschauungen von TÖNNIGES ein Beweis vorzuliegen, daß tatsächlich auch bei den marinen *Strombidium*-Arten eine Wanderung der vermutlich ebenfalls vom Kern gebildeten Trichocysten vom Entoplasma ins Ectoplasma stattfindet. Und zwar scheint der Entstehungsort am aboralen Körperende zu liegen, an dem (auch nach den Untersuchungen WULFF's) das Entoplasma den „Trichocystentrichter“ durchbricht und sich mit dem Ectoplasma verbindet. Auch pflegt der Kern nicht unweit dieser Stelle zu liegen. Als was ist nun der Trichocystentrichter WULFF's aufzufassen? WULFF bezeichnet damit „das farblose, an beiden Seiten (im optischen Querschnitt!) sich einsenkende Band“ — — „das . . . oben etwas über den Schalen-Rand herausragt. An dieser Stelle oberhalb der Schale verengert sich das Tier etwas, rings um dasselbe zieht sich ein konisch nach oben sich verengernder Gürtel, der

bei allen diesen Formen ein charakteristisches Aussehen hat. Dicht nebeneinander liegen dort parallel zueinander verlaufende radial gerichtete, durch starke Lichtbrechung auffallende Streifen, die, am oberen Schalenrande beginnend, sich über den ganzen konischen Gürtel bis zu seinem engsten Durchmesser erstrecken. Die Untersuchung mit Immersionssystem zeigt, daß diese Streifen aus etwa 10—12 in einer Reihe hintereinander liegender Punkte bestehen“ (S. 19). Diese Punkte sieht WULFF als die Enden oder Ausschleuderungspunkte der Trichocysten an. LEEGAARD (3) hält diesen an einem Exemplar beobachteten gestreiften Kragen mit Vorbehalt für ein Fixationsphänomen. Diese Halskrause mit den eigentümlichen dicht nebeneinander liegenden parallel gerichteten Streifen konnte ich ebenfalls nur bei einem toten und schon etwas macerierten Exemplar feststellen. Dabei ließ sich sehen, daß die stark lichtbrechenden Streifen am unteren Rande der Halskrause unmittelbar mit der sich weiterhin in die Schale fortsetzenden oberflächlichsten Körperschicht zusammenhängen. Das zentrale Entoplasma hing nur noch mit einem lang ausgezogenen Stiel mit dem Ectoplasma zusammen und deutlich, wie mir scheinen will, unabstreitbar, ließ sich die wohl schon pathologisch vergrößerte Vakuolenschicht des Entoplasmas demonstrieren. Leider konnte ich nicht feststellen, ob noch zwischen den Streifen die vielleicht verdünnte Pellicula und oberste Corticalplasmaschicht angespannt war. Um die Pellicula und wohl auch die Alveolarschicht des Ectoplasmas dürfte es sich wahrscheinlich handeln. Die von WULFF beschriebenen hintereinander gelegenen Punkte könnten dann gut die Enden der zwischen den Maschen der Alveolarschicht gelegenen Trichocysten sein. Die Streifen wären dann wohl nur als die lang ausgezogenen, von TÖNNIGES (7) für *Frontonia* genauer beschriebenen pellicularen Maschen anzusehen.

Die hellen Streifen des Trichters hat zuerst LOHMANN gesehen und sie für seine Pro- und Retractoren gehalten. Nach LOHMANN'S Schilderung (5.) liegen sie aber nicht aneinander geschlossen im Trichter beisammen, sondern sind deutlich voneinander getrennt. Interessant ist das von LOHMANN festgestellte intensive Färbvermögen mit Karmin, das ja einen weiteren Hinweis für die Richtigkeit der TÖNNIGES'schen Anschauungen bildet, während LEEGAARD noch den Anschauungen LOHMANN'S huldigt. Jedoch scheinen die Untersuchungen WULFF'S (8) die Unhaltbarkeit dieser Anschauung genügend deutlich gemacht zu haben. Weiter unten (s. *Str. reticulatum*) werde ich zeigen, wie die hellen Streifen oder besser der Trichter sich an seiner Spitze schließen und sackartig erweitern können.

Das scheint mir sehr dafür zu sprechen, daß das Primäre des Trichters die von TÖNNIGES für *Frontonia* genau beschriebene Vakuolenschicht des Entoplasmas ist, in deren Vakuolenwände die Trichocysten dann einwandern. Über die mutmaßliche Bedeutung dieser Vakuolenschicht verweise ich auf die Besprechung von *Str. reticulatum*. Die zerfaserten adoralen Membranellen schienen von einer Reihe paroraler Membranellen begleitet zu sein, entsprechend den Befunden bei *Strombidium testaceum* ANIGST. Auch die adoralen Membranellen waren an der gleichen Stelle vorhanden. Nur fehlte der Zapfenfortsatz und das Cytostom war sehr weit und senkte sich in einen anscheinend recht tiefen Cytopharynx. Am aboralen Pol ließ sich eine Anhäufung durch die Osmiumsäure geschwärzter Ölkugeln feststellen, die dann in der innersten Ectoplasmaschicht liegen mußten. Diese Feststellung kann man auch bei den meisten übrigen *Strombidium*-Arten machen. Ob es sich dabei wirklich um das Ectoplasma oder vielmehr die äußerste Entoplasmaschicht handelt, die dann noch eine Rindenschicht über der Vakuolenschicht des Entoplasmas bilden würde, bedarf weiterer Aufklärung.

*Strombidium (Lobaoea) reticulatum* (LEEGAARD) BUSCH.

Diese Art ließ sich auf allen untersuchten Stationen meist in beträchtlicher Anzahl finden. Der von WULFF beobachtete Apicalzapfen war stets vorhanden, ebenso zeigten die Membranellen die gleiche Anordnung. Die Membranellen entsprangen in der Einsenkung zwischen kleinen, oft recht deutlichen Wülsten von Streifen, die wohl identisch mit den Basalleisten bei *Strombidium testaceum* gewesen sein dürften. Auch ließ sich vereinzelt die Plättchenstruktur der Hülle sehen. Ob sich aber die Anschauung LEEGAARD's (3), es handele sich hierbei um Alterserscheinungen, wird halten lassen können, bedarf weiterer Aufklärung. Bei einigen Exemplaren hatte sich die Hülle auffällig weit vom Körper abgehoben, so daß sie wie eine Schale das Tier umgab. Dabei ließ sich an einigen Exemplaren folgende merkwürdige Feststellung machen: Der Vorderkörper, der sonst weit über den oberen Hüllenrand hinausragte, war eingezogen und nur der Apicalzapfen ragte, von den dicht beieinander stehenden Membranellen umgeben, darüber hinaus (Taf. 16 Fig. 1 u. 2). Dabei war der Apicalzapfen eigentümlich in die Länge gezogen und zeigte ein wenig granuliertes Plasma. Man hätte bei diesen Bildern daran denken können, ein dickeres Pseudopodium vor sich zu haben. Wie man sich das Zurückziehen des „Vorderkörpers“ vorstellen soll, ist

nicht klar. Eine zeitweise vorhandene amöboide Nahrungsaufnahme durch den Apicalzapfen dürfte wohl eine zu gewagte Annahme sein.

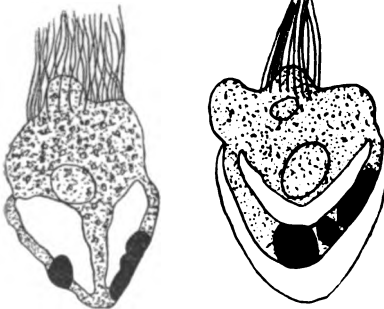
Die Länge des beobachteten Ciliaten mit Hülle, aber ohne Membranellen, schwankte zwischen 18,2 und 35,5  $\mu$ . WULFF fand für *Strombidium minutum* Längen, die zwischen 30 und 40  $\mu$  sich aufhielten, LEEGAARD für *Str. (Laboea) reticulatum* solche von 49—53  $\mu$ . Nach LEEGAARD (l. c. p. 8 u. 23) bildet die äußere Gestalt der Hülle sichere systematische Anhaltspunkte. LEEGAARD unterscheidet so *Laboea vestita* (Länge 22—30  $\mu$ ) mit vollkommen glatter Hülle von *Lab. reticulata* mit einer Hülle, die aus polygonalen Plättchen zusammengesetzt ist. Die später von WULFF (8) neu aufgestellte Art *Strombidium minutum* gleicht in der Gestalt und Hülle durchaus *Lab. reticulata*. Nur ist sie etwas kleiner (30—40  $\mu$ ) und zeigt einen deutlichen Zapfen, über dessen Vorhandensein bei *Lab. reticulata* weder die Abbildung noch der Text bei LEEGAARD etwas aussagen. Andererseits zeigen die eingangs von mir erwähnten Exemplare von *Strombidium reticulatum* im Nordatlantischen Ozean eine überraschende Ähnlichkeit mit *Laboea vestita* L. Auch gibt LEEGAARD Figuren (l. c. Fig. 14c), die dem nebenstehend abgebildeten *Strombidium reticulatum* durchaus nahe kommen. Als charakteristisches Beispiel gibt LEEGAARD an, daß bei *Lab. vestita* der ganze Körper von der Hülle bedeckt ist. Mir scheint dies aber aus den beigegebenen Figuren nicht hervorzugehen. Nur auf Fig. c würde diese Beschreibung passen; jedoch glaube ich auch hierbei den „Halsteil“ als abgehobene Pellicula ansehen zu können. Nun habe ich auf Station Ir. 2 (60° 22' n. Br., 12° 46' w. L.) im Nordatlantischen Ozean Strombidien im Oberflächenwasser angetroffen, die durchaus, auch in der Größe, *Strombidium (Laboea) vestitum* gleichen, nur ist ihre Hülle deutlich aus polygonalen Plättchen zusammengesetzt (Taf. 16 Fig. 1 u. 2). Ich kann mich der Auffassung LEEGAARD's deshalb nicht anschließen, in der glatten resp. reticulierten Hülle ein systematisch wichtiges Merkmal zu erblicken, sondern glaube, daß die Hülle bei *Lab. vestita* stets aus Plättchen zusammengesetzt ist; nur scheint der Zusammenschluß dieser Plättchen bei den einzelnen Individuen ein ganz verschieden inniger zu sein.

Ein deutlicher Unterschied läßt sich demnach zwischen *Laboea vestita* L. und *L. reticulata* L. abgesehen von dem Größenunterschied nicht ziehen. Aber WULFF (8) zeigt, daß Exemplare vorkommen, die auch in bezug auf die Länge einen Übergang darstellen; jedoch ist mit größter Wahrscheinlichkeit die von ihm aufgestellte neue Art *Strombidium minutum* als identisch mit *Laboea reticulata* L. zu

betrachten. Da nun auch *Laboea vestita* L. offensichtlich in den Formenkreis von *Laboea reticulata* L. hineingehört, so halte ich mich für eine Änderung in der Nomenklatur für berechtigt und fasse die eben beschriebenen Formen in der Art: *Strombidium reticulatum* (LEEGAARD-WULFF) BUSCH zusammen. Hierbei ist zu bemerken, daß die Artbezeichnung *reticulatum* nicht glücklich gewählt ist, da die Felderung der Hülle auch bei anderen *Strombidium*-Arten vorhanden ist.

Hierbei soll gleich erwähnt werden, daß ich auch bei einem Exemplar von *Strombidium (Laboea) conicum* den Zerfall der Hülle in kleine Felder gesehen habe. Nur waren die kleinen Scheiben anscheinend nicht sechseckig, sondern länglich-viereckig oder polygonal.

Sehr deutlich ließ sich bei *Str. reticulatum* der „Trichocysten-trichter“ erkennen. In der nebenstehenden Textfig. A ist dargestellt, wie sich der Trichter sackartig erweitern kann, so daß auch bei dieser *Strombidium*-Art das Entoplasma nur noch mittels eines dünnen Stieles mit dem Ectoplasma verbunden ist. Daß es sich hierbei um Vakuolen handelt wird, die teilweise zu größeren Vakuolenkomplexen verschmolzen sind, scheint recht augenfällig zu sein. Ähnlich ausgedehnt erscheint die Vakuolenschicht auch in Textfig. B, nur mit dem Unter-



Textfig. A.

Textfig. B.

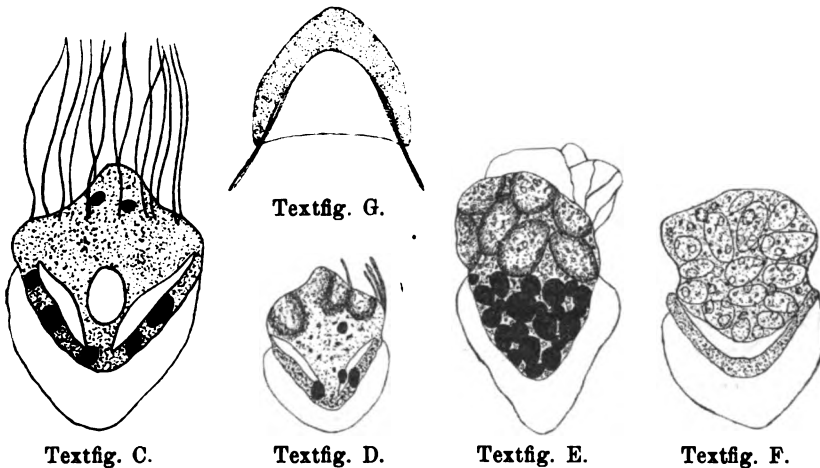
Textfig. A. *Strombidium (Laboea) reticulatum* (LEEGAARD) BUSCH mit vergrößerter Vakuolenschicht.

Textfig. B. *Strombidium reticulatum*. Exemplar ohne Plasmastiel.

schiede, daß hier auch der Plasmastiel fehlt. Andererseits dürfte es auch hierbei recht wahrscheinlich sein, daß die Trichocysten in dieser Vakuolenschicht liegen.

Sehr interessant scheint mir die erhebliche Vergrößerung der Vakuolenschicht bei den Hochseestrombidien zu sein. Zwei Gründe kommen hierfür in Betracht: 1. Durch die in der Vakuolenflüssigkeit gelöste Kohlensäure könnte entsprechend den Befunden BRANDT's bei *Collozoon* eine Verbesserung der Schwebfähigkeit eintreten; 2. könnte, entsprechend der Beobachtung von TÖNNIGES an *Frontonia leucas*, die stark ausgeprägte Vakuolenschicht der Ausdruck des „Hungerlebens“ in der Hochsee sein. Beide Annahmen haben große Wahrscheinlichkeit für sich.

Während bei den meisten Exemplaren von *Str. reticulatum* die Membranellen gut ausgebildet sind, lassen sich andererseits Strombidien finden, die zwar genau den Habitus von *Str. reticulatum* zeigen, bei denen jedoch anstatt der Membranellen nur wenige dünne Cilien (ca. 20—25) vorhanden sind (Textfig. C). Ich möchte diese Form vorläufig *Strombidium reticulatum* var. *oceanica* nennen. Weiterhin finden sich Exemplare, deren Membranellen zum Teil gänzlich geschwunden, zum Teil nur rudimentär und verkümmert zu sehen sind (Textfig. D). Bei diesen Strombidien ist der „Vorderkörper“ an einzelnen Stellen etwas bauchig vorgewölbt und enthält vereinzelte, die großen Granulationen weit übertreffende Inhaltskörper. Diesen Exemplaren lassen sich Formen anreihen, bei denen die



- Textfig. C. *Strombidium reticulatum* (LÆRGAARD) BUSCH variet. *oceanica*.  
 Textfig. D. *Strombidium reticulatum*. Exemplar mit verkümmerten Membranellen.  
 Textfig. E. *Strombidium reticulatum*. Infiziertes Exemplar ohne Membranellen.  
 Textfig. F. *Strombidium reticulatum*. Infiziertes Exemplar.  
 Textfig. G. *Strombidium reticulatum*. Infiziertes Exemplar mit ausgeschleuderten Trychocysten und fehlendem Entoplasma.

Membranellen spurlos geschwunden und der größte Teil des Ciliatenkörpers von den größeren Inhaltskörpern eingenommen wird (Textfigur E). Nur noch einige unbestimmbare Anhänge weisen auf die ursprünglich vorhandenen Membranellen hin. Ich möchte dies als eine stattgehabte Infektion der *Strombidien* mit Parasiten auffassen, ähnlich wie sie für manche Tintinnodeen bekannt geworden ist. Im weiteren Verlaufe der Infektion können sich Bilder zeigen, die der Textfig. F gleichen. Bei diesen Exemplaren wird der größte Teil

des Körpers von den Parasiten eingenommen. Die Parasiten sind ca. 7–8  $\mu$  lang, 3–5  $\mu$  breit; an einigen herausragenden Exemplaren konnten mit Sicherheit zwei Geißeln festgestellt werden. Ein größerer kugelig Körper schien der Kern zu sein. Eine Bestimmung erwies sich als nicht durchführbar. Interessant ist es aber, daß nur das zentrale Entoplasma des *Strombidiums* beteiligt ist, während das Ectoplasma sowie die vermutlich zwischen diesem und der Vakuolenschicht des Entoplasmas vorhandene Entoplasmaschicht sich nicht beteiligen.

Bei einigen derartig infizierten Individuen konnte trotz der Konservierung im FLEMMING'schen Gemisch festgestellt werden, daß die Trichocysten ausgeschnellt in der von WULFF beschriebenen typischen Anordnung weit über den vorderen Rand herausreichend (Textfig. G) den die Infektionserreger bergenden Körperteil des Ciliaten umkränzten. Das Ausschnellen der Trichocysten muß also schon vorher stattgefunden haben und dürfte als eine prämortale Erscheinung aufzufassen sein.

### *Strombidium delicatissimum* (LEEGAARD) BUSCH.

Diese Strombidien unterscheiden sich in keinen wesentlichen morphologischen Eigentümlichkeiten von der vorher behandelten Art. Nur ist ihre Körperlänge recht klein im Vergleich zu *Strombidium reticulatum*. Die Körperlänge mit Kopffortsatz und Hülle schwankte zwischen 8,9 und 13  $\mu$  (LEEGAARD fand Längen von 15–20  $\mu$ ). Teilungsprodukte von *Strombidium reticulatum* können es vielleicht sein, obwohl mir das anscheinende Fehlen von weiteren

Übergangsstadien zu *Strombidium reticulatum* und die gerade bei diesen Formen recht häufig beobachtete „Infektion“ mit den mutmaßlichen pathogenen Flagellaten dagegen zu sprechen



Textfig. H.



Textfig. J.

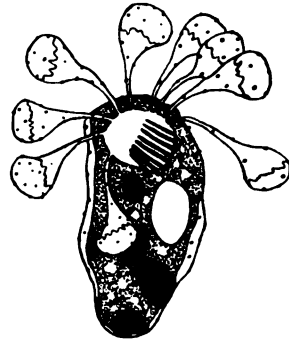
Textfig. H. *Strombidium delicatissimum* (LEEGAARD) BUSCH.Textfig. J. *Strombidium delicatissimum*.

scheinen (Textfig. H). Bei den „infizierten“ Individuen zeigte sich wiederum hauptsächlich das zentrale Entoplasma befallen. LEEGAARD (3, p. 24) stellte die Art ebenfalls hauptsächlich unter dem Gesichtspunkte auf, daß Übergangsformen bisher nicht anzutreffen sind.

Die Membranellen schwinden dabei bei den beobachteten Individuen vollkommen (Textfig. J). Es resultieren dann recht eigenartige Formen, die zunächst kaum als *Strombidium*-Arten imponieren.

*Strombidium buehringae* nov. spec.

Diese *Strombidium*-Art traf ich im Nannoplankton der Oberfläche auf Station Ir. 4 nur in einem Exemplar an. Wegen der eigentümlichen Gestaltung der Membranellen glaubte ich zunächst ein *Str. testaceum* ANIGST. vor mir zu haben. Hiervon unterscheidet es sich aber doch in wesentlichen Zügen. Zunächst ist es kleiner und seine Totallänge erreicht noch nicht einmal die breiteste Stelle des Vorderkörpers von *Str. testaceum*. Es wurden gemessen: Länge (ohne Membranellen) = 41,4  $\mu$ ; größte Breite am Vorderkörper = 10,4  $\mu$ ; Länge der Membranellen = 13,3  $\mu$ . Diese Größenverhältnisse würden am besten mit denen von *Strombidium typicum* RAY LANK. übereinstimmen. Nur die geringe Breite des Vorderkörpers unterscheidet *Str. buehringae* von den übrigen bisher bekannten Arten. Der Körper des *Strombidiums* erscheint am oralen Pole stumpf abgerundet und verschmälert sich zum aboralen Pole gleichmäßig, um sanft gerundet zu enden (Textfigur K). Am oralen Pole dieses Ciliaten senkt sich das breite Peristomfeld in einen anscheinend tiefen Cytopharynx. Von einem Apicalzapfen ist nichts zu erblicken. ANIGSTEIN (S. 83) gibt an, daß der Zapfen bei *Str. testaceum* nicht beweglich ist. Umgekehrt nimmt WULFF (8, p. 19) an, daß der Apicalzapfen und mit ihm die ganze zentrale Partie bei den von ihm näher untersuchten marinen *Strombidium*-Arten sich bei der Abtötung energisch kontrahiert. Für diese Annahme liegen aber meines Erachtens noch keine genügenden Beobachtungen vor. ANIGSTEIN hat unter anderem hauptsächlich Osmiumsäure und FLEMMING'sches Gemisch zur Konservierung benutzt. Da er hierbei bei *Str. testaceum* nie eine Einziehung gesehen hat und da bei der Konservierung der von WULFF und der in vorliegender Arbeit behandelten *Strombidium*-Exemplaren auch das FLEMMING'sche Gemisch Anwendung gefunden hat, so glaube ich doch, daß bei den von WULFF beschriebenen *Strombidium*-Arten außer bei *Strombidium reticulatum* auch kein Apical-



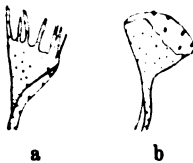
Textfig. K. *Strombidium buehringae* nov. spec.



zapfen existiert. Immerhin bedarf dieser Punkt weiterer Aufklärung. Ich habe einen Zapfen gefunden bei *Strombidium reticulatum* — *delicatissimum*, vermißt bei *Str. conicum* und *buehringae*.

Die adoralen Membranellen, 10 an Zahl, umstehen auf dem Peristomfeld die orale Einsenkung in gleicher Anordnung wie es ANIGSTEIN für *Str. testaceum* beschreibt. Sie schienen ebenfalls einer Basalleiste aufzusitzen und zwischen je zwei adoralen Membranellen war ebenfalls entsprechend den Verhältnissen bei *Str. testaceum* eine wulstige Erhebung der Peristomfläche festzustellen.

Die adoralen Membranellen (Textfig. L a u. b) unterschieden sich von denen des *Str. testaceum* zunächst durch ihre Kürze (circa  $13,3 \mu$  lang gegenüber ca.  $45 \mu$  bei *Str. testaceum*). Aber auch ihre Gestalt ist verschieden. ANIGSTEIN (1, p. 85) schreibt von den Membranellen von *Strombidium testaceum*: „Ihr distales Ende ist nur bei ganz frischen Exemplaren zugespitzt; die freien Ränder sind nicht säbelartig gekrümmt, wie sonst bei den dreieckigen Membranellen der Hypo- und Heterotrichen, sondern verlaufen symmetrisch bis zur Spitze. Jedoch ist diese Form nur selten zu beobachten, denn wenn die Bewegungen der Membranellen langsamer werden, ist ihr distales Ende gewöhnlich zerschlitzt und die ganze Membranelle nimmt infolgedessen eine viereckige Gestalt an.“



Textfig. L.

Adorale Membranellen  
von *Strombidium*  
*buehringae*.

Bei *Str. buehringae* sind die mit FLEMMING'S Gemisch konser vierten adoralen Membranellen ruderartig mit einer dünneren Ruderstange und am Ende etwas eingerolltem Blatt. Da die Ansatzstelle der „Stange“ radiär angeordnet ist, die Blattfläche aber fast tangential, so muß die Membranelle in ihrem Verlauf eine schwache Längsdrehung ausführen. Zunächst macht es den Eindruck als wäre der Stiel völlig gedreht; aber diese (Textfig. L a) Drehung könnte auch nur vorgetäuscht sein dadurch, daß die vielleicht vorhandenen paroralen Membranellen sich an die adoralen dicht angelegt haben. Das distale Ende des Ruderblatts stellte meistens einen nur wenig unregelmäßigen Rand dar. Vereinzelt jedoch ließ sich auch eine deutliche, allerdings nur unregelmäßige und plumpe Zerfaserung des distalen Randes bemerken (Textfig. L b). Die Membranellen zeigten sich nun in ihrem ganzen Verlauf an der Oberfläche mit schwarzgefärbten Tröpfchen besetzt.

Diese vielleicht Olein enthaltenden Tröpfchen können wohl nur als Degenerationserscheinungen der ectoplasmatischen Umhüllung der

Membranellen aufgefaßt werden. Um so merkwürdiger mutet es aber an, daß dieselben Tröpfchen der Pellicula des aboralen Körperteils bis dicht unterhalb des Peristomfeldes aufsaßen.

Entsprechend den Befunden ANIGSTEIN's bei *Str. testaceum* wird auch bei *Str. buehringae* der Kreis der adoralen von einer Reihe oraler Membranellen unterbrochen. Sie gleichen den oralen Membranellen von *Str. testaceum* vollkommen.

Vom Ende des Hinterkörpers bis etwas unterhalb des Peristomfeldes hatte sich die Pellicula hüllenartig abgehoben. An ihr war keinerlei Streifung oder Plättchenstruktur zu erkennen; damit muß aber die Frage offen bleiben, ob nicht doch eine entsprechende Struktur in Wirklichkeit vorhanden gewesen sein könnte. Das Plasma dieses *Strombidiums* zeigte eine nur schwache Sonderung in Ecto- und Entoplasma. Der Großkern, länglich gestaltet, lag unterhalb der oralen Membranellengruppe. Über das Vorhandensein und die Zahl der Kleinkerne vermag ich nichts zu sagen.

Die mangelnde Differenzierung des Plasmas erinnert recht an die gleiche Beobachtung, die ANIGSTEIN an *Str. testaceum* machte.

*Trichocysten* habe ich nicht finden können, obwohl sie aller Wahrscheinlichkeit nach vorhanden gewesen sind. An dieser Stelle möchte ich die Frage erörtern, ob es nicht zweckmäßig wäre, aus der einen Gattung *Strombidium* eine neue Gattung auszusondern, deren Hauptmerkmal neben einer gewöhnlich recht ausgeprägten Hüllenbildung der von WULFF sog. „Trichocystentrichter“ bilden würde. Bei den Arten dieser Gattung wäre die Vakuolenschicht des Entoplasmas meistens ausgeprägt und in ihren Vakuolenwänden wanderten dichtgedrängt die langen Trichocysten schräg nach dem oralen Körperteil, während bei den übrigen *Strombidium*-Arten der „Trichocystentrichter“ fehlen und die Trichocysten bald nach ihrer mutmaßlichen Entstehung aus dem Kern sich zum Ectoplasma wenden würden entsprechend dem Verhalten bei *Strombidium testaceum* ANIGST. Wie im einzelnen die Trichocysten bei der letzterwähnten Gruppe sich verhalten, bedarf weiterer Aufklärung. ANIGSTEIN (l. c. p. 89) betont ausdrücklich, daß die Lage der Trichocysten „für jede Art konstant und charakteristisch“ ist.

Hauptsächlich im aboralen Körperdrittel von *Strombidium buehringae* befanden sich die bei den meisten marinen Ciliaten in oft überraschend großer Anzahl bemerkbaren mit Osmiumsäure sich schwärzenden dunklen Körper, die vielleicht Olein enthalten. Auch bei dieser Art scheinen sie sich hauptsächlich in der äußersten

Plasmaschicht aufzuhalten. Doch waren sie auch vereinzelt im Entoplasma vorhanden.

*Buehringa atlantica*, nov. gen. et spec.?

Hiermit möchte ich ein Genus bezeichnen, dessen systematische Stellung noch völlig problematisch ist. Es ist auch durchaus möglich, daß es sich als Teilungsstadium oder Degenerationsform einer anderen Art erweisen wird. Ich halte trotzdem den bisher erhobenen Befund für mitteilenswert. Gleich von vornherein möchte ich auch betonen, daß sogar die Ciliatennatur nicht einwandfrei festzustehen scheint. Der Organismus ist mit Hülle 25,9  $\mu$  lang und an der Stelle des größten Umfanges 20,7  $\mu$  breit. Durch eine Schnürfurche wird der ungefähr ovale Körper in einen längeren (14,8  $\mu$ ) „vorderen“ (oralen?) und kürzeren hinteren (11,1  $\mu$ ) (aboralen) Teil geteilt (Taf. 17, Fig. 1 u. 2). Der Weichkörper erfüllt nicht die ganze aborale Hülle. Er ist im oralen Teil 14,8  $\mu$ , im aboralen 6,7  $\mu$  lang. Der aborale Körperteil wird vollkommen von einer Hülle umgeben, der orale nur zu ca. zwei Dritteln. Eigentümlich erscheint die Struktur der Hülle. Sie ist beim aboralen Teil aus Plättchen zusammengesetzt, die ziemlich stark nach innen gewölbt sind. Wenn auch die Umgrenzung meist recht unregelmäßig war, so beherrschte augenscheinlich das Sechseck die Form der Plättchen. Ganz abweichend davon sind die Plättchen des oralen Teiles gebaut. Diese sind länglich, nach außen gewölbt und zeigen an ihrem oralen Ende eine nach abwärts gerichtete hakenartige Krümmung (Textfig. M), die an dieser Stelle anscheinend in die Pellicula des oralen Teiles übergeht. Die Plättchen sind ca. 7,4  $\mu$  lang und ca. 3,7  $\mu$  breit. Der aborale Rand wies in der Furche keine Winkel- oder Spitzenbildung auf. Trotzdem scheint mir die Annahme nicht unwahrscheinlich, daß auch für die Plättchen des Vorderkörpers die Sechseckform den Grundriß bildet, der nur etwas verwischt wird. Den Bau des oralen Körperteils muß ich als noch recht ungeklärt bezeichnen. Dieser Teil war deutlich in zwei recht verschieden gebaute Hälften geteilt. Die auf der Figur hintere Hälfte wölbte sich halbkugelig vor und schien das Cytostom halbkreisförmig zu umgrenzen. Die „vordere“ Hälfte schien mehr kegelförmig zu sein und trug einen nach innen sich neigenden zipfelartigen Fortsatz. Dieser Fortsatz erinnert sehr an den apicalen Fortsatz bei *Strombidium reticulatum*. Das Cytostom lag ziemlich genau in der Längsachse. Anscheinend vom Rande des Peristom-



Textfig. M.

feldes entsprangen sich gegenüber je ein Bündel dicht zusammengeballter feiner Cilien. Wenigstens möchte ich diese Bildung als Cilienbündel auffassen. Diese Bündel waren  $8,9 \mu$  lang. Die beiden Vorwölbungen des Peristomfeldes wurden ringsum anscheinend von einem flachen Graben und daran grenzenden niedrigen Plasmawall umzogen, an den dann die Hacken der oralen Plättchen grenzten.

In oder dicht an dieser Furche entspringen noch auf dem Peristomfeld anscheinend die Cilien. Jedoch bedarf dies alles noch gründlicher Nachuntersuchung an etwas reichlicherem Material als es mir zur Verfügung stand.

Der aborale Körperteil hing dem oralen an und ließ zwischen seinem äußersten Rand und der Hülle noch einen weiten Spielraum. Das Plasma, anscheinend hauptsächlich das Ectoplasma, zeigte sich fast zur Hälfte angefüllt mit infolge der Osmierung geschwärzten Ölkugeln. Vereinzelt ließen sich diese Ölkugeln auch oberhalb der Schnürfurche und zwar ebenfalls im Ectoplasma sehen.

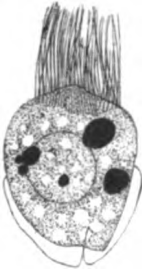
Der offenbar den Macronucleus darstellende lichtbrechende und von einer schmalen Kernsaftzone umgebene Körper (diese Zone war vielleicht nur ein Kunstprodukt) lag mit der Hauptmasse oberhalb der Schnürfurche. Er war  $3,7 \mu$  lang. Über seine Struktur vermag ich nichts auszusagen.

Für einen den vorher beschriebenen *Strombidium*-Arten ähnlich gebauten Organismus sprechen die anscheinend nicht verkalkten, Pelliculaderivate darstellenden Plättchen und der „Apicalzapfen“. Auch die Form des Kerns spricht dafür. Die nach außen gerichtete Wölbung der „oralen“ Plättchen, ihr Vorhandensein überhaupt und die Teilung des ganzen Organismus in einen oralen und einen aboralen Teil scheinen genügend Anhaltspunkte für die Abgrenzung einer neuen Gattung zu bilden. Jedoch möchte ich nochmals die problematische Natur dieser neuen Gattung betonen.

### *Strombidium emergens* varietas *constanziense* Busch.

LEEGAARD (3, p. 19—21) beschreibt drei neue „*Laboea*“-Arten, *Laboea crassula*, *compressa*, *emergens*. L. vermutet, daß diese drei Arten auch nur Formen derselben Art sein könnten. Mir erscheint der Unterschied bei *Str. compressum* nicht groß genug zu sein, um diese Form von *Str. (Laboea) conicum* trennen zu können. Andererseits habe ich im Oberflächenwasser des Schwarzen Meeres, Mai 1917, an der Spitze der Hafemole von Constanza eine ähnliche Form gefunden. Bei dieser Form (Textfig. N) ist die hintere Körperhälfte

von einer vielleicht ungestreiften Hülle umgeben. Zum Unterschied von *Str. emergens* trennt am Hinterende eine tiefe Furche zwei Spitzen ab. Der Macronucleus ist sehr groß. Sowohl eine orale wie adorale Membranellzone läßt sich feststellen. Die Richtung der adoralen Zone ist nach links (auf der Abbildung) gerichtet. Das Plasma zeigt anscheinend keine besonders stark ausgeprägte Vakuolenschicht. Ich möchte hierauf besonders hinweisen, weil mir darin ein Unterschied zu den Strom-



Textfig. N.

Textfig. N.  
*Strombidium emergens* (LIEGAARD) BUSCH varietas constanzience.

bidien aus dem Atlantischen Ozean und den angrenzenden Meeresgebieten zu liegen scheint. Vielleicht ist der Nahrungsreichtum hierbei der entscheidende Faktor, was dann für die Auffassung spräche, die Strombidien mit großem Vakuolenkomplex als „Hungerformen“ anzusehen.

Hamburg, August 1920.

---

### Literaturverzeichnis.

- 1) ANIGSTEIN (1913): Über *Strombidium testaceum* nov. spec. Arch. f. Protistenk. Bd. 32.
  - 2) GRAN (1916): Bulletin planctonique pour l'annee 1912. Kopenhagen.
  - 3) LIEGAARD (1915): Untersuchungen über einige Planktonciliaten des Meeres. Magazin for Naturvidenshabeterne Bind 53.
  - 4) — (1920): Microplankton from the Finnish Waters During the Mouth of May 1912. Helsingfors.
  - 5) LOHMANN (1908): Untersuchungen zur Feststellung des vollständigen Gehaltes des Meeres an Plankton. Wiss. Meeresuntersuch. Abt. Kiel Bd. 10.
  - 6) MEUNIER (1909): Microplankton. Brüssel.
  - 7) TÖNNIGES (1913): Über die Trichocysten von *Frontona leucas*. Arch. f. Protistenk. Bd. 32.
  - 8) WULFF (1916): Über das Kleinplankton der Barentssee. Wiss. Meeresuntersuch. Abt. Helgoland Bd. 13.
-

**Tafelerklärung.****Tafel 16.**

Fig. 1. *Strombidium reticulatum*. Exemplar mit über den Schalenrand herausragendem Vorderkörper. Maße: Totallänge mit Fortsatz = 18  $\mu$ ; Totallänge ohne Zapfen = 14  $\mu$ ; Länge der Hülle = 11  $\mu$ ; Membranellenlänge = 9  $\mu$ . Fette Öltropfen durch Osmiumsäure geschwärzt.

Fig. 2. *Strombidium reticulatum*. Exemplar mit „eingezogenem“ Vorderkörper und verändertem Mundfortsatz. Maße: Totallänge und Mundzapfenfortsatz = 24  $\mu$ ; Zapfenlänge = 5,3  $\mu$ ; Schalenlänge = 19  $\mu$ ; Membranellenlänge = 11  $\mu$ ; größte Breite der Hülle = 17,3  $\mu$ .

**Tafel 17.**

Fig. 1. *Buehringa atlantica*. Exemplar mit eingezeichnetem Weichkörper. Fette Ölkugeln durch Osmiumsäure geschwärzt. Etwas schematisch.

Fig. 2. *Buehringa atlantica*. Weichkörper angedeutet. Etwas schematisch.

*Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

(Aus dem Bakteriologischen Institut der Landwirtschaftskammer  
für die Provinz Sachsen in Halle a. S. Direktor: Prof. Dr. Raebiger.)

## **Die Coccidiose der Schafe.**

Von  
Dr. med. vet. **Martin Lerche**,  
Assistenten des Instituts.

(Hierzu Tafel 18.)

### **Vorbericht.**

Am 13. Oktober 1919 wurden vom Landwirtschaftlichen Institut der Universität Halle aus dem Haustiergarten ein totes und zwei lebende Lämmer an das Bakteriologische Institut der Landwirtschaftskammer für die Provinz Sachsen in Halle geschickt, mit dem Ersuchen, die Krankheit bzw. Todesursache der Tiere festzustellen.

In der Karakulherde des genannten Haustiergartens war eine große Anzahl von Lämmern erkrankt und gestorben. In dem Begleitschreiben hieß es: „Die Tiere sind seit etwa 8—10 Tagen krank. Sie zeigen Appetitlosigkeit und Erscheinungen eines Darmkatarrhs, magern zusehends von Tag zu Tag ab und sind schließlich so schwach, daß sie sich nicht mehr allein zu erheben vermögen, um dann in 24—36 Stunden zu verenden. — Unter einem Bestande von ungefähr 80 Tieren zeigen sich augenblicklich noch etwa 15 Tiere krank.“

Die Sektion des tot eingelieferten Tieres ergab Bronchopneumonie und Enteritis. Die beiden anderen Tiere wurden wegen hochgradiger Körperschwäche getötet und boten neben sonst negativem Zerlegungsbefunde einen schleimigen Katarrh des Darmes und Degenerationszustände am Herzmuskel; auch die bakteriologische Untersuchung

war negativ, so daß eine sichere Diagnose kaum zu stellen war und sich eine Erklärung für den kläglichen Zustand der Tiere gar nicht fand. Erst die mikroskopische Untersuchung des Darminhaltes und von Abstrichen der Darmschleimhaut, welche vom 1. Assistenten des Bakteriologischen Instituts, Dr. SPIEGEL, vorgenommen wurde, brachte Aufklärung: es fanden sich zahlreiche Coccidien.

---

### Geschichte und Literatur.

Als erster berichtete STILES im Jahre 1892 (Notes on parasites. The Journ. of comp. medicine and veterinary archives Vol. XIII) über Coccidien im Darmkanal des Schafes. „Auf der Mucosa des Dünndarmes sah er unregelmäßige, wenig erhöhte, weiße Flecke. An diesen Stellen waren die Darmzotten stark verlängert, die Epithelzellen groß und enthielten eine jede eine oder mehrere Coccidien-cysten mit deutlicher Membran und granuliertem Inhalte von gleichem Alter.“ — STILES machte jedoch keine näheren Untersuchungen an den Coccidien, sondern begnügte sich mit der Feststellung, daß sie beim Schafe vorkommen. Auch erwähnt er nicht, wie sich die Erkrankung bei den Tieren äußerte, in welchem Alter die Tiere erkrankten, und spricht nicht von der Todesart.

Eine eingehende Beschreibung der Schafcoccidiose brachten erst die Franzosen MOUSSU und MAROTEL im Jahre 1901 (Bullet. de la Société centrale de méd. vétér. 1901, 31. Déc. Ausführliches Referat im „Centralbl. f. Bakteriol., Parasitenk. u. Infektionskrankh.“ Bd. 31 1902.) In einer Herde Nordfrankreichs erkrankten zahlreiche Schafe unter Durchfallerscheinungen und starben innerhalb weniger Tage. Bei der Sektion fanden sich in der Darmschleimhaut zahlreiche kleine, kaum sichtbare Punkte. Mikroskopisch waren Coccidien-cysten nachzuweisen. Die Verfasser geben eine genaue Beschreibung der frischen Oocysten, der sporulierten Formen sowie des histologischen Befundes am Darm.

BALDREY teilt im Journal of tropical veterinary science Vol. 1 p. 387 1908 in seiner Abhandlung über „Schafseuchen“ zwei Krankheiten mit, die nach seiner Ansicht durch Coccidien hervorgerufen werden. Die eine der beiden Krankheiten heißt Juvée (Lauskrankheit). Sie verläuft subakut mit Erscheinungen von Anämie und Durchfall und führt oft zum Tode. Sie tritt bald sporadisch, mild, bald epizootisch, bösartig auf, und zwar in sumpfigen, niedrig ge-



legenen Gegenden. Von der Krankheit werden Schafe, Ziegen und Kaninchen befallen. Die Coccidien siedeln sich in den Epithelzellen des Darmes an. In einem Teile des Dünndarmes und im ganzen Dickdarme sind dann die krankhaften Stellen als kleine weiße Pünktchen, welche massenhaft Coccidien enthalten, zu sehen.

Die zweite von BALDREY erwähnte Krankheit heißt „Wah“. Innerhalb 14 Tagen führt sie unter akuten Durchfällen zum Tode. Sie soll eine akute Form der Coccidiose sein.

### Stellung der Coccidien im zoologischen System und ihre Entwicklung im allgemeinen.

Die Coccidien sind Protozoen, die nach LEUCKART in die Klasse der Sporozoen und die Unterklasse der Telosporidien gehören. Die Sporozoen sind jedoch keine natürliche Klasse, sondern nur eine Reihe von parasitischen Protozoen. — Nach Ansicht mehrerer Autoren stammen die Coccidien von den protomonadinen Flagellaten. Diese Ansicht sprach zuerst BÜTSCHLI aus, dann vertraten auch HARTMANN und LÉGER diese Theorie, da die Microgameten Geißeln aufweisen. REICH hält die Abstammung von den Flagellaten für unwiderlegbar bewiesen, weil er auch Merozoiten mit Geißeln fand. Die Geißeln stellen jedoch kein eigentliches Bewegungsorgan dar wie bei den Flagellaten, sondern nur ein außer Funktion gesetztes, aber doch noch vererbtes Gebilde, eine „atavistische Reminiszenz.“

Der Entwicklungsgang der Coccidien ist am besten bekannt geworden aus den Arbeiten von SCHAUDINN und SIEDLECKI über Coccidien des *Lithobius* (1897), sowie aus den umfangreichen Untersuchungen von METZNER (1903) und REICH (1913) über Kaninchen-coccidien.

Die Coccidien sind mit Ausnahme weniger Arten Zellschmarotzer, namentlich im Darmepithel. Ihre Entwicklung geschieht in zwei Formen:

1. exogen, d. h. außerhalb des Wirtes,
2. endogen, im Innern des Wirtes.

In der Außenwelt kommen die Coccidien als ovale Oocysten, Dauerformen, vor, die mit einer festen Membran umgeben sind und in denen sich Sporocysten mit Sporozoiten bilden. Diese exogen stattfindende Vermehrung bezeichnet DOFLEIN als „propagative Fortpflanzung“.

Wird eine solche sporentragende Oocyste von einem Tiere mit der Nahrung aufgenommen, so löst sich die an einem Pole der Hülle

befindliche und mit einem Plasmapfropf verschlossene Öffnung durch Einwirkung des verdauenden Fermentes der Darmdrüsen, die Sporozoiten schlüpfen heraus und dringen dann mit ihrem zugespitzten Vorderende in die Darmepithelzellen ein. Es beginnt nunmehr die endogene Entwicklung. In der Zelle wird der Sporozoit zu einem ovalen, später kugligen Schizonten, dessen Kern sich in eine Anzahl Tochterkerne teilt. Diese Tochterkerne rücken an die Oberfläche des Schizonten. An jedem von ihnen wölbt sich ein Buckel von flüssigem Protoplasma hervor, während sich im Zentrum dichteres Protoplasma ansammelt. Zu dieser Zeit fällt der Schizont gewöhnlich aus der Epithelzelle in das Darmlumen und zerschnürt sich nun in so viele Teilstücke, als Kerne vorhanden waren. Der zentrale Protoplasmateil des Schizonten bleibt als Restkörper zurück. Die so entstandenen neuen Individuen heißen Merozoiten und haben große Ähnlichkeit mit den Sporozoiten. Sie dringen wieder in die Epithelzellen ein und wachsen von neuem zu Schizonten heran. Der beschriebene Teilungsprozeß geht eine Zeitlang vor sich, so daß das einmal infizierte Tier mit einer ungeheuren Menge von Parasiten überschwemmt wird („multiplikative Fortpflanzung“ nach DOFLEIN). Schließlich aber hören die Schizogonien auf und die Merozoiten werden statt zu Schizonten zu Macro- und Microgametocyten, weiblichen und männlichen Geschlechtsformen. „Ob der Wirt 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“ (REICH). — Der Macrogametocyt reift zu einem einzigen, befruchtbaren Macrogameten mit einer einfachen Membran und einer kleinen Öffnung, der Micropyle, aus, während der Microgametocyt in eine große Anzahl befruchtungsfähiger, mit zwei Geißeln ausgestatteter Microgameten von großer Beweglichkeit zerfällt. Die Microgameten umschwärmen dann die weibliche Geschlechtszelle. Schließlich dringt ein Microgamet in die Micropyle des Macrogameten, durch die ein pseudopodienartiger Plasmalappen entgegengestreckt wird, ein und vereinigt sich mit dessen Kern. Die Mikropyle wird nach der Befruchtung durch einen Plasmapfropfen verschlossen, und ein weiteres Hineinschlüpfen von Microgameten ist so unmöglich. Um den Macrogameten bildet sich jetzt eine doppelt konturierte Membran; damit entsteht die Oocyste, eine Dauerform, welche mit dem Kote in die Außenwelt gelangt. Der anfangs beschriebene exogene Prozeß der Sporulation beginnt nun von neuem.

## **Eigene Untersuchungen.**

### **Material und Untersuchungsmethoden.**

Die Coccidien, an denen ich den Vorgang, die Bedingungen und die Zeiten der exogenen Entwicklung festlegte und mit denen ich Verdauungs- sowie Infektionsversuche vornahm, entstammten dem Kot kranker Lämmer. Reinkulturen von Coccidien aus der Leber oder aus der Gallenblase, wie sie bei Kaninchen zu Untersuchungen benutzt wurden, waren bei den Schafen nicht aufzufinden. Ich war daher nur auf die Coccidien im Kot angewiesen.

Um die groben Kotteilchen, welche bei der mikroskopischen Untersuchung sehr störend wirken, zu beseitigen, nahm ich eine Aufschwemmung des Kotes im Wasser vor, filtrierte dieselbe durch Gaze und zentrifugierte das so gewonnene Filtrat. Dadurch erhielt ich ein feines coccidienhaltiges Sediment, in dem die Coccidien sich leicht auffinden ließen. Namentlich für die Herstellung von Präparaten im hängenden Tropfen eignet sich die erwähnte Methode ausgezeichnet.

Ich versuchte auch durch Behandlung des Kotes mit Antiformin<sup>1)</sup> und nachheriges Zentrifugieren eine Anreicherung an Coccidien herbeizuführen. Das Resultat war ähnlich wie beim einfachen Aufschwemmen des Kotes in Wasser mit nachfolgendem Zentrifugieren. Das Verfahren mit Antiformin ist aber umständlicher als das zuerst beschriebene. Die Coccidien behalten Form und Aussehen nach der Einwirkung des Antiformins und entwickeln sich, wenn die Sporulationsbedingungen erfüllt sind, weiter.

### **Die Coccidien des Schafes.**

#### **1. Oocysten.**

Die Oocysten des Schafcoccids sind Dauerformen, die aus dem Darne mit dem Kote ausgeschieden werden und so in die Außenwelt gelangen.

Wenn MOUSSU und MAROTEL (vgl. OPPERMANN, Schafkrankheiten, p. 176) im Kote coccidiosekranker Schafe keine Oocysten fanden, so ist dies wahrscheinlich darauf zurückzuführen, daß die von ihnen untersuchten Tiere zur Zeit der Kotuntersuchung keine oder nur

---

<sup>1)</sup> Nach Vorschrift des Antiforminverfahrens bei Tuberkuloseuntersuchungen, vgl. Tierseuchengesetze.

wenige Oocysten ausschieden. Ich habe bei Schafen, die an chronischer Coccidiose litten, beobachten können, daß die Menge der im Kote vorhandenen Coccidiencysten sehr wechselnd ist. Bald sind sie sehr zahlreich zu finden, bald aber wieder sind selbst bei eingehendstem Suchen keine Oocysten nachzuweisen.

Die Oocysten haben die Gestalt eines Eies oder einer Umdrehungsellipse. Der eine Pol dieses Ovoids ist ein wenig abgeplattet. (Die Abplattung tritt niemals so deutlich in die Erscheinung wie beim Kaninchencoccid.) Kugelformen habe ich nicht gesehen. Wohl fanden sich häufig scheinbar runde Coccidiencysten; aber bei Druck auf das Deckgläschen wendeten sich gewöhnlich die Gebilde und zeigten die übliche Eiform. Sie hatten also mit dem Längsdurchmesser senkrecht zum Gesichtsfelde gestanden.

Die Oocysten haben eine Länge von 27—31  $\mu$  und eine Breite von 15—23  $\mu$ . Die Mehrzahl von ihnen ist 29  $\mu$  lang und 22  $\mu$  breit. — Abnorm große Individuen, die bis 42  $\mu$  lang waren, wie sie MOUSSU und MAROTEL beschreiben, habe ich nicht gefunden.

Die Oocyste ist mit einer doppelt konturierten, glatten, farblosen oder grünlich scheinenden, 0,8  $\mu$  dicken Membran umgeben. Diese Cystenmembran ist, worauf bereits R. PFEIFFER und REICH beim Kaninchencoccid hinwiesen, sehr widerstandsfähig gegen mechanische und chemische Einflüsse. Dies zeigt sich nicht allein an der schweren Färbbarkeit der Cysten, sondern läßt sich auch aus der Resistenz gegenüber der lösenden Wirkung von Antiformin erkennen. Die Coccidien bleiben nach der Einwirkung von Antiformin ohne Gestaltveränderungen und sporulieren nach bestimmter Zeit.

Um die Cystenmembran liegt gewöhnlich eine zweite Hülle aus Schleim oder Gallerte, die farblos oder grünlich, lichtbrechend ist.

Am abgeplatteten Pol des Ovoids hat die Cystenschale eine kleine Öffnung, die Micropyle, die meist deutlich zu sehen ist wenn man die Mikrometerschraube spielen läßt. Sie erscheint dann als dunkler Streifen, als Lücke oder als rundes Loch. Die Micropyle ist mit einem Plasmapfropfen verschlossen.

Über der Micropyle liegt auf der Membran eine Kappe, die einen mondsichelförmigen (Fig. 7 u. 8), knopfförmigen, stahlhelmartigen (Fig. 9), mitunter auch geschloßzunderähnlichen Aufsatz darstellt. Sie ist 6  $\mu$  breit und 1—3  $\mu$  hoch, farblos oder hellgrün glänzend. Manchmal ist die Kappe auch dunkel. Ich sah sie verschiedene Male braun, auch konnte ich in der Schleimhülle braune Flecke nachweisen (Fig. 2). METZNER, SIEDLECKI, SCHAUDINN u. a. haben ähnliches gesehen und sind der Ansicht, daß es sich um

Microgameten handelt, die in die Oocyste nicht eindringen konnten und daher außerhalb liegen blieben. — Hat man Gelegenheit, die Kappe von oben zu betrachten, so erscheint sie nicht so glatt und gleichmäßig wie von der Seite; sie ist vielmehr an ihrer Peripherie unregelmäßig, wellenförmig.

METZNER nimmt an, daß die Schleimhülle des Kaninchencoccids vom Schleime der Medien stammt, in denen die Coccidiencysten gebildet wurden, und er betrachtet die Kappe über der Micropyle als eine Verdickung der Schleimhülle. — Beim Kaninchencoccid ist nur mitunter eine kleine, flache Kappe nachweisbar, während die Kappe beim Schafcoccid regelmäßig vorhanden ist, verhältnismäßig groß erscheint, regelmäßige Formen zeigt und scharf konturiert ist. Färbt man Schafcoccidien-Oocysten mit dünner Safraninlösung, so wird die ganze Oocyste rot. Auf dem Querschnitt ist zu erkennen, daß die äußerste Hülle (Schleimhülle) der Cyste sich gefärbt hat. Die Kappe bleibt jedoch stets ungefärbt. Sie nimmt auch keine Farbe an, wenn man den Farbstoff tagelang einwirken läßt. Beim Verdauungsprozeß springt die Kappe als Ganzes deckelartig auf oder verschiebt sich nach den Seitenwänden der Cysten zu. — Nach der regelmäßigen Form und den scharfen Konturen, nach der anders gearteten Färbbarkeit, sowie nach der großen Resistenz verdauendem Darmsafte gegenüber ist daher anzunehmen, daß die Kappe keine einfache Verdickung der leicht zerstörbaren Schleimhülle darstellt. Die Kappe bildet den schützenden Verschuß der Micropyle und entsteht jedenfalls nach dem Eindringen der Microgameten in den Macrogameten in der Weise, daß sie als flüssiger Tropfen durch die Micropyle über die Oberfläche der Cyste hervortritt und zu der beschriebenen Form erstarrt.

Im Innern der Oocysten befindet sich eine rosascheinende Gallertmasse und eine grünliche Protoplasmakugel.

Die Gallerte ist halbflüssig und verflüssigt sich während des Sporulationsvorganges, was an dem Hellerwerden des Rot zu erkennen ist. Die Protoplasmakugel, auch Sporont genannt, ist grünlich und besteht aus stark lichtbrechenden Körnern. Sie hat einen Durchmesser von 15—18  $\mu$ . In ihr ist als meist rosa gefärbter Fleck der Kern zu erkennen.

Anfangs erfüllt das Protoplasma die ganze Oocyste und retrahiert sich erst, kurz bevor die Oocysten aus dem Darm mit dem Kote ausgeschieden werden. In frisch abgesetztem Kote treten neben Cysten mit abgekugeltm Protoplasma auch solche mit gleichmäßig verteiltem

auf. Die Retraktion des Protoplasmas ist als Beginn des Sporulationsvorganges aufzufassen.

Ich konnte den Vorgang der Retraktion wiederholt beobachten:

In Kot, der am 13. 11. 19 8<sup>45</sup> h abgesetzt ist, findet um 10<sup>30</sup> h Retraktion des diffus verteilten Protoplasmas in einer Oocyste statt. Im Innern der Cyste zieht sich das Protoplasma von der Micropyle her zurück und sammelt sich am entgegengesetzten Pole zur Körnerkugel. Von der Micropyle führt zum Protoplasma ein trichterförmiger Spalt, der allmählich in das hellere, wenig gekörnte Protoplasma übergeht (Fig. 2—3). Der weite Teil dieses Trichters befindet sich am Protoplasma, der enge Teil verläuft als feiner Faden bis zur Micropyle. Dieses Gebilde schwindet allmählich mit dem Abkugeln des Protoplasmas. Zwei Stunden nach Beginn der Protoplasma-retraktion ist der Zustand der Körnerkugel hergestellt.

METZNER fand beim Kaninchencoccid wiederholt einen trichterförmigen Kanal, der breit an der Kapselöffnung begann, von da spitz gegen die Körnerkugel zulief, aber selten die Körnerkugel erreichte. Er ist der Meinung, „daß es sich hier um die Spur handelt, welche der körnige, die Cyste kurz nach der Befruchtung und Schalenbildung vollkommen erfüllende Inhalt bei der darauf folgenden Kontraktion zurückgelassen hat“, denn der die Cyste erfüllende Inhalt ist eine halbflüssige Gallertmasse, die nur langsam zusammenfließt.

Meine Beobachtung, daß der Spaltraum dort, wo das Protoplasma sich ständig zurückzog, am weitesten und hellsten war, spricht sehr dafür, daß METZNER'S Ansicht über die Entstehung des beobachteten Kanals die richtige ist. — LEUCKART betrachtete das fadenartige Gebilde als „optischen Ausdruck eines Sporenkanals“. „Auch R. PFEIFFER hat den gleichen Streifen an Coccidiencysten gesehen, er beschreibt ihn als feine Leiste, die in der Längsrichtung der Cyste nach dem zentralen Protoplasmakörper zu sich erstreckt, ohne jedoch diesen zu erreichen, so daß sie nicht als Aufhängeband des Zentralkörpers gedeutet werden kann.“ — REICH sah öfter in der Richtung der größeren Achse der Oocyste verlaufende „unregelmäßig gewundene Protoplasmafortsätze oder -fäden, die an die Chalazen der Vogeleier erinnern“, und er glaubt, daß PFEIFFER und METZNER diese Fortsätze gemeint haben, wenn sie von dem Trichterkanal oder der Leiste sprechen.

Die von mir gesehenen Gebilde glichen bald einem Kanal, bald einer Leiste. Stets bestand jedoch eine Verbindung von der Micropyle bis zum Protoplasma.

Die Oocysten lassen sich nur schwer färben. Das Färben der äußeren Schleimhülle mit dünner Safraninlösung gelingt zwar ohne weiteres, aber in das Innere der Cysten kann der Farbstoff wegen der Undurchlässigkeit der Membran und wegen des Verschlusses der Micropyle nicht eindringen.

Nach dem Färben der Cysten mit Safraninlösung zeigt sich die Schleimhülle als gleichmäßige, feine, rote Haut, wenn frische Oocysten verwendet werden. Bei alten, sporulierten dagegen, ist die Hülle unregelmäßig und ungleichmäßig. Ich fand auch einige sporulierte Oocysten, die den Eindruck machten, als seien sie im Begriff, aus einer sie umgebenden, stark rot gefärbten Hülle hervorzutreten.

Das Innere der Oocysten zu färben, gelingt erst, nachdem Darmsaft einige Zeit bei Körpertemperatur eingewirkt hat und so die Micropyle frei geworden ist. Es färbt sich dann die Gallerte in den Cysten mit Safraninlösung gleichmäßig rot, der Sporont zeigt helle und dunkle Körnchen, die Kappe bleibt farblos oder erhält einen matt rötlichen Schein. Haben die Oocysten bereits sporuliert, so sind die Sporozoiten dunkelrot gefärbt.

## 2. Exogene Entwicklung.

### a) Sporulationsbedingungen.

In frisch abgesetztem Kote konnte ich nur die bisher beschriebenen Formen der Oocysten nachweisen. Niemals waren Coccidien-cysten zu finden, in denen bereits Sporulation eingetreten war. Der Sporulationsvorgang setzt erst ein, nachdem der Kot an die Außenwelt gelangt ist. Die weitere Entwicklung der Oocysten geschieht also außerhalb des Wirtstieres, exogen. Im Darm ist niemals Sporulation der Oocysten gesehen worden. SUSTMANN gibt zwar an, daß bei der chronischen Coccidiose der Kaninchen freie „Sporen“ (gemeint sind Sporocysten) in den Gallengängen oder im Darm entstünden und mit dem Kote ausgeschieden würden. Hier liegt jedoch eine Verwechslung vor mit Pilzgliedern von *Oidium lactis*, die sich regelmäßig im Kaninchendarm finden.

Im Darm kommt keine Sporulation aus Mangel an Sauerstoff zustande. Die Notwendigkeit des Sauerstoffs zur Sporulation der Schafcoccidien prüfte ich durch Einschmelzen von frischem, coccidienhaltigem Schafkot in Reagenzgläschen sowie durch Aufbewahren in Pyrogallolröhrchen (nach Beschicken mit der entsprechenden Menge Pyrogallol und Kalilauge). Während in dem einfachen Reagenzgläschen nach 12 Tagen Sporulation der Oocysten nachzuweisen war,

hatte im Pyrogallolröhrchen nach 1 Monat keine Sporulation stattgefunden. Gänzlicher Sauerstoffmangel verhindert also die Sporulation. Es genügt jedoch eine ganz geringe Menge Sauerstoff, um die Coccidien sporulieren zu lassen.

Auch die Temperatur ist für die Sporulation der Coccidien von wesentlicher Bedeutung. Dies zeigte sich durch Versuche, die im Brutzimmer bei Zimmertemperatur und im Eisschrank angesetzt waren. Sporulation tritt stets bei hoher und niedriger Temperatur ein und wird weder durch Kälte noch durch Wärme verhindert. Nur ändert sich unter dem Einfluß der Temperatur der Beginn und die Dauer der Sporulation. Im Brutzimmer war in den Oocysten bereits nach 26 Stunden das Vierkugelstadium nachzuweisen, bei Zimmertemperatur begann die Sporulation nach 3 Tagen, im Eisschrank nach 4 Tagen. Wärme wirkt also beschleunigend, Kälte verlangsamend.

Diese Feststellung stimmt nicht mit den Beobachtungen am Kaninchencoccid überein. Im Brutzimmer degenerieren die Kaninchencoccidien, ohne zu sporulieren.

Den Einfluß von Feuchtigkeit auf die Sporulation prüfte ich durch Aufbewahren frischen coccidienhaltigen Schafkotes mit und ohne Wasserzusatz in geschlossenen Petrischälchen sowohl bei Zimmertemperatur als auch im Brutzimmer. Bei Zimmertemperatur setzte nach 3 Tagen Sporulation ein. Im Kot mit Wasserzusatz zeigten die meisten Cysten noch keinen Sporulationsbeginn, während in dem Kote, der seine natürliche Feuchtigkeit hatte, die Sporulation weiter vorgeschritten war und die meisten Cysten sich geregt hatten. Im Brutraum war in den Petrischalen ohne Wasserzusatz Sporulation der Oocysten nach 48 Stunden, in den Petrischalen mit Wasserzusatz erst nach 4 Tagen vorhanden. In einer im Brutraum offen gehaltenen Petrischale waren die Oocysten geschrumpft. Am günstigsten sind demnach die Bedingungen für die Sporulation, wenn der Kot seine natürliche Feuchtigkeit hat, die mäßig ist. Bei zu großem Wassergehalt wird die Sporulationszeit länger, bei zu starkem Austrocknen schrumpfen die Cysten.

Sauerstoff, ein bestimmter Grad von Feuchtigkeit und Wärme begünstigen also die exogene Entwicklung der Schafcoccidien. Wo finden sich nun in der Natur diese Bedingungen am besten vereint?

Die Oocysten werden mit dem Kote ausgeschieden, und da die Schafe entweder im Stall oder auf der Weide gehalten werden, so wird auch der hauptsächlichste Entwicklungsort in der Stallstreu oder auf der Weide zu suchen sein.



In der Stallstreu, meist Matratzenstreu, entwickelt sich eine verhältnismäßig hohe Temperatur, die mit der Tiefe und Festigkeit der Streu steigt. Den Hauptentwicklungsort der Coccidien bilden nun die oberflächlichen Schichten, in denen die Wärme eben die Höhe erreicht, wie wir sie als günstig für eine rasche Sporulation kennen gelernt haben. Dort kann auch ein genügender Zutritt von Sauerstoff stattfinden. Der Bedarf an Sauerstoff ist sehr gering, wie die Versuche zeigten; die exogene Entwicklung wird daher nicht gehemmt, wenn frische Streu auf die alte geworfen wird. Außerdem behält der Schafkot im Stroh sehr gut seine natürliche Feuchtigkeit. Die Matratzenstreu nimmt zwar in den tiefen Schichten an Feuchtigkeit zu, bis aber der Kot in diese unteren Schichten gelangt ist, ist die Sporulation bereits vollendet.

Auf den Weiden wird die Entwicklung der Coccidienocysten vor allem durch die Außentemperatur beeinflusst. In Jahreszeiten, in denen die Sonne sehr heiß auf eine trockene Wiese scheint, kann die Sporulation vielleicht dadurch gestört werden, daß der Kot austrocknet. Das wird aber nur in den seltensten Fällen geschehen, denn der Tau und die etwas feuchte Erde unter dem Gras werden genügen, den Kot vor völliger Feuchtigkeitsabgabe und die Coccidienocysten vor dem Schrumpfen zu bewahren. — Auf sehr feuchten, wasserreichen Wiesen ist die Entwicklung der Coccidien nicht begünstigt. Wie die Versuche ergaben, verzögert sich die Sporulation im Wasser und findet nur an einem niedrigen Prozentsatz der Cysten statt. Früher herrschte allgemein die Ansicht, daß die Infektion mit Coccidiose vornehmlich durch sumpfige, feuchte Wiesen und Wassertümpel vermittelt würde. Man meinte sogar, daß derartige Stellen die Entwicklungsstätten der Coccidien seien. Eine solche Ansicht ist natürlich irrig, da die Coccidien in Fortpflanzung und Vermehrung als Zellschmarotzer an Wirtstiere gebunden sind. Wenn Coccidienocysten mit dem Kote auf sumpfige Wiesen gelangen, so ist die dort vorhandene hohe Feuchtigkeit für die Sporulation nicht förderlich. — Ob im Wasser die Coccidienocysten nach fertiger Sporulation länger lebensfähig sind als bei Einwirkung geringerer Feuchtigkeit, müssen weitere Versuche ergeben.

### β) Sporulationsvorgang.

Die Sporulationsvorgänge beobachtete ich an in Kotschwemmung befindlichen Coccidienocysten im hängenden Tropfen. Den ganzen Prozeß konnte ich nicht immer an ein und demselben Individuum

verfolgen, sondern war wegen des spärlichen Materials zu Kombinationen gezwungen.

Je nach den Sporulationsbedingungen beginnt der Teilungsprozess in den Oocysten verschieden lange Zeit nach der Kotentleerung. Bei mittlerer Zimmertemperatur — und dies ist wohl die unter natürlichen Verhältnissen am meisten in Betracht kommende Temperatur — fängt die Protoplasmakugel nach 72 Stunden an, sich zu teilen. Die vorausgehenden Kernteilungsvorgänge konnte ich nicht feststellen.

Die Protoplasmakugel läßt vier Buckel hervortreten. Das vorher deutliche Bild in der Oocyste wird etwas verschwommen, denn die Gallerte hellt sich auf und umgibt anfangs den Sporonten gleichsam mit einem „Heiligenschein“. Desgleichen bekommen die Buckel, in denen ein kleiner Kern liegt, ein helles Aussehen. Am Protoplasma erscheinen nach etwa zwei Stunden Teilungslinien, aber es erfolgt einstweilen noch keine Trennung. Die vier neu entstehenden Teilstücke bleiben vielmehr im Zusammenhang und erscheinen wie vier ineinandergeschobene Kugeln. Die Trennungslinien sind hell und geradlinig. Sie lassen sich jedoch nicht bei allen sporulierenden Coccidien feststellen. Bei manchen scheint sogar die Pyramidenbildung ohne Trennung zu verlaufen. — Die vier kugelförmigen Teilstücke erhalten einen hellen Pol und beginnen, sich zu strecken, bis sie innerhalb 30 Minuten Pyramidenform erlangt haben. Die Spitze der Pyramiden erscheint hell und ist schwer erkennbar. Ihr Körper ist fein granuliert und dunkler als die Spitze (Fig. 7). Innerhalb 75—90 Minuten ziehen sich die Pyramiden zurück und nehmen wieder Kugelform an. Das Ausstoßen eines Spitzenkörpers konnte ich nicht sehen. Die vier Kugeln trennen sich jetzt vollständig und heben sich deutlich von ihrer Umgebung ab; in ihnen sind stark lichtbrechende Granula und ein heller Kern an der Peripherie vorhanden (Fig. 8).

Die vier in der Oocyste entstandenen Kugeln bleiben, ohne daß eine Veränderung an ihnen wahrzunehmen ist, etwa 10 Stunden liegen. Dann beginnen sie, an einer hell erscheinenden Stelle der Peripherie sich zu strecken und bekommen innerhalb 45 Minuten allmählich ovale Form. Der eine Pol des Ovals spitzt sich zu und es bildet sich eine Membran um die so entstandenen 13  $\mu$  langen und 6  $\mu$  breiten Sporocysten. Am spitzen Pol der Sporocyste befindet sich eine Micropyle, die sich ähnlich wie die der Oocyste kennzeichnet. Sie erscheint als schwarzer Punkt, als Strich oder ist mitunter als kleines Loch erkennbar. Auch eine winzige

Kappe von  $0,7 \mu$  Größe läßt sich zuweilen an der Sporocyste wahrnehmen.

Etwa 100 Minuten nach Bildung des Ovals ist in der Sporocyste eine Trennungslinie aus groben Granula zu erkennen. Es entstehen allmählich im Innern der vier Sporocysten je zwei Sporozoiten unter Zurücklassung eines Restkörpers. Der Prozeß der Sporozoitenbildung ist gewöhnlich 20—24 Stunden nach Eintritt des Kugelstadiums vollendet. Die beiden Sporozoiten sind keilförmige Gebilde von  $12 \mu$  Länge und  $3 \mu$  Breite, die in der Sporocyste so gelagert sind, daß je ein stumpfes und ein spitzes Ende nebeneinander liegt. In den Sporozoiten sieht man am breiten, verdickten Ende ein rundes, lichtbrechendes Gebilde, an das sich eine gekörnte, keilförmig spitz zulaufende Masse anschließt. In der Mitte des Sporozoiten befindet sich ein etwas kleineres, ähnliches rundes Gebilde, der Kern. — Der Restkörper in den Sporocysten liegt quer über die Sporozoiten hinweg und erscheint bei der Höheneinstellung der Mikrometerschraube am deutlichsten als grobe, lichtbrechende Körnchenmasse.

Schwer war die Frage zu beantworten, ob bei der Teilung des Schafcooccid-Sporonten ein Restkörper auftritt. MOUSSU und MAROTEL konnten bei den von ihnen beobachteten Coccidien keinen Restkörper finden, auch beim Ziegencooccid wurde nach den bisherigen Mitteilungen kein Restkörper ermittelt. — Ich fand in einigen im Kot sporulierten Oocysten einen Restkörper. In den meisten konnte ich einen solchen nicht sehen, soviel auch die Coccidien durch Berühren des Deckgläschens zum Wenden gebracht wurden. Er blieb jedenfalls durch die Sporocysten verdeckt. — Dagegen fand ich stets einen deutlichen Restkörper in mehreren Oocysten, die in Darmherden lagen und die bei Aufbewahrung des Darms in physiologischer Kochsalzlösung sporuliert hatten (Fig. 10). Desgleichen sah ich einen solchen bei Coccidiencysten, die mit Antiformin vorbehandelt waren. Er war bei diesen Oocysten im Vierkugelstadium (Fig. 6) sowie nach Vollendung der Sporulation vorhanden. — Der Restkörper ist ein kugliges oder unregelmäßig geformtes, grob granuliertes, lichtbrechendes Gebilde von  $3-6 \mu$  Durchmesser, also nicht ganz halb so lang wie die Sporocysten.

Die Sporulation der Oocysten, die exogene Entwicklung der Coccidien, hat mit der Bildung der Sporozoiten ihr Ende erreicht. Von jetzt an ist bei Aufnahme der Cysten eine Infektion von Tieren möglich.

Nicht alle Oocysten sporulieren in der beschriebenen Art, vielmehr bleibt eine ganze Menge von ihnen unentwickelt. Welche

Gründe dafür vorliegen, ist schwer zu sagen. Es handelt sich dabei um einen ziemlich hohen Prozentsatz nicht sporulierender Cysten (mitunter bis zu zu 50 %). Bleibt der coccidienhaltige Kot längere Zeit liegen, so behalten die nicht sporulierten Cysten entweder ihre Form oder sie degenerieren.

Die Degeneration kennzeichnet sich ganz verschieden: Bei einigen Coccidiencysten findet man den Sporonten zwar von der üblichen Größe, aber die Protoplasmakugel hat dann nicht eine gleichmäßige, grünliche Körnung, sondern ist hell und blaß, nicht mehr so grün und lichtbrechend wie sonst, die Körner sind nur in geringer Menge vorhanden. Bei anderen zieht sich das Protoplasma zu sehr kleinen Körnerkugeln zusammen; auch Teilung in mehrere unregelmäßige Stücke oder in zwei ungleiche Kugeln kommt vor. Mitunter ist das Protoplasma diffus in der Oocyste verteilt; es hat auch hier helles Aussehen und weist wenig Körner auf. — Liegt der Kot trocken, so schrumpft die Cystenmembran, zeigt Falten und Risse; die Form der Coccidien ändert sich und wird fast unkenntlich.

### 3. Verdauungsversuche.

Ist die Sporulation der Oocysten vollendet, so bleiben die Coccidien in diesem Ruhestadium liegen, bis sie mit der Nahrung von einem Wirtstiere aufgenommen werden. Im Verdauungstractus wird die bisher verschlossene Micropyle der Oocyste und der Sporocysten durch Einwirkung des Duodenalsaftes geöffnet, die Sporoziten beginnen sich zu rühren und schlüpfen zunächst aus der Micropyle der Sporocyste heraus. Sie bewegen sich einige Zeit in der Oocyste und verlassen sie schließlich durch die Oocysten-Micropyle.

Um diesen Vorgang zu beobachten, stellte ich Verdauungsversuche an sporulierten Oocysten aus zentrifugierten Kotaufschwemmungen mit Magensaft, Duodenalsaft und Pancreatin. depur. GRÜBLER im Brutzimmer und auf dem heizbaren Objektische an. Es gelang mir zwar nicht, auf dem heizbaren Objektische das Ausschlüpfen zu sehen, wohl aber hatten die Sporoziten die Oocysten verlassen, wenn die Coccidien unter Einwirkung von frischem Duodenalsaft und Pancreatin im Brutzimmer aufbewahrt wurden. Frischer Magensaft vom Schaf veranlaßte die Sporoziten nicht zum Ausschlüpfen, hingegen begannen die Oocysten bereits nach siebzehnstündiger Einwirkung von frischem Duodenalsaft auszuschlüpfen. — Nach Ablauf des Verdauungsprozesses sieht man die Micropyle geöffnet ohne jede Kappe oder die Kappe ist bierdeckelartig aufgesprungen, zuweilen

auch verschoben. Mitunter liegt sie scheinbar unverändert über der Micropyle, die Sporoziten haben jedoch die Oocyste verlassen. Die Kappe wird beim Freiwerden der Micropyle nicht nach und nach verdaut, sondern wird nur in ihrem Zusammenhange von der Cystenmembran gelöst. Die Gallertmasse erscheint nach Einwirkung der Verdauungsfermente graurot. In der Cyste sind häufig nur feine Granula (Teile des Restkörpers) sichtbar, meist sieht man jedoch die Sporocysten als schattenhafte Gebilde mit dem stark lichtbrechenden, gekörnnten Restkörper. Die Sporoziten verlassen selten alle die Sporocysten, es bleiben vielmehr einer oder mehrere zurück.

#### 4. Endogene Entwicklung der Coccidien.

Gelangt eine sporozitenhaltige Oocyste mit dem Futter in den Darm des Schafes, so schlüpfen die Sporoziten aus, dringen in die Epithelzellen des Darmes ein und entwickeln sich zu Schizonten. Wie die einzelnen Formen der Schizonten bis zur fertigen Ausbildung aussehen, konnte ich nicht bestimmen. Es gelang mir nur, in nach HEIDENHAIN gefärbten Feuchtpräparaten einen merozoitenhaltigen, nicht sehr deutlichen Schizonten aufzufinden, der in Fig. 15 wiedergegeben ist. Ein Merozoit ist darin als sichelförmiger Körper erkennbar, in dessen Mitte ein von heller Zone umgebener Kern liegt. Die Spitzen des Merozoiten erscheinen gefärbt. — Wie viele Merozoiten während der normalen Schizogonien und wie viele vor dem Generationswechsel gebildet werden, ist eine offene Frage. Immerhin ist klar, daß die Schizonten, dem Bild nach zu urteilen, verhältnismäßig klein sind und nichts mit den bis 300  $\mu$  großen Gebilden zu tun haben, die MOUSSU und MAROTEL fanden und die sie für Schizonten von enormer Größe mit sehr kleinen Merozoiten hielten. Nach NÖLLER (persönliche Mitteilung, vgl. auch HARTMANN und SCHILLING, Die pathogenen Protozoen) sollen die beiden Franzosen Stadien von *Gastrocystis Gilrouthi* (Glodibien) vor sich gehabt und fälschlich für Coccidienschizonten angesehen haben.

Die Microgametocyten werden im Verhältnis zu den Schizonten und Macrogametocyten sehr groß. Die jüngeren Stadien sind rund und enthalten unregelmäßige Kernstücke in gefärbtem Protoplasma; im Zentrum ist die Färbung am stärksten und die einzelnen Teile sind dort kaum zu differenzieren. In späteren Stadien werden sie oval und es scheint eine Teilung der Tochterkerne vor sich zu gehen, denn sie zeigen dann das Aussehen von bipolar färbaren Bakterien. Die Kernstücke wandeln sich in kommaförmige

gebogene Microgameten um, die ein breites und ein spitzes Ende aufweisen. Die Microgameten sprengen die Hülle des Microgametocyten und schlüpfen durch den Spalt heraus, ein Vorgang, der zuweilen im Schnittpräparat zu sehen ist. — Im Innern der Microgametocyten liegt mitunter eine schattenhafte Plasmaansammlung, die als Restkörper gedeutet werden kann (Fig. 17).

In jungen Macrogametocyten ist, worauf zuerst HARTMANN beim Kaninchencoccid hinwies, der Kern von einer hellen Kernsaftzone umgeben. Die anfangs runden Gebilde wachsen allmählich heran und lassen sehr bald im Innern leicht färbbare, kuglige, grobe Granula (chromatoide Granula) erkennen, die den Farbstoff beim Differenzieren sehr fest halten, außerdem aber auch leicht entfärbbare, im Schnittpräparat gelbliche (Färbung nach HEIDENHAIN), plastinoide Nahrungsgranula. Ihr Kern ist ein Caryosomkern. Die Macrogametocyten nehmen später ovale Form an; ihre chromatoiden Granula rücken allmählich nach der Peripherie und scheiden eine dünne Membran aus, die an einem Pole offen bleibt.

Nach der Befruchtung erhält der Macrogametocyt eine doppelt konturierte Membran; über der Micropyle bildet sich eine Kappe. Der Kern ist bläschenförmig.

Bei der Zerlegung der an Coccidiose verendeten Schafe findet man trübe, grauweiße bis gelblich-weiße Herde, die in der Schleimhaut des Darmes liegen und durch die Darmwand hindurchschimmern. Diese besitzen Stecknadelstich- bis Stecknadelkopfgröße und sind nur schwer erkennbar. Sie enthalten Coccidien in den verschiedensten Entwicklungsstadien in großer Anzahl. Im Schnittpräparat sieht man in den Drüenschläuchen die Epithelzellen mit Coccidien, die einzeln oder zu mehreren in verschiedenen Stadien der endogenen Entwicklung zu sehen sind, behaftet. Die Zellen sind daher ausgedehnt. Ihre Kerne werden an die Wand gedrängt, nehmen eckige Formen an oder sind platt gedrückt. Das Chromatin ballt sich in einigen Kernen zu Häufchen zusammen. Der Cuticularsaum der Zellen ist erhalten. Die den vergrößerten Zellen benachbart liegenden Drüsenzellen sind entsprechend kleiner, atrophisch durch den empfangenen Druck. In der Nachbarschaft des Coccidienherdes sieht man Rundzelleninfiltration.

### 5. Infektionsversuche.

Zur Infektion mit Schafcoccidien standen mir Lämmer leider nicht zur Verfügung. Ich beschränkte mich daher bei den Übertragungsversuchen auf zwei Meerschweinchen und zwei Kaninchen.

Da bei den verwendeten Versuchstieren auch Coccidiose vorkommt, unter den Kaninchen sogar nur selten coccidienfreie Bestände zu finden sind, so wurden Meerschweinchen und Kaninchen in Töpfen isoliert, die täglich gewechselt und desinfiziert wurden. Der Zweck des ständigen Gefäßwechsels war, daß bei etwaigem Ausscheiden von Coccidien die Tiere sich nicht mit eigenem Kote von neuem infizieren konnten, und daß allmählich die Menge der im Kote vorhandenen Cysten sich verringerte.

Bei den Meerschweinchen konnte ich Coccidien im Kote niemals wahrnehmen.

Kaninchen Nr. 1 schied mit dem Kote viele Coccidien aus, deren Menge aber im Laufe der Wochen bei dem regelmäßigen Gefäßwechsel sich so verringerte, daß nur mit Mühe noch Coccidien im Kote zu finden waren.

Bei Kaninchen Nr. 2 waren im Kote bei wiederholten Untersuchungen keine Coccidien nachzuweisen. Nachdem das Tier 3 Wochen isoliert war, erkrankte es. Es fraß nicht mehr, saß traurig da, war aufgetrieben und bekam nach einigen Tagen Krankheitsdauer vorübergehenden Durchfall mit starkem Durstgefühl. — Von jetzt an waren im Kote Coccidien vorhanden, deren Menge jedoch auch mit der Dauer der Isolierung abgenommen hat.

Die Versuchstiere waren vom 11. 11. 19 bis 13. 12. 19 vor Beginn des Infektionsversuches isoliert. Am 13. 12. 19 erhielten sie nach kurzem Hungern zunächst Rübenstücke, die mit Tierblutkohle versetzt waren, um den Kot zu kennzeichnen. Danach bekamen sie Rübenstücke, die mit sporulierten Schafcoccidienysten versetzt waren.

Ich versuchte im Kote der Versuchstiere an den folgenden Tagen leere oder sporenhaltige Schafcoccidienocysten aufzufinden. Trotzdem der Kot durch Tierblutkohle gekennzeichnet war, und trotz reichlicher Mühe gelang mir dies jedoch nicht.

Die infizierten Tiere zeigten im Verlaufe der nächsten 5 Wochen keine krankhaften Erscheinungen.

Es ist klar, daß der Versuch an den Kaninchen deshalb nicht einwandfrei ist, weil die Tiere bereits an chronischer Coccidiose litten. Es standen mir aber keine anderen Tiere aus coccidienfreien Beständen zur Verfügung und daher mußte ich mich mit diesen begnügen.

## 6. Unterschiede der Schaf-, Ziegen- und Kaninchencoccidien.

Es wäre nunmehr die Frage aufzuwerfen, ob es sich bei dem beschriebenen Schafcoccid um eine besondere Spezies handelt oder

ob es identisch ist mit anderen bereits bekannten. — Um diese Frage beantworten zu können, ist es notwendig, die Coccidien des Schafes, der Ziege und des Kaninchens miteinander zu vergleichen.

Beim Schaf wurde bisher, wie wiederholt erwähnt, nur von MOUSSU und MAROTEL die *Eimeria faurei* beschrieben. Diese ist bis  $42 \mu$  lang und  $30 \mu$  breit und unterscheidet sich schon durch ihre Größe von den Coccidien der Karakullämmer. Ihr Sporont teilt sich ohne Zurücklassung eines Restkörpers, während von mir ein Restkörper wahrgenommen wurde.

Die von SPIEGL beschriebenen Oocysten des Ziegenococci (*Eimeria Arloingi*) sind „ovale, doppelt konturierte, im reifen Zustande von einer zarten Schleimhülle umgebene Zellen von  $21-33 \mu$  Länge und  $16,5-22,5 \mu$  Breite. Sie enthalten im Innern eine aus groben, grünlich aussehenden Körnern bestehende Plasmamasse. — Eine eigenartige Erscheinung sind die bei einer Reihe von Oocysten am Micropylenpol auftretenden halbmondförmigen, stümpfkegelförmigen oder geschloßzylinderförmigen Kappen“. Die Sporulation ist 48 Stunden nach Entnahme von Kot aus dem Mastdarme vollendet. Ein Restkörper wurde nicht beobachtet. — Die von mir beschriebenen Schaf-coccidienoocysten weisen die nämliche Form, Größe und dasselbe Aussehen auf wie die *Eimeria Arloingi*. Die Sporulationszeit im Zimmer war beim Ziegenocciid zwar eine kürzere, aber es muß dabei berücksichtigt werden, daß der Versuch im Sommer bei verhältnismäßig hoher Temperatur durchgeführt wurde und daß wahrscheinlich die Wärme die Sporulation beschleunigte. Die von SPIEGL abgebildeten Macro- und Microgametocyten gleichen den bei den Karakullämmern gefundenen ebenfalls.

Große Unterschiede weisen demgegenüber die Kaninchencoccidien auf. Ihre Oocysten sind bis  $40 \mu$  lang, an der Micropyle sind sie mehr abgeplattet, meist sogar etwas eingesunken. Eine Kappe tritt nur selten auf und ist dann niedrig, mondsichelförmig. Die Sporulation geht in anderen Zeiten vor sich und erfolgt nicht bei Brut-schranktemperatur. Die Granula des Kaninchencocciids sind feiner als die beim Schafe. Die chromatoiden Granula halten den Farbstoff beim Differenzieren nicht sehr fest, es muß daher stets das Protoplasma gefärbt bleiben, wenn sich die Granula nicht mit entfärben sollen. — Alle diese Eigenschaften sprechen dafür, daß eine Identität zwischen Schaf- und Kaninchencocciid nicht besteht.



## Literaturverzeichnis.

- STILES: Journ. of comp. med. 1892 p. 119. Ref. SCHÜTZ-ELLENBERGER, Jahresbericht 1892.
- MOUSSU u. MAROTEL: Über Coccidiose des Darmes beim Schafe. Bull. de la Soc. centrale de méd. vétér. 1901. Ref. Zentralbl. f. Bakteriol., Parasitenk. u. Infektionskrankh. Bd. 31 1902.
- BALDREY: Schafseuchen. Journ. of trop. vétér. science Vol. 1 p. 387. Ref. SCHÜTZ-ELLENBERGER, Jahresbericht 1908.
- METZNER: Untersuchungen am Coccidium cuniculi. Arch. f. Protistenk. Bd. 2 1903.
- REICH: Das Kaninchencoccid Eimeria stiedae. Arch. f. Protistenk. Bd. 28 1912.
- KARSTEN: Über das Vorkommen der Coccidiosis bei Ziegen. Deutsche Tierärztl. Wochenschr. 1913 p. 84.
- HUTYRA u. MAREK: Spezielle Pathologie und Therapie der Haustiere. 1918.
- DOPLEIN: Lehrbuch der Protozoenkunde. 1916.
- HARTMANN u. SCHILLING: Die pathogenen Protozoen. 1917.
- E. FRIEDBERGER u. R. PFEIFFER: Lehrbuch der Microbiologie. 1919.
- OPFERMANN: Lehrbuch der Krankheiten des Schafes. 1919.
- SPIEGL: Zum Vorkommen der Coccidiose bei Ziegen, nebst einigen Bemerkungen über die Biologie der Coccidien und die Bekämpfung der Coccidiosa. Deutsche Tierärztl. Wochenschr. 1919 Nr. 40.
- SUSTMANN: Das große Kaninchensterben. 1919.
- : Die Kaninchencoccidiose. Merkblatt. (Allg. Anz. f. Kleintierzucht, Dresden.)

## Tafelerklärung.

## Tafel 18.

Die Zeichnungen sind mit Ausnahme von Fig. 22 bei 1000facher Vergrößerung angefertigt. Fig. 1—14 sind nach dem lebenden Objekt, Fig. 15—19 nach gefärbten Präparaten gezeichnet.

Fig. 1. Oocyste mit gleichmäßig verteiltem Plasma. Links unten der Zellkern als rötlicher Fleck.

Fig. 2 u. 3. Oocysten, deren Protoplasma sich in Retraktion befindet. Bei Fig. 2 zieht sich von der Micropyle zum Plasma ein feiner Spalt, der sich trichterförmig erweitert. Bei beiden Cysten erscheint die Kappe braun.

Fig. 4. Oocyste, deren Protoplasma sich zur Körnerkugel zusammengeballt hat. In der Kugel der Kern als rötlicher Fleck. Die Kappe der Oocyste erscheint sehr groß und schief.

Fig. 5. Beginn des Sporulationsvorganges.

Fig. 6. Oocyste im Vierkugelstadium, über den Kugeln grob granuliert, großer, kugliger Restkörper. (Die Oocyste war Antiformin ausgesetzt.)

Fig. 7. Cyste im Pyramidenstadium.

Fig. 8. Cyste im Vierkugelstadium.

Fig. 9. Die Kugeln haben sich zu elliptischen Körpern (Sporoblasten) gestreckt.

Fig. 10. Oocyste mit vier Sporocysten und je zwei Sporozoiten. Zwischen den Sporocysten rundlicher Restkörper.

Fig. 11. Oocyste nach der Behandlung mit Verdauungsfermenten.

- Fig. 12.** Schizont. Feuchtpräparat. Gefärbt nach HEIDENHAIN.
- Fig. 13.** Junger Microgametocyt. Wie Fig. 12.
- Fig. 14.** Microgametocyt mit zwei Plasmarestkörpern. Schnittpräparat. Färbung nach HEIDENHAIN.
- Fig. 15.** Microgametocyt mit fertig entwickelten, schwärmenden Microgameten. Wie Fig. 14.
- Fig. 16.** Kleiner Macrogametocyt. Feuchtpräparat. Gefärbt nach HEIDENHAIN.
- Fig. 17.** Macrogametocyt. Wie vor.
- Fig. 18.** Macrogametocyt. Die chromatoiden Granula sammeln sich an der Oberfläche. Schnittpräparat. Färbung nach HEIDENHAIN.
- Fig. 19.** Drüsenschlauch aus Darmschnitt. In den Drüsenepithelien Coccidien-gametocyten. Gefärbt nach HEIDENHAIN, Gegenfärbung mit Karmin. Vergr. 456.

*Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

## Kleinere Mitteilungen.

### Zur Wirtsgewebsableitung des Plasmakörpers der *Glugea anomala*-Cysten.

Von

**Richard Weissenberg,**

anatomisch-biologisches Institut d. Universität Berlin.

(Hierzu Tafel 19.)

Durch meine 1913 veröffentlichte Untersuchung über *Glugea anomala*,<sup>1)</sup> jene im Stichling umfangreiche Cysten hervorrufende Microsporidie ist, wie ich ohne weiteres zugebe, die Streitfrage noch nicht definitiv geklärt worden, ob hier der umfangreiche Plasmakörper der Cyste mit seinen großen bläschenförmigen Kernen auf eine infizierte Wirtszelle oder auf das Protozoon selbst zu beziehen ist. An und für sich hätte mir auf Grund meiner Untersuchung (1911) über die riesige Hypertrophie, die die Ganglienzellen des Fisches *Lophius piscatorius* durch die Infektion mit *Nosema lophii* erfahren,<sup>2)</sup> die Wirtszellentheorie näher gelegen. Überdies konnte ich durch Präparate, die durch Anwendung FLEMMING'scher Flüssigkeit günstiger konserviert waren als die meiner Vorgänger, den Nachweis liefern, daß die großen Kerne nicht, wie es STEPELL sowie AWERINZEW und FERMOB beschrieben hatten, Sporenentwicklungsstadien aus sich

<sup>1)</sup> Arch. f. mikr. Anat. Bd. 82 Abt. II 1913.

<sup>2)</sup> Arch. f. mikr. Anat. Bd. 78 1911.

hervorgehen lassen. Damit war aber fraglos der Protozoentheorie eine ihrer Hauptstützen entzogen worden. Wenn ich nun trotzdem damals schließlich dazu gelangte, mich wie alle Voruntersucher doch für die Protozoennatur der Cysten auszusprechen, so lag das daran, daß für meine Stellungnahme der Befund einer nur  $80\ \mu$  erreichenden jungen Cyste entscheidend wurde, die durch einen glücklichen Zufall auf der Flosse eines jungen Stichlings entdeckt, mir in ihrem Aufbau schwerwiegend zugunsten der Protozoentheorie in die Wag-schale zu fallen schien. Immerhin handelte es sich damals doch nur um ein relativ junges Entwicklungsstadium und auch das war nur in einem einzigen Exemplar aufgefunden worden. Somit kann ich nichts dagegen sagen, wenn objektive Kritiker wie HARTMANN<sup>1)</sup> und NÖLLER<sup>2)</sup> den Standpunkt vertreten, daß erst nach der Beobachtung noch jüngerer Entwicklungsstadien die Streitfrage als definitiv geklärt angesehen werden könnte. Auch ist es mir durchaus verständlich, daß eine Entscheidung zugunsten der Protozoentheorie gerade für die Autoren, die in zusammenfassenden Darstellungen zu einer möglichst einheitlichen Auffassung dieser Sporozoengruppe zu gelangen suchten, etwas Unbefriedigendes an sich haben mußte. Waren doch die Microsporidien dann auch weiterhin einerseits durch winzige intracelluläre Parasiten, andererseits durch Formen mit riesigem Eigenplasmakörper repräsentiert.

Wenn ich mich nun in diesem Jahre entschloß, das Thema *Glugea anomala* wieder aufzunehmen, so waren es freilich nicht so sehr die kritischen Stimmen, die sich gegen die Protozoenauffassung des Cystenplasmakörpers aussprachen, welche mich dazu veranlaßten. Denn es fehlte ja auch nicht an Autoren, die entsprechend meiner Stellungnahme gerade für diese Auffassung auch neuerdings eingetreten waren. In dieser Beziehung kann ich namentlich PÉREZ<sup>3)</sup> und STEMPELL<sup>4)</sup> anführen. Außerdem hatten gerade die neueren Forschungen an Fischhaplosporidien (SWARCZEWSKY<sup>5)</sup>) ergeben, daß sich bei dieser verwandten Sporozoengruppe von Hunderten von

<sup>1)</sup> HARTMANN u. SCHILLING: Die pathogenen Protozoen. Berlin 1917.

<sup>2)</sup> NÖLLER, W.: Kritische Bemerkungen zur 4. Auflage von DOFLER's Lehrbuch d. Protozoenkunde. Arch. f. Protistenk. Bd. 37 1917.

<sup>3)</sup> PÉREZ, CH.: Diskussionsbemerkung zu meinem 1913 auf dem internationalen Zoologenkongreß in Monaco „Über Bau und Entwicklung der Microsporidie *Glugea anomala* MONIEZ“ gehaltenen Vortrag.

<sup>4)</sup> STEMPELL, W.: Untersuchungen über *Leptotheca coris* n. sp. und das in dieser schmarotzende *Nosema marionis* THÉL. Arch. f. Protistenk. Bd. 40 1919.

<sup>5)</sup> SWARCZEWSKY, B.: Über den Lebenszyklus einiger Haplosporidien. Arch. f. Protistenk. Bd. 33 1914.

Kernen durchsetzte Plasmakörper in mächtiger Ausdehnung im Fischbindegewebe entwickeln, deren Zugehörigkeit zum Protozoon völlig unbestritten ist. Sondern es waren in erster Linie meine eigenen *Lymphocystis*-Studien<sup>1)</sup> 2), die mich zur Wiederaufnahme des Themas drängten. Hatte ich doch hier von neuem gesehen, zu welchem riesenhaften Wachstum, zu welchen überraschenden Leistungen und merkwürdigen Metamorphosen eine infizierte Fischbindegewebszelle fähig ist.

Eine Neubearbeitung des Themas wurde unbedingt notwendig, als ich bei einer Revision meiner Präparate von 1913 und Anfertigung neuer Schnitte darauf aufmerksam wurde, was ich seinerzeit nicht genügend beachtet hatte, daß ein Teil meines Materials und zwar gerade die jüngsten Cysten infolge der Kleinheit des Objekts durch die starke Einwirkung der Osmiumsäure in den Zustand der „Überfixation“ versetzt war. Es ist ja bereits öfters darauf aufmerksam gemacht worden, daß wenn man größere Stücke mit FLEMMING'scher Flüssigkeit konserviert, nachher auf den Schnitten die Rindenschicht, in der die Osmiumsäure am schnellsten und intensivsten zur Einwirkung kam, ein anderes Aussehen zeigt als die tieferen Partien. Insbesondere zeigen die ruhenden Kerne eine von dem gewöhnlichen Bild abweichende Struktur, insofern Lininnetz und Chromatinkörnchen meist in ihnen undeutlich sind. Während man nun früher hier von einer „Zerstörung“ der Kernstruktur sprach<sup>3)</sup> und auch schon durch den Ausdruck „Überfixation“ zum Ausdruck brachte, daß man das ganze Phänomen technisch ungünstig beurteilte, mehrten sich neuerdings die Stimmen, die gerade die überosmierte Rindenschicht als die lebenswahrere ansehen. Dieser Standpunkt wird hauptsächlich vertreten für die Darstellung feiner Plasmastrukturen (Mitochondrien!), läßt sich aber auch für den Kern nicht ohne weiteres von der Hand weisen. Denn wie zuerst v. TELLYESNICZKY hervorgehoben hat<sup>4)</sup> kann es ja keinem Zweifel unterliegen, daß insbesondere der ruhende „überfixierte“ Kern, der auf dem Schnitt als ziemlich homogene Scheibe mit nur deutlich darin hervortretendem Nucleolus erscheint, sich erheblich weniger vom Bild des lebenden

<sup>1)</sup> WEISSENBERG, R.: Über infektiöse Zellhypertrophie bei Fischen (Lymphocystiserkrankung). Sitz.-Ber. d. kgl. Preuß. Akad. d. Wiss., Phys. math. Kl. 1914.

<sup>2)</sup> WEISSENBERG, R.: Lymphocystisstudien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 94, Festschrift f. O. HERTWIG 1920.

<sup>3)</sup> RAWITZ, B.: Über den Einfluß der Osmiumsäure auf die Erhaltung der Kernstruktur. Anat. Anz. Bd. 10 1895.

<sup>4)</sup> v. TELLYESNICZKY, K.: Ruhkern und Mitose. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 66 1905.

Kernes entfernt, als das gewöhnliche Bild des konservierten Kernes, wie es uns nach der Anwendung stärker Essigsäure enthaltender Fixationsgemische geläufig ist, mit seinen Chromatinkörnchen, die teils der Kernmembran angelagert sind, teils auf Lininfäden den hellen Kernsaft Raum durchsetzen. Meine FLEMMING-Präparate von 1913 hatten nun gerade in den kleinen Cysten die Schizogonie- und Sporogoniestadien der Microsporidie in einem so vorzüglichen Erhaltungszustand gezeigt, daß ich die Präparate auch sonst als außerordentlich günstig einschätzte. Dabei aber hatte ich nicht beachtet, das eben wegen „Überfixation“ hier alle metazoenkernähnlich gebauten Ruhekerne ein von dem gewöhnlichen Bild abweichendes Aussehen zeigen mußten. Vielmehr war ich damals zur Aufstellung einer Entwicklungsreihe der „vegetativen Kerne“ gelangt, die von den kleineren Cysten, wo sie nach HEIDENHAIN gefärbt, graue Stränge ohne deutliche Membran darstellten, in denen nur die Nucleolen als „Chromatinbrocken“ hervortraten, bis zu den größten Cysten führte, in denen dann Kernmembran, Saft Raum und Chromatinkörnchen allmählich hervorgetreten waren. Die jetzt vorgenommene Nachprüfung ergab dagegen, daß diese genetische Reihe zwar in bezug auf allmähliche Größenzunahme, Abknospung und Heranwachsen der abgeschnürten Stücke völlig zu recht bestand, aber nicht in bezug auf Änderung des Bildes der Kernstruktur, die vielmehr lediglich auf die verschieden schnelle Einwirkung der Osmiumsäure bei den kleineren und den großen Cysten zu beziehen war. Ganz besonders wurde ich zu dieser Überzeugung geführt durch einen neu geschnittenen Fall, bei dem mittelgroße Leibeshöhlencysten der Bauchwand dicht anlagen und der junge Stichling im ganzen mit starker FLEMMING'scher Flüssigkeit konserviert war. An der nach außen zu gelegenen Wand der Cyste, wo die Osmiumsäure am schnellsten zur Wirksamkeit gekommen war, waren die „vegetativen Kerne“ in dem oben charakterisierten überfixierten Zustande, auf der inneren Seite dagegen, wo die Chromessigsäure der anderen Komponente des Gemisches in der Wirkung vorausgeeilt war, zeigten sie den bläschenförmigen Typus.

Diese Feststellungen waren darum von Wichtigkeit, weil ich seinerzeit gerade den Umstand, daß je kleiner die Cysten waren, um so mehr sich die „vegetativen Kerne“ von dem typischen Bild von Metazoenkernen zu entfernen schienen, als Hauptargument gegen ihre Ableitung vom Wirtsgewebe angeführt hatte. Insbesondere auch für die jüngste damals für meine Stellungnahme entscheidend gewordene Cyste von 80  $\mu$  Durchmesser mußte nunmehr mit einer

Verschleierung des Bildes der vegetativen Kerne durch „Überfixation“ gerechnet werden. Damit aber war die ganze Streitfrage, ob der Plasmakörper und seine nicht zur Sporenbildungsreihe gehörigen Kerne auf das Wirtsgewebe oder das Protozoon zu beziehen sind, von neuem aufgerollt.

Naturgemäß war es auch in diesem Jahre mein Bestreben, mir die für das Problem in erster Linie als entscheidend in Betracht kommenden Jugendstadien durch künstliche Infektion zu verschaffen. 1913 hatte ich ja bereits gezeigt, daß eine künstliche Infektion junger Stichlinge durch Verfütterung von Sporen möglich ist, wenn ich auch noch nicht zu einer experimentellen Beherrschung der Methode gelangt war. Auch in diesem Jahre, wo ich 1,5—3 cm lange frisch gefangene Stichlinge einige Wochen unter Infektionsbedingungen hielt, wurde zwar gelegentlich ein Auftreten von *Glugea*-Cysten beobachtet, das vielleicht auf die künstliche Infektion zu beziehen war. Aber das Auffinden ganz junger Stadien gelang nicht, wenigstens nicht beim Absuchen der Flossen am lebenden Objekt, auf welche Methode ich nach den Erfahrungen von 1913 um so mehr Hoffnung gesetzt hatte, als sich inzwischen meine diesbezügliche Technik durch die *Lymphocystis*-untersuchungen weiter verbessert hatte. Dagegen hatte ich jetzt einen entscheidenden Erfolg beim Zurückgreifen auf eine bereits 1912 konservierte Versuchsreihe, bei der durch künstliche Befruchtung im Laboratorium gewonnene Stichlinge teils schon kurz nach Rückbildung des Dottersackes zu einer Zeit, wo sie an Stelle der Rückenstacheln noch den kontinuierlichen Flossensaum besitzen, teils bald nach Beendigung der Metamorphose den Infektionsbedingungen ausgesetzt worden waren. Ich habe diese Versuchsreihe, bei der dem Plankton, mit dem die Fischchen gefüttert wurden, stets etwas Sporenemulsion beigemischt wurde, bereits 1913 beschrieben (S. 102—3) und damals schon angegeben, daß, während die schon in ganz jungem Alter gefütterten Stichlinge bereits nach einigen Tagen eingingen, bei dem einen der beiden Fischchen, die erst nach Beendigung der Metamorphose mit Sporen gefüttert worden waren, 3 Wochen nach Beginn des Versuches eine an der Kehlhaut sitzende *Glugea*-Cyste entdeckt wurde, die bei ihrem Auffinden bereits 300  $\mu$  im Durchmesser besaß. Ich habe nun alles, was von dieser Versuchsserie noch konserviert vorhanden war, auf Schnittserien durchmustert und glaube dabei jetzt einen vollen Erfolg im Auffinden der so lange vergeblich gesuchten Jugendstadien der Infektion erzielt zu haben.

Was zunächst den Stichling anbetrifft, von dem bereits 1913

eine Cyste der Kehlhaut von 300  $\mu$  Durchmesser beschrieben worden war, die, von einer dicken von langen „Sekundärschläuchen“ durchsetzten Plasmarinde umschlossen, einen noch sehr kleinen zentralen Sporenraum besaß, so wurden jetzt im Abdomen eine ganze Anzahl noch kleinerer Cysten aufgefunden, die sich teils mit Sicherheit als jüngere Entwicklungsstadien der Cysten von *Glugea anomala* dokumentierten, teils wenigstens eine Deutung in diesem Sinne wahrscheinlich machten. In die Gruppe der sicher zu *Glugea anomala* gehörigen Cysten gehört erstens eine in der Leibeshöhlenwand gelegene Sekundärcyste von  $330 \times 200 \mu$  Durchmesser, die ebenfalls in der zentralen Partie bereits Sporen besitzt, dem Rindenbefund nach aber noch etwas jünger ist als die Cyste der Kehlhaut, insofern hier nicht nur Sekundärschläuche, sondern auch noch Primärschläuche vorhanden sind. Zwei weitere in unmittelbarer Nachbarschaft dieser Cyste in der Cölonwand eingelagerte Cysten sind als Primärcysten zu bezeichnen, insofern sie bei einem Durchmesser von  $74 \times 25 \mu$ , bzw.  $63 \times 25 \mu$  von den Stadien der Sporenbildungsreihe erst lediglich Primärschläuche enthalten. Das gleiche gilt von einer der äußeren Wand des Ösophagus aufgelagerten kugligen Cyste von 41  $\mu$  sowie einer am Darm subserös entwickelten noch kleineren Cyste von nur  $38 \times 15 \mu$  Durchmesser. Diese vier Primärcysten bleiben in ihren Dimensionen gegenüber der 1913 beschriebenen eiförmigen Primärcyste von 80  $\mu$  Längsdurchmesser erheblich zurück. Sie stimmen mit ihr überein, insofern sie ebenfalls mit Sicherheit Primärschläuche der Microsporidie, wenn auch nicht in so schöner Erhaltung und Ausbildung wie dort, erkennen lassen. Sie unterscheiden sich aber von ihr in einem für unser Thema sehr wesentlichen Punkte. Während dort als Vorstufe der bläschenförmigen Kerne deutbare Gebilde nur schwer zu erkennen waren, sind hier bei Alkohol-Eisessigfixation in allen vier Cysten zwischen den Primärschläuchen klare bläschenförmige Kerne in Menge zu sehen, die völlig nach dem Typus von Metazoenkernen gebaut sind. Sie sind hier so reichlich und relativ leicht zu finden, daß sich der Schluß aufdrängt, daß sie in der mit FLEMMING'scher Flüssigkeit konservierten Primärcyste nicht nur durch „Überfixierung“ verschleiert, sondern dort auch in Rückbildung begriffen waren.

Die zweite Gruppe von kleinen Abdominalcysten dieses Falles, von denen man nur sagen kann, daß sie verdächtig sind in die Entwicklungsreihe der *anomala*-Cysten zu gehören, wird repräsentiert durch vier encystierte Plasmakörper von etwa 35—20  $\mu$  Durchmesser sowie ein kugliges Gebilde von 17  $\mu$  Durchmesser, die teils im



Bindegewebe der Mucosa des Magens und des Ösophagus teils subserös am Magen gelegen sind und ganz den Eindruck von kernreichen Riesenzellen machen. So sieht man auf dem in Fig. 1 Taf. 19 abgebildeten Durchschnitt im peripheren Plasmabezirk einen Kranz von dicht gelagerten bläschenförmigen Kernen getroffen, die ganz wie Kerne von Fischzellen gebaut sind, und nur links bei a in einem kleinen Schrumpfraum ein Gebilde, das vielleicht aber nur mit aller Vorsicht als Anschnitt eines Primärschlauches angesehen werden könnte. Auch die übrigen vier Cysten lassen mit aller Klarheit ähnlich angeordnete bläschenförmige Kerne vom Metazoenkern-typus erkennen, dagegen nur höchst unsicher Stellen, die als Anschnitte von Primärzellen oder Primärschläuchen der Microsporidie gedeutet werden können. Andererseits machen es Größe, Lagerung und Membranabsetzung recht wahrscheinlich, daß auch diese Gebilde in einer gewissen Beziehung zu *Glugea anomala* stehen, zumal Größe und Bau der Kerne völlig dem Typus der bläschenförmigen Kerne der vier oben beschriebenen vermöge gut getroffener Primärschläuche mit Sicherheit als Primärcysten von *Glugea anomala* erkannten Plasmakörper entspricht.

Eine wertvolle Ergänzung erfuhren diese Befunde durch eine Schnittserie von einem noch nicht metamorphosierten Stichling der gleichen Versuchsreihe, der 7 Tage nach Einleitung des Infektionsversuches als matt geworden ebenfalls mit Alkohol-Eisessig (9,5 Teile Alk. absol., 0,5 Teile Eisessig nach SCHUBERG) konserviert worden war. Hier fanden sich wohl an 150 erheblich kleinere Riesenzellen, die teils im Bindegewebe der Mucosa, teils der Subserosa von Magen und Darm verstreut liegen, teils der äußeren Cöломwand eingelagert sind. Sehe ich von den kleinsten Formen ab, die noch eine gesonderte Besprechung erfahren werden, so variiert ihr Umfang von etwa  $10 \times 8 \mu$  bis zu  $17 \times 17 \mu$ . Die Kerne dieser Riesenzellen<sup>1)</sup> zeigen genau den gleichen Bautypus und auch ungefähr die gleiche Größe wie in den Riesenzellen und Primärcysten des vorigen Falles. Nur die Kernzahl ist erheblich geringer. Es wird dies gut durch die in Fig. 2 gegebene Abbildung demonstriert, an der in Zelle a und b je drei bläschenförmige Kerne, in der bei zwei Einstellungen (c und d) abgebildeten dritten Zelle im ganzen acht Kerne zu erkennen sind.

<sup>1)</sup> Das Wort „Riesenzelle“ wird hier ganz in dem in der pathologischen Anatomie eingeführten Sinne als Bezeichnung vielkernig gewordener großen Zellen gebraucht.

Wenn man zahlreiche dieser Zellen durchmustert, gewinnt man den Eindruck, daß die Kerne in ihnen durch amitotische Durchschnürung an Zahl zunehmen. Die Hantelfigur des Nucleolus im Kern h (Zelle b) spricht dafür, daß dabei auch die Nucleolen sich durch Durchschnürung vermehren. Was nun für unser Thema von außerordentlicher Wichtigkeit ist, ist der Umstand, daß sich in jeder dieser offenbar zum Fisch gehörigen Riesenzellen 1—2 wohl durch Schrumpfung entstandene Hohlräume auffinden lassen, die ein in Vermehrung begriffenes Protozoon (p) enthalten. So liegt in dem Schrumpfraum der Zelle b ein vierkerniger Plasmakörper. In den beiden Vakuolen der Zelle a ist rechts eine Teilungsfigur mit vor kurzem erfolgter Durchschnürung der Tochterkerne abgebildet, links ist die Trennung der Tochterzellen schon vollendet. Kombiniert man die beiden Einstellungen c und d der dritten in Fig. 2 abgebildeten Zelle miteinander, so sieht man, daß hier in den beiden Vakuolen der ersten Teilung offenbar rasch eine zweite gefolgt ist, und zwar jedesmal so, daß die Achse der zweiten Teilung auf der der ersten senkrecht steht. Daran, daß hier ein parasitisches Protozoon von einer Fischriesenzelle umschlossen und in Sprossung begriffen ist, kann nach dem ganzen Habitus der vorgeführten Bilder nicht der geringste Zweifel sein. Es fragt sich nur, ob sich der Beweis erbringen läßt, daß der hier in Vermehrung begriffene Zellparasit wirklich ein Jugendstadium von *Glugea anomala* ist. Denn ähnlich sehen z. B. ja auch die intracellulären Entwicklungsstadien aus, die CAULLERY und MESNIL<sup>1)</sup> von der Fischhaplosporidie *Ichthyosporidium phymogenes* (Taf. XIII Fig. 118) abgebildet haben. Da ist nun zunächst wichtig, daß der Habitus der Protozoenkerne mit ihren etwas eckigen Formen und ihrer etwas dunkler als die Mitte erscheinenden Begrenzungslinie durchaus an das Bild erinnert, wie ich es von den Kernen der Sporenbildungsreihe von *Glugea anomala* 1913 auf Taf. VI z. B. in Fig. 17 und 19—22 bei übrigens noch stärkerer Vergrößerung dargestellt habe. Auch erinnert das in der rechten Vakuole von Zelle a dargestellte Bild einer noch nicht ganz durchgeführten Zellteilung, bei der sich die Tochterkerne vor kurzem getrennt haben, außerordentlich, namentlich auch bezüglich der Plasmakonzentrierung in der Gürtelzone, an Teilungsfiguren, wie ich sie damals in Fig. 23 Taf. VI dargestellt hatte, nur daß bei den damaligen HEIDENHAIN-Präparaten noch der Verbindungsfaden

<sup>1)</sup> CAULLERY et MESNIL: Recherches sur les Haplosporidies. Arch. de Zool. expér. T. 4 1905.

der Tochterkerne zu sehen war. Doch muß zugegeben werden, daß bei diesem Fisch, da die Einschlüsse dieser Riesenzellen noch alle ungefähr auf dem gleichen Entwicklungsstadium sind und sie noch in keiner Zelle das Stadium des eindeutig charakteristischen Primärschlauches erreicht haben, der zwingende Beweis der Zugehörigkeit zu *Glugea anomala* noch nicht geführt werden kann.

Diese Lücke in der Beweisführung wird nun aber in glücklichster Weise ausgefüllt durch einen weiteren Fisch der gleichen Versuchsserie, der 9 Tage nach Einleitung des Infektionsversuches konserviert ist und ebenfalls eine kolossale Zahl der fraglichen Riesenzellen in der Wand der Leibeshöhle bezw. der sie ausfüllenden Organe zeigt. Auf dem günstigsten Schnitt sind auf so engem Raume, das er in das Gesichtsfeld der starken Trockenlinse geht, 29 Riesenzellen in lockerer Zusammenlagerung nebeneinander getroffen. Es finden sich hier beisammen alle Größen der Riesenzellen von Elementen, die noch etwas kleiner sind als in dem eben beschriebenen Fall, bis zu etwa gleich großen (Fig. 3), aber auch erheblich größere wie die in Fig. 4 dargestellte Riesenzelle, die auf dem größten Durchschnitt  $41 \mu$  erreicht. Während nun in den kleinsten Zellen auch hier hauptsächlich Zwei- und Vierteilungen des Parasiten zu sehen sind, in den etwas größeren aber Plasmodien, die mehr Kerne einschließen (so sind in Fig. 3, Zelle a in dem Plasmodium p der oberen Vakuole fünf Kerne getroffen), finden sich in der  $41 \mu$  großen kugeligen Zelle der Fig. 4 typische Primär- und Sekundärschläuche, wie sie 1913 von mir genauer beschrieben, für *Glugea anomala* eindeutig charakteristisch sind. Die Schläuche sind teils im Längsschnitt (s, i, z), teils im Querschnitt ( $g_1, g_2$ ) getroffen. Einige der in den Schrumpfräumen des Plasmas gelegenen Parasitenstadien (a) stellen offenbar einkernige Amöboide dar, die sich von den zunächst entstandenen Plasmodien durch Aufteilung ableiten dürften (vgl. auch Fig. 3e) und die sich dann offenbar zu den Primärschläuchen strecken. Sie entsprechen den „Primärkernen“, die ich 1913 in der  $80\text{-}\mu$ -Cyste beschrieben hatte, samt ihren „Plasmaschalen“. Außer der in Fig. 4 abgebildeten großen Riesenzelle, deren Kernzahl sich nach der Schnittserie auf etwa 50 Kerne berechnen läßt, findet sich nun überdies in dem gleichen Fischchen in dem Bindegewebe nahe der Niere noch eine junge *Glugea anomala*-Cyste von  $61 \times 46 \mu$  Durchmesser, die dicht mit Primär- und Sekundärschläuchen erfüllt ist. Das heißt also: es ist die zwischen dem Befund des ersten und des zweiten Stichlings gesuchte Verbindung durch den dritten Fall aufs glücklichste hergestellt. Übrigens demonstrieren die in Fig. 3

abgebildeten Zellen, bei denen auch zwei Bindegewebszellen der Umgebung hinzugezeichnet sind, aufs schönste, daß die durch Sprossung in den Riesenzellen sich vermehrenden bläschenförmigen Kerne sowohl in der Größe der Einzelkerne als auch in der feineren Struktur auf diesem Stadium durchaus den Kernen des Fischbindegewebes (b) entsprechen. Daß an zahlreichen Kontrollserien festgestellt wurde, daß normalerweise keine derartigen Zellen in jungen Stichlingen vorkommen, braucht wohl kaum besonders betont zu werden. Wenn ich auch, wie noch genauer ausgeführt werden wird, z. Zt. noch nicht in der Lage bin, mit voller Sicherheit sagen zu können, was für eine Art von Fischzelle es ist, die hier unter dem Reiz des aufgenommenen Parasiten sich unter Kernvermehrung zu einer ins Kolossale wachsenden Riesenzelle aufbläht, daran, daß es eine Fischzelle ist, von der der Plasmakörper und die bläschenförmigen Kerne der *Glugea*-Cysten abgeleitet werden müssen, dürfte nach den hier dargelegten Befunden nicht mehr gezweifelt werden können.

Bei genauerem Nachsuchen konnten in dem zweiten der oben geschilderten Fälle auch noch jüngere Stadien, als sie in Fig. 2 dargestellt sind, in der Darmwand aufgefunden werden. Es sind dies die beiden in Fig. 5 abgebildeten Zellen, von denen die linke (Zelle a) erst einen Durchmesser von  $8 \times 6,6 \mu$  erreicht. Beide Zellen sind noch einkernig. In Zelle a hat der Kern eine ausgesprochen nierenförmige Gestalt. Ausdrücklich sei bemerkt, daß ein Vergleich mit den Nachbarschnitten der lückenlosen Schnittserie ergibt, daß es sich hier nicht etwa um Anschnitte größerer Zellen handelt. Jede von diesen einkernigen Zellen schließt in einem exzentrisch gelegenen Schrumpfraum ein Parasitenstadium ein, das ebenfalls noch einkernig ist. Man hat hier durchaus den Eindruck, als sei der Parasit von einem Phagocyten aufgenommen worden. Jedenfalls ist keinerlei Berechtigung gegeben, etwa hier der Protozoentheorie entsprechend die ganze Zelle als einen Parasiten aufzufassen, der einen vegetativen Kern und durch innere Knospung eine Mutterzelle der Sporenbildungsreihe entwickelt hätte. Beide Elemente, das siegelringartig angeordnete Plasma mit seinem bläschenförmigen Kern und die winzige davon umschlossene ovale Zelle mit ihrer kleinen Kernscheibe sehen grundverschieden aus und haben sich auch dem Fixationsmittel grundverschieden gegenüber verhalten, indem die innere Zelle sich von der äußeren unter deutlicher Schrumpfung zurückgezogen hat.

Sind nun irgendwelche Anhaltspunkte für die Beurteilung vorhanden, von was für Elementen des Fischgewebes diese phagocytenartigen Zellen abzuleiten sind? Dabei ist zunächst zu bemerken,

daß die einkernigen Phagocyten, wenn sie auch in ihren Dimensionen erheblich kleiner sind als die vorher beschriebenen Riesenzellen, doch bei diesem jungen Fisch, bei dem das Bindegewebe noch einen gallertgewebsartigen Charakter trägt, die Elemente des Bindegewebes sowohl in der Ausdehnung des Kernes wie des Plasmas noch ganz erheblich übertreffen. Übergänge zu normalen fixen Bindegewebszellen durch fortschreitende Hypertrophie der letzteren, wie ich sie bei der Lymphocystiskrankheit habe beobachten können, sind nun hier nirgends zu konstatieren. Auch ist festzuhalten, daß die einkernigen Phagocyten ebenso wie die Riesenzellen nicht ketten- und nesterweise wie die jungen Lymphocystiszellen zusammenliegen, sondern diffus verstreut im Bindegewebe angeordnet sind. Aus dem in Fig. 6 bei etwas schwächerer Vergrößerung gegebenen Übersichtsbild geht diese charakteristische Anordnung für die beiden Riesenzellen  $r_1$  und  $r_2$  deutlich hervor, von denen sich die eine innerhalb der Muscularis des Darmes, die andere außerhalb der Muskelschicht in der Subserosa befindet. Man kann hier auch deutlich den Größenunterschied zwischen den bläschenförmigen Kernen der Riesenzellen und den Kernen der fixen Bindegewebs- resp. Gallertgewebszellen beobachten. Nur ein Element gibt es, daß sich hier von dem übrigen Bindegewebe durch etwas größere Kerne und gleichfalls diffus verstreute Lage heraushebt, das sind Wanderzellen, von denen in dem Übersichtsbild (Fig. 6) 3 Stück bei a, b, c getroffen sind. Diese zur Gruppe der weißen Blutkörperchen gehörigen Wanderzellen sind es denn auch, die nach dem augenblicklichen Stande meiner Erfahrung am meisten als Ausgangspunkt für die Phagocyten und damit überhaupt als Mutterboden für die *Glugea*-Cysten in Betracht kommen. Um einen leichteren Vergleich in Bau und Größe mit den beiden in Fig. 5 abgebildeten einkernigen Phagocyten zu ermöglichen, sind in Fig. 7 bei der gleichen Vergrößerung zwei Leucocyten abgebildet, die einem Schnitt durch den Herzvorhof der gleichen Serie entnommen sind. Die linke Zelle (a) zeigt deutlich, daß auch unter den normalen Leucocyten des strömenden Blutes beim Stichling Zellen vorkommen, die wie der in Fig. 5 abgebildete Leucocyt. eine ausgesprochene Nierenform des Kernes aufweisen.

Nimmt man Zellen dieser Art als Ausgangspunkt für die Entwicklung der *Glugea*-Cysten an, so wäre zu schließen, daß die infizierte Zelle zunächst merklich im Plasma wie Kern hypertrophiert, wie ein Größenvergleich der Zellen von Fig. 6 und 7 ergibt. Die Hypertrophie des Plasmas geht dann kontinuierlich weiter, die Vergrößerung der Kernmasse tritt am Einzelkern aber jetzt weniger

hervor, weil fortgesetzt amitotische Kerndurchschnürungen stattfinden. So kommt es, daß in den in Fig. 3 abgebildeten Riesenzellen die Einzelkerne keinen größeren Umfang haben als die Kerne der in Anlage begriffenen Bindegewebshülle (b). Späterhin überflügeln allerdings, wie aus meinen 1913 gegebenen Figuren hervorgeht, die sprossenden Kerne der *Glugea*-Cysten an Ausdehnung die des umgebenden Bindegewebes erheblich. Immerhin bedingt es der Typus des Wachstums nach Art einer plasmodialen Riesenzelle, also des Wachstums unter fortgesetzter Kerndurchschnürung und Kernknospung, daß die Einzelkerne der infizierten Wachszelle hier niemals eine so gewaltige Größe erreichen als bei der Lymphocystiskrankheit, wo es sich um die kolossale Hypertrophie einkerniger oder höchstens zweikerniger Zellen handelt.

Ganz wie bei den Lymphocystiszellen kommt es nun offenbar auch hier vor, daß nicht alle infizierten Wirtszellen das Endstadium ihres riesigen Wachstums erreichen, sondern zum Teil schon früh degenerieren. Als eine Vorstufe hierzu dürfte wohl die in Fig. 8 abgebildete Zelle b aufzufassen sein, bei der die Vermehrung der Wirtskerne mit der Sprossung des Parasiten nicht gleichen Schritt gehalten hat. Während die Mikrosporidie links in zwei Tochterzellen zerfallen ist, rechts sogar ein vierkerniges Plasmodium gebildet hat, beträgt die Zahl der Wirtskerne nur zwei und diese beiden (w) sind größer und eigentümlich chromatinreicher als in den anderen Zellen, so daß man den Eindruck gewinnt, als wenn sich an ihnen ein Degenerationsprozeß anbahnt. Das Bild der daneben abgebildeten Zelle (a) ist aber vollends kaum anders zu deuten, als daß hier sämtliche Wirtskerne bereits degeneriert sind. Während der Parasit (p) hier noch nicht geschädigt aussieht und vier wohlerhaltene Kerne erkennen läßt, sind an Stelle der bläschenförmigen Wirtskerne hier nur Gruppen von Chromatinkörnchen (c) vorhanden, die zum Teil durch eine graue Grundsubstanz verbunden scheinen.

Diese Gruppen von Chromatinkörnchen gleichen nun aufs genaueste der 1913 auf Taf. V, Fig. 7 mit v bezeichneten Stelle der damals eingehend beschriebenen Primärcyste von 80  $\mu$  Durchmesser. Somit ergibt sich auch auf diesem Wege der bereits oben durch einen allgemeinen Vergleich mit den jetzt aufgefundenen Primärcysten gezogene Schluß, daß in dem damaligen Fall die bläschenförmigen Kerne zum Teil in Rückbildung begriffen waren. Bezüglich der ganz unregelmäßigen auf Taf. V meiner Arbeit von 1913 mit v bezeichneten Chromatinelemente gebe ich also nunmehr der Deutung von DUBOSCQ und DOFLEIN recht, auf deren Kritik ich

weiter unten aber noch genauer zurückkomme. Für die auf Taf. V, Fig. 10 mit w bezeichneten in graue Stränge eingelagerte Chromatinbrocken und die in der gleichen Figur mit r bezeichneten zackigen Chromatinbrocken, welche letztere damals von mir als Übergangsstadien zu Primärkernen aufgefaßt wurden<sup>1)</sup>, möchte ich dagegen doch glauben, daß es sich um Teile von bläschenförmigen Kernen handelt, die an und für sich einen besseren Erhaltungszustand aufwiesen, aber durch die starke Osmierung insbesondere auch in ihrer Abgrenzung gegen das Plasma verschleiert sind. Auffällig ist der ausgezeichnete Erhaltungszustand der Primärschläuche und der kugeligen noch nicht zu Schläuchen gestreckten Microsporidienzellen, die damals von mir als Primärkerne mit Plasmaschalen (siehe insbesondere Taf. V, Fig. 9z) beschrieben wurden. Diese ausgezeichnete Darstellung der Primärschläuche macht, wie mir scheint, meinen Irrtum hinreichend erklärlich, diesen damals jüngsten Fall für im ganzen normal entwickelt zu halten und ihm daher damals eine entscheidende Bedeutung für die Auffassung der *Glugea*-Cysten überhaupt zuzuschreiben. Vielleicht ist die Bemerkung nicht überflüssig, daß ich auch jetzt, wo ich den auf Taf. V dargestellten Fall ganz anders beurteile wie damals, bei einer Neuzeichnung dieser Präparate doch kein Detail zeichnerisch anders wiedergeben würde. Auf Grund einer genauen Revision zum Teil unter Neuauftärbung der Schnitte kann ich versichern, daß die Präparate in den Figuren von 1913 absolut objektiv naturgetreu wiedergegeben sind. Daß sich diese peinlich genaue und eingehende Darstellung jetzt als Wiedergabe einer bezüglich der Wirtskomponente nicht normalen Primärcyste herausgestellt hat, ist gewiß bedauerlich. Immerhin behält die genaue Wiedergabe der hier so prachtvoll entwickelten Primärschläuche ihren Wert und ich glaube nicht, daß mir ohne Kenntnis dieses Falles mit seinen so schön ausgebildeten Primärschläuchen, die nun in der vorliegenden Mitteilung durchgeführten Identifizierung noch jüngerer Stadien geglückt wäre.

Handelt es sich also bei dem damaligen Fall ebenso wie bei den beiden hier in Textfig. 8 dargestellten Riesenzellen um Fälle, bei denen die Wirtskomponente der Cysten wenigstens bezüglich der Kerne in deutlicher Rückbildung begriffen ist, während sich die Microsporidienstadien selbst auffällig gut erhalten haben, so

<sup>1)</sup> Dagegen habe ich nicht etwa damals die ganz unregelmäßigen Chromatinfragmente v als Übergang in Anspruch genommen, wie gegen Duboscq ausdrücklich festgestellt sei.

scheint, wie Fig. 1 demonstriert, auch das Umgekehrte vorkommen zu können: reichliche Entwicklung der Wirtskerne unter kümmerlicher Erhaltung der Parasitenstadien. In dem einen wie in dem anderen Falle wird wohl ein Weiterwachsen der Cyste nicht mehr stattfinden, das bei dieser zunächst wie eine Symbiose anmutenden wunderbaren Modifikation des Zellparasitismus vielmehr darauf eingestellt sein dürfte, daß sich die beiden Komponenten längere Zeit die Wage halten. Selbstverständlich wurden, nachdem wie soeben dargestellt, bei drei Fischen einer Versuchsserie junge Entwicklungsstadien von *Glugea*-Cysten entdeckt worden waren, auch noch der Rest des von dem gleichen Infektionsversuch vorhandenen Materials auf Schnitten untersucht. Ursprünglich waren es 20 Stichlinge gewesen. Elf waren während des Krieges durch Eintrocknen verloren worden. Zwei erwiesen sich als zur Beurteilung der fraglichen Verhältnisse nicht frisch genug konserviert, denn vom fünften Tage nach Einleitung des Infektionsversuches ab waren täglich einige Fische gestorben, so daß einige Exemplare nicht ganz frisch zur Konservierung kamen. Die noch übrigen vier Stichlinge erwiesen sich sämtlich als gleichfalls infiziert, zeigten jedoch den genauer beschriebenen ersten drei Fällen gegenüber nichts wesentlich Neues. Soweit war an allen sieben Stichlingen, die von dem Versuch überhaupt noch untersucht werden konnten, die Infektion festgestellt worden. Es ist somit sehr wahrscheinlich, daß der Versuch zum mindesten in einem großen Prozentsatz geglückt war. Ob das ein glücklicher Zufall gewesen, ob die Verwendung ganz junger Stichlinge von Bedeutung war oder ob der Erfolg dadurch herbeigeführt wurde, daß durch künstliche Befruchtung gewonnene Stichlinge verwandt wurden, die als im Laboratorium erzeugt der Infektion weniger Widerstand entgegengesetzten, läßt sich natürlich nur durch Wiederholung entsprechender Versuche ermitteln. Für nicht ausgeschlossen möchte ich es halten, daß das Absterben der Kultur, das am fünften Tage nach Ansetzen des Versuches einzusetzen begann und dazu führte, daß elf Tage nach Versuchsbeginn der letzte der noch nicht metamorphosierten Stichlinge als matt geworden konserviert werden mußte, vielleicht durch die so stark angegangene *Glugea*-Erkrankung bedingt war. Möglicherweise hat die Erkrankung bei starkem Auftreten in Jungfischen einen bösartigeren Charakter als später, wo im allgemeinen nur wenige ausgewachsene Cysten gefunden werden, die lediglich mechanisch schädlich zu werden scheinen. Ja man könnte denken, daß die älteren Fische mit den wenigen Cysten nur die Auslese jung infizierter Tiere darstellen, von denen zahl-



reiche der Erkrankung als Jungfische erlegen sind. Andererseits ist natürlich zu bedenken, daß im Freien wohl kaum so leicht eine solche Überschwemmung des Körpers mit Infektionsstoff stattfinden wird als unter den Bedingungen des Versuches.

Daß die Erkrankung auch unter natürlichen Verhältnissen bereits bei jungen Fischen einsetzt, wird durch Beobachtungen an jungen Stichlingen im Freien bestätigt. Es stimmt das auch gut mit meinen Erfahrungen an *Glugea hertwigi* aus dem Stint überein. Schon die jungen 3,5 cm langen Stinte, die in Lietzow auf Rügen im Juli gefangen werden, erweisen sich dort häufig infiziert. Die Prädilektionsstelle der Erkrankung beim Stint<sup>1)</sup> (neben Cysten der Bauchwand sehr häufig auch Leibeshöhlencysten) stimmt gut mit der Lage der jungen Cysten in dem Stichlingsinfektionsversuch überein. Der großen Menge der beim Stichling nach experimenteller Infektion beobachteten jungen Cysten entsprechen beim Stint die 1913 in Textfig. 3 und Fig. 1 Taf. IV abgebildeten Fälle mit einer großen Anzahl in der Leibeshöhle oder an ihrer Wand entwickelten Cysten. Ob *Glugea hertwigi* und *anomala* wirklich differente Arten sind, müßte nunmehr durch Infektionsversuche beim Stichling mit *hertwigi*-Sporen nachgeprüft werden. Der auffällige Unterschied im Bau der bläschenförmigen Kerne hat sich ja jetzt lediglich als ein Unterschied im Bau der Wirtskerne herausgestellt. Offenbar liegen hier ähnliche Verhältnisse vor wie bei der Lymphocystiserkrankung, wo sich ja auch die Lymphocystiszellen der Flunder im Kernbau wesentlich von denen des Kaulbarsches oder des Macropoden unterscheiden.

Als wichtiger Unterschied gegenüber dem Verhalten der hypertrophischen Ganglienzellen, die mit *Nosema lophii* infiziert sind, und der zu noch gewaltigeren Dimensionen heranwachsenden Lymphocystiszellen, die von einem als Einzelorganismus vielleicht ultravisiblen Virus befallen sind, ist für die mit *Glugea anomala* infizierten Fischzellen bereits hervorgehoben worden, daß hier nicht mit dem Anschwellen des Plasmas die Hypertrophie eines einzigen riesigen Kernes einhergeht, sondern von vornherein eine starke Vermehrung des Wirtskernes durch Knospung einsetzt. Unter den bisher beschriebenen Fällen von Hypertrophie von Wirtszellen unter dem Einfluß von Microsporidien gleicht der Befund von *Glugea anomala*

<sup>1)</sup> Im Herbst dieses Jahres fand ich die *Glugea hertwigi*-Infektion der Stinte auf Rügen so verbreitet, daß unter den zum Bestecken der Aalangel dienenden Tieren selten ein ganz cystenfreies Exemplar gefunden wurde. 1912 hatte ich die Infektion nur in 1—2 Proz. der Fälle beobachtet.

am meisten den Beobachtungen von MRÁZEK an Lymphocyten von oligochäten Würmern, oder den Befunden von KOBOTNEFF an befallenen Spermatoblasten der Bryozoe *Alcyonella fungosa*. In beiden Fällen nämlich kommt es zu amitotischer Vermehrung der Wirtskerne, die übrigens auch von SCHBÖDER bei der Infektion von Zellen des Oligochäten *Chaetogaster* durch eine *Thélohania*-Art beobachtet wurde.

Alles in allem erscheint mir der Umstand, daß auch hier wieder eine Fischzelle durch in sie eingedrungene Keime gezwungen wird, nicht mehr im Interesse des Fischkörpers, sondern nur noch zu Nutzen des Parasiten zu arbeiten und im Interesse seiner Ernährung zu riesiger Größe anzuschwellen, immer noch so wunderbar und von so großem allgemeinen biologischen Interesse, daß ich es nicht bedauere, erst alle Möglichkeiten erschöpft zu haben, die für die andere Auffassung sprachen, die in der ganzen Zelle ein Protozoon erblickte. Erst durch das Gewicht der neugefundenen Tatsachen habe ich mich zu der Auffassung der Cyste als hypertrophischer Zelle bekehrt und glaube, daß gerade der Umstand, daß ich früher Anhänger der anderen Deutung war, dafür sprechen wird, wie überzeugend die Präparate sind, die dieser Mitteilung zugrunde liegen.

Jeder, der meine Arbeit von 1913 genauer liest, wird sich davon überzeugen können, daß ich auch damals nicht für die Argumente taub war, die für die Wirtszellenauffassung sprachen. Erst nach sorgfältiger Erwägung der für die eine wie für die andere Auffassung sprechenden Momente war ich damals eben auf Grund des eigentümlichen Befundes der 80  $\mu$ -Cyste zu der Protozoenauffassung gelangt. Für dieses gegenseitige Abwägen hat DUBOSCQ (1918)<sup>1)</sup>, der überhaupt meine Arbeit nur flüchtig gelesen zu haben scheint, ein sehr geringes Verständnis gezeigt. Weil ich damals schließlich nicht zu dem ihm sympathischen und von ihm erwarteten Resultat gelangte, versteigt er sich zu der grotesken Unterstellung, es sähe beinahe so aus, als hätte ich mir mit dem Leser einen Scherz erlauben und ihn anführen wollen. Als Erwiderung möchte ich mich hier kurz mit der Feststellung begnügen, daß in der deutschen wissenschaftlichen Literatur wenigstens derlei Scherze nicht üblich sind und ich es auch für ausgeschlossen halte, daß ein deutscher Autor jemals einem Kollegen gegenüber auf eine so absurde Idee gekommen wäre. In eine sachliche Diskussion mit DUBOSCQ einzutreten, fällt mir des soeben charakterisierten Tones wegen, den

<sup>1)</sup> DUBOSCQ, O.: *Selysina perforans* DUB. Arch. Zool. expér. T. 58. H. 1 1918.

er gegen meine Untersuchungen anschlägt, schwer. Bei einem sonst so ernst zu nehmenden Forscher, wie es DUBOSCQ ist, kann ich mir denselben kaum anders als durch die Zeitgeschichte erklären (das betreffende Heft des Arch. de Zool. expér. ist Dezember 1918 erschienen). Dann aber kann ich auch darum schwer sachlich auf die Polemik von DUBOSCQ eingehen, weil er meine Arbeit von 1913 mit außerordentlicher Flüchtigkeit behandelt. So polemisiert er (l. c. p. 37) gegen eine Ansicht, die ich dort über das Verschmelzen von Kernen in den Cysten von *Myxobolus* ausgesprochen haben soll. Die Cysten dieser Myxosporidie werden aber in meiner Arbeit überhaupt nicht erwähnt, und selbst wenn es sich hier um einen Flüchtigkeitsfehler von DUBOSCQ handeln und statt *Myxobolus Glugea* heißen sollte, gäbe die Stelle bei DUBOSCQ für mich keinen Sinn, da ich nicht verstehen kann, auf welchen Punkt meiner Arbeit sie sich beziehen soll. Ferner spricht DUBOSCQ davon, ich hätte eine Verbindung zwischen der Reihe der vegetativen Kerne und der der Sporenentwicklungsstadien durch die berüchtigten Chromidien („les fameux chromidies“) herstellen wollen. Der Ausdruck „Chromidien“ kommt aber in meiner Arbeit überhaupt nicht vor. Ich habe lediglich von der Möglichkeit eines Übergangs der beiden Reihen durch eine Metamorphose der Primärkerne unter Auflockerung ihres kompakten Baues zu einzelnen Chromatinbrocken gesprochen, was mir denn doch etwas anderes zu sein scheint als die Abgabe staubförmigen Chromatins durch die Kernmembran (Chromidienbildung). Ausdrücklich möchte ich aber noch betonen, daß ich diesen Übergang, der so sehr den Zorn von DUBOSCQ erregt hat, lediglich hypothetisch ausgesprochen habe. Die betreffende Stelle meiner Arbeit von 1913 lautet (p. 112): „Das Hauptgewicht möchte ich hier jedoch weniger auf diesen Ableitungsmodus, der möglichst noch an jüngeren Primärstadien erhärtet werden müßte, als wie darauf legen usw.“

Auf die gleichfalls über das Maß einer objektiven Kritik hinausgehenden Äußerungen DÖFLEIN's etwas zu erwidern, die dieser in seiner 1916 erschienenen Auflage seines Lehrbuches der Protozoenkunde gegen meine *Glugea anomala*-Arbeit gerichtet hat, lag für mich nach meiner Rückkehr aus dem Kriege zunächst keinerlei Veranlassung mehr vor. Hatte doch NÖLLER bereits 1917 in seiner Publikation „Kritische Bemerkungen zur 4. Auflage von DÖFLEIN's Lehrbuch der Protozoenkunde“ (Arch. f. Protistenk. Bd. 37) hinreichend ausgeführt, wie sehr es DÖFLEIN hier an einer gerechten Beurteilung der Leistungen anderer Autoren hat fehlen lassen. Ebenso wie NÖLLER im einzelnen ungerechtfertigte abfällige Urteile

DOFLEIN's über SCHAUDINN, HARTMANN, PROWAZEK, NÖLLER, SWARCZEWSKY u. a. zurückweist, hat er hier insbesondere auch bereits gegen die Art und Weise scharf protestiert, in der in DOFLEIN's Microsporidienkapitel über meine *Glugea anomala*-Untersuchungen abgeurteilt wird, während dort gleichzeitig die *Nosema lophii*-Arbeit unberücksichtigt bleibt, in der ich 1911 DOFLEIN's eigene Angaben in wesentlichen Punkten hatte berichtigen müssen<sup>1)</sup>. Die betreffende Stelle in den Ausführungen von NÖLLER lautet im wesentlichen folgendermaßen: „Desgleichen wird bei *Nosema lophii* auf Grund von DOFLEIN's eigenen älteren Untersuchungen noch von Cysten und Pansporoblasten gesprochen; die gründlichen neueren Arbeiten von WEISSENBERG, die seine Auffassung völlig widerlegt haben, werden aber überhaupt nicht erwähnt. Dagegen wurde kurz vorher bei *Glugea anomala* die Auffassung WEISSENBERG's über die sog. somatischen Kerne mit DOFLEIN's beliebtem Hinweis auf ungenügende Präparate abgetan. „Eine erneute Untersuchung eines kritischen Beobachters an guten Präparaten müßte diese Vorgänge leicht klären“<sup>2)</sup>. Eine derartig billige Kritik gegenüber einer sorgfältigen, mit einwandfreier Technik ausgeführten Arbeit ist unerhört, selbst wenn man die Auffassung des Verf. (und darin stimme ich DOFLEIN zu) nicht für richtig hält. Aber nicht ungenügende Präparate und mangelnde Kritik sind an dessen Auffassung schuld, sondern das Fehlen jüngster Stadien macht eine einwandfreie Deutung vorderhand überhaupt unmöglich.“

Diesen treffenden Ausführungen NÖLLER's hätte ich meinerseits bisher kaum etwas hinzuzufügen gehabt, außer vielleicht den Hinweis, daß aus keiner Publikation DOFLEIN's hervorgeht, daß er eigene praktische Erfahrungen über das strittige Objekt besitzt. Nachdem aber nunmehr neue Tatsachen über die Entwicklung von *Glugea anomala* aufgefunden sind, glaube ich es allerdings nicht vermeiden zu können, noch einmal selbst auf die unerquickliche Angelegenheit zurückkommen zu müssen. Es wird dabei meine Aufgabe sein, möglichst rein sachlich zu zeigen, daß auch der Weg, den die Forschung nunmehr genommen hat, nicht die Art und Weise der DOFLEIN'schen Kritik nachträglich in besserem Lichte erscheinen lassen kann.

<sup>1)</sup> Es ist vielleicht nicht ganz überflüssig, hier ausdrücklich darauf hinzuweisen, daß ich Irrtümer in der Beschreibung bzw. Deutung DOFLEIN's dort lediglich in dem rein sachlichen Ton besprochen habe, wie ich ihn für wissenschaftliche Kontroversen für allein angebracht halte.

<sup>2)</sup> Von NÖLLER in Anführungsstriche gesetztes Citat aus DOFLEIN.

Ausdrücklich wurde von mir selbst oben zugegeben, daß in der 80  $\mu$ -Cyste von 1913 offenbar in der Tat zum Teil Degenerationen der bläschenförmigen Kerne eingetreten waren. Allerdings war DOPLEIN dann aber nur für diesen einen speziellen Fall im Recht, von Degenerationsbildern von Metazoenkernen zu sprechen. Aber auch hier handelte es sich nicht, wie es nach DOPLEIN's Worten erscheinen könnte, um nicht hinreichend frisch konserviertes oder sonst fehlerhaft behandeltes Material, sondern um erstklassige Konservierung eines in bezug auf die Wirtszellenkomponente nicht ganz normalen Entwicklungsstadiums, das gleichzeitig die Microsporidienschläuche in so schöner Ausbildung und Erhaltung zeigt wie kein zweites meiner Präparate.

Ferner wurde von mir bereits oben darauf aufmerksam gemacht, daß meine Präparate von 1913 insofern zu wünschen übrig ließen, als sie durch die starke Osmiumwirkung in den jungen Cysten das Bild der bläschenförmigen Kerne etwas verschleiert zeigten. Immerhin ist es offenbar gerade die starke Osmierung gewesen, die die echten Microsporidienstadien hier so vortrefflich zur Darstellung gebracht hat<sup>1)</sup>. Das Unverantwortliche in DOPLEIN's Bemerkung liegt demnach darin, daß er eine in dem einen oder anderen speziellen Punkt vielleicht berechnete Beanstandung in eine Form kleidet, die meine Präparate namentlich dem der Sache etwas ferner stehenden Leser gegenüber generell als „ungenügend“ erscheinen lassen müssen<sup>2)</sup>. Nun, ich glaube es ruhig dem Urteil der weiteren Forschung überlassen zu können, ob Schnitte dieses Prädikat verdienen, die zum mindesten bezüglich der Schizogonie- und Sporogoniestadien fraglos<sup>3)</sup> mehr gezeigt haben als die aller meiner Vorgänger (THÉLOHAN, STEMPELL, AWERINZEW und FERMOR), Präparate, die es weiterhin zum erstenmal ermöglicht haben, die Klippe

<sup>1)</sup> Ein Vergleich der damals abgebildeten Primär- und Sekundärschläuche, die nicht die geringste Schrumpfung aufwiesen, mit den hier dargestellten frühen Entwicklungsstadien in ihren deutlichen Schrumpfräumen zeigt klar, um wieviel besser damals die Präparate in dieser Hinsicht konserviert waren. Offenbar ist es eben bei dem verschiedenen Verhalten von Parasit und Wirtszelle äußerst schwierig, die Parasiten- und die Wirtskomponente der Cyste gleichzeitig gut zur Darstellung zu bringen.

<sup>2)</sup> Die Stelle lautet bei DOPLEIN wörtlich: „Dessen offenbar nach ungenügenden Präparaten ausgeführten Abbildungen scheinen aber eher das Gegenteil dessen, was der Autor für richtig hält, zu beweisen.“ Übrigens hat DOPLEIN die auf dem Zoologenkongreß in Monaco 1913 gegebene Gelegenheit, die Präparate selber kennen zu lernen, unbenutzt vorübergehen lassen.

<sup>3)</sup> Vgl. hierzu die Besprechung meiner Arbeit in dem Lehrbuch der pathogenen Protozoen von HARTMANN-SCHILLING (1917).

zu vermeiden, an der alle neueren Untersuchungen bisher gescheitert sind, nämlich an der Schwierigkeit, die großen bläschenförmigen Kerne gegen Stadien der Sporenbildungsreihe abgrenzen zu können, Präparate endlich, die allein den Weg zur Erkennung der Jugendstadien gebahnt haben, durch die es nunmehr möglich gewesen ist, das Problem im wesentlichen aufzuklären.

Denn ganz so einfach, wie es sich DOFLEIN vorgestellt hat, ist es denn doch nicht gewesen, die strittigen Verhältnisse zu klären. An den makrostopisch erkennbaren Cysten des gewöhnlichen Materials war das Problem überhaupt nicht zu lösen. Es bedurfte dazu, wie HARTMANN und NÖLLER sehr richtig hervorgehoben haben, eben jüngster Stadien, die erst durch das Glücken einer Reihe von Infektionsversuchen beschafft werden mußten. Auch möchte ich die durch meine Lymphocystisstudien erhaltene Übung im Erkennen pathologischer Prozesse, die sich im Fischbindegewebe abspielen, für die Entdeckung der Jugendstadien der *Glugea*-Cysten nicht gering einschätzen. Schließlich war es mir nur dadurch möglich die fraglichen Zellen als die gesuchten Jugendstadien zu erkennen, weil durch die von DOFLEIN so absprechend beurteilten Präparate von 1913 (Primär- und Sekundärschläuche) die Brücke zu den sporenerfüllten Cysten geschlagen war.

Wenn nun auch schließlich die Entscheidung zuungunsten der Protozoontheorie gefallen ist, im Speziellen hat DOFLEIN mit seiner Auffassung des Cysteninhalts doch keineswegs recht behalten. Weit davon entfernt, daß die Cyste sich als „eine eingekapselte Zone diffuser Infiltration“ herausgestellt hat, in der „mit allerhand Stadien des Parasiten hypertrophische Zellen des Wirtes vereinigt“ wären, ist dieselbe vielmehr jetzt mit Sicherheit auf eine einzige unter Kernvermehrung herangewachsene Wirtszelle zurückgeführt worden. Es handelt sich hier nicht etwa um einen Wortstreit. Denn DOFLEIN hat in seiner Myxo- und Microsporidienarbeit 1898 den Ausdruck diffuse Infiltration ausdrücklich dahin definiert, daß er darunter die dichte Aufeinanderfolge von Wirtszellen und intercellulären Parasiten im Schnitt versteht. Auch in seinem Lehrbuch hält er an dieser Definition ausdrücklich fest, wie aus folgenden Sätzen hervorgeht, die seiner allgemeinen Einleitung zu den Cnidosporidien entnommen sind. „Unter diffuser Infiltration versteht man einen intercellulären Parasitismus.<sup>1)</sup> Man findet bei demselben die Zellen des Wirtsgewebes auseinander gedrängt und die Lücken mit den Parasiten ausgefüllt, so daß

<sup>1)</sup> Von DOFLEIN selbst gesperrt gedruckt.

auf Schnitten Zellen und Zellstränge des Wirts mit Einzelindividuen des Parasiten und Nestern von solchen bunt durcheinander gewürfelt sind.“ Die oben beschriebenen Jugendstadien aber zeigen klar, daß es sich hier vielmehr um einen auch schon auf diesem Stadium typisch intracellulären Parasiten handelt, der seine einzige Wirtszelle zu mächtigem Wachstum und Kernvermehrung reizt. Die Verhältnisse liegen hier also ganz ähnlich wie bei *Myzocystis* nach MRÁZEK und *Nosema bryozoides* (KOBOTNEFF).

Übereinstimmen tue ich mit DOFLEIN nur darin, daß auch ich nunmehr meine, daß die Entwicklung der Microsporidie ziemlich weitgehend an die von *Nosema*-Arten erinnert. Allerdings ist als Besonderheit des Stichlingsparasiten festzuhalten, daß hier die vielkernigen Schläuche und Ballen nicht direkt in Sporoblasten zerfallen, sondern zunächst in „Vakuolenzellen“, von denen sich jede dann in zwei Sporoblasten teilt.

### Zusammenfassung.

Fasse ich die in dieser Mitteilung enthaltenen Resultate kurz zusammen, so hat sich also ergeben, daß ich für eine definitive Entscheidung der Streitfrage, ob in den *Glugea anomala*-Cysten der Plasmakörper mit seinen großen bläschenförmigen Kernen vom Wirtsgewebe abzuleiten oder auf das Protozoon selbst zu beziehen ist, 1913 insofern von vornherein kein günstiges Material hatte als meine damaligen Präparate in den stark osmierten jüngeren, Cysten das Bild der bläschenförmigen Kerne mehr oder minder verschleiert zeigten. Auch hat der damals jüngste Fall — eine 80- $\mu$ -Cyste —, auf die hin hauptsächlich ich mich damals zugunsten der Protozoentheorie ausgesprochen habe, sich jetzt als eine Cyste herausgestellt, in der abnormerweise die Wirtskernkomponente in Rückbildung begriffen war. Ein an ganz jungen Stichlingen vortrefflich geglückter Infektionsversuch hat mir nunmehr ein reiches Material von mehreren Hunderten von jungen und jüngsten Entwicklungsstadien von *Glugea*-Cysten (bis zu einer Größe von  $8 \times 6,6 \mu$  herab) verschafft, an dem dieselben sich Schritt für Schritt auf vielkernige Riesenzellen des Fisches und diese wieder auf einkernige phagocytenartige Zellen zurückführen lassen, in die ein Microsporidienkeim eingedrungen ist. An der Wirtsgewebsableitung des Plasmakörpers und der bläschenförmigen Kerne der *Glugea*-Cysten kann nun nicht mehr gezweifelt werden. Aufgabe künftiger Forschung wird es sein, die Art der phagocytenartigen verstreut

im Bindegewebe auftretenden Fischzellen, die somit den Mutterboden für die *Glugea*-Cysten abgeben, genauer zu eruieren. Zur Zeit haben sich gewisse Anhaltspunkte dafür ergeben, daß sie zur Gruppe leucocytenartiger Wanderzellen im Bindegewebe gehören.

### Tafelerklärung.

#### Tafel 19.

Sämtliche abgebildeten Präparate sind mit Alkohol-Eisessig nach SCHUBERG (Alk. abs. 9,5 Teile, Eisessig 0,5 Teile) fixiert. Die in Fig. 1, 2 a, 6, 8 dargestellten Präparate sind mit DELAFIELD-Hämatoxylin, die übrigen nach HEIDENHAIN gefärbt.

Fig. 1. Schnitt durch einen encystierten Plasmakörper (Riesenzelle) aus der Ösophaguswand eines jungen, 3 Wochen unter Infektionsbedingungen gehaltenen Stichlings. m Cystenmembran, von der sich das Plasma zum Teil durch Schrumpfung zurückgezogen hat. a Fraglicher Anschnitt einer Microsporidienzelle in einem Schrumpfraum gelegen. Vergr. 1500:1.

Fig. 2. Riesenzellen aus einem 7 Tage unter Infektionsbedingungen gehaltenen, noch nicht metamorphosierten Stichling. In den Zellen a und b je drei bläschenförmige Kerne (w) getroffen. Kern h mit hantelförmiger Durchschnürung des Nucleolus. p in Schrumpfräumen gelegene Parasiten auf dem Zwei- und Viertheilungsstadium. c, d Eine dritte Zelle bei zwei verschiedenen Einstellungen. Vergr. 1500:1.

Fig. 3. Riesenzellen aus einem 9 Tage unter Infektionsbedingungen gehaltenen, noch nicht metamorphosierten Stichling. In Zelle a bei p ein Plasmodium getroffen, von dem fünf Kerne in die Schnittebene gefallen sind. e Einkernige Amöboide des Parasiten w Bläschenförmige Kerne der Riesenzellen. b Den Cysten angelagerte Bindegewebskerne. Vergr. 1500:1.

Fig. 4. Primärcyste von *Glugea anomala* (41  $\mu$  Durchmesser) aus dem gleichen Stichling wie die in Fig. 3 abgebildeten Riesenzellen. w Bläschenförmiger Kern in Einschnürung. s Vierkerniger Sekundärschlauch. i Einkerniger, z zweikerniger Primärschlauch. g<sub>1</sub>, g<sub>2</sub> Querschnitte durch Primärschläuche (in g<sub>1</sub> Kern nicht getroffen). a Einkerniges Amöboid. Vergr. 1500:1.

Fig. 5. Zwei einkernige, relativ zum normalen Gewebe große Zellen aus dem Bindegewebe der Darmwand des 7 Tage unter Infektionsbedingungen gehaltenen jungen Stichlings, die je einen einkernigen Parasiten (p) einschließen. Der Wirtskern w in Zelle a ausgesprochen nierenförmig. Dimensionen von Zelle a 8×6,6  $\mu$ . Vergr. 1500:1.

Fig. 6. Durchschnitt durch die Darmwand des 7 Tage unter Infektionsbedingungen gehaltenen Stichlings. e Darmepithel, m Muscularis. r<sub>1</sub> Riesenzelle, die zwei Parasitenkeime einschließt, im Bindegewebe der Mucosa gelegen. r<sub>2</sub> Riesenzelle in der Subserosa getroffen. a, b, c Wanderzellen. g Blutgefäß. Vergr. 1025:1.

Fig. 7. Zwei Leucocyten aus dem Herzvorhof des gleichen Stichlings. Zelle a mit ausgesprochen nierenförmigem Kern. Vergr. 1500:1.

Fig. 8. Riesenzellen aus dem 7 Tage unter Infektionsbedingungen gehaltenen Stichling mit in Degeneration begriffenen Wirtskernen. In Zelle b sind dieselben (w) auffällig chromatinreich, in Zelle a zu Gruppen von Chromatinkörnchen (c) zerfallen. Vergr. 1500:1.



*Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

**Die verwandtschaftlichen Beziehungen  
der Cystoflagellaten zu den Dinoflagellaten.**  
Zugleich ein Referat über KOROID's neue *Noctiluca*-Arbeit (1920).

Von

Dr. phil. nat. et med. **Andre Pratje**,  
Assistent am Zoologischen Institut der Universität Breslau.

(Hierzu 8 Textfiguren.)

Über die systematische Stellung der kleinen Ordnung der Cystoflagellaten, welche nur ganz wenige Gattungen mit ebensowenig Arten umfaßt, ist schon viel geschrieben worden. Man suchte verwandtschaftliche Beziehungen zu anderen Tiergruppen, zu anderen Protozoenformen nachzuweisen, besonders für *Noctiluca*, die sowohl wegen ihres Leuchtvermögens, als auch wegen verschiedener Eigentümlichkeiten ihres Baues und wegen ihrer für ein Protozoon erheblichen Größe schon seit alter Zeit das Interesse der Zoologen wachgerufen hatte.

Die älteren Autoren im 18. und im Anfang des 19. Jahrhunderts sahen in der *Noctiluca* kleine Medusen, so vor allem EHRENBURG und MACARTNEY, welcher sie unter dem Namen *Medusa scintillans* beschreibt. VAN BENEDEN, VERHAEGHE und QUATREFAGES rechneten die *Noctiluca* zu den Sarkodetieren oder Rhizopoden, während in vielen zusammenfassenden Darstellungen die *Noctiluca* unter den Infusionstierchen aufgezählt wurde. Dabei muß man jedoch bedenken, daß man in jenen Zeiten teilweise unter Sarkode- und Infusionstierchen überhaupt alle Protozoen, bzw. sogar Protisten verstand.

ROBIN (1879, p. 536) stellt die *Noctiluca* zu den tentakeltragenden Infusorien zusammen mit den Suctorien, indem er sie mit *Ophryodendron* vergleicht.

ALLMAN (1872, p. 330 f.) war der erste, welcher die Vermutung aussprach, daß *Noctiluca* mit den Peridineen verwandt sei, und das merkwürdigerweise, obwohl er eine mit festem Panzer versehene Form, „*Peridinea uberrima* ALLMAN“ zum Vergleich heranzieht, von der er sich noch dazu eine ganz falsche Vorstellung machte, indem er beobachtet zu haben glaubte, daß sie an der ganzen Körperoberfläche mit kleinen Cilien bedeckt sei. Beide besäßen ein inneres Protoplasma mit Kern, das von einer festen strukturlosen Hülle umgeben sei. Beide vermehrten sich durch Querteilung, welcher eine Kernteilung vorausgehe. Alles sind sehr allgemeine Gesichtspunkte, von denen höchstens der Vergleich der Längsfurchen Berechtigung besitzt.

CARUS (1863, p. 567—68) schafft für die *Noctiluca* als einzige Gattung eine besondere Klasse unter den Protozoen, die „Myxocystodea“.

Seinem Beispiel folgte HÆCKEL (1866, p. XXVI f.), indem er die „Noctilucae“ als selbständigen Stamm des Protistenreiches aufstellt, da man eine Verwandtschaft der *Noctiluca* mit anderen Organismen nicht mit Sicherheit ermitteln könne, einige stellten sie zu den Rhizopoden, andere zu den Infusorien, mit dem gleichen Recht könne man sie auch in die Reihe der Diatomeen stellen.

1873 (p. 377, 383) stellt HÆCKEL die *Noctiluca* zu den Flagellaten, indem er als dritte Ordnung der Flagellaten die Cystoflagellaten aufstellt, ohne nähere Begründung dafür.

CIENKOWSKI (1873, p. 59) sagt, daß die *Noctiluca* wegen der Fadengeißel und der Zoosporen mit Geißeln in die Klasse der Flagellaten zu stellen sei, wo sie eine besondere Gruppe repräsentiere.

STEIN (1878, p. 71 f. u. 149 f.) faßt die Noctilucen als Flagellaten auf, mit zwei sehr ungleichen Geißeln, wobei er als zweite Geißel den Tentakel betrachtet. Sie seien verwandt mit den Scytomonadinen (*Anisonema* DJJ.), welche ebenfalls eine derbe Körperbedeckung, Längsteilung und Encystierung besäßen, Argumente, die sehr allgemein und zum Teil sogar falsch sind. Die rote Färbung und das Leuchtvermögen zeigten Ähnlichkeiten mit *Peridineum sanguineum* und bewiesen das nahe Verwandtschaftsband zwischen den Noctilucen und den Peridineen, welche beide zu den Flagellaten gehörten.

1883 (p. 6 f. u. 26—28) gibt er dieser Anschauung dadurch Ausdruck, daß er *Noctiluca* zusammen mit zwei typischen Peridineen *Ptychodiscus* und *Pyrophacus* STEIN in die Familie der Noctiluciden

unter seine arthrodelen Flagellaten (= Dinoflagellaten) einreihet. *Ptychodiscus* und *Pyrophacus* weisen aber in Wirklichkeit keinerlei nähere Beziehung zu *Noctiluca* auf.

KENT (1880—81, p. 396—401) hält die von HAECKEL eingeführte Sonderstellung der Cystoflagellaten nicht für gerechtfertigt und stellt sie als Familie „Noctilucidae“ in seine Ordnung der „Flagellata eustomata“ zwischen die Eugleniden und Chrysomonaden. Der Tentakel der *Noctiluca* sei vielleicht mit der Schleppgeißel von *Anisonema* zu vergleichen und *Noctiluca* würde dann zu den zwei-geißeligen echten Flagellaten gehören. Vielleicht bestehe auch eine Verwandtschaft mit den pelagischen Peridineen, besonders mit *Gymnodinium*, welche auch zu leuchten vermöchten.

BERGH (1882, p. 272 f.) betrachtet die Flagellaten als Ausgangsgruppe aller Protozoen, aus welcher sich nach verschiedenen Seiten divergierend die Noctilucen, die Rhizopoden, die Dinoflagellaten und durch diese die peritrichen Infusorien phylogenetisch entwickelt hätten. Daß die Noctilucen von echten Flagellaten abstammten, sei durch ihren Bau und ihre Entwicklung höchst wahrscheinlich gemacht.

POUCHET (1882) fielen die großen Ähnlichkeiten zwischen den großen *Peridinium*-Formen (*Ceratium* = *Peridinium divergens*) und der *Noctiluca* auf: die Geißel, die widerstandsfähige, manchmal netzartige Hülle, die rote Färbung des Protoplasmas mit Kern und gelben Öltröpfchen von derselben Größe und Farbe. Kleine *Noctiluca*-Individuen, welche er am Boden der Gläser fand und welche drei Hervorragungen der Hörner besaßen, hält er direkt für *Peridinium*-artige Stadien, die er als Entwicklungsstadien der *Noctiluca* ansieht. Offenbar hat POUCHET hier beschädigte Individuen vor sich gehabt, welche die äußere Hülle abgeworfen hatten („Regenerationsstadien“), bei denen das Staborgan über die Oberfläche des Körpers hervortrat (vgl. PRATJE 1921, p. 7).

1883 (p. 437) erwähnt er außer den genannten Übereinstimmungen noch das bei *Peridinium* und *Noctiluca* vorkommende Leuchtvermögen, das Vorhandensein einer großen Vakuole, eine Torsion des Körpers und eine hervorragende Lippe. Hier gibt er auch Textabbildungen der Stadien, welche so große Ähnlichkeit mit Peridineen haben sollen. Aus diesen Bildern geht deutlich hervor, daß es sich um Individuen handelt, welche verletzt sind und ihre äußere Hülle abgeworfen haben, was POUCHET sogar selbst einmal beobachtet hat. Auch die übrigen Vergleichsmomente beweisen eigentlich nicht eine nähere Verwandtschaft mit *Noctiluca*, worauf bereits BÜTSCHLI (1885 a) hingewiesen hat.

1885 (p. 71—79) schneidet POUCHET die Frage der Verwandtschaft der *Noctiluca* mit den Peridineen von neuem an und zieht zum Vergleich jetzt weniger die gepanzerten *Peridinium*-Formen heran, als vielmehr zwei *Gymnodinium*-Arten, *G. gracile* und *G. pseudonociluca*, welch letztere Form sogar in gewissen Stadien einen tentakelartigen Anhang aufweist. Ihnen schließt er ohne weiteres die *Noctiluca* an, die er sogar als (*Gymnodinium Noctiluca?*) bezeichnet. *G. pseudonociluca* hält er möglicherweise für den Jugendzustand einer Cystoflagellate.

1892 (p. 143—150) gibt POUCHET noch eine ausführlichere Schilderung von *Gymnodinium pseudonociluca* und führt den Vergleich mit *Noctiluca* weiter aus.

BÜTSCHLI (1885 a, p. 562—573) hat die „Beziehung der Cilioflagellaten (der alte Name für Dinoflagellaten, PRATJE) zu *Noctiluca*“ in einem besonderen Artikel ausführlich erörtert. Er bespricht zunächst die ältere Literatur und lehnt deren Begründung der Zugehörigkeit der *Noctiluca* zu den Peridineen ab, um dann eine eigene neue Begründung zu geben. Eine Hülle, welche der der Cilioflagellaten vergleichbar sei, sei nicht vorhanden, sondern nur eine dünne Plasmanschicht. Ich habe in meiner *Noctiluca*-Arbeit (1921, p. 5) ausführlich erörtert, daß doch eine deutliche Membran vorhanden ist, also BÜTSCHLI'S Widerlegung von STEIN nicht voll berechtigt ist. Ebenso steht es mit seiner Auffassung des Staborgans; wobei er allerdings recht hat, daß das, was STEIN bei *Pyrophacus* und *Ptychodiscus* beschreibt, etwas wesentlich anderes ist. Das Wichtigste von BÜTSCHLI'S neuer Begründung ist, daß er zum erstenmal darauf hinweist, daß die Schwärmer der *Noctiluca* in ihrem Bau eine Anzahl Dinoflagellaten-Charaktere erkennen lassen. Sie bewegen sich mit nach hinten gerichteter Geißel. Der Kopfteil ist vom Rumpfteil durch eine Art Querfurche getrennt. In dem von CIENKOWSKI als „Stachel“ beschriebenen Gebilde der Schwärmer glaubt BÜTSCHLI die Längsfurche der Dinoflagellaten wiederzufinden. Die Insertion der Längsgeißel befindet sich an der Vereinigungsstelle der beiden Furchen. Den nur von CIENKOWSKI beschriebenen dickeren fadenförmigen Anhang der Schwärmer deutet BÜTSCHLI als jungen Tentakel und vergleicht ihn mit der Quergeißel der Dinoflagellaten. Ich (1921, p. 70) habe Schwärmer mit derartigem Anhängsel niemals beobachtet. Beim ausgewachsenen Tier vergleicht BÜTSCHLI die Einsenkung, die zum Cytostom führt, und das Staborgan zusammen mit der Längsfurche der Dinoflagellaten, und deren beide Geißeln mit dem Tentakel und der Fadengeißel der *Noctiluca*. Nach unseren heutigen An-

schauungen kann man sicher nicht den Tentakel mit den fadenförmigen Geißeln der Flagellaten homologisieren.

Weiter versucht BÜTSCHLI den Bau der Schwärmer mit der ausgebildeten *Noctiluca* in Verbindung zu setzen. Der Vorderteil des sog. „Stachels“ werde zur Einsenkung am Cytostom, während der hintere Teil sich zum Staborgan umbilde. Die Längsgeißel des Schwärmers werde zur kleinen Fadengeißel vor dem Cytostom und das cylindrische Anhängsel zum Tentakel. Daß eine derartige Identifizierung der einzelnen Organellen vorläufig noch reine Spekulationen darstellen, habe ich schon früher (1921, p. 72 f.) besprochen. Vor allem ist die Längsgeißel des Schwärmers über doppelt so lang als die Fadengeißel des ausgebildeten Tieres, und der cylinderförmige Anhang der Schwärmer ist erst in drei Fällen beobachtet worden. BÜTSCHLI bezeichnet allerdings selbst seine Betrachtungen als „Spekulationen“. Das Wesentlichste von BÜTSCHLI's Arbeit ist der Vergleich der Schwärmer der *Noctiluca* mit den Dinoflagellaten.

In seiner zusammenfassenden Darstellung der Cystoflagellaten in BRONN's Klassen und Ordnungen des Tierreichs (1885 b, p. 1080—84) gibt er eine kurze Darstellung der in seiner eben genannten Arbeit enthaltenen Betrachtungen. Er weist noch auf die Ähnlichkeit von *Amphidinium lacustre* mit den Schwärmern der *Noctiluca* hin, lehnt aber trotzdem eine Unterordnung der Cystoflagellaten unter die Dinoflagellaten ab.

CALKINS (1899, p. 738 ff.) erörtert ausführlich die Beziehungen des Kernes der *Noctiluca* zu dem Kern anderer Protozoen und Metazoen, ohne aber daraus bestimmte Schlüsse auf die Verwandtschaft der *Noctiluca* zu ziehen.

DOFLEIN (1900, p. 29 f.) vergleicht die Kernteilung der *Noctiluca* mit derjenigen, welche LAUTERBORN bei *Ceratium hirundinella* beschrieben hat. Er warnt aber vor der Aufstellung von Stammbäumen der Kernteilung.

In den ersten Auflagen seines Lehrbuches der Protozoenkunde stellt DOFLEIN die Cystoflagellaten als dritte Unterklasse der Flagellaten neben die echten Flagellaten und die Dinoflagellaten, wie es HAECKEL 1868 zum erstenmal getan hatte.

In der letzten (4.) Auflage (1916, p. 398, 633 f.) führt DOFLEIN eine neue Einteilung der Flagellaten ein, welche er nunmehr in die zwei Unterklassen der Phytomastiginen und Zoomastiginen einteilt; hierdurch erhält er im allgemeinen wohlumschriebene Gruppen, aber Dinoflagellaten und Cystoflagellaten werden weit voneinander getrennt, indem die ersteren zu den Phytomastiginen, die letzteren

zu den Zoomastiginen gehören. Die systematische Stellung der Cystoflagellaten sei noch nicht klar, für die Verwandtschaft mit den Dinoflagellaten lägen vorläufig keine einleuchtenden Beweise vor und die nähere Erörterung der Verwandtschaftsverhältnisse würde erst möglich sein, wenn der Bau und die Fortpflanzungsweise dieser Organismen näher erforscht sei.

BORGERT (1907, p. 435) beschreibt einige neue skelettlose Radiolariengattungen, von denen besonders *Lobocella* und *Globicella* durch die Art ihrer Protoplastenteilung an die Cystoflagellaten *Noctiluca* und *Leptodiscus* erinnern sollen. Die Hauptmasse des Protoplasmas ist um den nahe der Körperwand gelegenen Kern konzentriert, während sich im übrigen ein peripheres feines Netzwerk von Protoplasmafäden ausgebildet findet. Ich glaube jedoch, daß diese Ähnlichkeiten nur auf die planktonische Lebensweise zurückzuführen und für die Verwandtschaftsbestimmung nicht wesentlich sind. Dagegen scheint mir die von MINGAZZINI beschriebene Form *Radiozoum lobatum*, die er zu den Cystoflagellaten rechnete, zu diesen von BORGERT beschriebenen Radiolarienformen zu gehören.

DOGIEL (1908, p. 465—67) weist auf einen „innigen Zusammenhang“ zwischen *Haplozoon*, einer Gattung aus der interessanten Gruppe der Mesozoen (Catenata) einerseits und den Peridineen und Cystoflagellaten andererseits hin. An *Noctiluca* erinnert besonders die Art und Weise der Kernteilung und die Fortpflanzung durch Knospung. Beide Erscheinungen lassen aber wohl kaum auf nähere verwandtschaftliche Beziehungen schließen.

JOLLOS (1910, p. 203) gibt wieder neue Anhaltspunkte für die Verwandtschaft der Dinoflagellaten mit den Cystoflagellaten. Cytologisch bestehe eine große Ähnlichkeit des Kernbaues und der Teilungsvorgänge von *Ceratium* und *Noctiluca*; die Schwärmer von *Gymnodinium* und *Noctiluca* zeigten große Übereinstimmung. Auch in der äußeren Gestalt seien Übergänge zwischen Peridineen und Cystoflagellaten vorhanden; *Erythroopsis* besitzt einen Tentakel, *Pyrocystis* (*Gymnodinium*) *lunula* erscheint manchmal als angeschwollene Kugel, bei der das eigentliche Plasma nur eine Kalotte einnimmt. Wegen dieser engen Beziehungen schlägt JOLLOS vor, die Peridineen und Cystoflagellaten als zwei Ordnungen der Dinoflagellaten aufzustellen.

KLEBS, welcher schon 1884 die verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen Peridineen und *Noctiluca* verneint hatte, weist 1912 (p. 432 f.) noch einmal auf die immerhin doch recht erheblichen Unterschiede, sowohl im Bau wie in der Fortpflanzung, hin. Bei den *Noctiluca*-

Schwärmern gesteht er allerdings eine gewisse Ähnlichkeit mit *Gymnodinium* zu und hält es für möglich, daß später deutlichere Übergangsformen gefunden werden. Es sei aber heute kein Grund vorhanden, Peridineen und Cystoflagellaten in einer größeren Gruppe zu vereinigen.

POCHE (1913, p. 165) schließt sich in seinem System der Protozoen an JOLLOS an.

VAN GOOR (1918, p. 192—94) sagt, daß die nächsten Verwandten der Cystoflagellaten zweifellos die Dinoflagellaten seien, und zwar Formen ohne Zellulosewand und ohne Chromatophoren. „Man könnte den Körper der Cystoflagellaten gleichsam durch Vergrößerung und Vakuolisierung des Protoplasmakörpers aus den Peridineen ableiten“, wenn auch phylogenetisch wahrscheinlich die Cystoflagellaten mit den Peridineen aus früheren gemeinsamen Ahnen entstanden seien. Aus dieser Verwandtschaft glaubt VAN GOOR auch auf eine Übereinstimmung in der Kernteilung und in dem Zeitpunkt der Reduktion des Chromatins schließen zu können. Es dürfte aber wohl nicht berechtigt sein, aus einer mutmaßlichen Verwandtschaft auf eine bestimmte Kernteilungsform zurückzuschließen, da manchmal sehr nahe verwandte Formen recht abweichende Kernteilungsfiguren aufweisen.

KOFOID (1920, p. 317—334) befaßt sich in einer kürzlich erschienenen Arbeit gleichfalls mit der Stellung der *Noctiluca* im System. Er deutet den Bau der *Noctiluca* in einzelnen Punkten anders als bisher und kommt dann zu dem Schluß, daß *Noctiluca* direkt zu den Dinoflagellaten gehöre. Wegen der jetzigen Schwierigkeit die ausländische Literatur zu beschaffen, will ich diese Arbeit etwas ausführlicher referieren.

KOFOID kam zu diesen Betrachtungen durch die Bearbeitung der Dinoflagellaten des San Diego-Gebietes, unter denen er höher spezialisierte, tentakeltragende Formen gefunden hat.

Die wesentlichen Organellen der *Noctiluca* sind nach KOFOID folgende sieben: 1. eine tiefe Rinne („sulcus“) auf der Ventralseite, 2. an ihrem Ende der quergestreifte Tentakel, 3. am anderen Ende setzt sich die Rinne in eine gerade schmale Verlängerung fort (Staborgan), 4. eine Mundbucht, die orale Tasche, eine Vertiefung der Rinne, 5. die Fadengeißel, 6. ein häutiger oder leistenartiger Fortsatz, HUXLEY'S „Zahn“ und schließlich 7. die Gürtel- oder Querrinne („girdle“), eine schmale Vertiefung, welche von der Längsrinne in kurzem Bogen abzweigt und schnell in die Körperoberfläche ausläuft.

Die wesentlichen Organellen der Dinoflagellaten sind die Quer- und die Längsfurche. Die Querfurche (auch Gürtelfurche genannt, „girdle“) umgibt den Körper der verschiedenen Dinoflagellaten in  $\frac{1}{4}$ –4 Spiralwindungen und das distale Ende grenzt an die Längsfurche. Die Querfurche enthält die Quergeißel, welche an der Vereinigungsstelle der Quer- und Längsfurche auf der Ventralseite entspringt.

Die Längsfurche („sulcus“) verläuft in der Mittellinie vom Pol bis zum Gegenpol. Sie enthält die beiden Geißelporen, die vordere für die Quergeißel, die hintere für die Längsgeißel. Im mittleren Abschnitt der Längsfurche befindet sich bei den holozoisch lebenden Formen der Gymnodinoideen das Cytostom. Gleichfalls in diesem Abschnitt sind an den Rändern der Längsfurche die Pseudopodien und bei höheren Formen die Tentakeln entwickelt. Die Entwicklung dieser Auswüchse bei einigen typischen Dinoflagellaten gibt uns einen Hinweis für die Dinoflagellatenverwandtschaft der *Noctiluca*.

KOFOID gibt dann eine kurze Beschreibung der verschiedenen Formen von Dinoflagellaten, bei denen Fortsätze und tentakelartige Bildungen bekannt sind:

*Ozyrrhis marina* DUJARDIN besitzt einen tentakelartigen Lappen an der Basis der beiden Geißeln (Fig. A).

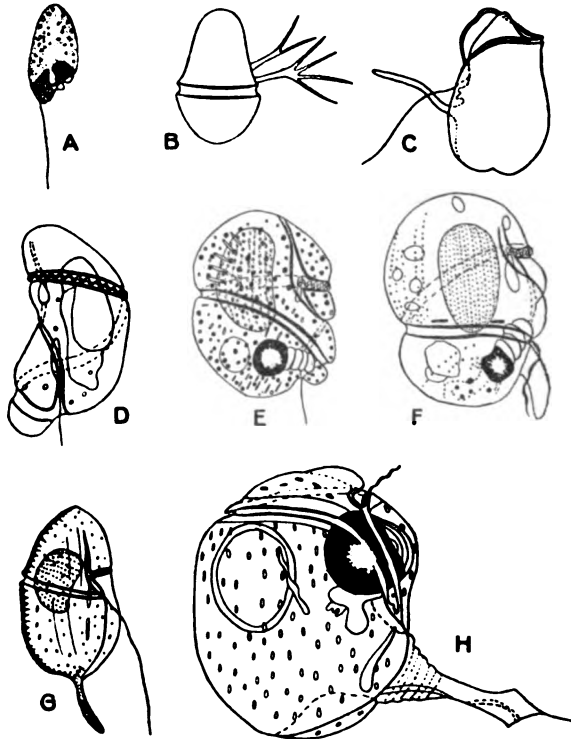
*Gymnodinium Zachariasi* LEMM. weist bisweilen hyaline, tentakelartige oder armförmige mehr pseudopodienartige Auswüchse der Längsfurche auf. Sie dienen nicht zum Ergreifen der Nahrung, sondern für eine schnelle saprophytische Ernährung. Vielleicht sind es auch nur Degenerationserscheinungen (Fig. B).

*Gymnodinium pseudonociluca* POUCHET (Fig. C), ein typisches *Gymnodinium*, welches außer den beiden Geißeln noch einen Tentakel besitzt. Er ist gut  $\frac{1}{2}$  mal so lang wie der Körper und ist drehrund, jedoch nicht quergestreift. Bei einigen Individuen fehlt er vollständig. Vielleicht handelt es sich nur um ein Pseudopodium, wofür auch der benachbarte kleine Fortsatz spricht, während der größere jedoch deutlich tentakelartig ist. Das Cytoplasma des Körpers ist stark vakuolisiert und um den Kern konzentriert. Diese Form besitzt gelbe Chromatophoren und eine vollständig ausgebildete Querfurche; daher kann es kein Entwicklungsstadium der *Noctiluca* sein, auch ihre kleinen Zoosporen sind typische Gymnodinien, ohne Tentakel.

Bei *Cochlodinium cavatum* KOFOID u. SWEZY ist der Gegenpol neben der Längsfurche hervorragend und beweglich (Fig. D).



*Pavillardia tentaculifera* nov. gen., nov. spec. KOFOID u. SWEZY (Fig. G), eine *Gymnodinium*-artige Form, welche am hinteren Ende der Längsfurche einen kurzen, dicken, dunkel orange gefärbten, beweglichen Tentakel besitzt, welcher dauernd vorhanden ist. Im übrigen bestehen keine weiteren Ähnlichkeiten mit *Noctiluca*.



Tentakeltragende Dinoflagellaten (aus KOFOID 1920).

- Fig. A. *Oxyrrhis marina* DUJARDIN.  
 Fig. B. *Gymnodinium Zachariasii* LEMM.  
 Fig. C. *Gymnodinium pseudonoclituca* POUCHET.  
 Fig. D. *Cochlodinium cavatum* KOFOID u. SWEZY.  
 Fig. E. *Pouchetia maculata* KOFOID u. SWEZY.  
 Fig. F. *Proterothropsis crassicaudata* KOFOID u. SWEZY.  
 Fig. G. *Pavillardia tentaculifera* KOFOID u. SWEZY.  
 Fig. H. *Erythroopsis extrudens* KOFOID u. SWEZY.

*Proterothropsis crassicaudata* nov. gen., nov. spec. KOFOID u. SWEZY (Fig. F) ist eine weitere *Gymnodinoidee*, welche einen Tentakel besitzt. Es ist eine höher spezialisierte Form mit  $1\frac{1}{2}$  Windungen der Querfurche und mit Ocellus. Unmittelbar hinter der Basis der

Längsgeißel entspringt vom hinteren Rande des antapicalen Teiles der Längsfurche ein kurzer ventralwärts gekrümmter Tentakel, etwa  $\frac{1}{3}$  so lang wie der Körper.

Bei *Erythrospira extrudens* KOFROID u. SWEZY (Fig. H) erweitert sich die Längsfurche zu einer Tentakeltasche, aus welcher der cylindrische Tentakel oder Stachel hervorragt. Er entspringt in der Nähe der Längsgeißel, welche meist kurz und schwer zu sehen ist.

Außer dem Tentakel, der bei verschiedenen Dinoflagellatenformen vorkommt, kann man aber auch die übrigen Organellen der Dinoflagellaten (Quer- und Längsfurche und die beiden Geißeln) nach KOFROID bei *Noctiluca* wiederfinden.

Zunächst ist es nötig, den Körper der *Noctiluca* richtig zu orientieren: Die tiefe, gerade Rinne wird als Längsfurche betrachtet, sie liegt in der Mittellinie der Ventralseite. Der Tentakel liegt ebenfalls in dieser Linie, und zwar am hinteren Ende der Längsfurche, wie bei anderen Dinoflagellaten, und nicht am vorderen Ende (BÜTSCHLI). Die der Hauptfurche entgegengesetzte Seite ist demnach die Dorsalseite, das „Staborgan“ [„ridge“ von ALLMAN (1872)] ist der apicale Teil der Längsfurche. Die Quersfurche muß dann im rechten Winkel zu der Längsfurche gesucht werden, und zwar auf der linken Seite. In ihr verläuft normalerweise die Quergeißel. Die Längsgeißel würde in der Längsrichtung der Längsfurche liegen und gegenüber dem Tentakel in der Nähe der Vereinigung von Quer- und Längsfurche entspringen.

Die Quersfurche ist nach KOFROID bisher übersehen und nur von ROBIN abgebildet, aber nicht beschrieben worden. Sie ist allerdings stark reduziert zu einer kleinen Rinne, welche auf der linken Seite von der Längsfurche abzweigt. Sie beträgt weniger als  $\frac{1}{4}$  Windung um den Körper der *Noctiluca* und ist am deutlichsten bei kleinen Individuen zu sehen, während sie bei größeren oft obliteriert ist.

Die Geißel der *Noctiluca* ist die Längsgeißel. Sie ist ebenfalls zurückgebildet und liegt in der Mundtasche. Im Zoosporenstadium ist sie vorhanden und als Bewegungsorgan in Tätigkeit, während die Quergeißel vollständig verschwunden ist. Aus ihr scheint ein Organ hervorgegangen zu sein, welches nach KOFROID vielleicht die degenerierte Quergeißel darstellt, der „Zahn“. Dieser befindet sich am proximalen Ende der Quersfurche, links an der Basis der Längsgeißel. Er variiert stark in seiner äußeren Form und hat bisweilen drei oder mehr Fortsätze, welche auf eine wellenförmige Bewegung der Quergeißel hindeuten. In vereinzelten Fällen besteht der Zahn aus einem langen Fortsatz, der zehnmal so lang ist als breit. KOFROID

konnte Bewegungen an dem Zahn beobachten, doch nur sehr langsame und kaum wahrzunehmende Kontraktionen und ein etwas schnelleres, krampfhaftes, bisweilen rhythmisches Abwärtsschlagen zur Längsfurche.

Infolge des pelagischen Lebens haben sich bei *Noctiluca* große hydrostatische Vakuolen ausgebildet, die aktive Bewegungsfähigkeit ist verloren gegangen, und daher sind die Bewegungsorgane verkümmert. Nur die Längsfurche ist erhalten geblieben und hat die Funktion des Cytostoms übernommen, da sich *Noctiluca* holozoisch ernährt.

Aus diesen hier mitgeteilten Betrachtungen heraus kommt KOFOID zu dem Schluß, daß *Noctiluca* eine echte Dinoflagellate ist und zur Unterordnung der Gymnoinoideen zu rechnen sei und zwar zu der Familie der Noctiluciden, die von KENT aufgestellt wurde, zu welcher man noch eine andere tentakeltragende Gattung ohne Ocellus rechnen könne, nämlich *Pavillardia* KOFOID u. SWEZY. *Noctiluca* selbst berechtigt uns nicht, eine besondere Ordnung der Flagellaten aufzustellen, nämlich die Cystoflagellaten HAECKEL. Diese Ordnung könne nur vorläufig für die Gattungen *Leptodiscus* und *Craspedotella* beibehalten werden, bis nähere Untersuchungen ihre verwandtschaftlichen Beziehungen klargelegt hätten.

Nachdem ich im vorstehenden die wesentlichen bisher gemachten Beobachtungen, Deutungen, Überlegungen und Vermutungen über die Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den Cystoflagellaten und der *Noctiluca* im besonderen einerseits und den Dinoflagellaten andererseits mitgeteilt habe, möchte ich kurz meine eigene Ansicht über den gegenwärtigen Stand dieser Frage darlegen und dabei gleichzeitig die bisherigen Anschauungen kritisch besprechen, soweit es nicht schon im vorhergehenden geschehen ist.

Die Zugehörigkeit der *Noctiluca* zu der großen Klasse der Flagellaten im weitesten Sinne oder *Mastigophora* DIESING dürfte heute wohl ganz einwandfrei feststehen. Denn einerseits besitzen die Schwärmer der *Noctiluca* eine wohlausgebildete Schleppgeißel, andererseits ist auch bei dem ausgebildeten Tier eine Geißel vorhanden, wenn auch etwas rückgebildet, nämlich die sogenannte Fadengeißel, welche vor dem Cytostom schlängelnde Bewegungen ausführt. Eine ähnliche Geißel findet sich auch bei *Leptodiscus*.

Besitzen nun aber die Cystoflagellaten außer dieser einen sicher vorhandenen Geißel noch eine zweite Geißel oder irgendein anderes aus ihr hervorgegangenes Gebilde, welches eine bestimmte Ein-

ordnung in die Klasse der Flagellaten rechtfertigen und welches auf verwandtschaftliche Beziehungen zu anderen Flagellaten-Formen hinweisen würde?

Die älteren Autoren und zuletzt noch BÜTSCHLI haben den Tentakel der *Noctiluca* als einer fadenförmigen Geißel anderer Flagellaten homolog angesehen, was auch in dem Namen „Bandgeißel“ zum Ausdruck kam. Hierin glaubten sie ein Argument gefunden zu haben für die Verwandtschaft der *Noctiluca* mit den Dinoflagellaten, indem die kleine Fadengeißel als Längsgeißel und die „Bandgeißel“ als Quergeißel betrachtet wurde. Der Tentakel der *Noctiluca* ist aber doch ein wesentlich anderes Gebilde als die fadenförmigen Flagellen. Er ist relativ dick und protoplasmareich und weist noch dazu im Innern in seiner Querstreifung eine eigentümliche spezifische Struktur auf. So ist man heute wohl allgemein von dieser Homologisierung des Tentakels mit einer echten Geißel abgekommen.

Viel eher ließe sich der Tentakel auf gewisse pseudopodienartige Bildungen zurückführen, welche auch bei einigen Flagellaten neben den Geißeln ausgebildet werden. Auch unter den Dinoflagellaten kommen pseudopodiumartige Bildungen vor und diese bilden den Ausgangspunkt der tentakeltragenden Formen, welche KOFOID in seiner oben referierten Arbeit erwähnt. Bei *Gymnodinium Zachariasii* LEMM. handelt es sich noch um echte veränderliche Pseudopodien und vielleicht auch noch bei *Gymnodinium pseudonocutiluca*, die bereits POUCHET zum Vergleich mit *Noctiluca* herangezogen hatte. Diese und *Pavillardia* sind diejenigen der von KOFOID erwähnten Formen, welche noch die meiste Ähnlichkeit mit *Noctiluca* besitzen. Doch ist der Tentakel noch grundverschieden von dem der *Noctiluca*, er ist nicht so lang und nicht so gut entwickelt, er ist drehrund und nicht flach wie bei *Noctiluca* und weist auch keinerlei Anzeichen einer Querstreifung auf. Die übrigen Formen dagegen, *Pouchetia*, *Proterothropsis* und *Erythroopsis* stellen schon hochdifferenzierte Formen der Dinoflagellaten dar, besonders wegen ihres Ocellus mit großer Linse und Pigmentfleck, daß man sie nicht als Vorfahren der Cystoflagellaten ansehen kann, was auch KOFOID wohl kaum beabsichtigt hat. KOFOID sagt selbst, daß die Entwicklung der tentakeltragenden Formen unter den Dinoflagellaten unabhängig voneinander bei verschiedenen Gattungen Platz gegriffen zu haben scheint. Der Tentakel ist nur ein Organell, das sich unter bestimmten Bedingungen oder zu bestimmten Funktionen ausgebildet hat, ohne darum spezifisch für die betreffenden Gattungen oder Familien zu sein. Daraus folgt

aber ohne weiteres, daß wir ein solches Organell auch nicht dazu benutzen dürfen, es als Beweisgrund für die Annahme bestimmter verwandtschaftlicher Beziehungen zu betrachten.

Hiergegen spricht auch noch das Fehlen des tentakelartigen Anhangs bei den übrigen bisher beschriebenen Cystoflagellaten, bei *Leptodiscus* und *Craspedotella*, wobei wir uns allerdings vergegenwärtigen müssen, daß auch die verwandtschaftlichen Beziehungen der drei Cystoflagellatengattungen untereinander noch nicht einwandfrei feststehen; besonders weil *Leptodiscus* und *Craspedotella* bisher noch so wenig erforscht sind. Auf alle Fälle müssen wir es ablehnen, den Tentakel als wesentliches verwandtschaftliches Vergleichsmoment heranzuziehen.

Da der Tentakel nicht mit der Quergeißel der Dinoflagellaten identifiziert werden kann, versucht KOFOID dieselbe in einem anderen Organell der *Noctiluca* wiederzufinden, in dem sogenannten „Zahn“. Meiner Ansicht nach liegt zu dieser Annahme noch weniger Grund vor, als zu der Homologisierung von Tentakel und Quergeißel. Denn der „Zahn“ ist eine dicke, relativ breite, leistenartige Verdickung, bzw. Fortsatz an der Membran der *Noctiluca*, für deren Hervorgehen aus einem fadenförmigen Gebilde auch keinerlei Andeutung vorhanden ist. Auch die drei spitzen zahnartigen Fortsätze, welche die Rinne überragen, weisen wohl kaum darauf hin. Von langsamen Kontraktionen oder krampfhaftem Abwärtsschlagen dieser Fortsätze habe ich nie etwas beobachten können, obwohl ich mich eingehend mit der feineren Organisation und ihren Funktionen an lebenden Noctilucen beschäftigt habe.

Ebenso steht es mit der Gleichsetzung der kleinen Rinne, welche manchmal von der Hauptrinne in der Nähe des Zahnes abzweigt, mit der Quersfurche der Peridineen („girdle“). KOFOID sagt selbst, daß sie bei größeren Individuen obliteriert und nur bei kleineren Individuen vorhanden sei. Und in der Tat kommt sie nur in vereinzelten Fällen vor und nimmt auch dann nur einen ganz minimalen Bruchteil des Umfanges des *Noctiluca*-Körpers ein; es ist lediglich eine kleine Falte, welche sich zwischen „Zahn“ und „Lippe“ befindet. Ich glaube nicht, daß man diese unbedeutende kleine Furche als Rudiment einer früher fast den ganzen Körper umziehenden Quersfurche auffassen darf. Diese Deutungen des Zahnes und des „girdle“ scheinen mehr der gewünschten Ableitung der *Noctiluca* von den Dinoflagellaten zuliebe gegeben zu sein als umgekehrt.

Auch die kleine Fadengeißel der ausgewachsenen *Noctiluca* ist nicht ohne weiteres der Längsgeißel der Peridineen gleichzusetzen.

Sehr dafür zu sprechen scheint allerdings die Geißel der Schwärm-sporen, welche eine typische Längs- oder Schleppgeißel darstellt. Die Geißel der Schwärm-sporen und die des ausgebildeten Tieres sind aber nicht einfach identisch, denn die Geißel des jungen Schwärmers ist über doppelt so lang als die des erwachsenen Tieres. Trotzdem könnte es sich aber doch um ein homologes Organell handeln.

Wenn die Vergleichspunkte der Längs- und Quergeißeln und der Quersfurche wegfallen, haben wir auch kein sicheres Kriterium mehr für die Orientierung des *Noctiluca*-Körpers, wenn auch КОФОВ'S Auffassung vorläufig die beste zu sein scheint. Außer zum Vergleich mit anderen Flagellaten ist bei der kugeligen bewegungslosen *Noctiluca* es auch ziemlich gleichgültig, welchen Teil wir als den vorderen und welchen als den hinteren Pol bezeichnen. Wenn die *Noctiluca* an der Wasseroberfläche schwimmt, hängt der Tentakel meist infolge seiner Schwere nach unten. Die Seite mit der tiefen Furche und dem Cytostom wird man als Ventralseite, die mit dem Staborgan als Dorsalseite bezeichnen.

Eines der besonders auf den ersten Blick hervortretenden Merkmale der *Noctiluca* ist die für ein Protozoon recht bedeutende Größe, die starke Vakuolenbildung und infolge davon die charakteristische netz- oder strahlenförmige Anordnung des Protoplasmas, welches um den Kern herum stärker konzentriert ist und sich als eine Art Kalotte an der Peripherie der Ventralseite befindet. Man hat versucht, auch dieses auffallende Merkmal für die Systematik mit heranzuziehen. Im Namen „Cystoflagellaten“ HAECKEL oder „Myxocystodea“ CARUS findet es schon seinen Ausdruck. Gewisse Dinoflagellatenformen wie *Pyrocystis noctiluca* MURRAY und *Diplodinium lunula* SCHÜTT wurden zum Vergleich herangezogen, ebenso wie die von BORGERT beschriebenen skelettlosen Radiolarienformen. Diese starke Vakuolenbildung und die dadurch bedingte Verteilung des Protoplasmas stellt wohl eine Anpassungserscheinung an die planktonische Lebensweise dar. Eine solche Anpassung an die Umgebung kann nicht als Beweis für verwandtschaftliche Beziehungen betrachtet werden.

Ebensowenig kann es mit der Ernährungsform geschehen. Denn unter nahverwandten Protozoenformen finden sich bisweilen solche, die sich rein autotroph, holophytisch ernähren, d. h. welche vermittlels ihrer Chromatophoren auf dem Wege der Photosynthese organische Substanzen bilden, während andere sich ganz wie Tiere, heterotroph, holozoisch ernähren, indem sie geformte Nahrung aufnehmen, während noch andere zur saprozoischen oder parasitischen Ernährung übergegangen sind.

DOFLEIN benutzt die Ernährungsform zur Einteilung der Mastigophoren in die beiden Unterklassen der Phytomastiginen und der Zoomastiginen. Es kann sich hier nicht darum handeln, klarzulegen, inwieweit eine solche Einteilung der Flagellaten berechtigt ist. Es entstehen dadurch immerhin wohlumschriebene Einheiten, welche auch schon früher mehr oder weniger in ähnliche Gruppen zusammengefaßt wurden. Die Form der Ernährung ist auch wohl nur ein Prinzip neben anderen, welches die allgemeinen Richtlinien liefert. Unter den Phytomastiginen finden sich auch einzelne Formen, welche neben der pflanzlichen Ernährung auch geformte Nahrung aufnehmen oder sich sogar ausschließlich heterotroph ernähren. DOFLEIN nimmt auch an, daß die tierischen Gruppen von verschiedenen Stellen des Stammbaumes der autotrophen Flagellaten abgeleitet werden müssen.

Durch diese Neueinteilung der Flagellaten werden die Cystoflagellaten im System sehr weit von den Dinoflagellaten entfernt. Schon früher wollten einige Autoren wegen der ausgesprochen tierischen Ernährung der *Noctiluca* nicht an eine Verwandtschaft mit den pflanzlichen Peridineen glauben. Durch die Neuordnung der Flagellaten werden allerdings für die Cystoflagellaten keine neuen Verwandtschaftsbeziehungen aufgedeckt. Denn diejenigen Flagellaten, nach denen DOFLEIN jetzt die Cystoflagellaten aufzählt (Distomatina), weisen keinerlei Beziehung zur *Noctiluca* auf. DOFLEIN wollte dadurch auch wohl kaum eine verwandtschaftliche Beziehung ausdrücken. Die tierische Ernährung der Cystoflagellaten einerseits und die pflanzliche Ernährung der Dinoflagellaten andererseits dürfen wir aber auch nicht als einen Hinderungsgrund ansehen, verwandtschaftliche Beziehungen zwischen diesen beiden Gruppen anzunehmen, sofern andere beweiskräftige Gründe dafür vorhanden sind.

Als ein solcher Grund bleibt nach allem, was wir bisher gesehen haben, vorläufig nur die große Ähnlichkeit der *Noctiluca*-Schwärmer mit Schwärmern der Dinoflagellaten, bzw. den Dinoflagellaten selbst, und unter ihnen mit den Gymnodinoideen. Die Ähnlichkeit ist schon von BÜTSCHLI eingehend erörtert worden. Die Schleppeißel der *Noctiluca*-Schwärmer hat große Ähnlichkeit mit der Längsgeißel, die Furche zwischen überhängendem Kopfteil und dem übrigen Körper erinnert uns stark an die Querfurche der Gymnodinoideen. Es fehlt aber als wichtiges Moment die Quergeißel, ebenso wie bei der ausgebildeten *Noctiluca*. Wenn aber so wichtige Organellen der Ordnung der Dinoflagellaten der *Noctiluca* fehlen, sind wir heute noch nicht berechtigt, die *Noctiluca* den Dinoflagellaten, bzw. den Peridineen (in der Familie der Gymnodinoideen)

direkt einzuordnen, und auch nicht die Cystoflagellaten neben den Peridineen als zweite Ordnung der Dinoflagellaten zu betrachten, wie es JOLLOS vorgeschlagen hat.

Heute können wir noch nicht die endgültige Stellung der Cystoflagellaten im System der Protozoen festsetzen, da ihr Entwicklungszyklus noch so ungenügend bekannt ist. Wir wissen noch nichts Sicheres über etwaige sexuelle Vorgänge bei *Noctiluca* und das weitere Lebensschicksal der jungen Schwärmer. Und ebenso sind uns diese Verhältnisse bei den meisten Dinoflagellaten noch recht unbekannt. Und gerade die geschlechtlichen und Entwicklungsvorgänge sind imstande, auf die Verwandtschaft dieser Gruppen untereinander neues Licht zu werfen.

Vorläufig können wir nur sagen, daß die Dinoflagellaten diejenigen Protozoen sind, welche die meisten Ähnlichkeiten mit den Cystoflagellaten aufweisen, ohne daß sie aber zusammen in einer Ordnung vereinigt werden dürften. So wird man wohl am besten die von HAECKEL aufgestellte Ordnung der Cystoflagellaten in der Klasse der Mastigophoren oder Flagellaten im weiteren Sinne weiterhin beibehalten, und zwar für alle drei Gattungen: *Noctiluca*, *Leptodiscus* und *Craspedotella*, bis uns weitere Forschungen nähere Aufschlüsse gegeben haben werden.

### Literaturverzeichnis.

- ALLMAN, G. J. (1872): Notes on *Noctiluca*. in: Quart. Journ. micr. sci. N. S. Vol. 12 p. 326—332.
- BERGH, R. S. (1882): Der Organismus der Cilioflagellaten. in: Morph. Jahrb. Bd. 7 p. 272f.
- BORGERT, A. (1907): Über ein paar interessante neue Protozoenformen aus dem Atlantischen Ozean u. a. in: Arch. f. Protistenk. Bd. 9 p. 430—448.
- BÜTSCHLI, O. (1885 a): Einige Bemerkungen über gewisse Organisationsverhältnisse der sog. Cilioflagellaten und der *Noctiluca*. in: Morph. Jahrb. Bd. 10 p. 562—573.
- (1885 b): Protozoa. in: BRONN's Klassen und Ordnungen des Tierreichs. I, 2. IV. Ordnung: Cystoflagellaten. p. 1030—1097. Leipzig und Heidelberg.
- CALKINS, G. N. (1899): Mitosis in *Noctiluca miliaris* and its bearing on the nuclear relations of the Protozoa and Metazoa. in: Journ. of Morph. Vol. 15 p. 711—772.
- CARUS, J. V. (1863): in: PETERS, CARUS und GERSTÄCKER, Handbuch der Zoologie Bd. 2 p. 567—568. Leipzig.
- CIENKOWSKI, L. (1873): Über *Noctiluca miliaris* SUR. in: Arch. f. mikr. Anat. Bd. 9 p. 47—61.



- DOFLEIN, F. (1900): Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. IV. Zur Morphologie und Physiologie der Kern- und Zellteilung. Nach Untersuchungen an Noctiluca und anderen Organismen. in: Zool. Jahrb., Abt. f. Anat., Bd. 14 p. 1—60.
- (1916): Lehrbuch der Protozoenkunde. 4. Aufl. Jena.
- DOGIEL, V. (1908): Catenata, eine neue Mesozoenegruppe. in: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 89 p. 417—477.
- GOOR, A. C. J. VAN (1918): Die Cytologie von Noctiluca miliaris im Lichte der neueren Theorien über den Kernbau der Protisten. in: Arch. f. Protistenk. Bd. 39 p. 147—208.
- HAECKEL, E. (1866): Generelle Morphologie der Organismen. Bd. 2. Berlin.
- (1873): Natürliche Schöpfungsgeschichte. 4. Aufl. Berlin.
- JOLLOS, V. (1910): Dinoflagellatenstudien. in: Arch. f. Protistenk. Bd. 19 p. 178—206.
- KENT, S. (1880—81): A manual of the infusoria. London.
- KLEBS, G. (1912): Über Flagellaten- und Algen-ähnliche Peridineen. in: Verh. d. naturh.-med. Ver. Heidelberg. N. F. Bd. 11 p. 369—451.
- POCHE, F. (1913): Das System der Protozoen. in: Arch. f. Protistenk. Bd. 30 p. 125—321.
- POUCHET, G. (1882): Sur l'évolution des Péridiniens et des particularités d'organisation qui les rapprochent des Noctiluques. in: C. R. Acad. Sci. T. 95.
- (1883): Contribution à l'histoire des Cilioflagellés. in: Journ. de l'anat. et de la physiol. T. 19 p. 399—455.
- (1885): Nouvelle contribution à l'histoire des Péridiniens marins. Ibid. T. 21 p. 76—79.
- (1892): Cinquième contribution à l'histoire des Péridiniens. Peridinium pseudo-noctiluca POUCHET. Ibid. T. 28 p. 143—150.
- PRATJE, A. (1921): Noctiluca miliaris SUR. Beiträge zur Morphologie, Physiologie und Cytologie. I. in: Arch. f. Protistenk. Bd. 42 p. 1—98.
- ROBIN, CH. (1879): Mémoire sur la structure et la reproduction de quelques infusoires tentaculés, suceurs et flagellés. in: Journ. de l'anat. et physiol. T. 15.
- STEIN, F. (1878—83): Der Organismus der Infusionstiere. III. Abt. 1. Hälfte: Flagellaten. 2. Hälfte: Arthrodele Flagellaten. Leipzig.

Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.

## Besprechungen.

**M. Tante u. F. Huber:** Die Unterscheidung des *Trypanosoma rhodesiense* vom *Trypanosoma brucei*. Arch. f. Schiff- u. Tropenhyg. Bd. 24 1919.

Vorliegende Arbeit bringt die Resultate von Beobachtungen und Experimenten, die während des Krieges (bei v. LETTOW's Truppe) in Deutsch- und Portugiesisch-Ostafrika angestellt wurden. Die von BRUCE und vielen seiner Anhänger vertretene Ansicht, *Trypanosoma brucei* sei identisch mit *Trypanosoma rhodesiense*, daß also mit anderen Worten Nagana und Schlafkrankheit nur zwei verschiedene Wirkungsweisen ein und desselben Parasiten in verschiedenen Wirten sei, wird hier widerlegt. Und zwar an Hand von epidemiologischen Beobachtungen und Infektionsversuchen.

Erstere zeigen, daß sich die Schlafkrankheit stets an streng umrissene Gebiete hält, besonders an Verkehrswege, und daß außerhalb dieser Herde — trotzdem der Überträger, *Glossina morsitans*, vorhanden ist — in stark mit Nagana versuchten Gegenden keine Schlafkrankheitsfälle auftreten.

Die sehr exakt durchgeführten Infektionsversuche zeigen in sechs Versuchsreihen an den Autoren und ca. 100 Eingeborenen, daß *Trypanosoma brucei* auf den Menschen niemals wirksam übertragen werden kann. Verwendet wurde Trypanosomenmaterial aus natürlich infizierten Pferden und Maultieren von verschiedenster Herkunft (also verschiedene Naganastämme). Als Kontrollversuch zum Nachweis der Virulenz wurden jedesmal zugleich mit den Versuchspersonen Ratten, Hunde und Ziegen infiziert, die sämtlich (soweit die Untersuchung nicht durch äußere Umstände vereitelt wurde) starke Trypanosomeninfektion aufwiesen.

Damit ist der Nachweis erbracht, daß *Tr. rhodesiense* und *Tr. brucei* als verschiedene Species zu betrachten sind, verschieden voneinander nur durch ihr Verhalten dem Menschen gegenüber (sonst herrscht sowohl morphologische Übereinstimmung, wie auch die des Überträgers *Glossina morsitans*). Es wäre noch das entsprechende Gegenexperiment: Versuche der Übertragung von *Tr. rhodesiense* auf Huftiere, durchzuführen.

Zum Schluß werden praktische Folgerungen aus obigen Resultaten gezogen.

KARL BĚLAĚ, Berlin-Dahlem.

**Edouard Chatton:** Les cnidocytes du Peridinien *Polykrinos schwartzi*  
 BÜTSCHLI. Structure. Fonctionnement. Autogenese. Homologie. Arch.  
 de Zool. exper. et gen. T. 54 p. 157 1914.

Verf. studiert *P. schwartzi* aus dem atlantischen und mittelländischen Meer (Banyuls und Cette). Die von KOFOID beschriebene Form aus dem Pazifik trennt er als neue Art, *P. kofoidi*, ab; sie unterscheidet sich von *P. schwartzi* durch Fehlen der Nesselkapseln und Kanellierung der rückwärtigen Hälfte jedes Zooids (unter Zooid verateht Verf. einen kompletten Geißelapparat samt der dazugehörigen Plasmapartie). Nach einer kurzen Übersicht über die bisherigen Befunde gibt Verf. einige morphologische Daten. Die Zahl der Zooide beträgt meist Vielfache von zwei, maximal acht. Die Kerne haben gewöhnlichen Dinoflagellatenhabitus und liegen in der linken Körperhälfte (die Ventralseite des Tieres wird durch die Longitudinalfurche bezeichnet) metamer angeordnet, d. h. auf je zwei Zooide entfällt ein Kern. Die (weiter nicht behandelten) Trichocysten sind nicht bei jedem Individuum vorhanden. Die Nesselkapseln (Cnidocysten) sind ebenfalls metamer angeordnet, je eine pro Zooid. Die ausgebildete Cnidocyste besteht in der Hauptsache aus zwei ineinandergeschachtelten Bläschen, das größere, rückwärtsgelegene (Nesselblase) enthält den Nesselfaden in derselben Weise aufgerollt wie bei den Coelenteraten; sein Vorderende durchbohrt die knotig verdickte Basis des kleineren, vorn gelegenen Bläschens (der Ampulle) und endigt mit einem in dessen Inneres vorragenden Stilet (percuteur). Die Mündung der Ampulle wird durch einen hochgewölbten Deckel (operculum) verschlossen. Nesselblase, Nesselfaden und hintere Ampullenwand halten im Gegensatz zu den übrigen Teilen der Cnidocyste Pikrinsäure hartnäckig fest, sind somit chitinisiert. Solange die Peridinee unverletzt ist, erfolgt nie Explosion der Nesselkapseln, auch nicht bei Quetschung, sondern erst nach Verletzung, wenn sie also mit dem Meerwasser in Berührung kommen. Die verschiedenen Fixierungsmittel lösen atypische Explosion aus. Bei der Explosion wird der Deckel vom Stilet in der Mitte durchbrochen und bildet eine Art Kragen um die jetzt flaschenkürbisförmige Nesselkapsel; die Ampulle ist ausgestülpt worden, ihre verdickte Basis bildet jetzt das Vorderende des ganzen Gebildes; dort haftet auch das Stilet an. Der Nesselfaden, dessen vorderes Ende die Ampullenbasis durchbohrt hat, haftet mit seinem rückwärtigen (früher am Ende der Spirale gelegenen) Ende derselben an und ragt von da ins Freie — er ist also nicht, wie bei den Coelenteraten, ausgestülpt worden. Die Kapsel ist jetzt einwandig, die Stelle, wo Ampullen- und Nesselblasenwand ineinander übergehen, wird durch die Reste des Operculum bezeichnet. Unvollständige Explosion (bewirkt mittels Pottasche oder Eau de Javelle) zeigt noch deutlicher, daß der Faden nicht ausgestülpt, sondern nur ausgestoßen wird, da in diesem Falle sein hinteres Ende noch aufgerollt in der Nesselblase liegt, während das vordere schon ins Freie ragt. Verf. faßt somit den Nesselfaden als elastisches Gebilde auf, welches, nachdem der Weg durch die Ampullenbasis freigegeben ist, seine Maximallänge anzunehmen strebt. Die Ausstülpung der Ampulle erfolgt durch plötzliche Drucksteigerung in der Nesselblase, die dann auch das letzte Ende des Fadens nach außen befördert. In der Entwicklung der Cnidocysten unterscheidet Verf. drei

Stadien: „cnidoplaste“, „cnidogene“ und „cnidocyste“. Die Entwicklung ist eine zyklische, d. h. die Anlage einer Nesselkapsel bildet auf dem Cnidogenstadium einen neuen Cnidoplasten aus, der dann selbständig wird. Das jüngste Stadium des selbständigen Cnidoplasten (der bereits einer Art Explosion fähig ist) ist stäbchenförmig und zweiteilig; der rückwärtige Teil ist homogen und stark lichtbrechend, der vordere ist bereits als Operculum fast vollständig ausgebildet, es wird der Länge nach von einem Faden durchsetzt, der im Körperplasma mit einem Knöpfchen (Mucron) frei endigt. Nunmehr nimmt der homogene Teil Eiform an und in seinem Vorderende beginnt sich die Ampullenwand herauszudifferenzieren. An der Stelle, wo diese später vom Nesseladen durchbohrt wird, liegt ein centrosomartiges Doppelkorn, welches nach vorn das Stilet, nach hinten einen kurzen Faden aussendet. Nun folgt das Cnidogenstadium, indem sich das undifferenzierte Hinterende des Cnidoplasten in eine große Vakuole umwandelt. Auf diesem Stadium ordnen sich die Cnidogene metamer an, die überzähligen werden am Hinterende ausgestoßen. Gleichzeitig mit der Entwicklung des vom Diplosom auswachsenden Fadens zum Nesseladen und der Chitinisierung der Vakuolenwand, welche zur Nesselblase wird, geht nun an dem aus dem Operculum vorragenden Knöpfchen ein Wachstumsprozeß vor sich, der den Kreis schließt. Es bildet sich um das Knöpfchen eine Plasmaverdichtung (Sphäre), wächst heran, sodann entsteht innerhalb dieser eine neue Sphäre, rückt ans Vorderende der ersten und wandelt sich daselbst zum Operculum des neuen Cnidoplasten, der nunmehr entstanden ist, um. Die große Sphäre bildet die Anlage von Ampulle und Nesselblase. Der junge Cnidoplast haftet noch eine Weile am Operculum der inzwischen völlig ausgebildeten jungen Cnidocyste und wird dann selbständig. — Somit ist es verständlich, daß von jedem Entwicklungsstadium je ein Exemplar auf ein Zooid entfällt; alle Stadien entwickeln sich streng synchron. Die Fortpflanzung von Polykrikos ist noch unbekannt, die Frage, auf welche Weise die Zahlerhöhung der Nesselkapseln mit der der Zooide Schritt hält, bleibt offen. Teleologisch betrachtet ist die Funktion dieser Organe unklar. Verf. kommt zu dem Schluß, daß die Nesselkapseln keine Fremdkörper, sondern Organellen der Peridinee sind. Schließlich wird ein Vergleich der „cnidogenese“ mit der Spermatogenese durchgeführt, der viele Ähnlichkeiten aufzeigt (Nesseladen = Geißel, Ampullenbasis = hinteres Centrosom, Knöpfchen (mucron) = vorderes Centrosom).

KARL BĚLAŘ, Berlin-Dahlem.

**Clifford C. Dobell and A. Pringle Jameson:** The Chromosome cycle in Coccidia and Gregarines. Proc. of the Royal Soc. London Ser. B Vol. 89 1917.

1. Die Chromosomen von *Aggregata eberthi*. DOBELL hat in einer früheren Arbeit die Coccidiennatur der Aggregaten nachgewiesen. In der Prophase der ersten Mitose des Microgametocyten bilden sich aus dem Spirem sechs fadenförmige Chromosomen, die eine regelrechte Garnitur bilden; doch wird jede Größenkategorie nur durch je ein Chromosom vertreten. In der Metaphase tritt eine starke Verkürzung der Chromo-

somen ein; das Caryosom spielt bei der Kernteilung keine Rolle. Die Chromosomen unterliegen einigen sukzessiven Längsteilungen (bei der multipolaren Teilung), bei der Ausbildung der Microgameten findet keine Reduktionsteilung statt, deren Kerne enthalten sechs Chromosomen. Im Macrogametocyten bildet sich am Ende seiner Wachstumsperiode dieselbe Chromosomengarnitur mit derselben Größenordnung der sechs Elemente aus; auch hier ist keine Reduktionsteilung nachweisbar. Das Syncaryon der Zygote enthält somit 12 Chromosomen; die äquivalenten Elemente konjugieren erst in der Metaphase der ersten metagamen Teilung; in der Anaphase weichen die beiden Garnituren auseinander und die folgenden metagamen Teilungen weisen wieder nur sechs Chromosomen auf, also eine einfache Garnitur, welche in der Folge bei allen Teilungen, sowohl der Sporogonie als auch der Schizogonie, auftritt. *Aggregata* ist somit als haploider Organismus aufzufassen; die einzige diploide Phase ist die Zygote, die erste metagame Teilung die Reduktionsteilung.

2. Chromosomenzyklus bei *Diplocystis schneideri*. Die Arbeit ist die vorläufige Mitteilung zu der nachfolgend referierten Publikation; siehe daher dort.

KARL BĚLAŘ, Berlin-Dahlem.

A. P. Jameson: The chromosome cycle of gregarines, with special reference to *Diplocystis schneideri* KUNSTLER. Quart. journ. micr. science Vol. 64 1920.

Eine genaue Darstellung des Entwicklungszyklus dieser acephalen Gregarine, die im Cölom von *Periplaneta americana* ihre ganze Entwicklung durchläuft. Die Sporenwand enthält eine y-förmige präformierte Rißstelle, aus der die Sporozoitzen ausschlüpfen, deren bläschenförmiger ovaler Kern an beiden Enden basophile Kappen trägt. Im weiteren Verlauf der Entwicklung nimmt die vordere dieser Kappen unter gleichzeitigem Verlust der Färbbarkeit an Volumen allmählich zu, bis sie den Kern vollständig ausfüllt; die rückwärtige, welche keine Veränderung erfahren hat, dringt in jene ein und kommt in deren Zentrum zu liegen; sie wird als „micronucleus“ bezeichnet, die ehemals vordere Kappe als „nucleolus“; „nucleolus“ + „micronucleus“ bilden das Caryosom. Bei weitergehendem Kernwachstum löst sich das Caryosom unter Vakuolisierung vollständig auf und der Kern zeigt schließlich den gewohnten Habitus der Gregarinenkerne: ein feines Reticulum, mit eingestreuten basophilen Brocken in eine dünne Kernmembran eingeschlossen. Gleichzeitig mit der Caryosomfragmentation setzt die Bildung der Paraglykogenkörner ein. Die erste progame Mitose verläuft in bekannter Weise; an der Kernmembran bildet sich eine Strahlung aus (Centriolen wurden nicht beobachtet), die sich bald teilt, die Kernmembran reißt und ein kleiner Teil des Kernes wird zum Aufbau der caryokinetischen Figur herangezogen, der weitaus größere Rest wird resorbiert. Die Chromosomen, fadenförmige Gebilde, die sich längsspalten und in allen progamen Teilungen in konstanter Zahl — nämlich 3 — auftreten, scheinen hierbei aus Bläschen zu entstehen. Die Kerne wandern nach der 6. progamen Teilung an die Peripherie, die 7. und 8. (letzte) Teilung entbehrt der Strahlung am Spindelpol und verläuft intranuclear. Sodann treiben die Spindelpole der Tochterkerne die Oberfläche des Syzy-

giten kegelförmig vor, worauf die Loslösung der Gameten erfolgt. Letztere sind spindelförmig und morphologisch isogam, jedoch suchen die Gameten des einen Gameten die des anderen auf, sind somit als physiologisch unterscheidbare Microgameten kenntlich. Nach erfolgter Caryogamie verklumpt das Chromatin zu einer Art Binnenkörper, aus welchem ein Spirem entsteht, welches nach Absolvierung eines synapsisartigen Stadiums in 6 Chromosomen zerfällt, die sodann — ohne vorhergehende Längsspaltung — auf die beiden Tochterkerne der ersten metagamen Teilung verteilt werden, die also wieder nur je 3 Chromosomen enthalten. Sämtliche metagamen Teilungen zeigen nur undeutliche Spindelstrukturen, nach ihrer Beendigung ordnet sich das Chromatin in den Sporozoitenkernen wieder zu den beiden Kappen an, von denen die Schilderung ihren Ausgang genommen. Die anfangs geschilderten Kernumwandlungen werden als Sonderung von Idio- („micronucleus“) und Prophochromatin („nucleolus“) gedeutet. Ersteres soll die Chromosomen, letzteres — wenn auch nicht direkt — die Paraglykogenkörner liefern, steht jedoch in keinerlei Zusammenhang mit den sog. „Chromidien“. Außerdem hält es der Verf. für nötig, das Vorkommen von Amitose sowohl wie auch von Centriolen (eigentlich deren Kontinuität) ausdrücklich in Abrede zu stellen. Der wesentlichste Punkt ist wohl die Interpretation der über den Chromosomencyclus erhobenen Befunde, die im DOBELL'scher Sinne dahingehend durchgeführt wird, daß für die Gregarinen ebenso, wie für Aggregaten, der haploide Zustand während des ganzen Lebens postuliert wird, während die einzige diploide Phase in der Zygote zu suchen wäre; die erste metagame Teilung soll auch hier die Reduktionsteilung repräsentieren. Nachdem diese Aussicht den bisherigen Anschauungen und Beobachtungen widerspricht, versucht der Verf. sie durch eingehende kritische Diskussion der Literatur zu unterstützen. Erstens zeigen von den 16 Gregarinenarten, deren Cytologie genau bekannt ist, mindestens 7 Arten eine ungerade (3—5) Chromosomenzahl, bei 4 anderen Arten ist dies zumindest sehr wahrscheinlich (?). Zweitens hält Verf. die beiden einzigen Angaben, die bisher für das Vorhandensein einer Reduktion von der Gametenbildung als beweiskräftig angesehen worden sind, nicht für stichhaltig. MULSOW's Resultate bei *Monocystis rostrata* können nach dem Verf. auch so interpretiert werden, daß MULSOW 2 Arten mit verschiedener Chromosomenzahl (4 und 8) vorgelegen hätten, die er für eine einzige gehalten hat; die Regenwürmer beherbergen ja tatsächlich fast stets mehrere *Monocystis*-Arten zur gleichen Zeit, die man in den Gamogoniestadien nie mit völliger Sicherheit voneinander unterscheiden kann. TREGOUBOFF's Befunde an *Stenophora sili* ermangeln einer genauen Darstellung der ersten progamen Teilungen, die Feststellung der Chromosomenzahl ist in diesen nicht möglich und die Bilder, die die Gamogonie illustrieren sollen, sind zu undeutlich, um daraus eindeutige Schlüsse ziehen zu können. (Stimmt! auch die Argumente, die gegen MULSOW's Resultate ins Treffen geführt werden, sind nicht so ohne weiteres von der Hand zu weisen. Jedoch gilt das, was JAMESON von TREGOUBOFF's Arbeit sagt, mit einigen Einschränkungen auch von seiner eigenen, hin referierten. Auch aus seinen Figuren lassen sich die Widersprüche, die er in den Angaben anderer Autoren findet, leicht konstruieren. Auch bei *J.* sind die Chromosomen

bald als Kügelchen, bald wieder als Fäden dargestellt, manche Pro- und Metaphasen enthalten statt drei, sechs Chromosomen und die Abbildungen, die er von der Reduktionsteilung in der Zygote gibt, lassen die Deutlichkeit nicht viel weniger vermissen, als die TREGONBOFF's. Jedenfalls ist die Richtigkeit der von J. und DOBELL propagierte Auffassung der Gregarinen als haploide Organismen auch mit dieser Arbeit noch nicht als erwiesen zu betrachten. Der Ref.) KARL BĚLAŘ, Berlin-Dahlem.

**A. Bastin:** Contribution a l'étude des Gregarines monocystidées. Bull. biol. de la France et de la Belgique. Tom. 53 1919.

Eine cytologische Studie über *Monocystis agilis*, verbunden mit ausführlicher Diskussion der Literatur. An der erwachsenen Gregarine wird besonders eingehend der vorderste Teil, der sog. „mucron“ dargestellt, eine terminale Plasmaverdichtung, die durch eine Öffnung in der Cuticula mit dem umgebenden Medium unmittelbar in Berührung steht. Nachdem niemals angeheftete Gregarinen angetroffen wurden, vermutet Verf. eine Beziehung zwischen „mucron“ und Nahrungsaufnahme. Für das Caryosom wird eine Zusammensetzung aus zwei Substanzen angegeben, eine derselben soll die Chromosomen bilden (? Der Ref.). Die Chromosomenzahl ist 8, die Spindel soll intranucleär entstehen (?), die Centriolen teilen sich in der Anaphase. Von den 8 progamen Teilungen ist die 7. die Reduktionsteilung, der eine Art Synapsis vorangeht, die 8. ist eine Äquationsteilung; die reduzierte Chromosomenzahl ist 4. Vor der Copulation (Verf. plädiert für strikte Isogamie) soll sich das Centriol verdoppeln und den Kern zu einer spindelähnlichen Figur auseinanderziehen.

Wertvoll ist die neuerliche Konstatierung, daß sich *Monocystis agilis* auch im encystierten Zustand deutlich von anderen Spezies unterscheiden läßt. Die nebenbei mitgeteilten Beobachtungen über eine zweite *Monocystis*-Art bieten nichts Besonderes. KARL BĚLAŘ, Berlin-Dahlem.

**Joh. Buder:** Zur Biologie des Bakteriopurpurins und der Purpurbakterien. Jb. f. wiss. Bot. 58. Bd. p. 525 1919.

Bei Wiederholung der bekannten Versuche ENGELMANN's über die Verteilung von Purpurbakterien in einem Spektrum fiel es dem Verf. auf, daß die verwendeten Chromatien und Thiospirillen sich zu scharf begrenzten Bändern gerade in jenen Wellenlängenbezirken ansammeln, in welchen das Chlorophyll am lichtdurchlässigsten ist. Daß diese auscheinend zufällige Koinzidenz doch einer ökologischen Deutung zugänglich gemacht werden könnte, darauf wies den Verf. die unerwartete Auffindung von üppig vegetierenden Purpurbakterien, deren Lichtbedürfnis wie bekannt sehr hoch ist, am Grunde eines mit Algenwatzen und Wasserlinsen bedeckten Tümpels. Auch in der Literatur findet sich das Nebeneinandervorkommen von grünen Wasserpflanzen und Purpurbakterien mehrfach erwähnt. Im spektral zerlegten Sonnenlicht, welches eine dunkle alkoholische Rohchlorophylllösung oder ein grünes Blatt passiert hat, sammeln sich Rhodospirillen fast ebenso rasch wie bei freiem Spalt zu den charakteristischen Bändern an. Weiter gelang es dem Verf., Purpurbakterien hinter Chlorophyllschirmen zu kultivieren. Auf diese Tatsachen und Ergebnisse gestützt, bringt Verf.

die Theorien ENGELMANN's und STAHL's, welche die zwischen Licht- und Pflanzenfarbe bestehenden Beziehungen ökologisch deuten, auch auf die Purpurbakterien zur Anwendung, deren Farbstoffkomplex, das Bakterio-purpurin, eine Absorptionskurve besitzt, welche in ihren wesentlichen Zügen zu der des Chlorophylls antagonistisch verläuft. Diese selektive, gegenseitig fast komplementäre Absorption kann für das Zusammenleben der Purpurbakterien mit grünen Wasserpflanzen nur von Vorteil sein. Eine andere Frage ist es, ob die im Laufe der Entwicklung entstandene und als zweckmäßig angesehene Färbung der Purpurbakterien auch heute noch experimentell durch Änderung der Farbe des sie bestrahlenden Lichtes abgeändert werden kann. Die Möglichkeit einer solchen „komplementären chromatischen Adaptation“ ist nach der Meinung des Ref., der dieselbe für eine Cyanophyceae neulich als zweifellos zutreffend erkannte, gerade bei den Purpurbakterien, deren Verwandtschaft mit den Blaualgen vielleicht doch nicht so fern ist, nicht so glatt von der Hand zu weisen. In dieser Hinsicht negativ verlaufene Versuche des Ref., welcher zwei Athiorhodaceen des Prager Moldauwassers im verflossenen Sommer hinter einem roten und einem blauen Lichtfilter auf Agar kultivierte — sie vermehrten sich gut, behielten aber ihre purpurne Farbe wie im vollen Tageslicht — schließen natürlich das Vorkommen einer Färbungsadaptation bei anderen Arten nicht aus.

Voraussetzung für solche ökologischen Betrachtungen aber ist die experimentell leider noch nicht einwandfrei bewiesene ernährungsphysiologische Rolle der Purpurbakterienpigmente. Daß das Licht das Wachstum der Purpurbakterien in irgendeiner Weise fördert, ist eine unbestrittene Tatsache, desgleichen, daß nur jene Strahlen, welche von ihnen absorbiert werden, photochemische Arbeit verrichten können. Ob das Bakterio-purpurin aber auch eine dem Chlorophyll ähnliche Funktion bei der Beschaffung des C unter Ausnützung der Energie des Sonnenlichtes ausübt, wie es ENGELMANN aus seinen Experimenten folgerte? Verf. schließt sich auf Grund einer kritischen Sichtung der Literatur der ENGELMANN'schen Anschauung von der C-Autotrophie der Purpurbakterien an. Daß eine deutliche O-Abgabe im Lichte bei ihnen nicht statthat, ist kein Gegenbeweis, denn der O könnte bei den schwefelführenden Purpurbakterien, den Thiorhodaceen, zur Oxydation des  $\text{SH}_2$  zu S und  $\text{SO}_2$  sofort weiter verarbeitet werden, ein Prozeß, welcher bei den Beggiatoen allein schon die für die  $\text{CO}_2$ -Reduktion nötige Energie liefert. Bei den schwefelfreien Formen, den Athiorhodaceen, erfolgt aber auch keine nennenswerte O-Ausscheidung im Lichte. Verf. weist aber auf die von JAKOBSEN studierten Carterien und Chlamydomonaden hin, grüne Organismen, welche nur im Licht auf organischer Substanz gedeihen können und nur bei sehr heller Beleuchtung O ausscheiden. Im Rahmen eines Referates ist es leider nicht möglich, auf die gedankenreiche Argumentation des Verfassers gebührend einzugehen.

Der Hauptwert der vorliegenden Arbeit liegt aber in der gründlichen experimentellen Durcharbeitung der Beziehungen zwischen Lichtabsorption im Farbstoffkomplex der Purpurbakterien und den phototaktischen Bewegungen („Schreck“-Bewegungen nach ENGELMANN) derselben. Im Absorptionsspektrum einer Rhodospirillensuspension beschreibt Verf. außer



den Endabsorptionen im Rot und Violett und den 3 bereits bekannten Bändern bei D, E und F noch ein viertes im Blau zwischen F und G. Die Endabsorptionen und das Band bei D gehören dem Bakteriochlorin, die übrigen Absorptionsstreifen dem Bakterioerythrin an. Außer diesen beiden Farbstoffkomponenten des Bakteriopurpurins kommt in den Purpurbakterien vermutlich noch ein dritter, jedoch farbloser Körper vor, denn die bekannt intensive Absorption im Infrarot kommt nur zum Teil dem Bakteriochlorin zu, dem Bakterioerythrin überhaupt nicht. Zum Studium der auf phobotaktische Bewegungen sich zurückführenden Bakterienansammlungen im Spektrum eignen sich besonders gut in Rohkultur aus Teichschlamm gezüchtete Rhodospirillen (Athiorhod.). Verf. arbeitete mit Prismen- und Gitterspektren verschiedener Länge, als Lichtquelle diente ihm das Licht der Sonne oder einer Bogenlampe. Kurze Spektren lieferten nichts Neues. Bei Verwendung längerer aber löst sich die besonders auffallende Bakterienansammlung im Infrarot in 3 deutlich voneinander getrennte Streifen auf. Im sichtbaren Teil des Spektrums sammeln sich die Bakterien an 5 distinkten Stellen — im Gitterspektrum kommt noch ein 6. Streifen hinzu — an, während bisher mit der ENGELMANN'schen Apparatur bestenfalls nur 2 Streifen erkannt wurden. Diese Stellen aber fallen örtlich genau mit den Absorptionsbändern des Bakteriopurpurins zusammen — ein schöner Beleg für den zwischen Lichtabsorption und Lichtwirkung bestehenden Zusammenhang, ähnlich dem, welchen Ursprung zwischen Lichtabsorption und Stärkebildung in einem grünen Blatt kürzlich dargetan hat, während ein solcher für die Bewegungsreaktionen grüner Organismen bekanntlich nicht besteht.

Die Anwendung langer Spektren ließ aber außerdem ein interessantes Phänomen erkennen, nämlich die Abbildung zahlreicher FRAUENHOFER'schen Linien, deren energiearmen Bereich die Purpurbakterien ebenso aussparen wie ein breites dunkles Feld; und dies geschieht nicht nur im sichtbaren Teil des Spektrums, sondern auch im Infrarot. Verf. hat uns damit eine biologische Methode zum Studium dieses dem menschlichen Auge unzugänglichen Gebietes beschert. Umgekehrt verraten sich die sehr energiereichen an der Grenze des Ultraviolett liegenden Cyanbanden des spektral zerlegten Bogenlichtes durch scharf begrenzte Ansammlungen der Bakterien, welche zwar in diese Bezirke hineingelangen, dieselben aber vermöge der „Schreck“-Bewegung nicht verlassen können. Und als eben solche „Lichtfallen“ wirken die hellen Linien von Emissionsspektren, welche im Bogenlicht verdampfende Salze liefern. So erklärt Verf. zwanglos das Zustandekommen all dieser Bakterienansammlungen aus der Phobotaxis derselben. Für alle Strahlen zwischen  $940-350 \mu\mu$  sind die Purpurbakterien empfindlich; jene aber, welche vom Bakteriopurpurin am stärksten absorbiert werden, werden als größte „Helligkeit“ empfunden und müssen daher gleichfalls als „Lichtfallen“ wirken. Den strengen Beweis des wahrscheinlichen Parallelismus der Absorptions- und Empfindlichkeitskurve stellt Verf. in Aussicht.

KARL BORESCH.





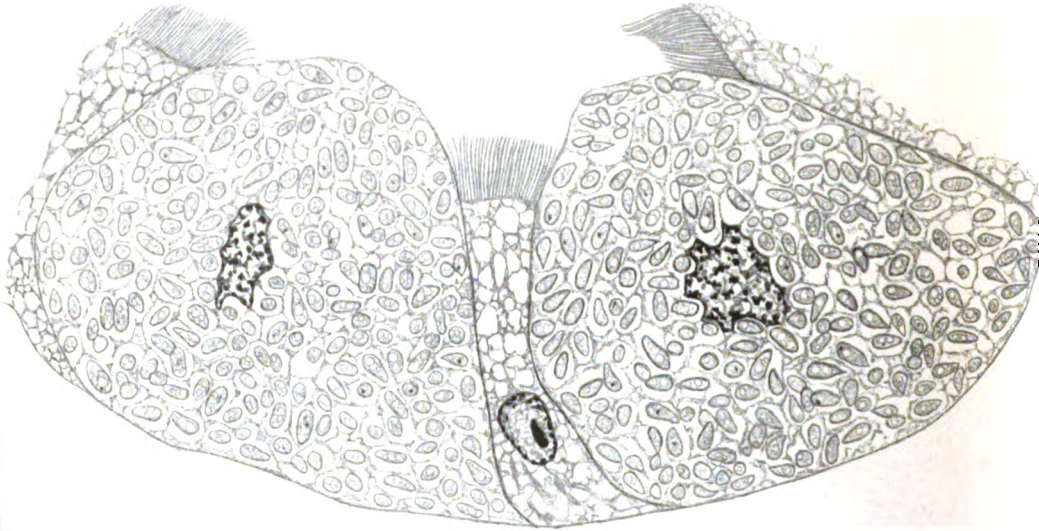
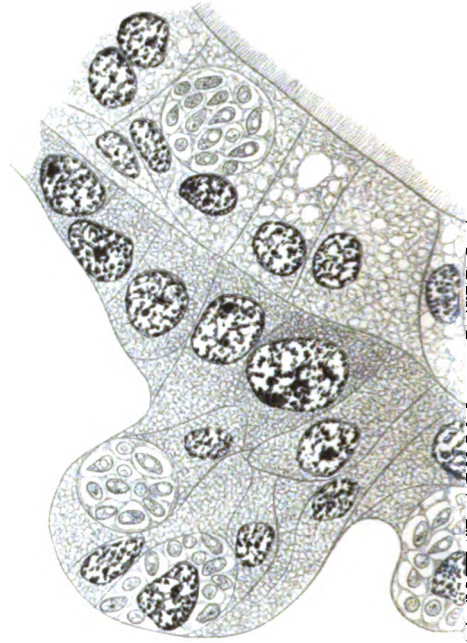
1



2



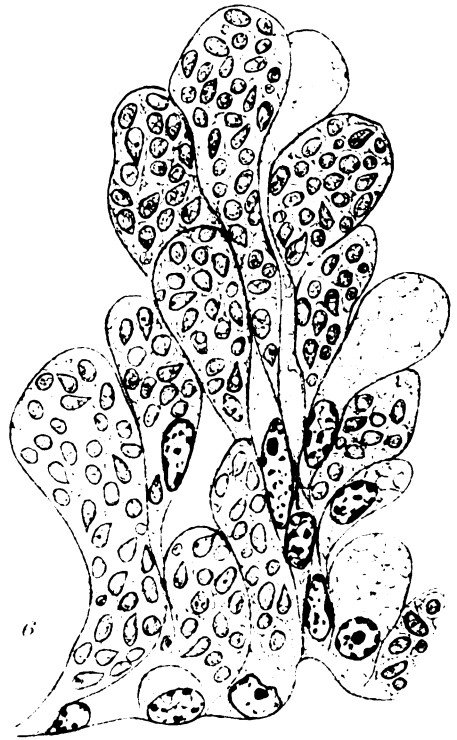
3



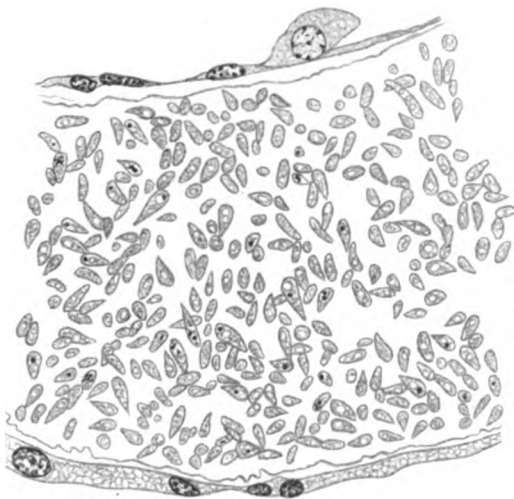
4



5



6



7



8





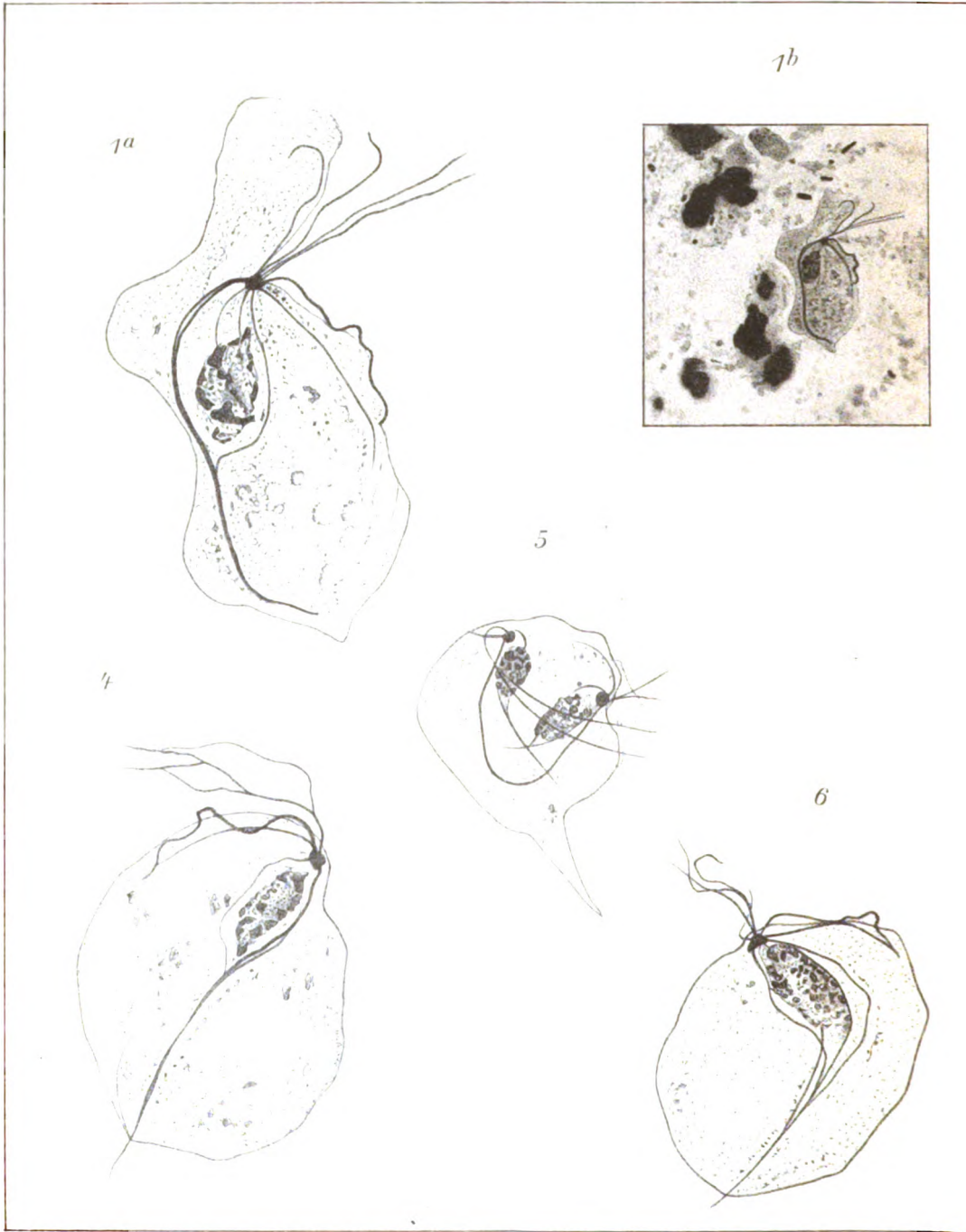










Fig. 1.

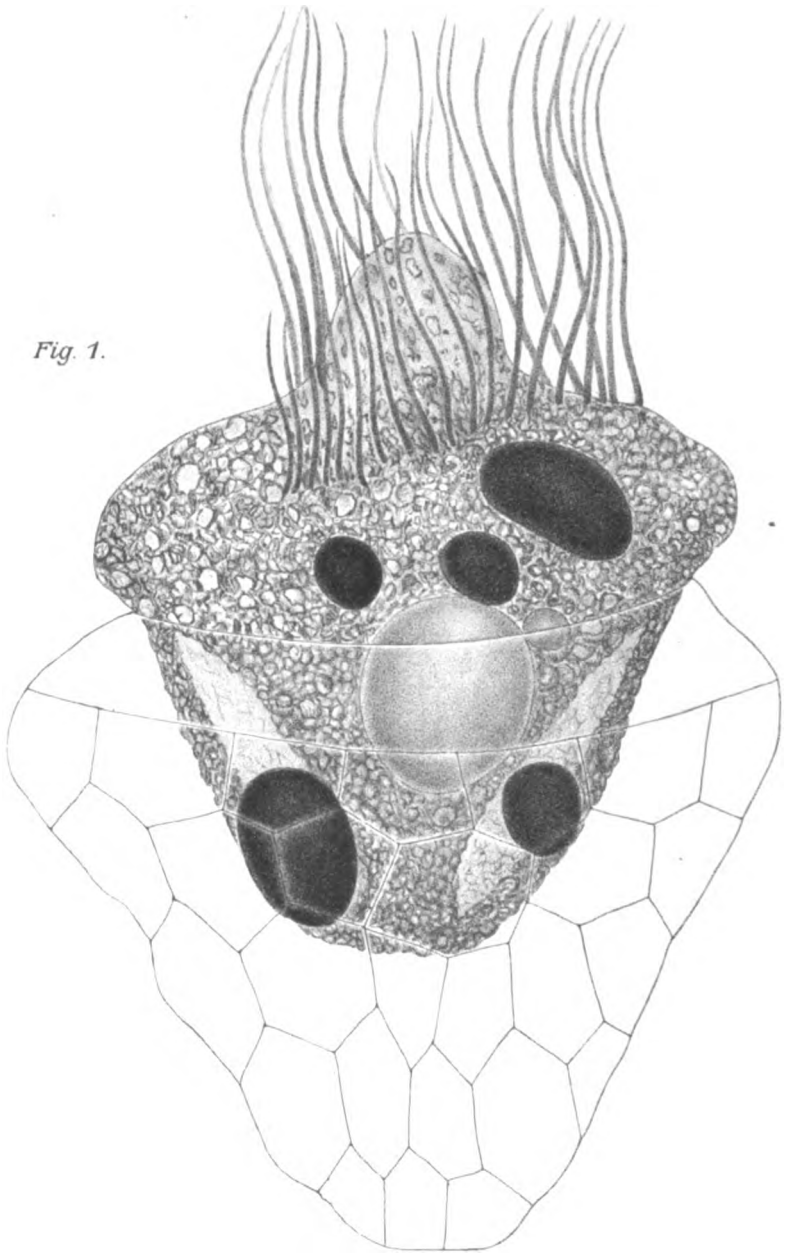


Fig. 2.

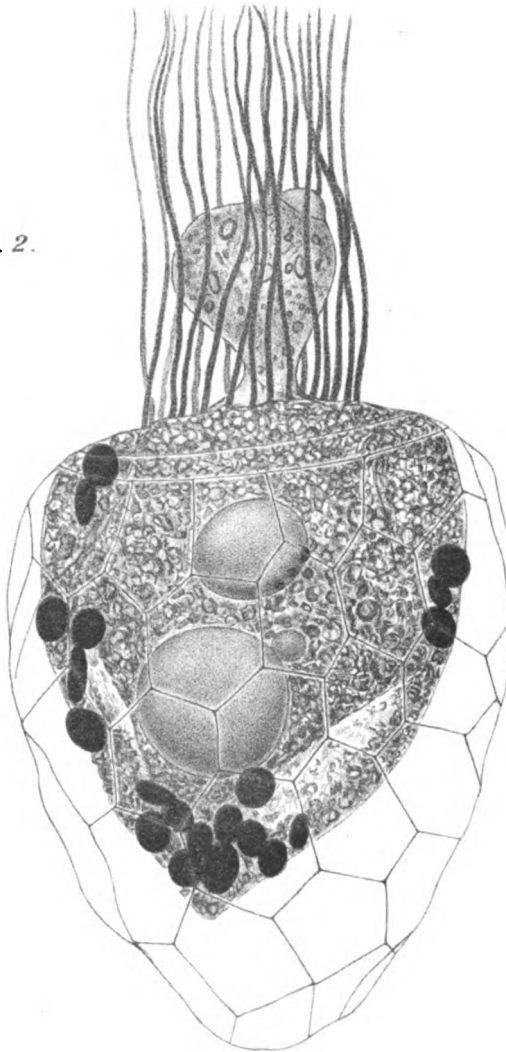






Fig. 1.

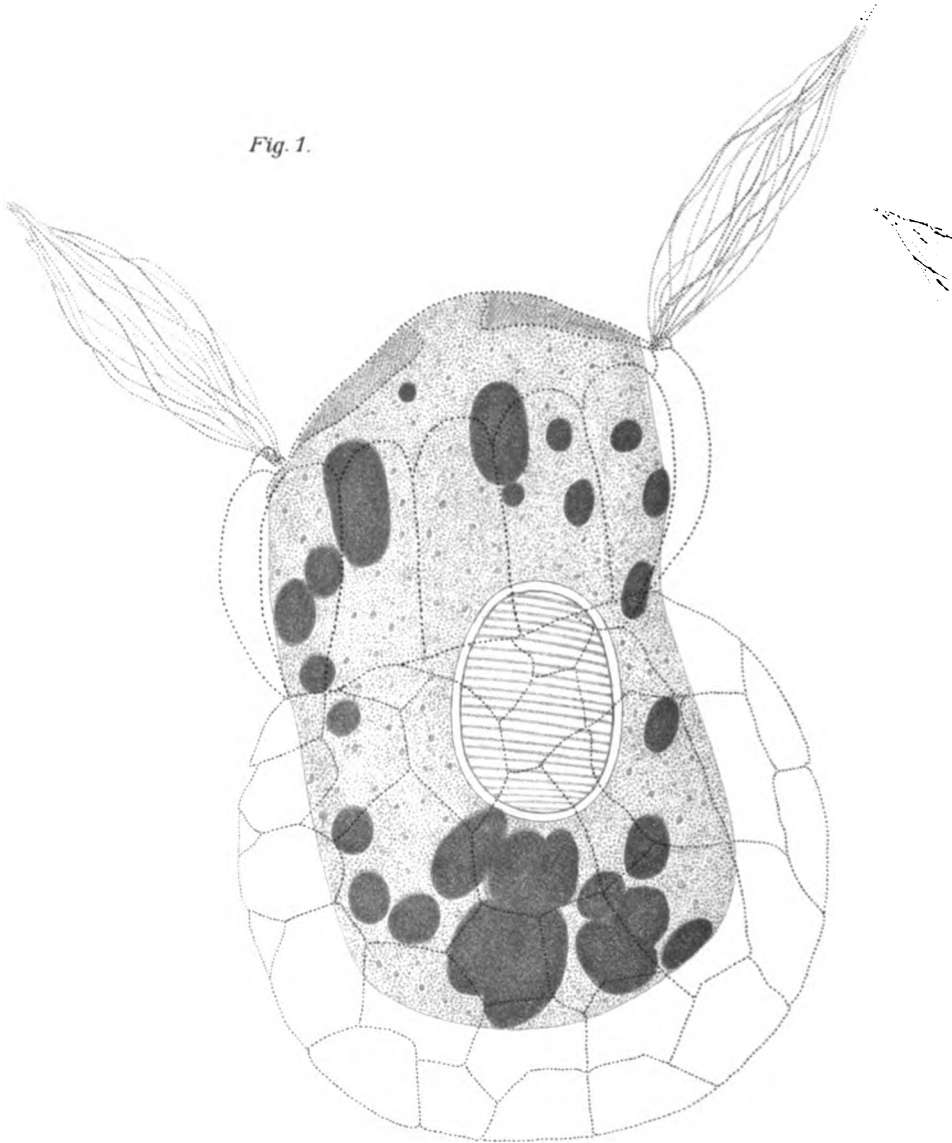
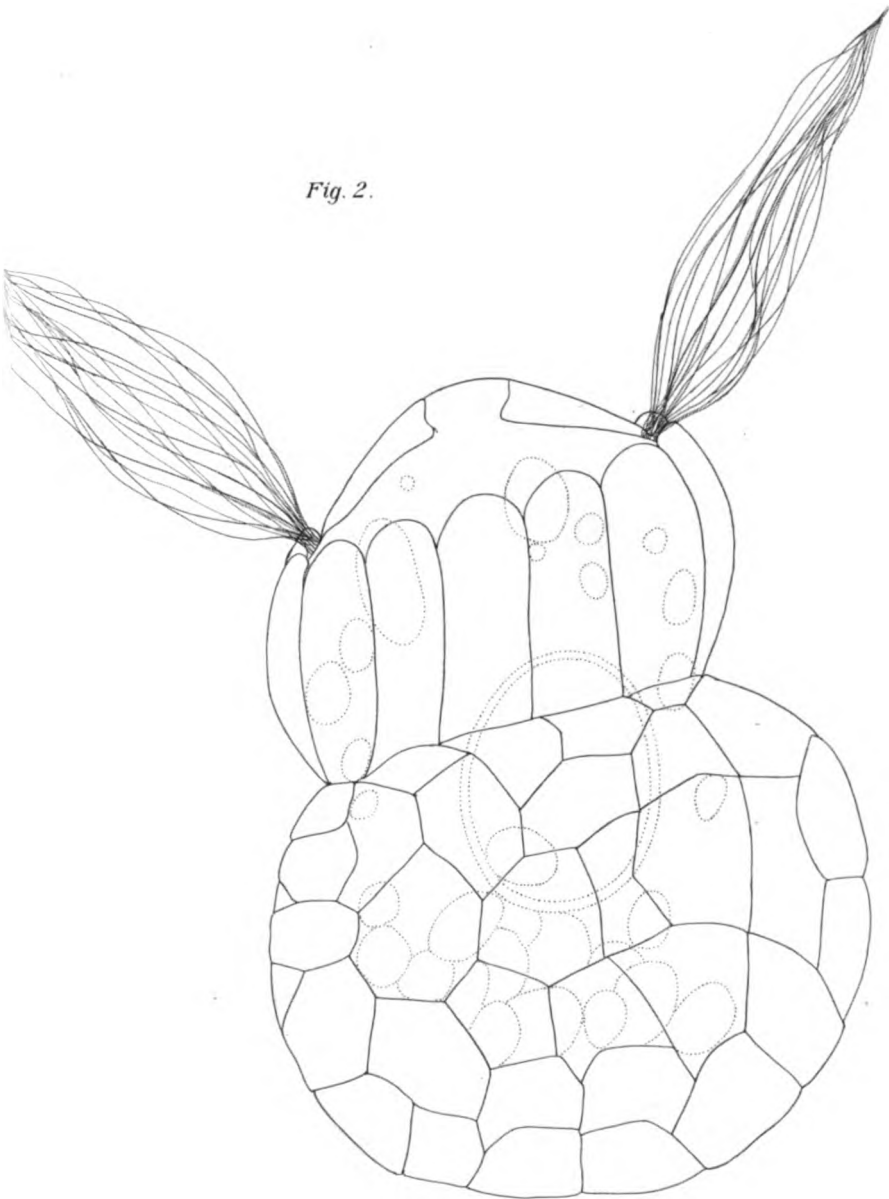


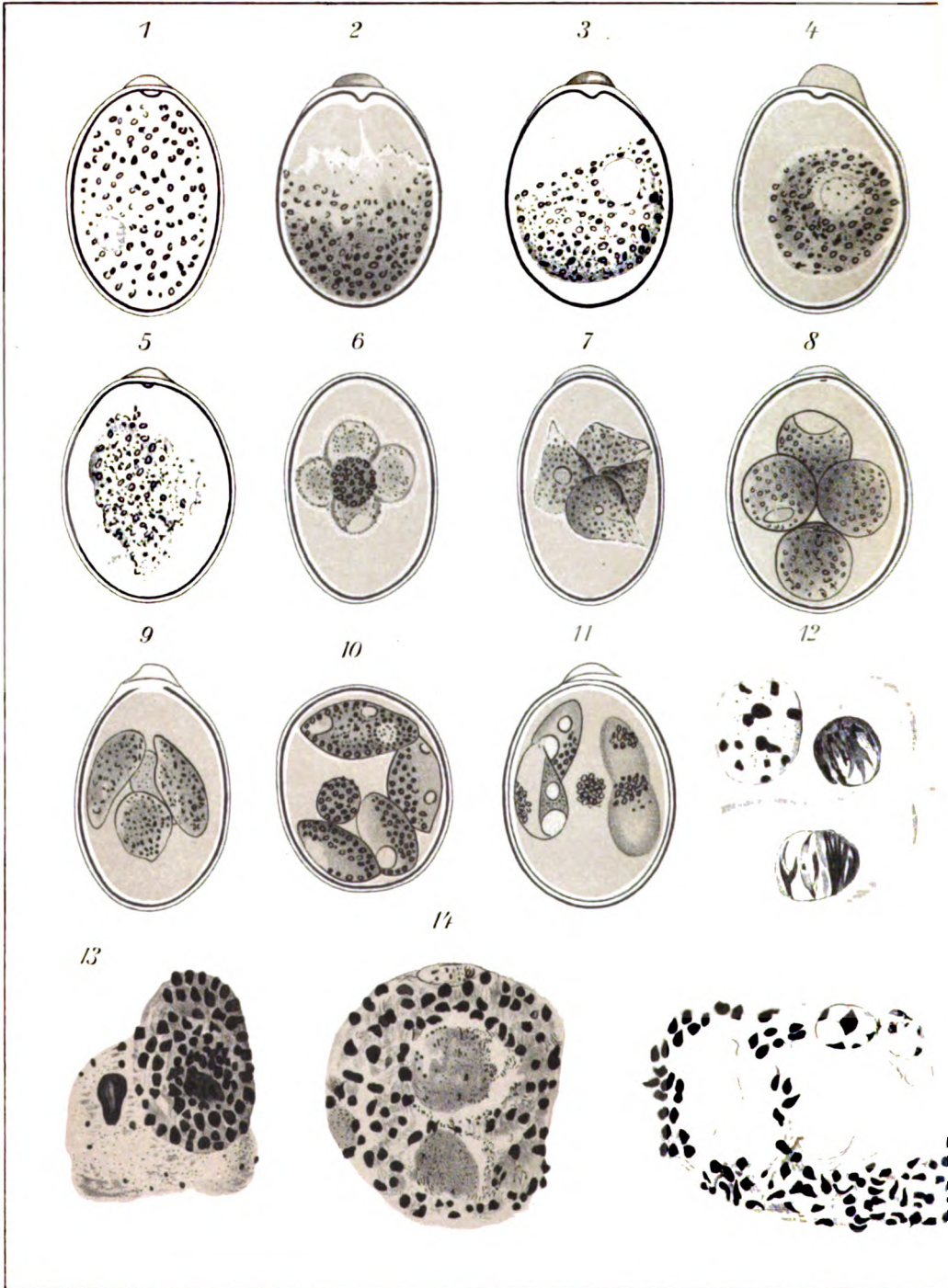
Fig. 2.



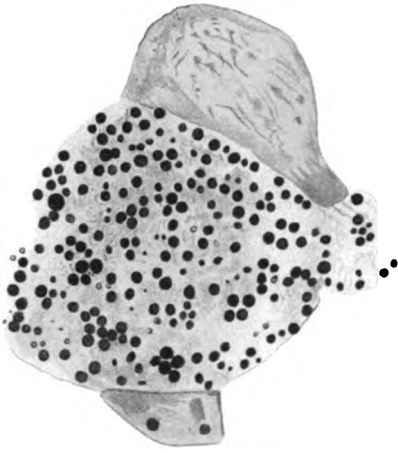




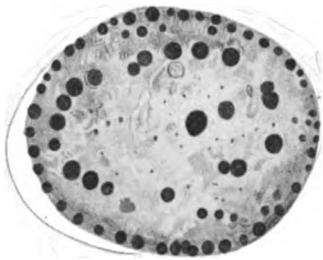




17



18



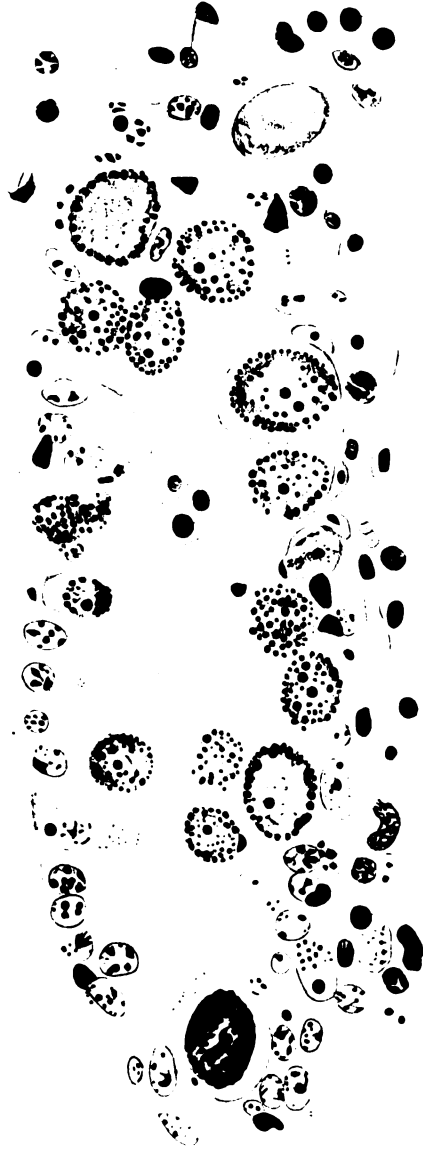
15



16

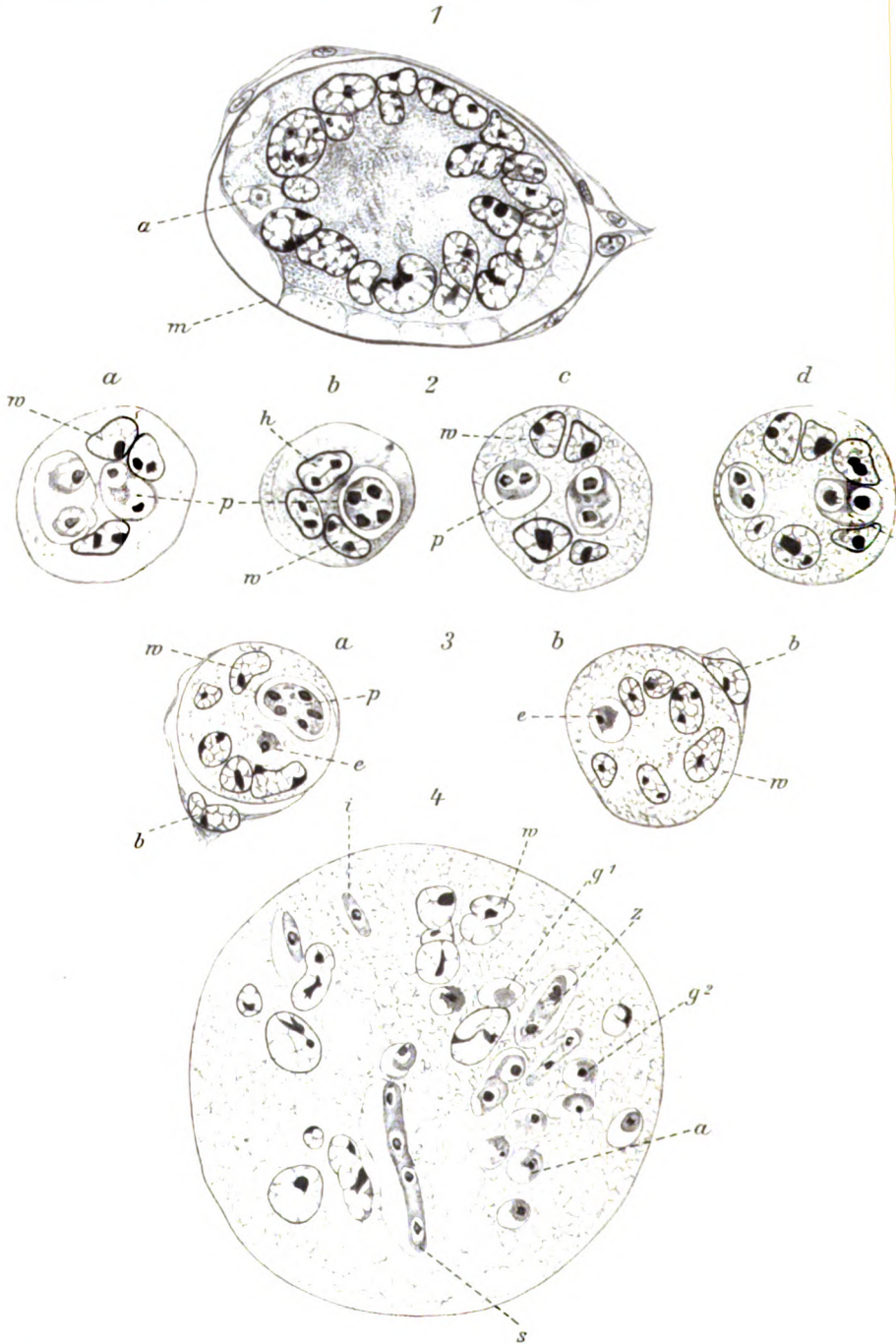


19









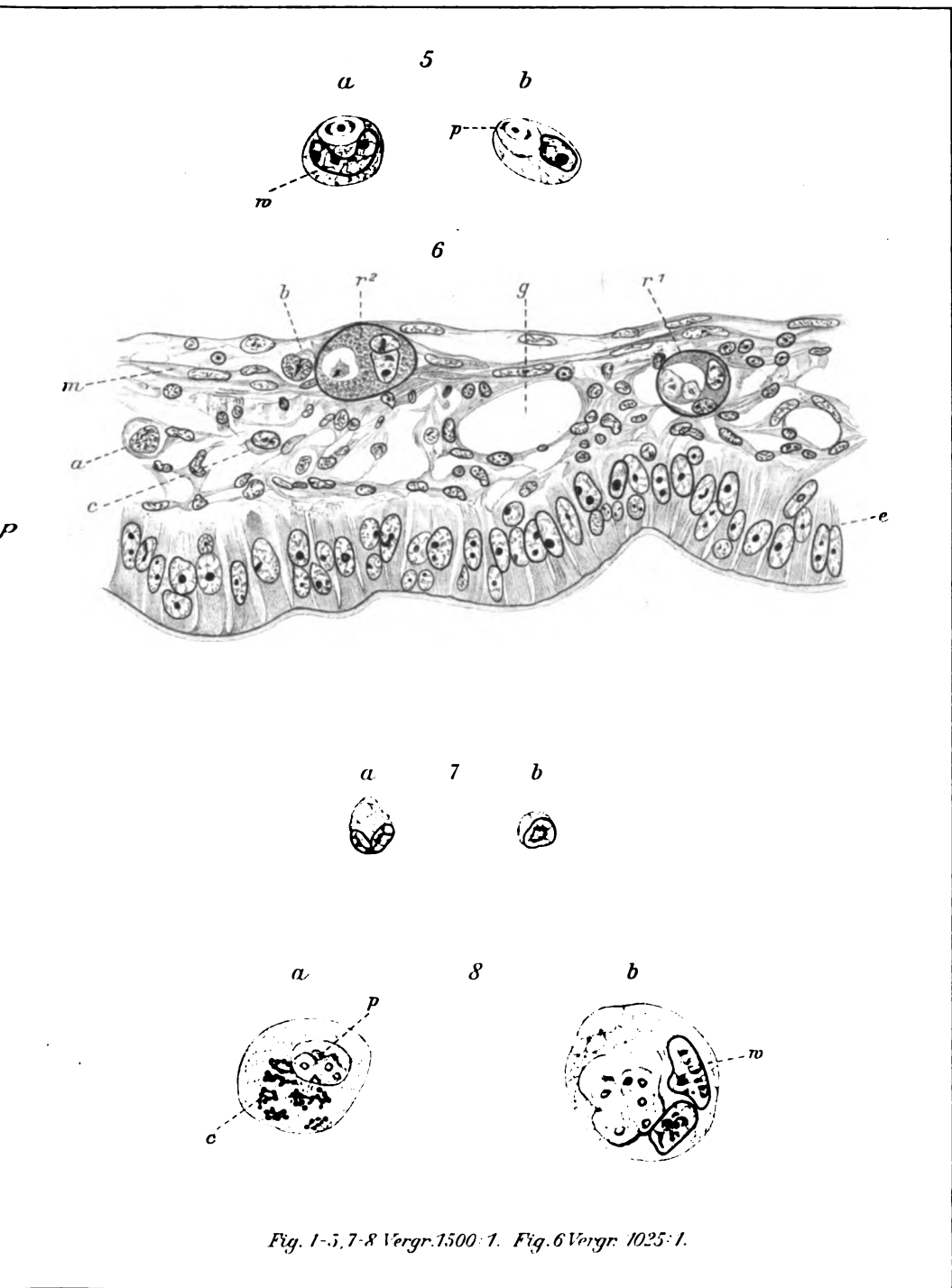


Fig. 1-5, 7-8 Vergr. 1500:1. Fig. 6 Vergr. 1025:1.



Digitized by Google









32101 074861731





